

**GEORGE MENDES TALIAFERRO MATTOX**

**ESTUDO FILOGENÉTICO DE CHARACINAE  
(TELEOSTEI: CHARACIFORMES: CHARACIDAE)**

Tese apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia da Universidade de São Paulo  
para a obtenção do título de Doutor em  
Ciências, na área de Zoologia.

Orientadora: Dr<sup>a</sup> Mônica de Toledo-Piza  
Ragazzo

**São Paulo**

**2010**

Mattox, George Mendes Taliaferro

Estudo filogenético de Characinae (Teleostei: Characiformes: Characidae). Pp. 260.

Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Sistemática. 2. Anatomia comparada. 3. Taxonomia. 4. Heterocharacini. 5. Roestinae. 6. Cynopotaminae. 7. Miologia. 8. Osteologia. I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

---

Profa. Dra. Mônica Toledo-Piza Ragazzo  
Orientadora

---

Prof.(a) Dr.(a)

---

Prof.(a) Dr.(a)

---

Prof.(a) Dr.(a)

---

Prof.(a) Dr.(a)

à querida Sarah

**McELLIGOT'S POOL**  
**Dr. Seuss, Nova Iorque, 1947**

"Young man," laughed the farmer, "You're sort of a fool!  
You'll never catch fish in McElligot's Pool!"  
"The pool is too small. And, you might as well know it,  
When people have junk, here's the place that they throw it."  
[...]  
This might be a river, now mightn't it be,  
Connecting McElligot's Pool with the sea  
Then maybe some fish might be swimming toward me!  
Some very smart fellow might point out the way  
To the place where I'm fishing. And that's why I say  
If I wait long enough; if I'm patient and cool,  
Who knows what I'll catch in McElligot's Pool!

I might catch a thin fish, I might catch a stout fish.  
I might catch a short or a long, long drawn-out fish!

Any kind! Any shape! Any color or size!  
I might catch some fish that would open your eyes!  
I won't be surprised if a Dog Fish appears!  
Complete with a collar and long floppy ears!  
Whoffing along! And perhaps he might chase  
A whole lot of Catfish right straight to this place!

I might catch a fish with a pinwheel-like tail!  
I might catch a fish who has fins like a sail!  
I might catch some young fish, some high-jumping friskers.  
I might catch an old one with long flowing whiskers!  
I might catch a fish with a long curly nose.  
I might catch a fish like a rooster that crows.  
I might catch a fish with a checkerboard belly,  
Or even a fish made of strawberry jelly!

I might catch a Sea Horse, now mightn't I now...?  
I might catch a fish who is partly a cow!  
Some fish from the Tropics, all sunburned and hot,  
Might decide to swimp up!  
Well they might... Might they not?  
Racing up north for a chance to get cool,  
Full steam ahead for McElligot's Pool!

Some Eskimo Fish from beyond Hudson Bay  
Might decide to swim down, might be headed this way!  
It's a pretty long trip, but they might and they may.

I might catch an eel... (Well, I might. It depends.)  
A long twisting eel with a lot of strange bends  
And, oddly enough, with a head on both ends!  
One doesn't catch this kind of fish as a rule,  
But the chances are fine in McElligot's Pool!

I might catch a fish with a terrible grouch...  
Or an Australian fish with a kangaroo's pouch!  
Who wants to catch small ones like mackerel or trout!  
SAY! I'll catch a Saw Fish with such a long snout  
That he needs an assistant to help him about!  
If I wait long enough, if I'm patient and cool,  
Who knows what I'll catch in McElligot's Pool!

I might catch some sort of a fast-moving bloke  
Who zips through the waves with an over-arm stroke!  
(I might and I may and that's really no joke!)  
A fish even faster! A fish, if you please,  
Who slides down the sides of strange islands on skis!  
He might ski on over and pay me a visit.  
That's not impossible...really, now is it?  
Some Circus Fish! Fish from an acrobat school,  
Might stage a big show in McElligot's Pool!

Or I might catch a fish from a stranger place yet!  
From the world's highest river in far-off Tibet,  
Where the falls are so steep that it's dangerous to ride 'em,  
So the fish put up chutes and they float down beside 'em.  
From the world's deepest ocean, from way down below,  
From down in the mud where the deep-divers go,  
From down in the mire and the muck and the murk,  
I might catch some fish who are all going, "GLURK!"

[...]  
A fish that's so big, if you know what I mean,  
That he makes a whale look like a tiny sardine!  
Oh, the sea is so full of a number of fish,  
If a fellow is patient, he might get his wish!  
And that's why I think that I'm not such a fool  
When I sit here and fish in McElligot's Pool



## AGRADECIMENTOS

À Professora Dra. Mônica de Toledo-Piza Ragazzo, não somente pela excelente Orientação em todos estes anos, mas por constituir um exemplo de atuação acadêmica e profissional. Agradeço pelas inúmeras conversas sobre a lupa ou o papel que guiaram o desenvolvimento deste trabalho desde seus primeiros estágios; por ter sugerido o tema original, que ao se desdobrar transformou-se em tantas oportunidades de conhecimento; e por ter me ajudado a entender as reviravoltas profissionais.

Ao Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências por fornecer a infra-estrutura necessária para o desenvolvimento deste trabalho, incluindo alguns professores com os quais tive o privilégio de ter mais contato e que também me ensinaram muito: Dr. Fernando Marques, Dr. Silvio Nihei e Dra. Eleonora Trajano. Agradeço também ao Dr. Antônio Carlos Marques por ter desempenhado a difícil tarefa de administrar as bolsas e ao CNPq – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, pela bolsa de doutorado concedida (Proc. No. 140141/2006-5).

Aos professores e curadores do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, que têm sempre me acolhido de forma tão gentil nas incursões ao Ipiranga, e sempre se dispuseram a me auxiliar nas mais diversas tarefas que precisava desempenhar. Em especial ao Dr. Osvaldo T. Oyakawa e José Lima Figueiredo, pela amizade e pelos trâmites com o empréstimo de material; ao Dr. Naércio A. Menezes, pelas valiosas conversas sobre os “Characinae” e pelo incentivo desde o início do projeto; e ao Dr. Mário de Pinna, por todos os ecléticos bate-papos destes últimos anos.

Aos funcionários de outras instituições que enviaram exemplares ou informações para este estudo: Erling Holm (ROM, Canadá), Mary Anne Rogers (FMNH, Estados Unidos) e Otto Castillo (MCNG, Venezuela). Em especial aos professores Drs. Carlos A. Lucena e Zilda Margarete Lucena por terem me acolhido na minha rápida visita ao MCP em 2006, quando este projeto ainda engatinhava. Agradeço por toda a coleção de referências bibliográficas que me foi dada, e pela valiosa experiência com os “Characinae” compartilhada. Foi de uma conversa com eles e com o Dr. Luiz R. Malabarba, por exemplo, que surgiu a idéia de estudar mais a fundo os neuromastos superficiais destes peixes.

Aos técnicos Eduardo Mattos *in memoriam* e Ênio Mattos, do Departamento de Zoologia, por todo o auxílio com a microscopia eletrônica, desde a preparação do material que contou com as inovadoras idéias do Ênio, até as muitas sessões no microscópio, sempre acompanhadas de bom-humor e competência.

Aos professores Drs. Mônica Toledo-Piza Ragazzo e Fernando Marques pela oportunidade de atuar no Programa de Aperfeiçoamento de Ensino do Instituto de Biociências, junto às disciplinas “Ictiologia Básica” e “Princípios de Sistemática e Biogeografia”.

Ao Dr. Ralf Britz (BMNH, Inglaterra) cuja curta convivência em seu curso de anatomia serviu de inspiração para este trabalho e me ensinou um pouco sobre a arte e a ciência da anatomia comparada. E em especial a todos os colegas e “*partners*” daquele já lendário curso em São Sebastião...

À professora Dra. Patrícia T. M. Cunningham, por acompanhar desde cedo meus primeiros passos na ictiologia, pelas muitas oportunidades de continuar aprendendo e ensinando, e por me ajudar, junto ao querido amigo Guilherme F. Gondolo, a manter a osmorregulação !

Minhas idas ao MZUSP sempre tiveram um componente adicional que é a convivência com os queridos amigos que fiz na Seção de Peixes. Todos eles sempre garantiram uma ótima conversa e me ensinaram muito sobre os peixes, a vida, o universo e tudo mais...

Aos meus companheiros de laboratório, com quem convivi muito menos do que gostaria, um muito obrigado por fazer da “Turma da Mônica” um grupo tão especial e seletivo de pessoas... Estendo estes agradecimentos também aos muitos amigos do Departamento de Zoologia, sempre me lembrando que a vida não é feita só de peixes (!), e especialmente aos caríssimos colegas do GD de Biogeografia, com quem aprendi tanto entre cafezinhos, bolachas e chocotone.

Aos grandes amigos de sempre, um pedido de desculpas por ter estado tão longe nos últimos tempos, sempre às voltas com a tese, e um agradecimento especial por saber que sempre estão por perto...

Aos meus pais, Alice e Roberto, por sempre incentivarem minhas aventuras no mundo do saber e confiarem nas minhas escolhas, e ao meu irmão John, que também se lança na vida acadêmica e a quem eu admiro muito. Um especial agradecimento aos “vovôs” e “vovós” (A-ice, Beto, Mada, Di e Cezar) que se desdobraram para cuidar da Sarah quando eu e Karen estávamos às voltas com finais de teses.

...E por último, “mas não menos importante”, meus sinceros agradecimentos à Karen, que chegou à minha vida na época em que este projeto dava seus primeiros passos, com quem já construí tanto e que me deu uma das minhas maiores alegrias. Sua contribuição com este trabalho vai muito além da ajuda com leituras críticas, editoração de imagens, diagramação de páginas; não se limita à experiência compartilhada de alguém que recentemente passou por tudo isso com a própria tese; nem se restringe ao carinho e amor com que tem cuidado de tudo nos últimos meses, no *sprint* final desta tese. Sua contribuição é fazer de mim uma pessoa melhor a cada dia que passa.

## RESUMO

Um dos principais desafios na ictiologia Neotropical moderna refere-se à sistemática de Characidae, uma família com aproximadamente 950 espécies, dois terços da diversidade de Characiformes. Recentemente, tem sido sugerido que subunidades de Characidae sejam primeiramente estudadas e reconhecidas visando um melhor entendimento da sistemática da família como um todo. Characinae é uma destas subunidades que guarda especial importância por incluir *Charax*, gênero-tipo de Characidae e Characiformes. Doze gêneros e 79 espécies têm sido incluídos em Characinae, mas a subfamília ainda não havia sido foco de estudo filogenético. No presente trabalho, 35 espécies de todos os gêneros de Characinae e 29 representantes de outras linhagens de Characiformes foram incluídas em uma matriz com 151 caracteres provenientes do estudo comparado da morfologia externa, miologia e osteologia, submetida a duas análises cladísticas. Uma delas, sem incluir o gênero *Priocharax*, resultou em 50 árvores igualmente parcimoniosas (L=697, IC=0.29, IR=0.73). No cladograma de consenso estrito, Characinae como tradicionalmente reconhecido não é um grupo monofilético. Os gêneros usualmente atribuídos à subfamília resultaram em dois clados separados, cada qual mais proximamente relacionado a diferentes subunidades de Characiformes. Sete gêneros formam o primeiro clado (*Phenacogaster* ((*Charax Roeboides*) (*Acanthocharax* (*Cynopotamus* (*Acestrocephalus Galeocharax*))))), ao qual o nome Characinae é restrito. Ele é sustentado por onze sinapomorfias não ambíguas e é mais relacionado em uma politomia a outros gêneros de Characidae (i.e., *Astyanax*, *Cheirodon*, *Gymnocorymbus*, *Hyphessobrycon*, *Odontostilbe* e *Tetragonopterus*). O segundo clado inclui a tribo Heterocharacini (*Lonchogenys* (*Heterocharax Hoplocharax*)) como grupo-irmão de *Gnathocharax*. Seis sinapomorfias não ambíguas sustentam o monofiletismo deste clado que, por sua vez, é mais proximamente relacionado a um clado formado por *Roestes* e *Gilbertolus*, com base em oito sinapomorfias não ambíguas. O resultado da análise não corrobora a hipótese de relacionamento próximo entre *Roestes* e *Gilbertolus* e Cynodontinae. A inclusão do gênero *Priocharax*, que compreende duas espécies miniatura (100 árvores, L=697, IC=0.29, IR=0.73) sugere que ele é mais relacionado aos Heterocharacini com base na morfologia do pseudotímpano, aparelho de Weber e esqueleto caudal. No entanto, as profundas modificações de sua anatomia possivelmente relacionadas a eventos de truncamento ontogenético dificultam um melhor entendimento a cerca das relações deste gênero. Um estudo anatômico detalhado de *Priocharax* pretende fornecer evidências adicionais no que se refere às suas relações filogenéticas. Com base na hipótese de relações obtida através da análise, é proposta uma nova classificação de Characinae e Roestinae.

## ABSTRACT

One of the main challenges in modern Neotropical ichthyology refers to the systematics of the Characidae, a family with approximately 950 species, two-thirds of the diversity in Characiformes. It has been suggested that subunits of the Characidae should first be studied and recognized for a better understanding of the family as a whole. Characinae is one such subunit with special importance for including *Charax*, type-genus of the Characidae and Characiformes. Twelve genera and 79 species have been included in the Characinae, but the subfamily still lacked a phylogenetic diagnosis. In the present study, 35 species of all genera of the Characinae and 29 representing other lineages within Characiformes were included in a matrix with 151 characters from external morphology, myology and osteology, submitted to two cladistic analyses. One of them (excluding *Priocharax* from the dataset) resulted in 50 equally most parsimonious trees (L=697, IC=0.29, IR=0.73). In the strict consensus cladogram, Characinae as traditionally recognized is not a monophyletic group. Genera usually assigned to the subfamily resulted in two separate clades, each more related to different lineages in Characiformes. Seven genera form the first clade (*Phenacogaster* ((*Charax Roeboides*) (*Acanthocharax* (*Cynopotamus* (*Acestrocephalus Galeocharax*)))))) to which the name Characinae is restricted. It is supported by eleven non-ambiguous synapomorphies and is more related in a polytomy to other genera of the Characidae (i.e., *Astyanax*, *Cheirodon*, *Gymnocorymbus*, *Hyphessobrycon*, *Odontostilbe* and *Tetragonopterus*). The second clade includes the tribe Heterocharacini (*Lonchogenys* (*Heterocharax Hoplocharax*)) as the sister-group of *Gnathocharax*. Six non-ambiguous synapomorphies support this clade, which is more related to a clade formed by *Roestes* and *Gilbertolus* based on eight non-ambiguous synapomorphies. Results presented in this study do not corroborate a close relationship between *Roestes* and *Gilbertolus* and the Cynodontinae. Inclusion of the genus *Priocharax*, with two miniature species (100 trees, L=697, CI=0.29, RI=0.73) suggests that it is more related to the Heterocharacini based on the morphology of the pseudotympanum, Weberian apparatus and caudal skeleton. The profound modifications in its anatomy possibly related to ontogenetic truncations, however, obscure a better understanding on the relations of this genus. A detailed anatomical study of *Priocharax* is being designed intended to provide additional evidence regarding its phylogenetic relationships. A new classification of the Characinae and the Roestinae is proposed based on the phylogenetic hypothesis obtained herein.

## ÍNDICE

|  |      |
|--|------|
| AGRADECIMENTOS.....  | v    |
| RESUMO.....  | vii  |
| ABSTRACT.....  | viii |
| ÍNDICE.....  | ix   |
| LISTA DE FIGURAS.....  | x    |
| INTRODUÇÃO.....  | 1    |
| Histórico taxonômico e hipóteses de relação.....                               | 3    |
| OBJETIVOS.....   | 8    |
| MATERIAL & MÉTODOS.....  | 9    |
| Táxons incluídos.....  | 9    |
| Preparação do material e caracteres examinados.....                            | 10   |
| Análise filogenética.....  | 12   |
| Material examinado.....  | 13   |
| DESCRIÇÃO E DISCUSSÃO DOS CARACTERES.....                                      | 18   |
| Morfologia externa.....  | 18   |
| Miologia.....  | 23   |
| Neurocrânio.....   | 49   |
| Série orbital e nasal.....   | 61   |
| Maxilas e dentição.....  | 76   |
| Suspensório e série opercular.....   | 84   |
| Arco hióide.....   | 95   |
| Arcos branquiais.....  | 102  |
| Esqueleto axial.....   | 109  |
| Cintura peitoral.....  | 117  |
| Cintura pélvica.....   | 127  |
| Nadadeiras ímpares.....  | 131  |
| RECONSTRUÇÃO FILOGENÉTICA.....   | 140  |
| DISCUSSÃO E CONCLUSÕES.....  | 159  |
| Monofiletismo de Characinae.....   | 159  |
| As tribos de Characinae e suas relações filogenéticas.....                     | 162  |
| Relações de Characinae com outros Characiformes.....                           | 166  |
| Heterocharacini e o monofiletismo de Cynodontidae.....                         | 168  |
| As relações de <i>Priocharax</i> , caracteres reductivos e miniaturização..... | 173  |
| Comentário sobre a tribo Exodontini Géry.....                                  | 177  |
| Novos caracteres anatômicos e a sistemática de Characiformes.....              | 183  |
| Proposta de classificação.....   | 186  |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....  | 187  |
| FIGURAS.....   | 198  |
| APÊNDICES.....   | 248  |
| Matriz de dados (151 caracteres x 64 táxons terminais).....                    | 248  |
| Lista de sinapomorfias dos clados.....   | 252  |
| Lista de transições dos caracteres.....  | 255  |

## LISTA DE FIGURAS

|  |     |
|--|-----|
| FIGURA 01. Vista lateral esquerda da nadadeira pélvica de (A) <i>Tetragonopterus</i> , (B) <i>Charax</i> e (C) <i>Hydrolycus</i> .....   | 198 |
| FIGURA 02. Vista lateral esquerda do pseudotímpano de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acanthocharax</i> , (C) <i>Hoplocharax</i> , (D) <i>Lonchogenys</i> , (E) <i>Galeocharax</i> e (F) <i>Gilbertolus</i> ..... | 199 |
| FIGURA 03. Vista lateral esquerda dos músculos da face de <i>Xenocharax</i> .....  | 200 |
| FIGURA 04. Vista lateral esquerda dos músculos da face de (A) <i>Phenacogaster</i> e (B) <i>Heterocharax</i> .....   | 201 |
| FIGURA 05. Vista lateral esquerda dos músculos da face de (A) <i>Acanthocharax</i> e (B) <i>Acestrocephalus</i> .....  | 202 |
| FIGURA 06. Vista lateral esquerda dos músculos da face de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Roeboides</i> .....   | 203 |
| FIGURA 07. Vista lateral esquerda dos músculos da face de (A) <i>Gilbertolus</i> e (B) <i>Rhaphiodon</i> .....   | 204 |
| FIGURA 08. Vista lateral esquerda dos músculos da face de (A) <i>Exodon</i> e (B) <i>Roeboexodon</i> .....   | 205 |
| FIGURA 09. Vista lateral esquerda dos músculos da face de (A) <i>Phenacogaster</i> , (B) <i>Cynopotamus</i> e (C) <i>Acestrocephalus</i> .....   | 206 |
| FIGURA 10. Vista lateral esquerda dos músculos da região póstero-ventral do suspensório de (A) <i>Xenocharax</i> , (B) <i>Heterocharax</i> .....   | 207 |
| FIGURA 11. Vista medial da maxila inferior esquerda com musculatura associada de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acanthocharax</i> e (C) <i>Cynopotamus</i> .....   | 208 |
| FIGURA 12. Vista medial da maxila inferior esquerda com musculatura associada de (A) <i>Phenacogaster</i> , (B) <i>Lonchogenys</i> e (C) <i>Gnathocharax</i> .....   | 209 |
| FIGURA 13. Vista lateral esquerda de parte do neurocrânio e suspensório com musculatura associada de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Cynopotamus</i> .....  | 210 |
| FIGURA 14. Vista lateral esquerda de parte do neurocrânio e suspensório com musculatura associada de <i>Galeocharax</i> .....  | 211 |
| FIGURA 15. Vista medial do suspensório e musculatura associada de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Galeocharax</i> .....   | 212 |
| FIGURA 16. Vista dorsal do mesetmóide de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acestrocephalus</i> , (C) <i>Phenacogaster</i> e (D) <i>Heterocharax</i> .....   | 213 |

|   |     |
|---|-----|
| FIGURA 17. Vista lateral esquerda do neurocrânio de (A) <i>Phenacogaster</i> e (B) <i>Heterocharax</i> .....  | 214 |
| FIGURA 18. Vista lateral esquerda do neurocrânio de (A) <i>Acestrocephalus</i> e (B) <i>Cynopotamus</i> .....   | 215 |
| FIGURA 19. Vista lateral esquerda do neurocrânio de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Roeboides</i> .....  | 216 |
| FIGURA 20. Vista lateral esquerda da região anterior do neurocrânio de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Bryconexodon</i> e (C) <i>Roeboexodon</i> .....   | 217 |
| FIGURA 21. Vista lateral esquerda da série infraorbital de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Roeboides</i> , (C) <i>Cynopotamus</i> e (D) <i>Acestrocephalus</i> .....   | 218 |
| FIGURA 22. Vista lateral esquerda da série infraorbital de (A) <i>Galeocharax</i> , (B) <i>Heterocharax</i> e (C) <i>Roeboexodon</i> .....  | 219 |
| FIGURA 23. Imagens de microscopia eletrônica de varredura dos neuromastos superficiais de <i>Phenacogaster</i> .....  | 220 |
| FIGURA 24. Imagens de microscopia eletrônica de varredura dos neuromastos superficiais de <i>Roeboides</i> .....  | 221 |
| FIGURA 25. Imagens de microscopia eletrônica de varredura dos neuromastos superficiais de <i>Acestrocephalus</i> .....  | 222 |
| FIGURA 26. Imagens de microscopia eletrônica de varredura dos neuromastos superficiais de <i>Cynopotamus</i> .....  | 223 |
| FIGURA 27. Vista dorsal do nasal direito de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Galeocharax</i> , (C) <i>Roeboexodon</i> e (D) <i>Hoplias</i> .....  | 224 |
| FIGURA 28. Vista anterior do pré-maxilar esquerdo de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acestrocephalus</i> , (C) <i>Phenacogaster</i> , (D) <i>Heterocharax</i> , (E) <i>Roeboides</i> , (F) <i>Exodon</i> e (G) <i>Bryconexodon</i> ..... | 225 |
| FIGURA 29. Vista lateral esquerda do maxilar de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Roeboides</i> , (C) <i>Gnathocharax</i> , (D) <i>Heterocharax</i> e (E) <i>Exodon</i> .....  | 226 |
| FIGURA 30. Vista dorsal da região anterior do suspensório de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acanthocharax</i> e (C) <i>Cynopotamus</i> .....  | 227 |
| FIGURA 31. Vista lateral esquerda do suspensório de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Phenacogaster</i> .....  | 228 |
| FIGURA 32. Vista lateral esquerda do suspensório de (A) <i>Acestrocephalus</i> e (B) <i>Galeocharax</i> .....   | 229 |

|   |     |
|---|-----|
| FIGURA 33. Vista lateral esquerda do suspensório de (A) <i>Heterocharax</i> e (B) <i>Hoplocharax</i> .....  | 230 |
| FIGURA 34. Vista lateral esquerda do suspensório de <i>Bryconexodon</i> .....   | 231 |
| FIGURA 35. Vista lateral esquerda do arco hióide de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Roeboides</i> , (C) <i>Acanthocharax</i> e (D) <i>Galeocharax</i> .....  | 232 |
| FIGURA 36. Vista lateral esquerda do arco hióide de (A) <i>Phenacogaster</i> , (B) <i>Gnathocharax</i> e (C) <i>Lonchogenys</i> .....   | 233 |
| FIGURA 37. Vista lateral esquerda do urohial de (A) <i>Acestrocephalus</i> e (B) <i>Lonchogenys</i> .....   | 234 |
| FIGURA 38. Vista lateral esquerda do primeiro arco branquial de (A) <i>Heterocharax</i> e (B) <i>Charax</i> .....   | 235 |
| FIGURA 39. Vista anterior do primeiro faringobranquial de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Cynopotamus</i> .....  | 235 |
| FIGURA 40. Vista dorsal do quinto ceratobranquial e placa faríngea ventral do lado direito de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acestrocephalus</i> , (C) <i>Galeocharax</i> , (D) <i>Gnathocharax</i> , (E) <i>Bryconexodon</i> e (F) <i>Hydrolycus</i> ..... | 236 |
| FIGURA 41. Vista lateral esquerda do aparelho de Weber de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Gnathocharax</i> e (C) <i>Heterocharax</i> .....   | 237 |
| FIGURA 42. Vista lateral esquerda das terceira à sétima vértebras caudais de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Acestrocephalus</i> e (C) <i>Cynopotamus</i> .....  | 238 |
| FIGURA 43. Vista anterior da quinta vértebra e par de costelas associado de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Phenacogaster</i> .....  | 239 |
| FIGURA 44. Vista lateral esquerda da cintura peitoral esquerda de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Cynopotamus</i> , (C) <i>Lonchogenys</i> e (D) <i>Gnathocharax</i> .....   | 240 |
| FIGURA 45. Vista medial do pós-cleito I esquerdo de (A) <i>Xenocharax</i> , (B) <i>Charax</i> , (C) <i>Hoplocharax</i> e (D) <i>Roeboexodon</i> .....   | 241 |
| FIGURA 46. Vista ventral da cintura pélvica de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Bryconexodon</i> e (C) <i>Gnathocharax</i> .....  | 241 |
| FIGURA 47. Vista anterior do primeiro raio da nadadeira dorsal de (A) <i>Charax</i> , (B) <i>Roeboides</i> e (C) <i>Exodon</i> .....  | 242 |
| FIGURA 48. Vista lateral esquerda dos três raios mais posteriores da nadadeira dorsal de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Bryconexodon</i> .....  | 243 |
| FIGURA 49. Vista lateral esquerda dos oito raios mais anteriores da nadadeira anal de (A) <i>Gnathocharax</i> e (B) <i>Charax</i> .....   | 243 |



|  |     |
|--|-----|
| FIGURA 50. Vista lateral esquerda da nadadeira caudal de (A) <i>Charax</i> e (B) <i>Lonchogenys</i> .....  | 244 |
| FIGURA 51. Vista lateral esquerda da nadadeira caudal de <i>Roeboexodon</i> .....  | 245 |
| FIGURA 52. Cladograma de consenso estrito com número dos clados acima dos ramos.....   | 246 |
| FIGURA 53. Cladograma mostrando as relações filogenéticas de (A) Characinae e (B) Roestinae, com sinapomorfias não ambíguas acima dos ramos e ambíguas abaixo dos ramos..... | 247 |

A ordem Characiformes inclui peixes de água doce com grande importância taxonômica na região Neotropical devido à elevada diversidade do grupo nesta zona biogeográfica. Segundo Reis *et al.* (2003), há quase 1500 espécies válidas nesta ordem nas Américas, sendo que a ictiofauna amazônica, a mais rica fauna de peixes de água doce do mundo, é dominada por peixes deste grupo (Géry, 1984; Lowe-McConnell, 1996). São reconhecidas atualmente 18 famílias, 14 das quais ocorrem na região Neotropical e as quatro restantes na África (Buckup, 1998; Reis *et al.*, 2003; Nelson, 2006).

O conhecimento sobre a sistemática dos Characiformes avançou bastante nos últimos 30 anos, principalmente após a mudança de enfoque dos métodos analíticos resultantes do advento da Sistemática Filogenética (Vari, 1998). Contudo, ainda existem questões importantes não resolvidas em diversos níveis taxonômicos da ordem devido ao grande número de táxons associado à sua elevada diversidade morfológica. Neste contexto, trabalhos direcionados para dois aspectos principais podem contribuir para a elucidação destas questões: por um lado, estudos voltados para o conhecimento das relações filogenéticas entre as famílias da ordem e por outro, estudos enfocando a sistemática da família Characidae.

Se por um lado o monofiletismo das demais famílias da ordem é relativamente bem corroborado, a sistemática da família Characidae representa atualmente um dos grandes desafios na ictiologia neotropical moderna. Apesar de alguns estudos terem abordado a questão do monofiletismo de Characidae (e.g., Lucena, 1993; Moreira, 2007; Mirande, 2009), não existem hipóteses sustentando a condição monofilética desta família. Além disso, Characidae agrupa atualmente cerca de 950 espécies, quase dois terços da diversidade de Characiformes, sendo que este número pode atingir 1400 espécies segundo estimativas de trabalhos em andamento (Reis *et al.* 2003). Destas, apenas 300 estão organizadas em 13 subfamílias (incluindo Stevardiinae *sensu* Weitzman *et al.*, 2005), sendo as 650 restantes consideradas *incertae sedis* em Characidae (Lima *et al.* 2003).

Em uma ampla revisão sobre a sistemática e classificação de Characidae, Weitzman & Malabarba (1998) sugeriram que para se propor hipóteses sobre o monofiletismo desta família, suas subunidades e as inter-relações entre elas deveriam ser melhor estudadas. Neste contexto, algumas das subfamílias de Characidae já foram ou continuam sendo abordadas dentro do paradigma filogenético, como Serrasalminae (Machado-Allison, 1983; 1985), Stethaprioninae (Reis, 1989), Glandulocaudinae

(Weitzman & Menezes, 1998; Weitzman *et al.*, 2005), Cheirodontinae (Malabarba, 1998), Stevardiinae (Weitzman *et al.*, 2005) ou outros subgrupos da família (e.g., Malabarba & Weitzman, 2003).

Uma das subunidades de Characidae, a subfamília Characinae, guarda especial importância por conter *Charax* Scopoli, o gênero-tipo da família e da ordem. A definição mais recente de Characinae foi apresentada por Lucena & Menezes (2003) que agruparam doze gêneros e 73 espécies nesta subfamília com base no formato relativamente alto do corpo, especialmente em sua porção anterior onde uma gibosidade é comumente visível; na presença de mais de 20 dentes cônicos no maxilar; na presença de pseudotímpano anteriormente à primeira costela pleural e na retenção da nadadeira peitoral de larva em exemplares com até 41 mm de comprimento padrão. No entanto, a universalidade destas características, tanto nos representantes de Characinae quanto nos demais Characidae, ainda carece de investigação mais aprofundada para se determinar em que níveis elas constituem sinapomorfias e os próprios autores consideraram este agrupamento preliminar uma vez que um estudo detalhado das relações filogenéticas destes gêneros ainda não havia sido realizado (Lucena & Menezes, 2003).

Os Characinae são popularmente conhecidos como peixes-cachorra, peixes-cigarra, dentudos e tetras-vidro (*glass tetras*), dentre outros nomes (Géry, 1977; Lucena & Menezes, 2003). A subfamília tem uma ampla distribuição na região Neotropical que reflete a distribuição de alguns de seus gêneros mais especiosos, como *Roeboides* que ocorre em ambos os lados dos Andes e, na América do Sul cis-andina, ocorre ao norte desde as drenagens na costa da Venezuela, até afluentes da bacia dos Rios Paraguai e Uruguai na Argentina. Em contraposição, há quatro gêneros monotípicos cujas distribuições são bastante restritas, como *Acanthocharax*, do Rio Essequibo e algumas drenagens na Guiana, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, com dos Rios Negro e Purus (Lucena & Menezes, 2003; M. Toledo-Piza, com. pess.). São peixes predominantemente carnívoros que se alimentam basicamente de insetos ou outros peixes (Géry, 1977; Lucena & Menezes, 2003), mas espécies de *Roeboides* possuem dentes mamiliformes externos à boca com os quais arrancam escamas de outros peixes das quais se alimentam (Sazima & Machado, 1982; Sazima, 1983). São peixes de pequeno a médio porte, com os maiores exemplares não ultrapassando 240 mm de comprimento padrão no gênero *Cynopotamus* e incluindo também duas espécies miniatura do gênero *Priocharax*, um dos menores Characiformes conhecidos, cujo comprimento máximo registrado é de 17 mm (Lucena & Menezes, 2003).

## HISTÓRICO TAXONÔMICO E HIPÓTESES DE RELAÇÕES

A história taxonômica de Characinae é confusa, já que este nome está historicamente relacionado a um agrupamento que inclui atualmente os representantes da família Characidae (e.g., Regan, 1911; Gregory & Conrad, 1938; Weitzman, 1962; 1964). No entanto, uma definição mais restrita de Characinae já havia sido utilizada por Eigenmann (1909; 1910) para agrupar cinco gêneros, *Charax*, *Cynopotamus* Valenciennes, *Roestes* Günther, *Roeboides* Günther e *Salminus* Agassiz, com base no formato geral do corpo e presença de dentes cônicos nas maxilas. Outros nove gêneros foram subsequentemente adicionados à subfamília, incluindo *Acanthocharax* Eigenmann, *Acestrocephalus* Eigenmann, *Exodon* Müller & Troschel, *Gilbertolus* Eigenmann, *Heterocharax* Eigenmann, *Hoplocharax* Géry, *Lonchogenys* Myers, *Priocharax* Weitzman & Vari e *Roeboexodon* Géry (Eigenmann, 1912; 1922; Myers, 1960; Géry, 1966; 1977; Weitzman & Vari, 1987). Em um estudo não inserido no paradigma filogenético propriamente dito, Howes (1976) considerou o agrupamento destes gêneros em nível de tribo (Characini) e, com base em características da musculatura facial, excluiu sete deles desta tribo (*Exodon*, *Gilbertolus*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys*, *Roestes* e *Salminus*).

O conceito mais recente sobre a composição da subfamília Characinae foi apresentado por Lucena & Menezes (2003). Nesta classificação, foram incluídas 73 espécies reunidas em 12 gêneros: *Acanthocharax* (monotípico), *Acestrocephalus* (quatro espécies), *Charax* (16 espécies), *Cynopotamus* (11 espécies), *Galeocharax* Fowler (três espécies), *Gnathocharax* Fowler (monotípico), *Heterocharax* (três espécies), *Hoplocharax* (monotípico), *Lonchogenys* (monotípico), *Phenacogaster* Eigenmann (10 espécies), *Priocharax* (duas espécies) e *Roeboides* (20 espécies). Os gêneros mais especiosos, *Charax* e *Roeboides*, foram revisados por Lucena (1987) e Lucena (1998; 2000a), respectivamente, e posteriormente o autor descreveu novas espécies de *Charax* (Lucena, 1989) e *Roeboides* (Lucena, 2000b; 2001; 2003; 2007). Toledo-Piza (2000b) realizou a revisão taxonômica de *Heterocharax* em que descreveu duas novas espécies e *Acestrocephalus* foi recentemente revisado por Menezes (2006), que reconheceu oito espécies válidas, cinco das quais descritas como novas. Trabalhos mais recentes revalidaram ou descreveram uma nova espécie de *Galeocharax* e *Cynopotamus*, respectivamente (Menezes, 2007a; 2007b). *Phenacogaster* parece ter uma diversidade

maior do que a reconhecida até recentemente, como mostrou a revisão taxonômica não publicada de Lucena, Z. (2003) que propôs dez novas espécies para o gênero, e a recente descrição de uma nova espécie deste gênero (Lucena, Z. & Gama, 2007), não contemplada na referida revisão. Exemplares de *Gnathocharax* e *Lonchogenys* já foram examinados em um contexto taxonômico e aparentemente só incluem uma espécie cada (Toledo-Piza, com. pess.). Os demais gêneros, *Acanthocharax*, *Hoplocharax* e *Priocharax* não foram objeto de revisões taxonômicas recentes. Com isso, o número de espécies atualmente reconhecidas passa a ser 79.

Os representantes da subfamília já foram incluídos em algumas análises cladísticas (Lucena, 1993; 1998; 2000a; Mirande, 2009). No estudo de Lucena (1993), que tinha por objetivo uma diagnose da família Characidae com base em caracteres derivados, os representantes de Characinae não resultaram em um agrupamento natural, com *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* mais relacionados a *Roestes* do que aos demais representantes da subfamília, e *Phenacogaster* mais relacionado a uma grande politomia envolvendo gêneros *incertae sedis* em Characidae. Posteriormente, numa tentativa de posicionar o gênero *Roeboides* filogeneticamente, Lucena (1998) sugeriu que os 12 gêneros de Characinae assinalados acima formariam um grupo monofilético. Entretanto, o próprio autor afirmou que os resultados das relações entre os gêneros de Characinae apresentados eram “preliminares e deveriam ser encarados apenas como uma tentativa de posicionar o gênero [*Roeboides*] em um contexto mais amplo dentro de Characidae”. Porém, por falta de estudos mais detalhados sobre as relações entre gêneros, o estudo de Lucena (1998) foi utilizado como base para a atual definição de Characinae (Lucena & Menezes, 2003). A hipótese proposta mais recentemente por Mirande (2009), com enfoque na família Characidae, incluiu nove dos doze gêneros de Characinae (*sensu* Lucena & Menezes, 2003) e estes não resultaram em um grupo monofilético, com *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* resultando em um clado basal na família não relacionado aos demais representantes da subfamília.

Algumas subunidades de Characinae também já foram propostas por alguns autores. A tribo Heterocharacini foi criada por Géry (1966) para abrigar os gêneros *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*. Howes (1976) propôs que *Gnathocharax* estaria mais relacionado a estes gêneros, mas sugeriu que eles poderiam ser mais relacionados aos Tetragonopterinae. Lucena (1993) corroborou a hipótese das relações de *Gnathocharax* e relacionou estes gênero junto com os Heterocharacini a *Roestes*,

atualmente incluído em Cynodontidae (Lucena & Menezes, 1998), numa posição mais basal em Characidae.

Outra subunidade da subfamília Characinae inclui *Cynopotamus*, *Acestrocephalus* e *Galeocharax*, proposta como uma subfamília distinta, Cynopotaminae, por Menezes (1976). Posteriormente, no entanto, Menezes questionou o posicionamento de Cynopotaminae fora de Characinae através de comunicação pessoal (Weitzman & Vari, 1987). Anteriormente, Géry & Vu-Tân-Tuê (1963) já haviam considerado estes táxons mais relacionados aos gêneros *Charax* e *Roestes*. *Cynopotamus*, *Acestrocephalus* e *Galeocharax* resultaram em um agrupamento parafilético no estudo de Lucena (1993), mas resultaram em um grupo monofilético em análises subsequentes (Lucena, 1998; 2000a). Mirande (2009) também incluiu estes três gêneros em sua análise que resultaram em um grupo monofilético dentro da subfamília Characinae.

A hipótese de grupo irmão entre *Charax* e *Roeboides* tem sido considerada um consenso por vários autores (Howes, 1976; Lucena, 1993; 1998; 2000a; Mirande, 2009). Já o gênero *Acanthocharax* foi proposto como mais relacionado ao clado *Charax* e *Roeboides* (Lucena, 1998), embora tenha sido relacionado a um grupo mais inclusivo de Characinae em outras hipóteses (Lucena, 1993; 2000a).

Por fim, o posicionamento filogenético de *Priocharax* ainda é desconhecido. As duas espécies conhecidas são consideradas miniatura *sensu* Weitzman & Vari (1988), com tamanho variando entre 11-17 mm de comprimento padrão, e apresentam redução de muitas estruturas anatômicas (e.g., sistema látero-sensorial, número de escamas e raios, ossos da cabeça) o que dificulta a codificação de muitos dos caracteres em uma análise filogenética. Weitzman & Vari (1987) propuseram, com base na presença de numerosos dentes cônicos e maxilares alongados, que *Priocharax* fosse mais relacionado aos Characinae e o gênero resultou como o mais basal de Characinae em hipóteses propostas posteriormente (Lucena, 1998; 2000a). Contudo, a ausência de muitos caracteres em *Priocharax* pode representar uma condição especializada e não necessariamente significar um posicionamento basal deste gênero na subfamília.

Além da questão relacionada ao monofiletismo de Characinae e às hipóteses por vezes divergentes no que diz respeito ao reconhecimento e às relações de suas subunidades, outro problema ainda em aberto refere-se às relações desta subfamília com os demais Characiformes. Com base na presença de dentes cônicos, boca em posição oblíqua e formato do corpo, *Gilbertolus* e *Roestes* (= Roestinae) e *Cynodon*, *Hydrolycus*

e *Rhaphiodon* (= Cynodontinae) já foram relacionados aos Characinae por diversos autores ao longo da história da classificação desta subfamília (e.g., Eigenmann, 1922; Howes, 1976; Géry, 1977). Embora *Roestes* tenha sido relacionado a alguns gêneros de Characinae no estudo de Lucena (1993), mais recentemente este gênero foi incluído com *Gilbertolus* na subfamília Roestinae, proposta como grupo-irmão de Cynodontinae (Lucena & Menezes, 1998), hipótese já levantada anteriormente por Howes (1976). Ambas as subfamílias (= Cynodontidae) foram consideradas grupo-irmão de *Acestrorhynchus* (Acestrorhynchidae), porém a relação deste clado com os Characinae não foi investigada (Lucena & Menezes, 1998). Anteriormente, Géry (1977) havia proposto uma relação de parentesco entre *Acestrorhynchus* e Characinae, inferido através da classificação fornecida pelo autor que considerou duas tribos (Characini e Acestrorhynchini) na subfamília Characinae. Géry (1977) considerou ainda uma terceira tribo em Characinae (Bramocharacini) para incluir o gênero *Bramocharax*, possivelmente mais relacionado a representantes de “Tetragonopterinae” (Rosen, 1972; Howes, 1976; Mirande, 2009).

Em um contexto filogenético mais amplo, a recente análise de Moreira (2007) incluiu representantes de quatro gêneros de Characinae que não resultaram em um agrupamento monofilético, sendo um clado formado por *Charax* e *Galeocharax* mais relacionado a *Oligosarcus*, *Gnathocharax* mais relacionado a *Roeboexodon*, e *Phenacogaster* mais próximo de representantes de Cheirodontinae e outros Characidae *incertae sedis* (*sensu* Lima *et al.*, 2003). Mirande (2009) propôs que o clado formado pelos gêneros *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides* seria o grupo-irmão dos gêneros *Bryconexodon*, *Exodon* e *Roeboexodon*. Com base nisso, o autor incluiu todos estes gêneros em uma nova definição de Characinae e propôs Rhoadsiinae como grupo-irmão desta subfamília.

Análises baseadas em caracteres moleculares incluindo representantes de Characinae *sensu* Lucena & Menezes (2003) ainda são escassas e limitadas no número de gêneros incluídos. Dentre os 53 táxons terminais utilizados por Ortí & Meyer (1997) apenas *Cynopotamus* e *Gnathocharax* foram incluídos como representantes da subfamília, e estes foram propostos como mais relacionados a Cheirodontinae e Ctenoluciidae, respectivamente. A análise de Calcagnotto *et al.* (2005) incluiu 135 táxons terminais e um número maior de caracteres, mas incluiu apenas *Roeboides* como representante de Characinae, que foi posicionado em um clado com *Exodon*, mais relacionado aos Cheirodontinae. Mais recentemente, Javonillo *et al.* (2010) realizaram

uma ampla análise molecular da família Characidae, incluindo *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Gnathocharax*, *Phenacogaster* e *Roebooides* como representantes de Characinae *sensu* Lucena & Menezes (2003). Como resultado, os autores propuseram um clado reunindo quatro deles (*Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roebooides*) e *Gnathocharax* resultou em uma posição mais basal em Characidae, não relacionado aos quatro primeiros.

A falta de uma diagnose de Characinae *sensu* Lucena & Menezes (2003) com base em caracteres derivados dificulta considerações sobre a posição filogenética de vários outros táxons que já foram relacionados em diversas ocasiões aos representantes desta subfamília, mas que atualmente são considerados *incertae sedis* em Characidae (*sensu* Lima et al., 2003). A inclusão ou exclusão destes táxons de Characinae também tem implicações no reconhecimento do monofiletismo da subfamília. Exemplos incluem *Serrabrycon* Vari (Weitzman & Vari, 1987), *Genycharax* Eigenmann (Howes, 1976; Géry, 1977) além de *Exodon* e *Roeboexodon* (Eigenmann, 1912; Géry, 1959; Myers, 1960; Géry, 1977), entre outros. Neste contexto, *Phenacogaster* é um exemplo de um táxon tradicionalmente classificado em Tetragonopterinae (e.g., Géry, 1977) e que, com base na re-interpretação de caracteres morfológicos, passou a ser relacionado aos Characinae (Malabarba & Lucena, 1995; Lucena, 1998).



Tendo em vista o panorama exposto acima, propôs-se um estudo filogenético de Characinae cujos objetivos principais foram:

1. Testar o monofiletismo de Characinae *sensu* Lucena & Menezes (2003);
2. Propor uma hipótese de relações entre os gêneros de Characinae *sensu* Lucena & Menezes (2003);
3. Discutir a questão das relações entre os gêneros de Characinae *sensu* Lucena & Menezes (2003) e os demais Characiformes.

## TÁXONS INCLUÍDOS

Foram selecionadas 35 espécies representantes dos 12 gêneros incluídos em Characinae por Lucena & Menezes (2003) (*Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys*, *Phenacogaster*, *Priocharax* e *Roeboides*). Visando-se amostrar a variação morfológica em cada gênero, foram incluídas quatro das oito espécies de *Acestrocephalus* (*A. acutus*, *A. pallidus*, *A. sardina* e *A. stigmatus*), quatro das 16 espécies de *Charax* (*C. condei*, *C. gibbosus*, *C. pauciraditatus* e *C. stenopterus*, sendo *C. gibbosus* a espécie-tipo do gênero e de Characiformes), cinco das 12 espécies de *Cynopotamus* (*C. gouldingi*, *C. juruena*, *C. kinkaidi*, *C. tocantinensis* e *C. xinguano*), três das 11 espécies de *Phenacogaster* (*P. calverti*, *P. franciscoensis*, *P. tegatus*) e uma ainda não descrita (*Phenacogaster* spE, Lucena, Z., 2003), uma das duas espécies de *Priocharax* (*P. ariel*), seis das 19 espécies de *Roeboides* (*R. affinis*, *R. descavadensis*, *R. dientonito*, *R. myersii*, *R. occidentalis* e *R. xenodon*), além de todas as espécies de *Galeocharax* e *Heterocharax*, (quatro e três, respectivamente) e as quatro espécies dos gêneros monotípicos (*Acanthocharax*, *Gnathocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*).

Foram incluídos também representantes de outras sete subfamílias de Characidae (Aphyocharacinae, Bryconinae, Cheirodontinae, Iguanodectinae, Glandulocaudinae, Serrasalminae e Tetragonopterinae), além de alguns Characidae *incertae sedis* (Lima *et al.*, 2003) que representam formas generalizadas nesta família (i.e., *Astyanax*, *Bryconops*, *Gymnocorymbus*, *Hyphessobrycon*, *Oligosarcus* e *Salminus*), e outros que já foram previamente relacionados a representantes de Characinae (i.e., *Bryconexodon*, *Exodon* e *Roeboexodon*). Foram incluídos ainda representantes de outras famílias de Characiformes que também já foram relacionados aos Characinae ou que compartilham características similares a alguns representantes desta subfamília. Assim, foram utilizados representantes de todos os gêneros atualmente incluídos em Cynodontidae (*Cynodon*, *Gilbertolus*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Roestes*), além de *Acestrorhynchus* (representando Acestrorhynchidae). Outras famílias (i.e., Ctenoluciidae, Erythrinidae, Hemiodontidae e Hepsetidae) também foram representadas na análise através de um gênero cada com o intuito de se levar em consideração as características morfológicas destes táxons. *Xenocharax*, representando a família Distichodontidae, foi incluído como

representante de uma linhagem basal de Characiformes (Vari, 1979; Fink & Fink, 1981; 1996).

A maior parte dos exemplares utilizados no presente estudo é proveniente da coleção ictiológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (MZUSP). Exemplares adicionais foram obtidos por empréstimos do Natural History Museum, Londres, Inglaterra (BMNH), Museo de Ciencias Naturales de Guanare, Guanare, Venezuela (MCNG) e Royal Ontario Museum, Toronto, Canadá (ROM). Os exemplares examinados estão listados abaixo. As identificações das espécies examinadas foram confirmadas através do trabalho de Géry (1977) e revisões taxonômicas recentes focadas em táxons incluídos em Characinae por Lucena & Menezes (2003) (i.e., Lucena 1987; 1988; 1989; 2000; 2001; 2003; 2007; Lucena, Z., 2003; Menezes, 1976; 1977; 1987a; 2006; 2007a; 2007b; Toledo-Piza, 2000b; Weitzman & Vari, 1987) ou representantes de outras linhagens de Characiformes (Menezes, 1974; 1987b; Menezes & Lucena, 1998; Menezes & Weitzman, 1990; Vari, 1995; Toledo-Piza & Menezes, 1996; Toledo-Piza *et al.*, 1999; Toledo-Piza, 2000a; Lima, 2001; Souza-Lima, 2003).

### **PREPARAÇÃO DO MATERIAL E CARACTERES EXAMINADOS**

Os 151 caracteres examinados no presente estudo incluem morfologia externa, anatomia dos músculos da face e pseudotímpano, e osteologia. Os exemplares para estudo miológico foram corados com os corantes Azul de Alcian e Vermelho Alizarina para contrastar, respectivamente, cartilagens e tecidos ósseos da musculatura em uma adaptação da técnica de coloração de Taylor & van Dyke (Mattox, 2005). O material para estudo osteológico foi preparado segundo a técnica de coloração e diafanização de Taylor & van Dyke (1985). A nomenclatura miológica empregada seguiu a utilizada por Winterbottom (1974), Howes (1976) e Vari (1979) para os músculos da face e de Malabarba (1998) e Menezes (2006) no que diz respeito ao pseudotímpano. A nomenclatura osteológica seguiu a sugerida por Weitzman (1962) com as seguintes modificações utilizadas por autores subseqüentes (e.g., Vari, 1979; 1995; Toledo-Piza, 2000a; 2007; Zanata & Vari, 2005): mesetmóide no lugar de etmóide, vômer substituindo pré-vômer, epocciptal no lugar de epiótico, ceratohial anterior substituindo ceratohial, e ceratohial posterior no lugar de epihial. Na osteologia, foi utilizada a

tradução para o Português proposta por Castro & Castro (1987) com exceção de algumas palavras hifenizadas (i.e., basi-hial, cerato-hial, corono-meckeliano, infra-orbital, orbito-esfenóide, pró-ótico, supra-occipital, supra-orbital) cujos hífen foram suprimidos seguindo a recente reforma ortográfica da Língua Portuguesa, e de hipial, pré-opérculo superior e radial mediano que foram substituídos por hipohial, supra pré-opérculo e radial medial, respectivamente. Os caracteres foram ilustrados através de desenhos esquemáticos em grafite com base em fotografias digitais dos músculos ou através de câmera clara no caso do material diafanizado e corado. Nas figuras, tecido cartilaginoso foi representado por pequenos círculos. Em algumas figuras, setas indicam estados de caracteres indicados entre colchetes pelo número do caráter e o estado ilustrado. As imagens foram digitalizadas e editadas com auxílio do programa Adobe Photoshop 6.0.

A presença de neuromastos superficiais na cabeça, alguns deles organizados em linhas de neuromastos ou *pitlines*, é uma característica comum a vários gêneros incluídos em Characinae por Lucena & Menezes (2003) (e.g., Malabarba & Lucena, 1995; Lucena, 1998). Assim, foi realizado um estudo detalhado destes neuromastos através de microscopia eletrônica de varredura (MEV) nos gêneros *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Lonchogenys*, *Phenacogaster* e *Roeboides* buscando um melhor entendimento sobre estas estruturas. Os exemplares utilizados na MEV foram dissecados com um corte transversal aproximadamente na margem posterior da cabeça. As cabeças foram inicialmente desidratadas em série de álcool de 70%, 80%, 90% e 100%, mudando-se a solução a cada 24 horas, sendo que a solução de álcool 100% foi trocada três vezes também a cada 24 horas. Em seguida, as cabeças foram desidratadas em ponto-crítico de gás carbônico com o aparelho CPD 030 - Balzers, coladas em suportes de alumínio (*stubs*) com fita dupla-face através da superfície seccionada de cada uma (i.e., com a extremidade anterior da cabeça voltada para cima) e metalizadas com ouro utilizando o metalizador SCD 050 - Balzers. O material foi então examinado através de MEV com o microscópio DSM 940 - Zeiss, analisando-se as superfícies laterais, dorsal e ventral da cabeça. As imagens foram capturas com auxílio do programa Scandium em computador acoplado ao microscópio. A nomenclatura utilizada no estudo dos neuromastos superficiais seguiu a empregada por Webb (1989) e Webb & Northcutt (1997).

Os caracteres são descritos iniciando-se pelos de morfologia externa, seguidos pelos de miologia e por fim os osteológicos. Esta seqüência segue a ordem em que os

complexos anatômicos foram estudados e corresponde aproximadamente a seqüência em que as estruturas podem ser acessadas no material examinado (das estruturas mais superficiais às mais internas no corpo). A apresentação dos complexos osteológicos segue a seqüência utilizada por Weitzman (1962), com pequenas alterações. Na descrição e discussão dos caracteres, os índices de consistência (IC) e retenção (IR) são apresentados após o enunciado de cada caráter.

### ANÁLISE FILOGENÉTICA

A análise filogenética seguiu os princípios originalmente propostos por Hennig (1966), posteriormente detalhados e elaborados por Nelson & Platnick (1981), Wiley (1981), e Wiley *et al.* (1991), entre outros. Os caracteres multi-estado foram analisados de forma não ordenada. Os caracteres foram polarizados pelo método da comparação com grupo-externo (Nixon & Carpenter, 1993). *Xenocharax* foi o táxon utilizado para enraizar a análise. A matriz (APÊNDICE 1) foi construída e submetida à análise cladística através do programa TnT 1.1 - *Tree Analysis using New Technology* (Goloboff *et al.*, 2003; 2008). As buscas por árvores mais parcimoniosas utilizaram o algoritmo TBR (*tree bisection reconnection*), com base em Árvores de Wagner geradas à partir de 1000 *random seeds* e 1000 réplicas, com 100 árvores retidas por réplica. Cladogramas de Consenso Estrito foram utilizados para resumir as hipóteses mais parcimoniosas obtidas.

A maioria dos caracteres incluídos na análise não pôde ser diretamente codificada em *Priocharax*, e foram codificados como inaplicáveis (?) neste gênero. Por outro lado, caracteres de morfologia externa, do pseudotímpano e um do esqueleto caudal puderam ser acessados de forma inequívoca nos exemplares de *Priocharax* examinados e estes são explicitados na descrição e discussão dos caracteres. Além disso, utilizou-se informação na descrição original do gênero (Weitzman & Vari, 1987) para se codificar um caráter do aparelho de Weber. Por causa da grande quantidade de caracteres inaplicáveis em *Priocharax*, foram feitas duas análises, uma sem incluir *Priocharax* e outra incluindo este gênero. Portanto, para a grande maioria dos caracteres, a descrição e discussão não se aplicam a *Priocharax*, salvo nos casos mencionados acima. Os índices de consistência e retenção apresentados para cada caráter referem-se à análise sem incluir *Priocharax*. Um estudo detalhado da anatomia

deste gênero buscando-se comparações com estágios ontogenéticos iniciais de outros representantes da ordem está sendo planejado e deverá preencher a lacuna no conhecimento sistemático de *Priocharax*.

## MATERIAL EXAMINADO

Os exemplares examinados no presente estudo estão organizados abaixo, separados em três conjuntos incluindo (i) os representantes de Characinae *sensu* Lucena & Menezes (2003), (ii) os representantes de outras linhagens de Characidae não Characinae e (iii) os representantes de outras famílias de Characiformes. Em seguida, são listados alguns exemplares examinados como material adicional. As espécies estão organizadas em ordem alfabética, e para cada lote são fornecidos acrônimo e número de registro na instituição, número de exemplares examinados, amplitude do comprimento padrão (mm CP), número de exemplares diafanizados e corados (c&s) e amplitude do comprimento padrão e/ou número de exemplares preparados para microscopia eletrônica de varredura (MEV) e comprimento padrão, localidade de coleta, estado ou departamento e país.

### **Characinae sensu Lucena & Menezes (2003):**

*Acanthocharax microlepis*, MZUSP 58229, 1 c&s, 46.5 mm CP, Tambikabo, Guiana; ROM 64116, 1, 52.1 mm CP, Kurupukari, Rio Essequibo, Guiana; ROM 64126, 1, 51.2 mm CP, Rio Essequibo, Guiana.

*Acestrocephalus acutus*, MZUSP 93262, 2, 103.1-107.1 mm CP, 1 c&s, 107.1 mm CP, Cachoeira da Velha, Rio Novo, afluente do Rio do Sono, afluente do Rio Tocantins, Tocantins, Brasil.

*Acestrocephalus pallidus*, MZUSP 63311 (parátipos), 4, 42.9-59.0 mm CP, 1 c&s, 48.3 mm CP, 1 MEV, 47.2 mm CP, Rio Machado, afluente do Rio Madeira, Rondônia.

*Acestrocephalus sardina*, MZUSP 29241, 4, 51.8-69.6 mm CP, 1 c&s, 62.1 mm CP, Rio Marauíá, afluente do Rio Negro, Amazonas, Brasil.

*Acestrocephalus stigmatus*, MZUSP 94216, 4, 74.8-95.7 mm CP, 1 c&s, 85.0 mm CP, Rio Culuene, afluente do Rio Xingu, Mato Grosso, Brasil.

*Charax condei*, MZUSP 74262, 4, 46.5-49.0 mm CP, 1 c&s, 49.0 mm CP, 1 MEV, 48.2 mm CP, Igarapé Jaradá, Rio Cuieiras, afluente do Rio Negro, Amazonas, Brasil.

*Charax gibbosus*, MZUSP 10673, 1 c&s, 85.4 mm CP, Riacho Marowijne, Brokopondo, Suriname; MZUSP 63282, 4, 54.8-71.1 mm CP, 1 c&s, 61.2 mm CP, 1 MEV, 54.8 mm CP, Rio Tefé, Amazonas, Brasil.

*Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 4, 65.1-68.4 mm CP, 1 c&s, 68.4 mm CP, 1 MEV, 65.1 mm CP, Lago Timbiras, Rio Capim, Pará, Brasil.

*Charax stenopterus*, MZUSP 9616, 4, 61.7-67.8 mm CP, 1 c&s, 67.8 mm CP, Rio Pelotas, Lagoa dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil.

- Cynopotamus juruena*, MZUSP 95910, 3, 111.9-118.3 mm CP, 1 c&s, 111.9 mm CP, Rio Teles Pires, afluyente do Rio Tapajós, Mato Grosso, Brasil.
- Cynopotamus gouldingi*, MZUSP 77268, 2, 118.1-177.0 mm CP, 1 c&s, 118.1 mm CP, Rio Roosevelt, afluyente do Rio Madeira, Mato Grosso, Brasil.
- Cynopotamus kinkaidi*, MZUSP 19987, 4, 91.7-108.0 mm CP, 1 c&s, 98.2 mm CP, 1 MEV, 91.7 mm CP, barra do Rio Aricó com Rio Cuiabá, afluyente do Rio Paraguai, Mato Grosso, Brasil.
- Cynopotamus tocantinensis*, MZUSP 35493, 4, 145.6-165.8 mm CP, 1 c&s, 145.6 mm CP, Rio Itacaiúnas, afluyente do Rio Tocantins, Pará, Brasil.
- Cynopotamus xinguano*, MZUSP 94196, 3, 97.0-113.7 mm CP, 1 c&s, 97.9 mm CP, Rio Culuene, afluyente do Rio Xingu, Mato Grosso, Brasil.
- Galeocharax goeldii*, MZUSP 92436, 4, 37.6-40.9 mm CP, 1 c&s, 37.6 mm CP, Igarapé Karipuna, Rio Madeira, Rondônia, Brasil.
- Galeocharax gulo*, MZUSP 10443, 4, 137.4-167.7 mm CP, 2 c&s, 137.4-146.2 mm CP, Rio Amazonas entre Santarém e Parintins, Amazonas, Brasil; MZUSP 62839, 1 c&s, 129.9 mm CP, Rio Teles Pires, afluyente do Rio Tapajós, Mato Grosso, Brasil.
- Galeocharax hleralis*, MZUSP 19984, 4, 66.0-79.3 mm CP, 1 c&s, 66.0 mm CP, alagados marginais do Rio Cuiabá, afluyente do Rio Paraguai, Mato Grosso, Brasil.
- Galeocharax knerii*, MZUSP 10480, 3, 88.8-132.9 mm CP, 1 c&s, 88.8 mm CP, 1 MEV, 95.2 mm CP Ilha Solteira, Rio Paraná, São Paulo, Brasil.
- Gnathocharax steindachneri*, MZUSP 7467, 3 c&s, 22.8-30.0 mm CP, igarapé no Rio Sanabani, Amazonas, Brasil; MZUSP 74296, 25, 25.3-36.6 mm CP, 1 c&s, 35.8 mm CP, 1 MEV, 30.7 mm CP, Igarapé Sirinau, Rio Cuieiras, afluyente do Rio Negro, Amazonas, Brasil.
- Heterocharax leptogrammus*, MZUSP 55725, 4, 25.6-28.6 mm CP, 1 c&s, 25.6 mm CP, Rio Negro abaixo do Rio Daraá, Amazonas, Brasil; MZUSP 55724, 3 c&s, 23.1-27.2 mm CP, lago central na Ilha de Buiu-açú, Rio Negro, Amazonas, Brasil.
- Heterocharax macrolepis*, MZUSP 58227, 2 c&s, 24.4-26.8 mm CP, Rio Nanay, Santa Clara, Peru; MZUSP 62322, 4, 29.9-33.0 mm CP, 1 c&s, 33.0 mm CP, 1 MEV, 29.9 mm CP, Rio Tefé, Amazonas, Brasil.
- Heterocharax virgulatus*, MZUSP 27096, 4, 22.9-27.5 mm CP, 1 c&s, 22.9 mm CP, igarapé Jacaré, Rio Tapajós, Pará, Brasil; MZUSP 29227, 4 c&s, 26.1-34.9 mm CP, lago central na Ilha de Buiu-açú, Rio Negro, Amazonas, Brasil; MZUSP 31141, 2 c&s, 25.0-36.1 mm CP, Rio Negro na boca do Rio Urubaxi, Amazonas, Brasil. MZUSP 58000 (parátipos), 3 c&s, 30.3-31.8 mm CP, Rio Negro na confluência com Rio Urubaxi, Amazonas, Brasil.
- Hoplocharax goethei*, MZUSP 7136-7263, 1 c&s, 25.5 mm CP, igarapé no Rio Sanabani, Amazonas, Brasil; MZUSP 29251, 4 c&s, 17.6-26.5 mm CP, Ilha de Tamaquaré, Rio Negro, Amazonas, Brasil; MZUSP 74284, 4, 29.7-33.4, 1 c&s, 29.7 mm CP, Rio Cuieiras, afluyente do Rio Negro, Amazonas, Brasil.
- Lonchogenys ilisha*, MZUSP 29253, 2 c&s, 48.6-55.8 mm CP, Rio Negro, na confluência com Rio Urubaxi, Amazonas, Brasil; MZUSP 29254, 6, 43.8-52.6 mm CP, 1 c&s, 52.6 mm CP, 1 MEV, 43.8 mm CP, Rio Marauíá, afluyente do Rio Negro, Amazonas, Brasil. MZUSP 29265, 3 c&s, 28.2-44.0 mm CP, Lago do Prato, Anavilhanas, Rio Negro, Amazonas, Brasil; MZUSP 55795, 1 c&s, 44.6 mm CP, Rio Negro, à jusante do Rio Cuieiras, Amazonas, Brasil.
- Phenacogaster calverti*, MZUSP 83977, 4, 28.7-34.1 mm CP, 1 c&s, 29.7 mm CP, 1 MEV, 28.7 mm CP, Rio Manuel Alves, afluyente do Rio Tocantins, Tocantins, Brasil.
- Phenacogaster franciscoensis*, MZUSP 53406, 4, 43.6-47.2 mm CP, 1 c&s, 47.2 mm CP, 1 MEV, 43.6 mm CP, riacho afluyente do Rio Tocantinzinho, Tocantins, Brasil.

*Phenacogaster tegatus*, MZUSP 35889, 5, 28.5-37.2 mm CP, 2 c&s, 32.1-34.4 mm CP, 1 MEV, 28.5 mm CP, Rio Piquiri, afluente do Rio Paraguai, Mato Grosso, Brasil.

*Phenacogaster* spE, MZUSP 88851, 4, 42.7-54.0 mm CP, 1 c&s, 46.6 mm CP, Rio Preto da Eva, afluente do Rio Amazonas, Amazonas, Brasil.

*Priocharax ariel*, MZUSP 55099, 8, 12.3-12.9 mm CP, igarapé em São João perto de Tapurucuara, Amazonas, Brasil; MZUSP 55142, 5 c&s, 12.0-12.6 mm CP, Caño Manu, afluente do Rio Casiquiare, Território Federal do Amazonas, Venezuela.

*Roeboides affinis*, MZUSP 20028, 4, 80.1-97.1 mm CP, 1 c&s, 86.8 mm CP, Rio Solimões, Amazonas, Brasil.

*Roeboides descavadensis*, MZUSP 19830, 5, 46.3-65.2 mm CP, 2 c&s, 46.3-55.4 mm CP, 1 MEV, 55.8 mm CP, Rio Cuiabá, afluente do Rio Paraguai, Mato Grosso, Brasil.

*Roeboides dientonito*, MZUSP 27980, 4, 44.0-60.0 mm CP, 1 c&s, 47.8 mm CP, fossa na estrada para rancho Flores Moradas a cerca de 1 km da estrada entre Calabozo e San Fernando, Guarico, Venezuela.

*Roeboides myersii*, MZUSP 26159, 1 c&s, 63.4 mm CP, Rio Ucayali, Coronel Portillo, Peru; MZUSP 34718, 4, 49.8-101,5 mm CP, 1 c&s, 95.1 mm CP, 1 MEV, 49.8 mm CP, Rio Madeira, Rondônia, Brasil.

*Roeboides occidentalis*, MZUSP 35690, 4, 43.5-99.5 mm CP, 1 c&s, 61.1 mm CP, Rio Mamoni, Província de Panamá, Panamá.

*Roeboides xenodon*, MZUSP 54684, 4, 50.5-66.4 mm CP, 1 c&s, 59.1 mm CP, 1 MEV, 64.6 mm CP Riacho Santana, afluente do Rio São Francisco, Bahia, Brasil.

#### **Outros Characidae:**

*Aphyocharax dentatus*, MZUSP 27045, 4, 47.9-64.9 mm CP, 1 c&s, 56.4 mm CP, Cachoeira de Emas, Rio Mogi-Guaçu, São Paulo, Brasil.

*Astyanax fasciatus*, MZUSP 86923, 4, 65.4-75.5 mm CP, 1 c&s, 71.9 mm CP, Rio Tietê, São Paulo, Brasil.

*Brycon amazonicus*, MZUSP 82418, 3, 74.9-91.3 mm CP, 1 c&s, 78.5 mm CP, Rio Atibaia, afluente do Rio Tietê, São Paulo, Brasil.

*Bryconexodon juruena*, MZUSP 62854, 4, 74.7-80.6 mm CP, 1 c&s, 79.8 mm CP, Rio Arinos, próximo à desembocadura do Rio Juruena, afluente do Rio Tapajós, Mato Grosso, Brasil.

*Bryconops caudomaculatus*, MZUSP 47862, 4, 53.2-63.5 mm CP, 1 c&s, 53.2 mm CP, ribeirão Formiguinha, afluente do Rio Tocantins, Tocantins, Brasil.

*Cheirodon interruptus*, MZUSP 19004, 4, 33.9-44.5 mm CP, 1 c&s, 37.0 mm CP, Arroio Fiúza, afluente do Rio Jacuí, Rio Grande do Sul, Brasil.

*Exodon paradoxus*, MZUSP 20507, 4, 51.9-67.1 mm CP, 1 c&s, 52.4 mm CP, Rio Tocantins, Tocantins, Brasil.

*Gymnocorymbus ternetzi*, MZUSP 59791, 4, 30.4-37.4 mm CP, 1 c&s, 30.4, mm CP, Rio Negro Anhla, afluente do Rio Paraguai, Mato Grosso do Sul, Brasil.

*Hyphessobrycon bifasciatus*, MZUSP 53482, 4, 35.4-39.1 mm CP, 1 c&s, 35.4 mm CP, Rio Jacupiranga, afluente do Rio Ribeira de Iguape, São Paulo, Brasil.

*Iguanodectes gei*CPeri, MZUSP 87622, 4, 50.5-54.1 mm CP, 1 c&s, 50.5 mm CP, Rio Preto da Eva, afluente do Rio Amazonas, Amazonas, Brasil.

*Mimagoniates microlepis*, MZUSP 87603, 4, 37.5-43.2 mm CP, 1 c&s, 37.5 mm CP, córrego sem nome afluente do Rio Vermelho em Bertoga, São Paulo, Brasil.

*Odontostilbe paraguayensis*, MZUSP 87947, 4, 43.9-50.7 mm CP, 1 c&s, 44.0 mm CP, Córrego da Lapa, afluente do Rio Tietê, São Paulo, Brasil.

*Oligosarcus paranensis*, MZUSP 87528, 4, 96.2-99.5 mm CP, 1 c&s, 96.2 mm CP, riacho afluente do Rio Claro, afluente do Rio Tietê, São Paulo, Brasil.



*Roeboexodon guyanensis*, MZUSP 36819, 4, 54.3-74.6 mm CP, 1 c&s, 65.7 mm CP, Cachoeira do Espelho, Rio Xingu, Pará, Brasil.

*Salminus brasiliensis*, MZUSP 85578, 3, 77.8-88.2 mm CP, 1 c&s, 77.8 mm CP, vazante à margem da estrada entre Santo Antônio do Leverger e Mimoso, afluyente do Rio Paraguai, Mato Grosso, Brasil.

*Serrasalmus rhombeus*, MZUSP 20103, 4, 83.5-88.9 mm CP, 1 c&s, 88.6 mm CP, Igarapé Manduaçu, Rio Solimões, Amazonas, Brasil.

*Tetragonopterus argenteus*, MZUSP 52120, 4, 47.0-47.1 mm CP, 1 c&s, 47.0 mm CP, Rio Água Fria, afluyente do Rio Tocantins, Tocantins, Brasil.

#### **Characiformes não Characidae:**

*Acestrorhynchus microlepis*, MZUSP 20591, 4, 107.0-115.9 mm CP 1 c&s, 107.4 mm CP, Rio Capim, Pará, Brasil.

*Boulengerella lateristriga*, MZUSP 32138, 3, 145.4-164.4 mm CP, 1 c&s, 145.4 mm CP, Rio Maraujá, afluyente do Rio Negro, Amazonas, Brasil.

*Cynodon septenarius*, MZUSP 15641, 3, 190.8-193.8 mm CP, 1 c&s, 190.8 mm CP, Lago do Leonardo, Reserva Biológica de Trombetas, Pará, Brasil.

*Gilbertolus atratoensis*, BMNH 1924.3.3.46-48, 1 c&s, 88.5 mm CP, Rio Atrato, Quibdo, Colômbia; MZUSP 10663, 1 c&s, 70.0 mm CP, Rio Atrato, Quibdo, Colômbia.

*Gilbertolus alatus*, MCNG 56104, 1, 96.2 mm CP, sem localidade.

*Hemiodus semitaeniatus*, MZUSP 59306, 4, 57.9-64.1 mm CP, 1 c&s, 57.9 mm CP, Rio Negro, afluyente do Rio Paraguai, Mato Grosso do Sul, Brasil.

*Hepsetus odoe*, MZUSP 84469, 2, 118.7-122.1 mm CP, 1 c&s, 118.7 mm CP, Rio Ouémé, Ouémé, Benin, África.

*Hoplias malabaricus*, MZUSP 22111, 3, 94.0-110.1 mm CP, 1 c&s, 94.0 mm CP, Rio Tapajós, Pará, Brasil.

*Hydrolycus scomberoides*, MZUSP 6971, 3, 137.1-176.6 mm CP, 1 c&s, 156.2 mm CP, Rio Madeira, Amazonas, Brasil.

*Hydrolycus wallacei*, MZUSP 58050, 3, 142.2-177.9 mm CP, 1 c&s, 142.2 mm CP, Rio Negro abaixo do Rio Daraá, Amazonas, Brasil.

*Rhaphiodon vulpinus*, MZUSP 24077, 3, 184.0-191.8 mm CP, 1 c&s, 184.0 mm CP, Igarapé Espírito Santo, Rio Tocantins, Pará, Brasil.

*Roestes molossus*, MZUSP 35556, 1 c&s, 103.9 mm CP, Igarapé Joari, Hlaitá, Amazonas, Brasil; MZUSP 52063, 2, 183.9-195.3 mm CP, 1 c&s, 195.3 mm CP, Rio Branco, afluyente do Rio Guaporé, afluyente do Rio Madeira, Mato Grosso, Brasil; MZUSP uncat., 1 c&s, 95.8 mm CP, sem dados adicionais.

*Xenocharax spilurus*, MZUSP 50358, 3, 71.4-103.5 mm CP, 1 c&s, 71.4 mm CP, Gabão, África, sem dados adicionais.

#### **Material adicional:**

##### **Characinae sensu Lucena & Menezes (2003):**

*Charax unimaculatus*, MZUSP 37858, 1 c&s, 56.4 mm CP, lagoa próxima ao Lago Janauacá, Rio Solimões, Amazonas, Brasil.

*Phenacogaster* sp., MZUSP 30873, 2 c&s, 30.9-36.1 mm CP, Rio Itacaiúnas, afluyente do Rio Tocantins, Pará, Brasil.

##### **Outros Characidae:**

*Oligosarcus argenteus*, MZUSP 37257, 1 c&s, 61.5 mm CP, bacias do Leste, Viçosa, Minas Gerais, sem dados adicionais.

*Salminus hillari*, MZUSP 19480, 1 c&s, 101.3 mm CP, Cachoeira de Emas, Rio Mogi-Guaçu, São Paulo, Brasil.

*Serrasalmus* sp, MZUSP 19737, 1, 77.1 mm CP, Lago Jacaré, Rio Solimões acima de Manacapuru, Amazonas, Brasil.

**Characiformes não Characidae:**

*Roestes ogilviei*, MZUSP 9702, 1 c&s, 90.7 mm CP, Rio Juruá, Amazonas, Brasil;  
MZUSP 9704, 1 c&s, 95.9 mm CP, Rio Juruá, Amazonas, Brasil.

## MORFOLOGIA EXTERNA

### 1. Tipo de escama (IC=66; IR=92):

- 0 – ctenóide.
- 1 – ciclóide.
- 2 – espinóide.

A grande maioria dos Characiformes possui escamas do tipo ciclóide, em que a margem posterior é aproximadamente lisa e contínua, sem endentações ou espinhos (Menezes, 1976). As escamas de *Xenocharax* possuem uma série de projeções posteriores separadas do corpo principal da escama, ou cteni, podendo ser classificada como ctenóide periférica na definição de Roberts (1993), que afirmou que este tipo de escama só está presente nos Distichodontidae dentre os Characiformes. Já as espécies de *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax* possuem um tipo diferente de escama, onde as projeções posteriores são contínuas ao corpo principal da escama e estão dispostas em várias séries, podendo ser consideradas espinóides segundo aquele autor. A presença de escamas ctenóides (= espinóide) foi utilizada por Menezes (1976) como uma característica única e exclusiva dos Cynopotaminae. Este tipo de escama também foi encontrado em *Hydrolycus scomberoides*, característica citada por Toledo-Piza (2000) como autapomorfia desta espécie. Roberts (1993) redefiniu os diversos tipos de escamas não-ciclóides, assinalando para *Galeocharax*, além de *H. scomberoides*, o tipo espinóide, em que as projeções espiniformes posteriores da escama são contínuas à superfície lateral da escama. Apesar de o presente estudo ter incluído apenas *Acestrocephalus*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *H. scomberoides* com escamas espinóides, este tipo de escama surgiu independentemente em outras linhagens da ordem como em *Ctenolucius*, *Citharidium*, *Ctenobrycon*, além de espécies de *Potamorhina* e *Psectrogaster* (Vari, 1989a; 1995).

### 2. Escamas na região pré-dorsal (IC=33; IR=33):

- 0 – presentes.
- 1 – ausentes.

Na maioria dos Characiformes examinados, a região anterior à nadadeira dorsal, próximo ao perfil dorsal do corpo, é coberta por escamas ao longo de toda sua superfície até atingir a margem posterior do crânio. Quando presentes, as escamas podem ser do mesmo tamanho que as demais escamas do corpo (i.e., *Phenacogaster*) ou menores do que estas (i.e., *Roeboides*, *Charax gibbosus*). Por outro lado, em duas espécies de *Charax* (*C. condei* e *C. stenopterus*) além de *Acanthocharax* e *Hoplocharax*, a região pré-dorsal é desprovida de escamas em uma ampla área nua entre a base do primeiro raio da nadadeira dorsal e a margem posterior do crânio. *Priocharax*, apesar de possuir poucas e esparsas escamas pelo corpo, possui algumas nesta região, condição diferente do encontrado nos táxons em que a região pré-dorsal é completamente nua. Sendo assim, foi codificado como possuindo escamas nesta região. Géry (1966) considerou a região pré-dorsal completamente desprovida de escamas como uma característica “regressiva” ou “degenerativa”, utilizando-a na diagnose de *Hoplocharax* e citando sua ocorrência também em *Charax rupununi*. Géry (1977) novamente citou a falta de escamas pré-dorsais como características de *Hoplocharax* e *Charax rupununi*, mas a mencionou também em *Charax pauciradiatus*, espécie examinada aqui que possui escamas nesta região do corpo. Curiosamente, o autor não mencionou esta característica em *Asiphonichthys stenopterus* ou *A. condei* (= *Charax*), ambos com a região pré-dorsal nua nos exemplares examinados aqui.

### **3. Número de séries longitudinais de escamas no abdômen, anteriormente às nadadeiras pélvicas (IC=100; IR=100):**

0 – três ou mais.

1 – sempre duas, imbricadas ao longo da linha ventral do corpo.

Na maioria dos Characiformes, a região pré-ventral no abdômen é coberta por três ou mais séries longitudinais de escamas e o perfil ventral é geralmente arredondado ou possui quilha. Em *Phenacogaster*, a região pré-ventral é plana e coberta por duas séries longitudinais de escamas diferenciadas das do restante do corpo, alongadas e sobrepostas ao longo da linha ventral do corpo, dando um aspecto de ziguezague. Esta configuração constitui uma das características diagnósticas do gênero (Eigenmann, 1917, Malabarba & Lucena, 1995) e verificada no presente estudo. Escamas modificadas do restante do corpo também são encontradas na região pré-ventral de algumas espécies de *Roeboides*, mas são sempre dispostas em três ou mais séries

longitudinais. Em *Hoplocharax*, pode haver duas ou três séries longitudinais de escamas, mas no caso de haver apenas duas, elas nunca estão imbricadas entre si, havendo uma área nua entre elas descrita por Géry (1966) para caracterizar este gênero.

Alguns táxons possuem uma quilha na região pré-ventral o que dificulta um pouco a codificação deste caráter. Mesmo assim, em *Gymnocorymbus* há duas séries longitudinais de escamas separadas por uma terceira série central ao longo da margem ventral da quilha. Nos demais táxons com quilha pronunciada (i.e. *Cynodon*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Serrasalmus*), as nadadeiras pélvicas estão dispostas lateralmente no corpo e, entre elas, há sempre mais do que duas séries longitudinais de escamas. Portanto, todos estes táxons foram codificados com o estado plesiomórfico e a condição derivada ficou restrita aos representantes de *Phenacogaster* examinados.

#### **4. Escama axilar na nadadeira pélvica (IC=28; IR=80):**

- 0 – presente e única, sobre a base do primeiro raio da nadadeira.
- 1 – ausente.
- 2 – presente e alongada em bainha de escamas sobre a origem da nadadeira pélvica.

Quando presente, a escama axilar da nadadeira pélvica geralmente é única e contínua à série longitudinal de escamas que tangencia dorsalmente a origem desta nadadeira. Geralmente ela é um pouco mais alongada do que as demais escamas do corpo, podendo ser maior ou com formato diferente, mas frequentemente possui a borda anterior presa ao corpo e a borda posterior livre. Na maioria dos táxons examinados (incluindo *Acestrocephalus*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *Lonchogenys*), a escama axilar é única e cobre normalmente apenas a base do primeiro raio da nadadeira pélvica (FIG. 1A). Menezes (1976) mencionou esta estrutura na descrição dos representantes de Cynopotaminae (*Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*) e ela está representada na ilustração de *Lonchogenys* apresentada por Géry (1977), mas nenhum dos dois autores a discutiu em um contexto mais amplo em Characiformes. Em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* a série longitudinal de escamas de onde se origina a escama axilar continua dorsalmente ao longo da base da nadadeira pélvica como uma bainha de escamas, cobrindo dorsalmente a base dos raios da nadadeira. Em *Hydrolycus* esta condição é mais conspícua e a margem posterior da bainha ultrapassa a margem posterior da origem da própria nadadeira (FIG. 1C). A condição encontrada nos

Cynodontinae foi codificada com um estado exclusivo. Por outro lado, *Acanthocharax*, *Charax*, *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Phenacogaster*, *Priocharax* e *Roeboides* não apresentam escama axilar na nadadeira pélvica e esta característica foi considerada derivada nestes táxons (FIG. 1B). Dentre os representantes das demais linhagens de Characiformes, a escama axilar só não foi observada em *Boulengerella* e *Roestes*.

##### **5. Disposição das séries longitudinais de escamas da região abdominal, entre cintura pélvica e ânus (IC=12; IR=75):**

0 – séries longitudinais contínuas ao redor da superfície ventral, que geralmente é arredondada, sem quilha ou fenda formada pelas escamas.

1 – série longitudinal ventral de cada lado do corpo formando uma quilha e definindo uma fenda com a série contralateral.

Na maioria dos Characiformes examinados, a superfície ventral do corpo anterior ao ânus é lisa, sem uma quilha ou fenda. *Acanthocharax*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *Roeboides* possuem uma condição distinta em que a série longitudinal de escamas mais ventral de cada lado do corpo se encontram e sobrepõem-se ao longo da linha mediana, formando uma fenda longitudinal na região anterior ao ânus. Muitas vezes as séries longitudinais de escamas de ambos os lados entendem-se ventralmente, originando uma pequena quilha no meio da qual se situa a fenda. Esta fenda é contígua ao poro urogenital e prolonga-se anteriormente até a região da cintura pélvica. À partir daí, a fenda está ausente anteriormente e a superfície ventral do corpo é coberta por escamas como nos demais táxons. Dentre os demais representantes de Characiformes, uma fenda similar foi encontrada em *Brycon*, *Gymnocorymbus*, *Mimagoniates* e *Serrasalmus*, além de *Gilbertolus* e todos Cynodontinae. Nos táxons com quilha na região pré-ventral, a fenda conflui anteriormente com a quilha ventral (no caso de *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*) ou desaparece, dando lugar à margem ventral coberta por escamas. Em *Serrasalmus*, a fenda continua anteriormente ao longo da quilha e envolve dorso-lateralmente o serrilhado característico deste gênero. *Priocharax* foi codificado como inaplicável já que possui escamas dispostas de maneira esparsa no corpo, tornando difícil determinar se há ou não descontinuidade nas séries longitudinais de escamas ao longo da linha média ventral.

## 6. Bainha de escamas ao longo da base da nadadeira anal (IC=12; IR=30):

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

A presença de escamas formando uma bainha ao longo da base da nadadeira anal tem sido utilizada para diagnosticar muitas espécies de Characidae (e.g., Fink & Weitzman, 1974; Bertaco & Malabarba, 2005; 2007; Bertaco & Lucena, 2006; Carvalho & Bertaco, 2006; Bertaco *et al.*, 2007). Esta bainha pode estar presente no terço ou na metade anterior da base da nadadeira ou ainda estar presente em quase toda ou toda a extensão desta. Frequentemente, quando a bainha de escamas está restrita anteriormente, ela é composta de apenas uma série longitudinal de escamas. Já quando ela está presente ao longo de toda a base da nadadeira, ela possui duas ou mais séries de escamas, pelo menos anteriormente. A única exceção a este padrão é *Hoplías*, que apresenta bainha completa com apenas uma série longitudinal de escamas. No entanto, dado a complexidade da variação nesta característica, optou-se por codificar um caráter binário representando somente a ausência ou presença da bainha de escamas na nadadeira anal. A bainha de escamas ao longo da nadadeira anal está ausente em *Charax condei*, *Heterocharax leptogrammus*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys* e *Roeboides dientonito* além de *Boulengerella*, *Bryconops*, *Hemiodus*, *Iguanodectes*, *Mimagoniates* e *Xenocharax*. Assim, a maioria dos táxons incluídos nesta análise foi codificada com o estado “1”.

## 7. Escamas na nadadeira caudal (IC=50; IR=81):

- 0 – restritas à base dos raios.
- 1 – cobrindo os lobos pelo menos parcialmente na região mediana da nadadeira.
- 2 - cobrindo os lobos pelo menos parcialmente nas margens dorsal e ventral da nadadeira.

A presença de escamas na nadadeira caudal já foi utilizada para identificar grupos de gêneros de Characidae (e.g., Géry, 1977) e, apesar de na maioria dos táxons estudados as escamas estarem restritas posteriormente à base dos raios da nadadeira caudal, duas variações foram encontradas neste padrão. Na primeira delas, os raios medianos desta nadadeira estão parcialmente cobertos por escamas na região central da altura do pedúnculo caudal, condição encontrada em *Galeocharax* e *Cynopotamus* (com

exceção de *C. xinguano*), além de *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*. Na outra condição, as séries de escamas se prolongam posteriormente ao longo das margens dorsal e ventral da nadadeira caudal, cobrindo os lobos desta nadadeira dorsal e ventralmente, e não medianamente como no estado 1. Esta condição foi encontrada exclusivamente em *Tetragonopterus*.

**8. Disposição da porção posterior do canal nas escamas da linha lateral (IC=66; IR=83):**

- 0 – paralela ao eixo longitudinal do corpo.
- 1 – inclinada ventralmente.
- 2 – bifurcada, com um ramo delgado dorsal e outro ventral.

Na maioria dos táxons estudados, o canal da linha lateral das escamas é único e paralelo ao eixo longitudinal do corpo. Nas espécies de *Heterocharax*, além de *Cynopotamus kinkaidi*, a região posterior do canal é voltada ventralmente e ele abre-se no sentido póstero-ventral. *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* possuem uma condição única em que o canal central divide-se em dois mais canalículos delgados posteriormente ao centro da escama originando um canalículo dorsal e um ventral, que podem estar subdivididos e anastomosados. Este caráter foi codificado como inaplicável em *Priocharax* já que não possui linha lateral.

## MIOLOGIA

**9. Pseudotímpano (IC=14; IR=80):**

- 0 – presente.
- 1 – ausente.

Pseudotímpano é um hiato na musculatura hipaxial do corpo que expõe a bexiga natatória ântero-lateralmente na região humeral na altura das primeiras costelas (FIG. 2). Sua posição no corpo varia um pouco, bem como seu tamanho e os músculos que o delimitam, mas ele geralmente tem formato aproximadamente triangular, localiza-se imediatamente ventral ao nervo da linha lateral que corre ao longo do septo horizontal, e é freqüentemente preenchido por tecido adiposo. Um pseudotímpano foi observado em



*Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys*, *Phenacogaster*, *Priocharax* e *Roebooides*, além de *Cheirodon*, *Gilbertolus*, *Odontostilbe*, *Rhaphiodon*, *Roestes*, *Serrasalmus*, *Tetragonopterus* e *Xenocharax*. Em *Aphyocharax*, *Astyanax*, *Bryconexodon*, *Bryconops*, *Exodon*, *Hyphessobrycon* e *Roeboexodon*, a musculatura hipaxial é contínua na região humeral. No entanto, no local onde o pseudotímpano normalmente estaria presente, há uma concavidade na musculatura hipaxial com formato similar a um pseudotímpano típico, mas sem que a bexiga natatória esteja exposta lateralmente, característica já observada anteriormente por Malabarba (1998) (i.e., *Aphyocharax*, *Astyanax* e *Hyphessobrycon*). Por esta razão, todos estes táxons foram codificados como não possuindo o pseudotímpano.

Devido à variação de posição e músculos delimitadores observada no pseudotímpano, associado à sua distribuição em linhagens aparentemente distintas de Characiformes, Böhlke (1953) e Malabarba (1998) consideraram que esta estrutura poderia não ser homóloga em todos estes táxons. Este último autor, contudo, propôs também que algumas destas características poderiam ser utilizadas em hipóteses de homologia do pseudotímpano, interpretando a presença de pseudotímpano entre a primeira e a segunda costela como uma sinapomorfia de Cheirodontinae. Zanata & Vari, (2005) interpretaram a presença de pseudotímpano anterior à primeira costela como uma autapomorfia do alestídeo *Lepidarchus*. Estudos mais recentes em andamento têm demonstrado que o pseudotímpano é uma estrutura encontrada em um número maior de táxons do que se conhecia previamente, estando presente inclusive em muitas espécies das demais ordens de Otophysi (Moreira *et al.*, 2007). No presente estudo, verificou-se que o pseudotímpano está presente em *Xenocharax*, considerado um dos representantes mais basais em Characiformes (Vari, 1979; Fink & Fink, 1981), o que corrobora a hipótese de que a presença desta estrutura poderia constituir uma plesiomorfia da ordem.

### 10. Posição do pseudotímpano em relação às costelas (IC=80; IR=90):

- 0 – maior parte entre primeira e segunda costela, mas com pequena porção anterior à primeira costela.
- 1 – restrito à região anterior à primeira costela.
- 2 – restrito entre primeira e segunda costela.
- 3 – longitudinalmente alongado entre segunda e quinta costelas.
- 4 – alto e longitudinalmente alongado, preenchido por estrutura muscular.

Foram verificados cinco padrões relacionados à posição do pseudotímpano no corpo. No primeiro padrão, o pseudotímpano está localizado principalmente entre a primeira e a segunda costela, mas há uma pequena abertura anteriormente à primeira costela (FIGS. 2A, B e E). Esta condição ocorre em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*, além de *Xenocharax*. Um segundo padrão, encontrado em *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys* e *Priocharax*, além de *Gilbertolus* e *Roestes*, é definido pelo pseudotímpano estar restrito à região anterior à primeira costela (FIGS. 2C, D e F). No terceiro padrão, o pseudotímpano está delimitado pela primeira e segunda costela, sem que haja um hiato muscular anterior à primeira costela. Este padrão só foi encontrado em *Cheirodon*, *Odontostilbe* e *Tetragonopterus*. Os dois últimos padrões (estados 3 e 4) codificam pseudotímpanos com formato e posição muito peculiares, encontrados apenas em *Rhaphiodon* e *Serrasalmus*, respectivamente. Em *Rhaphiodon*, o hiato muscular é alongado longitudinalmente estendendo-se entre a segunda e quinta costela, e tem formato triangular afilando-se posteriormente. Em *Serrasalmus*, o hiato é muito amplo e estende-se entre a primeira e a terceira costela. No entanto, boa parte do espaço entre a primeira e segunda costela e todo o espaço entre a segunda e a terceira é preenchido por uma estrutura similar a um grande pacote muscular que envolve a bexiga natatória, fazendo com que somente sua porção mais anterior esteja exposta lateralmente. Os táxons que não possuem pseudotímpano foram codificados como inaplicáveis para este caráter.

Malabarba (1998) considerou dois caracteres independentes, um referindo-se à presença do pseudotímpano anteriormente à primeira costela e o outro à sua presença entre a primeira e a segunda costela. Na análise de Cheirodontinae apresentada por este autor, a presença de pseudotímpano entre a primeira e a segunda costela, foi proposta como uma sinapomorfia desta subfamília. Alternativamente, no presente estudo

interpretou-se a presença do pseudotímpano como primariamente homóloga e optou-se por dar ênfase às diferentes posições em que o hiato muscular pode estar localizado. Desta forma, a condição de Cheirodontinae continua a ser interpretada como derivada, porém convergente em *Tetragonopterus*, mas adiciona-se um estado a mais, a do pseudotímpano entre a região anterior à primeira costela e a segunda costela (estado 0).

#### **11. Músculo exposto lateralmente que compõe o limite dorsal do pseudotímpano em vista lateral (IC=60; IR=90):**

- 0 – *lateralis superficialis*.
- 1 – feixes da musculatura epaxial.
- 2 – *lateralis superficialis* anteriormente e *obliquus superioris* posteriormente.
- 3 – *obliquus superioris*.

Nos Characiformes com pseudotímpano, quatro condições distintas estão associadas aos músculos que compõem o limite dorsal do hiato muscular. Na primeira delas, presente em *Acanthocharax*, *Charax*, *Phenacogaster* e *Roeboides* além de *Rhaphiodon*, *Serrasalmus* e *Xenocharax*, o pseudotímpano é margeado dorsalmente principalmente pelo *lateralis superficialis*, um músculo localizado lateralmente ao longo do corpo, dorsal ao septo horizontal (FIGS. 2A-B). Em *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys* e *Priocharax*, além de *Cheirodon* e *Odontostilbe*, o limite dorsal do pseudotímpano é constituído por feixes provenientes da musculatura epaxial que se prolongam ântero-ventralmente, ultrapassando ventralmente o septo horizontal (FIGS. 2C-D). Estes feixes são mais conspícuos na região anterior à primeira costela e confluem anteriormente, conectando-se ao basioccipital e proótico. Nestes casos, o hiato muscular localiza-se mais ventralmente, não atingindo o *lateralis superficialis*, e o *obliquus superioris* está restrito posteriormente à segunda costela. Já em *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax* a porção anterior do pseudotímpano é margeada dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, enquanto que a região posterior é margeada dorsalmente por fibras do *obliquus superioris* (FIG. 2E). Em *Gnathocharax*, além de *Gilbertolus*, *Roestes* e *Tetragonopterus*, o hiato muscular é circunscrito dorsalmente e ventralmente por fibras do *obliquus superioris* (FIG. 2F), sendo que este músculo isola o hiato dorsalmente do *lateralis superficialis* (Malabarba, 1998). Táxons sem pseudotímpano foram codificados como inaplicáveis para este caráter.

