UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**“Anatomia encefálica comparada de Characiformes
(Teleostei: Ostariophysi)”**

Thiago Nilton Alves Pereira

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras Ribeirão Preto da USP,
como parte das exigências para a obtenção
do título de Doutor em Ciências, área:
Biologia Comparada.

Ribeirão Preto – SP

2014

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**“Anatomia encefálica comparada de Characiformes
(Teleostei: Ostariophysi)”**

Thiago Nilton Alves Pereira

Orientador: Prof. Dr. Ricardo Macedo Corrêa e Castro

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras Ribeirão Preto da USP,
como parte das exigências para a obtenção
do título de Doutor em Ciências, área:
Biologia Comparada.

Ribeirão Preto – SP

2014

FICHA CATALOGRÁFICA

Pereira, Thiago Nilton Alves.

Anatomia Comparada Encefálica de Characiformes (Teleostei: Ostariophysi)./
Thiago Nilton Alves Pereira; Prof. Dr. Ricardo Macedo Corrêa e Castro. Ribeirão Preto – SP, 2014.

279 p.: il.; 30 cm

Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientador: Castro, Ricardo Macedo Corrêa.

1. Peixes de água doce. 2. Sistema Nervoso Central. 3. Filogenia.

Advertência

Esse manuscrito representa parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de doutor em Ciências, área de concentração de Biologia Comparada, e não deve ser tomado como publicação científica. Portanto, informações exclusivas e inéditas desta, não devem ser copiadas e/ou plagiadas. **Os interessados devem estar cientes de que referências públicas desse conteúdo devem ser feitas, apenas com a autorização prévia do autor.**

Notice

This manuscript represents part of the requirements necessary for obtaining the title of doctor in Sciences, area of concentration Comparative Biology, and must not be taken as a scientific publication. Therefore, information exclusive and unprecedented must not be copied and/or plagiarized. **The persons must be aware that any public reference to that content, must be made only with the prior authorization of the author.**

Dedicatória

**Dedico aos maiores influenciadores da minha formação,
meus pais, Teresinha e Ernesto,
meu irmão, Emerson,
e a minha namorada, Cristiane Nunes**

Pensamentos

“In spite of Robert Frost's fantasy that some day our arms and legs might atrophy so that only our beached brains remain with the single wish that the tide will rise to “keep our abstract verse from being dry,” brains do not exist in isolation but as parts of complex organisms changing over time”

[Northcutt, R. G. 2002. Understanding Vertebrates Evolution.
Integrative & Comparative Biology, 2002 (42) 4: 743-756]

Resumo

A ordem Characiformes compreende cerca de 1700 espécies formalmente descritas que habitam a região Neotropical e com três famílias exclusivas da região da Etiópica subsaariana. Possui formas herbívoras, carnívoras e detritívoras, sendo uma ordem com hábitos ecológicos diversos. A classificação formal das famílias da ordem é baseada quase que estritamente em caracteres osteológicos e poucos caracteres de outras naturezas são utilizados para estabelecer hipóteses filogenéticas no grupo. Dessa maneira, o estudo do complexo morfológico encefálico preencheu essa lacuna representada pela ausência de novos caracteres de outra natureza morfológica que contribuam para o melhor entendimento das relações de parentesco entre os Characiformes. O presente estudo teve como objetivos principais a descrição e ilustração da macro morfologia encefálica de representantes das famílias de Characiformes e o levantamento de caracteres filogeneticamente informativos relacionados a esse complexo morfológico. Foram examinados 52 táxons terminais e 42 caracteres encefálicos. Adicionalmente a matriz de dados encefálicos, foram incorporados 126 caracteres osteológicos que definem os principais agrupamentos de Characiformes. O comportamento dos caracteres encefálicos foi mapeado através de uma análise de parcimônia, dessa maneira auxiliando a sustentar vários arranjos filogenéticos. Alguns arranjos filogenéticos novos foram obtidos, tais como, a relação de grupo-irmão entre Hemiodontidae + Chalceidae; Cynodontidae + Acestrorhynchidae como clado-irmão de Erythrinioidea; Gasteropelecidae + Triportheidae + Bryconidae sendo mais relacionados entre si; Crenuchidae como grupo-irmão de Characidae. Além dessas relações, corroboramos a elevação de algumas subfamílias de Characidae para o status de família, como Acestrorhynchidae, Bryconidae, Cynodontidae, Iguanodectidae e Triportheidae. A família Characidae tendo Heterocharacinae como ramo basal e sustentada principalmente por caracteres osteológicos tendo adicionalmente, um caráter exclusivo encefálico. Aphyoditeinae + Aphyocharacinae + Cheirodontinae mais relacionados e a subfamília Characinae como um grupo monofilético.

Palavras-chave: Peixes de Água Doce; Sistema Nervoso Central; Filogenia.

Abstract

Characiformes comprises about 1.700 formally described species inhabiting the Neotropical region and three exclusives families of sub-Saharan Etiopic. The species of the order have herbivorous, carnivorous and detritivores feeding habits, being an order of several ecological habits. The formal classification of the families of the order is based almost exclusively on osteological characters and very few of characters of other types are used to establish phylogenetic hypotheses in the group. Thus, the present study of brain morphological complex aims to fill this gap represented by the absence of new morphological characters of another nature that might contribute to a better understanding of the relationships among the Characiformes. Thus, the present study had as main objectives the description and illustration of external brain morphology of representatives of all the families of Characiformes and the searching for phylogenetically informative encephalic morphological characters. For this, 52 terminal taxa and 42 brain characters were examined, in addition of brain data set, have been examined 126 osteological characters that define the main groups of Characiformes. The behavior of brain characters was mapped through a parsimony analysis, thus helping to sustain several phylogenetic arrangements of Characiformes. Some new phylogenetic arrangements were obtained, such as: the sister-group relationship between Hemiodontidae + Chalceidae; Cynodontidae + Acestrorhynchidae as clade-sisters of Erythrinioidea; Gasteropelecidae + Triportheidae + Bryconidae forming a monophyletic group; Crenuchidae as sister group of Characidae. In addition to these relationships, we corroborate the elevation of some subfamilies of Characidae to family status, such as Acestrorhynchidae, Bryconidae, Cynodontidae, Iguanodectidae and Triportheidae. The Characidae family having Heterocharacinae as the most basal clade and sustained mainly by osteological characters, plus an exclusive character of brain nature. Aphyoditeinae + Aphyocharacinae related to Cheirodontinae and, Characinae subfamily as a monophyletic group.

Key-words: Freshwater fishes; Central Nervous System; Phylogeny.

Agradecimentos

Agradeço, imensamente, o Prof. Dr. Ricardo Macedo Corrêa e Castro pela oportunidade e confiança para a elaboração de um trabalho sem precedentes na literatura de Characiformes. Pelos momentos de descontração e apoio e além do mais, sou completamente agradecido pela amizade construída nesses últimos seis anos de convivência.

Ao amigo e atual Prof. Dr. Aléssio Datovo pelas ideias iniciais e brilhantes desse Projeto de Doutorado, sem cujas concepções e incentivos prévios, o mesmo talvez não teria sido nem sequer elaborado. Obrigado pelas ajudas e sugestões durante a análise filogenética.

Ao amigo, Dr. Hertz Figueredo dos Santos, que assim como o Dr. Aléssio Datovo, foi um grande incentivador e entusiasta sobre a morfologia do Sistema Nervoso Central de peixes, além da amizade a mim concedida durante a minha estadia no Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto (LIRP).

Ao Dr. Flávio Alicino Bockmann pela amizade e confiança depositada em mim nesses anos de convivência no LIRP, e pelas inúmeras literaturas antigas, principalmente, as alemãs de Anatomia do Sistema Nervoso Central, que de tempos em tempos, eram depositadas sobre a minha mesa ou enviadas por correio eletrônico. Obrigado, essas foram uma imensa contribuição para a estruturação da descrição anatômica dos encéfalos dos táxons examinados.

A amiga e Técnica Procontes Dr^a. Ana Carla M. M. de Aquino pela ajuda nas fases iniciais da captura de imagens.

Aos Curadores e Assistentes de Curadoria das seguintes instituições: Dr. Claudio Oliveira - Laboratório de Biologia de Peixes da Universidade Estadual Paulista, Campus de

Botucatu (LBP), Dr. Mario de Pinna (Curador), Dr. Osvaldo Oyakawa e Dr. Michel Gianetti (Assistência à Curadoria) – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Seção de Peixes (MZUSP) e ao Dr. Paulo H. F. Lucinda – Coleção de Peixes da Fundação Universidade Federal do Tocantins, Campus de Porto Nacional (UNT) que gentilmente cederam material para as disseções invasivas do Sistema Nervoso Central.

Aos membros da banca examinadora, os Doutores, Ricardo M. C. Castro, Flávio A. Bockmann, Wilfried Klein, Marcelo Britto e George Mattox e aos suplentes por aceitaram prontamente ler essa tese de doutoramento e participarem da defesa pública.

A todos os amigos e colegas do Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto, aos da “Nova Guarda” André Esguícero, Dahyes Regasso, Gustavo Vaz, João Pedro Trevisan, Murilo Pastana, Patrício H. Bové e Vanessa N. Roma; e também aos da “Velha Guarda Lirpiana” Adriana Takako, Aléssio Datovo, Claudia Moço, Fernando Apone, Marcel Cavallaro, Murilo Carvalho, Osmar Santos e Veronica Slobodian meus sinceros agradecimentos pelas conversas e discussões acalentadas sobre diversos assuntos.

Algumas pessoas destacam-se na ajuda e discussão desse trabalho e não poderiam deixar de ser agradecidos, André Esguícero, pelas discussões sobre as relações de Characidae, em especial das subfamílias Aphyoditeinae, Aphyocharacinae e Stervadiinae; Osmar Santos, pelas discussões sobre os representantes lepidófagos incluídos nesse estudo, sempre com muita calma e conhecimento sobre a evolução desse grupo tão intrigante; Murilo Pastana, pelas trocas de ideias sobre as complexas relações filogenéticas entre as famílias de Characiformes; Patrício H. Bové pelas ideias e discussões sobre ecologia e; por último, contudo, não menos importantes, Vanessa N. Roma, que apesar de não “entender” anatomia de peixes, sempre esteve de ouvidos abertos e disposta a escutar minhas inúmeras dúvidas sobre como compor ou não esse trabalho e D. Claudia Moço, sempre com sua bondade e carinho para distribuir nas horas de procrastinação lirpiana.

Ao Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP), Universidade de São Paulo pelo constante apoio e formação acadêmica. Em especial, a figura das secretárias dos Programas de Pós-graduação do Departamento de Biologia, às Senhoras Renata Andrade Cavallari e Vera Cássia Cicillini de Lucca, Entomologia e Biologia Comparada, respectivamente, pelos auxílios nas burocracias e pela simpatia de ambas durante todo o meu Doutorado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior – CAPES – pela Bolsa de Doutorado de quatro anos concedida através do Programa de Demanda Social (DS), bem como à Universidade de São Paulo pelas bolsas de Programa de Aperfeiçoamento de Ensino, junto as disciplinas do curso de graduação de Biologia da FFCLRP.

Após os agradecimentos acadêmicos e correlatos, não poderia ter chegado aqui sem a grande ajuda da Família Domingos (família da minha amada namorada), sempre dispostos a ajudar em tudo que fosse necessário, sem contar com os infindáveis churrascos em quaisquer dias da semana, meus sinceros agradecimentos e admiração.

A minha amada namorada, Cristiane Nunes, que mesmo sem entender muito o que significa a importância de um estudo comparativo encefálico de Characiformes, sempre esteve do meu lado, aturando os meus momentos de chatice. Meu muito obrigado por estar presente em todo o processo desse doutorado, e por acreditar em mim, mesmo quando eu mesmo não acreditava. Te amo meu anjo.

E por último, aqueles que inequivocamente nunca tiveram dúvidas dos meus desejos e sonhos, a minha **FAMÍLIA**, meu porto de segurança, meus **PAIS** (Teresinha e Ernesto) e meu **IRMÃO** (Emerson) por apoiarem-me incondicionalmente nessa etapa da minha vida.

Aos meus maiores incentivadores, meu reconhecimento por tudo que fizeram e fazem!

Obrigado, amo vocês!

E aqueles, que porventura possam ter dito seus nomes suprimidos desses agradecimentos. Meus sinceros votos de gratidão pelas ajudas.

Conteúdo

Resumo.....	8
Abstract	9
Agradecimentos	10
Conteúdo.....	14
Índices de Tabelas	19
Índices de Figuras	20
Apêndices	24
Gráficos.....	25
Introdução	26
Ostariophysi	26
Characiformes	28
Anatomia Comparada do Sistema Nervoso Central.....	33
Objetivos	36
Material e Métodos.....	37
Estudo anatômico do encéfalo	37
Terminologia da anatomia encefálica estudada	41
Procedimentos para à análise filogenética.....	43
Lista da totalidade dos táxons terminais examinados	45
Grupo interno	45
Characiformes	45
Grupo externo	54
Cypriniformes	54
Gymnotiformes	54
Siluriformes	54
Resultados	56
Descrição da anatomia encefálica.....	56
<i>Medulla oblongata</i>	56

Rombencéfalo	56
Mesencéfalo	59
Diencefalo	60
Telencéfalo.....	61
Characiformes	62
Alestidae	65
Anostomidae	66
Characidae	67
Acestrorhynchinae.....	67
Agoniatinae	68
Aphyocharacinae.....	70
Aphyoditeinae	71
Bryconinae	72
Characinae	74
Cheirodontinae	80
Cynodontinae	82
Heterocharacinae	83
Iguanodectinae.....	84
Rhoadsiinae	86
Salmininae	87
Stervadiinae	88
Stethaprioninae	89
Tetragonopterinae	90
<i>Incertae sedis</i> in Characidae	92
<i>Astyanax altiparanae</i>	92
<i>Astyanax jordani</i>	93
<i>Moenkhausia sanctafilomenae</i>	94
<i>Oligosarcus pinto</i>	96

<i>Probolodus heterostomus</i>	97
<i>Stygichthys typhlops</i>	98
Chilodontidae	99
Citharinidae	101
Crenuchidae	102
Ctenoluciidae	103
Curimatidae	105
Distichodontidae.....	106
Erythrinidae	107
Gasteropelecidae	108
Hemiodontidae	109
Hepsetidae	110
Lebiasinidae	112
Parodontidae	113
Prochilodontidae.....	114
Serrasalminidae	115
Cypriniformes	120
Cyprinidae	120
Siluriformes	122
Diplomystidae.....	122
Pimelodidae	123
Gymnotiformes	124
Gymnotidae	125
Sternopygidae	126
Descrição dos caracteres filogenéticos encefálicos	127
Reconstrução filogenética	149
Discussão dos clados.....	152
CLADOS 58 e 57.....	152

CLADO 56.....	153
CLADO 60.....	153
CLADO 59.....	154
CLADO 88.....	154
CLADO 55.....	155
CLADO 54.....	155
CLADO 53.....	156
CLADO 67.....	156
CLADO 94.....	157
CLADO 95.....	158
CLADO 93.....	158
CLADO 66.....	159
CLADO 96.....	160
CLADO 65.....	160
CLADO 97.....	161
CLADO 64.....	161
CLADO 90 E 92.....	162
CLADOS 89 E 91	162
CLADO 63.....	163
CLADO 62.....	164
CLADO 61.....	164
CLADO 69.....	165
CLADO 75.....	166
CLADO 68.....	166
CLADO 74.....	167
CLADO 73.....	167
CLADO 82.....	168
CLADO 72.....	169

CLADO 70, 71 e 79	170
CLADO 78.....	171
CLADO 84.....	172
CLADO 83.....	173
CLADO 85.....	174
CLADO 86.....	174
CLADO 87	175
Inferências Ecológicas	177
Considerações Finais.....	182
Literatura citada.....	184
Tabelas	194
Figuras	199
Gráficos.....	254
Apêndices	256

Índices de Tabelas

Tabela 1: Material examinado das Ordens Characiformes, Cypriniformes, Gymnotiformes e Siluriformes. (*) Espécie-tipo dos respectivos gêneros. CP = Comprimento Padrão; CC = Comprimento da Cabeça; PC = Peso do Corpo; PE = Peso encefálico; V = Volume e; CE = Coeficiente Encefálico.

Tabela 2: Índice de Consistência para os caracteres da matriz de dados utilizados na presente análise filogenética. Caracteres de 1-42 referem-se aos de natureza encefálica; os demais, aos caracteres osteológicos.

Tabela 3: Índice de Retenção dos caracteres da matriz de dados utilizados na presente análise filogenética. Caracteres de 1-42 referem-se aos de natureza encefálica; os demais aos caracteres osteológicos.

Índices de Figuras

- Figura 1. Encéfalo de *Chalceus erythrurus* (Alestidae), LIRP 5955, (192,00 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura. 2. Encéfalo de *Chalceus guaporensis* (Alestidae), LIRP 8625, (146,37 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 3. Encéfalo de *Schizodon nasutus* (Anostomidae), LIRP 7151, (211,8 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 4. Encéfalo de *Acestrorhynchus falcatus* (Characidae: Acestrorhynchinae), LIRP 7639, (130,29 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 5. Encéfalo de *Agoniatodes halecinus* (Characidae: Agoniatinae), UNT 8759, (193,9 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 6. Encéfalo de *Aphyocharax dentatus* (Characidae: Aphyocharacinae), LIRP 2018, (48,8 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 7. Encéfalo de *Microschemobrycon callops* (Characidae: Aphyoditeinae), LIRP 7544, (25,8 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 8. Encéfalo de *Brycon orbignyanus* (Characidae: Bryconinae), LIRP 6309, (175,2 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 9. Encéfalo de *Triportheus nematurus* (Characidae: Bryconinae), LIRP 7800, (79,8 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 10. Encéfalo de *Charax leticiae* (Characidae: Characinae), MZUSP 89106, (88,1 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 11. Encéfalo de *Exodon paradoxus* (Characidae: Characinae), LIRP 7535, (51,3 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 12. Encéfalo de *Roeboexodon guyanensis* (Characidae: Characinae), MZUSP 94250, (53,2 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 13. Encéfalo de *Roeboides descalvadensis* (Characidae: Characinae), LIRP 7624, (68,5 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 14. Encéfalo de *Roeboides myersi* (Characidae: Characinae), MZUSP 85208, (76, 0 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

- Figura 15. Encéfalo de *Roeboides prognathus* (Characidae: Characinae), MZUSP 6536, (76,5 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 16. Encéfalo de *Serrapinnus notomelas* (Characidae: Cheirodontinae), LIRP 1819, (26,5 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 17. Encéfalo de *Cynodon gibbus* (Characidae: Cynodontinae), UNT 11753, (188,1 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 18. Encéfalo de *Heterocharax leptogrammus* (Characidae: Heterocharacinae), MZUSP 55725, (24,8 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 19. Encéfalo de *Iguanodectes spilurus* (Characidae: Iguanodectinae), MZUSP 109455, (51,3 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 20. Encéfalo de *Rhoadsia altipinna* (Characidae: Rhoadsiinae), LIRP 8157, (72,8 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 21. Encéfalo de *Salminus hilarii* (Characidae: Salmininae), LIRP 7084, (237,1 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 22. Encéfalo de *Mimagoniates reocharis* (Characidae: Stervadiinae), LIRP 6127, (51,1 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 23. Encéfalo de *Gymnocorymbus ternetzi* (Characidae: Stethaprioninae), LIRP 6018, (40,9 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 24. Encéfalo de *Tetragonopterus argenteus* (Characidae: Tetragonopterinae), LIRP 5779, (57,1 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 25. Encéfalo *Astyanax altiparanae* (Characidae: *incertae sedis*), LIRP 3243, (85,4 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 26. Encéfalo de *Astyanax jordani* (Characidae: *incertae sedis*), LBP 4586, (61,0 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 27. Encéfalo de *Moenkhausia xinguensis* (Characidae: *incertae sedis*), LIRP 2385, (37,9 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 28. Encéfalo de *Oligosarcus pintoii* (Characidae: *incertae sedis*), LIRP 7615, (76,4 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 29. Encéfalo de *Probolodus heterostomus* (Characidae: *incertae sedis*), MZUSP 7904, (46,6 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

- Figura 30. Encéfalo de *Stygichthys typhlops* (Characidae: *incertae sedis*), LBP 8107, (33,9 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 31. Encéfalo de *Caenotropus labyrinthicus* (Chilodontidae), LIRP 7537, (70,3 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 32. Encéfalo de *Citharinus latus* (Citharinidae), MZUSP 84480, (104,7 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 33. Encéfalo de *Characidium fasciatus* (Crenuchidae), LIRP 10, (39,6 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 34. Encéfalo de *Boulengerella cuvieri* (Ctenoluciidae), LIRP 7536, (156,8 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 35. Encéfalo de *Steindachnerina brevipinna* (Curimatidae), LIRP 7505 (78,2 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 36. Encéfalo de *Neolebias unifasciatus* (Distichodontidae), MZUSP 84476, (26,6 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 37. Encéfalo de *Hoplerithrynus unitaeniatus* (Erythrinidae), LIRP 750, (117,3 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 38. Encéfalo de *Carnigiella marthae* (Gasteropelecidae), LBP 4199, (28,6 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 39. Encéfalo de *Hemiodus sterni* (Hemiodontidae), LIRP 7636, (112, 5 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 40. Encéfalo de *Hepsetus odoe* (Hepsetidae), MZUSP 84469, (112,4 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 41. Encéfalo de *Pyrrhulina australis* (Lebiasinidae), LIRP 6049, (32,9 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 42. Encéfalo de *Apareidon affinis* (Parodontidae), LIRP 7613, (100,0 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 43. Encéfalo de *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae), LIRP 7321, (139,2 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 44. Encéfalo de *Acnodon normani* (Serrasalminidae), UNT 2022, (90,0 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

- Figura 45. Encéfalo de *Utiaritchthys sennaebragai* (Serrasalmidae), LIRP 8158, (53,7 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 46. Encéfalo de *Catoprion mento* (Serrasalmidae), MZUSP 8451, (66, 4 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 47. Encéfalo de *Serrasalmus maculatus* (Serrasalmidae), LIRP 8013, (82,7 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 48. Encéfalo de *Cyprinus carpo* (Cypriniformes: Cyprinidae), LIRP 8923, (72,3 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 49. Encéfalo de *Diplomystes mesembrinus* (Siluriformes: Diplomystidae), LBP 449, (72,6 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 50. Encéfalo de *Pimelodus maculatus* (Siluriformes: Pimelodidae), LIRP 6012, (67,4 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 51. Encéfalo de *Gymnotus pantherinus* (Gymnotiformes: Gymnotidae), LIRP 7767, (129,0 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 52. Encéfalo de *Sternopygus macrurus* (Gymnotiformes: Sternopygidae), LIRP 4918, (115,3 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.
- Figura 53: Roseta olfatória (*Plicae olfactoriae*): A. *Caenotropus labyrinthicus*. B. *Pimelodus maculatus*. Escala = 2 mm
- Figura 54: Cladograma de Consenso Estrito mostrando as relações entre as famílias de Characiformes e os representantes do grupo-externo. Números correspondem aos clados apresentados na seção “Discussão dos clados”.
- Figura 55: Cladograma de Consenso Estrito mostrando as relações entre as subfamílias de Characidae. Números correspondem aos clados apresentados na seção “Discussão dos clados”.

Apêndices

Apêndice 1: Lista de caracteres osteológicos utilizados para compor a matriz estendida com caracteres encefálicos.

Apêndice 2: Matriz de dados por táxons. A ordem dos táxons apresentados na matriz de dados segue a topologia apresentada no cladograma de consenso estrito.

Apêndice 3: Lista de sinapomorfias do Cladograma de Consenso Estrito pelos táxons examinado e pelos clados obtidos.

Gráficos

Gráfico 1. Coeficiente Encefálico dos representantes da ordem Characiformes. Círculo azul: famílias de Characiformes e subfamílias de Characidae; círculo roxo: caracídeos lepidófagos.

Gráfico 2: Coeficiente Encefálico dos representantes das ordens Characiformes, Cypriniformes, Siluriformes e Gymnotiformes. Círculos azuis: Characiformes Neotropicais; círculos verdes: Characiformes Africanos; círculos laranjas: Serrasalmídeos; círculos roxos: caracídeos lepidófagos; círculos vermelhos: Grupo-externo.

Introdução

Ostariophysi

A superordem Ostariophysi, atualmente, compreende cinco ordens, 68 famílias e aproximadamente 1080 gêneros e mais de 8000 espécies formalmente descritas. Essas espécies possuem distribuição por praticamente todo globo, com exceção da Antártida, Groenlândia e Nova Zelândia. Os representantes dessa ordem podem ser reconhecidos morfológicamente pela presença da bexiga natatória (exceto em *Gonorynchus*) geralmente com duas câmaras; uma anterior, pequena, coberta total ou parcialmente pela túnica peritoneal prateada; e uma posterior, reduzida ou ausente em muitos casos; presença de projeções unicelulares denominadas “unculi” e de projeções multicelulares córneas denominadas de tubérculos nupciais; osso maxilar superior projetável e uma resposta química a variações ambientais contra estresses que possam causar quaisquer danos aos indivíduos, denominada de substância de alarme; ou seja, a qualquer estresse físico ou territorial, essa substância é liberada, provocando uma reação de medo, fuga ou estratégias anti-predatórias (von Frisch, 1938; Nelson, 2006).

Até o momento, as relações de Ostariophysi com os demais grupos de Teleostei foram propostas com base em caracteres morfológicos, e também em algumas análises moleculares indicando um parentesco muito próximo entre o mencionado grupo e o grupo das sardinhas (Clupeomorpha), denominado de divisão Ostarioclupeomorpha. Essa relação filogenética é sustentada por pelo menos quatro possíveis sinapomorfias osteológicas: (1) processo lateral pareado do pleuróstilo; (2) fusão entre o hipural II e o *centrum* ural; (3) fusão entre os extra-escapular e o parietal e; (4) fusão espinhos hemais e centro anterior até o *centrum* préural (Lecointre & Nelson (1996); Arratia (1997; 1998; 2004) e Fink & Fink (1996) e alguns ensaios moleculares corroboram essa hipótese (Lê *et al.*, 1993; Zaragueta-Bagils *et al.*, 2002).

Greenwood *et al.* (1966) e Rosen & Greenwood (1970) propuseram o monofiletismo de Ostariophysi com base nas estruturas ósseas associadas a bexiga natatória, sendo o grupo composto por Gonorynchiformes, Characiformes, Siluriformes, Cypriniformes e Gymnotiformes. Subsequentemente, os mesmos autores cunharam o termo Otophysi para abrigar as quatro últimas ordens mencionadas, por possuírem as quatro ou cinco vértebras anteriores transformadas em uma estrutura denominada Aparato de Weber e o termo Anotophysi para abrigar somente Gonorynchiformes pela posse de um Aparato de Weber rudimentar. Dessa maneira, Anotophysi é grupo irmão dos demais Otophysi (Fink & Fink, 1981).

Por sua vez, Ostariophysi, como mencionado anteriormente, é dividido em duas séries, Anotophysi e Otophysi, e os representantes da última são peixes que habitam primariamente às águas doces e compõem aproximadamente 27% de todas as espécies de peixes do mundo, representando 64% de todas as espécies de peixes que habitam as águas doces do planeta (Nelson, 2006). Apesar da característica única do Aparato de Weber bem desenvolvido, muitos autores discutem sobre as reais pressões evolutivas que os tornaram tão diversos (Fink & Fink, 1981; Nelson, 2006; Briggs, 2005).

A série Otophysi é dividida em quatro ordens distintas que são distribuídas em águas doces, com algumas exceções ocorrendo em águas salgadas. De longe, Siluriformes (bagres e cascudos) é a mais amplamente distribuída, sendo encontrados representantes nas Américas do Norte e do Sul, Eurásia e África, com exceção de duas famílias adaptadas a vida marinha, Ariidae e Plotosidae; Cypriniformes (carpas) são encontrados na América do Norte, Eurásia e África; Characiformes são encontrados na América do Sul e África setentrional, e Gymnotiformes são encontrados apenas na América do Sul.

Atualmente, as hipóteses válidas das inter-relações entre as ordens de Otophysi são as apresentadas por Fink & Fink (1981). Cypriniformes é considerada a ordem mais basal,

ou seja, grupo irmão das demais ordens, esse arranjo denominado de Characiphysi dentro de Otophysi; Characiformes, por sua vez, é grupo-irmão de Siluriformes e Gymnotiformes, esse arranjo é denominado de Siluriphysi; sendo esses dois últimos os mais derivados.

Characiformes

A ordem Characiformes, segundo componente mais importante da ictiofauna de águas doces neotropicais, com pelo menos 1700 espécies descritas e três famílias ocorrendo na Região Etiópica, compreende formas herbívoras, onívoras, iliófagas e carnívoras, variando desde alguns centímetros até mais de um metro de comprimento. Externamente podem ser diferenciados dos demais grupos de peixes de água doce neotropicais por possuírem o corpo coberto de escamas (exceto *Gymnocharacinus* spp.), em combinação com a posse de nadadeiras pélvicas em posição ventral no corpo e geralmente situadas bem atrás da inserção das nadadeiras peitorais, raios das nadadeiras moles (isto é, não transformados em espinhos pungentes) e, geralmente, também de uma nadadeira adiposa (Britski *et al.*, 1999; Reis *et al.*, 2003).

Em termo de riqueza de diversidade, a ictiofauna de águas continentais centro e sul-americanas, com aproximadamente 4.500 espécies descritas, é dominada, tanto em termos de diversidade taxonômica quanto em biomassa, por peixes da superordem Ostariophysi, série Otophysi, que englobam aproximadamente 73% das espécies descritas, divididas primariamente entre as ordens Siluriformes, com aproximadamente 37% das espécies, e Characiformes, com aproximadamente 33% das espécies (Castro *et al.*, 2004, cf. Reis *et al.* 2003). Quando comparado essa diversidade de espécies na região Neotropical com a região Etiópica, a disparidade de riqueza entre as duas principais ordens mais especiosas na região Neotropical é notável. No continente africano ocorrem aproximadamente 200 espécies de Characiformes, distribuídas em quatro famílias: Alestidae, Cithariniidae,

Distichodontidae e Hepsetidae; enquanto que, no caso dos Siluriformes a estimativa do número de espécies ultrapassa facilmente 600 espécies, distribuídas em pelo menos nove famílias: Amphiliidae, Ariidae, Auchenoglanididae, Bagridae, Clariidae, Claroteidae, Malapteruridae, Mochokidae e Schilbeidae (Nelson, 2006).

A história dos estudos sistemático/filogenéticos da ordem Characiformes, em muitos casos está atrelada ao histórico da família Characidae, família mais especiosa dentro da ordem. De maneira formal inicia-se com a descrição dos primeiros representantes ditos da ordem por Muller & Troschel (1844), diante das descrições iniciais de táxons pertencentes à ordem por diversos ictiólogos. Os autores cunharam o nome da ordem reconhecendo para a mesma pelo menos 30 gêneros, com base em caracteres da morfologia externa; ou seja, na presença/ausência da nadadeira adiposa, dentes no ectopterigóide e de serras ventrais. Anos depois, Kner (1859) propôs uma divisão e a denominou de grupos "naturais", sendo esta composta pelas seguintes subfamílias: Anostominae, Citharininae, Crenuchinae, Curimatinae, Distichodontinae, Erythrininae, Ichthyoborinae, Hydrocyninae, Serrasalmoninae e Tetragonopterinae (Uj, 1990).

Após quase cinquenta anos, Eigenmann (1910) propôs um novo arranjo sistemático para os representantes da ordem, muitas das famílias propostas foram relocadas dentro da família Characidae. Regan (1911) rearranjou muitas das famílias propostas anteriormente por Eigenmann (1910), reduzindo o número de subfamílias de Characidae e as elevando algumas aos status de família de Characiformes.

Após muitos anos desses rearranjos sistemáticos e de afirmações sobre a real natureza filética da ordem, como mencionado anteriormente por Muller & Troschel (1844) e Kner (1859) como possível grupo monofilético e esse monofiletismo só seria realmente estabelecido com bases cladística por Fink & Fink (1981). Com esse panorama sistemático, até pouco mais da metade do século XX, existiam apenas duas classificações abrangentes

para os Characiformes. Uma delas apresentada por Greenwood *et al.* (1966), onde os Characiformes foram organizados em uma lista de 16 famílias, sem uma estrutura suprafamiliar explícita. Outra classificação, apresentada onze anos mais tarde pelo francês Géry (1977), em seu grande livro sobre os caracóides do mundo, dividindo a ordem em 14 famílias. Géry (1977), também, não apresentou uma filogenia suprafamiliar explícita.

Buckup (1998) foi o primeiro a propor uma classificação inequivocamente cladística para os Characiformes. Nesta classificação ele organizou a ordem em 18 famílias, isto é, desconsiderou Ichthyboridae (Greenwood *et al.* (1966), e inclui em sua classificação Crenuchidae (Günther, 1864), Alestidae (Géry, 1977) e Acestrorhynchidae (Lucena & Menezes, 1998).

