UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Anatomia comparada e funcional do aparato alimentar
de Serrasalminidae (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes).**

Dahyes Felix Regasso

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP,
como parte das exigências para a obtenção do título de
Mestre em Ciências, Área: BIOLOGIA COMPARADA

Ribeirão Preto – SP

2016

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Anatomia comparada e funcional do aparato alimentar
de Serrasalminidae (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes).**

Dahyes Felix Regasso

Orientador: Ricardo Macedo Corrêa e Castro

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP,
como parte das exigências para a obtenção do título de
Mestre em Ciências, Área: BIOLOGIA COMPARADA

Ribeirão Preto – SP

2016

Regasso, Dahyes Felix.

Anatomia comparada e funcional do aparato alimentar de
Serrasalminidae (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes).
Ribeirão Preto, 2016.

XX + 192 p.; 85 Ilustrações; 30 cm.

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP.

Departamento de Biologia.

Orientador: Castro, Ricardo Macedo Corrêa.

1. Família Serrasalminidae. 2. Anatomia comparada e funcional.
3. Evolução. 4. Aparato alimentar. 5. Pacus e piranhas.

Advertência

Este trabalho é apresentado como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Biologia Comparada pela Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, e não é pretendido ser uma publicação científica. Assim sendo, os dados presentes neste volume, bem como os resultados e opiniões aqui mostrados, não estão disponíveis na literatura zoológica. Os leitores devem estar cientes de que referências públicas ao conteúdo deste estudo, na forma em que são expressos, somente devem ser feitas após a aprovação prévia do autor.

Conteúdo

Resumo	v
Abstract.....	vi
Agradecimentos	vii
Índice de figuras.....	ix
Índice de tabelas	xx
Introdução	1
Considerações taxonômicas.....	1
Considerações ecológicas.....	1
Considerações anatômicas	3
Considerações ecomorfológicas funcionais	5
Justificativas.....	7
Objetivos	8
Objetivos principais	8
Objetivos específicos.....	8
Material e métodos.....	9
Táxons	9
Acrônimos institucionais	9
Preparações anatômicas, obtenção e tratamento de imagens	13
Ecomorfologia	14
Análise de resultados	18
Nomenclatura anatômica.....	19
Procedimentos filogenéticos.....	19
Alimentação: levantamento bibliográfico.....	22
Resultados	28
1. Alimentação: observações pessoais.....	28
2. Morfometria	29
3. Descrições anatômicas	33
3.1. Osteologia e miologia: descrições e ilustrações	33

3.1.2. Arco hiopalatino e região opercular	33
3.1.3. Arco mandibular	47
3.1.4. Arcos branquiais.....	107
3.2. Esplanonologia	128
4. Ecomorfologia	140
4.1. Considerações gerais.....	140
4.2. Crânio	141
4.3. Arco mandibular	144
4.4. Arco hiopalatino e região opercular	150
4.5. Arcos branquiais	151
4.6. Tubo digestório	152
5. Inferências evolutivas	156
5.1. Considerações gerais.....	156
5.2. Alimentação.....	156
5.3. Mapeamento de caracteres morfológicos	158
Discussão	163
Alimentação	163
Neurocrânio, arco mandibular e suspensório	163
Arcos branquiais.....	173
Tubo digestório.....	175
Considerações finais.....	178
Obras Citadas	180
Apêndices	188

Resumo

O comportamento alimentar está sujeito à diversas pressões seletivas, e assim sendo, apresenta grandes variações dentro da história evolutiva dos diferentes grupos de animais. Os peixes da família Serrasalminae, comumente conhecidos como pacus e piranhas, são endêmicos da região Neotropical e são amplamente distribuídos pelas principais bacias de rios da América do Sul, exceto nos rios costeiros do Brasil e a oeste dos Andes. Esse grupo de peixes apresenta amplas variações no aparato morfológico alimentar e nas estratégias alimentares, existindo espécies carnívoras, herbívoras e lepidófagas. A ecomorfologia pode ser compreendida como o estudo das relações existentes entre fenótipo e aspectos ecológicos de indivíduos e de grupos de indivíduos. De tal modo, a ecomorfologia busca compreender como os organismos são formados e quais são as relações ecológicas e evolutivas relacionadas às formas existentes. Deste modo, o presente estudo busca compreender, através da abordagem ecomorfológica, funcional e evolutiva, as diversas modificações existentes no aparato alimentar dos peixes da família Serrasalminae. Para tanto, são mostradas variações relacionadas à anatomia muscular, óssea e do trato digestório, relacionando-as com comportamentos alimentares e, além disso, também são realizadas inferências filogenéticas com tais dados, mostrando uma provável evolução de tais características.

Abstract

The feeding behavior is subject to different selective pressures, and therefore, the feeding apparatus varies widely within the evolutionary history of different groups of animals. The fishes of the family Serrasalminidae, known as pacu and piranhas, are endemic to the Neotropics and are widely distributed in the major river basins of South America, except in coastal rivers of Brazil and in the western coast of South America. This fish group shows extensive variations in morphological apparatus and in food strategies. There are carnivore, herbivorous and lepidophagous species. The ecomorphology is the study of the relationship between phenotype and ecological aspects of individuals and groups of individuals. Thus, ecomorphology seeks to understand how organisms are formed and what are the ecological and evolutionary relationships related to it. Thus, this study seeks to understand, by ecomorphological, functional and evolutionary approaches, the several changes in feeding apparatus of Serrasalminidae. Therefore, variations related to muscles, bones and digestive tract anatomy are shown and associated to feeding behaviors. Additionally, phylogenetic inferences were made with data obtained, showing a probable evolution of such features.

Agradecimentos

Agradeço a todos que de qualquer maneira colaboraram com a execução desse projeto. E, de início, peço desculpas por eventuais esquecimentos que possam ocorrer.

Antes de mais nada, agradeço imensamente ao meu professor, orientador e amigo Ricardo Macedo Corrêa e Castro por todas oportunidades, confiança e ensinamentos concedidos a mim durante esses anos de permanência no Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto (LIRP) e, principalmente, durante a execução desse projeto.

Também agradeço imensamente ao professor Flávio Alicino Bockmann por toda a amizade e oportunidades a mim oferecidas.

Agradeço também aos demais amigos e integrantes, funcionário ou não, atuais ou não, do Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto, os quais sempre tornaram o ambiente de trabalho agradável e inclusive muitos participaram de forma direta da elaboração deste trabalho através de valiosas sugestões. Muito obrigado a vocês André Esguícero, Hertz Santos, Osmar Santos, Pedro Rizzato, Murilo Pastana, Gustavo Vaz, João Pedro Trevisan, Ana Carla Aquino, Renata Stopiglia, Pâmela Braga, Vanessa Roma, Thiago Pereira, Fernando Apone, Willian Gotto, Verônica Slobodian, Claudia Nunes, e à mais nova integrante, Mariana Bissoli.

Agradeço também aos responsáveis pela coleção de Peixes do Museu de Zoologia da USP, Aléssio Datovo e Michel Gianeti, pelo empréstimo de material, sem o qual não teria sido possível a realização deste trabalho.

Agradeço também aos integrantes da banca de qualificação, Annie Schmaltz Hsiou, Flávio Bockmann e Tiana Kohlsdorf pelas valiosas sugestões oferecidas.

Agradeço a todos os professores que ofereceram disciplinas, sempre essenciais para a elaboração do presente trabalho.

Agradeço a Vera Ciciilini, funcionária do Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada, por todos as dúvidas plenamente esclarecidas e pela ajuda durante as mais diversas dificuldades encontradas.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada e aos seus coordenadores atuais, Tiana Kohlsdorf e Milton Groppo, e pretéritos, Ricardo Macedo Corrêa e Castro e Tiana Kohlsdorf, por toda infraestrutura oferecida para a elaboração deste trabalho.

Agradeço também à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, também pela infraestrutura oferecida.

Agradeço ao projeto temático coordenado pelo professor Ricardo Macedo Corrêa e Castro e intitulado “Relações Filogenéticas em Characidae (Ostariophysi: Characiformes”. FAPESP – Processo nº 04/09219-6), por toda a infraestrutura e material disponibilizados.

Agradeço a CAPES pelo financiamento do presente projeto através da Bolsa destinada ao Pós-Graduação em Biologia Comparada, demanda institucional.

Agradeço aos meus familiares, em especial a minha mãe Sueli e a minha Irmã Shelly e à mais recente chegada Manuela, pelo apoio incondicional a mim oferecido durante todos esses anos.

Agradeço, por fim, a minha noiva e companheira Juliana, por todo o carinho e apoio, não só sentimental, mas também científico/acadêmico a mim fornecidos antes e durante a execução do presente projeto.

A todos, os meus mais sinceros agradecimentos!

Índice de figuras

Figura 1. Ilustração das medidas necessárias para o caráter ecomorfológico proposto (2). Linha negra: comprimento da mandíbula posterior à inserção da musculatura; linha azul: comprimento total da mandíbula. A figura corresponde a mandíbula de <i>Mylossoma duriventre</i> em vista medial, lado esquerdo.....	15
Figura 2. Filogenia com base em dados moleculares mitocondriais e nucleares de Serrasalmidae. Escala corresponde à calibração temporal. Modificado de Thompson e colaboradores (2014).	21
Figura 3. Diagrama referente ao percentual numérico dos itens encontrados no tubo digestório de <i>Metynnis maculatus</i> . Modificado de Dias e colaboradores (2005).	25
Figura 4. Musculatura cefálica profunda e suspensório de <i>Brycon pesu</i> , LIRP 10180 (143,25 mm CP); Vista lateral esquerda.	36
Figura 5. Musculatura cefálica profunda e suspensório de <i>Chalceus epakros</i> , LIRP 10534 (141,43 mm CP); Vista lateral esquerda.	37
Figura 6. Musculatura cefálica profunda e suspensório de <i>Piaractus brachypomus</i> , MZUSP 15201 (99,5 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização.....	38
Figura 7. Musculatura cefálica profunda e suspensório de <i>Mylossoma duriventre</i> , LIRP 14041 (154,63 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização.....	39
Figura 8. Musculatura cefálica profunda e suspensório de <i>Acnodon senai</i> , MZUSP 102339 (107,7 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização. Seta negra indica expansão lateral anterior do músculo <i>adductor arcus palatini</i>	40
Figura 9. Musculatura cefálica profunda e suspensório de <i>Metynnis maculatus</i> , LIRP 10124 (102,9 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização. Seta negra indica fenestra posterior ao metapterigoide.....	42

Figura 10. Musculatura cefálica profunda e suspensório de <i>Catoprion mento</i> , MZUSP 8451 (65,3 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização.....	43
Figura 11. Musculatura cefálica profunda e suspensório de <i>Serrasalmus maculatus</i> , LIRP 8010 (89,9 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização. Seta negra indica expansão lateral anterior do músculo <i>adductor arcus palatini</i>	45
Figura 12. Musculatura cefálica profunda e suspensório de <i>Serrasalmus elongatus</i> , LIRP 8757 (162,96 mm CP); Vista lateral esquerda. Seta negra indica a expansão dorsal delgada do metapterigoide.....	46
Figura 13. Musculatura cefálica profunda e suspensório de <i>Pygocentrus nattereri</i> , LIRP 7144 (127,56 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização.....	47
Figura 14. Ossos pré-maxilar e maxilar esquerdos e dentição de <i>Brycon pesu</i> , LIRP 10180 (143,25 mm CP). A) vista lateral; B) vista medial; C) vista oclusal.....	51
Figura 15. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de <i>Brycon pesu</i> , LIRP 10180 (134,4 mm CP). A) vista medial; B) vista lateral.....	52
Figura 16. Musculatura cefálica de <i>Brycon pesu</i> , LIRP 10180 (134,4 mm CP); A) musculatura cefálica superficial, vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar a visualização; B) seções profundas da musculatura adutora e Hemimandíbula esquerdos, vista medial; C) musculatura adutora superficial e Hemimandíbula esquerdos, vista lateral.	54
Figura 17. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de <i>Chalceus epakros</i> , LIRP 10534 (141,43 mm CP). A) vista lateral; B) vista medial.	56
Figura 18. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de <i>Chalceus epakros</i> , LIRP 10534 (141,43 mm CP). A) vista medial; B) vista lateral; C) vista oclusal.....	57
Figura 19. Musculatura cefálica de <i>Chalceus epakros</i> , LIRP 10534 (141,43 mm CP); A) musculatura cefálica superficial, vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar a visualização; B) seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula esquerdas, vista medial; C) musculatura adutora superficial e hemimandíbula esquerdas, vista lateral.	59

Figura 20. Musculatura cefálica superficial de <i>Hemiodus sterni</i> , LIRP 7636 (122,13 mm CP), vista lateral esquerda.....	61
Figura 21. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de <i>Piaractus brachypomus</i> , MZUSP 15201 (99,5 mm CP); A) vista lateral; B) vista medial.	62
Figura 22. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de <i>Piaractus brachypomus</i> , MZUSP 15201 (99,49 mm CP). A) vista medial; B) vista lateral; C) vista oclusal.	64
Figura 23. Musculatura cefálica de <i>Piaractus brachypomus</i> , MZUSP 15201 (99,5 mm CP); A) musculatura cefálica superficial, vista lateral esquerda; B) seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula direitas, vista medial, asterisco indica o ponto de inserção do músculo <i>Intermandibularis</i> ; C) musculatura adutora superficial e hemimandíbula direitas, vista lateral.	66
Figura 24. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de <i>Mylossoma duriventre</i> , LIRP 14041 (154,63 mm CP). A) vista medial; B) vista lateral; C) vista oclusal.	69
Figura 25. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de <i>Mylossoma duriventre</i> , LIRP 14041 (129,28 mm CP); A) vista lateral; B) vista medial. Asterisco indica ponto de implantação de dente.....	70
Figura 26. Musculatura cefálica de <i>Mylossoma duriventre</i> , LIRP 14041 (129,28 mm CP); A) musculatura cefálica superficial, vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar a visualização; B) musculatura adutora superficial e hemimandíbula esquerdas, vista lateral C) seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula esquerdas, asterisco indica o ponto de inserção do músculo <i>Intermandibularis</i> , vista medial.	72
Figura 27. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de <i>Acnodon senai</i> , MZUSP 102339 (107,7 mm CP); A) vista lateral; B) vista medial.	75
Figura 28. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de <i>Acnodon senai</i> , MZUSP 102339 (107,69 mm CP). A) vista medial; B) vista lateral; C) vista oclusal.....	76
Figura 29. Musculatura cefálica de <i>Acnodon senai</i> , MZUSP 102339 (107,7 mm CP); A) musculatura cefálica superficial, vista lateral esquerda; B) seções profundas	

da musculatura adutora e hemimandíbula direitas, vista medial; C) musculatura adutora superficial e hemimandíbula direitas, vista lateral.	78
Figura 30. Ossos pré-maxilar e maxilar esquerdos e dentição de <i>Utiaritchthys sennaebagai</i> , LIRP 14043 (172,4 mm CP). A) vista medial; B) vista lateral; C) vista oclusal.	81
Figura 31. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de <i>Utiaritchthys sennaebagai</i> , LIRP 14043 (172,4 mm CP); A) vista lateral; B) vista medial. ..	82
Figura 32. Musculatura cefálica de <i>Utiaritchthys sennaebagai</i> , LIRP 14043 (172,4,4 mm CP); A) musculatura cefálica superficial, vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar a visualização; B) seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula esquerdas, asterisco corresponde ao ponto de inserção do músculo <i>intermandibularis</i> , vista medial; C) musculatura adutora superficial e hemimandíbula esquerdas, vista lateral.	84
Figura 33. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de <i>Metynnis maculatus</i> , LIRP 10124 (96,6 mm CP); A) vista medial; B) vista lateral.....	86
Figura 34. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de <i>Metynnis maculatus</i> , LIRP 10124 (102,9 mm CP). A) vista medial; B) vista lateral; C) vista oclusal.	87
Figura 35. Musculatura cefálica de <i>Metynnis maculatus</i> , LIRP 10124 (96,6 mm CP); A) musculatura cefálica superficial, vista lateral esquerda; B) seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula direitas, vista medial; C) musculatura adutora superficial e hemimandíbula direitas, vista lateral.	89
Figura 36. Hemimandíbula direita e dentição mandibular de <i>Catoprion mento</i> , MZUSP 8451 (39,8 mm CP); A) vista lateral; B) vista medial.....	91
Figura 37. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de <i>Catoprion mento</i> , MZUSP 8551(65,3 mm CP). A) vista lateral; B) vista medial.	92
Figura 38. Musculatura cefálica de <i>Catoprion mento</i> , MZUSP 8451 (36,6 - 39,8 mm CP); A) musculatura cefálica superficial, vista lateral esquerda (39,8 mm CP); B) seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula direitas, vista medial (36,6 mm CP); C) musculatura adutora superficial e hemimandíbula direitas, vista lateral (36,6 mm CP).....	94

Figura 39. Hemimandíbula direita e dentição mandibular de <i>Serrasalmus maculatus</i> , LIRP 8010 (89,9 mm CP); A) vista lateral; B) vista medial.....	96
Figura 40. Hemimandíbula direita e dentição mandibular de <i>Serrasalmus elongatus</i> , LIRP 8757 (162,96 mm CP); A) vista medial; B) vista lateral.....	97
Figura 41. Ossos pré-maxilar e maxilar esquerdos e dentição de <i>Serrasalmus elongatus</i> , LIRP 8757 (162,96 mm CP). A) vista medial; B) vista lateral.....	98
Figura 42. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de <i>Serrasalmus maculatus</i> , LIRP 8010 (89,9 mm CP). A) vista lateral; B) vista medial.....	99
Figura 43. Musculatura cefálica de <i>Serrasalmus maculatus</i> , LIRP 8010 (89,9 mm CP); A) musculatura cefálica superficial, vista lateral esquerda; B) seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula direitas, vista medial; C) musculatura adutora superficial e hemimandíbula direitas, vista lateral.	101
Figura 44. Musculatura cefálica superficial de <i>Serrasalmus elongatus</i> , LIRP 8757 (162,96 mm CP), vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar a visualização.....	102
Figura 45. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de <i>Pygocentrus nattereri</i> , LIRP 7144 (127,56 mm CP). A) vista lateral; B) vista medial.....	103
Figura 46. Hemimandíbula direita e dentição mandibular de <i>Pygocentrus nattereri</i> , LIRP 7144 (127,56 mm CP); A) vista lateral; B) vista medial, asterisco corresponde ao ponto de inserção de um dente danificado acidentalmente. .	104
Figura 47. Musculatura cefálica de <i>Pygocentrus nattereri</i> , LIRP 7144 (127,56 mm CP); A) musculatura cefálica superficial, vista lateral esquerda; B) seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula direitas, vista medial; C) musculatura adutora superficial e hemimandíbula direitas, vista lateral.	106
Figura 48. Cesta branquial de <i>Chalceus epakros</i> , MZUSP 7054 (97,1 mm CP); A) dentição associada ao ceratobranquial 5, lado direito, vista dorsal; B) epibrânquiais, faringobranquiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; C) rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranquial; Cb: ceratobranquial.	108
Figura 49. Cesta branquial de <i>Brycon pesu</i> , LIRP 5962 (73,3 mm CP); A) dentição associada ao ceratobranquial 5, lado direito, vista dorsal; B) epibrânquiais,	

faringobranquiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C)** rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranquial; Cb: ceratobranquial. 110

Figura 50. Cesta branquial de *Piaractus brachypomus*, MZUSP 15200 (110,2 mm CP);

A) dentição associada ao ceratobranquial 5, lado direito, vista dorsal; **B)** epibrânquiais, faringobranquiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C)** rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranquial; Cb: ceratobranquial. 112

Figura 51. Cesta branquial de *Mylossoma duriventre*, LIRP 14041 (129,28 mm CP);

A) dentição associada ao ceratobranquial 5, lado direito, vista dorsal; **B)** epibrânquiais, faringobranquiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C)** rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranquial; Cb: ceratobranquial. 114

Figura 52. Cesta branquial de *Acnodon senai*, MZUSP 102339 (107,69 mm CP); **A)**

dentição associada ao ceratobranquial 5, lado direito, vista dorsal; **B)** epibrânquiais, faringobranquiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C)** rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranquial; Cb: ceratobranquial. 116

Figura 53. Cesta branquial de *Utiaritchthys sennaebregai*, LIRP 14043 (172,4 mm

CP); **A)** dentição associada ao ceratobranquial 5, lado direito, vista dorsal; **B)** epibrânquiais, faringobranquiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C)** rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranquial; Cb: ceratobranquial. 118

Figura 54. Cesta branquial de *Metynnis maculatus*, LIRP 10124 (102,9 mm CP); **A)**

dentição associada ao ceratobranquial 5, lado direito, vista dorsal; **B)** epibrânquiais, faringobranquiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C)** rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranquial; Cb: ceratobranquial. 120

Figura 55. Cesta branquial de *Catoprion mento*, MZUSP 8451(39,4 mm CP); **A)**

dentição associada ao ceratobranquial 5, lado direito, vista dorsal; **B)** epibrânquiais, faringobranquiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral;

C) rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranquial; Cb: ceratobranquial.	122
Figura 56. Cesta branquial de <i>Serrasalmus maculatus</i> , LIRP 8012 (80,9 mm CP); A) dentição associada ao ceratobranquial 5, lado direito, vista dorsal; B) rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranquial; Cb: ceratobranquial.	124
Figura 57. Cesta branquial de <i>Serrasalmus elongatus</i> , LIRP 8757 (165,14 mm CP); A) dentição associada ao ceratobranquial 5, lado direito, vista dorsal; B) epibrânquiais, faringobranquiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; C) rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranquial; Cb: ceratobranquial.	125
Figura 58. Cesta branquial de <i>Pygocentrus nattereri</i> , LIRP 7144 (148,8 mm CP); A) dentição associada ao ceratobranquial 5, lado direito, vista dorsal; B) epibrânquiais, faringobranquiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; C) rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal; D) dentição associada aos basibrânquiais. Fb: faringobranquial; Cb: ceratobranquial; Bb: basibrânquial.	127
Figura 59. Disposição geral do tubo digestório de <i>Chalceus epakros</i> , LIRP 10534 (141,43 mm CP); Vista lateral direita.	129
Figura 60. Disposição geral do tubo digestório de <i>Piaractus brachipomus</i> , MZUSP 15201 (99,5 mm CP); Vista lateral direita.	130
Figura 61. Disposição geral do tubo digestório de <i>Mylossoma duriventre</i> , LIRP 14041 (154,63 mm CP); Vista lateral direita.	131
Figura 62. Disposição geral do tubo digestório de <i>Acnodon senai</i> , MZUSP 102339 (107,7 mm CP); Vista lateral direita.	132
Figura 63. Disposição geral do tubo digestório de <i>Utiaritchthys sennaebregai</i> , LIRP 14043 (172,4 mm CP); A) Vista lateral direita; B) Vista lateral esquerda.	134
Figura 64. Disposição geral do tubo digestório de <i>Metynnis maculatus</i> , LIRP 10124 (102,9 mm CP); Vista lateral direita.	136
Figura 65. Disposição geral do tubo digestório de <i>Serrasalmus maculatus</i> , LIRP 8010 (89,9 mm CP); Vista lateral direita.	137

Figura 66. Disposição geral do tubo digestório de <i>Serrasalmus elongatus</i> , LIRP 8757 (162,96 mm CP); Vista lateral direita.	138
Figura 67. Disposição geral do tubo digestório de <i>Pygocentrus nattereri</i> , LIRP 7144 (148,8 mm CP); Vista lateral direita.	139
Figura 68. A) Representação gráfica da largura da cabeça em relação ao comprimento padrão das espécies analisadas de Serrasalmidae; as figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vageis. B) Valores do teste de Tukey (abaixo da diagonal) e <i>valor p</i> (acima da diagonal) referentes ao gráfico acima. Valores significativos são mostrados em cinza.	142
Figura 69. A) Representação gráfica da altura da cabeça em relação ao comprimento padrão das espécies analisadas de Serrasalmidae; as figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vageis. B) Valores do teste de Tukey (abaixo da diagonal) e <i>valor p</i> (acima da diagonal) referentes ao gráfico acima. Valores significativos são mostrados em cinza.	143
Figura 70. A) Representação gráfica do comprimento cabeça em relação ao comprimento padrão das espécies analisadas de Serrasalmidae. Parâmetro modificado de Gatz (1979). As figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vageis. B) Valores do teste de Tukey (abaixo da diagonal) e <i>valor p</i> (acima da diagonal) referentes ao gráfico acima. Valores significativos são mostrados em cinza.	144
Figura 71. Representação gráfica da relação entre comprimento do focinho e comprimento da cabeça nos diferentes exemplares representativos das espécies analisadas de Serrasalmidae. Dados são apresentados em relação ao comprimento padrão.	145
Figura 72. A) Representação gráfica do comprimento do focinho em relação ao comprimento da cabeça das espécies analisadas de Serrasalmidae; As figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vageis. B)	

Valores do teste de Tukey (abaixo da diagonal) e *valor p* (acima da diagonal) referentes ao gráfico acima. Valores significativos são mostrados em cinza. 146

Figura 73. Representação gráfica da abertura bucal em relação ao comprimento da cabeça encontrados para os Serrasalmidae. Parâmetro modificado de Gatz (1979). As figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vágeis. Número de espécimes: 3 = *C. mento*; 2 = *S. maculatus*, *S. elongatus*, *U. sennaebragai*; 1 = *M. duriventre*. 147

Figura 74. Classes de alavancas presentes nas mandíbulas de Serrasalmidae. A) alavanca classe 1; B) alavanca classe 2; C) alavanca classe 3. Esquema modificado de Westneat (2003). D) hemimandíbula de *Serrasalmus maculatus*; E) hemimandíbula de *Metynnis maculatus*. Legendas: F_{in} = força exercida pelo músculo; F_{out} = força exercida pela carga (presa); *in lever arm* = braço da alavanca entre o fulcro e a força muscular; *out lever arm* = braço da alavanca entre o fulcro e a carga (presa). 148

Figura 75. Representação gráfica da vantagem mecânica encontrada para as espécies de Serrasalmidae, considerando apenas a terceira classe de alavancas. As figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vágeis. Número de espécimes é um para todas as espécies. 149

Figura 76. Representação gráfica da relação entre área lateral da musculatura adutora e área lateral total da cabeça. Ponto deslocado à direita no gráfico indica a inclusão das seções *stegalis* e *segmentum mandibularis*, visíveis em vista lateral em apenas algumas espécies. Para cada espécie, pontos deslocados à esquerda indicam somente a área das seções *malaris* e *rectalis*, sempre visíveis em vista lateral. As figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vágeis. Número de espécimes é um para todas as espécies. 150

Figura 77. Representação gráfica do comprimento do tubo digestório completo em relação ao comprimento padrão das espécies analisadas de Serrasalmidae; as figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vágeis. B)

Valores do teste de Tukey (abaixo da diagonal) e *valor p* (acima da diagonal) referentes ao gráfico acima. Valores significativos são mostrados em cinza. 153

Figura 78. Representação gráfica das proporções entre as regiões do tubo digestório entre as espécies analisadas de Serrasalmidae; as figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vágeis. 154

Figura 79. A) Representação gráfica do número de cecos pilóricos das espécies analisadas de Serrasalmidae; as figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vágeis. B) Valores do teste de Tukey (abaixo da diagonal) e *valor p* (acima da diagonal) referentes ao gráfico acima. Valores significativos são mostrados em cinza. 155

Figura 80. Filogenia de Serrasalmidae, modificado de (Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014) com reconstrução de caráter ancestral para a dieta. A) reconstrução baseada em parcimônia; B) reconstrução baseada em máxima verossimilhança. 157

Figura 81. Filogenia de Serrasalmidae, modificado de (Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014) com reconstruções de caracteres ancestrais morfológicos contínuos através do modelo “*squared*” de parcimônia. A) reconstrução do comprimento da mandíbula em relação ao comprimento da cabeça; B) reconstrução do comprimento do focinho em relação ao comprimento da cabeça. 158

Figura 82. Filogenia de Serrasalmidae, modificado de (Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014) com reconstrução de caráter ancestral através do modelo ordenado de parcimônia para a posição da boca. 159

Figura 83. Filogenia de Serrasalmidae, modificado de (Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014) com reconstruções de caracteres ancestrais morfológicos através do modelo “*squared*” de parcimônia. Reconstrução da do caráter área relativa do musculo *adductor mandibulae* em relação à área da cabeça em vista lateral. 160

Figura 84. Filogenia de Serrasalmidae, modificado de (Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014) com reconstruções de caracteres ancestrais

morfológicos contínuos através do modelo “*squared*” de parcimônia. A) reconstrução do número de cecos pilóricos; B) reconstrução do número de rastros branquiais do primeiro arco..... 161

Figura 85. Filogenia de Serrasalminae, modificado de (Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014) com reconstruções de caracteres ancestrais morfológicos contínuos através do modelo “*squared*” de parcimônia. A) reconstrução do comprimento do tubo digestório completo em relação ao comprimento padrão; B) reconstrução do comprimento intestinal em relação ao comprimento padrão..... 162

Índice de tabelas

Tabela 1. Material utilizado nas análises morfológicas. N: número de indivíduos; CP: comprimento padrão.....	11
Tabela 2. Parâmetros ecomorfológicos propostos por Gatz (1979), com algumas modificações. Os números localizados à esquerda correspondem ao número apresentado pelo autor no referido trabalho. Asteriscos indicam parâmetros modificados.	16
Tabela 3. Resumo dos tipos dos hábitos alimentares, características atribuídas aos alimentos e fontes bibliográficas utilizadas.	27
Tabela 4. Morfometria dos exemplares analisados. N: número de indivíduos; Asterisco indica n=2; pontos de interrogação indicam medidas não obtidas. As medidas correspondem às médias aritméticas seguidas pelos respectivos desvios padrão.	31
Tabela 5. Resumo das características presentes na cesta branquial de Serrasalminidae. As figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vágeis. Forma do rastro branquial médio corresponde à razão entre o comprimento do rastro e o comprimento de sua base, valores menores indicam rastros mais curtos e/ou de base larga.	152

Introdução

Considerações taxonômicas

Os peixes da família Serrasalminidae, que por muito tempo foram considerados como uma subfamília pertencente à família Characidae (Ortí, Sivasundar, Dietz, & Jégu, 2008), são endêmicos da região Neotropical e são bem distribuídos pelas maiores bacias de rios pertencentes à América do Sul (Machado Allison & Garcia, 1986; Nelson, Grande, & Wilson, 2016; Ortí, Sivasundar, Dietz, & Jégu, 2008), exceto nos rios costeiros do Brasil e aqueles a oeste dos Andes (Géry, 1977). Segundo os dados existentes no catálogo de peixes da Academia Californiana de Ciências, existem até o momento, pelo menos 16 gêneros e 91 espécies válidos para essa família de peixes neotropicais (Eschmeyer & Fong). Por sua vez, Jégu (2003) considera o grupo como uma subfamília (Serrasalminae) que engloba 15 gêneros e 80 espécies válidas, sendo oito destas tidas como *incertae sedis*. Os representantes dessa família são caracterizados pelo corpo comprimido lateralmente e em forma de disco, ventre robusto com escamas modificadas em espinhos que variam em número entre os subgrupos pertencentes à família (Géry, 1977; Ortí, Sivasundar, Dietz, & Jégu, 2008), nadadeira dorsal longa com mais de 16 raios (Ortí, Sivasundar, Dietz, & Jégu, 2008).

Considerações ecológicas

A alimentação é um fator de grande importância para qualquer tipo de peixe existente. Assim, a energia e o tempo gastos durante a busca alimentar são maiores que o mesmo tipo de gasto relacionado com qualquer outro comportamento presente nesses animais. Por esse motivo, certamente ocorreram e ocorrem grandes pressões seletivas atuando sobre o aparato alimentar dos peixes durante a história evolutiva de seus vários clados, o que explica a grande variedade de morfologias e tipos comportamentais que podem ser vistos no tempo atual (Hickman Jr., *et al.*, 2008). Sem dúvida alguma, a evolução das maxilas e de seus anexos foi um dos maiores eventos na história evolutiva dos vertebrados como um todo, sendo a especialização dos mecanismos alimentares uma característica chave para o sucesso evolutivo dos diversos grupos de vertebrados (Hickman Jr., *et al.*, 2008; Pough, Janis, & Heiser, 2013; Helfman, Collette, Facey, & Bowen, 2009). Assim, o desenvolvimento da mobilidade craniana e das maxilas possibilitou aos peixes a exploração de uma

enorme gama de tipos de presas e comportamentos predatórios (Pough, Janis, & Heiser, 2013). Além disso, o desenvolvimento de uma musculatura associada aos ossos cranianos possibilitou a captura de presas cada vez maiores e mais robustas, aumentando, assim, a disponibilidade alimentar. Certamente, o hábito alimentar, mais do que qualquer outra característica relacionada ao hábito de vida, dá forma aos peixes (Hickman Jr., et al., 2008).

Em relação ao comportamento alimentar, os Serrasalminidae foram tradicionalmente divididos em três grupos, seguindo as especializações de seus tratos alimentares: os vegetarianos (Myleinae, que são os popularmente conhecidos como pacus); carnívoros (Serrasalminae, que são conhecidos popularmente por piranhas e pirambebas); e os lepidófagos (comedores de escamas) (*Catoprioninae*, conhecidas popularmente por piranha-mucura e provavelmente evoluíram de um ancestral de hábitos predatórios carnívoros) (Géry, 1977). Portanto, os hábitos alimentares estão intimamente relacionados com a morfologia e disposição dentária que são usados tradicionalmente na classificação de Serrasalminidae (Ortí, Sivasundar, Dietz, & Jégu, 2008), visto que esse grupo de peixes apresenta uma vasta gama de espécies com especializações geralmente relacionadas aos hábitos alimentares. Os Myleinae possuem a maxila superior com uma fileira dupla de dentes, sendo a fileira interna composta de dentes molariformes ou incisiviformes, e a maxila inferior, ou mandíbula, com um par de dentes cônicos sinfisianos atrás das principais séries dentárias; os Serrasalminae, por sua vez, possuem uma única série de dentes pontiagudos em forma de serra contínua em ambas as maxilas; e os *Catoprioninae* possuem dentes pontiagudos, espaçados e evertidos (Géry, 1977).

Estudos que buscam determinar o hábito alimentar das espécies de Serrasalminidae também são relativamente comuns na literatura especializada. Os exemplos são muitos e incluem desde trabalhos com enfoque ecológico-funcional até trabalhos puramente relacionados com os itens consumidos, variações sazonais e, até mesmo, variações na alimentação durante o ciclo de vida das espécies. Esse assunto ainda será melhor abordado no decorrer do presente trabalho, principalmente na seção sobre levantamento bibliográfico alimentar.

Considerações anatômicas

Estudos relacionados com a anatomia óssea de Serrasalminidae são também amplamente difundidos na literatura. Eigenmann (1915) descreve características anatômicas com elevado nível de detalhe e ótimas ilustrações, incluindo dentes mandibulares, dentes do palato e ossos cranianos, além de muitas outras características não diretamente relacionadas com o aparato alimentar. No mesmo trabalho, de maneira curiosa, em suas páginas iniciais, o autor ainda mostra relatos sobre a voracidade das piranhas, em uma série de “causos” contados até mesmo por famosos exploradores em tempos primórdios.