Uma questão importante que deve ser abordada antes da apresentação e discussão dos caracteres referentes ao *adductor mandibulae* diz respeito à interpretação das seções deste músculo em *Xenocharax*, considerado um dos representantes mais basais de Characiformes e usualmente utilizado para enraizar análises filogenéticas envolvendo a ordem (Vari, 1979; Fink & Fink, 1981). Vari (1979) foi quem primeiro propôs uma hipótese de relações de parentesco para *Xenocharax* utilizando metodologia cladística e representa ainda hoje a publicação que abordou com maior detalhamento a musculatura cefálica de representantes de Characiformes neste contexto. Apesar de ser um táxon basal em Characiformes, *Xenocharax* é um gênero bastante modificado morfológicamente, apresentando características da musculatura cefálica únicas dentre os Characiformes examinados, o que pode tornar difícil a polarização de alguns caracteres miológicos. Além disso, algumas das hipóteses de homologia das diferentes seções do *adductor mandibulae* formuladas por Vari (1979) são reinterpretadas aqui.

O *adductor mandibulae* de *Xenocharax* possui quatro seções na região facial da cabeça, lateralmente ao suspensório (FIG. 3), além da seção Aw medial à maxila inferior. As quatro seções laterais ao suspensório dispõem-se aproximadamente em quatro planos parassagitais. A seção mais látero-ventral é tubular e muito reduzida, origina-se no quadrado e se insere exclusivamente em um tendão cilíndrico que se conecta à face medial da porção mediana do maxilar, associado ao *ligamentum primordiale*. Esta seção foi interpretada por Vari (1979) como correspondente à A1 (FIG. 3, ventre lateral do *adductor mandibulae* A1). As duas seções intermediárias entre a seção látero-ventral e a seção mais medial possuem inserções distintas, mas suas fibras confluem na região posterior (FIG. 3B, ventre medial do *adductor mandibulae* A1 e *adductor mandibulae* A2). Vari (1979) referiu-se a estas seções como A2-l para designar a porção mais lateral que se insere na margem dorsal do dentário, e A2-m para designar a porção mais medial que se insere em um tecido aponeurótico (i.e., tecido conjuntivo muito resistente e tendinoso que conecta dois ou mais músculos, Kardong, 1997) conectado ao Aw medialmente à mandíbula. Este tecido aponeurótico serve como ponto de inserção também para a seção mais medial do *adductor mandibulae*, referida por Vari (1979) como A3 (FIG. 3, *adductor mandibulae* A3), que se origina ao longo da margem anterior do suspensório e é separado posteriormente de A2-m (*sensu* Vari, 1979) pelo *levator arcus palatini* (ver abaixo). No entanto, este padrão anatômico é passível de reinterpretação se dois critérios importantes na delimitação de homologias de músculos entre táxons forem levados em consideração.

Segundo Kardong (1997) um critério importante no estabelecimento de homologias no estudo da musculatura são as regiões de origem e inserção dos músculos e seus ventres. Como será detalhado adiante, nos Characiformes a seção A1 do *adductor mandibulae* origina-se principalmente da porção ventral do suspensório e insere-se na porção posterior da maxila inferior. Além disso, o *ligamentum primordiale* é uma estrutura que geralmente conecta a porção anterior da seção A1 à maxila superior. Já a seção A2 normalmente tem origem ampla na região dorsal do suspensório e insere-se no tecido aponeurótico que se liga à seção Aw. Em *Xenocharax*, a seção designada por Vari (1979) como A2-l insere-se na região posterior da maxila inferior, enquanto que a seção denominada de A2-m por este autor insere-se no tecido aponeurótico ligado ao Aw, mas ambos os ventres possuem origem em comum ao longo das regiões ventral e dorsal do suspensório (FIG. 3B, ventre medial do *adductor mandibulae* A1 e *adductor mandibulae* A2). A seção reconhecida como A1 por Vari (1979) é um elemento pequeno que se insere exclusivamente no maxilar através do *ligamentum primordiale*, e não na maxila inferior como na condição mais comum entre os Characiformes. Um segundo critério citado por Kardong (1997) para se estabelecer hipóteses de homologias entre músculos é o posicionamento dos nervos como estruturas de referência, seguindo o Princípio de Fürbringer, que afirma que a inervação de um músculo permanece constante e corresponde ao seu segmento de origem (Edgeworth, 1935). Neste contexto, merece destaque o ramo mandibular do V nervo craniano, o trigêmeo, que funciona como estrutura de referência no estudo do *adductor mandibulae* em peixes já que, em muitos casos, passa entre as seções A1 e A2 deste músculo, próximo aos seus respectivos pontos de inserção (Edgeworth, 1935; Gosline, 1986; 1989). No caso de *Xenocharax* este nervo passa entre as inserções das seções A2-l e A2-m, sugerindo que estas seções sejam homólogas, respectivamente, às seções A1 e A2 dos demais Characiformes analisados, nos quais o ramo mandibular do nervo trigêmeo sempre passa entre as seções A1 e A2 (FIG. 3B). As inserções de cada uma das seções discutidas acima corroboram esta interpretação. Assim, a seção referida como A1 por Vari (1979) corresponde a um ventre diferenciado de A1, mas com inserção exclusiva no *ligamentum primordiale*, uma condição única dentre os Characiformes examinados, a seção referida por Vari (1979) como A2-l corresponde à seção A1 dos demais Characiformes, inserindo-se na região posterior da maxila inferior, e a seção chamada de A2-m por Vari (1979) corresponde à seção A2 dos demais Characiformes. A reinterpretção da homologia entre as seções do *adductor mandibulae* em *Xenocharax* e

nos demais Characiformes já havia sido sugerida por Gosline (1989) e todas as inferências sobre os caracteres miológicos apresentadas no presente estudo seguem esta reinterpretação da anatomia do *adductor mandibulae* de *Xenocharax*.

Alexander (1964) descreveu uma condição similar à *Xenocharax* em *Leporinus* em que a seção A1 possui subdivisões com conexões exclusivas no maxilar. Além disso, sob a luz desta re-interpretação, as seções A1 e A2 (A2-l e A2-m de Vari, respectivamente) compartilham fibras posteriormente, já que ambos os ventres são indistinguíveis em sua região de origem. Apesar de incomum, o compartilhamento posterior de fibras entre as seções A1 e A2 foi verificado neste estudo em *Acestrorhynchus*, *Boulengerella* e *Brycon*, está presente em alguns exemplares de *Hoplias* (Mattox, 2005), e já foi descrito também em representantes de outras ordens de Ostariophysi como Cypriniformes e Siluriformes (Gosline, 1989).

Outra questão importante referente à musculatura dos Characiformes e mencionada na literatura diz respeito ao posicionamento relativo de seções do *adductor mandibulae* e *levator arcus palatini*. Howes (1976) descreveu a seção A2 nos Cynodontinae como possuindo duas subdivisões, denominada por ele como A2a e A2b, com inserção comum em um tecido tendinoso direcionado à seção Aw. Ainda segundo Howes (1976), as seções A2a e A2b do *adductor mandibulae*, nos Cynodontinae, são separadas posteriormente uma da outra pelo músculo *levator arcus palatini*. Howes (1976) afirmou também que a presença da seção A2b nos Characiformes não é uma característica comum e que em *Serrasalmus* há uma seção denominada por ele de A3 que, embora tenha origem similar à seção A2b e seja separada da seção A2a pelo *levator arcus palatini* como no caso da seção A2b dos demais Characiformes, insere-se no tecido tendinoso independentemente de A2a. Portanto, Howes (1976) não considerou homólogas as seções A3 em *Serrasalmus* e A2b no restante dos Characiformes, afirmando que a presença de duas subdivisões da seção A2 do *adductor mandibulae*, A2a e A2b, seria uma característica incomum nos Characiformes. Com base nisso, Lucena & Menezes (1998) propuseram uma sinapomorfia unindo Cynodontinae e Roestinae caráter cuja condição seria a do *levator arcus palatini* separando as seções A2a e A2b. No presente estudo, no entanto, hipotetiza-se que a seção A2b cunhada por Howes (1976) e utilizada por Lucena & Menezes (1998) seja de fato homóloga à seção A3 em *Serrasalmus*, com uma mudança autapomórfica nos pontos de origem e inserção da seção neste último gênero; assim, a presença da seção A3 é mais amplamente distribuída nos Characiformes, apesar de seu grau de

desenvolvimento variar entre os táxons. De forma similar, o *levator arcus palatini* também é um músculo cujo tamanho varia entre os táxons. Assim, fica evidente que o estado descrito por Lucena & Menezes (1998) para agrupar táxons em que o *levator arcus palatini* separa as seções A2 e A3 do *adductor mandibulae*, na verdade, corresponde a dois caracteres independentes, um referente à expansão dorsal da seção A3 ao longo de sua origem no suspensório e outro referente à expansão ventral do *levator arcus palatini* ao longo de sua inserção, também no suspensório (ver abaixo). Somente nos táxons em que a seção A3 está expandida dorsalmente e o *levator arcus palatini* insere-se pelo menos até o limite entre metapterigóide e hiomandibular é que o estado 1 do caráter de Lucena & Menezes (1998) é verificado.

## **12. Extensão dorsal da origem da seção A1 do *adductor mandibulae* no pré-opérculo (IC=28; IR=82):**

- 0 – incluindo pelo menos a metade ventral do ramo vertical do pré-opérculo, frequentemente mais expandida dorsalmente, sempre mais ampla do que origem no ramo horizontal deste osso.
- 1 – restrita ventralmente no ramo vertical do pré-opérculo, com extensão similar à da origem no ramo horizontal deste osso.
- 2 – restrita ao ramo horizontal do pré-opérculo.

Na maioria dos Characiformes, a origem da seção A1 do *adductor mandibulae* envolve as faces laterais do quadrado e pré-opérculo (Alexander, 1964; Howes, 1976). A extensão da origem desta seção neste último osso varia, podendo estender-se dorsalmente ao longo do ramo vertical do pré-opérculo até pelo menos a metade do ramo vertical deste osso, como encontrado em *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Phenacogaster*, além da maioria dos demais Characiformes examinados (FIG. 4). Em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *Roeboides*, além de *Serrasalmus* a origem da seção A1 é restrita ventralmente e inclui apenas uma pequena área no ramo vertical do pré-opérculo, de tamanho similar à extensão da origem no ramo horizontal deste osso (FIGS. 5 e 6B). Em *Charax*, *Gnathocharax* e *Lonchogenys* além de *Cheirodon*, *Hemiodus* e *Iguanodectes*, a origem da seção A1 do *adductor mandibulae* é totalmente restrita ao ramo horizontal do pré-opérculo, sem fibras no ramo horizontal deste osso (FIG. 6A). *Acestrorhynchus*, *Boulengerella*, *Brycon* e *Xenocharax* apresentam compartilhamento de fibras na região de origem das seções A1

e A2 do *adductor mandibulae*, fazendo com que o limite entre estes dois músculos não seja claro. Por esta razão, estes gêneros foram codificados como inaplicáveis para este caráter. *Cynodon*, *Gilbertolus*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Roestes* possuem a seção A1 do *adductor mandibulae* com origem restrita ao quadrado (FIG. 7) e também foram codificados como inaplicáveis para este caráter.

Howes (1976) considerou a redução da seção A1 do *adductor mandibulae* uma característica miológica especializada, encontrada apenas nos representantes de Characini e Cynodontini (= *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *Roeboides*, e Cynodontinae, respectivamente). Apesar da seção A1 ser reduzida nestes táxons, nos Cynodontinae, a redução no tamanho da seção A1 está associada à sua restrição ao quadrado (ver abaixo), enquanto que nos demais Characiformes com diminuição do tamanho da seção A1, ela está associada à redução de sua origem no pré-opérculo. No segundo caso, a origem da seção A1 no pré-opérculo varia desde muito ampla incluindo pelo menos a metade ventral do ramo vertical deste osso, padrão encontrado na maioria dos táxons examinados, até reduzida ao terço ventral do ramo vertical ou restrita ao ramo horizontal do pré-opérculo. Esta redução, no entanto, não é exclusiva de *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *Roeboides*, como supôs Howes (1976), mas encontrada também em *Gnathocharax* e *Lonchogenys*, além de *Cheirodon*, *Hemiodus*, *Iguanodectes* e *Serrasalmus*. Lucena (1993) já havia observado a redução da seção A1 em vários táxons e codificou um caráter binário em sua análise onde esta redução foi interpretada como uma sinapomorfia de Characidae adquirida independentemente em Lebiasinidae, mas otimizada com reversões em subclados da primeira família.

### **13. Região de origem da seção A1 do *adductor mandibulae* (IC=66; IR=85):**

- 0 – incluindo quadrado e pré-opérculo.
- 1 – restrita ao quadrado.
- 2 – restrita ao ramo vertical do pré-opérculo, dorsal ao ângulo deste osso, ausente no quadrado.

Como mencionado anteriormente, na grande maioria dos Characiformes a seção A1 do *adductor mandibulae* tem origem no quadrado e pré-opérculo (Alexander, 1964; Howes, 1976) (FIGS. 4-6). Em *Cynodon*, *Gilbertolus*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Roestes*, a origem desta seção é restrita anteriormente ao quadrado, sendo a seção



bastante reduzida nestes casos (FIG. 7). Por outro lado, *Bryconexodon*, *Exodon* e *Roebroexodon* têm uma condição distinta e única, onde esta seção tem origem restrita ao ramo vertical do pré-opérculo e não possui fibras originando-se no quadrado (FIG. 8). Como resultado, a porção ventral da fenestra metapterigóide-quadrado fica exposta lateralmente principalmente em *Exodon* e *Roebroexodon* e a seção A1 ocupa posição lateral em relação à seção A2, e não látero-ventral como nos demais Characiformes.

Lucena & Menezes (1998) consideraram a condição em que o músculo origina-se ao longo de toda a borda ventral do quadrado como plesiomórfica, e o estado em que sua origem no quadrado é mais estreita foi interpretado como uma sinapomorfia de Roestinae. No presente estudo, no entanto, a diferença na extensão da origem da seção A1 na margem ventral do quadrado entre *Gilbertolus* e *Roestes* e os Cynodontinae não foi observada. Desta forma, os estados foram codificados levando-se em consideração apenas a restrição da origem do músculo em relação ao quadrado, condição que ocorre em *Cynodon*, *Gilbertolus*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Roestes*. Lucena & Menezes (1998) afirmaram ainda que *Lonchogenys* possui uma condição similar aos Roestinae no que diz respeito à redução da seção A1, mas que devido à sua hipótese filogenética, a aquisição desta característica deveria ter se dado de forma convergente nos dois grupos. O presente estudo, por outro lado, demonstrou que *Lonchogenys* possui de fato a seção A1 reduzida em relação a gêneros considerados relacionados (i.e., *Heterocharax* e *Hoplocharax*), mas sua origem inclui toda a extensão do ramo horizontal do pré-opérculo, constituindo assim uma característica bastante distinta do observado nos representantes de Cynodontinae e Roestinae, em que a origem da seção está restrita ao quadrado.

#### **14. Inserção da seção A1 do *adductor mandibulae* na face medial da maxila inferior (IC=100; IR=100):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

A inserção da seção A1 do *adductor mandibulae* se dá quase sempre na região pósterodorsal e posterior da maxila inferior, incluindo o dentário e o ângulo-articular (Alexander, 1964). Além desta região de inserção, em *Boulengerella* e *Hoplias* esta seção muscular passa medialmente à mandíbula e inclui outro ponto de inserção na face medial da mesma, ocupando a porção posterior da cavidade coronomequeliana e

coabrindo medialmente a cartilagem de Meckel. Nesta região, a seção A1 posiciona-se posteriormente entre a cavidade coronomequeliana e a seção Aw do *adductor mandibulae*.

**15. Fenda lateral da seção A2 do *adductor mandibulae*, em posição aproximadamente diagonal (IC=28; IR=83):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente e superficial.
- 2 – presente e dividindo a seção em um lobo dorsal e outro ventral.

Na maioria dos Characiformes, a superfície lateral da seção A2 do *adductor mandibulae* é lisa ao longo de toda sua extensão (FIG. 7A). Por outro lado, em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus acutus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides* esta seção possui uma fenda lateral superficial diagonal, paralela ao sentido das fibras, que se origina na região posterior do músculo, próximo ao ápice do pré-opérculo e prolonga-se ântero-ventralmente até a região próxima à inserção no tecido aponeurótico (FIG. 9). Em *Phenacogaster*, a fenda em tem a extremidade posterior deslocada ventralmente, não atingindo a região próxima ao ápice dorsal do pré-opérculo (FIG. 9A). Esta fenda diagonal separa lateralmente a seção A2 em duas porções (uma ântero-dorsal e outra pósterio-ventral), no entanto a separação é apenas superficial, sendo que ambas as porções compartilham fibras medialmente. Dentre os demais representantes de Characiformes examinados, esta condição foi encontrada em *Brycon*, *Bryconops* e *Salminus*. Em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* (FIG. 8B), a fenda é mais profunda, estendendo-se medialmente e separando, ainda que não totalmente, a seção A2 em duas porções distintas, cada qual com pontos de origem diferentes (ver abaixo). Esta condição, única dentre os Characiformes estudados, foi codificada com o estado 2. *Serrasalmus* foi codificado como “inaplicável” já que sua seção A2 origina-se também na face medial da série infraorbital (e.g., Alexander, 1964), de modo que sua superfície lateral fica danificada após a remoção destes ossos. Foi verificado se esta abertura na musculatura não seria artefato de dissecação ou impressão causada pelos ossos que cobrem lateralmente esta musculatura, mas as observações realizadas descartam estas possibilidades e esta variação na morfologia do músculo parece consistente com a proposição deste caráter. Além disso, Howes (1976) citou a presença de uma raque lateral para onde as fibras da seção A2 do *adductor mandibulae*

convergiam em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*. Curiosamente, ele não mencionou esta estrutura nos demais táxons estudados por ele, que incluíam *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *Roeboides*, todos com uma fenda lateral superficial segundo os resultados apresentados aqui.

A presença desta fenda evidencia em muitos exemplares (e.g., *Acestrocephalus acutus*, *Charax condei* e *C. stenopterus*, *Phenacogaster*) a presença de um nervo de calibre menor do que o ramo mandibular do trigêmeo que emerge dentre as fibras da seção A2 do *adductor mandibulae* e prolonga-se anteriormente seguindo o ramo maxilar do trigêmeo ao longo do ligamento primordial (FIG. 9A, “nervo não identificado”). Anteriormente, este nervo subdivide-se em dois ou três ramos terminais na região entre etmóide lateral e nasal. Este nervo é particularmente conspicuo em *Phenacogaster*. Apesar de mais evidente nos táxons em que a fenda lateral superficial da seção A2 está presente, este nervo ocorre na grande maioria dos exemplares examinados, mas é de difícil observação já que está associado ao epimísio e outros tecidos que recobrem o músculo e são facilmente destruídos na retirada da série infraorbital. Se por um lado o nervo emerge na fenda nos táxons em que ela está presente, nos exemplares sem fenda lateral superficial na seção A2 do *adductor mandibulae* o nervo emerge do meio das fibras, aproximadamente na mesma região correspondente à fenda. É possível que este nervo seja um prolongamento de um dos ramos do nervo facial, o VII nervo craniano, já que está posicionado posteriormente ao ramo maxilo-mandibular do trigêmeo, e anteriormente ao ramo hiomandibular do nervo facial que passa dorso-ventralmente pelo hiomandibular. Vale ressaltar que o nervo emerge das fibras do *adductor mandibulae* e parece prolongar-se de uma possível conexão com o ramo hiomandibular do nervo VII. No entanto, apenas uma dissecação mais detalhada utilizando técnicas específicas para corar tecido nervoso pode elucidar a identidade do nervo em questão.

**16. Eixo vertical central na margem anterior da seção A2 do *adductor mandibulae*, para onde fibras do músculo convergem (IC=11; IR=60):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

Na maioria dos Characiformes, a margem anterior da seção A2 do *adductor mandibulae* possui fibras paralelas correndo dorso-ventralmente, desde o ápice dorso

posterior da seção no suspensório ou neurocrânio até sua inserção no tecido aponeurótico medial à mandíbula. Em *Acanthocharax*, *Charax* (com exceção de *C. condei*), *Phenacogaster* e *Roeboides*, além de *Astyanax*, *Boulengerella*, *Brycon*, *Gilbertolus*, *Iguanodectes*, *Roestes* e *Serrasalmus* as fibras possuem disposição distinta, convergindo para um eixo vertical central que corre ao longo da margem anterior do músculo em direção ao tecido aponeurótico, dando aspecto bipinado para esta superfície do ventre. Em alguns dos exemplares maiores, este eixo parece ser constituído por tecido tendinoso, enquanto que nos demais ele é apenas um eixo para o qual as fibras convergem. Esta disposição das fibras não deve ser confundida com os casos onde a seção A3 do *adductor mandibulae* está presente (ver abaixo) e o A3 não é considerado homólogo à disposição descrita acima já que *Roestes* possui tanto o eixo vertical central quanto a seção A3.

**17. Origem dorsal da seção A2 do *adductor mandibulae* no hiomandibular (IC=50; IR=75):**

- 0 – não atingindo articulação entre hiomandibular e pterótico.
- 1 – estendendo-se dorsalmente até articulação entre hiomandibular e pterótico.
- 2 – estendendo-se dorsalmente incluindo pterótico.

Nos Characiformes examinados, há três padrões gerais para representar o limite dorsal da seção A2 do *adductor mandibulae* no hiomandibular. Numa condição mais generalizada, o músculo não atinge o limite entre hiomandibular e pterótico, tendo seu limite dorsal em posição mais ventral no primeiro osso (FIGS. 9A-B). A superfície lateral do hiomandibular dorsal ao limite da seção A2 serve, nestes casos, como ponto de origem do *dilatator operculi*. Por outro lado, nas espécies de *Acestrocephalus*, além de *Acestrorhynchus*, *Boulengerella*, *Hepsetus* e *Hoplias*, a origem deste músculo está expandida dorsalmente até a articulação entre o hiomandibular e o pterótico, excluindo a origem do *dilatator operculi* do hiomandibular (FIG. 9C). Em *Salminus* e *Serrasalmus*, a origem do músculo está expandida ainda mais dorsalmente com fibras conectadas também ao pterótico.

**18. Origem da seção A2 *adductor mandibulae* no esfenótico (IC=100; IR=100):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

Na maioria dos Characiformes, a porção mais dorsal da seção A2 do *adductor mandibulae* passa póstero-ventralmente ao espinho do esfenótico a partir de sua origem no hiomandibular, mas não possui fibras originando-se deste espinho. Em *Boulengerella* e *Hoplias*, o espinho do esfenótico é alongado longitudinalmente e serve como ponto de origem adicional para esta seção do *adductor mandibulae*. Vari (1995) mencionou esta característica tanto em Ctenoluciidae (*Ctenolucius* e *Boulengerella*) quanto em *Hoplias*, descrevendo variação ontogenética na extensão da origem da seção A2 no esfenótico no último gênero. Tal variação não foi constatada por Mattox (2005), examinando exemplares de tamanhos distintos de várias espécies, mas a condição em *Hoplias* foi considerada única dentre os Erythrinidae.

**19. Origem da seção A2 do *adductor mandibulae* no pterótico e proótico, medialmente ao hiomandibular (IC=100; IR=100):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

Na maioria dos Characiformes, a região dorsal da seção A2 do *adductor mandibulae* tem origem no pré-opérculo, hiomandibular e por vezes pterótico ou espinho do esfenótico (ver acima). Em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*, no entanto, a região dorso-posterior do hiomandibular é modificada e não tem contato direto com o pré-opérculo. Assim, uma cavidade é formada medialmente entre o ápice dorsal do pré-opérculo e a margem posterior do hiomandibular, por onde o ventre dorsal da seção A2 do *adductor mandibulae* passa até conectar-se na região posterior da base do neurocrânio, tendo origem no proótico anteriormente à origem do *adductor operculi* neste osso, além do pterótico.

Ao descrever o formato peculiar do hiomandibular em Cynodontinae, Howes (1976) mencionou que nos representantes deste grupo a porção dorsal da seção A2 prolonga-se póstero-dorsalmente através do espaço entre hiomandibular e pré-opérculo, resultando em um ponto de origem adicional desta seção na margem medial do

hiomandibular. No presente estudo, no entanto, verificou-se que as fibras desta seção prolongam-se póstero-dorsalmente além do hiomandibular até o exoccipital e pterótico.

**20. Posição relativa das inserções das seções A1 e A2 do *adductor mandibulae* em vista lateral (IC=12; IR=76):**

0 – inserção da seção A2 em vertical posterior à inserção da seção A1.

1 – inserções das seções A1 e A2 aproximadamente na mesma vertical.

A seção A1 do *adductor mandibulae* insere-se na região póstero-dorsal da mandíbula, enquanto que a seção A2 tem inserção no tecido aponeurótico medial à mandíbula (Alexander, 1964; Howes, 1976). Em vista lateral, a inserção da seção A2 é localizada posteriormente à da seção A1, sendo que parte do tecido aponeurótico fica exposta ao rebater-se a seção A1 (FIG. 9A). Por outro lado, em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *Gnathocharax* a inserção da seção A2 está deslocada anteriormente, aproximadamente na vertical que passa pela inserção da seção A1, estando, portanto coberta lateralmente por esta (FIGS. 9B-C). Nestes casos, o tecido aponeurótico não fica exposto lateralmente quando a seção A1 é rebatida. A mesma condição foi verificada em *Acestrorhynchus*, *Aphyocharax*, *Boulengerella*, *Bryconops*, *Cynodon*, *Exodon*, *Hepsetus*, *Hoplias*, *Hydrolycus*, *Oligosarcus*, *Rhaphiodon*, *Roeboexodon*, *Roestes*, *Salminus* e *Serrasalmus*.

**21. Seção A3 do *adductor mandibulae* (IC=14; IR=70):**

0 – presente.

1 – ausente.

O *adductor mandibulae* de muitos Characiformes possui uma terceira seção lateralmente ao suspensório, referida como seção A3, que se origina na margem anterior da hiomandíbula e insere-se no tecido aponeurótico medial à mandíbula juntamente com a seção A2 do mesmo músculo, e é a seção do *adductor mandibulae* localizada mais medialmente (FIGS. 3B e 10). Em alguns táxons as seções A2 e A3 são separadas posteriormente pelo *levator arcus palatini* como consequência da expansão dorsal da seção A3 no hiomandibular (FIG. 3B), mas seu ponto de inserção sempre ocorre no mesmo tecido aponeurótico medialmente à mandíbula. Apesar de ter sido considerada uma característica incomum em Characiformes (e.g., Alexander, 1964; Howes, 1976;

Lucena & Menezes, 1998), a presença da seção A3 é mais amplamente distribuída nos táxons desta ordem. Dentre os gêneros incluídos por Lucena & Menezes (2003) em Characinae, a seção A3 foi verificada apenas em *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, mas está presente em pouco mais da metade dos representantes de demais linhagens na ordem: *Aphyocharax*, *Bryconexodon*, *Cheirodon*, *Cynodon*, *Exodon*, *Gilbertolus*, *Hemiodus*, *Hoplias*, *Hydrolycus*, *Mimagoniates*, *Rhaphiodon*, *Roebioxodon*, *Roestes*, *Serrasalmus* e *Xenocharax*. A ausência da seção A3 ocorre em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Gnathocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*, além de *Acestrorhynchus*, *Astyanax*, *Boulengerella*, *Brycon*, *Bryconops*, *Gymnocorymbus*, *Hepsetus*, *Hyphessobrycon*, *Iguanodectes*, *Odontostilbe*, *Oligosarcus*, *Salminus* e *Tetragonopterus*.

A presença desta seção já foi considerada uma característica derivada em alguns Characiformes (Buckup, 1998), mas a ampla distribuição da seção A3 em linhagens de Characiformes, incluindo o representante basal *Xenocharax* (Vari, 1979; Fink & Fink, 1981), aliada à presença desta seção em representantes das outras ordens de Otophysi (de La Hoz & Chardon, 1984; Gosline, 1989; Diogo & Chardon, 2000) e linhagens basais de Actinopterygii (e.g., *Polypterus*, Edgeworth, 1935; *Amia*, Lauder, 1980) sugere que a presença da seção A3 seja uma plesiomorfia de Characiformes e a sua perda constitua, de fato, uma característica derivada na ordem. Alexander (1964), descrevendo o *adductor mandibulae* de alguns Characiformes, detalhou a seção A3 em *Myleus* e *Serrasalmus*, nos quais este ventre possui um padrão exclusivo, mas considerou esta seção homóloga nestes táxons, em *Leporinus* e *Hoplias*. Por outro lado, o autor não reconheceu a seção A3 em *Anisitsia* (= *Hemiodus*), mas ela foi verificada em *Hemiodus* no presente estudo, embora com tamanho diminuto.

## **22. Origem da seção A3 do *adductor mandibulae* (IC=20; IR=75):**

- 0 – origem no metapterigóide e hiomandibular.
- 1 – origem restrita ao metapterigóide.

A condição plesiomórfica encontrada em Characiformes (i.e., *Xenocharax*; Vari, 1979; Fink & Fink, 1981) é representada pela presença da seção A3 estendida dorsalmente, com origem ao longo das margens anteriores do metapterigóide e hiomandibular (FIGS. 3B e 10A). Além de em *Xenocharax*, esta característica foi encontrada nos gêneros *Bryconexodon*, *Cynodon*, *Exodon*, *Gilbertolus*, *Hoplias*,

*Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Roestes*. Em *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, por outro lado, a seção A3 é reduzida ventralmente e sua origem é restrita à margem anterior do metapterigóide (FIG. 10B), condição observada também em *Aphyocharax*, *Cheirodon*, *Hemiodus*, *Mimagoniates* e *Roeboexodon*. *Roestes* possui uma condição peculiar onde a seção A3 está expandida ventralmente, com fibras originando-se na margem anterior do suspensório desde o quadrado, incluindo o metapterigóide e atingindo o hiomandibular, razão pela qual foi codificado como 0. Os táxons que não possuem a seção A3 foram codificados como inaplicáveis para este caráter. Além disso, *Serrasalmus* possui origem muito distinta da seção A3, que está restrita ao paresfenóide e proótico, e foi também codificado como inaplicável no presente estudo.

### **23. Posição relativa das seções A2 e A3 do *adductor mandibulae* em vista lateral (IC=100; IR=100):**

- 0 – seção A2 cobrindo seção A3 lateralmente.
- 1 – seção A3 exposta anteriormente à seção A2, em vista lateral.

Nos táxons em que a seção A3 do *adductor mandibulae* está presente, esta insere-se juntamente com a seção A2 no tecido aponeurótico que se liga à seção Aw, medialmente à mandíbula. Em vista lateral, a seção A2 cobre totalmente a seção A3 (FIGS. 3, 4B, 7A e 8). Em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*, no entanto, a seção A3 é bastante desenvolvida e estende-se anteriormente retorcendo-se ântero-lateralmente a partir de sua origem ao longo da margem anterior da hiomandíbula, fazendo com que ela esteja exposta anteriormente à seção A2 em vista lateral (FIG. 7B). Esta característica já havia sido mencionada em Cynodontinae por Howes (1976), que se referiu ao formato peculiar da região anterior da seção A3 em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*, descrevendo que “A2b (= A3) torna-se muito espessado ventralmente e sua margem ântero-dorsal é curvada ao redor da órbita para colocar-se no mesmo plano de A2a (A2)”.

### **24. Orientação das fibras da seção Aw do *adductor mandibulae* (IC=33; IR=73):**

- 0 – bipinada.
- 1 – pinada com sentido dorsal.
- 2 – pinada ventralmente.



A seção Aw do *adductor mandibulae* origina-se do tecido aponeurótico onde se inserem as seções A2 e A3, preenche quase totalmente a cavidade coronomequeliana, e se insere no dentário ao longo das margens dorsal, anterior e ventral, além do ângulo-articular, pósterio-ventralmente. Em vista medial, o tecido aponeurótico proveniente das seções A2 e A3 prolonga-se ântero-ventralmente em meio às fibras da seção Aw e serve como região de origem desta seção (Alexander, 1964; Howes, 1976). A seção Aw do *adductor mandibulae* possui, em vista medial, um aspecto bipinado, com fibras irradiando dorsal e ventralmente do prolongamento do tecido aponeurótico (FIGS. 11 e 12B-C). Em *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Phenacogaster*, além de *Astyanax*, *Brycon*, *Cheirodon*, *Hyphessobrycon* e *Odontostilbe*, a porção da seção Aw ventral à extensão tendinosa do tecido aponeurótico não existe e as fibras da seção Aw que se originam nesta extensão tendinosa são direcionadas apenas anteriormente e dorsalmente, dando um aspecto pinado com sentido dorsal à seção, em vista medial (FIG. 12A). Já em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*, a condição encontrada é inversa com a porção dorsal à extensão tendinosa ausente, dando à seção Aw um aspecto pinado com fibras direcionadas anterior e ventralmente. *Hemiodus*, *Iguanodectes*, *Roeboexodon* e *Serrasalmus* têm a seção Aw do *adductor mandibulae* muito reduzida em tamanho, porém, nestes gêneros, esta seção possui claramente um aspecto bipinado em vista medial (estado 0). *Cynodon* também possui a seção Aw reduzida em tamanho se comparado com os demais representantes de Cynodontinae, mas o aspecto pinado com fibras voltadas ventralmente característico nos demais gêneros da subfamília também é evidente neste gênero. *Boulengerella* possui a seção Aw do *adductor mandibulae* muito reduzida e restrita posteriormente, constituída apenas por poucas fibras paralelas entre si, e foi codificada como inaplicável no presente caráter.

Um dos poucos autores a descrever comparativamente a seção Aw do *adductor mandibulae* foi Alexander (1964). Segundo ele, a seção Aw é reduzida em *Myleus* e *Serrasalmus*, mas é ausente em *Leporinus* e *Anisitsia* (= *Hemiodus*). No presente estudo, observou-se que *Hemiodus* possui a seção Aw, e que embora seja rudimentar, possui aspecto bipinado e restrito dorsalmente na face medial da mandíbula, dorsal à cartilagem de Meckel.

**25. Posição da fenda na região anterior da seção Aw do *adductor mandibulae* (IC=20; IR=81):**

- 0 – fenda ântero-ventral.
- 1 – fenda anterior.

A região mais anterior da cavidade coronomequeliana serve é preenchida por dois músculos pertencentes à musculatura hióide, o *intermandibularis* mais anteriormente, e o *protractor hyoidei* entre o *intermandibularis* e a extremidade anterior da seção Aw do *adductor mandibulae* (FIG. 11). O *protractor hyoidei* e o *intermandibularis* inserem-se no dentário em um espaço delimitado pelas extremidades ântero-dorsal e ântero-ventral da seção Aw do *adductor mandibulae* que forma uma fenda característica na margem anterior desta seção (FIGS. 11 e 12A-B). A posição da fenda geralmente localiza-se ântero-ventralmente na margem anterior da seção Aw, fazendo com que haja um prolongamento mais anterior da porção dorsal desta região da seção (FIGS. 11A e 12). Em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*, por outro lado, a fenda está posicionada mais anteriormente, na extremidade anterior da seção Aw, separando a porção anterior deste ventre em duas extensões similares em tamanho (FIGS. 11B-C). Em *Acestrorhynchus*, *Aphyocharax*, *Hepsetus*, *Hoplias*, *Hydrolycus*, *Oligosarcus*, *Rhaphiodon* e *Salminus*, a fenda também se localiza mais anteriormente na seção Aw. Este caráter foi codificado como inaplicável nos táxons em que a seção Aw é reduzida (*Cynodon*, *Hemiodus*, *Iguanodectes*, *Roeboexodon* e *Serrasalmus*). *Boulengerella* possui a seção Aw com formato único dentre os Characiformes estudados, com a extremidade anterior afilada em vista medial, sem a fenda por onde passa a inserção do *protractor hyoidei* e *intermandibularis* mencionada aqui, portanto este táxon também foi codificado como inaplicável para este caráter.

**26. Região posterior da seção Aw do *adductor mandibulae* (IC=25; IR=50):**

- 0 – não expandida posteriormente, expondo cartilagem de Meckel medialmente.
- 1 – expandida posteriormente, cobrindo cartilagem de Meckel medialmente.

Na região póstero-ventral da seção Aw do *adductor mandibulae*, a inserção ao longo do dentário geralmente é limitada anteriormente de modo que a porção mais posterior da cartilagem de Meckel fica exposta em vista medial (FIGS. 11 e 12A-B). Por

outro lado, em *Cynopotamus tocantinensis* e *Gnathocharax steindachneri* a seção Aw é expandida posteriormente ao longo do dentário e cobre medialmente a porção mais posterior da cartilagem de Meckel (FIG. 12C). Este estado foi verificado também em *Cynodon*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Roestes*.

**27. Extensão anterior da inserção do *adductor arcus palatini* no mesoptergóide (IC=100; IR=100):**

- 0 – restrito à região posterior do osso.
- 1 – expandido até a região mediana do osso.
- 2 – atingindo margem anterior do osso.

O *adductor arcus palatini* conecta lateralmente a porção mediana da base do neurocrânio à região anterior e dorsal do suspensório (Alexander, 1964; Howes, 1976), originando-se no proótico e paresfenóide e inserindo-se ao longo das margens dorsais do hiomandibular e metapterigóide, incluindo ainda quase sempre o mesoptergóide (FIG. 13). Foram observados três padrões de inserção do *adductor arcus palatini* no mesoptergóide. No padrão mais generalizado, o músculo está restrito à região mais posterior do osso, expondo o mesoptergóide anteriormente (FIG. 13A). Em *Cynopotamus juruena*, *C. kinkaidi* e *C. tocantinensis*, no entanto, o *adductor arcus palatini* está expandido anteriormente até a porção mediana do mesoptergóide (FIG. 13B). Já em *Boulengerella*, *Brycon*, *Hepsetus*, *Hoplias*, *Salminus* e *Serrasalmus* o músculo atinge seu grau máximo de expansão anterior, tendo origem inclusive na face ventral do vômer.

A diferença na extensão anterior do *adductor arcus palatini* já havia sido descrita anteriormente. Alexander (1964), por exemplo, afirmou que este músculo é restrito posteriormente em *Brycon* e *Cretochanes* (= *Bryconops*), mas alonga-se anteriormente em *Myleus*. Segundo Howes (1976), o *adductor arcus palatini* é restrito posteriormente em *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*, mas estende-se ao longo do paresfenóide em *Cynodon*. Esta última observação não foi confirmada no presente estudo já que o *adductor arcus palatini* é restrito posteriormente nos três gêneros de Cynodontinae examinados.

**28. Expansão ventral na região anterior do *adductor arcus palatini* (IC=100; IR=100):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

O *adductor arcus palatini* é um músculo relativamente alto posteriormente, entre sua origem no proótico e hiomandibular e sua inserção no metapterigóide (FIG. 13). Na região posterior do mesopterigóide, suas fibras ainda são bastante alongadas ventralmente ao longo da superfície lateral do osso. No entanto, em táxons nos quais o *adductor arcus palatini* estende-se anteriormente, suas fibras tornam-se gradativamente mais curtas anteriormente, fazendo com que o músculo seja mais baixo em sua região anterior, entre sua origem no paresfenóide e ocasionalmente no vômer e sua inserção no mesopterigóide (FIG. 13B). Em *Boulengerella*, *Hepsetus*, *Hoplías* e *Serrasalmus*, gêneros em que o *adductor arcus palatini* prolonga-se anteriormente, há uma expansão muscular ventral na extremidade anterior deste músculo que chega a atingir o palatino ventralmente e confere um aspecto arqueado à margem ventral do *adductor arcus palatini* em vista lateral. Os outros dois gêneros com este músculo alongado anteriormente, *Brycon* e *Salminus*, não possuem a expansão ventral na extremidade anterior do *adductor arcus palatini*.

Lucena (1993) considerou a altura do *adductor arcus palatini* em um contexto filogenético, registrando a ocorrência do músculo alto anteriormente em dois clados, um formado pelos representantes de Erythrinioidea e outro incluindo *Serrasalmus*, *Brycon*, *Alestes* e *Chalceus*, entre outros caracáceos. Dentre os táxons considerados por Lucena (1993) como possuindo a expansão ventral do *adductor arcus palatini*, e examinados no presente estudo, a expansão ventral da região anterior do músculo só foi verificada em *Boulengerella*, *Hoplías* e *Serrasalmus*. *Brycon*, apesar de possuir o *adductor arcus palatini* relativamente alto ao longo de sua extensão, tem sua extremidade anterior com fibras curtas, uma condição distinta do codificado aqui com o estado 1. A expansão ventral anterior do *adductor arcus palatini* também havia sido verificada em *Boulengerella* e *Hoplías* por Mattox (2005), mas é ausente em táxons relacionados (i.e., *Erythrinus*, *Hoplerythrinus* e *Lebiasina*).

**29. Fáschia na face lateral do *levator arcus palatini* que serve de origem à seção A2 do *adductor mandibulae* (IC=100; IR=100):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

Na maioria dos táxons examinados, a seção A2 do *adductor mandibulae* origina-se na face lateral da hiomandíbula e cobre lateralmente boa parte do *levator arcus palatini*, sendo separado deste músculo pelos epimísios de ambos os músculos. Em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*, a superfície lateral do *levator arcus palatini* é coberta por uma fáschia bastante desenvolvida e constitui uma região adicional de origem de fibras da seção A2 do *adductor mandibulae*.

**30. Limite ventral do *levator arcus palatini* (IC=50; IR=75):**

- 0 – restrito dorsalmente, incluindo hiomandibular e, no máximo, o limite dorsal do metapterigóide.
- 1 – estendido ventralmente até a margem anterior do metapterigóide.

Nos Characiformes, o *levator arcus palatini* origina-se no espinho do esfenótico e ocasionalmente no frontal e sua inserção ocorre sempre no hiomandibular e muitas vezes no metapterigóide (Alexander, 1964; Howes, 1976). Na maioria dos casos, o músculo está restrito à porção mais dorsal do metapterigóide, próximo à articulação entre este osso e o hiomandibular (FIG. 10). Por outro lado, nas espécies de *Galeocharax*, além de *Hoplias*, o *levator arcus palatini* é muito expandido anteriormente e atinge a extremidade anterior da margem dorsal do metapterigóide, em sua face lateral (FIG. 14).

**31. Extensão anterior do *dilatator operculi* em relação à posição da órbita (IC=20; IR=84):**

- 0 – *dilatator operculi* restrito à região pósterodorsal da órbita.
- 1 – *dilatator operculi* estendido anteriormente, alcançando região mediana da órbita.

O *dilatator operculi* é um músculo que se origina no espinho do esfenótico, pterótico e muitas vezes no hiomandibular e se insere no ápice ântero-dorsal do

opérculo, onde um processo ósseo é comumente encontrado (Alexander, 1964; Howes, 1976). A porção mais anterior do músculo ocupa um pequeno espaço posterior ou dorsal ao espinho do esfenótico, entre este osso e o frontal, numa região conhecida como fossa do *dilatator operculi* (“*dilatator groove*”) (Weitzman, 1962; Roberts, 1969; Menezes, 1976; Vari, 1995; Toledo-Piza, 2007). Em geral, a fossa do *dilatator operculi* e consequentemente a porção anterior deste músculo, são posicionadas pósterodorsalmente à órbita na cabeça (FIGS. 3, 4B e 8). Por outro lado, em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides* o *dilatator groove* e a região anterior do *dilatator operculi* estendem-se anteriormente até aproximadamente a vertical que passa pelo diâmetro da órbita (FIGS. 4A, 5 e 6), expandindo-se mais anteriormente em alguns casos (e.g., *Cynopotamus*). Embora o prolongamento anterior do *dilatator groove* e do *dilatator operculi* seja mais conspícuo em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*, a condição foi considerada homóloga também em *Charax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*, já que a estrutura como um todo é mais prolongados anteriormente nestes gêneros do que nos táxons codificados com o estado 0. Dentre os demais Characiformes examinados, o prolongamento anterior da fossa do *dilatator operculi* e do músculo foi verificado em *Acestrorhynchus*, *Boulengerella*, *Cheirodon*, *Cynodon*, *Hoplías*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Salminus*.

Menezes (1976) descreveu que, em *Cynopotamus*, a fossa do *dilatator* é muito alongada e estende-se anteriormente até a metade da órbita. No presente estudo, observou-se que a fossa do *dilatator operculi* é alongada anteriormente em uma gama maior de táxons do que previamente hipotetizado e que, apesar de *Cynopotamus* possuir a fossa do *dilatator* muito alongada anteriormente, outros representantes de Characiformes podem ser incluídos no mesmo estado do caráter já que a condição plesiomórfica encontrada na ordem é possuir a fossa do *dilatator* restrita posteriormente à região pósterodorsal da órbita (e.g., Alexander, 1964). Toledo-Piza (2000a) também descreveu a extensão anterior da fossa do *dilatator operculi*, interpretada como uma sinapomorfia de Cynodontinae.

### **32. Origem do *dilatator operculi* na cavidade orbital (IC=100; IR=100):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente, com músculo passando por túnel formado pelo frontal e esfenótico.
- 2 – presente, com músculo passando através de forâmen no frontal.

3 – presente, com músculo passando através de espaço horizontal entre frontal e espinho do esfenótico.

4 – presente, com músculo passando através de espaço formado pelo espinho do esfenótico e um prolongamento látero-ventral do mesmo osso.

O *dilatator operculi* dos Characiformes, em geral, tem origem restrita anteriormente à fossa do *dilatator operculi*, estando isolada ântero-ventralmente da cavidade orbital pela superfície formada pela face dorsal do espinho do esfenótico e a expansão látero-ventral do frontal, que formam juntas o assoalho da fossa (Alexander, 1964, Robert, 1969). No entanto, foram encontrados quatro padrões diferentes nos quais o *dilatator operculi* expande-se anteriormente e atinge a cavidade orbital. Em *Boulengerella* e *Hoplias* (estado 1), o frontal é expandido lateralmente sobre o espinho do esfenótico que é alongado longitudinalmente, formando um túnel com fundo aberto por onde o músculo prolonga-se anteriormente até um ponto de origem exclusivo no teto da cavidade orbital (Vari, 1995). Já em *Acestrorhynchus* (estado 2), o *dilatator operculi* prolonga-se anteriormente até a cavidade orbital através de um forâmen no frontal, no assoalho da fossa do *dilatator* (Toledo-Piza, 2007). *Hydrolycus scomberoides*, por sua vez, apresenta um terceiro padrão (estado 3) no qual o frontal e o espinho do esfenótico não estão em contato contínuo lateralmente (Toledo-Piza, 2000a) e o *dilatator operculi* atravessa o assoalho da fossa do *dilatator* através deste espaço lateral, envolve o frontal posteriormente e origina-se também na cavidade orbital. *Serrasalmus* possui uma região muito similar à fossa do *dilatator* de outros Characiformes, mas o esfenótico possui um prolongamento que se projeta látero-dorsalmente de sua região ventral até a extremidade lateral do espinho do esfenótico, formando um amplo orifício neste osso (Machado-Allison, 1985). Este gênero possui um ramo ventral do *dilatator operculi* que se origina na cavidade orbital passando através deste amplo espaço formado pelo assoalho da fossa do *dilatator*, dorsalmente, e a projeção látero-dorsal do esfenótico, ventralmente (estado 4). Assim, enquanto o *dilatator operculi* tem uma origem adicional na cavidade orbital sempre através de uma modificação do assoalho da fossa do *dilatator* nos estados 1, 2 e 3, a passagem do músculo até a cavidade orbital ocorre ventralmente ao assoalho da fossa no estado 4.

Os diferentes padrões anatômicos referentes à região de origem do *dilatator operculi* em Characiformes é uma das poucas características miológicas mencionadas em trabalhos anteriores. Alexander (1964) já havia observado a expansão anterior deste

músculo em *Hoplias*, Roberts (1969) foi um dos primeiros autores a descrever a semelhança anatômica da fossa do *dilatator* entre Erythrinidae e Ctenoluciidae, e Howes (1976) citou a origem do *dilatator operculi* na cavidade orbital nos Erythrinidae, Ctenoluciidae e *Acestrorhynchus*, além dos Cynodontinae. A origem do *dilatator operculi* na cavidade orbital foi considerada uma característica derivada por Lucena (1993) e Buckup (1998) em um contexto mais amplo em Characiformes e Vari (1995) e Toledo-Piza (2007) em clados menos inclusivos da ordem. Enquanto os dois primeiros incluíram os diversos padrões anatômicos envolvendo a origem do *dilatator operculi* na cavidade orbital em um mesmo estado de caráter, Vari (1995) e Toledo-Piza (2007) questionaram a homologia entre a condição encontrada nos Erythrinidae e aquela observada em *Acestrorhynchus*, sugerindo a utilização de estados distintos para representar cada padrão.

O espaço entre a margem látero-ventral do frontal e o espinho do esfênótico formando um hiato no assoalho da fossa do *dilatator* foi proposta como uma sinapomorfia de Cynodontinae (Toledo-Piza, 2000a), e Howes (1976) já havia mencionado a origem do *dilatator operculi* na cavidade orbital nos representantes desta subfamília. No entanto, foi verificado no presente estudo que apesar de todos os Cynodontinae possuírem o espaço no assoalho da fossa do *dilatator*, somente em *Hydrolycus scomberoides* o *dilatator operculi* passa por este espaço e origina-se na cavidade orbital. Nos demais representantes de Cynodontinae, o músculo tangencia o espaço dorsalmente, mas tem origem exclusivamente na fossa do *dilatator*.

### **33. Tendão de inserção do *dilatator operculi* (IC=33; IR=71):**

0 – ausente.

1 – presente.

Geralmente, o *dilatator operculi* insere-se diretamente na extremidade ântero-dorsal do opérculo, onde um processo ósseo é comumente encontrado (Alexander, 1964; Howes, 1976). Em *Boulengerella*, *Cynodon*, *Hoplias*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon*, *Salminus* e *Serrasalmus*, por outro lado, o *dilatator operculi* insere-se no opérculo através de um tendão que acompanha o músculo desde sua região mais anterior e se liga à extremidade ântero-dorsal do opérculo.

Alexander (1964) foi um dos primeiros autores a registrar o tendão de inserção do *dilatator operculi*, no Serrasalminae *Myleus*. Vari (1995), ao discutir a homologia da



origem do *dilatator operculi* em *Acestrorhynchus*, Ctenoluciidae e Erythrinidae, mencionou a existência de um tendão nas duas últimas famílias que seria uma característica adicional refutando a hipótese de homologia da extensão anterior do *dilatator operculi* entre *Acestrorhynchus* e as duas famílias de Erythrinidae já mencionada.

#### **34. Origem do levator operculi no hiomandibular (IC=40; IR=78):**

0 – presente.

1 – ausente, com opérculo posicionado mais dorsalmente do que hiomandibular, excluindo o músculo do segundo osso.

2 – ausente, com seção A2 do *adductor mandibulae* sobrepondo o ápice dorsal do hiomandibular, excluindo o músculo deste osso.

O *levator operculi* é um músculo curto que conecta a porção lateral do neurocrânio à face medial do opérculo. Sua origem inclui o pterótico, o hiomandibular e, através de um tecido tendinoso, o extra-escapular (Alexander, 1964; Howes, 1976). No hiomandibular, a origem ocorre na região pósterodorsal deste osso, próximo ao contato com o pterótico e opérculo (FIGS. 9A-B, 13 e 14). Em *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, no entanto, o opérculo está localizado mais dorsalmente e cobre posteriormente o hiomandibular (FIGS. 4B e 7A). Assim, o *levator operculi* origina-se apenas no pterótico. Esta condição também foi encontrada em *Acestrorhynchus*, *Gilbertolus* e *Roestes*. Um terceiro padrão foi verificado em que a extremidade pósterodorsal da seção A2 do *adductor mandibulae* é que se interpõe entre hiomandibular e *levator operculi*, isolando este músculo do osso. Neste caso, a origem do *levator operculi* também é restrita ao pterótico. Este padrão foi encontrado em *Boulengerella*, *Brycon*, *Bryconexodon*, *Hepsetus*, *Oligosarcus*, *Salminus* e *Serrasalmus*.

#### **35. Posição relativa do limite posterior das margens posteriores do adductor operculi e levator operculi (IC=20; IR=63):**

0 – margem posterior do *levator operculi* posterior à margem posterior do *adductor operculi*.

1 – margens posteriores de ambos os músculos na mesma vertical.

2 – margem posterior do *adductor operculi* posterior à margem posterior do *levator operculi*.

Na porção mais dorsal da superfície medial do opérculo, dois músculos com origens distintas na base do neurocrânio se inserem justapostamente em vista medial, sendo o *adductor operculi* posicionado mais anteriormente e medialmente do que o *levator operculi* (FIG. 15). Na maior parte dos exemplares examinados, a margem posterior do *levator operculi* está posicionada posteriormente à margem posterior do *adductor operculi*, isolando este último da margem posterior do opérculo (FIG. 15B), uma condição considerada generalizada na ordem por Alexander (1964). Em *Charax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*, além de *Gymnocorymbus*, *Serrasalmus* e *Tetragonopterus*, o *adductor operculi* é relativamente maior e está deslocado posteriormente, com sua margem posterior alcançando a margem posterior do opérculo e se posicionando posteriormente ao ápice posterior do *levator operculi* (FIG. 15A). Em *Acanthocharax*, *Galeocharax knerii* e *Lonchogenys*, além de *Astyanax*, *Brycon*, *Oligosarcus* e *Salminus*, a condição encontrada parece intermediária entre os estados descritos anteriormente, com as margens posteriores dos dois músculos, *adductor operculi* e *levator operculi*, aproximadamente na mesma vertical e ambos atingindo a margem posterior do opérculo (estado 1).

## NEUROCRÂNIO

### 36. Tamanho relativo da porção anterior do mesetmóide (IC=12; IR=41):

- 0 – tão comprido quanto largo.
- 1 – mais comprido do que largo.

A extremidade anterior do mesetmóide dos Characiformes é afilada anteriormente e tem formato triangular (Weitzman, 1962; Roberts, 1969). Em geral a largura da base deste triângulo é similar ao seu comprimento tomado do ápice anterior até a transversal que passa pelas bases das abas ântero-laterais do mesetmóide (FIGS. 16 A, C e D). *Acestrocephalus* e *Galeocharax* (com exceção de *G. humeralis*), por outro lado, possuem a extremidade anterior do mesetmóide muito alongada anteriormente, com seu comprimento aproximadamente o dobro da largura na base (FIG. 16B). Dentre os demais representantes da ordem, a extremidade anterior do mesetmóide alongada

anteriormente ocorre também em *Acestrorhynchus*, *Boulengerella*, *Hepsetus*, *Oligosarcus*, *Rhaphiodon* e *Salminus*.

**37. Formato ântero-lateral do mesetmóide na região de contato com pré-maxilar (IC=100; IR=100):**

0 – com pequenas abas laterais proeminentes com abaulamento dorsal longitudinal formando superfície de articulação do processo ascendente do pré-maxilar.

1 – sem abas laterais proeminentes, mas com uma calha ao longo das margens ântero-laterais do rostro do mesetmóide articulando-se com a margem medial do processo ascendente do pré-maxilar.

O mesetmóide de Characiformes é dotado de um par de pequenas abas laterais de tamanho variável projetando-se aproximadamente à partir de seu terço anterior e que são ligeiramente inclinadas ventralmente formando uma calha dorsal onde o processo ascendente do pré-maxilar se articula (Weitzman, 1962; Roberts, 1969) (FIGS. 16 C-D). *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *Roeboides*, por outro lado, não possuem o par de abas laterais do mesetmóide proeminentes lateralmente, sendo que o processo ascendente do pré-maxilar articula-se ao mesetmóide através de uma calha ao longo das margens ântero-laterais deste último osso (FIG. 16A-B). Esta calha é especialmente desenvolvida em *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*, mas optou-se aqui por não separar os graus de desenvolvimento desta calha devido à variação ontogenética observada nestes táxons. A condição em *Boulengerella* e *Hepsetus* foi codificada como inaplicável para este caráter pois a região anterior do mesetmóide nestes táxons é muito alongada e as abas laterais deste osso possuem uma disposição distinta dos demais Characiformes examinados.

Vari (1979) e Buckup (1998) propuseram dois caracteres derivados em Citharinidae e Distichodontidae cujos estados derivados são (i) a perda das abas laterais do mesetmóide e (ii) a presença de uma trifurcação na região anterior deste osso. O exame de *Xenocharax*, no entanto, sugere que as extremidades laterais da trifurcação anterior no mesetmóide possam ser homólogas às abas laterais deste osso nos demais Characiformes. Assim, a ausência de abas laterais em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *Roeboides* representa uma condição distinta do descrito para as famílias africanas por Vari (1979) e Buckup (1998).

### 38. Formato da superfície dorsal do neurocrânio (IC=33; IR=87):

- 0 – plana ao longo de toda sua extensão.
- 1 – com inflexão dorsal na região da barra epifisial.

Na maioria dos Characiformes examinados, a superfície dorsal do crânio entre a região próxima às narinas e a base do supraoccipital é aproximadamente plana ao longo de toda sua extensão (FIGS. 17 e 18A). *Acanthocharax*, *Charax*, *Cynopotamus* e *Roeboides*, no entanto, possuem uma acentuada inflexão dorsal na superfície dorsal do crânio posteriormente à barra epifisial. Desta forma, a cabeça torna-se bruscamente mais alta à partir deste ponto (FIGS. 18B e 19). A inflexão dorsal da superfície dorsal do crânio é mais acentuada em exemplares grandes de *Charax*, *Roeboides* e *Cynopotamus*, e um pouco menos evidente em *Acanthocharax*. A inflexão dorsal da superfície dorsal do crânio resulta em uma gibosidade entre a região posterior da cabeça e a região ântero-dorsal do corpo. Esta inflexão ocasiona também rearranjos nos ossos posteriores da cabeça, especialmente no parietal, que nestes táxons dispõe-se em um plano mais vertical, especialmente nos gêneros em que o espinho do supraoccipital é particularmente alongado. *Cynodon* também possui uma inflexão dorsal da superfície dorsal do crânio, porém ela está localizada mais posteriormente, aproximadamente na transversal que passa na margem posterior do parietal ou extremidade anterior do espinho do supraoccipital. *Gilbertolus*, *Gymnocorymbus*, *Roestes* e *Serrasalmus*, também possuem uma gibosidade na região ântero-dorsal do corpo, mas ela é ocasionada pelo aumento da massa de musculatura epaxial nesta região e não pela inflexão dorsal da superfície dorsal da cabeça. Nestes táxons o plano da superfície dorsal da cabeça é aproximadamente retilíneo, portanto eles foram codificados com o estado 0.

Menezes (1976) reconheceu três condições distintas relacionadas ao formato da região póstero-dorsal da cabeça nos gêneros que incluiu em Cynopotaminae: *Acestrocephalus* com crânio plano, *Galeocharax* com uma leve elevação no crânio e *Cynopotamus* com crânio com grande gibosidade. No presente estudo, observou-se uma continuidade no formato dorsal do crânio nos exemplares examinados de *Acestrocephalus* e *Galeocharax*. Por outro lado, a elevação (inclinação) dorsal do crânio em *Cynopotamus*, além de *Acanthocharax*, *Charax* e *Roeboides*, é distinta da maioria dos táxons incluídos no presente estudo e foi codificada com um estado derivado.

### 39. Formato da barra epifisial (IC=20; IR=76):

- 0 – restrita à ponte cilíndrica ossificada.
- 1 – com abas ósseas anteriores e posteriores provenientes dos frontais e parietais.

Nos Characiformes, de maneira geral, a superfície dorsal do crânio possui duas fontanelas localizadas em sua linha mediana, uma mais anterior, a fontanela frontal, e outra mais posterior, a fontanela parietal (Wetizman, 1962; Roberrs, 1969). Entre as fontanelas há um prolongamento ósseo medial dos frontais formando a barra epifisial, uma conexão cilíndrica entre os frontais contralaterais que geralmente restringe-se à barra óssea (Vari, 1995). Em duas das espécies de *Charax* examinadas (*C. gibbosus* e *C. pauciradiatus*), além de *Cynopotamus* e *Roeboides*, a barra epifisial possui abas ósseas anteriores e posteriores formadas por expansões lamelares superficiais das margens mediais dos frontais e parietais. Dentre os outros Characiformes estudados, abas na barra epifisial também foram encontradas em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*, além de *Salminus*, *Boulengerella*, *Hepsetus* e *Hoplias* não possuem fontanelas cranianas quando adultos (Vari, 1995), fazendo com que a região de contato entre as margens mediais e posteriores dos frontais e mediais e anteriores dos parietais seja contínua. Além disso, Vari (1995) descreveu uma variação ontogenética na presença da barra em Erythrinidae e Ctenoluciidae, na qual os adultos não possuem a barra epifisial. Assim, estes três gêneros foram codificados como inaplicáveis para este caráter.

### 40. Tamanho e formato da abertura no septo internasal (IC=50; IR=75):

- 0 – ampla e sem formato definido, delimitada por lamelas pouco conspícuas do mesetmóide, vômer e etmóide lateral.
- 1 – diminuta e aproximadamente circular, delimitada por expansões laminares muito desenvolvidas provenientes do processo anterior do etmóide lateral, mesetmóide e vômer.

Nos Characiformes, o septo internasal é uma estrutura constituída pela lamela ventral do mesetmóide, margem anterior do etmóide lateral e seu processo anterior, e superfície dorso-posterior do vômer (Weitzman, 1962). Estas três estruturas delimitam um espaço cujo formato geral varia muito entre os táxons, mas que é sempre amplo já que as lamelas que o delimitam não são muito desenvolvidas (FIG. 20A). Por outro lado, *Roeboides affinis* e *R. descavadensis*, além de *Exodon*, *Bryconexodon* e *Roexoexodon*,

possuem uma lamela ventral do mesetmóide, o processo anterior do etmóide lateral e a lamela pósterodorsal do vômer muito desenvolvidos e robustos, delimitando um espaço diminuto, aproximadamente circular, no septo internasal (FIGS. 20B-C). *Bryconexodon* possui o processo anterior do etmóide lateral conspicuamente desenvolvido afastando o vômer dos limites da abertura no septo (FIG. 20B). Outros Characiformes examinados (i.e., *Cynopotamus tocantinensis*, *Heterocharax macrolepis* e *Lonchogenys ilisha*) possuem pequenas expansões dorsais lamelares no processo anterior do etmóide lateral, mas em nenhum deles estas expansões são robustas como em *Exodon*, *Bryconexodon*, *Roeboexodon* e as duas espécies de *Roebooides* citadas. *Serrasalmus* também possui a abertura no septo internasal reduzida, mas ao contrário de *Exodon*, *Bryconexodon* e *Roeboexodon* em que a redução da abertura é decorrente do grande desenvolvimento de expansões lamelares de três ossos diferentes (mesetmóide, etmóide lateral e vômer), a diminuição do espaço no septo internasal de *Serrasalmus* resulta exclusivamente do grande aumento na lamela ventral do mesetmóide, que é expandida ventralmente e isola o vômer e parte do etmóide lateral da abertura. Este gênero foi codificado com o estado 0. *Hepsetus* possui o septo internasal associado à uma expansão ventral da margem dorsal do mesetmóide mais lateral à lamela ventral deste osso e a um prolongamento posterior da aba lateral do mesetmóide. A diferença anatômica em *Hepsetus* impediu a codificação inequívoca do caráter neste gênero, que foi codificado como inaplicável para este caráter.

*Acestrorhynchus falcistrostris* também possui o espaço no septo internasal parcialmente obliterado (Toledo-Piza, 2007). Contudo, nesta espécie o processo anterior do etmóide lateral é muito expandido dorsalmente e anteriormente e contata o vômer e mesetmóide, deixando apenas uma pequena abertura pósterodorsal na expansão lamelar do etmóide lateral por onde passa o nervo olfatório. A condição descrita por Toledo-Piza (2007) em *A. falcistrostris* é anatomicamente muito distinta da registrada aqui para *Roebooides affinis*, *R. descavadensis*, *Exodon*, *Bryconexodon* e *Roeboexodon* e considerada não homóloga àquela encontrada nestes táxons já que a redução do espaço no septo internasal nestes quatro últimos gêneros é resultado de expansões do mesetmóide, etmóide lateral e vômer.

#### 41. Rinosfenóide (IC=16; IR=79):

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

Muitos dos Characiformes examinados possui rinosfenóide anteriormente ao orbitosfenóide que varia em formato e tamanho entre os táxons (Weitzman, 1962; Roberts, 1969; Menezes, 1976; Buckup, 1998; Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza 2000a; 2007). O rinosfenóide ocorre em *Acanthocharax*, *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys*, *Phenacogaster* e na maioria das espécies de *Roeboides* estudadas (FIGS. 17 e 19B). Por outro lado, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus* e *Galeocharax* não possuem este osso (FIGS. 18 e 19A). Menezes (1976) mencionou a ausência de rinosfenóide em *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax* e registrou a ocorrência de rinosfenóide em *Acestrorhynchus*, *Moralesia* (= *Charax*) e algumas espécies de *Roeboides*. As espécies de *Charax* examinadas aqui, no entanto, não possuem rinosfenóide. *Roeboides myersii* não possui um rinosfenóide ossificado, mas os exemplares examinados possuem uma cartilagem com formato e posicionamento similares ao rinosfenóide das demais espécies em que ele ocorre. Por esta razão, *R. myersii* foi codificado como inaplicável para este caráter. Dentre os demais Characiformes examinados, o rinosfenóide está ausente em *Boulengerella*, *Cynodon*, *Hepsetus*, *Hoplias*, *Hyphessobrycon*, *Salminus*, *Serrasalmus* e *Xenocharax* e Zanata & Vari (2005) mencionaram a ausência de rinosfenóide em todos os representantes de Alestidae. Todos os demais táxons terminais incluídos na análise possuem rinosfenóide.

#### 42. Expansão na porção ventral do orbitosfenóide (IC=20; IR=71):

- 0 – livre do paresfenóide.
- 1 – articulada ao paresfenóide através de encaixe ósseo.

A porção ventral do orbitosfenóide nos Characiformes varia bastante, podendo estar afastada do paresfenóide, muito próxima deste osso ou ainda articulada a ele através de uma expansão óssea robusta (e.g., Weitzman, 1962; Roberts, 1969). A maioria dos Characiformes examinados possui orbitosfenóide e paresfenóide livres um do outro (FIG. 17), apesar de muito próximos em alguns casos (Figs 18A e 19). *Charax* e *Roeboides*, por exemplo, possuem uma expansão ântero-ventral direcionada para o rinosfenóide (no caso de *Roeboides*) ou para o paresfenóide (no caso de *Charax*) cujo

tamanho varia ontogeneticamente. Os jovens destes gêneros possuem esta projeção pouco conspícua e destacada do orbitosfenóide, enquanto que nos exemplares maiores esta projeção chega a tocar o rinosfenóide anteriormente (em *Roeboides*) ou se justapõe ao paresfenóide mais ventralmente (em *Charax*) (FIG. 19). O mesmo foi encontrado nas espécies de *Acestrocephalus* (FIG. 18A), embora nenhum exemplar examinado, mesmo os de maior porte, tenha o orbitosfenóide em contato com o paresfenóide. Apesar da proximidade do orbitosfenóide e paresfenóide em alguns dos gêneros mencionados, todos eles foram codificados com o estado em que estes ossos são livres um do outro. *Cynopotamus* e *Galeocharax*, por outro lado, possuem a margem ventral do orbitosfenóide articulada à margem dorsal do paresfenóide mesmo nos menores exemplares examinados, fazendo com que ambos os ossos estejam fortemente conectados nestes táxons (FIG. 18B). Uma condição similar foi encontrada também em *Boulengerella*, *Cynodon*, *Hepsetus*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*. Enquanto na maioria destes gêneros é a margem ventral do corpo do orbitosfenóide que se articula diretamente com o paresfenóide, em *Hydrolycus wallacei* estes ossos estão muito afastados um do outro e é uma expansão lamelar do orbitosfenóide que se prolonga ventralmente alcançando o paresfenóide. Mesmo assim esta espécie foi incluída no estado 1. Por fim é preciso salientar que apesar de um exemplar maior de *Xenocharax* possuir orbitosfenóide e paresfenóide articulados, os demais espécimes examinados e o ilustrado por Vari (1979) não possuem estes ossos em contato, o que pode indicar um caso de variação ontogenética ou intra-específica. Assim, este caráter foi considerado inaplicável em *Xenocharax*.

Menezes (1976) considerou o contato entre orbitosfenóide e paresfenóide como plesiomórfica para *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax* e discutiu que em *Moralesia* (= *Charax*) e nas espécies de *Roeboides* que não possuem rinosfenóide, o orbitosfenóide também está em contato com o paresfenóide, ainda que parcialmente como em *Moralesia* (= *Charax*). Além disso, o autor mencionou a variação ontogenética na expansão ântero-ventral descrita acima para *Charax* e *Roeboides*. Lucena (1998) registrou o contato entre orbitosfenóide e paresfenóide em *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*, além de três espécies de *Charax* (*C. gibbosus*, *C. stenopterus* e *C. tectifer*) e duas de *Roeboides* (*R. bonariensis* = *R. microlepis* e *R. myersii*). No entanto, no presente estudo não foram observados exemplares dos dois últimos gêneros com orbitosfenóide articulado ao paresfenóide, apenas dispostos de forma justaposta, apesar de um exemplar de maior porte de *C.*



*gibbosus* e *C. unimaculatus* (o segundo não incluído como terminal na análise) que possuem ambos os ossos se tocando, mas não articulados. O mesmo pode ser dito para *Acestrocephalus*. Assim, a condição em que orbitosfenóide e paresfenóide estão fundidos através de interdigitações fica aqui restrita a *Cynopotamus* e *Galeocharax*. Dentre os demais representantes de Characiformes, uma situação similar ocorre em *Salminus* que apresenta aproximação entre estes ossos ao longo da ontogenia, mas cujos exemplares examinados não possuem estes ossos articulados, apesar do registrado por Roberts (1969). A fusão de orbitosfenóide e paresfenóide dentre os representantes de outras linhagens de Characiformes ficou restrita, portanto, a *Boulengerella*, *Cynodon*, *Hepsetus*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*.

#### **43. Formato da margem posterior do orbitosfenóide (IC=40; IR=75):**

- 0 – liso e contínuo ao arco formado posteriormente pelo pterosfenóide e proótico.
- 1 – interrompido por um pequeno processo espiniforme voltado posteriormente, ventral a uma pequena concavidade na margem posterior do osso que ocasiona uma cintura larga na porção mediana do mesmo.
- 2 – interrompido por um processo espiniforme voltado posteriormente, ventral a uma grande concavidade na margem posterior do osso que ocasiona uma cintura delgada na porção mediana do mesmo.

Nos Characiformes, o orbitosfenóide possui suas margens posterior e ventral formando um ângulo aproximadamente reto na região de contato com o pterosfenóide (Lucena & Menezes, 1998). Isso ocorre mesmo nos táxons em que a margem ventral do osso articula-se ântero-ventralmente com o paresfenóide (FIGS. 17A, 18 e 19). As espécies de *Phenacogaster* examinadas (com exceção de *P. franciscoensis*), por outro lado, possuem um pequeno entalhe na margem póstero-ventral do orbitosfenóide e a margem ventral deste osso termina posteriormente em uma pequena projeção espiniforme ventral ao entalhe. Nesta condição o entalhe é pouco pronunciado e a largura da lâmina óssea anterior ao entalhe é maior do que a extensão do entalhe no orbitosfenóide. A mesma condição foi verificada em *Mimagoniates* além de *Gilbertolus* e *Roestes*, sendo considerada uma sinapomorfia dos últimos dois gêneros por Lucena & Menezes (1998). *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* apresentam uma condição mais extrema em que o entalhe na margem póstero-ventral do

orbitosfenóide é muito amplo o que faz com que apenas uma estreita lâmina óssea esteja presente anteriormente ao entalhe em vista lateral. Neste caso, a projeção espiniforme na extremidade póstero-ventral do orbitosfenóide tem um aspecto ainda mais alongado e agudo (FIG. 17B) Esta condição já havia sido observada nestes gêneros por Lucena (1998) e Lucena & Menezes (1998), e foi verificada aqui em *Cheirodon* e *Odontostilbe*. *Hyphessobrycon* possui uma pequena concavidade na margem posterior do orbitosfenóide cujo aspecto geral, mesmo diferente do estado 0, é mais semelhante a este estado do que aos estados 1 e 2, sendo codificado então com o estado 0.

#### **44. Tamanho relativo do processo ascendente do paresfenóide (IC=100; IR=100):**

- 0 – restrito ventralmente, contínuo à margem anterior do proótico e não atingindo o pterosfenóide.
- 1 – expandido dorsalmente, atingindo a margem posterior do pterosfenóide.

De maneira geral, o processo ascendente do paresfenóide é restrito ventralmente e contínuo à margem anterior do proótico. Desta forma, o proótico é margeado anteriormente pelo pterótico e, em menor extensão, pelo paresfenóide (Weitzman, 1962), mas atinge o espaço da cavidade orbital (Vari, 1979) (FIGS. 17 e 19). Em *Acestrocephalus*, o processo ascendente do paresfenóide é mais robusto e alongado dorsalmente do que nos demais táxons, atingindo a margem póstero-ventral do pterosfenóide e excluindo o proótico do espaço entre a base do neurocrânio e o paresfenóide (FIG. 18A). Vari (1979) descreveu uma condição similar a *Acestrocephalus* em um clado de Distichodontidae que inclui *Ichthyborus*, *Microstomatichthyoborus*, *Mesoborus*, *Eugnaticthys*, *Paraphago*, *Phago* e *Belonophago*. Nestes táxons o proótico está deslocado posteriormente e o braço ascendente do paresfenóide posiciona-se mais próximo da margem posterior do pterosfenóide, ao passo que em *Paraphago*, *Phago* e *Belonophago*, o pterosfenóide e paresfenóide estão em contato. Em *Cynopotamus* e *Galeocharax* o processo ascendente do paresfenóide também parece mais alongado dorsalmente (especialmente em *C. juruena* e *G. gulo* que incluem exemplares dentre os maiores examinados em cada gênero), sendo que o paresfenóide quase contata o pterosfenóide nestes táxons (FIG. 18B), mas como somente em *Acestrocephalus* é que estes ossos efetivamente se tocam, o estado 1 foi restrito aos representantes deste gênero. *Acestrorhynchus* e *Aphyocharax* possuem uma condição similar a *Cynopotamus* e *Galeocharax* e Toledo-Piza (2007)

ilustrou em *Acestrorhynchus pantaneiro* uma condição similar à descrita para *Acestrocephalus*, porém não discutiu esta característica. De fato, os exemplares de *Acestrorhynchus microlepis* examinados aqui possuem uma expansão dorsal muito delgada no processo ascendente do paresfenóide, mas esta não chega a atingir o pterosfenóide apesar de se aproximar muito deste osso. Desta forma, o estado 1 só foi codificado em *Acestrocephalus* dentre todos os táxons terminais da análise.

#### **45. Projeção espiniforme póstero-lateral do pterótico (IC=16; IR=66):**

0 – presente.

1 – ausente.

Nos Characiformes, o pterótico ocupa a porção posterior da margem dorso-lateral do neurocrânio e possui um processo espiniforme voltado posteriormente projetando-se de sua extremidade posterior (Weitzman, 1962). Esta projeção espiniforme varia de tamanho nos diferentes táxons, sendo muito pequena como em *Boulengerella*, *Gymnocorymbus*, *Hydrolycus scomberoides* e *Roestes* ou muito alongada como em *Salminus*, mas está presente na maioria dos Characiformes examinados (FIGS. 18 e 19) e serve como ponto de conexão para o *levator operculi* (Weitzman, 1962) e outro músculo conectando o pterótico à cintura peitoral nos ossos extra-escapular e supracleito. Já *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys* e *Phenacogaster*, não possuem projeção espiniforme na extremidade póstero-lateral do pterótico (FIG. 17), sendo que o músculo ligado à cintura peitoral conecta-se diretamente à margem posterior do pterótico nestes táxons, assim como o *levator operculi*. Dentre os demais Characiformes estudados, a margem póstero-lateral do pterótico lisa, sem projeção espiniforme, ocorre em *Cheirodon*, *Hyphessobrycon*, *Iguanodectes*, *Mimagoniates*, *Odontostilbe* e *Tetragonopterus*.

#### **46. Projeção delgada na extremidade lateral do epocciptal (IC=100; IR=100):**

0 – ausente.

1 – presente.

Nos Characiformes, o epocciptal possui um braço lateral que contata o parietal e pterótico e separa as duas fossas postemporais mais laterais que estão presentes em todos os representantes da ordem (Weitzman, 1962). Na condição generalizada, a

extremidade lateral deste braço do epoccipital encontra-se ântero-lateralmente com a margem posterior do parietal e é plana posteriormente, de modo que o braço lateral do epoccipital fique evidenciado em vista lateral (FIGS. 17, 18 e 19A). Em *Roeboides*, no entanto, a extremidade lateral do braço lateral do epoccipital possui uma projeção posterior delgada e aguda que chega a ser longa e espiniforme em alguns dos maiores exemplares examinados (FIG. 19B). Desta forma, o braço lateral do epoccipital fica coberto lateralmente por esta projeção, que já havia sido interpretada como uma sinapomorfia de *Roeboides* por Lucena (1998), perdida secundariamente em *R. bouchellei*.

#### **47. Grau de desenvolvimento do espinho supraoccipital (IC=50; IR=90):**

- 0 – pouco desenvolvido, no máximo um quinto do comprimento total da cabeça.
- 1 – muito desenvolvido, quase metade do comprimento total da cabeça.

De maneira geral, os Characiformes possuem o espinho supraoccipital pouco desenvolvido não ultrapassando um quinto do comprimento total da cabeça (FIGS. 17 e 18), sendo praticamente inexistente em alguns casos (i.e., *Boulengerella*, *Hepsetus* e *Hoplias*) (Roberts, 1969). Já em *Charax* e *Roeboides*, o espinho supraoccipital é muito desenvolvido e atinge quase a metade do comprimento total da cabeça (FIG. 19). Nestes gêneros, o espinho relativamente grande aliado à inflexão dorsal da superfície dorsal do neurocrânio acarreta em uma grande gibosidade na porção posterior da cabeça que se continua com a região ântero-dorsal do corpo. Menezes (1976) dividiu o grau de desenvolvimento do espinho supraoccipital em três categorias distintas, sendo curto em *Acestrocephalus*, de comprimento mediano em *Galeocharax* e muito longo em *Cynopotamus*. Ainda que tal diferença possa ser identificada entre os representantes destes três gêneros, principalmente no caso de *Cynopotamus* cujas espécies de fato apresentam o espinho supraoccipital mais desenvolvido, no universo amostral do presente estudo tal distinção entre categorias foi difícil de ser codificada por ter variação contínua. O espinho do supraoccipital de *Acanthocharax* e *Cynopotamus* é pouco desenvolvido (estado 0), mas estes gêneros possuem a inflexão dorsal do teto do crânio, o que faz com que sua gibosidade seja menos pronunciada do que em *Charax* e *Roeboides*. O único representante das demais linhagens de Characiformes examinado que possui o espinho supraoccipital muito desenvolvido e constituindo quase metade do comprimento total da cabeça é *Serrasalmus*. Neste gênero, uma gibosidade dorsal

também está presente, porém é decorrente do aumento da massa muscular epaxial na região ântero-dorsal do corpo. O espinho supraoccipital muito desenvolvido de *Serrasalmus* fornece maior área de conexão para esta musculatura hipertrofiada neste táxon.

#### **48. Terceira fossa pós-temporal (IC=66; IR=92):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente e delimitada pelo epoccipital e exoccipital.
- 2 – presente e delimitada exclusivamente pelo epoccipital.

Nos Characiformes, a superfície posterior do neurocrânio possui tipicamente duas fossas pós-temporais localizadas lateralmente, uma posicionada dorsalmente e delimitada pelo supraoccipital, parietal e epoccipital, e outra mais ventral delimitada pelo epoccipital e pterótico (Vari, 1979; 1983). Estas fossas servem principalmente como ponto de conexão da musculatura epaxial do corpo (Roberts, 1969). *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, por outro lado, possuem uma terceira fossa pós-temporal localizada mais medialmente e delimitada pelo epoccipital e exoccipital. Esta fossa é alongada dorso-ventralmente e comunica-se com a fossa látero-ventral, delimitada pelo pterótico e epoccipital, através de uma abertura em seus fundos, com exceção de *Hoplocharax*. Neste gênero, a terceira fossa pós-temporal é menos conspícua, pouco alongada dorso-ventralmente e possui a abertura em seu fundo comunicando-se com a fossa látero-ventral muito diminuta ou fechada em alguns exemplares. Toledo-Piza (2000a) foi a primeira a registrá-la em *Heterocharax*, *Lonchogenys* e *Gnathocharax*. Dentre os demais Characiformes examinados, a terceira fossa pós-temporal delimitada pelo epoccipital e exoccipital foi encontrada em *Gilbertolus* e *Roestes*, além de *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* (Toledo-Piza, 2000a). No último gênero, no entanto, a terceira fossa possui fundo cego como *Hoplocharax*, apesar de bastante conspícua. Nos representantes de Cynodontinae esta fossa é alongada dorso-ventralmente e muito ampla, enquanto que em *Gilbertolus* e *Roestes* ela é menor e posicionada um pouco mais ventralmente. *Xenocharax* também possui a terceira fossa temporal delimitada pelo epoccipital e exoccipital (Vari, 1979). Este autor considerou a presença da terceira fossa pós-temporal delimitada pelo epoccipital e exoccipital como uma característica derivada em Characiformes e interpretou sua presença em Citharinidae e Distichodontidae como uma sinapomorfia

unindo estas duas famílias, convergente nos representantes de Cynodontini (= Cynodontinae). Já *Acestrorhynchus* e *Hemiodus* (Roberts, 1974) possuem uma terceira fossa pós-temporal localizada mais medialmente, mas ela é inteiramente incluída no epoccipital, sendo, portanto exclusivamente delimitada por este osso. Assim, estes táxons foram codificados com um terceiro estado (estado 2). Vari (1979) citou a presença de uma terceira fossa delimitada exclusivamente pelo epoccipital em muitos caracídeos africanos (= Alestidae), além das famílias sul-americanas Curimatidae, Hemiodontidae e Parodontidae. No entanto, devido à diferença nos ossos que delimitam a terceira fossa pós-temporal dos Citharinidae, Distichodontidae e Cynodontinae em relação aos demais táxons citados, Vari (1979) não considerou esta fossa homóloga nestes dois conjuntos de táxons. Mais recentemente, Zanata & Vari (2005) registraram a presença da terceira fossa restrita ao epoccipital em todos os Alestidae com exceção de *Arnoldichthys*, *Chalceus*, *Ladigesia* e *Lepidarchus*.

### SÉRIE ORBITAL E NASAL

#### 49. Trajeto do canal látero-sensorial infraorbital (IC=25; IR=25):

- 0 – canal posicionado ao longo da margem interna do anel orbital.
- 1 – canal posicionado medianamente ao longo dos ossos infraorbitais, separados da margem interna do anel orbital.

Nos Characiformes, os seis ossos infraorbitais estão geralmente associados a um canal látero-sensorial proveniente do neurocrânio e que, à partir do infraorbital 6, prolonga-se ventralmente e anteriormente pelos infraorbitais 5, 4, 3, 2 e 1 (Weitzman, 1962; Roberts, 1969). Na grande maioria dos táxons examinado, este canal está posicionado ao longo das extremidades dos ossos infraorbitais mais próximas à margem interna do anel orbital (FIGS. 21 e 22A-B), mas em *Acestrorhynchus*, *Boulengerella*, *Bryconexodon*, *Hemiodus*, *Hoplías* e *Roeboexodon* o canal passa na região mediana de cada osso da série infraorbital e é excluído da margem interna do anel orbital por uma lâmina óssea de cada osso (FIG. 22C). Esta lâmina é mais ampla nos infraorbitais 5, 4 e 3.

**50. Neuromastos superficiais na cabeça associados a poros e rugosidades na superfície da série orbital (IC=100; IR=100):**

0 – ausente.

1 – presentes.

Na maioria dos Characiformes examinados, a superfície dos ossos infraorbitais é lisa (e.g., FIG. 22B-C). Em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Cynopotamus*, *Charax*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides* a superfície lateral destes ossos é marcada por poros diminutos espalhados, aparentemente não ligados ao canal infraorbital (FIGS. 21 e 22A). Além disso, os maiores exemplares examinados, principalmente de *Acestrocephalus*, *Charax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*, possuem estrias ósseas delimitando sulcos na superfície do infraorbital 3, algumas dispostas radialmente em relação ao olho e outras perpendicularmente ao sentido radial. Um estudo de microscopia eletrônica, em andamento, focado na presença de neuromastos superficiais na cabeça de representantes de Characinae (FIGS. 23, 24, 25 e 26), revelou que as marcas evidenciadas nos ossos (poros e sulcos) são relacionadas à presença de neuromastos superficiais espalhados pela cabeça (e.g., FIG. 23C). Malabarba & Lucena (1995) e Lucena (1998) propuseram a presença de neuromastos superficiais na cabeça como uma característica em comum a *Roeboides*, *Charax*, *Phenacogaster*, *Cynopotamus* e possivelmente *Galeocharax*. Além disso, propuseram a presença de sulcos principalmente no infraorbital 3, como uma característica encontrada em *Roeboides*, *Charax* e *Phenacogaster*. No presente estudo, a presença de neuromastos superficiais na cabeça em *Galeocharax* é confirmada e registrada também em *Acanthocharax* e *Acestrocephalus* (FIG. 25). Além disso, através das imagens geradas com microscopia eletrônica de varredura, pode-se verificar que as estrias delimitando sulcos no infraorbital 3 encontrada em alguns destes gêneros estão relacionadas à presença de linhas de neuromastos superficiais, fazendo com que ambos os caracteres propostos na literatura estejam relacionados. O conhecimento sobre a presença de neuromastos superficiais em Characiformes é escasso e limita-se ao registro em alguns táxons (e.g., *Astyanax hubbsi* e *A. mexicanus*, Teyke 1990; *Spintherobolus*, Weitzman & Malabarba, 1999). O entendimento desta característica depende do estudo mais detalhado de padrões relacionados aos neuromastos superficiais e sua distribuição nos demais Characidae e representantes da ordem.

Os neuromastos superficiais estão presentes nas superfícies laterais da cabeça, ao longo de toda a série infraorbital, ao redor das narinas (FIG. 23B), ao longo dos lábios da maxila superior (FIGS. 25A-B) e também no pré-opérculo. Além disso, há neuromastos superficiais nas superfícies dorsal (FIGS. 23A e 24A) e ventral da cabeça, tanto ao longo da superfície ventral dos dentários quanto na região gular (FIGS. 26A-B). A disposição dos neuromastos varia entre as regiões da cabeça e entre táxons diferentes. Eles estão concentrados em núcleos de neuromastos próximos às narinas em alguns táxons (i.e., *Phenacogaster*) (FIG. 23B), dispostos em linhas de neuromastos (*pitlines* ou *pit-organs*) nos infraorbitais e nas superfícies dorsal e ventral da cabeça (FIGS. 23A e C, 24 A e B, 25A), ou ainda espalhados pela superfície da cabeça (FIG. 25B e 26A-C). A estrutura dos neuromasto não variou entre os táxons examinados, e corresponde aquela descrita para outros grupos de peixes (e.g., Coombs *et al.*, 1988; Teyke, 1990; Webb & Northcutt, 1997). Assim, cada neuromasto é circundado por células acessórias (ac) que possuem uma complexa ornamentação com microvilosidades (FIGS. 23D; 24C; 25C e 26D). As células acessórias delimitam uma área glandular com formato aproximadamente de um “olho” e coberta por células do manto (mc) responsáveis por secretar a cúpula (não visível nas preparações). A área de células do manto é mais longa em um de seus eixos e este alongamento geralmente se dispõe no sentido transversal ao eixo longitudinal do corpo (e.g., FIGS. 24B e 26C), salvo em neuromastos localizados em conjuntos como em *Phenacogaster* (FIG. 23B) ou nos neuromastos da região gular cujas áreas de células do manto sempre possuem seu eixo mais longo paralelo ao eixo longitudinal do corpo. No centro da área das células do manto há um conjunto de células sensoriais (sc) dotadas de cílios que compõem a unidade sensorial do neuromasto (Coombs *et al.*, 1988; Webb & Northcutt, 1997). Os cílios das células sensoriais estão organizados em conjuntos de estereocílios com tamanhos menores adjacentes a um longo quinocílio (FIG. 24D).

#### **51. Antorbital (IC=100; IR=100):**

0 – presente.

1 – ausente.

O antorbital é um osso geralmente alongado dorso-ventralmente posicionado ao longo da margem póstero-ventral da narina, anteriormente ao infraorbital 1. Em geral, é uma ossificação distinta que pode ter formatos variados e graus diferentes de



desenvolvimento e ossificação. Apesar da diversidade de formas, o antorbital foi considerado homólogo em Characiformes e está presente em quase todos os táxons (Weitzman, 1962). Em *Boulengerella* e *Hoplias*, no entanto, não se vê uma ossificação distinta na região do antorbital (Roberts, 1969) e Vari (1995: 9) interpretou a ausência do antorbital como uma sinapomorfia de Ctenoluciidae e Erythrinidae, ocorrendo independentemente no curimatídeo *Curimatopsis* e no alestídeo *Lepidarchus* (Vari, 1982; 1989; 1995; Zanata & Vari, 2005).

## **52. Disposição da extremidade dorso-posterior do antorbital (IC=100; IR=100):**

- 0 – separada do etmóide lateral e frontal.
- 1 – posicionada em espaço formado dorsalmente ao etmóide lateral e ventralmente ao frontal.
- 2 – posicionado lateralmente ao etmóide lateral.

Em geral, nos Characiformes o antorbital é um osso curto cuja extremidade dorso-posterior posiciona-se mais ventralmente, não alcançando o etmóide lateral e o frontal (e.g., Weitzman, 1962: fig. 8). Em *Roeboides*, o osso prolonga-se dorsalmente e encaixa-se no espaço formado ventralmente ao frontal e dorsalmente ao etmóide lateral. Em *Acestrocephalus* e *Galeocharax* o antorbital é bastante prolongado dorsalmente e quase atinge o espaço entre etmóide lateral e frontal, mas ainda assim nestes táxons o antorbital foi considerado separado dos referidos ossos do neurocrânio. Uma terceira condição foi encontrada nos representantes de Cynodontinae (*Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*), onde o antorbital prolonga-se dorsalmente como em *Roeboides*, mas posiciona-se lateralmente ao etmóide lateral e não no espaço entre este osso e o frontal. Toledo-Piza (2000a) definiu o contato entre antorbital e a superfície lateral do etmóide lateral como uma sinapomorfia de Cynodontinae que ocorre de maneira homoplástica em *Gasteropelecus* e *Agoniates*, os dois últimos não incluídos na presente análise. *Boulengerella* e *Hoplias* foram codificadas como inaplicáveis já que estes táxons não possuem um antorbital como ossificação distinta (Roberts, 1969; Vari, 1995).

### 53. Tamanho do antorbital (IC=25; IR=88):

- 0 – tamanho moderado, formando uma estrutura evidente com formato de bastão ou “L” invertido.
- 1 – muito reduzido, restrito a lâmina óssea delgada.
- 2 – muito robusto, constituindo uma placa ou bastão ósseo que preenche a região posterior à narina.

Nos Characiformes, o antorbital está presente na maioria dos táxons (Weitzman, 1962; Vari, 1995) apesar de apresentar formatos variáveis nos diferentes táxons. É possível identificar formatos distintos como o de um bastão cilíndrico (e.g., FIGS. 21A e 22A), de uma estrutura em formato de “L” invertido (e.g., FIGS. 21B e 22B), de uma placa óssea achatada lateralmente (e.g., FIG. 22C) ou ainda de uma pequena estrutura arredondada lembrando formato de uma gota. No entanto, no universo dos Characiformes incluídos no presente estudo, foram encontrados também formatos intermediários entre estes, dificultando na definição dos estados distintos. Optou-se, alternativamente, em se codificar três diferentes estados referindo-se ao grau de desenvolvimento do osso. Na condição mais generalizada, o antorbital é desenvolvido e conspicuo com tamanho moderado (estado 0), que difere da condição do estado 1 em que ele é uma estrutura muito delgada e vestigial (FIG. 22B) como encontrado em *Acanthocharax*, *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*. Dentre os representantes das outras linhagens da ordem estudados, o antorbital muito reduzido em tamanho foi encontrado em *Gilbertolus*, *Gymnocorymbus*, *Hepsetus*, *Odontostilbe*, *Roestes*, *Serrasalmus* e *Tetragonopterus*. Um terceiro estado foi definido para incluir o antorbital muito robusto de alguns táxons (i.e., *Bryconexodon*, *Cynodon*, *Exodon*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Roeboexodon*), que constitui uma grande placa óssea preenchendo a região póstero-ventral à narina. *Boulengerella* e *Hoplías* foram codificadas como inaplicáveis já que estes gêneros não possuem o antorbital como ossificação distinta (Roberts, 1969; Vari, 1995).

### 54. Projeção delgada na extremidade anterior do antorbital (IC=100; IR=100):

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

Nos Characiformes, o antorbital geralmente possui um formato aproximadamente cilíndrico ou ainda em “L”, mas outras formas distintas são também reconhecidas. Em todas estas formas, a extremidade anterior (no caso do antorbital em “L”) ou ântero-ventral (no caso do antorbital mais cilíndrico) tem um contorno liso, sem estruturas evidentes diferenciadas (FIGS. 21A-C e 22). Nas espécies de *Acestrocephalus*, no entanto, há uma projeção delgada voltada anteriormente à partir da extremidade anterior do antorbital que dá aspecto de “L” ao osso (FIG. 21D), mas distinto do antorbital em “L” dos demais táxons examinados em que o ramo ântero-ventral do antorbital é tão robusto quanto o restante do osso. *Boulengerella* e *Hoplias* foram codificados como inaplicáveis já que estes gêneros não possuem um antorbital distinto (Roberts, 1969; Vari, 1995).

#### **55. Projeção na margem póstero-ventral do antorbital (IC=22; IR=30):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente, pequena e espiniforme.
- 2 – presente, grande e triangular.