Com o avanço das ferramentas moleculares, estudos dessa natureza também propuseram hipóteses de prováveis relações filogenéticas entre as famílias de Characiformes. Ortí & Meyer (1997) propuseram um arranjo com representantes de 18 famílias da ordem. Em contraposto a estudos morfológicos prévios, algumas relações entre os táxons terminais componentes da análise molecular demonstraram-se inadequados para estabelecer tais padrões filogenéticos, por exemplo: o agrupamento Distichodontidae + Citharinidae apareceu como grupo-irmão de Siluriformes, tornando Characiformes parafilético. Nesse estudo os próprios autores discutem que a escolha dos genes não foi eficiente para estabelecer as reais relações dos táxons componentes da análise.

Calcagnotto *et al.* (2005) realizaram uma das análise moleculares mais amplas em número de táxons terminais representantes da ordem (124 espécies), com um grupo-externo com 11 táxons terminais. A análise de parcimônia utilizou-se de quatro genes nucleares: nuclear recombination activating gene (RAG2), seven in absentia (sia), forkhead (fkh) e α tropomyosin (trop) e; dois mitocondriais: 16S mitocondrial e citocromo oxidase *b* para confirmarem os seguintes resultados: o não monofiletismo dos Characiformes

africanos e neotropicais; o agrupamento de algumas famílias como entidades monofiléticas e; elevação da família Serrasalminidae, antes dita como subfamília de Characidae.

Moreira (2007), em sua tese de doutoramento não publicada de análise filogenética morfológica da ordem Characiformes, baseou-se em 410 caracteres e obteve dois cladogramas fundamentais com poucas incongruências. A topologia final do trabalho de Moreira (2007) dividiu a ordem em dois grandes clados. O primeiro, composto pela família Crenuchidae na base, Distichodontidae parafilético (incluindo Citharinidae), Distichodontidae como proposto pelo autor é grupo-irmão de Parodontidae, Hemiodontidae, Anostomidae, Chilodontidae, Prochilodontidae e Curimatidae. O segundo grande clado é dividido em dois outros subgrupos. O primeiro subgrupo apresenta a família Lebiasinidae como parafilético (incluindo Erythrinidae) senso grupo-irmão de Alestidae também como entidade parafilética (incluindo Serrasalminae); o segundo subgrupo é composto pela maioria das espécies da ordem, sendo apresentado nesse, os limites da família Characidae (excluindo *Salminus* e *Brycon*), que por sua vez é grupo-irmão dos dois gêneros anteriormente mencionados + Cynodontidae, Acestrorhynchidae, Hepsetidae, Ctenoluciidae.

Mais recentemente, Mirande (2009:2010), em sua análise filogenética da família Characidae, analisou 360 caracteres osteológicos e de morfologia externa de 160 táxons. Seus terminais, não somente representaram a família Characidae *sensu stricto*, como também outras famílias da ordem Characiformes. Dessa forma, alguns novos arranjos sistemáticos foram estabelecidos nesse trabalho, tais como a incorporação de alguns gêneros em *incertae sedis* em Characidae em subfamílias; Acestrorhynchidae e Cynodontidae tornaram-se subfamílias de Characidae (Acestrorhynchinae e Cynodontinae) - esse arranjo contraria os trabalhos propostos de Buckup (1998), Menezes, (2003) e Toledo Piza (2003), todos com base em morfologia. E por último, corroborou a hipótese

molecular de Calcagnotto *et al.* (2005) sobre a elevação da subfamília Serrasalminae para o status de família. Contudo, o mesmo autor não incluiu em sua análise filogenética terminais representantes das famílias Alestidae, Chilodontidae, Citharinidae, Ctenoluciidae e Hepsetidae, não sendo possível, portanto, traçar relações filogenéticas robustas entre as famílias de Characiformes.

Oliveira *et al.* (2011), embora o principal foco da sua análise filogenética molecular não tenha sido a ordem Characiformes, estabeleceram algumas relações bem suportadas que mantiveram intactas a maioria dos grupos monofiléticos. Alguns exemplos dessa análise filogenética são: as famílias africanas Distichodontidae + Citharinidae formando o grupo-irmão das demais famílias da ordem, como observado em Vari (1979), embora Distichodontidae não tenha permanecido monofilético; o monofiletismo de Crenuchidae foi fortemente sustentado, bem como a separação bem suportada de suas duas subfamílias, assim como relatado por Buckup (1998), contudo seu posicionamento dentro de Characiformes foi considerado provisório; o monofiletismo de Cynodontidae foi rejeitado, não obstante a Lucena & Menezes (2003); a relação de Serrasalminidae + Hemiodontidae como grupos-irmãos é reportado pela primeira vez, contrariando outras relações estabelecidas na literatura e; Anostomoidea continua com seu monofiletismo fortemente sustentado.

Dessa maneira, as incongruências entre os resultados obtidos em ensaios filogenéticos moleculares e morfológicos aliados a amostragem insuficiente representativa dos componentes da diversidade de Characiformes demonstram o quão provisórias são as relações propostas até o momento entre as famílias de Characiformes (Moreira 2007) e como são escassas outras fontes de caracteres que não sejam apenas moleculares e/ou osteológicas.

Anatomia Comparada do Sistema Nervoso Central

As hipóteses sobre a evolução do Sistema Nervoso Central (SNC) são formuladas a partir de padrões de observação de caracteres homólogos em organismos vivos. As hipóteses de como essas mudanças ocorreram ao longo do tempo e os mecanismos implicados para tal transformação do encéfalo na estrutura em que temos atualmente em vertebrados são baseados em padrões reconhecidos. Esses padrões podem ser explicados através de quatro principais hipóteses tradicionais de neurobiologia comparativa, que são: 01. cefalização – tendência dos tecidos nervosos (órgãos sensoriais) se deslocarem em direção da região cefálica; 02. invasiva – axônios periféricos de uma população neuronal formam conexões com outras populações envolvendo-se; 03. célula equivalente – populações neuronais, não necessariamente com núcleos definidos, interconectam-se da mesma maneira ou possuem as mesmas propriedades histoquímicas e; 04. parcelamento – as mudanças no cérebro ao longo do tempo efetuaram-se por perdas diferenciais de conexões e subsequentes segregações de populações neurais homogêneas. Essas quatro teorias evidenciando as possíveis sequências filogenéticas de como as mudanças estabeleceram-se ao longo da evolução dos grupos (Northcutt, 1984).

O SNC dos vertebrados vivos tem seu desenvolvimento embriológico iniciando-se anteriormente no tubo neural em direção ao cordão espinal, incluindo três regiões bastante distintas: região posterior, formando a *Medulla oblongata* e o cerebelo; região mediana, formando o *Tectum* e o *Tegmentum* e; região anterior, formando o telencéfalo ou cérebro e diencéfalo (em adultos essas regiões são denominadas de prosencéfalo, mesencéfalo e rombencéfalo, respectivamente (Butler & Hodos, 2005)).

Nieuwenhuys (1967) descreveu a organização geral do encéfalo de teleósteos e actinoptérgios baseado no cérebro da truta *Salmo gairdneri* (sin. *Oncorhynchus mykiss*) apontando as características típicas do encéfalo. De modo geral, os peixes apresentam

rombencéfalo e cerebelo grandes; duas metades do *Tectum* pronunciadas e localizadas dorsalmente a região mediana do *tegmentum* e diencéfalo; um par de lóbulos inferiores hipotalâmicos grandes na região na superfície ventral; telencéfalo relativamente pequeno; e bulbos olfatórios relativamente grandes.

Segundo Braford Jr (1995) e Northcutt (2008), peixes ósseos apresentam, na sua grande maioria, variação mais conspícua na porção anterior do encéfalo, possuindo um grau de complexidade crescente da morfologia dessa região; em outras palavras, nas formas mais basais há pouca variação e nas mais derivadas há muita variação. De Pinna (1996) utilizou de dois caracteres de origem encefálica para corroborar o monofiletismo de Teleostei: os caracteres 22 (feixe da porção anterior do cérebro composto por fibras mielinizadas) e 23 (presença da porção retro-lateral do *Lobus vestibularis* do cerebelo).

Em contrapartida à descrição simples mencionada anteriormente, segundo Ito *et al.* (2007), existe uma ampla variedade de formas estruturais de encéfalos em teleósteos, tanto externa como internamente, o que, possivelmente, está relacionado aos diferentes hábitos comportamentais e nichos ecológicos apresentados pelo grupo, diferentemente do que é observado em outros vertebrados. Exemplos dessa interação morfológica do cérebro com atributos ecológicos são relatados em exemplares de Catostomidae norte americanos (Miller & Evans, 1965) e Cichlidae africanos (Huber *et al.*, 1997).

Os estudos realizados com o objetivo de compreender os aspectos morfológicos de “peixes” e sua evolução, em sua grande maioria, foram realizados através de estudos com base em osteologia. De certa maneira negligenciando outros complexos morfológicos potencialmente informativos, tais como miologia, sindesmologia e esplancnologia, com consequências negativas óbvias para o estudo das relações evolutivas dos grupos envolvidos. O principal motivo por trás desta conduta parece ser o fato de tais sistemas anatômicos exigirem, quase sempre, dissecções mais complexas, demoradas e também

mais destrutivas para os espécimes examinados do que aquelas necessárias para o estudo osteológico com espécimes diafanizados e corados para este fim (os quais, em grande parte das vezes, não exigem dissecação de nenhum tipo) (Datovo, 2006).

Estudos da natureza morfoencefálica foram realizados dentro de Otophysi para determinados grupos apenas de forma pontual com descrições anatômicas das estruturas encefálicas. Por exemplo, Albert (2001), em Gymnotiformes, conhecidos vulgarmente como peixes elétricos, analisou representantes das cinco famílias que compõe a ordem, de maneira a tentar extrair caracteres encefálicos que pudessem ser utilizados como sinais filogenéticos. Nesse estudo, o autor analisou caracteres relacionados à morfologia do encéfalo com os quais conseguiu elaborar um paralelo com Siluriformes e Characiformes. Mais recentemente, Pupo (2011) em sua dissertação de mestrado, descreveu e analisou de forma filogenética representantes da família Callichthyidae (Otophysi, Siluriformes), com base na estrutura encefálica. O mesmo autor relaciona de forma bastante robusta e convincente as estruturas do cérebro com o hábito de vida desses animais. Por último, Abrahão (2013) também utilizou caracteres encefálicos como conjunto de dados para tentar elucidar as relações filogenéticas de Pseudopimelodidae.

Em resumo, dentro da ordem Characiformes, assim como em Otophysi de maneira mais abrangente, a utilização de caracteres de outras naturezas, tais como miológicos e principalmente os de natureza “mole” (ex: vísceras e encéfalo) são e foram pouco estudados, podendo vir a revelar caracteres robustos que auxiliem na interpretação e compreensão de novos arranjos sistemáticos, bem como na sustentação de cladogramas existentes baseados em relativamente poucas sinapomorfias.

Objetivos

(1) Descrever e ilustrar toda a morfologia encefálica de representantes:

- (a) da maior parte das famílias de Characiformes;
- (b) de praticamente todas as subfamílias de Characidae;

(2) levantar novos caracteres da morfologia encefálica que possam ser filogeneticamente informativos para o esclarecimento das relações de parentesco envolvendo os grupos examinados;

(3) identificar, sempre que possível, caracteres osteológicos ou de outra natureza (e.g. ligamentos, inervação) associados à caixa craniana (neurocrânio) e o encéfalo que se mostrem filogeneticamente informativos;

Material e Métodos

Estudo anatômico do encéfalo

Os exemplares examinados foram primariamente preparados utilizando-se a técnica proposta por Datovo & Bockman (2010) para coloração de exemplares para trabalhos com enfoque miológico. Essa técnica permite uma melhor visualização das suturas ósseas, de maneira a facilitar a dissecação dos neurocrânios dos exemplares.

Para a extração do encéfalo do neurocrânio seguiu-se as seguintes etapas:

1. raspagem da camada de epiderme sobre o anel orbital, ossos operculares, ossos faciais e ossos maxilar, pré-maxilar e dentário;
2. raspagem da camada de epiderme e gordura (e.g. Anostosmoidea) do teto do neurocrânio para a visualização das suturas cranianas;
3. retirada do anel orbital e dos ossos faciais com o auxílio de uma mini-espátula.
4. retirada dos músculos associados ao suspensório-opercular, *Levator operculi*, *Adductor operculi* e *Adductor arcus palatini*.
5. retirada do globo ocular do lado esquerdo do exemplar dissecado, essa etapa deve ser feita com muito cuidado, os músculos que sustentam o globo ocular (*Musculus rectus superior*, *Musculus rectus externus*, *Musculus rectus inferior*, *Musculus rectus internus*, *Musculus obliquus superior* e *Musculus obliquus inferior*) devem ser incisados na região proximal do globo ocular, bem como o *Pedunculus bulbi* (porção anterior do trato óptico);

6. retirada dos ossos mandibulares - maxilar, pré-maxilar e dentário; nessa etapa, na retirada do osso pré-maxilar, é necessária atenção para não destruir a porção anterior da *Plicae olfactoriae*, ou seja, do epitélio nasal e/ou roseta olfatória;
7. retirada da musculatura epaxial próxima ao Aparelho de Weber, bem como dos ossos supraneurais; com o auxílio de um bisturi, é feita uma incisão sagital na linha mediana posterior ao supraoccipital, retirando-se uma secção da musculatura epaxial até alcançar o tubo neural;
8. incisões dos ossos do teto craniano (neurocrânio);
9. secção das suturas ao redor do osso mesetmóide com uma espátula; após a secção das suturas, retirada cuidadosamente do mesetmóide;
10. secção dos ossos frontais através da fontanela frontal; em alguns casos a porção mediana do encéfalo - *Tectum* e o *Tegmentum* são facilmente visualizados; nos táxons em que não há fontanela frontal (i.e. Erythrinidae, Lesiasinidae), a incisão deve ser feita cuidadosamente entre as suturas dos ossos frontais;
11. secção do parietal e supraoccipital; visualização da região posterior do encéfalo – cerebelo e medula oblongada;
12. incisão dos ossos pterótico e esfenótico; esses dois perfazem grande parte da parede lateral que protege o encéfalo; nesse passo, infelizmente, devido compactação dos ossos que formam a região posterior do neurocrânio, outros ossos podem ser parcial ou totalmente destruídos, sendo preciso cuidado ao removê-los, uma vez que, algumas vezes tal remoção invasiva pode acarretar em danos ao encéfalo;
13. após a retirada dos ossos do neurocrânio, o encéfalo deve estar quase que totalmente exposto em vista lateral esquerda, sendo reproduzidos os passos mencionados anteriormente no lado direito do exemplar para expor totalmente o encéfalo em vista dorsal.

14. atente-se, a retirada do encéfalo deve ser feita de maneira extremamente cuidadosa, uma vez que o mesmo é muito frágil;
15. uma incisão é feita na porção posterior da medula oblongada, logo após a vertical que passa pelo Aparelho de Weber.
16. os passos a seguir seguem a metodologia proposta por Pupo (2011) com algumas modificações; os cortes dos Nervos cranianos devem ser executados no sentido pósterio-anterior.
17. corte transversal do *Nervus vagus* (N. X) eferentes do *Lobus vagi* em ambos os lados;
18. corte transversal do *Nervus abducens* (N. VI); cuidado ao destaca-lo do assoalho do neurocrânio, a estrutura é muito frágil;
19. corte transversal do grupo de nervos referente a área *Octavolateralis* (*Nervus trigeminus* (N.V), *Nervus facialis* (N.VII), *Nervus octavus* (N.VIII, porções anterior e posterior), *Nervus linea lateralis anterior* (Nlla), *Nervus linea lateralis posterior* (Nllp) eferentes da área lateral do *Cerebellum* em ambos os lados;
20. corte transversal do *Nervus opticus* (N. II); atenção, nesse passo, à porção médio-anterior do nervo atravessa os ossos que formam o assoalho do neurocrânio; dessa maneira, é necessário executar a incisão abaixo desse caminho, para manter a informação do *Optica chiasm*;
21. corte transversal do *Nervus olfactorius* (N. I), em ambos os lados;
22. retirada do encéfalo, delicadamente, com auxílio de pinça. Esta etapa requer atenção especial, uma vez que, ventralmente ao tronco encefálico, está parte do sistema auditivo do animal que pode ser indevidamente retirado.

As ilustrações dos caracteres morfoencefálicos de importância filogenética foram confeccionadas a partir de material dissecado, com o auxílio de uma câmara clara acoplada a um estereomicroscópio e/ou câmara digital também acoplada. A nomenclatura para as estruturas anatômicas do encéfalo seguiu Northcutt (1984), (2001), (2002), (2008) e (2009); Meek & Nieuwenhuys (1998); Ito *et al.*, (2007) entre outros (ver lista de nomenclatura). Todos os exemplares foram medidos usando paquímetro com precisão de 0,01 mm, tendo sido feitas as seguintes medidas do lado esquerdo de cada exemplar: Comprimento padrão (CP) e o Comprimento da Cabeça (CC), para relação de tamanho corporal/cabeça das estruturas encefálicas.

Além das medidas padrões, os animais foram pesados previamente às dissecações e seus encéfalos também foram pesados com balança digital analítica de precisão de 0,1 mg. O Volume de cada encéfalo foi calculado através de uma análise volumétrica estabelecida por Hyslop (1980), bem como a massa encefálica (Coeficiente Encefálico) foi estimada através das metodologias utilizadas por Bauchot & Bauchot (1986) e Lisney & Collin (2006). Sendo estabelecida apenas pela razão logarítmica entre o peso encefálico e o peso corpóreo.

A nomenclatura osteológica para os ossos do neurocrânio associados ao encéfalo seguiu Weitzman (1962), com as modificações relatadas em Vari & Harold (2001) e Castro & Vari (2004). A nomenclatura miológica seguiu Datovo & Bockmann (2010) e Datovo & Castro (2012). A nomenclatura osteológica na língua portuguesa seguiu Castro & Castro (1987), com as devidas atualizações do Acordo Ortográfico da Língua Portuguesa.

As descrições na forma de texto para cada um dos encéfalos examinados em cada um dos táxons vistos foram feitas. Todos os encéfalos foram ilustrados para se ter uma noção de variação dentro do grupo estudado. Obviamente, no caso de táxons que

apresentaram configurações anatômicas idênticas, serão apresentadas descrições generalizadas para os mesmos.

Terminologia da anatomia encefálica estudada

Para a condução da análise comparativa dos encéfalos de Characiformes estudados foram empregadas à terminologia e as divisões encefálicas mais utilizadas pelos seguintes autores Northcutt (1984), (2001), (2002), (2008) e (2009); Meek & Nieuwenhuys (1998); Ito *et al.*, (2007).

A. *Medula spinalis*

medsp - *Medulla spinalis*

truen - *Truncus encephali*

medob - *Medulla oblongata*

B. *Rhombencephalon*

crcb - *Crista cerebellaris*

ccb - *Corpus cerebelli*

lobX - *Lobus vagi*

lobf - *Lobus facialis*

emgr - *Eminentia granularis*

tvequ - *Ventriculli quarti*

apost - *Area postrema*

C. Mesencephalon

tecopt - *Tectum opticum*

opt – *Tractus opticus*

tlong - *Torus longitudinalis*

tlat - *Torus lateralis*

D. Diencephalon

hypoth - *Hypothalamus*

lhypoth - *Lobus inferior hypothalami*

hypoph - *Hypophysis* (glândula pituitária)

saccv - *Saccus vasculosus*

E. Telencephalon

bol - *Bulbusolfactorius*

ttelen - *Tela telencephali*

teld - *Telencephalon dorsale*

telv - *Telencephalon ventrale*

F. Nervi cranii

nl – *Nervus olfactorius*

nII – *Nervus opticus*

nIII – *Nervus oculomotorius*

nIV – *Nervus trochlearis*

nV – *Nervus trigeminus*

nVI – *Nervus abducens*

nVII – *Nervus facialis*

nVIII – *Nervus octavus*

nlla – *Nervus lineae lateralis anterior*

nllp – *Nervus lineae lateralis posterior*

nIX – *Nervus glossopharyngeus*

nX – *Nervus vagus*

nso – *Nervi spino-occipitales*

Procedimentos para à análise filogenética

Para o estudo das relações filogenéticas internas da ordem Characiformes foi utilizada a metodologia cladística, proposta por Hennig (1950, 1966), e desenvolvida subsequentemente por inúmeros outros autores (Wiley, 1981; Wiley *et al.*, 1991; Forey *et al.*, 1992; Amorim, 1997, 2002), na qual só é permitida a inserção de táxons e/ou grupos monofiléticos, ou seja, que possuam características apomórficas “exclusivas” compartilhadas, denominadas de sinapomorfias.

A determinação da polaridade dos caracteres com o auxílio do grupo externo seguiu a lógica apresentada por Nixon & Carpenter (1993), para a formulação da hipótese de inter-relações filogenéticas para os táxons analisados. Para a análise de parcimônia para obtenção do(s) cladograma(s) com menor número de passos (estrito consenso) utilizou-se

o programa TNT (Goloboff, 2000), além de quaisquer outros que pudessem revelar-se úteis no decorrer do trabalho.

Como grupo interno mínimo foi analisado representantes de cada uma das 17 famílias de Characiformes *sensu* Buckup (1998), Miranda (2009: 2010): Alestidae, Anostomidae, Characidae, Citharinidae, Chilodontidae, Crenuchidae, Ctenoluciidae, Curimatidae, Distichodontidae, Erythrinidae, Gasteropelecidae, Hemiodontidae, Hepsetidae, Lebiasinidae, Parodontidae, Prochilodontidae e Serrasalminidae. No caso da família Characidae, devido sua diversidade de subfamílias, foi incluso um representante de cada uma das mesmas, quando possível. Nestes casos, foram selecionados, sempre que possível, representantes de gêneros basais de cada subfamília, quando a filogenia do grupo em questão fosse conhecida. Quando as relações não eram conhecidas, a seleção deu-se com base no material disponível para dissecção. Além disso, toda a informação disponível na literatura ictiológica pertinente foi utilizada para executar a escolha do táxon a ser examinado.

Para a composição do grupo externo mínimo da análise filogenética foram utilizados pelo menos um representante das ordens que compõe a série Otophysi; ou seja, um representante das ordens Cypriniformes, Siluriformes e Gymnotiformes. Para o enraizamento do cladograma, utilizou-se um representante de Cypriniformes, uma vez que Fink & Fink (1981; 1996) apontam sua posição mais basal dentro de Otophysi.

Lista da totalidade dos táxons terminais examinados

Grupo interno

Characiformes

ALESTIDAE

LIRP 5955, *Chalceus erythrurus*, 02 ex., 192 mm CP. BRASIL, ACRE, MUNICÍPIO DE CRUZEIRO DO SUL, RIO JURUÁ, 07°09'49'S 43°29'7"W, 05/OUT/2006.

LIRP 8625, *Chalceus guaporensis*, 15 ex., 135,0 mm CP. BRASIL, RONDÔNIA, PORTO VELHO, RIO SÃO LOURENÇO, 9°21'52"S 64°50'50"W, 06/AGO/2010.

ANOSTOMIDAE

LIRP 7151, *Schizodon nasutus*, 02 ex., 211,8 mm CP. BRASIL, MINAS GERAIS, MUNICÍPIO DE PERDIZES, RIO ARAGUARI, RESERVATÓRIO DA UHE NOVA PONTE (MEIO DO LAGO), 19°10'41"S 47°10'05"W, 12/MAI/2009.

CHARACIDAE *sensu* Mirande (2009:2010)

Acestrorhynchinae

LIRP 7639, *Acestrorhyncus falcatus*, 12 ex., 130,24-149,31 mm CP. BRASIL, MATO GROSSO, MUNICÍPIO DE SAPEZAL, RIO JURUENA, 12°54'22"S 58°55'01"W, 01/NOV/2009.

Agoniatinae

UNT 8459, *Agoniat* ***halecinus***, 02 ex., 39,6 mm CP. BRASIL, TOCANTINS, MUNICÍPIO DE LAJEADO, LAGO DA UHE LAJEADO, PRÓXIMO A REPRESA, 9°47'57"S 48°21'14"W, 07/JUL/2008.

Aphyocharacinae

LIRP 2018, *Aphyocharax* ***dentatus***, 16 ex., 45,88-57,07 mm CP. BRASIL, SÃO PAULO, MUNICÍPIO DE LUIS ANTONIO, LAGOA DO DIOGO, LAGOA MARGINAL DO RIO MOGI-GUAÇU, RESERVA ECOLÓGICA DE JATAÍ, 21°37'26"S 47°48'22"W, 07/NOV/2000.

Aphyoditeinae

LIRP 7544, *Microschemobrycon* ***callops***, 200 ex., 25,8 mm CP. BRASIL, VENEZUELA, ESTADO DA AMAZONAS, MUNICÍPIO DE SAN FERNANDO DE ATABAPO; RIO ORINOCO NEAR CONFLUENCE WITH RIO ATABAPO, LONG NARROW BEACH BETWEEN CHANNEL AND LAGUNA, SAN FERNANDO ATABAPO, 04°02'48"N 67°42'17"W, 02/ABR/2004.

Bryconinae

LIRP 6309, *Brycon* ***orbignyanus***, 04 ex., 175.25 mm CP. BRASIL, MINAS GERAIS, MUNICÍPIO DE SANTA JULIANA, RIO ARAGUARI, RESERVATÓRIO DA UHE NOVA PONTE, 19°10'23"S 47°38'18"W, 18/FEV/2008.

LIRP 7800, *Triportheus* ***nematurus***, 02 ex., 79.87 mm CP. BRASIL, GÓIAS, MUNICÍPIO DE PARANAIGUARA, RIO MATEIRA (CÓRREGO), AFLUENTE DO RIO PARANAÍBA,

UHE SÃO SIMÃO, REGIÃO LÓTICA, POUCA AGUA E MUITO RASO, 18°51'21"S 50°38'10"W, MAR, 2010.

Characinae

MZUSP 89106, ***Charax leticiae***, 119 ex., 30,8-88,8 mm CP. BRASIL, MATO GROSSO DO SUL, RIO PARAGUAI. S 18°25'42.5" W 54°50'02.8", 2008.

LIRP 7535, ***Exodon paradoxus***, 174 ex., 44,0-52,1 mm CP. BRASIL, RORAIMA, BOA VISTA, RIO BRANCO EM FRENTE À ORLA TAUMANN, 2°48'20"N 60°39'52"W, 2007.

LIRP 7624, ***Roeboides descalvadensis***, 03 ex., 65.87-68.54 mm CP. BRASIL, SÃO PAULO, MUNICIPIO DE GAVIÃO PEIXOTO, RIO JACARÉ-GUAÇU, 21°50'46"S 48°31'28"W, 04/JAN/2010.

MZUSP 85208, ***Roeboides myersi***, 96 ex., 66,13-110,29 mm CP. BRASIL, AMAZONAS, PARANÁ DE JANAÚACÁ, ENTRADA DO LAGO DO CASTANHO, 14/SET/1977.

MZUSP 6536, ***Roeboides prognathus***, 10 ex., 72,35-89,09 mm CP. BRASIL, MARACAPURU, LAGO MARACAPURU, 01/NOV/1967.

MZUSP 94250, ***Roeboexodon guyanensis***, 119 ex., 49,87-76,34 mm CP. BRASIL, MATO GROSSO, CAMPINÁPOLIS, CÓRREGO DO LÍCIO, AFLUENTE DO RIO COLUENE, 13°50'22"S 53°14'59"W, 20/MAI/2007.

Cheirodontinae

LIRP 1819, ***Serrapinus notomelas***, 64 ex., 20.98-26.53 mm CP. BRASIL, SÃO PAULO, MUNICÍPIO DE TEODORO SAMPAIO, RIO PARANAPANEMA, PROX. A FOZ DO CÓRREGO SÃO CARLOS, P.E MORRO DO DIABO, 22°36'45"S 52°15'19"W, 27/JUN/2000.

Cynodontinae

UNT 11753, ***Cynodon gibbus***, 04 ex., 176,2-189,3 mm CP. BRASIL, TOCANTINS, MUNICÍPIO DE LAJEADO, LAGO DA UHE LAJEADO, PRÓXIMO A REPRESA, APROXIMADAMENTE 9°47'S 48°21'W, 2011.

Heterocharacinae

MZUSP 55725, ***Heterocharax leptogrammus***, 92 ex., 22,7-32,1 mm CP. BRASIL, AMAZONAS, RIO NEGRO, ABAIXO DO RIO DARAÁ (LAGO CENTRAL DE ILHA), APROXIMADAMENTE 0°28'S 64°46' W, 17/FEV/1980.

Iguanodectinae

MZUSP 109455, ***Iguanodectes spirulus***, 100 ex., 47,4-53,3 mm CP. BRASIL, MATO GROSSO, COCALINHO, BACIA DO ARAGUAIA, CÓRREGO AFL. DO CORIXO DA SAUDADE, APROX. 17KM NO DE COCALINHO NA MT-326. 14°19'35"N 51°06'25"W, 13.OUT.2004.

Rhoadsiinae

LIRP 8157, ***Rhoadsia altipinna***, 16 ex., 25,0-79,8 mm CP. PERU, ESTADO DE TUMBES, CIDADE DE TUMBES, EL LIMON, RIO TUMBES, 14/JUL/2010.

Salminae

LIRP 7084, *Salminus hilarii*, 02 ex., 215,6-237,1 mm CP. BRASIL, MINAS GERAIS, MUNICÍPIO DE SÃO GONÇALO DO ABAETÉ, PCH DIVINO, AFLUENTE DO RIO SÃO FRANCISCO, 18°20'42"S 45°42'56"W, 28/NOV/2008.

Stervadiinae

LIRP 6127, *Mimagoniates reocharis*, 12 ex., 29,6-51,11 mm CP. BRASIL, SANTA CATARINA, MUNICÍPIO DE NOVA VENEZA, RIO MORTO AO SOPÉ DA REBIO DO AGUAÍ, 28°40'09"S 49°39'37"W, 13/FEV/2008.

Stethaprioninae

LIRP 6018, *Gymocorymbus ternetzi*, 23 ex. 27,1-41,77 mm CP. BRASIL, SÃO PAULO, MUNICIPIO DE LUIS ANTONIO, LAGOA DO DIOGO, LAGOA MARGINAL DO RIO MOGI-GUAÇU, RESERVA ECOLÓGICA DE JATAÍ, 21°37'26"S 47°48'22"W, 11/SET/2007.

Tetragonopterinae

LIRP 5779, *Tetragonopterus argenteus*, 10 ex., 48,9-57,1 mm CP. BRASIL, MATO GROSSO, MUNICIPIO DE CUIABÁ, VARZEA GRANDE, PONTE DO RIO CUIABÁ, RIO CUIABÁ, 11/MAI/1999.

Incertae sedis in Characidae

LIRP 3243, *Astyanax altiparanae*, 7 ex., 71,8-96,0 mm CP. BRASIL, GOIÁS, CATALÃO, RIO SÃO MARCOS NA FAZENDA DORVINAS, BACIA DO PARANAÍBA, 18°4'4"S 47°40'27", 2002.

LBP 4586, *Astyanax jordanii*, 5 ex., 56,5-68,7 mm CP. BRASIL, MATERIAL DE AQUÁRIO, 2010.

LIRP 4272, *Hemigrammus marginatus*, 56 ex., 19,6-27,9 mm CP. BRASIL, MINAS GERAIS, FELIXLÂNDIA, 18°45'29"S 44°53'56"W, 2002.

LIRP 2385, *Moenkhausia sanctafilomenae*, 9 ex., 37,2-57,3 mm CP. BRASIL, SÃO PAULO, JOSÉ BONIFÁCIO, Córrego sem denominação, sub-bacia do Baixo Tiête, 21°05'58"S 49°48'22"W, 1999.

LIRP 7615, *Oligosarcus pintoii*, 13 ex., 75,6-83,3 mm CP. BRASIL, SÃO PAULO, GAVIÃO PEIXOTO, RIO JACARÉ-GUAÇU, 21°50'46"S 48°38'28"W, 2010.

MZUSP 7904, *Probolodus heterostomus*, 30 ex., 40,2-58,8 mm CP. BRASIL, SÃO PAULO, JACAREÍ, REPRESA SANTA BRANCA, RIO PARAÍBA DO SUL, 23°22'7"S 45°51'39"W, 10-16/SET/1963.

LBP 8107, *Stygichthys typhlops*, 4 ex., 33,1-33,9 mm CP. BRASIL, MINAS GERAIS, JAÍBA, CACIMBA NA FAZENDA LAJEADO, DRENAGEM DO RIO VERDE/SÃO FRANCISCO, 51°24'47"S 43°45'19"W, 26/ABR/2008.