Posteriormente, Norman (1928), em seu trabalho de revisão, sintetiza informações sobre dentição, proporções corporais entre outras características levantadas com propósito classificatório em vários gêneros de Serrasalminidae, para ele na época Serrasalmoninae, uma subfamília de Characidae.

Gosline (1951) apresenta dados sobre dentição, incluindo formas, números e proporções de estruturas cranianas tais como mandíbula e ossos infraorbitais (indicativo de volume da musculatura adutora), através de descrições, ilustrações e gráficos. Além disso, o autor ainda realiza inferências evolutivas sobre os padrões dentários encontrados em diversas espécies de Serrasalminidae, incluindo uma provável filogenia, obviamente pré-cladística, dos Serrasalminidae a partir de um ancestral comum.

Géry (1972), também fornece algumas informações sobre caracteres tais como disposição dentária mandibular e maxilar em vários gêneros de Serrasalminidae. O autor exibe uma série de ilustrações baseadas na impressão da mordida dos espécimes em um tipo de massa de modelar (plasticina), que possibilita a impressão da arcada dentária nesse material. Além disso, em alguns casos, o autor compara a dentição durante a ontogenia, evidenciando algumas diferenças relacionadas à disposição e, até mesmo, ao número de dentes. O mesmo autor, em um outro trabalho, (Géry, 1977), também fornece algumas informações relacionadas à dentição com propósitos classificatórios, conforme já citado anteriormente no presente trabalho.

Sem dúvida alguma, Antônio Machado Allison foi um dos autores que mais trabalhou com Serrasalminidae. Em uma série de trabalhos de cunho filogenético,

descritivo e ecológico como, por exemplo, Machado Allison (1983; 1985; 1986; Machado Allison & Fink, 1991; Machado Allison & Castillo, 1992; Machado Allison A., 2002), este autor, as vezes em conjunto com outros colaboradores, descreve com elevado nível de detalhes características ósseas, musculares e ecológicas de várias espécies do grupo em questão. Além disso, é válido ressaltar que o autor em questão foi o primeiro a empregar o método filogenético (Hennig, 1966) para inferir as relações de parentesco para essa família de peixes.

Alguns estudos relacionados com a musculatura cefálica de Serrasalminidae já foram realizados. Alexander (1964), dentre outras espécies de Characiformes analisadas, estudou a dentição, os ossos, os músculos e o tubo digestório de duas espécies de Serrasalminidae, *Myelus rubripinnis* Müller & Troschel 1844, atualmente assinalado como *Myloplus rubripinnis* Müller & Troschel 1844, e *Serrasalmus rhombeus* Linnaeus 1766. Neste trabalho, o autor ainda realiza inferências evolutivas e funcionais sobre o aparato alimentar dos dois gêneros em questão.

Apesar de estudos recentemente terem sido publicados sobre complexos musculares e sua evolução, o conhecimento atual sobre aspectos miológicos é ainda extremamente escasso e, por vezes, controverso (Datovo & Bockmann, 2010; Datovo & Castro, 2012; Datovo & Vari, 2014) . Com base em dados da literatura, Datovo & Vari (2014) mostraram de forma gráfica a porcentagem de caracteres anatômicos utilizados em estudos filogenéticos que suportam os principais clados pertencentes a Teleostei. Nessa exposição, os autores mostraram que apenas 6% da totalidade de caracteres utilizados representam dados miológicos. Por sua vez, os dados osteológicos, que são muito mais estudados, representam nada menos que 74% de todos os caracteres utilizados para estudos filogenéticos. Ainda, os autores mostram que os dados esplancnológicos, ou seja, relacionados às vísceras, também são comparativamente ainda mais escassos, representando cerca de 5% do total dos caracteres estudados. De tal modo, estudos descritivos envolvendo distintos conjuntos de caracteres são extremamente importantes em investigações relacionadas com a evolução de grupos.

De maneira geral, o trato digestório em peixes, assim como em outros vertebrados, pode ser dividido em regiões anterior e posterior. A região anterior engloba a boca, a cavidade bucal e a faringe, também chamada de cavidade orobrânquial. Por sua vez, a região posterior do trato digestório consiste em intestino

anterior (esôfago e estômago), intestino médio e reto. A região anterior do trato digestório em peixes carece de glândulas salivares (presentes em mamíferos) e são revestidas com epitélio estratificado, células mucosas e, geralmente, papilas gustativas. Assim, a região anterior do trato digestório é relacionada com captura e seleção de alimentos. O esôfago é um tubo curto, de paredes grossas e revestidas por epitélio estratificado ciliado, possuindo células caliciformes secretoras de muco e, em alguns casos, papilas gustativas. A parte anterior do esôfago possui musculatura estriada e a parte posterior apresenta musculatura lisa relacionada com os movimentos peristálticos que conduzem o alimento para o estômago. Os peixes com hábitos predadores geralmente possuem estômagos revestidos por epitélio colunar com células de secreção mucosa e células produtoras de pepsina e ácido clorídrico. O intestino da maioria dos peixes é coberto por epitélio colunar simples e células caliciformes e, usualmente, glândulas multicelulares estão presentes. Os cecos pilóricos, que são pequenas bolsas conectadas ao intestino, em sua região pilórica, geralmente estão presentes em peixes, variando em número (o que pode apresentar significado filogenético) e, possivelmente, apresentam função de absorção e digestão. Quanto ao comprimento do tubo digestório, este varia e, geralmente, está relacionado com o hábito alimentar dos peixes, sendo que os carnívoros apresentam tubos digestórios proporcionalmente mais curtos ($1/3$ a $3/4$ do comprimento corporal), os detritívoros e herbívoros possuem tubos digestórios proporcionalmente longos (2 a 20 vezes o comprimento corporal). Outro fator importante é a superfície de contato interna do tubo digestório, sendo que alguns peixes, geralmente de posição filogenética basal, possuem válvulas espirais que aumentam tal superfície. Comumente, em teleósteos há uma válvula que separa os intestinos delgado e grosso. O reto não é tão facilmente distinguível em peixes, sendo que a camada muscular espessa e o número de células caliciformes do intestino grosso aumentam na região retal (Zavala-Camin, 1996; Helfman, Collette, Facey & Bowen, 2009)

Considerações ecomorfológicas funcionais

De acordo com (Peres-Neto, 1999), a ecomorfologia compreende os estudos que buscam estabelecer as relações entre o fenótipo e os aspectos ecológicos entre indivíduos, populações, guildas e comunidades. Ainda, segundo o mesmo autor, existem três tipos principais de abordagens em estudos ecomorfológicos: a funcional, a de performance e a de uso de recursos. Sendo, em qualquer uma dessas três

abordagens, fundamental o uso de ferramentas históricas para determinar o papel das novidades evolutivas envolvidas na adaptação e na diversificação de grupos biológicos.

Segundo Casatti & Castro (2006), a integração entre informações filogenéticas e ecomorfológicas permite identificar de forma objetiva os casos de convergência e divergência adaptativa. Assim, o presente trabalho visa integrar as informações filogenéticas existentes para o grupo (certamente monofilético) dos serrasalmídeos e buscar, principalmente, as divergências adaptativas (relacionadas com a aquisição e processamento de alimentos) que ocorreram durante a evolução do grupo a partir de seu ancestral comum.

Vários trabalhos relacionando anatomia e função em peixes já foram realizados. Alguns exemplos podem ser citados como, por exemplo, o trabalho já mencionado de Alexander (1964) analisa a anatomia e os hábitos alimentares de vários Characiformes, correlacionando-os de modo funcional. Motta (1985) realizou um estudo ecomorfológico com seis espécies de Chaetodontideos onde sintetizou informações sobre anatomia e função, além de incorporar dados naturalísticos mostrando o comportamento em ambiente natural desses peixes. O mesmo autor, em anos posteriores (Motta, 1988), realizou outro trabalho onde estudou o mesmo grupo de peixes também correlacionando aspectos ecológicos aos aspectos anatômicos e funcionais. Janovetz (2005) também realizou um estudo funcional utilizando a espécie *Catoprion mento*, onde verificou diferentes estratégias comportamentais empregadas durante investidas à presas, e identificou os movimentos de elementos ósseos cranianos envolvidos com o hábito alimentar. Piorski e colaboradores (2005), realizaram um estudo de cunho ecomorfológico, usando como modelo duas espécies simpátricas de piranhas, onde constataram padrões relacionados ao tamanho e agilidade das presas consumidas. Grubich e colaboradores (2012) também realizaram um estudo de escopo funcional onde analisaram características tais como a anatomia e as forças de mordida em Serrasalminidae.

Justificativas

Tendo em vista a íntima relação entre o comportamento alimentar e a anatomia, o grupo dos serrasalmídeos apresenta-se como um bom modelo para estudos evolutivos relacionados com o sistema digestório (incluindo musculatura e ossos relacionados com a aquisição e processamento craniano de alimentos), uma vez que, como já mencionado, os representantes desse grupo apresentam enormes variações comportamentais e morfológicas relacionadas à alimentação. Além disso, colaborando com esse tipo de estudo, temos que o monofiletismo do grupo é bem corroborado na literatura especializada e existem estudos filogenéticos para o grupo (Machado Alisson, 1983; Ortí, Sivasundar, Dietz, & Jégu, 2008; Oliveira, et al., 2011; Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014), apesar de existirem controvérsias quanto à categoria taxonômica a ser empregada para nomear o grupo), o que permite a realização de inferências sobre as mudanças morfológicas que ocorreram durante a história evolutiva do grupo.

Objetivos

Objetivos principais

- Investigar as variações morfológicas ocorridas no aparato digestório, incluindo os sistemas ósseo e muscular cranianos (potencialmente relacionados com a ingestão e processamento craniano de alimentos) de representantes de linhagens de Serrasalminidae ao longo da filogenia do grupo.

Objetivos específicos

- Relacionar modificações anatômicas com hábitos alimentares e comportamentais.
- Ilustrar e descrever os alguns complexos anatômicos potencialmente relacionados com a alimentação e mapear as possíveis mudanças morfológicas e comportamentais que ocorreram nos grupos basais e derivados ao longo da evolução/filogenia do grupo.

Material e métodos

Táxons

No presente estudo, foram analisadas as seguintes espécies de Serrasalminidae: *Piaractus brachipomus* Cuvier 1818, *Mylossoma duriventre* Cuvier 1818, *Acnodon senai* Jégu & Santos 1990, *Acnodon normani* Gosline 1951, *Utiaritchthys sennaebregai* Miranda Ribeiro 1937, *Metynnis maculatus* Kner 1858, *Catoprion mento* Cuvier 1819, *Pygocentrus nattereri* Kner 1858, *Serrasalmus maculatus* Kner 1858; *Serrasalmus elongatus* Kner 1858. Além disso, estão sendo utilizados os seguintes grupos externos para comparação: *Brycon pesu* Müller & Troschel 1845, *Chalceus epakros* Zanata & Toledo-Piza 2004 e *Hemiodus sterni* Géry 1964. Entretanto, devido a dificuldades de obtenção de material, ainda não foram analisados os gêneros *Ossubtus xinguense* Jégu 1992 e *Pygopristis denticulata* Cuvier 1819, os quais serão futuramente incluídos nas análises. Essas comparações baseadas em grupos externos em um contexto filogenético geraram a visão de quais modificações ocorreram durante a evolução do grupo, considerando apenas os grupos viventes.

A escolha dos grupos externos foi baseada nas filogenias recentemente publicadas de Mirande (2010), baseada em caracteres morfológicos, onde *Brycon* e *Chalceus* possuem posição basal no grupo irmão de Serrasalminidae; além disso, a escolha de *Chalceus* como grupo externo também pode ser justificada com base nos resultados encontrados por Moreira (2007) em sua tese de doutoramento, onde *Chalceus*, juntamente com diversos Alestidae, foram recuperados como grupo irmão de Serrasalminidae. Ademais, inicialmente a escolha de *Hemiodus* foi baseada na filogenia molecular de Oliveira e colaboradores (2011), onde a família Hemiodontidae foi recuperada como grupo irmão de Serrasalminidae. No entanto, as análises e discussões foram baseadas apenas a hipótese morfológica de Mirande (2010), dadas as grandes variações morfológicas existentes entre Serrasalminidae e Hemiodontidae. Apesar disso, serão apresentadas descrições anatômicas relacionadas aos Hemiodontidae.

Acrônimos institucionais

Os exemplares para estudo foram todos obtidos em museus e coleções de peixes. Na coleção do Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto (LIRP), obtivemos as seguintes espécies: *Utiaritchthys sennaebregai*, *Metynnis maculatus*, *Pygocentrus*

nattereri, *Serrasalmus maculatus*, *Serrasalmus elongatus*, *Brycon pesu*, *Chalceus epakros* e *Hemiodus sterni*. Já as seguintes espécies foram obtidas a partir da coleção ictiológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) *Piaractus brachypomus*, *Acnodon senai*, *Acnodon normani* e *Catoprion mento*. A lista de material analisado consta na Tabela 1.

Tabela 1. Material utilizado nas análises morfológicas. N: número de indivíduos; CP: comprimento padrão

Espécie	Número de tombo	N			CP (mm)
		Miologia	Osteologia	Esplanologia	
<i>Acnodon normani</i> Gosline 1951	MZUSP 4954		1		78,2
<i>Acnodon senai</i> Jégu & Santos 1990	MZUSP 102339	1	1	3	107,7 - 116,65
<i>Brycon pesu</i> Müller & Troschel 1845	LIRP 5962		2		73,3 – 82,9
	LIRP 10180	2	2	2	134,4 - 143,3
<i>Catoprion mento</i> Cuvier 1819	MZUSP 8451	4	4	3	36,6 - 65,3
<i>Chalceus epakros</i> Zanata & Toledo-Piza 2004	LIRP 10534	2		2	137,45 - 165,24
	MZUSP 7054		2		97,1 – 103,7
<i>Hemiodus sterni</i> Géry 1964	LIRP 7636	1			122,2
<i>Metynnis maculatus</i> Kner 1858	LIRP 10124	2	2	3	96,7 - 115,63
<i>Mylossoma duriventre</i> Cuvier 1818	LIRP 14041	2	2	3	129,18 - 154,63
<i>Piaractus brachipomus</i> Cuvier 1818	MZUSP 15198			1	143,99
	MZUSP 15200	1	1	1	110,2
	MZUSP 15201	1	1	1	99,5
<i>Pygocentrus nattereri</i> Kner 1858	LIRP 7144	2	2	3	127,6 - 148,8

<i>Serrasalmus elongatus</i> Kner 1858	LIRP 8757	2	2	3	162,96 - 165,14
<i>Serrasalmus maculatus</i> Kner 1858	LIRP 8010	1		3	89,9
	LIRP 7260	1	1		114,02
	LIRP 14007	2	2	2	102,55 - 115,08
<i>Utiaritchthys sennaebragai</i> Miranda Ribeiro 1937	LIRP 14142	2	2	3	145,5
	LIRP 14143				172,4- 178,71

Preparações anatômicas, obtenção e tratamento de imagens

Os exemplares foram preparados com a finalidade de analisar a musculatura e as estruturas ósseas potencialmente relacionadas com a alimentação, segundo a metodologia proposta por Datovo & Bockmann (2010). Esse procedimento cora os ossos e as cartilagens e evita a dilaceração dos ligamentos, além de possibilitar uma rigidez ótima dos tecidos moles, facilitando os procedimentos de dissecação. Além disso, espécimes foram dissecados para a ilustração fotográfica inicial do posicionamento dos órgãos e, posteriormente, para a retirada do tubo digestório completo, possibilitando a sua medição e, em seguida, estudos relacionados com morfometria e, também, estudos relacionados com a sua macroanatomia. Para tanto, foi realizada em cada um dos indivíduos utilizados uma incisão na parede lateral esquerda do corpo, aproximadamente na altura em que se encontra a linha lateral, desde a margem posterior do opérculo até aproximadamente a abertura anal. O corte prossegue dorsoventralmente até a região da abertura anal. A partir disso, a incisão segue pela linha mediana ventral dos indivíduos dissecados até a margem inferior do opérculo, margeando-o até atingir o ponto de incisão superior citado inicialmente. Esse procedimento remove as costelas e a musculatura hepaxial e hipaxial, expondo as vísceras do espécime dissecado. Sempre que necessário, exemplares foram diafanizados, segundo o método de Taylor & Van Dyke (1985) para a observação e melhor compreensão dos ossos cranianos relacionados com a alimentação.

As fotografias foram feitas com os espécimes completamente imersos em etanol 96% ou glicerol 70%, com auxílio de uma câmera NIKON D200 acoplada à uma lente macrométrica (60 mm) e, em casos de peças anatômicas menores, com o auxílio de um estereomicroscópio Leica acoplado a um sistema de captura de imagens. Em todos os casos, séries de fotografias com diferentes pontos focais foram feitas para cada estrutura e, em seguida, foram combinadas com ajuda do programa Combine ZP (Alan Radley; disponível em: <http://alan-hadley.software.informer.com/>). Esse procedimento permite um aumento de profundidade de campo em estruturas tridimensionais, facilitando a visualização e melhorando a qualidade das imagens. Posteriormente, as imagens foram tratadas com auxílio do programa Adobe Photoshop CS6 e Adobe Illustrator CC.

Ecomorfologia

Para a realização do atual estudo, foram considerados os caracteres ecomorfológicos estudados por Gatz (1979), presentes na Tabela 2. Ademais, foram propostos novos parâmetros ecomorfológico-funcionais relacionados com as dimensões e ponto relativo de inserção dos músculos e ossos relacionados com a aquisição e processamento cranial de alimentos. Entre os parâmetros propostos estão:

(1) área em vista lateral do músculo *adductor mandibulae* em relação à área em mesma vista do crânio completo, medidos através do perímetro das margens do crânio e da musculatura, ambos em vista lateral;

(2) relação entre o comprimento da mandíbula posterior ao ponto médio da inserção do músculo *adductor mandibulae* (*malaris e rictalis*) (distância 2) em relação ao comprimento total da mandíbula, (distância 1), medidos na região média da mandíbula, na direção do fulcro mandibular, em vista medial (Figura 1); A fórmula matemática que representa esse parâmetro é:

$$Vm = D2/D1$$

Onde, *Vm*: indica a vantagem mecânica; *D2*: indica o braço de força (distância entre o fulcro e a inserção do tendão mandibular); e *D1*: indica o braço de resistência (comprimento da mandíbula).

O primeiro parâmetro proposto baseia-se no pressuposto de que maiores áreas relativas do músculo *adductor mandibulae* estão relacionados com o maior volume e comprimento das fibras musculares, conseqüentemente, com maior força e, portanto, com a maior capacidade de processamento craniano de alimentos mais duros; já o segundo parâmetro proposto é baseado em sistemas de alavancas (Schmidt-Nielsen, 2010; Kardong, 2012), onde grandes valores para essa razão indicariam maior vantagem mecânica e, conseqüentemente, maior capacidade de transmissão de força gerada pela musculatura adutora (Grubich, Huskey, Crofts, Orti, & Porto, 2012) e, por conseguinte, maior capacidade de processamento de alimentos mais duros, enquanto menores valores indicariam maior velocidade do sistema de alavancas em questão, indicando maior agilidade nos movimentos.

Figura 1. Ilustração das medidas necessárias para o caráter ecomorfológico proposto (2). Linha negra: comprimento da mandíbula posterior à inserção da musculatura; linha azul: comprimento total da mandíbula. A figura corresponde a mandíbula de *Mylossoma duriventre* em vista medial, lado esquerdo.

Tabela 2. Parâmetros ecomorfológicos propostos por Gatz (1979), com algumas modificações. Os números localizados à esquerda correspondem ao número apresentado pelo autor no referido trabalho. Asteriscos indicam parâmetros modificados.

Número	Parâmetro	Medida e significado biológico
5	Comprimento relativo da cabeça	Medida da extremidade anterior da maxila superior até a margem posterior do opérculo dividida pelo comprimento padrão. Parâmetro relacionado com o tamanho das presas consumidas. Espécies com cabeças proporcionalmente mais alongadas são capazes de predação itens maiores. A partir desse parâmetro, foram derivados outros dois parâmetros também relacionados com as proporções cranianas: largura da cabeça e altura da cabeça, ambas em relação ao comprimento padrão e medidas acima do globo ocular, possivelmente também relacionados ao tamanho e dureza das presas consumidas.
32	Posição da boca	Posição fenda bucal quando a boca está fechada. Estados de caráter: (1) supratrimal se a mandíbula se estende anteriormente à maxila superior; (2) trimal se mandíbula e maxila são niveladas; (3) subtrimal se a mandíbula termina ligeiramente posteriormente à maxila superior; (4) inferior se a fenda bucal é claramente deslocada da borda anterior do crânio; (5) ventral se a boca se localiza completamente na superfície ventral do crânio. Parâmetro relacionado com a posição do alimento consumido em relação ao peixe. Espécies com a boca supratrimal tendem a se alimentar de itens localizados acima do corpo do peixe, enquanto espécies com a boca ventral tendem a se alimentar de itens localizados abaixo do peixe.
34	*Largura relativa da boca	Medida interior lateral da fenda bucal, medida através da distância entre as faces linguais das maxilas, dividido pelo comprimento da cabeça. Parâmetro relacionado com o tamanho das presas consumidas. Espécies com largura bucal proporcionalmente maior são capazes de predarem itens maiores.
35	*Altura relativa da boca (abertura bucal)	Medida dorsoventral da fenda bucal quando a boca está completamente aberta dividida pelo comprimento da cabeça. Parâmetro relacionado com o tamanho das presas consumidas. Espécies com abertura bucal maior são capazes de predação itens maiores.

42	Forma dos dentes faríngeos	Estados de caráter: (0) Todos os dentes são estruturas pequenas e pontiagudas; (1) Dentes possuem ganchos; (2) Dentes são como ganchos; (3) Dentes tem bordas cortantes; (4) Dentes são molariformes. Parâmetro relacionado com o tipo alimentar predominante na dieta.
43	Número de rastros branquiais	Contagem de rastros branquiais visíveis na superfície lateral do primeiro o arco branquial. Parâmetro inversamente relacionado com o tamanho das presas.
44	Forma do rastro branquial médio	Comprimento dividido pela largura do rastro branquial posicionado entre os elementos ceratobranquial 1 e epibranchial 1. Parâmetro inversamente relacionado com o tamanho das presas.
45	Estrutura fina dos rastros branquiais	Estados de caráter: (0) se cada rastro for liso; (1) se cada rastro possuir a superfície sulcada; (2) se cada rastro possuir menos que 50 dentículos afiados em sua superfície; (3) se cada rastro possuir mais de 50 dentículos afiados em sua superfície. Parâmetro relacionado com o tipo de alimento consumido e com o controle direcional desses itens no interior da cavidade orobranquial.
48	Comprimento relativo do tubo digestório	Comprimento total do trato digestório dividido pelo comprimento padrão. Parâmetro diretamente relacionado com alimentação herbívora, detritívora e onívora, e inversamente relacionado com alimentação carnívora e insetívora.
49	Número de cecos pilóricos	Contagem de cecos pilóricos na junção entre estômago e intestino. Parâmetro diretamente relacionado com a riqueza proteica da dieta, visto que essas estruturas servem como fontes de enzimas e como área de absorção de proteínas.

Medidas foram realizadas com o propósito de identificar padrões morfológicos que correlacionem a forma geral do corpo, principalmente em relação à cabeça, com os hábitos alimentares comportamentais das espécies em análise. Para tanto, as medidas morfométricas externas foram realizadas com auxílio de paquímetro digital Mitutoyo (precisão de 0,01 mm) e as áreas e comprimentos de estruturas sinuosas – tal como o trato digestório - foram medidas com o auxílio do programa computacional ImageJ 1.51D (Wayne Hasband; disponível em: <https://imagej.nih.gov/ij/>), através de imagens com escalas preestabelecidas. Sempre que possível foram utilizados exemplares adultos, buscando evitar, assim, possíveis equívocos relacionados com crescimento alométrico. As medidas morfométricas constam na Tabela 4

Análise de resultados

A análise estatística dos dados foi realizada de forma direta, conforme adotado por Motta (1988). As análises estatísticas foram realizadas com o auxílio do programa computacional Past 3.10 (Øyvind Hammer, 2016; disponível em: <http://folk.uio.no/ohammer/past/>). Primeiramente os dados foram transformados para Arco seno (para dados proporcionais e angulares) – apenas nesse caso com o auxílio do programa Microsoft Excel - ou logaritimizadas (base 10; em casos de dados morfométricos) e, posteriormente, foram realizadas análises paramétricas univariadas para várias amostras ANOVA, seguida pelo teste posterior de Tukey e análise de normalidade dos resíduos, dependendo de cada comparação realizada. Os dados foram sempre pareados para evitar os problemas com não uniformidade de variâncias. Os dados apresentados nos gráficos não estão em forma logarítmica, para facilitar a compreensão e as interpretações biológicas em questão.

Nomenclatura anatômica

A nomenclatura óssea segue basicamente (Weitzman, 1962), com as modificações propostas por Castro & Vari (2004) e considerando a proposta de tradução para a língua portuguesa de Castro & Castro (1987).

Quanto à musculatura e aos tecidos tendinosos relacionados à musculatura adutora, a nomenclatura segue Datovo & Vari (2014). Já com relação à musculatura relacionada ao suspensório e sério opercular, a nomenclatura segue Winterbotton (1974). Em relação aos termos utilizados, a inserção muscular se refere à ligação do músculo à parte do esqueleto que apresenta maior mobilidade relativa durante o movimento de contração muscular. Por sua vez, o termo origem muscular indica a ancoragem do músculo ao local que permanece relativamente imóvel (ou menos móvel) durante a contração muscular (Winterbotton, 1974; Datovo, 2010). Os locais de origem e inserção muscular no esqueleto podem ser de duas categorias: musculosa ou tendinosa. Na ligação musculosa, o músculo se prende ao osso sem a intermediação de nenhum tendão aparente. Já na ligação tendinosa, a musculatura converge para um tendão que se prende ao esqueleto. Uma subcategoria de ligação tendinosa é a aponeurose, que consiste em um tendão alargado em forma de lâmina ou membrana (Datovo, 2010).

A nomenclatura relacionada às regiões do trato digestório segue Alonso, Mirande, & Pandolfi (2015). A nomenclatura relacionada aos dentes do pré-maxilar segue (Cione, Dahdul, Lundberg, & Machado Allison (2009).

Sempre que necessário, foram adotadas adaptações terminológicas referentes às novas regras do Acordo Ortográfico da Língua Portuguesa (Academia Brasileira de Letras, 2009).

Procedimentos filogenéticos

Para que seja possível investigar a provável evolução morfológica dos caracteres osteológicos, miológicos, esplancnológicos e alimentares dos táxons em estudo foi utilizada, com modificações, a mais recente filogenia baseada em caracteres moleculares proposta na literatura para os Serrasalminae (Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014), exposta na Figura 2. Para tanto, o enraizamento foi feito segundo a filogenia proposta por (Mirande, 2010), onde *Chalceus* e *Brycon* são apresentadas em posição basal no grupo irmão de Serrasalminae.

Para tanto, para os caracteres contínuos, foi realizada a reconstrução de caráter ancestral por parcimônia, através do programa computacional Mesquite 3.10 (Madisson & Madisson, 2016; disponível em: <https://mesquiteproject.wikispaces.com/>). Os números e limites dos caracteres contínuos foram definidos com base nos gráficos relacionados aos parâmetros ecomorfológicos. A reconstrução do caráter comportamental alimentar foi feita no mesmo programa, através do método de máxima verossimilhança e do método de parcimônia. Os gêneros foram considerados monofiléticos, dado a inexistência de evidências contrárias até o momento, justificando, assim, o uso de espécies não inclusas na análise filogenética do trabalho supracitado. Não obstante, apesar de evidências morfológicas posicionarem o gênero *Utia* próximo ao chamado “clado *Myleus*”, o gênero foi analisado, mas, no entanto, não foi incluído nas análises de reconstrução de caráter ancestral do presente trabalho, visto que o mesmo também não foi incluído na análise filogenética de Thompson e colaboradores (2014)

Figura 2. Filogenia com base em dados moleculares mitocondriais e nucleares de Serrasalminae. Escala corresponde à calibração temporal. Modificado de Thompson e colaboradores (2014).

Alimentação: levantamento bibliográfico

Os dados relacionados à alimentação foram principalmente retirados da literatura. Além disso, o conteúdo estomacal dos exemplares dissecados também foi visualmente analisado, não tendo sido, contudo, realizado um estudo detalhado envolvendo análises estatísticas mais refinadas sobre a alimentação das espécies. Comentários sobre estas observações pessoais serão mostrados mais adiante, na seção referente aos resultados.

Os tipos alimentares foram caracterizados em relação à dureza da seguinte forma: sementes, pedaços de peixes foram considerados alimentos predominantemente duros; folhas, algas e escamas foram considerados alimentos moles. Além disso, os alimentos foram caracterizados segundo a sua vagilidade da seguinte forma: pedaços de peixes, incluindo as escamas, foram considerados advindos de presas rápidas; material vegetal, incluindo folhas e sementes, foi considerado advindo de presas lentas.

Além disso, as espécies foram categorizadas como onívoras, piscívoras (carnívoras) e herbívoras de acordo com Zavala-Camin (1996). Segundo este autor, espécies onívoras correspondem àquelas que utilizam material vegetal e animal vivo e em proporções semelhantes. Por sua vez, as espécies herbívoras são aquelas que utilizam majoritariamente material vegetal multicelular vivo, incluindo plantas superiores e algas. As espécies carnívoras são aquelas que se alimentam predominantemente de animais vivos, sendo consideradas carnívoras quando se alimentam principalmente de pedaços de outros peixes. Por fim, a definição de lepidofagia segue Sazima & Uieda (1980), que consideram como lepidófagas aquelas espécies que se alimentam de escamas de outras espécies.

Machado Allison (1983) discorre sobre os hábitos alimentares dentro dos gêneros de Serrasalminae. Segundo esse autor, as espécies pertencentes aos gêneros *Acnodon* Eigenmann 1903, *Metynnias* Cope 1878 e *Myleus* Müller & Troschel 1844 apresentam hábitos alimentares insetívoros. Ainda, as espécies pertencentes ao gênero *Piaractus* Eigenmann 1903 são herbívoras. Ademais, a espécie *Colossoma macropomum* Cuvier 1816, assim como juvenis de *Serrasalmus* Lacepède 1803 e *Pygocentrus* Müller & Troschel 1844 possuem alimentação planctófaga. Durante a vida adulta, esses dois últimos gêneros apresentam alimentação ictiófaga.

Contrário ao ocorrido por Machado Allison (1983), a partir da análise do conteúdo estomacal de 17 espécimes, Leite & Jégu (1990) encontraram resultados que mostraram que a espécie *Acnodon senai* se alimenta prioritariamente de material vegetal proveniente de plantas vasculares, como sementes, cascas e frutos. Esses autores, no mesmo trabalho, citam que o comprimento do trato digestório de *A. senai*, apesar do tipo alimentar predominantemente herbívoro, é mais próximo das espécies com hábitos carnívoros e lepidófagos. Além disso, os mesmos autores também analisaram o conteúdo do trato digestório da espécie congênere, *A. normani*, e demonstraram que ela apresenta uma dieta mais ampla, contemplando desde material vegetal a, até mesmo, escamas, o que sugere um comportamento lepidofágico, pelo menos em determinadas fases da vida, nessa espécie. Considerando o exposto acima, *A. senai* é aqui caracterizado como herbívoro, durófago, sendo as suas presas sésseis.

Por sua vez, a dieta de *Pygocentrus nattereri* foi estudada por Piorski e colaboradores (2005) através da análise do conteúdo estomacal de 150 exemplares. Nesse estudo, os autores encontraram uma dieta predominantemente composta por peixes, seguida por considerável quantidade de matéria vegetal. Ainda nesse estudo, os autores ressaltam a capacidade de captura de presas de tamanho elevado no caso da espécie *P. nattereri* através de uma análise ecomorfológica que relacionou os parâmetros altura e largura relativas da boca. Com isso, os autores concluem que essa espécie apresenta fenótipo que lhe permite a captura de presas grandes e ágeis.

Behr & Signor (2008) analisaram o conteúdo estomacal de *P. nattereri* e de *Serrasalmus maculatus*. Segundo os autores, tanto *P. nattereri* quanto *S. maculatus* alimentam-se prioritariamente de pedaços de peixes. No entanto, os autores discutem que esse resultado pode ser enviesado pelos ataques a outros peixes também presos às redes de coleta durante o período de captura dos exemplares. Esses autores também mostram que há uma variação na dieta durante a ontogenia dessas espécies, e que os indivíduos maiores chegam a se alimentar de pequenos Characiformes inteiros. Ademais, no mesmo trabalho foi documentada a presença de pedaços de pequenos mamíferos (Rodentia) e de aves no conteúdo estomacal de *P. nattereri*. Por fim, os autores mostram que a espécie *P. nattereri* apresenta menor espectro alimentar que *S. maculatus*, o que pode indicar maior especialização alimentar em *P.*

nattereri. Considerando essas afirmações, essas espécies serão aqui consideradas carnívoras, durófagas, sendo a dieta composta por presas vágeis.

Villares Junior e colaboradores (2008) analisaram a dieta de *S. maculatus* em um trecho do Rio Sorocaba, localizado no interior do estado de São Paulo, e constataram que a alimentação dessa espécie nessa localidade foi semelhante à alimentação em açudes e represas, ou seja, o padrão alimentar parece ser aproximadamente o mesmo em ambientes lênticos e lóticos. Segundo esses autores, *S. maculatus* se alimentou principalmente pedaços de peixes, incluindo nadadeiras e pedaços de musculatura. Além disso, também foram constatados entre os itens alimentares fragmentos vegetais, indicando uma certa plasticidade alimentar nessa espécie. Desse modo, no presente trabalho, a alimentação de *Serrasalmus maculatus* será considerada carnívora, com presas durófagas e vágeis.

As evidências anatômicas relacionadas às estruturas mandibulares, formação dos dentes e anatomia do aparato branquial indicam que os gêneros *Pristobrycon* Eigenmann 1915, *Pygocentrus* e *Serrasalmus* possuem hábitos alimentares obrigatoriamente carnívoros. No entanto, estudos feitos por Goulding (1980) das dietas desses grupos de peixes mostram que as suas dietas são mais amplas, incluindo itens que não são exclusivamente de origem animal. Isso é principalmente relacionado com mudanças sazonais e, conseqüentemente, com mudanças na disponibilidade de itens alimentares (Machado Allison & Garcia, 1986).

Segundo Dias e colaboradores (2005), foram encontrados prioritariamente algas filamentosas seguidas por uma menor quantidade de invertebrados aquáticos como cladóceros, rotíferos e ovos de invertebrados no conteúdo estomacal da espécie *Metynnis maculatus*. Segundo esses dados, os autores sugerem classificar a espécie como onívora-micrófaga. Além disso, os autores ressaltam a presença considerável de grãos de areia no conteúdo estomacal de *M. maculatus* e, a partir disso, hipotetizam que esse fato pode estar ligado com a digestão mecânica de material proveniente do exoesqueleto de invertebrados. Apesar disso, observando a Figura 3, retirada do trabalho supracitado, é possível notar a alta predominância de algas na dieta dessa espécie. Muito possivelmente, esses microrganismos como cladóceros e rotíferos são ingeridos acidentalmente, visto que o hábito de vida da maioria das espécies desses grupos de animais, segundo (Hickman Jr., *et al.*, 2008), vivem entre a vegetação submersa. Assim sendo, aqui considero a espécie *Metynnis maculatus*

como predominantemente herbívora e não onívora-planctófaga, conforme indicado por Dias e colaboradores (2005). Tendo isso em vista, para generalizações do presente trabalho, considero a espécie como herbívora que consome material vegetal não durófago e, obviamente, sésil.