Na maioria do Characiformes examinados, o antorbital possui a margem póstero-ventral lisa, sem nenhuma projeção evidente voltada posteriormente. Em duas espécies de *Heterocharax* (*H. macrolepis* e *H. virgulatus*) e em *Charax condei*, uma delgada projeção espiniforme origina-se na extremidade póstero-ventral do antorbital e direciona-se póstero-ventralmente (FIG. 22B). Toledo-Piza (2000b: fig. 7) ilustrou esta projeção espiniforme apenas no antorbital de *H. virgulatus*, no entanto não há menção a esta estrutura ao longo do texto deste trabalho. *Hoplocharax* também possui tal projeção, apesar de ser menor e menos evidente. *Gnathocharax* possui projeção similar retorcida sobre seu eixo. Todos estes táxons foram codificados com o estado 1. Já quatro das cinco espécies de *Cynopotamus* incluídas (com exceção de *C. tocantinensis*) possuem, na mesma região do antorbital, uma projeção aproximadamente triangular com margens contínuas às margens posterior e ventral do antorbital voltada póstero-ventralmente, codificada como uma terceira condição (FIG. 21C). Dentre os demais Characiformes estudados, apenas três não possuem a margem póstero-ventral do antorbital lisa: *Hyphessobrycon*, que apresenta uma projeção muito similar às duas espécies de *Heterocharax*, e *Brycon* e *Tetragonopterus*, ambos com a projeção triangular como *Cynopotamus*. *Boulengerella* e *Hoplias* foram codificadas como

inaplicáveis já que estes táxons não possuem o antorbital como ossificação distinta (Roberts, 1969; Vari, 1995).

**56. Projeção na margem ântero-ventral do infraorbital 1 (IC=50; IR=75):**

0 – ausente.

1 – presente, formando uma aba anterior onde o antorbital apóia-se dorsalmente.

Nos Characiformes, a margem ântero-ventral do infraorbital 1 tem formato retangular ou arredondado e alcança, no máximo, a porção póstero-ventral do antorbital (Menezes, 1976). Em alguns táxons estes dois ossos estão justapostos e em contato, mas em outros casos eles estão separados. Em *Galeocharax*, a margem ântero-ventral do infraorbital 1 possui uma projeção lamelar anterior que forma uma aba óssea onde o antorbital apóia-se (FIG. 22A). Uma condição similar só foi encontrada em *Hepsetus* dentre os demais representantes da ordem incluídos nesta análise. Menezes (1976) descreveu a região de contato entre o antorbital e o infraorbital 1 em *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax* e considerou a condição encontrada em *Galeocharax*, em que o infraorbital 1 é alongado anteriormente e possui um contato mais estreito com o antorbital como uma característica exclusiva deste gênero. Zanata & Vari (2005) propuseram um caráter relacionado à expansão anterior do infraorbital 1 em alguns gêneros de Alestidae, mas a condição descrita por eles envolve um reposicionamento anterior deste osso em relação ao antorbital e não a presença de uma expansão lamelar anterior no infraorbital 1. *Boulengerella* e *Hoplias* foram codificadas como inaplicáveis já que nestes táxons é impossível determinar os limites precisos entre antorbital e infraorbital 1 (Roberts, 1969; Vari, 1995).

**57. Formato do infraorbital 1 (IC=16; IR=58):**

0 – alongado longitudinalmente, comprimento maior do que o dobro da altura do osso.

1 – retangular ou quadrangular, comprimento similar ou até o dobro da altura do osso.

O infraorbital 1 dos Characiformes é uma placa óssea aproximadamente retangular posicionada ventralmente à margem ventral da órbita (Weitzman, 1962). Na maioria dos casos, esta placa é alongada longitudinalmente, sendo seu comprimento

maior do que o dobro de sua altura (FIGS. 21A, C, D e 22). No entanto, em duas espécies de *Charax* (*C. condei* e *C. stenopterus*), *Phenacogaster* e *Roebooides* (com exceção de *R. myersii*) o infraorbital 1 é mais curto e possui formato retangular a quase quadrangular, com o comprimento do osso menor que o dobro da altura (FIG. 21B). *Cheirodon* e *Hepsetus* também foram codificados com o estado derivado neste caráter. *Hoplías* foi codificada como inaplicável já que é impossível determinar os limites precisos entre antorbital e infraorbital 1 neste táxon (Roberts, 1969; Vari, 1995).

#### **58. Extensão do canal látero-sensorial ao longo do infraorbital 1 (IC=12; IR=22):**

- 0 – atingindo margem anterior do osso.
- 1 – restrito posteriormente.

O infraorbital 1, em Characiformes, geralmente representa o limite anterior do canal infraorbital com algumas exceções onde o canal prolonga-se anteriormente e entra no antorbital (Weitzman, 1962) e, na maior parte dos Characiformes examinados, o canal prolonga-se até a margem anterior do osso. Por outro lado, em *Acestrocephalus acutus* e *A. stigmatus* a extremidade anterior do canal limita-se à porção mediana do infraorbital 1 estando, portanto, restrito posteriormente (FIG. 21D). Dentre os demais Characiformes analisados a restrição do canal posteriormente no infraorbital 1 ocorre em *Bryconexodon*, *Hemiodus*, *Hepsetus*, *Hydrolycus wallacei*, *Hyphessobrycon*, *Mimagoniates*, *Odontostilbe* e *Roeboexodon*. *Cheirodon* foi codificado como inaplicável para este caráter já que não apresenta canal látero-sensorial no infraorbital 1. Além disso, *Cynodon* e *Serrasalmus* também foram codificados como inaplicáveis já que o infraorbital 1 está restrito ao canal ficando impossível, portanto, acessar a informação da extensão do canal neste osso destes gêneros.

#### **59. Expansão póstero-ventral do infraorbital 1 que sobrepõe parcialmente a parte dorso-lateral do maxilar (IC=25; IR=89):**

- 0 – presente.
- 1 – ausente.

Nos Characiformes, o infraorbital 1 geralmente é expandido ventralmente cobrindo parte do maxilar dorso-lateralmente (Weitzman, 1962) onde há uma superfície de encaixe entre ambos os ossos na face medial do infraorbital ventralmente ao canal

lâtero-sensorial. A extensão da expansão ventral do infraorbital 1 dorso-lateralmente ao maxilar é bastante variável, sendo restrita a uma pequena sobreposição dos ossos em alguns táxons ou cobrindo lateralmente o maxilar em quase sua totalidade (Lucena & Menezes, 1998). Entretanto, em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Charax*, *Roeboides* e *Phenacogaster* o infraorbital 1 não possui tal expansão ventral cobrindo o maxilar e nesta condição ambos os ossos estão apenas justapostos. Nos demais representantes da ordem examinados, esta condição foi observada também em *Aphyocharax*, *Cheirodon*, *Gymnocorymbus*, *Hyphessobrycon* e *Tetragonopterus*.

**60. Projeção ântero-ventral do infraorbital 2 em contato com canal lâtero-sensorial do infraorbital 1 (IC=28; IR=54):**

0 – ausente.

1 – presente e pequena, formando pequena aba óssea em contato com o canal lâtero-sensorial do infraorbital I.

2 – presente e grande, formando processo ósseo robusto que se encaixa no canal lâtero-sensorial do infraorbital I.

Na maior parte dos Characiformes examinados, a margem posterior do infraorbital 1 e a anterior do infraorbital 2 estão em contato e justapostos (Lucena & Menezes, 1998). Em *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* uma pequena projeção ântero-ventral da extremidade anterior do canal lâtero-sensorial no infraorbital 2 forma um processo que se sobrepõe à extremidade posterior do canal lâtero-sensorial no infraorbital 1 (FIGS. 22B-C). Esta característica ocorre também em *Brycon*, *Bryconops*, *Exodon*, *Roebroexodon* e *Serrasalmus*, embora somente em *Brycon* e *Bryconops* o contato se dê na porção posterior do infraorbital 1. Nos demais gêneros este contato é na porção mediana da margem dorsal do infraorbital 1 (FIG. 22C). Em *Gilbertolus* e *Roestes* o processo ósseo é muito desenvolvido e encaixa-se firmemente na extremidade posterior do canal no infraorbital 1, constituindo um estado exclusivo destes dois gêneros. Lucena & Menezes (1998) propuseram como sinapomorfia de *Roestes* e *Gilbertolus* a presença de um processo ósseo na extremidade anterior do canal lâtero-sensorial do infraorbital 2 que se encaixa na margem dorsal do infraorbital 1. Estes autores registraram a mesma condição em *Heterocharax*, *Lignobrycon* e *Triportheus* e afirmaram que *Gnathocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* possuem uma

condição similar, mas sem o mecanismo de encaixe tão robusto como encontrado em Roestinae. Neste estudo, observou-se que *Heterocharax* possui a mesma condição que *Hoplocharax*, *Gnathocharax* e *Lonchogenys*.

**61. Participação do infraorbital 2 na margem externa do anel orbital (IC=28; IR=68):**

- 0 – presente totalmente.
- 1 – presente parcialmente.
- 2 – ausente, infraorbital 2 excluído pelo infraorbital 1.

Nos Characiformes, toda a extensão das margens ventrais dos infraorbitais 1 e 2 faz parte da margem externa do anel orbital, sendo o limite entre estes ossos aproximadamente perpendicular a margem externa da série infraorbital nesta região (Weitzman, 1962; Lucena & Menezes, 1998). Em três espécies de *Cynopotamus* (*C. gouldingi*, *C. kinkaidi* e *C. tocantinensis*), *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* o infraorbital 1 estende-se posteriormente, excluindo parcialmente o infraorbital 2 da margem externa do anel orbital (FIGS. 21C e 22B-C). Esta condição ocorre também em *Aphyocharax*, *Astyanax*, *Bryconexodon*, *Exodon*, *Gilbertolus*, *Gymnocorymbus*, *Roeboexodon* e *Roestes*. Lucena & Menezes (1998) incluíram esta característica em sua análise, mas não consideraram a condição em *Cynopotamus*, *Gnathocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* homóloga à de *Roestes* pois neste último o infraorbital 1 é mais alongado posteriormente do que nos demais gêneros, excluindo uma extensão maior do infraorbital 2 margem externa do anel orbital. A variação na extensão do infraorbital 1 ventral ao infraorbital 2, no entanto, variou muito nos gêneros examinados e optou-se por dar ênfase à presença desta característica e não ao grau de exclusão do infraorbital 2 da margem do anel orbital. Um terceiro estado foi codificado em *Acestrorhynchus*, onde o infraorbital 1 é muito expandido posteriormente e exclui totalmente o infraorbital 2 da margem externa do anel orbital (Toledo-Piza, 2007).

**62. Número de ossificações na região posterior ao olho, entre os infraorbitais 3 e 6 (IC=22; IR=56):**

- 0 – duas (infraorbitais 4 e 5), ambas fazendo parte das duas margens do anel orbital.
- 1 – duas, o infraorbital 4 reduzido fazendo parte apenas da margem interna do anel orbital, o 5 expandido ventralmente em contato com o infraorbital 3.
- 2 – uma.

Primitivamente, os Characiformes possuem seis ossos associados ao canal látero-sensorial infraorbital, denominados infraorbitais 1-6 (Weitzman, 1962; Vari, 1979). Nesta condição, os infraorbitais 4 e 5 possuem as margens anterior e posterior contribuindo, respectivamente, para as margens interna e externa do anel orbital (FIGS. 21C-D e 22). Em *Roebooides dientonito* e *R. occidentalis*, o infraorbital 4 é muito reduzido, fazendo parte somente da margem interna do anel orbital próximo à margem posterior do olho e o infraorbital 5 está expandido ventralmente, encontrando a margem dorso-posterior do infraorbital 3 (FIG. 21B). A mesma condição ocorre em *Aphyocharax*. Nas demais espécies de *Roebooides* além de *Charax*, duas espécies de *Heterocharax* (*H. macrolepis* e *H. leptogrammus*), *Hoplocharax* e *Gnathocharax* há apenas uma placa óssea ocupando a região originalmente preenchida pelos infraorbitais 4 e 5 (FIG. 21A). *Boulengerella*, *Hepsetus* e *Serrasalmus* também só possuem uma ossificação nesta região. Lucena (1998) já havia registrado a redução ou perda do infraorbital 4 em *Charax* e *Roebooides*, características informativas em níveis distintos de sua análise. Outras linhagens de Characiformes apresentam tendências de redução nos elementos ósseos entre os infraorbitais 3 e 6. Toledo-Piza (2000a) registrou a redução do infraorbital 5 em *Hydrolycus armatus* e *H. tatauaia*. A redução ou perda do infraorbital 4 foi verificada em mais táxons de Characiformes, como em alguns Characidae (e.g., Weitzman & Fink, 1983), Distichodontidae (Vari, 1979), Ctenoluciidae (Vari, 1995) e Alestidae (Zanata & Vari, 2005).

**63. Infraorbital 6 (IC=50; IR=0):**

- 0 – presente
- 1 – ausente.



Em geral, nos Characiformes o sexto infraorbital está sempre presente, possuindo seu canal conectando-se com os canais pterótico ou supraorbital do neurocrânio (Weitzman, 1962; Vari, 1979). É o osso mais dorsal e posterior dentre os infraorbitais, podendo ser bem desenvolvido constituído do canal geralmente tripartido apoiado sobre uma ampla lâmina óssea que cobre lateralmente a fossa do *dilatator operculi* ou ser ainda uma ossificação pouco desenvolvida, restrita ao canal infraorbital e por vezes com abas ósseas rudimentares. Em *Gnathocharax*, bem como em *Mimagoniates*, o infraorbital 6 está ausente. Vari (1979) citou a ausência do infraorbital 6 no citarínideo *Neolebias spilotaenia* como uma condição extrema na perda gradual de diversas estruturas deste osso. Outro exemplo de redução e perda do infraorbital 6 como características derivadas ocorre em *Curimatopsis* (Vari, 1989). Zanata & Vari (2005) interpretaram a perda do infraorbital 6 como uma característica derivada em um clado de Alestidae formado por *Clupeocharax*, *Ladigesia*, *Lepidarchus* e *Tricuspidalestes*.

#### **64. Tamanho da ramificação anterior do canal látero-sensorial do infraorbital 6 (IC=50; IR=84):**

- 0 – presente e curta, do mesmo tamanho aproximadamente que os demais ramos.
- 1 – presente e alongada anteriormente.
- 2 – ausente.

O canal sensorial no infraorbital 6 é caracteristicamente trifurcado, com sua porção ântero-dorsal comunicando-se com o canal supraorbital no neurocrânio, sua porção pósterio-dorsal ligada ao canal pterótico no neurocrânio e sua porção ventral contínua ao canal látero-sensorial no infraorbital 5 (Weitzman, 1962; Vari, 1979). De maneira geral, as três ramificações do canal tem comprimentos similares ou, nos casos onde a ramificação pósterio-dorsal está ausente, as ramificações ântero-dorsal e ventral são aproximadamente do mesmo tamanho (FIGS. 21B). Em *Heterocharax virgulatus*, *Acestrocephalus*, *Galeocharax* e *Cynopotamus*, a ramificação ântero-dorsal do canal látero-sensorial alonga-se anteriormente, sendo mais comprida do que a ramificação ventral do mesmo canal (FIGS. 21B-C e 22A-B). *Lonchogenys* possui a ramificação ântero-dorsal do canal aparentemente alongada, mas esta tem comprimento similar ao da ramificação ventral, portanto foi codificado com 0. Por outro lado, *Charax*, *Phenacogaster calverti* e *P. tegatus* apresentam redução da ramificação ântero-dorsal, que fica restrita a um poro na região mediana da face anterior do canal sensorial (FIG.

21A). A redução ou perda das ramificações do canal látero-sensorial no infraorbital 6 foi registrado também em espécies de *Neolebias* (Vari, 1979) e *Boulengerella* (Vari, 1995). *Gnathocharax* e *Mimagoniates* foram codificados como inaplicáveis já que não apresentam o infraorbital 6.

#### **65. Prolongamento ântero-ventral do infraorbital 6 (IC=40; IR=70):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente, curto e incluindo apenas a margem óssea lamelar do osso.
- 2 – presente, longo e incluindo o canal látero-sensorial sensorial.

Geralmente, a margem ântero-ventral do infraorbital 6 é lisa, sem prolongamentos ou extensões ósseas, fazendo com que o ângulo entre as margens anterior e ventral nesta região do osso seja aproximadamente reto (Lucena, 1998) (FIGS. 21A, D e 22). Em *Roeboides*, com exceção de *R. xenodon*, uma expansão ventral da lâmina óssea ao longo da margem anterior do osso posiciona-se ântero-dorsalmente ao infraorbital 5 (FIG. 21B), característica interpretada por Lucena (1998) como sinapomorfia deste gênero. Já em *Cynopotamus*, uma expansão ventral relativamente longa da região com o canal sensorial prolonga-se ântero-dorsalmente ao infraorbital 5, separando aproximadamente metade da margem anterior deste osso do anel orbital interno (FIG. 21C). Esta característica já havia sido registrada em *Cynopotamus* por Lucena (1998) e ocorre também em *Salminus* e *Boulengerella*, sendo que neste último a expansão ventral do infraorbital 6 é tão desenvolvida que separa o infraorbital ventral da margem interna do anel orbital. *Gnathocharax* e *Mimagoniates* foram codificados como inaplicáveis já que não apresentam o infraorbital 6.

#### **66. Supraorbital (IC=14; IR=68):**

- 0 – presente.
- 1 – ausente.

A condição plesiomórfica hipotética para o anel orbital em Characiformes é um círculo de ossos incluindo seis infraorbitais além do antorbital e supraorbital, dispostos ao redor do olho (Vari, 1979). Dentre os gêneros incluídos em Characinae por Lucena & Menezes (2003), o supraorbital está presente apenas em *Heterocharax* e *Lonchogenys* (FIG. 22B). No primeiro gênero o supraorbital é rudimentar, sendo delgado e alongado

longitudinalmente em *H. macrolepis* e *H. leptogrammus* ou constituindo uma pequena placa óssea arredondada próxima à porção anterior da margem do frontal em *H. virgulatus*. Weitzman & Fink (1983) afirmaram que, em Characidae, a ausência de supraorbital é uma característica comum a todos os “tetragonopteríneos” e mais recentemente Malabarba & Weitzman (2003) propuseram a perda deste osso como sinapomorfia em potencial de um clado reunindo algumas subfamílias de Characidae, incluindo Characinae *sensu* Lucena & Menezes (2003), além de gêneros *incertae sedis* da família. Dentre os demais Characiformes incluídos na análise, o supraorbital está presente apenas em *Acestrorhynchus*, *Boulengerella*, *Brycon*, *Bryconops*, *Cynodon*, *Gilbertolus*, *Hemiodus*, *Hepsetus*, *Hydrolycus*, *Iguanodectes*, *Rhaphiodon*, *Roestes*, *Salminus* e *Serrasalmus*. A perda do supraorbital foi considerada uma característica derivada em várias linhagens de Characiformes, como alguns Citharinidae e Distichodontidae (Vari, 1979), Lebiasinidae e Erythrinidae (Vari, 1995; Buckup, 1998; Toledo-Piza, 2007) e alguns Alestidae (Zanata & Vari, 2005).

#### **67. Aba óssea lateral no nasal (IC=28; IR=54):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente e rudimentar ou pouco desenvolvida.
- 2 – presente e muito desenvolvida, dando ao nasal um aspecto lamelar.

Na maioria dos táxons examinados, o nasal é restrito à ossificação do canal látero-sensorial e uma aba lateral está ausente (Weitzman, 1962; Roberts, 1969; Vari, 1995) (FIG. 27A). Em *Galeocharax*, uma pequena aba óssea está presente lateralmente à porção tubular do nasal (FIG. 27B-C), como observado por Menezes (1976). Tal expansão também foi encontrada em *Acestrorhynchus*, *Cynodon*, *Rhaphiodon*, *Roebioxodon*, *Roestes* e *Salminus*, podendo estender-se ao longo de toda margem lateral do nasal (*Cynodon* e *Rhaphiodon*) ou ter perfil irregular (demais gêneros). Já *Boulengerella*, *Hepsetus* e *Hoplias* possuem grandes expansões ósseas laterais no nasal que confere ao osso um aspecto lamelar (FIG. 27D) (Roberts, 1969; Vari, 1995). Nos Characiformes, a forma lamelar do nasal já foi considerada primitiva em relação à forma reduzida ao canal látero-sensorial (Roberts, 1969), mas Menezes (1976) interpretou que a presença de aba óssea lateral no nasal, é uma característica adquirida independentemente em diversas linhagens da ordem

**68. Aba óssea medial no nasal (IC=25; IR=62):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

Como mencionado acima, o nasal dos Characiformes tem, em sua maioria, formato tubular restrito ao canal látero-sensorial (Weitzman, 1962; Roberts, 1969; Vari, 1995) (FIG. 27A). No entanto, em *Aphyocharax*, *Boulengerella*, *Bryconexodon*, *Cynodon*, *Exodon*, *Hepsetus*, *Hoplias*, *Roeboexodon* e *Salminus*, uma pequena projeção óssea medial forma uma aba ao longo do nasal, entre este osso e o mesetmóide (FIGS. 27C-D). Roberts (1969) já havia considerado o nasal de *Boulengerella*, *Hoplias* e *Salminus* como lamelar. A presença de aba óssea nas margens lateral e medial do nasal concomitantemente foi verificada, portanto, em *Boulengerella*, *Cynodon*, *Hepsetus*, *Hoplias*, *Roeboexodon*, *Roestes* e *Salminus*.

**69. Comprimento relativo do nasal (IC=12; IR=60):**

- 0 – extremidade anterior não atingindo região entre pré-maxilar e maxilar.
- 1 – extremidade anterior atingindo região entre pré-maxilar e maxilar.
- 2 – extremidade anterior atingindo porção horizontal do pré-maxilar próximo à base da série de dentes.

Três condições distintas foram observadas com relação ao comprimento relativo do nasal. Na primeira, o nasal é relativamente curto e sua extremidade anterior não atinge a região entre pré-maxilar e maxilar. Esta condição foi encontrada em *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys*, *Phenacogaster*, duas espécies de *Roeboides* (*R. dientonito* e *R. xenodon*) e duas de *Charax* (*C. condei* e *C. stenopterus*). Por outro lado, o nasal pode estar alongado anteriormente e atingir a região entre o processo ascendente do pré-maxilar e a extremidade anterior do maxilar, como ocorre em *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Acanthocharax*, as duas espécies restantes de *Charax* (*C. gibbosus* e *C. pauciradiatus*) além de três espécies de *Roeboides* (*R. myersii*, *R. occidentalis* e *R. descalvadensis*). Dentre os representantes das demais linhagens de Characiformes, esta condição ocorre em dez gêneros (*Acestrorhynchus*, *Astyanax*, *Brycon*, *Bryconops*, *Exodon*, *Hepsetus*, *Mimagoniates*, *Oligosarcus*, *Salminus* e *Tetragonopterus*). Por fim, o nasal pode atingir um grau ainda mais avançado de extensão anterior, atingindo a região da porção horizontal do pré-maxilar e

ocasionalmente alcançando a base da série de dentes deste osso, condição verificada em *Acestrocephalus* e *Roeboides affinis*, além de *Boulengerella*, *Bryconexodon*, *Hoplias*, além de *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*. Vari (1995) já havia registrado o prolongamento anterior do nasal em Ctenoluciidae e definiu três estados de tamanho em função do diâmetro da órbita, informativos em níveis diferentes de sua análise.

## MAXILAS E DENTIÇÃO

### 70. Dentes mamiliformes externos à boca (IC=50; IR=87):

0 – ausentes.

1 – presentes.

Apesar da grande diversidade de dentição encontrada nos Characiformes (e.g., Géry, 1977), na maioria dos táxons desta ordem os dentes estão localizados internamente na boca dispostos ao longo do pré-maxilar, maxilar e dentário (FIGS. 28A-D e 29A, C-D). Em todas as espécies de *Roeboides*, no entanto, dentes do tipo mamiliforme são encontrados externamente à boca, dispostos em vários padrões distintos na superfície externa do pré-maxilar, maxilar e dentário (FIGS. 28E-G e 29B, E). Algumas espécies possuem dentes mamiliformes menos desenvolvidos ou em menor número (*R. dientonito* e *R. occidentalis*), enquanto que outras possuem grandes mamiliformes espalhados pela superfície anterior da cabeça ao longo do pré-maxilar, maxilar e dentário. A presença de dentes mamiliformes tem sido utilizada para diagnosticar *Roeboides* desde a proposição do gênero *Roeboides* (e.g., Günther, 1864; Eigenmann, 1910; Géry, 1977; Lucena, 1998), e Lucena (1998) estabeleceu padrões de disposição de dentes mamiliformes no pré-maxilar e dentário de *Roeboides*, utilizando as diferenças como caracteres informativos em diversos níveis de sua análise filogenética do gênero. Três outros Characiformes analisados também possuem dentes mamiliformes similares aos de *Roeboides*, dispostos em padrões semelhantes: *Exodon*, *Bryconexodon* e *Roeboexodon* (e.g., Géry, 1959; 1964; 1977; 1980; Myers, 1960; Roberts, 1970). Todos possuem dentes mamiliformes internos e externos no pré-maxilar, maxilar e dentário, como *Roeboides*.

A presença de dentes mamiliformes em alguns Characiformes tem sido associada à presença de escamas no conteúdo estomacal destes peixes, caracterizando

uma dieta tipicamente lepidofágica, na qual os dentes mamiliformes são utilizados para arrancar escamas de outros peixes (Sazima & Machado, 1982; Sazima, 1983). Apenas dois outros gêneros de Characiformes possuem representantes com dentes mamiliformes, mas não foram incluídos na presente análise: o gênero de Serrasalminae *Catoprion*, que também é um lepidófago, e o caracídeo *Probolodus*, mais proximamente relacionado a *Astyanax* (Mirande, 2009), apesar de constar como *incertae sedis* segundo Lima *et al.* (2003).

#### **71. Disposição da série externa de dentes no pré-maxilar (IC=20; IR=20):**

0 – contínua.

1 – interrompida, separada em uma pequena série medial e outra lateral com um espaço amplo entre elas.

Nos Characiformes que apresentam duas séries distintas de dentes no pré-maxilar, geralmente a série externa ou labial é contínua ao longo de seu comprimento, com os dentes homoganeamente espaçados um dos outros (FIG. 28B). Em três espécies de *Phenacogaster* examinadas, por outro lado, a série externa de dentes é interrompida por um espaço sem dentes em sua porção mediana ou lateral (FIG. 28C), sempre isolando pelo menos alguns dentes em uma série externa lateral da série externa mais próxima à sínfise (Géry, 1977; Malabarba & Lucena, 1995; Lucena, 1998). Esta condição foi verificada em *P. calverti*, *P. franciscoensis* e *P. tegatus*, só não sendo observada em *Phenacogaster* spE. Dentre os demais Characidae com duas séries de dentes no pré-maxilar, a interrupção da série externa também ocorre em *Bryconops*, *Exodon* e *Iguanodectes*. Os táxons em que uma série externa distinta não pôde ser definida foram codificados como inaplicáveis para este caráter e incluem *Charax*, *Roeboides*, *Gnathocharax*, *Heterocharax* e *Hoplocharax*, além de representantes de outras linhagens de Characiformes.

#### **72. Tipo de dentes no pré-maxilar (IC=33; IR=71):**

0 – cônicos ou caninos.

1 – cônicos na base, mas com duas pequenas cúspides lateralmente ao ápice principal do dente, principalmente em direção à sínfise.

2 – cuspidados.

A dentição dos Characiformes já foi foco de muitos estudos no passado (e.g., Roberts, 1967; Vari, 1979), e tipos diferentes de dentes foram utilizados como diagnósticos para vários grupos dentro da ordem (e.g., Géry, 1977). Na maioria dos Characiformes examinados, os dentes do pré-maxilar são cônicos por todo o osso, variando de pequenos até muito desenvolvidos e culminando nos enormes dentes caninos encontrados em Cynodontinae e outras linhagens da ordem (FIGS. 28A-B e D). Quase todos os gêneros incluídos em Characinae por Lucena & Menezes (2003) examinados possuem todos os dentes do pré-maxilar cônicos, sempre com alguns deles pelo menos o dobro do tamanho dos demais, configurando pequenos caninos. Por outro lado, *Phenacogaster* e *Roeboides dientonito* possuem uma dentição única em que os dentes mais próximos à sínfise entre os pré-maxilares são cônicos, mas possuem em sua extremidade distal pequenas cúspides lateralmente à cúspide principal do dente (FIG. 28C). Os dentes mais posteriores possuem um formato geral cônico, sem as pequenas cúspides laterais. Eigenmann & Myers (1929), Géry (1977) e Malabarba & Lucena (1995) mencionaram como característica diagnóstica de *Phenacogaster* a presença de dentes do pré-maxilar com três cúspides em direção à sínfise e cônicos posteriormente, e Lucena (1998) considerou a presença de cúspides dentárias como uma aquisição independente neste gênero e nas espécies transandinas de *Roeboides*, grupo do qual *R. dientonito* faz parte. Outra espécie transandinas deste gênero, *R. occidentalis*, foi incluída na presente análise, mas ela apresentou apenas dentes cônicos, sem as pequenas cúspides laterais. Táxons codificados com dentes cuspidados na presente análise (estado 2) possuem dentes mais achatados ântero-posteriormente ao longo de toda sua altura (*versus* cônicos na base como no estado 1), com três a sete cúspides bem evidentes que variam de tamanho e ocupam em geral toda a série de dentes. Este tipo de dentição foi encontrado apenas em representantes de outras linhagens de Characiformes e foi codificada com um terceiro estado (estado 2), apesar da heterogeneidade de formas que inclui. A proposição de hipóteses de homologia entre os diferentes tipos de dentes cuspidados em Characiformes vai muito além do escopo do presente estudo, por isso optou-se por codificar, ainda que tentativamente, os dentes cuspidados com o mesmo estado. *Serrasalmus* foi codificado como inaplicável por possuir dentes no pré-maxilar totalmente distintos, caracterizados por uma margem cortante e ápices voltados posteriormente. *Hemiodus* também foi codificado como inaplicável já que sua dentição no pré-maxilar caracteriza-se por dentes pedicelados com margem distal composta por inúmeras cúspides de tamanho similar dispostas em leque.

### 73. Formato do perfil medial do pré-maxilar (IC=20; IR=66):

0 – contínuo ao longo da margem medial do processo ascendente e extremidade medial do eixo horizontal do osso.

1 – com endentação na parte medial do osso, entre a base do processo ascendente e o eixo horizontal do osso.

Em geral, o perfil medial do pré-maxilar é retilíneo e contínuo deste a margem ventral do osso próximo à base dos dentes até o ápice dorsal do processo ascendente do pré-maxilar (e.g., Weitzman, 1962: fig. 2; Roberts, 1969: figs. 6, 8 e 10). Por vezes este perfil é inclinado látero-posteriormente, mas sempre é contínuo ao longo de toda a porção medial do pré-maxilar (FIGS. 28B e E-G). Alguns táxons possuem o processo ascendente muito diminuto, como é o caso de *Gnathocharax*, além de *Acestrorhynchus*, *Bryconexodon* e *Roeboexodon*, mas mesmo assim verificou-se que o perfil medial deste osso é contínuo ao longo de toda sua extensão. Por outro lado, *Charax*, *Phenacogaster* e *Heterocharax* apresentam uma endentação no perfil medial do pré-maxilar causando uma descontinuidade entre a porção mais ventral do osso onde estão os dentes e o processo ascendente do osso que se articula com o mesetmóide (FIGS. 28A e C-D). Dentre os demais Characiformes analisados, esta descontinuidade no perfil medial do pré-maxilar só ocorre em *Gymnocorymbus* e *Tetragonopterus*. *Boulengerella* foi codificada como inaplicável por não possuir processo ascendente do pré-maxilar evidente.

### 74. Sentido do processo ascendente do pré-maxilar (IC=25; IR=84):

0 – ápice dorsal voltado dorsalmente.

1 – ápice dorsal inclinado látero-posteriormente.

Na maioria dos Characiformes examinados o processo ascendente do pré-maxilar está disposto transversalmente ao eixo horizontal do osso, projetando-se do pré-maxilar em sua porção medial próximo à sínfise (e.g., Weitzman, 1962: fig. 2; Roberts, 1969: figs. 6 e 8) (FIGS. 28A e C-G). Esta condição ocorre mesmo nos exemplares cujo processo ascendente é muito diminuto, como *Gnathocharax*, *Bryconexodon* e *Roeboexodon*. Em *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*, por outro lado, o eixo do processo ascendente do pré-maxilar está inclinado látero-posteriormente em



relação à condição codificada no estado 0 (FIG. 28B). Assim, ao invés de formar um ângulo aproximadamente reto com o eixo horizontal do osso, o processo ascendente forma um ângulo agudo lateralmente com o eixo horizontal do pré-maxilar. Esta característica parece estar associada com o prolongamento da região anterior da cabeça, principalmente do mesetmóide, que resulta no deslocamento látero-posteriormente do processo ascendente do pré-maxilar. Dentre os representantes das demais linhagens de Characiformes examinados, uma condição similar foi encontrada apenas em *Acestrorhynchus*, *Iguanodectes*, *Salminus* e os gêneros de Cynodontinae.

#### **75. Perfil da margem distal da série de dentes do maxilar (IC=100; IR=100):**

- 0 – contínuo e retilíneo ao longo do osso.
- 1 – perfil arredondado por expansão ventral em forma de crescente na região anterior.

De maneira geral, os dentes do maxilar têm formatos e tamanhos similares ao longo de todo o osso de modo que o perfil da margem distal da série de dentes seja aproximadamente retilíneo (e.g., Weitzman, 1962: fig. 8; Roberts, 1969: figs. 2, 3, 4 e 5) (FIGS. 29A-B e E). Em alguns gêneros (i.e., *Acestrorhynchus*, *Cynodon*, *Exodon*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Salminus*), há um ou poucos dentes maiores do que os demais esparsos ao longo da série. Outros gêneros (i.e., *Hoplias*) possuem dentes maiores intercalados por dentes menores ao longo da série, dando um aspecto geral de ziguezague para o perfil da margem distal da série. Ambos os casos descritos foram codificados com o estado 0, pois apesar da diversidade de formas que a série de dentes do maxilar possui dentre os Characiformes codificados com este estado, o perfil é sempre contínuo e aproximadamente retilíneo, e os dentes nunca dispostos da forma codificada no estado 1. *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Gnathocharax* e *Lonchogenys* possuem três ou quatro dentes mais desenvolvidos na região anterior da série de dentes do maxilar que aumentam gradualmente em tamanho, culminando no quarto ou quinto dente que é o maior de toda a série, e diminuindo gradativamente de tamanho posteriormente, continuando como uma série de pequenos dentes cônicos de mesmo tamanho até o final da série de dentes (FIGS. 29C-D). Como consequência, o perfil da margem distal da série de dentes possui em sua porção anterior uma região expandida em forma de crescente, contínua à porção posterior desta mesma série. Lucena (1998) registrou esta condição somente em *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, mas

não em *Gnathocharax*. No entanto, tal disposição dos dentes no maxilar também ocorre neste último gênero e constitui uma característica única dentre os Characiformes examinados.

**76. Comprimento relativo das margens denteada e edêntula do maxilar (IC=40; IR=70):**

- 0 – margem denteada menor do que edêntula.
- 1 – margem denteada maior do que edêntula.
- 2 – margens denteada e edêntula de tamanhos similares.

A maioria dos Characiformes examinados possui uma longa margem denteada no maxilar, mais extensa do que a margem edêntula (FIG. 29), considerada uma característica “primitiva” por Roberts (1967; 1969). Esta condição ocorre em todos os gêneros incluídos em Characinae por Lucena & Menezes (2003) e foi utilizada por Géry (1977) para caracterizar estes gêneros. Em muitos dos demais representantes de Characidae, a margem denteada é mais curta do que a margem sem dentes do maxilar. Este padrão foi encontrado em *Astyanax*, *Bryconops*, *Cheirodon*, *Gymnocorymbus*, *Hyphessobrycon*, *Iguanodectes*, *Mimagoniates*, *Odontostilbe*, *Serrasalmus*, *Tetragonopterus*, além do Distichodontidae *Xenocharax*. *Aphyocharax* foi o único táxon em que as margens denteada e edêntula do maxilar possuem comprimentos similares.

**77. Inclinação do processo medial do maxilar (IC=100; IR=100):**

- 0 – levemente voltada medialmente, formando ângulo aberto com eixo longitudinal do osso.
- 1 – voltada medialmente formando ângulo reto com eixo longitudinal do osso.
- 2 – sinuosa, voltada medialmente com ângulo aberto e curvada anteriormente formando um “S”.

Nos Characiformes, o maxilar possui um processo anterior dirigido medialmente e que se conecta à região anterior do focinho entre pré-maxilar, mesetmóide, vômer e palatino (Weitzman, 1962; Roberts, 1969). Na maioria dos táxons examinados, este processo é levemente voltado medialmente, formando um ângulo aberto com o eixo longitudinal do osso, sendo quase retilíneo em alguns casos. *Bryconexodon* e *Roebioxodon*, por outro lado, possuem o processo medial do maxilar curto e robusto,

como o restante do osso, bruscamente voltado medialmente e formando um ângulo reto com o eixo longitudinal do osso. *Exodon* possui uma condição intermediária entre o processo medial com disposição mais generalizada (estado 0) e o codificado no estado 1, mas foi conservativamente codificado com o estado 0. Já em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* o processo medial do maxilar tem inclinação voltada medialmente em ângulo aberto mas sinuosa, com a extremidade voltada anteriormente e aspecto de letra “S”. O espaço formado pela extremidade anterior desta sinuosidade acomoda o grande canino do dentário quando a boca está fechada, característico de Cynodontinae (Toledo-Piza, 2000a; 2007).

#### **78. Altura do maxilar ao longo de seu eixo longitudinal (IC=20; IR=55):**

0 – mais alto posteriormente.

1 – similar ao longo de todo o osso.

A altura do maxilar ao longo de seu eixo longitudinal é uma característica que varia entre os Characiformes estudados. Na maioria dos táxons, o maxilar é um osso alongado longitudinalmente cuja região mais anterior é afilada e estreita, e que vai tornando-se gradativamente mais alta até atingir a região posterior do osso, geralmente mais alta do que a região anterior (e.g., Roberts, 1969: figs. 3 e 4) (FIGS. 29A-B e D). A condição descrita é distinta da expansão dorsal arredondada na região posterior do maxilar considerada uma sinapomorfia de *Hoplías* (Oyakawa, 1998; Toledo-Piza, 2007; Oyakawa & Mattox, 2009). *Gnathocharax*, por outro lado, possui a altura uniforme ao longo de todo o maxilar, de modo que o osso possui formato retangular em vista lateral (FIGS. 29C e E). Uma condição similar ocorre também em *Exodon*, *Bryconexodon* e *Roeboexodon*, nos Cynodontinae, além de *Brycon* e *Hepsetus* (e.g., Weitzman, 1962: fig. 8; Roberts, 1969: fig. 1). *Roestes* e *Gilbertolus* foram codificados com o estado 0 já que, apesar da altura do maxilar ser muito similar ao longo do osso como mencionado por Toledo-Piza (2007), a porção posterior do osso é um pouco mais alta do que a anterior e há uma pequena concavidade dorsal em sua porção mediana. *Bryconops* possui uma condição única, em que o maxilar é alto anteriormente e afilase posteriormente, enquanto que *Acestrorhynchus*, *Mimagoniates* e *Serrasalmus* possuem maxilar com altura irregular ao longo do osso, geralmente com a porção mediana mais alta do que o restante do osso, que se afila em direção às extremidades (e.g., Roberts,

1969, fig. 5). Estes quatro gêneros foram codificados como inaplicáveis para este caráter no presente estudo.

**79. Número de séries de dentes no dentário (IC=14; IR=66):**

0 – duas.

1 – uma.

O número de série de dentes no dentário é uma característica clássica no estudo dos Characiformes (e.g., Weitzman, 1962; Vari, 1979; Menezes, 1976; Buckup, 1998) e a presença de duas séries é frequentemente considerada como mais generalizada na ordem (Roberts, 1967; Vari, 1979). A maioria dos Characiformes examinados no presente estudo, por outro lado, apresentam apenas uma série de dentes no dentário que possui diferentes comprimentos nos diversos táxons a partir da região da sínfise mandibular. Em alguns casos, no entanto, há uma série adicional de dentes no dentário. *Galeocharax* e *Acestrocephalus* possuem uma série de dentes posicionados mais externamente na região anterior do dentário formada principalmente por grandes dentes caninos, e uma série de dentes cônicos diminutos posicionados internamente. Posteriormente, há uma série única de dentes cônicos diminutos que não pôde ser atribuída com precisão a nenhuma das séries da região anterior do dentário. Menezes (1976) discutiu esta característica em Cynopotaminae em que a série interna de dentes é rudimentar ou ausente em *Cynopotamus*, em contraposição a *Acestrocephalus* e *Galeocharax* que possuem duas séries de dentes no dentário. Segundo ele, a série de dentes prolongada posteriormente corresponde à externa. No presente estudo, dentes rudimentares que poderiam representar uma série interna em *Cynopotamus* só foram observados em *C. gouldingi* e *C. kinkaidi*, sendo que alguns exemplares de *C. juruena* e *C. tocantinensis* também possuem dentes rudimentares, mas estes são contínuos à série externa e o dentário possui apenas esta série. Assim, todas as espécies de *Cynopotamus* foram codificadas com o estado 1. *Heterocharax* e *Hoplocharax* também possuem uma série externa de dentes, alguns dos quais mais desenvolvidos, e uma série interna de diminutos dentes cônicos. Em *Heterocharax macrolepis* não há sobreposição entre as séries, a externa sendo mais anterior do que a interna e dando a impressão de uma série única (e.g., Géry, 1966; Toledo-Piza, 2000b). Já em *H. leptogrammus* e *H. virgulatus* a série interna prolonga-se anteriormente e sobrepõe medialmente a série externa, tornando a existência de duas séries mais evidente. Vale ressaltar ainda que em

*H. virgulatus* a série interna atinge seu maior grau de prolongamento anterior, atingindo a região próxima à sínfise mandibular (Toledo-Piza, 2000b). A principal diferença entre a condição encontrada em *Acestrocephalus* e *Galeocharax* e a encontrada em *Heterocharax* e *Hoplocharax* é que nos dois últimos é evidente que a série prolongada posteriormente é a interna, enquanto que nos dois primeiros não é claro qual das séries prolonga-se posteriormente. *Lonchogenys* também possui duas séries de dentes no dentário (Géry, 1966), sendo que parece ser a série externa que se prolonga posteriormente. Lucena (1998) registrou a presença de uma série externa com cinco a oito dentes na região ântero-lateral do dentário em *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, mas não incluiu *Acestrocephalus* e *Galeocharax* entre os táxons com duas séries de dentes. Dentre os representantes das demais linhagens de Characiformes examinados, apenas *Brycon*, *Exodon*, *Hepsetus*, *Hoplias* e *Xenocharax* possuem duas séries de dentes no dentário, todos com a série interna prolongando-se posteriormente, além de *Salminus*, que possui ambas as séries de dentes estendidas até a região posterior do dentário (e.g., Weitzman, 1962; Vari, 1979; Oyakawa & Mattox, 2009).

## SUSPENSÓRIO E SÉRIE OPERCULAR

### 80. Formato da margem anterior do palatino (IC=50; IR=84):

- 0 – contínuo, arredondado em toda margem, abrangendo as regiões de contato com neurocrânio e maxilar na mesma superfície.
- 1 – contínuo, arredondado na porção medial e retilínea na porção lateral, onde se contatam neurocrânio e maxilar, respectivamente.
- 2 – interrompida por orifício delimitando uma região medial e arredondada e outra lateral e retilínea onde se contatam neurocrânio e maxilar, respectivamente.

Nos Characiformes, o palatino conecta-se ao neurocrânio medialmente e ao processo medial do maxilar mais lateralmente através de dois ligamentos conectados à sua margem anterior (Vari, 1979). Variações no formato da superfície de contato entre o palatino, o neurocrânio e o maxilar foram descritas em Curimatidae (Vari, 1983), Ctenoluciidae (Vari, 1995), Cynodontinae (Toledo-Piza, 2000a), Alestidae (Zanata & Vari, 2005), *Acestrorhynchus* (Toledo-Piza, 2007) e observadas também nos táxons

examinados. Na maioria dos Characiformes estudados, a margem anterior do palatino é arredondada e inclui, na mesma superfície, as regiões de contato com o neurocrânio e com o maxilar (FIG. 30A). Em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus* e na maioria das espécies de *Galeocharax*, além de *Oligosarcus*, a porção mais medial da margem anterior do palatino é arredondada e contata o neurocrânio, enquanto que a porção mais lateral é retilínea e contata o maxilar. Nestes táxons, as regiões de contato do palatino com o neurocrânio e maxilar são contínuas na mesma superfície, só diferindo no formato geral (arredondado *versus* retilíneo) (FIG. 30B). Nas espécies de *Cynopotamus* e em *Galeocharax gulo*, por outro lado, o palatino possui duas áreas de contato distintas, uma arredondada mais medial associada ao neurocrânio e outra retilínea mais lateral associada ao maxilar, separadas por um forâmen circular localizado na margem ântero-lateral do osso (FIG. 30C). Este forâmen é onde se aloja a extremidade distal do grande canino da maxila inferior destes táxons. *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* possuem o palatino mais largo do que comprido com o contato entre este osso, o maxilar e o neurocrânio distinto do observado nos demais Characiformes (Toledo-Piza, 2000a) e incomparável com as condições descritas nos estados acima. Assim este caráter foi codificado como inaplicável nestes gêneros.

**81. Posição relativa das margens anteriores do ectopterigóide e palatino (IC=100; IR=100):**

- 0 – margem anterior do ectopterigóide posicionada posteriormente à margem anterior do palatino.
- 1 – margem anterior do ectopterigóide posicionada anteriormente à margem anterior do palatino.

Em geral, a margem anterior do ectopterigóide localiza-se ventralmente ao palatino, próximo à sua metade posterior. Nestes casos, o palatino constitui o osso mais anterior do suspensório e o ectopterigóide não contata o neurocrânio (Toledo-Piza 2000a; 2007) (FIG. 30). Em *Acestrorhynchus*, *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*, o ectopterigóide prolonga-se anteriormente, ventral ao palatino, e contata a superfície ventral do mesetmóide. Toledo-Piza (2000a) originalmente propôs este caráter interpretando-o como uma sinapomorfia de Cynodontinae e discutindo as diferenças anatômicas desta condição entre os táxons desta subfamília além de *Acestrorhynchus*, *Hepsetus*, *Hoplias* e *Ichthyborus*. Mais tarde, no estudo filogenético de

*Acestrorhynchus*, Toledo-Piza (2007) considerou a expansão anterior do ectopterigóide ventralmente ao palatino como uma sinapomorfia unindo *Acestrorhynchus* e Cynodontinae como grupo irmãos.

### **82. Dentes no mesopterigóide (IC=50; IR=80):**

0 – ausentes.

1 – presentes.

O mesopterigóide de Characiformes é caracterizado por não possuir dentes (Toledo-Piza, 2000a; 2007), mas alguns táxons apresentam a superfície coberta por uma ou várias placas cobertas por inúmeros denticulos. Dentre os táxons examinados, dentes no mesopterigóide ocorrem em *Acestrorhynchus*, *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* (Toledo-Piza, 2000a; 2007), além de *Odontostilbe* que possui uma pequena placa dentígera na face medial do osso. A presença de dentes no mesopterigóide já foi utilizada como caráter sistemático por vários autores (e.g., Buckup, 1998), sendo interpretada como sinapomorfia de duas espécies de *Boulengerella* por Vari (1995) e uma autapomorfia de *Roeboides sp A* (= *R. dispar*, espécie não incluída no presente estudo) por Lucena (1998). Foram registrados também em *Hoplerythrinus* (Weitzman, 1964), *Acestrorhynchus* e Cynodontinae, com interpretações ambíguas e conflitantes sobre seu significado filogenético nos últimos dois táxons (Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza, 2000a; 2007).

### **83. Dentes no ectopterigóide (IC=42; IR=50):**

0 – ausente.

1 – presentes e conspícuos, dispostos em série única ao longo da superfície ventral do osso.

2 – presentes e muito pequenos, dispostos desordenadamente pela superfície ventral do osso.

3 – presentes com muitos denticulos espalhados pela superfície ventral do osso e uma série de dentes maiores ao longo da margem lateral desta superfície.

Apesar da presença de dentes no ectopterigóide não ser uma condição generalizada em Characiformes (e.g. Weitzman, 1962; Roberts, 1969), muitos dos grupos da ordem possuem dentes no ectopterigóide e a distribuição desta característica

nos diferentes táxons sugere que a evolução de dentes no ectopterigóide tenha se dado de forma homoplástica (Vari, 1995; Toledo-Piza, 2007). *Charax condei* apresenta uma série de dezoito dentes cônicos bem desenvolvidos ao longo da margem ventral do ectopterigóide. Além deste táxon, dentes dispostos em uma série ventral ao longo do ectopterigóide ocorrem em *Acestrorhynchus*, *Serrasalmus* e *Oligosarcus* (Menezes, 1969; Roberts, 1969; Toledo-Piza, 2007). Por outro lado, *Boulengerella*, *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* apresentam denticulos espalhados pela superfície ventral do ectopterigóide (Vari, 1995; Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza, 2000a). Por fim, *Hoplias* possui um padrão exclusivo, em que há tanto denticulos espalhados pela superfície ventral do ectopterigóide quanto uma série regular de dentes cônicos maiores ao longo da margem lateral do ectopterigóide (Weitzman, 1964; Vari, 1995; Toledo-Piza, 2007).

#### **84. Formato da superfície dorsal do ectopterigóide (IC=10; IR=60):**

0 – achatado.

1 - com abaulamento longitudinal formando uma calha ao longo do osso.

Na maior parte dos Characiformes, o ectopterigóide é um osso achatado dorso-ventralmente, de modo que sua superfície dorsal é contínua à superfície dorso-lateral do mesopterigóide (Weitzman, 1962; Roberts, 1969; Menezes, 1976) (FIGS. 30A e 31). Em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*, a superfície dorso-lateral do ectopterigóide possui uma depressão ao longo da extensão do osso, formando uma calha longitudinal nesta superfície (FIGS. 30B-C e 32). Esta condição foi considerada uma característica em comum aos três últimos gêneros por Menezes (1976). Dentre os representantes das demais linhagens de Characiformes, a calha na superfície dorsal do ectopterigóide também ocorre em *Acestrorhynchus*, *Aphyocharax*, *Bryconops*, *Exodon*, *Gilbertolus*, *Hoplias*, *Oligosarcus*, *Roestes*, *Salminus* e *Serrasalmus*.

#### **85. Quilha na margem ventral do ectopterigóide (IC=10; IR=43):**

0 – ausente.

1 – presente.

A margem ventral do ectopterigóide dos Characiformes é geralmente lisa, salvo nos casos em que é dotada de uma série de dentes ou ainda de placas de denticulos em



sua superfície (Menezes, 1976) (FIGS. 31, 32B, 33 e 34). Por outro lado, *Acestrocephalus* e *Cynopotamus* possuem uma quilha óssea ao longo da margem ventral do ectopterigóide (Menezes, 1976; Lucena, 1998) (FIG. 32A). Esta quilha está presente também em *Aphyocharax*, *Boulengerella*, *Cheirodon*, *Gilbertolus*, *Hemiodus*, *Hyphessobrycon*, *Iguanodectes* e *Salminus*.

**86. Processo na margem lateral do ectopterigóide (IC=50; IR=80):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

Na maior parte dos Characiformes estudados, a margem lateral do ectopterigóide é lisa ao longo de toda sua extensão (e.g., Weitzman, 1962: fig. 4; Roberts, 1969: figs. 10, 16, 17 e 18) (FIG. 30A-B). Um ligamento conecta a face medial do maxilar à margem lateral do ectopterigóide aproximadamente no terço mais anterior deste osso. Em *Cynopotamus* e *Galeocharax gulo*, esta região do ectopterigóide é dotada de um processo ósseo muito desenvolvido, achatado dorso-ventralmente e com forma de meia-lua voltada ântero-lateralmente, no plano horizontal do corpo (FIG. 30C). O mesmo ligamento que se conecta à face medial do maxilar insere-se neste processo lateral do ectopterigóide nestes táxons.

**87. Processo ósseo na região mediana da margem dorsal do metapterigóide (IC=16; IR=82):**

- 0 - ausente.
- 1 - presente.

A margem dorsal do metapterigóide em Characiformes possui um perfil retilíneo, às vezes formando um ângulo aproximadamente reto com a margem posterior do osso, mas mais freqüentemente formando uma aba dorso-posterior que dá ao osso, nos casos mais extremos, o formato de lâmina de machado (Fink & Fink, 1981; 1996; Toledo-Piza, 2007). Em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, três espécies de *Cynopotamus* (*C. kinkaidi*, *C. gouldingi* e *C. xinguano*), *Galeocharax*, *Roeboides*, e, de forma menos conspícua, em *Phenacogaster franciscoensis* e *Phenacogaster* spE, há um processo dorsal na porção mediana da margem dorsal do metapterigóide (FIGS. 31 e 32), cujo formato varia entre os grupos. Em *Charax* e *Roeboides* (FIG. 31A), a estrutura é

afilada e pontiaguda dorsalmente, enquanto que em *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax* (FIG. 32), é um processo ósseo mais robusto com formato triangular ou retangular. Em todos os casos, há uma endentação no perfil dorsal do metapterigóide posteriormente ao processo, de forma que ele não é contínuo à margem posterior do osso. Apesar da heterogeneidade de formas, não foi possível distinguir condições distintas deste processo no universo de táxons examinados e optou-se por enfatizar apenas a presença do processo na margem dorsal do metapterigóide. Dentre os demais Characiformes examinados, o processo dorsal do metapterigóide está presente em *Astyanax*, *Gymnocorymbus*, *Hoplias*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Tetragonopterus*, sendo delgado e espiniforme na maioria dos gêneros, com exceção de *Astyanax* e *Hoplias* que apresentam este processo mais desenvolvido com formato aproximadamente triangular. *Boulengerella* possui a região dorsal do metapterigóide muito modificada, com um perfil irregular e aproximadamente elíptico contínuo à margem posterior do osso, portanto foi codificada como inaplicável no presente estudo.

#### **88. Lamela óssea ântero-dorsal no metapterigóide (IC=33; IR=33):**

0 – presente.

1 – ausente.

Em geral, nos Characiformes o metapterigóide possui formato de uma “lâmina dupla de machado”, com uma expansão óssea lamelar na região anterior da margem dorsal do metapterigóide que se direciona dorsalmente e medialmente e outra posterior, contatando o hiomandibular (Fink & Fink, 1981; 1996; Toledo-Piza, 2007). A lamela óssea ântero-dorsal acompanha a inclinação medial do mesopterigóide com cuja margem posterior se articula (FIGS. 31, 32 e 33). Esta lamela dorsal pode ter diferentes tamanhos dependendo do táxon, sendo muito desenvolvida e atingindo o ápice dorsal do mesopterigóide como em *Roestes* ou ser bastante restrita ventralmente e constituir um pequeno prolongamento ósseo como em *Acestrorhynchus*. Uma característica comum aos táxons que possuem esta aba óssea é a presença de uma crista, por vezes incipiente e por vezes bastante conspícua, localizada lateralmente no metapterigóide como uma continuação anterior da margem dorso-posterior deste osso. Quatro dos táxons examinados não apresentam a lamela ântero-dorsal do metapterigóide: *Galeocharax gulo*, *Bryconexodon*, *Roebroexodon* e *Salminus* (FIG. 34). Toledo-Piza (2007) utilizou um caráter em que esta lamela é muito desenvolvida e se estende ao longo de toda a

margem dorsal do metapterigóide como uma característica em comum aos Cynodontinae e Roestinae. No entanto, o estudo desta característica em um contexto mais amplo na ordem revelou que a condição em Cynodontinae e Roestinae não pode ser considerada distinta da encontrada em outros representantes de Characiformes, e optou-se aqui por enfatizar apenas sua presença ou ausência.

**89. Dentes no metapterigóide (IC=100; IR=100):**

0 – ausentes.

1 – presentes.

Os Characiformes, em sua grande maioria, não possuem dentes no metapterigóide. Os representantes de *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* estudados, no entanto, possuem inúmeros dentículos aderidos à placas dentíferas sobre a superfície ventromedial da aba anterior do metapterigóide (ver caráter acima). Este caráter foi descrito em detalhe por Toledo-Piza (2000a), que mencionou variação intraespecífica desta característica em *H. scomberoides*, ressaltando ainda que a presença de dentes no metapterigóide é uma característica única em Characiformes, sendo registrada apenas em *Amia* e *Polypterus* dentre os Actinopterygii.

**90. Formato da margem póstero-ventral da fenestra metapterigóide-quadrado (IC=33; IR=77):**

0 – metapterigóide e quadrado tocando-se posteriormente e circunscrevendo a margem póstero-ventral da fenestra.

1 - metapterigóide e quadrado separados, com simplético formando parte da margem póstero-ventral da fenestra.

A fenestra metapterigóide-quadrado, uma abertura óssea típica dos Characiformes é geralmente delimitada dorsalmente pelo metapterigóide e ventralmente pelo quadrado, sendo que estes ossos se unem próximo às margens anterior e posterior da fenestra (Weitzman, 1962; Roberts, 1969). Na maior parte dos táxons examinados, o metapterigóide e o quadrado tocam-se posteriormente, perfazendo a margem póstero-ventral da fenestra metapterigóide-quadrado e excluindo o simplético da margem da fenestra (Zanata & Vari, 2005) (FIGS. 31A, 32 e 34). Por outro lado, os braços do metapterigóide e quadrado que se tocam posteriormente à fenestra nos táxons

codificados com o estado 0 são menos desenvolvidos em *Phenacogaster*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, além de *Gilbertolus*, fazendo com que haja um espaço entre eles e, conseqüentemente, participação do simplético na margem pósterio-ventral da fenestra (FIGS. 31B e 33). Em alguns casos, o simplético está isolado da margem da fenestra por um tecido cartilaginoso. Mesmo assim, nos táxons em que os ossos metapterigóide e quadrado não se tocam posteriormente, a condição foi considerada homóloga ao estado 1. Zanata & Vari (2005) registraram uma condição similar em todos os Alestidae com exceção de *Chalceus* e *Hydrocynus*. Em *Hoplías*, o simplético possui uma extensão laminar dorsal única dentre os Characiformes examinados, integrando a margem pósterio-ventral da fenestra uma vez que esta expansão cobre medialmente e ultrapassa dorsalmente o nível da margem dorsal do quadrado que originalmente constituiria a margem da fenestra (e.g., Roberts, 1969: fig. 29). Mesmo assim, dado que em *Hoplías* os ossos metapterigóide e quadrado possuem um contato bem desenvolvido pósterio-ventralmente à fenestra, este táxon foi codificado na presente análise com 0.

#### **91. Projeção pósterio-dorsal do hiomandibular (IC=20; IR=70):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente, pequena e triangular.
- 2 – presente, grande e arredondada.

Em geral, nos Characiformes as margens dorsal e posterior do hiomandibular se encontram em um ângulo aproximadamente reto ou curvado, sem projeções ósseas evidentes (e.g., Roberts, 1969: figs. 31 e 32) (FIGS. 31B, 33A e 34). Em *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Hoplocharax* e *Roeboides* (com exceção de *R. descalvadensis* e *R. occidentalis*), há uma pequena projeção óssea triangular voltada posteriormente na região pósterio-dorsal do hiomandibular, na interseção entre as margens dorsal e posterior do hiomandibular (FIGS. 31A, 32B e 33B). Uma projeção similar ocorre em *Exodon* e *Hoplías* (e.g., Roberts, 1969: fig. 29). *Acanthocharax* e *Acestrocephalus*, por outro lado, possuem uma grande projeção óssea com margem posterior arredondada prolongando-se da margem pósterio-dorsal do hiomandibular até próximo ao côndilo entre hiomandibular e opérculo (FIG. 32A). Dentre os demais Characiformes examinados, *Boulengerella*, *Hepsetus*, *Oligosarcus* e *Serrasalmus* possuem uma grande projeção similar à de codificada no estado 2, sendo que nos dois

primeiros gêneros a margem posterior da projeção possui uma região mais aguda, não arredondada (e.g., Roberts, 1969: figs. 26 e 28). Mesmo assim, estes quatro gêneros foram codificados com o estado 2.

## 92. Supra pré-opérculo (IC=12; IR=46):

0 – presente.

1 – ausente.

O supra pré-opérculo é uma ossificação do canal látero-sensorial proveniente do pré-opérculo que se estende dorsalmente até o canal látero-sensorial no pterótico (Weitzman, 1962; Roberts, 1969; Vari, 1979). Na maioria dos Characiformes estudados, o supra pré-opérculo está presente e, em muitos táxons, é uma ossificação separada do pré-opérculo (Roberts, 1969; Menezes, 1976). Esta característica ocorre em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* (com exceção de *Phenacogaster* spE) e duas espécies de *Roeboides* (*R. affinis* e *R. myersi*) (FIGS. 31B e 32) Esta condição foi verificada também em muitos representantes das demais linhagens de Characiformes, incluindo *Xenocharax*. Duas espécies de *Charax* (*C. gibbosus* e *C. pauciradiatus*) e as demais espécies de *Roeboides* examinadas possuem o supra pré-opérculo contínuo ao pré-opérculo (FIG. 31A), condição verificada também em outros Characiformes. No entanto, a distinção de dois estados de caráter (supra pré-opérculo separado do pré-opérculo *versus* contínuo a este osso) nem sempre é clara, e neste estudo foram observados casos de polimorfismo em relação a esta característica no mesmo exemplar (i.e., *Boulengerella*, *Brycon* e *Iguanodectes*). Menezes (1976) registrou a ocorrência de supra pré-opérculo separado do pré-opérculo em *Charax*, *Moralesia* (= *Charax*) e *Roeboides*, mas no presente estudo foi observada variação interespecífica desta característica nestes gêneros.

Por outro lado, alguns táxons não possuem a porção ossificada correspondente ao supra pré-opérculo, o canal látero-sensorial está restrito ao próprio pré-opérculo e conecta-se ao canal do pterótico apenas por tecido epitelial (e.g., Menezes, 1976; Zanata & Vari, 2005; Toledo-Piza, 2007). Nestes casos, o limite dorsal da porção ossificada do canal látero-sensorial corresponde à extremidade dorsal do pré-opérculo, próxima ao côndilo entre hiomandibular e opérculo. No presente estudo, esta condição foi verificada em duas espécies de *Charax* (*C. condei* e *C. stenopterus*), *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys* e *Phenacogaster* spE, apesar de Menezes

(1976) ter registrado a presença de supra pré-opérculo fusionado ao pré-opérculo em *Gnathocharax*, *Heterocharax* e *Hoplocharax*. Nestes três gêneros, o limite dorsal da ossificação do canal látero-sensorial corresponde à extremidade dorsal do próprio pré-opérculo (FIG. 33), e considerou-se aqui o supra pré-opérculo ausente em todos eles. Representantes de outras linhagens de Characiformes sem o supra pré-opérculo são *Acestrorhynchus* (Toledo-Piza, 2007), *Aphyocharax*, *Cheirodon*, *Hyphessobrycon* e *Mimagoniates*. Vari (1979) registrou a perda do supra pré-opérculo no Distichodontidae *Neolebias spilotaenia* e Zanata & Vari (2005) registraram a perda do supra pré-opérculo em *Clupeocharax*, *Ladigesia*, *Lepidarchus* e *Tricuspidalestes*, gêneros de Alestidae. Os autores discutiram ainda que, entre os representantes desta família que possuem o supra pré-opérculo, este osso é contínuo ao pré-opérculo na maioria dos táxons, sendo separado dele apenas em *Arnoldichthys*. A única discrepância entre as observações de Zanata & Vari (2005) e o presente estudo está na codificação do estado em *Cheirodon*, já que os autores registraram a presença do supra pré-opérculo neste gênero, mas este osso não foi observado nos exemplares incluídos aqui, apesar de ambos os estudos terem examinado a mesma espécie, *C. interruptus*. Já em *Hoplias* não há supra pré-opérculo com o tubo látero-sensorial característico, mas uma ossificação lamelar posicionada em seu lugar. Apesar de esta estrutura ter sido considerada homóloga ao supra pré-opérculo de outros Characiformes (i.e., Roberts, 1969), esta hipótese de homologia ainda deve ser estudada com mais detalhe, incluindo uma abordagem ontogenética, para que esta estrutura seja melhor entendida em Erythrinidae (Vari, 1995; Zanata & Vari, 2005). Assim, este caráter foi considerado inaplicável neste gênero. A condição em *Roestes* também não pôde ser acessada de forma inequívoca, pois alguns exemplares de menor porte pareciam ter um pequeno tubo ossificado conectado dorsalmente ao pré-opérculo, mas no exemplar de maior porte este tubo parece corresponder apenas à extremidade dorsal do pré-opérculo, e não ao supra pré-opérculo. Assim, este caráter também foi considerado inaplicável neste táxon.

**93. Projeção espiniforme na margem posterior do ângulo do pré-opérculo (IC=50; IR=87):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

Em geral, o pré-opérculo nos Characiformes possui suas margens posterior e ventral formando um ângulo reto, por vezes arredondado, constituindo o ângulo do pré-opérculo (Géry, 1966; Roberts, 1969: fig. 1-5). Nesta condição, o canal látero-sensorial do pré-opérculo geralmente passa retilíneo do ramo vertical para o ramo horizontal deste osso (FIGS. 31, 32, e 34). Já em *Acanthocharax*, *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* o ângulo do pré-opérculo possui uma projeção espiniforme voltada posteriormente, muito desenvolvida em *Hoplocharax* que possui um espinho robusto voltado posteriormente nesta região (Géry, 1966; 1977) (FIG. 33). Nesta condição, é comum que o canal látero-sensorial do pré-opérculo possua uma extensão póstero-ventral que se estende em direção à projeção no ângulo deste osso. *Gilbertolus* e *Roestes* são os únicos representantes das demais linhagens de Characiformes estudados que também possuem a projeção espiniforme no ângulo do pré-opérculo (Géry, 1966; 1977).

#### **94. Concavidade na margem posterior do opérculo (IC=37; IR=75):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente, mas pouco conspícua.
- 2 – presente e conspícua, delimitada por duas expansões posteriores da margem do opérculo, a ventral mais comprida posteriormente que a dorsal.
- 3 – presente e muito conspícua, delimitada por dois espinhos na margem do opérculo.

O opérculo dos Characiformes tem formato bastante diversificado nas várias linhagens da ordem, mas seu perfil posterior é quase sempre aproximadamente retilíneo ou convexo (e.g., Weitzman, 1962: fig. 8; Roberts, 1969: figs. 1-4) (FIG. 32B). Em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Cynopotamus*, *Charax*, *Galeocharax* (com exceção de *G. humeralis*), *Gnathocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*, a margem posterior do opérculo possui uma leve concavidade em seu perfil delimitada por duas pequenas projeções lamelares, uma dorsal e outra ventral (estado 1) (FIGS. 31, 32A e 34). Dentre os demais Characiformes, esta condição foi encontrada na maior parte dos Characidae examinados como *Astyanax*, *Bryconexodon*, *Bryconops*, *Cheirodon*, *Exodon*, *Gymnocorymbus*, *Hyphessobrycon*, *Iguanodectes*, *Mimagoniates*, *Odontostilbe* e *Tetragonopterus*, além de *Acestrorhynchus* (e.g., Roberts, 1969: fig. 5). Em *Heterocharax* e *Lonchogenys*, além de *Gilbertolus* e *Roestes*, esta concavidade é bem

mais acentuada e os dois prolongamentos ósseos delimitando dorsal e ventralmente a concavidade são mais conspícuos, sendo que a projeção ventral é mais alongada do que a dorsal (FIG. 33A). *Hoplocharax* possui uma condição mais extrema, onde a concavidade é ainda mais acentuada e os prolongamentos ósseos posteriores do opérculo tem formato de dois espinhos robustos voltados posteriormente (FIG. 33B). A presença da concavidade posterior do opérculo em *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* foi uma das características que Géry (1966) utilizou para diagnosticar a tribo Heterocharacini, enfatizando a condição extrema em *Hoplocharax*. Lucena (1998) incluiu a concavidade posterior do opérculo em sua análise que ajudou a estabelecer o grupo formado por *Heterocharax*, *Lonchogenys* e *Hoplocharax*. Visto que a condição encontrada neste último é extrema, Lucena (1998) propôs um segundo caráter representando a presença de espinhos no opérculo, uma condição exclusiva de *Hoplocharax*.

## ARCO HIÓIDE

### 95. Lamela óssea na margem anterior do basihial cobrindo a cartilagem (IC=25; IR=80):

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

O basihial é um pequeno osso alongado longitudinalmente cuja margem anterior possui uma porção cartilaginosa contínua ao osso (Roberts, 1969; Vari, 1995). Na condição mais generalizada, o limite entre a porção calcificada e a cartilaginosa é bem evidente e as duas são delimitadas por um plano transversal entre elas (FIGS. 35 e 36A). Já em *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, a porção óssea do basihial possui uma projeção lamelar muito delgada que se estende dorsalmente sobre a porção cartilaginosa (FIG. 36B-C). Dentre os demais representantes de Characiformes examinados, uma estrutura similar ocorre em *Gilbertolus* e *Roestes*, em *Acestrorhynchus*, *Boulengerella*, *Hemiodus*, *Hepsetus* e Cynodontinae. Em *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* a lamela anterior do basihial é muito delgada e praticamente plana, enquanto que em *Acestrorhynchus*, *Gilbertolus*, *Roestes* e Cynodontinae, cujos exemplares possuem porte maior, ela é mais



desenvolvida e envolve lateralmente parte da cartilagem. O exame de exemplares mais jovens de *Roestes*, no entanto, revelou que a lamela óssea nos espécimes pequenos é aproximadamente plana como em *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, indicando que há uma possível variação ontogenética nesta característica. Por esta razão, optou-se no momento por considerar apenas um estado incluindo a presença da lamela anterior no basiial.

**96. Tamanho e formato do espaço entre ramos posteriores do hipohial dorsal (IC=22; IR=75):**

- 0 – amplo e redondo, com os ramos bem separados um do outro.
- 1 – reduzido a uma fenda estreita, com os ramos muito próximos entre si.
- 2 – ramos do hipohial fundidos entre si, sem espaço entre eles.

Nos Characiformes, o hipohial dorsal possui dois braços posteriores que se articulam posteriormente com a margem anterior do ceratohial anterior. Nesta região, o ceratohial anterior possui uma pequena reentrância côncava que forma um forâmen com o espaço entre os dois braços posteriores do hipohial dorsal (Weitzman, 1962; Zanata & Vari, 2005). Este forâmen é por onde passa o ramo hiomandibular do VII nervo craniano, o facial, proveniente da região posterior do arco hióide. Na condição generalizada, os dois braços posteriores do hipohial dorsal são bem separados entre si, e formam junto com a margem anterior do ceratohial anterior um grande forâmen circular (FIG. 36). Em duas espécies de *Charax* (*C. condei* e *C. gibbosus*), além de *Roeboides* e *Acanthocharax*, por outro lado, os braços posteriores do hipohial dorsal são muito mais próximos entre si, fazendo com que o forâmen seja mais estreito e reduzido a uma fenda alongada longitudinalmente (FIG. 35B-C). Esta condição também ocorre em *Cynodon*, *Hydrolycus scomberoides*, *Boulengerella* e *Hepsetus*. Já *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*, além das duas espécies restantes de *Charax* examinadas (*C. pauciradiatus* e *C. stenopterus*), os braços posteriores do hipohial dorsal são fundidos entre si restringindo o forâmen posteriormente de modo a ficar incluído totalmente no ceratohial anterior. Dentre os demais Characiformes examinados, esta condição só ocorre em *Hoplias* e *Roeboexodon*.

**97. Extensão do canal no ceratohial anterior (IC=20; IR=84):**

0 – canal estendendo-se desde o ceratohial posterior até a extremidade anterior do ceratohial anterior.

1 – canal restrito posteriormente, estendendo-se do ceratohial posterior e abrindo-se na região póstero-dorsal do ceratohial anterior.

Na maioria dos Characiformes examinados, há um canal proveniente do ceratohial posterior que se estende anteriormente ao longo do ceratohial anterior e se abre no forâmen entre os ramos posteriores do hipohial dorsal (Weitzman, 1962; Buckup, 1998; Zanata & Vari, 2005) (FIGS. 36B-C). Em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*, o canal é mais curto e está restrito à porção póstero-dorsal do ceratohial anterior onde possui uma abertura (FIGS. 35 e 36A). Além destes gêneros, o canal restrito posteriormente no ceratohial anterior também ocorre em *Astyanax*, *Exodon*, *Gymnocorymbus*, *Hyphessobrycon*, *Oligosarcus*, *Roeboexodon* e *Tetragonopterus*, tendo sido registrado previamente em *Astyanax*, *Bryconamericus*, *Charax*, *Cheirodon*, *Creagrutus*, *Cynopotamus*, *Oligosarcus*, *Phenacogaster*, *Piabina* e *Tetragonopterus* (Castro, 1984; Buckup, 1998; Zanata & Vari, 2005). Castro (1984) considerou que esta característica poderia constituir uma sinapomorfia de um componente de “Tetragonopterinae”.

A identidade deste canal tem sido motivo de controvérsia nos diferentes estudos recentes abordando a anatomia do arco hióide. Weitzman (1964) e Castro (1984) referiram-se a este canal como sendo sensorial. Já Buckup (1998) mencionou que o canal serviria para a passagem da artéria hióide. Zanata & Vari (2005) foram os primeiros a levantar a hipótese de que o canal serviria para a passagem de vasos e nervos. No presente estudo, verificou-se que a estrutura que passa ao longo do canal no arco hióide é o ramo hiomandibular do VII nervo craniano. Este nervo sai do crânio através de um grande forâmen posterior no proótico (Weitzman, 1964), passa em meio às fibras de músculos ligados a esta região e penetra em um pequeno forâmen na superfície medial da porção dorsal do hiomandibular. O nervo corre então por um canal ao longo do hiomandibular que termina ventralmente próximo à extremidade dorsal do simplético, ponto no qual o nervo se bifurca. O ramo mais dorsal (pré-tremático) continua ântero-ventralmente ao longo do simplético e do braço ventral do metapterigóide. O ramo mais ventral (pós-tremático) continua ventralmente passando ao

longo da margem anterior do interhial e entra em um forâmen na superfície lateral do ceratohial posterior. A partir daí, o ramo nervoso continua pelo canal presente no ceratohial posterior e se estende pelo canal no ceratohial anterior. O nervo continua (protegido pelo canal, no estado 0, ou exposto ao longo da margem dorsal do ceratohial anterior, no estado 1) e penetra no forâmen entre os braços posteriores do hipohial dorsal e ceratohial anterior.

**98. Formato do limite entre ceratohiais anterior e posterior na região do canal (IC=25; IR=80):**

0 – liso.

1 – com processo ósseo diminuto proveniente do ceratohial anterior direcionado posteriormente.

2 – com interdigitações agudas entre os ossos que recobrem a região do canal.

A maioria dos Characiformes possui um contato sincondral perpendicular ao eixo do corpo entre os ceratohiais anterior e posterior, sendo liso em toda a extensão do contato (Vari, 1995) (FIG. 36A). Em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Gnathocharax*, *Lonchogenys* e *Roeboides* há interdigitações espiniformes articulando ambos os ossos na região por onde passa o canal proveniente do ceratohial posterior (FIGS. 35 e 36B-C). Apesar das interdigitações serem mais desenvolvidas em *Acestrocephalus*, *Galeocharax* e *Cynopotamus*, com certa variação entre as espécies, *Acanthocharax* e algumas espécies de maior porte de *Roeboides* possuem as interdigitações muito conspícuas, o que não permite uma distinção clara entre estados diferentes de desenvolvimento das interdigitações. Além dos gêneros citados acima, uma articulação interdigitada entre ceratohiais anterior e posterior na região do canal também ocorre em *Boulengerella* e *Hoplias* (Vari, 1995), *Cynodon*, *Gilbertolus* e *Serrasalmus*. Vari (1995) citou esta característica também em *Acestrorhynchus* e *Oligosarcus*, dentre os Characiformes Neotropicais, e em *Eugnathichthys*, *Hemistichodus* e *Mesoborus*, três gêneros africanos da família Distichodontidae. No presente estudo, as interdigitações entre os ceratohiais não foram observadas em *Oligosarcus* como mencionado por Vari (1995), mas a espécie examinada por ele (*O. hepsetus*) não corresponde às espécies estudadas aqui (*O. paranensis*, incluída na análise, e *O. argenteus*), o que pode indicar uma variação interespecífica. Em *Acestrorhynchus*, há um processo espiniforme direcionado

posteriormente do ceratohial anterior que se articula com o ceratohial posterior na região do canal, mas não há interdigitações além do processo único e desenvolvido, e este gênero foi o único codificado com o estado 1.

**99. Formato do interhial (IC=33; IR=85):**

0 – aproximadamente cilíndrico.

1 – com extremidade ventral levemente comprimida lateralmente e pequena projeção anterior através da qual se articula com o ceratohial posterior, dando aspecto de “L” invertido.

O interhial é um pequeno osso que conecta o arco hióide ao suspensório, póstero-dorsalmente ao simplético, variando em tamanho desde muito diminuto como na maioria dos casos a muito alongado como em *Acestrorhynchus*, *Aphyocharax*, *Hoplias*, *Hydrolycus* e *Oligosarcus* (e.g., Weitzman, 1962; Vari, 1995). Em quase todos os táxons, no entanto, o interhial tem sempre um formato cilíndrico, em alguns casos com sua extremidade ventral levemente inclinada anteriormente como ocorre nos representantes de Cynodontinae, além de *Boulengerella*, *Gilbertolus* e *Roestes*. Dentre os táxons incluídos em Characinae por Lucena & Menezes (2003), o interhial é invariavelmente cilíndrico (FIGS. 35A-C e 36), com exceção do encontrado em *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*. Nestes três gêneros a extremidade mais ventral do interhial é achatada lateralmente e inclina-se anteriormente formando um ângulo de 90 graus (FIG. 35D) e um mecanismo de encaixe na borda póstero-dorsal do ceratohial posterior, que possui uma endentação nesta região. A condição encontrada em *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax* também ocorre em *Acestrorhynchus* e *Hoplias*.

**100. Número de raios branquiostégios (ceratohial anterior + ceratohial posterior) (IC=100; IR=100):**

0 – 3 + 1.

1 – 2 + 2.

2 – 3 + 2.

3 – 4 + 1.

O número de raios branquiostégios constitui um dos caracteres clássicos na taxonomia e sistemática dos peixes em geral (McAllister, 1968), e muitos autores já utilizaram esta informação em análises cladísticas (e.g., Vari, 1995; Buckup, 1998; Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza, 2000a; 2007). Em Characiformes, a condição mais generalizada é a presença de quatro raios branquiostégios (Weitzman, 1962; Roberts, 1969), sendo três ligados ao ceratohial anterior e o último ligado ao ceratohial posterior (FIGS. 35 e 36). Esta condição ocorre nos 12 gêneros incluídos em Characinae por Lucena & Menezes (2003). As exceções descritas na literatura incluem *Chilodus*, *Distichodus*, *Nannostomus*, *Pseudanos* e *Pyrrhulina* com apenas três raios (Weitzman, 1964; Winterbottom, 1980; Buckup, 1998), e *Crenuchus*, *Characidium fasciatum*, algumas espécies de *Bivibranchia* e *Hemiodus*, *Piaractus nigripinnis*, *Thoracocharax*, Cynodontinae e Erythrinidae, todos com cinco raios branquiostégios (Roberts, 1969; Vari, 1995; Buckup, 1998; Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza 2000a; 2007). Dentre os táxons com cinco raios, só foram examinados representantes de Cynodontinae e Erythrinidae, sendo que a posição dos raios branquiostégios adicionais nestas duas famílias varia. Nos Cynodontinae, há um raio branquiostégio adicional no ceratohial posterior (Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza, 2000a; 2007), enquanto que *Hoplias* possui um raio a mais no ceratohial anterior (Weitzman, 1964). Já *Acestrorhynchus*, que possui quatro raios branquiostégios de forma similar à condição considerada generalizada em Characiformes (Roberts, 1969), apresenta apenas dois raios no ceratohial anterior e dois raios no ceratohial posterior (Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza, 2000a; 2007). Isso levanta uma importante questão sobre a homologia dos raios branquiostégios em Characiformes e a utilização do seu número total como caráter sistemático deve ser revista. A codificação do presente caráter na forma apresentada aqui, explicitando quantos raios estão ligados a cada ceratohial, buscou incorporar a informação a cerca do número de raios já verificada por diversos autores a uma hipótese mais precisa sobre a homologia dos raios branquiostégios em Characiformes.

**101. Formato dos dois raios branquiostégios mais anteriores ligados ao ceratohial anterior (IC=50; IR=96):**

0 – raios com margens anteriores expandidas, evidenciando um pequeno processo ósseo dorsal de contato com o ceratohial e uma aba estendida anteriormente e cobrindo, no caso do segundo raio branquiostégio, a maior parte do espaço entre os dois raios mais anteriores.

1 – raios muito delgados, sem expansões anteriores de suas margens.

De maneira geral, os dois raios branquiostégios mais anteriores dos Characiformes apresentam uma aba lamelar ao longo de sua margem anterior, mais pronunciada e expandida anteriormente na porção proximal dos raios (e.g., Weitzman, 1962: fig. 11; Roberts, 1969: figs. 33, 35, 36, 37) (FIGS. 36B-C). Em alguns casos, a aba anterior do segundo raio chega a atingir a margem posterior do primeiro raio deixando apenas um pequeno espaço entre eles. Por outro lado, *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides* possuem os dois raios branquiostégios mais anteriores afilados ao longo de toda sua extensão, deixando um grande espaço entre eles na maioria dos táxons (Figs 35 e 36a). Dentre os representantes dos demais Characiformes, esta condição só ocorre em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*. *Boulengerella* também possui os raios branquiostégios muito delgados, mas a expansão anterior está presente na forma de um longo prolongamento anterior próximo à porção proximal dos raios, ocasionando um formato peculiar destes ossos neste táxon que foi considerado por Vari (1995) como uma autapomorfia do gênero. Assim, este gênero foi codificado com o estado 0.

**102. Projeções ântero-dorsais na porção anterior do urohial (IC=22; IR=68):**

0 – ausentes.

1 – presentes e curtas.

2 – presentes e muito desenvolvidas, chegando próximo à superfície ventral do basihial.

A margem anterior do urohial variou entre os Characiformes examinados, mas sempre está conectada a um par de ligamentos provenientes dos hipohiais ventrais (FIG. 37). Frequentemente, a porção anterior do urohial possui duas pequenas projeções ósseas no ponto de inserção de cada um destes ligamentos, dando aspecto bifurcado ao

osso como em *Hemiodus* e *Hepsetus* (Toledo-Piza, 2007). Entretanto, em todos os táxons codificados com o estado 0, o urohial termina anteriormente no ponto de conexão dos ligamentos (FIG. 37A). Muitos táxons examinados, no entanto, possuem um par de expansões ântero-dorsais na porção anterior do urohial que cobre dorsalmente a inserção de cada ligamento neste osso (FIG. 37B). Esta condição foi verificada em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, duas espécies de *Charax* (*C. gibbosus* e *C. pauciradiatus*), *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides* (com exceção de *R. occidentalis* e *R. xenodon*). Dentre estes táxons, *Phenacogaster* possui estas projeções pouco desenvolvidas, principalmente *P. calverti* e *P. franciscoensis*. As projeções em *Roeboides* também são pouco conspícuas, inclusive nos exemplares de maior porte (*R. affinis* e *R. myersii*). Já representantes de *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax* apresentam projeções muito compridas que variam de tamanho entre as espécies, principalmente de *Cynopotamus*. Os representantes das demais linhagens de Characiformes que apresentam o par de projeções ântero-dorsais na extremidade anterior do urohial são *Astyanax*, *Brycon*, *Bryconops*, *Gymnocorymbus*, *Hyphessobrycon*, *Iguanodectes*, *Odontostilbe*, *Oligosarcus*, *Salminus* e *Tetragonopterus*, com comprimentos variando entre *Hyphessobrycon* com projeções muito diminutas e *Iguanodectes* com projeções muito longas. Toledo-Piza (2007) registrou uma condição similar em *Acestrorhynchus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Moenkhausia*, *Oligosarcus* e *Roeboides*. No presente estudo, *Acestrorhynchus* foi codificado com o estado 2 pois possui expansões ântero-dorsais na extremidade anterior do urohial em uma condição única entre os Characiformes examinados, com as projeções muito alongadas e robustas aproximando-se da superfície ventral do basiial.

## ARCOS BRANQUIAIS

### 103. Grau de ossificação do quarto basibranquial (IC=14; IR=50):

- 0 – totalmente cartilaginoso.
- 1 – parcialmente ossificado.

Nos Characiformes, apenas os três basibranquiais mais anteriores são ossificados e os dois últimos apresentam-se como pequenas cartilagens (Weitzman, 1962; Lucena &

Menezes, 1998). Em alguns casos, no entanto, o quarto basibranquial é parcialmente ossificado, sendo que seu grau de ossificação varia entre os táxons. No presente estudo, o quarto basibranquial parcialmente ossificado ocorre em *Phenacogaster* (com exceção de *P. calverti*), e em uma série de representantes das demais linhagens de Characiformes incluindo *Acestrorhynchus*, *Aphyocharax*, *Astyanax*, *Cheirodon*, *Cynodon*, *Gymnocorymbus*, *Hyphessobrycon*, *Odontostilbe*, *Oligosarcus* e *Tetragonopterus*. Esta condição já havia sido registrada previamente em *Acestrorhynchus*, *Agoniatas*, *Bryconamericus*, algumas espécies de *Creagrutus*, *Exodon*, *Cheirodon*, *Markiana*, *Moenkhausia*, *Odontostilbe*, *Oligosarcus*, *Poptella*, *Tetragonopterus* e *Triportheus* (Lucena & Menezes, 1998; Vari & Harold, 2001; Toledo-Piza, 2007, com perda secundária em *Ac. falcistrostris*).

#### **104. Formato dos rastros no primeiro arco branquial (IC=33; IR=85):**

- 0 – alongados e triangulares, em alguns casos menores em direção às extremidades dorsal e ventral do arco.
- 1 – alongados e triangulares na porção mediana do arco (ceratobranquial e parte do ventral epibranquial), mas gradativamente com forma de placas ósseas com denticulos em direção à extremidade anterior do arco (hipobranquial e parte do dorsal epibranquial).
- 2 – todos os rastros transformados em placas ósseas com denticulos ao longo do arco inteiro.

Os rastros branquiais da maioria dos Characiformes constituem-se em uma estrutura aproximadamente triangular e alongada distalmente, geralmente um pouco achatada ântero-posteriormente. Em muitos táxons, os rastros são cobertos por denticulos ao longo de sua superfície anterior e posterior (ou ventral e dorsal no caso dos rastros mais posteriores) (Weitzman, 1962; Menezes, 1969; 1976; Vari, 1995; Toledo-Piza, 2000a). O tamanho dos rastros no primeiro arco branquial varia entre os táxons, mas de maneira geral eles tendem a ser menores em direção às extremidades do arco, ao longo do hipobranquial e da extremidade dorsal do epibranquial (Menezes, 1976). Mesmo assim, na condição generalizada mesmo os menores rastros branquiais do primeiro arco branquial são alongados distalmente (FIG. 38A). Por outro lado, *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides* possuem os rastros localizados no hipobranquial e extremidade anterior do



ceratobranquial com formato de placas ósseas cobertas por denticulos, como registrado previamente nos gêneros incluídos em Cynopotaminae (Menezes, 1976) (FIG. 38B). Em algumas espécies, os rastros na parte mais dorsal do epibranchial também têm este formato. Em muitos táxons, há um gradiente de formas entre os rastros mais centrais que são alongados e os mais próximos às extremidades que têm formato de placa. *Gnathocharax* também foi codificado com esta condição pois os rastros mais anteriores também são transformados em placas diminutas, apesar deste gênero possuir rastros muito rudimentares ao longo de todo arco branquial. Além destes gêneros, a presença dos rastros mais anteriores e mais posteriores do primeiro arco branquial com formato de placas também ocorre em *Boulengerella*, *Hepsetus*, *Hoplias*, *Roestes* e *Salminus* (Roberts, 1969; Toledo-Piza, 2000a). Foi codificado um terceiro estado em que todos os rastros branquiais do primeiro arco branquial têm formato de placas ósseas com denticulos, não havendo portanto rastros alongados no primeiro arco branquial. Esta condição só ocorre em *Acestrorhynchus*, *Cynodon*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Serrasalmus* (Roberts, 1969; Menezes, 1976; Machado-Allison, 1985; Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza, 2000a; 2007).

#### **105. Formato do primeiro faringobranquial (IC=16; IR=64):**

- 0 – mais largo na base em contato com o primeiro epibranchial, afinando-se em direção ao neurocrânio.
- 1 – formato aproximadamente cilíndrico, com espessura uniforme ao longo do osso.

Em geral, o primeiro faringobranquial dos Characiformes é um osso relativamente achatado ântero-posteriormente e alongado no sentido dorso-ventral. Em vista anterior, este osso é mais largo ventralmente e afila-se dorsalmente (e.g., Roberts, 1969: figs. 33, 36, 37). Assim o contato com o neurocrânio se dá através de uma extremidade delgada enquanto que a base em contato com o primeiro epibranchial é expandida lateralmente (FIGS. 38 e 39A). A expansão ventral do primeiro faringobranquial varia entre os táxons, podendo ser muito larga e repentinamente afilada dorsalmente em alguns táxons ou menos larga e afilada gradativamente como em outros. Em *Acestrocephalus* e *Cynopotamus*, no entanto, o primeiro faringobranquial tem formato aproximadamente cilíndrico ao longo de toda sua extensão, apenas um pouco mais largo ventralmente em alguns dos exemplares de maior porte (FIG. 39B).

Uma condição similar foi verificada em *Acestrorhynchus*, *Boulengerella*, *Hoplias*, *Hydrolycus* e *Serrasalmus*.

**106. Placa dentígeras da face ventral do segundo faringobranquial (IC=8; IR=56):**

0 – presente.

1 – ausente.

Em geral, os Characiformes apresentam placas ósseas cobertas com dentículos cônicos, associadas aos três faringobranquiais mais posteriores (terceiro a quinto) (e.g., Roberts, 1969; Vari, 1979), com algumas exceções em que o terceiro faringobranquial não possui dentes (e.g., *Gnathocharax* e *Phenacogaster franciscoensis*). A presença de placa dentígera associada ao segundo faringobranquial é mais restrita no universo amostrado no presente estudo e ocorre em *Acestrocephalus*, *Charax* (com exceção de *C. pauciradiatus*), *Galeocharax*, *Hoplocharax* e *Roeboides*. Lucena (1998) codificou *Cynopotamus*, *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* como possuindo placa dentígera associada ao segundo faringobranquial, porém dentre estes gêneros a placa foi observada apenas em *Hoplocharax* no presente estudo. Dentre os demais representantes de Characiformes, uma placa dentígera com poucos dentículos foi verificada em *Brycon*, *Cheirodon*, *Exodon*, *Hyphessobrycon*, *Odontostilbe*, *Roestes*, *Tetragonopterus* e *Xenocharax* e a placa dentígera com maior número de dentículos foi observada em *Aphyocharax*, *Bryconexodon*, *Hepsetus*, *Hoplias*, *Roeboexodon*, *Salminus*, *Serrasalmus* e Cynodontinae. Porém, o número de dentículos varia de forma contínua entre estes táxons e não foi codificado em estados distintos.

**107. Número de série de rastros branquiais no primeiro epibrânquial (IC=25; IR=40):**

0 – duas.

1 – uma.

Nos Characiformes, os rastros branquiais podem estar dispostos em duas (uma medial e outra lateral) ou uma série (apenas a lateral) nos arcos branquiais, sendo que em geral o primeiro arco branquial apresenta a segunda condição (Roberts, 1969). No presente estudo, foram observadas duas séries de rastros no primeiro epibrânquial na maioria dos táxons examinados, mesmo que em alguns deles (i.e., *Galeocharax*,

*Gnathocharax*) a série medial tenha aspecto rudimentar, muitas vezes composta por apenas um ou dois pequenos rastros. Lucena (1998) codificou *Acanthocharax* e *Gnathocharax* como possuindo apenas uma série de rastros no primeiro epibrânquial. Os exemplares destes gêneros examinados no presente estudo possuem duas séries de rastros neste osso. Em *Acanthocharax* a série medial é composta por rastros relativamente menores mas dispostos regularmente ao longo do osso. Como mencionado, *Gnathocharax* possui a série medial muito rudimentar. Por outro lado, as espécies de *Phenacogaster* examinadas (com exceção de *P. franciscoensis*) possuem apenas a série lateral de rastros ao longo do primeiro epibrânquial. *P. franciscoensis* foi codificado como possuindo duas séries de rastros branquiais no primeiro epibrânquial, mas a série medial nesta espécie é representada por apenas um rastro diminuto como em *Galeocharax* e *Gnathocarax*. Lucena (1998) codificou *Phenacogaster* como possuindo duas séries de rastros no primeiro epibrânquial, mas as espécies estudadas pelo autor (*P. sp* e *P. jancupa*) não são as mesmas incluídas no presente estudo (*P. calverti*, *P. franciscoensis*, *P. tegatus* e *P. spE*) e, considerando a grande diversidade de espécies neste gênero, esta variação na codificação do caráter para as diferentes pode representar uma variação interespecífica. Dentre os demais Characiformes incluídos na análise, a presença de apenas uma série de rastros do primeiro epibrânquial só foi verificada em *Acestrorhynchus*, *Hemiodus* e *Salminus*, mas *Boulengerella*, *Gilbertolus*, *Mimagoniates* e *Oligosarcus* possuem a série medial de rastros no primeiro epibrânquial rudimentar. Todos os táxons em que a série medial é rudimentar foram codificados com o estado 0.

**108. Número de série de rastros branquiais no primeiro ceratobranquial (IC=16; IR=58):**

0 – duas.

1 – uma.