CITHARINIDAE

MZUSP 84480 *Citharinus latus*, 17 ex., 88,2-114,9 mm CP. BENIM, QUÉMÉ, AZOWLISSE, QUÉMÉ RIVER. 01°40'29"N 02°29'15"E, 20/NOV/2003.

CHILODONTIDAE

LIRP 7537, *Caenotropus labyrinthicus*, 76 ex., 54,7- 78.3 mm CP. BRASIL, RORAIMA, MUNICÍPIO DE BOA VISTA, RIO BRANCO, EM FRENTE A ORLA TAUMANAN, EM BOA VISTA, 02°48'20"S 60°39'52"W, 08/FEV/2007.

CRENUCHIDAE

LIRP 10, *Characidium fasciatum*, 24 ex., 30,3-54,8 mm CP. BRASIL, SÃO PAULO, MUNICÍPIO DE CAJURU, RIO CUBATAO, RIO PARDO, B. DO PARANÁ, APROXIMADAMENTE 21°22'0"S 47°17'0"W, 13/ABR/1986.

CTENOLUCIIDAE

LIRP 7536, *Boulengerella cuvieri*, 05 ex., 150,1-266,7 mm CP. BRASIL, RORAIMA, MUNICÍPIO DE BOA VISTA, RIO BRANCO, EM FRENTE A ORLA TAUMANAN, EM BOA VISTA, 02°48'20"N 060°39'52"W, 26/NOV/2009.

CURIMATIDAE

LIRP 7505, *Steindachnerina brevipinna*, 56 ex., 47,5-92,1 mm CP. BRASIL, RIO GRANDE DO SUL, MUNICÍPIO DE CASSEQUI, PRAIA EXTENSA NA MARGEM DIREITA DO RIO IBICUÍ, PORTO DE AREIA, ACESSO PELA RS 640, 06/JUL/2008.

DISTICHODONTIDAE

MZUSP 84476, *Neolebias unifasciatus*, 223 ex., 18,6-29,7 mm CP. BENIM, QUÉMÉ, AZOWLISSE, QUÉMÉ RIVER. 01°40'29"N 02°29'15"E, 20/NOV/2003.

ERYTHRINIDAE

LIRP 750, *Hoplerithrynus unitaeniatus*, 08 ex., 97,1-134,5 mm CP. BRASIL, BAHIA, MUNICÍPIO DE LENÇÓIS, RIO LENÇÓIS (AFLUENTE DO RIO PARAGUASSU), PARQUE ESTADUAL DA CHAPADA DIAMANTINA, 04/SET/1991.

GASTEROPELECIDAE

LBP 4199, *Carnegiella marthae*, 211 ex., 20,9-29,7 mm CP. BRASIL, AMAZONAS, MUNICÍPIO DE BARCELOS, IGARAPÉ PUXIRITUBA, DRENAGEM DO RIO NEGRO, AMAZONAS, 00°53'18.6"S 62°40'36.1"W, 23/NOV/2006.

HEMIODONTIDAE

LIRP 7636, *Hemiodus sterni*, 09 ex., 96,2-135,0 mm CP. BRASIL, MATO GROSSO, MUNICÍPIO DE SAPEZAL, RIO JURUENA, 12°54'22"S 58°55'01"W, 13/JUL/2010.

HEPSETIDAE

MZUSP 84469, *Hepsetus odoe*, 06 ex., 111,7-144,2 mm CP. BENIM. QUEMÉ, ADJOHOUN, RIVER HEDJI AT ROAD (RN4) BETWEEN ADJOHOUN AND AZOWLISSÉ. APROXIMADAMENTE 41°02'N 30°02', 16/NOV/2003.

LEBIASINIDAE

LIRP 6049, *Pyrrhulina australis*, 10 ex., 30,9-34,3 mm CP. BRASIL, SÃO PAULO, MUNICÍPIO DE CRAVINHOS, NASCENTE DO RIO DAS CRUZES, 21°22'39"S 47°39'33"W, 18/AGO/2007.

PARODONTIDAE

LIRP 7613, *Apareidon affinis*, 08 ex., 98,8-101,1 mm CP. BRASIL, SÃO PAULO, MUNICÍPIO DE GAVIÃO PEIXOTO, RIO JACARÉ-GUAÇU, 21°50'46"S 48°31'28"W, 04/JAN/2010.

PROCHILODONTIDAE

LIRP 7321, *Prochilodus lineatus*, 05 ex., 135,6-185,6 mm CP. BRASIL, MINAS GERAIS, MUNICÍPIO DE UBERLÂNDIA, RIO ARAGUARI, CORPO DO RESERVATÓRIO DA UHE MIRANDA, NA REGIÃO PROXIMAL A BARRAGEM, 18°55'10"S 48°02'00"W, 14/AGO/2009.

SERRASALMIDAE

LIRP 2022, *Acnodon normanii*, 01 ex., 90,0 mm CP. BRASIL, TOCANTINS, MUNICÍPIO DE PARANÃ, RIO MARANHÃO, FAZENDA TRAÇADAL, APROXIMADAMENTE 12°29'S 48°13'W. S/DATA.

UNT 8451 *Catoprion mento*, 76 ex., 29,7-107,4 mm CP. BRASIL, PARÁ, SANTARÉM, IGARAPÉ JACUNDÁ, ALTER DO CHÃO, 2°30'0"S 54°57'0"W, 23/DEZ/1967.

LIRP 8013, *Serrasalmus maculatus*, 08 ex., 80,7-84,2 mm CP. BRASIL, MINAS GERAIS, MUNICÍPIO DE PARACATU, ENTRE PARACATU (MG) E CRISTALINA (GO), PROXIMO AO ANTIGO PORTO FAUSTINO LEMOS, ATUAL PINGUELA DO REMELEXO, FAZENDA PORTO VELHO, 17°07'48"S 47°16'49"W, NOV/2009.

LIRP 8158, *Utiaritichthys sennaebragai*, 10 ex., 30,4-114,5 mm CP. BRASIL, MATO GROSSO, MUNICÍPIO DE SAPEZAL, RIO JURUENA, 12°54'22"S 58°55'01"W, 13/JUL/2010.

Grupo externo

Cypriniformes

CYPRINIDAE

LIRP 8923, *Cyprinus carpio*, 02 ex., 72,3-99,4 mm CP. MATERIAL DE AQUÁRIO, 2012.

Gymnotiformes

GYMNOTIDAE

LIRP 7767, *Gymnotus pantherinus*, 06 ex., 129,0-135,8 mm CP. BRASIL, PARANÁ, MUNICÍPIO DE GUARATUBA, VALA DE DRENAGEM, A DIREITA DA PROPRIEDADE DA PUC-PR, 25°55'27"S 48°36'39"W, 16/SET/2008.

LIRP 4918, *Sternopygus macrurus*, 08 ex., 115,3-127,3 mm CP. BRASIL, SÃO PAULO, MUNICÍPIO DE LUIS ANTÔNIO, LAGOA DO DIOGO, RESERVA ECOLÓGICA DE JATAÍ, 21° 37'26"S 47°48'22"W, 29/SET/2003.

Siluriformes

DYPLOMYSTIDAE

LBP 449, *Dyplomystes mesembrinus*, 21 ex., 71,9-126,8 mm CP. ARGENTINA, DEPARTAMENTO PASOS DE INDIOS, PROVINCIA DE CHUBUT, LOS ALTARES, RIO CHUBUT, 43°49'92"S 67°54'00"W, 24/NOV/2008.

PIMELODIDAE

LIRP 6012, *Pimelodus maculatus*, 3 ex., 67,4-86,2 mm CP. BRASIL, SÃO PAULO, MUNICÍPIO DE LUIS ANTÔNIO, LAGOA DO DIOGO, LAGOA MARGINAL DO RIO MOGI-GUAÇU, RESERVA ECOLÓGICA DE JATAÍ, 21° 37'26"S 47°48'22"W, 27/SET/2007.

Resultados

Descrição da anatomia encefálica

Nessa seção, apresento uma descrição generalizada dos componentes encefálicos examinados em Characiformes, bem como, tentativamente uma descrição generalizada do encéfalo de Characiformes. As especificidades dentro das famílias e subfamílias serão abordadas em seções individualizadas, tais como são usualmente utilizadas em descrições neuroanatômicas de vertebrados. A delimitação dos encéfalos estabelecida para os representantes de Characiformes foi a seguinte: a extremidade posterior é a origem na porção ventral da *medulla oblongata* próxima inserção do **nso** e a expansão do bulbo olfatório na porção anterior.

Medulla oblongata

Responsável por mecanismos vitais devido à presença de grupos celulares responsáveis pela regulação de sinais norepinefrínicos que tem função excitatória sobre quase todo o encéfalo (Striedter, 2005; Pupo, 2011).

Rombencéfalo

Basicamente consiste na *Medulla oblongata* e suas “pons” (ligações) e o cerebelo. Entre as características que distinguem essa região encefálica das demais e a torna tão importante estão o fato de a região ser o centro de origem e terminação de muitos dos nervos cranianos (V até o X) (Butler & Hodos, 2005). O rombencéfalo é a porção mais

caudal do encéfalo, conectando-se posteriormente de maneira gradual o cordão espinal e anteriormente coadunando-se ao mesencéfalo.

Area postrema

Meek & Nieuwenhuys (1998) definiram a *Area postrema* como a região responsável pelos receptores de funções quimiorreceptivas relacionados as projeções do *Nervus vagus* e também por ser a região mais caudal do sistema sensório-visceral do rombencéfalo.

Região do Ventriculli quarti

A região do *Ventriculli quarti* é, geralmente, recoberta pelo *tegmen Ventriculli quarti* (tegumento).

Lobus vagi

Segundo Morita & Finger (1985), o *Lobus vagi* é um intumescimento da região vícero-sensorial do tronco encefálico. Em muitos teleósteos, o *Lobus vagi* é formado não somente pelas porções rostral e facial do centro do trato solitário, como também pela porção caudal e essas subdivisões desenvolvem-se em um lóbulo distinto. Em ciprinídeos, por exemplo, o *Lobus vagi* é particularmente bem desenvolvido e, conseqüentemente, associado à presença do órgão palatal na cavidade orofaríngea responsável pela estrutura muscular e quimiossensitiva envolvida na seleção de partículas de alimento (Nieuwenhuys *et al.*, 1998).

Lobus facialis

Segundo Meek & Nieuwenheyus (1998), o lóbulo facial é um alargamento da porção anterior do núcleo do trato solitário recebendo o ramo sensorial do nervo facial (VII). Este nervo conecta-se internamente com as papilas gustativas dispostas na porção anterior da cavidade oral e externamente com os botões gustativos nos lábios e ao longo da superfície corpórea. Consequentemente, o lóbulo facial é particularmente bem desenvolvido em Teleostei, com um elaborado sistema externo de gustação, como observado em ciprinídeos e ictalurídeos.

Crista cerebellaris

A região posterior cerebelar que conecta-se anteriormente à *Medulla oblongata* é denominada de *Crista cerebellaris* (Mukuda & Ando, 2003). Segundo Meek (1992), essa região é uma camada de fibras paralelas subjacentes à região rombencefálica que se aproxima da região da linha lateral.

Eminentia granularis

Em teleósteos, a *Eminentia granularis* é formada pelo surgimento de fibras paralelas na camada molecular da região mecanossensorial da linha lateral (Meek & Nieuwenheyus, 1998).

Corpus cerebellaris

O corpo ou porção central do cerebelo de teleósteos consiste de um lóbulo tubular que pode ser direcionada posterior e/ou anteriormente em diferentes grupos. A razão ou significado funcional das diferentes morfologias do *corpora cerebelli* dos teleósteos é desconhecida. Dessa maneira, o *Corpus cerebellaris* de teleósteos é muito similar ao de Amniotas, consistindo em três camadas: (1) externa molecular, (2) intermediária ganglionar e (3) interna (profunda) granular (Meek & Nieuwenheyus, 1998).

Mesencéfalo

O mesencéfalo, ou como é denominado em inglês, “midbrain”, consiste em: um tegumento localizado médio-ventralmente, um *torus semicircularis* situado látero-ventralmente e um *tectum* posicionado dorsalmente. Os limites do *mesencephalon* são: istmo do rombencéfalo, posteriormente; diencéfalo, dorsalmente; e junção mesodiencéflica tubecular, ventralmente (Meek & Nieuwenheyus, 1998).

Torus lateralis e Torus longitudinalis

O *Torus lateralis* é uma crista de células dispostas de maneira difusa na superfície ventral-lateral do *tegmentum* do mesencéfalo. Em linhagens mais basais de peixes actinoptérigios, como por exemplo, em representantes de *Amia*, essa estrutura é muito desenvolvida (Meek & Nieuwenheyus, 1998).

Tectum opticum ou Tectum mesencephali

Em peixes, assim como nos demais vertebrados tetrápodes não mamalianos, o *Tectum opticum* é o principal centro de visão, no qual todas as fibras ópticas se conectam (Schwassman & Kruger, 1965). Apesar de muitos considerarem o *Tectum opticum* como uma estrutura relacionada apenas à visão, essa porção do encéfalo está associada à pelo menos três marcadores organizacionais: (1) multissensorial (visão, audição, somatorrecepção e, quando presente, sensores infravermelhos; (2) entrada de diferentes estímulos que são organizados como “mapas” do mundo externo ou do corpo; e (3) registro desses “mapas” (Butler & Hodos, 2005).

Diencefalo

O diencefalo é uma das duas regiões componentes da porção mais anterior do encéfalo dos vertebrados, localizado, geralmente, entre o mesencéfalo e o telencéfalo (mais anterior). O diencefalo pode ser dividido em quatro subdivisões principais em todos os vertebrados: (1) epitélamo; (2) tálamo dorsal; tálamo ventral e; (4) hipotálamo (Meek & Nieuwenheyus, 1998; Butler & Hodos, 2005).

Saccus vasculosus

O *Saccus vasculosus* é uma extensão evaginada do terceiro ventrículo hipotalâmico encontrado apenas em teleósteos e tubarões e em alguns outros peixes basais. Algumas possíveis funções dessa estrutura são extensamente discutidas na literatura, tais como: detecção de pressão, quimiorrecepção, osmorregulação e mecanismo de transposição iônica (Butler & Hodos, 2005).

Hypothalamus

Na região ventral do tálamo está localizado o hipotálamo, que assume uma morfologia muito diferenciada em vertebrados, principalmente em Teleostei e peixes cartilaginosos (Striedter, 2005). O hipotálamo pode ser dividido em duas principais regiões, sendo: (1) lóbulo superior (*Hypothalamus*) propriamente dito e, (2) lóbulo inferior (*Lobus inferior hypothalami*). Através do *Lobus inferior hypothalami*, acontece a conexão com a glândula pituitária ou hipofisária, que está situada ventralmente ao assoalho do complexo Hipotalâmico (Meek & Nieuwenheyus, 1998).

Lobus inferior hypothalami

Essa estrutura é a mais conspícua da porção látero-posterior do hipotálamo de Teleostei, sendo melhor observada em vista ventral do encéfalo. Muitas possíveis funções são associadas a essa estrutura, tais como, por exemplo, o sistema de entrada para os centros gustativos em *Ictalurus* (Kanwal *et al.*, 1988; Lamb & Caprio, 1993); as terminações finais do *Nervus trigeminus* em *Cyprinus* (Luiten & van der Pers, 1977).

Telencéfalo

O Telencéfalo é a porção mais anterior do encéfalo de Teleostei, sendo composto pelo *Bulbusolfactorius*, *tela telencephali*, *Telencephalon dorsale* e *Telencephalon ventrale*.

Bulbus olfactorius

Em vertebrados, os receptores nasais terminam em uma parte do encéfalo denominada bulbo olfatório e, em animais nos quais o sentido da olfação é altamente desenvolvido, tais como os tubarões e algumas raças caninas (bloodhounds), o tamanho do bulbo é expressivamente grande. Em contraposto, em animais nos quais, o sentido da olfação não é muito desenvolvido, o tamanho do bulbo olfatório é relativamente pequeno (Butler & Hodos, 2005). Em Teleostei, existem duas formas de bulbos olfatórios: (1) sésil; e (2) pedunculado.

Plicae olfactoriae

A roseta olfatória e o globo ocular são duas das conexões mais evidentes do Sistema Nervoso Central da maioria dos vertebrados. O órgão olfatório demonstra considerável diversidade de arranjo e morfologia de suas lamelas refletindo assim o grau de desenvolvimento e de nichos ecológicos de peixes (Laberge & Hara, 2001). A roseta olfatória dos peixes é um dos principais órgãos quimiorreceptores que auxiliam na percepção de recursos alimentares e na detecção de partículas odoríferas no ambiente aquático (Chakrabarti & Haza-Choudhury, 2007).

Characiformes

O encéfalo de Characiformes ocupa toda uma área que vai da porção anterior do corpo, bem à frente dos arcos neurais 3-5 (Fink & Fink, 1981); ou seja, anterior a todo o complexo do Aparato de Weberiano, estendendo-se até a porção mais anterior do neurocrânio próxima ao encontro dos ossos mesetmóides e etmóides laterais. O encéfalo

generalizado de Characiformes é moderadamente alongado. O cordão espinal é levemente cilíndrico achatando-se dorsoventral em sentido póstero-anterior próximo ao início da *medula oblongata* e/ou *Medulla spinalis*. A *Medulla oblongata* ou oblongada, nos representantes de Characiformes possuem seu comprimento e altura praticamente similares localizados na metade da inserção do **Nso**, o que delimita o final do encéfalo e início do cordão espinal, sendo dividida em duas partes simétricas: a primeira, sulcada horizontalmente formando uma placa basal; e a segunda, uma placa alar com maior inclinação póstero-anterior na região da *tela Ventriculli quarti*. A *Tela Ventriculli quarti* recobre a região do quarto ventrículo que, por sua vez, liga-se a base do *Lobus caudalis cerebelli*. O Quarto ventrículo moderadamente amplo em muitos representantes da ordem é contudo, muito variável dentro do grupo, tanto em posicionamento quanto em tamanho, em muitos casos assumindo a forma de um losango. A *Area postrema* possui a forma de um triângulo invertido, afunilando-se no sentido anteroposterior, geralmente com sua porção anterior mais expandida afunilando-se em sentido posterior, formando uma concavidade evidente, que estende-se sobre a *Medulla oblongata*. Em Characiformes, tanto em vista dorsal quanto ventral, a largura do rombencéfalo e telencéfalo não excede aquela da região mediana (diencéfalo e mesencéfalo) do encéfalo, sendo geralmente o rombencéfalo mais estreito e o telencéfalo um pouco mais largo. O *Lobus vagi* é pouco desenvolvido, não ocupando uma porção significativa do rombencéfalo, exceto pelo *Lobus vagi*, no caso dos representantes de Chilodontidae examinado. O *Lobus facialis* não é tão evidente, sendo observado em muitos casos, sob a forma de uma pequena porção ovalada posterior ao cerebelo, em vista lateral. A *Crista cerebellaris* apresentou vários graus de desenvolvimento e expansão lateral e dorso-posterior. A *Eminentia granularis* mostrou-se uma estrutura pouco variável, quase sempre como abas laterais, em vista lateral. O *Corpus cerebellaris* é a estrutura mais variável dentre os táxons analisados, tendo sido uma forma ovalada em vista dorsal a mais frequente; mesmo assim, foi impossível definir uma forma

generalizada para essa estrutura. O *Tectum opticus* mostrou-se bastante variável, sendo, em geral, uma estrutura ovalada, em vista lateral. Em Characiformes foram observados muitos graus de desenvolvimento do *Tectum opticum* suprimindo, conseqüentemente, a visibilidade do *Torus longitudinalis*.

O *Saccus vasculosus* apresenta um formato ovalado bastante conservado nos representantes examinados. A disposição da estrutura do *Hypothalamus* dentro da ordem Characiformes mostrou-se bastante consistente em questão de morfologia, assumindo, quase que em todos os representantes da ordem examinado, uma forma ovalada e/ou arredondada. Outras estruturas do complexo *Hypothalamus* são observadas apenas em vista dorsal, tais como o *Saccus dorsalis* e a *epiphysis* (glândula pineal). Contudo, essas estruturas são facilmente removidas durante o processo de dissecação. O *Lobus inferior hypothalami* apresentou, na maioria dos casos, morfologia ovalada e dimensões variadas.

O *Telencephalon*, ou seja, a porção mais anterior do encéfalo dos representantes de Characiformes foi a estrutura que mais variou em morfologia, sendo praticamente impossível caracterizar e generalizar essa estrutura para a ordem. Na região anterior, os tratos ópticos e olfatórios ramificam-se, formando as estruturas dos olhos e das rosetas olfatórias. Na maioria dos Characiformes analisados, a estrutura globular se transforma num grande e conspícuo aparato visual. A morfologia do *Bulbusolfactorius* apresentou tamanho e morfologia diferentes, podendo ser sésil ou pedunculado. Em Characiformes, a maioria das rosetas olfatórias examinadas é ovalada, e o número de suas lamelas variou dentro das famílias, gêneros e espécies estudadas.

Na seção seguinte apresentaremos uma breve descrição dos encéfalos dos representantes das famílias de Characiformes:

Alestidae

O encéfalo dos alestídeos examinados é moderadamente alongado e delgado (Figs. 1 e 2). A *Medulla oblongata* é dorso-ventralmente achatada e ligeiramente comprimida lateralmente após a inserção do nervo **Nso**; a *medulla oblongata* não acompanha a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é relativamente curta antes da região estrangulada da *medulla oblongata*, não formando uma área com formato de triângulo. A região do *Ventriculli quarti* assume, em vista dorsal, o formato de um losango (*C. erythrurus*) e ovalado (*C. guaporensis*) com uma ligeira concavidade. O *Lobus vagi* é inconspícuo (*C. erythrurus*) e pouco desenvolvido, pareado, ocupando uma pequena porção do rombencéfalo e formando duas protuberâncias laterais próxima ao *Ventriculli quarti* (*C. guaporensis*). O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* é uma região de espessamento do teto do rombencéfalo. A *Eminentia granularis* é desenvolvida como duas abas laterais ovaladas nas duas espécies examinadas. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido e piramidal, sendo a porção mais elevada do encéfalo, em vista dorsal. O *Torus lateralis* é pouco desenvolvido, em vistas lateral e ventral. O *Torus longitudinalis* é moderadamente visível entre o *Tectum opticum*, como uma linha tênue mediana, em vista dorsal. O *Tectum opticum* é desenvolvido em estruturas pareadas arredondadas e lisas, correspondendo a um terço do comprimento total do encéfalo.

O Diencefalo é bem desenvolvido e dividido; o *Saccus vasculosus* é moderadamente desenvolvido na porção póstero-ventral do Hipotálamo; o *Hypothalamus* é normalmente desenvolvido como uma estrutura arredondada anteroventral do diencefalo; o *Lobus inferior hypothalami* é bem desenvolvido, formando duas estruturas elipsoides laterais; a *Hypophysis* é situada entre o *Hypothalamus* e o *Saccus vasculosus*.

O *Telencephalon dorsale* é bem desenvolvido e liso, apresentando a forma retangular. O *Bulbusolfactorius* é séssil; a inserção do *Bulbusolfactorius* é localizada à frente do *Telencephalon ventrale*; o *Bulbusolfactorius* é semicircular. *Plicae olfactoriae* é ovalada e/ou circular, sua rafe mediana alcançando a metade do seu comprimento, com aproximadamente sete à dez lamelas de cada lado; lamelas com projeções linguiformes, sendo as mais dorsais bem mais desenvolvidas.

Anostomidae

O encéfalo é alongado e delgado. A *Medulla oblongata* é dorso-ventralmente achatada e não acompanha a forma cilíndrica do cordão espinal (Fig. 3). A *Area postrema* é relativamente longa com um sulco na linha mediana, formando uma região trapezoidal, em vista dorsal. A região do *Ventriculli quarti* assume nitidamente, em vista dorsal, a forma elipsoidal com uma expressiva concavidade. O *Lobus vagi* apresentando uma protuberância pouco desenvolvida, rodeando a região do *Ventriculli quarti* e ocupando uma pequena porção do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* compreende uma região de espessamento do teto do rombencéfalo. A *Eminentia granularis* é desenvolvida como duas abas laterais semicirculares. O *Corpus cerebellaris* é relativamente bem desenvolvido e ovalado com uma fissura no eixo longitudinal de seu teto, posteriormente, sendo a porção mais elevada do encéfalo, em vista dorsal e/ou lateral. O *Torus lateralis* é muito reduzido, em vistas lateral e ventral. O *Torus longitudinalis* é moderadamente visível entre o *Tectum opticum*, como uma linha tênue mediana, em vista dorsal. O *Tectum opticum* é desenvolvido em estruturas pareadas arredondadas e lisas, sendo praticamente do mesmo tamanho que o *Corpus cerebellaris*.

O Diencefalo é bem desenvolvido e dividido; o *Saccus vasculosus* é bem desenvolvido na porção póstero-ventral do Hipotálamo; o *Hypothalamus* é relativamente bem desenvolvido, como estrutura semi-ovalada localizada anteriormente, quase do mesmo tamanho que o *Lobus inferior hypothalami*; a *Hypophysis* é pouco desenvolvida em relação aos demais Characiformes, sendo apenas uma protuberância anteroventral do diencefalo, rodeada pelo *Hypothalamus*, *Lobus inferior Hypothalami* e *Saccus vasculosus*.

O *Telencephalon dorsale* é bastante desenvolvido e liso, com quase a metade do tamanho do *Tectum opticum*, assumindo uma forma ovalada, em vista dorsal. O *Bulbusolfactorius* é sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* é inteiramente colapsada na estrutura principal do *Bulbusolfactorius*; o *Bulbusolfactorius* é uma estrutura elipsoidal, em vista dorsal. *Plicae olfactoriae* é ovalada, com a rafe de sustentação espessa ao longo de toda sua extensão, com aproximadamente 20 lamelas de cada lado; lamelas bifurcando-se desde a base.

Characidae

Acestrorhynchinae

O encéfalo dos representantes dessa subfamília é alongado, delgado e compacto (Fig. 4). A *medulla oblongata* é cilíndrica em toda a sua extensão, com exceção da proximidade da *Area postrema*. A *Area postrema* é extremamente curta, sem forma definida. A região do *Ventriculli quarti* é, em vista dorsal, uma estrutura elipsoidal aberta em sua porção anterior, com uma concavidade nessa região. O *Lobus vagi* é formado por duas abas laterais na base do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* compreende uma região de espessamento do teto do rombencéfalo localizada próxima a base do *Corpus cerebellaris*. A *Eminentia cerebellaris* é

relativamente desenvolvida, sob a forma de duas abas laterais em formato de meia lua na região lateral do *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é relativamente pequeno e triangular, não sendo a porção mais elevada do encéfalo, em vista dorsal. O *Torus lateralis* é muito reduzido, em vistas lateral e ventral. O *Torus longitudinalis* é relativamente bem desenvolvido, estendendo-se até a proximidade com o *Telencephalon ventrale*. O *Tectum opticum* é desenvolvido, sob a forma de estruturas pareadas, arredondadas e lisas, sendo bem maior que o *Corpus cerebellaris* e o complexo telencefálico. O *Nervus opticus* é extremamente desenvolvido.

O Diencefalo é bem desenvolvido e dividido; o *Saccus vasculosus* é pouco desenvolvido na porção póstero-ventral do Hipotálamo; o *Hypothalamus* é relativamente bem desenvolvido, sendo, em vista ventral, uma estrutura semi-ovalada localizada anteriormente ao complexo Hipotalâmico, quase do mesmo tamanho que o *Lobus inferior hypothalami*; a *Hypophysis* é normalmente desenvolvida.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido e liso, correspondendo a um terço do tamanho e comprimento do *Tectum opticum*. O *Bulbusolfactorius* é sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* é localizada à frente do *Telencephalon ventrale*; o *Bulbusolfactorius* é alargado na base, estreitando-se na sua porção distal. A *Plicae olfactoriae* é semi-ovalada, com truncamento na região anterior, com aproximadamente dez lamelas de cada lado.

Agoniatinae

O encéfalo é alongado e robusto. A *Medulla oblongata* é achatada dorso-ventralmente em toda a sua extensão, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal (Fig. 5). A *Area postrema* é curta, sem forma definida. A região do *Ventriculli quarti*

localiza-se bem próxima à margem posterior do *Lobus vagi*, assumindo uma forma pequena, ovalada, em vista dorsal, com uma ligeira concavidade. O *Lobus vagi* é bem desenvolvido como uma protuberância na base do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é desenvolvido, sob a forma de uma aba alar e está localizado entre a porção anterior do *Lobus vagi* e a porção posterior do *Corpus cerebellaris*.

A *Crista cerebellaris* compreende a uma região de espessamento epitelial do teto do rombencéfalo que está localizada mais precisamente na base do *Lobus vagi*, em vista lateral. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como duas abas laterais intimamente conectadas anteriormente ao *Lobus facialis* e ao *Corpus cerebellaris*, lateralmente. O *Corpus cerebellaris* é relativamente bem desenvolvido, semicircular, assumindo uma posição vertical no encéfalo devido ao posicionamento do *Lobus vagi*, sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é moderadamente desenvolvido, em vistas lateral e ventral. O *Torus longitudinalis* não é visível devido ao desenvolvimento do *Tectum opticum*. O *Tectum opticum* é bastante desenvolvido em estruturas pareadas ovaladas e lisas, sendo responsável por um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é relativamente bem desenvolvido.

O Diencéfalo é bem desenvolvido e dividido; o *Saccus vasculosus* é bem desenvolvido na porção póstero-ventral do Hipotálamo; o *Hypothalamus* é semi-ovalado verticalmente, localizado anteriormente ao complexo Hipotalâmico, e menor que o *Lobus inferior hypothalami*; a *Hypophysis* é desenvolvida normalmente.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido e liso, correspondendo quase a metade do comprimento do *Tectum opticum*, em vista dorsal. O *Bulbusolfactorius* é sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* está localizada à frente do *Telencephalon ventrale*; o *Bulbusolfactorius* é pequeno, sendo mais largo na sua base do que na sua porção mais distal. *Plicae olfactoriae* é ovalada; lamelas dispostas ao redor de um eixo imaginário; ou

seja, rafe mediana ausente, produzindo um orifício ovalado central com aproximadamente 28 lamelas de cada lado.

Aphyocharacinae

O encéfalo é curto e compacto. A *Medulla oblongata* é cilíndrica em toda a sua extensão até o cordão espinal (Fig. 6). A *Area postrema* é curta, sem forma definida. A região do *Ventriculli quarti* assume, em vista dorsal, o aspecto de uma pequena área côncava ovalada e uma área maior assemelhando-se a uma bainha triangular. Os *Lobus vagi* e *Lobus facialis* são praticamente inconspícuos.

A região da *Crista cerebellaris* é conspícua, localizado entre à base do rombencéfalo e a inserção dos *Nervus vagus* (X) e *Nervus lineae lateralis posterior*. A *Eminentia granularis* é bem desenvolvida, rodeando a margem posterior do *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido, assumindo, em vista dorsal, uma forma triangular, e estando na mesma linha de elevação do *Tectum opticum*, em vista lateral. O *Torus lateralis* é pouquíssimo desenvolvido. O *Torus longitudinalis* é desenvolvido como uma linha estreita entre os lóbulos do *Tectum opticum* e mais visível anteriormente na sua conexão com o complexo telencefálico. O *Tectum opticum* é altamente desenvolvido, como estruturas pareadas ovaladas com algumas sinuosidades, sendo responsável por aproximadamente um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é bem desenvolvido, sendo contudo a projeção do trato muito estreita.

O Diencefalo é bem desenvolvido e dividido; o *Saccus vasculosus* é praticamente ausente e/ou inconspícuo, sendo apenas visível como uma pequena estrutura arredondada. O *Hypothalamus* é muito desenvolvido, com a forma, em vistas lateral e

ventral, de uma estrutura ovoide anteriormente; o *Lobus inferior hypothalami* assume forma de meia lua; a *Hypophysis* é desenvolvida como um espessamento sobre o *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é altamente desenvolvido, com algumas reentrâncias, sendo praticamente do mesmo tamanho que o *Tectum opticum*; o *Bulbusolfactorius* é sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* é localizada à frente do *Telencephalon ventrale*; o *Bulbusolfactorius* é moderadamente desenvolvido, sendo mais largo na base e estreitando-se na porção distal. *Plicae olfactoriae* é ovalada, com a rafe de sustentação estreita ao longo de toda sua extensão, com aproximadamente 12-13 lamelas de cada lado; as lamelas são bifurcadas nas porções proximais e com projeções linguiformes distais.