Figura 3. Diagrama referente ao percentual numérico dos itens encontrados no tubo digestório de *Metynnis maculatus*. Modificado de Dias e colaboradores (2005).

Jégu e colaboradores (1992) analisaram o conteúdo estomacal do sintipo de *Utiaritchthys sennaebregai* e notaram que este era principalmente formado por fragmentos vegetais. Com isso, os autores afirmam que a espécie em questão provavelmente apresenta hábito alimentar herbívoro. Pereira & Castro (2014) comentam que, segundo análises de conteúdo estomacal realizadas por André Esguícero, a recentemente descrita espécie congênere, *U. esguiceroi*, quando em fase adulta, se alimenta prioritariamente de macrófitas e algas filamentosas. Além disso, André Esguícero, em comunicação pessoal, comentou que ambas espécies se alimentam de sementes, principalmente advindas de plantações e transporte de soja. Assim sendo, considerando os fatos acima, a dieta de *U. sennaebregai* é aqui considerada como herbívora, sendo composta por presas sésseis e duras.

A espécie *Piaractus brachypomus* apresenta hábitos herbívoros, se alimentando prioritariamente de frutos, sementes, pedaços de plantas (Goulding, 1980). Correa e colaboradores (2014) mostraram diferenças alimentares entre populações em ambientes naturais e em ambientes onde a mesma fora introduzida. Segundo estes autores, em ambientes onde a espécie é nativa, os principais itens alimentares consumidos por *P. brachypomus* são frutos, sementes, material vegetal e

invertebrados aquáticos. Por outro lado, essa mesma espécie, quando em ambientes onde foi introduzida, se alimenta majoritariamente de restos de peixes e plantas aquáticas. De tal modo, no presente trabalho, a dieta de *P. brachypomus* é considerada herbívora, durófaga e composta por presas sésseis.

Goulding (1980) fornece algumas informações sobre a alimentação de espécies de *Mylossoma* Eigenmann & Kennedy 1903 e, segundo esse autor, as espécies de *Mylossoma*, incluindo a espécie aqui analisada *M. duriventre*, se alimentam preferencialmente de folhas e sementes, geralmente menores, seguido por frutos esmagados. O autor ainda fornece informações relacionadas as espécies vegetais ingeridas, mostrando dominância e ocorrência dos itens alimentares. Além disso, o autor relata que também foram encontrados esporadicamente itens alimentares como besouros arborícolas, aranhas e poucos outros insetos. Curiosamente, Goulding relata o consumo considerável de fezes, muito possivelmente pertencentes à primatas, em três exemplares de *Mylossoma duriventre*. De acordo com esses relatos, a dieta de *Mylossoma* é aqui considerada herbívora, durófaga e composta por presas sésseis.

Roberts (1970) estudou a dieta dos serrasalmídeos *Serrasalmus elongatus* e *Catoprion mento*. Os resultados para *S. elongatus*, dentre os 7 espécimes analisados, indicaram uma dieta predominantemente composta por raios de nadadeiras e escamas. Vieira & Géry (1979) também constataram que *C. mento* se alimenta principalmente de escamas quando em estado adulto, sendo que a dieta varia conforme a idade do peixe. Goulding (1980), através do estudo de um maior número de exemplares (85) infere que as escamas são mais importantes para a dieta de *S. elongatus* do que o indicado por Roberts (1970). Por sua vez, segundo Roberts (1970), a dieta da espécie *C. mento* é predominantemente composta por escamas. Anteriormente a Roberts, a partir da análise de quatro indivíduos, Gosline (1951) já havia mencionado a predominância de escamas na dieta de *C. mento*. Sazima (1983) também comenta sobre o comportamento lepidofágico de *C. mento* e, além disso, descreve os modos de ataque realizados por essa espécie.

A Tabela 3 sintetiza as informações sobre os hábitos alimentares apresentados na literatura especializada.

Tabela 3. Resumo dos tipos dos hábitos alimentares, características atribuídas aos alimentos e fontes bibliográficas utilizadas.

Espécie	Hábito alimentar	Características do alimento	Principais itens consumidos	Literatura utilizada
<i>Acnodon senai</i>	Herbívoro	Duro, sésil	Fragmentos vegetais, sementes	Leite & Jégu (1990)
<i>Brycon pesu</i>	Onívoro	Sem informações	Sem informações	Mol, J.H. (2012)
<i>Catoprion mento</i>	Lepidófago	Mole, vágil	Escamas	Gosline (1951); Roberts (1970); Vieira & Géry (1979); Sazima (1983); Nico & Taphorn (1988)
<i>Chalceus epakros</i>	Onívoro/insetívoro	Mole	Matéria vegetal, invertebrados	Maldonado O-campo & Ramírez-Gill (2006)
<i>Metynnis maculatus</i>	Herbívoro	Mole, sésil	Algas filamentosas, invertebrados aquáticos	Dias, Castelo Branco, & Lopes (2005)
<i>Mylossoma duriventre</i>	Herbívoro	Duro, sésil	Matéria vegetal, invertebrados, peixes	Goulding (1980); Rebelo <i>et al.</i> (2010)
<i>Piaractus brachypomus</i>	Herbívoro	Duro, sésil	Frutos, sementes, fragmentos vegetais	Machado Allison (1983); Correa <i>et al.</i> (2014)
<i>Pygocentrus nattereri</i>	Carnívoro	Duro, vágil	Pedaços de peixes, matéria vegetal	Machado Allison (1983); Behr & Signor (2008); Piorski <i>et al.</i> (2005)
<i>Serrasalmus elongatus</i>	Carnívoro	Duro, vágil	Escamas, nadadeiras	Roberts (1970); Goulding (1980); Nico & Taphorn (1988)
<i>Serrasalmus maculatus</i>	Carnívoro	Duro, vágil	Pedaços de peixes	Machado Allison (1983); Behr & Sgnor (2008); Villares Junior <i>et al.</i> (2008)
<i>Utiaritchthys sennaebragai</i>	Herbívoro	Duro, sésil	Fragmentos vegetais, folhas	Jégu <i>et al.</i> (1992)

Resultados

Por motivos de organização pessoal e facilidade de observação de transformações, as descrições a seguir, assim como os gráficos e demais ilustrações, foram organizadas de maneira que as espécies ficassem, na medida do possível, dispostas aproximadamente em ordem filogenética. Assim, na maioria das vezes, as descrições começarão com os grupos externos *Chalceus epakros*, *Brycon pesu*, seguidos pelo clado composto pelas espécies *Mylossoma duriventre* + *Piaractus brachypomus*; e por fim, pelo clado composto pelas espécies *Acnodon senai*, *Utiaritchthys sennaebregai*, *Metynnis maculatus*, *Catoprion mento*, *Serrasalmus maculatus* + *Serrasalmus elongatus* e, finalmente, *Pygocentrus nattereri*. Descrições de espécies congêneres são, geralmente, feitas em conjunto, quando não existem diferenças muito óbvias.

Com relação às imagens, por motivos estéticos, em casos de descrições complexas muito subdivididas, as imagens são apontadas inicialmente, de forma geral para cada estrutura e espécie.

1. Alimentação: observações pessoais

Durante os procedimentos de dissecação para observações anatômicas, foram analisados os conteúdos estomacais das espécies utilizadas. No entanto, conforme já citado, não foram feitas análises quantitativas mais refinadas, não sendo este, portanto, um trabalho detalhado sobre alimentação de peixes. No entanto, sem dúvida, os resultados obtidos durante as disseções corroboram dados preexistentes na literatura. Segue uma breve descrição textual do material analisado.

Entre o conteúdo estomacal de *Brycon pesu* foram encontrados principalmente sementes e matéria vegetal somática. Já entre o conteúdo estomacal de *Acnodon senai* e *Piaractus brachypomus* foi encontrado matéria vegetal, principalmente castanhas, e pedaços de insetos, estando esse material bem triturado. Em *Metynnis maculatus* foi encontrado, principalmente, matéria vegetal em elevado grau de trituração. O conteúdo de *Mylossoma duriventre* foi composto principalmente por pedaços de insetos. Entre o conteúdo estomacal de *Utiaritchthys sennaebregai* foram encontradas muitas sementes de soja, estando algumas delas quebradas, evidenciando a capacidade de consumo de material vegetal duro para essa espécie. Já entre o conteúdo estomacal de *Pygocentrus nattereri* e *Serrasalmus maculatus*

foram encontrados pedaços de outros peixes, sendo no caso de *P. nattereri*, alguma espécie pertencente à ordem Siluriformes. Entre o conteúdo estomacal de *Serrasalmus elongatus* foram encontradas, majoritariamente, escamas, seguidas por poucos raios de nadadeiras de calibre elevado, indicando presas maiores. Por fim, entre o conteúdo estomacal de *Catoprion mento* foram encontradas majoritariamente escamas e alguns poucos pedaços de insetos.

2. Morfometria

A morfometria dos exemplares analisados consta na Tabela 4 e os dados nela apresentados correspondem as médias aritméticas das seguintes medidas:

- O comprimento padrão corresponde à medida da ponta do focinho até o final da coluna vertebral.
- O comprimento total corresponde à medida da ponta do focinho até a região mais distal dos raios da nadadeira caudal.
- O comprimento da cabeça corresponde à medida da ponta do focinho até a borda óssea posterior do opérculo.
- A largura da cabeça corresponde à medida lateral do neurocrânio imediatamente acima da região mediana do olho.
- A altura da cabeça corresponde à medida feita entre o teto craniano e a base da cabeça, imediatamente acima da região mediana do olho.
- O comprimento da mandíbula corresponde à medida entre a extremidade anterior da mandíbula, logo abaixo da região de implante do dente mais anterior até a borda posterior do osso retroarticular.
- A largura da mandíbula corresponde à medida entre as laterais mandibulares, medida na região do osso ângulo-articular.
- O comprimento do focinho corresponde à medida entre a borda óssea anterior da órbita, composta pelo osso etmoide lateral, e a ponta do focinho.
- A largura da boca corresponde à medida interna entre as maxilas.
- A abertura máxima da boca corresponde à maior distância entre os dentários e os pré-maxilares, quando a boca está completamente aberta.
- O comprimento do tubo digestório corresponde à medida entre a extremidade anterior do esôfago e a abertura anal.

- O comprimento intestinal corresponde à medida entre o início do intestino pilórico e a abertura anal.

Tabela 4. Morfometria dos exemplares analisados. N: número de indivíduos; Asterisco indica n=2; pontos de interrogação indicam medidas não obtidas. As medidas correspondem às médias aritméticas seguidas pelos respectivos desvios padrão.

	<i>Chalceus epakros</i>	<i>Brycon pesu</i>	<i>Piaractus brachypomus</i>	<i>Mylossoma duriventre</i>	<i>Acnodon senai</i>	<i>Utiaritchthys sennaebregai</i>	<i>Metynnis maculatus</i>	<i>Catoprion mento</i>	<i>Serrasalmus maculatus</i>	<i>Serrasalmus elongatus</i>	<i>Pygocentrus nattereri</i>
N	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Comprimento padrão (mm)	137,45 – 165,24	134,4 – 143,3	99,5 – 143,99	129,18 – 154,63	107,7 – 116,65	145,5 – 178,71	96,7 – 115,63	36,6 – 65,3	102,5 – 115,08	162,96 – 165,14	127,6 – 148,8
Comprimento padrão (mm)	148,04 ± 15,03	134,94 ± 8,04	117,90 ± 23,22	144,81 ± 13,69	111,04 ± 4,89	165,54 ± 17,64	105,06 ± 9,67	47,23 ± 15,73	102,51 ± 12,60	164,04 ± 1,09	134,98 ± 11,98
Comprimento total (mm)	178,68 ± 19,70	159,76 ± 11,28	134,45 ± 26,86	172,77 ± 11,44	132,52 ± 4,19	203,60 ± 18,45	129,38 ± 12,17	58,88 ± 16,69	121,18 ± 9,62	181,94 ± 1,89	160,83 ± 9,94
Comprimento da cabeça (mm)	37,01 ± 3,99	31,77 ± 2,63	41,74 ± 6,12	39,74 ± 4,19	30,45 ± 1,23	40,40 ± 4,46	25,89 ± 0,67	13,70 ± 3,32	32,80 ± 2,23	49,11 ± 0,91	45,25 ± 3,59
Largura da cabeça (mm)	17,50 ± 3,01	14,52 ± 1,16	21,72 ± 3,74	20,65 ± 1,82	14,78 ± 1,42	18,30 ± 2,80	12,39 ± 0,98	4,78 ± 1,74	13,10 ± 2,35	18,58 ± 1,01	21,54 ± 1,30
Altura da cabeça (mm)	21,75 ± 3,12	20,55 ± 1,48	33,42 ± 7,39	35,37 ± 1,76	22,85 ± 1,41	33,49 ± 3,71	25,15 ± 3,08	11,82 ± 4,25	24,73 ± 3,77	28,56 ± 1,12	36,16 ± 2,00

Comprimento da mandíbula	15,46 ± 1,42	13,49 ± 0,91	13,69 ± 2,80	10,85 ± 1,12	8,27 ± 0,27	12,09 ± 1,02	7,17 ± 0,81	6,35 ± 2,29	15,28 ± 1,50	23,94 ± 0,53	19,39 ± 1,64
Largura da mandíbula	8,61 ± 0,86	9,38 ± 0,85		11,31 ± 0,69	8,26 ± 0,52	10,61 ± 0,89	7,44 ± 1,58	3,25 ± 1,09	11,09 ± 0,70	14,00 ± 0,21	17,55 ± 2,17
Comprimento do focinho	13,99 ± 1,78	9,26 ± 0,39	10,96 ± 2,47	11,17 ± 2,54	9,56 ± 0,85	11,22 ± 1,42	5,91 ± 0,68	2,35 ± 0,90	6,29 ± 1,11	10,61 ± 1,60	7,92 ± 1,16
Largura da boca	12,24 ± 1,86	9,32 ± 0,49	13,29 ± 1,72	13,93 ± ?	8,28 ± 0,25	10,92 ± 2,98	6,05 ± 0,91	2,96 ± 0,87	10,11 ± 0,40	12,12 ± 0,54	10,30 ± ?
Abertura máxima vertical da boca	19,38 ± 1,05	17,83 ± ?	?	12,69 ± ?	?	13,17 ± 2,18	?	6,48 ± 1,45	17,67 ± 1,61	24,34 ± 0,76	?
Comprimento do tubo digestório	120,23 ± ?*	165,65 ± ?*	231,99 ± 22,06	318,88 ± 39,29	252,41 ± 10,36	653,69 ± 102,54	536,75 ± 237,11	55,02 ± 18,97	169,19 ± 19,50	201,43 ± 27,61	170,66 ± 41,80
Comprimento intestinal	87,23 ± ?*	120,14 ± ?*	181,41 ± 17,14	266,47 ± 32,63	211,97 ± 8,46	563,70 ± 82,77	483,13 ± 223,72	35,47 ± 11,91	117,56 ± 18,67	120,23 ± 25,53	109,44 ± 36,71

3. Descrições anatômicas

Os exemplares foram preparados para a observação e descrições morfológicas das estruturas relacionadas a seguir.

Nessa seção, por motivos de contextualização, serão feitas considerações acerca das descrições anatômicas presentes e amplamente aceitas da literatura especializada, principalmente em relação aos posicionamentos e formas generalizadas dos ossos, tomando como modelo os Characiformes em geral. Isso será feito juntamente com as descrições anatômicas realizadas neste trabalho.

3.1. Osteologia e miologia: descrições e ilustrações

3.1.2. Arco hiopalatino e região opercular

Considerações gerais

O arco hiopalatino, ou suspensório, é formado por uma série de ossos de origem endocondral. Em termos funcionais, o suspensório está associado ao suporte e a movimentação da mandíbula inferior, ligando-a a região posterolateral do neurocrânio. Em sua porção anteroventral, o suspensório também sustenta o arco hioide, através da articulação do osso interhial com os ossos simplético e hiomandibular. Além disso, o suspensório funciona como ponto de origem e inserção de vários dos músculos relacionados com o movimento da mandíbula, dos maxilares e pré-maxilares e, também, com a musculatura relacionada com a expansão da cavidade oral (Weitzman, 1962; Castro, 1984; Machado Allison, 1986).

O osso mais anterior do suspensório é o autopalatino. Esse osso se estende em sentido posterodorsal em posição ventral aos etmoides laterais. Em posição anteroventral está disposto o osso quadrado, responsável pela articulação do suspensório com a mandíbula inferior. Dorsalmente, o suspensório se articula com o neurocrânio através do osso hiomandibular, o qual se liga de forma sincondral à fossa hiomandibular, se articulando com os ossos esfenótico, proótico e pterótico. O hiomandibular, em posição posterior, se articula com o osso pré-opérculo e opérculo, pertencentes à série opercular. Além disso, o hiomandibular se articula anteriormente com os metapterigoides, pertencentes à série pterigoide, série de ossos também composta anteriormente pelos ossos laminares endopterigoide e ectopterigoide, pelo osso tubular simplético e, por fim, pelo pequeno osso interhial, posicionado medialmente ao osso pré-opérculo. O endopterigoide se articula em posição

anterodorsal com o autopalatino através de ligamentos. Anteriormente, o ectopterigoide se articula com o ectopterigoide através de cartilagens e, ventralmente, se articula com a região medial do osso quadrado. Posteriormente o endopterigoide se liga ao metapterigoide de maneira sincondral. O endopterigoide se liga, em posição anterodorsal, por um forte ligamento, ao etmoide lateral. O metapterigoide apresenta três processos laminares dispostos anterior, posterior e ventralmente. O processo anterior do metapterigoide se articula com endopterigoide e com o quadrado; o processo ventral se articula com o pré-opérculo; e o processo posterior se articula com a região mais ventral do hiomandibular (Weitzman, 1962; Castro, 1984; Machado Allison, 1986).

A região opercular em Characiformes em geral, é composta por quatro ossos de aspecto laminar: pré-opérculo, opérculo, interopérculo e subopérculo, além de um osso de formato tubular, o supra-pré-opérculo. O pré-opérculo é posicionado anterolateralmente e o opérculo, por sua vez, é posterolateralmente posicionado. Medialmente a esses ossos, respectivamente, estão localizados o interopérculo e o subopérculo, formando a borda ventral da abertura branquial. Essa série de ossos se articula com o suspensório através de conexões do pré-opérculo e do opérculo. O quinto e último osso dessa série, nomeado supra-pré-opérculo, apresenta forma de ossificação tubular e se localiza posterodorsalmente ao hiomandibular Machado Allison (1986).

A musculatura relacionada ao suspensório e à série opercular é composta basicamente por cinco músculos principais: *adductor arcus palatini*, *levator arcus palatini*, *dilatator operculi*, *levator operculi* e *adductor operculi*.

O primeiro e mais anterior deles, o músculo *adductor arcus palatini*, trata-se de um músculo de formato aproximadamente laminar, posicionado medialmente em relação ao globo ocular, se estendendo por quase toda a extensão mediana horizontal do crânio. As origens desse músculo incluem, geralmente, os ossos pterótico, proótico e exoccipital em sua região mais posterior, e quase toda a extensão lateral do osso parasfenoide. A inserção do *adductor arcus palatini* ocorre, na maioria das vezes, na face lateral do hiomandibular posteriormente, e na face lateral dos ossos metapterigoide e endopterigoide, anteriormente. Um segundo músculo, o *levator arcus palatini*, é posicionado posteriormente à órbita, apresenta origem no neurocrânio, no espinho do osso esfenótico e se insere na região dorsomedial do osso hiomandibular e, às vezes, no metapterigoide. O músculo *dilatator operculi*, terceiro deles, se origina

posterolateralmente no neurocrânio, na *fossa dilatator*, usualmente nos ossos esfenótico, pterótico e frontal, podendo também se originar no osso hiomandibular, parte do suspensório. A inserção desse músculo ocorre, através de um tendão no ângulo anterodorsal do opérculo. O quarto músculo, *levator operculi*, se origina posterodorsalmente no neurocrânio e, às vezes, nos elementos da cintura peitoral e do suspensório, podendo envolver os ossos pterótico, esfenótico, hiomandibular e extraescapular. Esse músculo se insere no opérculo, em sua face dorsomedial. O quinto e último músculo da série, o *adductor operculi* se origina em posição posterodorsal no neurocrânio, em sua região ótica, e se insere na face medial do opérculo, sendo completamente encoberto por este osso em vista lateral (Winterbotton, 1974; Datovo & Castro, 2012).

A musculatura gular abordada aqui - relativamente pouco tratada neste trabalho por questões temporais - compreende basicamente os músculos *intermandibularis*, *protractor hyoidei*, *sternohyoideus* e *hyoioides inferioris*. O primeiro deles, o *intermandibularis*, se localiza anteriormente na mandíbula, unindo as duas hemimandíbulas, através da inserção nos ossos dentários. Por sua vez, o segundo músculo, *protractor hyoidei*, que liga os elementos do arco hioide com os elementos inferiores do arco mandibular, se insere nos elementos do arco hioide, envolvendo os raios branquiostégios anteriores, o hipo-hial dorsal e ventral e o cerato-hial e anteriormente nas faces mediais dos ossos dentários, em posição imediatamente posterior à sínfise mandibular. O terceiro músculo, *sternohyoideus*, principal responsável pela abertura bucal, se origina nos elementos ventrais da cintura peitoral e se insere no osso de origem tendinosa uro-hial, tanto nas faces laterais de sua crista dorsal quanto em sua face ventral (Winterbotton, 1974; Datovo & Castro, 2012).

Brycon pesu e Chalceus epakros

Os suspensórios de *B. pesu* (Figura 4) e *C. epakros* (Figura 5) pouco diferem das condições generalizadas acima apresentadas referentes aos Characiformes em geral, sendo caracterizados aqui como o padrão básico de disposição óssea e muscular referentes aos Characiformes. Modificações entendidas em relação a esse padrão serão apresentadas e discutidas nas próximas seções.

De um modo geral, os ossos do suspensório, tais como o metapterigoide e o hiomandibular, dessas duas espécies são pouco ou nada ornamentados, não apresentando fenestras. Nenhuma das espécies apresenta dentes em ossos do suspensório.

O músculo *levator arcus palatini* de ambas as espécies se origina no neurocrânio, principalmente no osso esfenótico, e se insere apenas na porção dorsal do hiomandibular.

O músculo *dilatator operculi* se origina em posição laterodorsal no neurocrânio, nos ossos esfenótico, pterótico e frontal e se insere em posição anteroventral no opérculo.

O músculo *adductor arcus palatini* se entende mais anteriormente em *C. epakros* que em *B. pesu*, se inserindo e, conseqüentemente, cobrindo uma porção maior do endopterigoide anteriormente.

Figura 4. Musculatura cefálica profunda e suspensório de *Brycon pesu*, LIRP 10180 (143,25 mm CP); Vista lateral esquerda.

Figura 5. Musculatura cefálica profunda e suspensório de *Chalceus epakros*, LIRP 10534 (141,43 mm CP); Vista lateral esquerda.

Piaractus brachypomus

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 6.

Em *P. brachypomus*, o osso hiomandibular apresenta uma projeção em sentido dorsoventral que quase atinge o braço dorsal do metapterigoide, onde se inserem algumas fibras pertencentes às musculaturas adutora e do suspensório.

O músculo *adductor arcus palatini* se origina posteriormente, nos ossos proótico, esfenótico e, anteriormente, na região lateral do parasfenoide, se inserindo na projeção ventral do hiomandibular, no braço horizontal anterior do metapterigoide e, também, dorsalmente na face lateral do endopterigoide. Neste ponto de inserção, existe uma expansão ventral do músculo *adductor arcus palatini*, quando comparada com a extensão geral do músculo completo.

O músculo *levator arcus palatini* se origina no neurocrânio em sua região ótica, posteriormente à órbita, no osso esfenótico, e se insere no processo ascendente e na projeção ventral presente no osso hiomandibular.

O músculo *dilatator operculi* se origina no neurocrânio, nos ossos frontal, pterótico e esfenótico, e se insere na porção dorsal do opérculo, próximo e em posição dorsal à articulação desse osso com a hiomandíbula.

Por sua vez, o músculo *levator operculi* se origina no osso pterótico e se insere na porção mais dorsal do opérculo, em sua face medial.

O músculo *dilatator operculi* se origina no neurocrânio, nos ossos frontal, pterótico e esfenótico, e se insere em posição anterodorsal no opérculo, em seu ângulo anterodorsal, onde existe um pequeno processo, ventralmente ao ponto de inserção do músculo *levator operculi*.

Piaractus brachypomus não possui dentes em nenhum osso pertencente ao suspensório e o metapterigoide possui algumas poucas pequenas fenestras.

Figura 6. Musculatura cefálica profunda e suspensório de *Piaractus brachypomus*, MZUSP 15201 (99,5 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização.

Mylossoma duriventre

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 7.

Em *M. duriventre*, assim como em *P. brachypomus*, o osso hiomandibular apresenta uma projeção em sentido dorsoventral que quase contata o braço dorsal do metapterigoide, onde se originam algumas fibras pertencentes às musculaturas adutora e do suspensório. No caso de *M. duriventre*, o braço dorsal do metapterigoide não é tão alongado dorsalmente como em *P. brachypomus* sendo, no entanto, a porção posterior desse osso mais ampla na espécie *M. duriventre*.

Os pontos de origem e inserção da musculatura relacionada ao suspensório não diferem muito entre *P. brachypomus* e *M. duriventre*, sendo que o músculo *adductor arcus palatini* se origina nos ossos proótico, esfenótico e parasfenoide e se insere posteriormente no processo descendente do hiomandibular, em toda a margem

dorsal do metapterigoide e, mais anteriormente, no osso endopterigoide, em sua face lateral, e no osso autopalatino. É válido ressaltar que, assim como em *P. brachypomus*, existe uma expansão anterior desta musculatura.

Por sua vez, o músculo *levator arcus palatini* se origina no neurocrânio, no osso esfenótico, e se insere no processo vertical do osso hiomandibular e neste mesmo osso, em seu processo descendente.

O músculo *dilatator operculi* é expandido e volumoso em *M. duriventre* e se origina no neurocrânio, nos ossos frontal, pterótico e esfenótico, se inserindo na face medial do opérculo, em seu ângulo anterodorsal, ventralmente o ponto de inserção do músculo *levator operculi*. O músculo *dilatator operculi*, quando em vista lateral, encobre parcialmente algumas fibras da porção mais dorsal da seção *malaris* da musculatura adutora.

Em *M. duriventre*, nenhum osso do suspensório possui dentes e os ossos metapterigoide e pré-opérculo são evidentemente ornamentados, possuindo muitas pequenas fenestras, onde se originam fibras da musculatura adutora.

Figura 7. Musculatura cefálica profunda e suspensório de *Mylossoma duriventre*, LIRP 14041 (154,63 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização.

Acnodon senai

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 8.

Em *Acnodon senai*, o metapterigoide apresenta o braço dorsal reduzido, assemelhando-se, em forma e proporções, ao mesmo osso de *Chalceus epakros*

(Figura 5). O osso hiomandibular não possui a projeção existente em *Piaractus* (Figura 6) e em *Mylossoma* (Figura 7).

O músculo *adductor arcus palatini* é expandido lateralmente (seta negra) em posição anterior, se originando posteriormente nos ossos proótico, esfenótico e parasfenoide e se inserindo na borda anterior do hiomandibular, em toda a margem dorsal do metapterigoide, na face lateral do endopterigoide e, mais anteriormente, no ectopterigoide e autopalatino.

Nenhum osso do suspensório de *A. senai* apresenta dentes e, quando comparados com outros serrasalmídeos, tal como *M. duriventre* (Figura 7), os ossos são pouco ornamentados, existindo algumas poucas fenestras na face lateral do braço ventral do metapterigoide.

Figura 8. Musculatura cefálica profunda e suspensório de *Acnodon senai*, MZUSP 102339 (107,7 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização. Seta negra indica expansão lateral anterior do músculo *adductor arcus palatini*.

Utiaritchthys sennaebagai

O suspensório de *U. sennaebagai* apresenta condição semelhante à de *A. senai*. No entanto, diferente de *A. senai*, o osso hiomandibular de *U. sennaebagai* se projeta ventralmente, exibindo uma condição semelhante à condição presente em *M. duriventre* (Figura 7) e em *P. brachypomus* (Figura 6), onde se inserem fibras musculares pertencentes à subseção *epistegalis* da musculatura adutora.

Metynnis maculatus

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 9.

M. maculatus apresenta condição muito semelhante à de *A. senai* (Figura 8) e *U. sennaebregai*, em relação à musculatura do suspensório. O músculo *adductor arcus palatini* também se origina posteriormente nos ossos proótico e esfenótico e em toda a extensão lateral do parasfenoide. A inserção deste músculo ocorre em toda a margem dorsal do metapterigoide, na face lateral do endopterigoide, encobrindo-o quase completamente em vista lateral, e no ectopterigoide, em sua região dorsal.

O músculo *levator arcus palatini* se origina no esfenótico, principalmente em seu espinho, e se insere em quase toda a face lateral do osso hiomandibular e, algumas de suas fibras mais ventrais se inserem no osso metapterigoide, em seu processo posterodorsal. Quando em vista lateral, esse músculo é parcialmente encoberto pela musculatura adutora

Em *M. maculatus*, forma-se uma segunda fenestra (indicada pela seta negra) entre os ossos hiomandibular e metapterigoide.

O músculo *dilatator operculi* se origina lateralmente no neurocrânio, nos ossos frontal, pterótico e esfenótico e se insere no opérculo, em posição anterodorsal, em seu ângulo anterodorsal, onde existe um pequeno processo.

O músculo *levator operculi* se origina no pterótico e extraescapular e se insere dorsalmente no opérculo, em sua face medial, dorsalmente ao ponto de inserção do músculo *dilatator operculi*.

M. maculatus não possui dentes em ossos do suspensório e os seus ossos são pouco ornamentados.

Figura 9. Musculatura cefálica profunda e suspensório de *Metynnis maculatus*, LIRP 10124 (102,9 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização. Seta negra indica fenestra posterior ao metapterigoide.

Catoprion mento

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 10.

A musculatura e os ossos do suspensório de *C. mento* muito se assemelham aqueles dos representantes de *Serrasalmus* (Figura 11; Figura 12) e *Pygocentrus* (Figura 13), táxons que serão abordados adiante. Entretanto, uma diferença evidente é a origem e inserção do músculo *levator arcus palatini*, que em *C. mento*, se origina no esfenótico, apenas posteriormente ao seu espinho, e se insere na face medial do hiomandibular e também na extremidade do braço posterodorsal do metapterigoide, condição distinta daquela de *Serrasalmus* e *Pygocentrus*, conforme será visto nas subseções a seguir. Em *Catoprion*, esse osso, o metapterigoide, não apresenta o braço posterodorsal tão alongado dorsalmente quanto nos outros gêneros *Serrasalmus* e *Pygocentrus*.

O músculo *adductor arcus palatini* se origina posteriormente nos ossos pterofenoide, proótico e, principalmente, no parasfenoide, se inserindo posteriormente no metapterigoide, em sua borda dorsal, e anteriormente nos ossos endopterigoide, ectopterigoide e autopalatino. No caso de *C. mento*, existe a expansão lateral anterior no músculo *adductor arcus palatini*, apesar desta não ser tão desenvolvida, assim como nas espécies aqui analisadas dos gêneros *Serrasalmus* e *Pygocentrus*.

O osso hiomandibular e pré-opérculo de *C. mento* são expandidos lateralmente, possibilitando a origem de algumas fibras pertencentes à musculatura adutora na face medial desses ossos.

C. mento não apresenta dentes nos ossos do suspensório, sendo estes ossos pouco ornamentados.

Figura 10. Musculatura cefálica profunda e suspensório de *Catoprion mento*, MZUSP 8451 (65,3 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização.

Serrasalmus maculatus

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 11.

O músculo *adductor arcus palatini* se origina nos ossos parasfenoide, proótico e pterótico e se insere em toda a borda posterodorsal do metapterigoide, em quase toda a face lateral do endopterigoide, no ectopterigoide e no autopalatino. Existe uma expansão anterior desse músculo (indicada pela seta negra), na qual as fibras do *adductor arcus palatini* se inserem no osso autopalatino e ectopterigoide que, no caso

de *Serrasalmus*, apresenta uma fileira de pequenos dentes dispostos longitudinalmente, formando uma serra contínua.

O metapterigoide de *Serrasalmus* apresenta uma projeção dorsal, evidentemente ornamentada e de extremidade afilada, onde existem algumas fenestras certamente relacionadas com a origem da musculatura adutora.

O osso hiomandibular em *Serrasalmus maculatus*, de forma semelhante ao de *Pygocentrus* (Figura 13), de *S. elongatus* (Figura 12) e, de forma menos evidente, em *Catoprion mento* (Figura 10), é projetado lateralmente, possibilitando a origem da musculatura adutora em suas faces lateral e medial, sendo que a projeção ventral, presente em *P. brachypomus*, é arranjada, no caso de *Serrasalmus*, em posição anterodorsal, estando mais próxima ao espinho esfenótico neste caso. A base articular do suspensório com o neurocrânio é relativamente mais expandida em *S. maculatus*, quando comparada àquela do gênero *Piaractus*, fato relacionado com o fortalecimento do suspensório nesse gênero.

O músculo *dilatator operculi* se origina nos ossos frontal, esfenótico e pterótico, pertencentes ao neurocrânio, e se insere, através de uma aponeurose, no ângulo anterodorsal do opérculo, onde existe um pequeno processo. O músculo *levator operculi* se origina no pterótico e se insere em posição posterodorsal no opérculo.

O músculo *levator arcus palatini* se origina dorsolateralmente no frontal e esfenótico e possui uma expansão ventral que passa através do hiomandibular e se origina no teto do neurocrânio, nos ossos frontal e pteroesfenoide. Essa musculatura, altamente desenvolvida em *Serrasalmus*, se insere nas faces lateral e medial do hiomandibular, em sua região mais dorsal.

Como dito acima, *S. maculatus* possui 5 ou 6 dentes no osso ectopterigoide. Esses dentes apresentam formatos variados, sendo que alguns são unicuspidados enquanto outros são bi ou tricuspidados, sendo a cúspide principal voltada posteriormente.

Figura 11. Musculatura cefálica profunda e suspensório de *Serrasalmus maculatus*, LIRP 8010 (89,9 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização. Seta negra indica expansão lateral anterior do músculo *adductor arcus palatini*.

Serrasalmus elongatus

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 12.

A musculatura e os ossos do suspensório de *S. elongatus* apresentam a mesma condição encontrada em sua espécie congênere, *S. maculatus* (Figura 11). Uma diferença notável entre essas duas espécies encontra-se na expansão dorsal de aspecto curvo e delgado do braço dorsal do metapterigoide, presente em *S. elongatus* (indicado pela seta negra).

S. elongatus possui 8 dentes unicuspidados no ectopterigoide, sendo que a maioria deles, exceto o último, apresenta a cúspide voltada posteriormente. Nos exemplares analisados, os dentes de reposição do ectopterigoide de *S. elongatus* são muito evidentes, condição ausente naqueles da espécie congênere.

Figura 12. Musculatura cefálica profunda e suspensório de *Serrasalmus elongatus*, LIRP 8757 (162,96 mm CP); Vista lateral esquerda. Seta negra indica a expansão dorsal delgada do metapterigoide.