A presença de duas séries de rastros branquiais nos ceratobranquiais é considerada generalizada nos Characiformes (Vari, 1995) e devido à grande variação na presença de duas séries de rastros nos ceratobranquiais em diferentes táxons, cada ceratobranquial foi tratado separadamente por Toledo-Piza (2007). Em *Xenocharax*, o primeiro ceratobranquial possui duas séries de rastros branquiais, uma ao longo da margem lateral do osso e outra ao longo da margem medial do mesmo, mas em muitos Characiformes, principalmente os incluídos na família Characidae, a série medial de

rastros do primeiro ceratobranquial está ausente. A presença de duas séries de rastros ao longo do primeiro ceratobranquial ocorre apenas em *Acanthocharax* além de *Acestrorhynchus*, *Cheirodon*, *Hemiodus*, *Hepsetus*, *Hoplias*, *Iguanodectes*, *Serrasalmus* e *Cynodontinae*. Todos os demais táxons terminais foram codificados com o estado 1 na presente análise. Lucena (1998) codificou *Hoplocharax* como possuindo duas séries de rastros no primeiro ceratobranquial, mas os exemplares deste gênero examinados no presente estudo apresentam apenas a série lateral de rastros branquiais no primeiro ceratobranquial.

**109. Número de série de rastros branquiais no segundo ceratobranquial (IC=9; IR=60):**

0 – duas.

1 – uma.

Assim como no caso do primeiro ceratobranquial, o segundo ceratobranquial também pode apresentar uma ou duas séries de rastros branquiais, a medial ausente na maioria dos táxons. Todos os táxons que possuem duas séries de rastros no primeiro ceratobranquial (caráter anterior) também possuem duas séries de rastros no segundo ceratobranquial. *Acanthocharax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Gnathocharax* e *Hoplocharax* possuem duas séries de rastros no segundo ceratobranquial. Em *Gnathocharax* e *Hoplocharax*, contudo, a série medial é muito rudimentar e composta apenas por dois rastros diminutos na porção mediana do ceratobranquial e *Galeocharax* também possui esta série constituída de rastros comparativamente menores, mais próximos entre si e concentrados na metade posterior do ceratobranquial. Lucena (1998) codificou *Acestrocephalus* como possuindo duas séries de rastros no segundo ceratobranquial, mas os exemplares de quatro espécies diferentes do gênero examinados aqui possuem apenas uma série de rastros neste osso. Dentre os outros Characiformes examinados, *Acestrorhynchus*, *Cheirodon*, *Cynodon*, *Hemiodus*, *Hepsetus*, *Hyphessobrycon*, *Hoplias*, *Hydrolycus*, *Iguanodectes*, *Rhaphiodon*, *Roestes* e *Serrasalmus* também possuem duas séries de rastros no primeiro ceratobranquial. Não foi possível acessar esta informação em *Galeocharax goeldi*, pois esta estrutura não ficou bem corada nos exemplares preparados, portanto esta espécie foi codificada como inaplicável.

**110. Formato da placa faríngea ventral (IC=40; IR=83):**

- 0 – aproximadamente triangular, com maior lado constituindo a margem ao longo do ceratobranquial, mas não atingindo a região posterior deste osso.
- 1 – aproximadamente triangular, com maior lado constituindo a margem ao longo do ceratobranquial, atingindo a região posterior deste osso.
- 2 – aproximadamente triangular, com maior lado constituindo a margem medial da placa.

A placa faríngea ventral é formada por uma modificação do quinto ceratobranquial que possui uma aba óssea aproximadamente triangular voltada medialmente portando inúmeros denticulos (Weitzman, 1962). Nos Characiformes examinados, o tamanho e grau de desenvolvimento da placa faríngea ventral variam entre os táxons, sendo muito reduzida em *Heterocharax* e *Hoplocharax*, mas o formato da placa é relativamente constante na maioria dos táxons analisados. Na condição generalizada, a placa faríngea ventral tem formato aproximadamente triangular com os três lados de tamanhos similares, o maior constituindo a margem lateral ao longo do ceratobranquial. Nestes casos, este lado não é muito alongado posteriormente e não atinge a porção mais posterior do osso (FIGS. 40A, D e E). *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*, por outro lado, possuem a placa faríngea ventral muito alongada longitudinalmente, com o maior lado ao longo do ceratobranquial quase atingindo a porção mais posterior deste osso (FIGS. 40B-C). Nestes casos, a placa é geralmente menos larga do que no codificado no estado 0. Uma condição similar foi verificada em *Aphyocharax*, *Hoplías* e *Salminus*. Um terceiro estado foi codificado para representar a condição encontrada em *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*, em que a placa faríngea ventral possui um formato triangular distinto dos descritos acima com o maior lado constituindo a margem medial da placa. Nesta condição, a margem posterior da placa e o ceratobranquial formam um ângulo fechado entre si (FIG. 40F).

**111. Disposição dos denticulos na placa faríngea ventral (IC=50; IR=50):**

- 0 – espalhados uniformemente pela superfície dorsal da placa.
- 1 – concentrados ao longo das margens medial e posterior da placa, com porção central e lateral em direção ao quinto ceratobranquial edêntula.

Independentemente do formato geral da placa faríngea ventral, sua superfície dorsal é, na maioria dos táxons, coberta por denticulos de maneira uniforme ao longo de toda sua extensão (e.g., Weitzman, 1962: fig. 11; Roberts, 1969: figs. 33-37) (FIGS. 40A-C e F). A placa faríngea ventral de *Gnathocharax*, no entanto, possui os denticulos concentrados ao longo das margens medial e posterior da placa, com as porções central e lateral, mais próximas ao quinto ceratobranquial, totalmente edêntula (FIG. 40D-E). Além de *Gnathocharax*, esta condição só foi verificada em *Bryconexodon* e *Roeboexodon*.

## ESQUELETO AXIAL

### **112. Formato da secção transversal do primeiro centro vertebral (IC=100; IR=100):**

- 0 – elíptica e levemente comprimida lateralmente.
- 1 – arredondada, levemente deprimida dorso-ventralmente.

O primeiro centro vertebral é o elemento mais anterior do aparelho de Weber e, nos Characiformes, constitui um disco simples com depressões dorso-laterais que recebem a porção ventral de cada *scaphium* (Weitzman, 1962; Roberts, 1969). Na maioria dos táxons estudados, a secção transversal do centro da primeira vértebra é elíptica, levemente comprimida lateralmente e conseqüentemente alongada no sentido dorso-ventral. Por outro lado, *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* possuem o primeiro centro vertebral com secção transversal aproximadamente arredondada, levemente deprimida dorso-ventralmente na maioria dos exemplares examinados, principalmente os de maior porte.

### **113. Formato do contato da margem anterior do complexo neural com região posterior do crânio (IC=50; IR=81):**

- 0 – mais desenvolvida ventralmente e dorsalmente contínua ao longo da margem anterior do complexo neural.
- 1 – restrita ventralmente à extremidade de pequena projeção anterior destacada do complexo neural.
- 2 – complexo neural e neurocrânio totalmente separados, sem contato.

De maneira geral, a margem anterior do complexo neural dos Characiformes contata a margem posterior do crânio (Weitzman, 1962), sendo que há uma região ventral mais desenvolvida em contato com a região posterior do neurocrânio, mas este contato é contínuo dorsalmente ao longo de toda a margem anterior do complexo neural (FIGS. 41A-B). Já em *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* a superfície de articulação da margem anterior do complexo neural é restrita ventralmente a uma pequena projeção em sua margem anterior (FIG. 41C). Desta forma, o contato entre complexo neural e o neurocrânio fica restrito ventralmente, não continuando dorsalmente ao longo de sua margem anterior. A mesma condição ocorre em *Cheirodon*, *Gilbertolus*, *Odontostilbe* e *Roestes*. Os gêneros de Cynodontinae (*Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*), por sua vez, possuem o complexo neural e a região posterior do neurocrânio totalmente afastados um do outro, sem contato nem na porção ventral da margem anterior do complexo neural (Toledo-Piza, 2000a) e foram codificados com um estado exclusivo (estado 2).

#### **114. Formato da margem póstero-dorsal do complexo neural (IC=25; IR=88):**

- 0 – aproximadamente retilínea, sem concavidade muito conspícua.
- 1 – com concavidade pronunciada em forma de crescente.

O formato geral do complexo neural varia entre os Characiformes (e.g., Weitzman, 1962: fig. 12; Roberts, 1969: figs. 38, 40, 42, 44 e 46), sendo que nos táxons estudados sua margem póstero-dorsal pode ser aproximadamente retilínea ou levemente côncava (FIGS. 41B-C). Na maioria dos táxons examinados, no entanto, a concavidade na margem póstero-dorsal do complexo neural nunca é muito pronunciada, e a lâmina óssea deste elemento é relativamente ampla. Por outro lado, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *Roeboides* possuem uma concavidade muito pronunciada e com formato de crescente ao longo da margem póstero-dorsal do complexo neural, de modo que a lâmina óssea restante no elemento seja proporcionalmente mais delgada se comparada com a descrita no estado 1 (FIG. 41A). Uma condição similar foi encontrada em *Astyanax*, *Bryconexodon*, *Exodon* e *Roeboexodon*.

**115. Projeções na margem ventral do segundo centro vertebral (IC=20; IR=55):**

0 – ausentes.

1 – presentes.

Em geral, as vértebras do *pars sustentaculum* do aparelho de Weber não possuem modificações conspícuas em sua margem ventral nos Characiformes (Roberts, 1969; Vari, 1979; Toledo-Piza, 2007) (FIG. 41A-B), mas *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* possuem um pequeno par de projeções ósseas triangulares na superfície ventral do segundo centro voltadas ventro-lateralmente e associadas à margem anterior do *os suspensorium* (FIG. 41C). As projeções de *Hoplocharax* são as mais desenvolvidas entre os três gêneros, e as de *Heterocharax* são as menores, embora conspícuas. Nos três gêneros a projeção ventral do segundo centro é direcionado ântero-ventralmente. *Gnathocharax* possui a superfície ventral do segundo centro sinuosa, mas não apresenta o par de projeções ventrais como *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* e foi codificado com o estado 0. O par de projeções ventrais no segundo centro vertebral também ocorre em *Gilbertolus* e *Roestes* (Toledo-Piza, 2007), sendo que em um dos exemplares do primeiro gênero a projeção é alongada longitudinalmente e possui formato de uma aba lateral delgada projetando-se da margem ventro-lateral da vértebra. Nos demais exemplares de *Gilbertolus* e *Roestes* examinados, as projeções são pequenas e têm formato triangular. *Hoplias* e *Hepsetus* também possuem um par de projeções ventrais no segundo centro vertebral, com variação ontogenética no primeiro gênero (Buckup, 1998) e formato alongado posteriormente no segundo (Roberts, 1969). Buckup (1998) registrou também uma condição similar em *Characidium* e Vari (1979) discutiu uma série de modificações desta região em Citharinidae e Distichodontidae, informativas em distintos níveis de sua análise. Nos representantes destas famílias, o segundo centro também possui projeções ventrais que se estendem em diferentes graus nestes táxons (Vari, 1979). Com exceção de *Hoplias*, nos demais gêneros a projeção ventral do segundo centro está associada à extremidade anterior do *os suspensorium*, que se dispõe de forma peculiar nestes gêneros.



**116. Formato do os suspensorium (IC=66; IR=90):**

- 0 – restrito posteriormente à porção posterior do terceiro centro e disposto no plano horizontal do corpo.
- 1 – alongado anteriormente até pelo menos o segundo centro e disposto em plano inclinado em relação ao parassagital.
- 2 – curto e disposto no plano transversal do corpo.

O *os suspensorium* geralmente se dispõe no plano horizontal do corpo e prolonga-se anteriormente apenas até a porção posterior do terceiro centro (Weitzman, 1962; Vari, 1979) (FIG. 41A). Em *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, por outro lado, o *os suspensorium* está inclinado em relação ao plano parassagital do corpo e é muito alongado anteriormente, chegando à região ventral ao segundo centro (FIGS. 41B-C). Nestes gêneros, este elemento está disposto aproximadamente paralelo à superfície látero-ventral das vértebras e possui formato aproximadamente retangular ou de losango. Apesar de não verificado diretamente nos exemplares diafanizados de *Priocharax* disponíveis, pois o material disponível está pouco calcificado, esta mesma característica foi ilustrada e discutida na descrição original de *Priocharax* (Weitzman & Vari, 1987). Assim, com base em informação da literatura, este foi um dos poucos caracteres osteológicos passíveis de codificação inequívoca (estado 1) em *Priocharax*. Em *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* o *os suspensorium* contata a projeção ventral do segundo centro. A mesma condição foi verificada em *Gilbertolus* e *Roestes* (Toledo-Piza, 2007), além de *Xenocharax* (Vari, 1979), sendo que nos dois primeiros o *os suspensorium* contata diretamente as projeções ventrais do segundo centro e no último gênero ele contata projeções ventrais do terceiro centro, uma característica exclusiva de Citharinidae e Distichodontidae (Vari, 1979). Já *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*, por sua vez, possuem o *os suspensorium* disposto no plano transversal do corpo, uma condição única entre os Characiformes analisados.

**117. Ponto de origem da série de supraneurais (IC=16; IR=72):**

- 0 – anterior ao espinho neural da quarta vértebra.
- 1 – posterior ao espinho neural da quarta vértebra.

Muitos Characiformes, incluindo representantes de linhagens basais, possuem o início da série de supraneurais posicionada anteriormente ao espinho neural da quarta

vértebra, entre este elemento e o complexo neural (Zanata & Vari, 2005; Toledo-Piza, 2007). O supraneural anterior ao espinho neural da quarta vértebra está ausente em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Gnathocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*, e conseqüentemente o início da série de supraneurais nestes gêneros é posterior ao espinho neural da quarta vértebra. Esta condição ocorre também em *Aphyocharax*, *Astyanax*, *Bryconexodon*, *Cheirodon*, *Exodon*, *Gymnocorymbus*, *Hepsetus*, *Hoplias*, *Hyphessobrycon*, *Iguanodectes*, *Mimagoniates*, *Odontostilbe*, *Oligosarcus*, *Roeboexodon* e *Tetragonopterus*, alguns já mencionados por Zanata & Vari (2005) e Toledo-Piza (2007). Destes, apenas *Hepsetus* e *Hoplias* possuem a série de supraneurais com início mais posteriormente no corpo, anterior ao espinho neural do sexto e sétimo centros, respectivamente. Todos os demais são representantes de Characidae. O início da série de supraneurais posterior ao espinho neural da quarta vértebra ocorre também em *Characidium*, *Crenuchus*, *Lebiasina*, *Nannostomus*, *Prochilodus*, *Pyrrhulina* e *Schizodon* (Buckup, 1998), várias espécies de Alestidae (Zanata & Vari, 2005) e *Moenkhausia* (Toledo-Piza, 2007).

**118. Ponto de origem da série de ossos intermusculares na região dorsal do corpo (IC=33; IR=66):**

- 0 – aproximadamente na vertical que passa pela quarta ou quinta vértebra.
- 1 – na região imediatamente posterior ao neurocrânio.

Os Characiformes apresentam, ao longo dos flancos dorsais do corpo, uma série de ossificações imersas na musculatura epaxial conhecidas como ossos intermusculares (ou epineurais, e.g., Patterson & Johnson, 1995). Estes ossos têm graus de desenvolvimento variado entre os táxons examinados, sendo muito insipientes em alguns dos representantes de menor porte (i.e., *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e outros Characidae diminutos) ou mais desenvolvidos em táxons como *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*, além de *Acestrorhynchus*, *Boulengerella*, *Cynodon*, *Hepsetus*, *Hoplias*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*. De maneira geral, a série de ossos intermusculares tem início aproximadamente na vertical que passa pela quarta ou quinta vértebra da coluna, lateralmente ao aparelho de Weber (Lucena & Menezes, 1998; Zanata & Vari, 2005). *Acestrorhynchus*, *Cynodon*, *Gilbertolus*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*, por outro lado, possuem a série de ossos intermusculares iniciando-se imediatamente posterior ao neurocrânio, com os

intermusculares mais anteriores chegando a tocar o epoccipital e outros ossos adjacentes na superfície posterior do crânio (Howes, 1976; Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza, 2007). A origem dos ossos intermusculares imediatamente posterior ao crânio também ocorre em *Agoniatas*, *Chalceus*, *Lignobrycon*, *Triportheus*, *Ctenoluciidae*, *Carnegiella* e *Thoracocharax* (Weitzman, 1954; Lucena & Menezes, 1998) e alguns Alestidae (*Alestes*, *Chalceus*, *Brycinus macrolepidotus*, *Hydrocynus*, *Micralestes elongatus* e *M. lualabe*) (Zanata & Vari, 2005).

**119. Número relativo de vértebras pré-caudais em relação às caudais (IC=50; IR=75):**

0 – mais vértebras pré-caudais do que caudais.

1 – mais vértebras caudais do que pré-caudais.

Em muitos dos táxons examinados, o número de mais vértebras caudais é maior do que o de vértebras pré-caudais (*sensu* Weitzman, 1962), excluindo as quatro vértebras do aparelho de Weber. Há sempre entre oito e 14 vértebras caudais a mais do que pré-caudais nos gêneros incluídos em Characinae por Lucena & Menezes (2003). A amplitude na diferença de vértebras pré-caudais e caudais é maior entre os representantes das demais linhagens de Characiformes, variando de apenas três ou quatro vértebras caudais a mais em táxons como *Acestrorhynchus*, *Cheirodon*, *Iguanodectes* e *Rhaphiodon* a 16 ou 17 vértebras caudais a mais em *Gilbertolus*, *Roestes* e *Serrasalmus*. Por outro lado, *Boulengerella*, *Hemiodus*, *Hepsetus*, *Hoplias* e *Xenocharax* são os únicos Characiformes examinados que possuem mais vértebras pré-caudais do que caudais. Enquanto *Boulengerella*, *Hepsetus* e *Hoplias* possuem cinco a seis vértebras pré-caudais a mais do que vértebras caudais, este número é maior em *Hemiodus*, que possui 13 vértebras pré-caudais a mais do que caudais.

**120. Zigapófises hemais ao longo das vértebras (IC=100; IR=100):**

0 – presentes.

1 – ausentes.

Nos Characiformes, as vértebras possuem geralmente dois pares de zigapófises neurais (um par de pré-zigapófises e um par de pós-zigapófises) e dois pares de zigapófises hemais (novamente, um par de pré-zigapófises e um par de pós-zigapófises)

(Weitzman, 1962) (FIG. 42). *Boulengerella*, *Hepsetus* e *Hoplias*, por outro lado, possuem a superfície ventral das vértebras lisa, sem zigapófises hemais (pré- ou pós-zigapófises), uma condição única entre os Characiformes examinados.

**121. Contato entre pré- e pós-zigapófises neurais das vértebras caudais (IC=37; IR=78):**

- 0 – pré- e pós-zigapófises diminutas, aproximadamente triangulares e voltadas dorsalmente, dispostas paralelamente entre si, mas sem contato entre elas.
- 1 – pré- e pós-zigapófises delgadas e alongadas dorsalmente, com duas ou três projeções diminutas voltadas em direção à zigapófise adjacente formando superfície de encaixe, mas sem articulação efetiva entre elas.
- 2 – pré-zigapófises com duas projeções voltadas anteriormente, formando concavidade onde se encaixa a pós-zigapófise anterior.
- 3 – pré- e pós-zigapófises robustas e inclinadas, dispostas horizontalmente voltadas para a zigapófise adjacente, formando uma articulação desenvolvida entre elas.

Dentre os táxons examinados, o formato das zigapófises neurais das vértebras caudais variou entre grupos, ao longo da ontogenia de algumas espécies, e ao longo da coluna vertebral de um mesmo exemplar. Mesmo assim, foram verificados quatro padrões gerais de formato das zigapófises neurais caudais que foram codificados em quatro estados distintos neste caráter. No primeiro deles, tanto as pré-zigapófises neurais quanto as pós-zigapófises neurais tem formato aproximadamente triangular, tamanho diminuto e dispõem-se paralelamente à zigapófise neural complementar da vértebra adjacente (e.g., Weitzman, 1962: fig. 14) (FIG. 42A). *Acestrocephalus*, *Galeocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, por sua vez, possuem as zigapófises neurais com formato peculiar, delgadas e alongadas dorsalmente, com duas a três pequenas projeções voltadas para a zigapófise adjacente formando um encaixe pouco desenvolvido entre as vértebras (FIG. 42B). Esta condição também ocorre em *Bryconexodon*, *Exodon*, *Gilbertolus*, *Roebioxodon* e *Roestes*. No terceiro padrão, que ocorre em todas as espécies de *Cynopotamus* examinadas além de *Bryconops* e *Iguanodectes*, a pré-zigapófise neural possui duas projeções anteriores, uma em sua base e outra em seu ápice dorsal, que formam uma concavidade de encaixe onde se aloja a pós-zigapófise neural da vértebra anterior, que é inclinada posteriormente (FIG. 42C).

Por fim, *Serrasalmus* apresenta uma condição única entre os Characiformes estudados em que tanto a pré- quanto a pós-zigapófise são inclinadas em direção à zigapófise complementar, dispostas no plano horizontal do corpo e formam um mecanismo muito resistente de encaixe entre duas vértebras adjacentes.

**122. Expansão óssea na superfície medial da costela da quinta vértebra (IC=25; IR=57):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

O formato geral da costela da quinta vértebra nos Characiformes é aproximadamente cilíndrico ao longo de toda sua extensão, sem modificações em sua superfície (Vari, 1979; Zanata & Vari, 2005) (FIG. 43A). Esta costela geralmente possui um tecido conjuntivo denso conectado à sua superfície medial aproximadamente dorsalmente à região mediana da costela que é associado à bexiga natatória. Todas as espécies de *Phenacogaster* incluídas no presente estudo possuem um par de expansões ósseas similares a calos na superfície medial do par de costelas da quinta vértebra, no local em que o tecido conjuntivo conecta-se às costelas da quinta vértebra (FIG. 43B). Um par de estruturas similares ocorre também em *Cheirodon* e *Odontostilbe*, além de *Hemiodus* e *Hoplías*, sendo especialmente desenvolvido neste último gênero em que chega a formar uma extremidade pontiaguda voltada medialmente. Outros táxons, como *Charax* e *Cynopotamus*, também possuem certo espessamento da superfície medial da costela na região em que o tecido conjuntivo se liga ao osso, mas nestes casos a costela é uniformemente espessada à partir deste ponto e no sentido ventral, de forma que não há um par de expansões ósseas destacadas na superfície medial da costela. Vari (1979) e Zanata & Vari (2005) também descreveram expansões mediais na primeira costela em subgrupos de Distichodontidae e Alestidae, respectivamente.

**Tamanho relativo da costela da quinta vértebra (IC=25; IR=57):**

- 0 – similar ao das demais costelas.
- 1 – mais longa e robusta do que as demais costelas.

Entre os exemplares examinados, o par de costelas da quinta vértebra geralmente possui comprimento e porte similares às demais costelas localizadas posteriormente. Em

vista lateral, portanto, todas as costelas possuem aproximadamente o mesmo tamanho, com exceção da costela associada à quarta vértebra que é muito mais curta do que as demais, e das duas últimas costelas do corpo, usualmente mais curtas e delgadas do que as demais. Todas as espécies de *Cynopotamus*, por outro lado, possuem a costela associada à quinta vértebra conspicuamente mais robusta e longa do que as costelas seguintes, mesmo nos exemplares de menor porte examinados. Uma condição similar ocorre em *Hemiodus*, *Hoplias* e *Roestes*, sendo que no último gênero foi verificada uma mudança ontogenética neste padrão. Assim, exemplares de *Roestes* de pequeno porte possuem a costela da quinta vértebra apenas um pouco mais robusta do que as costelas seguintes, enquanto que exemplares maiores deste gênero possuem a costela da quinta vértebra muito mais conspícua do que as demais. Esta variação ontogenética não impede, no entanto, a codificação deste gênero com o estado 1 já que mesmo os menores exemplares examinados já possuem a costela da quinta vértebra um pouco mais robusta do que as outras costelas.

## CINTURA PEITORAL

### 124. Pós-cleito 1 (IC=50; IR=0):

- 0 – presente.
- 1 – ausente.

A maior parte dos Characiformes é caracterizada por possuir três pós-cleitros posteriormente à cintura peitoral (Weitzman, 1962; Roberts, 1969; Vari, 1979; Zanata & Vari, 2005) (FIG. 44A-C). Dentre todos os Characiformes examinados no presente estudo, o pós-cleito 1 está ausente em *Gnathocharax* (FIG. 44D) e *Mimagoniates*, sendo que no primeiro gênero os três pós-cleitros estão ausentes. A perda do pós-cleito 1 foi previamente registrada nos Gasteropelecidae (Weitzman, 1954), em *Hemigrammocharax* e *Nannocharax*, gêneros de Distichodontidae (Vari, 1979), *Synaptolaemus* e *Sartor*, gêneros de Anostomidae (Winterbottom, 1980), alguns táxons de Chilodontidae (Vari, 1983), em *Lepidarchus*, um Alestidae, e alguns Characidiinae (Zanata & Vari, 2005).

### 125. Pós-cleito 2 (IC=20; IR=42):

0 – presente.

1 – ausente.

A condição generalizada em Characiformes é a presença de três pós-cleitros (Weitzman, 1962; Roberts, 1969; Vari, 1979; Zanata & Vari, 2005) (FIG. 44A-C). Além de *Gnathocharax* (FIG. 44D), a ausência de pós-cleito 2 ocorre também em *Boulengerella*, *Gilbertolus*, *Hepsetus* e nos gêneros de Cynodontinae, dentre os táxons examinados no presente estudo. A ausência do pós-cleito 2 foi previamente registrada em Gasteropelecidae (Weitzman, 1954), *Hepsetus*, *Ctenolucius* e duas espécies de *Boulengerella* (*B. lateristriga* e *B. maculata*, a primeira incluída no presente estudo) (Roberts, 1969; Vari, 1995), *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* (Starks, 1930; Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza, 2000a), *Lignobrycon*, *Paragoniates* e *Triportheus* (Lucena & Menezes, 1998) e no Alestidae *Rhabdalestes rhodesiensis* (Zanata & Vari, 2005).

#### **126. Pós-cleito 3 (IC=20; IR=50):**

0 – presente.

1 – ausente.

Em geral, os Characiformes possuem três pós-cleitros (Weitzman, 1962; Roberts, 1969; Vari, 1979; Zanata & Vari, 2005) (FIG. 44A-C), mas Vari (1979) descreveu a fusão dos pós-cleitros 2 e 3 em gêneros de Citharinidae e Distichodontidae. Quando presente e separado do pós-cleito 2, o pós-cleito 3 é um osso diminuto posicionado logo ventralmente ao primeiro osso. O formato do pós-cleito 3 varia entre uma barra delgada vertical e um osso com uma lamela óssea aproximadamente elíptica associada a esta barra. *Gnathocharax* (FIG. 44D), além de *Boulengerella*, *Gilbertolus*, *Hepsetus*, *Roestes* e os gêneros de Cynodontinae não possuem pós-cleito 3. A ausência do pós-cleito 3 foi reportada em Gasteropelecidae (Weitzman, 1954), *Chilodus* (Vari, 1983), Ctenoluciidae e *Hepsetus* (Roberts, 1969; Vari, 1995), *Pyrrhulina* (Buckup, 1998), em Cynodontinae, *Roestes*, *Gilbertolus*, *Gnathocharax*, *Lignobrycon* e *Triportheus* (Starks, 1930; Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza, 2000a), além de *Paragoniates* e *Iguanodectes* (Lucena, 1993), os Alestidae *Clupeocharax*, *Hemmigrammopetersius barnardi* e *Rhabdalestes rhodesiensis* (Zanata & Vari, 2005) e *Acestrorhynchus falcirostris* (Toledo-Piza, 2007). Dentre estes táxons, o presente estudo

abrangeu também *Iguanodectes*, único táxon em que a codificação apresentada aqui e a proposta por Lucena & Menezes (1998) parece discordante. É preciso ter em mente, no entanto, que o exemplar examinado por estes autores em sua análise pertence à *I. ajudai*, enquanto que no presente estudo foram examinados exemplares de *I. geisleri*, o que sugere variação interespecífica deste caráter em *Iguanodectes*.

**127. Formato do pós-cleitro 1 (IC=11; IR=37):**

- 0 – com margem ântero-dorsal lisa.
- 1 – com pequena protuberância ântero-dorsal.
- 2 – com processo espiniforme ântero-dorsal.

Três padrões foram observados no que diz respeito ao formato do pós-cleitro 1. Em um primeiro padrão, a margem ântero-dorsal do pós-cleitro 1 é lisa, sem projeções evidentes (e.g., Roberts, 1969: figs 48, 51 e 52) (FIG. 45A). Esta condição ocorre em *Acestrocephalus acutus* e *A. pallidus*, *Charax gibbosus* e *C. pauciradiatus*, *Galeocharax gulo* e *G. knerii*, *Phenacogaster franciscoensis* e *P. tegatus*, além de três espécies de *Roeboides* (*R. myersii*, *R. occidentalis*, *R. xenodon*). Dentre as demais linhagens de Characiformes, o pós-cleitro 1 com a margem ântero-dorsal lisa foi verificado em *Acestrorhynchus*, *Cynodon*, *Hepsetus*, *Hoplias* e *Xenocharax*. Por outro lado, grande parte dos Characiformes examinados possui o pós-cleitro 1 alongado verticalmente e com uma pequena protuberância óssea em sua margem ântero-dorsal que fica imersa em fibras da musculatura do corpo (FIG. 45B), codificado com o estado 1. *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* possuem um terceiro estado em que, no lugar desta pequena protuberância, há um processo espiniforme relativamente mais desenvolvido (FIGS. 45C-D). Em *Hoplocharax*, a projeção é especialmente aguda e prolongada, enquanto que em *Lonchogenys* ela é larga e se prolonga ao longo de uma margem maior no corpo principal do pós-cleitro 1. Outros gêneros que também possuem o processo espiniforme na margem ântero-dorsal do pós-cleitro 1 são *Bryconexodon*, *Exodon*, *Hyphessobrycon*, *Roeboexodon* e *Roestes*. *Gnathocharax* e *Mimagoniates* (gêneros que não possuem pós-cleitro 1), *Galeocharax goeldi* (em cujos exemplares corados não foi possível observar tal característica inequivocamente) e *Bryconops* (com formato triangular do pós-cleitro 1 muito distinto de todos os demais Characiformes) foram codificados como inaplicáveis para este caráter.



**128. Expansão membranosa do pós-cleito 3 (IC=20; IR=71):**

0 – presente.

1 – ausente.

Muitos Characiformes possuem o pós-cleito 3 com formato de um bastão delgado vertical que varia bastante em comprimento (Weitzman, 1962; Roberts, 1969; Zanata & Vari, 2007). Essa condição ocorre em *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* (FIG. 44C), além de *Acestrorhynchus*, *Aphyocharax*, *Brycon*, *Bryconops*, *Hoplias*, *Iguanodectes*, *Mimagoniates*, *Oligosarcus*, *Salminus* e *Tetragonopterus*. Os demais táxons examinados possuem uma expansão membranosa na margem posterior do pós-cleito 3 que dá ao osso um aspecto lamelar (FIG. 44A-B). Eles incluem *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*, além de *Astyanax*, *Bryconexodon*, *Cheirodon*, *Exodon*, *Gymnocorymbus*, *Hemiodus*, *Hyphessobrycon*, *Odontostilbe*, *Roebroexodon* e *Serrasalmus*. Um exemplar de *Roeboides occidentalis* examinado apresentou polimorfismo para esta característica já que há uma lamela óssea (ainda que reduzida) no lado direito do corpo, mas nenhum sinal de expansão membranosa do pós-cleito 3 do lado esquerdo. Mesmo assim, esta espécie foi codificada com o estado 0 já que nos demais exemplares de *Roeboides occidentalis* examinados ambos os pós-cleitros 3 possuem membrana, assim como os demais representantes do gênero. A presença do pós-cleito 3 com membrana óssea foi previamente registrada em muitos representantes de Alestidae (Zanata & Vari, 2005) e em *Astyanax* e *Serrasalmus* (Toledo-Piza, 2007). Os gêneros que não possuem pós-cleito 3 (*Boulengerella*, *Cynodon*, *Gilbertolus*, *Gnathocharax*, *Hepsetus*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Roestes*) foram codificados como inaplicáveis para este caráter. A fusão dos pós-cleitros 2 e 3 em *Xenocharax* (Vari, 1979) não permite a codificação inequívoca deste caráter neste gênero (Zanata & Vari, 2005; Toledo-Piza, 2007), que também foi codificado como inaplicável.

**129. Formato ântero-ventral do cleito (IC=25; IR=70):**

0 – contínuo.

1 – com pequeno entalhe e pequena projeção ântero-lateral.

2 – com grande entalhe e grande projeção espiniforme ântero-lateral.

Na maioria dos Characiformes, o perfil ventral do cleitro é aproximadamente contínuo ao longo de sua extensão (Lucena, 1998; Toledo-Piza, 2007), incluindo a região logo anterior à base dos raios da nadadeira peitoral, que geralmente possui uma leve inclinação mais ventral acompanhando a margem anterior da base dos raios (e.g., Weitzman, 1962: fig. 18) (FIG. 44C). Em *Acestrocephalus acutus*, *Cynopotamus* e três espécies de *Roeboides* (*R. affinis*, *R. descavadensis* e *R. xenodon*), além de *Serrasalmus* dentre os demais Characiformes examinados, possuem um pequeno entalhe ântero-ventral na margem do cleitro. Isso resulta em uma pequena projeção voltada ântero-lateralmente no perfil ventral do cleitro (Lucena, 1998) (FIG. 44B). Em *Cynopotamus*, há uma variação no grau de desenvolvimento do entalhe e da projeção, sendo que em *C. xinguano* eles são incipientes, em *C. gouldingi* e *C. kinkaidi* são mais desenvolvidos e em *C. juruena* e *C. tocantinensis* o entalhe e a projeção são ainda mais conspícuos. Todos estes táxons foram codificados com o estado 1. Nas demais espécies de *Roeboides* estudadas (*R. dientonito*, *R. myersii* e *R. occidentalis*), além de *Charax*, *Galeocharax* e *Acestrocephalus sardina*, o entalhe ântero-ventral no cleitro é mais conspícuo e acentuado, fazendo com que a projeção voltada ântero-lateralmente esteja bem destacada do resto do osso e tenha um aspecto espiniforme mais robusto (Lucena, 1998) (FIG. 44A).

Lucena (1998) considerou *Acestrocephalus* como tendo uma grande projeção dirigida para frente (estado 2), mas das quatro espécies deste gênero examinadas aqui, apenas *A. sardina* foi codificada com esta condição. *A. acutus* possui uma pequena projeção ântero-ventral (estado 1), e as duas outras espécies analisadas (*A. pallidus* e *A. stigmatius*) não possuem projeção ântero-ventral no cleitro (estado 0). Lucena (1998) considerou *Cynopotamus* como não possuindo a projeção (estado 0), com base no exame de *C. amazonus* e *C. argenteus*. Foram estudadas aqui cinco outras espécies deste gênero (*C. gouldingi*, *C. juruena*, *C. kinkaidi*, *C. tocantinensis* e *C. xinguano*), todas com uma pequena projeção ântero-ventral no cleitro similar à encontrada nos táxons codificados com o estado 1. Toledo-Piza (2007) também considerou que *Cynopotamus* (*C. kinkaidi* e *C. tocantinensis*) não possui projeção, mas os exemplares destas espécies examinados no presente estudo possuem projeção ântero-ventral no cleitro. Estas discrepâncias indicam variação interespecífica desta característica em *Acestrocephalus* e *Cynopotamus*, e possivelmente variação intra-específica no segundo gênero, além da variação interespecífica já registrada em *Roeboides* (Lucena, 1998).

### 130. Formato póstero-ventral do cleitro (IC=50; IR=85):

- 0 – retilíneo.
- 1 – com pequeno entalhe.
- 2 – com grande entalhe e projeção.
- 3 – com entalhe formando ângulo reto.

Nos Characiformes, o perfil ventral do cleitro geralmente é contínuo ao longo de toda a margem ventral deste osso, possuindo em alguns casos apenas uma sinuosidade anteriormente à base dos raios da nadadeira peitoral (Menezes, 1976; Lucena, 1998; Toledo-Piza, 2007) (FIG. 44C). Por outro lado, *Acanthocharax*, *Cynopotamus*, *Hoplocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides* possuem um pequeno entalhe póstero-ventral no cleitro ântero-ventralmente à base dos raios da nadadeira (Buckup, 1998; Lucena, 1998; Toledo-Piza, 2007) (FIG. 44B). *Acestrocephalus* e *Galeocharax* não possuem o entalhe póstero-ventral no cleitro (Menezes, 1976), mas esta ossificação nestes gêneros possui uma pequena endentação na região onde há o entalhe nos demais gêneros citados. Esta endentação, no entanto, não foi considerada homóloga ao entalhe e os dois gêneros foram codificados com o estado 0. O entalhe póstero-ventral no cleitro definido no estado 1 não ocorre nos representantes das demais linhagens de Characiformes examinados, mas uma condição similar à *Acestrocephalus* e *Galeocharax* foi verificada também em *Boulengerella*, *Hepsetus* e *Serrasalmus*, todos codificados com 0. As espécies de *Charax* possuem uma condição exclusiva em que o entalhe póstero-ventral no cleitro é mais desenvolvido e margeia ântero-ventralmente a base dos raios da nadadeira peitoral (Lucena, 1998) (FIG. 44A). Assim, resulta em uma grande projeção espiniforme que se prolonga posteriormente, circunscrevendo a base dos raios da nadadeira ventralmente nos exemplares de maior porte. Menezes (1976) havia registrado um grande entalhe póstero-ventral do cleitro em *Charax*, *Asiphonichthys* (= *Charax*), *Moralesia* (= *Charax*) e *Roeboides*. Os exemplares deste último gênero examinados aqui, no entanto, possuem o entalhe menos desenvolvido do que os de *Charax* e a condição em ambos os gêneros foi codificada em estados distintos (Lucena, 1998). Já *Gnathocharax*, *Gilbertolus*, e *Roestes* possuem uma condição distinta em que o perfil póstero-ventral do cleitro possui um grande entalhe acompanhando a base dos raios da nadadeira formando três ângulos retos que interrompem o perfil ventral do osso (FIG. 44D). Em *Gilbertolus* o formato é um pouco distinto de *Gnathocharax* e *Roestes* por causa do posicionamento mais posterior da escápula, mas a condição é considerada

homóloga. *Gnathocharax*, por outro lado, também apresenta certa modificação do padrão básico descrito no estado 3 em decorrência de seu tamanho diminuto, mas a condição é muito similar ao codificado neste estado. Menezes (1976) já havia considerado a condição do entalhe em *Gnathocharax* e *Roestes* similar embora menos desenvolvida do que em *Charax* e *Roeboides*.

**131. Extensão da aba lamelar posterior do cleitro no eixo vertical do osso (IC=25; IR=62):**

- 0 – prolongada dorsalmente até atingir pelo menos o terço mais dorsal do eixo vertical do osso.
- 1 – restrita ventralmente à metade ventral do eixo vertical do osso, com a metade dorsal do cleitro afilada.

Em geral, o cleitro dos Characiformes possui um eixo vertical alongado mais robusto que possui uma aba lamelar posterior ao longo de parte de sua extensão (Weitzman, 1962), usualmente mais expandida posteriormente na metade ventral deste eixo vertical. Na maioria dos Characiformes examinados, a aba lamelar posterior do cleitro prolonga-se dorsalmente até pelo menos o terço distal do eixo vertical do osso (FIG. 44A-B). Assim, apenas a extremidade dorsal do cleitro (e.g., no máximo cerca de um terço da extensão do eixo vertical do osso) fica restrita à porção óssea mais robusta. Já *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* possuem a aba lamelar posterior do cleitro reduzida em altura e restrita à metade ventral do eixo vertical do cleitro (FIG. 44C-D). Desta forma, a metade dorsal deste eixo é restrita à porção óssea mais robusta. Uma condição similar ocorre em *Acestrorhynchus*, *Gilbertolus* e *Hemiodus*.

**132. Aba lamelar na margem posterior do espaço inter-ósseo (*sensu* Starks) entre cleitro e coracóide (IC=100; IR=100):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

O cleitro e o coracóide possuem duas regiões de contato na cintura peitoral. A mais extensa é resultado de uma projeção medial do cleitro que encontra uma projeção lateral do coracóide e formam juntas uma área de contato relativamente extensa,

referida aqui como “ponte cleitro-coracóide” (*sensu* Lucena & Menezes, 1998) e que se dispõe em um plano aproximadamente horizontal em relação ao eixo longitudinal do corpo. Ambos os ossos também se tocam em suas margens anteriores. Entre a margem anterior da ponte cleitro-coracóide e o encontro mais anterior entre estes ossos há um grande espaço referido por Buckup (1998) como espaço inter-ósseo (*sensu* Starks, 1930). A condição descrita ocorre em quase todos os Characiformes examinados, mas *Gilbertolus* e *Roestes* possuem uma modificação única em que a ponte cleitro-coracóide possui uma aba aproximadamente triangular projetando-se ântero-dorsalmente de sua margem anterior sobre o espaço inter-ósseo, com inclinação de 45° (Lucena & Menezes, 1998). Em *Gilbertolus* esta aba é formada principalmente pelo coracóide, mas em *Roestes* o cleitro também possui uma participação importante em sua constituição. Toledo-Piza (2007) também mencionou esta característica em *Gilbertolus* e *Roestes* e registrou uma condição similar em *Hydrolycus armatus* e *H. wallacei*. A última espécie foi incluída aqui, e apesar de haver uma pequena projeção anterior na ponte cleitro-coracóide, ela não se assemelha à projeção lamelar encontrada em *Gilbertolus* e *Roestes* e não foi considerada homóloga no presente estudo.

### **133. Processo posterior no ângulo póstero-ventral do coracóide (IC=12; IR=65):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

Em muitos dos Characiformes examinados, a margem póstero-ventral do coracóide forma um ângulo reto ou é arredondada, e não possui processos conspícuos voltados posteriormente. Por outro lado, Starks (1930) mencionou a presença de um processo posterior no coracóide em *Alestes*, *Brycinus*, *Boulengerella*, *Citharinus* e *Leporinus*. No presente estudo, o processo posterior no ângulo póstero-ventral do coracóide ocorre em *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* (FIG. 44C) e uma condição similar foi encontrada em *Acestrorhynchus*, *Aphyocharax*, *Astyanax*, *Brycon*, *Bryconops*, *Cheirodon*, *Gilbertolus*, *Hemiodus*, *Hepsetus*, *Hoplias*, *Hyphessobrycon*, *Iguanodectes*, *Odontostilbe*, *Oligosarcus*, *Roestes* e *Salminus*. Nestes gêneros, o processo voltado posteriormente aumenta o comprimento da margem ventral do coracóide onde se conecta um forte tecido conjuntivo associado ao tegumento. Em alguns representantes da ordem, este processo é bastante afilado, enquanto que em outros, como *Hoplocharax*, o processo posterior é muito desenvolvido e espiniforme.

*Boulengerella* possui a porção póstero-ventral do cleitro muito expandida posteriormente e ultrapassando o restante da margem posterior deste osso, o que faz com que este caráter seja inaplicável neste táxon. *Gnathocharax* possui uma grande expansão ventral do coracóide formando uma ampla aba óssea característica deste táxon que altera o aspecto geral do osso. Assim, *Gnathocharax* também foi codificado como inaplicável para o presente caráter.

#### **134. Expansão ventral do coracóide (IC=33; IR=60):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

Em alguns Characiformes, o coracóide possui uma característica expansão ventral que resulta em uma ampla quilha ventral neste osso. Starks (1930) e Weitzman (1954) descreveram a grande expansão ventral do coracóide típica de *Rhaphiodon* e *Gasteropelecidae*, respectivamente e esta característica foi registrada também em outras linhagens da ordem como nos *Characidae* *Agoniatas*, *Clupeaicharax*, *Triportheus* (Roberts, 1969), *Gnathocharax*, *Moojenichthys* (= *Lignobrycon*), *Piabucus* e *Pseudocorynopoma* (Castro & Vari, 1990; Lucena, 1998) e nos *Cynodontinae* (Starks, 1930; Roberts, 1969; Toledo-Piza, 2000a). No presente estudo, o estado 1 foi codificado em *Gnathocharax* (FIG. 44D) além de *Cynodon*, *Gymnocorymbus*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*, apesar do tamanho da quilha formada variar entre os táxons.

#### **135. Fenestra coracóide (IC=50; IR=80):**

- 0 – ausente ou com tamanho muito diminuto.
- 1 – presente com tamanho muito grande.

Na maior parte dos Characiformes, a porção posterior do coracóide tem a superfície sem aberturas amplas (Lucena & Menezes, 1998), apenas com um forâmen diminuto localizado posteriormente ao forâmen coracóide (*sensu* Weitzman, 1962) e a base do mesopterigóide em alguns casos. Já *Cynodon*, *Hydrolycus*, *Gilbertolus*, *Rhaphiodon* e *Roestes* possuem uma grande abertura elíptica longitudinalmente, posicionado póstero-dorsalmente no coracóide e totalmente circunscrita por este osso (Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza, 2000a). Esta ampla fenestra estende-se desde a região ventral à base do mesocoracóide, englobando a região do forâmen coracóide, até

próximo à margem póstero-dorsal do coracóide, e serve para a passagem de um músculo que liga o mesocoracóide aos radiais proximais. Nos táxons em que esta ampla abertura não está presente, o mesmo músculo passa póstero-ventralmente ao coracóide, em uma região onde há uma reentrância na margem posterior do osso. Lucena & Menezes (1998) e Toledo-Piza (2000a) não consideraram a condição em *Gilbertolus* e nos Cynodontinae homóloga à de *Roestes*, já que a fenestra neste gênero é menor do que nos demais táxons. Já Toledo-Piza (2007) considerou a condição de *Roestes* como intermediária entre Cynodontinae com uma ampla fenestra e os demais Characiformes, sem a fenestra, e incluiu *Acestrorhynchus* na condição intermediária. A espécie de *Acestrorhynchus* incluída aqui (*A. microlepis*), no entanto, não possui tal fenestra no coracóide e foi codificada com o estado 0. Lucena & Menezes (1998) referiram-se a esta ampla abertura póstero-dorsal no coracóide como o forâmen coracóide. No presente estudo, verificou-se que o forâmen coracóide (*sensu* Weitzman, 1962) é uma pequena abertura circular localizada ântero-ventralmente à base do mesocoracóide, presente com maior ou menor diâmetro em todos os táxons, com exceção daqueles com a grande fenestra para passagem de musculatura.

### **136. Posição da extremidade dorsal do mesocoracóide (IC=50; IR=75):**

0 – próximo à margem anterior do cleitro.

1 – deslocada posteriormente, próximo à margem posterior do cleitro.

O mesocoracóide dos Characiformes, de maneira geral, possui formato aproximadamente cilíndrico e se apóia sobre uma base formada por expansões do coracóide e escápula (Starks, 1930; Weitzman, 1962). Ele prolonga-se ântero-dorsalmente em direção à margem anterior do cleitro onde se articula na maioria dos Characiformes (Lucena & Menezes, 1998). *Cynodon*, *Gilbertolus*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* possuem o mesocoracóide mais alongado dorsalmente e prolongando-se até a porção posterior do cleitro próximo ao seu ápice dorsal (Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza, 2000a; 2007). *Gnathocharax* possui o mesocoracóide consideravelmente reduzido em relação aos demais Characiformes examinados, mas parece mais direcionado póstero-dorsalmente como em *Gilbertolus* e os Cynodontinae. No entanto, as profundas alterações morfológicas da cintura peitoral de *Gnathocharax* não permitem estabelecer com precisão a homologia entre a condição encontrada neste gênero e a

codificada no estado 1. Assim, *Gnathocharax* foi codificado como inaplicável na presente análise.

## CINTURA PÉLVICA

### 137. Posição relativa do osso pélvico (IC=100; IR=100):

0 – extremidade anterior do osso pélvico posterior à vertical que tangencia a margem posterior do cleitro.

1 – extremidade anterior do osso pélvico anterior à vertical que tangencia a margem posterior do cleitro.

A condição em que a cintura pélvica posiciona-se mais anteriormente no corpo foi considerada uma sinapomorfia de *Charax* e *Roeboides* por (Lucena, 1998). Na maioria dos Characiformes examinados aqui, a cintura pélvica localiza-se posteriormente no corpo, geralmente na metade da distância entre a base da nadadeira peitoral e o ânus. Em alguns táxons, a nadadeira pélvica está posicionada um pouco mais anteriormente, mas raramente alcança a vertical que passa pela margem posterior do cleitro. *Charax* e *Roeboides*, por outro lado, possuem a cintura pélvica posicionada muito anteriormente, de modo que a extremidade anterior do osso pélvico em todas as espécies examinadas ultrapasse um pouco a vertical que tangencia a margem posterior do cleitro. Outros táxons examinados possuem a nadadeira pélvica também deslocada anteriormente, como é o caso de *Acanthocharax* e *Cynopotamus*, porém nestes gêneros a extremidade anterior do osso pélvico ainda é posterior à vertical que passa pela margem posterior do cleitro.

### 138. Tamanho relativo das lamelas medial e lateral do osso pélvico (IC=20; IR=75):

0 – lamela medial maior que lateral e apenas a medial alongada até aproximadamente a extremidade anterior deste osso.

1 – ambas as lamelas, medial e lateral, alongadas até aproximadamente a extremidade anterior deste osso.



O osso pélvico representa o principal elemento da cintura pélvica e possui um prolongamento anterior conspicuo composto por um eixo longitudinal mediano e duas lamelas, uma medial e outra lateral a este eixo (Weitzman, 1962; Toledo-Piza, 2007) (FIG. 46). Na maioria dos Characiformes estudados, a lamela medial é longa e atinge ou aproxima-se bastante da extremidade anterior do osso pélvico. Já a lamela lateral tem graus de desenvolvimento diferentes, com variação entre os táxons, sendo incipientes em alguns representantes de Characidae ou mais alongadas anteriormente, acompanhando a metade proximal do prolongamento anterior do osso pélvico (Toledo-Piza, 2007) (FIG. 46B-C). *Acanthocharax*, *Charax*, *Roeboides* e *Cynopotamus* (com exceção de *C. gouldingi*), por outro lado, possuem a lamela lateral no osso pélvico alongada até próximo à extremidade anterior do osso. Desta forma, o osso pélvico é mais simétrico, com o eixo longitudinal mediano posicionado medianamente nesta ossificação (Toledo-Piza, 2007) (FIG. 46A). Em três espécies de *Roeboides* (*R. affinis*, *R. descavadensis* e *R. occidentalis*) a lamela lateral atinge a extremidade anterior do osso pélvico como nos demais táxons codificados com o estado 1, mas a lamela medial é um pouco mais curta e não atinge a extremidade anterior do osso. Estas três espécies de *Roeboides* foram codificadas aqui com o estado 1 já que o caráter enfatiza o prolongamento da lamela lateral. Dentre os demais representantes de Characiformes examinados, o osso pélvico com ambas as lamelas prolongadas anteriormente só foi encontrado em *Gymnocorymbus* e *Serrasalmus*. Já *Cynodon*, *Hydrolycus wallacei* e *Rhaphiodon* possuem o prolongamento anterior do osso pélvico muito delgado, praticamente restrito ao eixo central. *Iguanodectes* e *Xenocharax*, por sua vez, possuem o osso pélvico com formato único dentre os Characiformes examinados, bifurcado anteriormente em dois eixos que divergem anteriormente (Vari, 1979). O formato geral do osso pélvico na maioria dos Cynodontinae, *Iguanodectes* e *Xenocharax* não permite a codificação segura deste caráter que foi considerado inaplicável nestes táxons. A outra espécie de *Hydrolycus* examinada (*H. scomberoides*) possui o osso pélvico, apesar de muito modificado, com as lamelas laterais similares às encontradas nos táxons com estado 0 e foi codificado de acordo.

**139. Formato da margem medial do osso pélvico próximo à sua extremidade anterior (IC=50; IR=50):**

- 0 – margem contínua anteriormente, com lamela medial gradualmente afilada até sua extremidade anterior.
- 1 – margem sinuosa, com endentação na lamela medial próxima à sua extremidade anterior.

Na maior parte dos Characiformes examinados, a margem medial do osso pélvico é contínua em direção à sua extremidade anterior ao longo de toda a extensão da lamela medial do processo anterior deste osso (Weitzman, 1962). Nestes casos, a lamela medial afila-se gradativamente no sentido anterior (Toledo-Piza, 2007) (FIG. 46A e C). *Bryconexodon*, *Oligosarcus* e *Roeboexodon*, por outro lado, possuem a margem medial do osso pélvico sinuosa próximo à sua extremidade anterior devido a um endentação em sua lamela medial (FIG. 46B). Nestes táxons, a porção mais anterior da lamela medial é muito mais estreita do que o restante da lamela já que esta se afila bruscamente com a endentação. *Xenocharax* possui formato peculiar do osso pélvico e este caráter é inaplicável.

**140. Projeção ântero-ventral no processo isquiático (IC=33; IR=92):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

A presença de uma projeção ântero-ventral no processo isquiático foi considerada uma sinapomorfia de um clado com *Phenacogaster*, *Charax* e *Roebooides*, Cynopotaminae (*sensu* Menezes, 1976) e *Acanthocharax* (Lucena, 1998). Toledo-Piza registrou a ocorrência desta projeção em *Astyanax*, *Moenkhausia* e *Tetragonopterus*, ressaltando que uma estrutura similar, embora menos conspicua e não codificada no mesmo estado, ocorre em *Acestrorhynchus*. No presente estudo, a projeção ântero-ventral no processo isquiático foi observada em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roebooides* (FIG. 46A). Esta projeção serve de ponto de conexão adicional a um ligamento prolongado anteriormente, que liga-se diretamente no processo isquiático nos táxons sem a projeção ântero-ventral. Uma projeção similar na mesma posição do processo isquiático foi encontrado também em muitos outros representantes de Characidae: *Astyanax*,

*Bryconops*, *Cheirodon*, *Gymnocorymbus*, *Hyphessobrycon*, *Mimagoniates*, *Odontostilbe*, *Oligosarcus* e *Tetragonopterus*. Há uma variação de formas e tamanhos nesta projeção. Em muitos dos gêneros citados acima, por exemplo, este processo é curvado medialmente e dorsalmente e, em alguns casos como *Charax*, sua extremidade distal quase toca a margem ventral da base dos raios da nadadeira. Em outros, o processo é muito curto e simplificado. Devido à grande variação do tamanho e formato desta projeção entre os táxons, optou-se apenas por codificar a estrutura como presente ou ausente. *Acestrorhynchus* possui um pequeno prolongamento ósseo no mesmo local, mas muito menor e com formato diferente do codificado no presente estudo, sendo portanto incluído na condição generalizada (Toledo-Piza, 2007).

#### **141. Articulação entre os ossos pélvicos contralaterais (IC=28; IR=37):**

0 – ausente.

1 – articulação através da margem medial do processo isquiático, em sua porção mais anterior, sem grandes modificações do osso.

2 – articulação através da porção posterior do processo isquiático, que é expandida e comprimida formando uma superfície lamelar de contato.

A maioria dos Characiformes possui ambos os ossos pélvicos separados um do outro, conectados entre si apenas através de um ligamento entre as margens mediais dos processos isquiáticos contralaterais (Zanata & Vari, 2005; Toledo-Piza, 2007). Em alguns casos como *Acestrorhynchus*, *Boulengerella*, *Hepsetus* e *Hoplias*, este ligamento é robusto e curto, fazendo com que as cinturas estejam muito próximas entre si. No entanto, mesmo nestes casos, os ossos contralaterais não se tocam. Já em *Gnathocharax*, além de *Bryconops*, *Cheirodon*, *Hemiodus* e *Roestes*, a margem medial da porção anterior do processo isquiático de um lado articula-se diretamente com a mesma região do outro lado (FIG. 46C). Este tipo de articulação foi registrado também em *Alestes baremoze*, *A. dentex*, e *Triportheus* (Zanata & Vari, 2005). *Cynodon*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Serrasalmus* possuem outra condição em que as cinturas contralaterais são articuladas através de uma grande expansão lamelar na porção mais posterior do processo isquiático, especialmente desenvolvida em *Hydrolycus* (Toledo-Piza, 2007). Em *Gilbertolus* há uma pequena expansão laminar pouco desenvolvida na região mediana do processo isquiático que se assemelha à condição encontrada nos Cynodontinae e *Serrasalmus*, apesar de localizada mais anteriormente do que nestes

táxons. No entanto, a condição em *Gilbertolus* foi considerada inaplicável, pois ambos os exemplares preparados disponíveis para o presente estudo estavam com as cinturas pélvicas já desarticuladas do corpo e separadas uma da outra.

## NADADEIRAS ÍMPARES

### 142. Elemento ósseo sob a base do primeiro raio da nadadeira dorsal (IC-22; IR=50):

0 – ausente.

1 – presente, constituído de um par de estruturas delgadas e retorcidas entre o ápice dorsal do primeiro pterigióforo e a base do primeiro raio.

2 – presente, constituído de uma estrutura óssea ímpar e central, achatada ântero-posteriormente, entre o ápice dorsal do primeiro pterigióforo e a base do primeiro raio.

Muitos Characiformes possuem ossificações diminutas, às vezes similares a raios, anteriormente à nadadeira dorsal, associado à margem dorsal do primeiro radial proximal (Zanata & Vari, 2005). A ausência destas ossificações já foi registrada em Alestidae, *Bryconops*, *Charax*, *Serrasalmus* e *Triportheus* (Zanata & Vari, 2005). Não há ossificações associadas à margem dorsal do primeiro pterigióforo em muitos dos táxons examinados aqui (FIG. 47A), mas quase todas as espécies de *Roeboides* possuem um par de estruturas delgadas e retorcidas dispostas no espaço formado entre a base do primeiro raio indiviso da nadadeira dorsal e a margem dorsal do primeiro radial proximal (FIG. 47B). Esta estrutura é única dentre os Characiformes estudados e foi verificada em todas as espécies de *Roeboides* incluídas aqui com exceção de *R. dientonito*. Uma série de representantes de outras linhagens de Characiformes, por outro lado, possuem no mesmo local uma estrutura ossificada única e central, aproximadamente elíptica, geralmente diminuta (FIG. 47C). Esta ossificação ímpar sob a base do primeiro raio da nadadeira dorsal ocorre em *Astyanax*, *Brycon*, *Bryconexodon*, *Exodon*, *Gymnocorymbus*, *Hemiodus*, *Hyphessobrycon*, *Odontostilbe*, *Salminus*, *Serrasalmus* e *Tetragonopterus*. Zanata & Vari (2005) discutiram brevemente a condição em *Serrasalmus*, afirmando que o elemento ósseo ímpar não está presente neste táxon já que esta região da nadadeira é preenchida pela característica expansão

dorsal e espiniforme encontrada neste gênero. Os exemplares de *Serrasalmus* examinados aqui, no entanto, possuem o elemento ósseo ímpar (estado 2) bem evidente entre a margem posterior da expansão dorsal do radial proximal e a margem anterior do primeiro raio da nadadeira dorsal. A condição em *Oligosarcus* é peculiar e não comparável com os três padrões encontrados aqui, pois os exemplares examinados (*O. paranensis* e *O. argenteus*), possuem um elemento ósseo ímpar, localizado na porção direita do espaço entre a base do raio e o ápice dorsal do radial proximal com formato muito similar ao encontrado em algumas espécies de *Roeboides*, mas sem o correspondente contralateral esquerdo. *Xenocharax* possui dois a três pares de lepidotríquias rudimentares nesta região, muito delgadas e diminutas, sendo o par anterior um pouco menor do que os pares posteriores. Na falta de evidência inequívocas sobre a homologia entre as estruturas que ocorrem em *Oligosarcus*, *Xenocharax* e demais representantes de Characiformes, a condição foi codificada como inaplicável nestes dois gêneros.

**143. Prolongamento ventral da peça terminal da nadadeira dorsal (IC=20; IR=42):**

0 – ausente.

1 – presente.

Em geral, o formato da peça terminal (*sensu* Weitzman, 1962; Castro & Castro, 1987) da nadadeira dorsal dos Characiformes é quadrangular ou arredondado, levemente alongado longitudinalmente (e.g., Weitzman, 1962: fig. 16) (FIG. 48A). Um ligamento conectado à sua margem ântero-ventral prolonga-se até a região da extremidade ventral do pterigióforo imediatamente mais anterior, onde também se encontra a extremidade dorsal de um espinho neural da coluna. Em três espécies de *Roeboides* (*R. affinis*, *R. occidentalis* e *R. xenodon*), a margem ântero-ventral da peça terminal possui um prolongamento ventral bem evidente, afilado e ligeiramente inclinado anteriormente (FIG. 48B), sendo que o ligamento conecta-se à extremidade ventral deste prolongamento. Esta condição também ocorre em *Bryconexodon*, *Exodon* e *Roeboexodon*, além de *Hepsetus* e *Oligosarcus*. Em *Galeocharax*, apesar da peça terminal da nadadeira dorsal ser um pouco alongada ventralmente, ela não é afilada e voltada anteriormente como no estado 1, portanto este gênero foi do codificado como 0. A peça terminal é ausente em *Boulengerella* e *Hoplias*, fazendo com que este caráter seja codificado como inaplicável para estes táxons.

**144. Formato dos primeiros pterigióforos da nadadeira anal (IC=25; IR=81):**

0 – aproximadamente retilíneos.

1 – sinuosos.

Em grande parte dos Characiformes, os pterigióforos mais anteriores da nadadeira anal são aproximadamente retilíneos, levemente inclinados pósterodorsalmente acompanhando a margem posterior da cavidade do corpo (Vari, 1977) (FIG. 49A). Em *Charax*, *Cynopotamus* e *Roeboides*, por outro lado, os radiais proximais dos cinco a oito pterigióforos mais anteriores da nadadeira anal são muito sinuosos, com uma inflexão pósterodorsal em sua porção mediana (FIG. 49B). A sinuosidade destes primeiros pterigióforos acompanha a margem posterior da cavidade do corpo, fazendo com que a porção mais anterior da nadadeira anal esteja localizada ventralmente à cavidade. Esta modificação da condição generalizada pode estar relacionada ou a um prolongamento anterior da nadadeira anal, que de fato é muito longa e possui muitos raios nestes táxons, ou a um encurtamento da porção posterior do corpo. A mesma condição ocorre em *Astyanax* e *Gymnocorymbus*, e Vari (1977) já a havia registrado em *Iguanodectes*, *Piabucus*, *Charax*, *Roeboides*, *Stethaprion* e alguns “tetragonopteríneos” (*Ctenobrycon*, *Nematobrycon*, *Parastremma*, *Pristella* e *Psellogrammus*), ressaltando, no entanto, que a condição em Iguanodectinae era considerada mais conspícua do que nos demais representantes de Characidae citados. A sinuosidade dos pterigióforos mais anteriores da nadadeira anal do exemplar de *Iguanodectes* examinado é decorrente de uma expansão óssea na margem anterior do radial proximal (Vari, 1977), e não da inflexão do osso propriamente dita como no definido no estado 1. Assim, a condição em *Iguanodectes* foi codificada com 0 na presente análise.

**145. Grau de ossificação dos radiais distais da nadadeira anal (IC=50; IR=83):**

0 – ossificados ao longo de toda a nadadeira, ocasionalmente menos ossificados posteriormente.

1 – progressivamente menos ossificados posteriormente, os mais posteriores totalmente cartilagosos.

Em geral, os três elementos radiais da nadadeira anal dos Characiformes são ossificados ao longo de toda a nadadeira nos adultos, sendo que alguns radiais dos raios

mais anteriores frequentemente estão fundidos (Weitzman, 1962). Todos os exemplares examinados possuem os radiais proximais totalmente ossificados ao longo de toda a nadadeira anal e a grande maioria deles apresenta os radiais mediais totalmente ossificados ao longo da nadadeira. Quase todos os Characiformes examinados possuem os radiais distais ossificados ao longo de toda nadadeira anal, mas *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* possuem os radiais distais mais posteriores totalmente cartilagosos. Dentre os demais Characiformes examinados, a mesma condição ocorre somente em *Hyphessobrycon*, mas *Brycon*, *Gymnocorymbus*, *Salminus* e *Xenocharax* merecem destaque por possuírem os radiais distais mais posteriores pouco ossificados, predominantemente cartilagosos. Ainda assim por possuírem pequenos centros de ossificação evidentes em todos os radiais distais, estes quatro gêneros foram codificados com o estado 0.

**146. Grau de ossificação da peça terminal da nadadeira anal (IC=50; IR=83):**

0 – ossificada.

1 – totalmente cartilaginosa.

A peça terminal (*sensu* Weitzman, 1962; Castro & Castro, 1987) da nadadeira anal é um elemento alongado longitudinalmente, por vezes com formato aproximadamente elíptico ou quadrangular, posicionado posteriormente ao radial proximal mais posterior da nadadeira anal (e.g., Weitzman, 1962: fig. 17). Em muitos táxons, há um prolongamento dorsal da peça terminal que pode ser ossificada como a porção ventral do osso, ou totalmente cartilaginosa, com grande variação entre os táxons. Em todos os casos, no entanto, a porção mais ventral da peça terminal que constitui o corpo principal deste elemento é sempre ossificada nos adultos. Por outro lado, *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, além de *Hyphessobrycon*, possuem a peça terminal da nadadeira anal totalmente cartilaginosa, mesmo em exemplares de grande porte considerados adultos. A peça terminal da nadadeira anal não foi observada em *Galeocharax*, além de *Boulengerella*, *Exodon*, *Hoplias*, *Rhaphiodon* e *Salminus*, táxons nos quais este caráter foi considerado inaplicável.

**147. Formato da margem distal da nadadeira anal (IC=25; IR=72):**

0 – aproximadamente contínua.

1 – com entalhe em seu terço mais anterior, delimitando perfil mais falcado.

O formato da margem distal da nadadeira anal varia consideravelmente nos Characiformes, podendo ser muito curta e arredondada como em *Hoplias* ou possuir perfil aproximadamente retilíneo como na maioria das espécies examinadas (e.g., Géry, 1977). Em muitos casos, os raios mais anteriores são os mais longos e são gradativamente mais curtos posteriormente. Apesar desta heterogeneidade de formas, a margem distal da nadadeira anal destes táxons é sempre aproximadamente contínua ao longo de toda sua extensão. *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, por outro lado, possuem uma série mais anterior de raios muito compridos e uma brusca diminuição no tamanho dos raios mais posteriormente, resultando em um entalhe no perfil da margem distal da nadadeira. Este entalhe dá à nadadeira um aspecto mais falcado do que nos táxons codificados com 0. Dentre os demais Characiformes examinados, esta característica ocorre também em *Acestrorhynchus*, *Aphyocharax*, *Bryconexodon*, *Exodon*, *Odontostilbe* e *Roebioxodon*. O exame de fotografias de diversas linhagens da família Characidae (e.g., Géry, 1977) revelou que a presença de entalhe e o formato falcado da nadadeira anal são mais amplamente nos Characiformes (i.e., algumas espécies de *Astyanax* e *Hyphessobrycon*, *Hemigrammus*, *Moenkhausia*, *Axelrodia*, *Thayeria* e *Tyttobrycon*).

**148. Ganchos na superfície dos raios mais anteriores da nadadeira anal de machos adultos (IC=50; IR=88):**

0 – ausentes.

1 – presentes.

Segundo Malabarba & Weitzman (2003), a presença de ganchos na nadadeira anal de machos adultos é uma condição derivada nos Characiformes, presente em Gasteropelecidae e em grande parte de Characidae. Este caráter foi o único de toda a análise codificado principalmente à partir de dados da literatura (revisão em Malabarba & Weitzman, 2003) já que não se dispunha de exemplares machos e adultos de todos os táxons terminais. A presença de ganchos na nadadeira anal foi registrada em *Charax* (Lucena, 1987), *Heterocharax* (Toledo-Piza, 2000b), *Hoplocharax* (Géry, 1966),



*Phenacogaster* (Malabarba & Lucena, 1995), *Priocharax* (Weitzman & Vari, 1987) e *Roeboides* (Lucena, 2000a; b; 2003), além dos gêneros incluídos em Cynopotaminae por Menezes (1976). No presente estudo, registra-se a presença de ganchos na nadadeira anal em *Lonchogenys* e *Gnathocharax*, sendo que no último os ganchos podem estar presentes também nas nadadeiras pélvicas e na nadadeira dorsal (Toledo-Piza, com. pess.). Dentre os representantes das demais linhagens de Characiformes, a presença de ganchos só foi observada diretamente em *Hyphessobrycon*, *Odontostilbe* e *Oligosarcus*, sendo o restante da codificação realizada com base em informações da literatura (Malabarba & Weitzman, 2003). Segundo estes autores, a presença de ganchos na nadadeira anal é uma importante característica diagnóstica de um grande clado em Characidae e carrega importante informação filogenética. A presença de ganchos em *Gilbertolus* e *Roestes* aliada à sua ausência em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*, por exemplo, levaram Malabarba & Weitzman (2003) a questionar o monofiletismo da família Cynodontidae (*sensu* Lucena & Menezes, 1998) já que a presença destas estruturas poderia representar uma evidência de relação mais próxima entre os dois primeiros gêneros e Characidae.

#### **149. Disposição dos hipurais 1 e 2 (IC=25; IR=57):**

- 0 – hipurais 1 e 2 justapostos, mas não fundidos.
- 1 – hipurais 1 e 2 fundidos.

Na maioria dos Characiformes, os hipurais 1 e 2 estão justapostos ao longo de suas extensões, mas são duas ossificações independentes, separadas uma da outra (Vari, 1979; Miquelarena, 1982) (FIGS. 50A e 51). Já em *Lonchogenys* e *Roeboides myersii*, os hipurais 1 e 2 estão fundidos em menor ou maior grau. *Lonchogenys* possui ambos os ossos fundidos na metade anterior do limite entre eles (FIG. 50B), já *R. myersii* apresenta fusão dos hipurais 1 e 2 ao longo de toda a extensão do limite entre estes ossos. Em ambos os táxons, a placa formada pela união dos hipurais 1 e 2 está ligada ao centro ural na região correspondente à extremidade anterior do hipural 2, mas esta conexão em *R. myersii* é muito delgada. *Acestrorhynchus*, *Cynodon*, *Hemiodus*, *Hydrolycus* e *Xenocharax* também possuem os hipurais 1 e 2 fundidos (Vari, 1979; Buckup, 1998; Toledo-Piza, 2000a; 2007), sendo que em todos eles a fusão ocorre ao longo de toda a extensão do limite entre os ossos. Destes, apenas *Hemiodus* e *Xenocharax* possuem a placa formada pelos hipurais separada do centro ural, sendo que

os demais táxons possuem conexão entre estes elementos similar a *Lonchogenys*. Vari (1979) interpretou a fusão entre os hipurais 1 e 2 como uma sinapomorfia de Citharinidae e Distichodontidae, derivada independentemente em outros grupos de Characiformes como Hemiodontidae, Serrasalminae, Alestidae, *Cynodon* e *Hydrolycus*, *Crenuchus* e *Poecilocharax*.

**150. Disposição dos hipurais 2 e 3 (IC=40; IR=81):**

0 – hipurais 2 e 3 separados.

1 – hipurais 2 e 3 justapostos ao longo de toda a margem de contato entre os ossos.

2 – hipurais 2 e 3 fundidos.

De maneira geral, os hipurais 2 e 3 do esqueleto caudal dos Characiformes são ossos cujas porções anteriores estão justapostas, mas que se afastam posteriormente, estando totalmente separados na porção distal da nadadeira (Vari, 1979; Miquelarena, 1982; Lucena & Menezes, 1998). A separação entre os hipurais 2 e 3 pode ocorrer desde a porção mais anterior do limite entre estes dois ossos ou ser mais restrita posteriormente, estando ambos os ossos justapostos até sua metade anterior, aproximadamente. Em ambos os casos, no entanto, as extremidades posteriores dos hipurais 2 e 3 estão separadas uma da outra (FIG. 50A). *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys* e *Priocharax* por outro lado, possuem os hipurais 2 e 3 paralelos um ao outro ao longo de toda a extensão do limite entre eles, estando justapostos até a sua extremidade posterior (FIGS. 50B e 51). Esta característica já havia sido mencionada por Lucena & Menezes (1998) em *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, além de *Agoniates* e alguns exemplares de *Oligosarcus*. Dentre os demais Characiformes examinados, a mesma condição ocorre em *Bryconexodon*, *Exodon*, *Gilbertolus*, *Hepsetus*, *Roeboexodon*, *Roestes* e *Serrasalmus*. Já *Acestrorhynchus*, *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* possuem uma condição distinta em que os hipurais 2 e 3 estão fundidos ao longo de toda a extensão do limite entre eles nos exemplares de grande porte, dando aspecto de uma placa única mais robusta (Vari, 1979; Miquelarena, 1982; Lucena & Menezes, 1998; Toledo-Piza, 2000a; 2007). No caso de *Acestrorhynchus* e *Hydrolycus* esta condição é extrema já que o hipural 1 e o elemento formado pelos hipurais 2 e 3 também estão fundidos, originando uma grande placa caudal que sustenta os raios da nadadeira caudal.

Lucena & Menezes (1998) consideraram a ausência de espaço entre os hipurais 2 e 3 uma sinapomorfia do clado unindo *Acestrorhynchidae* e *Cynodontidae*. A codificação do caráter como proposta por Lucena & Menezes (1998) inclui *Roestes* no mesmo estado (ausência de espaço) que os representantes de *Cynodontinae* e *Acestrorhynchus*, táxons nos quais os hipurais 2 e 3 não estão fundidos. Todos os exemplares de *Roestes* examinados aqui, mesmo os de maior porte (e.g., 195.3 mm CP), possuem os hipurais 2 e 3 justapostos, mas não fundidos. Assim como no presente estudo, Toledo-Piza (2000a) não considerou a condição em *Gilbertolus* e *Roestes* homóloga à registrada em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*. No presente estudo, foi verificado que a condição em *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys* e *Priocharax* é mais semelhante à encontrada em *Gilbertolus* e *Roestes*, dentre outros Characiformes.

**151. Tubo de linha lateral entre os lobos da nadadeira caudal (IC=33; IR=60):**

- 0 – ausente.
- 1 – presente.

Em geral, nos táxons de Characidae com linha lateral completa as últimas escamas perfuradas no pedúnculo caudal são seguidas por um tubo de linha lateral posicionado entre os raios da nadadeira caudal (Weitzman *et al.*, 2005), cujo comprimento varia entre os táxons (Toledo-Piza, 2007). A maior parte dos Characiformes examinados possui o tubo de linha lateral entre os lobos dorsal e ventral desta nadadeira, sendo que ele ocorre em *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, duas espécies de *Charax* (*C. gibbosus* e *C. pauciradiatus*), *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Heterocharax*, *Lonchogenys*, *Phenacogaster* e *Roeboides*, além de *Acestrorhynchus*, *Aphyocharax*, *Astyanax*, *Brycon*, *Bryconexodon*, *Bryconops*, *Cynodon*, *Exodon*, *Gilbertolus*, *Gymnocorymbus*, *Hydrolycus*, *Oligosarcus*, *Rhaphiodon*, *Roeboexodon*, *Roestes*, *Salminus* e *Tetragonopterus*. Zanata & Vari (2005) registraram a ausência do tubo de linha lateral na nadadeira caudal em Alestidae, mencionado sua ocorrência em *Brycon*, *Salminus* e *Triportheus*. Toledo-Piza (2007) registrou sua ocorrência em *Acestrorhynchus*, com variação interespecífica no seu comprimento, além *Charax*, *Cynopotamus*, *Roeboides*, *Moenkhausia*, *Oligosarcus*, *Roestes*, *Gilbertolus* e todos os gêneros de *Cynodontinae*. Os táxons cuja linha lateral é incompleta (i.e., *Charax condei* e *C. stenopterus*, *Gnathocharax*, *Hoplocharax*, *Phenacogaster tegatus*, além de

*Boulengerella*, *Cheirodon*, *Hyphessobrycon* e *Mimagoniates*) foram codificados como inaplicáveis para este caráter, seguindo sugestão de Zanata & Vari (2005).

A análise filogenética da matriz (APÊNDICE 1) incluindo 151 caracteres morfológicos e 63 táxons (34 representantes de Characinae *sensu* Lucena & Menezes, não incluindo *Priocharax*) resultou em 50 árvores igualmente mais parcimoniosas com 697 passos, IC = 0.30 e IR = 0.74. O consenso estrito (FIG. 52) resultou em um cladograma bem resolvido (710 passos, IC = 0.29 e IR = 0.73) com politomias concentradas principalmente nos clados envolvendo espécies do mesmo gênero, cujas relações não constituíam objetivos deste trabalho, ou ainda representantes de outras linhagens, principalmente da família Characidae. As relações entre os gêneros de Characinae *sensu* Lucena & Menezes (2003) e táxons supragenéricos da subfamília foram totalmente resolvidas. A análise incluindo *Priocharax* será detalhada adiante.

Os 12 gêneros listados por Lucena & Menezes (2003) na mais recente definição da subfamília Characinae não resultaram em um grupo monofilético. Sete deles (*Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*) constituem um clado relacionado a outras linhagens de Characidae. Os demais gêneros (*Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*) formam um clado não relacionado a este táxon, grupo-irmão de *Roestes* e *Gilbertolus*. Com base no resultado obtido, o nome Characinae é aqui restrito ao clado que inclui *Charax* e os outros seis gêneros (FIG. 53A), a tribo Heterocharacini (Géry, 1966) é ampliada para incluir *Gnathocharax* e é, por sua vez, incluída na subfamília Roestinae, também ampliada (FIG. 53B). No presente estudo, estes nomes são aplicados, à partir daqui, com a nova definição apresentada. São listadas primeiramente as sinapomorfias relacionadas à Characinae e depois aquelas referentes à Roestinae, incluindo Heterocharacini. As sinapomorfias são apresentadas dos clados mais inclusivos para os menos inclusivos e seguem a ordem dos caracteres descritos na seção “DESCRIÇÃO E DISCUSSÃO DOS CARACTERES”. Após cada sinapomorfia, são fornecidos entre colchetes o número do referido caráter e a mudança de estado que configura tal sinapomorfia. Para cada clado, são listadas primeiramente as sinapomorfias não ambíguas e, em seguida, as sinapomorfias ambíguas seguindo a otimização ACCTRAN (precedidas por “A”) e as sinapomorfias ambíguas seguindo a otimização DELTRAN (precedidas por “D”). As sinapomorfias dos clados restantes constam em uma tabela em anexo (APÊNDICE 2). Nos casos em que não foram incluídas todas as espécies de um determinado gênero (i.e., *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Phenacogaster* e *Roeboides*, além de *Gilbertolus* e *Roestes*), os estados de caráter sustentando o monofiletismo de tal gênero na filogenia são considerados sinapomorfias em potencial destes gêneros, já que o

presente estudo não foi delineado para testar diretamente o monofiletismo destes gêneros. Sinapomorfias seguidas por um asterisco representam mudanças de estado únicas na presente análise. As homoplasias relacionadas às demais sinapomorfias não são apresentadas aqui por efeito de clareza do texto, mas estão listadas no APÊNDICE 3.

**Sinapomorfias de Characinae (*Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*):**

1. Ausência de escama axilar na nadadeira pélvica [caráter 4, 0 > 1]
2. Presença de pseudotímpano [caráter 9, 1 > 0]
3. Presença de fenda lateral superficial na seção A2 do *adductor mandibulae* [caráter 15, 0 > 1]
4. Presença de eixo vertical central na margem anterior do *adductor mandibulae* A2 [caráter 16, 0 > 1]
5. *Dilatator operculi* estendido anteriormente, alcançando região mediana da órbita [caráter 31, 0 > 1]
6. Presença de poros de neuromastos superficiais ou rugosidades correspondentes às linhas de neuromastos superficiais (*pitlines*) na cabeça [caráter 50, 0 > 1]\*
7. Margem denteada do maxilar mais extensa do que edêntula [caráter 76, 0 > 1]
8. Dois raios branquiostégios mais anteriores delgados, sem expansões anteriores em suas margens [caráter 101, 0 > 1]
9. Rastros no primeiro arco branquial gradativamente com forma de placas ósseas com denticulos em direção às extremidades do arco [caráter 104, 0 > 1]
10. Presença de pequeno entalhe na margem póstero-ventral do cleitro [caráter 130, 0 > 1]
11. Ausência de elementos ósseos entre o ápice dorsal do primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal e seu respectivo raio [caráter 142, 2 > 0]

*Caracteres ambíguos:*

- A1. Pseudotímpano com maior parte entre a primeira e a segunda costelas, mas com pequena abertura anterior à primeira costela [caráter 10, 2 > 0]
- A2. Infraorbital 1 retangular ou quadrangular, com comprimento similar ou no máximo o dobro de sua altura [caráter 57, 0 > 1]
- A3. Presença de dentes cônicos ou caninos no pré-maxilar [caráter 72, 2 > 0]

- D1. Ausência de processo posterior no ângulo póstero-ventral do coracóide [caráter 133, 1 > 0]

**Sinapomorfias de *Phenacogaster*:**

12. Presença de duas séries de escamas na região pré-ventral, imbricadas ao longo da linha ventral do corpo [caráter 3, 0 > 1]\*
13. Seção Aw do *adductor mandibulae* pinada com sentido dorsal [caráter 24, 0 > 1]
14. Extremidade anterior do nasal não atingindo região entre pré-maxilar e maxilar [caráter 69, 1 > 0]
15. Presença de endentação no perfil medial do pré-maxilar [caráter 73, 0 > 1]
16. Metapterigóide e quadrado separados na margem posterior da fenestra, com participação do simplético em sua delimitação [caráter 90, 0 > 1]
17. Presença de expansão óssea na margem medial da costela da quinta vértebra [caráter 122, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

- A4. Série externa de dentes no pré-maxilar interrompida por um espaço separando uma série mais medial e outra lateral [caráter 71, 0 > 1]
- A5. Presença de dentes cônicos na base, mas com duas pequenas cúspides lateralmente ao ápice principal do dente, principalmente naqueles mais próximos à sínfise [caráter 72, 0 > 1]
- D2. Ausência de projeção espiniforme na extremidade póstero-lateral do pterótico [caráter 45, 0 > 1]
- D3. Infraorbital 1 retangular ou quadrangular, com comprimento similar ou no máximo o dobro de sua altura [caráter 57, 0 > 1]
- D4. Presença de dentes cônicos na base, mas com duas pequenas cúspides lateralmente ao ápice principal do dente, principalmente naqueles mais próximos à sínfise [caráter 72, 2 > 1]

**Sinapomorfias do clado formado por *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *Roeboides*:**

18. Presença de fenda ao longo da linha ventral da região abdominal pré-anal separando as séries longitudinais de escamas mais ventrais que geralmente formam uma quilha margeando a fenda [caráter 5, 0 > 1]
19. Origem da seção A1 do *adductor mandibulae* nos ramos vertical e horizontal do pré-opérculo com tamanhos similares [caráter 12, 0 > 1]
20. Mesetmóide sem abas laterais proeminentes, mas com calha ao longo das margens ântero-laterais de seu rostro onde se articulam os processos ascendentes dos pré-maxilares [caráter 37, 0 > 1]\*
21. Presença de inflexão dorsal na superfície dorsal do neurocrânio, aproximadamente na região da barra epifisial [caráter 38, 0 > 1]
22. Presença de pequena projeção triangular na região posterior do ápice dorsal do hiomandibular [caráter 91, 0 > 1]
23. Espaço entre os ramos do hipohial dorsal reduzido a uma fenda estreita, com os ramos muito próximos entre si [caráter 96, 0 > 1]
24. Limite entre ceratohiais anterior e posterior com interdigitações conspícuas que recobrem região do canal [caráter 98, 0 > 2]
25. Basibrânquial 4 totalmente cartilaginoso [caráter 103, 1 > 0]
26. Ambas expansões lamelares do osso pélvico alongadas até extremidade anterior do osso [caráter 138, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

- A6. Presença de projeção espiniforme na extremidade póstero-lateral do pterótico [caráter 45, 1 > 0]
- A7. Margem póstero-dorsal do complexo neural com concavidade pronunciada em forma de crescente [caráter 114, 0 > 1]
  
- D5. Presença de dentes cônicos ou caninos no pré-maxilar [caráter 72, 2 > 0]

**Sinapomorfias do clado formado por *Charax* e *Roeboides*:**

27. Espinho supraoccipital muito desenvolvido, constituindo quase metade do comprimento da cabeça [caráter 47, 0 > 1]
28. Presença de apenas uma ossificação posterior ao olho, entre os infraorbitais 3 e 6 [caráter 62, 0 > 2]
29. Presença de placa dentígera no segundo faringobranquial [caráter 106, 1 > 0]



- 30. Presença de grande entalhe na margem ântero-ventral do cleitro originando grande projeção espiniforme ântero-lateral [caráter 129, 0 > 2]
- 31. Extremidade anterior do osso pélvico ultrapassando anteriormente a vertical que tangencia a margem posterior do cleitro [caráter 137, 0 > 1]\*
- 32. Primeiros pterigióforos da nadadeira anal sinuosos [caráter 144, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

- A8. Presença de expansões ósseas dos frontais e parietais na região da barra epifisial [caráter 39, 0 > 1]
  
- D6. Margem pósterodorsal do complexo neural com concavidade pronunciada em forma de crescente [caráter 114, 0 > 1]

**Sinapomorfias de *Charax*:**

- 33. Origem da seção A1 do *adductor mandibulae* restrita ao ramo horizontal do pré-opérculo [caráter 12, 1 > 2]
- 34. Ausência de rinosfenóide [caráter 41, 1 > 0]
- 35. Ausência da ramificação anterior do infraorbital 6 [caráter 64, 0 > 2]
- 36. Presença de endentação no perfil medial do pré-maxilar [caráter 73, 0 > 1]
- 37. Presença de grande entalhe na margem pósterodorsal do cleitro, originando projeção espiniforme [caráter 130, 1 > 2]\*

**Sinapomorfias de *Roeboides*:**

- 38. Presença de projeção delgada voltada posteriormente na extremidade lateral do epoccipital [caráter 46, 0 > 1]\*
- 39. Antorbital alongado dorso-posteriormente, com extremidade dorsal posicionada entre etmóide lateral e frontal [caráter 52, 0 > 1]\*
- 40. Presença de prolongamento ventral curto na margem ântero-ventral do infraorbital 6 [caráter 65, 0 > 1]\*
- 41. Presença de dentes mamiliformes externos na boca [caráter 70, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

- D7. Presença de expansões ósseas dos frontais e parietais na região da barra epifisial [caráter 39, 0 > 1]

D8. Infraorbital 1 retangular ou quadrangular, com comprimento similar ou no máximo o dobro de sua altura [caráter 57,  $0 > 1$ ]

**Sinapomorfias do clado formado por *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*:**

- 42. Inserção das origens de A1 e A2 aproximadamente na mesma vertical [caráter 20,  $0 > 1$ ]
- 43. Fenda de inserção do *protractor hyoidei* e *intermandibularis* anterior à seção Aw do *adductor mandibulae* [caráter 25,  $0 > 1$ ]
- 44. Palatino com margem anterior contínua, arredondada na porção medial e retilínea na porção lateral, onde se contatam neurocrânio e maxilar, respectivamente [caráter 80,  $0 > 1$ ]
- 45. Presença de calha ao longo da superfície dorsal do ectopterigóide [caráter 84,  $0 > 1$ ]
- 46. Presença de duas séries de rastros no segundo ceratobranquial [caráter 109,  $1 > 0$ ]
- 47. Placa ventral faríngea aproximadamente triangular, com maior lado constituindo a margem ao longo do ceratobranquial, atingindo a região posterior deste osso [caráter 110,  $0 > 1$ ]

*Caracteres ambíguos:*

- A9. Margem posterior do *levator operculi* posterior à margem posterior do *adductor operculi* [caráter 35,  $2 > 0$ ]
- A10. Comprimento do infraorbital 1 maior do que o dobro de sua altura [caráter 57,  $1 > 0$ ]

**Autapomorfias de *Acanthocharax*:**

- 48. Ausência de escamas pré-dorsais [caráter 2,  $0 > 1$ ]
- 49. Antorbital reduzido, restrito à lâmina óssea delgada [caráter 53,  $0 > 1$ ]
- 50. Presença de grande projeção na margem posterior do hiomandibular [caráter 91,  $1 > 2$ ]
- 51. Presença de projeção espiniforme no ângulo póstero-ventral do pré-opérculo [caráter 93,  $0 > 1$ ]

52. Presença de duas séries de rastros no primeiro ceratobranquial [caráter 108, 1 > 0]

*Caracteres ambíguos:*

A11. Margens posteriores do *adductor operculi* e *levator operculi* na mesma vertical [caráter 35, 0 > 1]

A12. Margem póstero-dorsal do complexo neural aproximadamente retilínea, sem concavidade conspícua [caráter 114, 1 > 0]

D9. Margens posteriores do *adductor operculi* e *levator operculi* na mesma vertical [caráter 35, 2 > 1]

**Sinapomorfias do clado formado por *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*:**

53. Presença de escamas espinóides [caráter 1, 1 > 2]

54. Presença de escama axilar na pélvica [caráter 4, 1 > 0]

55. Pseudotímpano composto dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, anteriormente, e pelo *obliquus superioris*, posteriormente [caráter 11, 0 > 2]\*

56. Ausência de raque na margem anterior da seção A2 do *adductor mandibulae* [caráter 16, 1 > 0]

57. Ausência de rinosfenóide [caráter 41, 1 > 0]

58. Processo ascendente do pré-maxilar com ápice inclinado látero-posteriormente [caráter 74, 0 > 1]

59. Ramos do hipohial dorsal fundidos entre si [caráter 96, 1 > 2]

60. Interhial com extremidade ventral levemente comprimida lateralmente e com pequena projeção anterior em sua extremidade ventral [caráter 99, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

A13. Orbitosfenóide com expansão ventral articulada ao parasfenóide [caráter 42, 0 > 1]

A14. Presença de quilha ventral no ectopterigóide [caráter 85, 0 > 1]

A15. Primeiro faringobranquial aproximadamente cilíndrico [caráter 105, 0 > 1]

A16. Pré- e pós-zigapófises delgadas e alongadas dorsalmente, com duas ou três projeções diminutas voltadas em direção à zigapófise adjacente formando

superfície de encaixe, mas sem articulação efetiva entre as zigapófises [caráter 121, 0 > 1]

D10. Margem posterior do *levator operculi* posterior à margem posterior do *adductor operculi* [caráter 35, 2 > 0]

D11. Margem póstero-dorsal do complexo neural com concavidade pronunciada em forma de crescente [caráter 114, 0 > 1]

### **Sinapomorfias de *Cynopotamus*:**

61. Presença de expansões ósseas dos frontais e parietais na região da barra epifisial [caráter 39, 0 > 1]

62. Presença projeção triangular na margem póstero-ventral do antorbital [caráter 55, 0 > 2]

63. Infraorbital 6 com prolongamento ântero-ventral pronunciado [caráter 65, 0 > 2]

64. Palatino com margem anterior interrompida por orifício delimitando uma região medial e arredondada e outra lateral e retilínea onde se contatam neurocrânio e maxilar, respectivamente [caráter 80, 1 > 2]

65. Presença de processo lateral no ectopterigóide [caráter 86, 0 > 1]

66. Costela da quinta vértebra mais longa e robusta do que as demais [caráter 123, 0 > 1]

67. Presença de pequeno entalhe ântero-ventral no cleitro [caráter 129, 0 > 1]

68. Primeiros pterigióforos da nadadeira anal sinuosos [caráter 144, 0 > 1]

### *Caracteres ambíguos:*

A17. Pré-zigapófises com duas projeções voltadas anteriormente, formando concavidade onde se encaixa a pós-zigapófise anterior [caráter 121, 1 > 2]

D12. Orbitosfenóide com expansão ventral articulada ao parasfenóide [caráter 42, 0 > 1]

D13. Presença de quilha ventral no ectopterigóide [caráter 85, 0 > 1]

D14. Primeiro faringobranquial aproximadamente cilíndrico [caráter 105, 0 > 1]

D15. Pré-zigapófises com duas projeções voltadas anteriormente, formando concavidade onde se encaixa a pós-zigapófise anterior [caráter 121, 1 > 2]

**Sinapomorfias do clado formado por *Acestrocephalus* e *Galeocharax*:**

- 69. Porção anterior do mesetmóide mais comprida do que larga [caráter 36, 0 > 1]
- 70. Superfície dorsal do neurocrânio plana ao longo de toda extensão [caráter 38, 1 > 0]
- 71. Ramificação anterior do canal no infraorbital 6 alongada anteriormente [caráter 64, 0 > 1]
- 72. Presença de duas séries de dentes no dentário [caráter 79, 1 > 0]
- 73. Presença de placa dentígera no segundo faringobranquial [caráter 106, 1 > 0]
- 74. Cleitro com margem póstero-ventral retilínea, sem entalhes [caráter 130, 1 > 0]
- 75. Lamela medial do osso pélvico maior do que a lateral, conferindo-lhe aspecto assimétrico em vista dorsal ou ventral [caráter 138, 1 > 0]

*Caracteres ambíguos:*

- A18. Pós-cleitro 1 elíptico, com margem ântero-dorsal lisa [caráter 127, 1 > 0]
  
- D16. Pré- e pós-zigapófises delgadas e alongadas dorsalmente, com duas ou três projeções diminutas voltadas em direção à zigapófise adjacente formando superfície de encaixe, mas sem articulação efetiva entre as zigapófises [caráter 121, 0 > 1]

**Sinapomorfias de *Acestrocephalus*:**

- 76. Séries longitudinais de escamas contínuas ao redor da superfície ventral, sem formar quilha ou fenda [caráter 5, 1 > 0]
- 77. Ausência de fenda lateral da seção A2 do *adductor mandibulae* [caráter 15, 1 > 0]
- 78. Seção A2 do *adductor mandibulae* estendida dorsalmente até articulação entre pterótico e hiomandibular [caráter 17, 0 > 1]
- 79. Processo ascendente do paresfenóide expandido dorsalmente e alcançando a margem posterior do pterosfenóide [caráter 44, 0 > 1]\*
- 80. Presença de projeção delgada voltada anteriormente na extremidade anterior do antorbital [caráter 54, 0 > 1]\*
- 81. Nasal estendido anteriormente até a porção horizontal do pré-maxilar [caráter 69, 1 > 2]