Aphyoditeinae

O encéfalo dos representantes dessa família de caracídeos, geralmente, miniaturizados, é curto e robusto (Fig. 7). A *Medulla oblongata* é achatada dorso-ventralmente, assim como o cordão espinal. A *Area postrema* é curta. A região do *Ventriculli quarti* assume, em vista dorsal, uma forma alongada elipsoidal com uma concavidade rasa, sendo seguida por uma linha sulcada até o final da *Medulla oblongata*. O *Lobus vagi* é moderadamente desenvolvido, como uma protuberância semi-ovalada na base do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* compreende a região de espessamento epitelial na base dorsolateral do rombencéfalo. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como duas abas laterais intimamente conectadas ao *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é pouco desenvolvido, sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vista lateral, assumindo uma forma hexagonal, em vista dorsal. O *Torus lateralis* é inconspícuo. O *Torus longitudinalis* é visível como uma linha tênue entre o *Tectum opticum*, sendo mais

visível na região de contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticum* é moderadamente desenvolvido como estruturas pareadas ovaladas e lisas não simétricas, sendo a parte direita mais desenvolvida do que a esquerda. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido.

O Diencefalo é pouco desenvolvido e dividido; o *Saccus vasculosus* é como uma pequena estrutura, semicircular, quase que imperceptível, na porção posterior do complexo Hipotalâmico; o *Hypothalamus* é estendido horizontalmente, ocupando quase toda a porção anterior da base ventral do encéfalo; o *Lobus inferior hypothalami* é bem desenvolvido; a *Hypophysis* é bem desenvolvida, localizada na porção ventral do encéfalo.

O *Telencephalon dorsale* é altamente desenvolvido e liso, sendo maior que o *Tectum opticum* em comprimento. O *Bulbusolfactorius* é sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* é localizada à frente do *Telencephalon ventrale*; o *Bulbusolfactorius* é pequeno, sendo estreito em quase toda sua extensão. *Plicae olfactoriae* é pequena e ovoide; sua rafe de sustentação de espessura moderada; aproximadamente cinco lamelas de cada lado; lamelas anteriores pouco desenvolvidas, lineares, com pontas arredondadas, sendo as duas últimas bem desenvolvidas, linguiformes.

Bryconinae

Os encéfalos dos representantes dessa subfamília de Characidae mostram-se muito distintos em morfologia entre si. De maneira geral, o encéfalo é alongado e delgado (Figs. 8 e 9). A *Medulla oblongata* é cilíndrica em toda a sua extensão, acompanhando a morfologia do cordão espinal. A *Area postrema* é moderadamente desenvolvida em uma região trapezoidal, em vista dorsal.

A região do *Ventriculli quarti* é circular e distante do *Corpus cerebellaris* em *Triportheus* e elipsoidal e em contato direto com o *Corpus cerebellaris* em sua porção posterior em *Brycon*. O *Lobus vagi* é moderadamente desenvolvido como abas laterais acima da região anterior do rombencéfalo em todo o grupo, sendo que é mais protuberante em *Triportheus* do que em *Brycon*. O *Lobus facialis* somente é visível e bem desenvolvido em *Triportheus*, como uma reentrância próximo ao *Corpus cerebellaris*.

A região da *Crista cerebellaris* é quase que inconspícua no grupo. A *Eminentia granularis* aparece como abas laterais margeando toda a lateral do *Corpus cerebellaris* em *Triportheus*, enquanto que em *Brycon*, está relacionada apenas a porção ântero-lateral do *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris*, em vista dorsal, é triangular e maior que o *Tectum opticum* em *Triportheus*, e esférico e menor que o *Tectum opticum* em *Brycon*. O *Torus lateralis* é pouco desenvolvido em *Triportheus* e moderadamente desenvolvido em *Brycon*. O *Torus longitudinalis* é inconspícuo, localizado entre o *Tectum opticum* em *Triportheus* e moderadamente desenvolvido, localizado entre o *Tectum opticum* e na região de contato com o complexo telencefálico em *Brycon*. O *Tectum opticum* é altamente desenvolvido sob a forma de estruturas pareadas ovaladas com sinuosidade em *Triportheus*, e lisa em *Brycon*, em ambos os casos, responsáveis por quase um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticum* é moderadamente desenvolvido em ambos os táxons.

O Diencéfalo é bem desenvolvido e dividido; o *Saccus vasculosus* é ausente e/ou inconspícuo em *Triportheus*, e reduzido e ovalado em *Brycon*; O *Hypothalamus* é desenvolvido horizontalmente em *Triportheus* e verticalmente alongados em *Brycon*; o *Lobus inferior hypothalami* é quase do mesmo tamanho que o *Hypothalamus* e sinuoso em *Triportheus* e maior que o *Hypothalamus* e sinuoso em *Brycon*; a *Hypophysis* é uma estrutura ovalada localizada sob o *Hypothalamus* em ambos.

O *Telencephalon dorsale* é totalmente ovalado e liso em *Triportheus* e semicircular com a borda externa com reentrâncias em *Brycon*, sendo ambos moderadamente desenvolvidos e menores que o *Tectum opticum*; o *Bulbusolfactorius* é sésil em *Triportheus* e pedunculado em *Brycon*; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale* em *Triportheus*, enquanto que em *Brycon*, o pedúnculo é que insere-se ao *Telencephalon ventrale*; o *Bulbusolfactorius* é mais largo na base e estreitando-se na porção distal e ovoide em *Triportheus*. A *Plicae olfactoriae* é ovalada, com sua rafe de sustentação estreita ao longo de toda a sua extensão em *Triportheus*, e elipsoidal, não estendendo-se ao longo de toda a extensão em *Brycon*; lamelas anteriores e posteriores praticamente espiniformes em *Triportheus* e anteriores menos desenvolvidas do que as posteriores, com projeções linguiformes, em *Brycon*; 17-18 lamelas e 15-16 lamelas de cada lado, em *Triportheus* e *Brycon*, respectivamente.

Characinae

Para o estudo do encéfalo dessa subfamília, examinamos duas linhagens distintas dentro do grupo quanto ao hábito alimentar: lepidofagia (alimentar-se de escamas) em maior e menor graus e piscivoria (Sazima, 1983). O encéfalo dos representantes dessa subfamília apresentou-se bastante variável, impossibilitando uma descrição generalizada; como observado, dentro de algumas espécies do mesmos gêneros examinados, havendo variação interespecífica.

O grau de desenvolvimento do comportamento lepidofágico parece ter evoluído através de duas possíveis causas: (1) uma demanda trófica, ou seja, a busca de novos recursos alimentares e; (2) social, ou seja, o produto de interações interespecíficas (Sazima, 1983). De outro lado, estariam os peixes piscívoros com toda a sua complexidade de hábitos de emboscada e captura de alimentos. Nessa seção optamos por descrever o

encéfalo de maneira separada para cada um dos gêneros (*Charax*, *Exodon*, *Roeboexodon* e *Roeboides*).

O encéfalo de *Charax leticiae* é moderadamente alongado e robusto. A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada, seguindo da mesma maneira em direção ao cordão espinal, com reentrâncias próximo a inserção do **nX** (Fig. 10). A *Area postrema* é curta. A região do *Ventriculli quarti* assumindo uma forma ovalada com uma acentuada concavidade situando-se numa região elevada do teto do rombencéfalo, em vista dorsal. O *Lobus vagi* é moderadamente desenvolvido, sob a forma de duas abas laterais intimamente conectadas à região do *Ventriculli quarti*. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* muito pronunciada como uma protuberância na face lateral do rombencéfalo. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como duas abas laterais intimamente conectadas ao *Corpus cerebellaris*, e sua região posterior em contato com o *Truncus encephali*. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido e rugoso na sua porção lateral, sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas lateral e dorsal, quase que do mesmo tamanho que o *Tectum opticum*. O *Torus lateralis* é moderadamente desenvolvido como uma estrutura ovoide na porção inferior do *Tectum opticum*. O *Torus longitudinalis* é somente visível na região anterior do encéfalo, próximo ao complexo telencefálico. O *Tectum opticum* é moderadamente desenvolvido como estruturas pareadas ovaladas e lisas. O *Nervus opticum* é moderadamente desenvolvido.

O Diencefalo é totalmente dividido; o *Saccus vasculosus* é ausente; o *Hypothalamus* é estendido verticalmente, ocupando quase toda a porção anteroventral do encéfalo; o *Lobus inferior hypothalami* é moderadamente desenvolvido, assumindo o formato de meia lua, em vista ventral; a *Hypophysis* é pequena e situada na região posterior do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, retangular e liso, sendo um pouco menor que o *Tectum opticum*. O *Bulbusolfactorius* é sésil e muito robusto, sendo da mesma largura que o *Telencephalon dorsale*; a inserção do *Bulbusolfactorius* é localizada à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é pequena e ovoide; sua rafe de sustentação é afilada anteriormente e mais espessa na posteriormente; lamelas anteriores pouco desenvolvidas e lamelas posteriores bem desenvolvidas e linguiformes.

O gênero *Exodon*, no presente estudo, representado pela sua única espécie válida, *E. paradoxus*, possui o encéfalo alongado e delgado (Fig.11). A *Medulla oblongata* é totalmente cilíndrica, acompanhando a forma do cordão espinal. A *Area postrema* é alongada e trapezoide.

A região do *Ventriculli quarti* é elipsoidal, curta, com uma concavidade relativamente profunda. O *Lobus vagi* é inconspícuo; quando visível, apenas como uma elevação na região anterior do rombencéfalo, em contato com o *Corpus cerebellaris*. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A região da *Crista cerebellaris* é uma região de espessamento epitelial do teto do rombencéfalo próximo a base do *Corpus cerebellaris*. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como abas laterais na porção média posterior do *Corpus cerebellaris*; o *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido e esférico, em vista dorsal. O *Torus lateralis* é moderadamente desenvolvido, assumindo a forma semi esférica na porção anterior. O *Torus longitudinalis* é totalmente visível como uma linha tênue entre o *Tectum opticum*, estendendo-se até a região de contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticum* é moderadamente desenvolvido como estruturas pareadas ovaladas com sulcos na porção posterior. O *Nervus opticum* é moderadamente desenvolvido.

O Diencefalo é moderadamente dividido; o *Saccus vasculosus* é ausente; o *Hypothalamus* é alongado horizontalmente, assumindo uma forma triangular na porção mais anteroventral do diencefalo; o *Lobus inferior hypothalami* é mais desenvolvido em tamanho que o *Hypothalamus*, ocupando mais da metade da região anteroventral; a *Hypophysis* é bem desenvolvida e ovalada, encaixando-se no *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido e liso, sendo do mesmo comprimento que o *Tectum opticum*; o *Telencephalon dorsale* é retangular. O *Bulbusolfactorius* é sésil e bem desenvolvido; a inserção do *Bulbusolfactorius* localizado à frente do *Telencephalon ventrale*; o *Bulbusolfactorius* com a base mais larga que a porção distal. A *Plicae olfactoriae* é relativamente pequena e ovalada, com aproximadamente dez lamelas finas; sua rafe de sustentação como uma linha estreita em toda a sua extensão; lamelas posteriores mais desenvolvidas que as anteriores, linguiformes.

O gênero monotípico *Roeboexodon* possui o encéfalo curto e robusto (Fig. 12). A *Medulla oblongata* é totalmente cilíndrica, acompanhando a forma do cordão espinal. A *Area postrema* é alongada e trapezoide.

A Região do *Ventriculli quarti* é triangular, com uma concavidade relativamente profunda. O *Lobus vagi* é quase que inconspícuo; quando visível, apenas como uma elevação na região anterior do rombencéfalo, em contato com o *Corpus cerebellaris*. O *Lobus facialis* como uma aba posterior próxima ao *Corpus cerebellaris*.

A região da *Crista cerebellaris* é inconspícua. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como abas laterais na porção médio posterior do *Corpus cerebellaris* e o *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido e esférico, em vista dorsal. O *Torus lateralis* é moderadamente desenvolvido, assumindo a forma semi esférica na porção posterior, em contato direto com o *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus*

longitudinalis é totalmente visível como uma linha tênue entre o *Tectum opticum* estendendo-se até a região de contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticum* é moderadamente desenvolvido como estruturas pareadas retangulares. O *Nervus opticum* é moderadamente desenvolvido.

O Diencefalo é moderadamente dividido; o *Saccus vasculosus* é ausente; o *Hypothalamus* é quase que bipartido por um sulco na sua porção central; o *Lobus inferior hypothalami* é mais desenvolvido em volume do que o *Hypothalamus*, ocupando mais da metade da região anteroventral do encéfalo; a *Hypophysis* é bem desenvolvida e ovalada, encaixando-se no sulco do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido e liso, sendo do mesmo comprimento que o *Tectum opticum*; o *Telencephalon dorsale* é retangular. O *Bulbusolfactorius* é sésil e moderadamente desenvolvido; a inserção do *Bulbusolfactorius* está localizado à frente do *Telencephalon ventrale*; o *Bulbusolfactorius* com a base mais larga que a porção distal. A *Plicae olfactoriae* é moderadamente desenvolvida e ovalada, com lamelas espessas com aproximadamente dez a onze lamelas de cada lado; sua rafe de sustentação é uma linha mais espessa ao longo de todo seu comprimento; lamelas anteriores e posteriores praticamente do mesmo tamanho.

O gênero *Roeboides*, representado nesse estudo por três espécies examinadas, *R. descalvadensis*, *R. myersi* e *R. prognathus*, é considerado como um dos gêneros de Characinae com os maiores graus de especializações para o comportamento lepidofágico.

O encéfalo de *Roeboides* é relativamente alongado e robusto, exceto em *R. descalvadensis*, que possui encéfalo curto e delgado (Figs.13-15). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada em todas as espécies do gênero examinadas, não

acompanhando a morfologia cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é curta em todos os casos, assumindo uma forma trapezoidal, em vista dorsal.

A região do *Ventriculli quarti* é inconspícua em *R. descalvadensis*, ovalada e alongada e pequena e ovalada, em *R. myersi* e *R. prognathus*, respectivamente. Ambas quase em contato com a porção posterior da *Eminentia granularis* que por sua vez, também é ovalada, em todos os casos. O *Lobus vagi* é visível apenas como uma leve elevação na região anterior do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é totalmente inconspícuo.

A região da *Crista cerebellaris* inconspícua em todos os representantes do gênero examinados. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida, margeando toda a extensão do *Corpus cerebellaris* em *R. descalvadensis* e *R. myersi*, e como duas abas laterais intimamente conectadas a lateral do *Corpus cerebellaris* em toda a sua extensão em *R. prognathus*. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido como uma estrutura esferoide em *R. descalvadensis*, triangular em *R. myersi* e triangular invertida em *R. prognathus*, em vista dorsal. O *Torus lateralis* é inconspícuo em todos os táxons examinados. O *Torus longitudinalis* é visível como uma linha de espessura mediana entre *Tectum opticum* e também na região anterior em contato com o complexo telencefálico em *R. descalvadensis* e somente visível na região anterior do complexo telencefálico em *R. myersi* e *R. prognathus*. O *Tectum opticum* é moderadamente desenvolvido como estruturas pareadas retangulares em *R. descalvadensis*, ovaladas em *R. myersi* e quadradas em *R. prognathus*. O *Nervus opticus* é pouco desenvolvido em *R. descalvadensis* e altamente desenvolvido em *R. myersi* e *R. prognathus*.

O Diencefalo é pouco desenvolvido e dividido; o *Saccus vasculosus*, quando presente, é pouco pronunciado; o *Hypothalamus* é estendido horizontalmente em *R. descalvadensis* e *R. prognathus*, e estendido horizontalmente e bipartido em *R. myersi*; em todos os casos ocupando quase que a metade da região anteroventral da largura do

encéfalo; o *Lobus inferior hypothalami* é desenvolvido, ocupando, praticamente a outra metade da largura da região anteroventral do encéfalo. A *Hyposphysis* é inconspícua em *R. myersi*, reduzida e ovalada em *R. descalvadensis* e grande e elipsoide em *R. prognathus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido e liso, sendo sempre menor que o comprimento do *Tectum opticum*; o *Telencephalon dorsale* assume a forma de semi esfera em *R. descalvadensis* e *R. prognathus*, e de retângulo em *R. myersi*. O *Bulbusolfactorius* é sésil em *R. descalvadensis* e *R. prognathus* e pedunculado em *R. myersi*; a inserção do *Bulbusolfactorius* e pedúnculo localizados à frente do *Telencephalon ventrale*; o *Bulbusolfactorius* com sua base mais larga que sua porção distal, estreitando-se em sentido anterior. A *Plicae olfactoriae* é moderadamente desenvolvida e ovalada; sua rafe de sustentação como uma linha estreita ao longo de seu comprimento, com aproximadamente 15 lamelas em *R. descalvadensis*, uma rafe de sustentação de espessura mediana ao longo de toda a extensão da mesma com aproximadamente 11 lamelas em *R. myersi* e 17 lamelas em *R. prognathus* de cada lado; lamelas anteriores pouco desenvolvidas, lineares, com extremidades afiladas em *R. descalvadensis*, truncadas em *R. myersi* e linguiformes *R. prognathus*; lamelas posteriores mais desenvolvidas assumindo formato linguiforme, exceto em, *R. prognathus*, cujas lamelas são afiladas distalmente.

Cheirodontinae

O encéfalo do representante da subfamília é curto e robusto (Fig. 16). A *Medulla oblongata* é cilíndrica e extremamente afilada, acompanhando a espessura do cordão espinal. A *Area postrema* é reduzida. A região do *Ventriculli quarti* é grande e ovalada com uma concavidade expressiva, sendo muito próxima da base do rombencéfalo. O *Lobus*

vagi é quase imperceptível na base do *Corpus cerebellaris*. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* é pouco perceptível, não sendo possível a determinação inequívoca da região de espessamento epitelial. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como duas abas laterais alongadas lateralmente. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido, sendo uma estrutura em forma de losango, sendo a porção mais elevada do encéfalo, em vista dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é pouco desenvolvido, sob a forma de uma projeção abaulada que está em contato com o *Lobus inferior hypothalami* na sua porção mais posterior e bem próximo a região de *Truncus encephalli*. O *Torus longitudinalis* é moderadamente desenvolvido como uma linha tênue entre *Tectum opticum*. O *Tectum opticum* é bem desenvolvido como duas estruturas semi-esféricas, que ocupam quase que a metade do comprimento encefálico, em vista dorsal. O *Nervus olfactorius* é relativamente bem desenvolvido.

O Diencefalo é bem desenvolvido e dividido. O *Saccus vasculosus* é ausente ou inconspícuo; o *Hypothalamus* é bem desenvolvido como uma estrutura ovalada verticalmente, localizado na porção anterior do complexo hipotalâmico, praticamente do mesmo tamanho do *Lobus inferior hypothalami*; a *Hypophysis* é desenvolvida normalmente, localizada sob o *Hypothalamus*.

O *Telecenphalon dorsale* é moderadamente desenvolvido e liso, sendo quase da metade do tamanho do *Tectum opticum*. O *Bulbusolfactorius* é sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* é localizada anterolateralmente ao *Telencephalon ventrale*; o *Bulbusolfactorius* é pequeno, porém alongado e estreito. A *Plicae olfactoriae* é ovalada, com sua rafe de sustentação com espessura moderada; lamelas praticamente do mesmo tamanho, sendo as cinco mais anteriores pontiagudas e as demais linguiformes; aproximadamente nove lamelas dispostas de cada lado.

Cynodontinae

O encéfalo é moderadamente curto e robusto (Fig. 17). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada em toda a sua extensão até o cordão espinal. A *Area postrema* é curta, porém mais larga do que comprida. A região do *Ventriculli quarti* assumindo uma forma trapezoidal com uma concavidade leve, em vista dorsal. O *Lobus vagi* é bem desenvolvido como uma protuberância evidente, com a forma aproximada de duas abas laterais, na porção posterior do *Corpus cerebellaris*. O *Lobus facialis* é pouco desenvolvido, sendo apenas uma pequena projeção entre o *Lobus vagi* e o *Corpus cerebellaris*.

A *Crista cerebellaris* é inconspícua, não sendo possível sua delimitação precisa. A *Eminentia granularis* é bem desenvolvida como duas abas laterais em contato direto com o *Corpus cerebellaris* e com o *Lobus facialis*. O *Corpus cerebellaris* é relativamente bem desenvolvido, assumindo uma forma triangular com sulcos horizontais ao longo de sua superfície, sendo a mais elevada estrutura do encéfalo, em vistas dorsal e lateral, correspondendo aproximadamente a metade do comprimento do encéfalo. O *Torus lateralis* é pouquíssimo desenvolvido. O *Torus longitudinalis* é pouquíssimo desenvolvido, visível apenas na porção anterior da *tecta optica*, mesmo assim, não assume o papel de divisor do *Tectum opticum*, uma vez que essa função é exercida pelo pronunciado *Corpus cerebellaris*. O *Tectum opticum* é pouquíssimo desenvolvido, apenas como estruturas semi-ovaladas na região anterior. O *Nervus opticum* é moderadamente desenvolvido.

O Diencefalo é relativamente bem desenvolvido e dividido; o *Saccus vasculosus* é bem desenvolvido, assumindo uma forma semi-ovalada; O *Hypothalamus* é desenvolvido como uma estrutura ovoide localizado na região central do encéfalo, em vista ventral; o *Lobus inferior hypothalami* assumindo uma forma semelhante a dois “rins” localizados na porção latéro-ventral, estando em contato direto com o *Hypothalamus* e o *Saccus*

vasculosus; a *Hypophysis* ovoide é pouco desenvolvida, localizando-se sob o *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, sendo pouquíssimo menor do que o *Tectum opticum*; o *Bulbusolfactorius* é pedunculado e a inserção do pedúnculo localizada à frente do *Telencephalon ventrale*; o *Bulbusolfactorius* é dorso-ventralmente achatado na região anterior. A *Plicae olfactoriae* é ovalada horizontalmente, com sua rafe de sustentação com espessura moderada em toda a extensão, com aproximadamente 12-13 lamelas de cada lado; todas as lamelas iguais em tamanho e forma, com projeções linguiformes moderadas.

Heterocharacinae

O encéfalo dos representantes dessa subfamília de Characidae é alongado, compacto e robusto (Fig. 18). A *Medulla oblongata* é cilíndrica em toda a sua extensão acompanhando o cordão espinal. A *Area postrema* é alongada e estreita. A região do *Ventriculli quarti* é muito reduzida e ovalada, localizando-se na borda posterior do *Lobus vagi*. O *Lobus vagi* é bem desenvolvido como uma protuberância na base do rombencéfalo, apresentando uma reentrância que delimita o *Ventriculli quarti*. O *Lobus facialis* margeando toda a extensão posterior do *Corpus cerebellaris*.

A *Crista cerebellaris* compreendendo uma região de espessamento epitelial mínimo na lateral da base do rombencéfalo. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como duas abas laterais intimamente conectadas ao *Lobus facialis* e ao *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é reduzido, com forma semiesférica, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral, apresentando uma linha continua ao longo de toda sua extensão, em vista dorsal. O *Torus lateralis* é

moderadamente desenvolvido, fazendo conexão apenas com o *Lobus inferior hypothalami* e com o *Tectum opticum*, interna e externamente, respectivamente. O *Torus longitudinalis* é visível como uma linha tênue entre as divisões do *Tectum opticum* e mais visível na porção anterior, que liga-se ao complexo telencefálico. O *Tectum opticum* é altamente desenvolvido, sob forma de estruturas pareadas ovaladas, sendo responsável por pelo menos um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é altamente desenvolvido.

O Diencéfalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é inconspícuo; o *Hypothalamus* é ovoide e bem desenvolvido, sendo bem mais volumoso do que o *Lobus inferior hypothalami*; o *Lobus inferior hypothalami* é alongado, assumindo a forma de meia-lua; a *Hypophysis* é reduzida e alongada, localizando-se na região central sob o *Hypothalamus*, em vista ventral.

O *Telencephalon dorsale* é alongado e altamente desenvolvido, com uma reentrância ao longo da sua extensão e sendo maior em comprimento do que o *Tectum opticum*. O *Bulbusolfactorius* é pequeno e sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é ovalada, com sua rafe de sustentação relativamente espessa em toda sua extensão; aproximadamente cinco lamelas simples anteriormente e uma lamela linguiforme na região centro posterior da estrutura.

Iguanodectinae

O encéfalo dos representantes de Iguanodectinae é curto e robusto (Fig.19). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada seguindo dessa maneira até o começo do cordão espinal cilíndrico. A *Area postrema* é reduzida. A região do *Ventriculli quarti* é ovalada e estreita, com uma concavidade expressiva. O *Lobus vagi* é quase que

imperceptível, sendo apenas uma protuberância na base posterior do *Corpus cerebellaris*. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* e o *Lobus facialis* são inconspícuos. O *Lobus vagi* é moderadamente desenvolvido como duas abas laterais, intimamente conectadas ao *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido e triangular, em vista dorsal, sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é moderadamente desenvolvido, fazendo conexão apenas com o *Lobus inferior hypothalami* na sua porção mais anterior. O *Torus longitudinalis* é visível como uma linha moderadamente espessa entre as divisões *Tectum opticum*, sendo mais visível na porção anterior que liga-se ao complexo telencefálico. O *Tectum opticum* é altamente desenvolvido em estruturas ovaladas, sendo responsável por quase a metade do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido.

O Diencefalo é relativamente bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é ausente; o *Hypothalamus* é ovoide, sendo praticamente do mesmo tamanho que o *Lobus inferior hypothalami*; a *Hypophysis* é bem desenvolvida, assumindo uma forma ovalada sob o *Hypothalamus*, em vista ventral.

O *Telencephalon dorsale* é alongado, semiesférico, assemelhando-se, cada um a um “rim”, sendo um pouco menor em comprimento que o *Tectum opticum*. O *Bulbusolfactorius* é sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*; o *Bulbusolfactorius* é pequeno, alongando-se na anteriormente. A *Plicae olfactoriae* é esférica, com sua rafe mediana de sustentação muito estreita em toda a sua extensão; aproximadamente 5-6 lamelas de cada lado, todas linguiformes.

Rhoadsiinae

O encéfalo do representante (*Rhoadsia altipinna*) examinado no presente estudo é alongado e ligeiramente robusto (Fig. 20). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada em toda a sua extensão, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é indefinida, não sendo possível sua delimitação. A região do *Ventriculli quarti* apresenta uma abertura na sua região anterior, próxima ao *Corpus cerebellaris* e uma região posterior abaulada. Os *Lobus vagi* e *Lobus facialis* são inconspícuos.

A *Crista cerebellaris* é altamente desenvolvida como uma região de espessamento epitelial que estende-se da base do rombencéfalo até próximo a inserção do **Nso**. A *Eminentia granularis* é moderadamente alongada e desenvolvida como duas abas laterais que estão em contato íntimo com o *Tectum opticus*, *Corpus cerebellaris* e a base do rombencéfalo. O *Lobus vagi* e *Lobus facialis* são inconspícuos. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido em uma estrutura ovoide, equivalendo a aproximadamente a um quarto do comprimento total do encéfalo, sendo a porção mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é reduzido, conectando-se à porção mais anterior do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é ligeiramente desenvolvido e mais visível na porção posterior do *Tectum opticus* e na porção anterior de contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido em estruturas pareadas ovaladas, sendo responsável por menos um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é altamente desenvolvido.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é arredondado e localiza-se entre o *Hypotalhamus* e o *Lobus inferior hypothalami*; o *Hypothalamus* é trapezoidal e alongado horizontalmente, em vista ventral; o *Lobus inferior hypothalami* é pelo menos duas vezes maior em volume que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é reduzida e localizada na região central do diencefalo, sob o *Hypothalamus*, em vista ventral.

O *Telencephalon dorsale* é alongado e liso em vista dorsal, com reentrâncias em vista lateral, sendo praticamente do mesmo tamanho que o *Tectum opticus*. O *Bulbusolfactorius* é alongado e sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* é localizada à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é estreita e ovalada, com sua rafe de sustentação com moderadamente espessa; aproximadamente oito lamelas de cada lado; anteriores simples e uma a duas mais posteriores linguiformes.

Salmininae

O encéfalo dos representantes dessa subfamília é alongado e robusto (Fig. 21). A *Medulla oblongata* é espessa e cilíndrica, acompanhando a forma do cordão espinal. A *Area postrema*, *Lobus vagi* e *Lobus facialis* são inconspícuos. A Região do *Ventriculli quarti* é grande e ovalada, com uma concavidade expressiva.

A *Crista cerebellaris* é bastante evidente como uma linha de espessamento epitelial que estende-se da base do rombencéfalo até próximo a inserção dos Nervos, **nIIa**, **nVII** e **nVIII**. A *Eminentia granularis* é relativamente desenvolvida, fazendo limite com o *Corpus cerebellaris* e *Tectum opticus*. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido e ovalado, representando apenas um quarto do comprimento total do encéfalo, sendo sua estrutura mais elevada, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é relativamente reduzido, conectando-se com o *Lobus inferior hypothalami* na sua porção anterior. O *Torus longitudinalis* é pouco desenvolvido sob a forma de uma linha tênue entre as divisões do *Tectum opticus*. O *Tectum opticus* é altamente desenvolvido e ovoide, sendo responsável por quase dois quartos do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é moderadamente largo e desenvolvido.

O Diencéfalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é extremamente desenvolvido como uma estrutura ovoide na sua porção póstero-ventral, que está em contato com a base do rombencéfalo, *Lobus inferior hypothalami* e *Hypothalamus*; o *Hypothalamus* é ovalado horizontalmente e menor que o *Lobus inferior hypothalami*; a *Hypophysis* é bem desenvolvida, estreita e ovalada, em vista ventral.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido e sulcado na região posterior. O *Bulbusolfactorius* é extremamente fino e alongado, sua inserção localizando-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é ovalada; sua rafe de sustentação é moderadamente espessa ao longo de todo seu comprimento; aproximadamente 15-16 lamelas de cada lado; anteriores linguiformes pouco desenvolvidas e as duas últimas mais desenvolvidas que as demais.

Stervadiinae

O encéfalo é alongado e robusto (Fig. 22). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada em toda a sua extensão, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é curta, porém bem definida. A Região do *Ventriculli quarti* assumindo uma forma ovalada, com uma concavidade acentuada. O *Lobus vagi* é altamente desenvolvido em toda a porção anterior do rombencéfalo, sob a forma de uma região de intumescimento epitelial. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* compreendendo a região de espessamento epitelial na base dorsolateral do rombencéfalo. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como duas abas laterais em contato somente com o *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido, sendo a estrutura mais elevada, em vistas dorsal e lateral, assumindo a forma de um triângulo invertido, em vista dorsal. O *Torus*

lateralis é relativamente pequeno e em contato apenas com o *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é visível como uma linha tênue entre as duas divisões do *Tectum opticus*, sendo mais visível na região anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é semiesférico e representa praticamente um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é ausente; o *Hypothalamus* é ovoide e bem distinto na porção ventral do encéfalo; o *Lobus inferior hypothalami* é bem desenvolvido, assumindo forma quase retangular; a *Hypophysis* é extremamente desenvolvida e alongada, sob o *Hypothalamus*, em vista ventral.

O *Telencephalon dorsale* é altamente desenvolvido, com reentrâncias na sua porção posterior, compreendendo um terço do comprimento total do encéfalo. O *Bulbusolfactorius* é volumoso e largo na sua porção proximal, afinando-se distalmente, séssil; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é pequena e semiesférica; sua rafe de sustentação é espessa ao longo de toda sua extensão; seis lamelas de cada lado; as quatro primeiras lamelas são linguiformes e reduzidas; as duas últimas, são linguiformes e altamente desenvolvidas.

Stethaprioninae

O encéfalo é curto e robusto (Fig. 23). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é trapezoidal e curta. A região do *Ventriculli quarti* é pequena e triangular, em vista dorsal, com uma concavidade rasa. Os *Lobus vagi* e *Lobus facialis* são inconspícuos.

A *Crista cerebellaris* é inconspícua, não sendo possível a diferenciação visual do seu tecido epitelial constituinte. A *Eminentia granularis* é pequena, com a forma de duas abas

laterais reduzidas em contato ao *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvida como uma estrutura ovoide horizontalmente. O *Torus lateralis* é pouco desenvolvido e posiciona-se na porção mais anterior do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é visível como uma linha moderadamente espessa entre as divisões do *Tectum opticus*, bifurcando-se na conexão com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido e arredondado, representando praticamente a metade do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é relativamente bem desenvolvido.

O Diencéfalo é bem estruturado e deslocado no sentido posterior do encéfalo; o *Saccus vasculosus* é arredondado e grande; o *Hypothalamus* é triangular e horizontalmente alargado, em vista ventral; o *Lobus inferior hypothalami* é alongado verticalmente; a *Hypophysis* é muito desenvolvida, ovoide, localizando-se na porção posterior do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é bem desenvolvido e liso; sendo praticamente do mesmo tamanho que o *Tectum opticus*. O *Bulbusolfactorius* é sésil e alongado, sendo mais largo na base e afilando-se na extremidade anterior; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é pequena e ovoide; sua rafe de sustentação é levemente espessa ao longo da estrutura de sustentação; aproximadamente seis lamelas laterais, sendo que as cinco primeiras são simples e a última linguiforme.