Pygocentrus nattereri

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 13.

O suspensório e os músculos associados são semelhantes aos encontrados em *Serrasalmus*. No entanto, *P. nattereri* não apresenta dentes no ectopterigoide, condição presente nos exemplares examinados das espécies de *Serrasalmus*. O metapterigoide de *P. nattereri* é deslocado posterodorsalmente.

Figura 13. Musculatura cefálica profunda e suspensório de *Pygocentrus nattereri*, LIRP 7144 (127,56 mm CP); Vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar visualização.

3.1.3. Arco mandibular

Considerações gerais

A mandíbula superior é formada por dois pares de ossos de origem dérmica, os ossos maxilares e pré-maxilares. O pré-maxilar forma a porção anteromedial da mandíbula superior e o maxilar forma a borda lateral da boca. Os pré-maxilares apresentam forma aproximada da letra “L”, sendo o processo ascendente mais amplo e curto que o processo horizontal. Esses ossos estão ligados firmemente à região etmoidal do neurocrânio. Em vista medial, esse par de ossos está separado pelo espinho supraetmoidal e, anteriormente, esses ossos são unidos entre si por variados tipos articulares. Por sua vez, os ossos maxilares apresentam forma aproximada de arco e se localizam posteriormente aos pré-maxilares. A região anterior desse par de ossos possui forma relativamente delgada e se posiciona medialmente aos pré-maxilares. Por sua vez, a região posterior dos ossos maxilares é mais ampla, se dirige posteroventralmente, podendo ou não apresentar dentes inseridos em sua borda ventral (Weitzman, 1962; Castro, 1984; Machado Allison A. , 1986).

A mandíbula inferior é constituída, principalmente, em termos de proporções, pelo osso dentário que forma as suas regiões anterior e central, onde são inseridos os dentes. Outros ossos que também formam a mandíbula inferior são: o ângulo-

articular, responsável pela articulação da mandíbula inferior com o suspensório (através do osso quadrado); o retroarticular, localizado na região posteroventral da mandíbula, onde se inserem os tendões e músculos que suspendem o arco hioide; por último, o osso conomeckeliano (Weitzman, 1962; Machado Allison A. , 1986), formado, segundo Britz & Kottelat (2003), pela ossificação anterior do tendão meckeliano. O dentário apresenta origem dérmica, como todos os dentes que portam dentes, e aloja, nos Serrasalminae, de cinco a sete dentes em fileira única ou, ainda, pode apresentar um único dente cônico na região da sínfise mandibular, posteriormente ao primeiro dente da série externa, caracterizando duas fileiras dentárias, dependendo do gênero considerado (Machado Allison A. , 1986).

Os Serrasalminae apresentam, basicamente, duas condições em relação ao comprimento mandibular. O clado que engloba as piranhas *Serrasalmus*, *Pygocentrus* e *Catoprion* apresenta a mandíbula alongada, onde se implanta, no caso dos dois primeiros gêneros, uma fileira de dentes de formatos variados, formando uma serra contínua. Por outro lado, o agrupamento não monofilético, por vezes utilizado na literatura, que compreende os chamados pacus, ou Myleinae sensu Géry 1977, possui a mandíbula curta, onde se inserem duas ou uma fileira de dentes de formatos variando de incisiviformes à molariformes ou cônicos, sendo a fileira interna composta apenas pelo dente sinfisiano.

Entre os dentários da maioria dos Characiformes existe uma sínfise interdigitada que permite a articulação lateral horizontal desses ossos e, ao mesmo tempo, impede o deslocamento vertical entre esses ossos (Vari, 1979).

A musculatura associada ao arco mandibular dos teleósteos é constituída pelo músculo *adductor mandibulae* que, basicamente, pode ser dividido em dois seguimentos. O primeiro deles e, geralmente, anteroventralmente posicionado é denominado *segmentum mandibularis*. O segundo, posicionado posterodorsalmente, é chamado de *segmentum facialis*. Esses segmentos musculares são interconectados pela aponeurose intersegmentar, sendo que o primeiro deles se origina basicamente nessa aponeurose e o segundo segmento se insere nela e em seus tendões associados. O *segmentum mandibularis* frequentemente não é subdividido. Por sua vez, o *segmentum facialis* pode apresentar três subdivisões básicas denominadas *malaris*, *rictalis* e *stegalis*, as quais podem ser subdivididas em subseções ainda menores e, possivelmente, mais especializadas. A subdivisão *malaris* apresenta posição dorsolateral e, usualmente, se origina no braço dorsal do osso pré-opérculo e

na região posterodorsal da hiomandíbula. A subdivisão ventrolateral *riktalis* se origina, tipicamente, nas regiões mais ventrais do quadrado e pré-opérculo. Por fim, a subdivisão *stegalis* é posicionada mais anteroventralmente, se originando no metapterigoide e na região mais anteroventral da hiomandíbula (Datovo & Vari, 2014).

Grupos externos

Assim como no caso dos elementos do suspensório, os elementos do arco mandibular de *Brycon pesu* e *Chalceus epakros* pouco diferem dos padrões generalizados de Characiformes, sendo, portando, caracterizados aqui como o padrão básico de disposição óssea e muscular referentes aos Characiformes. Modificações entendidas em relação a esse padrão serão apresentadas e discutidas nas próximas seções.

Mandíbula, maxila e dentição de *Brycon pesu*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 14, quando me refiro à maxila e pré-maxilar e dentes associados; e na Figura 15 quando me refiro à mandíbula, ossos e dentes associados.

O pré-maxilar e o maxilar de *B. pesu* são ossos aproximadamente alinhados, formando um ângulo obtuso entre as superfícies dentárias desses dois ossos, sendo o ângulo interno formando entre esses dois ossos um pouco maior que 150°. O processo ascendente, ou vertical, da pré-maxila é curto e edêntulo, enquanto o processo horizontal possui os dentes implantados e é relativamente mais alongado que o processo vertical.

B. pesu possui o pré-maxilar com três fileiras dentárias, todas elas compostas por dentes de diferentes tamanhos e formas. Os dentes da série externa são relativamente menores e tricuspidados, em um total de 9 dentes. Os 3 dentes da série média também são tricuspidados e possuem uma base e coroa maiores que os dentes da série externa. Por fim, os 6 dentes da série interna são pentacuspídeos, sendo o segundo dente relativamente maior que os demais dentes pertencentes a mesma fileira. Todos os dentes do pré-maxilar possuem a cúspide central mais pronunciada que as cúspides laterais.

Brycon pesu possui os maxilares alongados, sendo que estes ossos possuem dentes em aproximadamente toda a extensão de suas margens inferiores. Os 25 dentes do maxilar dessa espécie são dispostos em uma única fileira, tricuspidados e,

os dentes posteriores, cônicos. Geralmente, os dentes com mais de uma cúspide possuem uma borda cortante.

Figura 14. Ossos pré-maxilar e maxilar esquerdos e dentição de *Brycon pesu*, LIRP 10180 (143,25 mm CP). **A)** vista lateral; **B)** vista medial; **C)** vista oclusal.

A mandíbula de *B. pesu* é relativamente alongada e, quando a boca está fechada, se posiciona posteriormente em relação à borda anterior da pré-maxila, caracterizando o tipo de boca subterminal.

O dentário de *B. pesu* (Figura 15) possui duas fileiras dentárias, sendo a externa composta por cinco dentes maiores e pentacuspídeos, inseridos anteriormente, e 8 dentes menores e tricuspídeos, em posição posterior. A fileira interna é composta por um dente maior, cônico e recurvado posteriormente, com a cúspide voltada para o interior da cavidade bucal, denominado dente sinfisiano, seguido por 20 pequenos dentes também de aspecto cônico. Entre os dentes cônicos posteriores e o dente sinfisiano existe um diastema onde não há dentes.

Figura 15. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de *Brycon pesu*, LIRP 10180 (134,4 mm CP). **A)** vista medial; **B)** vista lateral.

Musculatura adutora de *Brycon pesu*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 16.

Durante as dissecções da musculatura facial adutora de *Brycon pesu* foram observados os pontos de inserção e, também, as subdivisões do músculo *adductor mandibulae*. Nos exemplares analisados dessa espécie, a seção *riotalis* não apresenta subdivisões claras e se origina, através de uma aponeurose, nos ossos pré-opérculo e quadrado, sendo possível visualiza-la completamente em vista lateral. Em relação ao ponto de inserção, a seção *riotalis* se insere em um tendão de posição

posterodorsal em relação aos ossos dentário e ângulo-articular, juntamente com um feixe muscular da seção *promalaris*, a qual é sobreposta lateralmente pela seção *rictalis*.

Por sua vez, no exemplar analisado, a seção *malaris* apresenta as duas principais subdivisões, a seção *promalaris* e a seção *retromalaris*. A subdivisão muscular *promalaris* é localizada posterodorsalmente no crânio e se origina principalmente nos ossos hiomandibular, no suspensório e, também possuindo algumas fibras mais dorsais que se originam no osso pterótico, osso pertencente ao neurocrânio. Em relação à sua inserção, as fibras da seção *malaris* se inserem na aponeurose intersegmentar que, anteriormente, se diferencia nos tendões mandibular e mandibular acessório que se inserem no dentário, e também no tendão meckeliano, que se insere medialmente na mandíbula, no osso ângulo-articular, em posição dorsal à cartilagem de Meckel. Existe uma exceção relativa à algumas outras fibras pertencentes à essa seção *promalaris* que são localizadas mais ventralmente e apresentam um ponto de inserção distinto das demais fibras supracitadas, sendo que essas fibras musculares mais ventrais se inserem juntamente com as fibras pertencentes à seção *rictalis*, através de um tendão de posição posterodorsal aos ossos dentário e ângulo-articular, no processo coronoide da mandíbula.

Por sua vez, a subdivisão muscular *retromalaris* se origina nos ossos pré-opérculo e hiomandibular, sendo quase completamente sobreposta pela seção *rictalis*, quando em vista lateral, com exceção de umas poucas fibras localizadas mais dorsalmente. As fibras da subseção *retromalaris* se inserem no tendão mandibular, pertencente à aponeurose intersegmentar sendo que, em posição ventral, algumas fibras se originam no osso quadrado através do tendão facial e se inserem diretamente no processo dorsal do osso ângulo-articular.

Finalmente, a seção *segmentum mandibularis* se origina na aponeurose intersegmentar, incluindo os seus tendões, e se insere, em sua maior área, no osso dentário e, em menor proporção, nos ossos ângulo-articular e coronomeckeliano.

Figura 16. Musculatura cefálica de *Brycon pesu*, LIRP 10180 (134,4 mm CP); **A**) musculatura cefálica superficial, vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar a visualização; **B**) seções profundas da musculatura adutora e Hemimandíbula esquerdos, vista medial; **C**) musculatura adutora superficial e Hemimandíbula esquerdos, vista lateral.

Mandíbula, maxila e dentição de *Chalceus epakros*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 17, quando me refiro à mandíbula, ossos e dentes associados; e na Figura 18, quando me refiro ao maxilar, pré-maxilar e dentes associados.

A pré-maxila e maxila de *C. epakros* são ossos, assim como em *B. pesu*, pouco desalinhados, sendo o ângulo interno entre esses ossos obtuso, possuindo, no entanto, menos que 150°. O processo ascendente, ou vertical, da pré-maxila é curto e edêntulo e, posicionado aproximadamente na região mediana do processo horizontal, enquanto o processo horizontal possui os dentes implantados e é relativamente mais alongado que o processo vertical.

A dentição de *C. epakros* é muito semelhante àquela de *Brycon pesu*. O pré-maxilar de *C. epakros* possui três séries dentárias, sendo a série externa composta por 11 dentes tricuspídeos. A série média apresenta dois dentes tricuspídeos de base mais larga e maiores que os da série externa. A série interna é composta por nove dentes, sendo os seis primeiros pentacuspídeos e os demais de tamanho reduzido, de formato cônico.

O maxilar de *C. epakros* apresenta 14 dentes de aspecto cônico, dispostos em uma fileira podendo os dentes mais posteriores apresentarem as extremidades distais recurvadas, possuindo forma de pequenos ganchos.

A mandíbula de *C. epakros*, assim como em *B. pesu*, é relativamente alongada e, quando a boca está fechada, se posiciona posteriormente em relação à borda anterior da pré-maxila, também caracterizando o tipo de boca subterminal.

O dentário de *C. epakros* possui duas fileiras de dentes, sendo a fileira externa composta por 14 dentes, sendo os dentes mais anteriores pentacuspídeos e os posteriores de aspecto cônico. A série interna apresenta um dente sinfisiano seguido por um espaço sem dentes e uma fileira de pequenos dentes de aspecto cônico, com aproximadamente 20 pequenos dentes.

Geralmente, os dentes com mais de uma cúspide possuem uma borda cortante.

Diferentemente de todos os Characiformes aqui analisados, *C. epakros* apresenta um osso edêntulo sobre a maxila, a supramaxila.

A

B

Figura 17. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de *Chalceus epakros*, LIRP 10534 (141,43 mm CP). **A)** vista lateral; **B)** vista medial.

Figura 18. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de *Chalceus epakros*, LIRP 10534 (141,43 mm CP). **A)** vista medial; **B)** vista lateral; **C)** vista oclusal.

Musculatura adutora de *Chalceus epakros*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 19.

No exemplar analisado de *C. epakros*, a seção *riktalis* não apresenta subdivisões claras e se origina ventralmente no osso quadrado, e também na porção ventrolateral do osso pré-opérculo. Essa seção se insere, através de uma ligação tendinosa, em posição posterodorsal, nos ossos dentário e ângulo-articular, no processo coronoide da mandíbula.

Por sua vez, a seção *malaris* pode ser subdividida dorsalmente em *promalaris* e ventralmente em *retromalaris*. A subseção *promalaris* se origina unicamente, em posição dorsal, no osso hiomandibular, sendo parcialmente encoberta, quando em vista lateral, pelo músculo *dilatator operculi*. Por sua vez, subseção *retromalaris* tem origem nos ossos pré-opérculo e hiomandibular. Ambas subseções, através do tendão subocular, se inserem na aponeurose intersegmentar que as liga no osso ângulo-articular e dentário.

A seção *stegalis* pode ser dividida em *epistegalis* e *substegalis*. A primeira e dorsalmente disposta delas, *epistegalis*, se origina nos ossos hiomandibular, metapterigoide e quadrado; enquanto a segunda e ventralmente disposta delas, *substegalis*, se origina apenas nos ossos metapterigoide e quadrado, se inserindo na aponeurose intersegmentar e, anteriormente, no tendão meckeliano que a liga no osso ângulo-articular, dorsalmente à cartilagem de Meckel. O tendão mandibular se insere na base da mandíbula, no osso dentário, em posição anteroventral à cartilagem de Meckel.

A seção *segmentum mandibularis* é bem expandida e possui algumas fibras que se originam no tendão mandibular e na aponeurose intersegmentar, dorsalmente à cartilagem de Meckel, e se inserem nos ossos dentário e ângulo-articular, encobrindo quase totalmente esses ossos, em vista medial.

O músculo *Intermandibularis* é dividido em duas porções, localizadas, quando em vista medial, anteriormente à seção muscular e *segmentum mandibularis*, sendo uma dorsal e outra ventral, as quais ligam o dentário direito ao dentário esquerdo.

Figura 19. Musculatura cefálica de *Chalceus epakros*, LIRP 10534 (141,43 mm CP); **A)** musculatura cefálica superficial, vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar a visualização; **B)** seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula esquerdas, vista medial; **C)** musculatura adutora superficial e hemimandíbula esquerdas, vista lateral.

Musculatura adutora de *Hemiodus sterni*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 20.

Nos exemplares analisados de *Hemiodus sterni* a seção *rictalis* do músculo *adductor mandibulae* apresenta duas subdivisões. A primeira delas, quando em vista lateral, é localizada em posição anteroventral e denominada *ectorictalis* e, uma segunda subdivisão, quando em vista lateral, localizada em posição posterodorsal à primeira, encobrindo-a posteriormente, denominada *endorictalis*. A seção *ectorictalis* se origina a partir de uma aponeurose no osso quadrado e se insere, através de uma ligação tendinosa no osso maxilar, em sua região posterior, entre os seus processos vertical e horizontal. Por sua vez, a subdivisão muscular *endorictalis* se origina nos ossos pré-opérculo e quadrado, sendo que o seu ponto de inserção é, juntamente com a subdivisão *ectorictalis*, através de um processo tendinoso, no osso maxilar.

A seção muscular *malaris*, se origina, no exemplar analisado, nos ossos pré-opérculo, hiomandibular e metapterigoide, todos pertencentes ao suspensório. Com relação ao seu ponto de inserção, as fibras musculares se inserem, através de um tendão, na região dorsomedial da mandíbula, entre os ossos dentário e ângulo-articular.

Por sua vez, a seção *stegalis* origina-se unicamente no osso metapterigoide, se inserindo, juntamente com a seção *malaris* no tendão que se liga na região dorsomedial dos ossos dentário e ângulo-articular.

Por fim, em vista medial, a seção *segmentum mandibularis* se origina no tendão mandibular e se insere nos ossos dentário e ângulo-articular.

Figura 20. Musculatura cefálica superficial de *Hemiodus sterni*, LIRP 7636 (122,13 mm CP), vista lateral esquerda.

Serrasalmidae

Mandíbula, maxila e dentição de *Piaractus brachypomus*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 21 quando me refiro à mandíbula, ossos e dentes associados; e na Figura 22 quando me refiro à maxila e pré-maxila e dentes associados.

A mandíbula de *P. brachypomus* é relativamente curta e, quando a boca está fechada, se posiciona posteriormente em relação à borda anterior da pré-maxila, caracterizando o tipo de boca subterminal.

O dentário de *P. brachypomus* apresenta um número total de oito dentes dispostos em duas fileiras dentárias, sendo sete deles localizados em uma série externa e apenas um deles localizado na região da sínfise mandibular, compondo a série interna. O dente sinfisiano, aqui numerado dente 1, é unicuspidado, sendo que a sua cúspide é recurvada e voltada posteriormente, em direção ao interior da cavidade bucal. Esse dente possui a base mais alargada que a coroa dentária, formando uma estrutura aproximadamente cônica. Os três dentes mais anteriores (dentes 2,3 e 4) da série externa são unicuspidados e possuem bordas cortantes, formadas devido ao achatamento de sentido labiolingual da região distal desses dentes, sendo que o primeiro desses dentes apresenta a cúspide reduzida, quando comparado aos dois dentes subsequentes. Os quatro últimos dentes da série externa

(dentes 5,6,7 e 8) são relativamente reduzidos e unicuspidados, sendo que, dentre estes, os três anteriores apresentam a cúspide central mais proeminente e achatada em sentido anteroposterior, tornando as suas bordas levemente cortantes.

A

B

Figura 21. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de *Piaractus brachypomus*, MZUSP 15201 (99,5 mm CP); **A)** vista lateral; **B)** vista medial.

A pré-maxila e maxila de *P. brachypomus* apresentam conformações distintas em relação aos grupos externos. A pré-maxila apresenta o processo ascendente tão alongado quanto o processo horizontal. O ângulo interno formado entre esses ossos é obtuso, possuindo, no entanto, menos que 140°, sendo relativamente menor quando comparado aqueles dos exemplares do grupo externo, *Brycon pesu* e *Chalceus epakros*.

P. brachypomus apresenta sete dentes no osso pré-maxilar, sendo dois na série interna (dentes 1 e 3) e cinco na série externa (dentes 2,4,6 e 7). Os dentes da série interna são tricuspidados, sendo a cúspide central mais pronunciada, e possuem uma concavidade central, quando em vista ventral, sendo dentes molariformes típicos. Por sua vez, os três primeiros dentes da série externa são unicuspidados e de base mais larga que a coroa e achatados em sentido labiolingual, típicos dentes incisiviformes, não sendo, no entanto, a borda desses dentes muito cortante, como presente em algumas das espécies que serão apresentadas nas seções seguintes deste trabalho. Nesses três primeiros dentes, a borda cortante é localizada na face lateral do dente. Os dois últimos dentes da série externa são unicuspidados, de base larga, e possuem a cúspide claramente deslocada para a região central do dente, onde forma-se uma borda cortante. No caso de *P. brachypomus*, existe um hiato entre a série externa e a série interna de dentes.

Nesse gênero, e somente nele dentre os Serrasalmidae, o maxilar apresenta dois pequenos dentes unicuspidados de aspecto cônico que, devido ao arranjo ósseo do maxilar em relação ao pré-maxilar, são voltados anteriormente.

Figura 22. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de *Piaractus brachypomus*, MZUSP 15201 (99,49 mm CP). **A)** vista medial; **B)** vista lateral; **C)** vista oclusal.

Musculatura adutora de *Piaractus brachypomus*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 23.

Em *Piaractus brachypomus* a seção *rictalis* é subdividida em *endorictalis* e *ectorictalis*. A primeira seção, a *ectorictalis*, se origina nos ossos pré-opérculo e quadrado, através de uma aponeurose, e se insere, através de uma ligação tendinosa, na região posterodorsal dos ossos dentário e ângulo-articular, no processo coronoide da mandíbula. Por sua vez, a seção *endorictalis* se origina apenas no osso pré-opérculo e se insere, também através de ligação tendinosa, na região posterodorsal do osso dentário, anteriormente ao ponto de inserção da subseção *endorictalis*.

A seção *malaris* também é subdividida em *Piaractus brachypomus* em *malaris* medial, disposta medialmente ao bem desenvolvido tendão subocular, e *malaris* lateral, disposta lateralmente ao tendão subocular. A seção *malaris* lateral se origina no neurocrânio e no suspensório, nos ossos, respectivamente, pterótico e hiomandibular, em sua região mais dorsal. Esta seção se insere lateralmente no tendão subocular. Por sua vez, a subseção *malaris* medial se origina nos ossos hiomandibular e metapterigoide. A inserção da seção *malaris* como um todo ocorre, através da aponeurose intersegmentar e, principalmente, do robusto tendão mandibular, na região medial do osso dentário, anteriormente à cartilagem de Meckel.

A seção *stegalis* é completamente subdividida em *epistegalis* e *substegalis*, sendo que a primeira é parcialmente encoberta dorsalmente pelo *segmentum mandibularis*. A subseção *substegalis* se origina unicamente no osso metapterigoide e se insere, através do tendão meckeliano da aponeurose intersegmentar, no osso ângulo-articular. Por sua vez, a subseção *epistegalis* é dorsalmente expandida e se origina em uma projeção ventral do hiomandibular e no processo posterodorsal do metapterigoide e se insere na aponeurose intersegmentar, nos ossos dentário e ângulo-articular, no processo coronoide da mandíbula, dorsalmente ao tendão mandibular e à cartilagem de Meckel.

O *segmentum mandibularis* se origina na fáscia que encobre a seção *ectorictalis* e se insere diretamente nos ossos dentário e ângulo-articular, posterodorsalmente na mandíbula, em seu processo coronoide.

Figura 23. Musculatura cefálica de *Piaractus brachipomus*, MZUSP 15201 (99,5 mm CP); **A)** musculatura cefálica superficial, vista lateral esquerda; **B)** seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula direitas, vista medial, asterisco indica o ponto de inserção do músculo *Intermandibularis*; **C)** musculatura adutora superficial e hemimandíbula direitas, vista lateral.

Mandíbula, maxila e dentição de *Mylossoma duriventre*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 24, quando me refiro à maxila e pré-maxila e dentes associados; e na Figura 25 quando me refiro à mandíbula, ossos e dentes associados.

A pré-maxila e maxila de *M. duriventre* muito se assemelham àsquelas de *P. brachypomus* (Figura 22) em relação às suas conformações gerais. Do mesmo modo, a pré-maxila apresenta o seu processo ascendente tão alongado quanto o seu processo horizontal. O ângulo interno formado entre os ossos pré-maxilar e maxilar é, também, obtuso, tendo, no entanto, mais que 150°, sendo relativamente maior que aquele de *P. brachypomus*.

Os dentes do pré-maxilar de *M. duriventre* são muito semelhantes aos dentes de *P. brachypomus*. Em *M. duriventre*, existem sete dentes no pré-maxilar, sendo cinco dentes na série externa (dentes 2, 4, 5, 6 e 7) e dois dentes na série interna (dentes 1 e 3). Os três primeiros dentes da série externa (2, 4 e 5) são incisiviformes, unicuspidados e possuem uma borda cortante anterior de cúspide voltada posteriormente, direcionados para o interior da cavidade bucal. Nos dois primeiros dentes (2 e 4) a borda cortante se localiza na face lateral do dente, enquanto no terceiro dente essa borda é levemente deslocada posteriormente e localizada na região média do dente (5). O quarto dente da série externa (6) é molariforme e possui quatro cúspides, formando-se uma concavidade entre essas cúspides. O quinto dente da série externa (7) é reduzido e unicuspidado, de formato incisiviforme e cúspide deslocada para a região central do dente. Os dois dentes da série interna são molariformes e muito semelhantes ao quarto dente (6) da série externa. Todos os dentes do pré-maxilar possuem a base larga.

No caso de *M. duriventre*, existe um hiato entre as séries dentárias do pré-maxilar.

A disposição da mandíbula de *M. duriventre* muito se assemelha àquela de *P. brachypomus*, sendo relativamente curta e, quando a boca está fechada, se posicionando posteriormente em relação à borda anterior da pré-maxila, caracterizando o tipo de boca subterminal.

M. duriventre possui seis dentes dispostos em duas fileiras no dentário, sendo apenas um deles localizado na série interna, acima da sínfise mandibular e os outros

cinco em uma fileira externa. O dente sinfisiano é pontiagudo, de base larga e voltado posteriormente.

Já os dentes da série externa são unicuspidados e incisiviformes. Os três primeiros dentes da série externa (2, 3 e 4) são maiores e possuem uma borda cortante bem conspícua. Os dois últimos apresentam tamanho reduzido.

Figura 24. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de *Mylossoma duriventre*, LIRP 14041 (154,63 mm CP). **A)** vista medial; **B)** vista lateral; **C)** vista oclusal.

A

B

Figura 25. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de *Mylossoma duriventre*, LIRP 14041 (129,28 mm CP); **A)** vista lateral; **B)** vista medial. Asterisco indica ponto de implantação de dente.

Musculatura adutora de *Mylossoma duriventre*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 26.

Em *Mylossoma duriventre*, a seção muscular *stegalis* é subdividida em *epistegalis* e em *substegalis*. A primeira delas, *epistegalis*, tem origem ossos hiomandibular, em seu processo descendente, e metapterigoide, enquanto a segunda seção, *substegalis*, apresenta origem nos ossos metapterigoide e quadrado. Em

relação ao ponto de inserção, ambas as seções se inserem, através da aponeurose intersegmentar, nos ossos ângulo-articular e dentário, sendo que as fibras musculares da seção *substegalis* se inserem no tendão meckeliano, dorsalmente à cartilagem de Meckel; e as fibras da seção *epistegalis* se inserem dorsalmente ao tendão mandibular.

Por sua vez, a seção *rictalis* não apresenta subdivisões aparentes e se origina nos ossos pré-opérculo e quadrado, em suas faces laterais. Em relação ao ponto de inserção, ambas seções se inserem, através de ligação tendinosa, na região posterodorsal da mandíbula, nos ossos ângulo-articular e dentário.

A seção *malaris* não é subdividida e se origina, através de uma aponeurose, nos ossos pré-opérculo, hiomandibular e, diretamente no metapterigoide, nas faces laterais desses ossos. Essa seção se insere na aponeurose intersegmentar do tendão mandibular, através do bem desenvolvido tendão subocular.

A seção *segmentum mandibularis* apresenta origem sobre o tendão subocular, sobre a seção *malaris*, e também sobre o tendão que encobre a seção *rictalis*. Em relação ao ponto de inserção, essas fibras musculares se inserem dorsalmente ao tendão mandibular, nos ossos dentário e ângulo-articular.

Figura 26. Musculatura cefálica de *Mylossoma duriventre*, LIRP 14041 (129,28 mm CP); **A)** musculatura cefálica superficial, vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar a visualização; **B)** musculatura adutora superficial e hemimandíbula esquerdas, vista lateral **C)** seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula esquerdas, asterisco indica o ponto de inserção do músculo *Intermandibularis*, vista medial.

Mandíbula, maxila e dentição de *Acnodon senai*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 27 quando me refiro à mandíbula, ossos e dentes associados; e na Figura 28 quando me refiro à maxila e pré-maxila e dentes associados.

A decisão de nomear o primeiro dente mandibular como dente 2 e não como dente 1, correspondente ao dente sinfisiano em *Piaractus* e *Mylossoma*, foi baseada nas relações topográficas de forma geral do dente 2. Evidentemente, o dente 2 de *A. senai* se assemelha mais, tanto em aspectos topográficos quanto em aspectos anatômicos, ao dente 2 dos gêneros citados anteriormente. Por esses motivos, esse dente é nomeado aqui como dente 2. Ressalto já nesse momento, que isso trará mais complicações no caso das piranhas pertencentes aos gêneros *Pygocentrus*, *Serrasalmus* e *Catoprion*, no entanto, a comparação permanece também lá. Obviamente, estudos de cunho ontogenético e genético, podem dar melhores embasamentos e, até mesmo, refutar tal colocação. No entanto, estudos com essa abordagem fogem ao escopo do presente trabalho. Na discussão do presente trabalho isso será abordado de maneira mais detalhada.

A. senai possui cinco dentes dispostos em uma única série no dentário, não possuindo o dente sinfisiano (1). O primeiro dente (dente 2), e maior deles, é alargado em sua base e bicuspidado, sendo a cúspide posterior mais pronunciada, formando uma borda cortante. Os dois dentes subsequentes (3 e 4) também são incisiviformes apresentando, no entanto, apenas uma cúspide. Estes dentes também apresentam uma borda cortante em sua face labial. Por fim, os dois últimos dentes (5 e 6), são estruturalmente de tamanho reduzido, formando uma coroa basicamente arredondada. É válido ressaltar que existe, pelo menos no quarto dente, existe uma pequena cúspide central.

Grosso modo, a disposição geral da maxila e pré-maxila de *A. senai* se assemelha àquelas de *P. brachypomus* (Figura 22) e *M. duriventre* (Figura 24). O processo ascendente é tão alongado quanto o processo horizontal, sendo o processo ascendente disposto na porção anterior do processo horizontal. Em relação à disposição angular, o ângulo interno formado entre os ossos maxila e pré-maxila é de aproximadamente 130°, assemelhando-se mais, nesse aspecto, à condição presente em *P. brachypomus*.

Com relação à dentição pré-maxilar, *A. senai* possui sete dentes dispostos em duas séries no pré-maxilar. A série externa é composta por três dentes incisiviformes anteriores (2,4 e 5) unicuspidados de base alargada, com a borda cortante voltada posteriormente, para o interior da cavidade bucal, sendo o primeiro dente maior que os dois posteriores. O quarto dente da série externa (6) é molariforme, possui base alargada e possui uma borda cortante posicionada na região mediana do dente, voltada em sentido labial. Por último, o último dente (7) da série externa é incisiviforme e reduzido, possuindo a base alargada e uma borda cortante posicionada na região central do dente.

Na pré-maxila de *A. senai*, existe um hiato entre a fileira externa e interna de dentes.

A

B

Figura 27. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de *Acnodon senai*, MZUSP 102339 (107,7 mm CP); **A**) vista lateral; **B**) vista medial.

Figura 28. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de *Acnodon senai*, MZUSP 102339 (107,69 mm CP). **A)** vista medial; **B)** vista lateral; **C)** vista oclusal.

Musculatura adutora de *Acnodon senai*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 29.

A seção *malaris* em *Acnodon senai* é subdividida em uma subseção dorsolateral denominada *malaris* lateral e, também em uma subseção ventromedial denominada *malaris* medial. A seção *malaris* lateral se origina no neurocrânio e no suspensório nos ossos, respectivamente, pterótico e no processo ascendente do hiomandibular. Por sua vez, a subseção *malaris* medial apresenta origem apenas no suspensório, nos ossos hiomandibular, metapterigoide e quadrado. A inserção dessas duas subseções musculares ocorre através do tendão subocular na aponeurose intersegmentar que se liga, via tendão mandibular, principalmente, no osso dentário, anteriormente à cartilagem de Meckel.

Em *Acnodon senai*, a seção *rictalis* da musculatura adutora se origina nos ossos quadrado, hiomandibular e pré-opérculo. Nesse caso, no espécime analisado, a seção *rictalis* apresenta duas subdivisões, sendo a mais dorsal denominada *endorictalis* e sendo, por sua vez, a subseção mais ventral denominada *ectorictalis*. A seção dorsal *endorictalis* se origina unicamente no processo ascendente do pré-opérculo, sendo que algumas de suas fibras mais dorsais se entrelaçam e apresentam origem conjunta com as fibras da seção *malaris*. A seção ventral *ectorictalis* se origina nos ossos quadrado, hiomandibular e pré-opérculo. Com relação ao ponto de inserção, ambas as subseções da seção *rictalis* se ancoram na região posterodorsal da mandíbula, em seu processo coronoide, nos ossos dentário e ângulo-articular.

A seção *stegalis* da musculatura adutora aparentemente não é subdividida, se origina nos ossos hiomandibular e metapterigoide, apenas no suspensório, e se insere na aponeurose intersegmentar, dorsalmente e ventralmente ao tendão mandibular.

O *segmentum mandibularis* do músculo *adductor mandibulae* se origina na aponeurose que encobre a seção *stegalis*, na aponeurose intersegmentar, e se insere medialmente na mandíbula, diretamente nos ossos dentário e ângulo-articular, em posição dorsal ao tendão mandibular.

Figura 29. Musculatura cefálica de *Acnodon senai*, MZUSP 102339 (107,7 mm CP); **A)** musculatura cefálica superficial, vista lateral esquerda; **B)** seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula direitas, vista medial; **C)** musculatura adutora superficial e hemimandíbula direitas, vista lateral.

Mandíbula, maxila e dentição de *Utia ritichthys sennaebregai*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 30 quando me refiro à mandíbula, ossos e dentes associados; e na Figura 31, quando me refiro à maxila e pré-maxila e dentes associados.

O processo ascendente da pré-maxila é tão alongado quanto o processo horizontal, sendo o processo ascendente disposto anteriormente processo horizontal.

U. sennaebregai apresenta sete dentes no pré-maxilar, sendo cinco na série externa (dentes 2,4,5,6 e 7) e dois na série interna (dentes 1e 3). Os dentes da série externa apresentam forma incisiviforme, sendo os três primeiros unicuspidados de base mais larga que a coroa dentária, e os dois últimos bicuspídados de base aproximadamente de mesmas dimensões que a coroa, possuindo uma concavidade em suas regiões medianas. Os três primeiros dentes (2, 4 e 5) apresentam a borda cortante localizada na face labial do dente e com a cúspide voltada para o interior da cavidade bucal, enquanto os dois últimos dentes (6 e 7) apresentam a borda cortante posicionada na região mediana dentária. Os dentes da série interna (1 e 3) são semelhantes aos dentes mais posteriores da série externa, sendo bicuspídados de base tão larga quanto a coroa dentária.

A disposição da mandíbula de *U. sennaebregai* apresenta algumas semelhanças àquela de *P. brachypomus*, *M. duriventre* e *A. senai*, sendo relativamente curta. No entanto, quando a boca está fechada, a mandíbula se posiciona de forma praticamente alinhada em relação à borda anterior da pré-maxila, caracterizando o tipo de boca terminal.