82. Presença de grande projeção na margem posterior do hiomandibular [caráter 91, 1 > 2]
83. Presença de apenas uma série de rastros branquiais no segundo ceratobranquial [caráter 109, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

- A19. Margem ventral do orbitosfenóide separada do parasfenóide [caráter 42, 1 > 0]
- D17. Presença de quilha ventral no ectopterigóide [caráter 85, 0 > 1]
- D18. Primeiro faringobranquial aproximadamente cilíndrico [caráter 105, 0 > 1]

**Sinapomorfias de *Galeocharax*:**

84. Presença de escamas cobrindo pelo menos parcialmente a região mediana da nadadeira caudal [caráter 7, 0 > 1]
85. *Levator arcus palatini* estendido até a margem anterior do metapterigóide [caráter 30, 0 > 1]
86. Presença de aba anterior conspícua na extremidade anterior do infraorbital 1 [caráter 56, 0 > 1]
87. Nasal com aba óssea lateral rudimentar [caráter 67, 0 > 1]
88. Presença de grande entalhe na margem ântero-ventral do cleitro originando grande projeção espiniforme ântero-lateral [caráter 129, 0 > 2]

*Caracteres ambíguos:*

- A20. Ausência de quilha ventral no ectopterigóide [caráter 85, 1 > 0]
- A21. Primeiro faringobranquial mais largo na base e afilado dorsalmente [caráter 105, 1 > 0]
- D19. Orbitosfenóide com expansão ventral articulada ao parasfenóide [caráter 42, 0 > 1]

**Sinapomorfias de Roestinae (*Gilbertolus*, *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys* e *Roestes*):**

89. Presença de pseudotímpano [caráter 9, 1 > 0]

90. Pseudotímpano delimitado dorsalmente pelo *obliquus superioris* [caráter 11, 0 > 3]
91. Ausência de origem do *levator operculi* no hiomandibular devido à posição relativa deste osso em relação ao opérculo [caráter 34, 0 > 1]
92. Antorbital reduzido, restrito à lâmina óssea delgada [caráter 53, 0 > 1]
93. Presença de projeção espiniforme no ângulo póstero-ventral do pré-opérculo [caráter 93, 0 > 1]
94. Presença de concavidade conspícua na margem posterior do opérculo, delimitada por duas expansões posteriores do osso [caráter 94, 0 > 2]\*
95. *Os suspensorium* alongado anteriormente até pelo menos o segundo centro e disposto em plano inclinado em relação ao parassagital [caráter 116, 0 > 1]
96. Hipurais 2 e 3 justapostos ao longo de toda sua margem de contato [caráter 150, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

- A22. Ausência de escama axilar na nadadeira pélvica [caráter 4, 0 > 1]
- A23. Margem posterior do orbitosfenóide interrompida por pequeno processo espiniforme voltado posteriormente, ventral a pequena concavidade que ocasiona uma cintura larga na porção mediana do osso [caráter 43, 0 > 1]
- A24. Infraorbital 2 com projeção ântero-ventral formando processo ósseo robusto que se encaixa na extremidade do canal látero-sensorial do infraorbital 1 [caráter 60, 0 > 2]
- A25. Limite entre ceratohiais anterior e posterior com interdigitações conspícuas que recobrem região do canal [caráter 98, 0 > 2]
- A26. Contato entre complexo neural e neurocrânio restrito ventralmente [caráter 113, 0 > 1]
- A27. Presença de um par de projeções ventrais na margem ventral do segundo centro vertebral [caráter 115, 0 > 1]
- A28. Pré- e pós-zigapófises delgadas e alongadas dorsalmente, com duas ou três projeções diminutas voltadas em direção à zigapófise adjacente formando superfície de encaixe, mas sem articulação efetiva entre as zigapófises [caráter 121, 0 > 1]
- A29. Ausência de pós-cleito 3 [caráter 126, 0 > 1]

- A30. Presença de processo ósseo espiniforme ântero-dorsal no pós-cleित्रo 1 [caráter 127, 1 > 2]
- A31. Presença de entalhe na margem pósterio-ventral do cleित्रo formando ângulo reto [caráter 130, 0 > 3]\*
- A32. Ossos pélvicos contralaterais articulados através da margem ântero-medial do processo isquiático [caráter 141, 0 > 1]
- D20. Pseudotímpano restrito à região anterior à primeira costela [caráter 10, 0 > 1]\*
- D21. Infraorbital 2 com participação restrita no anel orbital externo [caráter 61, 0 > 1]
- D22. Presença de processo ósseo espiniforme ântero-dorsal no pós-cleित्रo 1 [caráter 127, 0 > 2]

**Sinapomorfias do clado formado por *Gilbertolus* e *Roestes*:**

97. Origem da seção A1 do *adductor mandibulae* restrita ao quadrado [caráter 13, 0 > 1]
98. Presença de eixo vertical central na margem anterior do *adductor mandibulae* A2 [caráter 16, 0 > 1]
99. Margem posterior do espaço inter-ósseo coberta por aba lamelar que se projeta ântero-dorsalmente [caráter 132, 0 > 1]\*
100. Fenestra coracóide muito desenvolvida [caráter 135, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

- A33. Infraorbital 2 com projeção ântero-ventral formando processo ósseo robusto que se encaixa na extremidade do canal látero-sensorial do infraorbital 1 [caráter 60, 1 > 2]\*
- D23. Margem posterior do orbitosfenóide interrompida por pequeno processo espiniforme voltado posteriormente, ventral a pequena concavidade na margem posterior do osso que ocasiona uma cintura larga em sua porção mediana [caráter 43, 0 > 1]



- D24. Infraorbital 2 com projeção ântero-ventral formando processo ósseo robusto que se encaixa na extremidade do canal látero-sensorial do infraorbital 1 [caráter 60, 0 > 2]\*
- D25. Presença de calha ao longo da superfície dorsal do ectopterigóide [caráter 84, 0 > 1]
- D26. Contato entre complexo neural e neurocrânio restrito ventralmente [caráter 113, 0 > 1]
- D27. Presença de um par de projeções ventrais na margem ventral do segundo centro vertebral [caráter 115, 0 > 1]
- D28. Pré- e pós-zigapófises delgadas e alongadas dorsalmente, com duas ou três projeções diminutas voltadas em direção à zigapófise adjacente formando superfície de encaixe, mas sem articulação efetiva entre as zigapófises [caráter 121, 0 > 1]
- D29. Ausência de pós-cleito 3 [caráter 126, 0 > 1]
- D30. Presença de entalhe na margem póstero-ventral do cleitro formando ângulo reto [caráter 130, 0 > 3]

#### **Sinapomorfias de *Roestes*:**

101. Região posterior da seção Aw do *adductor mandibulae* expandida posteriormente, cobrindo cartilagem de Meckel medialmente [caráter 26, 0 > 1]
102. Nasal com aba óssea lateral rudimentar [caráter 67, 0 > 1]
103. Rastros no primeiro arco branquial gradativamente com forma de placas ósseas com denticulos em direção às extremidades do arco [caráter 104, 0 > 1]
104. Presença de placa dentígera no segundo faringobranquial [caráter 106, 1 > 0]
105. Costela da quinta vértebra mais longa e robusta do que as demais [caráter 123, 0 > 1]

#### *Caracteres ambíguos:*

- A34. Limite entre ceratohiais anterior e posterior liso na região onde passa o canal [caráter 98, 2 > 0]
- A35. Presença de duas séries de rastros no segundo ceratobranquial [caráter 109, 1 > 0]
- A36. Aba lamelar posterior do cleitro prolongada dorsalmente até pelo menos o terço mais dorsal do eixo principal do osso [caráter 131, 1 > 0]

- D31. Ausência de escama axilar na nadadeira pélvica [caráter 4, 0 > 1]  
 D32. Ossos pélvicos contralaterais articulados através da margem ântero-medial do processo isquiático [caráter 141, 0 > 1]

**Sinapomorfias de *Gilbertolus*:**

106. Presença de fenda ao longo da linha ventral da região abdominal pré-anal separando as séries longitudinais de escamas mais ventrais que geralmente formam uma quilha margeando a fenda [caráter 5, 0 > 1]  
 107. Inserção da seção A2 do *adductor mandibulae* sobre vertical posterior à inserção da seção A1 [caráter 20, 1 > 0]  
 108. Presença de quilha ventral no ectopterigóide [caráter 85, 0 > 1]  
 109. Metapterigóide e quadrado separados na margem posterior da fenestra, com participação do simplético em sua delimitação [caráter 90, 0 > 1]  
 110. Origem da série de ossos intermusculares imediatamente posterior ao neurocrânio [caráter 118, 0 > 1]  
 111. Ausência de pós-cleitro 2 [caráter 125, 0 > 1]  
 112. Extremidade dorsal do mesocoracóide próximo à margem posterior do cleitro [caráter 136, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

- A37. Presença de escama axilar na nadadeira pélvica [caráter 4, 1 > 0]  
 A38. Presença de pequena protuberância ântero-dorsal no pós-cleitro 1 [caráter 127, 2 > 1]  
 D33. Limite entre ceratohiais anterior e posterior com interdigitações conspícuas que recobrem região do canal [caráter 98, 0 > 2]  
 D34. Presença de apenas uma série de rastros no segundo ceratobranquial [caráter 109, 0 > 1]  
 D35. Presença de pequena protuberância ântero-dorsal no pós-cleitro 1 [caráter 127, 2 > 1]  
 D36. Aba lamelar posterior do cleitro restrita à metade ventral do eixo vertical do osso [caráter 131, 0 > 1]

**Sinapomorfias do clado formado por *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*:**

- 113. Ausência de projeção espiniforme na extremidade póstero-lateral do pterótico [caráter 45, 0 > 1]
- 114. Perfil da margem distal da série de dentes do maxilar arredondado por expansão ventral em forma de crescente na região anterior [caráter 75, 0 > 1]\*
- 115. Ausência de supra pré-opérculo [caráter 92, 0 > 1]
- 116. Radiais distais da nadadeira anal progressivamente menos ossificados posteriormente, os mais posteriores totalmente cartilagosos [caráter 145, 0 > 1]
- 117. Peça terminal da nadadeira anal totalmente cartilaginosa [caráter 146, 0 > 1]
- 118. Margem distal da nadadeira anal com entalhe em seu terço mais anterior, delimitando perfil mais falcado [caráter 147, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

- A39. Origem da seção A3 do *adductor mandibulae* restrita ao metapterigóide [caráter 22, 0 > 1]
- A40. Margem posterior do orbitosfenóide interrompida por grande processo espiniforme voltado posteriormente [caráter 43, 1 > 2]
- A41. Presença de pequena projeção espiniforme e delgada volta póstero-ventralmente na margem póstero-ventral do antorbital [caráter 55, 0 > 1]
- A42. Presença de apenas uma ossificação ocupando a região dos infraorbitais 4 e 5, entre os infraorbitais 3 e 6 [caráter 62, 0 > 2]
- A43. Ausência de calha ao longo da superfície dorsal do ectopterigóide [caráter 84, 1 > 0]
  
- D37. Margem posterior do orbitosfenóide interrompida interrompido por um processo espiniforme voltado posteriormente, ventral a uma grande concavidade na margem posterior do osso que ocasiona uma cintura delgada em sua porção mediana [caráter 43, 0 > 2]
- D38. Infraorbital 2 com projeção ântero-ventral formando pequena aba óssea em contato com a extremidade do canal látero-sensorial do infraorbital 1 [caráter 60, 0 > 1]

D39. Aba lamelar posterior do cleitro restrita à metade ventral do eixo vertical do osso [caráter 131, 0 > 1]

**Autapomorfias de *Gnathocharax*:**

- 119. Ausência da seção A3 do *adductor mandibulae* [caráter 21, 0 > 1]
- 120. Região posterior da seção Aw do *adductor mandibulae* expandida posteriormente, cobrindo cartilagem de Meckel medialmente [caráter 26, 0 > 1]
- 121. Ausência de infraorbital 6 [caráter 63, 0 > 1]
- 122. Ausência de supraorbital [caráter 66, 0 > 1]
- 123. Maxilar com tamanho similar ao longo de toda sua extensão [caráter 78, 0 > 1]
- 124. Margem posterior do opérculo levemente côncava [caráter 94, 2 > 1]
- 125. Rastros no primeiro arco branquial gradativamente com forma de placas ósseas com denticulos em direção às extremidades do arco, principalmente no hipobranquial [caráter 104, 0 > 1]
- 126. Denticulos da placa faríngea ventral concentrados ao longo das margens medial e posterior da superfície dorsal da placa [caráter 111, 0 > 1]
- 127. Origem da série de supraneurais posterior ao quarto espinho neural [caráter 117, 0 > 1]
- 128. Ausência de pós-cleitro 1 [caráter 124, 0 > 1]
- 129. Ausência de pós-cleitro 2 [caráter 125, 0 > 1]
- 130. Coracóide com grande expansão ventral [caráter 134, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

- A44. Presença de duas séries de rastros no segundo ceratobranquial [caráter 109, 1 > 0]
- A45. Margem de contato do complexo neural com neurocrânio mais desenvolvida ventralmente e dorsalmente contínua ao longo da margem anterior do complexo neural [caráter 113, 1 > 0]
- A46. Margem ventral do segundo centro vertebral sem projeções ventrais [caráter 115, 1 > 0]
- A47. Pré- e pós-zigapófises diminutas, aproximadamente triangulares e voltadas dorsalmente, dispostas paralelamente entre si, mas sem contato entre elas [caráter 121, 1 > 0]

- D40. Ausência de escama axilar na nadadeira pélvica [caráter 4, 0 > 1]
- D41. Presença de pequena projeção espiniforme na margem póstero-ventral do antorbital [caráter 55, 0 > 1]
- D42. Presença de apenas uma ossificação posterior ao olho, entre os infraorbitais 3 e 6 [caráter 62, 0 > 2]
- D43. Limite entre ceratohiais anterior e posterior com interdigitações conspícuas que recobrem região do canal [caráter 98, 0 > 2]
- D44. Ausência de pós-cleित्र 3 [caráter 126, 0 > 1]
- D45. Presença de entalhe na margem póstero-ventral do cleित्र formando ângulo reto [caráter 130, 0 > 3]
- D46. Ossos pélvicos contralaterais articulados através da margem ântero-medial do processo isquiático [caráter 141, 0 > 1]

**Sinapomorfias do clado formado por *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*:**

131. Ausência de bainha de escamas na nadadeira anal [caráter 6, 1 > 0]
132. Pseudotímpano delimitado dorsalmente por feixes da musculatura epaxial [caráter 11, 3 > 1]
133. Inserção da seção A2 do *adductor mandibulae* sobre vertical posterior à inserção da seção A1 [caráter 20, 1 > 0]
134. Presença de duas séries de dentes no dentário [caráter 79, 1 > 0]
135. Metapterigóide e quadrado separados na margem posterior da fenestra, com participação do simplético em sua delimitação [caráter 90, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

- A48. Presença de pós-cleित्र 3 [caráter 126, 1 > 0]
- A49. Cleित्र com margem póstero-ventral contínua, sem entalhes [caráter 130, 3 > 0]
- A50. Ossos pélvicos contralaterais não articulados entre si [caráter 141, 1 > 0]
- D47. Origem da seção A3 do *adductor mandibulae* restrita ao metapterigóide [caráter 22, 0 > 1]
- D48. Contato entre complexo neural e neurocrânio restrito ventralmente [caráter 113, 0 > 1]

D49. Presença de um par de projeções ventrais na margem ventral do segundo centro vertebral [caráter 115, 0 > 1]

D50. Pré- e pós-zigapófises delgadas e alongadas dorsalmente, com duas ou três projeções diminutas voltadas em direção à zigapófise adjacente formando superfície de encaixe, mas sem articulação efetiva entre as zigapófises [caráter 121, 0 > 1]

#### **Autapomorfias de *Lonchogenys*:**

136. Margens posteriores do *adductor operculi* e *levator operculi* na mesma vertical [caráter 35, 0 > 1]

137. Hipurais 1 e 2 fundidos [caráter 149, 0 > 1]

#### *Caracteres ambíguos:*

A51. Ausência de escama axilar na nadadeira pélvica [caráter 4, 1 > 0]

A52. Margem póstero-ventral do antorbital lisa, sem projeções [caráter 55, 1 > 0]

A53. Série infraorbital com seis infraorbitais [caráter 62, 2 > 0]

D51. Limite entre ceratohiais anterior e posterior com interdigitações conspícuas que recobrem região do canal [caráter 98, 0 > 2]

D52. Presença de apenas uma série de rastros branquiais no segundo ceratobranquial [caráter 109, 0 > 1]

#### **Sinapomorfias do clado formado por *Heterocharax* e *Hoplocharax*:**

138. Origem da seção A1 do *adductor mandibulae* incluindo pelo menos a metade ventral do ramo vertical do pré-opérculo [caráter 12, 2 > 0]

139. Seção Aw do *adductor mandibulae* pinada com sentido dorsal [caráter 24, 0 > 1]

140. Presença de um par de projeções ântero-dorsais na extremidade anterior do urohial [caráter 102, 0 > 1]

#### *Caracteres ambíguos:*

A54. Limite entre ceratohiais anterior e posterior liso na região onde passa o canal [caráter 98, 2 > 0]

D53. Ausência de escama axilar na nadadeira pélvica [caráter 4, 0 > 1]

D54. Presença de apenas uma ossificação posterior ao olho, entre os infraorbitais 3 e 6 [caráter 62, 0 > 2]

**Autapomorfias de *Hoplocharax*:**

141. Ausência de escamas pré-dorsais [caráter 2, 0 > 1]

142. Ausência de supraorbital [caráter 66, 0 > 1]

143. Presença de pequena projeção triangular na região posterior do ápice dorsal do hiomandibular [caráter 91, 0 > 1]

144. Concavidade posterior do opérculo presente e muito conspícua, delimitada por dois espinhos na margem do osso [caráter 94, 2 > 3]\*

145. Presença de placa dentígera no segundo faringobranquial [caráter 106, 1 > 0]

146. Presença de pequeno entalhe na margem póstero-ventral do cleitro [caráter 130, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

A55. Presença de duas séries de rastros no segundo ceratobranquial [caráter 109, 1 > 0]

D55. Presença de pequena projeção espiniforme e delgada volta póstero-ventralmente na margem póstero-ventral do antorbital [caráter 55, 0 > 1]

**Sinapomorfias de *Heterocharax*:**

147. Porção posterior do canalículo da linha lateral inclinada ventralmente [caráter 8, 0 > 1]

148. Presença de endentação no perfil medial do pré-maxilar [caráter 73, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

D56. Presença de apenas uma série de rastros branquiais no segundo ceratobranquial [caráter 109, 0 > 1]

## MONOFILETISMO DE CHARACINAE

Characinae como aqui definido (incluindo *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*) é sustentado por 11 sinapomorfias não ambíguas e quatro ambíguas. Dentre as sinapomorfias não ambíguas, cinco são propostas pela primeira vez neste estudo (sinapomorfia 1, ausência de escama axilar na nadadeira pélvica; sinapomorfia 3, presença de fenda lateral superficial na seção A2 do *adductor mandibulae*; sinapomorfia 4, presença de eixo vertical na margem anterior da seção A2 do *adductor mandibulae*; sinapomorfia 8, dois raios branquiostégios mais anteriores delgados, sem expansões em suas margens anteriores; sinapomorfia 11, ausência de elemento ósseo ímpar entre o ápice dorsal do primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal e seu respectivo raio). As outras seis já haviam sido propostas como sinapomorfias em níveis distintos do obtido aqui e são discutidas a seguir.

A presença de pseudotímpano anterior à primeira costela foi uma das quatro características utilizada por Lucena & Menezes (2003) para agrupar *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys*, *Phenacogaster*, *Priocharax* e *Roeboides*, embora ausente, segundo os autores, em *Gnathocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*. No presente estudo, o pseudotímpano foi verificado em todos os gêneros mencionados acima, inclusive *Gnathocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, mas foi observado também em muitas outras linhagens de Characiformes incluindo *Xenocharax*. Sua presença (sinapomorfia 2) resultou como uma sinapomorfia de Characinae, convergente em outros clados da ordem (e.g., Roestinae). O posicionamento do pseudotímpano no corpo (caráter 10), por outro lado, é uma característica que ajudou a definir clados na presente análise. A presença de pseudotímpano entre a região anterior à primeira costela e a segunda costela resultou como uma das sinapomorfias ambíguas de Characinae (sinapomorfia A1), enquanto que a restrição do pseudotímpano à região anterior à primeira costela é uma característica comum a *Gilbertolus*, *Roestes* e os Heterocharacini, e foi interpretada como uma sinapomorfia ambígua de Roestinae como redefinida aqui (sinapomorfia D20). É importante salientar, no entanto, que o posicionamento do pseudotímpano só resultou como sinapomorfias ambíguas em Characinae e Roestinae por que os táxons sem pseudotímpano foram codificados como



inaplicáveis para este caráter. Assim, a presença de pseudotímpano entre a região anterior à primeira costela e a segunda costela e a presença de pseudotímpano restrito à região anterior à primeira costela poderiam ser interpretadas como sinapomorfias adicionais de Characinae e Roestinae, respectivamente.

A extensão anterior da fossa do *dilatator* e, conseqüentemente, do *dilatator operculi* (sinapomorfia 5) foi considerada por Menezes (1976) como uma característica derivada em *Cynopotamus*, gênero no qual a porção anterior do músculo frequentemente ultrapassa a metade da órbita, principalmente nos exemplares de maior porte. Segundo o autor, esta característica seria diferente do estado encontrado em *Acestrocephalus* e *Galeocharax* em que a fossa do *dilatator operculi* é pequena e atinge apenas a metade da órbita. No presente estudo, no entanto, a condição encontrada em alguns representantes pequenos de *Cynopotamus* é muito similar àquela observada em exemplares grandes de *Acestrocephalus*, *Galeocharax* e outros gêneros incluídos aqui em Characinae. Por outro lado, a condição observada em todos os representantes desta subfamília (*dilatator operculi* atingindo pelo menos a metade da órbita) é distinta das outras linhagens de Characidae em que o *dilatator operculi* está restrito à região póstero-dorsal da órbita, constituindo uma sinapomorfia de Characinae.

A presença de neuromastos superficiais na cabeça e de sulcos conspícuos nos ossos infraorbitais foram consideradas duas características comuns a *Phenacogaster*, *Charax* e *Roeboides* (Malabarba & Lucena, 1995). A primeira foi proposta por Lucena (1998) como sinapomorfia do clado formado por *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides* (equivalente a Characinae no presente estudo), e a segunda como uma sinapomorfia do clado formado por *Charax* e *Roeboides* adquirida independentemente em *Phenacogaster*. No presente estudo, os sulcos nos ossos infraorbitais foram observados em representantes de todos os gêneros citados, sendo mais conspícuos nos exemplares de grande porte e em *Acestrocephalus*, *Charax*, *Phenacogaster* e *Roeboides*. Além disso, o estudo de microscopia eletrônica de varredura revelou que estes sulcos ou estrias ósseas estão associados à presença de linhas de neuromastos superficiais na cabeça. Assim, a presença destes neuromastos associados a sulcos na série infraorbital e nas superfícies dorsal e ventral da cabeça (sinapomorfia 6) foi considerada uma sinapomorfia de Characinae.

Uma das características utilizadas por Géry (1977) em sua chave dicotômica que auxilia na identificação de um grupo incluindo *Acanthocharax*, *Asiphonichthys* (=

*Charax*), *Charax*, *Cynopotamus*, *Eucynopotamus* (= *Roebooides*), *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys* e *Roebooides*, além de *Acestrorhynchus*, *Bramocharax*, *Exodon*, *Gilbertolus*, *Oligosarcus*, *Roeboexodon* e *Roestes*, é a presença de maxilar longo e completamente denteado. Lucena & Menezes (2003) haviam proposto a presença de mais de 20 dentes cônicos no maxilar como uma das características para agrupar *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys*, *Phenacogaster*, *Priocharax* e *Roebooides*, o que pode ser relacionado à presença do maxilar totalmente denteado citada por Géry (1977). Por outro lado, a grande amplitude de variação no número de dentes nos gêneros citados acima (i.e., de aproximadamente 15 dentes em *Hoplocharax* até cerca de 60 em *Acanthocharax*), a presença de mais de 20 dentes cônicos em representantes de outras linhagens de Characiformes (e.g., *Acestrorhynchus*, 25 dentes, *Hoplias*, 42 dentes, *Oligosarcus*, 26 dentes, *Roestes*, 43 dentes, *Salminus*, 32 dentes, todos os Cynodontinae, 50 a 64 dentes) e a existência de táxons com número de dentes próximo a 20 (e.g., *Brycon*, 18 dentes) dificultam a interpretação deste caráter em um contexto filogenético. Assim, deu-se ênfase aqui ao maior comprimento relativo da margem denteada do maxilar em relação à margem edêntula (sinapomorfia 7), que resultou como uma sinapomorfia de Characinae, apesar de presente também em muitas outras linhagens de Characiformes.

Menezes (1976) descreveu uma condição exclusiva em *Cynopotamus*, *Acestrocephalus* e *Galeocharax* em que os rastros branquiais mais próximos às extremidades do primeiro arco branquial são gradativamente mais laminares com espículas em relação aos rastros medianos que são alongados. A condição mais comum, segundo ele, é a presença de rastros alongados ao longo de todo o primeiro arco branquial, presente na maioria dos demais Characiformes. Menezes (1976) citou ainda a condição extrema em que todos os rastros são transformados em lamelas ósseas com espículas nos gêneros *Acestrorhynchus*, *Hoplias* e *Rhaphiodon* e considerou o estado em *Cynopotamus*, *Acestrocephalus* e *Galeocharax* uma condição intermediária entre elas. No presente estudo, verificou-se que a condição encontrada em *Cynopotamus*, *Acestrocephalus* e *Galeocharax* também está presente nos demais gêneros incluídos aqui em Characinae, apesar de menos conspícua em algumas espécies (sinapomorfia 9). Assim, constitui mais uma sinapomorfia desta subfamília.

Malabarba & Lucena (1995) citaram a presença de um processo póstero-ventral no cleitro como uma característica em comum entre *Phenacogaster*, *Charax* e

*Cynopotamus*, apesar de menos conspícuo em algumas espécies do primeiro gênero. Lucena (1998) propôs a presença desta projeção como uma sinapomorfia de um clado unindo os gêneros incluídos aqui em Characinae e *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*. Foi observado no presente estudo que, dentre os representantes do segundo grupo, esta característica está presente apenas em *Hoplocharax*. Assim, a presença de pequeno entalhe no cleitro que delimita uma projeção póstero-ventral (sinapomorfia 10) é proposta aqui como uma sinapomorfia de Characinae adquirida independentemente em *Hoplocharax*.

Outras duas características foram mencionadas por Lucena & Menezes (2003) em sua definição de Characinae. A primeira delas é a presença de uma gibosidade pré-dorsal em *Acanthocharax*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *Roeboides*. No presente estudo, a gibosidade típica de alguns gêneros de Characinae foi decomposta em dois caracteres distintos (caracteres 38 e 47), informativos em níveis menos inclusivos na subfamília (ver abaixo). A segunda característica mencionada por Lucena & Menezes (2003) é a retenção da nadadeira peitoral larval em exemplares jovens de até 41 mm CP, característica que não foi examinada no presente estudo por falta de material adequado. Segundo os autores, esta característica está presente em todos os gêneros incluídos aqui em Characinae além de *Priocharax*, o que sugere uma sinapomorfia adicional do clado representando esta subfamília (Lucena, 1998).

### **AS TRIBOS DE CHARACINAE E SUAS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS**

O presente estudo confirmou o monofiletismo de subunidades tradicionalmente reconhecidas em Characinae. O clado formado por *Charax* e *Roeboides* (Lucena, 1998; 2000a; Mirande, 2009), referido aqui como tribo Characini (FIG. 53), é sustentado por seis sinapomorfias não ambíguas, três das quais já propostas por Lucena (1998) para definir este grupo: presença de apenas um infraorbital na região dos infraorbitais 4 e 5 (sinapomorfia 28), presença de grande entalhe e projeção na região ântero-ventral do cleitro (sinapomorfia 30) e extremidade anterior do osso pélvico ultrapassando anteriormente a margem posterior do cleitro (sinapomorfia 31). Segundo Lucena (1998), outra sinapomorfia de *Charax* e *Roeboides* é a presença de expansões ósseas na barra epifisial, convergente em *Cynopotamus*. No presente estudo, esta característica é uma sinapomorfia adicional de Characini (sinapomorfia A8), embora ambígua por reverter

em um grupo de espécies de *Charax*. Outra sinapomorfia não ambígua de Characini proposta aqui é a presença dos primeiros pterigióforos da nadadeira anal sinuosos (sinapomorfia 32), que pode estar relacionado a uma sinapomorfia de *Charax* e *Roeboides* sugerida por Lucena (1998) representando a presença de quatro ou mais pterigióforos da nadadeira anal anteriores ao primeiro espinho hemal. Vale salientar ainda como sinapomorfia adicional de Characini a presença de espinho supraoccipital muito desenvolvido em *Charax* e *Roeboides*, formando uma gibosidade muito pronunciada nestes gêneros (sinapomorfia 27).

Os gêneros *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*, incluídos em Cynopotaminae por Menezes (1976), resultaram em um grupo monofilético no presente estudo com base em oito sinapomorfias não ambíguas (FIG. 53). Duas delas já haviam sido propostas como características deste grupo por Menezes (1976): presença de escamas espinóides (*sensu* Roberts, 1993), referidas por ele como ctenóides (sinapomorfia 53) e ausência de rinosfenóide (sinapomorfia 57). Uma terceira característica utilizada por Menezes (1976) para definir o grupo é a presença de orbitosfenóide com expansão ventral articulada ao paresfenóide (sinapomorfia D12), que resultou no presente estudo como uma sinapomorfia adicional de *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*, embora ambígua por estar ausente no primeiro gênero segundo a codificação empregada aqui (veja “Descrição e Discussão dos Caracteres”). Duas sinapomorfias destes três gêneros obtidas no presente estudo representam reversões de sinapomorfias de Characinae (sinapomorfia 54, presença de escama axilar na nadadeira pélvica; sinapomorfia 56, ausência de eixo na margem anterior da seção A2 do *adductor mandibulae*). Outra sinapomorfia de *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax* é o formato característico de seu pseudotímpano (sinapomorfia 55), delimitado dorsalmente tanto pelo *lateralis superficialis*, mais anteriormente, quanto pelo *obliquus superioris*, mais posteriormente, característica já mencionada por Lucena (1998). Mirande (2009) também propôs um clado formado por *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*, mas as sinapomorfias sustentando este clado não foram explicitadas.

Menezes (1976) propôs que *Acestrocephalus* e *Galeocharax* formassem um grupo monofilético, irmão de *Cynopotamus*, por compartilharem quatro características: presença de cleitro sinuoso, presença de série interna de dentes no dentário, presença de espinho do esfenótico proeminente e fossa do *dilatator operculi* reduzida. Lucena (1998) obteve a mesma relação de grupo-irmão entre *Acestrocephalus* e *Galeocharax*,

hipótese corroborada no presente estudo (FIG. 53). Aqui, o clado formado por estes dois gêneros é sustentado por sete sinapomorfias não ambíguas, duas das quais já mencionadas por Menezes (1976): presença de duas séries de dentes no dentário (sinapomorfia 72) e ausência de entalhe e projeção na margem póstero-ventral do cleitro (sinapomorfia 74). Esta última representa uma reversão de uma sinapomorfia de Characinae, e outras duas (sinapomorfia 70, superfície dorsal do crânio plana ao longo de toda sua extensão; sinapomorfia 75, lamela medial do osso pélvico maior do que a lateral) representam reversões de sinapomorfias de um clado mais inclusivo em Characinae formado por *Acanthocharax*, *Acestrocephalus*, *Charax*, *Cynopotamus*, *Galeocharax* e *Roeboides*. Outras duas sinapomorfias de *Acestrocephalus* e *Galeocharax* estão relacionadas ao prolongamento longitudinal da cabeça (sinapomorfia 69, região anterior do mesetmóide mais comprida do que larga; sinapomorfia 71, ramificação anterior do canal no infraorbital 6 alongada anteriormente) e ao aumento na dentição associada aos arcos branquiais (sinapomorfia 73, presença de placa dentígera no segundo faringobranquial). A hipótese de grupo-irmão obtida por Menezes (1976), Lucena (1998) e o presente estudo não corresponde à relação proposta por Mirande (2009), que agrupou *Cynopotamus* e *Galeocharax* em um clado, irmão de *Acestrocephalus*.

O posicionamento de *Acanthocharax* era considerado incerto até o presente, já que foi relacionado ao clado formado por *Charax* e *Roeboides* na análise de Lucena (1998) com base em dois caracteres, mas após reinterpretação destes, resultou em uma politomia basal com *Phenacogaster*, o clado incluindo *Charax* e *Roeboides*, e o clado com *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax* (Lucena, 2000a). No presente trabalho, *Acanthocharax* foi mais relacionado ao clado formado por *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax* e este grupo é referido à partir daqui como tribo Cynopotamini, com *Acanthocharax* como gênero mais basal (FIG. 53). Seis sinapomorfias não ambíguas sustentam o monofiletismo desta tribo, uma delas mencionada por Menezes (1976) para caracterizar *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*: presença de uma calha ao longo da superfície dorsal do ectopterigóide (sinapomorfia 45). Outras sinapomorfias parecem relacionadas a modificações na musculatura relacionadas ao posicionamento das maxilas (sinapomorfia 42, inserção das seções A1 e A2 do *adductor mandibulae* sobre a mesma vertical; sinapomorfia 43, fenda de inserção do *protractor hyoidei* e *intermandibularis* anterior à seção Aw do *adductor mandibulae*) e nos arcos branquiais (sinapomorfia 46, presença de duas séries

de rastros no segundo ceratobranquial; sinapomorfia 47, placa ventral faríngea longitudinalmente alongada alcançando a extremidade posterior do quinto ceratobranquial).

No presente estudo, as tribos Characini e Cynopotamini formam um grupo monofilético com base em nove sinapomorfias não ambíguas (FIG. 53). A redução da seção A1 do *adductor mandibulae* (sinapomorfia 19) característica de representantes de Characinae (e.g., Howes, 1976; Lucena, 1993) é uma delas. Uma sinapomorfia derivada exclusivamente no clado formado por Characini e Cynopotamini é a ausência de abas laterais proeminentes no mesetmóide (sinapomorfia 20). Outra sinapomorfia é a presença de uma inflexão dorsal na superfície dorsal do neurocrânio (sinapomorfia 21) que forma uma gibosidade típica de alguns Characinae (Lucena & Menezes, 2003), característica revertida no clado formado por *Acestrocephalus* e *Galeocharax*. O prolongamento anterior da expansão lamelar lateral do osso pélvico até a extremidade anterior deste osso (sinapomorfia 26) é uma sinapomorfia adicional de Characini e Cynopotamini também revertida no clado incluindo *Acestrocephalus* e *Galeocharax*. Esta característica ajudou a agrupar *Charax*, *Cynopotamus* e *Roeboides* em um grupo monofilético na análise de Toledo-Piza (2007) a cerca das relações em *Acestrorhynchus*. Por fim, a redução do espaço entre os ramos do hipohial dorsal a uma fenda estreita (sinapomorfia 23) é uma sinapomorfia do clado formado por Characini e Cynopotamini cujo estado extremo (sinapomorfia 59) é a fusão dos ramos do hipohial dorsal derivada no clado formado por *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*.

*Phenacogaster* representa o gênero mais basal de Characinae (FIG. 53), e neste contexto é interessante salientar algumas características consideradas generalizadas nos demais Characidae e presentes também em *Phenacogaster* (e.g., caráter 12, origem da seção A1 do *adductor mandibulae* expandida dorsalmente no ramo vertical do pré-opérculo; caráter 37, presença de abas laterais conspícuas no mesetmóide; caráter 96, espaço entre os ramos do hipohial dorsal amplo e redondo; caráter 98, limite entre ceratohiais anterior e posterior liso, sem interdigitações conspícuas na região do canal) em contraposição às sinapomorfias de Characinae listadas acima, todas presentes em *Phenacogaster*. Seguindo a lógica da nomenclatura empregada nas tribos Characini e Cynopotamini, propõe-se aqui uma nova tribo, Phenacogasterini, para agrupar os representantes deste gênero. Apesar de Phenacogasterini atualmente conter apenas o gênero *Phenacogaster*, este é muito diverso e ainda não totalmente conhecido sob o

ponto de vista taxonômico, com muitas espécies ainda por serem descritas (e.g., Lucena, Z., 2003; Lucena, Z. & Gama, 2007).

### RELAÇÕES DE CHARACINAE COM OUTROS CHARACIFORMES

Apesar de não constituir o objetivo principal desta análise, esperava-se estimar através dela quais grupos de Characiformes poderiam estar mais relacionados a Characinae. As relações de Characinae com os demais representantes da ordem incluídos no presente estudo não foram totalmente estabelecidas, já que o clado que corresponde a esta subfamília resultou em uma politomia incluindo *Astyanax*, *Gymnocorymbus*, *Tetragonopterus* e um clado com *Hyphessobrycon*, *Cheirodon* e *Odontostilbe* (FIG. 52, clado 27). Este clado é sustentado apenas por uma sinapomorfia não ambígua (caráter 128) que representa a presença de expansão membranosa na margem posterior do pós-cleitro 3. Esta característica, apesar de não observada em *Tetragonopterus*, foi interpretada como uma sinapomorfia do clado 27, adquirida independentemente em *Hemiodus*, *Serrasalmus* e os caracídeos lepidofágos *Exodon*, *Bryconexodon* e *Roeboexodon*. Outros sete caracteres ambíguos também sustentam este clado, a maioria com otimizações complexas no cladograma obtido, e devem ser analisados em um contexto mais amplo de Characidae para se determinar em quais níveis realmente constituem sinapomorfias.

Hipóteses mais antigas a cerca das relações de Characinae com os demais Characiformes relacionaram esta subfamília a táxons atualmente não incluídos em Characidae. Howes (1976), por exemplo, propôs que Characini (= Characinae redefinido aqui) fosse mais relacionado à Cynodontini (= *Cynodon*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Roestes*) com base na redução da seção A1 do *adductor mandibulae* e uma divisão do músculo *sternohyoideus*, componente da musculatura hióide não incluída aqui. No presente estudo, verificou-se que apesar da seção A1 do *adductor mandibulae* ser, de fato, reduzida nos representantes de Cynodontinae, *Roestes*, *Gilbertolus* e nos Characinae, esta característica foi adquirida independentemente nestes grupos além de representantes de outras linhagens como *Cheirodon*, *Hemiodus*, *Iguanodectes* e *Serrasalmus*. Além disso, apesar da musculatura hióide não ter sido abordada na presente análise, o exame preliminar do *sternohyoideus* em diversas linhagens de Characiformes revelou que este músculo está subdividido em dois ventres

distintos em mais linhagens da ordem do que o observado por Howes (1976), e somente um estudo mais detalhado destes músculos em um contexto amplo nos Characiformes estabelecerá em quais níveis esta característica é uma sinapomorfia. Vale mencionar ainda que, na análise apresentada aqui, Cynodontidae como considerado por Howes (1976) e Lucena & Menezes (1998) não resultou em um grupo monofilético (ver abaixo), sendo *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* (= Cynodontinae) mais relacionados à *Acestrorhynchus* com base em nove caracteres não ambíguos, como sugerido por Lucena (1993) e Toledo-Piza (2007).

Géry (1977) também relacionou Characini (= Characinae *sensu* Lucena & Menezes, 2003 incluindo *Exodon*, *Gilbertolus*, *Roeboexodon* e *Roestes*) a Characiformes não Characidae em sua classificação, que incluiu Acestrorhynchini (= *Acestrorhynchus* e *Oligosarcus*) como mais relacionada à primeira tribo em uma subfamília “Characinae” com base em características plesiomórficas relacionadas ao hábito predador (e.g., maxilar longo e quase totalmente denteado, presença de dentes cônicos e caninos). Enquanto que a hipótese de relação entre *Acestrorhynchus* e *Oligosarcus* já foi questionada por Menezes & Géry (1983), segundo os resultados obtidos aqui, Characinae não é relacionado nem a *Acestrorhynchus*, proposto como grupo-irmão de Cynodontinae, nem a *Oligosarcus*, que resultou em um clado relacionado a outros Characidae predadores (i.e., *Brycon* e *Salminus*).

Hipóteses mais recentes, por outro lado, têm relacionado táxons incluídos aqui em Characinae a outros representantes de Characidae, principalmente gêneros tradicionalmente incluídos em “Tetragonopterinae” e atualmente considerados *incertae sedis* na família (*sensu* Lima *et al.*, 2003), o que se aproxima mais dos resultados obtidos no presente estudo. Com base na presença de ganchos na nadadeira anal de machos adultos e na ausência de supraorbital, Malabarba & Weitzman (2003) propuseram que Characinae *sensu* Lucena & Menezes (2003) fosse incluído em um grande subgrupo de Characidae com outras subunidades da família. A análise de Moreira (2007) não reuniu os três representantes de Characinae (*Charax*, *Galeocharax* e *Phenacogaster*) em um grupo monofilético, mas relacionou *Charax* e *Galeocharax* a *Oligosarcus*, e *Phenacogaster* a um clado contendo representantes de Cheirodontinae, Rhoadsiinae e outros Characidae *incertae sedis* (*sensu* Lima *et al.*, 2003). Mirande (2009) relacionou *Bryconexodon*, *Exodon* e *Roeboexodon* à Characinae como redefinido aqui, levando-o a incluir estes três gêneros na subfamília. Além disso, sua definição de Characinae incluindo *Bryconexodon*, *Exodon* e *Roeboexodon* foi proposta como mais



relacionada à Rhoadsiinae, subfamília não incluída na presente análise, e o clado formado foi relacionado a outro contendo diversas linhagens de Characidae representando Aphyocharacinae, Cheirodontinae e Stevardiinae, entre outras. No presente estudo, *Bryconexodon*, *Exodon* e *Roeboexodon* também resultaram em um grupo monofilético (ver abaixo), porém não relacionados aos Characinae como proposto por Mirande (2009).

Do ponto de vista molecular, apenas três trabalhos foram publicados em um amplo contexto em Characiformes e, de maneira geral, incluíram poucos representantes de Characinae. Ortí & Meyer (1997) incluíram somente *Cynopotamus* em sua análise que resultou como grupo-irmão de *Cheirodon* e estes mais relacionados ao clado formado por *Corynopoma* e *Gephyrocharax*, atualmente representantes de Stevardiinae, em um clado mais inclusivo contendo também *Aphyocharax*, *Astyanax*, *Oligosarcus*, *Poptella* e *Tetragonopterus*. Isso sugere um relacionamento próximo entre Characinae e Cheirodontinae, além de Stevardiinae e outras subfamílias como Aphyocharacinae, Stethaprioninae e Tetragonopterinae e gêneros *incertae sedis* (*sensu* Lima *et al.*, 2003). Calcagnotto *et al.* (2005) incluíram apenas *Roeboides* como representante de Characinae, que resultou como o grupo-irmão de *Exodon* e estes, por sua vez, mais relacionados a Cheirodontinae em um clado que é grupo-irmão de outro contendo representantes de Glandulocaudinae, Stevardiinae e gêneros *incertae sedis*. A análise molecular mais abrangente no que diz respeito a Characinae foi apresentada por Javonillo *et al.* (2010), em que *Cynopotamus*, *Galeocharax*, *Phenacogaster* e *Roeboides* compõem um grupo monofilético irmão de *Tetragonopterus* e este clado é relacionado a *Exodon*, *Aphyocharax* e Cheirodontinae em clados sequencialmente mais inclusivos, compondo um grande grupo designado por estes autores como “Clado B”. Apesar de ainda escassas, todas as análises moleculares já publicadas reforçam a hipótese apresentada aqui de um maior relacionamento de Characinae com outras subfamílias de Characidae do que com representantes de Acestrorhynchidae ou Cynodontidae como havia sido proposto anteriormente.

### **HETEROCHARACINI E O MONOFILETISMO DE CYNODONTIDAE**

Géry (1966) criou a tribo Heterocharacini para abrigar *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, gêneros que, segundo ele, incluem caracídeos “pigmeus”

(Géry, 1977). No presente estudo, estes três gêneros resultaram em um grupo monofilético (FIG. 53), sustentado por cinco sinapomorfias não ambíguas e sete ambíguas. Uma das sinapomorfias não ambíguas é o formato único do pseudotímpano nestes táxons (sinapomorfia 132), delimitado dorsalmente por feixes da musculatura epaxial. Duas estão relacionadas às maxilas (sinapomorfia 133, inserção da seção A2 do *adductor mandibular* localizada posteriormente à inserção da seção A1; sinapomorfia 134, presença de duas séries de dentes no dentário) e as outras duas refletem simplificações ou reduções anatômicas como a perda da bainha de escamas na nadadeira anal (sinapomorfia 131) e a participação do simplético na margem póstero-ventral da fenestra metapterigóide-quadrado com a diminuição e separação destes ossos (sinapomorfia 135).

Dentre estes três gêneros, *Heterocharax* e *Hoplocharax* incluem os representantes de menor porte e formam um clado no presente estudo sustentado por três sinapomorfias não ambíguas e outras três ambíguas (FIG. 53). Das três não ambíguas, duas são relacionadas ao músculo *adductor mandibulae* (sinapomorfia 138, origem da seção A1 expandida dorsalmente no ramo vertical do pré-opérculo; sinapomorfia 139, seção Aw pinada com sentido dorsal) e a outra é a presença de um par de projeções ântero-dorsais na extremidade anterior do urohial (sinapomorfia 140). As três sinapomorfias ambíguas do clado *Heterocharax* e *Hoplocharax* são associadas a outras simplificações das escamas e esqueleto como a ausência de escama axilar na nadadeira pélvica (sinapomorfia D53), a presença de apenas uma ossificação ocupando a região dos infraorbitais 4 e 5 (sinapomorfia D54) e a ausência de interdigitações entre os ceratohiais anterior e posterior na região do canal (sinapomorfia A54).

Com base no formato geral do crânio e da musculatura associada, Howes (1976) foi o primeiro a sugerir que *Gnathocharax* fosse mais relacionado a *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* do que a *Gilbertolus* e *Roestes* como era tradicionalmente considerado (e.g., Géry, 1977). Uma relação mais próxima entre *Gnathocharax* e o grupo formado por *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* também foi proposta por Lucena (1998, 2000a) em seus estudos focados no gênero *Roeboides*. Na presente análise, *Gnathocharax* resultou como grupo-irmão do clado formado por *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* (FIG. 53), com base em seis sinapomorfias não ambíguas e oito ambíguas. Assim, a tribo Heterocharacini é aqui expandida para incluir *Gnathocharax*, e será usada para designar o clado contendo estes quatro gêneros. Uma das sinapomorfias não ambíguas de Heterocharacini, derivada exclusivamente neste

grupo, é a presença de uma expansão ventral em forma de crescente no perfil distal da série de dentes do maxilar, na região dos dentes mais anteriores (sinapomorfia 114). Um caráter similar já havia sido incluído nas análises de Lucena (1998, 2000a) como uma característica unindo os quatro gêneros incluídos aqui em Heterocharacini. Outras quatro sinapomorfias não ambíguas desta tribo são a perda do espinho póstero-lateral do pterótico (sinapomorfia 113), ausência de supra pré-opérculo (sinapomorfia 115), radiais distais da nadadeira anal progressivamente mais cartilagosos posteriormente em exemplares adultos (sinapomorfia 116) e peça terminal da nadadeira anal cartilaginosa (sinapomorfia 117), características relacionadas ao tamanho diminuto do corpo e à perda de estruturas ossificadas típicas de caracídeos de maior porte que podem ser relacionadas a eventos de truncamento ontogenético (ver abaixo).

Muitas das características utilizadas por Géry (1966) para reunir *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* não podem ser empregadas em uma análise filogenética por constituírem extremos de gradientes quando outros representantes de Characidae são examinados (e.g., tamanho do corpo reduzido, olho grande, focinho curto, fontanelas muito desenvolvidas). Outras, por outro lado, foram incluídas aqui embora nem todas tenham resultado como sinapomorfias deste clado, sendo informativas em níveis mais inclusivos do cladograma. A presença de pseudotímpano foi utilizada por Géry (1966) para definir o grupo incluindo *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, mas é interpretada aqui como uma sinapomorfia de Roestinae em sua nova definição (sinapomorfia 89), incluindo Heterocharacini como redefinida no presente estudo e um clado com *Gilbertolus* e *Roestes* referido aqui como tribo Roestini (FIG. 53). Em todos estes táxons, o pseudotímpano está restrito à região anterior à primeira costela (sinapomorfia D20), sendo que nos três gêneros mais basais (*Gilbertolus* e *Roestes*, compondo a tribo Roestini, e *Gnathocharax*) o hiato muscular é delimitado dorsalmente pelo *obliquus superioris* (sinapomorfia 90), enquanto que em *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* o hiato é delimitado dorsalmente por feixes da musculatura epaxial (sinapomorfia 132).

Géry (1966) mencionou também a presença de espinho no ângulo do pré-opérculo (sinapomorfia 93) como característica de *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, encontrada também em *Acanthocharax*, *Gilbertolus*, *Gnathocharax* e *Roestes*. A existência de um espinho no pré-opérculo, no entanto, foi interpretada aqui como mais uma sinapomorfia de Roestinae, adquirida independentemente em *Acanthocharax*. Outra característica utilizada por Géry (1966) na diagnose do grupo

incluindo *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* é a presença de um entalhe na margem posterior do opérculo (sinapomorfia 94) que é margeado dorsal e ventralmente por dois espinhos muito desenvolvidos em *Hoplocharax*. Este entalhe está presente também em *Gilbertolus* e *Roestes* e no presente estudo resultou como outra sinapomorfia de Roestinae, derivada exclusivamente nesta subfamília.

De forma independente ao presente estudo, Mirande (2009) propôs recentemente uma hipótese de intra-relações de Characidae em que *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* formaram um grupo monofilético distinto, não incluído com representantes de Characinae, levando-o a elevar a tribo Heterocharacini *sensu* Géry (1966) ao nível de subfamília. As relações deste grupo com *Gnathocharax*, *Gilbertolus* ou *Roestes*, no entanto, não foram abordadas por este autor já que estes gêneros não foram incluídos em sua análise. Na análise de Mirande (2009), *Lonchogenys* resultou como grupo irmão de *Heterocharax*, hipótese não corroborada no presente estudo (FIG. 53). Assim como ocorreu com alguns dos caracteres propostos por Géry (1966) para reunir *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* em um grupo, algumas das sinapomorfias propostas por Mirande (2009) para reunir estes três gêneros são interpretadas aqui como características de clados mais inclusivos abrangendo também *Gnathocharax* e Roestini, como a presença de espinho no ângulo do pré-opérculo (sinapomorfia 93), já discutida acima. Outras sinapomorfias de *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* segundo Mirande (2009) foram interpretadas como plesiomorfias na presente análise, como a presença de uma terceira fossa pós-temporal (caráter 48), presença de dentes cônicos (caráter 72), e presença de dentes ocupando mais da metade do comprimento do maxilar (caráter 76).

Lucena & Menezes (1998) propuseram a subfamília Roestinae para abrigar os gêneros *Gilbertolus* e *Roestes*, tradicionalmente relacionados aos Characinae por causa de similaridades principalmente com *Acanthocharax*, *Charax* e *Heterocharax* (e.g., Menezes, 1974; Géry, 1977). Lucena & Menezes (1998) propuseram sete sinapomorfias não ambíguas para Roestinae, além de quatro baseadas em caracteres ambíguos. Segundo os autores, há grande similaridade morfológica entre membros do clado formado por *Gilbertolus* e *Roestes* e o conjunto incluindo *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*. Assim, dois dos caracteres que constituem sinapomorfias não ambíguas do clado *Gilbertolus* e *Roestes* (Lucena & Menezes, 1998) foram incluídas aqui (caráter 43, estado 1: presença de pequeno entalhe e projeção na margem posterior do orbitosfenóide; caráter 60, estado 2: infraorbital 2 com projeção óssea

robusta que se encaixa no canal látero-sensorial do infraorbital 1) com estados adicionais contemplando a condição similar encontrada em *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* (caráter 43, estado 2: presença de grande entalhe e projeção na margem posterior do orbitosfenóide; caráter 60, estado 1: infraorbital 2 com projeção ântero-ventral formando pequena aba óssea em contato com o canal látero-sensorial do infraorbital 1).

Lucena & Menezes (1998) propuseram também que o clado formado por *Gilbertolus* e *Roestes* seria mais relacionado aos gêneros tradicionalmente incluídos em Cynodontinae (*Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon*), compondo a família Cynodontidae, com base em quatro caracteres não ambíguos e outros cinco ambíguos. No presente estudo, foram incluídos representantes de todos os gêneros incluídos em Cynodontidae por Lucena & Menezes (1998), mas estes não formaram um grupo monofilético (FIG. 52), com *Roestes* e *Gilbertolus* mais próximos a Heterocharacini, e Cynodontinae (FIG. 52, clado 4) mais relacionado a *Acestrorhynchus*. Três dos caracteres propostos por Lucena & Menezes (1998) como sinapomorfias de Cynodontidae foram incluídos aqui e resultaram em homoplasias entre os gêneros de Cynodontinae e *Gilbertolus* ou entre esta subfamília e *Gilbertolus*, *Gnathocharax* e *Roestes* (caracteres 126, 135 e 136).

A análise de Lucena & Menezes (1998) resultou em uma relação de grupo-irmão entre Cynodontidae e Acestrorhynchidae sustentada por quatro caracteres não ambíguos e três ambíguos. Dois dos caracteres não ambíguos (superfície lateral do maxilar rugosa e canal maxilar subdividido na extremidade distal do maxilar) não foram incluídos no presente estudo seguindo a argumentação apresentada por Toledo-Piza (2007) de que é difícil interpretar estes caracteres em um contexto mais amplo em Characiformes. Os outros dois caracteres não ambíguos foram incluídos aqui, sendo que um deles (caráter 118, origem dos ossos intermusculares imediatamente após o crânio) resultou como uma sinapomorfia do clado formado por *Acestrorhynchus*, *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* (FIG. 52, clado 3), adquirida independentemente em *Gilbertolus*. O outro (caráter 150, disposição dos hipurais 2 e 3) foi reinterpretado em relação à codificação empregada por Lucena & Menezes (1998) e inclui aqui um estado exclusivo dos gêneros *Gilbertolus*, *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax*, *Lonchogenys* e *Roestes* (estado 1: hipurais 2 e 3 justapostos, mas não fundidos) e outro exclusivo do clado formado por *Acestrorhynchus*, *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* (estado 2: hipurais 2 e 3 fundidos), constituindo, respectivamente, uma sinapomorfia de Roestinae

(como redefinido aqui) e outra do clado unindo *Acestrorhynchus* e Cynodontinae (FIG. 52, clado 3). Os três caracteres ambíguos sugeridos como sinapomorfias de Acestrorhynchidae e Cynodontidae por Lucena & Menezes (1998) possuem reversões no clado formado por *Gilbertolus* e *Roestes* em sua análise e são interpretados aqui como sinapomorfias não ambíguas de *Acestrorhynchus*, *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* (caracteres 82, 100 e 104).

A presença de ganchos na nadadeira anal de machos adultos (caráter 148) em *Gilbertolus* e *Roestes*, mas sua ausência em *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* levou Malabarba & Weitzman (2003) a sugerirem que a relação entre estes gêneros proposta por Lucena & Menezes (1998) deveria ser revista, já que a presença destes ganchos é uma característica derivada encontrada principalmente em linhagens da família Characidae. Mais tarde, em estudo filogenético das espécies de *Acestrorhynchus*, Toledo-Piza (2007) também sugeriu que este gênero é mais próximo a Cynodontinae e que *Gilbertolus* e *Roestes* são mais relacionados a representantes de Characidae. O presente trabalho fornece evidências adicionais que corroboram a hipótese de que Cynodontidae como proposto por Lucena & Menezes (1998) não constitui um grupo monofilético, com *Cynodon*, *Hydrolycus* e *Rhaphiodon* mais relacionados à *Acestrorhynchus* e os gêneros *Gilbertolus* e *Roestes* formando o grupo-irmão da tribo Heterocharacini, uma subunidade de Characidae.

### **AS RELAÇÕES DE *PRIOCHARAX*, CARACTERES REDUTIVOS, E MINIATURIZAÇÃO**

A hipótese apresentada por Lucena (1998) foi a única a incluir *Priocharax* em um contexto filogenético e propôs este gênero como grupo-irmão de um clado formado por todos os demais gêneros incluídos por Lucena & Menezes (2003) em Characinae. No presente estudo, a inclusão de *Priocharax* como um táxon terminal na análise resultou em 100 árvores igualmente parcimoniosas com parâmetros idênticos aos obtidos na análise sem a inclusão de *Priocharax* ( $L = 697$ ,  $IC = 0.30$ ,  $IR = 0.74$ ). A topologia do consenso estrito é muito similar à obtida sem *Priocharax*, com exceção do clado incluindo *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, ao qual *Priocharax* foi relacionado em uma politomia (Fig 52, área em destaque). Esta politomia reflete o grande aumento no número de árvores igualmente parcimoniosas obtidas (de 50 para

100) quando se inclui *Priocharax* na análise. *Priocharax* é considerado aqui como pertencente à Heterocharacini, em Roestinae, com base em cinco sinapomorfias relacionadas a estes táxons, apesar de suas relações com *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* não serem resolvidas quando incluído na análise. *Priocharax* possui o pseudotímpano restrito à região anterior à primeira costela (sinapomorfia D20) e delimitado dorsalmente por feixes da musculatura epaxial (sinapomorfia 132), características interpretadas aqui como sinapomorfias de Roestinae e do clado contendo *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, respectivamente.

Do ponto de vista osteológico, duas características observadas em *Priocharax* também relacionam este gênero a representantes de Roestinae: a primeira não pôde ser observada diretamente em *Priocharax* no presente estudo, já que o esqueleto axial dos exemplares diafanizados não ficaram bem corados. No entanto, Weitzman & Vari (1987) ilustraram e descreveram uma modificação do *os suspensorium* de *Priocharax* em que este elemento é excepcionalmente grande e alongado anteriormente atingindo a margem anterior do terceiro centro vertebral. Esta característica foi interpretada aqui como uma sinapomorfia de Roestinae (sinapomorfia 95) e *Priocharax* foi codificado com o estado 1 com base na informação da literatura. A disposição dos hipurais 2 e 3 justapostos ao longo de toda sua extensão (sinapomorfia 96) é mais uma característica interpretada aqui como sinapomorfia de Roestinae e que pôde ser observada em *Priocharax*. O orbitosfenóide de pelo menos um exemplar examinado parece possuir o entalhe em sua margem posterior, presente em Roestinae (caráter 43), mas esta é uma característica de difícil visualização em *Priocharax* e optou-se por codificá-la como inaplicável neste gênero. Como verificado no presente estudo e já mencionado anteriormente por Weitzman & Vari (1987) na descrição de *Priocharax*, o restante do esqueleto neste gênero é predominantemente cartilaginoso, com os poucos elementos calcificados geralmente em conformações distintas das encontradas na maior parte dos adultos de outros táxons examinados.

Segundo Weitzman & Vari (1987), *Priocharax* apresenta muitas características anatômicas (i.e., escamas esparsas pelo corpo, diminuição no número de raios pélvicos, supressão da linha lateral e da série infraorbital) associadas a caracteres redutivos, que são aqueles que representam diminuição no número de escamas e raios, simplificação da dentição, redução ou supressão do sistema látero-sensorial, perda de ossos, dentre outros (Myers, 1958). Estas características geralmente acompanham uma diminuição no tamanho do corpo em relação a táxons relacionados (Myers, 1958; Weitzman & Fink,

1983), o que faz com que sejam indicadoras de processos de miniaturização. Estes processos são geralmente associados a eventos de truncamento ontogenético (Britz & Conway, 2009) e tem grande importância evolutiva por gerar diversidade morfológica (Myers, 1958; Weitzman & Fink, 1983; 1985; Weitzman & Vari, 1987; Zanata & Vari, 2005).

Treze caracteres representando características redutivas foram levantados no presente estudo, informativos em diversos níveis tanto em Characinae quanto em Roestinae, principalmente nos Heterocharacini. Uma das sinapomorfias da tribo Characini (*Charax* e *Roeboides*), por exemplo, é a redução ou perda de ossos infraorbitais posteriores ao olho, provavelmente do infraorbital 4 (sinapomorfia 28, adquirido independentemente em Heterocharacini). Outras características representam autapomorfias ou sinapomorfias em potencial de alguns gêneros como ausência de escamas na região pré-dorsal em *Acanthocharax* (sinapomorfia 48, adquirido independentemente em *Hoplocharax*), perda da ramificação anterior do canal no infraorbital 6 nas espécies de *Charax* (sinapomorfia 35), perda do espinho póstero-ventral no pterótico (sinapomorfia D2, adquirido independentemente em *Gnathocharax*, *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*) e participação do simplético na margem póstero-ventral da fenestra metapterigóide-quadrado decorrente da redução destes ossos (sinapomorfia 16, adquirido independentemente em *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys* além de *Gilbertolus*), os dois últimos observados em *Phenacogaster*. No contexto de Characinae, vale ainda mencionar a retenção da nadadeira larval em jovens de alguns dos gêneros (Lucena & Menezes, 2003) que pode constituir uma sinapomorfia adicional da subfamília apesar de não verificada diretamente neste estudo.

Dentre os Heterocharacini, além dos caracteres redutivos informativos nos níveis supra-genéricos, cabe ainda destacar algumas características redutivas interpretadas aqui como autapomorfias de gêneros incluídos na tribo. *Hoplocharax* possui duas autapomorfias redutivas: ausência de escamas pré-dorsais (sinapomorfia 141, adquirido independentemente em *Acanthocharax*) e ausência de supraorbital (sinapomorfia 142, adquirido independentemente em *Gnathocharax*). *Gnathocharax*, por sua vez, possui quatro autapomorfias redutivas incluindo perda do infraorbital 6 (sinapomorfia 121), perda do supraorbital (sinapomorfia 122, adquirido independentemente em *Hoplocharax*) e perda dos pós-cleitros 1 e 2 (sinapomorfias 128 e 129). Vale mencionar também que *Gnathocharax* e *Hoplocharax* possuem linha lateral interrompida, uma característica redutiva que não foi incorporada na análise. Os caracteres redutivos não



são, por outro lado, restritos a membros de Heterocharacini, uma tribo que tipicamente abriga peixes diminutos ou miniatura (Géry, 1966), mas ocorrem também nos gêneros relacionados *Gilbertolus* e *Roestes* cujos representantes podem atingir cerca de 13 cm CP e 19 cm CP, respectivamente (Menezes & Lucena, 1998). Nenhum destes dois gêneros possui o pós-cleito 3 (sinapomorfia A29, adquirido independentemente em *Gnathocharax*), e *Gilbertolus* não possui também o pós-cleito 2 (sinapomorfia 111, adquirido independentemente em *Gnathocharax*) além de apresentar o simplético compondo parte da margem póstero-ventral da fenestra metapterigóide-quadrado (sinapomorfia 109) como *Heterocharax*, *Hoplocharax* e *Lonchogenys*, além de *Phenacogaster*.

Em uma revisão sobre os peixes miniatura da região neotropical, Weitzman & Vari (1988) mencionaram que a América do Sul abriga o maior número de espécies miniatura de água doce em toda a região tropical. Eles listaram 85 espécies consideradas miniatura em um sentido estrito (i.e., espécies cujos adultos não ultrapassam 25 mm CP) enfatizando a importância da família Characidae nesta diversidade já que ela inclui 46 destas espécies, mais da metade dos peixes miniatura sul-americanos conhecidos até então. As duas espécies de *Priocharax* (*P. ariel* e *P. pygmaeus*, comprimento máximo de 15 mm CP e 17 mm CP, respectivamente) figuram entre elas. Apesar de restringirem esta listagem apenas àqueles peixes que não ultrapassam o limite de 25 mm CP quando adultos, Weitzman & Vari (1988) discutiram a arbitrariedade em se estabelecer um limite de tamanho para definir o conceito “miniatura”, levando em consideração que muitas espécies, principalmente de Characidae, apresentam uma série de características redutivas apesar de atingirem comprimento um pouco maior do que 25 mm CP quando adultos. Este parece ser o caso dos membros da tribo Heterocharacini, que apesar de atingirem comprimentos superiores a 25 mm CP (*Gnathocharax* = 50 mm CP, *Heterocharax* = 47 mm CP, *Hoplocharax* = 30 mm CP, *Lonchogenys* = 60 mm CP, segundo Lucena & Menezes, 2003), são caracterizados por diversos caracteres redutivos. Neste contexto, a inclusão de *Priocharax* em Heterocharacini representa um extremo de truncamento ontogenético em um grupo com tendências à miniaturização, de maneira similar à discutida por Zanata & Vari (2005) em *Lepidarchus*, um Alestidae miniatura, e de Pinna (1996) no caso de bagres miniatura das famílias Erethistidae (asiáticos) e Aspredinidae (sul-americanos).

Estudando a osteologia e relações filogenéticas de *Paedocypris*, um ciprinídeo asiático tido como um dos peixes com maior grau de truncamento ontogenético

conhecido, Britz & Conway (2009) sugeriram duas formas de se investigar as relações filogenéticas de espécies miniatura: a primeira é a busca por caracteres em estruturas que não tenham sofrido truncamento ontogenético no táxon miniatura e que sejam informativas a cerca de suas relações com táxons “não truncados”. Este caminho foi seguido aqui e revelou cinco características relacionando *Priocharax* a Roestinae, especificamente a um subgrupo de Heterocharacini: (i) presença de pseudotímpano, (ii) pseudotímpano restrito à região anterior à primeira costela, (iii) pseudotímpano delimitado dorsalmente por feixes da musculatura epaxial, (iv) *os suspensorium* alongado anteriormente e disposto diagonalmente ao plano parassagital e (v) hipurais 2 e 3 justapostos ao longo de toda sua extensão. A segunda forma sugerida por Britz & Conway (2009) para se resolver as relações filogenéticas de táxons com truncamento ontogenético, adotada em seu elegante estudo de *Paedocypris*, é a comparação de adultos do táxon miniatura com estágios ontogenéticos iniciais de táxons “não truncados” que sejam possivelmente relacionados. Pretende-se a partir de agora dar continuidade ao estudo filogenético de *Priocharax* através desta segunda linha de pesquisa que deverá auxiliar no entendimento das relações deste gênero com os demais Heterocharacini.

### COMENTÁRIO SOBRE A TRIBO EXODONTINI GÉRY

*Exodon* e *Roeboexodon* são dois gêneros monotípicos tradicionalmente relacionados aos Characinae com base na presença de dentes mamiliformes externos na boca, uma característica compartilhada com *Roebooides* (Géry, 1959; 1964; 1977; Myers, 1960; Roberts, 1970). Géry (1964) incluiu *Exodon* na tribo Exodontini, em Characinae, relacionado a *Roebooides* e *Roeboexodon* enfatizando, no entanto, que esta tribo deveria ser polifilética. Por outro lado, o nome Exodontini não aparece em trabalhos subseqüentes do autor que tratam destes gêneros em conjunto em uma subfamília “Characinae” (e.g., Géry, 1977). *Bryconexodon* foi descrito poucos anos depois, relacionado inicialmente a *Brycon* (Géry, 1980). Menezes (*in* Sazima, 1983) e Sazima (1983) questionaram a relação de *Exodon* com os demais Characinae, com base no formato geral do corpo e padrões comportamentais, respectivamente. Para ambos os autores, o formato do corpo e o modo de atacar as presas de *Exodon* diferem daqueles encontrados em *Roebooides*, sendo o primeiro mais similar aos “tetragonopteríneos”

generalizados como *Astyanax*. Sazima (1983) sugeriu ainda que *Exodon*, *Roeboexodon* e o recém descrito gênero *Bryconexodon* pertencessem à mesma linhagem. Desde então, os três gêneros passaram a ser considerados *incertae sedis* em Characidae (Lima *et al.*, 2003), e não mais relacionados a membros da subfamília Characinae. Recentemente, no entanto, hipóteses filogenéticas voltaram a posicionar estes gêneros com representantes de Characinae, como a análise molecular de Calcagnotto *et al.* (2005) que resultou em um clado unindo *Exodon* e *Roebooides*, e a proposta de Mirande (2009) que incluiu *Exodon*, *Bryconexodon* e *Roeboexodon* em Characinae.

Um dos subprodutos do presente estudo foi a proposição de que *Exodon*, *Bryconexodon* e *Roeboexodon* formam um grupo monofilético referido aqui como tribo Exodontini, que pode ser definida em função de caracteres derivados. Apesar de não constituir o foco principal do trabalho, o estudo comparado da anatomia destes três gêneros resultou em caracteres informativos a cerca das relações entre eles, alguns deles derivados exclusivamente neste grupo. São apresentadas a seguir as sinapomorfias de Exodontini e de seu subgrupo formado por *Bryconexodon* e *Roeboexodon*, bem como as autapomorfias de *Exodon* e *Roeboexodon*, e as sinapomorfias em potencial de *Bryconexodon* já que este gênero possui uma espécie adicional não examinada aqui (Jégu *et al.*, 1991). O padrão de numeração das sinapomorfias segue o utilizado acima para Characinae e Roestinae, mas cada sinapomorfia é precedida por “E” (Exodontini), incluindo as otimizações por ACCTRAN (precedidas por EA) e as por DELTRAN (precedidas por ED).

#### **Sinapomorfias de Exodontini:**

- E4. Origem da seção A1 do *adductor mandibulae* restrita ao ramo vertical do pré-opérculo [caráter 13, 0 > 2]\*
- E5. Abertura no septo internasal diminuta e aproximadamente circular, delimitada por expansões laminares muito desenvolvidas [caráter 40, 0 > 1]
- E6. Antorbital muito robusto [caráter 53, 0 > 2]
- E7. Presença de dentes mamiliformes externos na boca [caráter 70, 0 > 1]
- E8. Altura do maxilar similar ao longo do osso [caráter 78, 0 > 1]
- E9. Margem póstero-dorsal do complexo neural com concavidade pronunciada em forma de crescente [caráter 114, 0 > 1]

- E10. Pré- e pós-zigapófises delgadas e alongadas dorsalmente, com duas ou três projeções diminutas voltadas em direção à zigapófise adjacente formando superfície de encaixe, mas sem articulação efetiva entre as zigapófises [caráter 121, 0 > 1]
- E11. Presença de expansão membranosa no pós-cleitro 3 [caráter 128, 1 > 0]
- E12. Ângulo póstero-ventral do coracóide sem processo posterior [caráter 133, 1 > 0]
- E13. Peça terminal da nadadeira dorsal com prolongamento ventral [caráter 143, 0 > 1]
- E14. Hipurais 2 e 3 justapostos ao longo de toda a margem de contato entre eles [caráter 150, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

- EA1. Infraorbital 2 com projeção ântero-ventral formando pequena aba óssea em contato com a extremidade do canal látero-sensorial do infraorbital 1 [caráter 60, 0 > 1]
- EA2. Margem posterior do opérculo levemente côncava [caráter 94, 0 > 1]
- EA3. Canal da ramificação do nervo facial no ceratohial anterior restrito posteriormente [caráter 97, 0 > 1]
- EA4. Presença de processo ósseo espiniforme na margem ântero-dorsal do pós-cleitro 1 [caráter 127, 1 > 2]
- EA5. Presença de estrutura óssea ímpar entre o ápice dorsal do primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal e seu respectivo raio [caráter 142, 0 > 2]
- ED3. Presença de processo ósseo espiniforme na margem ântero-dorsal no pós-cleitro 1 [caráter 127, 1 > 2]

**Autapomorfias de *Exodon*:**

- E15. Extremidade anterior do nasal atingindo região entre pré-maxilar e maxilar [caráter 69, 0 > 1]
- E16. Presença de duas séries de dentes no dentário [caráter 79, 1 > 0]
- E17. Ápice dorsal do hiomandibular com pequena projeção triangular na região posterior [caráter 91, 0 > 1]
- ED4. Infraorbital 2 com projeção ântero-ventral formando pequena aba óssea em contato com a extremidade do canal látero-sensorial do infraorbital 1 [caráter 60, 0 > 1]

- ED5. Série externa de dentes no pré-maxilar interrompida por espaço delimitando porção medial e porção mais lateral [caráter 71, 0 > 1]
- ED6. Margem posterior do opérculo levemente côncava [caráter 94, 0 > 1]
- ED7. Canal por onde passa ramificação do nervo facial no ceratohial anterior restrito posteriormente [caráter 97, 0 > 1]
- ED8. Presença de estrutura óssea ímpar entre o ápice dorsal do primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal e seu respectivo raio [caráter 142, 0 > 2]

**Sinapomorfias do clado formado por *Bryconexodon* e *Roeboexodon*:**

- E18. Canal infraorbital posicionado medianamente ao longo dos infraorbitais [caráter 49, 0 > 1]
- E19. Canal no infraorbital 1 restrito posteriormente [caráter 58, 0 > 1]
- E20. Processo medial do maxilar formando ângulo reto com eixo principal do osso [caráter 77, 0 > 1]\*
- E21. Margem anterior do metapterigóide sem expansão dorsal voltada medialmente [caráter 88, 0 > 1]
- E22. Denticulos da placa faríngea ventral concentrados ao longo das margens medial e posterior da superfície dorsal da placa [caráter 111, 0 > 1]
- E23. Margem medial do osso pélvico com endentação próximo à sua extremidade anterior [caráter 139, 0 > 1]

*Caracteres ambíguos:*

- EA6. Superfície dorsal do ectopterigóide sem calha [caráter 84, 1 > 0]

**Sinapomorfias em potencial de *Bryconexodon*:**

- E24. Inserção das origens de A1 e A2 aproximadamente na mesma vertical [caráter 20, 0 > 1]
- E25. Ausência da origem do *levator operculi* no hiomandibular devido à interposição da extremidade pósterodorsal da seção A2 do *adductor mandibulae* [caráter 34, 0 > 2]
- E26. Extremidade anterior do nasal atingindo porção horizontal do pré-maxilar [caráter 69, 1 > 2]

*Caracteres ambíguos:*

EA7. Extremidade anterior do canal no infraorbital 2 sem projeção ântero-ventral [caráter 60, 1 > 0]

EA8. Canal da ramificação do nervo facial no ceratohial anterior prolongado anteriormente [caráter 97, 1 > 0]

ED9. Margem posterior do opérculo levemente côncava [caráter 94, 0 > 1]

ED10. Presença de estrutura óssea ímpar entre o ápice dorsal do primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal e seu respectivo raio [caráter 142, 0 > 2]

#### **Autapomorfias de *Roeboexodon*:**

E27. Origem da seção A3 do *adductor mandibulae* restrita ao metapterigóide [caráter 22, 0 > 1]

E28. Margem lateral do nasal com aba óssea rudimentar [caráter 67, 0 > 1]

E29. Ramos do hipohial dorsal fundidos entre si [caráter 96, 1 > 2]

#### *Caracteres ambíguos:*

EA9. Margem posterior do opérculo sem concavidade [caráter 94, 1 > 0]

EA10. Ausência de elementos ósseos entre o ápice dorsal do primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal e seu respectivo raio [caráter 142, 2 > 0]

ED11. Infraorbital 2 com projeção ântero-ventral formando pequena aba óssea em contato com a extremidade do canal látero-sensorial do infraorbital 1 [caráter 60, 0 > 1]

ED12. Canal da ramificação do nervo facial no ceratohial anterior restrito posteriormente [caráter 97, 0 > 1]

A presença de dentes mamiliformes externos na boca (sinapomorfia E7) é interpretada aqui como adquirida independentemente em Exodontini e nas espécies de *Roebooides*, o que implica que o hábito lepidófago surgiu independentemente nestes dois clados, ao contrário de hipóteses prévias (Géry, 1959; Myers, 1960; Roberts, 1970). Outras duas sinapomorfias de Exodontini podem estar relacionadas ao aumento da robustez da região anterior da cabeça, sujeita à grandes impactos durante o ataque às presas. A primeira é a diminuição do espaço no septo internasal, delimitado por expansões ósseas muito desenvolvidas (sinapomorfia E5), adquirido independentemente

em *Roeboides affinis* e *R. descalvadensis*, duas espécies também lepidófagas. A segunda é o aumento do antorbital (sinapomorfia E6), que é muito desenvolvido nos três gêneros de Exodontini. Uma das sinapomorfias de *Bryconexodon* e *Roeboexodon* é a disposição do processo medial do maxilar que está voltado medialmente em um ângulo reto, é muito curto e robusto (sinapomorfia E20), característica única dentre os Characiformes examinados e que também pode estar relacionada ao fortalecimento do crânio. O nasal também sofreu modificações e é mais conspícuo nestes gêneros. Este osso possui uma aba lateral em *Roeboexodon* (sinapomorfia E28) e é alongado anteriormente em diferentes graus em *Exodon* e *Bryconexodon* (sinapomorfias E15 e E26, respectivamente). Concomitante ao desenvolvimento dos ossos mais externos do crânio, *Exodon*, *Bryconexodon* e *Roeboexodon* apresentam uma tendência à diminuição e simplificação dos ossos da região anterior do suspensório, principalmente palatino, ectopterigóide e metapterigóide. Isso se reflete em duas sinapomorfias do clado incluindo *Bryconexodon* e *Roeboexodon* que são a ausência de calha na superfície dorsal do ectopterigóide (sinapomorfia EA6) e a ausência da expansão dorsal na margem dorsal do metapterigóide voltada medialmente (sinapomorfia E21) encontrada em muitos Characiformes. O pré-maxilar e o palatino de *Bryconexodon* e *Roeboexodon* também têm formato similar nos dois gêneros, ambos os ossos parecendo mais robustos e compactos, mas estas características não foram incluídas na análise. Merece destaque ainda outra sinapomorfia de Exodontini, derivada exclusivamente neste clado no contexto do presente estudo, refletindo a restrição da seção A1 do *adductor mandibulae* no ramo vertical do pré-opérculo (sinapomorfia E1). Nos demais gêneros de Characiformes examinados, este músculo se origina também no ramo horizontal do pré-opérculo, sendo restrito a ele em alguns casos (i.e., *Charax*), ou ainda não tem origem no pré-opérculo e é restrito ao quadrado (i.e., *Cynodon*, *Gilbertolus*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* e *Roestes*). Apesar de restrito ao ramo vertical do pré-opérculo nos Exodontini, a seção A1 do *adductor mandibulae* nesta tribo possui uma grande expansão dorsal e atinge o ápice dorsal deste osso, uma característica incomum em Characiformes que pode estar relacionada também à maior robustez do crânio e da face.

De forma independente do presente estudo, Mirande (2009) incluiu em sua análise de Characidae os três gêneros (*Exodon*, *Bryconexodon* e *Roeboexodon*) e eles resultaram em um grupo monofilético irmão de um clado representando Characinae como definido aqui. Ao contrário do proposto por Mirande (2009), Exodontini não resultou como grupo-irmão de Characinae no presente estudo, estando mais relacionado

a *Aphyocharax*. A relação entre este gênero e Exodontini, no entanto, é vista com cautela já que não consistia o foco principal deste trabalho, e a posição filogenética desta tribo na família Characidae permanece não resolvida.

## NOVOS CARACTERES ANATÔMICOS E A SISTEMÁTICA DE CHARACIFORMES

A utilização exclusivamente de dados osteológicos na sistemática de Characidae, e também de Characiformes, impõe limitações às análises pois em muitos casos o esqueleto possui formas homogêneas em uma ampla gama de táxons, como o crânio de muitos dos pequenos caracídeos examinados no presente estudo. Em outras palavras, é muito difícil levantar caracteres pois não há diferenças significativas entre os táxons. Em outros casos, há discrepâncias evidentes, mas o exame de muitos táxons morfologicamente intermediários não deixa claro o limite entre estados do caráter. Por isso, os trabalhos mais recentes envolvendo grupos de Characidae têm procurado incluir fontes alternativas de dados em suas análises, como características relacionadas às glândulas na cauda (e.g., Weitzman & Menezes, 1998; Weitzman *et al.*, 2005) e à ultra-estrutura dos espermatozoides (e.g., Quagio-Grassiotto *et al.*, 2003; Weitzman *et al.*, 2005).

O sistema de *pitlines* ou linhas de neuromastos superficiais na cabeça representa um conjunto inexplorado de características anatômicas em Characiformes que possivelmente guarda grande importância sistemática. A existência destas estruturas foi mais amplamente investigada em outros grupos de teleósteos (Coombs *et al.*, 1988), sendo que sua presença e padrões de distribuição na cabeça já mostraram ter significado filogenético em alguns grupos (e.g., Nelson, 1972; Webb, 1989; Webb & Northcutt, 1997). Nos Characiformes, por outro lado, pouco se sabe em relação à existência de neuromastos superficiais e os registros restringem-se a um número ainda pequeno de trabalhos publicados (e.g., Teyke, 1990 em espécies cavernícolas de *Astyanax*; Malabarba & Lucena, 1995 em *Phenacogaster* e gêneros relacionados; Weitzman & Malabarba, 1999 em *Spintherobolus*, dentre outros) ou descobertas recentes em linhagens distintas como em caracídeos da subfamília Stevardiinae (K. Ferreira, com. pess.), no Lebiasinidae *Piabucina* (O.T. Oyakawa, com. pess.) e possivelmente no Erythrinidae *Hoplías* (M. Toledo-Piza, com. pess.). No presente trabalho, a presença de neuromastos superficiais relacionada à rugosidades nos infraorbitais foi considerada



uma sinapomorfia de Characinae (caráter 50), mas um amplo estudo em andamento destas estruturas tentando estabelecer diferentes padrões de distribuição, tamanho e formato dos neuromastos em diversos táxons da subfamília deverá fornecer caracteres adicionais informativos sobre as relações filogenéticas em subgrupos de Characinae. A existência destas estruturas em outros representantes de Characiformes deve ser investigada para se determinar em quais táxons ocorre e quais são os padrões morfológicos encontrados.

Outra fonte de dados anatômicos pouco explorada em contexto filogenético provém do estudo da musculatura, que apesar de escassos, tem revelado variação morfológica entre os táxons (e.g., Alexander, 1964; Howes, 1976). O estudo sistemático de Characiformes que incluiu o maior número de características miológicas foi o de Vari (1979), que representa também um dos primeiros a incorporar caracteres miológicos em uma análise filogenética, informativos em vários níveis das relações entre Citharinidae e Distichodontidae. Machado-Allison (1983; 1985) também incorporou muitos caracteres miológicos em seus estudos da subfamília Serrasalminae. Desde então, quantidades distintas de caracteres associados à musculatura foram utilizados em análises filogenéticas predominantemente osteológicas, geralmente focando o músculo *adductor mandibulae* (Vari, 1983; 1989; 1995; Lucena, 1993; Buckup, 1998; Lucena & Menezes, 1998; Castro & Vari, 2004). Recentemente, a musculatura facial dos Erythrinidae foi objeto de estudo com enfoque filogenético (Mattox, 2005), revelando potencial como fonte adicional de informação e serviu de base para a proposição de alguns dos 26 caracteres miológicos incluídos no presente trabalho. Os caracteres miológicos constituem pouco mais de 17% dos 151 caracteres incorporados na análise. O estudo da miologia apresentado aqui revelou uma ampla variação em diversas características como grau de desenvolvimento de músculos, modificações em pontos de origem ou inserção, mudanças no formato geral e no posicionamento do pacote muscular, alterações na disposição de suas fibras, dentre outras. O pseudotímpano merece especial destaque como fonte de dados filogenéticos na família Characidae, e a relativa facilidade em se acessá-lo é um estímulo adicional em estudos anatômicos. A informação filogenética dos músculos do restante do corpo é ainda menos conhecida, e complexos miológicos como a musculatura hióide, branquial e a associada à nadadeira peitoral constituem um universo praticamente inexplorado no contexto dos Characiformes.

Weitzman & Malabarba (1998) concluíram sua revisão sobre o estado da arte da sistemática de Characidae sugerindo que a única forma de progresso no conhecimento filogenético desta família seria a elaboração de análises de possíveis subunidades monofiléticas utilizando uma variedade de fontes de dados. A inclusão de novos dados anatômicos aliados aos osteológicos apresentada nesta análise representa não só um esforço no sentido de aumentar o conhecimento sobre estas estruturas nos Characiformes, em particular nos Characidae, mas espera-se também constituir um estímulo à busca de caracteres anatômicos alternativos na sistemática da ordem.

## PROPOSTA DE CLASSIFICAÇÃO

### Subfamília Characinae Eigenmann, 1909, *nova definição*

Tribo Characini Eigenmann, 1909, *nova definição*

Gênero tipo: *Charax* Scopoli, 1777.

Gêneros incluídos: *Charax* Scopoli e *Roeboides* Günther.

Tribo Cynopotamini Menezes, 1976, *nova definição*

Gênero tipo: *Cynopotamus* Valenciennes in Cuvier & Valenciennes, 1850.

Gêneros incluídos: *Acanthocharax* Eigenmann, *Acestrocephalus* Eigenmann, *Cynopotamus* Valenciennes e *Galeocharax* Fowler.

Tribo Phenacogasterini *nova tribo*

Gênero tipo: *Phenacogaster* Eigenmann, 1907.

Gênero incluído: *Phenacogaster* Eigenmann.

### Subfamília Roestinae Lucena & Menezes, 1998, *nova definição*

Tribo Heterocharacini Géry, 1966, *nova definição*

Gênero tipo: *Heterocharax* Eigenmann, 1912.

Gêneros incluídos: *Gnathocharax* Fowler, *Heterocharax* Eigenmann, *Hoplocharax* Géry, *Lonchogenys* Myers e *Priocharax* Weitzman & Vari.

Tribo Roestini Lucena & Menezes, 1998

Gênero tipo: *Roestes* Günther, 1864.

Gêneros incluídos: *Gilbertolus* Eigenmann e *Roestes* Günther.

- Alexander, R.McN. 1964.** Adaptation in the skulls and cranial muscles of South American Characinoid fish. *Journal of the Linnean Society (Zoology)* **45**: 169-190.
- Bertaco, V.A. & Lucena, C.A.S. 2006.** Two new species of *Astyanax* (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) from eastern Brazil, with a synopsis of the *Astyanax scabripinnis* species complex. *Neotropical Ichthyology* **4**: 53-60.
- Bertaco, V.A. & Malabarba, L.R. 2005.** A new species of *Hyphessobrycon* (Teleostei: Characidae) from the upper rio Tocantins drainage, with bony hooks on fins. *Neotropical Ichthyology* **3**: 83-88.
- Bertaco, V.A. & Malabarba, L.R. 2007.** A New Species of *Hasemania* from the Upper Rio Tapajo's Drainage, Brazil (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Copeia* **2007**: 350-354.
- Bertaco, V.A.; Malabarba, L.R.; Hidalgo, M. & Ortega, H. 2007.** A new species of *Hemibrycon* (Teleostei: Characiformes: Characidae) from the río Ucayali drainage, Sierra del Divisor, Peru. *Neotropical Ichthyology* **5**: 251-257.
- Böhlke, J.E. 1953.** Studies on fishes of the family Characidae. No. 4. A review of the genus *Microchemobrycon* with descriptions of two new species. *Annual Magazine of Natural History (series 12)* **6**: 841-849.
- Britz, R. & Conway, K. 2009.** Osteology of *Paedocypris*, a miniature and highly developmentally truncated fish (Teleostei: Ostariophysi: Cyprinidae). *Journal of Morphology* **270**: 389-412.
- Buckup, P.A. 1998.** Relationships of the Characidiinae and phylogeny of characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). 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*. EDIPUCRS, Porto Alegre. Pp 123-144.
- Calcagnotto, D.; Schaefer, S.A. & DeSalle, R. 2005.** Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **36**: 135-153.
- Carvalho, T.P. & Bertaco, V.A. 2006.** Two new species of *Hyphessobrycon* (Teleostei: Characidae) from upper rio Tapajós basin on Chapada dos Parecis, Central Brazil. *Neotropical Ichthyology* **4**: 301-308.
- Castro, R.M.C. 1984.** *Osteologia e relações filogenéticas de Engraulisoma taeniatum Castro, 1981 (Ostariophysi, Characiformes, Characidae)*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo. 168p.
- 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 Zoologia* **3**: 25-32.
- Castro, R.M.C. & Vari, R.P. 1990.** *Moojenichthys* Miranda-Ribeiro (Pisces: Ostariophysi: Characidae), a phylogenetic reappraisal and redescription. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **103**: 525-542.
- Castro, R.M.C. & Vari, R.P. 2004.** Detritivores of South America fish family Prochilodontidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): a

phylogenetic and revisionary study. *Smithsonian Contributions to Zoology* **622**: 1-189.

**Coombs, S.; Janssen, J. & Webb, J.F. 1988.** Diversity of lateral line systems: evolutionary and functional considerations. In: Atema, J.; Fay, R.R.; Popper, A.N. & Tavolga, W.N. (eds.). *Sensory biology of aquatic animals*. Springer-Verlag, Nova Iorque. Pp 553-593.

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

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

**Eigenmann, C.H. 1909.** The freshwater fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archelenis theory. In: *Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia 1896-1899*. *Zoology* 3 (pt 3): 225-374.

**Eigenmann, C.H. 1910.** Catalogue of the fresh-water fishes of tropical and south temperate America. In: *Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia 1896-1899*. *Zoology* 3 (pt 4): 375-511.

**Eigenmann, C.H. 1912.** The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species, and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. *Memoirs of the Carnegie Museum* 5. 578p + 103 pls.

**Eigenmann, C.H. 1917.** The American Characidae, Part 1. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology* **43**: 1-102.

**Eigenmann, C.H. 1922.** The fishes of western South America, Part I. *Memoirs of the Carnegie Museum* 9. 346p + 35 pls.

**Eigenmann, C.H. & Myers, G.S. 1929.** The American Characidae, Part 5. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology* **43**: 429-574.

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

**Fink, S.V. & Fink, W.L. 1996.** Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). In: Stiassny, M.L.J.; Parenti, L.R. & Johnson, G.D. (eds.). *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego. Pp 209-249.

**Fink, W.L. & Weitzman, S.H. 1974.** The so-called cheirodontin fishes of Central America with descriptions of two new species (Pisces: Characidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* **172**: 1-46.

**Géry, J. 1959.** Contributions a l'étude des poissons characoïdes (Ostariophysi) II. *Roeboexodon* gen. n. de Guyane, redescription de *R. guyanensis* (Puyo, 1948) et relations probables avec les formes voisines. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris, 2<sup>ème</sup> série* **31**: 345-352.

**Géry, J. 1964.** Poissons characoïdes nouveaux ou non signalés de l'Ilha do Bananal, Brésil. *Vie et Milieu suppl* **17**: 447-471.

**Géry, J. 1966.** *Hoplocharax goethei*, a new genus and species of South American characoid fishes, with a review of the sub-tribe Heterocharacini. *Ichthyologica* **38**: 281-296.

- Géry, J. 1977.** *Characoids of the world*. THF Publications, Neptune City. 672p.
- Géry, J. 1980.** Um nouveau poisson characoïde occupant la niche des mangeurs d'écaillés dans le haut rio Tapajoz, Brésil: *Bryconexodon juruenae* n. g. sp. *Revue Française d'Aquariologie* **7**: 1-8.
- Géry, J. 1984.** The fishes of Amazonia. In: Sioli, H. (ed.). *The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. W. Junk Publishers, Netherlands. Pp 353-369.
- Géry, J. & Vu-Tân-Tuê. 1963.** Définitions de *Cynopotamus* Val. et genres voisins (Pisces, Characoidei) (Suite). III. Définitions et clés des genres et des espèces. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris, 2<sup>ème</sup> série* **35**: 238-246.
- Goloboff, P.A.; Farris, J.S. & Nixon, K.C. 2003.** TNT: *Tree Analysis using New Technology, version 1.1*. Program and documentation, available from the authors, and at [www.zmuc.dk/public/phylogeny](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny).
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C. 2008.** TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* **24**: 774-786.
- Gosline, W.A. 1986.** Jaw muscle configuration in some higher teleostean fishes. *Copeia* **3**: 705-713.
- Gosline, W.A. 1989.** Two patterns of differentiation in the jaw musculature of teleostean fishes. *Journal of Zoology, London* **218**: 649-661.
- Gregory, W.K. & Conrad, G.M. 1938.** The phylogeny of the characin fishes. *Zoologica* **23**: 319-360.
- Günther, A. 1864.** Catalogue of the Physostomi, containing the families Siluridae, Characinidae, Haplochitonidae, Sternoptychidae, Scolopelidae, Stomiatidae, in the collection of the British Museum. In: *Catalogue of the fishes in the British Museum (London)* **5**: 455p.
- Hennig, W. 1966.** *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana. 263p.
- Howes, G.J. 1976.** The cranial musculature and taxonomy of characid fishes of the tribes Cynodontini and Characini. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Zoology* **29**: 201-248.
- de la Hoz, E. & Chardon, M. 1984.** Skeleton, muscles, ligaments and swim-bladder of a gymnotid fish, *Sternopygus macrurus* Bloch & Schneider (Ostariophysi Gymnotoidei). *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège, 53<sup>ème</sup> annee*, **1**: 9-53.
- Javonillo, R.; Malabarba, L.R.; Weitzman, S.H. & Burns, J.R. 2010.** Relationships among major lineages of characid fishes (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), based on molecular sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **54**: 498-511.
- Jégu, M.; dos Santos, G.M. & Ferreira, E. 1991.** Une nouvelle espèce de *Bryconexodon* (Pisces, Characidae) décrite du bassin du Trombetas (Parà, Brésil). *Journal of Natural History* **25**: 773-782.
- Kardong, K.V. 1997.** *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. 2<sup>a</sup> ed. WCB McGraw-Hill, Nova Iorque. 768p.
- Lauder, G.V. 1980.** Evolution of the Feeding Mechanism in Primitive

Actinopterygian Fishes: A Functional Anatomical Analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus* and *Amia*. *Journal of Morphology* **163**: 283-317.

**Lima, F.C.T. 2001.** *Revisão taxonômica do gênero Brycon Mueller & Troschel, 1844, dos rios da América do Sul cisandina (Pisces, Ostariophysi, Characiformes, Characidae)*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo. 312p.