Tetragonopterinae

O encéfalo é curto e robusto (Fig. 24). A *Medulla oblongata* é cilíndrica em toda a sua extensão acompanhando a forma do cordão espinal. A *Area postrema* é curta e muitas vezes inconspícua. A região do *Ventriculli quarti* é moderadamente desenvolvida,

assumindo a forma de uma semiesfera, localizando-se muito próxima a base do rombencéfalo. Os *Lobus vagi* e *Lobus facialis* são inconspícuos.

A *Crista cerebellaris* é bastante desenvolvida, sendo visível o espessamento epitelial desde a base da origem da *Eminentia granularis* até a região de inserção dos **nIIa**, **nVII** e **nVIII**. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como abas laterais que conectam-se ao *Corpus cerebellaris* e ao *Tectum opticus*. O *Corpus cerebellaris* é ovoide e pequeno, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é pouco desenvolvido, e posiciona-se na porção anterior do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é pouco desenvolvido, sendo apenas uma linha tênue entre as divisões do *Tectum opticus*, um pouco mais desenvolvido na região anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é relativamente bem desenvolvido correspondendo a quase um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é pouco desenvolvido.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é moderadamente desenvolvido como uma estrutura esférica na porção póstero-ventral do encéfalo; o *Hypothalamus* é relativamente desenvolvido e esférico; o *Lobus inferior hypothalami* é bem desenvolvido, sendo praticamente do mesmo volume e/ou um pouco maior que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é pequena e ovoide, localizada sob a região central do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, assumindo uma forma quase que retangular com algumas ondulações na região posterior externa; o *Bulbusolfactorius* é sésil e moderadamente desenvolvido, sendo mais largo na porção proximal e afilando-se distalmente; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é pequena e ovoide; sua rafe de sustentação

é levemente espessa ao longo da estrutura; dez lamelas anteriores simples em cada lado; as três lamelas mais posteriores linguiformes.

Incertae sedis in Characidae

Astyanax altiparanae

O encéfalo é alongado e estreito (Fig. 25). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada e larga em praticamente toda a sua extensão, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é inconspícua. A Região do *Ventriculli quarti* é moderadamente desenvolvida assumindo a forma ovoide e localizando-se sob o *Lobus vagi*. O *Lobus vagi* é moderadamente desenvolvido na porção anterior do rombencéfalo, sendo uma placa única. O *Lobus facialis* é moderadamente desenvolvido como uma estrutura laminar posterior ao *Corpus cerebellaris*.

A *Crista cerebellaris* é moderadamente desenvolvida, sendo o espessamento epitelial visível na porção mediana do rombencéfalo, em vista lateral. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida sob a forma de abas laterais que conectam-se a margem lateral do *Corpus cerebellaris* e posteriormente ao *Lobus facialis*. O *Corpus cerebellaris* é relativamente bem desenvolvido como uma estrutura ovoide alongada verticalmente, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é pouco desenvolvido, localizando-se na porção póstero-ventral do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é pouco desenvolvido, sob a forma de uma linha tênue entre as duas divisões do *Tectum opticus*, sendo mais visível na porção anterior de contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é altamente desenvolvido como uma estrutura ovoide, sendo responsável por quase um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é muito desenvolvido.

O Diencéfalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é ausente; o *Hypothalamus* é moderadamente desenvolvido, assumindo a forma trapezoidal; o *Lobus inferior hypothalami* é bem desenvolvido, sendo quase duas vezes maior em dimensões gerais que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é altamente desenvolvido como uma estrutura esférica localizado na base posterior do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é altamente desenvolvido, apresentando uma forma ovoide alongada; o *Bulbusolfactorius* é pequeno e sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é moderadamente desenvolvida, com lamelas simples; sua rafe de sustentação é moderadamente desenvolvida; aproximadamente nove a dez lamelas dispostas de cada lado.

Astyanax jordani

O encéfalo é alongado e estreito (Fig. 26). A *Medulla oblongata* é bem desenvolvida e dorsoventralmente achatada, não acompanha a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é larga e relativamente desenvolvida. A região do *Ventriculli quarti* é bem desenvolvida, assumindo uma forma elipsoide alongada, em contato com o *Lobus vagi*. O *Lobus vagi* é desenvolvido apenas como um espessamento e/ou uma ligeira protuberância. O *Lobus facialis* é extremamente desenvolvido, sob a forma de uma aba na região posterior do *Corpus cerebellaris*.

A *Crista cerebellaris* é inconspícua. A *Eminentia granularis* é muito desenvolvida como abas laterais que conectam-se na sua totalidade com as margens laterais do *Corpus cerebellaris* e posteriormente aos *Lobus facialis*. O *Corpus cerebellaris* é ovoide e moderadamente desenvolvido, sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é bem desenvolvido, com aproximadamente a metade das

dimensões do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é pouco desenvolvido como uma linha tênue entre as duas divisões do *Tectum opticus*. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido correspondendo a um quarto do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido.

O Diencéfalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é bem desenvolvido e completamente conectado à porção posterior do *Hypothalamus*; o *Hypothalamus* é grande e trapezoidal, sendo responsável por quase que a metade do comprimento da porção ventral do diencéfalo. O *Lobus inferior hypothalami* é moderadamente desenvolvido como estrutura com formato de meia-lua; a *Hypophysis* é altamente desenvolvida como uma estrutura elipsoide sob o *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é altamente desenvolvido, sua porção posterior em contato com o *Tectum opticus* é mais estreita e mais ampla na sua porção anterior, com sinuosidades, sendo maior em comprimento do que o *Tectum opticus*; o *Bulbusolfactorius* é sésil e muito desenvolvido, sendo estreito na região basal em contato com o *Telencephalon ventrale*, alargando-se em direção anterior, formando uma região abaulada e, posteriormente, estreitando-se distalmente. A *Plicae olfactoriae* é pequena com sua rafe de sustentação pequena e circular; aproximadamente seis a sete lamelas linguiformes dispostas ao redor da rafe mediana circular.

Moenkhausia sanctafilomenae

O encéfalo é robusto e pequeno (Fig. 27). A *Medulla oblongata* é cilíndrica e acompanha a espessura do cordão espinal. A *Area postrema* e a região do *Ventriculli quarti* são inconspícuas. O *Lobus vagi* é moderadamente desenvolvido como abas laterais que situam-se nas regiões marginais do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* é moderadamente desenvolvida em sentido dorso-ventral como uma região de espessamento evidente do epitélio das laterais do rombencéfalo. A *Eminentia granularis* é fortemente desenvolvida como abas laterais que conectam-se lateralmente ao *Corpus cerebellaris*, possuindo uma pequena porção em contato com o *Lobus vagi*. O *Corpus cerebellaris* tem o formato de um triângulo invertido, em vista dorsal. O *Torus lateralis* é pouco desenvolvido e posiciona-se na parte anterior do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é relativamente desenvolvido posteriormente e anteriormente está em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é altamente desenvolvido e corresponde a aproximadamente um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é muito desenvolvido e espesso.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é ausente; o *Hypothalamus* é dividido em duas porções com o formato semilunar; o *Lobus inferior hypothalami* é aproximadamente retangular e duas vezes maior em tamanho do que o *Hypothalamus*; o *Hypothalamus* é pequeno, esférico e alongado entre as metades do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, sendo muito menor que o *Tectum opticus*; o *Bulbusolfactorius* é sésil e moderadamente desenvolvido; a inserção do *Bulbusolfactorius* é localizado à frente do *Telencephalon ventrale*, deslocado um pouco para região interna do mesmo. A *Plicae olfactoriae* é pequena e ovoide alongada horizontalmente; sua rafe de sustentação é moderadamente desenvolvida, com uma espessura mediana, três lamelas simples de cada lado na sua porção anterior e sete lamelas linguiformes bem desenvolvidas de cada lado, na sua porção posterior.

Oligosarcus pintoï

O encéfalo é estreito e extremamente alongado (Fig. 28). A *Medulla oblongata* é cilíndrica em toda a sua extensão, acompanhando a forma do cordão espinal. A *Area postrema* é bem desenvolvida e trapezoidal, em vista dorsal. A Região do *Ventriculli quarti* é volumosa e alongada. O *Lobus vagi* é moderadamente desenvolvido como duas abas laterais que estão intimamente em contato com a região do *Ventriculli quarti* e com a porção posterior do *Corpus cerebellaris*. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* é pouco desenvolvida. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como abas laterais que conectam-se com a porção pósterolateral do *Corpus cerebellaris* e com a porção posterior ao *Lobus vagi*. O *Corpus cerebellaris* é ovoide e moderadamente alongado horizontalmente, não sendo a porção mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é pouco desenvolvido, localizado na porção anterior do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é bem desenvolvido, localizado entre as divisões do *Tectum opticus*. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido, correspondendo a um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é altamente desenvolvido e espesso.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é ausente; o *Hypothalamus* é ovoide e alongado verticalmente; o *Lobus inferior hypothalami* é bem desenvolvido, sendo quase que três vezes maior em tamanho que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é grande e marcadamente esférica, sendo praticamente do mesmo tamanho que o *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, sendo uma estrutura ovoide alongada, correspondendo a praticamente um terço do comprimento total do encéfalo; o *Bulbusolfactorius* é bem desenvolvido e sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* é à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é moderadamente desenvolvida

e ovoide; sua rafe de sustentação é moderadamente desenvolvida ao longo da estrutura com espessura mediana; aproximadamente sete lamelas semi-linguiformes em cada lado, anteriormente e três a quatro lamelas linguiformes bem desenvolvidas em cada lado, posteriormente.

Probolodus heterostomus

O encéfalo é robusto e curto (Fig. 29). A *Medulla oblongata* é cilíndrica em toda a sua extensão acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é curta e inconspícua. A *Região do Ventriculli quarti* é pequena, diretamente conectada ao *Lobus facialis*. O *Lobus vagi* é inconspícuo, visível apenas como um espessamento do teto do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é desenvolvido como uma lamina na porção posterior do *Corpus cerebellaris*.

A *Crista cerebellaris* é pouco desenvolvida e visível apenas como um ligeiro espessamento epitelial na porção lateral do rombencéfalo. A *Eminentia granularis* é altamente desenvolvida, principalmente em vista lateral. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido, ovoide, ligeiramente alongado horizontalmente, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é moderadamente desenvolvido na porção posterior do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é muito desenvolvido, separando as duas metades do *Tectum opticus*, sendo notavelmente desenvolvido em sua porção anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido, correspondendo a aproximadamente um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido.

O Diencéfalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é ausente; o *Hypothalamus* é bem desenvolvido em uma estrutura ovoide; o *Lobus inferior hypothalami* é bem desenvolvido, sendo aproximadamente duas vezes maior em tamanho que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é moderadamente desenvolvida em uma estrutura esférica, localizado sob o *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, apresentando forma semi-retangular, com suas margens anteriores mais arredondadas; o *Bulbusolfactorius* é moderadamente desenvolvido e sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* é à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é pequena e ovoide; sua rafe de sustentação é levemente espessa na sua porção mediana, afilando-se nas extremidades; as duas primeiras lamelas anteriores em cada lado são simples; seis lamelas posteriores de cada lado são linguiformes e; duas lamelas mais posteriores de cada lado mais desenvolvidas e linguiformes.

Stygichthys typhlops

O encéfalo é alongado e estreito (Fig. 30). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada em toda a sua extensão, não acompanhando a espessura do cordão espinal. A *Area postrema* é curta e inconspícua. A região do *Ventriculli quarti* é bem desenvolvida como uma ligeira concavidade elipsoidal. O *Lobus vagi* é muito diferenciado daqueles dos demais caracídeos examinados, sendo um espessamento epitelial na região pós *Ventriculli quarti*. O *Lobus facialis* é ausente e/ou inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* é inconspícua. A *Eminentia granularis* é pouco desenvolvida como uma camada posterior ao *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é altamente desenvolvido e ovoide, alongando-se no sentido pósterio-anterior; está presente uma sutura

mediana no sentido pósterio-anterior sob o teto do *Corpus cerebellaris* que parece dividir a estrutura em duas metades. Os *Torus lateralis* e *Torus longitudinalis* são inconspícuos. O *Tectum opticus* é pouco desenvolvido, não correspondendo a praticamente nem um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é atrofiado.

O Diencéfalo é relativamente bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é ovoide e alongado horizontalmente entre a base do rombencéfalo e o *Hypothalamus*; o *Hypothalamus* é bem desenvolvido e dividido em duas metades que assemelham-se a retângulos, em vista ventral; o *Lobus inferior hypothalami* é bem desenvolvido, sendo praticamente do mesmo tamanho do *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é reduzida e esférica, localizando-se entre as divisões do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é altamente desenvolvido e assumindo uma forma ovoide com sinuosidades em todo o seu contorno, sendo maior ou praticamente igual em tamanho ao *Corpus cerebellaris*; o *Bulbusolfactorius* é sésil e bem desenvolvido, localizando-se à frente do *Telencephalon ventrale*, contudo levemente deslocado para a porção central do complexo telencefálico. A *Plicae olfactoriae* é uma estrutura ovoide e fechada; com aproximadamente três lamelas simples laterais em cada lado na sua porção anterior e duas lamelas mais desenvolvidas e linguiformes em cada lado, na sua porção posterior.

Chilodontidae

O encéfalo é moderadamente alongado e robusto (Fig. 31). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é inconspícua. A Região do *Ventriculli quarti* é altamente desenvolvida, sendo totalmente aberta na porção posterior em contato com a porção levemente alargada da *Area postrema*. O *Lobus vagi* é altamente desenvolvido como abas laterais contínuas

que contornam uma porção substancial da *Medulla oblongata*. O *Lobus facialis* é bem desenvolvido como uma estrutura alar na base do *Corpus cerebellaris*, ocupando um terço do comprimento total rombencéfalo.

A *Crista cerebellaris* é muito desenvolvida com uma região evidente de espessamento do epitélio encefálico localizado na porção póstero-inferior do *Corpus cerebellaris*, em vista lateral. A *Eminentia granularis* é pouco desenvolvida e alongada horizontalmente, em contato apenas com a porção lateral do *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido e triangular, sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é moderadamente desenvolvido, alongado e estreito, não estando em contato com o *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é altamente desenvolvido, separando as duas metades do *Tectum opticus*, mais desenvolvido na porção anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido, correspondendo a um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido e ligeiramente espesso.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é muito reduzido e/ou ausente; o *Hypothalamus* é moderadamente desenvolvido e triangular; o *Lobus inferior hypothalami* é moderadamente desenvolvido e maior que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é encaixada entre o *Hypothalamus* e o *Lobus inferior hypothalami*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido e ovoide, com sinuosidades apenas na sua porção posterior; o *Bulbusolfactorius* é sésil e grande; a inserção do *Bulbusolfactorius* é à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é pequena e ovoide; sua rafe de sustentação é espessa em toda a sua extensão; aproximadamente seis lamelas simples em cada lado, na porção anterior, e cinco lamelas desenvolvidas e linguiformes em cada lado, na porção posterior.

Citharinidae

O encéfalo é alongado e robusto (Fig. 32). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é ligeiramente curta. A região do *Ventriculli quarti* é altamente desenvolvida e triangular, em contato com a porção média-posterior do *Lobus vagi*. O *Lobus vagi* é bem desenvolvido como uma protuberância na porção anterior do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é moderadamente desenvolvido como uma lâmina após a região posterior do *Corpus cerebellaris*.

A *Crista cerebellaris* é moderadamente desenvolvida como uma região de espessamento epitelial na base posterior do *Corpus cerebellaris*. A *Eminentia granularis* é altamente desenvolvida como abas laterais em contato com o *Corpus cerebellaris* e estendendo-se até a porção posterior próximo à base do *Lobus facialis*. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido como uma estrutura esférica, sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é muito desenvolvido, piramidal, alongado, conectando-se à base do rombencéfalo, à da *Eminentia granularis* posteriormente, ao *Lobus inferior hypothalami* medialmente e ao *Tectum opticus*, lateralmente. O *Torus longitudinalis* é pouco desenvolvido, e localizado entre as metades do *Tectum opticus*, sendo visível apenas na porção anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido e ovoide, sendo praticamente do mesmo tamanho que o *Corpus cerebellaris*. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido e com a mesma espessura ao longo de todo o seu comprimento.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é ausente; o *Hypothalamus* é moderadamente desenvolvido e ovoide; o *Lobus inferior hypothalami* é moderadamente

desenvolvido e praticamente do mesmo tamanho que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é pequena, localizada sob a porção posterior do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, assumindo a forma meia-lua; o *Bulbusolfactorius* é altamente desenvolvido e pedunculado; a inserção do pedúnculo localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*; o *Bulbusolfactorius* é fusiforme. A *Plicae olfactoriae* é pequena e bem desenvolvida; sua rafe de sustentação é moderadamente espessa ao longo de toda a estrutura; aproximadamente seis lamelas simples em cada lado, anteriormente, e seis lamelas linguiformes bem desenvolvidas de cada lado posteriormente, sendo a última mais desenvolvida do que as demais.

Crenuchidae

O encéfalo é curto e robusto (Fig. 33). A *Medulla oblongata* é curta e dorsoventralmente achatada, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é curta e/ou inconspícua. A região do *Ventriculli quarti* é bem desenvolvida, em forma ovoide, com uma concavidade bem pronunciada. O *Lobus vagi* é desenvolvido como uma protuberância na base do rombencéfalo circundando a porção anterior do *Ventriculli quarti*. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* é inconspícua. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como abas laterais que conectam-se à porção póstero-lateral do *Corpus cerebellaris*, a porção posterior do *Tectum opticus* e a porção anterior do *Lobus vagi*. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido, triangular, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é pouco desenvolvido e localizado na porção posterior do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é moderadamente desenvolvido, sendo visível entre as metades do *Tectum opticus* e na

porção anterior está em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é altamente desenvolvido e ovoide, correspondendo a mais que um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é pouco desenvolvido e estreito.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é inconspícuo, na maioria das vezes; quando visível é uma estrutura estreita localizada no espaço entre as metades do *Lobus inferior hypothalami*; o *Hypothalamus* é altamente desenvolvido, sendo mais largo na porção anterior em contato com a origem do trato óptico; o *Lobus inferior hypothalami* é moderadamente desenvolvido, em forma de meia-lua, sendo praticamente do mesmo tamanho que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é pequena, elíptica, localizando-se sob a porção anterior do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, robusto; o *Bulbusolfactorius* é moderadamente pequeno, séssil; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é pequena; sua rafe de sustentação é levemente espessa em toda a sua extensão; aproximadamente dez lamelas linguiformes em cada lado.

Ctenoluciidae

O encéfalo é alongado e moderadamente robusto (Fig. 34). A *Medulla oblongata* é cilíndrica ao longo de toda a sua extensão acompanhando a forma do cordão espinal. A *Area postrema* é bem desenvolvida, sendo uma área trapezoidal próxima à inserção do **Nso**. A Região do *Ventriculli quarti* é altamente desenvolvida e retangular, aberta na sua porção anterior, praticamente em contato com as bases do *Lobus vagi* e do *Corpus cerebellaris*. O *Lobus vagi* é moderadamente desenvolvida como uma protuberância na base do *Corpus cerebellaris*. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* é moderadamente desenvolvida, com uma linha tênue na porção mediana do rombencéfalo, estendendo-se como um espessamento do epitélio em sentido horizontal. A *Eminentia granularis* é altamente desenvolvida, como grandes abas laterais. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido, quase esférico, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é pouco desenvolvido, localizando-se entre a porção anterior do *Lobus inferior hypothalami* e a porção medial do *Tectum opticus*. O *Torus longitudinalis* é pouco desenvolvido como uma linha tênue entre as metades do *Tectum opticus* e mais visível na porção anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é altamente desenvolvido, ovoide, sendo responsável por um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é altamente desenvolvido e espesso em toda a sua extensão.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é ausente e/ou inconspícuo; o *Hypothalamus* é moderadamente desenvolvido e esférico, com dois sulcos nas porções anterior e posterior; o *Lobus inferior hypothalami* é bem desenvolvido, assumindo a forma de meia-lua, sendo quase do mesmo tamanho que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é bem desenvolvida, localizada sob a porção central do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido e retangular, com um ligeiro arredondamento na sua porção posterior em contato com o *Tectum opticus*; o *Bulbusolfactorius* é sésil e robusto; a inserção do *Bulbusolfactorius* é à frente do *Telencephalon ventrale*; A *Plicae olfactoriae* é grande e elíptica; sua rafe de sustentação é espessa em toda a sua extensão; aproximadamente seis lamelas simples em cada lado na sua porção anterior e 11 lamelas linguiformes em cada lado na sua porção médio-posterior.

Curimatidae

O encéfalo é alongado e robusto (Fig. 35). A *Medulla oblongata* é cilíndrica em toda a sua extensão, acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é inconspícua. A Região do *Ventriculli quarti* é altamente desenvolvida e ovoide. O *Lobus vagi* é bem desenvolvido e como duas protuberâncias na base do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é pouco desenvolvido como uma aba laminar entre o *Lobus vagi* e a aba posterior da *Eminentia granularis*.

A *Crista cerebellaris* é moderadamente desenvolvida como uma linha diagonal na face lateral do rombencéfalo. A *Eminentia granularis* é bem desenvolvida, sendo uma lamina que circunda o *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é pouco desenvolvido como uma estrutura triangular, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é bem desenvolvido, apresentando uma estrutura alongada, em forma de meia-lua. O *Torus longitudinalis* é pouco desenvolvido, localizado entre as metades do *Tectum opticus*. O *Tectum opticus* é altamente desenvolvido como estrutura ovoide com invaginações na porção posterior em contato com *Corpus cerebellaris*. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido com espessura mediana em toda a sua extensão.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é pouco desenvolvido, localizado na porção posterior do diencefalo entre o *Lobus inferior hypothalami* e o *Truncus encephalli*; o *Hypothalamus* é trapezoidal, alongado horizontalmente e moderadamente desenvolvido; o *Lobus inferior hypothalami* é quase duas vezes maior em volume que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é pequena, elíptica, e localizada sob a porção central do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, retangular e deprimido dorsoventralmente; o *Bulbusolfactorius* é estreito e sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é pequena, ovoide; sua rafe de sustentação é elíptica, espessa; aproximadamente 14 lamelas linguiformes em cada lado, sendo as mais anteriores menos desenvolvidas que as posteriores.

Distichodontidae

O encéfalo é ligeiramente alongado e estreito (Fig. 36). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é curta. A região do *Ventriculli* é desenvolvida em uma forma ovoide, com uma concavidade pronunciada. O *Lobus vagi* e *Lobus facialis* são inconspícuos.

A *Crista cerebellaris* é inconspícua. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como abas laterais que conectam-se somente à porção póstero-lateral do *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido, ovoide/triangular, sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vistas dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é altamente desenvolvido em vista lateral e pouco pronunciado em vista ventral, localizando-se, em ambos os casos, na porção póstero-lateral do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é altamente desenvolvido, sendo visível entre as metades do *Tectum opticus* e na porção anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido e ovoide, correspondendo a menos de um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é altamente desenvolvido.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é inconspícuo, na maioria das vezes; o Hypothalamus é altamente desenvolvido, sendo semelhante a uma estrutura trapezoidal, porém com as bordas ligeiramente arredondadas, em vista ventral; o *Lobus*

inferior hypothalami é moderadamente desenvolvido, sendo praticamente do mesmo tamanho que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é ligeiramente desenvolvida e elíptica, localizando-se sob a porção central do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é altamente desenvolvido, assumindo uma forma semelhante a um triângulo; o *Bulbusolfactorius* é moderadamente desenvolvido, sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon dorsale* e *ventrale*, que não demonstram claramente suas divisões. A *Plica olfactoriae* é pequena; sua rafe de sustentação é estreita em toda a sua extensão; aproximadamente seis lamelas linguiformes em cada lado, sendo as posteriores mais desenvolvidas.

Erythrinidae

O encéfalo é alongado e ligeiramente robusto (Fig. 37). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é altamente desenvolvida, tendo um sulco na linha mediana que estende-se ao longo de toda a *Medulla oblongata* e cordão espinal. A região do *Ventriculli quarti* é moderadamente desenvolvido, sendo alongada e elíptica. Os *Lobus vagi* e *Lobus facialis* são inconspícuos.

A *Crista cerebellaris* é bem desenvolvida como o espessamento epitelial numa linha horizontal próximo a base do *Corpus cerebellaris* e do rombencéfalo. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida, não alcançando a porção mais posterior do *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente ovoide, alongado verticalmente, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vista dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é moderadamente desenvolvido e localiza-se na porção mediana do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é pouco desenvolvido, sendo visível, apenas na porção

anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido, ovoide, sendo responsável por quase um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é altamente desenvolvido, sendo mais largo na base e estreitando-se na porção mais distal.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é altamente desenvolvido como uma estrutura retangular entre o *Lobus inferior hypothalami*, em vista ventral; o *Hypothalamus* é moderadamente desenvolvido, alongado horizontalmente; o *Lobus inferior hypothalami* é muito desenvolvido, sendo quase do mesmo tamanho que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é moderadamente desenvolvida, elíptica, sob a porção central do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, retangular e robusto; o *Bulbusolfactorius* é grande, sésil e sua inserção perfaz toda a margem do *Telencephalon dorsale* e *ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é pequena e ovoide; a rafe de sustentação é elíptica e estreita; aproximadamente oito lamelas linguiformes de cada lado.

Gasteropelecidae

O encéfalo é alongado e ligeiramente estreito (Fig. 38). A *Medulla oblongata* é cilíndrica e acompanha a forma do cordão espinal. A Area postrema é muito curta. A Região do *Ventriculli quarti* é bem desenvolvido como um triângulo invertido aberto na porção anterior, com uma concavidade rasa. O *Lobus vagi* é altamente desenvolvido na porção mediana do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é desenvolvido como uma aba bem desenvolvida posterior ao *Corpus cerebellaris*.

A *Crista cerebellaris* é inconspícua. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvido como abas laterais em contato apenas com a porção mediana do *Corpus*

cerebellaris. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido, triangular, com sinuosidades na sua porção posterior, sendo a porção mais elevada do encéfalo, em vista dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é moderadamente desenvolvido na porção anterior do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é altamente desenvolvido, separando as metades do *Tectum opticus* entre si e em relação ao *Corpus cerebellaris*. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido, relativamente espesso ao longo de toda a sua extensão.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é ovoide, localizando-se entre as metades do *Lobus inferior hypothalami*; o *Hypothalamus* é moderadamente desenvolvido e possui duas metades; o *Lobus inferior hypothalami* é bem desenvolvido, sendo maior que o *Hypothalamus*, assumindo a forma de meia-lua; a *Hypophysis* é bem desenvolvida, elíptica situada entre as metades do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é altamente desenvolvido, retangular, com uma ligeira elevação na porção anterior; o *Bulbusolfactorius* é moderadamente desenvolvido, sésil, sendo a sua inserção localizada à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é pequena, triangular; sua rafe de sustentação é pouquíssima desenvolvida com aproximadamente três lamelas linguiformes.

Hemiodontidae

O encéfalo é alongado e estreito (Fig. 39). A *Medulla oblongata* é totalmente cilíndrica, acompanhando a forma do cordão espinal. A *Area postrema* é inconspícua. A região do *Ventriculli quarti* é pouco desenvolvida, sendo uma pequena abertura elíptica de uma concavidade rasa próxima a base do *Corpus cerebellaris*. Os *Lobus vagi* e *Lobus facialis* são inconspícuos.

A *Crista cerebellaris* é desenvolvida como uma região de espessamento do epitélio na porção lateral do rombencéfalo. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida, sendo mais evidente em vista ventral do que em vista dorsal. O *Corpus cerebellaris* é arredondado, levemente alongado horizontalmente, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vista dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é pouco desenvolvido localizando-se na porção médio-posterior da margem externa do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é moderadamente desenvolvido como uma linha tênue que separa as metades do *Tectum opticus*, sendo mais visível na porção anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é ovoide, ligeiramente alongado horizontalmente. O *Nervus opticus* é altamente desenvolvido, espesso na porção mais proximal.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é ausente; o *Hypothalamus* é moderadamente desenvolvido, semiesférico; o *Lobus inferior hypothalami* é retangular, e duas vezes maior que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é pequena, elíptica situada sob a porção central do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, ovoide, possuindo uma sutura na sua porção médio-posterior; o *Bulbusolfactorius* é sésil, alongado e estreito em toda a sua extensão; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é ovoide e pequena; a rafe de sustentação é espessa ao longo de toda a extensão da estrutura; aproximadamente 14 lamelas linguiformes presentes, sendo as mais anteriores menos desenvolvidas do que as mais posteriores.

Hepsetidae

O encéfalo é alongado e robusto (Fig. 40). A *Medulla oblongata* é totalmente cilíndrica, acompanhando a forma do cordão espinal. A *Area postrema* é bem desenvolvida

e alongada, com uma linha sulcada ao longo de sua extensão. A Região do *Ventriculli quarti* é pequena, ovoide, com uma concavidade ligeiramente acentuada. O *Lobus vagi* é bem desenvolvido como uma protuberância na porção posterior ao *Corpus cerebellaris*, estendendo-se um pouco depois da Região do *Ventriculli quarti*. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* é pouco desenvolvida, quase inconspícua e na região lateral do rombencéfalo. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida, contornando as margens laterais e posteriores do *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido, ovoide, sendo ligeiramente a estrutura mais elevada do encéfalo, em vista dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é moderadamente desenvolvido, localizado na porção mediana do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é pouco desenvolvido, sendo visível apenas na porção anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido, sendo responsável por praticamente um terço do comprimento total do encéfalo, em vista dorsal. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido, ligeiramente espesso.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é moderadamente desenvolvido como uma estrutura ovoide entre o *Lobus inferior hypothalami*; o *Hypothalamus* é triangular; o *Lobus inferior hypothalami* é altamente desenvolvido, em forma de meia-lua, sendo duas vezes maior em tamanho que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é moderadamente desenvolvida, elíptica e sob a à porção central do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, retangular; o *Bulbusolfactorius* é bem desenvolvido, sésil; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à a frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é pequena, ovoide; sua rafe de sustentação é levemente espessa ao longo de toda a sua estrutura; aproximadamente seis lamelas linguiformes de cada lado, lamelas linguiformes mais arredondadas.

Lebiasinidae

O encéfalo é moderadamente curto, robusto, sendo muito achatado dorsoventralmente (Fig. 41). A *Medulla oblongata* é ligeiramente achatada dorsoventralmente, não acompanhando a forma do cordão espinal. A *Area postrema* é pouco desenvolvida. A região do *Ventriculli quarti* é moderadamente desenvolvida como uma estrutura ovoide aberta na porção posterior. O *Lobus vagi* apresenta-se como uma ligeira protuberância que circunda a região do *Ventriculli quarti*. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* é inconspícua. A *Eminentia granularis* é pouco desenvolvida como abas laterais pouco pronunciadas. O *Corpus cerebellaris* é pouco desenvolvido como uma estrutura triangular com as pontas levemente arredondadas, em vista dorsal. O *Torus lateralis* é bem desenvolvido, alongado, conectando-se por quase toda a margem externa do *Lobus inferior hypothalami*, em vista ventral. O *Torus longitudinalis* é moderadamente desenvolvido, sendo mais visível em contato com o *Corpus cerebellaris* e em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é bem desenvolvido como uma estrutura ovoide que corresponde aproximadamente um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é altamente desenvolvido e espesso em praticamente toda a sua extensão.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é bem desenvolvido e ovoide alongado; o *Hypothalamus* é altamente desenvolvido, com forma quase que quadrada; o *Lobus inferior hypothalami* é altamente desenvolvido, em forma em “L”, sendo quase do mesmo tamanho que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é elíptica, sob a porção central do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido com forma quase que retangular; o *Bulbusolfactorius* é pequeno, abaulado, em contato com o *Telencephalon*

ventrale na sua porção proximal; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* muito pequena, ovoide; sua rafe de sustentação é estreita; aproximadamente cinco lamelas linguiformes de cada lado.

Parodontidae

O encéfalo é moderadamente alongado e estreito (Fig. 42). A *Medulla oblongata* é totalmente cilíndrica ao longo de toda a sua extensão, acompanhando a forma do cordão espinal. A *Area postrema* é inconspícua. A região do *Ventriculli quarti* é pouco desenvolvida, quase imperceptível na base do rombencéfalo. O *Lobus vagi* é desenvolvido apenas como um espessamento na base do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* é inconspícua. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como abas laterais que não alcançam a porção posterior do *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é ovoide, alongado longitudinalmente, sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vista dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é pouco desenvolvido, sendo mais visível em vista ventral. O *Torus longitudinalis* é altamente desenvolvido nas porções posterior e anterior, separando nitidamente o *Tectum opticus* do *Corpus cerebellaris* e do complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido, não chegando a um terço do comprimento total do encéfalo. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido e espesso ao longo de toda a sua extensão.

O Diencéfalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é alongado, sem forma definida; o *Hypothalamus* é pequeno, trapezoidal; o *Lobus inferior hypothalami* é moderadamente desenvolvido, praticamente do mesmo tamanho que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é pequena, esférica.

O *Telencephalon dorsale* é bem desenvolvido alongado, quase fusiforme; o *Bulbusolfactorius* é moderadamente desenvolvido, sésil; a inserção localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é moderadamente desenvolvida, assimétrica; as lamelas posteriores da face interna são mais desenvolvidas que aquelas da face externa; aproximadamente 26 lamelas dispostas ao longo da rafe de sustentação.

Prochilodontidae

O encéfalo é moderadamente alongado e robusto (Fig. 43). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é inconspícua. A Região do *Ventriculli quarti* é altamente desenvolvida como uma estrutura ovoide, com uma concavidade profunda. O *Lobus vagi* é altamente desenvolvido como uma protuberância que circunda a Região do *Ventriculli quarti*. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* é bem desenvolvida como uma região de espessamento epitelial na base do rombencéfalo, próximo às porções posteriores do *Corpus cerebellaris* e da *Eminentia granularis*. A *Eminentia granularis* é pouco desenvolvida como abas laterais na porção posterior do *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é esférico, altamente desenvolvido, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vista dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é moderadamente desenvolvido, localizando-se na porção posterior da margem externa do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é pouco desenvolvido, sendo visível apenas na porção anterior do complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é bem desenvolvido, ovoide, correspondendo à aproximadamente um terço do comprimento do encéfalo, em vista dorsal. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido e relativamente espesso ao longo de toda a sua extensão.

O Diencéfalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é ausente e/ou inconspícuo; o *Hypothalamus* é moderadamente desenvolvido, trapezoidal; o *Lobus inferior hypothalami* é bem desenvolvido, sendo praticamente do mesmo tamanho que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é elíptica, sob a porção central do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é abaulado, curto com reentrâncias na margem posterior e mediana; o *Bulbusolfactorius* é pedunculado, sendo o pedúnculo curto; a inserção do pedúnculo localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é moderadamente desenvolvida, ligeiramente ovoide; sendo assimétrica na disposição das suas lamelas; não possui uma rafe de sustentação e as lamelas inserem-se em uma estrutura lateral com as lamleas linguiformes voltadas para a margem interna; aproximadamente 24 lamelas.

Serrasalmidae

Alguns representantes dessa família de Characiformes, popularmente conhecidos como piranhas e pacus, possuem hábitos, comportamentos e estratégias reprodutivas diferenciadas; por tal razão, foram examinados quatro gêneros da família, dois deles representantes do grupo dos “pacus” (*Acnodon* e *Utiaritchthys*) e dois outros representantes do grupo das piranhas (*Catopion* e *Serrasalmus*).

Acnodon normani

O encéfalo é moderadamente alongado (Fig. 44). A *Medulla oblongata* é curta, cilíndrica, acompanhando a forma do cordão espinal. A *Area postrema* é inconspícua. A Região do *Ventriculli quarti* é pequena, ovoide. O *Lobus vagi* é moderadamente

desenvolvido como duas regiões protuberantes próximas a base do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* é pouco desenvolvida como um ligeiro espessamento epitelial próximo a base do *Corpus cerebellaris*. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como abas laterais que não alcançam a porção posterior do *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* tem a forma de losango, com as margens arredondadas, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vista dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é moderadamente desenvolvido, alongado longitudinalmente. O *Torus longitudinalis* é pouco desenvolvido, como uma linha muito tênue entre as metades do *Tectum opticus*, levemente visível na porção anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido, sendo equivalente a aproximadamente um terço do comprimento total do encéfalo, em vista dorsal. O *Nervus opticus* é altamente desenvolvido, sendo o trato muito espesso ao longo da sua extensão.

O Diencefalo bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é bem desenvolvido, alongado longitudinalmente, entre as duas metades do *Lobus inferior hypothalami*; o *Hypothalamus* é moderadamente desenvolvido, transversalmente alongado; o *Lobus inferior hypothalami* é mais desenvolvido do que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é pequena, elíptica, sob a porção central do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é triangular, com reentrâncias nas margens externa, interna e posterior; o *Bulbusolfactorius* é extremamente alongado, sésil, e sua inserção localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é ovoide, alongada; sua rafe de sustentação é elíptica; aproximadamente 17 lamelas linguiformes de cada lado; as nove lamelas mais anteriores, menos desenvolvidas do que as posteriores.

Utiaritchthys sennaebregai

O encéfalo é relativamente alongado e robusto (Fig. 45). A *Medulla oblongata* é muito pouco achatada dorsoventralmente, quase que acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é inconspícua. A Região do *Ventriculli quarti* é muito pequena assumindo uma forma triangular, invertida, aberta na porção anterior, quase em contato com a base do *Corpus cerebellaris*. O *Lobus vagi* e *Lobus facialis* são inconspícuos.

A *Crista cerebellaris* é inconspícua. A *Eminentia granularis* é moderadamente desenvolvida como abas laterais na porção anterior do *Corpus cerebellaris*, não alcançando a porção posterior do mesmo. O *Corpus cerebellaris* é ovoide, alongado transversalmente, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vista dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é moderadamente desenvolvido, ovoide, localizando-se na porção póstero-ventral do encéfalo. O *Torus longitudinalis* é moderadamente desenvolvido como uma linha tênue entre as metades do *Corpus cerebellaris*, sendo mais visível na porção anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido, ovoide, correspondendo a um terço do comprimento total do encéfalo, em vista dorsal. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido e ligeiramente espesso ao longo de toda a sua extensão.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é altamente desenvolvido, entre as metades do *Lobus inferior hypothalami*; o *Hypothalamus* é trapezoidal; o *Lobus inferior hypothalami* é quase duas vezes maior que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é altamente desenvolvida como uma estrutura esférica na porção anterior do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, com reentrâncias na porção posterior, quase do mesmo tamanho do *Bulbusolfactorius*. O *Bulbusolfactorius* é ovoide na base, seguido de um prolongamento na porção anterior, sésil; a inserção do

Bulbusolfactorius localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é pequena, ovoide; sua rafe de sustentação é elíptica; aproximadamente 14-15 lamelas de cada lado; as lamelas anteriores menos desenvolvidas e linguiformes e as posteriores mais desenvolvidas e com as projeções linguiformes mais pronunciadas.

Catoprion mento

O encéfalo é moderadamente alongado e robusto (Fig. 46). A *Medulla oblongata* é cilíndrica acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal. A *Area postrema* é ausente e/ou inconspícua. A região do *Ventriculli quarti* é muito pequena com forma triangular, invertida, aberta na porção anterior, quase em contato com a aba posterior da *Eminentia granularis*. O *Lobus vagi* é moderadamente desenvolvido como uma protuberância próximo a base do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é inconspícuo.

A *Crista cerebellaris* é inconspícua. A *Eminentia granularis* é altamente desenvolvida como uma aba que circunda as margens laterais e posterior do *Corpus cerebellaris*. O *Corpus cerebellaris* é pouco desenvolvido, assumindo a forma de losango, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vista dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é bem desenvolvido, alongado longitudinalmente, localizando-se na porção ântero-ventral do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é pouco desenvolvido, visível apenas na porção anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é altamente desenvolvido correspondendo a um pouco mais que um terço do comprimento total do encéfalo, em vista dorsal. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido, espesso ao longo de toda a sua extensão.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é moderadamente desenvolvido como uma estrutura semiesférica localizado na porção posterior do

Hypothalamus; o *Hypothalamus* é triangular, bem desenvolvido; o *Lobus inferior hypothalami* é maior que *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é altamente desenvolvida, ovoide, alongada longitudinalmente, localizado na porção central do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é ovoide e bem desenvolvido, liso em toda as suas margens; o *Bulbusolfactorius* é ovoide na base seguido de um prolongamento na porção anterior, séssil; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é ovoide, pequena, assimétrica; sua rafe de sustentação é moderadamente espessa ao longo da extensão da sua estrutura; aproximadamente 10 lamelas de cada lado. A assimetria é dada pela forma das lamelas, sendo as lamelas do lado direito mais desenvolvidas do que aquelas do lado esquerdo.

Serrasalmus maculatus

O encéfalo é alongado e estreito (Fig. 47). A *Medulla oblongata* é cilíndrica em toda a sua extensão acompanhando a forma do cordão espinal. A *Area postrema* é inconspícua. A região do *Ventriculli quarti* é ovoide, alongada. O *Lobus vagi* e *Lobus facialis* são inconspícuos.

A *Crista cerebellaris* é delimitada como uma linha de espessamento epitelial que se estende longitudinalmente próximo a base do *Tectum opticus* até metade da lateral do rombencéfalo. A *Eminentia granularis* é pouco desenvolvida como abas laterais que não alcançam nem a metade da margem lateral do *Corpus cerebellaris*, em vista dorsal. O *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido, ligeiramente arredondado, não sendo a estrutura mais elevada do encéfalo, em vista dorsal. O *Torus lateralis* é estreito, alongado, localizando-se na porção anterior do *Lobus inferior hypothalami*. O *Torus longitudinalis* é pouco desenvolvido como uma linha tênue entre as metades do *Tectum opticus* e mais

visível na porção anterior em contato com o complexo telencefálico. O *Tectum opticus* é moderadamente desenvolvido, sendo aproximadamente um terço do comprimento total do encéfalo, em vista dorsal. O *Nervus opticus* é moderadamente desenvolvido, espesso ao longo de toda a sua extensão.

O Diencefalo é bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é bem visível, porém localiza-se abaixo do *Lobus inferior hypothalami*; o *Hypothalamus* tem a forma de um triângulo invertido; o *Lobus inferior hypothalami* é moderadamente desenvolvido, sendo praticamente do mesmo tamanho que o *Hypothalamus*; a *Hypophysis* é bem desenvolvida e localiza-se na porção central do *Hypothalamus*.

O *Telencephalon dorsale* é retangular, com reentrâncias na margem posterior; o *Bulbusolfactorius* é ovoide na base seguido de um prolongamento espesso na sua porção anterior, séssil; a inserção do *Bulbusolfactorius* localiza-se à frente do *Telencephalon ventrale*. A *Plicae olfactoriae* é pequena, ovoide; sua rafe de sustentação é estreita ao longo da extensão da estrutura; aproximadamente 10 lamelas linguiformes de cada lado; as lamelas anteriores menos desenvolvidas que as posteriores.

Na seguinte seção apresentaremos uma breve descrição dos encéfalos dos representantes do grupo externo a Characiformes:

Cypriniformes

Cyprinidae

A descrição é do encéfalo de *Cyprinus carpio*. Encéfalo relativamente alongado e estreito (Fig. 48). A *Medulla oblongata* é totalmente cilíndrica, acompanhando a mesma espessura do cordão espinal. *Area postrema* é ligeiramente reduzida, também formando

um triângulo invertido. Região do *Ventriculli quarti* côncava, reduzida. O *Lobus vagi* é pareado, bem desenvolvido, ocupando uma porção significativa do rombencéfalo, formando uma estrutura de abas laterais. O *Lobus facialis* localizado anteriormente ao *Lobus vagi*, formando uma protuberância semicircular entre o *Lobus vagi* e o *Corpus cerebellaris*.

A *Crista cerebellaris* e *Eminentia granularis* são pouco desenvolvidas. O *Corpus cerebellaris* é arredondado/ovalado, relativamente desenvolvido, sendo a porção mais elevada do encéfalo, em vista dorsal e lateral. O *Torus lateralis* é bem desenvolvido em vistas ventral e lateral. O *Torus longitudinalis* é pouco visível em vista dorsal, sendo mais visível na porção ânteromediana do *Tectum opticum*, devido ao desenvolvimento do mesmo. O *Tectum opticum* é moderadamente desenvolvido e sulcado; ou seja, dividido em uma porção interna estreita e uma porção externa abaulada, ambas quase do mesmo comprimento.

O Diencefalo, em vista lateral, é bem estruturado e dividido; *Saccus vasculosus* é bem desenvolvido, com uma morfologia não muito definida na porção póstero-ventral do diencefalo. *Hypothalamus* é bem desenvolvido, sendo a porção superior, o hipotálamo propriamente dito, aproximadamente duas vezes menor em tamanho que o *Lobus inferior hypothalami*; *Hypophysis* disposta na porção anteroventral do *Lobus inferior hypothalami*.

O *Telencephalon dorsale* é totalmente sulcado, rugoso, bem desenvolvido; inserção do pedúnculo do *Bulbusolfactorius* lateral à região interna do *Telencephalon ventrale*; *Bulbusolfactorius* com haste (pedúnculo) cilíndrico e fino aproximadamente do mesmo tamanho que o diencefalo e rombencéfalo; pedúnculo do *Bulbusolfactorius* esquerdo mais longo do que o esquerdo; *Bulbusolfactorius* reniforme. A *Plicae olfactoriae* é semicircular, com sua rafe de sustentação com a mesma espessura ao longo da estrutura e com aproximadamente oito lamelas; primeira lamela anterior pouco desenvolvida; as demais lamelas desenvolvidas, com projeções linguiformes.

Siluriformes

A descrição do encéfalo dos representantes da ordem Siluriformes será baseada em dois representantes de duas famílias: Diplomystidae, um grupo basal dentro do arranjo filogenético da ordem como proposto por Grande (1987) e um Pimelodidae, família que apesar de não ser uma identidade monofilética, é considerada como sendo derivada dentro da ordem (Pinna, 1993).

Diplomystidae

A descrição do encefálica é do encéfalo de *Diplomystes mesembrinus*. O Encéfalo é moderadamente alongado, robusto (Fig. 49). A *Medulla oblongata* é dorsoventralmente achatada, acompanhando a mesma estruturação do cordão espinal. *Area postrema* é comprida, formando um triângulo invertido. A região do *Ventriculli quarti* com uma convexidade, muito reduzida. O *Lobus vagi* não é pareado, formando uma protuberância mínima na porção anterior ao *Ventriculli quarti*; *Lobus vagi* é rugoso, escalonado. O *Lobus facialis* e *Eminentia granularis* são bem desenvolvidos, formando abas laterais na região posterior do *Corpus cerebellaris*.

O *Corpus cerebellaris* é altamente desenvolvido formando uma estrutura arredondada que representa quase um terço do comprimento encefálico total. O *Torus lateralis* é pouco desenvolvido, formando uma projeção mediana no sentido anterior, em vista lateral. O *Torus longitudinalis* é pouquíssimo visível em vista dorsal, apenas uma pequena porção na região posterior do *Tectum opticum*. O *Tectum opticum* é moderadamente desenvolvido e sulcado, ou seja, dividido em uma porção interna estreita e uma porção externa abaulado, diferentes em tamanho, sendo a interna curta e a externa mais alongada, mas não ultrapassando mais da metade da primeira.

O Diencéfalo é bem estruturado; *Saccus vasculosus* é moderadamente desenvolvido como uma projeção póstero-ventral do diencéfalo; *Hypothalamus* é moderadamente desenvolvido, maior que o *Lobus inferior hypothalami*; *Hypophysis* localizada póstero-ventral ao *Lobus inferior hypothalami*.

O *Telencephalon dorsale* é moderadamente desenvolvido, sem sulcos, com poucas ondulações; *Telencephalon dorsale* esquerdo com aparente atrofia, sendo menor que o direito; inserção do pedúnculo do *Bulbusolfactorius* à frente do *Telencephalon ventrale*; *Bulbusolfactorius* com haste (pedúnculo) cilíndrica, espessura mediana, curto, não sendo maior que o *telencephalon*; pedúnculo do *Bulbusolfactorius* direito mais comprido que o esquerdo, devido à atrofia do *Telencephalon dorsale* esquerdo; *Bulbusolfactorius* cordiforme. A *Plicae olfactoriae* é pequena e ovalada; sua rafe de sustentação estendendo-se ao longo da extensão da estrutura, com aproximadamente 30 lamelas; lamelas com base estreita e projeções linguiformes pouco desenvolvidas.

Pimelodidae

A descrição encefálica é do encéfalo de *Pimelodus maculatus*. O Encéfalo é moderadamente alongado e robusto (Fig. 50). A *Medulla oblongata* é dorsalventralmente achatada, acompanhando a mesma estruturação do cordão espinal. *Area postrema* curta, formando um estrutura trapezoide. A região do *Ventriculli quarti* é côncava, alongada. O *Lobus vagi* é desenvolvido, pareado, não alado, formando uma protuberância que ocupa a porção posterior do rombencéfalo. O *Lobus facialis* e *Eminentia granularis* são bem desenvolvidos, formando abas laterais localizadas anteriormente ao *Lobus vagi* e póstero-lateralmente ao *Corpus cerebellaris*.

O *Corpus cerebellaris* é altamente desenvolvido, formando uma grande estrutura ovalada que ocupa mais que a metade da extensão do comprimento encefálico. O *Torus*

lateralis é pouco desenvolvido, formando uma pequena estrutura sem projeção no sentido anterior, em vista lateral. O *Torus longitudinalis* apresenta-se sem nenhuma visibilidade em vista dorsal, devido ao desenvolvimento do *Corpus cerebellaris*. O *Tectum opticum* moderadamente desenvolvido, sem sulcos.

O Diencefalo bem estruturado; o *Saccus vasculosus* é bem desenvolvido com projeção póstero-ventral do diencefalo; *Hypothalamus* é moderadamente desenvolvido e maior que o *Lobus inferior hypothalami*; a *Hypophysis* localizada ventralmente ao *Lobus inferior hypothalami*.

O *Telencephalon dorsale* moderadamente desenvolvido, sem sulcos; inserção do pedúnculo do *Bulbusolfactorius* à frente do *Telencephalon ventrale*; *Bulbusolfactorius* com haste (pedúnculo) cilíndrico, fino, longo, sendo aproximadamente duas vezes maior que o *telencephalon*; o *Bulbusolfactorius* em formato de gota, muito distante da base do pedúnculo. A *Plicae olfactoriae* é alongada, ovalada, com uma invaginação na região anterior; sua rafe de sustentação estendendo-se ao longo de toda a estrutura, com aproximadamente 30 lamelas; lamelas com base estreita e com projeções linguiformes pouco desenvolvidas, com estruturas laterais acessórias de sustentação da *Plicae olfactoriae*.

Gymnotiformes

A descrição do encéfalo dos representantes da ordem Gymnotiformes é baseada em dois representantes: Gymnotidae, um grupo basal dentro da ordem e, Sternopygidae, um dos seus clados mais derivados (Alberti *et al.*, 2001).

Gymnotidae

A descrição é do encéfalo de *Gymnotus pantherinus*. O Encéfalo moderadamente alongado e largo (Fig. 51). A *Medulla oblongata* é cilíndrica totalmente, acompanhando a mesma espessura do cordão espinal. A *Area postrema* é curta, formando um triângulo invertido. A região do *Ventriculli quarti* com concavidade, alongada. O *Lobus vagi* é pouco desenvolvido, como uma elevação inconspícua na porção posterior do rombencéfalo. O *Lobus facialis* é ausente ou quase inconspícuo. A *Eminentia granularis* e *Lobus* da eletorrecepção da linha lateral formando abas laterais.

O *Corpus cerebellaris* é altamente desenvolvido, com a porção posterior mais larga, com aproximadamente o dobro da largura da porção anterior; O *Corpus cerebellaris* ocupando quase que a metade do comprimento total do encéfalo. *Valvula cerebelli* rodeando a margem posterior do *Tectum opticum*. O *Torus lateralis* é inconspícuo. O *Torus longitudinalis* desenvolvido, porém não visível em vista dorsal em virtude ao grau de desenvolvimento do *Corpus cerebellaris*. O *Tectum opticum* é moderadamente desenvolvido, ocupando uma porção significativa do diencefalo.

O *Nucleus diffusus* é bem desenvolvido na porção posterior do diencefalo. O *Lateral nucleus hypothalami* é desenvolvido, totalmente centralizado em vista ventral. A *Hypophysis* é disposta na porção póstero-ventral do *Lateral nucleus hypothalami*.

O *Telencephalon dorsale* é bem desenvolvido, globular, liso; o *Bulbusolfactorius* séssil; inserção do *Bulbusolfactorius* localizada à frente do *Telencephalon ventrale*; *Bulbusolfactorius* em forma de gota, sendo precedido por uma projeção cilíndrica estreita. A *Plicae olfactoriae* é pequena, semi ovalada; sua rafe de sustentação não estendendo-se ao longo de toda sua extensão, com aproximadamente cinco lamelas; lamelas com projeções linguiformes, porém as mais posteriores com um grau de desenvolvimento maior.

Sternopygidae

A descrição é do encéfalo de *Sternopygus macrurus*. O Encéfalo é moderadamente alongado e largo (Fig. 52). A *Medulla oblongata* é totalmente cilíndrica acompanhando a mesma espessura do cordão espinal. A *Area postrema* é curta, formando um triângulo invertido. A região do *Ventriculli quarti* é côncava, curta. O *Lobus vagi* não é pareado, formando uma protuberância mínima na porção anterior ao *Ventriculli quarti*. O *Lobus facialis* é ausente ou quase inconspícuo. A *Eminentia granularis* e *Lobus* da eletorrecepção da linha lateral são bem desenvolvido formando abas laterais.

O *Corpus cerebellaris* é altamente desenvolvido, com porção posterior mais larga e não sendo o dobro da largura do que a porção anterior; *Corpus cerebellaris* ocupando metade do comprimento total do encéfalo. A *Valvula cerebelli* localizada na porção posterior do *Corpus cerebelli*. O *Torus lateralis* é inconspícuo. O *Torus longitudinalis* é desenvolvido, contudo visível apenas na porção anterior do *Corpus cerebellaris*. O *Tectum opticum* é relativamente desenvolvido, ocupando uma porção significativa do diencéfalo.

O *Nucleus diffusus* é bem desenvolvido, na porção posterior do diencéfalo; o *Lateral nucleus hypothalami* é moderadamente desenvolvido e totalmente centralizado em vista ventral; a *Hypophysis* é disposta na porção póstero-ventral do *Lateral nucleus hypothalami*.

O *Telencephalon dorsale* é bem desenvolvido e sulcado; o *Bulbusolfactorius* é séssil; inserção do *Bulbusolfactorius* localizada à frente do *Telencephalon ventrale*; *Bulbusolfactorius* assume uma forma ovalada. A *Plicae olfactoriae* é pequena, semi ovalada; sua rafe de sustentação não estendendo-se ao longo de toda sua extensão, com aproximadamente seis lamelas; lamelas com projeções linguiformes, porém as mais posteriores com um grau de desenvolvimento maior.

Descrição dos caracteres filogenéticos encefálicos

Poucos trabalhos utilizaram exclusivamente de caracteres da macroanatomia do Sistema Nervoso Central de peixes em oposição aos estudos histológicos, principalmente aqueles da ordem Characiformes, para fazer uma análise filogenética. Recentemente, Pupo (2011) e Abrahão (2013) com Callichthyidae e Pseudopimelodidae, respectivamente, ambas famílias de Siluriformes, fizeram uso desse conjunto de dados morfológicos como base para tentar elucidar as inter-relações dos táxons componentes dessas famílias. Nos dois estudos mencionados anteriormente, os caracteres mostraram-se relativamente úteis para desvendar as inter-relações dos táxons componentes dessas análises. No presente estudo, descreveremos os caracteres levantados para os representantes da ordem Characiformes analisados na presente análise filogenética.

1. Intumescimento do *Lobus vagi* (LV).

(0) não destacado (Fig. 12);

(1) destacado (Fig. 7).

Heiligenberg (1986) observou diferenças topográficas entre o LV de ciprinídeos e gimnotídeos, relatando que a diferença entre esses dois grupos estaria na composição de camadas histológicas na formação do *Lobus vagi*, uma vez que, ciprinídeos possuem mais camadas do que gimnotídeos. Da mesma maneira podemos inferir que a maioria dos caracídeos examinados possua menos camadas do que os ciprinídeos, silurídeos e gimnotídeos examinados. Os estados relacionados ao intumescimento do *Lobus vagi* demonstraram uma distribuição variável do padrão de desenvolvimento dentro do presente

estudo. Muito dos gêneros da família Characidae examinados possuem o *Lobus vagi* inconspícuo totalmente indiferenciado em termos morfológicos.

2. Morfologia do intumescimento do *Lobus vagi*. (Pupo, 2011)

- (0) formando uma estrutura única e conspícua (Fig. 7);
- (1) formando duas abas laterais na base da *Medulla oblongata* (Figs. 2 e 9);
- (2) inaplicável.

A condição mais comum no presente estudo foi o estado “0”. O estado “1” foi observado em representantes de duas das famílias de Anostomoidea estudadas *Steindachnerina brevipinna* (Curimatidae) e *Caenotropus labyrinthicus* (Chilodontidae), além de em *Chalceus guaporensis*, *Pimelodus maculatus*, *Hepsetus odoe*, *Acestrorhynchus falcatus*, *Triportheus nematurus*, *Brycon orbignyanus*, *Moenkhausia sanctaefilomenae* e *Oligosarcus pinto*. Essa condição é caracterizada por dois possíveis padrões morfológicos observados: uma invaginação próximo à base do rombencéfalo e/ou devido ao grau de desenvolvimento do *Corpus cerebellaris*.

3. Posição da margem anterior do *Lobus vagi*. (Pupo, 2011).

- (0) adjacente ao *Lobus facialis* (Fig. 5);
- (1) sobre o *Lobus facialis* (Fig. 17);
- (2) inaplicável.

De maneira geral, ao longo do processo evolutivo, o Sistema Nervoso Central dos vertebrados manteve seu plano básico estrutural. Contudo, modificações ocorreram, não

em relação as partes componentes, mas em relação ao volume, posicionamento e morfologia. Um exemplo disso, é a disposição do *Lobus vagi* em relação ao *Lobus facialis*. Onze representantes de Characiformes examinados no presente estudo apresentaram o estado “0”, enquanto, 13 táxons terminais apresentaram o estado “1”.

4. Intumescimento do *Lobus facialis* (LF).

(0) não destacado (Figs. 18, 19 e 20);

(1) formando lóbulo conspícuo (Fig. 17).

Segundo Pupo (2011), o *Lobus facialis*, muitas das vezes, não pode ser detectado sem a utilização de técnicas histológicas; contudo, quando visível é facilmente distinguível, pelo menos em vista lateral. A maioria dos táxons examinados não apresentou o LF intumescido, ou seja, estado “0”.

5. Posicionamento do *Lobus facialis*, em vista dorsal (Pupo, 2011).

(0) não detectável ((Figs. 18, 19 e 20);

(1) exposto (Fig. 31);

(2) sob o *Corpus cerebellaris*.

No presente estudo, somente *Cyprinus carpio*, *Steindachnerina brevipinna*, *Caenotropus labyrinthicus*, *Diplomystes mesembrinus*, *Pimelodus maculatus*, *Hepsetus odoe*, *Triportheus nematurus*, *Agoniates halecinus*, *Heterocharax leptogrammus*, *Astyanax altiparanae*, *Moenkhausia santacilomenae* e *Probolodus heterostomus* apresentaram o *Lobus facialis* exposto posteriormente. Nenhum táxon examinado apresentou o estado “2”.

6. Tamanho do *Lobus facialis* em relação ao *Lobus vagi*.

- (0) *Lobus facialis* menor que o *Lobus vagi*;
- (1) *Lobus facialis* maior que o *Lobus vagi* (Fig. 31);
- (2) inaplicável.

Todas as espécies mencionadas no caráter anterior como tendo o *Lobus facialis* exposto, no presente caráter apresentaram o estado “1”.

7. Grau de expansão da *Crista cerebellaris* (modificado de Pupo, 2011).

- (0) expandido (Fig. 15);
- (1) reduzido (Fig. 16);
- (2) indetectável.

Pupo (2011) propôs esse caráter nomeando de “redução da *Crista cerebellaris*” e apresentou dois estados de entendimento não muito claro, ou seja: 1) *Crista cerebellaris* expandida e, 2) não destacada. No presente estudo, renomeamos esse caráter e restabelecemos os estados como apresentados anteriormente. Esse procedimento foi necessário devido a realidade morfológica encontrada na ordem Characiformes, diferente daquelas encontrada pelo mencionado autor em Callichthyidae. O estado “0” foi observado na maioria dos táxons examinados, sendo como uma linha evidente junto à porção lateral do rombencéfalo, geralmente, associada à margem ventral da *Eminentia granularis*, sendo também um estado adquirido de maneira independente em diversos clados nesta análise. O estado “1” foi encontrado em *Triportheus nematurus*, *Serrapinnus notomelas*,

Roeboexodon guyanensis, *Exodon paradoxus*, *Charax leticiae*, *Roeboides descalvadensis* e *Moenkhausia santacilomenae*.

8. Distância das margens lateral e medial da *Eminentia granularis* (EG) em relação às margens lateral e medial da porção alar da *Medulla oblongata*.

(0) em contato (Fig. 30);

(1) sem contato (Figs. 14, 19 e 27)

A maioria dos terminais examinados apresentou o estado “1”; ou seja, a EG, mesmo sendo bem desenvolvida, não alcança as margens lateral e medial da *Medulla oblongata*. A espécie *Stygichthys typhlops* mostrou-se ambígua quanto a esse caráter.

9. Forma da superfície dorsal do *Corpus cerebellaris* em vista lateral (Pupo, 2011).

(0) reta (Figs. 3, 17, 51 e 52);

(1) convexa (Figs. 4, 18, 48 e 49).

A maioria dos táxons examinados apresentou o estado “1”, exceto *Schizodon nasutus*, os gimnotídeos, *Cynodon gibbus*, *Characidium fasciatum*, *Iguanodectes spirulus* e *Microschemobrycon callops*, que apresentaram o estado “0”.

10. Margem posterior do *Corpus cerebellaris* em vista dorsal.

(0) formando uma aba sobre o *Tegumentum rhombencephali* (Fig. 32 e 49);

(1) reta ou levemente arredondada (Fig. 40 e 41).

Pupo (2011) descreve o estado "0" como o *Corpus cerebellaris* sendo uma estrutura delgada, formando uma aba sobre o *tegumentum rhombencephali* e o estado "1" como intumescimento sobre ou na porção anterior à região mencionado. Contudo, no presente estudo, o estado "0" mostrou-se muito mais desenvolvida do que uma simples aba delgada apresentada pelo autor mencionado; porém, essa condição foi incomum nos Characiformes examinados.

11. Estriações longitudinais sobre o *Corpus cerebellaris*.

(0) ausentes (Fig. 40);

(1) presentes (Figs. 42 e 43).

Estriações sobre o teto do *Corpus cerebellaris*, tais estrias assemelham-se a invaginações sobre o teto da estrutura. Essas foram observadas em poucos representantes dos terminais examinados, como *Citharinus latus*, *Prochilodus lineatus*, *Pimelodus maculatus*, *Apareidon affinis*, *Cynodon gibbus* e *Salminus hilarii*.

12. Crista sagital sobre o *Corpus cerebellaris*.

(0) ausente;

(1) presente (Figs 48, 49, 50, 51 e 52).

Alguns táxons examinados apresentaram sobre a linha sagital do *Corpus cerebellaris*, uma estrutura semelhante a uma crista, que variou quanto ao grau de desenvolvimento. O grau de desenvolvimento dessa crista foi melhor observado nos representantes do grupo externo, tais como os silurídeos e os gimnotídeos. Dentro da

ordem Characiformes, essa presença dessa crista, mesmo que de uma maneira, menos desenvolvida que no grupo externo, parece estar associada aos táxons que possuem o hábito estritamente carnívoro ou tendentes à essa estratégia alimentar.

13. Forma do *Corpus cerebellaris* em vista lateral (Pupo, 2011).

(0) alongada em sentido ântero-posteriormente;

(1) circular.

Pupo (2011) descreveu o caráter de maneira muito superficial, talvez pela complexidade embutida no estabelecimento de limites da estrutura em questão, sem uma delimitação histológica. Contudo, optamos por estabelecer os mesmos estados do autor mencionado, por entendermos, que mesmo sem a exatidão do limite histológico, a morfologia externa em questão mantém-se praticamente a mesma. No presente estudo, o caráter demonstrou-se amplamente distribuído nos táxons examinados.

14. Posicionamento do *Lobus facialis* em relação ao *Corpus cerebellaris* (Abrahão, 2013).

(0) *Lobus facialis* em contato com o *Corpus cerebellaris* (Fig. 26);

(1) *Lobus facialis* sem contato com o *Corpus cerebellaris* (Figs. 49 e 50);

(2) inaplicável.

O caráter descrito não se aplica, na maioria dos táxons examinados, pois o *Lobus facialis* não apresentou um intumescimento evidente que possibilitasse sua visualização sem técnicas histológicas. Apenas 10 terminais apresentaram o intumescimento do *Lobus*

facialis bem desenvolvido, dos quais *Cyprinus carpio*, *Caenotropus labyrinthicus*, *Triportheus nematurus*, *Agoniates halecinus*, *Heterocharax leptogrammus*, *Astyanax jordanii* e *A. altiparanae* apresentaram o estado “0”, enquanto que *Steindachneria brevipinna*, *Diplomystes mesembrinus* e *Pimelodus maculatus* apresentaram o estado “1”.