O dentário de *U. sennaebregai* possui duas séries de dentes, sendo a série externa composta por cinco dentes (2, 3, 4, 5 e 6) e a interna por um único dente localizado próximo à sínfise mandibular, totalizando seis dentes no dentário. O dente da série interna, ou sinfisiano (1), é unicuspidado, com a cúspide voltada posteriormente, e apresenta a base mais larga que a coroa. Os dentes da série externa são de diferentes formas, sendo que os três mais anteriores (2, 3 e 4) possuem bases alargadas e bordas cortantes, típico de dentes incisiviformes. Esses três primeiros dentes são bicuspídados, sendo a cúspide posterior mais baixa nos dentes 2 e 3 da série externa e mais alta no primeiro dente da série externa. Por sua vez, o quarto dente (5) é reduzido, mas também apresenta base alargada e bordas

cortantes. Por último, o quinto dente (6) é muito reduzido e apresenta a base com o mesmo tamanho da coroa, sendo que as bordas desse dente também são cortantes.

Figura 30. Ossos pré-maxilar e maxilar esquerdos e dentição de *Utiaritchthys sennaebregai*, LIRP 14043 (172,4 mm CP). **A)** vista medial; **B)** vista lateral; **C)** vista oclusal.

Figura 31. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de *Utaritchthys sennaebagai*, LIRP 14043 (172,4 mm CP); **A)** vista lateral; **B)** vista medial.

Musculatura adutora de *Utaritchthys sennaebagai*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 32.

A seção *ricialis* é subdividida em uma porção ventrolateral denominada *ectoricialis* e em outra subseção dorsomedial denominada *endoricialis*. A subseção *ectoricialis* se origina nos ossos quadrado e pré-opérculo e se insere, através de um tendão no processo coronoide da mandíbula, nos ossos ângulo-articular e, principalmente, no osso dentário. A subseção *endoricialis* se origina nos ossos pré-opérculo, em seu processo ascendente, e hiomandíbula, e se insere, através de um tendão posicionado medialmente à subseção *ectoricialis*, no processo coronoide da mandíbula, nos ossos dentário e ângulo-articular.

A seção *malaris* não é subdividida e se origina nos ossos hiomandibular e metapterigoide, em seu processo posterodorsal. Essa seção se insere, através do tendão subocular, no tendão mandibular, o qual se insere, principalmente no osso dentário, anteriormente à cartilagem de Meckel.

A seção *stegalis* é subdividida em *substegalis* e *epistegalis*. A subseção *epistegalis* se origina, principalmente, no processo dorsolateral do metapterigoide e no processo ventral do hiomandibular e se insere, através de um tendão, ventralmente ao tendão mandibular. Por sua vez, a subseção *substegalis* se origina na face lateral do quadrado e, possivelmente, no osso simplético. Inserção da subseção *substegalis* ocorre na aponeurose intersegmentar que converge no tendão mandibular.

O *segmentum mandibularis* se origina sobre a subseção *epistegalis* e também sobre o tendão mandibular e se insere, através de um tendão acessório, no osso dentário e também diretamente no osso ângulo-articular.

Figura 32. Musculatura cefálica de *Utaritchthys sennaebregai*, LIRP 14043 (172,4,4 mm CP); **A)** musculatura cefálica superficial, vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar a visualização; **B)** seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula esquerdas, asterisco corresponde ao ponto de inserção do músculo *intermandibularis*, vista medial; **C)** musculatura adutora superficial e hemimandíbula esquerdas, vista lateral.

Mandíbula, maxila e dentição de *Metynnis maculatus*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 33 quando me refiro à mandíbula, ossos e dentes associados; e na Figura 34 quando me refiro à maxila e pré-maxila e dentes associados.

A disposição mandibular de *M. maculatus* é muito semelhante àquela encontrada em *U. sennaebragai*. A mandíbula de *M. maculatus* é relativamente curta, e, quando a boca está completamente fechada, se posiciona de maneira aproximadamente alinhada com a borda anterior da pré-maxila, caracterizando o tipo de boca terminal.

M. maculatus apresenta cinco dentes dispostos em duas séries no dentário, sendo a série interna composta apenas pelo dente sinfisiano (1). Este dente é pontiagudo e voltado posteriormente. Por sua vez, os dentes da série externa (2, 3, 4 e 5) são compostos por quatro dentes incisiviformes, achatados em sentido labiolingual, de tamanho e formas variadas. O primeiro deles (2) é tricuspíado e envolve parcialmente o dente sinfisiano, possuindo uma base alargada. Os dentes três e quatro são bicuspíados, formando uma borda cortante e serrilhada, e possuem a base larga. O quarto dente da série externa (5) é reduzido e também incisiviforme, reduzido e possui a base menos alargada que a coroa dentária.

De maneira geral, a disposição geral da maxila e pré-maxila de *M. maculatus* se assemelha àquelas das espécies de pacus acima descritas. Também neste caso, o processo ascendente é tão alongado quanto o processo horizontal, sendo o processo ascendente disposto anteriormente sobre o processo horizontal. Em relação ao ângulo interno formado entre os ossos maxila e pré-maxila, *M. maculatus* apresenta aproximadamente um ângulo de 120°, ângulo menor que em todos os casos já mostrados.

M. maculatus possui sete dentes no pré-maxilar, sendo cinco dispostos em uma série externa (2, 4, 5, 6 e 7) e dois em uma série interna (1 e 3). Os três primeiros dentes da série externa (2, 3 e 4) são reduzidos, unicuspidados, possuem base larga e formam uma borda cortante disposta na face labial dentária. Por sua vez, os dois últimos dentes da série externa (6 e 7) e os dois dentes da série interna (1 e 3) são dentes molariformes típicos, possuindo uma concavidade central muito evidente.

Figura 33. Hemimandíbula esquerda e dentição mandibular de *Metynnis maculatus*, LIRP 10124 (96,6 mm CP); **A**) vista medial; **B**) vista lateral.

Figura 34. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de *Metynnis maculatus*, LIRP 10124 (102,9 mm CP). **A)** vista medial; **B)** vista lateral; **C)** vista oclusal.

Musculatura adutora de *Metynnis maculatus*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 35.

A seção *rictalis* não é subdividida e se origina nos ossos pré-opérculo e quadrado. A inserção dessa seção ocorre no processo coronoide da mandíbula, através de uma ligação tendinosa, nos ossos dentário e ângulo-articular.

Por sua vez, a seção *malaris* se divide em *malaris* medial e *malaris* lateral, ambas as subseções se originando no suspensório, nos ossos hiomandibular, metapterigoide e simplético, enquanto a inserção dessa seção como um todo ocorre na aponeurose intersegmentar, através do tendão subocular. Anteriormente, se insere principalmente no osso dentário, anteriormente à cartilagem de Meckel, através do tendão mandibular.

A seção *stegalis* é subdividida em *epistegalis* e *substegalis*, sendo que a primeira, mais dorsal, se origina dorsalmente no metapterigoide, enquanto que a segunda se origina ventralmente nesse mesmo osso e, também no quadrado. A subseção *substegalis* se insere ventralmente na aponeurose intersegmentar que, anteriormente, converge para o tendão meckeliano e se ancora no osso coronomeckeliano, sobre o ângulo-articular. Por sua vez, a seção *epistegalis* se insere dorsalmente na aponeurose intersegmentar que, anteriormente a esse ponto, converge no tendão mandibular.

A seção *segmentum mandibularis* se origina dorsalmente sobre a subseção *epistegalis* e na aponeurose intersegmentar e se insere dorsalmente ao tendão mandibular, nos ossos dentário e ângulo-articular, no processo coronoide mandibular.

Figura 35. Musculatura cefálica de *Metynnis maculatus*, LIRP 10124 (96,6 mm CP); **A)** musculatura cefálica superficial, vista lateral esquerda; **B)** seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula direitas, vista medial; **C)** musculatura adutora superficial e hemimandíbula direitas, vista lateral.

Mandíbula, maxila e dentição de *Catoprion mento*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 36 quando me refiro à mandíbula, ossos e dentes associados; e na Figura 37 quando me refiro à maxila e pré-maxila e dentes associados.

A conformação mandibular de *C. mento* difere muito daquelas mostradas até o momento. Nessa espécie a mandíbula é relativamente alongada e, quando a boca está inteiramente fechada, se posiciona anteriormente à borda anterior da pré-maxila, caracterizando o tipo de boca supraterminal, ou prognata.

C. mento possui seis dentes cônicos ou mamiliformes dispostos em uma fileira irregular no dentário. Todos os dentes apresentam base alargada em relação à coroa dentária. Os dois primeiros dentes (2 e 3) possuem três cúspides, sendo a cúspide central muito mais desenvolvida que as cúspides laterais, formando uma estrutura cônica e pontiaguda. O terceiro dente (4) é bicuspidado, sendo a cúspide anterior muito reduzida e a posterior semelhante à central dos primeiros dentes, sendo voltada em sentido labial. O quarto dente (5) é reduzido e unicuspidado, muito semelhante em forma aos dentes 6 e 7, sendo que estes dois últimos possuem maior tamanho.

De maneira geral, a disposição geral da maxila e pré-maxila de *C. mento* também é bem diferenciada das estruturas vistas até o momento. O processo ascendente menos alongado que o processo horizontal, sendo o processo ascendente disposto na porção anterior do processo horizontal. Com respeito à angulação existente entre os ossos, o ângulo interno formado entre os ossos maxila e pré-maxila é maior que 150°.

Quanto à dentição, o pré-maxilar de *C. mento* possui cinco dentes, também de aspecto mamiliforme e cônico, dispostos em duas fileiras irregulares e distintas da condição vista nos grupos descritos até o momento. Os dentes dois e quatro são mamiliformes, bicuspidados, de base alargada, muito semelhantes aos dentes do dentário. Esses dentes são voltados para o lado externo da boca e pertencem a fileira externa. Já os dentes 1,3 e 5 são unicuspidados e menores que os dentes citados anteriormente e pertencem a fileira interna de dentes.

Figura 36. Hemimandíbula direita e dentição mandibular de *Catoprion mento*, MZUSP 8451 (39,8 mm CP); **A**) vista lateral; **B**) vista medial.

Figura 37. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de *Catoprion mento*, MZUSP 8551 (65,3 mm CP). **A)** vista lateral; **B)** vista medial.

Musculatura adutora de *Catoprion mento*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 38.

Em *C. mento*, a seção *rictalis* é reduzida, não apresenta subdivisões evidentes e se origina em posição anteroventral nos ossos pré-opérculo e quadrado, se inserindo no processo coronoide da mandíbula, nos ossos dentário e ângulo-articular.

A seção *malaris* também não é subdividida, se origina no pré-opérculo e hiomandibular, em suas bordas anteriores e em suas faces laterais. A inserção dessa seção ocorre na aponeurose intersegmentar, a qual se diferencia anteriormente no tendão mandibular.

A seção *segmentum mandibularis* é reduzida e se origina na aponeurose segmentar e se insere no dentário e ângulo articular, dorsalmente ao tendão mandibular.

A seção *stegalis* se origina em posição anteroventral no suspensório, no osso quadrado e se insere na aponeurose intersegmentar, sendo que essa aponeurose se diferencia anteriormente no tendão meckeliano que se ancora anteriormente no ângulo-articular.

Devo ressaltar, nesse ponto, que os indivíduos analisados nessa espécie, e apenas nela, são aparentemente juvenis. Assim, indivíduos maiores podem, talvez, apresentar algumas diferenças morfológicas não notadas nos indivíduos aqui analisados.

Figura 38. Musculatura cefálica de *Catoprion mento*, MZUSP 8451 (36,6 - 39,8 mm CP); **A)** musculatura cefálica superficial, vista lateral esquerda (39,8 mm CP); **B)** seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula direitas, vista medial (36,6 mm CP); **C)** musculatura adutora superficial e hemimandíbula direitas, vista lateral (36,6 mm CP).

Mandíbula, maxila e dentição de *Serrasalmus maculatus* e *S. elongatus*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 39 quando me refiro à mandíbula, ossos e dentes associados da espécie *S. maculatus*; e na Figura 40 quando me refiro às mesmas estruturas de *S. elongatus*.

A conformação mandibular nas espécies de *Serrasalmus* se assemelha àquela condição presente em *C. mento*. Em *Serrasalmus*, a mandíbula também é relativamente alongada e, quando a boca está totalmente fechada, a mandíbula se posiciona anteriormente à borda anterior da pré-maxila, caracterizando o tipo de boca supraterminal.

O dentário de *Serrasalmus* possui entre sete e oito dentes achatados em sentido labiolingual e dispostos em uma única fileira, formando uma serra contínua. Os quatro dentes mais anteriores (2, 3, 4 e 5) – os dois mais anteriores no caso de *S. elongatus* - são tricuspídeos, sendo a cúspide central maior e as cúspides laterais reduzidas. Os quatro (6, 7, 8 e 9) ou três últimos dentes são menores e não possuem a primeira cúspide existente nos dentes anteriores, sendo, portanto, bicuspídeos. Todos os dentes do dentário de *S. maculatus* apresentam bordas cortantes serrilhadas. Entre os exemplares analisados, um de tamanho maior apresentou a condição de um único dente tricuspídeo no dentário, o mais anterior deles.

Figura 39. Hemimandíbula direita e dentição mandibular de *Serrasalmus maculatus*, LIRP 8010 (89,9 mm CP); **A**) vista lateral; **B**) vista medial.

Figura 40. Hemimandíbula direita e dentição mandibular de *Serrasalmus elongatus*, LIRP 8757 (162,96 mm CP); **A)** vista medial; **B)** vista lateral.

A descrição textual seguinte, onde me refiro à maxila e pré-maxila e dentes associados, pode ser visualizada na Figura 41 para *S. elongatus* e na Figura 42 para *S. maculatus*.

Nas espécies de *Serrasalmus*, o processo ascendente da pré-maxila é menos comprido que o seu processo horizontal, sendo o processo ascendente se dispõe na porção anterior do processo horizontal. Em relação à disposição angular existente entre esses dois ossos, o ângulo interno formado entre os ossos maxila e pré-maxila de *S. maculatus* é maior que 150° , enquanto o mesmo ângulo existente em *S. elongatus* é superior a 165° , caracterizando-se como o maior entre as espécies analisadas.

S. maculatus e *S. elongatus* possuem seis dentes dispostos em uma fileira no pré-maxilar sendo cinco deles bicuspídeos e um deles, o segundo dente, tricuspídeo. O terceiro dente apresenta tamanho reduzido e o último dente possui a

cúspide posterior extremamente alongada. Todos os dentes do pré-maxilar apresentam bordas cortantes e serrilhadas. *S. elongatus* apresenta o primeiro dente do pré-maxilar levemente direcionado anteriormente, sobressaindo-se à pré-maxila, condição não observada em *S. maculatus*.

Figura 41. Ossos pré-maxilar e maxilar esquerdos e dentição de *Serrasalmus elongatus*, LIRP 8757 (162,96 mm CP). **A)** vista medial; **B)** vista lateral.

Figura 42. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de *Serrasalmus maculatus*, LIRP 8010 (89,9 mm CP). **A)** vista lateral; **B)** vista medial.

Musculatura adutora de *Serrasalmus maculatus* e *Serrasalmus elongatus*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 43 para a espécie *S. maculatus* e na Figura 44 para *S. elongatus*.

Em *Serrasalmus maculatus* e em *S. elongatus* a seção *riktalis* não é subdividida e se origina nos ossos quadrado e pré-opérculo, apenas em suas faces laterais. Além disso, algumas fibras de posição mais lateral dessa seção se originam na face medial do terceiro infraorbital. A inserção dessas fibras ocorre dorsalmente ao tendão mandibular, na região mais dorsal da mandíbula, em seu processo coronoide, nos

ossos dentário e ângulo-articular. Algumas de suas fibras mais ventrais se originam no quadrado e se inserem posterodorsalmente ao osso coronomeckeliano.

A seção *malaris* é subdividida em *malaris* lateral e *malaris* medial. A subseção *malaris* lateral se origina nas faces laterais dos ossos pré-opérculo e hiomandibular do suspensório e, também, nos ossos pterótico e parasfenoide, no neurocrânio. A inserção dessa subseção ocorre, através da aponeurose intersegmentar que converge anteriormente no robusto tendão mandibular, o qual se ancora nos ossos dentário e ângulo-articular, em suas regiões medianas, anteriormente à cartilagem de Meckel. As fibras da subseção *malaris* medial se originam nas faces mediais dos ossos pré-opérculo e hiomandibular e também se inserem na aponeurose intersegmentar, no tendão mandibular.

A seção *stegalis*, em *Serrasalmus maculatus*, é claramente subdividida em *epistegalis* e *substegalis*. A subseção ventral *substegalis* se origina nos ossos pré-opérculo medial, em sua região mais ventral, e na face lateral do osso metapterigoide. A subseção *epistegalis* se origina no neurocrânio, nos ossos parasfenoide e pterofenoide. Ambas subseções da seção *stegalis* se inserem na aponeurose intersegmentar, sendo que a *epistegalis* se insere dorsalmente e a *substegalis* se insere ventralmente, onde a aponeurose intersegmentar converge anteriormente formando o tendão meckeliano. Esse tendão se ancora no osso coronomeckeliano, dorsalmente à cartilagem de Meckel.

A subseção *segmentum mandibularis* se origina sobre a seção *epistegalis* e se insere nos ossos dentário e ângulo-articular, no processo coronoide mandibular, dorsalmente ao tendão mandibular.

Figura 43. Musculatura cefálica de *Serrasalmus maculatus*, LIRP 8010 (89,9 mm CP); **A)** musculatura cefálica superficial, vista lateral esquerda; **B)** seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula direitas, vista medial; **C)** musculatura adutora superficial e hemimandíbula direitas, vista lateral.

Figura 44. Musculatura cefálica superficial de *Serrasalmus elongatus*, LIRP 8757 (162,96 mm CP), vista lateral direita, imagem invertida horizontalmente para facilitar a visualização Mandíbula, maxila e dentição de *Pygocentrus nattereri*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 45, quando me refiro à maxila e pré-maxila e dentes associados; e na Figura 46 quando me refiro à mandíbula, ossos e dentes associados.

Em *P. nattereri*, o processo ascendente da pré-maxila é menos alongado que o processo horizontal, sendo o processo ascendente arranjado na porção anterior do processo horizontal. Quanto à angulação existente entre os ossos, o ângulo interno formado entre os ossos maxila e pré-maxila é maior que 155°.

Em relação à dentição do pré-maxilar, *P. nattereri* possui 6 dentes bicuspidados no pré-maxilar sendo que o terceiro dente é reduzido e o último possui a cúspide posterior muito alongada. A condição dessa espécie é muito semelhante àquela das espécies pertencentes ao gênero *Serrasalmus*.

A disposição mandibular de *P. nattereri* muito se assemelha à condição presente nas espécies de *Serrasalmus*. Nessa espécie a mandíbula também é relativamente alongada e, quando a boca está inteiramente fechada, se posiciona anteriormente à borda anterior da pré-maxila, caracterizando o tipo de boca supraterrminal ou prognata.

P. nattereri possui sete dentes dispostos em uma fileira no dentário. O primeiro dente (2) é tricuspíado e os seis dentes posteriores são bicuspidados, sendo a

cúspide posterior mais pronunciada que a posterior em cada dente. Os dentes do dentário formam uma serra contínua onde as cúspides são voltadas em direção posterior.

A

B

Figura 45. Ossos pré-maxilar e maxilar direitos e dentição de *Pygocentrus nattereri*, LIRP 7144 (127,56 mm CP). **A)** vista lateral; **B)** vista medial.

Figura 46. Hemimandíbula direita e dentição mandibular de *Pygocentrus nattereri*, LIRP 7144 (127,56 mm CP); **A**) vista lateral; **B**) vista medial, asterisco corresponde ao ponto de inserção de um dente danificado acidentalmente.

Musculatura adutora de *Pygocentrus nattereri*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 47.

A musculatura cefálica adutora de *P. nattereri* muito se assemelha àquela condição presente nas espécies do gênero *Serrasalmus*.

Pygocentrus nattereri apresenta a seção *malaris* subdividida em *malaris* medial e em *malaris* lateral. A subseção *malaris* lateral se origina no suspensório, nos ossos pré-opérculo e hiomandibular, em suas faces laterais e no neurocrânio, no osso pterótico, sendo que nessa região, a musculatura adutora é parcialmente encoberta, quando em vista lateral, pelo músculo *dilatator operculi*. Por sua vez, a subseção *malaris* medial se origina no osso hiomandibular, em sua face medial que, conforme descrito nas seções anteriores do presente trabalho, juntamente com o pré-opérculo, se projetam lateralmente. A inserção dessas seções musculares ocorre na

aponeurose intersegmentar que, anteriormente, converge no robusto tendão mandibular.

A seção *rictalis* não apresenta subdivisões e se origina nos ossos quadrado, pré-opérculo e, também, no terceiro osso da série infraorbital. A inserção dessa seção muscular ocorre dorsalmente ao tendão mandibular, na região posterodorsal da mandíbula, em seu processo coronoide, nos ossos dentário e ângulo-articular.

A seção *stegalis* apresenta as subdivisões *epistegalis* e *substegalis* e se origina, como no caso de *Serrasalmus*, na face medial do pré-opérculo e hiomandibular, na face lateral do metapterigoide, no quadrado, e nos ossos parasfenoide e pterofenoide do neurocrânio. Essa seção muscular se insere na aponeurose intersegmentar.

A seção muscular *segmentum mandibularis* se origina sobre a seção *rictalis* e se insere dorsalmente ao tendão mandibular, nos ossos dentário e ângulo-articular.

Figura 47. Musculatura cefálica de *Pygocentrus nattereri*, LIRP 7144 (127,56 mm CP); **A)** musculatura cefálica superficial, vista lateral esquerda; **B)** seções profundas da musculatura adutora e hemimandíbula direitas, vista medial; **C)** musculatura adutora superficial e hemimandíbula direitas, vista lateral.

3.1.4. Arcos branquiais

Considerações gerais

Basicamente, os arcos branquiais são formados por séries ósseas pares que se estendem dorsoventralmente, suspensas do neurocrânio. Os ossos mais dorsais dos arcos branquiais, e que os articulam com o neurocrânio, são os faringobranquiais, compostos por quatro pares de ossos que podem ou não apresentar placas dentígeras associadas. Os faringobranquiais se articulam ventralmente com os ossos epibranquiais, compostos por 4 pares. Estes, por sua vez, se articulam ventralmente com os ceratobranquiais, formados por 5 pares de ossos, sendo que o mais posterior deles, o ceratobranquial 5, apresenta uma placa dentígera de formato variado e associada no aspecto dorsal do osso. Os ceratobranquiais, com exceção dos dois últimos, se articulam ventralmente com os três pares de pequenos ossos denominados hipobranquiais, que, por fim, se unem aos basibranquiais na linha mediana ventral craniana. Os basibranquiais podem ou não ser ossificados e portar dentes (Weitzman, 1962; Machado Allison A. , 1986).

A razão numérica que será apresentada nas descrições a seguir corresponde ao parâmetro ecomorfológico de número 44 que é nomeado “forma do rastro branquial médio”, proposto por (Gatz Jr, 1979).

Cesta branquial de *Chalceus epakros*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 48.

Os rastros branquiais de *C. epakros* apresentam a base mais estreita que a porção distal, condição diferente da existente nos Serrasalminidae. Os rastros branquiais de *C. epakros* são relativamente semelhantes em tamanho aos de *Brycon pesu* e possuem a superfície sulcada, sem dentes. A razão entre comprimento e largura do rastro médio é de 5,7.

C. epakros apresenta dentes somente nas placas dentígeras dos elementos faringobranquial 4, 5 e ceratobranquial 5. As placas dentígeras dos elementos faringobranquiais são alongadas e possuem dentes cônicos voltados ventralmente. Por sua vez, a placa do elemento ceratobranquial apresenta dentes semelhantes em forma e direcionados posteriormente.

Figura 48. Cesta branquial de *Chalceus epakros*, MZUSP 7054 (97,1 mm CP); A) dentição associada ao ceratobranchial 5, lado direito, vista dorsal; B) epibranchiais, faringobranchiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; C) rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranchial; Cb: ceratobranchial.

Cesta branquial de *Brycon pesu*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 49.

B. pesu apresenta as placas dentígeras apenas dos elementos ceratobranquial 5 e faringobranquiais 4 e 5. Os dentes dessas placas são cônicos e dirigidos posteriormente, podendo alguns dentes apresentar a extremidade distal recurvada posteriormente. A placa do elemento faringobranquial 5 encobre parcialmente o elemento epibranquial 4.

Os rastros branquiais de *B. pesu* são relativamente curtos, sendo a razão entre comprimento e largura do rastro médio de 1,57. Os rastros branquiais do primeiro arco branquial possuem superfície anterior coberta por mais de 50 dentículos.

Figura 49. Cesta branquial de *Brycon pesu*, LIRP 5962 (73,3 mm CP); **A**) dentição associada ao ceratobranchial 5, lado direito, vista dorsal; **B**) epibranchiais, faringobranquiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C**) rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranquial; Cb: ceratobranchial.

Cesta branquial de *Piaractus brachypomus*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 50.

P. brachypomus apresenta rastros branquiais do primeiro arco branquial alongados, apresentando a razão entre comprimento e largura do rastro médio de 3,4, sendo que o exemplar preparado para a contagem possuía 37 rastros branquiais. Esses rastros são mais compridos na junção entre os elementos ósseos epibranquial 1 e ceratobranquial 1. Em relação à ornamentação fina, esses rastros apresentam numerosos e pequenos dentes pontiagudos ao longo de sua superfície, sendo o número de dentes maior que denticulos 50 por rastro. Essa dentição apresenta maior concentração de dentária na base do rastro branquial que é mais larga que a sua extremidade distal.

Os elementos ceratobranquiais do quinto arco branquial apresentam uma placa dentígera de formato aproximadamente triangular composta por pequenos dentes pontiagudos ou de extremidade curva dirigidos posteriormente. Além disso, também existem placas dentígeras sobre os elementos faringobranquiais 2, 3, 4 e 5, sendo que as placas do quarto e quinto elementos apresentam um formato alongado, diferentemente dos anteriores, encobrendo parcialmente o elemento epibranquial 4.

Figura 50. Cesta branquial de *Piaractus brachypomus*, MZUSP 15200 (110,2 mm CP); **A**) dentição associada ao ceratobranchial 5, lado direito, vista dorsal; **B**) epibranquiais, faringobranchiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C**) rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranchial; Cb: ceratobranchial.

Cesta branquial de *Mylossoma duriventre*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 51.

Com relação às placas dentígeras dos elementos faringobranquiais e ceratobranquial 5, a cesta branquial de *M. duriventre* é muito semelhante àquela de *P. brachypomus*. A cesta branquial de *M. duriventre* difere da de *P. brachypomus* no número de rastros branquiais presentes no primeiro arco branquial. Em *M. duriventre*, o primeiro arco branquial contém 31 rastros branquiais, enquanto em *P. brachypomus* esse número é maior.

Os rastros branquiais de *Mylossoma* são alongados, sendo a razão entre comprimento e largura do rastro médio de 1,9. Os rastros branquiais do primeiro arco branquial possuem mais de 50 dentículos distribuídos em sua superfície anterior.

Figura 51. Cesta branquial de *Mylossoma duriventre*, LIRP 14041 (129,28 mm CP); **A)** dentição associada ao ceratobranchial 5, lado direito, vista dorsal; **B)** epibranchiais, faringobranchiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C)** rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranchial; Cb: ceratobranchial.

Cesta branquial de *Acnodon senai* e *A. normani*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 52.

Os rastros branquiais de *Acnodon* são curtos, sendo a razão entre comprimento e largura do rastro médio de 1,66, e possuem poucos pequenos dentes em sua superfície, consistindo em menos de 50 dentículos. Apenas a base do rastro é ossificada e possui de tamanho reduzido e há uma região distal não ossificada de maior comprimento.

As espécies de *Acnodon* apresentam condição semelhante àquela de *Brycon pesu* e a *Chalceus epakros* com relação as placas dentígeras presentes nos elementos ceratobranquial 5 e faringobranquial 4 e 5. Sendo que, assim como nessas espécies e diferentemente das outras espécies de Serrasalminidae, *A. senai* não possui as pequenas placas dentígeras nos elementos faringobranquiais anteriores.

Figura 52. Cesta branquial de *Acnodon senai*, MZUSP 102339 (107,69 mm CP); **A**) dentição associada ao ceratobranchial 5, lado direito, vista dorsal; **B**) epibranquiais, faringobranchiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C**) rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranchial; Cb: ceratobranchial.

Cesta branquial de *Utiaritchthys sennaebagai*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 53.

U. sennaebagai apresenta condição semelhante a *Acnodon* e *Piaractus*. No entanto, *U. sennaebagai* apresenta uma pequena placa sobre o elemento faringobranquial 3, diferentemente das espécies de *Acnodon*. A placa alongada sobre o elemento faringobranquial 4, na verdade, apresenta-se subdividida aproximadamente em sua região mediana, sendo que a sua porção posterior encobre parcialmente o elemento epibranquial 5.

Os rastros branquiais de *U. sennaebagai* são completamente ossificados, assim como os de *Piaractus*, são alongados, sendo a razão entre comprimento e largura do rastro médio de 4,75, e possuem mais de 50 dentículos em sua superfície.

Figura 53. Cesta branquial de *Utaritchthys sennaebregai*, LIRP 14043 (172,4 mm CP); **A)** dentição associada ao ceratobranchial 5, lado direito, vista dorsal; **B)** epibranchiais, faringobranchiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C)** rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranchial; Cb: ceratobranchial.

Cesta branquial de *Metynnis maculatus*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 54.

M. maculatus apresenta placas dentígeras nos elementos faringobranquiais 2, 3, 4 e 5. As placas dos elementos faringobranquiais anteriores são reduzidas, diferentemente da placa dentígera presente nos elementos faringobranquiais 4 e 5. Estas placas são relativamente alongadas, sendo que a última encobre parcialmente o elemento epibranquial 4.

Os rastros branquiais de *M. maculatus* são alongados, sendo a razão entre comprimento e largura do rastro médio de 2,46. No entanto, a região ossificada dos rastros dessa espécie é somente a base. Com relação aos dentículos em sua superfície, os rastros branquiais de *M. maculatus* apresentam condição semelhante aos representantes de *Acnodon*, possuindo menos de 50 pequenos dentes em seus rastros branquiais.

Figura 54. Cesta branquial de *Metynnis maculatus*, LIRP 10124 (102,9 mm CP); **A**) dentição associada ao ceratobranchial 5, lado direito, vista dorsal; **B**) epibranchiais, faringobranchiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C**) rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranchial; Cb: ceratobranchial.

Cesta branquial de *Catoprion mento*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 55.

Os rastros branquiais de *C. mento* são completamente ossificados, alongados, sendo a razão entre comprimento e largura do rastro médio de 7,4 e possuem mais de 50 pequenos dentículos distribuídos por toda a sua superfície anterior.

Catoprion mento apresenta uma placa dentígera alongada no ceratobranquial 5. Além disso, essa espécie possui placas dentígeras nos faringobranquiais 2, 3 e 4 e 5, sendo as placas dos elementos 4 e 5 alongadas, como nos demais gêneros.

Figura 55. Cesta branquial de *Catoprion mento*, MZUSP 8451(39,4 mm CP); **A**) dentição associada ao ceratobranchial 5, lado direito, vista dorsal; **B**) epibranquiais, faringobranchiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C**) rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranchial; Cb: ceratobranchial.

Cesta branquial de *Serrasalmus maculatus* e *S. elongatus*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 56 para *S. maculatus* e na Figura 57 para *S. elongatus*.

S. maculatus possui uma placa dentígera triangular no elemento ceratobranquial 5 e, também, possui uma pequena placa dentígera no elemento faringobranquial 3 e placas alongadas nos elementos faringobranquiais 4 e 5. Esta última também encobre parcialmente o elemento epibranquial 4. A espécie *S. elongatus* possui dentes nos elementos faringobranquiais 2, 3 e 4, sendo o a quarta placa alongada, como nos demais gêneros. Os dentes faringianos de *S. elongatus* possuem a extremidade distal retorcida e voltada posteriormente.

Os rastros branquiais de *S. maculatus* são curtos, sendo a razão entre comprimento e largura do rastro médio de 1,55 e possuem a sua superfície coberta por mais que 50 dentículos. Por sua vez, os rastros braquiais de *S. elongatus* são relativamente mais curtos, apresentando a razão entre comprimento e largura do rastro médio de 0,81, possuindo, também, mais que 50 dentículos em sua superfície anterior.

Figura 56. Cesta branquial de *Serrasalmus maculatus*, LIRP 8012 (80,9 mm CP); **A**) dentição associada ao ceratobranchial 5, lado direito, vista dorsal; **B**) rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobranquial; Cb: ceratobranchial.

Figura 57. Cesta branquial de *Serrasalmus elongatus*, LIRP 8757 (165,14 mm CP); **A)** dentição associada ao ceratobrânquial 5, lado direito, vista dorsal; **B)** epibrânquiais, faringobrânquiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C)** rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal. Fb: faringobrânquial; Cb: ceratobrânquial.

Cesta branquial de *Pygocentrus nattereri*

A descrição textual da seção que segue pode ser visualizada na Figura 58.

Os rastros branquiais do primeiro arco de *P. nattereri* são curtos, sendo a razão entre comprimento e largura do rastro médio de 1,05 e possuem pequenos e numerosos, sendo o número maior que 50, dentes de aspecto cônico e dirigidos posteriormente cobrindo toda a sua superfície.

P. nattereri apresenta condição muito semelhante a *P. brachypomus* em relação à dentição faringiana, estando presentes as placas dentígeras dos elementos faringobranquiais 2, 3 4 e 5 e, também a placa dentígera sobre o elemento ceratobranquial 5. Uma diferença notável observada entre *Pygocentrus* e os demais gêneros de Serrasalminidae é a presença de placas dentígeras de formato aproximadamente arredondado sobre os elementos basibranquiais em *P. nattereri*. Essa espécie apresenta placas com pequenos dentes de número variável e voltados posteriormente sobre os elementos ossificados basibranquial 2 e 3 e, também sobre o elemento cartilaginoso basibranquial 4.

Figura 58. Cesta branquial de *Pygocentrus nattereri*, LIRP 7144 (148,8 mm CP); **A**) dentição associada ao ceratobrânquial 5, lado direito, vista dorsal; **B**) epibrânquiais, faringobrânquiais e dentição faríngea, lado direito, vista ventral; **C**) rastros branquiais do primeiro arco branquial, lado esquerdo, vista dorsal; **D**) dentição associada aos basibrânquiais. Fb: faringobrânquial; Cb: ceratobrânquial; Bb: basibrânquial.

3.2. Esplancnologia

Considerações gerais

Segundo Alonso e colaboradores (2015), que realizaram um estudo relacionado com a macroanatomia do tubo digestório de espécies pertencentes à família Characidae e a utilização desses caracteres anatômicos em análises filogenéticas, o tubo digestório das espécies por eles analisadas consistiu de um esôfago na região mais anterior do tubo, seguido por um estômago curvado em direção anteroventral, continuado por um intestino retorcido na região mais posterior do trato digestório. A região mais anterior do intestino apresenta um número variável de cecos pilóricos e que apresentam variações quanto à sua disposição em relação ao estômago, sendo a porção distal dos cecos sempre direcionada para a região caudal.