**Lima, F.C.T.; Malabarba, L.R.; Buckup, P.A.; da Silva, J.F.P.; Vari, R.P.; Harold, A.; Benine, R.; Oyakawa, O.T.; Pavanelli, C.S.; Menezes, N.A.; Lucena, C.A.S.; Malabarba, M.C.S.L.; Lucena, Z.M.S.; Reis, R.E.; Langeani, F.; Cassati, L.; Bertaco, V.A.; Moreira, C. & Lucinda, P.H.F. 2003.** Genera *Incertae Sedis* in Characidae. In: Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. (orgs.). *Checklist of the freshwater fishes of South and Central América*. EDIPUCRS, Porto Alegre. □P 106-169.

**Lowe-McConnell, R.H. 1996.** *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. EDUSP, São Paulo. 534p.

**Lucena, C.A.S. 1987.** Revisão e redefinição do gênero neotropical *Charax* Scopoli, 1777 com a descrição de quatro espécies novas (Pisces; Characiformes; Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, Porto Alegre* **40**: 5-124.

**Lucena, C.A.S. 1988.** Lista comentada das espécies do gênero *Roeboides* Günther, 1864 descritas para as bacias dos rios Amazonas, São Francisco e da Prata (Characiformes, Characidae, Characinae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia* **1**: 29-47.

**Lucena, C.A.S. 1989.** Trois nouvelles espèces du genre *Charax* Scopoli, 1777 pour □P région Nord du Brésil (Characiformes, Characidae, Characinae). *Revue Française d'Aquariologie* **15**: 97-104.

**Lucena, C.A.S. 1993.** *Estudo filogenético da família Characidae com uma discussão dos grupos naturais propostos (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes)*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo. 158p.

**Lucena, C.A.S. 1998.** Relações filogenéticas e definição do gênero *Roeboides* Günther (Ostariophysi, Characiformes, Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia* **11**: 19-59.

**Lucena, C.A.S. 2000a.** Revisão taxonômica e filogenia das espécies transandinas do gênero *Roeboides* Günther (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia* **13**: 3-63.

**Lucena, C.A.S. 2000b.** Duas novas espécies do gênero *Roeboides* Günther das bacias dos rios Orinoco e Amazonas (Teleostei, Characiformes, Characidae). *Biociências, Porto Alegre* **8**: 153-162.

**Lucena, C.A.S. 2001.** Uma nova espécie de *Roeboides* Günther da região superior da bacia Amazônica (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Biotemas* **14**: 61-70.

**Lucena, C.A.S. 2003.** Revisão taxonômica e relações filogenéticas das espécies de *Roeboides* grupo-*microlepis* (Ostariophysi, Characiformes, Characidae). *Iheringia, série Zoologia, Porto Alegre* **93**: 283-308.

- Lucena, C.A.S. 2007.** Revisão taxonômica das espécies do gênero *Roeboides* grupo-*affinis* (Ostariophysi, Characiformes, Characidae). *Iheringia, série Zoologia, Porto Alegre* **97**: 117-136.
- Lucena, C.A.S. & Menezes, N.A. 1998.** A phylogenetic analysis of *Roestes* Günther and *Gilbertolus* Eigenmann, with a hypothesis on the relationships of the Cynodontidae and Acestrorhynchidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes). 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*. EDIPUCRS, Porto Alegre. Pp 261-278.
- Lucena, C.A.S. & Menezes, N.A. 2003.** Subfamily Characinae. In: Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. (orgs.). *Checklist of the freshwater fishes of South and Central América*. EDIPUCRS, Porto Alegre. □P 200-208.
- Lucena, Z.M.S. 2003.** *Revisão taxonômica do gênero Phenacogaster Eigenmann, 1907 (Ostariophysi: Characiformes: Characidae)*. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 243p.
- Lucena, Z.M.S. & Gama, C.S. 2007.** *Phenacogaster apletostigma*, nova espécie de peixe do Estado do Amapá, Brasil (Characiformes, Characidae). *Revista Brasileira de Zoologia* **24**: 151-156.
- Machado-Allison, A. 1983.** Estudos sobre a sistemática de la subfamília Serrasalminae (Teleostei, Characidae). Parte II. Discusion sobre la condicion monofiletica de la subfamília. *Acta Biológica Venezuelica* **11**: 145-195.
- Machado-Allison, A. 1985.** Estudos sobre la sistemática de la subfamília Serrasalminae. Parte III. Sobre la status genérico y relaciones filogenéticas de los gêneros *Pygopristis*, *Pygocentrus*, *Pristobrycon* y *Serrasalmus* (Teleostei-Characidae-Serrasalminae). *Acta Biológica Venezuelica* **12**: 19-42.
- Malabarba, L.R. 1998.** Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). In: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. (□P□.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre. □P 193-233.
- Malabarba, L.R. & Lucena, Z.M.S. 1995.** *Phenacogaster jancupa*, new species, with comments on the relationships and a new diagnosis of the genus (Ostariophysi: Characidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **6**: 337-344.
- Malabarba, L.R. & Weitzman, S.H. 2003.** Description of a new genus with six new species from Southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia* **16**: 67-151.
- Mattox, G.M.T. 2005.** *Revisão taxonômica de Hoplias aimara (Valenciennes, 1846) e Hoplias macropthalmus (Pellegrin, 1907) e estudo comparado da musculatura facial de Hoplias aimara (Valenciennes, 1846) e outros Erythrinidae (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes)*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo. 92p.
- McAllister, 1968.** The evolution of branchiostegals and associated opercular, gular, and hyoid bones and the classification of teleostome fishes,



living and fossil. *Bulletin (National Museum of Canada)* **221**: 239p + 21 pls.

**Menezes, N.A. 1969.** Systematics and evolution of the tribe Acestrorhynchini (Pisces, Characidae). *Arquivos de Zoologia, São Paulo* **18**: 1-150.

**Menezes, N.A. 1974.** Redescription of the genus *Roestes* (Pisces, Characidae). *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo* **27**: 219-225.

**Menezes, N.A. 1976.** On the Cynopotaminae, a new subfamily of Characidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Characoidei). *Arquivos de Zoologia, São Paulo* **28**: 1-91.

**Menezes, N.A. 1977.** *Acestrocephalus boehlkei*, a new and disjunct Cynopotaminae from Ecuadorean and Peruvian Amazon (Osteichthyes, Ostariophysi, Characidae). *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo* **30**: 185-193.

**Menezes, N.A. 1987a.** Three new species of the characid genus *Cynopotamus* Valenciennes, 1849, with remarks on the remaining species (Pisces, Characiformes). *Beaufortia* **37**: 1-9.

**Menezes, N.A. 1987b.** Três espécies novas de *Oligosarcus* Günther, 1864 e redefinição taxonômica das demais espécies do gênero (Osteichthyes, Teleostei, Characidae). *Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo* **11**: 1-39.

**Menezes, N.A. 2006.** Descriptions of five new species of *Acestrocephalus* Eigenmann and redescription of *A. sardina* and *A. boehlkei* (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology* **4**: 358-400.

**Menezes, N.A. 2007a.** *Charax goeldii* Fowler, 1913 a valid species of *Galeocharax* Fowler (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology* **5**: 21-24

**Menezes, N.A. 2007b.** A new species of *Cynopotamus* Valenciennes, 1849 (Characiformes, Characidae) with a key to the species of the genus. *Zootaxa* **1635**: 55-61.

**Menezes, N.A. & Géry, J. 1983.** Seven new acestrorhynchin characid species (Osteichthyes, Ostariophysi, Characiformes) with comments on the systematics of the group. *Revue Suisse de Zoologie* **90**: 563-592.

**Menezes, N.A. & Lucena, C.A.S. 1998.** Revision of the subfamily Roestinae (Ostariophysi: Characiformes: Cynodontidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **9**: 279-291.

**Menezes, N.A. & Weitzman, S.H. 1990.** Two new species of *Mimagoniates* (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae), their phylogeny and biogeography and a key to the glandulocaudin fishes of Brazil and Paraguay. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **103**: 380-426.

**Miquelarena A.A. 1982.** Estudio comparado del esqueleto caudal en peces characoideos de la Republica Argentina II. Familia Characidae. *Limnobiós* **2**: 277-304.

**Mirande, J.M. 2009.** Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics* **25**: 1-40.

**Moreira, C.R. 2007.** *Relações filogenéticas na ordem Characiformes (Teleostei: Ostariophysi)*. Tese de

Doutorado, Universidade de São Paulo. 468p.

**Moreira, C.R.; Landim, M.I. & Di Dario, F. 2007.** Pseudotympanum, an additional synapomorphy for Otophysi (Teleostei, Ostariophysi). *2007 Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists*, Saint Louis, Missouri. Abstracts.

**Myers, G.S. 1958.** Trends in the evolution of teleostean fishes. *Stanford Ichthyological Bulletin* **7**: 27-30.

**Myers, G.S. 1960.** The South American characid genera *Exodon*, *Gnathoplax*, and *Roeboexodon*, with notes on the ecology and taxonomy of characid fishes. *Stanford Ichthyological Bulletin* **7**: 206-211.

**Nelson, G.J. 1972.** Cephalic sensory canals, pitlines, and the classification of esocoid fishes, with notes on galaxiids and other teleosts. *American Museum Novitates* **2492**: 1-49.

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

**Nelson, J.S. 2006.** *Fishes of the World*. 4<sup>a</sup> ed. John Wiley & Sons, Hoboken. 701p.

**Nixon, K.C. & Carpenter, J.C. 1993.** On outgroups. *Cladistics* **9**: 413-426.

**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.

**Oyakawa, O.T. 1998.** *Relações filogenéticas das famílias Pyrrhulinidae, Lebiasinidae e Erythrinidae (Osteichthyes:*

*Characiformes)*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo. 200p.

**Oyakawa, O.T. & Mattox, G.M.T. 2009.** Revision of the neotropical trahiras of the *Hoplias lacerdae* species-group (Ostariophysi: Characiformes: Erythrinidae) with descriptions of two new species. *Neotropical Ichthyology* **7**: 117-140.

**Patterson, C. & Johnson, G.D. 1995.** The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. *Smithsonian Contributions to Zoology* **559**: 1-87.

**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 the neotropical Aspredinidae. *Fieldiana, Zoology* **84**: 1-83.

**Quagio-Grassiotto, I.; Gameiro, M.C.; Schneider, T.; Malabarba, L.R. & Oliveira, C. 2003.** Spermiogenesis and spermatozoa ultrastructure in five species of the Curimatidae with some considerations on spermatozoal ultrastructure in the Characiformes. *Neotropical Ichthyology* **1**: 35-45.

**Regan, C.T. 1911.** The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi - 1. Cyprinoidea *Annals and Magazine of Natural History, 8<sup>th</sup> series* **8**: 13-32.

**Reis, R.E. 1989.** Systematic revision of the neotropical characid subfamily Stethaprioninae (Pisces, Characiformes). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia* **2**: 3-86.

**Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. 2003.** *Check list of the freshwater fishes of South and*

*Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre. 729p.

**Roberts, C.D. 1993.** Comparative morphology of spined scales and their phylogenetic significance in the Teleostei. *Bulletin of Marine Sciences* **52**: 60-113.

**Roberts, T.R. 1967.** Tooth function and replacement in characoid fishes. *Stanford Ichthyological Bulletin* **8**: 231-247.

**Roberts, T.R. 1969.** Osteology and relationships of characoid fishes, particularly the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucius*, and *Acestrorhynchus*. *Proceedings of the California Academy of Sciences* **36**: 391-500.

**Roberts, T.R. 1970.** Scale-eating American characoid fishes, with special reference to *Probolodus heterostomus*. *Proceedings of the California Academy of Sciences* **38**: 383-390.

**Roberts, T.R. 1974.** Osteology and classification of the Neotropical characoid fishes of the families Hemiodontidae (including Anodontinae) and Parodontidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **145**: 213-235.

**Rosen, D.E. 1972.** Origin of the characid fish genus *Bramocharax* and a description of a second, more primitive, species in Guatemala. *American Museum Novitates* **2500**: 1-21.

**Sazima, I. 1983.** Scale-eating in characoids and other fishes. *Environmental Biology of Fishes* **9**: 87-101.

**Sazima, I. & Machado, F.A. 1982.** Hábitos e comportamento de *Roeboides prognathus*, um peixe lepidófago

(Osteichthyes, Characoidei). *Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo* **7**: 37-56.

**Souza-Lima, R. 2003.** *Revisão taxonômica do gênero Aphyocharax Günther, 1868 (Aphyocharacinae, Characidae, Ostariophysa)*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo. 281p.

**Starks, E.C. 1930.** The primary shoulder girdle of the bony fishes. *Stanford University Publications, University Series, Biological Sciences* **6**: 149-239.

**Taylor, W.R. & van Dyke, G.C. 1985.** Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybiurn* **9**: 107-119.

**Teyke, T. 1990.** Morphological differences in neuromasts of the blind cave fish *Astyanax hubbsi* and the sighted river fish *Astyanax mexicanus*. *Brain, Behaviour and Evolution* **35**: 23-30.

**Toledo-Piza, M. 2000a.** The neotropical fish subfamily Cynodontinae (Teleostei: Ostariophysa: Characiformes): a phylogenetic study and a revision of *Cynodon* and *Raphiodon*. *American Museum Novitates* **3286**: 1-88.

**Toledo-Piza, M. 2000b.** Two new *Heterocharax* (Teleostei: Ostariophysa: Characidae), with a redescription of *H. macrolepis*. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **11**: 289-304.

**Toledo-Piza, M. 2007.** Phylogenetic relationships among *Acestrorhynchus* species (Ostariophysa: Characiformes: Acestrorhynchidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **151**: 691-757.

- Toledo-Piza, M. & Menezes, N.A. 1996.** Taxonomic redefinition of the species of *Acestrorhynchus* of the *microlepis* group with the description of *Acestrorhynchus apurensis*, a new species from Venezuela (Ostariophysi: Characiformes: Characidae). *American Museum Novitates* **3160**: 1-23.
- Toledo-Piza, M.; Menezes, N.A. & Santos, G.M. 1999.** Revision of the neotropical fish genus *Hydrolycus* (Ostariophysi: Cynodontinae) with the description of two new species. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **10**: 255-280.
- Vari, R.P. 1977.** Notes on the characoid subfamily Iguanodectinae, with a description of a new species. *American Museum Novitates* **2612**: 1-6.
- Vari, R.P. 1979.** Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). *Bulletin of the British Museum of Natural History* **36**: 261-344.
- Vari, R.P. 1982.** Systematics of the Neotropical Characoid Genus *Curimatopsis* (Pisces: Characoidei). *Smithsonian Contributions to Zoology* **373**: 1-28.
- Vari, R.P. 1983.** Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae and Chilodontidae (Pisces: Characiformes). *Smithsonian Contributions to Zoology* **378**: 1-60.
- Vari, R.P. 1989.** A phylogenetic study of the Neotropical characiform family Curimatidae (Pisces: Ostariophysi). *Smithsonian Contributions to Zoology* **471**: 1-71.
- 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. 1998.** Higher level phylogenetic concepts within characiforms (Ostariophysi), a Historical Review. 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*. EDIPUCRS, Porto Alegre. Pp 111-122.
- Vari, R.P. & Harold, A. 2001.** Phylogenetic study of the Neotropical fish genera *Creagrutus* e *Piabina* Reinhardt (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), with a revision of the cis-Andean species. *Smithsonian Contributions to Zoology* **613**: 1-239.
- Webb, J.F. 1989.** Gross morphology and evolution of the mechanoreceptive lateral-line system in teleost fishes. *Brain, Behavior and Evolution* **33**: 34-53.
- Webb, J.F. & Northcutt, R.G. 1997.** Morphology and distribution of pit organs and canal neuromasts in non-teleost bony fishes. *Brain, Behavior and Evolution* **50**: 139-151.
- Weitzman, S.H. 1954.** The osteology and the relationships of the south american characid fishes of the subfamily Gasteropelecinae. *Stanford Ichthyological Bulletin* **4**: 213-263.
- Weitzman, S.H. 1962.** The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin* **8**: 1-77.
- Weitzman, S.H. 1964.** Osteology and relationships of South American characid fishes of subfamilies

Lebiasininae and Erythrininae with special reference to subtribe Nannostomina. *Proceedings of the United States National Museum* **116**: 127-169.

**Weitzman, S.H. & Fink, S.V. 1985.** Xenobryconin phylogeny and putative pheromone pumps in glandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* **421**: 1-121.

**Weitzman, S.H. & Fink, W.L. 1983.** Relationships of the neon tetras, a group of South American freshwater fishes (Teleostei, Characidae), with comments on the phylogeny of new world characiforms. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **150**: 339-395.

**Weitzman, S.H. & Malabarba, L.R. 1998.** Perspectives about the phylogeny and classification of the Characidae (Teleostei: Characiformes). 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*. EDIPUCRS, Porto Alegre. Pp 161-170.

**Weitzman, S.H. & Malabarba, L.R. 1999.** Systematics of *Spintherobolus* (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae) from eastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **10**: 1-43.

**Weitzman, S.H. & Menezes, N.A. 1998.** Relationships of the tribes and genera of the Glandulocaudinae (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) with a description of a new genus, *Chrysobrycon*. 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*. EDIPUCRS, Porto Alegre. Pp 171-192.

**Weitzman, S.H. & Vari, R.P. 1987.** Two new species and a new genus of miniature characid fishes (Teleostei: Characiformes) from Northern South America. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **100**: 640-652.

**Weitzman, S.H. & Vari, R.P. 1988.** Miniaturization in South American freshwater fishes, an overview and discussion. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **101**: 444-465.

**Weitzman, S.H.; Menezes, N.A.; Evers, H.-G. & Burns, J.R. 2005.** Putative relationships among inseminating and externally fertilizing characids, with a description of a new genus and species of Brazilian inseminating fish bearing an anal-fin gland in males (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology* **3**: 329-360.

**Wiley E.O. 1981.** *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, Nova Iorque. 456p.

**Wiley E.O.; Siegel-Causey, D.; Brooks D.R. & Funk V.A. 1991.** *The Compleat Cladist: a primer of phylogenetics procedures. Special Publication No. 19*. The University of Kansas: Museum of Natural History, Lawrence. 158p.

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

**Winterbottom, R. 1980.** Systematics, osteology and phylogenetic relationships of fishes of the ostariophysan subfamily Anostominae (Characoidei, Anostomidae). *Life Sciences Contributions* **123**: 1-112.

**Zanata, A.M. & Vari, R.P. 2005.** The family Alestidae (Ostariophysi, Characiformes): a phylogenetic analysis

of a trans-Atlantic clade. *Zoological Journal of the Linnean Society* **145**: 1-144.

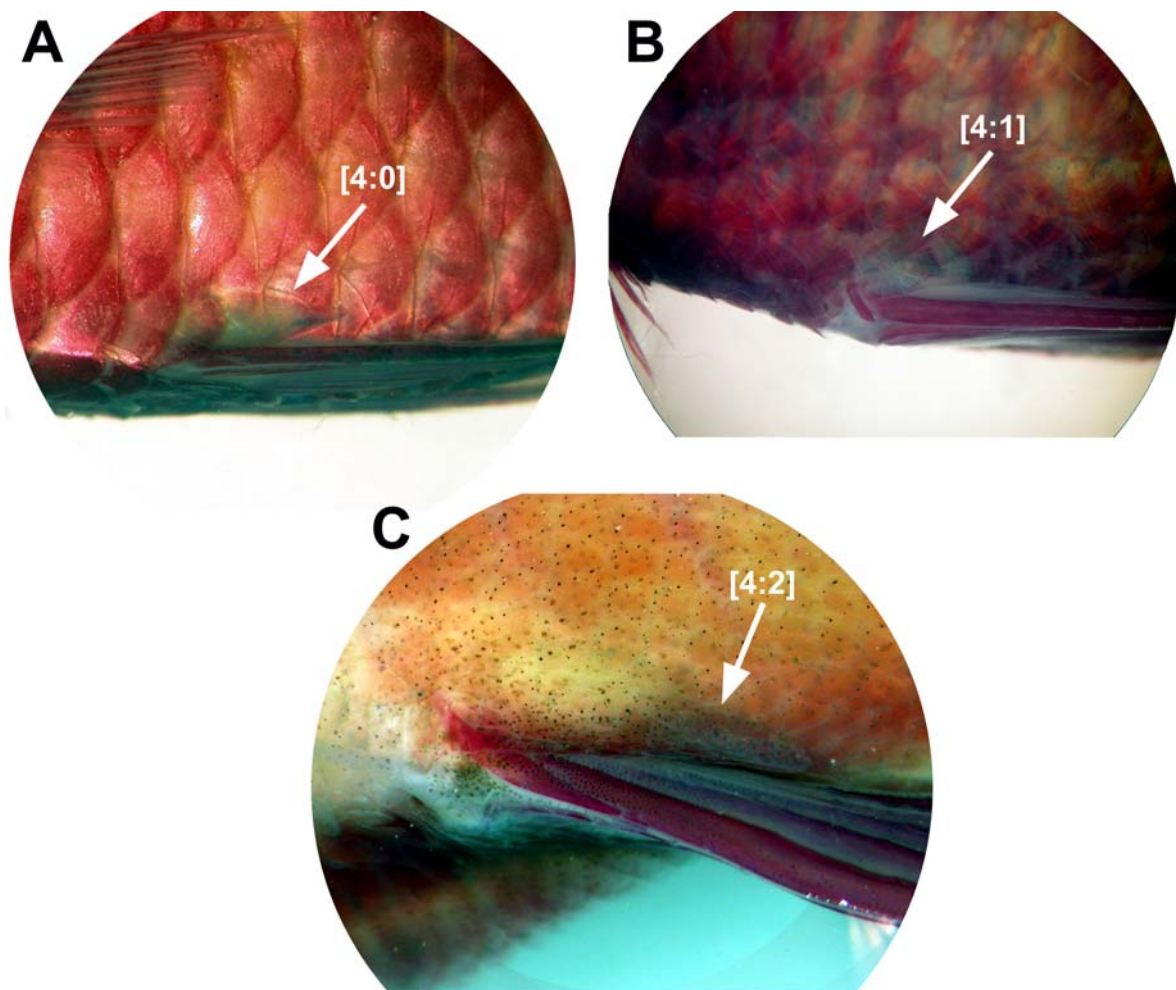


FIGURA 1. Vista lateral esquerda da região de origem da nadadeira pélvica esquerda de (A) *Tetragonopterus argenteus*, MZUSP 52120, 47.2 mm CP; (B) *Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 67.3 mm CP; (C) *Hydrolycus wallacei*, MZUSP 58050, 177.9 mm CP. Região anterior para a esquerda.

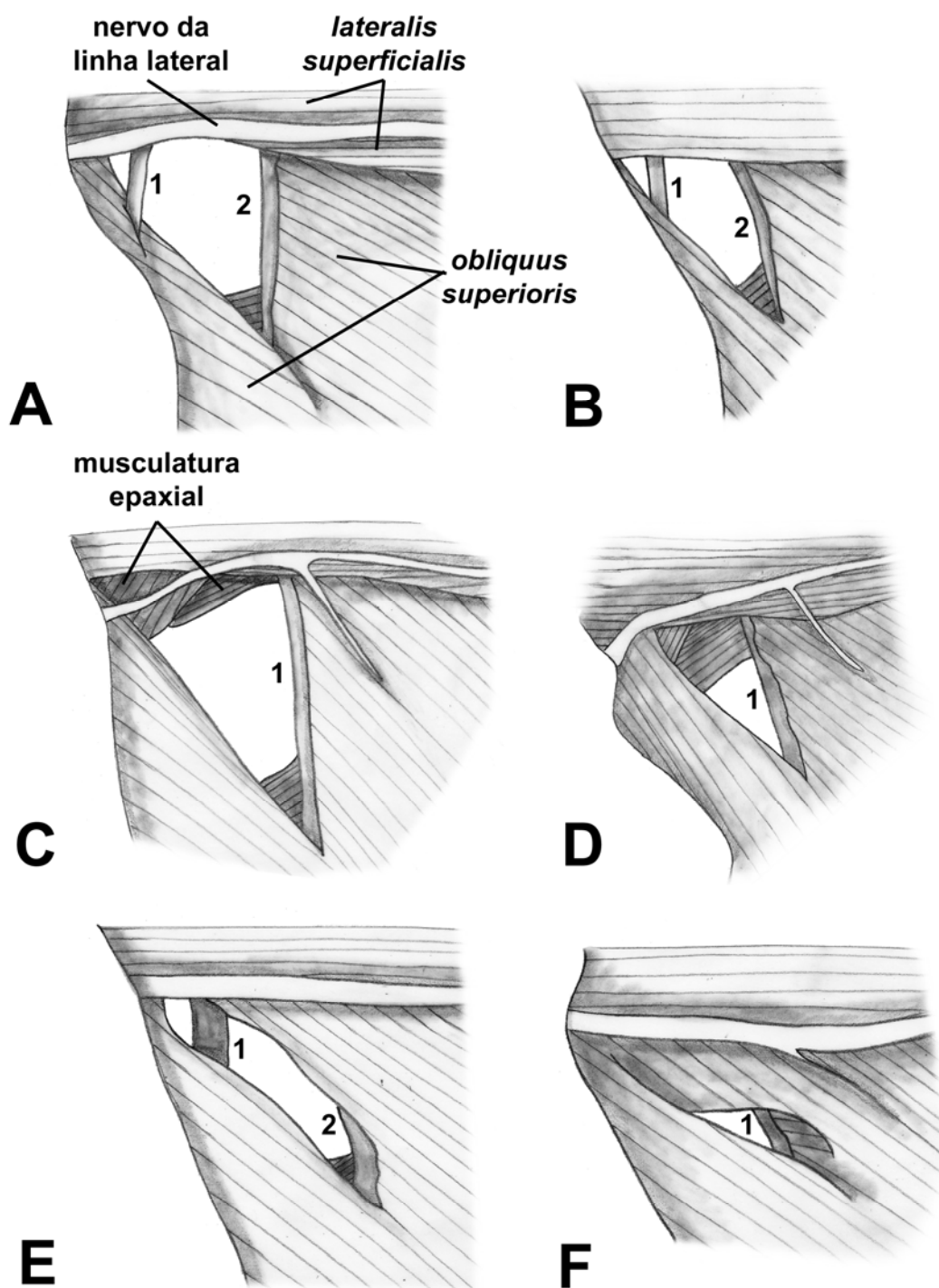


FIGURA 02. Vista lateral esquerda da região humeral mostrando o pseudotímpano de (A) *Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 67.3 mm CP; (B) *Acanthocharax microlepis*, ROM 64116, 52.1 mm CP; (C) *Hoplocharax goethei*, MZUSP 74284, 33.4 mm CP; (D) *Lonchogenys ilisha*, MZUSP 29254, 51.5 mm CP; (E) *Galeocharax humeralis*, MZUSP 19984, 75.4 mm CP; (F) *Gilbertolus alatus*, MCNG 56104, 96.2 mm CP. Números correspondem às costelas pleurais. Nervo da linha lateral não representado em (B). Região anterior para a esquerda.



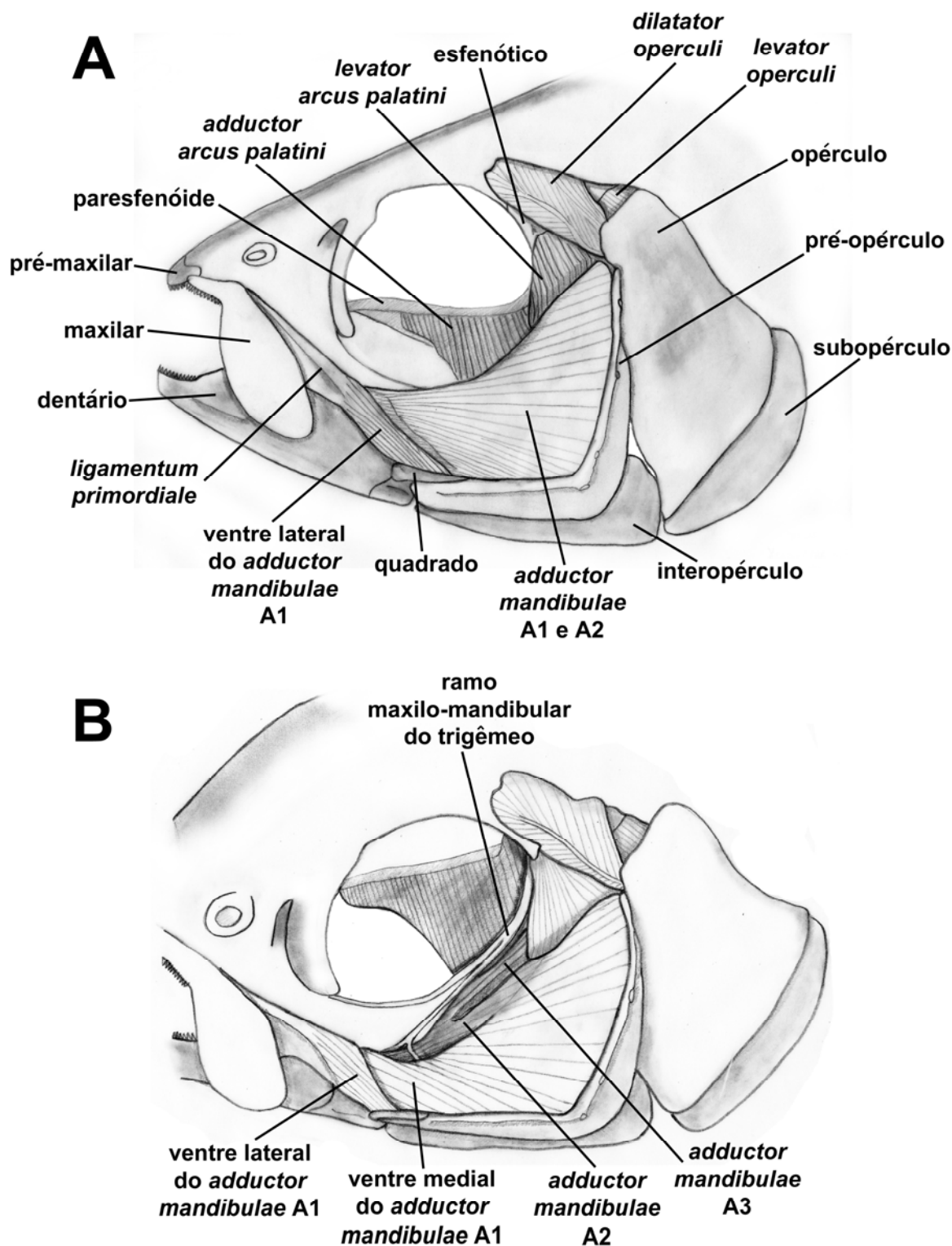


FIGURA 03. Desenho esquemático da vista lateral (A) e vista látero-dorsal (B) do lado esquerdo da cabeça de *Xenocharax spilurus*, MZUSP 50358, 77.3 mm CP, com musculatura associada. Ramo maxilo-mandibular do trigêmeo não representado em (A).

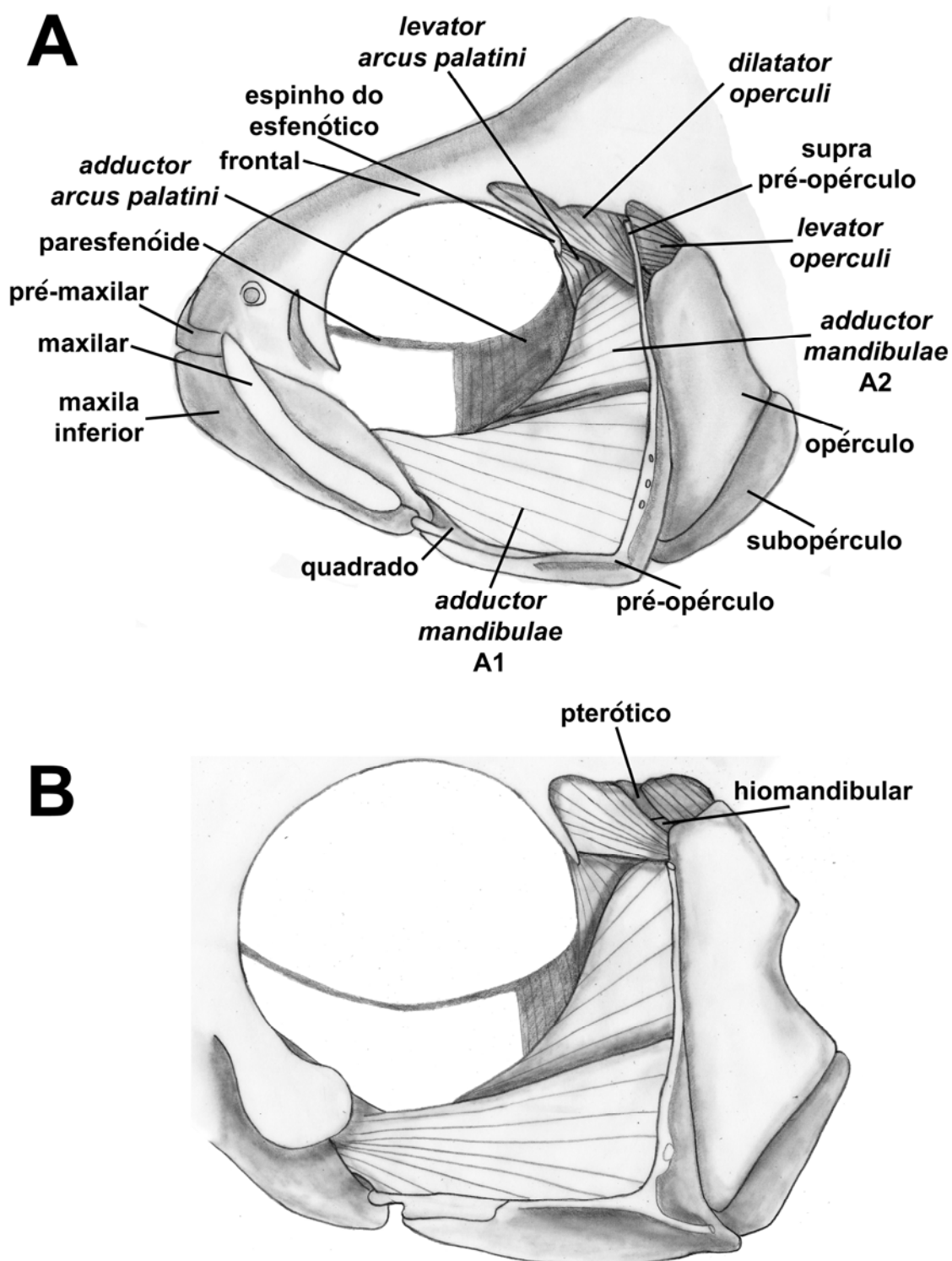


FIGURA 04. Desenho esquemático da vista lateral esquerda da cabeça de (A) *Phenacogaster* spE, MZUSP 88851, 54.0 mm CP; (B) *Heterocharax macrolepis*, MZUSP 62322, 31.7 mm CP. Regiões anterior e dorsal do crânio não representadas em (B).

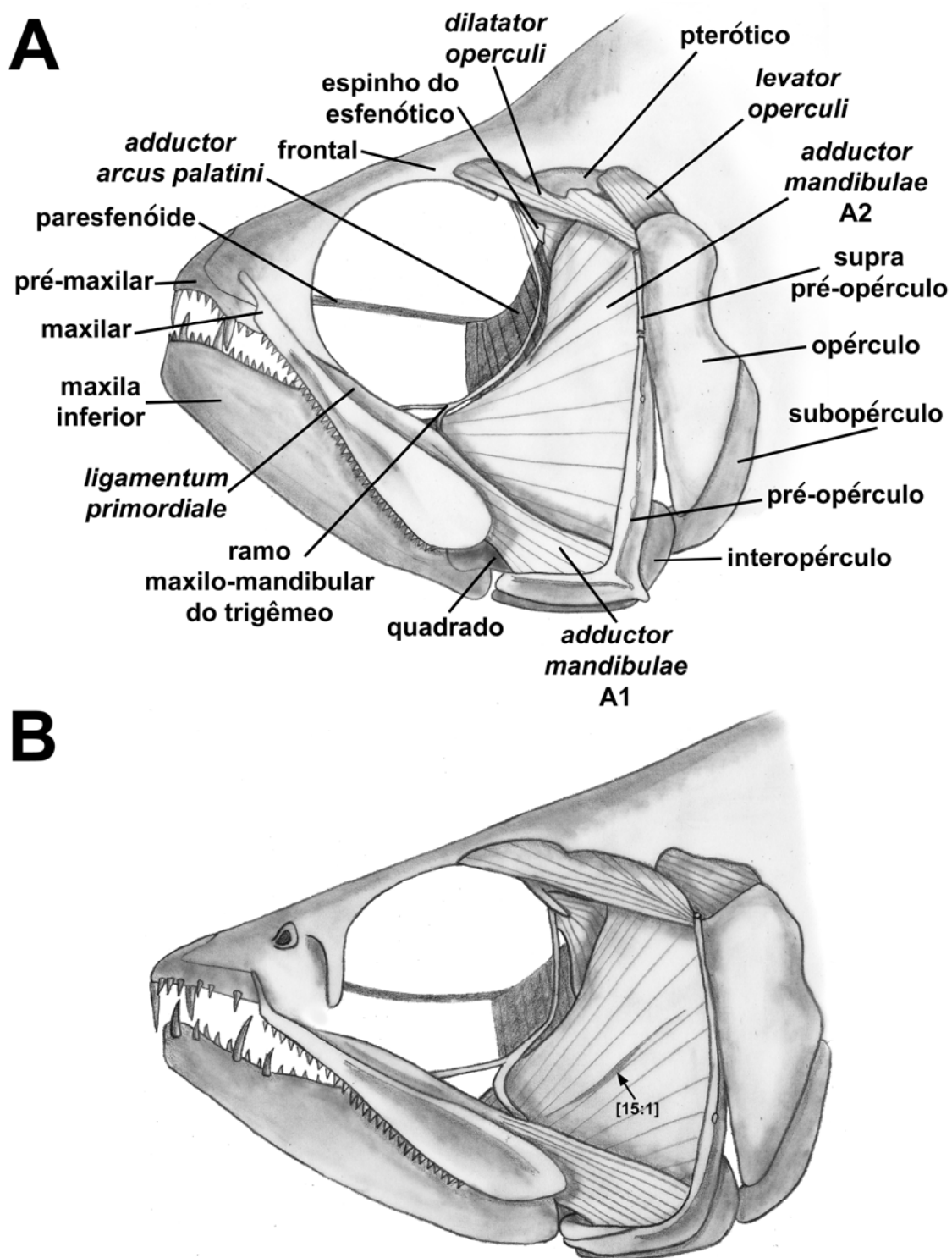


FIGURA 05. Desenho esquemático da vista lateral esquerda da cabeça de (A) *Acanthocharax microlepis*, ROM 64116, 52.1 mm CP; (B) *Acestrocephalus acutus*, MZUSP 93262, 103.1 mm CP.

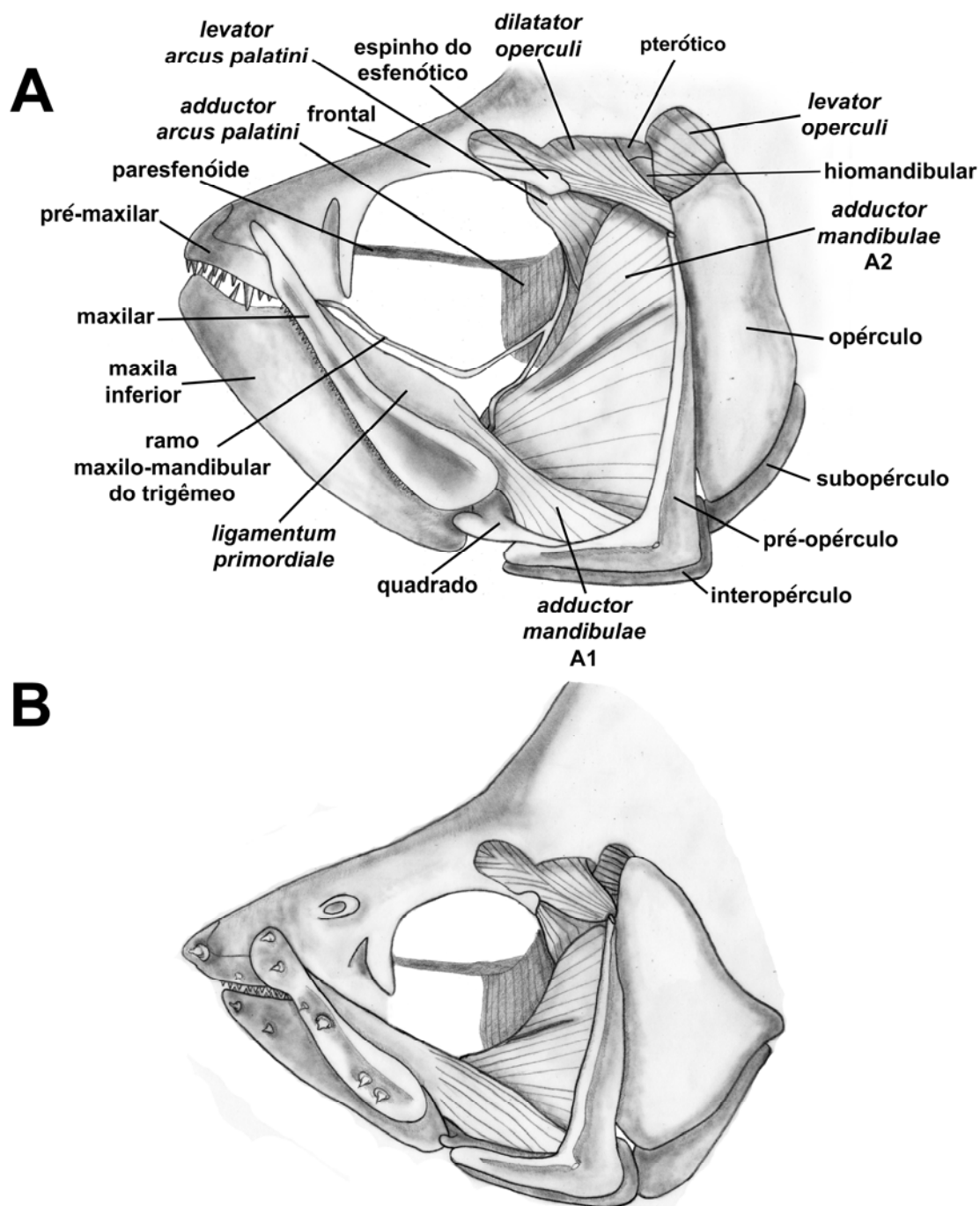


FIGURA 06. Desenho esquemático da vista lateral esquerda da cabeça de (A) *Charax gibbosus*, MZUSP 63282, 71.1 mm CP; (B) *Roeboides affinis*, MZUSP 20028, 97.1 mm CP. Ramo maxilo-mandibular do trigêmeo não representado em (B).

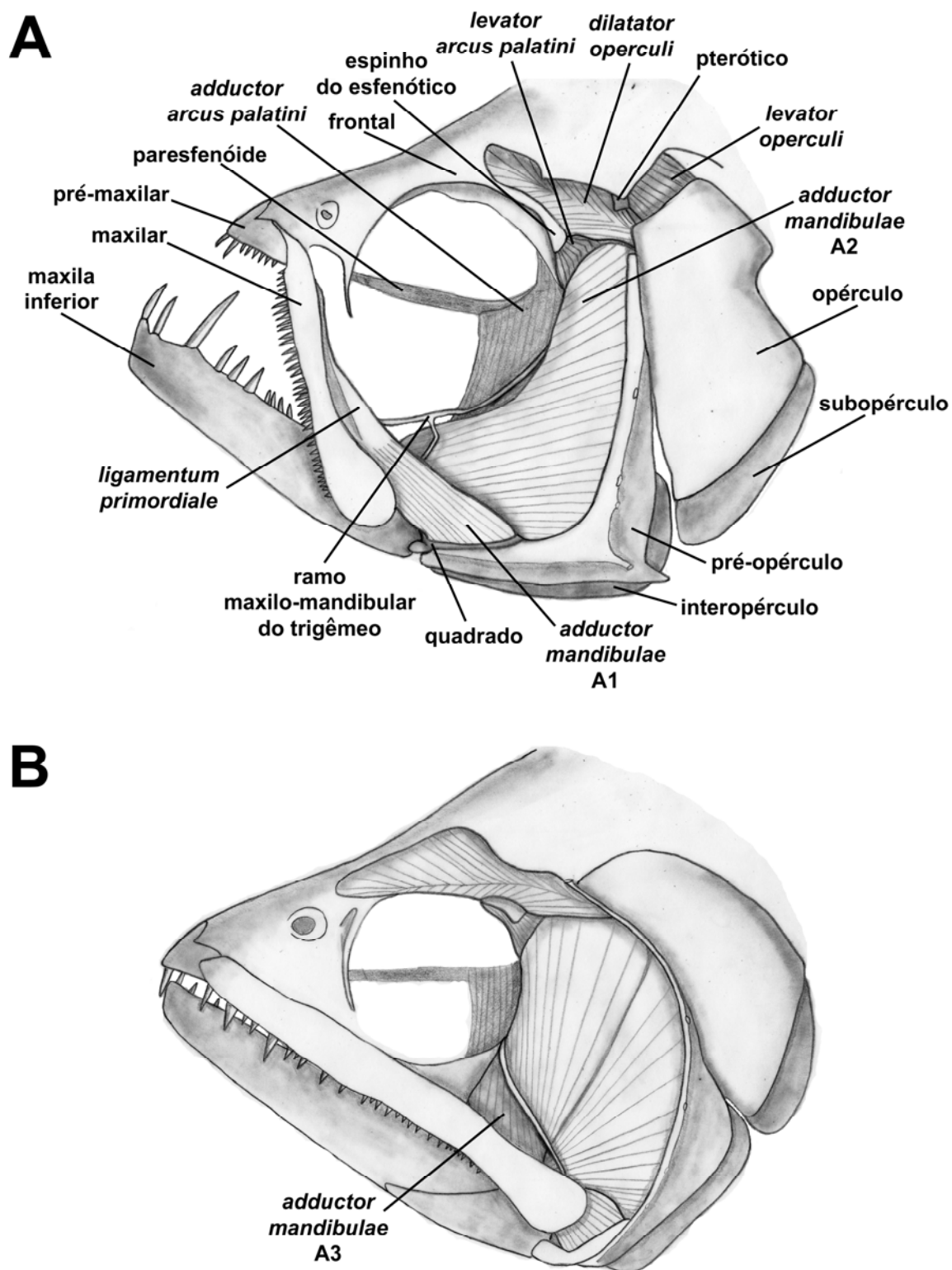


FIGURA 07. Desenho esquemático da vista lateral esquerda da cabeça de (A) *Gilbertolus alatus*, MCNG 56104, 96.2 mm CP; (B) *Rhapsiodon vulpinnus*, MZUSP 24077, 191.8 mm CP.

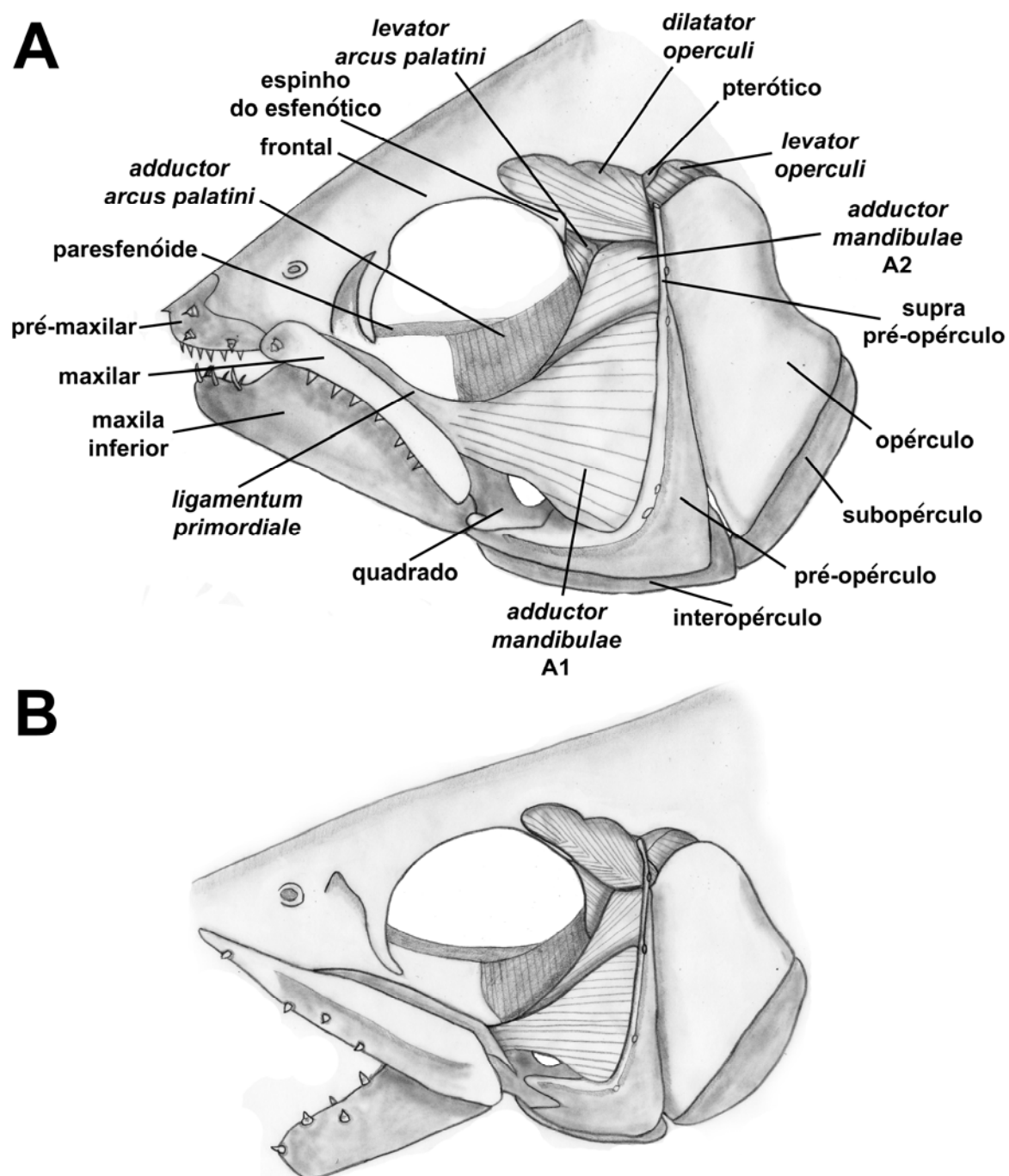


FIGURA 08. Desenho esquemático da vista lateral esquerda da cabeça de (A) *Exodon paradoxus*, MZUSP 20507, 67.1 mm CP; (B) *Roeboexodon guyanensis*, MZUSP 36819, 74.6 mm CP.

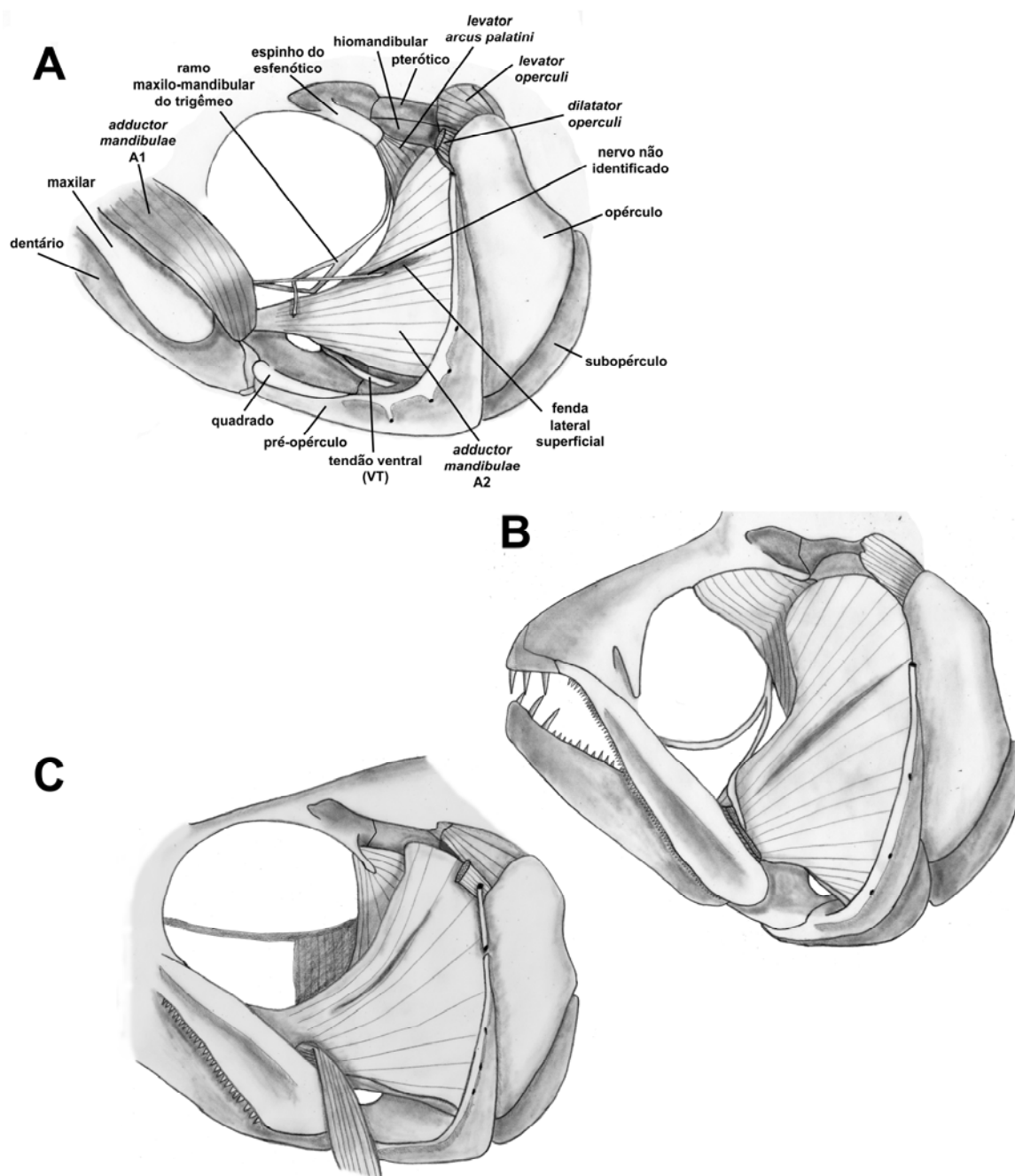


FIGURA 09. Desenho esquemático da vista lateral esquerda da cabeça de (A) *Phenacogaster franciscoensis*, MZUSP 53406, 46.5 mm CP; (B) *Cynopotamus kinkaidi*, MZUSP 19987, 108.0 mm CP; (C) *Acestrocephalus acutus*, MZUSP 93262, 103.1 mm CP. Seção A1 do *adductor mandibulae* rebatida em (A) e (C) e seccionada em (B). *Dilatator operculi* seccionado nas três figuras. Nervo não identificado representado apenas em (A), e ramo maxilo-mandibular do trigêmeo não representado em (C).

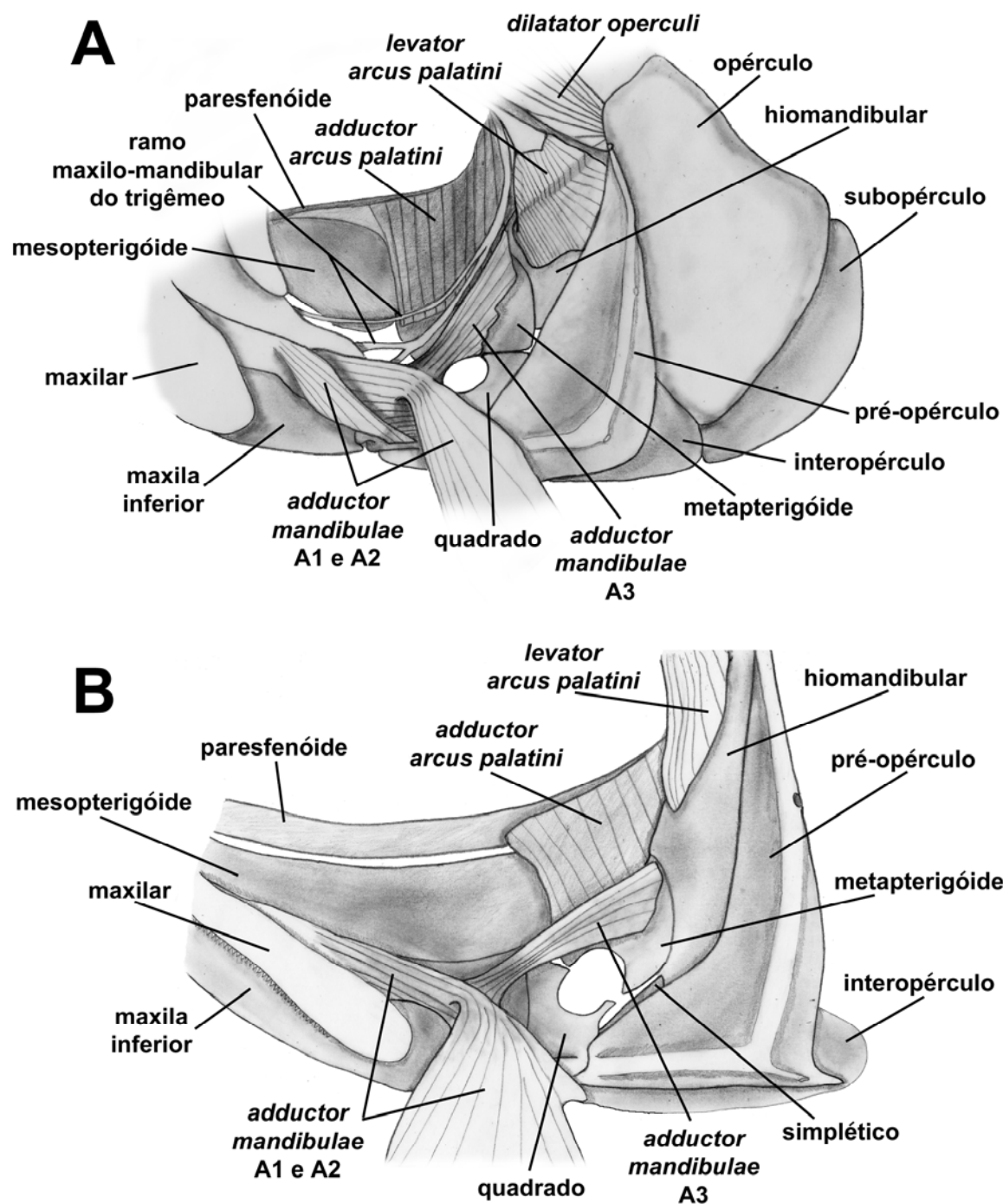


FIGURA 10. Desenho esquemático de vista lateral esquerda da região póstero-ventral do suspensório e série opercular com musculatura associada de (A) *Xenocharax spilurus*, MZUSP 50358, 77.3 mm CP; (B) *Heterocharax virgulatus*, MZUSP 27096, 27.5 mm CP. Seções A1 e A2 do *adductor mandibulae* rebatidas. Opérculo, subopérculo, *dilatator operculi* e ramo maxilo-mandibular do trigêmeo não representados em (B).



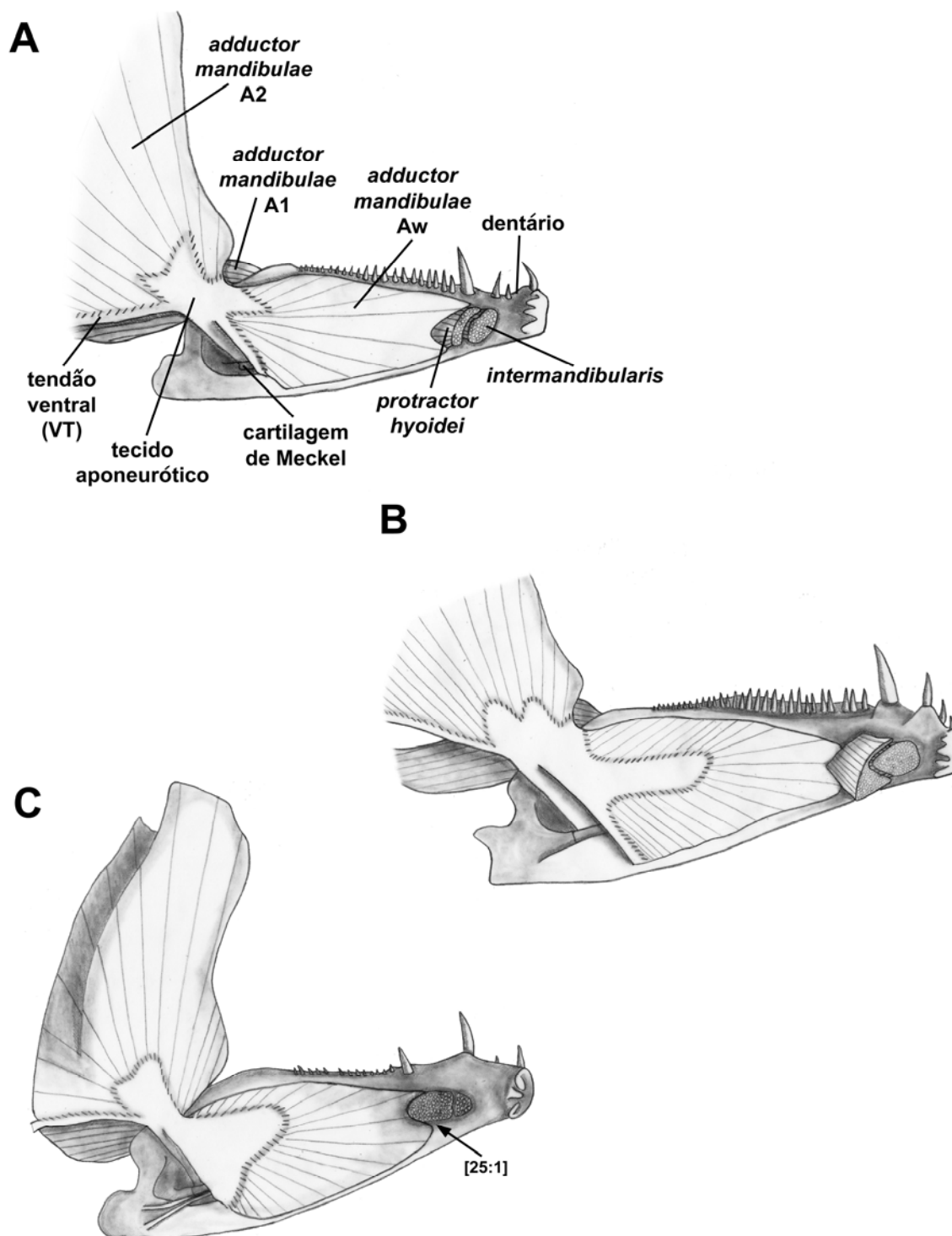


FIGURA 11. Vista medial da maxila inferior esquerda com músculos associados de (A) *Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 67.3 mm CP; (B) *Acanthocharax microlepis*, ROM 64116, 52.1 mm CP; (C) *Cynopotamus gouldingi*, MZUSP 77268, 177.0 mm CP.

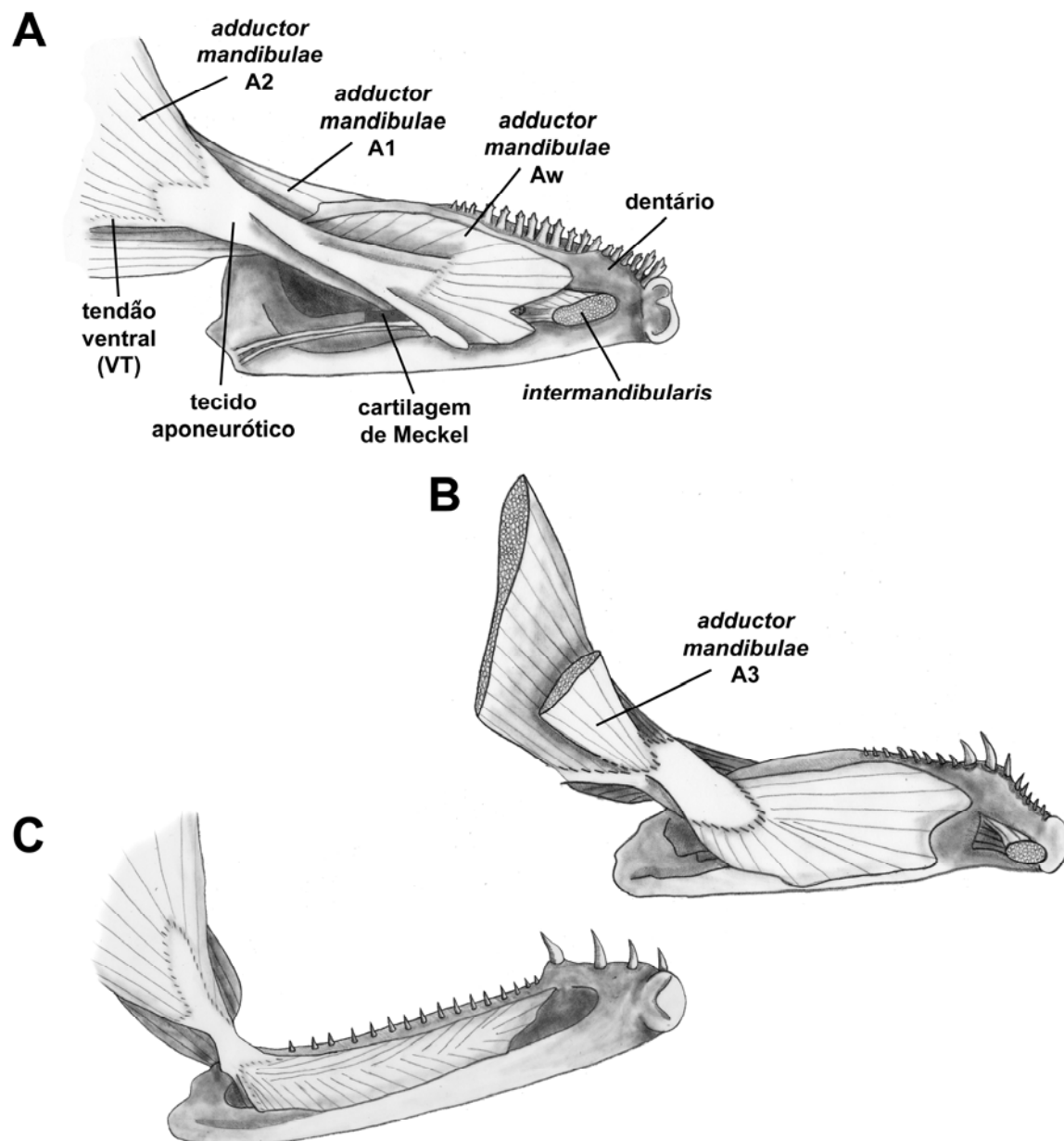


FIGURA 12. Vista medial da maxila inferior esquerda com músculos associados de (A) *Phenacogaster* spE, MZUSP 88851, 54.0 mm CP; (B) *Lonchogenys ilisha*, MZUSP 29254, 51.5 mm CP; (C) *Gnathocharax steindachneri*, MZUSP 74296, 36.6 mm CP. Músculo *intermandibularis* não representado em (C) e músculo *protractor hyoidei* não representado nestes desenhos esquemáticos.

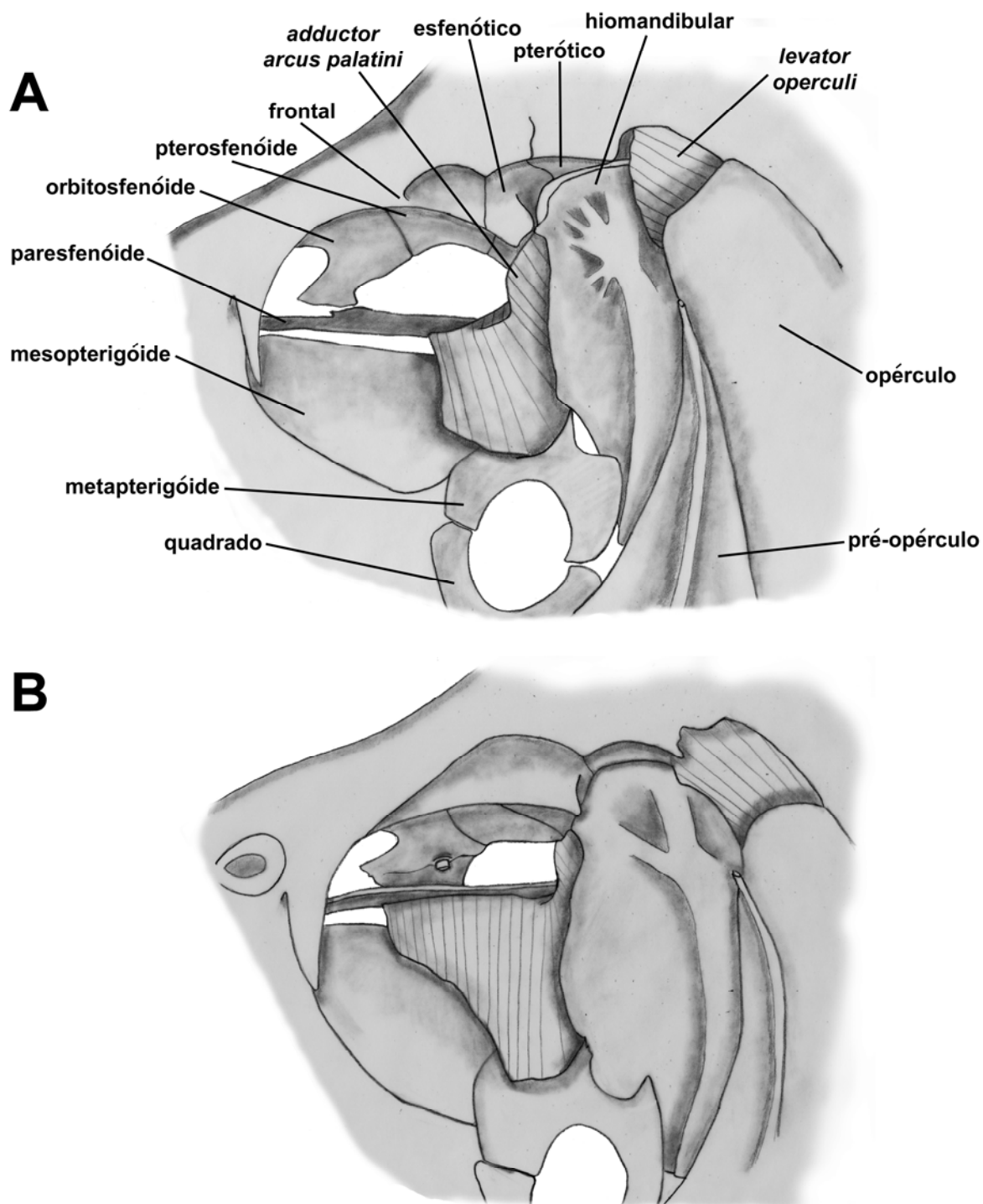


FIGURA 13. Desenho esquemático da vista lateral esquerda de parte do neurocrânio e suspensorio com musculatura associada de (A) *Charax gibbosus*, MZUSP 63282, 71.1 mm CP; (B) *Cynopotamus kinkaidi*, MZUSP 19987, 108.0 mm CP. Músculos *adductor mandibulae*, *dilatator operculi* e *levator arcus palatini* removidos.

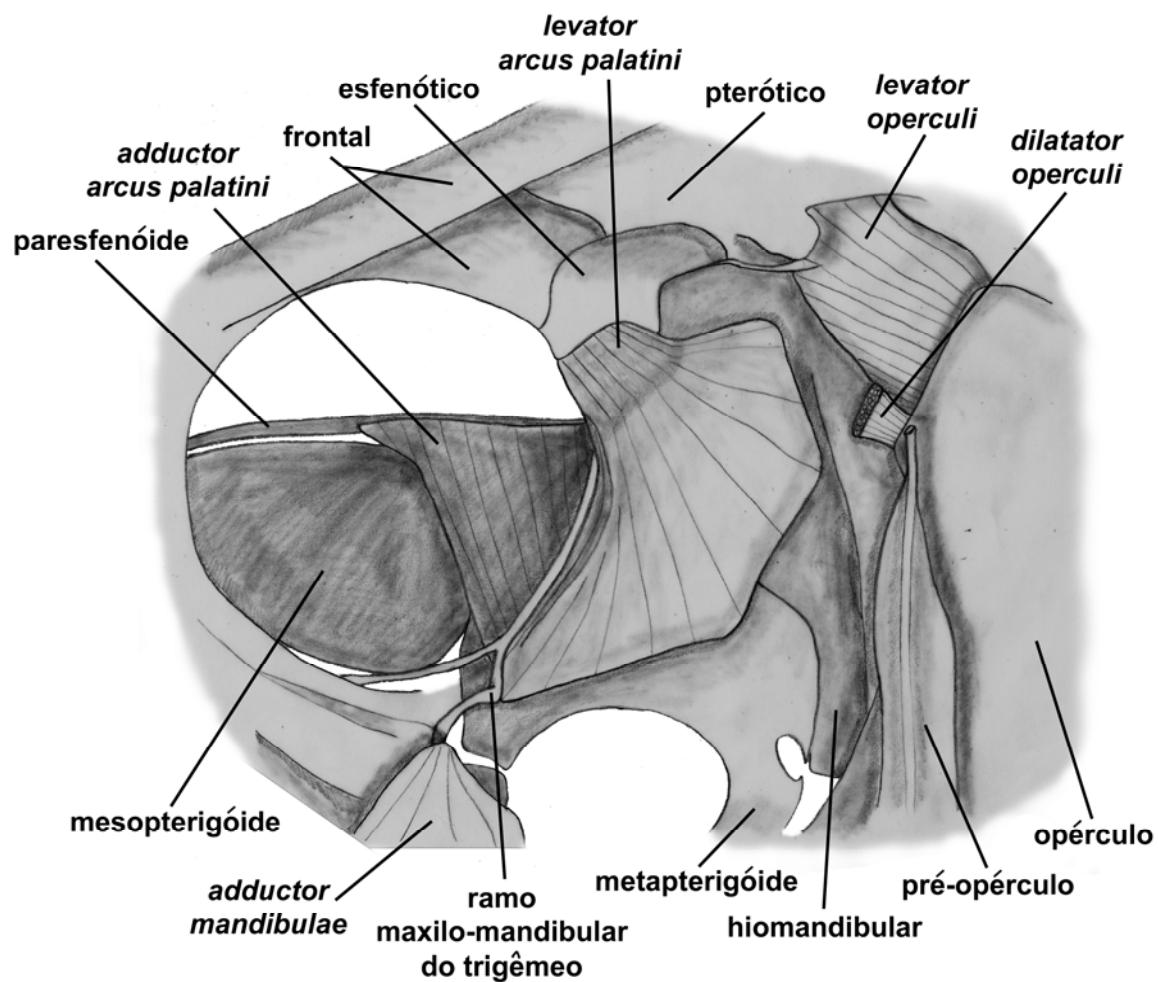


FIGURA 14. Desenho esquemático da vista lateral esquerda de parte do neurocrânio e região pósterodorsal do suspensório e série opercular de *Galeocharax humeralis*, MZUSP 19984, 75.4 mm CP, evidenciando o *levator arcus palatini*. Músculo *adductor mandibulae* rebatido e *dilatator operculi* seccionado.

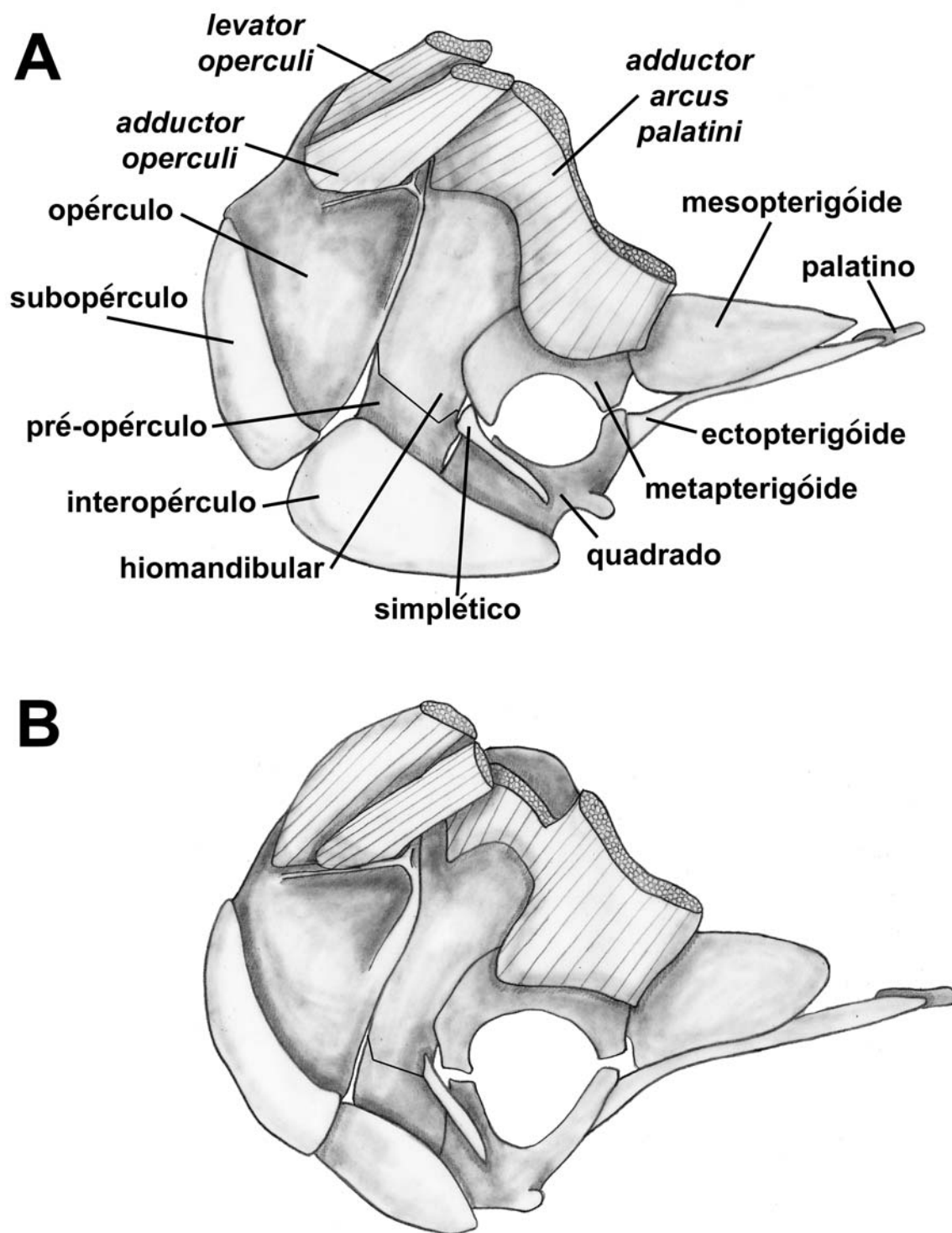


FIGURA 15. Desenho esquemático da vista medial do suspensório e série opercular do lado esquerdo com musculatura associada de (A) *Charax stenopterus*, MZUSP 9616, 61.7 mm CP; (B) *Galeocharax humeralis*, MZUSP 19984, 75.4 mm CP.

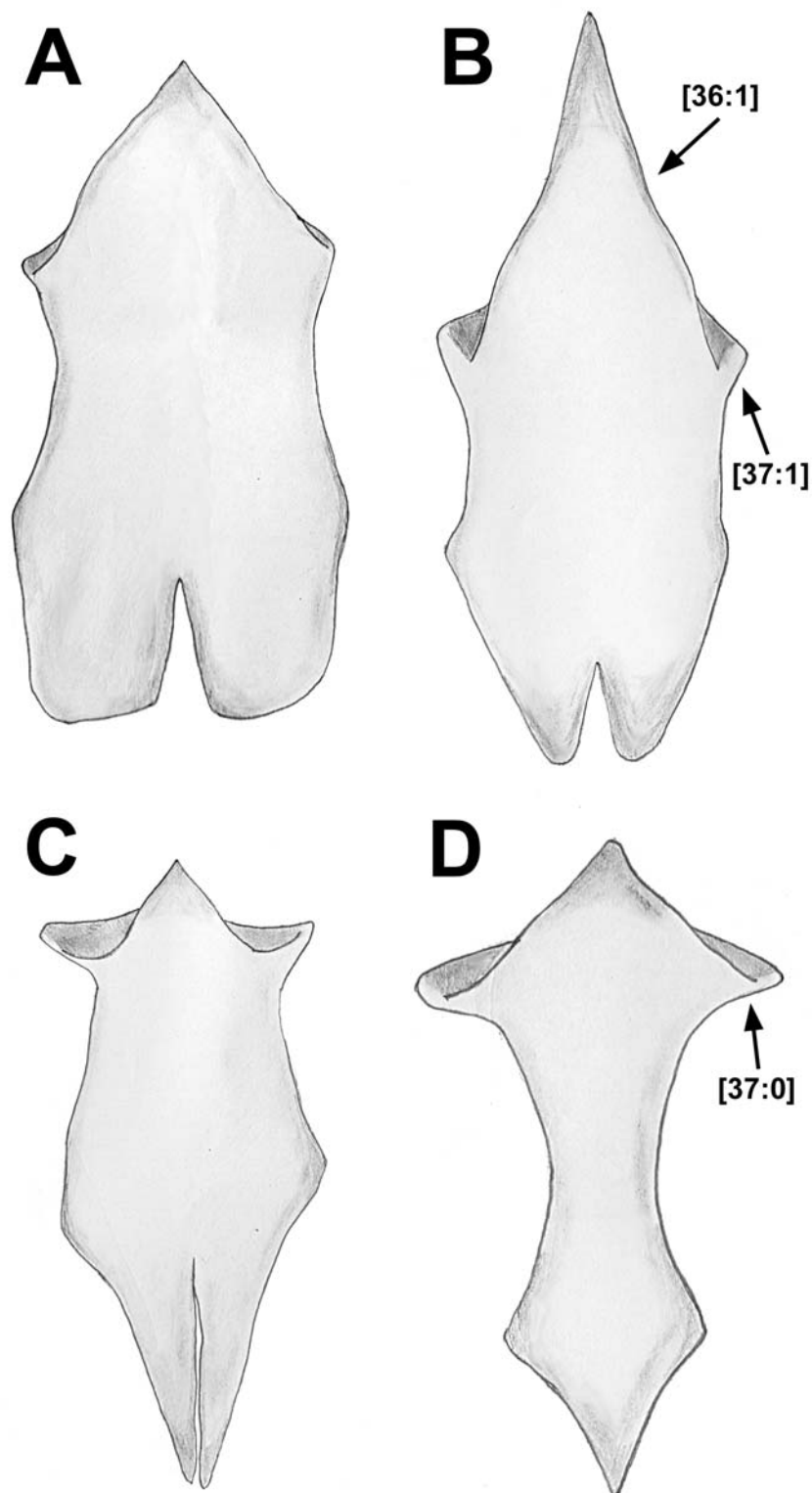


FIGURA 16. Vista dorsal do mesetmóide de (A) *Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 68.4 mm CP; (B) *Acestrocephalus stigmatus*, MZUSP 94216, 85.0 mm CP; (C) *Phenacogaster franciscoensis*, MZUSP 53406, 47.2 mm CP; (D) *Heterocharax virgulatus*, MZUSP 31141, 25.0 mm CP. Região anterior para cima.

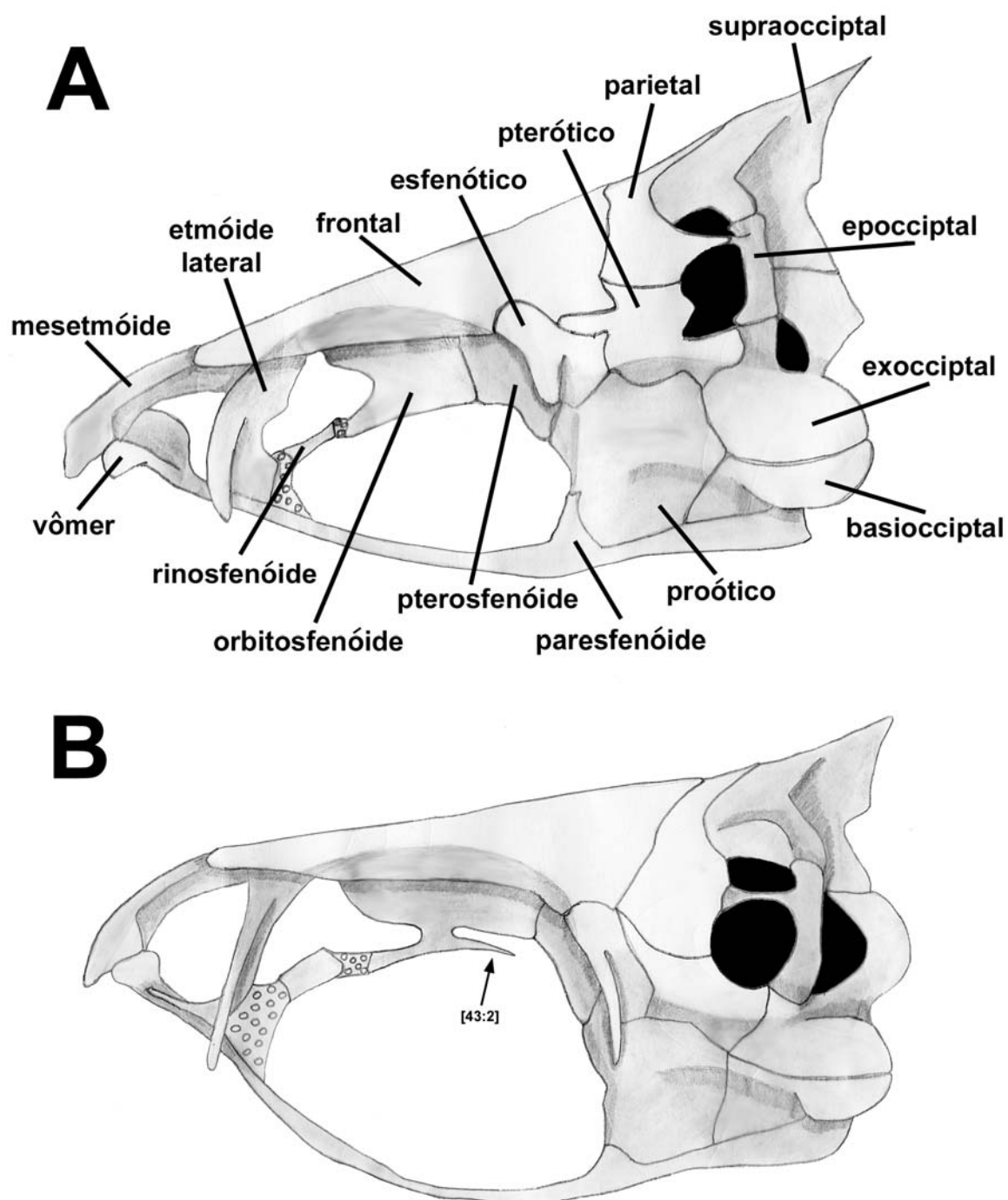


FIGURA 17. Vista lateral esquerda do neurocrânio de (A) *Phenacogaster franciscoensis*, MZUSP 53406, 47.2 mm CP; (B) *Heterocharax virgulatus*, MZUSP 31141, 25.0 mm CP.

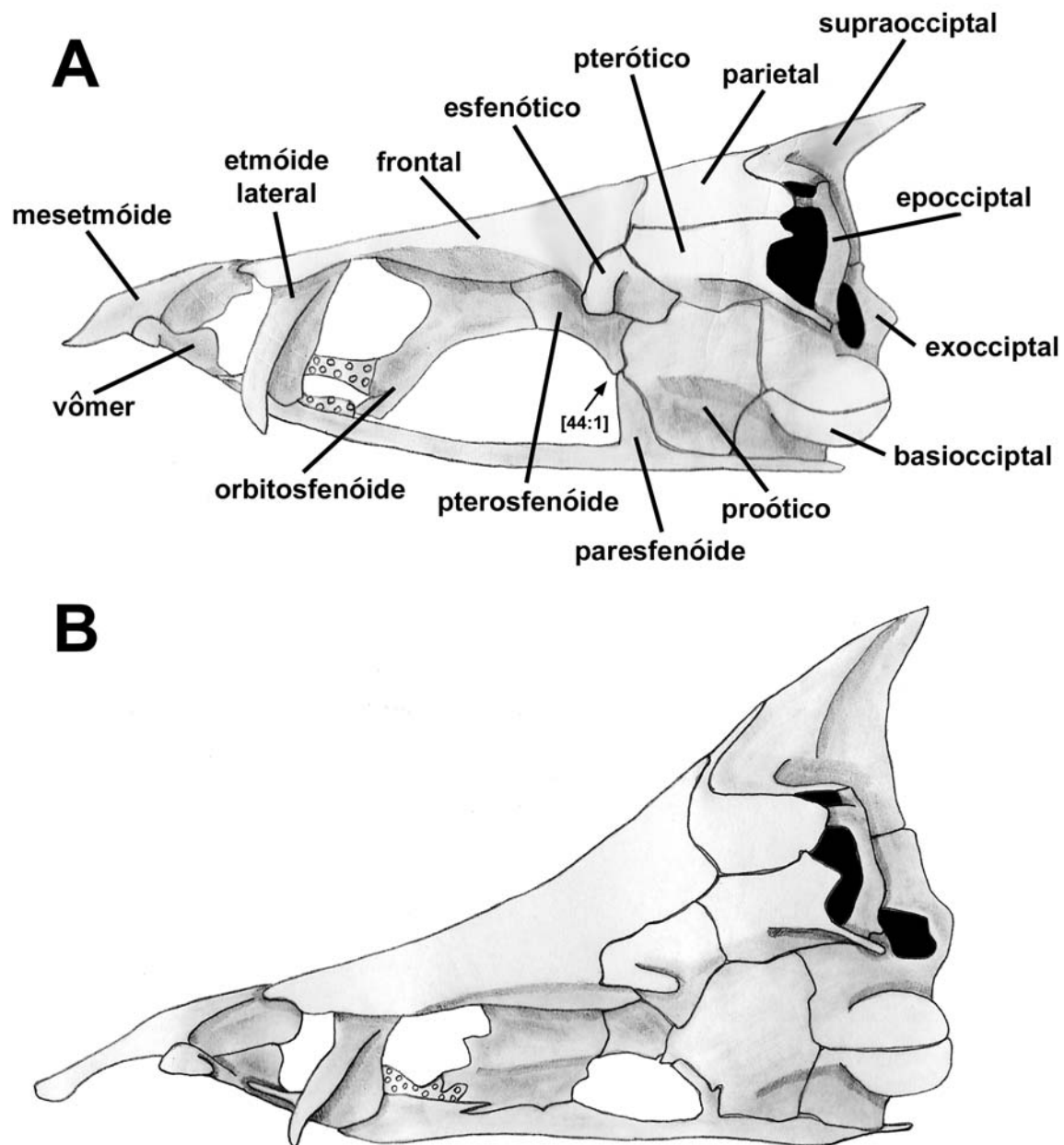


FIGURA 18. Vista lateral esquerda do neurocrânio de (A) *Acestrocephalus stigmatus*, MZUSP 94216, 85.0 mm CP; (B) *Cynopotamus kinkaidi*, MZUSP 19987, 98.2 mm CP.



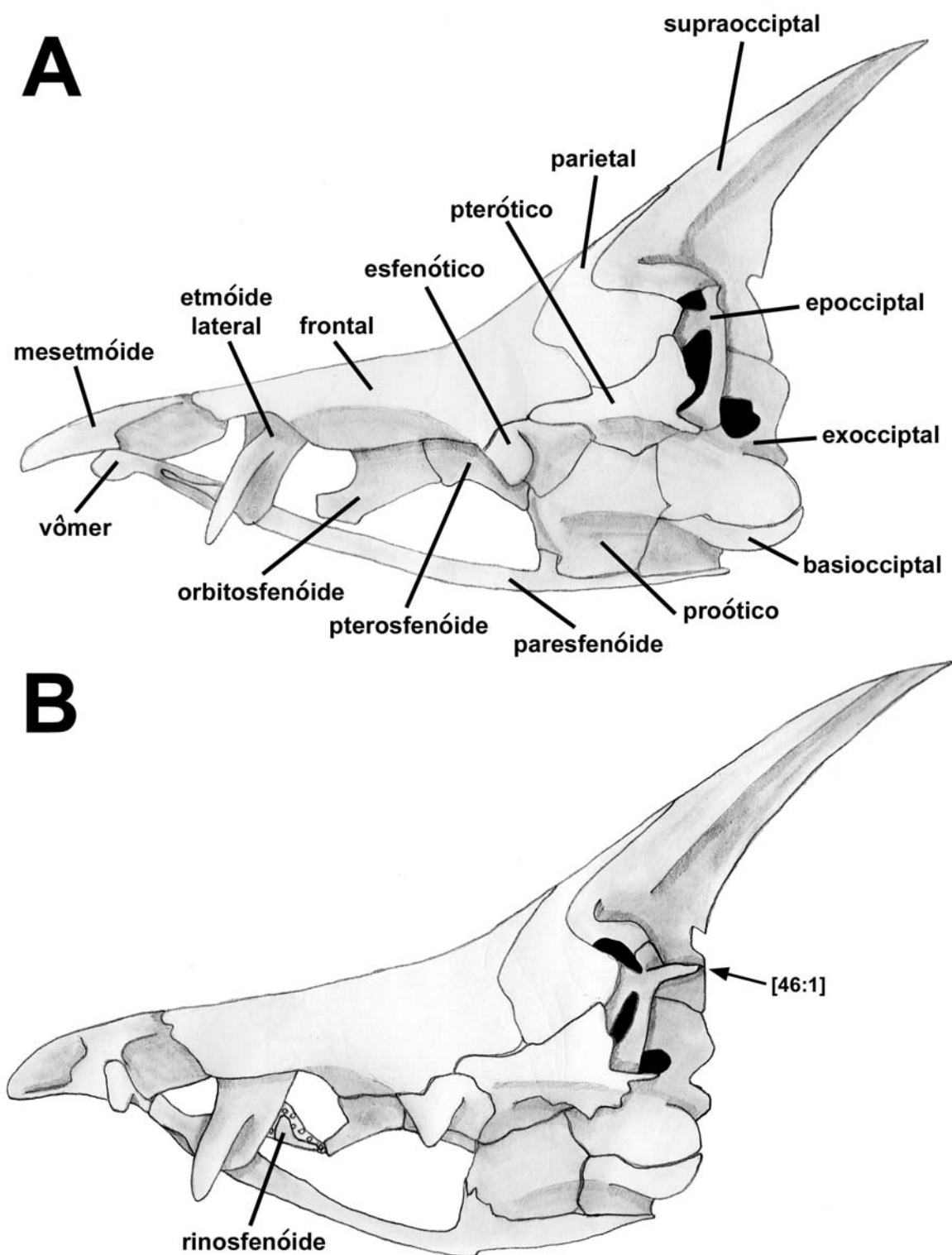


FIGURA 19. Vista lateral esquerda do neurocrânio de (A) *Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 68.4 mm CP; (B) *Roeboides affinis*, MZUSP 20028, 86.8 mm CP.