15. Posicionamento do *Corpus cerebellaris* em relação ao *Telencephalon* (Pupo, 2011).

(0) distantes (Figs.45, 46 e 47);

(1) em contato (Figs. 50, 51 e 52).

Apenas os gimnotídeos, *Pimelodus maculatus* e *Cynodon gibbus* apresentaram o estado “1”. Nesses representantes, o *Corpus cerebellaris* é altamente desenvolvido, sobrepondo-se ao *Telencephalon dorsale* em sua porção posterior.

16. Distância entre as margens laterais do *Corpus cerebellaris* em vista dorsal (Pupo, 2011).

(0) maior que à distância entre as margens laterais da *tecta optica* (Figs. 51 e 52);

(1) menor que à distância entre as margens laterais da *tecta optica* (Figs.38 e 39).

Das partes componentes do encéfalo dos peixes ósseos, sem dúvida alguma, as mais notáveis são o *Corpus cerebellaris*, *tecta optica* e o complexo telencefálico (Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pupo, 2011). A maioria dos táxons examinados apresentou o estado “1”. Apenas os gimnotídeos e *Stygichthys typhlops* apresentaram o estado “0”, essa condição pode estar associada a redução e/ou ausência da estrutura ocular.

17. Margem posterior do *Lobus inferior hypothalami* em vista ventral (Pupo, 2011).

- (0) sem invaginação (Fig. 35);
- (1) com invaginação lateral (Fig. 28);
- (2) com invaginação posterior (Fig. 4).

A maioria dos terminais examinado apresentou o estado “0”, exceto por *Prochilodus lineatus*, *Acnodon normani*, *Gymnotus pantherinus*, *Apareidon affinis*, *Pyrrhulina australis*, *Carnigiella marthae*, *Triportheus nematurus*, *Brycon orbignyana*, *Tetragonopterus argenteus* e os Characinae examinados, com exceção de *Roeboides myersi*, apresentaram o estado “1”. O estado “2” foi observado homoplasticamente, em *Diplomystes mesembrinus*, *Acestrorhynchus falcatus* e *Moenkhausia sanctaefilomenae*.

18. Forma da margem lateral do *Telencephalon* em vista dorsal.

- (0) levemente arqueada (Figs. 8. 9 e 10);
- (1) reta (Figs. 49 e 50).

A maioria dos táxons examinados apresentaram o estado “0”. Apenas *Sternopygus macrurus*, os silurídeos, *Pyrrhulina australis*, *Hoplerithrynus unitaeniatus*, *Carnigiella marthae*, *Heterocharax leptogrammus* e *Microschemobrycon callops* apresentaram o estado “1”.

19. Forma do *Telencephalon* em vista dorsal.

(0) aproximando-se a uma forma retangular (Figs. 8, 9 e 10);

(1) semi-ovoide (Fig. 51)

A tamanho do complexo telencefálico dos táxons examinados no presente estudo demonstrou-se bastante variável. Contudo, apenas duas formas principais puderam ser observadas nos representantes examinados; ou seja, uma assemelhando-se à uma estrutura retangular com sua bordas levemente arredondadas (estado “0”) e outra com as bordas acentuadamente arredondadas, assemelhando-se à uma estrutura ovoide. No presente estudo a forma mais comum foi o estado “0”.

20. Margem anterior do *Telencephalon* em relação à margem posterior, em vista dorsal (Pupo, 2011).

(0) com larguras equivalentes (Fig. 4);

(1) ligeiramente afilada (Figs. 49 e 50);

(2) intumescida.

Apesar das dificuldades de codificação do caráter para o seu grupo de estudo, Pupo (2011) considerou o caráter válido, principalmente para aqueles que possuem o telencéfalo alongado. No presente estudo foi possível observar os estados citados pelo autor com bastante nitidez, uma vez que, o telencéfalo dos representantes da ordem Characiformes, geralmente, são bem desenvolvidos. Na maioria dos táxons examinados apresentaram o estado “0”. Poucas espécies apresentaram o estado “1”, tais como os silurídeos examinados e alguns representantes basais de Characiformes. Em Characiformes, a

aquisição desse estado parece ser independente. Contudo, em Siluriformes, como mencionado anteriormente, encontramos o estado “1”, o que não corrobora as observações de Abraão (2013) para os representantes das famílias Heptapteridae e Pimelodidae, uma vez que o mesmo considerou estado “0” nessas famílias e ainda o propôs esse estado como sendo plesiomórfico.

21. Posicionamento do *Bulbusolfactorius* em relação ao *Telencephalon* (Pupo, 2011).

(0) pedunculado (Figs. 48 e 49);

(1) séssil (Fig. 1 e 13).

Como mencionado anteriormente, os Teleostei vivos apresentam basicamente duas formas de inserção do bulbo olfatório no telencéfalo (Butler & Hodos, 2005), tal como apontado nos dois estados desse caráter. Na presente análise, a maioria dos táxons examinados apresentou o estado “1”, exceto por *Cyprinus carpio*, *Citharinus latus*, *Diplomystes mesembrinus*, *Cynodon gibbus* e *Brycon orbignyanus*, que apresentaram o estado plesiomórfico. Esse estado parece estar presente em praticamente todas as linhagens consideradas como basais dos grupos examinados nessa análise.

22. Espessura do *Nervus opticus* em relação ao *Nervus olfactorius* (Pupo, 2011).

(0) mais espesso (Fig.48);

(1) menos espesso (Fig. 50);

(2) três vezes mais espesso (Fig. 16).

Diferentemente do apontado por Pupo (2011), tanto o *Nervus opticus* quanto o *Nervus olfactorius* apresentaram variação nas suas espessuras ao longo da análise. No presente estudo observamos os três estados. A maioria dos terminais examinados apresentou o estado “0”. Apenas seis táxons apresentaram o estado “1” e nove táxons apresentaram o estado “2”.

23. Forma do órgão nasal. (Pupo, 2011 modificado do caráter 19).

(0) elíptica (Fig. 54B);

(1) circular (Fig. 54A);

O órgão nasal e/ou roseta olfatória, no presente estudo, apresentou três formas distintas quanto à disposição de suas lamelas. O estado “0” foi encontrado na maioria dos táxons.

24. Forma das lamelas do órgão nasal.

(0) simples (Fig. 54B);

(1) simples e linguiformes (Fig. 54A).

As lamelas do órgão olfatório apresentaram dois principais arranjos na conformação de sua estrutura. O estado “0” caracterizado por lamelas simples, ou seja, afiladas, enquanto que o estado “1”, com lamelas simples associadas a estruturas linguiformes; ou seja, com as extremidades distais achatadas lateralmente. Apenas duas espécies examinadas apresentaram o órgão olfatório somente com lamelas simples, *Pimelodus maculatus* e *Roeboides descalvadensis*.

25. Número total de lamelas do órgão nasal (Pupo, 2011 modificado do caráter 20).

- (0) mais que 25 (Fig. 54B);
- (1) menos que 25 (Fig. 54A);
- (2) menor ou igual que 15 lamelas.

Tanto à morfologia quanto o número total de lamelas do órgão nasal dentro da ordem Characiformes mostraram-se diferente daqueles encontrado em representantes da família Callichthyidae (Pupo, 2011). A maioria dos táxons examinados apresentou o estado “1”. As espécies de Siluriformes do grupo externo apresentaram o estado “0”, enquanto os Gymnotiformes examinados apresentaram o estado “2”.

26 Grau de desenvolvimento da *Eminentia granularis*.

- (0) bem desenvolvida (Figs. 51 e 52);
- (1) pouco desenvolvida (Figs. 1-10).

A maioria das espécies examinadas apresentou o estado “0”. Em Gymnotiformes observou-se que o estado “0” é muito mais desenvolvido do que aquele encontrado nos táxons de Characiformes. Contudo, a *Eminentia granularis* pouco desenvolvida parece ser uma condição adquirida independentemente ao longo da evolução.

27. *Medulla oblongata*.

- (0) cilíndrica em toda a sua extensão (Fig. 29);

(1) dorsoventralmente achatada, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal (Fig. 33);

(2) *medulla oblongata* e cordão espinal dorsoventralmente achatados (Fig. 49).

A maioria dos táxons examinados apresentou o estado “1”. O estado “2” foi observado em apenas três táxons: *Diplomyestes mesembrinus*, *Cynodon gibbus* e *Microschemobrycon callops*. Dessa maneira, o estado “2” parece ter surgido independentemente nos táxons examinados.

28. Tamanho do *Corpus cerebellaris* em relação ao *Tectum opticus*.

(0) menor que o *Tectum opticus* (Fig. 2);

(1) praticamente do mesmo tamanho (Fig. 32);

(2) maior que o *Tectum opticus* (Fig. 17).

De maneira geral, tanto o *Corpus cerebellaris* quanto o *Tectum opticus* são as estruturas mais conspícuas do encéfalo de Teleostei. No presente estudo, a relação de tamanho entre as duas estruturas apresentou três estados possíveis mencionados. A maioria dos terminais examinados apresentou o *Corpus cerebellaris* reduzido, menor que o *Tectum opticus*. Dentro os Characiformes examinados, o estado “1” parece estar relacionado ao terminais ditos como representantes de linhagens basais dentro da ordem; por exemplo: *Citharinus latus*, *Prochilodus lineatus*, *Schizodon nasutus* e *Brycon orbignyianus*. O estado “2” apresentou-se nos representantes do grupo externo, exceto em *Cyprinus carpio* e *Cynodon gibbus*.

29. Tamanho do *Tectum opticus* em relação ao complexo telencefálico.

- (0) menor que o complexo telencefálico (Fig. 38);
- (1) praticamente do mesmo tamanho (Fig. 34);
- (2) maior que o complexo telencefálico (Fig. 36).

O *Tectus opticus* reduzido em relação ao complexo telencefálico (estado “0”) foi observado em *Carnigiella marthae*, *Stygichthys typhlops* e *Astyanax jordani*, aparentemente essa condição deve estar associada ao desenvolvimento incompleto e/ou atrofia dos aparatos visuais relacionado ao ambiente desses animais. É claro que essa condição de desenvolvimento incompleto não é encontrada em representantes de Gasteropelecidae, todas espécies de peixes epígeas, mas o aparato olfatório desses animais é muito mais desenvolvida do que aqueles encontrados em outros Characiformes, quando comparado ao seu *Tectum opticus*. Em *Stygichthys typhlops*, o trato óptico é totalmente atrofiado, sendo muito difícil encontrar até mesmo traços do mesmo. Já em *Astyanax jordani*, é possível traçar visualmente o que seria um trato óptico, uma vez que houve regressão do aparato visual em um estágio do desenvolvimento do animal. A maioria dos táxons examinados apresentou o estado “2”.

30. *Sacullus vasculosus*.

- (0) ausente e/ou pouco desenvolvido (Fig. 39);
- (1) bem desenvolvido (Fig. 37).

A maioria dos táxons examinados apresentou o estado “0”. O *Sacullus vasculosus*, como uma estrutura bem desenvolvida e arredondada em vista ventral, foi observado em poucos terminais do presente estudo.

31. Localização da *Hypophysis*.

(0) sob a porção central do *Hypothalamus* (Fig. 47);

(1) entre o *Lobus inferior hypothalami* (Figs. 1 e 2).

A glândula hipofisária pode assumir duas localizações possíveis em vista ventral, tal como mencionado anteriormente. No presente estudo, a maioria dos táxons examinados apresentou o estado “0”, sendo a hipófise localizada completamente sob a região central do complexo hipotalâmico. O estado “1” apresentou-se de maneira independentemente em alguns táxons/clados, tais como em Alestidae e também em vários táxons dentro de Characidae.

32. Forma do *Corpus cerebellaris* em vista dorsal (Abrahão, 2013, modificado do caráter 23).

(0) ovalada/arredondada (Fig. 48);

(1) triangular (Fig. 41);

(2) retangular (Fig. 6).

Segundo Abrahão (2013), uma variação conspícua da forma do corpo cerebelar foi observado em representantes de Pseudopimelodidae. No mesmo trabalho citado, a condição “forma de um trapézio”, encontrada em *Ictalurus punctatus* – grupo externo, foi

considerada como plesiomórfica. No presente estudo, essa condição não foi observada em nenhum representante dos táxons de Characiformes, e nem nos representantes do grupo externo. Dessa maneira, codifiquei como plesiomórfica a condição encontrada em *Cyprinus carpio*; ou seja, o estado “0” sendo de maneira homoplástica em vários outros terminais de Characiformes e Siluriformes examinados. O estado “2” foi observado em apenas três táxons examinados: *Heterocharax leptogrammus*, *Microschemobrycon callops* e *Aphyocharax dentatus*.

33. Forma da Região do *Ventriculli quarti* em vista dorsal

- (0) ovalada (Fig.20);
- (1) elíptica (Fig. 19);
- (2) triangular (Fig. 14);
- (3) losangular/retangular (Fig. 34).

O táxons examinados no presente estudo apresentaram a região do *Ventriculli quarti* com, pelo menos, uma das quatro formas mencionadas anteriormente quando observada em vista dorsal. O estado “0” foi observado na maioria dos táxons examinados. O estado “1” apareceu de maneira independente em nove dos táxons examinados. O estado “2” foi observado em 12 táxons terminais examinados. O estado “3” foi encontrado apenas em *Chalceus erythrurus*, *Gymnotus pantherinus* e *Boulengerella cuvieri*, adquirido de maneira independente.

34. Grau de desenvolvimento do *Torus longitudinalis* separando as partes do *Tectum opticus*.

- (0) pouco desenvolvido (Fig. 22);
- (1) moderadamente desenvolvido (Fig. 23) ;
- (2) muito desenvolvido (Fig. 49).

O *Torus longitudinalis*, quando visível, tende a separar as duas metades do *Tectum opticus*. Na maioria dos táxons examinados, essa estrutura encefálica mostrou-se pouco desenvolvida (estado “0”); um desenvolvimento moderado dessa estrutura foi observado apenas em *Acestrorhynchus falcatus*, *Characidium fasciatum*, *Iguanodectes spirulus*, *Serrapinus notomelas*, *Tetragonopterus argenteus*, *Gymnocorymbus ternetzi*, *Astyanax altiparanae*, *Probolodus heterostomus* e *Oligosarcus pinto* (estado “1”). O estado “2” foi observado em poucos representantes de Characiformes e em dois representantes do grupo externo: *Cyprinus carpio* e *Diplomystes mesembrinus*.

35. *Tectum opticus* em vista lateral.

- (0) alongado longitudinalmente;
- (1) alongado verticalmente.

O *Tectum opticus* em vista lateral pode assumir duas formas gerais básicas, como mencionado anteriormente. A maioria dos táxons examinados apresentou o estado “0”.

36. Invaginação sob o *Corpus cerebellaris* em vista dorsal.

- (0) ausente (Fig. 46);
- (1) presente (Fig. 22).

A maioria dos táxons examinados apresentou o estado “0”, exceto por *Sternopygus macrurus*, *Gymnotus pantherinus*, *Cynodon gibbus*, *Carnigiella marthae* e *Mimagoniates reocharis*, que apresentaram uma ligeira invaginação sob o *Corpus cerebellaris*.

37. Topografia do *Corpus cerebellaris* em relação ao *Tectum opticus* em vista dorsal.

- (0) duas estruturas no mesmo plano topográfico (Fig. 24);
- (1) *Corpus cerebellaris* em um relevo mais acentuado que o *Tectum opticus* (Fig. 26);
- (2) *Corpus cerebellaris* em um plano topográfico abaixo daquele do *Tectum opticus* (Fig. 28).

No arranjo estrutural anatômico do encéfalo de peixes, as duas estruturas mais conspícuas são o *Corpus cerebellaris* e o *Tectum opticus*. Com raras exceções, esse último pode ser pouco desenvolvido, ou até mesmo ausente, em peixes troglóbios. No presente estudo, a maioria dos táxons examinados apresentou o estado “1”, sendo o *Corpus cerebellaris* a estrutura com a maior elevação topográfica e destaque do encéfalo. Não obstante a essa observação, os animais ditos como troglóbios examinados no presente estudo, *Astyanax jordani* e *Stygichthys typhlops* também apresentaram a estrutura mencionada muito desenvolvida, possibilitando a inferência que a movimentação desses animais na coluna da água deva ser por controle cerebelar. O estado “2” foi observado apenas em oito dos táxons examinados, que são: *Steindachnerina brevippina*, *Hemiodus sterni*, *Pyrrhulina australis*, *Acestrorhynchus falcatus*, *Astyanax altiparanae*, *Moenkhausia sanctaefilomenae*, *Probolodus heterostomus* e *Oligosarcus pintoii*.

38. Forma do *Truncus encephalli* em vista ventral.

(0) mais largo na região ventral do rombencéfalo e estreitando-se em direção a *Medulla oblongata*;

(1) regiões anterior e posterior praticamente da mesma largura.

A maioria dos táxons examinados apresentou o estado “0”, como a condição mais comum entre os peixes teleósteos.

39. *Eminentia granularis* em vista ventral.

(0) não assemelhando-se à uma estrutura alar (Fig. 27);

(1) assemelhando-se à uma estrutura alar (Fig. 40).

A *Eminentia granularis*, quando desenvolvida, pode assemelhar-se a uma estrutura que rodeia o *Corpus cerebellaris* em quase toda a sua margem látero-posterior. No presente estudo, a maioria dos táxons examinados apresentou o estado “0”. Não foi possível determinar um estado deste caráter para *Sternopygus macrurus*, uma vez que os exemplares examinados mostraram-se inconstantes quanto a morfologia dessa estrutura.

40. Forma do *Nervus olfactorius*.

(0) mais ampla na base em contato com o *Bulbusolfactorius*, estreitando-se em direção anterior;

(1) praticamente da mesma largura em toda sua extensão.

Duas condições de estruturação do nervo olfatório foram observadas nos táxons representantes na presente análise. A distinção da delimitação da anatomia externa do bulbo olfatório para o nervo olfatório, quando visível, é feita por um ligeiro estrangulamento entre as duas estruturas, tais como é característico do estado “0”, sendo também a condição mais comum no presente universo amostral. No estado “1”, quase que não é possível delimitar os limites anatômicos das estruturas mencionadas anteriormente.

41. Extensão da haste de sustentação das lamelas da roseta olfatória.

- (0) ausente;
- (1) curta;
- (2) longa em toda à extensão.

O estado “0” foi observado na maioria dos táxons examinados.

42. Grau de desenvolvimento das lamelas da roseta olfatória.

- (0) anteriores mais desenvolvidas do que as posteriores (Fig. 54A);
- (1) anteriores e posteriores aproximadamente com o mesmo grau de desenvolvimento (Fig. 54B);
- (2) anteriores menos desenvolvidas do que as posteriores.

O grau de desenvolvimento das lamelas olfatórias mostrou-se bastante variável dentro da análise. O estado “2” foi o mais comum dentro os táxons examinados. O estado “0” foi observado apenas em *Prochilodus lineatus* e *Agoniates halecinus*, sendo

previsivelmente condições adquiridas independentemente. Além do mais, a morfologia da roseta olfatória de *Agoniatas halecinus*, tal como apresentada na seção de descrição anatômica, é a mais distinta em todo o universo amostral do presente estudo.

Reconstrução filogenética

Foram examinados 47 representantes da maioria das famílias de Characiformes e subfamílias de Characidae como grupo interno, bem como utilizados cinco representantes das demais ordens da série Otophysi: Cypriniformes, Siluriformes e Gymnotiformes compondo o grupo externo. Foram levantados 42 caracteres encefálicos. Na presente reconstrução filogenética foram incorporados à matriz original (ver Apêndice 2) de caracteres encefálicos, 126 caracteres osteológicos, que definem os grandes agrupamentos de Characiformes (ver lista de caracteres osteológicos – Apêndice 1), ou seja: Anostomoidea, Citharinoidea, Cynodontoidea, Erythrinioidea e as famílias ditas como monofiléticas Alestidae, Characidae, Crenuchidae, Gasteropelecidae, Hemiodontidae, Parodontidae e Serrasalminidae (*sensu* Fink & Fink, 1981; Vari, 1983; Machado-Allison, 1983 e 1985; Buckup, 1998; Langeani, 1998; Zanata & Vari, 2005; Mirande, 2009:2010), no intuito de estabelecer as relações filogenéticas mais fidedignas da ordem e possibilitar o **ENTENDIMENTO E COMPORTAMENTO DOS CARACTERES ENCEFÁLICOS** ao longo da análise filogenética aqui executada, bem como, quais possíveis suportes esses caracteres encefálicos podem dar aos arranjos filogenéticos existentes. No exercício de **EXPLORAÇÃO DOS DADOS ENCEFÁLICOS**, apresentamos **APENAS** à discussão da árvore com a combinação dos caracteres encefálicos + osteológicos, uma vez que a árvore oriunda, exclusivamente, de uma base de caracteres da morfologia externa do sistema nervoso central não apresentou uma clara resolução entre as relações dos táxons componentes, bem como, à descrição formal **SOMENTE** dos caracteres de natureza morfo-encefálica, uma vez que, os caracteres de natureza osteológica utilizados na presente análise foram exhaustivamente discutidos e apresentados na literatura especializada de Characiformes por diversos autores (Fink & Fink, 1981; Vari, 1983; Machado-Allison, 1983; Buckup, 1998; Langeani, 1998; Zanata & Vari, 2005; Mirande, 2009:2010 entre outros).

Todavia, esses são apresentados como uma lista de caracteres osteológicos com seus correspondentes autores e estados.

Outra mudança notória dentro da discussão dos clados foi a opção de adotar o nomes válidos das famílias de Characiformes e subfamílias de Characidae com base em Mirande (2009: 2010), Albert *et al.* (2011) e Oliveira *et al.* (2011), sempre considerando o Princípio da Prioridade do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica; ou seja, no caso do clado denominado por Mirande (2009: 2010) como, por exemplo, “*Bramocharax* clade”, uma vez que esse arranjo já havia sido previamente apresentado na literatura, optamos por denomina-lo de subfamília Acestrorhamphinae Eigenmann 1907, bem como “*Hemigrammus* clade”, denominando aqui como Pristellinae Géry & Boutière 1964. Dessa maneira, diferentemente do apresentado na descrição formal da morfologia encefálica “(item Descrição da anatomia encefálica)”, na qual por questões de uma maior organização, optamos seguir a proposta de Reis *et al.* (2003) e Mirande (2009: 2010).

A matriz com 168 caracteres (42 encefálicos + 126 osteológicos) e 52 táxons terminais foi confeccionada no programa Mesquite 2.7.5 (Madinson & Madinson, 2014) e posteriormente, submetida à análise cladística utilizando o programa TNT 1.1 (Tree analysis using New Technology) (Goloboff, Farris & Nixon, 2003). Seu enraizamento foi feito em Cypriniformes - *Cyprinus carpio* (um representante da linhagem basal dentro da série Otophysi). Para à análise filogenética foi executado o algoritmo de busca heurística “Mult” com 5000 réplicas, usando a regra de colapso TBR (Netto-Ferreira *et al.*, 2013), que por sua vez, apresenta uma árvore com os registros dos clados e dos diferentes cladogramas obtidos durante a busca, além do mais, essa regra de colapso tem a melhor performance em termos de tempo e otimização da análise. Não obstante a essa metodologia, o motivo para a não adoção do valor ideal de “k” para a presente análise filogenética, seguindo à metodologia exposta por Mirande (2009), uma vez que, segundo Datovo (2011), apesar dos

esforços feitos para o esclarecimento da utilização dos valores de “k”, ainda, inexistem fortes razões biológicas e/ou evolutivas para a atribuição real desses valores. Os índices de Consistência e Retenção da análise filogenética foram calculados através dos programas, TNT e Mesquite, respectivamente.

Após todo o procedimento analítico obtivemos quatro árvores igualmente parcimoniosas, sendo obtida a partir dessas, uma árvore de **CONSENSO ESTRITO** com 874 passos, Índice de Consistência (0,242) e índice de Retenção (0,575) (Figs.54 e 55).

Na próxima seção discutiremos os principais clados obtidos na topologia final do cladograma de consenso estrito, confeccionado com base na combinação de caracteres encefálicos e de outros caracteres diagnósticos das famílias e agrupamentos de Characiformes, enfatizando as possíveis sinapomorfias encefálicas.

Discussão dos clados

A discussão dos clados segue a ordem de inclusão dos mesmos no cladograma de consenso estrito (Figs. 54 e 55). A Lista de caracteres osteológicos e lista completa de sinapomorfias pode ser encontrada nos Apêndices 1 e 3.

CLADOS 58 e 57 (CITHARINIDAE + DISTICHODONTIDAE)

Aparentemente, é fortemente corroborada a posição basal de Citharinidae e Distichodontidae (formando a superfamília Citharinoidea), dentro da ordem Characiformes. Essa premissa é corroborada por muitos trabalhos de cunho morfológico (Vari, 1979; Fink & Fink, 1981; Buckup, 1998; Datovo & Castro, 2012), bem como por índices de altíssimos suportes moleculares (Calcagnotto *et al.*, 2005; Oliveira *et al.*, 2011). O Clado 58 não possui nenhuma sinapomorfia encefálica que sustente sua posição. Contudo, no Clado 57, a família Distichodontidae é grupo-irmão dos demais Characiformes, sendo o clado sustentado por quatro sinapomorfias encefálicas que, tentativamente, são as seguintes: 1) região do *Lobus vagi* apresentando-se como uma intumescência inconspícua (caráter 1, estado 0); 2) o bulbo óptico e complexo telencefálico ligados através de uma ligação inconspícua, denominada de séssil (caráter, 21: estado 1); 3) abas laterais da *Eminentia granularis* relativamente desenvolvidas (caráter 26: estado 0) e; 4) *Corpus cerebellaris* menos desenvolvido do que o *Tectum opticus* (caráter 28: estado 0) (ver Fig. 32). Adicionalmente, o caráter 21, estado 0, foi observado por Vari, 1979: 322-323, Fink & Fink, 1981: 306: 343 e Buckup, 1998: 122: 75, discutido e apresentado de uma maneira bastante diferente e não muito clara, talvez porque a interpretação dada pelos autores mencionados

tenha um viés mais osteológico do que propriamente encefálico. Contudo, a interpretação desses autores não estava incorreta: aparentemente a condição plesiomórfica dentro de Characiformes é o estado “1” (pedunculado), i.e., “olfactory bulbs positioned anteriorly, in contact or nearly in contact with posterior surface of lateral etmoids (Buckup, 1998)”; enquanto que o estado “0” “olfactory bulbs positioned immediately anterior to the telencephalon” é claramente a condição comum dentro de Characiformes, sendo compartilhada independentemente por gimnotídeos (Buckup, 1998), bem como, talvez por alguns grupos de Siluriformes.

CLADO 56

(CHARACOIDEI)

Nenhuma sinapomorfia encefálica foi encontrada sustentando essa divisão de Characiformes. Todas as sinapomorfias encontradas nesse clado foram de origem osteológica (ver lista de caracteres osteológicos e sinapomorfias – Apêndices 1 e 3).

CLADO 60

(ANOSTOMOIDEA)

Nenhuma sinapomorfia de caráter encefálico foi encontrada sustentando o arranjo filogenético de Anostomoidea (ver lista de caracteres osteológicos e sinapomorfias – Apêndices 1 e 3).

CLADO 59
(PROCHILODONTIDAE + ANOSTOMIDAE)

Historicamente, Prochilodontidae é considerada grupo-irmão de Curimatidae e Anostomidae é grupo-irmão de Chilodontidae, sendo que essas quatro famílias formam a assembleia Anostomoidea. No presente estudo, com a incorporação dos caracteres encefálicos, essa relação de grupos-irmãos apresentou-se invertida. Adicionalmente a sinapomorfias osteológicas, uma única sinapomorfia encefálica foi responsável por suportar esse arranjo: *Corpus cerebellaris* e *Tectum opticus* praticamente do mesmo tamanho em vista dorsal (caráter 28: estado 1). (ver Figs. 3 e 43).

CLADO 88
(CURIMATIDAE + CHILODONTIDAE)

Como discutido no clado 59, as relações entre os grupos componentes de Anostomoidea apareceram de maneira invertida. Não obstante a essa situação, cujo suporte foi baseado em caracteres osteológicos e apenas um encefálico, o clado 88 é suportado por seis caracteres encefálicos homoplásticos e apenas um osteológico, ou seja: 1) região do *Lobus vagi* como uma intumescência conspícua (caráter 1, estado 1); 2) intumescência do *Lobus vagi* formando duas abas laterais sob a medula oblongata (caráter 2, estado 1); 3) margem anterior do *Lobus vagi* adjacente ao *Lobus facialis* (caráter 3: estado 0); 4) *Lobus facialis* conspícuo (caráter 4: estado 1); 5) *Lobus facialis* totalmente exposto em vista dorsal (caráter 5: estado 1) e; 6) *Corpus cerebellaris* e *Tectum opticus* praticamente do mesmo tamanho (caráter 28: estado 1) (ver Figs. 31 e 35). Essas sinapomorfias, mesmo que não exclusivas dos táxons examinados das famílias

Curimatidae e Chilodontidae, auxiliaram para estabelecermos uma maior afinidade filogenética entre as mesmas.

CLADO 55

**(HEMIODONTIDAE + CHALCEIDAE + SERRASALMIDAE + GYMNOTIFORMES +
SILURIFORMES + ERYTHRINOIDEA + PARODONTIDAE + CYNODONTIDAE +
ACESTRORHYNCHIDAE + GASTEROPELECIDAE + TRIPORTHEIDAE +
BRYCONIDAE + IGUANODECTIDAE + CRENUCHIDAE + CHARACIDAE)**

Nenhum caráter de natureza encefálica sustentou o presente clado (ver lista de caracteres osteológicos e sinapomorfias – Apêndices 1 e 3).

CLADO 54

(HEMIODONTIDAE + CHALCEIDAE)

O monofiletismo da família Hemiodontidae é documentado por diversos autores (Roberts, 1974; Vari, 1995 e; Langeani, 1998). Contudo, as suas relações com outras famílias de Characiformes ainda permanecem pouco claras. Lucena (1993) propôs Hemiodontidae como grupo-irmão de Characiinae; Buckup (1998) propôs em sua análise que a família Hemiodontidae, possivelmente, poderia assumir uma posição basal dentro de um arranjo filogenético contendo representantes das famílias, Bryconidae, Characidae, Ctenoluciidae, Erythrinidae, Hepsetidae e Lebiasinidae, sendo grupo-irmão de representantes africanos da família Alestidae. Langeani (1998) apenas analisou as relações internas da família Hemiodontidae, não discutindo as relações da família com as demais da ordem. Em análise moleculares, Ortí e Meyer (1997) propuseram Hemiodontidae como

grupo-irmão de Prochilodontidae + Curimatidae. Já Calcagnotto *et al.* (2005) propuseram Parodontidae como grupo-irmão família em questão. Por outro lado, na mais recente análise filogenética baseada em dados moleculares, Oliveira *et al.* (2011), a família aparece como grupo-irmão de Serrasalminidae. No presente estudo, Hemiodontidae é grupo-irmão de Chalceidae, sendo o clado 54 suportado por quatro sinapomorfias, apenas uma delas de origem encefálica; ou seja, *Crista cerebellaris* expandida (caráter 7, estado 0) (ver Fig. 39).

CLADO 53 (CHALCEIDAE)

Oliveira *et al.* (2011) reconheceram Chalceidae como família e como entidade monofilética baseados em evidências morfológicas, moleculares e biogeográficas (Calcagnotto *et al.*, 2005, Zanata & Vari, 2005, Mirande, 2009;2010 e; Alberts *et al.*, 2011), uma vez que dentro de sua análise molecular, as espécies de *Chalceus* examinadas (clado 30) demonstraram congruências filogenéticas com os trabalhos mencionados anteriormente, sendo nitidamente grupo-irmão de Characidae. No presente estudo, Chalceidae é grupo-irmão de Hemiodontidae (ver discussão do Clado 54).

CLADO 67 (SERRASALMIDAE + GYMNOTIFORMES + SILURIFORMES + ERYTHRINOIDEA + PARODONTIDAE + CYNODONTIDAE + ACESTRORHYNCHIDAE + GASTEROPELECIDAE + TRIPORTHEIDAE + BRYCONIDAE + IGUANODECTIDAE + CRENUCHIDAE + CHARACIDAE)

Nenhum caráter de natureza encefálica sustentou o presente clado (ver lista de caracteres osteológicos e sinapomorfias – Apêndices 1 e 3).