Tubo digestório de *Chalceus epakros*

O tubo digestório de *C. epakros* (Figura 59) consiste em um esôfago relativamente curto, limitado anteriormente pela cesta branquial, mais precisamente pelo septo transversal. O esôfago é seguido por um estômago recurvado anteriormente, em forma aproximada de “J”, composto pelas regiões cárdica, fúndica e pilórica, que não diferem muito em proporções entre si. O estômago e o esôfago ocupam aproximadamente o terço anterior da cavidade peritoneal, não ultrapassando a extremidade distal das nadadeiras peitorais e nem atingindo a nadadeira pélvica. O estômago é seguido pelo intestino pilórico que, possui em média nove cecos pilóricos digitiformes, relativamente alargados e alongados, de base tão larga quanto a extremidade distal, distribuídos entre os lados direito e esquerdo do tubo digestório, sempre dirigidos posteriormente. O intestino pilórico é seguido pelo intestino em si que, aproximadamente na altura da região distal da nadadeira peitoral curva-se anteriormente, e segue para o lado esquerdo estomacal. Nessa região, aproximadamente na região média estomacal, o intestino curva-se novamente, em sentido posterior, e segue como um tubo reto e indistinto até a abertura anal, a qual se abre anteriormente à nadadeira anal.

Com relação às proporções médias, entre as subdivisões esôfago, estômago e intestino, segundo as medidas realizadas, o esôfago de *C. epakros* possui proporções entre 2,6 e 2,8% do comprimento total do tubo digestório. Por sua vez, o estômago

possui proporções entre 22 e 26,8% do comprimento total do tubo digestório. Por fim, o intestino apresenta proporções entre 70 e 75% do tubo digestório completo.

Figura 59. Disposição geral do tubo digestório de *Chalceus epakros*, LIRP 10534 (141,43 mm CP); Vista lateral direita.

Tubo digestório de *Piaractus brachypomus*

O tubo digestório de *P. brachypomus* (Figura 60) é composto por um esôfago relativamente curto, de estrutura tubular, seguido pelo estômago curvo, também em forma de “J”. O estômago se inicia no estômago cárdico, dorsalmente posicionado e relativamente curto, é seguido pelo estômago fúndico, relativamente alongado e posicionado na região mediana da cavidade peritoneal, sendo que a sua borda posterior atinge o terço anteriormente, em sua porção pilórica que ascende e se liga no intestino pilórico. O intestino pilórico apresenta um elevado número de pequenos cecos digitiformes, muitas vezes ramificados, variando entre 57 e 63 cecos terminais. O intestino pilórico é seguido pelo intestino em si, altamente sinuoso, o qual se curva anteriormente, passando ao lado esquerdo estomacal e terminando na abertura anal, anteriormente à nadadeira anal. Em vista lateral esquerda, o intestino ocupa quase totalmente a cavidade peritoneal.

Em relação às proporções, o esôfago compreende aproximadamente 2 e 3% do comprimento total do tubo digestório. Por sua vez, o estômago corresponde à aproximadamente 17 a 20 % do tubo digestório completo. Por fim, o intestino é bem longo e compreende proporções entre 76 e 79,5% do tubo digestório completo.

Figura 60. Disposição geral do tubo digestório de *Piaractus brachypomus*, MZUSP 15201 (99,5 mm CP); Vista lateral direita.

Tubo digestório de *Mylossoma duriventre*

O tubo digestório de *M. duriventre* (Figura 61) não difere muito daquele de *P. brachypomus*. No caso de *M. duriventre*, o esôfago também é tubular e curto, compreendendo cerca de 2 a 2,5% do comprimento total do tubo digestório. O estômago é grande, compreendendo proporções entre 13 e 15% do comprimento total do tubo digestório, e ocupa aproximadamente dois terços da região mediana da cavidade peritoneal, quando em vista lateral esquerda, sendo que a sua borda posterior quase atinge a altura da extremidade distal da nadadeira pélvica. O esôfago é seguido pelo estômago cárdico relativamente alongado e recurvado anteriormente na junção deste com a região fúndica estomacal. O estômago fúndico é relativamente curto e é seguido pelo estômago pilórico que ascende e se liga no intestino pilórico. O intestino pilórico possui entre 15 e 17 cecos pilóricos alongados e relativamente finos,

distribuídos de maneira desigual entre os seus dois lados esquerdo e direito. O intestino pilórico é seguido pelo intestino extremamente alongado e sinuoso que ocupa quase totalmente a cavidade peritoneal, quando em vista lateral esquerda. O intestino segue até a abertura anal onde se abre, anteriormente à nadadeira anal. O intestino completo proporcionalmente alongado, compreendendo de 82 a 84% do comprimento total do tubo digestório.

Figura 61. Disposição geral do tubo digestório de *Mylossoma duriventre*, LIRP 14041 (154,63 mm CP); Vista lateral direita.

Tubo digestório de *Acnodon senai*

O tubo digestório de *A. senai* (Figura 62) é composto por um esôfago tubular e curto, compreendendo de 2,8 a 4,9% do comprimento total do tubo digestório. O esôfago é seguido pelo estômago recurvado anteriormente que compreende em sua totalidade 11,2 a 12,8% do comprimento total do tubo digestório, ocupando a metade

anterior da cavidade peritoneal e não atingindo a origem da nadadeira pélvica. O estômago também possui as regiões cárdica, fúndica e pilórica que não diferem muito em proporções entre si. O estômago é seguido pelo intestino pilórico, que possui entre 9 e 11 cecos pilóricos de formato digitiforme, dirigidos posteriormente, que são relativamente largos e curtos. O intestino é relativamente alongado, compreendendo entre 83,7 e 84,4% do comprimento total do tubo digestório. O intestino, quando em vista lateral esquerda, ocupa quase totalmente a cavidade peritoneal.

Figura 62. Disposição geral do tubo digestório de *Acnodon senai*, MZUSP 102339 (107,7 mm CP); Vista lateral direita.

Tubo digestório de *Utiaritichthys sennaebagai*

O tubo digestório de *U. sennaebagai* (Figura 63) é composto por um esôfago tubular e curto, compreendendo 0,5 e 1,7% do comprimento total do tubo digestório. Posteriormente ao esôfago há o estômago que abrange 10,9 a 12,5% do comprimento total do tubo digestório, e ocupa aproximadamente a metade anterior da cavidade peritoneal, não atingindo a origem da nadadeira pélvica. Esse estômago é subdividido

nas porções cárdica, fúndica e pilórica, que não diferem muito em proporções entre si. O estômago é seguido pelo intestino pilórico que apresenta de 16 a 18 cecos pilóricos, distribuídos desigualmente entre os lados direito e esquerdo do tubo digestório, sendo alguns deles, extremamente alongados e delgados. O intestino pilórico segue no intestino propriamente dito, o qual é alongado e sinuoso, ocupando, quando em vista lateral esquerda, quase completamente a cavidade peritoneal. O intestino se abre no ânus, anteriormente à nadadeira anal. Com relação às proporções, o intestino completo é relativamente alongado, compreendendo entre 85,6 a 87,4% do comprimento total do tubo digestório.

Figura 63. Disposição geral do tubo digestório de *Utaritchthys sennaebregai*, LIRP 14043 (172,4 mm CP); **A)** Vista lateral direita; **B)** Vista lateral esquerda.

Tubo digestório de *Metynnis maculatus*

O tubo digestório de *M. maculatus* (Figura 64) é composto por um esôfago tubular e curto, compreendendo de 0,9 a 1,9% do comprimento total do trato digestório. O esôfago é seguido pelo estômago, que ocupa, em sentido horizontal, quase aproximadamente 75% da cavidade peritoneal, atingindo a altura da nadadeira pélvica. O estômago é fisicamente grande e volumoso, mas relativamente curto, compreendendo entre 7,6% e 10,3% do comprimento total do tubo digestório. O estômago pode ser subdividido em porções cárdica, fúndica e pilórica e essas regiões não diferem muito em proporções entre si. O estômago é seguido pelo intestino pilórico que possui entre 12 e 14 cecos pilóricos distribuídos desigualmente entre os lados do tubo digestório, sendo esses cecos pilóricos delgados e alongados, sempre dirigidos posteriormente. O intestino é extremamente alongado, sinuoso e compreende entre 87,8% a 91,5% do comprimento total do tubo digestório. Quando em vista lateral esquerda, o intestino ocupa quase totalmente a cavidade peritoneal.

Figura 64. Disposição geral do tubo digestório de *Metynnis maculatus*, LIRP 10124 (102,9 mm CP); Vista lateral direita.

Tubo digestório de *Serrasalmus maculatus*

O tubo digestório de *S. maculatus* (Figura 65) é composto por um esôfago tubular e curto, que compreende entre 2,9% e 4,6% do comprimento total do tubo digestório. O esôfago é seguido por um volumoso e alongado estômago, que compreende entre 22% e 30,4% do comprimento total do tubo digestório, quase atingindo a altura da extremidade distal da nadadeira pélvica, ocupando quase 80% da cavidade peritoneal, em sentido horizontal. Esse estômago apresenta a região fúndica relativamente maior que as regiões cárdica e pilórica. O estômago é seguido pelo intestino pilórico, que possui entre 13 e 14 cecos pilóricos, relativamente robustos

e alongados, sempre dirigidos posteriormente. O intestino completo é relativamente curto, compreendendo entre 65,9% e 73,4% do comprimento total do trato digestório.

Figura 65. Disposição geral do tubo digestório de *Serrasalmus maculatus*, LIRP 8010 (89,9 mm CP); Vista lateral direita.

Tubo digestório de *Serrasalmus elongatus*

O trato digestório de *S. elongatus* (Figura 66) é composto por um esôfago curto e tubular, que compreende entre 1,5% e 5,3% do comprimento total do tubo digestório. O esôfago é seguido pelo estômago extremamente alongado, que compreende entre 33,7% e 41,8% do tubo digestório completo. Esse estômago possui a região fúndica visivelmente mais alongada que as regiões cárdica e pilórica, sendo que a região fúndica ultrapassa a altura da extremidade distal da nadadeira pélvica e quase atinge a abertura anal. O estômago é seguido pelo intestino pilórico que possui entre 9 e 13

cecos pilóricos alongados e muito delgados, dispostos de maneira desigual entre os lados esquerdo e direito do tubo digestório. O intestino completo é relativamente curto, representando de 52,9 a 64,8% do comprimento total do tubo digestório.

Figura 66. Disposição geral do tubo digestório de *Serrasalmus elongatus*, LIRP 8757 (162,96 mm CP); Vista lateral direita.

Tubo digestório de *Pygocentrus nattereri*

O tubo digestório de *P. nattereri* (Figura 67) é composto por um esôfago curto, que compreende entre 2% e 4,3% do comprimento total do tubo digestório. O esôfago é seguido por um estômago volumoso, que quase atinge a altura da extremidade distal da nadadeira pélvica, ocupando aproximadamente 75% da cavidade peritoneal, compreendendo entre 22,6% e 43,2% do comprimento total do tubo digestório. O estômago apresenta a região fúndica relativamente maior que as regiões cárdica e pilórica. O estômago é seguido pelo intestino pilórico, que possui de 24 a 26 cecos pilóricos robustos, dispostos de maneira desigual entre os lados direito e esquerdo do tubo digestório. O intestino completo é relativamente curto, compreendendo entre 52,8% e 75,5% do comprimento total do tubo digestório.

Figura 67. Disposição geral do tubo digestório de *Pygocentrus nattereri*, LIRP 7144 (148,8 mm CP); Vista lateral direita

4. Ecomorfologia

4.1. Considerações gerais

Conforme Kohlsdorf e colaboradores (2008), que estudaram lagartos pertencentes à família Tropidurinae, existem fortes correlações entre a dieta e o formato da cabeça nas espécies por eles analisadas. No referido trabalho, os autores comentam que animais com cabeças mais amplas possuem mais possibilidades de ancoragem muscular e isso, conseqüentemente, pode resultar em maiores forças relacionadas à mordida.

Segundo (Schmidt-Nielsen, 2010), o endoesqueleto completo dos vertebrados é basicamente um sistema composto por vários sistemas menores de alavancas que envolvem, principalmente, músculos e ossos e as relações entre origens, inserções e articulações existentes. Como o restante do seu esqueleto, o crânio dos peixes – assim como o de outros vertebrados – é um sistema cinético complexo, composto por elementos móveis movimentados por músculos. O sistema de fechamento mandibular corresponde a um sistema de alavancas de classe 3, onde o fulcro é posicionado na região proximal da alavanca, no caso dos peixes entre os ossos quadrado e o ângulo-articular, e a força é, geralmente, aplicada do mesmo lado e mais próxima do fulcro do que este é da carga (extremidade distal da mandíbula) (Westneat, 2003).

Ainda de acordo com (Schmidt-Nielsen, 2010), um músculo é conectado em dois ossos e, através de suas contrações, possibilita a rotação dos ossos entre si, criando o que chamam em física de momento mecânico. O mesmo autor sugere que o osso em movimento age como uma alavanca que fornece uma vantagem mecânica. Conforme já dito, se o ponto de inserção muscular for mais próximo do fulcro, o momento gerado pela contração dessa musculatura será menor, significando que esse sistema de alavanca será capaz de erguer cargas leves e de forma mais rápida localizadas na extremidade óssea livre. De maneira diferente, é válido que em casos de inserção muscular mais distantes da articulação, dadas forças musculares semelhantes, o momento é maior e, conseqüentemente, maiores são as cargas com que este sistema de alavanca será capaz de erguer (Schmidt-Nielsen, 2010). Adaptando isso para o sistema mandibular dos peixes temos que, conforme explicado na seção Ecomorfologia, presente em Material e métodos, razões menores para as

distâncias entre fulcro mandibular e o ponto médio de inserção do tendão mandibular em relação ao comprimento da mandíbula, possibilitam movimentos mais rápidos e de menor força aplicada nos dentes anteriores. Sendo que a aplicação dessa força, gradativamente aumenta em sentido posterior.

De maneira geral, como já dito na introdução, o tubo digestório apresenta forte relação entre o seu comprimento e a dieta das espécies. Desse modo, geralmente, espécies com hábitos carnívoros tendem a apresentar tubos digestórios relativamente mais curtos, enquanto as espécies de hábitos herbívoros tendem a apresentar tubos digestórios relativamente mais alongados (Kapoor, Smit, & Verighina, 1975; Zavala-Camin, 1996; Helfman, Collette, Facey, & Bowen, 2009)

4.2. Crânio

O neurocrânio em Serrasalmidae apresenta uma grande diversidade de formas e proporções que, certamente, são relacionadas ao hábito alimentar e locomotor dos grupos em questão. Conforme observado nas imagens relacionadas às descrições, segundo os dados exibidos na Tabela 4, relativa às medidas morfométricas, e na Figura 68, entre as espécies aqui analisadas, o neurocrânio de *P. nattereri* e *P. brachypomus* possui aspecto mais massivo, sendo as cabeças dessas duas espécies mais alargadas lateralmente, quando comparadas com os demais representantes da família aqui analisados. Isso é resultado, principalmente, da expansão lateral dos ossos componentes do teto e das laterais do neurocrânio, os ossos frontais, parietais, pterótico e esfenótico. Valores altos para essa razão sugerem espécies capazes de ingerir presas relativamente grandes e com a ampliação dos pontos de origem e origem da musculatura do suspensório e adutora.

Com relação à Figura 68, a análise de resíduos não rejeitou a hipótese nula de igualdade entre os resíduos e a distribuição normal, indicando uma distribuição normal para os resíduos.

Figura 68. A) Representação gráfica da largura da cabeça em relação ao comprimento padrão das espécies analisadas de Serrasalminae; as figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vageis. B) Valores do teste de Tukey (abaixo da diagonal) e *valor p* (acima da diagonal) referentes ao gráfico acima. Valores significativos são mostrados em cinza.

Além das variações relacionadas à largura craniana existentes nos Serrasalminae, também existem variações relacionadas com a altura do crânio entre as espécies. Em vista lateral, o crânio dos Serrasalminae, assim como o dos Characiformes em geral, apresenta formato aproximadamente triangular, sendo o ápice desse triângulo voltado anteriormente e a sua base voltada posteriormente, se posicionando, se traçarmos uma linha imaginária, aproximadamente na borda posterior do opérculo. Como é possível observar no gráfico a seguir e na tabela de relacionada à morfometria (Tabela 4), o crânio de *P. brachypomus* apresenta maior altura que quase todas as espécies aqui analisadas, exceto quando comparado com aqueles de *P. nattereri* e *C. mento*. Por sua vez, as espécies *S. elongatus*, *U. sennaebregai* e *A. senai* apresentam crânio relativamente mais achatado dorsoventralmente.

Com relação à Figura 69 a análise de resíduos não rejeitou a hipótese nula de igualdade entre os resíduos e a distribuição normal, indicando uma distribuição normal para os resíduos.

B

	<i>P. brachypomus</i>	<i>M. duriventre</i>	<i>A. senai</i>	<i>U. sennaebregai</i>	<i>M. maculatus</i>	<i>C. mento</i>	<i>S. maculatus</i>	<i>S. elongatus</i>	<i>P. nattereri</i>
<i>P. brachypomus</i>		0,02761	0,0001789	0,0001758	0,008562	0,06623	0,012	0,0001734	0,8609
<i>M. duriventre</i>	5,38		0,02193	0,01108	0,9995	0,9999	1	0,0002115	0,3662
<i>A. senai</i>	10,92	5,542		1	0,06836	0,008853	0,04966	0,1026	0,0003312
<i>U. sennaebregai</i>	11,4	6,016	0,4743		0,03552	0,004475	0,02551	0,1853	0,0002547
<i>M. maculatus</i>	6,194	0,8142	4,727	5,202		0,9786	1	0,0002785	0,1475
<i>C. mento</i>	4,751	0,6292	6,171	6,645	1,443		0,9929	0,0001829	0,6206
<i>S. maculatus</i>	5,96	0,5804	4,961	5,435	0,2337	1,21		0,0002499	0,1955
<i>S. elongatus</i>	15,34	9,962	4,42	3,946	9,148	10,59	9,381		0,0001735
<i>P. nattereri</i>	2,06	3,32	8,861	9,336	4,134	2,691	3,9	13,28	

Figura 69. A) Representação gráfica da altura da cabeça em relação ao comprimento padrão das espécies analisadas de Serrasalminae; as figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vageis. B) Valores do teste de Tukey (abaixo da diagonal) e *valor p* (acima da diagonal) referentes ao gráfico acima. Valores significativos são mostrados em cinza.

A variação do comprimento craniano em relação ao comprimento padrão, conforme mostrado na Figura 71, de maneira geral, indicou um crânio mais alongado em *Piaractus*, e das piranhas pertencentes aos gêneros *Serrasalmus* e *Pygocentrus*. Existe uma sobreposição entre as espécies *S. maculatus* e *C. mento*.

Com relação à Figura 71, a análise de resíduos não rejeitou a hipótese nula de igualdade entre os resíduos e a distribuição normal, indicando uma distribuição normal para os resíduos.

B

	P. brachypomus	M. duriventre	A. senai	U. sennaebregai	M. maculatus	C. mento	S. maculatus	S. elongatus	P. nattereri
P. brachypomus		0,0003599	0,0003594	0,0001744	0,0001753	0,005458	0,2272	0,009694	0,7852
M. duriventre	8,746		1	0,4337	0,5781	0,8015	0,04863	0,643	0,005819
A. senai	8,748	0,001951		0,4345	0,5789	0,8008	0,0485	0,6422	0,005803
U. sennaebregai	11,89	3,14	3,138		1	0,02762	0,0006483	0,01562	0,0002311
M. maculatus	11,54	2,79	2,788	0,3494		0,04514	0,0009782	0,02577	0,0002645
C. mento	6,507	2,24	2,242	5,38	5,03		0,6011	1	0,1322
S. maculatus	3,77	4,976	4,978	8,116	7,767	2,736		0,7651	0,9746
S. elongatus	6,108	2,638	2,64	5,778	5,428	0,3982	2,338		0,2137
P. nattereri	2,285	6,462	6,464	9,601	9,252	4,222	1,485	3,824	

Figura 70. A) Representação gráfica do comprimento cabeça em relação ao comprimento padrão das espécies analisadas de Serrasalminidae. Parâmetro modificado de Gatz (1979). As figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vageis. B) Valores do teste de Tukey (abaixo da diagonal) e valor *p* (acima da diagonal) referentes ao gráfico acima. Valores significativos são mostrados em cinza.

4.3. Arco mandibular

A mandíbula inferior e o focinho apresentam variações dentro dos serrasalmídeos. Grosso modo, conforme podemos observar nas figuras contendo o crânio (presentes na seção 3.1. **Osteologia e miologia: descrições e ilustrações**), na Tabela 4, relacionada à morfometria, e na Figura 71, as piranhas sempre apresentam a mandíbula inferior proporcionalmente mais alongada que os pacus, sendo que no caso das piranhas, a relação proporcional entre o comprimento da mandíbula e o comprimento da cabeça é sempre superior a 40%, enquanto essa mesma relação apresenta valores relativamente menores nos pacus. Além disso, no geral, o comprimento do focinho, em relação ao comprimento total da cabeça, tende a ser menor nas piranhas, havendo, no entanto, sobreposições em alguns casos, principalmente envolvendo *Serrasalmus elongatus* e *Metynnis maculatus*, conforme podemos observar na Figura 72.

Figura 71. Representação gráfica da relação entre comprimento do focinho e comprimento da cabeça nos diferentes exemplares representativos das espécies analisadas de Serrasalminidae. Dados são apresentados em relação ao comprimento padrão.

Com relação à Figura 72, a análise de resíduos não rejeitou a hipótese nula de igualdade entre os resíduos e a distribuição normal, indicando uma distribuição normal para os resíduos.

B

	P. brachypomus	M. duriventre	A. senai	U. sennaebregai	M. maculatus	C. mento	S. maculatus	S. elongatus	P. nattereri
P. brachypomus		0,9914	0,3159	0,9944	0,8421	0,01245	0,09229	0,5324	0,02284
M. duriventre	1,247		0,8085	1	0,3496	0,002111	0,0163	0,1455	0,003804
A. senai	3,467	2,22		0,779	0,02054	0,0002479	0,0007657	0,00669	0,0003066
U. sennaebregai	1,165	0,08118	2,301		0,3785	0,002358	0,01832	0,1608	0,004268
M. maculatus	2,12	3,367	5,587	3,286		0,2159	0,7484	0,9997	0,3407
C. mento	5,935	7,181	9,402	7,1	3,815		0,9795	0,4749	1
S. maculatus	4,502	5,748	7,968	5,667	2,381	1,433		0,9606	0,9979
S. elongatus	2,898	4,145	6,365	4,063	0,7777	3,037	1,604		0,6527
P. nattereri	5,513	6,76	8,98	6,678	3,393	0,4218	1,011	2,615	

Figura 72. A) Representação gráfica do comprimento do focinho em relação ao comprimento da cabeça das espécies analisadas de Serrasalminae; As figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vageis. B) Valores do teste de Tukey (abaixo da diagonal) e valor *p* (acima da diagonal) referentes ao gráfico acima. Valores significativos são mostrados em cinza.

Intimamente relacionado ao comprimento mandibular está a abertura bucal. Apesar de não ter sido possível obter exemplares representativos de todas as espécies aqui analisadas fixados com a boca completamente aberta, para as espécies em que foi possível conseguir essa medida em ao menos para um exemplar, conseguimos notar maior capacidade de abertura bucal nas piranhas, representadas pelas espécies *C. mento*, *S. maculatus*, *S. elongatus*, quando as comparamos com os pacus, representados pelas espécies *M. duriventre* e *U. sennaebregai*.

Figura 73. Representação gráfica da abertura bucal em relação ao comprimento da cabeça encontrados para os Serrasalminidae. Parâmetro modificado de Gatz (1979). As figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ● = durofagia; ▲ = presas vágeis. Número de espécimes: 3 = *C. mento*; 2 = *S. maculatus*, *S. elongatus*, *U. sennaebregai*; 1 = *M. duriventre*.

Do mesmo modo que o comprimento mandibular variou dentre os Serrasalminidae, a posição de inserção do tendão mandibular, principal responsável pelo fechamento da boca, também variou nas espécies analisadas. Uma característica interessante notada neste trabalho foi a possível existência de duas classes de alavancas (segunda e terceira) nas piranhas pertencentes aos gêneros *Serrasalmus*, *Pygocentrus* e *Catoprion*, considerando a presença de dentes tanto anterior quanto posteriormente ao ponto de ancoragem do tendão mandibular na mandíbula inferior. De maneira diferente, as espécies de pacus, pertencentes aos gêneros *Mylossoma*, *Utiaritchthys* e *Metynnis* apresentam basicamente a terceira classe de alavancas na mandíbula, dado que a dentição nessas espécies ocorre somente anteriormente ao ponto de inserção do tendão mandibular. O caso de *Piaractus* e *Acnodon* difere levemente daquele dos demais pacus, sendo que os exemplares representativos analisados aqui das espécies desses gêneros apresentam um pequeno dente disposto posteriormente ao ponto de inserção do tendão mandibular, tal como esquematizado na Figura 74.

A Alavanca classe 1

B Alavanca classe 2

C Alavanca classe 3

D

E

Figura 74. Classes de alavancas presentes nas mandíbulas de Serrasalmidae. A) alavanca classe 1; B) alavanca classe 2; C) alavanca classe 3. Esquema modificado de Westneat (2003). D) hemimandíbula de *Serrasalmus maculatus*; E) hemimandíbula de *Metynnis maculatus*. Legendas: F_{in} = força exercida pelo músculo; F_{out} = força exercida pela carga (presa); *in lever arm* = braço da alavanca entre o fulcro e a força muscular; *out lever arm* = braço da alavanca entre o fulcro e a carga (presa).

Dado o maior comprimento mandibular relativo presente nas piranhas, de forma geral, a vantagem mecânica relacionada ao primeiro dente, posicionado na extremidade distal da mandíbula, é relativamente menor que a vantagem mecânica relativa aos dentes de mesma posição encontrados nos pacus. Conforme podemos observar na Figura 75, as piranhas *S. maculatus*, *S. elongatus* e *C. mento* apresentaram menor vantagem mecânica, enquanto *P. nattereri* apresentou um valor maior para esse parâmetro ecomorfológico. O pacu *M. duriventre* apresentou o menor valor, enquanto *A. senai* apresentou o maior valor. As espécies *M. maculatus*, *U. sennaebregai* e *P. brachypomus*, apresentaram valores intermediários dentre os pacus.

Figura 75. Representação gráfica da vantagem mecânica encontrada para as espécies de Serrasalminidae, considerando apenas a terceira classe de alavancas. As figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vageis. Número de espécimes é um para todas as espécies.

A razão entre a área lateral da musculatura adutora a e área da cabeça como um todo variou dentre os Serrasalminidae. De maneira geral, como esperado, as espécies com alimentação durófaga apresentaram valores maiores para essa razão. Conforme podemos observar na Figura 76, as espécies pertencentes aos gêneros *Serrasalmus* e *Pygocentrus* apresentaram as maiores razões, seguidas pelas espécies dos gêneros *Mylossoma*, *Piaractus*, *Utiaritchthys* e *Acnodon*. Curiosamente,

tendo em vista a proximidade filogenética com as piranhas, as espécies *Catoprion mento* e *Metynnis maculatus* apresentaram valores menores.

Figura 76. Representação gráfica da relação entre área lateral da musculatura adutora e área lateral total da cabeça. Ponto deslocado à direita no gráfico indica a inclusão das seções *stegalis* e *segmentum mandibularis*, visíveis em vista lateral em apenas algumas espécies. Para cada espécie, pontos deslocados à esquerda indicam somente a área das seções *malaris* e *rictalis*, sempre visíveis em vista lateral. As figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vageis. Número de espécimes é um para todas as espécies.

4.4. Arco hiopalatino e região opercular

A maior ornamentação e a expansão de ossos do suspensório, em relação ao padrão encontrado nos grupos externos, está intimamente relacionada com as origens dos ossos relacionados à musculatura adutora. Conforme mostrado nas imagens relativas às descrições anatômicas (3.1. **Osteologia e miologia: descrições e ilustrações**), existem três tipos básicos de suspensórios em Serrasalminidae. O primeiro padrão, encontrado em *Acnodon*, em *Metynnis* e em *Catoprion*, é muito semelhante ao padrão básico encontrado em *Brycon* e em *Chalceus*, onde os ossos não apresentam expansões muito evidentes e a musculatura adutora se origina majoritariamente nas faces laterais dos ossos do suspensório. O segundo deles representa o tipo de suspensório presente nos pacus dos gêneros *Piaractus*, *Mylossoma* e *Utiaritchthys*, no qual a musculatura adutora surge somente das faces laterais do suspensório, onde existe uma projeção dorsoventral da hiomandíbula, podendo ou não a musculatura adutora se originar nos ossos do neurocrânio. Um

outro padrão muito evidente entre os Serrasalminae é aquele encontrado entre as piranhas pertencentes aos gêneros *Serrasalmus* e *Pygocentrus*. Nesses casos, os ossos do suspensório se expandem lateralmente, possibilitando a origem muscular tanto em suas faces laterais quanto em suas faces mediais. Além disso, no caso das duas primeiras espécies, a musculatura é expandida dorsalmente, se originando no neurocrânio. Todas essas modificações anteriormente citadas, em maior grau para o caso das piranhas e em menor para os pacus *Mylossoma*, *Piaractus* e *Utiaritchthys*, evidentemente, aumentam a área disponível para a origem da musculatura adutora.

Além do mencionado anteriormente, agora com relação à musculatura do suspensório, principalmente com respeito aos músculos *adductor arcus palatini* e *levator arcus palatini*, existem dois padrões básicos, altamente correlacionados com sistema ósseo do suspensório presente nos Serrasalminae. O primeiro deles, corresponde ao padrão onde esses músculos não são muito expandidos, sendo que o *levator arcus palatini* se origina na região dorsolateral do neurocrânio e se insere principalmente na face lateral da hiomandíbula, condição presente, de maneira geral, nos pacus pertencentes aos gêneros *Mylossoma*, *Piaractus*, *Acnodon*, com leves modificações em *Metynnis* e em *Catoprion*. Com relação ao músculo *adductor arcus palatini*, o padrão presente nesses gêneros corresponde à expansão anterolateral não muito evidente. O segundo padrão observado corresponde à uma expansão anteroventral do músculo *levator arcus palatini*, possibilitando a sua origem no teto do neurocrânio e no interior da órbita, e a sua inserção tanto na face lateral quanto na face medial da hiomandíbula. Em referência ao músculo *adductor arcus palatini*, o padrão correspondente evidencia a expansão anterolateral desse músculo. Dentre as os exemplares aqui analisados, esse padrão está presente nas espécies de *Serrasalmus* e *Pygocentrus*.

4.5. Arcos branquiais

Com relação ao número de placas dentígeras sobrepostas aos elementos faringobranquiais, existem três padrões básicos em Serrasalminae. O primeiro deles é muito semelhante aquele encontrado nas espécies dos gêneros *Brycon* e *Chalceus*, nas quais existem apenas duas placas dentígeras faringobranquiais, e está presente somente nas espécies aqui analisadas de *Acnodon*, *A. senai* e *A. normani*. Outro padrão existente corresponde ao de *Utiaritchthys*, onde existem somente três placas

dentígeras sobre os elementos faringobranquiais. Por fim, existe um último padrão, onde há quatro placas dentígeras sobre os elementos faringobranquiais, que contempla os demais gêneros analisados: *Piaractus*, *Mylossoma*, *Metynnis*, *Catoprion*, *Serrasalmus* e *Pygocentrus*. Ressalto ainda que a espécie *P. nattereri* apresenta placas dentígeras sobre os elementos basibranquiais.

No que diz respeito à forma geral e comprimento dos rastros branquiais, referentes aos parâmetros 44 e 45 de Gatz (1979), existem os rastros relativamente alongados, de base estreita e com muitos dentículos em sua superfície, condição presente em *Piaractus*, *Mylossoma*, *Utiaritchthys*, *Metynnis* e *Catoprion*. E, também, existem os rastros relativamente curtos e de base alargada presentes em *Acnodon*, *Serrasalmus* e em *Pygocentrus*. Estas duas últimas espécies possuem muitos dentículos na superfície de cada rastro branquial. *Acnodon senai* apresenta poucos dentículos associados a cada rastro branquial.

Na tabela 5, localizada abaixo, sintetizo as principais informações sobre a cesta branquial de Serrasalmidae.

Tabela 5. Resumo das características presentes na cesta branquial de Serrasalmidae. As figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vágeis. Forma do rastro branquial médio corresponde à razão entre o comprimento do rastro e o comprimento de sua base, valores menores indicam rastros mais curtos e/ou de base larga.

	Número de rastros branquiais	Número de placas dentígeras faringobranquiais	Forma do rastro branquial médio
<i>Piaractus brachypomus</i> ■●	37	4	3,40
<i>Mylossoma duriventre</i> ■●	31	4	1,98
<i>Acnodon senai</i> ■●	21	2	1,66
<i>Utiaritchthys sennaebragai</i> ■●	29	3	4,75
<i>Metynnis maculatus</i> ●	21	4	2,46
<i>Catoprion mento</i> ▲●	18	4	7,40
<i>Serrasalmus maculatus</i> ■●▲	23	4	1,55
<i>Serrasalmus elongatus</i> ■●▲	22	4	0,81
<i>Pygocentrus nattereri</i> ■●▲	26	4	1,06

4.6. Tubo digestório

O tubo digestório completo de Serrasalmidae apresentou consideráveis variações em relação às suas proporções, tanto em respeito ao comprimento do tubo

digestório completo em relação ao comprimento padrão, quanto em referência às proporções entre as diferentes partes do tubo digestório. Por exemplo, as espécies *Metynnis maculatus* e *Utiaritchthys sennaebragai*, apresentaram o tubo digestório relativamente mais alongado, sendo que a primeira delas apresentou uma variação muito superior às demais espécies analisadas. Por sua vez, as espécies de piranhas, com exceção de *Serrasalmus maculatus*, apresentaram o tubo digestório relativamente menor que as demais espécies analisadas. *S. maculatus* apresentou sobreposição com *Piaractus brachypomus* e com *Mylossoma duriventre*.

Com relação à Figura 77, a análise de resíduos não rejeitou a hipótese nula de igualdade entre os resíduos e a distribuição normal, indicando uma distribuição normal para os resíduos. No entanto, como é possível observar na Figura 73 B, *Metynnis maculatus*, o qual obviamente apresenta maiores valores, foi retirado da análise de variância, dado que sua variância desigual impossibilitaria a aplicação desse teste paramétrico.

Figura 77. Representação gráfica do comprimento do tubo digestório completo em relação ao comprimento padrão das espécies analisadas de Serrasalmidae; as figuras geométricas

posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vágeis. B) Valores do teste de Tukey (abaixo da diagonal) e *valor p* (acima da diagonal) referentes ao gráfico acima. Valores significativos são mostrados em cinza.

As proporções entre as diferentes regiões do tubo digestório apresentaram variações entre os Serrasalmidae aqui estudados. Conforme podemos notar na Figura 78, o estômago das piranhas dos gêneros *Serrasalmus*, *Pygocentrus* e *Catoprion* são proporcionalmente mais alongados que os estômagos dos pacus em geral. Por outro lado, o intestino dos pacus tende a ser proporcionalmente mais alongado que o das piranhas.

Figura 78. Representação gráfica das proporções entre as regiões do tubo digestório entre as espécies analisadas de Serrasalmidae; as figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vágeis.