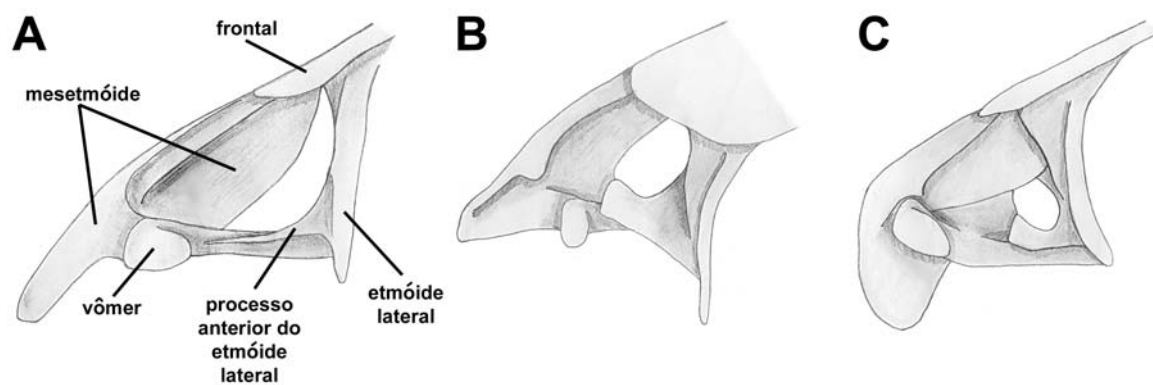


FIGURA 20. Vista lateral esquerda da região anterior do neurocrânio destacando a abertura no septo internasal de (A) *Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 68.4 mm CP; (B) *Bryconexodon juruena*, MZUSP 62854, 79.8 mm CP; (C) *Roeboexodon guyanensis*, MZUSP 36819, 65.7 mm CP. Região anterior para cima.

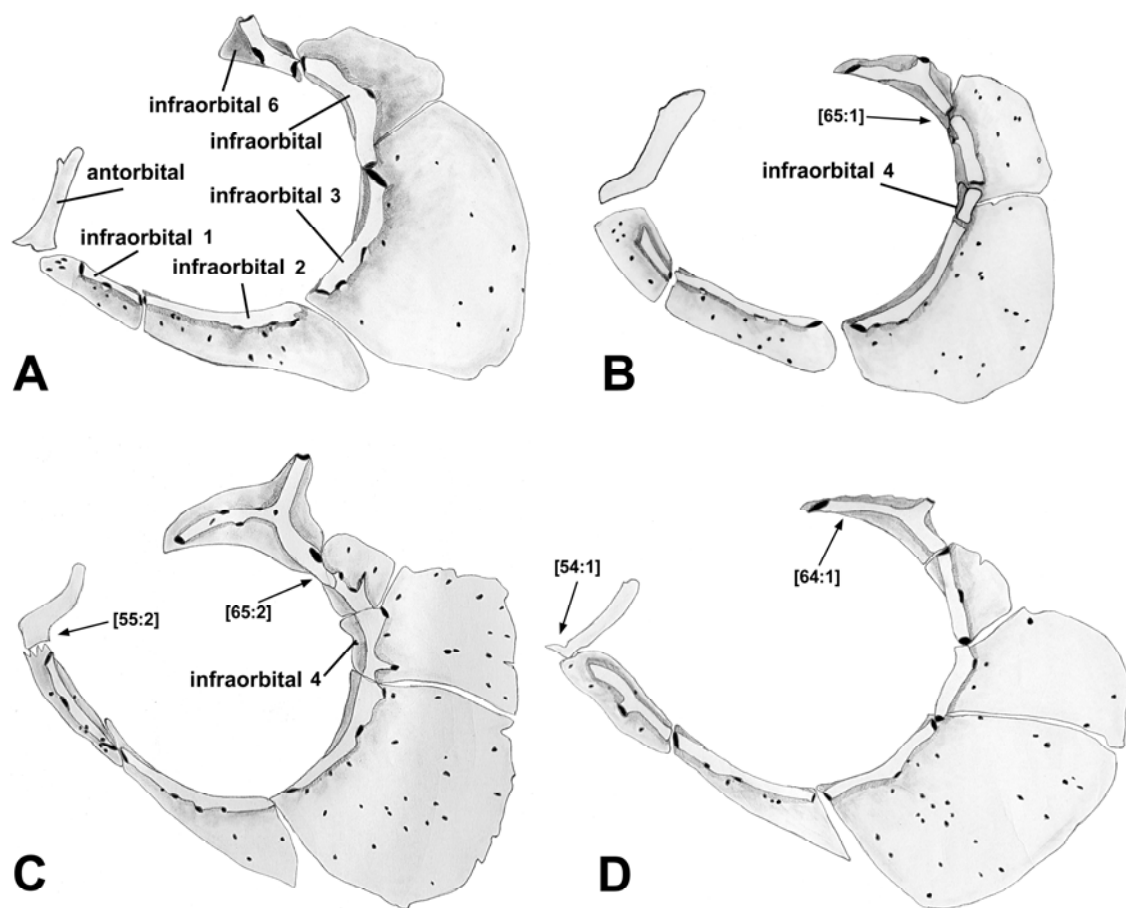


FIGURA 21. Vista lateral esquerda da série infraorbital de (A) *Charax gibbosus*, MZUSP 10673, 85.4 mm CP; (B) *Roeboides occidentalis*, MZUSP 35690, 61.1 mm CP; (C) *Cynopotamus kinkaidi*, MZUSP 19987, 98.2 mm CP; (D) *Acestrocephalus stigmatus*, MZUSP 94216, 85.0 mm CP.

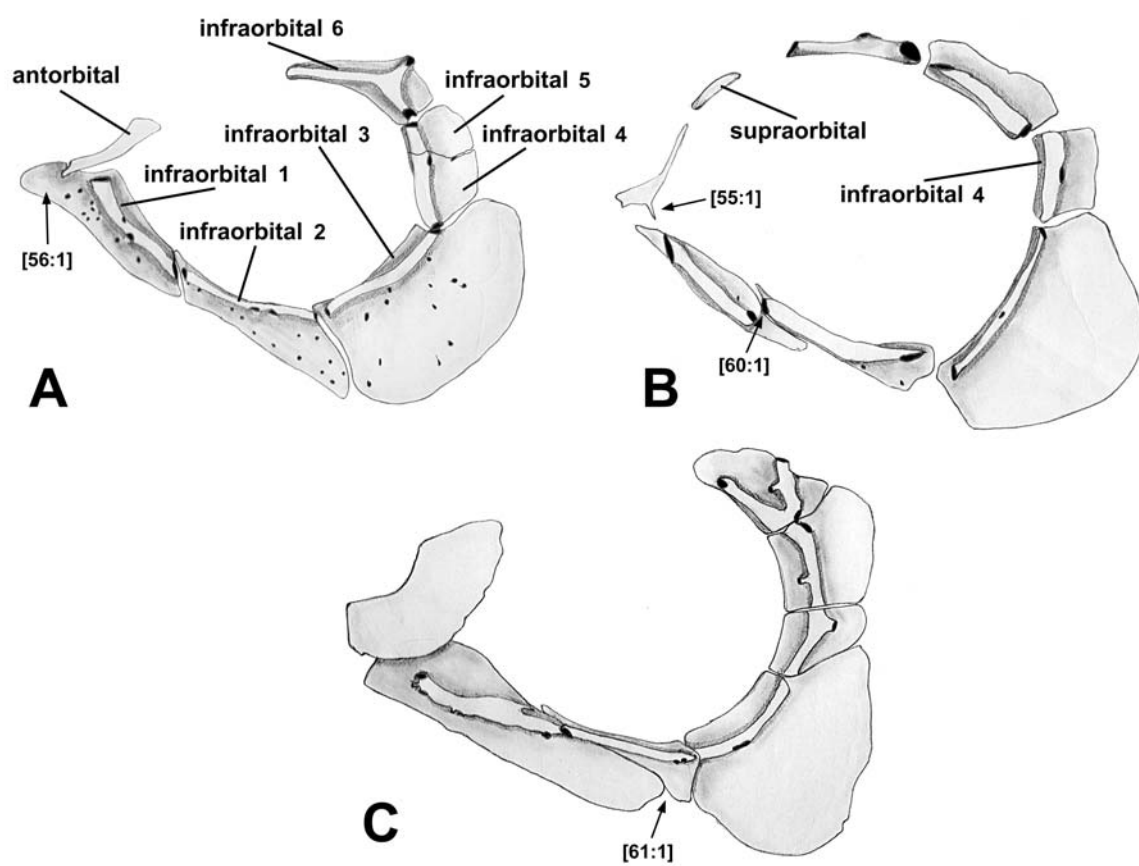


FIGURA 22. Vista lateral esquerda da série infraorbital de (A) *Galeocharax knerii*, MZUSP 10480, 88.8 mm CP; (B) *Heterocharax virgulatus*, MZUSP 31141, 36.1 mm CP; (C) *Roebioxodon guyanensis*, MZUSP 36819, 65.7 mm CP.

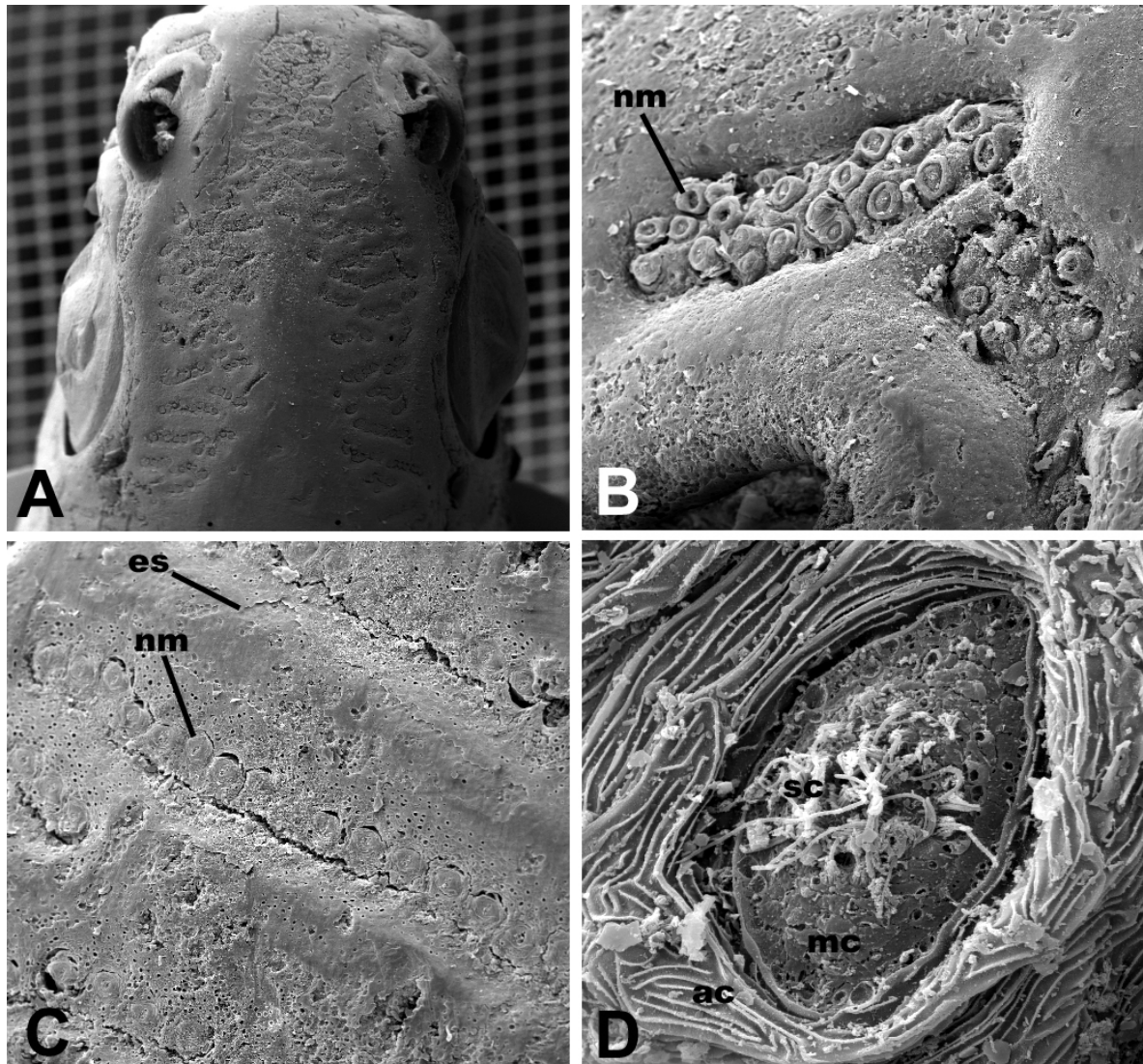


FIGURA 23. Aspectos dos neuromastos superficiais da cabeça de *Phenacogaster franciscoensis*, MZUSP 53406, 43.6 mm CP. (A) Vista dorsal da cabeça com linhas transversais de neuromastos (17x); (B) grupo de neuromastos anteriores à narina esquerda (140x); (C) estrias ósseas paralelas às linhas de neuromastos na região pósteroventral ao olho esquerdo (100x); (D) detalhe de neuromasto no grupo anterior à narina esquerda (3200x). Região anterior para cima. Abreviaturas: ac – células acessórias, es – estria óssea, mc – células do manto, nm – neuromasto, sc – células sensoriais.

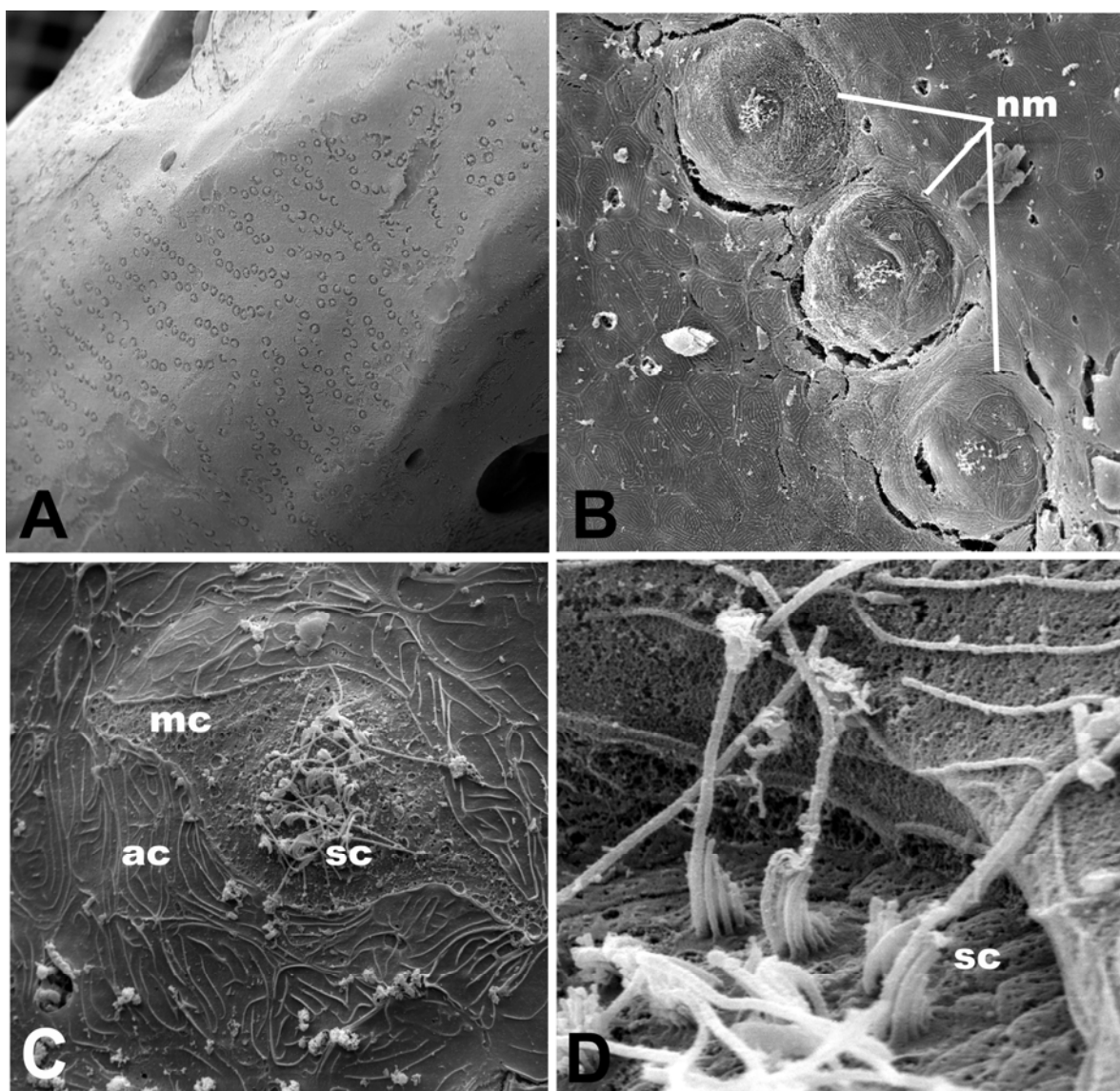


FIGURA 24. Aspectos dos neuromastos superficiais da cabeça de (A e C) *Roebooides xenodon*, MZUSP 54684, 64.6 mm CP, e (B e D) *Roebooides descalvadensis*, MZUSP 19830, 55.8 mm CP. (A) Vista dorsal da cabeça com linhas transversais de neuromastos na região entre as narinas (29x); (B) linha transversal de neuromastos sobre a superfície ventral do dentário esquerdo (550x) (C) neuromasto na região pósterodorsal ao olho direito (1650x); (D) detalhe das células sensoriais de neuromasto sobre superfície ventral do dentário esquerdo (10000x). Região anterior para cima, inclinada para a direita. Abreviaturas: ac – células acessórias, mc – células do manto, nm – neuromasto, sc – células sensoriais.

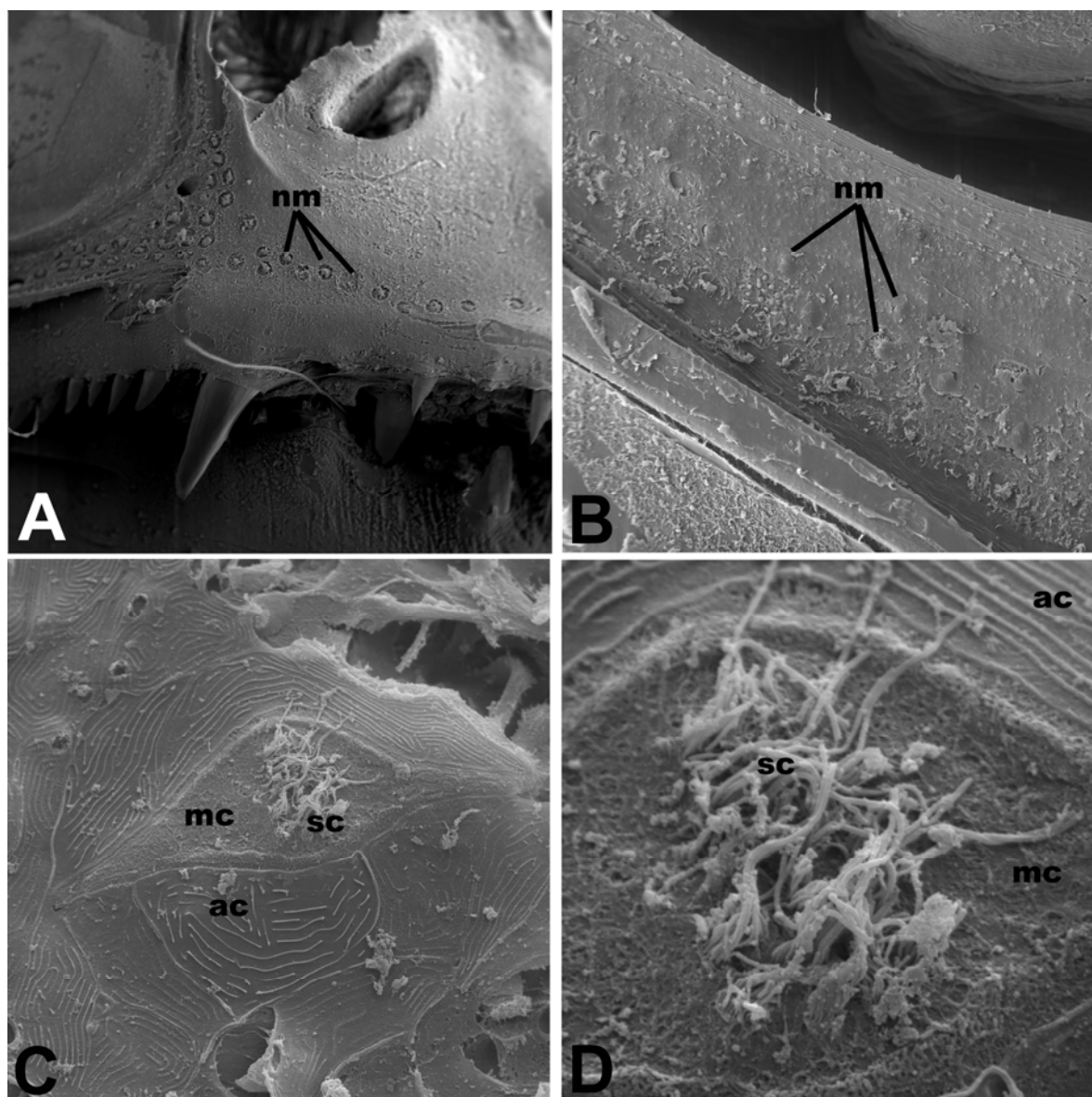


FIGURA 25. Aspectos dos neuromastos superficiais da cabeça de *Acestrocephalus pallidus*, MZUSP 63311, 47.2 mm CP. (A) Vista anterior da região ventral à narina direita com linhas de neuromastos (50x); (B) vista lateral da região ventral ao olho esquerdo com linha de neuromastos (100x); (C) neuromasto na região pótero-ventral ao olho esquerdo (1500x); (D) detalhe das células sensoriais do neuromasto de (C) (5000x). Região anterior para cima em (C) e (D). Abreviaturas: ac – células acessórias, mc – células do manto, nm – neuromasto, sc – células sensoriais.



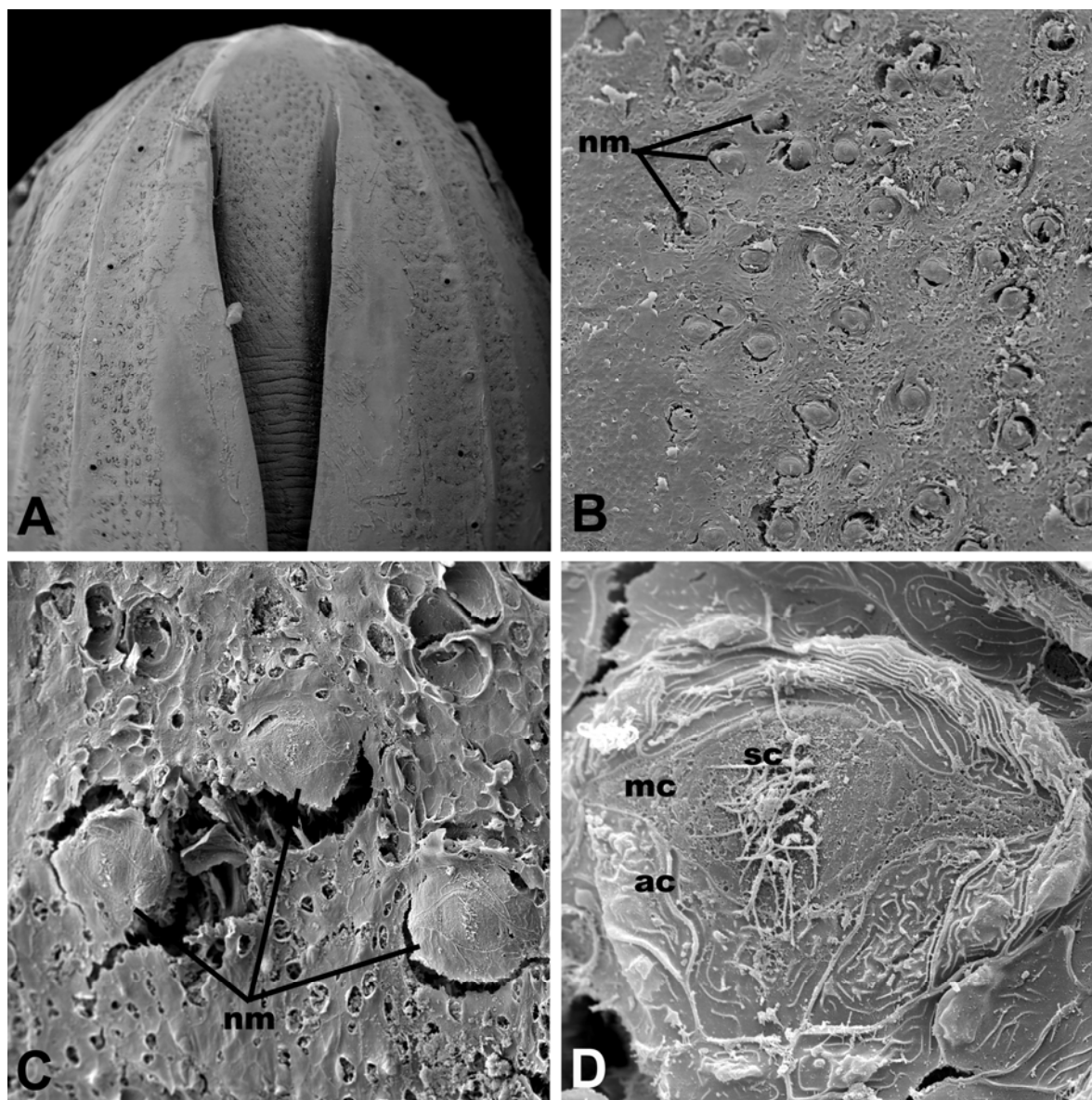


FIGURA 26. Aspectos dos neuromastos superficiais da cabeça de *Cynopotamus kinkaidi*, MZUSP 19987, 91.7 mm CP. (A) Vista ventral da cabeça com muitos neuromastos superficiais sobre a superfície dos dentários e região gular (16x); (B) neuromastos na superfície ventral do dentário direito (100x); (C) neuromastos na região póstero-lateral do lado esquerdo da cabeça (400x); (D) neuromasto na superfície ventral do dentário direito (1700x). Região anterior para cima. Abreviaturas: ac – células acessórias, mc – células do manto, nm – neuromasto, sc – células sensoriais.



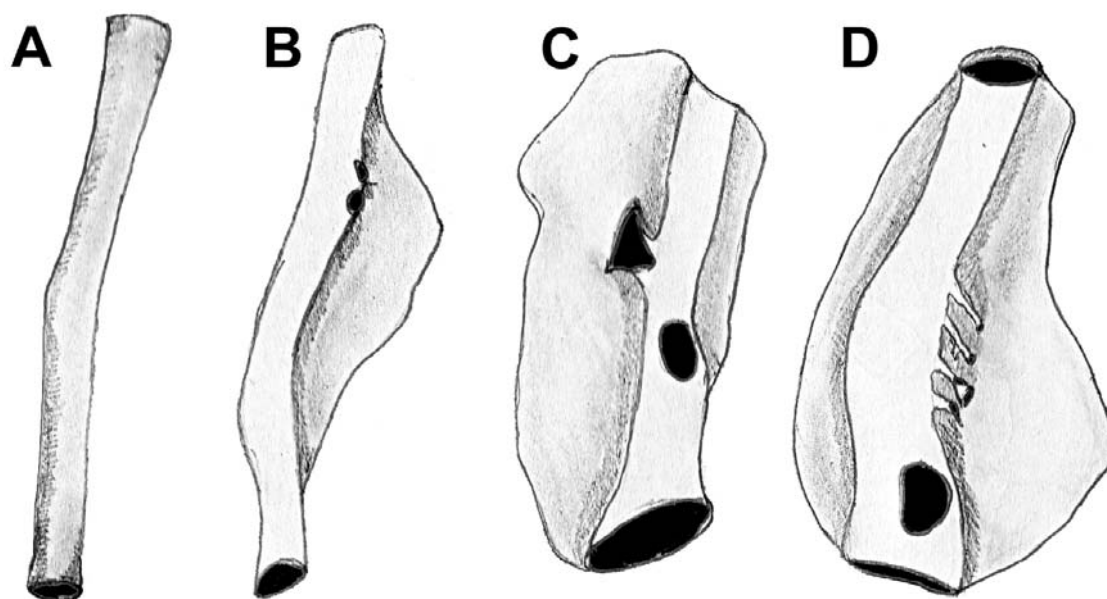


FIGURA 27. Vista dorsal do nasal direito de (A) *Charax gibbosus*, MZUSP 10673, 85.4 mm CP; (B) *Galeocharax knerii*, MZUSP 10480, 88.8 mm CP; (C) *Roeboexodon guyanensis*, MZUSP 36819, 65.7 mm CP; (D) *Hoplias malabaricus*, MZUSP 22111, 94.0 mm CP.

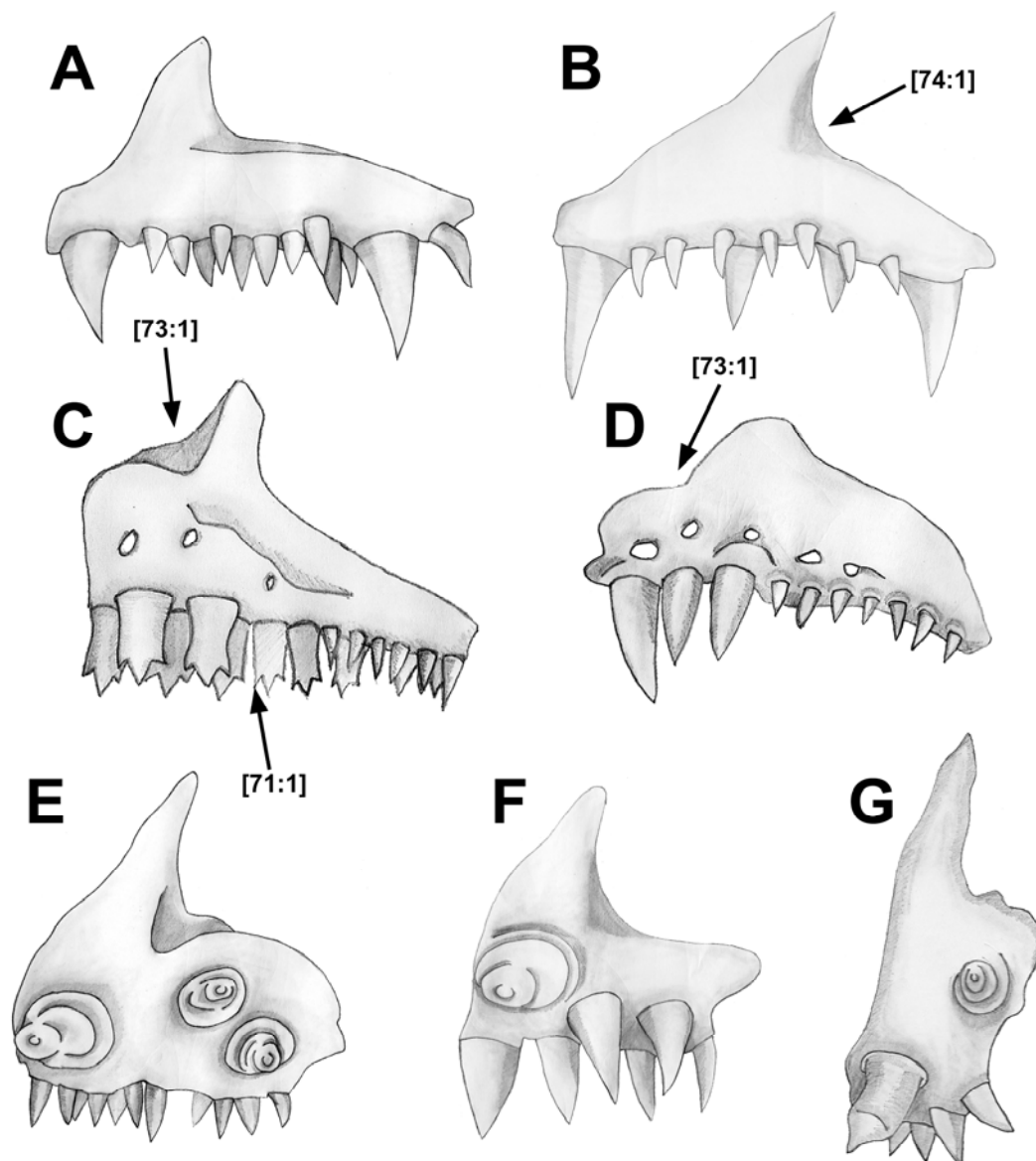


FIGURA 28. Vista anterior do pré-maxilar esquerdo de (A) *Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 68.4 mm CP; (B) *Acestrocephalus stigmatus*, MZUSP 94216, 85.0 mm CP; (C) *Phenacogaster tegatus*, MZUSP 35889, 32.1 mm CP; (D) *Heterocharax virgulatus*, MZUSP 31141, 36.1 mm CP; (E) *Roeboides affinis*, MZUSP 20028, 86.8 mm CP; (F) *Exodon paradoxus*, MZUSP 20507, 52.4 mm CP; (G) *Bryconexodon juruena*, MZUSP 62854, 79.8 mm CP.

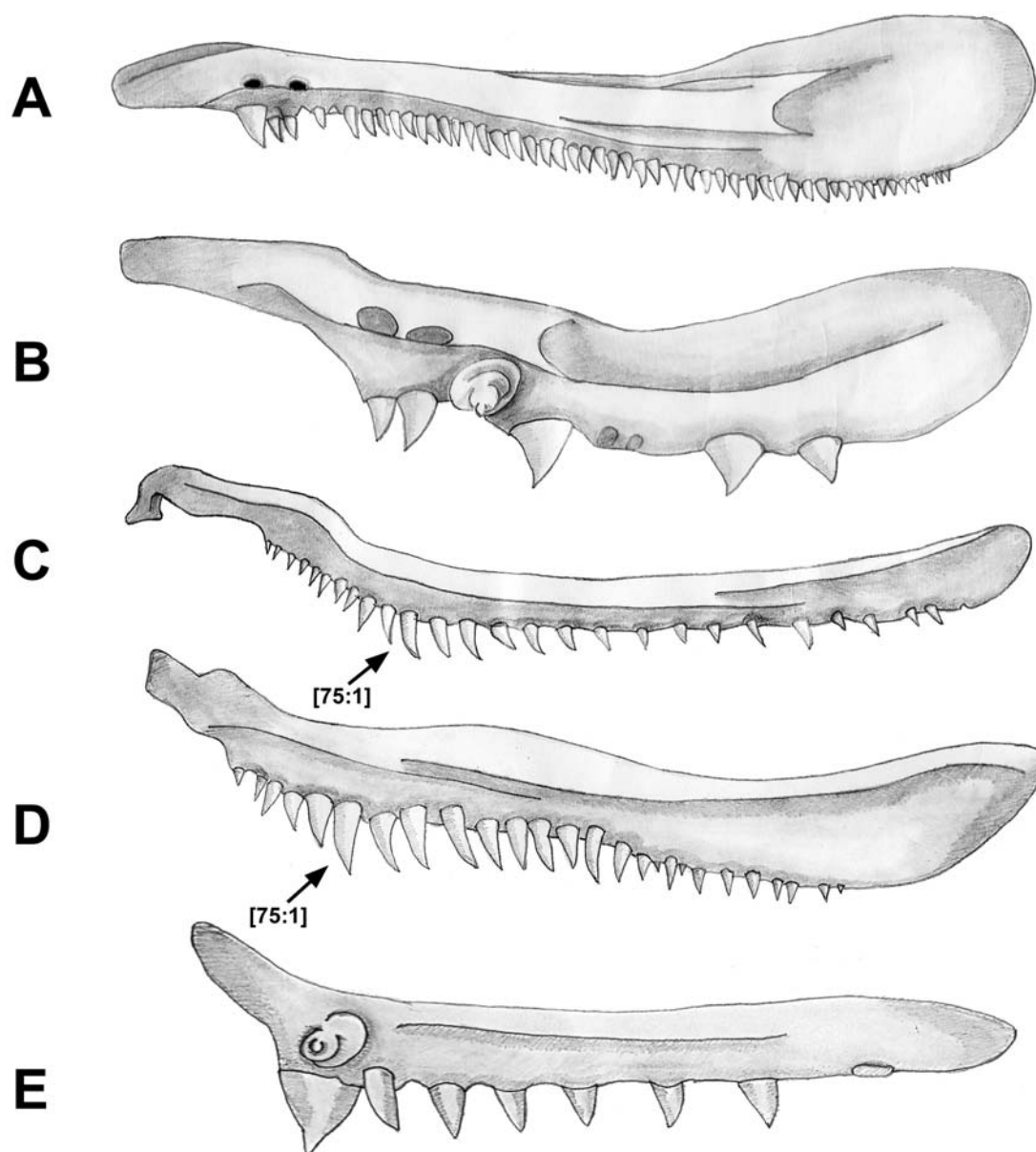


FIGURA 29. Vista lateral esquerda do maxilar de (A) *Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 68.4 mm CP; (B) *Roeboides affinis*, MZUSP 20028, 86.8 mm CP; (C) *Gnathocharax steindachneri*, MZUSP 74296, 35.8 mm CP; (D) *Heterocharax macrolepis*, MZUSP 62322, 33.0 mm CP; (E) *Exodon paradoxus*, MZUSP 20507, 52.4 mm CP.

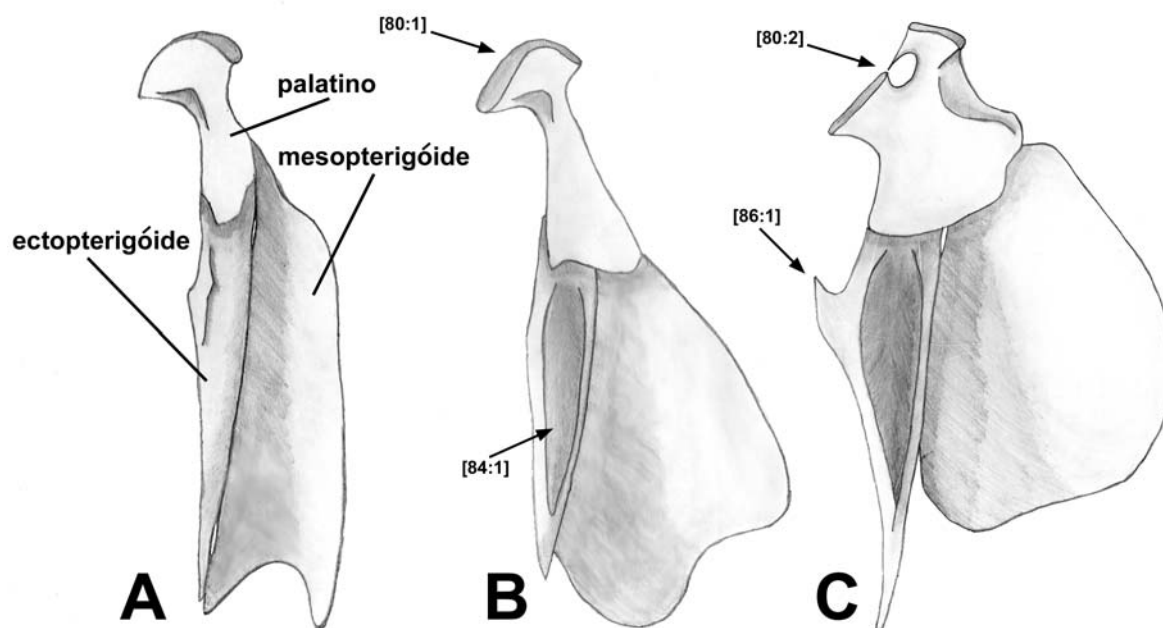


FIGURA 30. Vista dorsal da região anterior do suspensório do lado esquerdo de (A) *Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 68.4 mm CP; (B) *Acanthocharax microlepis*, MZUSP 58229, 46.5 mm CP; (C) *Cynopotamus kinkaidi*, MZUSP 19987, 98.2 mm CP. Região anterior para cima.

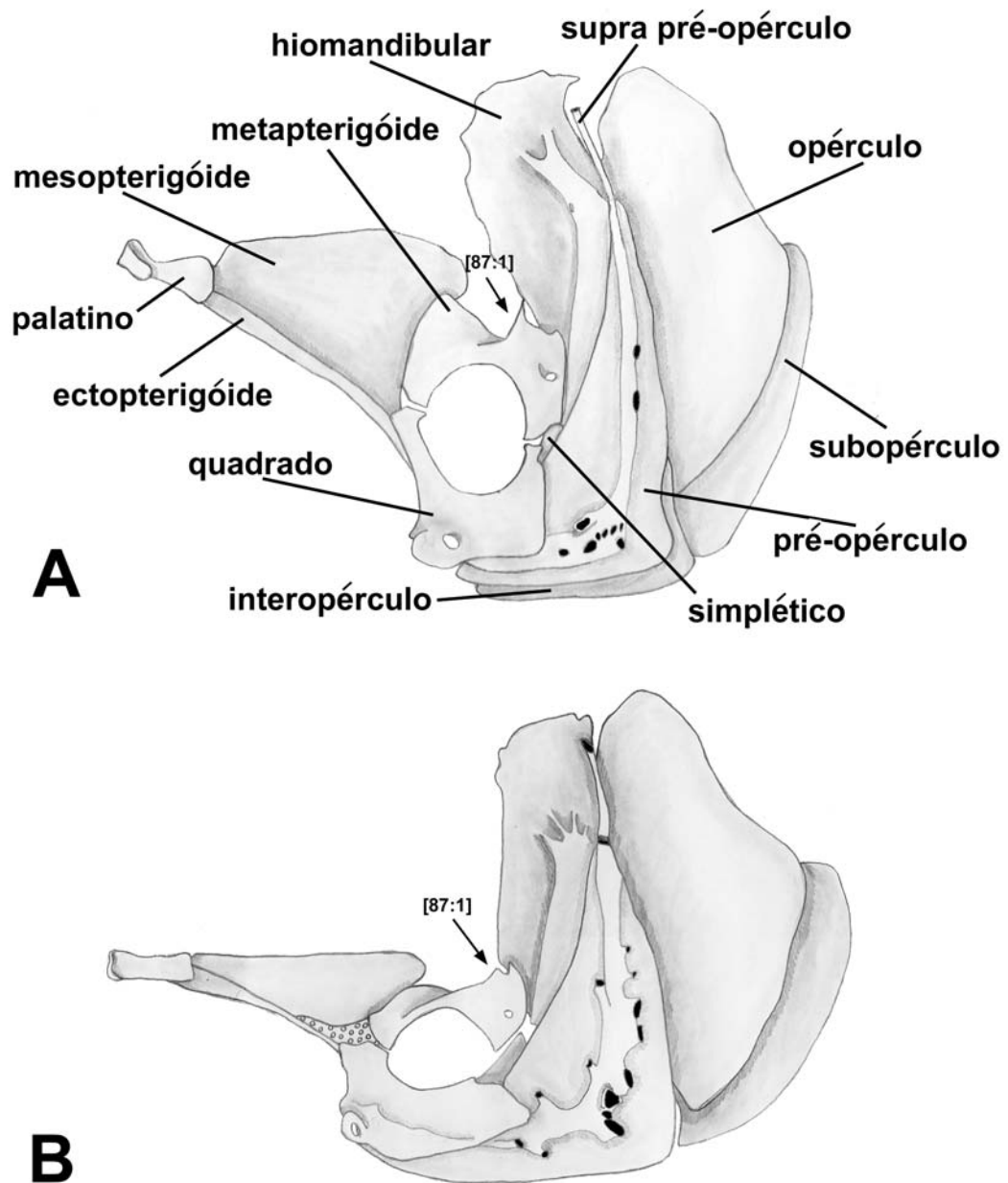


FIGURA 31. Vista lateral esquerda do suspensorio e série opercular de (A) *Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 68.4 mm CP; (B) *Phenacogaster franciscoensis*, MZUSP 53406, 47.2 mm CP. Interopérculo não representado em (B).

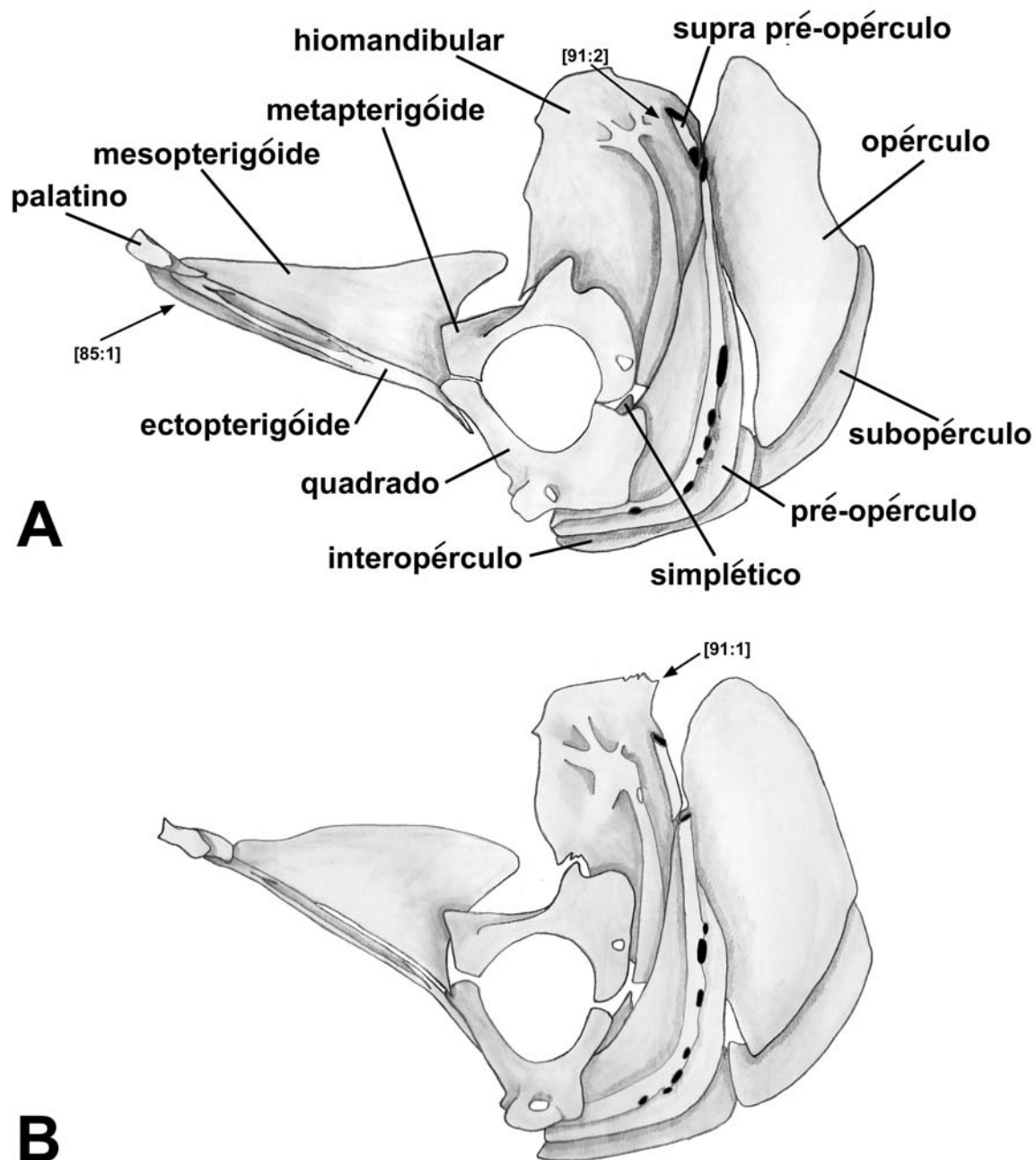


FIGURA 32. Vista lateral esquerda do suspensório e série opercular de (A) *Acestrocephalus stigmatus*, MZUSP 94216, 85.0 mm CP; (B) *Galeocharax humeralis*, MZUSP 19984, 66.0 mm CP.

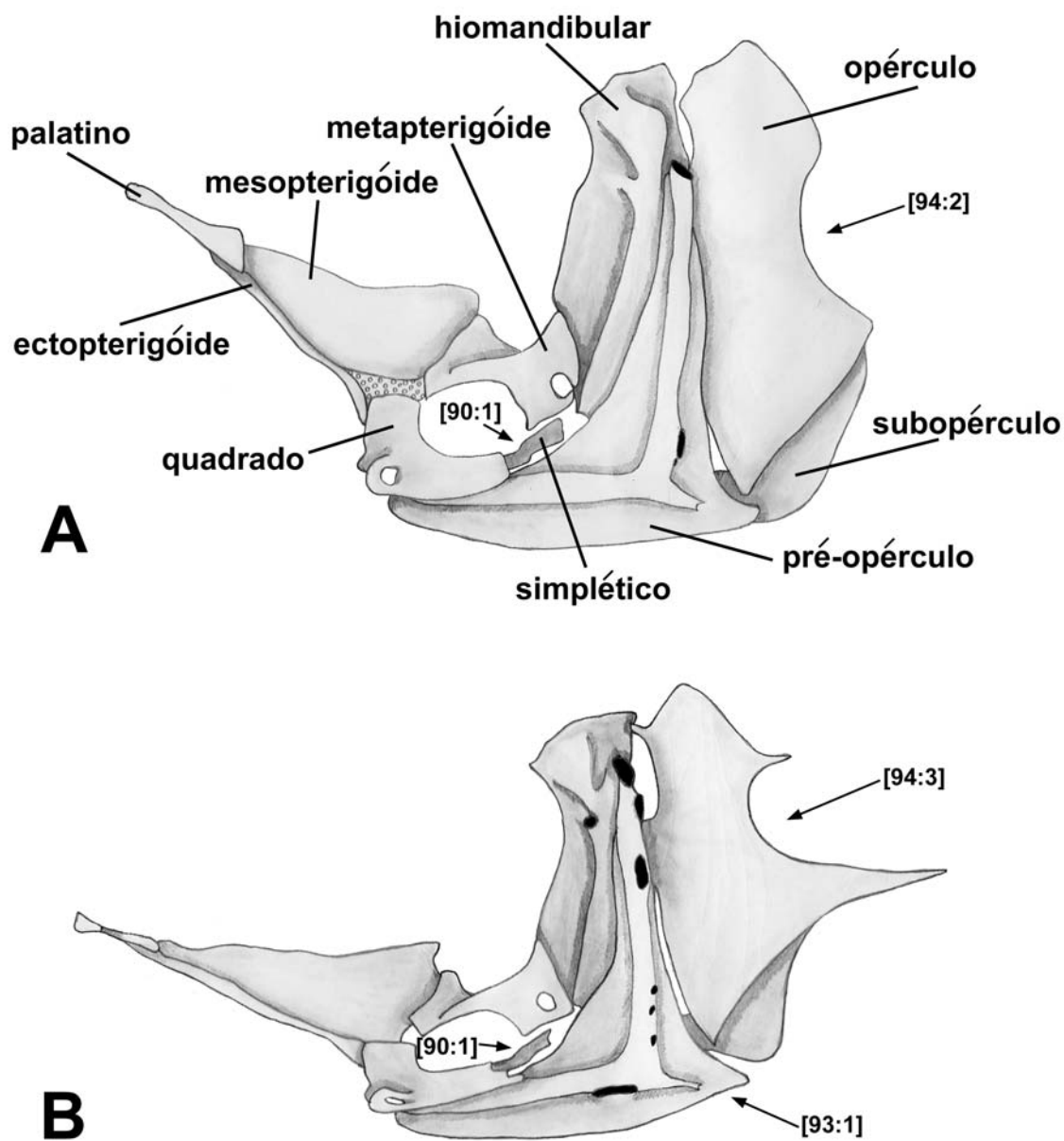


FIGURA 33. Vista lateral esquerda do suspensório e série opercular de (A) *Heterocharax macrolepis*, MZUSP 62322, 33.0 mm CP; (B) *Hoplocharax goethei*, MZUSP 74284, 29.7 mm CP. Interopérculo não representado em ambas as pranchas.

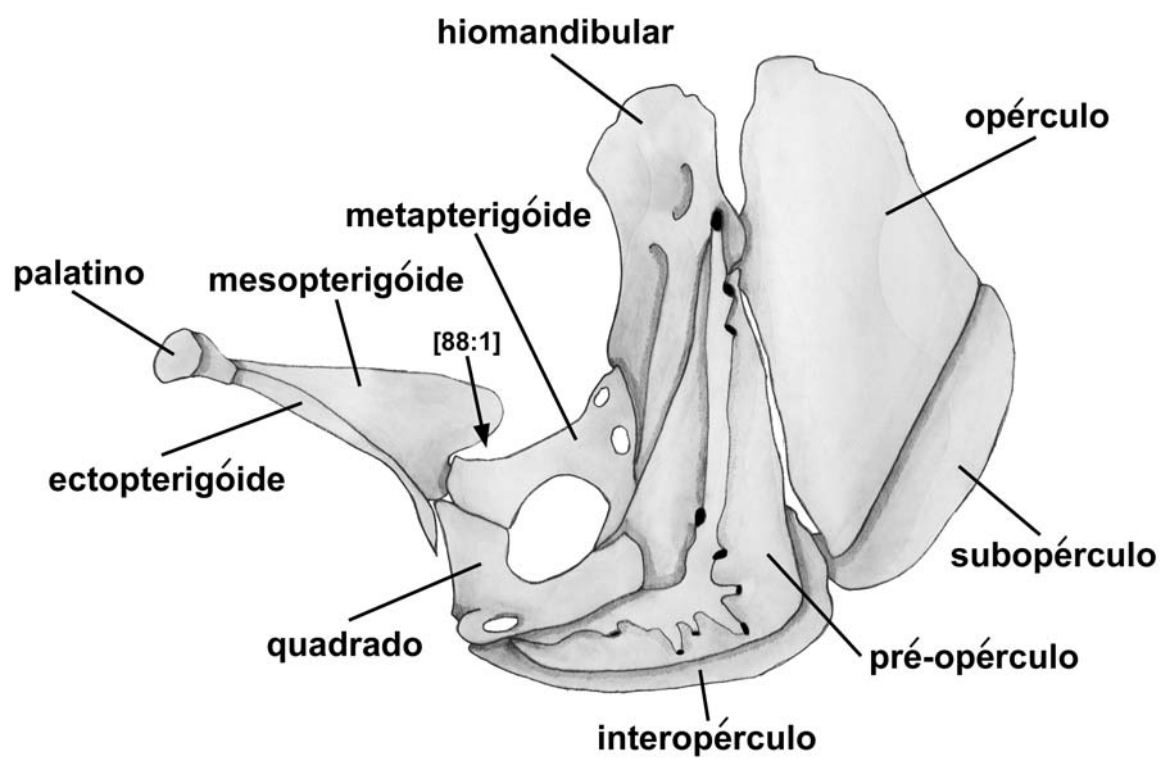


FIGURA 34. Vista lateral esquerda do suspensório e série opercular de *Bryconexodon juruena*, MZUSP 62854, 79.8 mm CP.



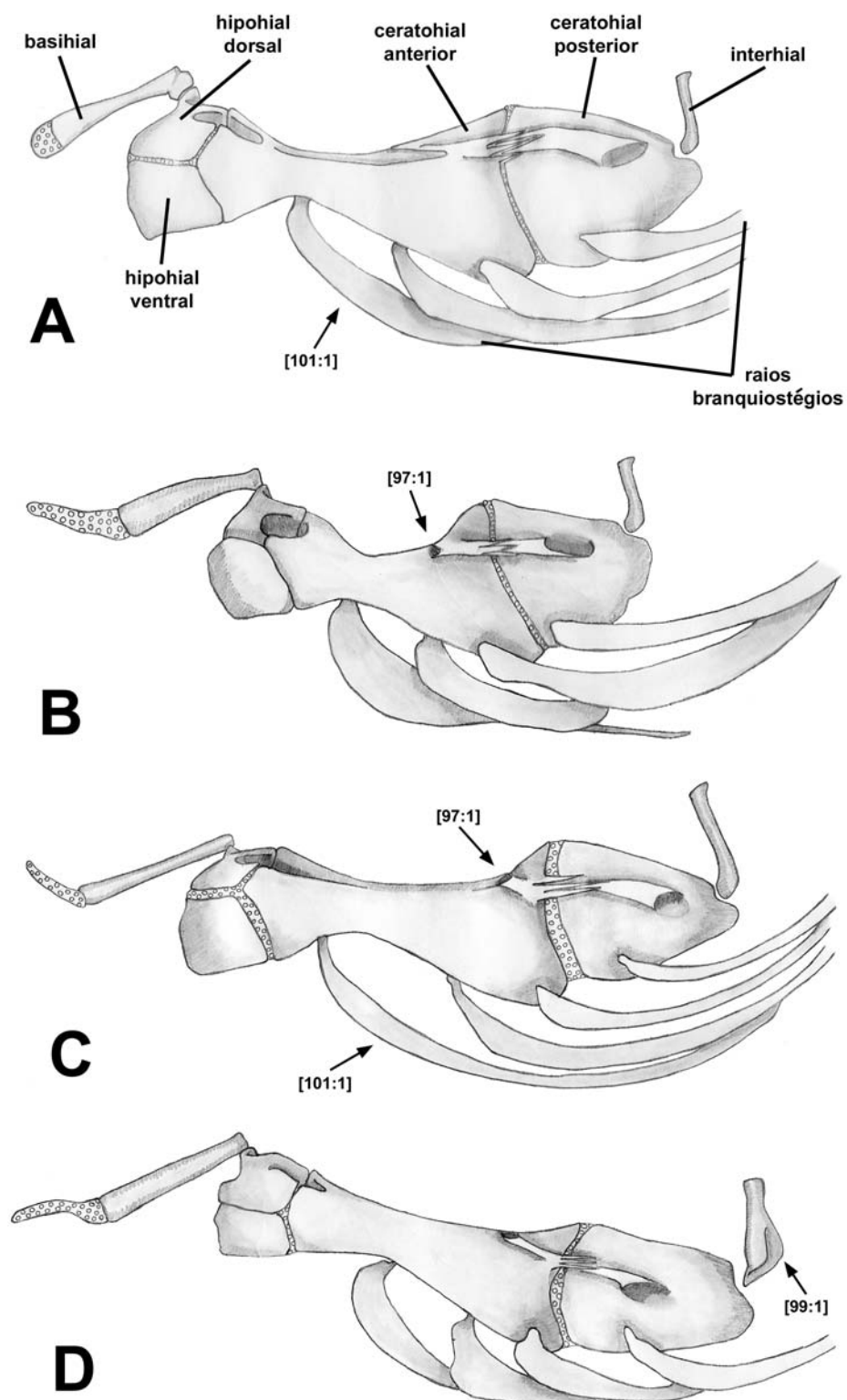


FIGURA 35. Vista lateral esquerda do arco hióide de (A) *Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 68.4 mm CP; (B) *Roeboides affinis*, MZUSP 20028, 86.8 mm CP; (C) *Acanthocharax microlepis*, MZUSP 58229, 46.5 mm CP; (D) *Galeocharax gulo*, MZUSP 62839, 129.9 mm CP.

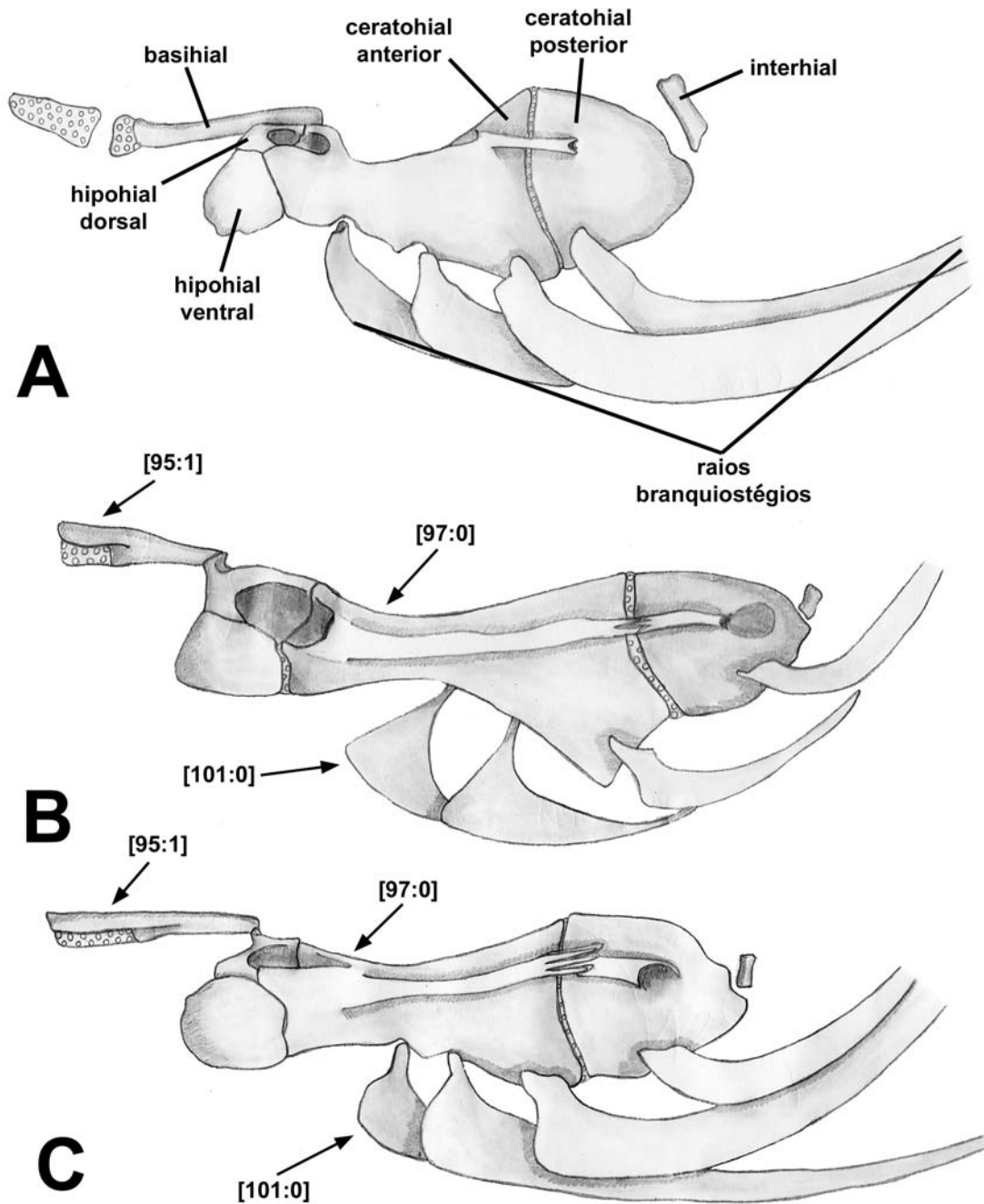


FIGURA 36. Vista lateral esquerda do arco hióide de (A) *Phenacogaster franciscoensis*, MZUSP 53406, 47.2 mm CP; (B) *Gnathocharax steindachneri*, MZUSP 74296, 35.8 mm CP; (C) *Lonchogenys ilisha*, MZUSP 29254, 52.6 mm CP.

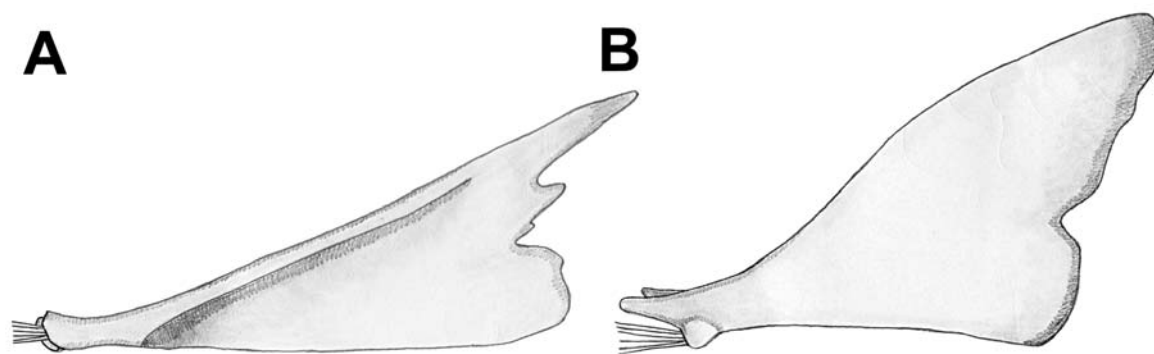


FIGURA 37. Vista lateral esquerda do urohial de (A) *Lonchogenys ilisha*, MZUSP 29254, 52.6 mm CP; (B) *Acestrocephalus acutus*, MZUSP 93262, 107.1 mm CP. Região anterior para a esquerda.

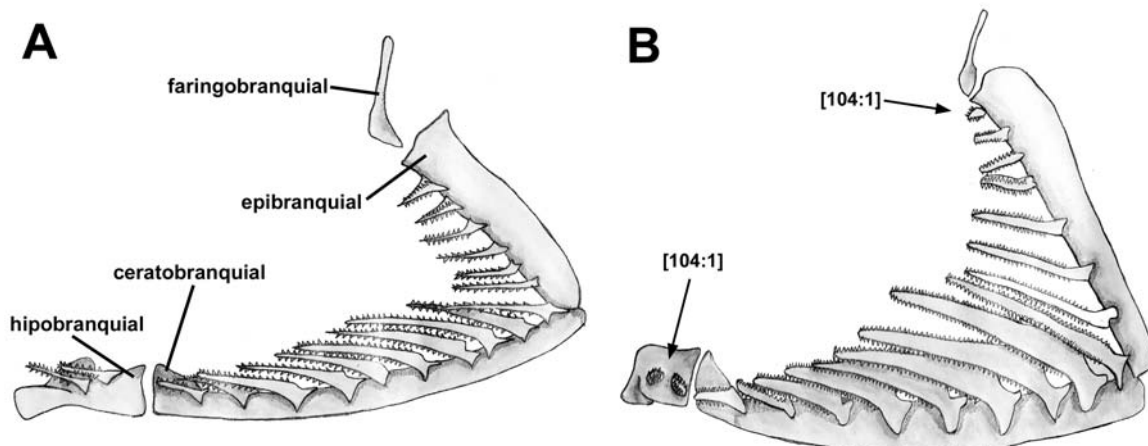


FIGURA 38. Vista lateral esquerda do primeiro arco branquial de (A) *Heterocharax macrolepis*, MZUSP 62322, 33.0 mm CP; (B) *Charax gibbosus*, MZUSP 10673, 85.4 mm CP. Região anterior para a esquerda.

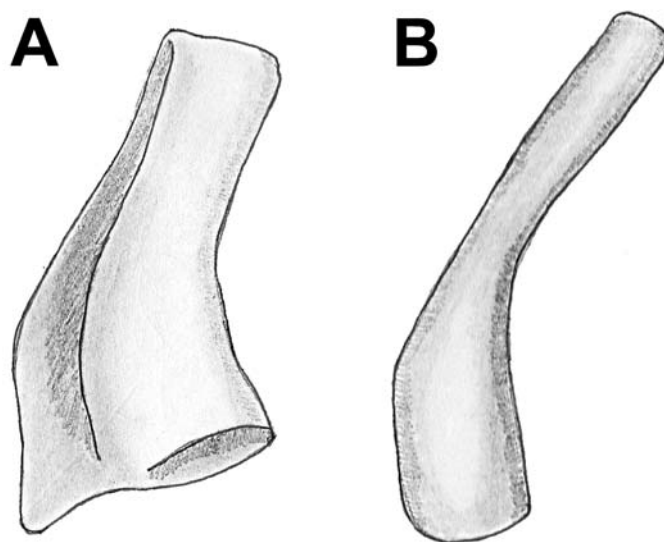


FIGURA 39. Vista anterior do primeiro faringobranquial do lado esquerdo de (A) *Charax gibbosus*, MZUSP 10673, 85.4 mm CP; (B) *Cynopotamus kinkaidi*, MZUSP 19987, 98.2 mm CP.

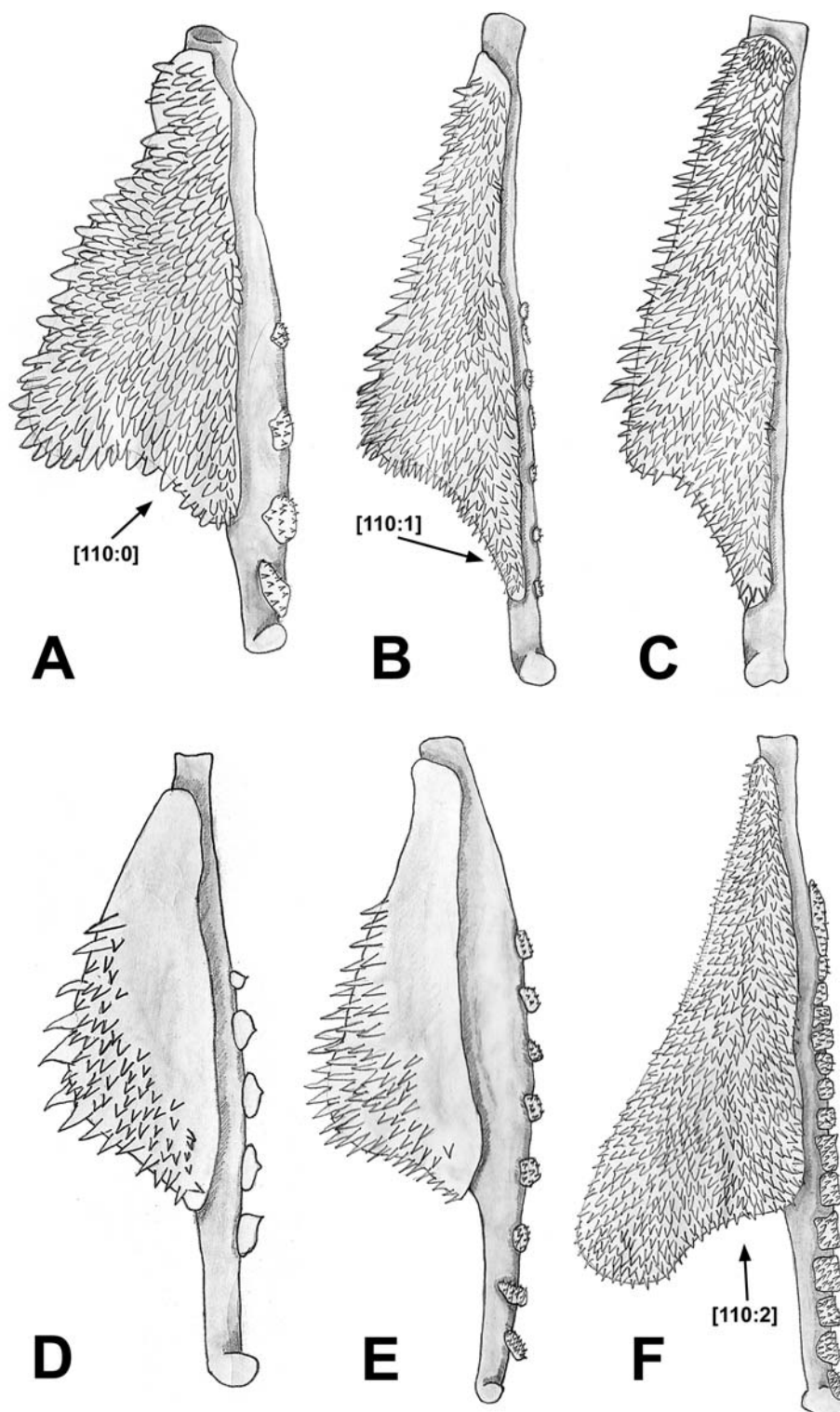


FIGURA 40. Vista dorsal do quinto ceratobranquial e placa faríngea ventral direitos de (A) *Charax gibbosus*, MZUSP 10673, 85.4 mm CP; (B) *Acestrocephalus acutus*, MZUSP 93262, 107.1 mm CP; (C) *Galeocharax gulo*, MZUSP 10443, 137.4 mm CP; (D) *Gnathocharax steindachneri*, MZUSP 74296, 35.8 mm CP; (E) *Bryconexodon juruenae*, MZUSP 62854, 79.8 mm CP; (F) *Hydrolycus wallacei*, MZUSP 58050, 142.2 mm CP.

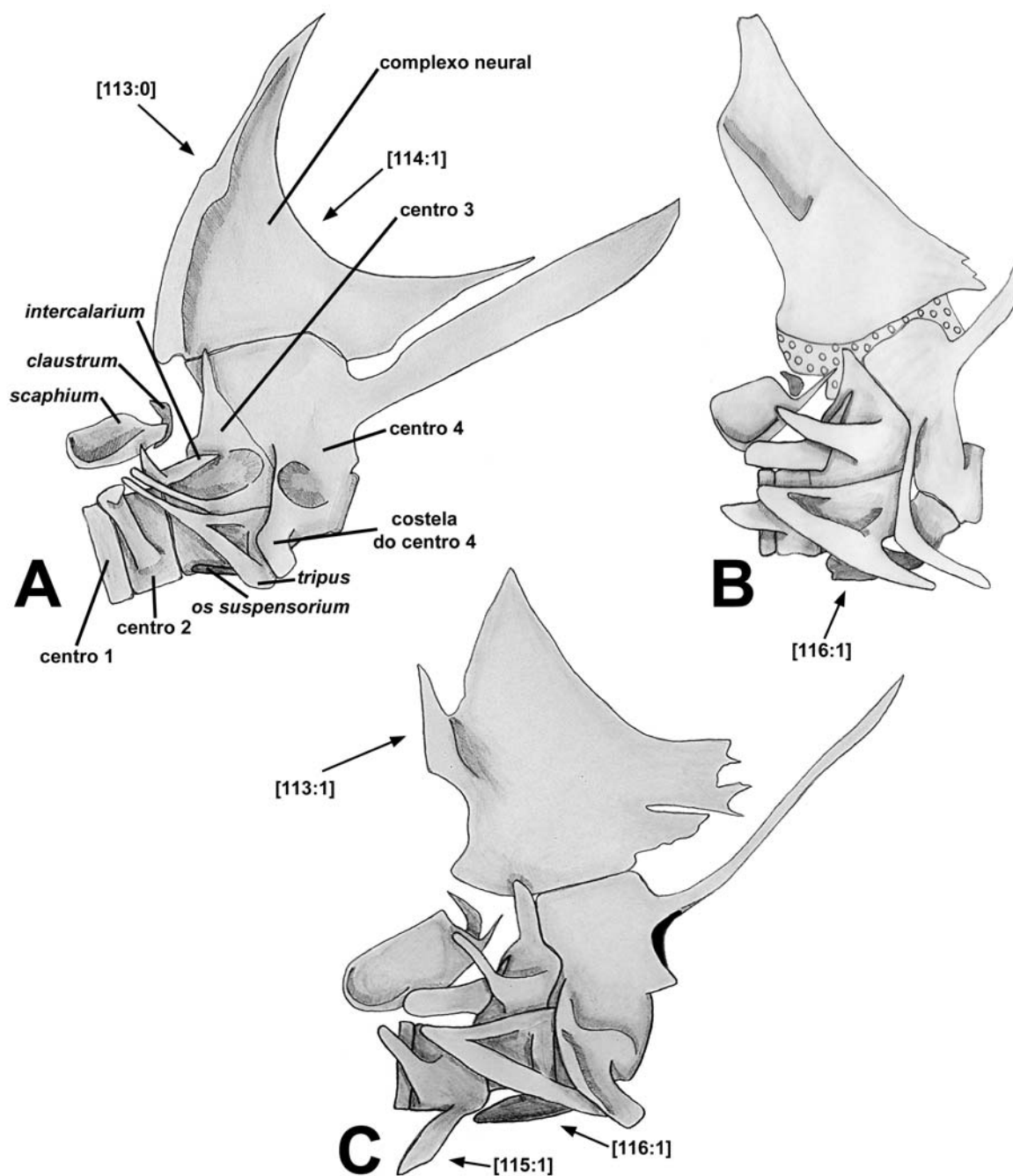


FIGURA 41. Vista lateral esquerda do aparelho de Weber de (A) *Charax gibossus*, MZUSP 10673, 85.4 mm CP; (B) *Gnathocharax steindachneri*, MZUSP 7467, 30.0 mm CP; (C) *Heterocharax virgulatus*, MZUSP 31141, 36.1 mm CP. Região anterior para a esquerda.

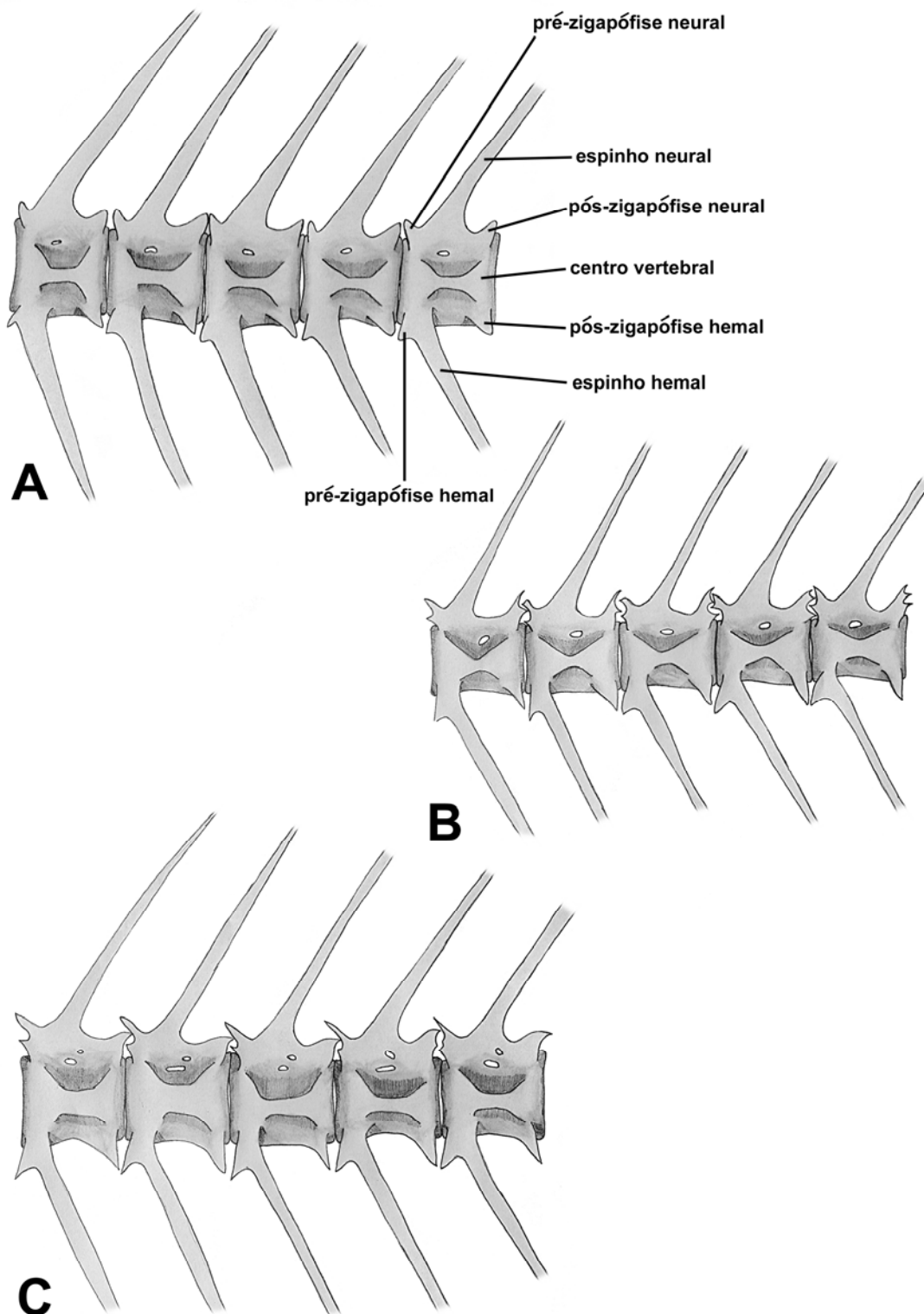


FIGURA 42. Vista lateral esquerda das terceira à sétima vértebras caudais de (A) *Charax gibbosus*, MZUSP 10673, 85.4 mm CP; (B) *Acestrocephalus sardina*, MZUSP 29241, 62.1 mm CP; (C) *Cynopotamus kinkaidi*, MZUSP 19987, 98.2 mm CP. Região anterior para a esquerda.

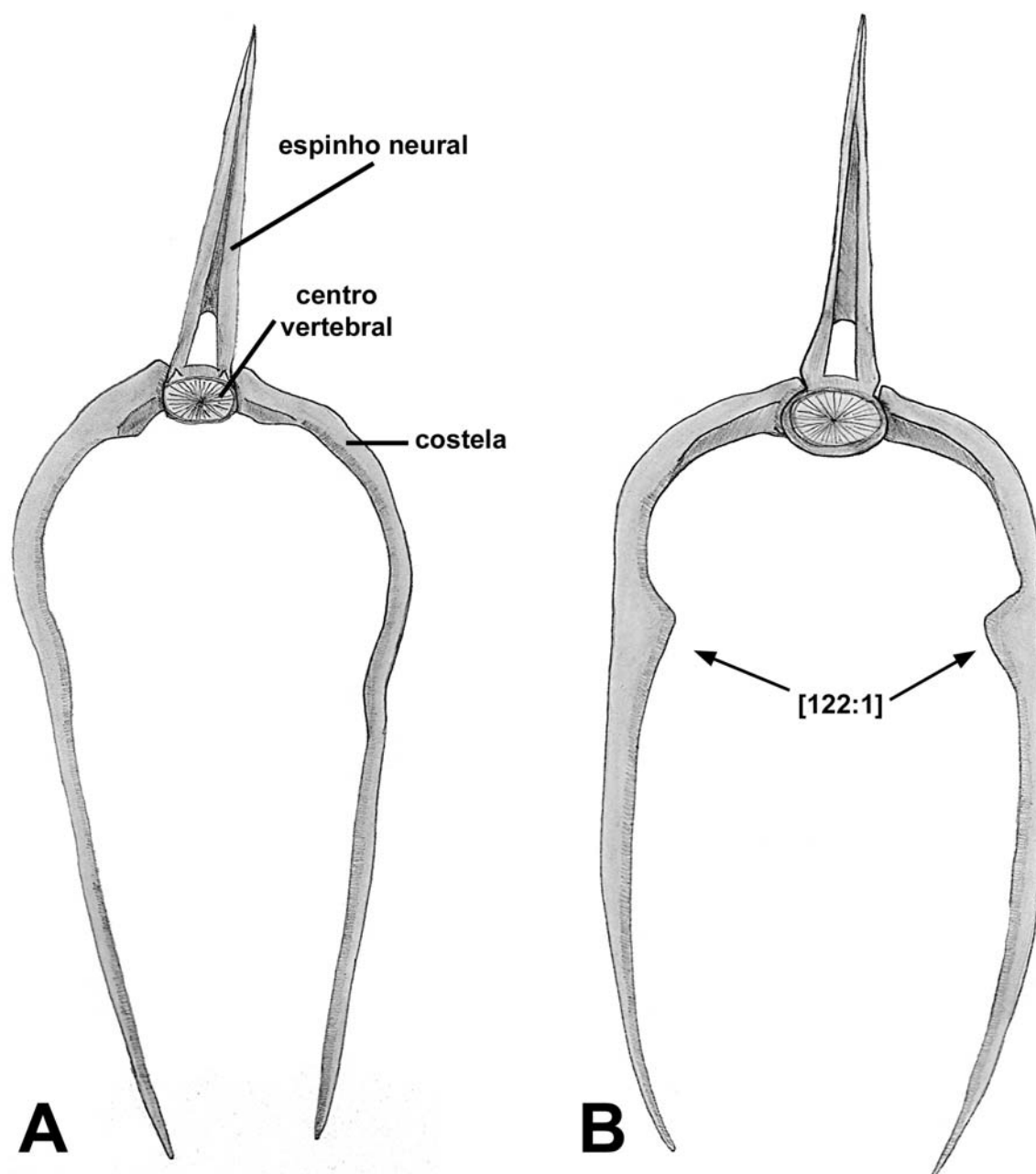


FIGURA 43. Vista anterior da quinta vértebra e par de costelas associado de (A) *Charax condei*, MZUSP 74262, 49.0 mm CP; (B) *Phenacogaster franciscoensis*, MZUSP 53406, 47.2 mm CP.



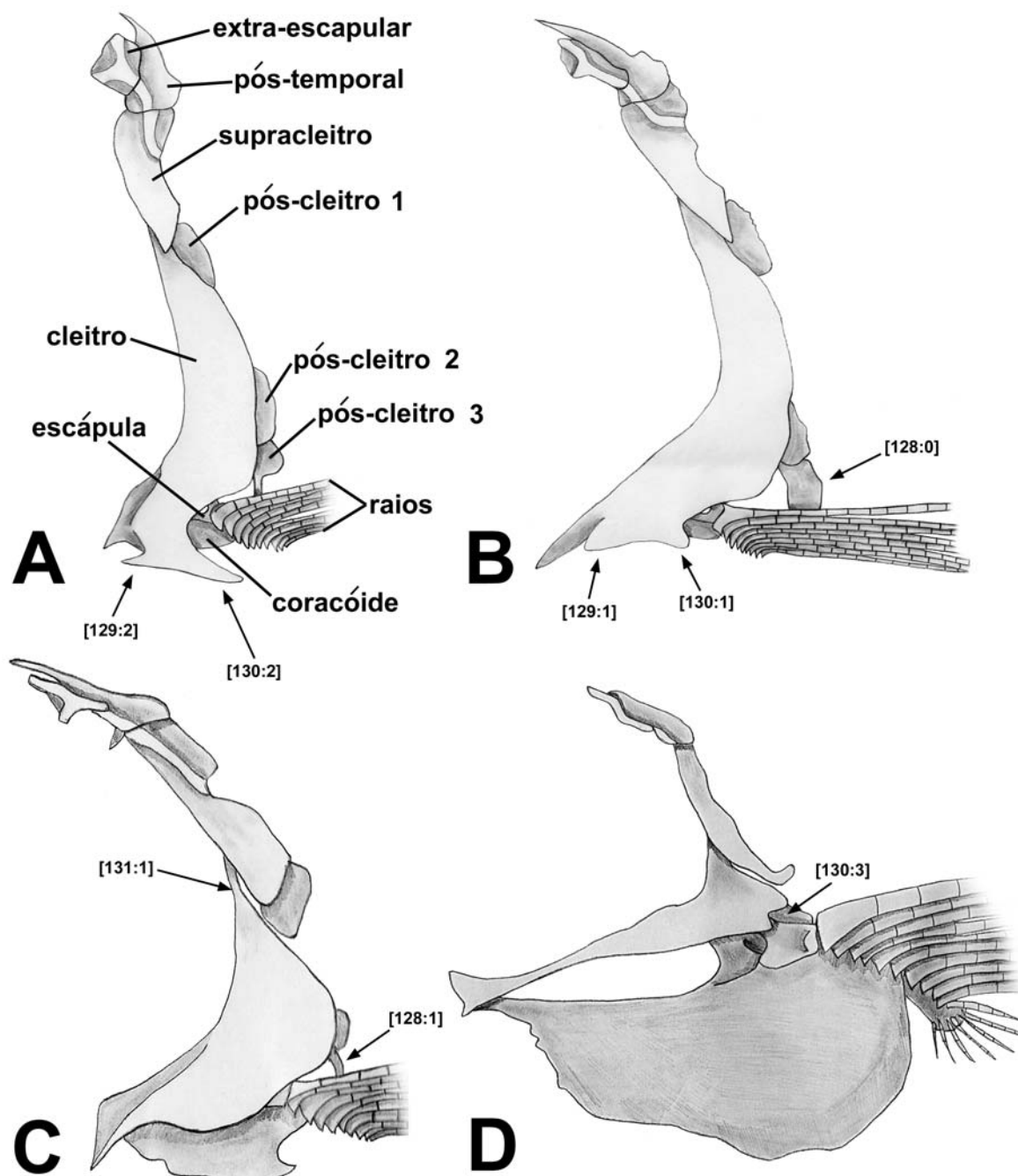


FIGURA 44. Vista lateral esquerda da cintura peitoral de (A) *Charax gibbosus*, MZUSP 10673, 85.4 mm CP; (B) *Cynopotamus gouldingi*, MZUSP 77268, 118.1 mm CP; (C) *Lonchogenys ilisha*, MZUSP 29254, 52.6 mm CP; (D) *Gnathocharax steindachneri*, MZUSP 74296, 35.8 mm CP. Elementos radiais não representados.

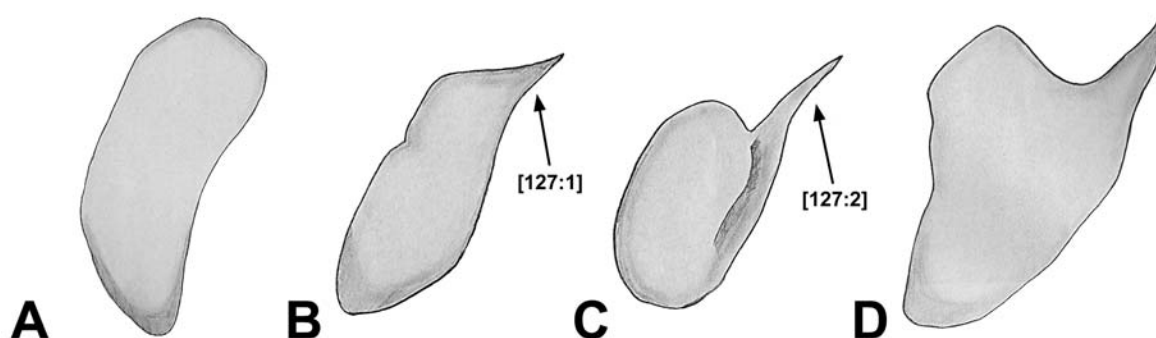


FIGURA 45. Vista medial do pós-cleitro 1 esquerdo de (A) *Xenocharax spilurus*, MZUSP 50358, 71.4 mm CP; (B) *Charax gibbosus*, MZUSP 10673, 85.4 mm CP; (C) *Hoplocharax goethei*, MZUSP 74284, 29.7 mm CP; (D) *Roebioxodon guyanensis*, MZUSP 36819, 65.7 mm CP. Região anterior para a direita.

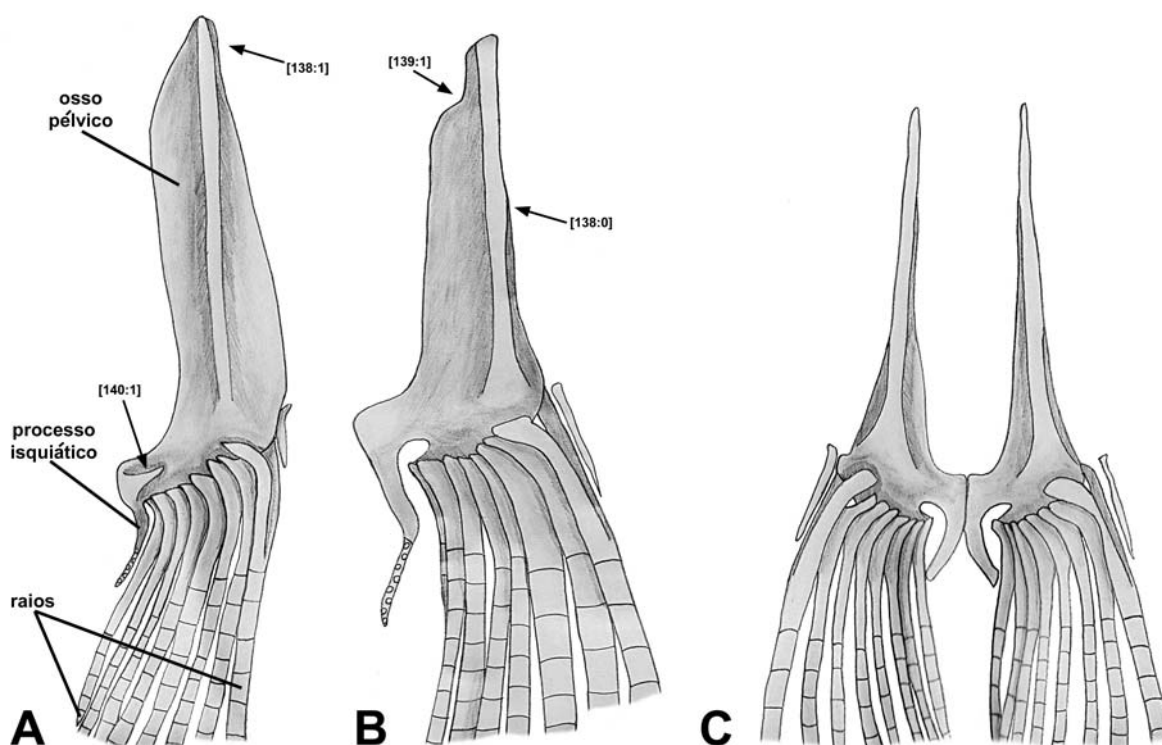


FIGURA 46. Vista ventral da cintura pélvica esquerda de (A) *Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 68.4 mm CP; (B) *Bryconexodon juruena*, MZUSP 62854, 79.8 mm CP. (C) Vista ventral de ambas as cinturas pélvicas de *Gnathocharax steindachneri*, MZUSP 74296, 35.8 mm CP. Elementos radiais não representados.

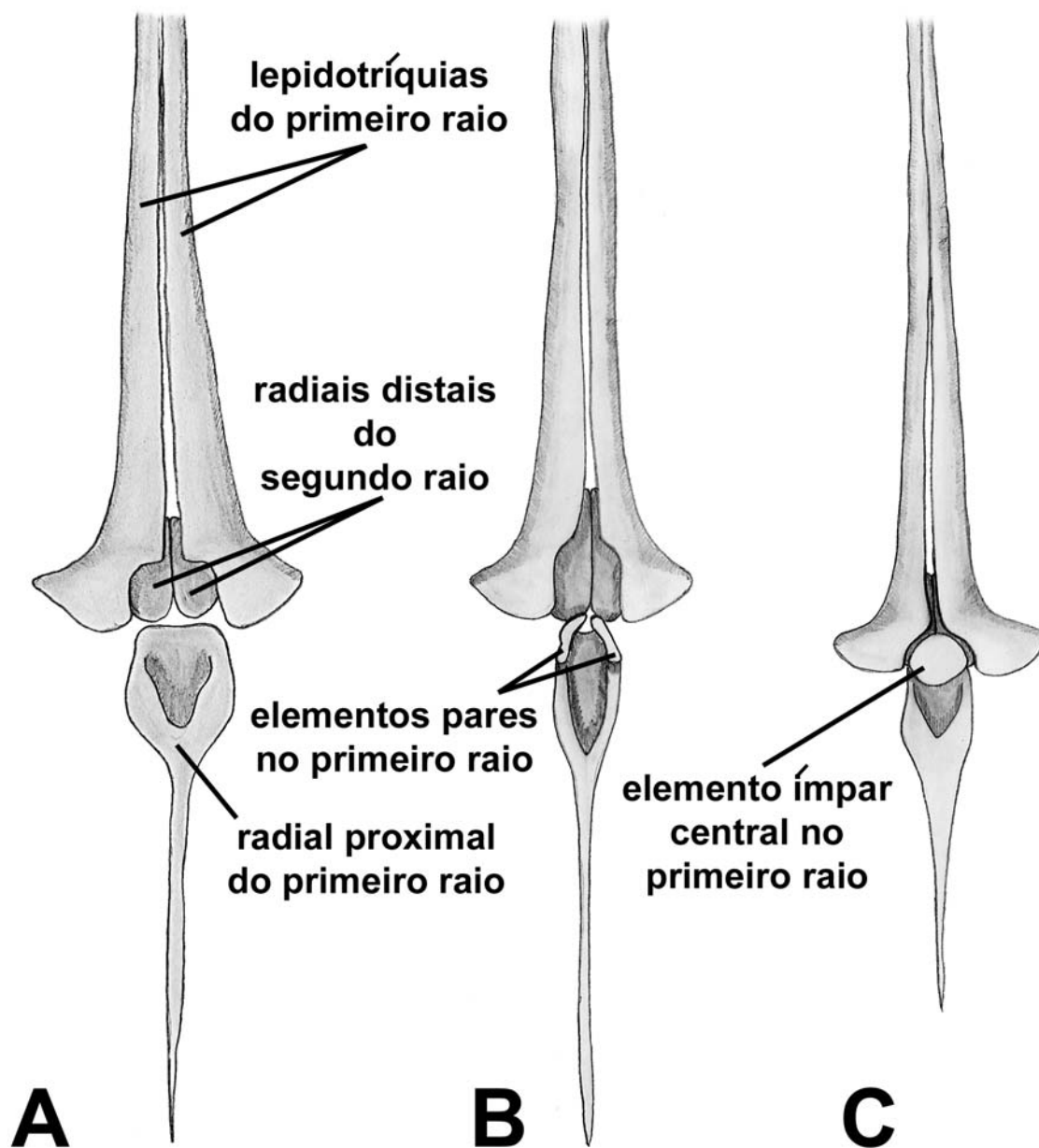


FIGURA 47. Vista anterior do primeiro raio da nadadeira dorsal e elementos de sustentação associados de (A) *Charax pauciradiatus*, MZUSP 20552, 68.4 mm CP; (B) *Roeboides occidentalis*, MZUSP 35690, 61.1 mm CP; (C) *Exodon paradoxus*, MZUSP 20507, 52.4 mm CP.

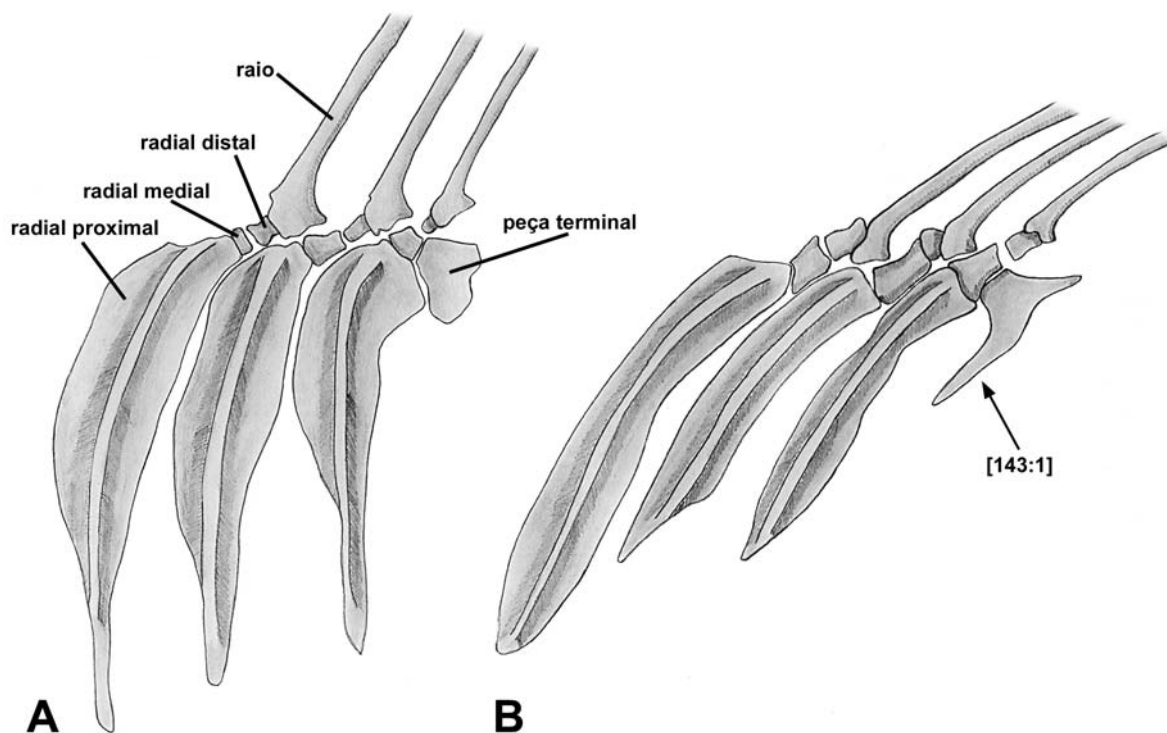


FIGURA 48. Vista lateral esquerda dos três raios mais posteriores da nadadeira dorsal e elementos de sustentação associados de (A) *Charax gibbosus*, MZUSP 10673, 85.4 mm CP; (B) *Bryconexodon juruena*, MZUSP 62854, 79.8 mm CP. Região anterior para esquerda.

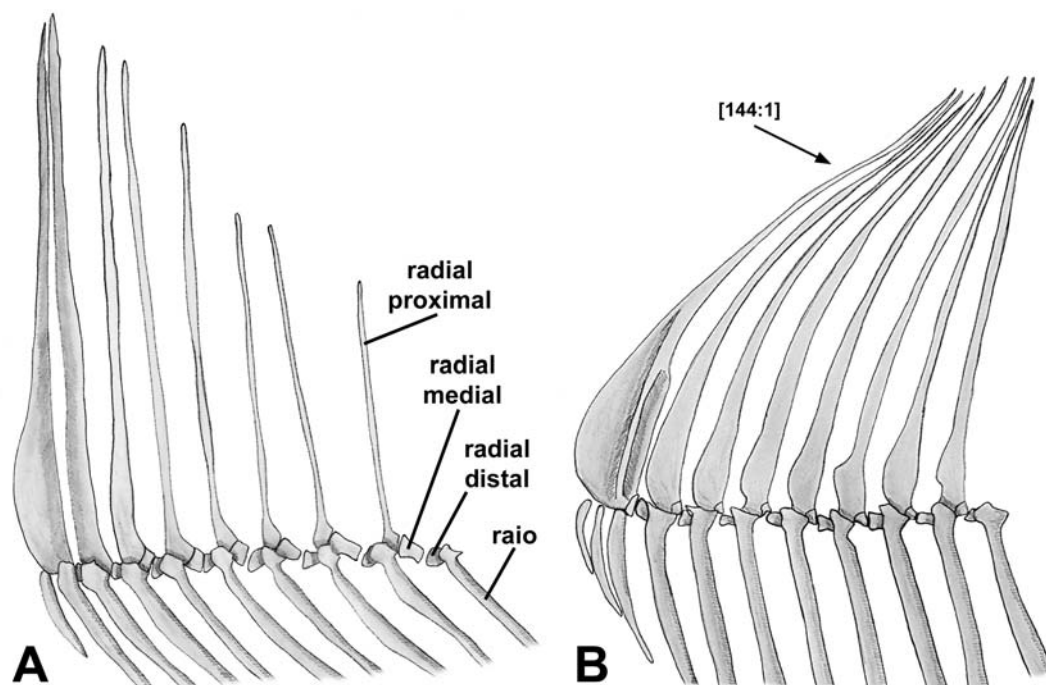


FIGURA 49. Vista lateral esquerda dos oito raios mais anteriores da nadadeira anal e elementos de sustentação associados de (A) *Gnathocharax steindachneri*, MZUSP 74296, 35.8 mm CP; (B) *Charax gibbosus*, MZUSP 10673, 85.4 mm CP. Região anterior para esquerda.

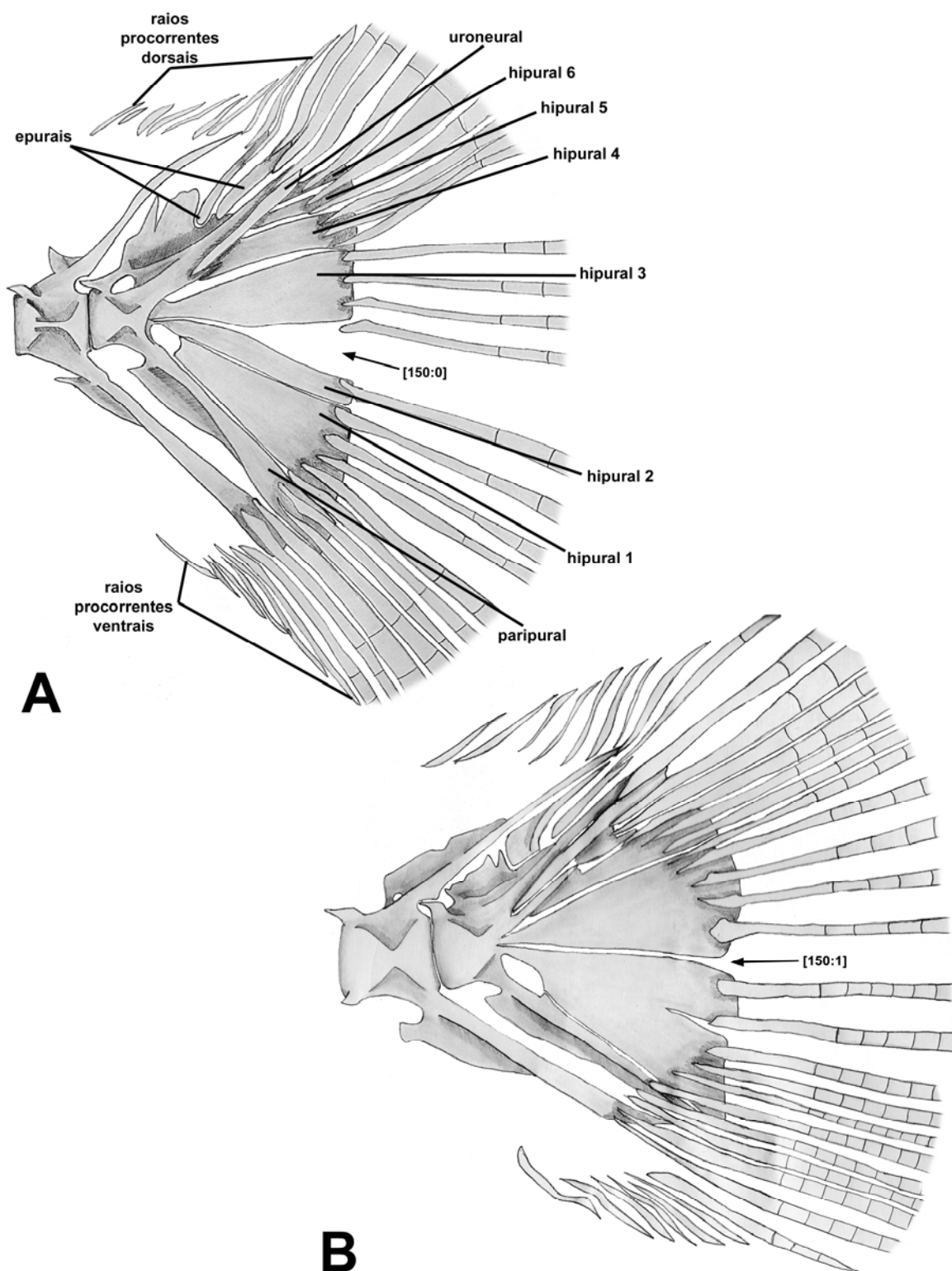


FIGURA 50. Vista lateral esquerda da nadadeira caudal e elementos de sustentação de (A) *Charax gibbosus*, MZUSP 10673, 85.4 mm CP; (B) *Lonchogenys ilisha*, MZUSP 29254, 52.6 mm CP. Hipural 6 não representado em (B) pois está encoberto lateralmente pelos raios da nadadeira.

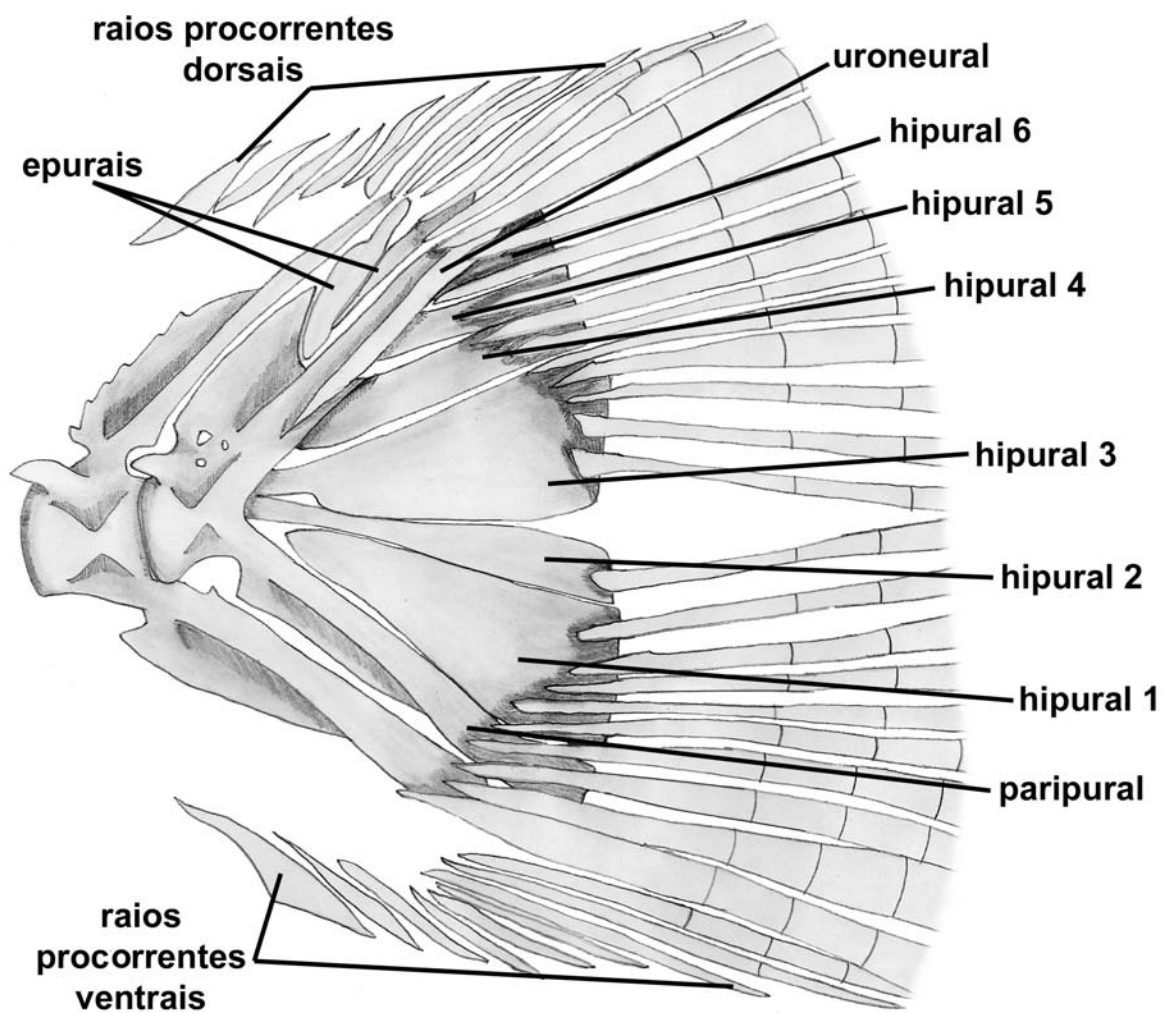


FIGURA 51. Vista lateral esquerda da nadadeira caudal e elementos de sustentação de *Roeboexodon guyanensis*, MZUSP 36819, 65.7 mm CP.



FIGURA 52. Cladograma de consenso estrito das 50 árvores igualmente mais parcimoniosas ( $L=697$ ,  $IC = 0.30$  e  $IR = 0.74$ ) obtido na análise sem *Priocharax*. Em destaque, região do cladograma de consenso estrito obtido na análise com *Priocharax* (100 árvores igualmente mais parcimoniosas,  $L=697$ ,  $IC = 0.30$  e  $IR = 0.74$ ) que difere da primeira análise. Número dos clados acima dos ramos.

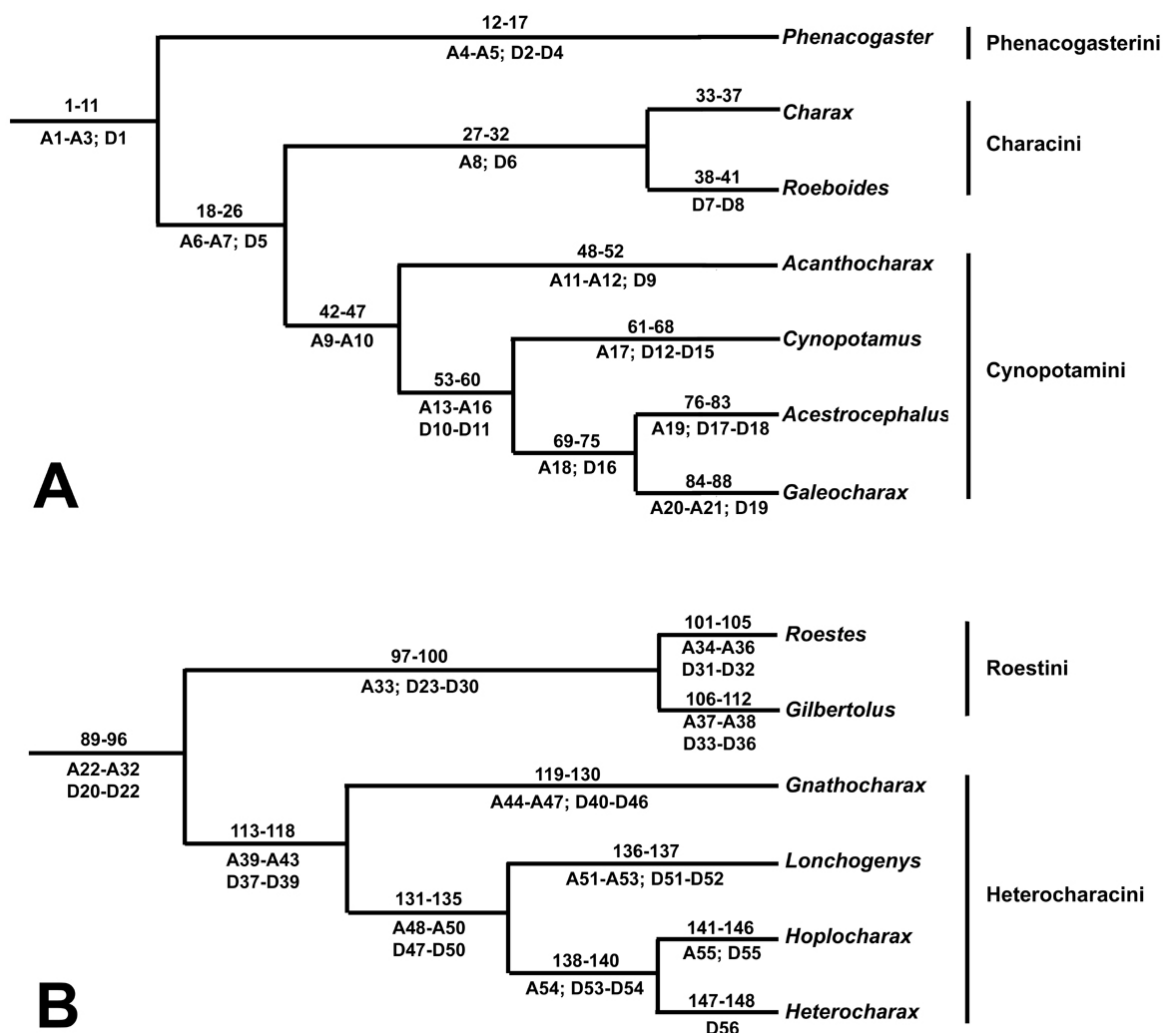


FIGURA 53. Relações filogenéticas entre os gêneros de (A) Characinae e (B) Roestinae, como redefinidas no presente estudo. Números acima dos ramos indicam sinapomorfias não ambíguas e números abaixo dos ramos indicam sinapomorfias ambíguas otimizadas segundo ACCTTRAN (precedidas por A) e DELTRAN (precedidas por D). Figura (B) refere-se à análise sem *Priocharax*.



APÊNDICE 1: MATRIZ DE 151 CARACTERES E 64 TAXONS TERMINAIS. NÚMEROS DOS CARACTERES CORRESPONDEM AOS DO TEXTO.

|                                    | 1-10       | 11-20       | 21-30      | 31-40      | 41-50       | 51-60      | 61-70      | 71-80      |
|------------------------------------|------------|-------------|------------|------------|-------------|------------|------------|------------|
| <i>Xenocharax spilurus</i>         | 000000000  | 0?0000000   | 000000000  | 000000000  | 0?00000100  | 000000000  | 000000000  | 000000000  |
| <i>Acanthocharax microlepis</i>    | 1101110000 | 0100110001  | 1?20100000 | 1000101100 | 1000000001  | 0010000010 | 0000010010 | 0000010011 |
| <i>Acestrocephalus acutus</i>      | 2000010000 | 2100101001  | 1?20100000 | 1000011000 | 0001000001  | 0001000110 | 0001010020 | 0001010001 |
| <i>Acestrocephalus pallidus</i>    | 2000010000 | 21000001001 | 1?20100000 | 1000011000 | 0001000001  | 0001000010 | 0001010020 | 0001010001 |
| <i>Acestrocephalus sardina</i>     | 2000010000 | 21000001001 | 1?20100000 | 1000011000 | 0001000001  | 0001000010 | 0001010020 | 0001010001 |
| <i>Acestrocephalus stigmatus</i>   | 2000010000 | 21000001001 | 1?20100000 | 1000011000 | 0001000001  | 0001000110 | 0001010020 | 0001010001 |
| <i>Acestrorhynchus microlepis</i>  | 100001001? | ?200001001  | 1?20100000 | 1201010000 | 1000000210  | 0000000000 | 2000001010 | ?0?2010?10 |
| <i>Aphyocharax dentatus</i>        | 100001001? | ?000000001  | 0100100000 | 0000000000 | 1000000000  | 0000000010 | 1100010100 | ?200020010 |
| <i>Astyanax fasciatus</i>          | 100001001? | ?000010000  | 1?20100000 | 0000100000 | 1000000000  | 0000000000 | 1000010010 | 0200000010 |
| <i>Boulengerella lateristriga</i>  | 100100001? | ?201011101  | 1?20202100 | 111201?0?0 | 0100000010  | 1?20?00000 | 0200202120 | ?0?2010010 |
| <i>Brycon amazonicus</i>           | 100011001? | ?200110000  | 1?20100000 | 0002100000 | 1000000000  | 0002000010 | 0000000010 | ?200010100 |
| <i>Bryconoxodon juruena</i>        | 100001001? | ?020000000  | 0000000000 | 0002000001 | 1000000010  | 0020000100 | 1000010121 | ?000011110 |
| <i>Bryconops caudomaculatus</i>    | 100000001? | ?000100001  | 1?20000000 | 0000000000 | 1000000000  | 0000000001 | 0000000010 | 1200000?10 |
| <i>Charax cordei</i>               | 1101100000 | 0200100000  | 1?20000000 | 1000201100 | 0000001001  | 0000101010 | 0202010000 | ?010010010 |
| <i>Charax gibbosus</i>             | 1001110000 | 0200110000  | 1?20000000 | 1000201110 | 0000001001  | 0000000010 | 0202010010 | ?010010010 |
| <i>Charax pauciradiatus</i>        | 1001110000 | 0200110000  | 1?20000000 | 1000201110 | 0000001001  | 0000000010 | 0202010010 | ?010010010 |
| <i>Charax stenopterus</i>          | 1101110000 | 0200110000  | 1?20000000 | 1000201100 | 0000001001  | 0000001010 | 0202010000 | ?010010010 |
| <i>Cheirodon interruptus</i>       | 1000010002 | 1200000000  | 0101000000 | 1000000000 | 1020100000  | 0000001?10 | 0000010000 | ?200000010 |
| <i>Cynodon septenarius</i>         | 100211121? | ?201020011  | 0012?10010 | 1010000110 | 0100000100  | 0220000?00 | 0000001120 | ?00101211? |
| <i>Cynopotamus gouldingi</i>       | 2000111000 | 2100100001  | 1?20100000 | 1000001110 | 0100000001  | 0000200010 | 1000210010 | 0001010012 |
| <i>Cynopotamus juruena</i>         | 2000111000 | 2100100001  | 1?20100000 | 1000001110 | 0100000001  | 0000200010 | 0000210010 | 0001010012 |
| <i>Cynopotamus kinkaidi</i>        | 2000111100 | 2100100001  | 1?20100000 | 1000001110 | 0100000001  | 0000200010 | 1000210010 | 0001010012 |
| <i>Cynopotamus tocantiniensis</i>  | 2000111000 | 2100100001  | 1?20111000 | 1000001110 | 0100000001  | 0000000010 | 1000210010 | 0001010012 |
| <i>Cynopotamus xinguano</i>        | 2000110000 | ?100100001  | 1?20100000 | 1000001110 | 0100000001  | 0000200010 | 0000210010 | 0001010012 |
| <i>Exodon paradoxus</i>            | 100001001? | ?020000000  | 0000000000 | 0000000001 | 1000000000  | 0020000001 | 1000010111 | 1000010100 |
| <i>Galeocharax goeldi</i>          | 2000111000 | 2100100001  | 1?20100000 | 1000011000 | 0100000001  | 0000010010 | 0001011010 | 0001010001 |
| <i>Galeocharax gulo</i>            | 2000111000 | 2100100001  | 1?20100000 | 1000011000 | 0100000001  | 0000010010 | 0001011010 | ?001010002 |
| <i>Galeocharax humeralis</i>       | 2000111000 | 2100100001  | 1?20100000 | 1000001000 | 0100000001  | 0000010010 | 0001011010 | 0001010001 |
| <i>Galeocharax kneri</i>           | 2000111000 | 2100100001  | 1?20100000 | 1000111000 | 0100000001  | 0000010010 | 0001011010 | 0001010001 |
| <i>Gilbertolus alatus</i>          | 1000110001 | 3?10010000  | 0000000000 | 0001000000 | 10100000100 | 0010000002 | 1000000000 | ?000010010 |
| <i>Gnathocharax steindachneri</i>  | 1001010001 | 3200000001  | 1?20010000 | 0001000000 | 1020100100  | 0010100001 | 121?010000 | ?000110110 |
| <i>Gymnocorymbus ternetzi</i>      | 100011001? | ?000000000  | 1?20000000 | 0000200000 | 1000000000  | 0010000010 | 1000010000 | 0210000010 |
| <i>Hemiodus semitaeniatus</i>      | 100000001? | ?200000000  | 0100?00000 | 0000000000 | 1000000020  | 0000000010 | 0000000000 | ??00010010 |
| <i>Hepsetus odon</i>               | 100001001? | ?000001001  | 1?20102100 | 000201?0?? | 0100000000  | 0010011100 | 0200002110 | ?00?010100 |
| <i>Heterocharax leptogrammus</i>   | 1001000101 | 1000000000  | 0101000000 | 0001000000 | 1020100100  | 0010000001 | 1200000000 | ?010110000 |
| <i>Heterocharax macrolepis</i>     | 1001010101 | 1000000000  | 0101000000 | 0001000000 | 1020100100  | 0010100001 | 1200000000 | ?010110000 |
| <i>Heterocharax virgulatus</i>     | 1001010101 | 1000000000  | 0101000000 | 0001000000 | 1020100100  | 0010100001 | 1001000000 | ?010110000 |
| <i>Hoplias malabaricus</i>         | 100001001? | ?001001101  | 0000102101 | 11100000?0 | 0000000010  | 1?20?00000 | 0000012120 | ?000010000 |
| <i>Hoplocharax goethei</i>         | 1101000001 | 1000000000  | 0101000000 | 0001000000 | 1020100100  | 0010100001 | 1200010000 | ?000110000 |
| <i>Hydrolycus scomberoides</i>     | 200211121? | ?201020011  | 0012110010 | 1310000010 | 1100000100  | 0220000000 | 0000000020 | ?00101211? |
| <i>Hydrolycus wallacei</i>         | 100211121? | ?201020011  | 0012110010 | 1010000010 | 1100000100  | 0220000010 | 0000000020 | ?00101211? |
| <i>Hypohessobrycon bifasciatus</i> | 100001001? | ?000000000  | 1?20100000 | 0000000000 | 1000100000  | 0000010010 | 0000010000 | 0200000010 |
| <i>Iguanodectes geisleri</i>       | 100000001? | ?200001000  | 1?20?00000 | 0000000000 | 1000100000  | 0000000000 | 0000000000 | 1201000010 |
| <i>Lonchogenys iliasha</i>         | 1000000001 | 1200000000  | 0100000000 | 0001100000 | 1020100100  | 0010000001 | 1000000000 | 0000110000 |
| <i>Mimagoniastes microlepis</i>    | 100010001? | ?000000000  | 0100000000 | 0000000000 | 1010100000  | 0000000100 | 001?010010 | ?200000?10 |

|                                     | 1-10       | 11-20      | 21-30       | 31-40       | 41-50       | 51-60       | 61-70       | 71-80       |
|-------------------------------------|------------|------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| <i>Odontostilbe paraguayensis</i>   | 1000010002 | 1000000000 | 1??1000000  | 0000000000  | 1020100000  | 0010000100  | 0000010000  | ?200000010  |
| <i>Oligosarcus paranensis</i>       | 100001001? | ?000000001 | 1??0100000  | 0002110000  | 1000000000  | 0000000000  | 0000010010  | ?000010011  |
| <i>Phenacogaster calverti</i>       | 1011010000 | 0000110000 | 1??1000000  | 1000200000  | 1010100001  | 0000001010  | 0002010000  | 1110010010  |
| <i>Phenacogaster franciscoensis</i> | 1011010000 | 0000110000 | 1??1000000  | 1000200000  | 1000100001  | 0000001010  | 0000010000  | 1110010010  |
| <i>Phenacogaster spE</i>            | 1011010000 | 0000110000 | 1??1000000  | 1000200000  | 1010100001  | 0000001010  | 0000010000  | 0110010010  |
| <i>Phenacogaster tegatus</i>        | 1011010000 | 0000110000 | 1??1000000  | 1000200000  | 1010100001  | 0000001010  | 0002010000  | 1110010010  |
| <i>Prioncharax ariel</i>            | 10?1?10?01 | 1????????? | ??????????? | ??????????? | ??????????? | ??????????? | ??????????? | ??????????? |
| <i>Rhaphiodon vulpinus</i>          | 1002111203 | 0?10200011 | 0012110010  | 1010010010  | 1100000100  | 0220000000  | 0000001020  | ?00101211?  |
| <i>Roebioxodon guyanensis</i>       | 100001001? | ?020000001 | 0100?00000  | 0000000001  | 1000000010  | 0020000101  | 1000011101  | ?000011110  |
| <i>Roeboides affinis</i>            | 1001110000 | 0100110000 | 1??0000000  | 1000201111  | 1000011001  | 0100001010  | 0200110021  | ?000010010  |
| <i>Roeboides descalvadensis</i>     | 1001110000 | 0100110000 | 1??0000000  | 1000201111  | 1000011001  | 0100001010  | 0200110011  | ?000010010  |
| <i>Roeboides dientornito</i>        | 1001100000 | 0100110000 | 1??0000000  | 1000201110  | 1000011001  | 0100001010  | 0100110001  | ?100010010  |
| <i>Roeboides myersi</i>             | 1001110000 | 0100110000 | 1??0000000  | 1000201110  | ?000011001  | 0100000010  | 0200110011  | ?000010010  |
| <i>Roeboides occidentalis</i>       | 1001110000 | 0100110000 | 1??0000000  | 1000201110  | 1000011001  | 0100001010  | 0100110011  | ?000010010  |
| <i>Roeboides xenodon</i>            | 1001110000 | 0100110000 | 1??0000000  | 1000201110  | 1000011001  | 0100001010  | 0200010001  | ?000010010  |
| <i>Roestes molessus</i>             | 1001010001 | 3?10010001 | 0000010000  | 0001000000  | 1010000100  | 0010000002  | 1000001000  | ?000010010  |
| <i>Salminus brasiliensis</i>        | 100001001? | ?000102001 | 1??0102000  | 1012110010  | 0000000000  | 0000000000  | 0000201110  | 0001010000  |
| <i>Serrasalminus rhombeus</i>       | 1000110004 | 0100012001 | 0?00?02100  | 0412200000  | 0000001000  | 0010000?01  | 0200000000  | ??00000?10  |
| <i>Tetragonopterus argenteus</i>    | 1000012002 | 3000000000 | 1??0000000  | 0000200000  | 1000100000  | 0010200010  | 0000010010  | 0210000010  |

|                                   | 81-90      | 91-100     | 101-110    | 111-120     | 121-130    | 131-140    | 141-150    | 151 |
|-----------------------------------|------------|------------|------------|-------------|------------|------------|------------|-----|
| <i>Xenocharax spilurus</i>        | 000000000  | 000000000  | 000000000  | 000110000   | 000000?00  | 000000?00  | 0?00000010 | 0   |
| <i>Acanthocharax microlepis</i>   | 0001001000 | 2011011200 | 1101010001 | 0000001010  | 0000001001 | 0000000101 | 0000000?00 | 1   |
| <i>Acestrocephalus acutus</i>     | 0001101000 | 2001021210 | 1101100111 | 0001001010  | 1000000010 | 0000000001 | 0000000100 | 1   |
| <i>Acestrocephalus pallidus</i>   | 0001101000 | 2001021210 | 1101100111 | 0001001010  | 1000000000 | 0000000001 | 0000000100 | 1   |
| <i>Acestrocephalus sardina</i>    | 0001101000 | 2001021210 | 1101100111 | 0001001010  | 1000001020 | 0000000001 | 0000000100 | 1   |
| <i>Acestrocephalus stigmatus</i>  | 0001101000 | 2001021210 | 1101100111 | 0001001010  | 1000001000 | 0000000001 | 0000000100 | 1   |
| <i>Acestrorhynchus microlepis</i> | 1111000000 | 0101100111 | 0212111000 | 0000000110  | 0000000100 | 1010000000 | 0000000102 | 1   |
| <i>Aphyocharax dentatus</i>       | 0001100000 | 0100000000 | 0010000111 | 0000001010  | 0000001100 | 0010000000 | 0000001100 | 1   |
| <i>Astyanax fasciatus</i>         | 0000001000 | 0001001000 | 0110010110 | 0001001010  | 0000001000 | 0010000001 | 0201000100 | 1   |
| <i>Boulengerella lateristriga</i> | 002010?000 | 2000110200 | 0001101010 | 0000000101  | 0000111?00 | 00?0000000 | 00?00?0000 | ?   |
| <i>Brycon amazonicus</i>          | 0000000000 | 0000000000 | 0100000110 | 0000000010  | 0000001100 | 00?0000000 | 0200000100 | 1   |
| <i>Bryconexodon juruena</i>       | 0000000100 | 0001000000 | 0000000110 | 1001001010  | 1000002000 | 0000000010 | 0210001101 | 1   |
| <i>Bryconops caudomaculatus</i>   | 0001000000 | 0001000000 | 0100010110 | 0000000010  | 200000?100 | 0010000001 | 1000000100 | 1   |
| <i>Charax condei</i>              | 0010001000 | 1101011200 | 1001000110 | 0001001010  | 000001022  | 0000001101 | 0001000100 | ?   |
| <i>Charax gibbosus</i>            | 0000001000 | 1001011200 | 1101000110 | 0001001010  | 0000000022 | 0000001101 | 0001000100 | 1   |
| <i>Charax pauciradiatus</i>       | 0000001000 | 1001021200 | 1101010110 | 0001001010  | 0000000022 | 0000001101 | 0001000100 | 1   |
| <i>Charax stenopterus</i>         | 0000001000 | 1101021200 | 1001000110 | 0001001010  | 0000001022 | 0000001101 | 0001000100 | ?   |
| <i>Cheirodon interruptus</i>      | 0000100000 | 0101000000 | 0010000000 | 0010000101  | 0100001000 | 0010000001 | 1000000100 | ?   |
| <i>Cynodon septenarius</i>        | 1120000000 | 0000110202 | 1012000000 | 0120020110  | 0000110?00 | 0001110?00 | 2000000012 | 1   |
| <i>Cynopotamus gouldingi</i>      | 0001110000 | 1001021210 | 1101110101 | 0001001010  | 2010001011 | 0000000001 | 0001000100 | 1   |
| <i>Cynopotamus juruena</i>        | 0001110000 | 1001021210 | 1101110101 | 0001001010  | 2010001011 | 0000000101 | 0001000100 | 1   |
| <i>Cynopotamus kinkaidi</i>       | 0001110000 | 1001021210 | 1101110101 | 0001001010  | 2010001011 | 0000000101 | 0001000100 | 1   |
| <i>Cynopotamus tocantinensis</i>  | 0001110000 | 1001021210 | 1101110101 | 0001001010  | 2010001011 | 0000000101 | 0001000100 | 1   |
| <i>Cynopotamus xinguano</i>       | 0001110000 | 1001021210 | 1101110101 | 0001001010  | 2010001011 | 0000000101 | 0001000100 | 1   |
| <i>Exodon paradoxus</i>           | 0001000000 | 1001001000 | 0000000110 | 0001001010  | 1000002000 | 0000000000 | 02100?1?01 | 1   |
| <i>Galeocharax goeldi</i>         | 0001001000 | 1001021210 | 1?01000101 | 0001001010  | 10000?020  | 0000000001 | 0000?0100  | 1   |
| <i>Galeocharax gulo</i>           | 0001011100 | 1001021210 | 1101000101 | 0001001010  | 1000000020 | 0000000001 | 0000?0100  | 1   |
| <i>Galeocharax humeralis</i>      | 0001001000 | 1000021210 | 1101000101 | 0001001010  | 1000001020 | 0000000001 | 0000?0100  | 1   |
| <i>Galeocharax kneri</i>          | 0001001000 | 1001021210 | 1101000101 | 0001001010  | 1000000020 | 0000000001 | 0000?0100  | 1   |
| <i>Gilbertolus alatus</i>         | 0001100001 | 0012100200 | 0000010110 | 0010110110  | 1000111?03 | 1110110000 | ?000000101 | 1   |
| <i>Gnathocharax steindachneri</i> | 0000000000 | 0111100200 | 0001010100 | 1000011010  | 000111?03  | 10?10?0000 | 1000111101 | ?   |
| <i>Gymnocorymbus ternezi</i>      | 0000001000 | 0001001000 | 0110010110 | 0000001010  | 0000001000 | 0001000101 | 0201000100 | 1   |
| <i>Hemiodus semitaeniatus</i>     | 0000100000 | 0000100000 | 0100011000 | 0000000000  | 0110001000 | 1010000000 | 1200000010 | 0   |
| <i>Hepsetus odoe</i>              | 0010000000 | 200011?000 | 0000100000 | 0000000000  | 0000110?00 | 0010000000 | 0010000001 | 0   |
| <i>Heterocharax leptogrammus</i>  | 0000000001 | 0112100000 | 0100010110 | 0010110010  | 1000002100 | 1010000000 | 0000111101 | 1   |
| <i>Heterocharax macrolepis</i>    | 0000000001 | 0112100000 | 0100010110 | 0010110010  | 1000002100 | 1010000000 | 0000111101 | 1   |
| <i>Heterocharax virgulatus</i>    | 0000000001 | 0112100000 | 0100010110 | 0010110010  | 1000002100 | 1010000000 | 0000111101 | 1   |
| <i>Hoplias malabaricus</i>        | 0031001000 | 1?00020213 | 0001100001 | 0000101001  | 0110000100 | 0010000000 | 00?00?0000 | 0   |
| <i>Hoplocharax goethei</i>        | 0000000001 | 1113100000 | 0100000100 | 0010110010  | 1000002101 | 1010000000 | 0000111101 | ?   |
| <i>Hydrolycus scomberoides</i>    | 1120001010 | 0000110002 | 1002100002 | 0120020110  | 0000111?00 | 0001110000 | 2000000012 | 1   |
| <i>Hydrolycus wallacei</i>        | 1120001010 | 0000100002 | 1002100002 | 0120020110  | 0000111?00 | 0001110?00 | 2000000012 | 1   |
| <i>Hypessobrycon bifasciatus</i>  | 0000100000 | 0101001000 | 0110000100 | 0000001010  | 0000002000 | 0010000001 | 0200101000 | ?   |
| <i>Iguanodectes geisleri</i>      | 0000100000 | 0001000000 | 0100010000 | 0000001010  | 2000001100 | 0010000?00 | 0000000100 | ?   |
| <i>Lonchogenys ilisha</i>         | 0000000001 | 0112100200 | 0000010110 | 0010110010  | 1000002100 | 1010000000 | 0000111111 | 1   |
| <i>Mimogoniates microlepis</i>    | 0000000000 | 0101000000 | 0000010110 | 0000001010  | 000010?100 | 0000000001 | 0000000100 | ?   |
| <i>Odontostilbe paraguayensis</i> | 0100000000 | 0001000000 | 0110000110 | 00100001010 | 0100001000 | 0010000001 | 0200001100 | 0   |

|                                     | 81-90      | 91-100     | 101-110     | 111-120    | 121-130    | 131-140    | 141-150     | 151 |
|-------------------------------------|------------|------------|-------------|------------|------------|------------|-------------|-----|
| <i>Oligosarcus paranensis</i>       | 0011000000 | 2000001000 | 0110010110  | 0000001010 | 0000001100 | 0010000011 | 0?10000100  | 1   |
| <i>Phenacogaster calverti</i>       | 0000000001 | 0001001000 | 1101011110  | 0000001010 | 0100001001 | 0000000001 | 0000000100  | 1   |
| <i>Phenacogaster franciscoensis</i> | 0000001001 | 0001001000 | 1111010110  | 0000001010 | 0100000001 | 0000000001 | 0000000100  | 1   |
| <i>Phenacogaster</i> spE            | 0000001001 | 0101001000 | 1111011110  | 0000001010 | 0100001001 | 0000000001 | 0000000100  | 1   |
| <i>Phenacogaster tegatus</i>        | 0000000001 | 0001001000 | 1111011110  | 0000001010 | 0100000001 | 0000000001 | 0000000100  | ?   |
| <i>Priochatax ariel</i>             | ?????????  | ?????????  | ?????????   | ????1????  | ?????????  | ?????????  | ?????????   | ?   |
| <i>Rhaphiodon vulpinus</i>          | 1120001010 | 0000100002 | 1002000002  | 0120020110 | 0000111?00 | 0001110?00 | 20000?0002  | 1   |
| <i>Roeboexodon guyanensis</i>       | 0000000100 | 0000021000 | 0000000110  | 1001001010 | 1000002000 | 0000000010 | 00100001?01 | 1   |
| <i>Roebooides affinis</i>           | 0000001000 | 1001011200 | 11010000110 | 0001001010 | 0000001011 | 0000001101 | 01110000100 | 1   |
| <i>Roebooides descalvadensis</i>    | 0000001000 | 0001011200 | 11010000110 | 0001001010 | 0000001011 | 0000001101 | 01010000100 | 1   |
| <i>Roebooides dientonito</i>        | 0000001000 | 1001011200 | 11010000110 | 0001001010 | 0000001021 | 0000001101 | 00010000100 | 1   |
| <i>Roebooides myersi</i>            | 0000001000 | 1001011200 | 11010000110 | 0001001010 | 0000000021 | 0000001101 | 01010000110 | 1   |
| <i>Roebooides occidentalis</i>      | 0000001000 | 0001011200 | 10010000110 | 0001001010 | 0000000021 | 0000001101 | 01110000100 | 1   |
| <i>Roebooides xenodon</i>           | 0000001000 | 1001011200 | 10010000110 | 0001001010 | 0000000011 | 0000001101 | 01110000100 | 1   |
| <i>Roestes molossus</i>             | 0001000000 | 0?12100000 | 00010000100 | 0010110010 | 1010012?03 | 0110100000 | 10000000101 | 1   |
| <i>Salminus brasiliensis</i>        | 0001100100 | 0000000000 | 0101001111  | ?000000010 | 0000001100 | 0010000000 | 02000?0100  | 1   |
| <i>Serrasalminus rhombeus</i>       | 0011000000 | 2000000200 | 0002100000  | 0000000010 | 3000001010 | 0000000100 | 22000000101 | 0   |
| <i>Tetragonopterus argenteus</i>    | 0000001000 | 0001001000 | 01100000110 | 0000001010 | 0000001100 | 0000000001 | 02000000?00 | 1   |

**APÊNDICE 2:**  
**LISTA DE**  
**SINAPOMORFIAS**  
**DOS CLADOS**

**X. spilurus:**

Car. 115 [0>1]  
Car. 116 [0>1]

**Clado 01:**

Car. 1 [0>1]\*  
Car. 9 [0>1]\*  
Car. 10 [0>1]\*  
Car. 41 [0>1]\*  
Car. 76 [0>1]  
Car. 79 [0>1]  
Car. 95 [0>1]  
Car. 106 [0>1]  
Car. 127 [0>1]  
Car. 131 [0>1]\*  
Car. 133 [0>1]

**H. semitaeniatus:**

Car. 22 [0>1]  
Car. 48 [1>2]  
Car. 49 [0>1]  
Car. 58 [0>1]  
Car. 85 [0>1]  
Car. 102 [0>1]  
Car. 107 [0>1]  
Car. 122 [0>1]  
Car. 123 [0>1]  
Car. 141 [0>1]  
Car. 142 [0>2]

**Clado 02:**

Car. 6 [0>1]  
Car. 20 [0>1]  
Car. 84 [0>1]  
Car. 119 [0>1]\*  
Car. 128 [0>1]  
Car. 151 [0>1]\*

**Clado 03:**

Car. 10 [1>3]\*  
Car. 23 [0>1]\*  
Car. 25 [0>1]  
Car. 31 [0>1]  
Car. 67 [0>1]  
Car. 69 [0>1]  
Car. 74 [0>1]  
Car. 78 [0>1]  
Car. 81 [0>1]\*  
Car. 82 [0>1]  
Car. 83 [0>1]

Car. 100 [0>1]\*  
Car. 103 [0>1]  
Car. 104 [0>2]  
Car. 118 [0>1]  
Car. 127 [1>0]  
Car. 150 [0>2]\*

**Ace. microlepis:**

Car. 17 [0>1]  
Car. 21 [0>1]  
Car. 32 [0>2]\*  
Car. 34 [0>1]  
Car. 36 [0>1]  
Car. 48 [1>2]  
Car. 49 [0>1]  
Car. 61 [0>2]\*  
Car. 92 [0>1]  
Car. 94 [0>1]  
Car. 98 [0>1]\*  
Car. 99 [0>1]  
Car. 102 [0>2]\*  
Car. 105 [0>1]  
Car. 107 [0>1]  
Car. 147 [0>1]

**Clado 04:**

Car. 4 [0>2]\*  
Car. 5 [0>1]  
Car. 7 [0>1]  
Car. 8 [0>2]\*  
Car. 13 [0>1]  
Car. 15 [0>2]\*  
Car. 19 [0>1]\*  
Car. 24 [0>2]\*  
Car. 26 [0>1]  
Car. 29 [0>1]\*  
Car. 33 [0>1]  
Car. 39 [0>1]  
Car. 42 [0>1]  
Car. 52 [0>2]\*  
Car. 53 [0>2]  
Car. 69 [1>2]  
Car. 77 [0>2]\*  
Car. 83 [1>2]  
Car. 84 [1>0]  
Car. 100 [1>2]\*  
Car. 101 [0>1]  
Car. 106 [1>0]  
Car. 112 [0>1]\*  
Car. 113 [0>2]\*  
Car. 116 [0>2]\*  
Car. 125 [0>1]  
Car. 126 [0>1]  
Car. 131 [1>0]  
Car. 133 [1>0]  
Car. 134 [0>1]  
Car. 135 [0>1]

Car. 136 [0>1]  
Car. 141 [0>2]

**C. septenarius:**

Car. 38 [0>1]  
Car. 41 [1>0]  
Car. 68 [0>1]  
Car. 96 [0>1]  
Car. 98 [0>2]

**Clado 05:**

Car. 87 [0>1]  
Car. 89 [0>1]\*  
Car. 103 [1>0]  
Car. 110 [0>2]\*  
Car. 127 [0>1]

**R. vulpinus:**

Car. 9 [1>0]  
Car. 36 [0>1]  
Car. 149 [1>0]

**Clado 06:**

Car. 67 [1>0]  
Car. 105 [0>1]

**H. scomberoides:**

Car. 1 [1>2]  
Car. 32 [0>3]\*  
Car. 96 [0>1]

**H. wallacei:**

Car. 58 [0>1]

**Clado 07:**

Car. 61 [0>1]  
Car. 108 [0>1]  
Car. 109 [0>1]  
Car. 148 [0>1]\*  
Car. 149 [1>0]

**Clados 08-13:**

Ver texto

**H. leptogrammus:**

Car. 55 [1>0]

**Clado 14:**

Car. 6 [0>1]

**H. macrolepis:**

Sem autapomorfias

**H. virgulatus:**

Car. 62 [2>0]  
Car. 64 [0>1]

**Clado 15:**

Car. 10 [1>2]\*  
Car. 12 [2>0]  
Car. 48 [1>0]\*  
Car. 66 [0>1]  
Car. 71 [0>1]  
Car. 95 [1>0]  
Car. 117 [0>1]  
Car. 131 [1>0]

**Clado 16:**

Car. 68 [0>1]  
Car. 106 [1>0]  
Car. 147 [0>1]

**A. dentatus:**

Car. 22 [0>1]  
Car. 25 [0>1]  
Car. 59 [0>1]  
Car. 62 [0>1]  
Car. 72 [0>2]  
Car. 76 [1>2]\*  
Car. 85 [0>1]  
Car. 92 [0>1]  
Car. 103 [0>1]  
Car. 110 [0>1]

**Clados 17-18:**

Ver texto

**Clado 19:**

Car. 21 [0>1]  
Car. 61 [1>0]  
Car. 69 [0>1]  
Car. 102 [0>1]  
Car. 140 [0>1]\*

**Clado 20:**

Car. 10 [2>4]\*  
Car. 25 [0>1]  
Car. 34 [0>2]  
Car. 35 [0>1]  
Car. 36 [0>1]  
Car. 71 [1>0]  
Car. 142 [0>2]

**O. paranensis:**

Car. 80 [0>1]  
Car. 83 [0>1]  
Car. 91 [0>2]  
Car. 97 [0>1]  
Car. 103 [0>1]  
Car. 139 [0>1]  
Car. 143 [0>1]

**Clado 21:**

Car. 15 [0>1]  
 Car. 27 [0>2]\*  
 Car. 66 [1>0]  
 Car. 79 [1>0]  
 Car. 106 [1>0]  
 Car. 117 [1>0]  
 Car. 140 [1>0]

**B. amazonicus**

Car. 5 [0>1]  
 Car. 16 [0>1]  
 Car. 20 [1>0]  
 Car. 24 [0>1]  
 Car. 25 [1>0]  
 Car. 36 [1>0]  
 Car. 55 [0>2]  
 Car. 60 [0>1]  
 Car. 72 [0>2]  
 Car. 78 [0>1]  
 Car. 84 [1>0]

**Clado 22:**

Car. 17 [0>2]\*  
 Car. 33 [0>1]  
 Car. 41 [1>0]  
 Car. 68 [0>1]  
 Car. 104 [0>1]

**S. brasiliensis:**

Car. 31 [0>1]  
 Car. 39 [0>1]  
 Car. 65 [0>2]  
 Car. 67 [0>1]  
 Car. 74 [0>1]  
 Car. 85 [0>1]  
 Car. 88 [0>1]  
 Car. 107 [0>1]  
 Car. 110 [0>1]

**Clado 23:**

Car. 15 [1>0]  
 Car. 28 [0>1]  
 Car. 35 [1>0]  
 Car. 53 [0>1]  
 Car. 62 [0>2]  
 Car. 83 [0>1]  
 Car. 91 [0>2]  
 Car. 98 [0>2]  
 Car. 102 [1>0]  
 Car. 105 [0>1]  
 Car. 108 [1>0]  
 Car. 109 [1>0]  
 Car. 150 [0>1]  
 Car. 151 [1>0]

**S. rhombeus:**

Car. 5 [0>1]  
 Car. 9 [1>0]  
 Car. 12 [0>1]  
 Car. 16 [0>1]  
 Car. 21 [1>0]  
 Car. 32 [0>4]\*  
 Car. 35 [0>2]  
 Car. 36 [1>0]  
 Car. 47 [0>1]  
 Car. 60 [0>1]  
 Car. 68 [1>0]  
 Car. 69 [1>0]  
 Car. 76 [1>0]  
 Car. 79 [0>1]  
 Car. 104 [1>2]  
 Car. 121 [0>3]\*  
 Car. 128 [1>0]  
 Car. 129 [0>1]  
 Car. 133 [1>0]  
 Car. 138 [0>1]  
 Car. 141 [0>2]

**Clado 24:**

Car. 17 [2>1]  
 Car. 42 [0>1]  
 Car. 56 [0>1]  
 Car. 67 [0>2]\*  
 Car. 84 [1>0]  
 Car. 95 [0>1]  
 Car. 96 [0>1]  
 Car. 115 [0>1]  
 Car. 117 [0>1]  
 Car. 119 [1>0]  
 Car. 120 [0>1]\*  
 Car. 125 [0>1]  
 Car. 126 [0>1]  
 Car. 127 [1>0]  
 Car. 142 [2>0]  
 Car. 143 [0>1]  
 Car. 148 [1>0]

**H. odoe:**

Car. 33 [1>0]  
 Car. 57 [0>1]  
 Car. 58 [0>1]  
 Car. 78 [0>1]  
 Car. 98 [2>0]  
 Car. 105 [1>0]

**Clado 25:**

Car. 14 [0>1]\*  
 Car. 18 [0>1]\*  
 Car. 31 [0>1]  
 Car. 32 [0>1]\*  
 Car. 49 [0>1]

Car. 51 [0>1]\*  
 Car. 69 [1>2]  
 Car. 83 [1>2]  
 Car. 87 [0>1]  
 Car. 150 [1>0]

**B. lateristriga:**

Car. 4 [0>1]  
 Car. 6 [0>1]  
 Car. 16 [0>1]  
 Car. 65 [0>2]  
 Car. 79 [0>1]  
 Car. 85 [0>1]  
 Car. 106 [0>1]  
 Car. 108 [0>1]  
 Car. 109 [0>1]  
 Car. 115 [1>0]  
 Car. 117 [1>0]  
 Car. 118 [0>1]  
 Car. 127 [0>1]

**H. malabaricus:**

Car. 21 [1>0]  
 Car. 30 [0>1]  
 Car. 34 [2>0]  
 Car. 36 [1>0]  
 Car. 42 [1>0]  
 Car. 62 [2>0]  
 Car. 66 [0>1]  
 Car. 83 [2>3]\*  
 Car. 84 [0>1]  
 Car. 91 [2>1]  
 Car. 95 [1>0]  
 Car. 96 [1>2]  
 Car. 99 [0>1]  
 Car. 100 [0>3]\*  
 Car. 110 [0>1]  
 Car. 122 [0>1]  
 Car. 123 [0>1]  
 Car. 125 [1>0]  
 Car. 126 [1>0]

**Clado 26:**

Car. 6 [1>0]  
 Car. 20 [1>0]  
 Car. 22 [0>1]  
 Car. 45 [0>1]  
 Car. 72 [0>2]  
 Car. 76 [1>0]  
 Car. 84 [1>0]  
 Car. 94 [0>1]

**B. caudomaculatus:**

Car. 15 [0>1]  
 Car. 20 [0>1]  
 Car. 45 [1>0]

Car. 60 [0>1]  
 Car. 66 [1>0]  
 Car. 84 [0>1]  
 Car. 117 [1>0]  
 Car. 121 [0>2]  
 Car. 141 [0>1]

**I. geisleri:**

Car. 12 [0>2]  
 Car. 16 [0>1]  
 Car. 66 [1>0]  
 Car. 69 [1>0]  
 Car. 74 [0>1]  
 Car. 85 [0>1]  
 Car. 108 [1>0]  
 Car. 109 [1>0]  
 Car. 121 [0>2]  
 Car. 140 [1>0]

**M. microlepis:**

Car. 5 [0>1]  
 Car. 21 [1>0]  
 Car. 43 [0>1]  
 Car. 58 [0>1]  
 Car. 63 [0>1]  
 Car. 92 [0>1]  
 Car. 102 [1>0]  
 Car. 124 [0>1]  
 Car. 133 [1>0]

**Clado 27:**

Car. 6 [0>1]  
 Car. 35 [0>2]  
 Car. 59 [0>1]  
 Car. 71 [1>0]  
 Car. 87 [0>1]  
 Car. 97 [0>1]  
 Car. 103 [0>1]  
 Car. 128 [0>1]  
 Car. 133 [1>0]  
 Car. 142 [0>2]

**A. fasciatus:**

Car. 16 [0>1]  
 Car. 24 [0>1]  
 Car. 35 [2>1]  
 Car. 45 [1>0]  
 Car. 59 [1>0]  
 Car. 61 [0>1]  
 Car. 114 [0>1]  
 Car. 133 [0>1]  
 Car. 144 [0>1]

**G. ternetzi:**

Car. 5 [0>1]  
 Car. 45 [1>0]  
 Car. 53 [0>1]

Car. 61 [0>1]  
 Car. 69 [1>0]  
 Car. 73 [0>1]  
 Car. 134 [0>1]  
 Car. 138 [0>1]  
 Car. 144 [0>1]

**T. argenteus:**

Car. 7 [0>2]\*  
 Car. 9 [1>0]  
 Car. 11 [0>3]  
 Car. 53 [0>1]  
 Car. 55 [0>2]  
 Car. 73 [0>1]  
 Car. 106 [1>0]  
 Car. 128 [0>1]

**Clado 28:**

Car. 11 [0>1]  
 Car. 24 [0>1]  
 Car. 35 [2>0]  
 Car. 58 [0>1]  
 Car. 69 [1>0]  
 Car. 85 [0>1]  
 Car. 87 [1>0]  
 Car. 92 [0>1]  
 Car. 106 [1>0]  
 Car. 109 [1>0]  
 Car. 133 [0>1]  
 Car. 151 [1>0]

**H. bifasciatus:**

Car. 41 [1>0]  
 Car. 55 [0>1]  
 Car. 127 [1>2]  
 Car. 145 [0>1]  
 Car. 146 [0>1]

**Clado 29:**

Car. 9 [1>0]  
 Car. 43 [0>2]  
 Car. 97 [1>0]  
 Car. 113 [0>1]  
 Car. 122 [0>1]

**C. interruptus:**

Car. 12 [0>2]  
 Car. 21 [1>0]  
 Car. 31 [0>1]  
 Car. 57 [0>1]  
 Car. 102 [1>0]  
 Car. 108 [1>0]  
 Car. 141 [0>1]  
 Car. 142 [2>0]

**O. paraguayensis:**

Car. 53 [0>1]

Car. 59 [1>0]  
 Car. 82 [0>1]  
 Car. 85 [1>0]  
 Car. 92 [1>0]  
 Car. 109 [0>1]  
 Car. 147 [0>1]

**Clados 30 e 31:**

Ver texto

**P. franciscoensis:**

Car. 127 [1>0]

**Clado 32:**

Car. 43 [0>1]  
 Car. 107 [0>1]

**P. spE:**

Car. 71 [1>0]  
 Car. 92 [0>1]

**Clado 33:**

Car. 64 [0>2]  
 Car. 87 [1>0]

**P. calverti:**

Car. 103 [1>0]

**P. tegatus:**

Car. 127 [1>0]

**Clados 34-36:**

Ver texto

**Clado 37:**

Car. 57 [1>0]  
 Car. 127 [1>0]

**C. gibbosus:**

Sem autapomorfias

**C. pauciradiatus:**

Car. 96 [1>2]  
 Car. 106 [0>1]

**Clado 38:**

Car. 2 [0>1]  
 Car. 39 [1>0]  
 Car. 69 [1>0]  
 Car. 92 [0>1]  
 Car. 102 [1>0]

**C. condei:**

Car. 6 [1>0]  
 Car. 16 [1>0]  
 Car. 55 [0>1]

Car. 83 [0>1]

**C. stenopterus:**

Car. 96 [1>2]

**Clado 39:**

Ver texto

**R. dientonito:**

Car. 6 [1>0]  
 Car. 62 [2>1]  
 Car. 69 [1>0]  
 Car. 72 [0>1]

**Clado 40:**

Car. 142 [0>1]\*

**Clado 41:**

Car. 40 [0>1]  
 Car. 129 [2>1]

**R. affinis:**

Car. 69 [1>2]  
 Car. 143 [0>1]

**R. descavadensis:**

Car. 91 [1>0]

**Clado 42:**

Car. 127 [1>0]

**R. myersii:**

Car. 57 [1>0]  
 Car. 149 [0>1]

**Clado 43:**

Car. 102 [1>0]  
 Car. 143 [0>1]

**R. occidentalis:**

Car. 62 [2>1]  
 Car. 91 [1>0]

**R. xenodon:**

Car. 65 [1>0]  
 Car. 69 [1>0]  
 Car. 129 [2>1]

**Clados 44-46:**

Ver texto

**C. xinguano:**

Sem autapomorfias

**Clado 47:**

Car. 7 [0>1]

Car. 61 [0>1]

**C. gouldingi:**

Car. 138 [1>0]

**Clado 48:**

Car. 27 [0>1]\*

**C. kinkaidi:**

Car. 8 [0>1]

**Clado 49:**

Car. 87 [1>0]

**C. juruenae:**

Car. 61 [1>0]

**C. tocaninensis:**

Car. 26 [0>1]  
 Car. 55 [2>0]

**Clados 50-52:**

Ver texto

**A. acutus:**

Car. 15 [0>1]  
 Car. 58 [0>1]  
 Car. 129 [0>1]

**A. pallidus:**

Sem autapomorfias

**A. sardina:**

Car. 127 [0>1]  
 Car. 129 [0>2]

**A. stigmatus:**

Car. 58 [0>1]  
 Car. 127 [0>1]

**G. goeldi:**

Sem autapomorfias

**G. gulo:**

Car. 80 [1>2]  
 Car. 86 [0>1]  
 Car. 88 [0>1]

**G. humeralis:**

Car. 36 [1>0]  
 Car. 94 [1>0]  
 Car. 127 [0>1]

**G. knerii:**

Car. 35 [0>1]

**APÊNDICE 3: LISTA DE  
TRANSIÇÕES DOS  
CARACTERES**

**Car. 1 (L=3)**

Clado 01: 0>1  
Clado 45: 1>2  
*H.scomberoides*: 1>2

**Car. 2 (L=3)**

Clado 38: 0>1  
*Aca. microlepis*: 0>1  
*H. goethei*: 0>1

**Car. 3 (L=1)**

Clado 31: 0>1

**Car. 4 (L=7)**

Clado 04: 0>2  
Clado 08: 0>1  
Clado 30: 0>1  
Clado 45: 1>0  
*B. lateristriga*: 0>1  
*G. alatus*: 1>0  
*L. ilisha*: 1>0

**Car. 5 (L=8)**

Clado 04: 0>1  
Clado 34: 0>1  
Clado 51: 1>0  
*B. amazonicus*: 0>1  
*G. alatus*: 0>1  
*G. ternetzi*: 0>1  
*M. microlepis*: 0>1  
*S. rhombeus*: 0>1

**Car. 6 (L=8)**

Clado 02: 0>1  
Clado 11: 1>0  
Clado 14: 0>1  
Clado 26: 1>0  
Clado 27: 0>1  
*B. lateristriga*: 1>0  
*C. condei*: 1>0  
*R. dientonito*: 1>0

**Car. 7 (L=4)**

Clado 04: 0>1  
Clado 47: 0>1  
Clado 52: 0>1  
*T. argenteus*: 0>2

**Car. 8 (L=3)**

Clado 04: 0>2  
Clado 13: 0>1  
*C. kinkaidi*: 0>1

**Car. 9 (L=7)**

Clado 01: 0>1  
Clado 08: 1>0  
Clado 29: 0>1  
Clado 30: 0>1  
*R. vulpinus*: 1>0  
*S. rhombeus*: 1>0  
*T. argenteus*: 1>0

**Car. 10 (L=5)**

Clado 05: 0>1  
Clado 15: 1>2  
Clado 30: 2>1  
*R. vulpinus*: 1>3  
*S. rhombeus*: 1>4

**Car. 11 (L=5)**

Clado 08: 0>3  
Clado 11: 3>1  
Clado 28: 0>1  
Clado 45: 0>2  
*T. argenteus*: 0>3

**Car. 12 (L=7)**

Clado 12: 2>0  
Clado 15: 2>0  
Clado 34: 0>1  
Clado 36: 1>2  
*C. interruptus*: 0>2  
*I. geisleri*: 0>2  
*S. rhombeus*: 0>1

**Car. 13 (L=3)**

Clado 04: 0>1  
Clado 09: 0>1  
Clado 17: 0>2

**Car. 14 (L=1)**

Clado 25: 0>1

**Car. 15 (L=7)**

Clado 04: 0>2  
Clado 21: 0>1  
Clado 23: 1>0  
Clado 30: 0>1  
Clado 51: 1>0  
*A. acutus*: 1>0  
*B. caudomaculatus*: 0>1

**Car. 16 (L=9)**

Clado 09: 0>1  
Clado 30: 0>1  
Clado 45: 1>0  
*A. fasciatus*: 0>1  
*B. amazonicus*: 0>1  
*B. lateristriga*: 0>1  
*C. condei*: 1>0  
*I. geisleri*: 0>1  
*S. rhombeus*: 0>1

**Car. 17 (L=4)**

Clado 22: 0>2  
Clado 24: 2>1  
Clado 51: 0>1  
*Ace. microlepis*: 0>1

**Car. 18 (L=1)**

Clado 25: 0>1

**Car. 19 (L=1)**

Clado 04: 0>1

**Car. 20 (L=8)**

Clado 02: 0>1  
Clado 11: 1>0  
Clado 26: 1>0  
Clado 44: 0>1  
*B. amazonicus*: 1>0  
*B. caudomaculatus*: 0>1  
*B. juruenae*: 1>0  
*G. alatus*: 1>0

**Car. 21 (L=7)**

Clado 19: 0>1  
*Ace. microlepis*: 0>1  
*C. interruptus*: 1>0  
*G. steindachneri*: 0>1  
*H. malabaricus*: 1>0  
*M. microlepis*: 1>0  
*S. rhombeus*: 1>0

**Car. 22 (L=5)**

Clado 10: 0>1  
Clado 26: 0>1  
*A. dentatus*: 0>1  
*H. semitaeniatus*: 0>1  
*R. guyanensis*: 0>1

**Car. 23 (L=1)**

Clado 03: 0>1

**Car. 24 (L=6)**

Clado 04: 0>2  
Clado 12: 0>1  
Clado 28: 0>1  
Clado 31: 0>1  
*A. fasciatus*: 0>1  
*B. amazonicus*: 0>1

**Car. 25 (L=5)**

Clado 03: 0>1  
Clado 20: 0>1  
Clado 44: 0>1  
*A. dentatus*: 0>1  
*B. amazonicus*: 1>0

**Car. 26 (L=4)**

Clado 04: 0>1  
*C. tocantinensis*: 0>1



- G. steindachneri*: 0>1  
*R. molossus*: 0>1
- Car. 27 (L=2)**  
Clado 21: 0>2  
Clado 48: 0>1
- Car. 28 (L=1)**  
Clado 23: 0>1
- Car. 29 (L=1)**  
Clado 04: 0>1
- Car. 30 (L=2)**  
Clado 52: 0>1  
*H. malabaricus*: 0>1
- Car. 31 (L=5)**  
Clado 03: 0>1  
Clado 25: 0>1  
Clado 30: 0>1  
*C. interruptus*: 0>1  
*S. brasiliensis*: 0>1
- Car. 32 (L=4)**  
Clado 25: 0>1  
*Ace. microlepis*: 0>2  
*H. scomberoides*: 0>3  
*S. rhombeus*: 0>4
- Car. 33 (L=3)**  
Clado 04: 0>1  
Clado 22: 0>1  
*H. odoe*: 1>0
- Car. 34 (L=5)**  
Clado 08: 0>1  
Clado 20: 0>2  
*Ace. microlepis*: 0>1  
*B. juruena*: 0>2  
*H. malabaricus*: 2>0
- Car. 35 (L=10)**  
Clado 20: 0>1  
Clado 23: 1>0  
Clado 27: 0>2  
Clado 28: 2>0  
Clado 44: 2>0  
*Aca. Microlepis*: 0>1  
*A. fasciatus*: 2>1  
*G. knerii*: 0>1  
*L. ilisha*: 0>1  
*S. rhombeus*: 0>2
- Car. 36 (L=8)**  
Clado 20: 0>1  
Clado 50: 0>1  
*Ace. microlepis*: 0>1  
*B. amazonicus*: 1>0
- G. humeralis*: 1>0  
*H. malabaricus*: 1>0  
*R. vulpinus*: 0>1  
*S. rhombeus*: 1>0
- Car. 37 (L=1)**  
Clado 34: 0>1
- Car. 38: (L=3)**  
Clado 34: 0>1  
Clado 50: 1>0  
*C. septenarius*: 0>1
- Car. 39 (L=5)**  
Clado 04: 0>1  
Clado 35: 0>1  
Clado 38: 1>0  
Clado 46: 0>1  
*S. brasiliensis*: 0>1
- Car. 40 (L=2)**  
Clado 17: 0>1  
Clado 41: 0>1
- Car. 41 (L=6)**  
Clado 01: 0>1  
Clado 22: 1>0  
Clado 36: 1>0  
Clado 45: 1>0  
*C. septenarius*: 1>0  
*H. bifasciatus*: 1>0
- Car. 42 (L=5)**  
Clado 04: 0>1  
Clado 24: 0>1  
Clado 45: 0>1  
Clado 51: 1>0  
*H. malabaricus*: 1>0
- Car. 43 (L=5)**  
Clado 08: 0>1  
Clado 10: 1>2  
Clado 29: 0>2  
Clado 32: 0>1  
*M. microlepis*: 0>1
- Car. 44 (L=1)**  
Clado 51: 0>1
- Car. 45 (L=6)**  
Clado 10: 0>1  
Clado 26: 0>1  
Clado 30: 1>0  
*A. fasciatus*: 1>0  
*B. caudomaculatus*: 1>0  
*G. ternetzi*: 1>0
- Car. 46 (L=1)**  
Clado 39: 0>1
- Car. 47 (L=2)**  
Clado 35: 0>1  
*S. rhombeus*: 0>1
- Car. 48 (L=3)**  
Clado 15: 1>0  
*Ace. microlepis*: 1>2  
*H. semitaeniatus*: 1>2
- Car. 49 (L=4)**  
Clado 25: 0>1  
*Ace. microlepis*: 0>1  
*B. juruena*: 0>1  
*H. semitaeniatus*: 0>1
- Car. 50 (L=1)**  
Clado 30: 0>1
- Car. 51 (L=1)**  
Clado 25: 0>1
- Car. 52 (L=2)**  
Clado 04: 0>2  
Clado 39: 0>1
- Car. 53 (L=8)**  
Clado 04: 0>2  
Clado 08: 0>1  
Clado 17: 0>2  
Clado 23: 0>1  
*Aca. microlepis*: 0>1  
*G. ternetzi*: 0>1  
*O. paraguayensis*: 0>1  
*T. argenteus*: 0>1
- Car. 54 (L=1)**  
Clado 51: 0>1
- Car. 55 (L=9)**  
Clado 10: 0>1  
Clado 46: 0>2  
*B. amazonicus*: 0>2  
*C. condei*: 0>1  
*C. tocantinensis*: 2>0  
*H. bifasciatus*: 0>1  
*H. leptogrammus*: 1>0  
*L. ilisha*: 1>0  
*T. argenteus*: 0>2
- Car. 56 (L=2)**  
Clado 52: 0>1  
*H. odoe*: 0>1
- Car. 57 (L=6)**  
Clado 30: 0>1  
Clado 37: 1>0  
Clado 44: 1>0  
*C. interruptus*: 0>1  
*H. odoe*: 0>1

- R. myersii*: 1>0
- Car. 58 (L=8)**  
 Clado 18: 0>1  
 Clado 28: 0>1  
*A. acutus*: 0>1  
*A. stigmatus*: 0>1  
*H. odoe*: 0>1  
*H. semitaeniatus*: 0>1  
*H. wallacei*: 0>1  
*M. microlepis*: 0>1
- Car. 59 (L=4)**  
 Clado 27: 0>1  
*A. dentatus*: 0>1  
*A. fasciatus*: 1>0  
*O. paraguayensis*: 1>0
- Car. 60 (L=7)**  
 Clado 08: 0>1  
 Clado 09: 1>2  
 Clado 17: 0>1  
*B. amazonicus*: 0>1  
*B. caudomaculatus*: 0>1  
*B. juruena*: 1>0  
*S. rhombeus*: 0>1
- Car. 61 (L=7)**  
 Clado 07: 0>1  
 Clado 19: 1>0  
 Clado 47: 1>0  
*Ace. microlepis*: 0>2  
*A. fasciatus*: 0>1  
*C. juruena*: 0>1  
*G. ternetzi*: 0>1
- Car. 62 (L=9)**  
 Clado 10: 0>2  
 Clado 23: 0>2  
 Clado 35: 0>2  
*A. dentatus*: 0>1  
*H. malabaricus*: 2>0  
*H. virgulatus*: 2>0  
*L. ilisha*: 2>0  
*R. dientonito*: 2>1  
*R. occidentalis*: 2>1
- Car. 63 (L=2)**  
*G. steindachneri*: 0>1  
*M. microlepis*: 0>1
- Car. 64 (L=4)**  
 Clado 33: 0>2  
 Clado 36: 0>2  
 Clado 50: 0>1  
*H. virgulatus*: 0>1
- Car. 65 (L=5)**  
 Clado 39: 0>1
- Clado 46: 0>2  
*B. lateristriga*: 0>2  
*R. xenodon*: 1>0  
*S. brasiliensis*: 0>2
- Car. 66 (L=7)**  
 Clado 15: 0>1  
 Clado 21: 1>0  
*B. caudomaculatus*: 1>0  
*G. steindachneri*: 0>1  
*H. goethei*: 0>1  
*H. malabaricus*: 0>1  
*I. geisleri*: 1>0
- Car. 67 (L=7)**  
 Clado 03: 0>1  
 Clado 06: 1>0  
 Clado 24: 0>2  
 Clado 52: 0>1  
*R. guyanensis*: 0>1  
*R. molossus*: 0>1  
*S. brasiliensis*: 0>1
- Car. 68 (L=4)**  
 Clado 16: 0>1  
 Clado 22: 0>1  
*C. septenarius*: 0>1  
*S. rhombeus*: 1>0
- Car. 69 (L=16)**  
 Clado 04: 0>2  
 Clado 19: 0>1  
 Clado 25: 1>2  
 Clado 28: 1>0  
 Clado 31: 1>0  
 Clado 38: 1>0  
 Clado 51: 1>2  
*Ace. microlepis*: 0>1  
*B. juruena*: 0>2  
*E. paradoxus*: 0>1  
*G. ternetzi*: 1>0  
*I. geisleri*: 1>0  
*R. affinis*: 1>2  
*R. dientonito*: 1>0  
*R. xenodon*: 1>0  
*S. rhombeus*: 1>0
- Car. 70 (L=2)**  
 Clado 17: 0>1  
 Clado 39: 0>1
- Car. 71 (L=5)**  
 Clado 31: 0>1  
*B. caudomaculatus*: 0>1  
*E. paradoxus*: 0>1  
*I. geisleri*: 0>1  
*P. spE*: 1>0
- Car. 72 (L=6)**  
 Clado 26: 0>2  
 Clado 31: 0/2>1  
 Clado 34: 1/2>0  
*A. dentatus*: 0>2  
*B. amazonicus*: 0>2  
*R. dientonito*: 0>1
- Car. 73 (L=5)**  
 Clado 13: 0>1  
 Clado 31: 0>1  
 Clado 36: 0>1  
*G. ternetzi*: 0>1  
*T. argenteus*: 0>1
- Car. 74 (L=4)**  
 Clado 03: 0>1  
 Clado 45: 0>1  
*I. geisleri*: 0>1  
*S. brasiliensis*: 0>1
- Car. 75 (L=1)**  
 Clado 10: 0>1
- Car. 76 (L=5)**  
 Clado 01: 0>1  
 Clado 26: 1>0  
 Clado 30: 0>1  
*A. dentatus*: 1>2  
*S. rhombeus*: 1>0
- Car. 77 (L=2)**  
 Clado 04: 0>2  
 Clado 18: 0>1
- Car. 78 (L=5)**  
 Clado 04: 0>1  
 Clado 17: 0>1  
*B. argenteus*: 0>1  
*G. steindachneri*: 0>1  
*H. odoe*: 0>1
- Car. 79 (L=7)**  
 Clado 01: 0>1  
 Clado 11: 1>0  
 Clado 21: 1>0  
 Clado 50: 1>0  
*B. lateristriga*: 0>1  
*E. paradoxus*: 1>0  
*S. rhombeus*: 0>1
- Car. 80 (L=4)**  
 Clado 44: 0>1  
 Clado 46: 1>2  
*G. gulo*: 1>2  
*O. paranensis*: 0>1
- Car. 81 (L=1)**  
 Clado 03: 0>1

- Car. 82 (L=2)**  
Clado 03: 0>1  
*O. paraguayensis*: 0>1
- Car. 83 (L=7)**  
Clado 04: 0/1>2  
Clado 23: 0>1  
*Ace. Microlepis*: 0/2>1  
*B. lateristriga*: 1>3  
*C. condei*: 0>1  
*H. malabaricus*: 1>2  
*O. paranensis*: 0>1
- Car. 84 (L=10)**  
Clado 02: 0>1  
Clado 04: 1>0  
Clado 10: 1>0  
Clado 18: 1>0  
Clado 24: 1>0  
Clado 26: 1>0  
Clado 44: 0>1  
*B. amazonicus*: 1>0  
*B. caudomaculatus*: 0>1  
*H. malabaricus*: 0>1
- Car. 85 (L=10)**  
Clado 28: 0>1  
Clado 45: 0>1  
Clado 52: 1>0  
*A. dentatus*: 0>1  
*B. lateristriga*: 0>1  
*G. alatus*: 0>1  
*H. semitaeniatus*: 0>1  
*I. geisleri*: 0>1  
*O. paraguayensis*: 1>0  
*S. brasiliensis*: 0>1
- Car. 86 (L=2)**  
Clado 46: 0>1  
*G. gulo*: 0>1
- Car. 87 (L=6)**  
Clado 05: 0>1  
Clado 27: 0>1  
Clado 28: 1>0  
Clado 33: 1>0  
Clado 49: 1>0  
*H. malabaricus*: 0>1
- Car. 88 (L=3)**  
Clado 18: 0>1  
*G. gulo*: 0>1  
*S. brasiliensis*: 0>1
- Car. 89 (L=1)**  
Clado 05: 0>1
- Car. 90 (L=3)**  
Clado 11: 0>1
- Clado 31: 0>1  
*G. alatus*: 0>1
- Car. 91 (L=10)**  
Clado 23: 0>2  
Clado 34: 0>1  
Clado 51: 1>2  
*Aca. microlepis*: 1>2  
*E. paradoxus*: 0>1  
*O. paranensis*: 0>2  
*H. goethei*: 0>1  
*H. malabaricus*: 2>1  
*R. descalsvadensis*: 1>0  
*R. occidentalis*: 1>0
- Car. 92 (L=8)**  
Clado 10: 0>1  
Clado 28: 0>1  
Clado 38: 0>1  
*Ace. microlepis*: 0>1  
*A. dentatus*: 0>1  
*M. microlepis*: 0>1  
*O. paraguayensis*: 1>0  
*P. spE*: 0>1
- Car. 93 (L=2)**  
Clado 08: 0>1  
*Aca. microlepis*: 0>1
- Car. 94 (L=8)**  
Clado 08: 0>2  
Clado 17: 0>1  
Clado 26: 0>1  
*Ace. microlepis*: 0>1  
*G. humeralis*: 2>1  
*G. steindachneri*: 2>1  
*H. goethei*: 2>3  
*R. guyanensis*: 1>0
- Car. 95 (L=4)**  
Clado 01: 0>1  
Clado 15: 1>0  
Clado 24: 0>1  
*H. malabaricus*: 1>0
- Car. 96 (L=9)**  
Clado 24: 0>1  
Clado 34: 0>1  
Clado 45: 1>2  
*C. pauciradiatus*: 1>2  
*C. stenopterus*: 1>2  
*C. septenarius*: 0>1  
*H. malabaricus*: 1>2  
*H. scomberoides*: 0>1  
*R. guyanensis*: 0>2
- Car. 97 (L=5)**  
Clado 17: 0>1  
Clado 27: 0>1  
Clado 29: 1>0
- B. juruenae*: 1>0  
*O. paranensis*: 0>1
- Car. 98 (L=8)**  
Clado 08: 0>2  
Clado 12: 2>0  
Clado 23: 0>2  
Clado 34: 0>2  
*Ace. microlepis*: 0>1  
*C. septenarius*: 0>2  
*H. odoe*: 2>0  
*R. molossus*: 2>0
- Car. 99 (L=3)**  
Clado 45: 0>1  
*Ace. microlepis*: 0>1  
*H. malabaricus*: 0>1
- Car. 100 (L=3)**  
Clado 04: 1>2  
*Ace. microlepis*: 0>1  
*H. malabaricus*: 0>3
- Car. 101 (L=2)**  
Clado 04: 0>1  
Clado 30: 0>1
- Car. 102 (L=9)**  
Clado 12: 0>1  
Clado 19: 0>1  
Clado 23: 1>0  
Clado 38: 1>0  
Clado 43: 1>0  
*Ace. microlepis*: 0>2  
*C. interruptus*: 1>0  
*H. semitaeniatus*: 0>1  
*M. microlepis*: 1>0
- Car. 103 (L=7)**  
Clado 3: 0>1  
Clado 5: 1>0  
Clado 27: 0>1  
Clado 34: 1>0  
*A. dentatus*: 0>1  
*O. paranensis*: 0>1  
*P. calverti*: 1>0
- Car. 104 (L=6)**  
Clado 3: 0>2  
Clado 22: 0>1  
Clado 30: 0>1  
*G. steindachneri*: 0>1  
*R. molossus*: 0>1  
*S. rhombeus*: 1>2
- Car. 105 (L=6)**  
Clado 14: 0>1  
Clado 23: 0>1  
Clado 45: 0>1

- Clado 52: 1>0  
*Ace. microlepis*: 0>1  
*H. odoe*: 1>0
- Car. 106 (L=12)**  
 Clado 01: 0>1  
 Clado 04: 1>0  
 Clado 16: 1>0  
 Clado 21: 1>0  
 Clado 28: 1>0  
 Clado 35: 1>0  
 Clado 50: 1>0  
*B. lateristriga*: 0>1  
*C. pauciradiatus*: 0>1  
*H. goethei*: 1>0  
*R. molossus*: 1>0  
*T. argenteus*: 1>0
- Car. 107 (L=4)**  
 Clado 32: 0>1  
*Ace. microlepis*: 0>1  
*H. semitaeniatus*: 0>1  
*S. brasiliensis*: 0>1
- Car. 108 (L=6)**  
 Clado 07: 0>1  
 Clado 23: 1>0  
*Aca. microlepis*: 1>0  
*B. lateristriga*: 0>1  
*C. interruptus*: 1>0  
*I. geisleri*: 1>0
- Car. 109 (L=11)**  
 Clado 07: 0>1  
 Clado 23: 1>0  
 Clado 28: 1>0  
 Clado 44: 1>0  
 Clado 51: 0>1  
*B. lateristriga*: 0>1  
*G. steindachneri*: 1>0  
*H. goethei*: 1>0  
*I. geisleri*: 1>0  
*O. paraguayensis*: 0>1  
*R. molossus*: 1>0
- Car. 110 (L=5)**  
 Clado 05: 0>2  
 Clado 44: 0>1  
*A. dentatus*: 0>1  
*H. malabaricus*: 0>1  
*S. brasiliensis*: 0>1
- Cat. 111 (L=2)**  
 Clado 18: 0>1  
*G. steindachneri*: 0>1
- Car. 112 (L=1)**  
 Clado 04: 0>1
- Car. 113 (L=4)**  
 Clado 04: 0>2  
 Clado 08: 0>1  
 Clado 29: 0>1  
*G. steindachneri*: 1>0
- Car. 114 (L=4)**  
 Clado 17: 0>1  
 Clado 34: 0>1  
*Aca. microlepis*: 1>0  
*A. fasciatus*: 0>1
- Car. 115 (L=5)**  
 Clado 08: 0>1  
 Clado 24: 0>1  
*B. lateristriga*: 1>0  
*G. steindachneri*: 1>0  
*X. spilurus*: 0>1
- Car. 116 (L=3)**  
 Clado 04: 0>2  
 Clado 08: 0>1  
*X. spilurus*: 0>1
- Car. 117 (L=6)**  
 Clado 15: 0>1  
 Clado 21: 1>0  
 Clado 24: 0>1  
*B. caudomaculatus*: 1>0  
*B. lateristriga*: 1>0  
*G. steindachneri*: 0>1
- Car. 118 (L=3)**  
 Clado 03: 0>1  
*B. lateristriga*: 0>1  
*G. alatus*: 0>1
- Car. 119 (L=2)**  
 Clado 02: 0>1  
 Clado 24: 1>0
- Car. 120 (L=1)**  
 Clado 24: 0>1
- Car. 121 (L=8)**  
 Clado 08: 0>1  
 Clado 17: 0>1  
 Clado 45: 0>1  
 Clado 46: 1>2  
*B. caudomaculatus*: 0>2  
*G. steindachneri*: 1>0  
*I. geisleri*: 0>2  
*S. rhombeus*: 0>3
- Car. 122 (L=4)**  
 Clado 29: 0>1  
 Clado 31: 1>0  
*H. malabaricus*: 0>1  
*H. semitaeniatus*: 0>1
- Car. 123 (L=4)**  
 Clado 46: 0>1  
*H. malabaricus*: 0>1  
*H. semitaeniatus*: 0>1  
*R. molossus*: 0>1
- Car. 124 (L=2)**  
*G. steindachneri*: 0>1  
*M. microlepis*: 0>1
- Car. 125 (L=5)**  
 Clado 04: 0>1  
 Clado 24: 0>1  
*G. alatus*: 0>1  
*G. steindachneri*: 0>1  
*H. malabaricus*: 1>0
- Car. 126 (L=5)**  
 Clado 04: 0>1  
 Clado 08: 0>1  
 Clado 11: 1>0  
 Clado 24: 0>1  
*H. malabaricus*: 1>0
- Car. 127 (L=17)**  
 Clado 01: 0>1  
 Clado 03: 1>0  
 Clado 05: 0>1  
 Clado 08: 0>2  
 Clado 17: 0>2  
 Clado 24: 1>0  
 Clado 37: 1>0  
 Clado 42: 1>0  
 Clado 50: 1>0  
*A. sardina*: 0>1  
*A. stigmatus*: 0>1  
*B. lateristriga*: 0>1  
*G. alatus*: 2>1  
*G. humeralis*: 0>1  
*H. bifasciatus*: 1>2  
*P. franciscoensis*: 1>0  
*P. tegatus*: 1>0
- Car. 128 (L=5)**  
 Clado 02: 0>1  
 Clado 17: 1>0  
 Clado 27: 1>0  
*S. rhombeus*: 1>0  
*T. argenteus*: 0>1
- Car. 129 (L=8)**  
 Clado 35: 0>2  
 Clado 41: 2>1  
 Clado 46: 0>1  
 Clado 52: 0>2  
*A. acutus*: 0>1  
*A. sardina*: 0>2  
*R. xenodon*: 2>1  
*S. rhombeus*: 0>1

**Car. 130 (L=6)**

Clado 08: 0>3  
 Clado 11: 3>0  
 Clado 30: 0>1  
 Clado 36: 1>2  
 Clado 50: 1>0  
*H. goethei*: 0>1

**Car. 131 (L=4)**

Clado 01: 0>1  
 Clado 04: 1>0  
 Clado 15: 1>0  
*R. molossus*: 1>0

**Car. 132 (L=1)**

Clado 09: 0>1

**Car. 133 (L=8)**

Clado 01: 0>1  
 Clado 04: 1>0  
 Clado 17: 0>1  
 Clado 27: 1>0  
 Clado 28: 0>1  
*A. fasciatus*: 0>1  
*M. microlepis*: 1>0  
*S. rhombeus*: 1>0

**Car. 134 (L=3)**

Clado 04: 0>1  
*G. steindachneri*: 0>1  
*G. ternetzi*: 0>1

**Car. 135 (L=2)**

Clado 04: 0>1  
 Clado 09: 0>1

**Car. 136 (L=2)**

Clado 04: 0>1  
*G. alatus*: 0>1

**Car. 137 (L=1)**

Clado 35: 0>1

**Car. 138 (L=5)**

Clado 34: 0>1  
 Clado 50: 1>0  
*C. gouldingi*: 1>0  
*G. ternetzi*: 0>1  
*S. rhombeus*: 0>1

**Car. 139 (L=2)**

Clado 18: 0>1  
*O. paranensis*: 0>1

**Car. 140 (L=3)**

Clado 19: 0>1  
 Clado 21: 1>0  
*I. geisleri*: 1>0

**Car. 141 (L=7)**

Clado 04: 0>2  
 Clado 08: 0>1  
 Clado 11: 1>0  
*B. caudomaculatus*: 0>1  
*C. interruptus*: 0>1  
*H. semitaeniatus*: 0>1  
*S. rhombeus*: 0>2

**Car. 142 (L=9)**

Clado 17: 0>2  
 Clado 20: 0>2  
 Clado 24: 2>0  
 Clado 27: 0>2  
 Clado 30: 2>0  
 Clado 40: 0>1  
*C. interruptus*: 2>0  
*H. semitaeniatus*: 0>2  
*R. guyanensis*: 2>0

**Car. 143 (L=5)**

Clado 17: 0>1  
 Clado 43: 0>1  
*H. odoe*: 0>1  
*O. paranensis*: 0>1  
*R. affinis*: 0>1

**Car. 144 (L=4)**

Clado 35: 0>1  
 Clado 46: 0>1  
*A. fasciatus*: 0>1  
*G. ternetzi*: 0>1

**Car. 145 (L=2)**

Clado 10: 0>1  
*H. bifasciatus*: 0>1

**Car. 146 (L=2)**

Clado 10: 0>1  
*H. bifasciatus*: 0>1

**Car. 147 (L=4)**

Clado 10: 0>1  
 Clado 16: 0>1  
*Ace. microlepis*: 0>1  
*O. paraguayensis*: 0>1

**Car. 148 (L=2)**

Clado 07: 0>1  
 Clado 24: 1>0

**Car. 149 (L=4)**

Clado 07: 1>0  
*L. ilisha*: 0>1  
*R. myersii*: 0>1  
*R. vulpinus*: 1>0

**Car. 150 (L=5)**

Clado 03: 0>2  
 Clado 08: 0>1  
 Clado 17: 0>1  
 Clado 23: 0>1  
 Clado 25: 1>0

**Car. 151 (L=3)**

Clado 02: 0>1  
 Clado 23: 1>0  
 Clado 28: 1>0