O número de cecos pilóricos variou consideravelmente dentre os Serrasalmidae. Conforme podemos observar na Figura 79, a espécie *P. brachypomus* apresentou maior número de cecos pilóricos, seguida pela espécie *P. nattereri*. As demais espécies apresentaram menores variações.

Com relação à Figura 79, a análise de resíduos não rejeitou a hipótese nula de igualdade entre os resíduos e a distribuição normal, indicando uma distribuição normal para os resíduos.

B

	<i>P. brachypomus</i>	<i>M. duriventre</i>	<i>A. senai</i>	<i>U. sennaebregai</i>	<i>M. maculatus</i>	<i>C. mento</i>	<i>S. maculatus</i>	<i>S. elongatus</i>	<i>P. nattereri</i>
<i>P. brachypomus</i>		0,0001734	0,0001734	0,0001734	0,0001734	0,0001734	0,0001734	0,0001734	0,0001734
<i>M. duriventre</i>	25,77		0,0002148	0,9938	0,1614	0,004068	0,2925	0,0006488	0,0003691
<i>A. senai</i>	35,66	9,885		0,0001777	0,0146	0,4209	0,006884	0,9331	0,0001734
<i>U. sennaebregai</i>	24,59	1,185	11,07		0,03343	0,0008366	0,06862	0,0002588	0,001321
<i>M. maculatus</i>	29,83	4,06	5,825	5,245		0,637	1	0,1624	0,0001736
<i>C. mento</i>	32,48	6,712	3,173	7,897	2,652		0,4211	0,9819	0,0001734
<i>S. maculatus</i>	29,31	3,54	6,345	4,725	0,52	3,172		0,08378	0,0001739
<i>S. elongatus</i>	33,89	8,115	1,77	9,3	4,055	1,403	4,575		0,0001734
<i>P. nattereri</i>	17,06	8,713	18,6	7,529	12,77	15,43	12,25	16,83	

Figura 79. A) Representação gráfica do número de cecos pilóricos das espécies analisadas de Serrasalminidae; as figuras geométricas posicionadas antes dos nomes das espécies significam: ● = piscivoria; ● = herbivoria; ● = lepidofagia; ■ = durofagia; ▲ = presas vageis. B) Valores do teste de Tukey (abaixo da diagonal) e *valor p* (acima da diagonal) referentes ao gráfico acima. Valores significativos são mostrados em cinza.

5. Inferências evolutivas

5.1. Considerações gerais

A parcimônia se refere ao princípio da seleção da hipótese mais simples dentre duas ou mais hipóteses que expliquem o mesmo fenômeno. Em um contexto de reconstrução de estados ancestrais, a aplicação do método da parcimônia busca os estados de caráter dentro de um determinado cladograma que minimizem o número de mudanças evolutivas necessárias para explicar os estados observados nos ramos terminais da árvore (Pagel, 1999; Joy, Liang, McCloskey, Nguyen, & Poon, 2016). Os resultados são indicados em forma de círculos coloridos que representam os estados observados. Neste caso, gráficos em forma círculo com mais de uma cor simbolizam a ausência de resolução entre dois ou mais estados.

O método de reconstrução de caráter ancestral por verossimilhança encontra os estados ancestrais que maximizem a probabilidade de os estados de caráter observados evoluírem segundo um modelo estocástico pré-estabelecido de evolução. Para cada nó, esse método encontra a atribuição de caracteres que maximizam a probabilidade do surgimento dos estados de caráter observados nos táxons terminais, permitindo que os estados em todos os outros nós da árvore variem (Pagel, 1999; Joy, Liang, McCloskey, Nguyen, & Poon, 2016). Como já dito, esse método considera um modelo de evolução (MK1 – “*Markov K-state 1 parameter model*”). Os resultados são apresentados em forma de diagrama de círculo onde cada fatia simboliza um estado de caráter e a sua dimensão indica a verossimilhança, ou probabilidade relativa deste em comparação aos demais estados de caráter.

5.2. Alimentação

A reconstrução de caráter ancestral por parcimônia que pode ser observada na Figura 80 (A) recuperou o ancestral de todos os Serrasalminidae como herbívoro. No entanto, não foi possível recuperar de forma conclusiva o tipo alimentar do ancestral que engloba as piranhas pertencentes aos gêneros *Serrasalmus*, *Pygocentrus* e *Catoprion*.

Por sua vez, a reconstrução de caráter ancestral por máxima verossimilhança, que pode ser observada na Figura 80 B, também foi inconclusiva para a determinação do estado de caráter do ancestral das piranhas pertencentes ao gênero *Catoprion*,

Serrasalmus e *Pygocentrus*. Da mesma forma que o caso da reconstrução por parcimônia, a reconstrução por máxima verossimilhança recuperou ancestral de todos os Serrasalmidae como herbívoro.

Figura 80. Filogenia de Serrasalmidae, modificado de (Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014) com reconstrução de caráter ancestral para a dieta. A) reconstrução baseada em parcimônia; B) reconstrução baseada em máxima verossimilhança.

5.3. Mapeamento de caracteres morfológicos

As reconstruções de caráter ancestral relacionada ao comprimento da mandíbula e ao comprimento do focinho que podem ser observados, respectivamente, na Figura 81 A e B, mostraram que o aumento de uma estrutura acompanhou a redução da outra. Além disso, a reconstrução desses caracteres mostrou-se congruente com a reconstrução dos tipos de alimentação.

Figura 81. Filogenia de Serrasalminae, modificado de (Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014) com reconstruções de caracteres ancestrais morfológicos contínuos através do modelo “squared” de parcimônia. A) reconstrução do comprimento da mandíbula em relação ao comprimento da cabeça; B) reconstrução do comprimento do focinho em relação ao comprimento da cabeça.

A reconstrução de caráter ancestral para a posição da boca que pode ser vista na Figura 82 mostrou congruência com os tipos alimentares. As espécies na base da

filogenia apresentam a boca do tipo subterminal e as espécies de posição filogenética derivada apresentam boca supraterrminal.

Figura 82. Filogenia de Serrasalminae, modificado de (Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014) com reconstrução de caráter ancestral através do modelo ordenado de parcimônia para a posição da boca.

A reconstrução de estado ancestral para a área relativa do músculo *adductor mandibulae* em relação à área da cabeça que pode ser observada na Figura 83 mostrou que houveram dois eventos independentes de redução dessa característica em *M. maculatus* e em *C. mento*. Além disso, houve um evento de expansão muscular no ancestral direto das piranhas dos *Serrasalmus* e *Pygocentrus*. Esse padrão,

aparentemente, apresentou-se congruente com a reconstrução dos modos de alimentação.

Figura 83. Filogenia de Serrasalminae, modificado de (Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014) com reconstruções de caracteres ancestrais morfológicos através do modelo “squared” de parcimônia. Reconstrução da do caráter área relativa do músculo *adductor mandibulae* em relação à área da cabeça em vista lateral.

A reconstrução de caráter ancestral relacionado ao número de cecos pilóricos e de rastros branquiais que podem ser observadas na Figura 84 não mostraram um padrão claro e congruente com o padrão alimentar.

Figura 84. Filogenia de Serrasalmidae, modificado de (Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014) com reconstruções de caracteres ancestrais morfológicos contínuos através do modelo “squared” de parcimônia. A) reconstrução do número de cecos pilóricos; B) reconstrução do número de rastros branquiais do primeiro arco.

Figura 85. Filogenia de Serrasalminae, modificado de (Thompson, Bettancur, Lopez-Fernández, & Ortí, 2014) com reconstruções de caracteres ancestrais morfológicos contínuos através do modelo “squared” de parcimônia. A) reconstrução do comprimento do tubo digestório completo em relação ao comprimento padrão; B) reconstrução do comprimento intestinal em relação ao comprimento padrão.

Discussão

Alimentação

Géry (1977) comenta que a condição encontrada em *Catoprion mento* é provavelmente derivada de uma condição semelhante àquela encontrada em espécies carnívoras. Contrário à Géry (1977), Goulding (1980) hipotetiza que a alimentação baseada em escamas e nadadeiras provavelmente seja ancestral no clado que engloba as piranhas. Segundo essa hipótese, o hábito de alimentar baseado em carne de outros peixes surgiu posteriormente durante a evolução do grupo. No entanto, os resultados aqui expostos na Figura 80 referentes à reconstrução de caráter ancestral alimentar baseado em verossimilhança e em parcimônia não corroboram as hipóteses desses autores. Além disso, Correa e colaboradores (2007) também reconstruíram o caráter ancestral alimentação para os Serrasalmídeos sobre a filogenia molecular de Ortí e colaboradores (1996). Neste trabalho, os autores recuperaram o ancestral de todas as piranhas, incluindo a espécie de *Catoprion*, como possivelmente carnívoro. Esses resultados, controversos com o aqui exposto, corroboram a hipótese de Géry (1977).

Com relação ao ancestral de todos os serrasalmídeos, o presente estudo o recuperou como possivelmente herbívoro, tanto através do método de parcimônia quanto por máxima verossimilhança. Por outro lado, o estudo de Correa e colaboradores (2007), somente através da máxima verossimilhança, recuperou o ancestral de todos os Serrasalmidae como possivelmente onívoro. Janovetz (2005), em um estudo de morfologia funcional de *Catoprion mento*, comenta que possivelmente o ancestral dos serrasalmídeos tenha sido predominantemente herbívoro, se alimentando de sementes e folhas.

Neurocrânio, arco mandibular e suspensório

Segundo Machado Allison (1986), existem diferentes padrões relacionando a forma geral do neurocrânio em Serrasalmidae, sendo possível encontrarmos desde formas deprimidas e alargadas, como no caso de *Serrasalmus*, até formas altas e curtas como em *Mylossoma*, *Metynnis* e *Pygocentrus*. Segundo o mesmo autor, o neurocrânio ainda pode possuir aspecto massivo, como nos casos de *Pygocentrus* e *Colossoma*, ou pode ainda apresentar aspecto delicado, tal como nos casos de *Acnodon*, *Catoprion* e *Metynnis*. De maneira geral, os resultados aqui exibidos

correspondentes às proporções da cabeça (Figura 68; Figura 69; Figura 70) indicam uma maior massividade craniana nas espécies *Piaractus brachypomus* e *Pygocentrus nattereri*, sendo que ambas as espécies se alimentam de presas caracterizadas como duras, tais como sementes e pedaços de outros peixes, respectivamente. No entanto, a partir da análise das demais espécies estudadas aqui, é possível notar que existem sobreposições de vários tipos. Por exemplo, ocorre notável sobreposição entre as espécies de *Serrasalmus* (carnívoros, durófagos) e as espécies *Metynnis maculatus* (herbívoros, não durófagos) e *Utiaritchthys sennaebragai* (herbívoros, durófagos) com relação à largura da cabeça. Isso pode indicar a atuação de outras pressões seletivas não diretamente relacionadas com a alimentação sobre essas características.

Além disso, ainda com relação às proporções cranianas, e também de acordo com os resultados aqui expressos (Figura 70), as espécies de piranhas *Serrasalmus maculatus*, *Pygocentrus nattereri* e o pacu *Piaractus brachypomus*, apresentam a cabeça relativamente mais alongada que todas as outras espécies de pacus estudadas aqui. Isso, segundo Gatz (1979), é indicativo de espécies capazes de se alimentarem de presas proporcionalmente maiores. Apesar disso, ao menos entre *S. maculatus* e *Catoprion mento*, existe uma sobreposição no tamanho da cabeça, apesar de *Catoprion* sabidamente consumir escamas; ou seja, presas de tamanho reduzido. Esse fato pode indicar a atuação de outras pressões seletivas sobre essa característica ou, até mesmo, a presença de forte sinal filogenético, podendo estar essas proporções mais relacionadas com a ancestralidade comum do que com pressões seletivas diversas.

Um outro fato importante, ligado tanto ao neurocrânio quanto ao arco mandibular e ao suspensório, é a tendência ao menor comprimento do focinho e o maior comprimento mandibular nas piranhas. Por outro lado, de forma geral, os pacus apresentam um focinho mais alongado e uma mandíbula sempre mais curta. Isso, de modo óbvio, gerou um rearmamento ósseo na forma geral da cabeça das piranhas, tendo em vista que a forma dos grupos externos mais se assemelha com a forma dos pacus em geral, principalmente àqueles de posição basal como *Acodon senai* (Figura 29) do que com as piranhas. Isso pode ser notado nas figuras referentes à musculatura cefálica (presentes na seção: **3.1.3. Arco mandibular**), na Figura 71 e na Figura 72 referentes aos comprimentos do focinho e da mandíbula. Além disso, segundo as reconstruções de caracteres ancestrais que podem ser vistas na Figura 81 referente

à provável evolução do comprimento da mandíbula e do comprimento do focinho, e na Figura 82, referente à evolução do posicionamento bucal nos Serrasalminidae, durante a evolução dos serrasalmídeos ocorreu o encurtamento relativo do focinho e o alongamento da mandíbula inferior, fato acompanhado, obviamente, pela modificação da posição da boca. Todas essas informações, se analisadas em conjunto com a evolução do hábito alimentar presente na Figura 80, parecem ser altamente congruentes.

Conforme já mencionado, muitos trabalhos já trataram com considerável nível de detalhamento aspectos anatômicos, principalmente aqueles relacionados à características ósseas e dentárias dos Serrasalminidae em geral (e.g. Eigenmann, 1915; Norman, 1928; Gosline, 1951; Géry, 1972; 1977; Goulding, 1980; Machado-Alisson, 1983; 1986; Cione *et al.*, 2009). De maneira geral, os resultados osteológicos e dentários aqui apresentados não diferiram muito dos resultados já apresentados na literatura especializada. Algumas discordâncias com relação à composição das fileiras dentárias são notadas, visto que alguns autores (Géry, 1972, 1977; Machado Allison, 1983, 1986) consideram a disposição dentária como sendo também composta por duas fileiras dentárias, onde a série externa contém três dentes de aspecto aproximadamente cônico e a série interna é composta por quatro dentes de aspecto aproximadamente molariforme. Devo ressaltar aqui que essa discordância entre as fileiras de dentes acima discutida se dá, quase que unicamente, devido à adoção dos padrões dentários propostos por Cione e colaboradores (2009) - entre os quais o próprio Machado Allison faz parte -, onde, em sua Figura 5, os autores mostram o pré-maxilar do serrasalmídeo fóssil *Megapiranha paranensis* e a comparam com o pré-maxilar de dois outros serrasalmídeos vivos, *Colossoma* e *Serrasalmus*. Nesse trabalho os autores mostram, de forma convincente, a série de transformação ocorrida no rearranjo da dentição pré-maxilar de Serrasalminidae.

Machado Allison (1986) comenta sobre observações ontogenéticas realizadas em espécies de *Mylossoma*, *Myleus*, *Metynnis*, *Acnodon* e *Utiaritchthys* e, a partir disso, discute que apesar de a dentição em estado adulto apresentar uma condição onde existem cinco dentes em uma série externa e dois dentes na série interna, a primeira delas é constituída por dentes internos e externos.

Ainda com relação à dentição, Géry (1972; 1977) apresenta uma classificação dos Serrasalminidae, conforme as características da dentição presente no pré-maxilar

e no dentário. Segundo esse autor, os serrasalmídeos podem ser agrupados, em grupos tidos como naturais – monofiléticos, na linguagem cladística - por ele, segundo a sua dentição. Assim, ele separa os serrasalmídeos em três subgrupos: os Serrasalminae (piranhas e pirambebas), os Myleinae (pacus e formas relacionadas) e os *Catoprioninae* (*Catoprion mento*). Segundo esse autor, os Serrasalminae apresentam somente uma série de dentes no pré-maxilar e uma série de dentes no dentário, ambas formadas por dentes afiados que, em conjunto, formam uma serra contínua. Essa condição pode ser observada no presente estudo para as espécies *Pygocentrus nattereri* (Figura 45; Figura 46), *Serrasalmus maculatus* (Figura 39; Figura 42) e *S. elongatus* (Figura 40; Figura 41). Por sua vez, os *Catoprioninae* apresentam os dentes espaçados, evertidos e em forma de tubérculos, o que também pode ser observado no presente trabalho (Figura 36; Figura 37). Por último, segundo o mesmo autor, os Myleinae possuem duas séries de dentes no pré-maxilar, sendo a série interna composta por dentes molariformes e a série externa possui um par de dentes cônicos. Essa descrição, obviamente discorda com os resultados aqui expostos com relação à disposição dentária, o que pode ser visto, por exemplo, Figura 21, onde também existem duas fileiras dentárias sendo, no entanto, a fileira externa composta por 5 dentes de formatos variados (na maioria das vezes incisiviformes) e a fileira interna formada por dois dentes quase sempre molariformes. O autor ainda coloca que os Serrasalmidae apresentam a maxila reduzida e sem dentes, exceto em *Colossoma bidens*, classificado atualmente como *Piaractus brachipomus*, fato que pode ser observado no presente estudo na Figura 22, onde estes pequenos dentes estão nomeados como 1 e 2.

Por sua vez, de uma maneira menos classificatória que Géry, Machado Allison (1986) discute que os gêneros *Colossoma*, *Piaractus*, *Mylossoma*, *Acnodon*, *Myleus* e *Metynnis* apresentam a condição onde existem duas fileiras dentárias no pré-maxilar, sendo a externa composta por três dentes menores e cônicos e a série interna por quatro dentes maiores e de aspecto molariforme. O autor ressalta ainda que a condição de *Metynnis* é levemente modificada, sendo os dentes da série externa reduzidos e os dentes da série interna comprimidos e com bordas cortantes mais desenvolvidas. Desconsiderando a questão das fileiras dentárias, os resultados expostos por Machado Allison (1986) concordam com os resultados encontrados no

presente trabalho como é possível notar, por exemplo, na Figura 24 para a espécie *Mylossoma duriventre* e na Figura 34 para a espécie *Metynnis maculatus*.

Segundo Roberts (1967) os dentes multicuspidados de Characiformes, provavelmente, são elementos compostos por vários dentes cônicos que, segundo o autor, são equivalentes às cúspides dos dentes multicuspidados, em uma proporção de um dente cônico para cada cúspide. Assim sendo, segundo o mesmo autor, a forma plesiomórfica para a dentição de Characiformes é representada por numerosos dentes cônicos. No entanto, apenas através da observação dos grupos externos aqui analisados, não é possível estabelecer de forma clara as homologias entre os dentes mandibulares, maxilares e pré-maxilares dos representantes de Serrasalminidae com aqueles dos representantes dos grupos externos. Gosline (1951) e Géry (1977) especulam sobre uma provável derivação do padrão exibido em Serrasalminidae a partir de um padrão Tetragonopterinae. No entanto, conforme já dito, essas inferências parecem não possuir um suporte baseado em evidências claras. Talvez essa dificuldade esteja relacionada com a evidente especialização alimentar presente nos Serrasalminidae e, obviamente, dado o grande tempo de surgimento do clado dos Serrasalminidae, aproximadamente 70 milhões de anos, data calculada por Thompson e colaboradores (2014).

É amplamente aceito na literatura que as modificações existentes nos ossos e na musculatura associada ao arco mandibular realmente refletem os diferentes hábitos alimentares dos grupos (e.g. Gosline, 1951; Alexander, 1964; Géry, 1972; Machado-Alisson, 1983) e não há dúvidas que a maioria das diferenças morfológicas dos Serrasalminidae são localizadas na região craniana. Machado Allison (1986) comenta que o grande desenvolvimento das mandíbulas e da musculatura adutora associada, juntamente com a presença de dentes afiados e cortantes nas espécies de *Serrasalmus*, *Pristobrycon* e *Pygocentrus* indicam que esses peixes estão associados a hábitos predadores, sendo capazes de cortar pequenos pedaços de peixes e outros animais aquáticos. Por outro lado, o mesmo autor comenta que o desenvolvimento de mandíbulas curtas, onde estão inseridos dentes de formatos heterogêneos e molariformes, tais como observados nos gêneros *Mylossoma*, *Piaractus*, *Colossoma* e *Myleus*, reflete o hábito alimentar relacionado com a trituração de sementes e frutos. Isso também pôde ser observado no presente trabalho. Os resultados aqui obtidos, juntamente com o levantamento sobre a alimentação das

espécies analisadas (Tabela 3), corroboram as inferências feitas pelo autor. É possível notar, através da Figura 71, que todas as piranhas apresentam a mandíbula proporcionalmente maior que todas as espécies de pacus aqui analisadas. Além disso, a observação das figuras relacionadas à musculatura adutora (presentes em: **3.1.3. Arco mandibular**), juntamente com o gráfico relacionado às proporções da musculatura adutora em relação ao crânio (Figura 76), evidenciam a expansão da musculatura adutora nas piranhas carnívoras, tanto com relação às proporções, quanto com relação aos seus pontos de origem. Por sua vez, a piranha lepidófaga *Catoprion mento*, apesar de apresentar a mandíbula proporcional àquela das demais piranhas, apresenta uma nítida redução nas proporções relacionadas à musculatura adutora, conforme pode ser observado na reconstrução de caráter ancestral presente na Figura 83. Além disso, essa espécie não possui o último dente alongado do pré-maxilar presente nas demais piranhas, conforme pode ser observado na Figura 37.

Ainda com relação aos dentes do pré-maxilar, um dado interessante notado neste estudo foi a leve inclinação anterior do primeiro dente do pré-maxilar de *Serrasalmus elongatus* (Figura 41). Essa característica, juntamente com os relatos de consumo de escamas disponíveis na literatura (eg. Roberts, 1970; Goulding, 1980) e com os resultados referentes à dieta aqui observados, podem indicar uma possível preferência por escamas nessa espécie, contrariando a classificação tradicional piscívora à ela conferida. No entanto, obviamente, estudos mais detalhados sobre a dieta dessa espécie são necessários para melhor compreender o seu hábito alimentar.

Alexander (1964) descreve o posicionamento dos dentes pré-maxilares e mandibulares de *Serrasalmus rhombeus*, uns em relação aos outros, quando a boca está fechada. Nesse trabalho, o autor expõe que não há dentes pré-maxilares que se sobrepõem aos dentes mais posteriores do dentário. De fato, isso foi observado aqui para as espécies de *Serrasalmus* (Figura 43; Figura 44) e de *Pygocentrus* (Figura 47). No entanto, ao observar piranhas com a boca aberta é possível notar um deslocamento anterior da mandíbula, o que possibilita o alinhamento dos dentes mais posteriores do dentário com o último dente extremamente alongado do pré-maxilar. Esse fato permite que sejam feitas algumas inferências funcionais. Dada curvatura posterior dos dentes mandibulares, principalmente os mais posteriores deles, é possível que estes funcionem, durante o abocanhamento da presa e fechamento da mandíbula, de forma a arrastar a presa em sentido posterior, fazendo com que a

alimento seja friccionado contra o dente mais posterior e alongado do pré-maxilar. Ainda, ressalto que o posicionamento acima descrito está localizado justamente sobre o a porção posterior do sistema de alavanca de classe 3 e sobre sistema de alavanca classe 2 evidenciado na Figura 74, ponto de maior vantagem mecânica na mandíbula, onde as forças aplicadas pela musculatura adutora são mais elevadas.

Com respeito às modificações dos ossos do suspensório é possível notar que quase todas as espécies que se alimentam de presas relativamente mais duras como, por exemplo, sementes e pedaços de outros peixes, geralmente apresentam modificações no suspensório e/ou expansões da musculatura adutora. Por exemplo, as piranhas pertencentes aos gêneros *Serrasalmus* e *Pygocentrus* possuem projeções laterais dos ossos do suspensório que permitem a origem da musculatura adutora tanto na face medial quanto na face lateral da hiomandíbula (Figura 11; Figura 12; Figura 13). Além disso, nesses dois gêneros de piranhas, a musculatura se origina, tanto no suspensório, quanto no neurocrânio (Figura 43; Figura 44; Figura 47), e além disso, nos ossos da série infraorbital (Obs. pess.; Gosline, 1951; Machado Allison, 1983; Datovo & Castro, 2012). Por sua vez, os pacus pertencentes aos gêneros *Piaractus*, *Mylossoma* e *Utiaritchthys* apresentam uma projeção ventral da hiomandíbula que também permite a origem de fibras da musculatura adutora (Figura 6; Figura 7). Além disso, a espécie *Piaractus brachypomus* apresenta origens das fibras da musculatura adutora tanto no suspensório, quanto no neurocrânio (Figura 23; Machado-Alisson, 1983, 1986). Por fim, *Acnodon senai* apresenta fibras da musculatura adutora com origens no neurocrânio e no suspensório. Associados a essas modificações ósseas, também ocorrem, de maneira geral, expansões musculares nessas espécies, como é possível observar na Figura 76.

Além das modificações acima discutidas, existem ainda modificações relacionadas à expansão da musculatura do suspensório. Essas modificações são principalmente expansões dos músculos *adductor arcus palatini* e *levator arcus palatini* (Machado Alisson, 1983; 1985; 1986; Datovo & Castro, 2012). Segundo Al-Hussaini (1949), entrada do alimento na cavidade orobrânquial é assistida pela ação do músculo *levator arcus palatini*, o qual, conforme descrito nas seções de resultados, se origina no neurocrânio, em sua região ótica, e se insere de forma posterodorsal no suspensório. Assim sendo, essas expansões musculares, possivelmente, são relacionadas com o maior controle do volume da cavidade orobrânquial e, no caso de

Serrasalmus, que possui dentes no ectopterigoide em estado adulto, com a utilização da região anterior do arco hiopalatino como uma mandíbula acessória.

Janovetz (2005) discute a capacidade de *Catoprion mento* em modular a cinemática craniana dependendo das características da presa. Segundo este autor, ocorrem maiores deslocamentos de estruturas ósseas cranianas em ataques a peixes com maiores capacidades de evasão. Já com relação a investidas à escamas livres na coluna d'água, os deslocamentos ósseos são comparativamente reduzidos. Ainda, o autor discute a redução da capacidade de gerar pressão negativa através da expansão da cavidade bucal em *C. mento*. Segundo Lauder (1980), a presença de uma maxila móvel associada ao movimento anterior de seu processo descendente e a outros fatores permitem um mecanismo de sucção em teleósteos. Tendo isso em mente, os maiores ângulos entre a maxila e o pré-maxilar e a menor mobilidade do pré-maxilar e membranas bucopalatais associadas aumentam o espaço aberto lateral da lateral da cabeça durante a abertura bucal, permitindo a maior entrada de água e, por conseguinte, a diminuição da capacidade de geração de pressões negativas. Conforme podemos observar nas descrições anatômicas e nas figuras disponíveis na seção referente ao arco mandibular (3.1.3. Arco mandibular), de modo geral, as piranhas apresentam maiores ângulos internos entre o pré-maxilar e maxila, indicando menor capacidade em gerar pressões negativas na cavidade bucal. Uma notável exceção ocorre na espécie *Mylossoma duriventre* (Figura 26) que apresenta um grande ângulo entre o pré-maxilar e o maxilar.

Gosline (1951) e Alexander (1964) comentam sobre a maior vantagem mecânica das mandíbulas curtas em relação àquelas mandíbulas mais alongadas. Devo neste ponto ressaltar a existência de diferentes vantagens mecânicas associadas às diferentes subseções musculares (Westneat, 2003). Isto posto, advirto que a discussão que segue é baseada apenas nas seções musculares envolvidas com o tendão mandibular e com a aponeurose intersegmentar, ou seja, majoritariamente seções *malaris* e *stegalis*. Retomando, como podemos observar nas figuras relativas à mandíbula (presentes na seção: **3.1.3. Arco mandibular**) e na Figura 75, com relação ao ponto mais distal da mandíbula, as piranhas, grosso modo, apresentam menor vantagem mecânica em seu sistema de alavanca mandibular que os pacus. No entanto, devo ressaltar que essa menor vantagem mecânica é acompanhada pelo aumento expressivo da musculatura adutora e, também, pela

diminuição da área de contato da extremidade distal dentária ocorrida devido ao extremo achatamento labiolingual dos dentes das piranhas. Essa diminuição da área de contato dentária, segundo Heneine (2000), aumenta a performance dos dentes com relação à cortes e perfurações e, por outro lado, diminui a performance relacionada à maceração de alimentos. Ainda, no caso de *Catoprion mento* há uma nítida variação nessas características presentes nas piranhas em geral, sendo a musculatura reduzida, os dentes de formato distinto e a vantagem mecânica relativamente reduzida, fatos que possivelmente estão relacionados com o hábito lepidofágico dessa espécie. Além disso, de maneira inversamente proporcional à vantagem mecânica, o ponto de inserção muscular deslocado posteriormente possibilita a uma maior velocidade de fechamento da mandíbula (Westneat, 2004). Isso, obviamente é intimamente relacionado com a maior vagilidade de suas presas.

Em um interessante estudo, Grubich e colaboradores (2012) mostraram que a disposição do tendão mandibular em de *Serrasalmus rhombeus* transmite entre 50% e 150% da força exercida pela musculatura adutora da ponta da mandíbula até os dentes mais posteriores. Esses números são bem superiores aos encontrados para outros peixes Actinopterygii em geral, que apresentam valores em média de 27% (variando de 4% a 68%) ou seja, menos que 30% da força muscular é transmitida na mordida (Westneat, 2004). Um fato interessante é que em alavancas de classe 3, modelo que os autores classificam para *Serrasalmus*, a vantagem mecânica nunca pode superar o valor de 100%, tendo em vista que fórmula utilizada para tal cálculo considera a distância entre o fulcro e o ponto de inserção muscular (força muscular) em relação ao comprimento total da mandíbula. De outra forma, as alavancas de classe 2 podem gerar vantagem mecânica superior a 100%. Assim sendo, essa vantagem mecânica acima dos 100% citada pelos autores, muito possivelmente é advinda de uma alavanca de classe 2, o que corrobora o esquema proposto na Figura 74. Talvez, agora pensando em termos evolutivos, esse tipo de alavanca classe 2 possa representar uma inovação evolutiva que surgiu no ancestral das piranhas pertencentes aos gêneros *Pygocentrus*, *Serrasalmus* e *Catoprion*, há aproximadamente 30 milhões de anos, segundo Thompson e colaboradores (2014), tendo em vista que todas essas espécies apresentam aproximadamente mesma configuração mandibular.

Por outro lado, com relação aos pacus em geral, a vantagem mecânica associada ao ponto mais distal mandíbula é relativamente maior que aquela das piranhas (Figura 75), permitindo uma maior transmissão da força gerada pela musculatura adutora proporcionalmente menor (Figura 76) ao sistema de alavanca mandibular. Somado a isso, temos algumas formas com dentes mandibulares incisiviformes com bordas mais afiadas, como é o caso de *Utiaritchthys sennaebregai* (Figura 31), *Mylossoma duriventre* (Figura 25) e *Metynnis maculatus* (Figura 33), até formas também incisiviformes com bordas menos afiadas, como é o caso de *Piaractus brachypomus* (Figura 21) e *Acnodon senai* (Figura 27). Essas formas dentárias, segundo Goulding (1980), que compara as espécies de *Mylossoma* com as espécies de *Colossoma* e *Piaractus brachypomus* (à época assinalado como *Colossoma bidens*), estão relacionadas à tipos diferentes de alimentos, sendo os dentes menos afiados relacionados com a maceração de material vegetal, enquanto os dentes mais afiados são relacionados com o corte de material vegetal. Com relação à velocidade de fechamento bucal, o ponto de inserção do tendão mandibular deslocado anteriormente configura mandíbulas de fechamento mais lento (Westneat, 2004). Isso, obviamente é relacionado com a menor vagilidade das presas consumidas pelas espécies de pacus em geral.

Agora, com relação às descrições mais refinadas referentes à musculatura adutora, segundo Datovo & Castro (2012), a seção *rictalis* da musculatura adutora não apresenta subdivisões nos grupos de Serrasalminae por eles analisados. De fato, aparentemente, essa seção não é subdividida nos gêneros *Metynnis* (Figura 35) e *Serrasalmus* (Figura 43; Figura 44), *Pygocentrus* (Figura 47) e *Catoprion* (Figura 38). No entanto, essa seção é subdividida nos gêneros *Piaractus* (Figura 23), *Acnodon* (Figura 29) e em *Utiaritchthys* (Figura 32). No caso de *Serrasalmus maculatus* e de *Pygocentrus nattereri*, algumas fibras musculares da seção *rictalis* se originam nos ossos componentes da série infraorbital, isso foi observado no presente estudo e, no caso de *S. maculatus* e em *P. nattereri* também foi observado por Datovo & Castro (2012). Gosline (1951) mostra a existência de uma correlação positiva entre o comprimento da mandíbula e a largura do terceiro infraorbital, fato este que está obviamente relacionado com a expansão muscular ocorrida nos gêneros *Serrasalmus*, *Pygocentrus* e *Pristobrycon*.

Ainda segundo as constatações de Datovo & Castro (2012), em *Metynnis mola* Eigenmann & Kennedy 1903 e em *Utiaritchthys sennaebagai* as fibras musculares pertencentes à seção *malaris* se originam exclusivamente nos ossos do suspensório, fato também observado no presente estudo para as espécies *M. maculatus*, *U. sennaebagai*, *M. duriventre* e *C. mento*. Em relação às espécies *P. brachypomus*, *A. senai*, *S. maculatus*, *S. elongatus* e *P. nattereri*, foi observado no presente estudo que essa subseção muscular apresenta origem nos ossos pertencentes ao suspensório e, também, no neurocrânio, fato também mostrado pelos autores citados anteriormente para a espécie *S. maculatus*. Além desses autores, Machado Allison (1986) também ressalta que algumas espécies de Serrasalminidae apresentam essa mesma condição. Ainda, a seção *malaris* medial se origina na face medial da hiomandíbula em *S. maculatus* e em *P. nattereri*, sendo que esse caráter também foi observado por (Datovo & Castro, 2012) para a espécie *S. maculatus*, por Alexander (1964) para *Serrasalmus rhombeus* e por Machado Allison (1986) para os gêneros *Serrasalmus*, *Pygocentrus* e *Pristobrycon*. Essas expansões musculares juntamente com o aumento proporcional do neurocrânio estão, visivelmente, relacionadas com a dureza dos alimentos consumidos.

A seção *stegalis* é bem diferenciada das demais seções em todos os exemplares de Serrasalminidae utilizados no presente estudo, sendo relativamente mais evidente nas piranhas, esse fato também foi mostrado por outros autores, tais como Machado Allison (1983) e Datovo & Castro (2012). Em todos os casos aqui observados, o *segmentum mandibularis* é expandido dorsalmente e encobre parcialmente a seção *epistegalis*, fato que pode ser observado com maior clareza em *Mylossoma duriventre*, onde essa seção muscular encobre inclusive parte da seção *malaris* (Figura 26). O tendão subocular apresenta diferentes níveis de diferenciação dentro de Serrasalminidae (Datovo & Castro, 2012), sendo que no presente estudo foi possível observar maior desenvolvimento desse tendão em *A. senai*, *M. maculatus*, *P. brachypomus* e *M. duriventre*.

Arcos branquiais

Conforme exposto nos resultados descritivos, e como pode ser visto nas figuras relacionadas aos arcos branquiais (presentes no item **3.1.4. Arcos branquiais**) e também na Tabela 5, existem alguns padrões relacionados ao número de placas dentígeras relacionadas aos elementos faringobranquiais. No entanto, esses padrões,

aparentemente, não apresentaram relação clara com o hábito alimentar, sendo que existem desde espécies carnívoras e durófagas (*Serrasalmus maculatus* e *Pygocentrus nattereri*), até espécies herbívoras e que se alimentam de presas moles (*Piaractus brachypomus*), que apresentam maior número de placas dentígeras relacionadas aos elementos faringobranquiais (quatro placas). Além disso, a espécie *Utiaritchthys sennaebregai*, que também é herbívora, apresenta menor número de placas dentígeras sobre os elementos faringobranquiais. Assim sendo, na presente análise, da forma como foi feita, não fui capaz de identificar padrões relacionados com a alimentação quanto aos arcos branquiais.

Além disso, a forma dos dentes faríngeos, parâmetro 42 de Gatz (1979) também não mostrou padrões consistentes com o modo alimentar, não tendo variações claras dentre as espécies analisadas. Segundo Al-Hussaini (1949), a dentição faríngea é relacionada com o processamento alimentar na região faríngea. Gatz (1979) não apresenta resultados conclusivos com relação à alimentação e a dentição faríngea, citando que espécies diferentes e com dentições diferentes são capazes de ingerir os mesmos tipos alimentares. No presente trabalho não foi possível determinar relações claras com respeito à essa característica.

Uma outra característica que não mostrou padrões congruentes com as modalidades alimentares foi o número de rastros branquiais. Conforme podemos observar nas as figuras relacionadas aos arcos branquiais (presentes no item **3.1.4. Arcos branquiais**), na Tabela 5 e na Figura 84 B, referente à reconstrução de caráter ancestral para o número de rastros branquiais, podemos notar, por exemplo, desde espécies carnívoras e durófagas com número elevado de rastros branquiais, até espécies herbívoras e não durófagas com número relativamente mais baixo de rastros branquiais. Desse modo, aparentemente não foi evidenciado uma correlação clara entre o número de rastros branquiais e a alimentação neste estudo.

Já com relação ao comprimento relativo, forma do rastro branquial médio de Gatz (1979), aparentemente existem padrões relacionados com a alimentação. Conforme as imagens relacionadas aos arcos branquiais (presentes no item **3.1.4. Arcos branquiais**), segundo as descrições textuais e também conforme a Tabela 5, de maneira geral, as espécies que se alimentam de alimentos vegetais e/ou alimentos de tamanho reduzido apresentam rastros branquiais mais alongados. Isso pode ser observado em quase todas espécies de pacus, com exceção de *Acnodon*, que

apresenta rastros branquiais muito reduzidos (Figura 52), e também na espécie *Catoprion mento* (Figura 55), a qual se alimenta de itens de tamanho reduzido (escamas). Por sua vez, as piranhas *Serrasalmus maculatus* (Figura 56), *Serrasalmus elongatus* (Figura 57) e *Pygocentrus nattereri* (Figura 58), as quais se alimentam retirando pedaços de outros peixes, apresentam rastros branquiais relativamente mais curtos e de bases mais alargadas. É interessante ressaltar que a espécie *Catoprion mento* (Figura 55), apesar de ser mais aparentada com as demais piranhas, apresenta rastros alongados, indicando uma provável relação dessa característica com a alimentação (Machado Allison, 1986), principalmente com relação ao tamanho reduzido das escamas. Machado Allison (1986) descreve os rastros branquiais de alguns gêneros e os correlaciona com os hábitos alimentares. Os resultados aqui encontrados corroboram os resultados desse autor. Segundo ele, as espécies de *Serrasalmus*, *Pygocentrus* e *Pristobrycon* e *Pygopristis* apresentam rastros branquiais curtos e de base alargada, fato também observado no presente trabalho (Figura 56; Figura 57; Figura 58). Por outro lado, o mesmo autor indica que os representantes dos gêneros *Mylesinus* Valenciennes 1850, *Mylossoma*, *Piaractus*, *Catoprion* e *Metynnis* apresentam rastros branquiais relativamente longos, o que é corroborado aqui para *Mylossoma duriventre* (Figura 51), *Metynnis maculatus* (Figura 54), *Piaractus brachypomus* (Figura 50) e *Catoprion mento* (Figura 55).

Tubo digestório

De modo geral, é possível relacionar o comprimento intestinal com o hábito alimentar, sendo que, geralmente, peixes de hábitos carnívoros possuem intestinos relativamente curtos, enquanto peixes de hábitos herbívoros, que geralmente ingerem alimentos considerados de difícil digestão, usualmente apresentam intestinos mais alongados (Kapoor, Smit, & Verighina, 1975; Zavala-Camin, 1996; Seixas Filho, *et al.*, 2000). Os resultados aqui encontrados que podem ser observados nas imagens disponíveis na seção (3.2. **Esplancnologia**), juntamente com a Figura 77, mostram uma tendência de espécies de hábitos carnívoros apresentarem comprimentos menores em relação ao tubo digestório completo. Exceções podem ser notadas na sobreposição existente entre a espécie *Serrasalmus maculatus* e a espécie *Mylossoma duriventre* em relação aos comprimentos relativos dos respectivos tubos digestórios.

Apesar de ocorrerem sobreposições com relação ao comprimento total do tubo digestório existe, no entanto, uma considerável variação entre os comprimentos relativos das diferentes regiões do tubo digestório, o que aparentemente é mais significativo que o comprimento total. Conforme podemos notar na Figura 78, espécies carnívoras, tais como *Serrasalmus maculatus* (Figura 65), *Serrasalmus elongatus* (Figura 66) e *Pygocentrus nattereri* (Figura 67), além da espécie lepidófaga *Catoprion mento*, tendem a apresentar estômago proporcionalmente mais alongado (entre 27% e 37%) principalmente em sua região fúndica, fato possivelmente relacionado com a digestão ácida de proteínas provenientes de presas de origem animal. Por sua vez, o intestino das espécies carnívoras é proporcionalmente mais curto (entre 59% e 64% do comprimento total do tubo digestório). Por outro lado, as espécies herbívoras, como, por exemplo, *Metynnis maculatus* (Figura 64), *Utiaitichthys sennaebregai* (Figura 63) e *Piaractus brachypomus* (Figura 60), tendem a apresentar o intestino mais alongado (entre 70% e 90% do comprimento total do tubo digestório) do comprimento do tubo digestório, fato possivelmente relacionado à digestão alcalina de alimentos de origem vegetal. Além disso, nas espécies herbívoras, o estômago tende a ser proporcionalmente mais curto (entre 9% e 18% do comprimento total do tubo digestório).

Zavala-Camin (1996) argumenta que uma provável função dos cecos pilóricos seja aquela relacionada ao aumento do potencial hidrogeniônico (pH) do bolo alimentar durante a sua passagem do estômago para o intestino. Segundo esse autor, o estômago é o órgão responsável pela digestão ácida, enquanto o intestino é o órgão responsável pela digestão alcalina. A partir disso, o autor comenta que peixes que não apresentam estômago também não possuem cecos pilóricos e, assim, infere que a função dos cecos pilóricos pode estar relacionada com o aumento do pH do bolo alimentar proveniente do estômago e a caminho do intestino. Ainda, segundo o mesmo autor, outra função provável seria aumentar a área total de absorção intestinal. Por sua vez, Alonso e colaboradores (2015) citam apenas uma provável função de absorção para os cecos pilóricos, sendo que estes autores argumentam que essa função foi corroborada através de análises histológicas, onde mostram microvilosidades presentes nos cecos pilóricos.

Ainda segundo Alonso e colaboradores (2015), é esperado que o número de cecos pilóricos, assim como o comprimento intestinal, sejam proporcionalmente

maiores em espécies herbívoras, sejam intermediários em espécies onívoras e menores em espécies carnívoras. No entanto, os autores ressaltam que essa regra não é sempre válida. Conforme pode ser observado nos dados aqui expostos (Figura 79), essa regra não foi plenamente corroborada, dado espécies o número de cecos não apresentou relações claras com a dieta das espécies.

Perozo e colaboradores (2009), ao analisarem os cecos pilóricos de cinco espécies de Characiformes, quatro delas correspondendo a representantes de Serrasalminidae, incluindo os gêneros *Mylossoma* e *Pygocentrus*, encontraram um número relativamente maior de cecos pilóricos na espécie de *Pygocentrus*. Fato que também foi observado no presente trabalho. Machado Allison (1982), ao analisar espécimes juvenis de *Piaractus brachypomus*, contabilizou números de cecos pilóricos variando entre 20 a 25, números que diferem substancialmente dos resultados exibidos aqui (Figura 79), nos quais *Piaractus* apresenta em média mais de 60 cecos pilóricos. Isso pode estar relacionado a variações exibidas durante a ontogenia (Perozo, Leones, Machado-Allison, Rivero, & Rojas, 2009). No entanto, apesar de os exemplares analisados aqui variarem de 99,5 a 143,99 milímetros de comprimento padrão, não foram notados aumentos no número de cecos nos exemplares maiores. Com relação à reconstrução de caráter ancestral para os cecos pilóricos, apresentada na Figura 84 B, aparentemente não existiram tendências evolutivas claras e nem concordância com relação aos hábitos alimentares, tendo em vista a existência de espécies carnívoras com mais cecos pilóricos que espécies herbívoras, sendo o contrário igualmente válido.

Considerações finais

Tendo em vista todo o exposto anteriormente, várias características apresentaram correlações com o comportamento alimentar. Foi observado um rearranjo ósseo e muscular craniano correlacionado com a dureza dos alimentos, principalmente no clado que engloba as piranhas dos gêneros *Serrasalmus* e *Pygocentrus*. Além disso, também foi possível observar expansões ósseas e musculares em espécies durófagas de pacus, tais como *Acnodon*, *Mylossoma* e *Piaractus* e *Utiaritchthys*. Por outro lado, espécies que se alimentam de presas classificadas como moles, apresentam proporções musculares menores e poucas ou nenhuma expansão óssea relacionada com a origem da musculatura adutora. Ademais, houve um rearranjo ósseo craniano que possibilitou o posicionamento mais dorsal da boca em espécies filogeneticamente mais derivadas, enquanto as espécies posicionadas na base da filogenia apresentaram o mesmo padrão encontrado nos grupos externos com relação ao posicionamento da boca. Além disso, foram constatadas modificações no arco mandibular que permitem uma maior abertura bucal e maior velocidade de fechamento da boca nas piranhas, condição intimamente relacionada com a vantagem mecânica da mandíbula e, possivelmente relacionada com a maior vagilidade das presas. Por sua vez, os pacus que apresentam mandíbulas menores, apresentaram maior vantagem mecânica e, possivelmente menor velocidade de fechamento mandibular, condição provavelmente relacionada com a menor vagilidade dos itens principais de sua alimentação. Variaram também as proporções das diferentes partes do tubo digestório, sendo que carnívoros e lepidófagos apresentam estômagos proporcionalmente maiores, enquanto os herbívoros apresentam intestinos mais alongados. Os cecos pilóricos e os rastros branquiais não apresentaram correlação clara com o hábito alimentar. Finalizando, a evolução do hábito alimentar nos serrasalmídeos foi possibilitada por evidentes rearranjos e modificações ósseas de estruturas cranianas, sempre relacionados com a dureza dos itens alimentares consumidos e, também, pelas evidentes modificações em relação ao comprimento relativo das diferentes partes do tubo digestório.

Assim sendo, possivelmente um ancestral de hábitos herbívoros que possuía o tipo de boca subterminal, musculatura adutora de proporções médias, mandíbula curta, focinho alongado e tubo digestório médio a alongado deu origem às duas linhagens principais de Serrasalmidae. Uma delas, referente ao clado que comporta

Mylossoma e *Piaractus*, é composta por espécies que mantiveram o hábito alimentar herbívoro, o padrão de boca subterminal e o intestino de tamanho médio. A outra linhagem, que evoluiu a partir do mesmo ancestral, representada aqui pelos gêneros *Acnodon*, *Metynnis*, *Catoprion*, *Serrasalmus* e *Pygocentrus*, apresenta espécies de diferentes hábitos alimentares e características anatômicas. De maneira geral, os clados de posição basal dessa linhagem mantiveram o hábito alimentar ancestral herbívoro, enquanto que os clados de posições mais derivadas, como o caso das piranhas, ocorreram modificações que possibilitaram hábitos alimentares como a piscivoria ou a lepidofagia. Neste caso, a partir de um ancestral de boca terminal, focinho curto, tubo digestório de tamanho médio a alongado e alimentação herbívora, evoluíram as piranhas, que possuem boca supraterminal, focinho curto, mandíbula alongada, intestino relativamente curto e musculatura adutora relativamente expandida em *Serrasalmus* e *Pygocentrus* e reduzida em *Catoprion*.

Obras Citadas

- Academia Brasileira de Letras. (2009). Vocabulário Ortográfico da Língua Portuguesa. Acesso em Junho de 2016, disponível em Academia Brasileira: <http://www.academia.org.br/nossa-lingua/vocabulario-ortografico>
- Alexander, R. (1964). Adaptation in the skulls and cranial muscles of South American characinoid fish. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 45(305), 169-190.
- Al-Hussaini, A. H. (1949). On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to differences in their feeding habits: anatomy and histology. *Journal of Cell Science*, 3(10), 109-139.
- Alonso, F., Mirande, J., & Pandolfi, M. (2015). Gross anatomy and histology of the alimentary system of Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) and potential phylogenetic information. *Neotropical Ichthyology*, 13(2), 273-286.
- Behr, E., & Signor, C. (2008). Distribuição e alimentação de duas espécies simpátricas de piranhas (*Serrasalmus maculatus* e *Pygocentrus nattereri*). *Iheringia*, 98(4), 501-507.
- Britz, R., & Kottelat, M. (2003). Descriptive osteology of the family Chaudhuriidae (Teleostei, Synbranchiformes, Mastacembeloidei), with a discussion of its relationships. *American Museum Novitates*, 3418, 1-62.
- Casatti, L., & Castro, R. (2006). Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the Rio São Francisco, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 4(2), 203-214.
- Castro, R.M.C. (1984). Osteologia e relações filogenéticas de *Engraulisoma taeniatum* Castro, 1981 (Ostariophysi, Characiformes, Characidae). Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Castro, R., & Castro, M. (1987). Proposta de nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). *Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi. Serie Zoologia*, 3(1).

- Castro, R., & Vari, R. (2004). Detritivores of the South American fish family Prochilodontidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): a phylogenetic and revisionary study. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 622, 1-189.
- Cione, A., Dahdul, W., Lundberg, J., & Machado-Allison, A. (2009). *Megapiranha paranensis*, a new genus and species of Serrasalminae (Characiformes, Teleostei) from the upper Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(2), 350-358.
- Correa, S., Betancur-R, R., Mérona, B., & Armbruster, J. (2014). Diet shift of Red Belly Pacu *Piaractus brachipomus* (Cuvier, 1818) (Characiformes: Serrasalminae), a Neotropical fish, in the Sepik-Ramu River Basin, Papua New Guinea. *Neotropical Ichthyology*, 12(4), 827-833.
- Correa, S., Winemiller, K., Lopez-Fernandez, H., & Galetti, M. (2007). Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. *Bioscience*, 57(9), 748-756.
- Datovo, A. (2010). *Miologia cefálica de Characiformes com ênfase em Characidae* (Teleostei: Ostariophysi). Tese de doutorado, Universidade de São Paulo.
- Datovo, A., & Bockmann, F. (2010). Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes, Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. *Neotropical Ichthyology*, 8(2), 192-243.
- Datovo, A., & Castro, R. (2012). Anatomy and evolution of the mandibular, hyopalatine, and opercular muscles in characiform fishes (Teleostei, Ostariophysi). *Zoology*, 115(2), 84-116.
- Datovo, A., & Vari, R. (2014). The adductor mandibulae muscle complex in lower teleostean fishes (Osteichthyes: Actinopterygii): comparative anatomy, synonymy, and phylogenetic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171(554-622).
- Dias, A., Castelo Branco, C., & Lopes, V. (2005). Estudo da dieta natural de peixes no reservatório de Ribeirão das Lajes, Rio de Janeiro, Brasil. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 27(4), 355-364.

- Eigenmann, C. H. (1915). The Serrasalminae and Mylinae. *Annals of the Carnegie Museum*, 9, 226-272.
- Eschmeyer, W. N., & Fong, J. D. (s.d.). Species by family/subfamily. Acesso em 2 de 7 de 2016, disponível em Catalog of Fishes: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>
- Gatz Jr, A. (1979). Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulani Studies in Zoology and Botany*, 21, 91-124.
- Géry, J. (1972). Poissons characoïdes des Guyanes: I. Généralités; II. Famille des Serrasalmidae. *Zoologische Verhandelingen (Leiden)*.(122), 1-250.
- Géry, J. (1977). *Characoids of the world* (1 ed.). T.F.H. Publications.
- Gosline, W. A. (1951). Notes on the characid fishes of the subfamily Serrasalminae. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 27(2), 17-61.
- Goulding, M. (1980). *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history*. (1 ed.). University of California Press.
- Grubich, J. R., Huskey, S., Crofts, S., Orti, G., & Porto, J. (2012). Mega-Bites: extreme jaw forces of living and extinct piranhas (Serrasalmidae). *Nature Scientific Reports*, 2(1009), 1-9.
- Helfman, J., Collette, B., Facey, D., & Bowen, B. (2009). *The diversity of fishes: biology, evolution and ecology*. Willey-Blackwell.
- Heneine, I. F. (2000). *Biofísica básica*. Atheneu.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press.
- Hickman Jr., C., Roberts, L., Keen, S., Larson, L., L'Anson, H., & Eisenhour, D. (2008). *Integrated Principles of Zoology* (14 ed.). The McGraw-Hill Companies.
- Janovetz, J. (2005). Functional morphology of feeding in the scale-eating specialist *Catoprin mento*. *Journal of Experimental Biology*, 208(24), 4757-4768.
- Jégu, M. (2003). Subfamily Serrasalminae. Em R. Reis, & S. F. Kullander, *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America* (1 ed., p. 742). EDIPUCRS.

- Jégu, M., Morais, L., & Santos, G. (1992). Redescription des types d'*Utiaritichthys sennaebregai* Miranda Ribeiro, 1937 et description d'une nouvelle espèce du Bassin Amazonien, *U. longidorsalis* (Characiformes, Serrasalminidae). *Cybium*, 16(2), 105-120.
- Joy, J. B., Liang, R. H., McCloskey, R. M., Nguyen, T., & Poon, A. F. (2016). Ancestral reconstruction. *PLOS Computational Biology*, 12(7), e1004763.
- Kapoor, B., Smit, H., & Verighina, I. (1975). The alimentary canal and digestion in teleosts. *Advances in Marine Biology*, 13, 109-239.
- Kardong, K. (2012). *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution* (6 ed.). The McGraw-Hill Companies.
- Kohlsdorf, T., Grizante, M. B., Navas, C. A., & Herrel, A. (2008). Head shape evolution in Tropidurinae lizards: does locomotion constrain diet? *Journal of evolutionary biology*, 21(3), 781-790.
- 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*, 168, 283-317.
- Leite, R., & Jégu, M. (1990). Régime alimentaire de deux espèces d'*Acnodon* (Characiformes, Serrasalminidae) et habitudes lépidophages de *A. Normani*. *Cybium*, 14(4), 353-359.
- Machado Alisson, A. (1983). Estudios sobre la sistemática de la subfamilia Serrasalminae (Teleostei, Characiformes). Parte II. Discussion sobre la condicion monofiletica de la subfamilia. *Acta Biologica Venezuelica*, 11(4), 145-195.
- Machado Allison, A. (1982). Estudios sobre la Sistemática de la Subfamilia Serrasalminae (Teleostei-Characidae). Parte (I) Estudio Comparado de los Juveniles de las "Cachamas" de Venezuela (Géneros: *Colossoma* y *Piaractus*). *Acta Biologica Venezuelica*, 11(3), 1-102.
- Machado Allison, A. (1985). Estudios sobre la subfamilia Serrasalminae. Parte III. Sobre el estatus generico y relaciones filogeneticas de los géneros *Pygopristis*, *Pygocentrus*, *Pristobrycon* y *Serrasalmus* (Teleostei, Characidae, Serrasalminae). *Acta Biologica Venezuelica*, 12(1), 19-42.

- Machado Allison, A. (1986). Osteología comparada del neurocráneo y branquicráneo en los géneros de la subfamilia Serrasalminae (Teleostei - Characidae). *Acta Biologica Venezuelica*, 12(2), 1-73.
- Machado Allison, A. (2002). Los peces caribes de Venezuela: una aproximación a su estudio taxonómico. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales de Venezuela*, 62, 35-88.
- Machado Allison, A., & Castillo, O. (1992). Estudios sobre la sistematica de la subfamilia Serrasalminae. IV. El género *Mylossoma*: bases para la revision del grupo en America del Sur. *Acta Biologica Venezuelica*, 13(3-4), 1-34.
- Machado Allison, A., & Fink, W. L. (1991). Notas sobre la sistemática del género *Serrasalmus* y géneros relacionados. Parte 2. El género *Pygocentrus* en Venezuela. *Acta biologica venezuelica*, 13(1-2), 109-136.
- Machado Allison, A., & Garcia, C. (1986). Food habits and morphological changes during ontogeny in three serrasalmin fish species of the Venezuelan floodplains. *Copeia*, 1, 193-195.
- Maldonado-Ocampo, J. A., & Hernando, R.-G. (2006). Hábitos alimenticios de *Pygocentrus cariba* y *Chalceus epakros* (Pisces: Characiformes) en dos localidades de la baja Orinoquia, cuenca del río Orinoco, Colombia. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 164, 129-141.
- Mirande, J. M. (2010). Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*, 8(3), 385-568.
- Mol, J. H. (2012). The freshwater fishes of Suriname (Vol. 2). (J. H. Mol, Ed.) Brill.
- Moreira, C. R. (2007). Relações filogenéticas na ordem Characiformes (Teleostei: Ostariophysi). Tese de doutorado.
- Motta, P. J. (1985). Functional morphology of the head of Hawaiian and Mid-Pacific butterflyfishes (Perciformes, Chaetodontidae). *Environmental Biology of Fishes*, 253-276.
- Motta, P. J. (1988). Functional morphology of the feeding apparatus of ten species of Pacific butterflyfishes (Perciformes, Chaetodontidae): an ecomorphological approach. *Enviromental Biology of Fishes*, 22(1), 39-67.

- Nelson, J., Grande, T., & Wilson, M. (2016). *Fishes of the world* (5 ed.). John Wiley & Sons.
- Nico, L., & Taphorn, D. (1988). Food Habits of Piranhas in the Low Llanos of Venezuela. *Biotropica*, 20(4), 311-321.
- Norman, J. (1928). The South American characid fishes of the subfamily Serrasalmoninae with a revision of the genus *Serrasalmus* Lacépède. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 52, 781-829.
- Oliveira, C., Avelino, G., Abe, K., Mariguela, T., Benine, R., Ortí, G., Vari, R & Castro, R. (2011). Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling . *BMC Evolutionary Biology*, 11, 1-25.
- Ortí, G., Petry, P., Porto, J., Jégu, M., & Meyer, A. (1996). Patterns of nucleotide change in mitochondrial ribosomal RNA genes and the phylogeny of piranhas. *Journal of Molecular Evolution*, 42(2), 169-182.
- Ortí, G., Sivasundar, A., Dietz, K., & Jégu, M. (2008). Phylogeny of Serrasalminae (Characiformes) based on mitochondrial DNA sequences. *Genetics and Molecular Biology*, 31(1), 343-351.
- Pagel, M. (1999). The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. *Systematic biology*, 48(3), 612-622.
- Pereira, T., & Castro, R. (2014). New species of *Utiaritchthys* Miranda Ribeiro (Characiformes: Serrasalminae) from the Serra dos Parecis, Tapajós drainage. *Neotropical Ichthyology*, 12(2), 397-402.
- Peres-Neto, P. (1999). Alguns métodos e estudos em ecomorfologia de peixes de riachos. *Oecologia Brasiliensis*, 6(1), 209-236.
- Perozo, Z., Leones, T., Machado-Allison, A., Rivero, A., & Rojas, H. (2009). Anatomía e histología de los ciegos pilóricos en cinco especies de peces de la familia Characidae. *Revista Científica, FCV-LUZ*, 19(6), 607-618.
- Piorski, N., Alves, J., Machado, M., & Correia, M. (2005). Alimentação e ecomorfologia de duas espécies de piranhas (Characiformes: Characidae) do Lago de Viana, estado do Maranhão, Brasil. *Acta Amazonica*, 35(1), 63-70.

- Pough, F., Janis, C., & Heiser, J. (2013). *Vertebrate Life* (9 ed.). Pearson.
- Rebelo, S. R., Freitas, C. E., & Soares, M. G. (2010). Fish diet from Manacapuru Big Lake complex (Amazon): a approach starting from the traditional knowledge. *Biota Neotropica*, 10(3), 39-44.
- Roberts, T. R. (1967). Tooth formation and replacement in characoid fishes. *Stanford Ichthyological Bulletin*, 8(4), 231-247.
- Roberts, T. R. (1970). Scale-eating american characoid fishes: with special reference to *Probolodus heterostomus*. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 20, 383-390.
- Sazima, I. (1983). Scale-eating in characoids and other fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 9(2), 87-101.
- Sazima, I., & Uieda, V. S. (1980). Comportamento lepidofágico de *Oligoplites saurus* e registro de lepidofagia em *O. palometa* e *O. saliens* (Pisces, Carangidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 40(4), 701-710.
- Schmidt-Nielsen, K. (2010). *Fisiologia Animal: Adaptação e Meio Ambiente* (5 ed.). São Paulo: Santos.
- Seixas Filho, J., Brás, J., Gomide, A., Oliveira, M., Donzele, J., & Menin, E. (2000). Anatomia funcional e morfometria dos intestinos e dos cecos pilóricos do Teleostei (Pisces) de água doce *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1849). *Revista Brasileira de Zootecnia*, 29(2), 313-324.
- Taylor, W. R., & Van Dyke, G. C. (1985). Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9(2), 107-119.
- Thompson, A., Bettancur, R., Lopez-Fernández, H., & Ortí, G. (2014). A time-calibrated, multi-locus phylogeny of piranhas and pacus (Characiformes: Serrasalminae) and a comparison of species tree methods. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 81, 242-257.
- Vari, R. (1979). Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 36(5).

- Vieira, I., & Géry, J. (1979). Crescimento diferencial e nutrição em *Catoprion mento* (Characoidei). Peixe lepidófago da Amazônia. *Acta Amazonica*, 9(1), 143-146.
- Villares Junior, G., Gomiero, L., & Goitein, R. (2008). Alimentação de *Serrasalmus maculatus* (Kner, 1858) (Characiformes: Serrasalminae) no trecho inferior bacia do Rio Sorocaba, São Paulo, Brasil. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 30(3), 267-273.
- Weitzman, S. H. (1962). The osteology of *Brycon meek*, an generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin*, 8(1), 1-77.
- Westneat, M. W. (2003). A biomechanical model for analysis of muscle force, power output and lower jaw motion in fishes. *Journal of Theoretical Biology*, 223(3), 269–281.
- Westneat, M. W. (2004). Evolution of levers and linkages in the feeding mechanisms of fishes. *Integrative and Comparative Biology*, 44(5), 378-389.
- Winterbottom, R. (1974). A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 125(12), 225-317.
- Zavala-Camin, L. A. (1996). Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes. Editora da Universidade Estadual de Maringá.

Apêndices

Material incluído na análise: Serrasalmidae

Acnodon normani Gosline 1951: **MZUSP 49054**, 01 ex. C&S (78,2 mm CP), Brasil, Estado do Tocantins, Município de Tocantínia; Drenagem: Rio Tocantins.

Acnodon senai Jégu & Santos 1990: **MZUSP 102339**; 21 ex., 3 ex. musculatura/osteologia/esplancnologia (107,7 - 116,65 mm CP). Brasil, Amapá, Laranjal do Jari; Rio Jari; acima da cachoeira de Santo Antônio, entre Porto Sabão e 5 km acima boca igarapé Iratapuru. Drenagem: Rio Jari.

Catoprion mento Cuvier 1819: **MZUSP 8451**, 05 ex. musculatura/osteologia/esplancnologia (36,6 – 65,3 mm CP), Brasil, Estado do Pará, município de Santarém, Igarapé Jacundá, Alter do Chão. Drenagem: Rio Tapajós.

Metynnis maculatus Kner 1858: **LIRP 10124**, 3 ex. (96,7 - 115,63 mm CP) Brasil, Estado de Minas Gerais, Município de Cabeceira Grande, Rio Bezerra no terço mais distante do barramento, local com profundidade variando de 1,0 a 2,5 m. Leito argiloso, água parada e limpa. Mata ciliar preservada. Drenagem: Rio Paraná.

Mylossoma duriventre Cuvier 1818: **LIRP 14041**; 22 ex. 3 ex. musculatura/osteologia/esplancnologia (129,18 - 154,63 mm CP) Brasil, Estado de Rondônia, Município de Machadinho D'Oeste; Lagoa Marginal do Rio Machado. Drenagem: Rio Madeira.

Serrasalmus elongatus Kner 1858: **LIRP 8757**; 7 ex. 3 ex. musculatura/osteologia/esplancnologia (162,96 - 165,14 mm CP). Brasil; Estado de Rondônia; Município de Costa Marques; Rio Cautário; Drenagem: Rio Madeira.

Serrasalmus maculatus Kner 1858: **LIRP 7260**, Brasil, Estado de Minas Gerais, Araguari 4 ind. 1 ind. miologia/osteologia (114,02 mm CP), UHE Embarcação, imediatamente a montante do barramento, Drenagem: Rio Paranaíba. **LIRP 8010**, 12 ind. 1 ind. musculatura/osteologia/esplancnologia (89,9 mm CP) Brasil; Estado de Goiás; Município de Ipameri; A 500 metros a montante do eixo do futuro AHE Batalha, na área do assentamento Vista Alegre. Drenagem: Rio São

Marcos. **LIRP 14007**, 5 ex. 2 ex. miologia/osteologia/esplancnologia (102,55 - 115,08) Brasil, Estado de São Paulo, Americana, drenagem: Rio Paraná.

Piaractus brachypomus Cuvier 1818: **MZUSP 15198**; 1 ex. miologia/osteologia/esplancnologia (143,99 mm CP). Peru; Romainecocha, Pucallpa. Possivelmente Drenagem do Rio Ucaylli. **MZUSP 15200**; 1 ex. miologia/osteologia/esplancnologia (110,2 mm CP), Peru; Romainecocha, Pucallpa. Possivelmente drenagem do Rio Ucaylli. **MZUSP 15201**, 1 ex. miologia/osteologia/esplancnologia (99,5 mm CP), Peru, Romainecocha, Pucallpa. Possivelmente Drenagem do Rio Ucaylli.

Pygocentrus nattereri Kner 1858: **LIRP 7144**, 7 ex. 3 ex. miologia/osteologia/esplancnologia (127,6 - 148,8 mm CP) Brasil, Estado de Minas Gerais, Município de Perdizes, Rio Araguari, reservatório da UHE Nova Ponte (meio do lago). Drenagem: Rio Paraná.

Utiaritchthys sennaebregai Miranda Ribeiro 1937. **LIRP 14042**, 9 ex. 2 ex. miologia/osteologia/esplancnologia (145,5 - 178,71 mm CP), Brasil, Estado de Mato Grosso, Campos De Julio, PCH Divisa - a jusante do reservatório. **LIRP 14043**, 3 ex. 1 ex. miologia/osteologia/esplancnologia (172,4 mm CP), Brasil, Estado de Mato Grosso, Campos De Julio, PCH Divisa - a jusante do reservatório.

Material incluído na análise – grupo externo

Brycon pesu Müller & Troschel 1845, **LIRP 5962**, 7 ex. 2 ex. C&S (73,3 – 82,9 mm CP) Venezuela, Estado Bolivar, município Cedenó, Caicara de Orinoco, drenagem: Rio Orinoco. **LIRP 10180**, 6 ex. 3 ex. miologia/osteologia/esplancnologia (134,4 - 143,3 mm CP), Brasil, Estado de Mato Grosso; Município de Sapezal; Rio Juruena, PCH Telegráfica.

Chalceus epakros Zanata & Toledo-Piza: 2004, **LIRP 10534**, 13 ex. 3 ex. miologia/osteologia/esplancnologia (137,45 - 165,24 mm CP) Brasil, Estado de Rondônia, Município de Machadinho D'Oeste, Rio Juruá, afluente do Rio Machado (Vila Tabajara), drenagem: Rio Machado. **MZUSP 7054**, 4 ex. 2 ex. C&S (137,45 - 165,24 mm CP), Brasil, Estado do Amazonas, município de Jutai, Rio Cunumã, drenagem: Rio Solimões.

Material extra

Hemiodus sterni Géry 1964: **LIRP 7636**, 9 ex. 1 ex. miologia/osteologia (122,2 mm CP)
Brasil; Estado de Mato Grosso; Município de Sapezal; Município de Sapezal, Rio
Juruena, drenagem: Rio Tapajós.

Lista de caracteres utilizados na reconstrução de estados ancestrais.

Caracteres morfológicos e comportamentais discretos

1. Alimentação: (0) onívoro/insetívoro; (1) herbívoro; (2) carnívoro; (3) lepidófago.
2. Posição da boca: (1) supraterrinal se a mandíbula se estende anteriormente à maxila superior; (2) terminal se mandíbula e maxila são niveladas; (3) subterminal se a mandíbula termina ligeiramente posteriormente à maxila superior; (4) inferior se a fenda bucal é claramente deslocada da borda anterior do crânio; (5) ventral se a boca se localiza completamente na superfície ventral do crânio.

Tabela 1. Estados de caráter para os caracteres morfológicos contínuos.

Táxon/caráter	1	2
<i>Chalceus epakros</i>	0	1
<i>Brycon pesu</i>	0	1
<i>Piaractus brachipomus</i>	1	1
<i>Mylossoma duriventre</i>	1	1
<i>Acnodon senai</i>	1	1
<i>Metynnis maculatus</i>	1	2
<i>Catoprion mento</i>	3	3
<i>Pygocentrus nattereri</i>	2	3
<i>Serrasalmus maculatus</i>	2	3
<i>Serrasalmus elongatus</i>	2	3

Caracteres morfológicos contínuos

1. Comprimento da mandíbula em relação ao comprimento da cabeça.
2. Comprimento do focinho em relação ao comprimento da cabeça.
3. Comprimento do tubo digestório completo em relação ao comprimento padrão.
4. Comprimento do intestino em relação ao comprimento padrão.
5. Número de cecos pilóricos.
6. Número de rastros branquiais.
7. Área da musculatura adutora em relação à área da cabeça em vista lateral.

Tabela 2. Estados de caráter para os caracteres morfológicos contínuos.

Táxon/caráter	1	2	3	4	5	6	7
<i>Chalceus epakros</i>	0.445	0.292	0.86	0.863	9	19	0.173
<i>Brycon pesu</i>	0.479	0.378	1.19	0.626	10	26	0.189
<i>Piaractus brachypomus</i>	0.351	0.26	2.0	1.56	60	37	0.183
<i>Mylossoma duriventre</i>	0.314	0.279	2.2	1.84	16	31	0.206
<i>Acnodon senai</i>	0.273	0.313	2.27	1.91	9	21	0.189
<i>Metynnis maculatus</i>	0.264	0.227	5.0	4.496	13	21	0.142
<i>Catoprion mento</i>	0.512	0.167	1.16	0.749	11	18	0.133
<i>Pygocentrus nattereri</i>	0.432	0.174	1.26	0.808	25	26	0.325
<i>Serrasalmus maculatus</i>	0.471	0.19	1.65	1.143	15	23	0.305
<i>Serrasalmus elongatus</i>	0.482	0.215	1.23	0.733	11	22	0.324