CLADO 94

(SERRASALMIDAE)

Nenhuma sinapomorfia de natureza encefálica foi encontrada sustentando o presente clado. Contudo, 25 sinapomorfias ósseas foram responsáveis pelo agrupamento das quatro linhagens de serrasalmídeos examinadas no presente estudo (ver lista de caracteres osteológicos e sinapomorfias – Apêndices 1 e 3). A família Serrasalmidae contém 16 gêneros e aproximadamente 87 espécies válidas, restritas às águas continentais não costeiras da região Neotropical, exceto pelo rios do oeste dos Andes (Géry, 1977). Dessa maneira, o real nível taxonômico do grupo ainda continua sem uma clara resolução. Machado-Alisson (1983;1986) propôs o monofiletismo do clado baseando-se alguns caracteres morfológicos. Subsequentemente, em trabalhos de filogenia molecular, Ortí *et al.* (1996) e Calcagnotto *et al.* (2005) corroboraram o monofiletismo do grupo. Além do mais, Calcagnotto *et al.* (2005) propôs a elevação do grupo para o nível de família, não corroborando as ideias iniciais de Machado-Alisson (1982; 1983; 1985 e 1986) e Jégu (2003), que consideravam o grupo como subfamília de Characidae.

Recentemente, Ortí *et al.* (2008), em uma análise molecular baseada em sequências de DNA mitocondrial, também, propuseram a elevação de Serrasalminae para o status de família, os autores ressaltaram que a elevação para o status de família possui um suporte molecular bastante robusto, apesar das grandes divergências morfológicas que o grupo apresenta, que também são discutidas em diversos trabalhos; essa elevação para o status de família também foi reconhecida por Oliveira *et al.* (2011). O presente clado é dividido em

dois outros clados: clado 95 (*Utiaritchthys* + *Serrasalmus*) e o clado 93 (*Catoprion* + *Acnodon*).

CLADO 95

(SERRASALMIDAE = *Utiaritchthys* + *Serrasalmus*)

Nenhuma sinapomorfia encefálica sustenta esse clado (ver lista de caracteres osteológicos e sinapomorfias – Apêndices 1 e 3).

CLADO 93

(SERRASALMIDAE = *Catoprion* + *Acnodon*)

Machado-Allison (1983) propôs o monofiletismo de Serrasalminae e dividiu a família em dois grupos, isto é, Myleinae (pacus – herbívoros) e Serrasalminae (piranhas e pirambebas – carnívoros). Géry (1977) propôs um terceiro grupo dentro dos serrasalmídeos – Catoprioninae, este último possuidor de hábito lepidofágico (comedor de escamas) e mais relacionado ao grupo das piranhas e pirambebas. Contudo, as relações internas dos gêneros componentes da família Serrasalminae, bem como a validade de alguns destes gêneros, é bastante questionável. No presente estudo, o agrupamento inesperado de *Catoprion mento* com um representante de Myleinae, tentativamente, é suportado apenas por cinco caracteres de natureza encefálica: 1) região do *Lobus vagi* como uma intumescência conspícua (caráter 1, estado 1); 2) intumescência do *Lobus vagi* formando uma estrutura única sob a medula oblongata (caráter 2: estado 0); 3) margem anterior do *Lobus vagi* sob o *Lobus facialis* (caráter 3: estado 1); 4) *Tectum opticus* alongado

verticalmente em vista lateral e; 5) haste de sustentação das lamelas da roseta olfatória curta (caráter 42: estado 1) (ver Figs. 44 e 46).

CLADO 66

**(GYMNOTIFORMES + SILURIFORMES + ERYTHRINOIDEA + PARODONTIDAE +
CYNODONTIDAE + ACESTRORHYNCHIDAE + GASTEROPELECIDAE +
TRIORTHEIDAE + BRYCONIDAE + IGUANODECTIDAE + CRENUCHIDAE +
CHARACIDAE)**

No presente estudo, os representantes de Gymnotiformes e Siluriformes são considerados grupos-irmãos basais de parte dos Characiformes, em um arranjo filogenético, no qual a ordem Characiformes aparece como não monofilética, dividida em dois grandes grupos: clados 54, 57, 58, 60, e 94 formando uma unidade e os demais compondo o clado 64. Esse arranjo tem como suporte dois caracteres, um de natureza encefálica e outro de natureza osteológico, isto é: 1) teto do *Corpus cerebellaris* com uma sutura sagital pronunciada (caráter 12, estado 1) (ver Figs. 49, 50, 51 e 52) e; 2) rastros branquiais do primeiro ceratobranquial assumindo uma forma laminar e muito comprimido. Este último é considerado uma das sinapomorfias de Parodontidae (Mirande, 2009:2010). Apesar do quase consenso sobre o monofiletismo de Characiformes apresentado por Calcagnotto *et al.* (2005), principalmente quanto a composição de Characoidei, não obstante, alguns outros trabalhos, também com base em dados moleculares, apontam um possível arranjo não monofilético para Characiformes, sendo Characoidei muito mais próxima de Siluriformes do que de Citharinoidei (Nakatani *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2014a). Contudo, essa relação nunca foi reportado na literatura com base em análises morfológicas como aquela proposta no presente estudo; dessa maneira, acredito que esse arranjo possa

ser ruído da inserção dos caracteres encefálicos no universo amostral, uma vez que os mesmo são oriundos de representantes com morfologia encefálica muito similar aos dos representantes de Characiformes basais examinados.

CLADO 96

(GYMNOTIFORMES)

Todos os caracteres que sustentam o presente clado são de natureza encefálica, ou seja: 1) superfície dorsal do *Corpus cerebellaris* ligeiramente reta (caráter 9: estado 0); 2) *Corpus cerebellaris* em contato com o *Telencephalon* (caráter 15, estado 1); 3) distância entre as margens laterais do *Corpus cerebellaris* maior do que a distância entre a tecta optica (caráter 16, estado 0); 4) *Corpus cerebellaris* retangular em vista dorsal (caráter 33, estado 2); 5) invaginação conspícua do *Corpus cerebellaris* (caráter 37, estado 1) e; 6) haste de sustentação das lamelas da roseta olfatória curta (caráter 42: estado 1) (ver Figs. 51 e 52); este último caráter compartilhado independentemente com a família Serrasalminidae.

CLADO 65

(SILURIFORMES + ERYTHRINOIDEA + PARODONTIDAE + CYNODONTIDAE + ACESTRORHYNCHIDAE + GASTEROPELECIDAE + TRIPORTHEIDAE + BRYCONIDAE + IGUANODECTIDAE + CRENUCHIDAE + CHARACIDAE)

O presente clado é sustentado por apenas três caracteres de natureza encefálica. Tentativamente, são as seguintes sinapomorfias não exclusivas sustentando o clado 65: 1) região do *Lobus vagi* como uma intumescência inconspícua (caráter 1, estado 0); 2)

intumescência do *Lobus vagi* formando uma estrutura única sob a medula oblongata (caráter 2: estado 0) e; 3) margem anterior do *Lobus vagi* localizada sob o *Lobus facialis* (caráter 3: estado 1) (ver Figs. 18, 37, 38). Sendo a primeira sinapomorfia, ocorrendo paralelamente ao clado 57 e as duas últimas paralelamente ao clado 93.

CLADO 97

(SILURIFORMES)

Os caracteres não exclusivos de natureza encefálica que sustentam o presente clado são: 1) *Lobus facialis* conspicuo (caráter 4: estado 1); 2) *Lobus facialis* totalmente exposto em vista dorsal (caráter 5: estado 1), ambos apresentam-se também de maneira homoplástica no clado 88; 3) *Lobus facialis* sem contato com o *Corpus cerebellaris* (caráter 14, estado 1); 4) margem lateral do *Telencephalon* reta (caráter 18, estado 1); 5) margem anterior do *Telencephalon* afilada (caráter 20, estado 1); 6) *Tectum opticus* praticamente do mesmo tamanho que o complexo telencefálico (caráter 29, estado 1); 7) *Eminentia granularis* assemelhando-se a uma estrutura laminar ao redor do *Corpus cerebellaris* (caráter 40, estado 1) (ver Figs. 49 e 50) e; 8) lamelas anteriores e posteriores da roseta olfatória aproximadamente com o mesmo grau de desenvolvimento.

CLADO 64

(ERYTHRINOIDEA + PARODONTIDAE + CYNODONTIDAE + ACESTRORHYNCHIDAE + GASTEROPELECIDAE + TRIPORTHEIDAE + BRYCONIDAE + IGUANODECTIDAE + CRENUCHIDAE + CHARACIDAE)

Apenas um caráter exclusivo de natureza encefálica sustenta o clado 64. Tentativamente, propomos aqui para esse arranjo filogenético a seguinte sinapomorfia adicional baseada em caracteres encefálicos: *Nervus olfactorius* mais amplo na sua base em contato com o corpo do encéfalo, estreitando-se em direção anterior (ver Figs 8, 9, 19 e 33).

CLADO 90 E 92
(ERYTHRINOIDEA + PARODONTIDAE)

As relações entre os dois grupos nunca foi reportado na literatura e nenhum caráter adicional de natureza encefálica corroborou tal relação, apenas caracteres de natureza osteológica foram observados sustentando essa afinidade filogenética (ver lista de caracteres osteológicos e sinapomorfias – Apêndices 1 e 3). No presente estudo, Erythrinioidea parece não ser monofilético, tal como proposto anteriormente por alguns autores (Vari, 1995 e Buckup, 1998), sendo observados dois grupos distintos: clado 89, composto por representantes das famílias Hepsetidae e Ctenoluciidae e; clado 91, composto por representantes das famílias Lebiasinidae e Erythrinidae. Ambos serão discutidos a seguir.

CLADOS 89 E 91
(ERYTHRINOIDEA (CTENOLUCIIDAE + HEPSETIDAE) (LEBIASINIDAE +
ERYTHRINIDAE))

Oyakawa (1998) propôs em sua tese de doutoramento as relações filogenéticas entre as famílias da assembleia Erythrinioidea. O autor propôs a posição basal de

Ctenoluciidae em relação as demais famílias do grupo. No presente estudo, apesar da entidade Erythrinoidea não aparecer como monofilética, as relações dos grupos pertencentes a essa assembleia foram mantidas; Ctenoluciidae é considerado grupo-irmão de Hepsetidae (clado 89), e para suportar essa relação, tentativamente, proponho um único caráter adicional não exclusivo de natureza encefálica; ou seja, a *Eminentia granularis* assemelhando-se a uma estrutura alar rodeando a base do *Corpus cerebellaris* (caráter 40, estado 1) (ver Figs. 34 e 40). A outra relação apresentada no clado 91, ainda segundo Oyakawa (1998) possui uma série de caracteres derivados que sustentam as duas famílias como grupo-irmão. E adicionalmente, temos dois caracteres não exclusivos de natureza encefálica corroborando essa relação filogenética; 1) margem lateral do *Telencephalon* levemente retilínea em vista dorsal (caráter 18, estado 1) e; 2) medula oblongata dorsoventralmente achatada, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal (caráter 27, estado 1) (ver Figs. 37 e 41).

CLADO 63

**(CYNODONTIDAE + ACESTRORHYNCHIDAE + GASTEROPELECIDAE +
TRIORTHEIDAE + BRYCONIDAE + IGUANODECTIDAE + CRENUCHIDAE +
CHARACIDAE)**

Duas sinapomorfias não exclusivas de natureza encefálica são aqui adicionadas às sinapomorfias de natureza osteológica sustentando o presente clado. Estas são: 1) *Corpus cerebellaris* triangular em vista dorsal (caráter 33, estado 1) e; 2) *truncus encephalli* com a largura praticamente do mesmo tamanho em toda a sua extensão (caráter 39, estado 1) (ver Figs. 24, 25 e 27). As famílias contidas no presente clado fazem parte do arranjo filogenético proposto por Buckup (1998) denominado de superfamília Characoidea

(Alestidae + Characidae + Gasteropelecidae + Serrasalminae). Não obstante, no presente estudo, as famílias Alestidae (aqui vista como Chalceidae) e Serrasalminae não fazem parte dos limites da superfamília proposta por Buckup (1998) e corroborada na análise morfológica de Miranda (2009: 2010), sendo Serrasalminae proposta aqui como mais próxima de Alestidae (Chalceidae) (ver discussão dos clados 53, 54 93, 94 e 95).

CLADO 62

(CYNODONTIDAE + ACESTRORHYNCHIDAE + GASTEROPELECIDAE + TRIPORTHEIDAE + BRYCONIDAE + IGUANODECTIDAE)

O presente clado apresenta algumas das relações entre as famílias da ordem Characiformes mais notadas e discutidas, de maneira exaustiva, na literatura especializada. Nenhum caráter de natureza encefálica foi encontrado sustentando esse arranjo filogenético; somente caracteres osteológicos sustentam o clado em questão (ver lista de caracteres osteológicos e sinapomorfias – Apêndices 1 e 3).

CLADO 61

(CYNODONTIDAE + ACESTRORHYNCHIDAE)

O real status taxonômico dos dois grupos componentes do presente clado é discutido por diversos autores (Buckup, 1998; Toledo-Piza, 2000; Miranda, 2009: 2010). A presente análise remonta à relação de grupo-irmão baseada em quatro sinapomorfias não exclusivas e mais três caracteres de interpretação ambígua, discutida e apresentada por Lucena & Menezes (1998: 262-264). Adicionalmente a esses caracteres, tentativamente, proponho aqui três sinapomorfias não exclusivas de natureza encefálica: 1) órgão nasal circular

(caráter 23, estado 1); 2) *Eminentia granularis* pouco desenvolvida (caráter 26, estado 1) e; 3) lamelas anteriores e posteriores da roseta olfatória aproximadamente do mesmo tamanho (caráter 43, estado 1) (ver Figs. 4 e 17).

CLADO 69

(GASTEROPELECIDAE + TRIPORTHEIDAE + BRYCONIDAE)

Mirande (2009: 2010) propôs Gasteropelecidae (contendo *Engraulisoma taeniatum*) como clado-irmão de Serrasalminae, sendo também o grupo basal da sua superfamília Characoidea (clado 172). Por outro lado, Oliveira, *et al.* (2011), baseados em análises moleculares, propuseram novamente Gasteropelecidae como uma entidade monofilética, excluindo *Engraulisoma taeniatum* dos limites da família. No mesmo trabalho, os autores propõem que Gasteropelecidae seja grupo-irmão da subfamília de Characidae, Bryconinae (**clado 47**) e grupo-irmão do **clado 44** contendo as subfamílias de Characidae Triportheinae (*Lignobrycon* e *Triportheus*), Agoniatinae, Clupeacharacinae e *Engraulisoma taeniatum*. Contudo, Oliveira *et al.* (2011), baseados em evidências morfológicas aliadas a um forte suporte molecular, elevaram a subfamília Triportheinae e Bryconinae a categoria taxonômica de família. Não obstante a essa preposição feita pelos autores mencionados anteriormente, no presente estudo, o clado em questão é sustentado por apenas uma única sinapomorfia de natureza encefálica, não exclusiva: *Corpus cerebellaris* praticamente do mesmo tamanho que o *Tectum opticus* (caráter 28: estado 1) (ver Figs. 8, 9 e 38). Apesar do fraco suporte, baseado em apenas uma sinapomorfia encefálica, as relações obtidas são condizentes com as relações observadas por diversos autores na literatura especializada. Da mesma maneira, resolvi seguir a proposta de elevação do status de subfamília para família dos grupos componentes do clado, assim, tentativamente, temos

Gasteropelecidae como grupo-irmão de Triportheidae e Bryconidae. Por sua vez, Triportheidae aqui é composto por *Triportheus* + *Agoniates*, contudo esses dois grupos estão clados distintos, formando um clado polifilético.

CLADO 75

(GASTEROPELECIDAE + TRIPORTHEIDAE (*Triportheus*))

O presente clado é composto pelo representante de Gasteropelecidae + *Triportheus*. A relação entre os dois grupos como grupos próximos é relatada por Moreira (2007) e Oliveira *et al.* (2011). No presente estudo, adicionalmente, proponho duas sinapomorfias não exclusivas de natureza encefálica para sustenta-la: 1) margem posterior do *Lobus inferior hypothalami* com uma invaginação lateral quando observada em vista ventral (caráter 17, estado 1) e; 2) *Nervus olfactorius* praticamente da mesma largura ao longo de toda extensão da estrutura (caráter 41, estado 1) (ver Figs. 9 e 38).

CLADO 68

(TRIPORTHEIDAE (*Agoniates*) + BRYCONIDAE)

Mirande (2009: 2010) propôs uma afinidade filogenética maior entre as subfamílias de Characidae, Agoniatinae e Bryconinae (clado 177), corroborando uma ideia proposta por Uj (1990). Contudo, esse último autor propôs ainda que essas famílias fossem basais a Characidae. Todavia, Moreira (2007) propôs *Agoniates* como grupo irmão de *Triportheus*, essa relação remontando à proposta de Zanata (2000). Oliveira *et al.*, (2011) propuseram *Agoniates* como pertencendo a família Triportheidae, juntamente com *Clupeacharax*, *Engraulisoma*, *Triportheinae* e *Lignobrycon*, sendo essa família grupo-irmão de Bryconidae

(*Brycon* + *Salminus*). No presente estudo, adicionalmente, proponho três sinapomorfias de natureza encefálica não exclusivas sustentando o clado em questão: 1) *Crista cerebellaris* expandida (caráter 7, estado 0); 2) margem anterior do *Telencephalon* afilada em comparação com a margem posterior (caráter 20, estado 1) e; 3) *Hypothalamus* menor em tamanho do que o *Lobus inferior hypothalami* (caráter 32, estado 0) (ver Figs. 5 e 8).

CLADO 74

(BRYCONIDAE)

A relação entre *Salminus* e *Brycon*, bem como sua posição dentro de um arranjo filogenético fazendo parte ou não dos limites filogenéticos de Characidae tem sido exaustivamente discutida na literatura especializada de Characidae (Géry (1977); Ortí & Meyer (1997); Calcagnotto *et al.* (2005), Javonillo *et al.* (2010) e Oliveira *et al.* (2011)). No presente estudo, considere *Salminus* e *Brycon* como pertencentes a uma família, Bryconidae, corroborando a proposta de Oliveira *et al.* (2011). Tentativamente, proponho três sinapomorfias não exclusivas de natureza encefálica sustentando o clado em discussão: 1) teto do *Corpus cerebellaris* com uma sutura sagital pronunciada (caráter 12, estado 1); 2) órgão nasal circular (caráter 23, estado 1) e; 3) *Corpus cerebellaris* ovalado ou arredondado em vista dorsal (caráter 33, estado 0) (ver Fig. 8).

CLADO 73

(IGUANODECTIDAE + CRENUCHIDAE + CHARACIDAE)

Uma única sinapomorfia exclusiva de natureza encefálica sustenta o presente clado; ou seja, região do *Ventriculli quarti* assumindo uma forma elíptica (caráter 34, estado 1) (ver

Figs. 19, 25 e 33). O presente clado corrobora a elevação para o status de família da antiga subfamília de Characidae, Iguanodectinae (Oliveira *et al.*, 2011), sendo Iguanodectidae grupo-irmão de Crenuchidae e Characidae.

CLADO 82 (IGUANODECTIDAE + CRENUCHIDAE)

A relação de proximidade filogenética entre essas duas famílias nunca foi reportada na literatura especializada. Mirande (2009: 2010) propôs Iguanodectinae como parte da família Characidae e basal ao **clado 189** como grupo-irmão do “*Bryconops* clade”. Todavia, a inserção dos táxons com a presença de osso supraorbital dentro dos limites da família Characidae é inequivocamente questionável segundo diversos autores. Não obstante a isso, Oliveira *et al.* (2011) propuseram a elevação da subfamília para o status de família e também propuseram uma maior afinidade desta com representantes da família Acestrorhynchidae. A família Crenuchidae, por sua vez, teve seu monofiletismo sustentado por cinco caracteres de natureza osteológica. Apesar do monofiletismo bem estabelecido, sua posição filogenética dentre as demais famílias de Characiformes permanece problemática (Buckup, 1998; Oliveira *et al.*, 2011). Buckup (1998) propôs que a família fosse mais próxima de Characidae; contudo, estudo posteriores, na maioria moleculares, demonstraram outras relações, tais como grupo-irmão de Erythrinidae (Calcagnotto *et al.*, 2005), basal a Characiformes juntamente com Distichodontidae (Moreira, 2007; Oliveira *et al.*, 2011) e como grupo-irmão de Lebiasinidae (Mirande, 2009: 2010). No presente estudo, três sinapomorfias de natureza encefálica não exclusivas corroboram para a união dessas duas famílias de Characiformes: 1) superfície dorsal do *Corpus cerebellaris* ligeiramente reta (caráter 9: estado 0); 2) medula oblongata dorsoventralmente achatada, não

acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal (caráter 27, estado 1) e; 3) *Torus longitudinalis* moderadamente desenvolvida separando as duas metades do *Tectum opticus* (caráter 35, estado 1) (ver Figs. 25 e 33).

CLADO 72

**(CHARACIDAE = HETEROCHARACINAE + APHYODITEINAE + APHYOCHARACINAE
+ CHEIRODONTINAE + CHARACINAE + STERVADIINAE + RHOADSINAE +
TETRAGONPTERINAE + STETHAPRIONINAE + *INCERTAE SEDIS* + PRISTELLINAE +
ASTYANAX CLADO + ACESTRORHAMPHINAE)**

Os limites da família Characidae aqui apresentada coincidem com a proposta de Malabarba & Weitzman (2003), apresentando a mesma uma composição mais restrita dos seus táxons componentes, e com base principalmente, na ausência do osso supraorbital; essa conformação também foi proposta por Oliveira *et al.* (2011) com base em dados moleculares. Dessa maneira, a proposta de Mirande (2009: 2010) de uma família Characidae com limites mais abrangentes não é corroborada no presente estudo. Juntamente com as sinapomorfias osteológicas encontradas por Malabarba & Weitzman (2003) e Mirande (2009: 2010), adicionalmente, proponho uma sinapomorfia de natureza encefálica exclusiva sustentando esse arranjo filogenético menos abrangente de Characidae: *Hypothalamus* maior em tamanho do que o *Lobus inferior hypothalami* (caráter 32, estado 1) (ver Figs. 10, 11, 12, 13, 14, 15,16 e 18). Nesse arranjo filogenético, Heterocharacinae é a subfamília mais basal dentro da família Characidae, coincidindo com o **clado 205** de Mirande, 2009: 2010, excluindo dessa maneira, os táxons historicamente relacionados a família, tais como, *Brycon*, *Salminus* e *Agoniates*, entre outros.

CLADO 70, 71 e 79

(APHYODITEINAE + APHYOCHARACINAE + CHEIRODONTINAE + CHARACINAE + STERVADIINAE + RHOADSINAE + TETRAGONPTERINAE + STETHAPRIONINAE + INCERTAE SEDIS IN CHARACIDAE + PRISTELLINAE + ASTYANAX CLADO + ACESTRORHAMPHINAE)

O presente clado é sustentado por duas sinapomorfias de natureza encefálica: 1) *Crista cerebellaris* expandida (caráter 7, estado 0), não exclusiva e; 2) margens lateral e medial da *Eminentia granularis* e medula oblongata intimamente conectadas (caráter 8, estado 0) (ver Figs. 10, 11, 12, 13, 14, 15,16 e 18). As subfamílias de Characidae tiveram suas afinidades filogenéticas formalmente propostas em Mirande (2009: 2010); nesse estudo, o autor considera as subfamílias Aphyocharacinae, Aphyoditeinae e Cheirodontinae como mais próximas entre si filogeneticamente. Na presente análise, no **clado 71**, Aphyoditeinae é considerada basal e grupo-irmão das demais subfamílias de Characidae; o **clado 70** é sustentado somente por um caráter não exclusivo de natureza encefálica: 1) região do *Lobus vagi* como uma inconspícua intumescência (caráter 1, estado 0); e os demais exclusivos: 2) intumescência e posicionamento do *Lobus vagi* ausentes (caracteres 2 e 3, estados 2); 3) *Lobus facialis* ausente (caráter 6, estado 2) e; 4) região do Ventriculli quarti assumindo uma forma ovalada (caráter 34, estado 0) (ver Figs. 6 e 16) e; por último, o **clado 79**, adicionalmente, é sustentado por dois caracteres de natureza encefálica não exclusivos: 1) *Hypothalamus* menor em tamanho do que o *Lobus inferior hypothalami* (caráter 32, estado 0) e; 2) *Corpus cerebellaris* ovalado ou arredondado em vista dorsal (caráter 33, estado 0) (ver Figs. 22, 23 e 27). Por sua vez, o **clado 79**, possui uma dicotomia, originando dois clados distintos: o clado 78 (subfamília Characinae) e o clado 84, composto pelas demais subfamílias examinadas no presente estudo (ver discussão dos clados a seguir).

CLADO 78

(CHARACINAE)

O presente clado apresenta a subfamília Characinae como uma entidade monofilética, sendo *Roeboexodon guyanensis* basal dentro do arranjo filogenético, e grupo-irmão dos demais gêneros examinados; ou seja: *Exodon*, *Charax* e *Roeboides*, sendo suportado, adicionalmente, por uma sinapomorfia não exclusiva de natureza encefálica: 1) margem posterior do *Lobus inferior hypothalami* com uma invaginação lateral quando observada em vista ventral (caráter 17, estado 1); e duas sinapomorfias exclusivas de natureza encefálica: 2) menos de 25 lamelas totais no órgão nasal (caráter 25, estado 1) e; 3) lamelas anteriores mais desenvolvidas do que as lamelas posteriores da roseta olfatória (caráter 43, estado 0) (ver Figs. 10, 11, 12, 13, 14 e 15). A conformação de grupos-irmãos da subfamília, que ainda apresentou, o gênero *Charax* como grupo irmão de *Roeboides* (**clado 76**), satisfaz as relações apresentadas por Mattox & Toledo-Piza (2012), apesar dos autores não considerarem Characinae monofilética. Sendo assim, o **clado 76** é baseado no compartilhamento de pelo menos nove sinapomorfias, sendo quatro de natureza encefálica, sendo uma delas exclusiva: 1) *Corpus cerebellaris* alongado ântero-posteriormente (caráter 13, estado 0); e as demais não exclusivas: 2) medula oblongata dorsoventralmente achatada, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal (caráter 27, estado 1); 3) *Eminentia granularis* assemelhando-se a uma estrutura laminar ao redor do *Corpus cerebellaris* (caráter 40, estado 1) e; 4) *Nervus olfactorius* praticamente da mesma largura ao longo de toda extensão da estrutura (caráter 41, estado 1) (ver Figs. 10, 12, 13 e 14).

O **clado 81** é suportado apenas por caracteres osteológicos (ver lista de caracteres osteológicos e sinapomorfias – Apêndices 1 e 3), e o **clado 80** apenas por caracteres de natureza encefálica: 1) mais de 25 lamelas totais no órgão nasal (caráter 25, estado 0)

caráter exclusivo; 2) *Corpus cerebellaris* e *Tectum opticus* praticamente do mesmo tamanho em vista dorsal (caráter 28: estado 1); 3) *Tectum opticus* praticamente do mesmo tamanho que o complexo telencefálico (caráter 29, estado 1) e; 4) *Hypothalamus* maior em tamanho do que o *Lobus inferior hypothalami* (caráter 32, estado 1), sendo os últimos três não exclusivos (ver Figs 13 e 15). A relação de proximidade encontrada entre os clados 80 e 81 remonta ao nível de especialidade relacionada ao hábito lepidófago desses animais, sendo *R. descalvandensis* e *R. prognathus* espécies-irmãs e mais especializadas para esse modo de vida. Além do mais, no presente arranjo filogenético, proponho *Exodon* e *Roeboexodon* como pertencentes a subfamília Characinae, corroborando a proposta de Mirande (2009: 2010) sobre a proximidade filogenética desses gêneros com representantes dessa subfamília; Essa relação proposta contraria, em parte, as observações feitas por Javonillo *et al.* (2010) e Oliveira *et al.* (2011).

CLADO 84

**(STERVARDIINAE + RHOADSIINAE + TETRAGONOPTERINAE + STETHAPRIONINAE
+ INCERTAE SEDIS + PRISTELINAE + ASTYANAX CLADO +
ACESTRORHAMPHINAE)**

As relações apresentadas para presente clado, principalmente quanto à relação da subfamília Stervadiinae, que é basal dentro do **clado 84** e grupo-irmão das demais subfamílias componentes do presente clado, nunca foi relatada na literatura especializada. Mirande (2009: 2010) incluiu todos os táxons componentes do clado A de Malabarba & Weitzman (2003) dentro da subfamília Stervadiinae e propôs uma maior afinidade filogenética de Stervadiinae com as subfamílias Aphyocharacinae, Aphyoditeinae e Cheirodontinae. Na presente análise, Stervadiinae é considerada como derivada dentro

clado, assim como observado por Mirande (2009: 2010), contudo, com proximidades filogenéticas diferentes. Dessa maneira, o presente clado, adicionalmente, é sustentado apenas uma sinapomorfia de natureza encefálica não exclusiva, ou seja, medula oblongata dorsoventralmente achatada, não acompanhando a forma cilíndrica do cordão espinal (caráter 27, estado 1) (ver Figs. 20 e 28).

CLADO 83

(RHOADSIINAE + TETRAGONOPTERINAE + STETHAPRIONINAE)

Moreira (2007) propôs uma Tetragonopterinae restrita aos gêneros *Tetragonopterus* e *Markiana* (clado 195). Subsequentemente, Mirande (2009: 2010) propôs uma Tetragonopterinae mais abrangente, composta por diversos gêneros, tais como *Probolodus*, *Deuterodon*, *Moenkhausia*, *Hemigrammus* e *Gymnocorymbus*, entre outros. O presente clado é suportado por duas sinapomorfias exclusivas de natureza encefálica: 1) *Saccus vasculosus* bem desenvolvido em vista lateral e ventral (caráter, 30, estado 1) e; 2) *Hypophysis* localizada entre o *Lobus inferior hypothalami* (caráter 31, estado 1) (ver Figs. 20, 23 e 24). O **clado 83** agrupa *Tetragonopterus*, *Gymnocorymbus* e *Rhoadsia*, táxons de caracídeos com corpo alto; além disso, a presente análise corrobora a proposta de Mirande (2009: 2010), que considera Tetragonopterinae como grupo-irmão de um clado que contém Rhoadsiinae + o *Pseudocharax* clado.

CLADO 85

(TETRAGONOPTERINAE + STETHAPRIONINAE)

Na análise de Mirande (2009: 2010), os representantes das duas subfamílias do **clado 85** deste estudo são componentes de uma visão mais “holística” dos limites de Tetragonopterinae. Contudo, Oliveira *et al.* (2011) consideram Stethaprioninae uma unidade monofilética, composta por *Poptella*, *Orthospinus*, *Stethaprion* e *Brachychalcinus*, excluindo *Gymnocorymbus* dos limites da subfamília em questão. No presente estudo, proponho Tetragonopterinae como grupo irmão de uma Stethaprioninae contendo também o gênero *Gymnocorymbus*, baseado no compartilhamento de duas sinapomorfias de natureza encefálica não exclusivas: 1) *Eminentia granularis* pouco desenvolvida (caráter 26, estado 1); 2) *Torus longitudinalis* moderadamente desenvolvida separando as duas metades do *Tectum opticus* (caráter 35, estado 1) e; uma única sinapomorfia exclusiva de natureza encefálica: *Corpus cerebellaris* e *Tectum opticus* no mesmo plano topográfico em vista dorsal e lateral (caráter, 38, estado 0) (ver Figs. 23 e 24).

CLADO 86

(INCERTAE SEDIS + PRISTELINAE + ASTYANAX CLADO + ACESTRORHAMPHINAE)

O presente clado é uma politomia sustentada por três caracteres exclusivos de natureza encefálica: 1) região do *Lobus vagi* como uma intumescência conspícua (caráter 1, estado 1); 2) *Lobus facialis* maior que o *Lobus vagi* (caráter 6, estado 1); 3) margens lateral e medial da *Eminentia granularis* e medula oblongata não conectadas (caráter 8, estado 1); e dois não exclusivos, 4) órgão nasal circular (caráter 23, estado 1) e; 5) *Nervus olfactorius* praticamente da mesma largura ao longo de toda extensão da estrutura (caráter

41, estado 1) (ver Figs. 28 e 30). Apesar da baixa resolução do parentesco proposto entre os componentes do clado, principalmente entre os gêneros *Stygichthys*, *Moenkhausia* e *Astyanax*, o suporte de sinapomorfias exclusivas para esse clado mostrou-se bastante robusto em relação às sinapomorfias encefálicas.

CLADO 87 (PRISTELINAE + ACESTRORHAMPHINAE)

A relação de proximidade filogenética entre os gêneros *Probolodus* e *Oligosarcus*; Ferreira (2007) e Pereira (2010), em suas teses não publicadas, propuseram essa proximidade filogenética com base em caracteres de natureza osteológica. Subsequentemente, Mirande (2010) propôs o gênero *Probolodus* como basal ao **clado 224**; ou seja, grupo-irmão de todos os tetragonopteríneos. Em análise posterior com dados moleculares, Oliveira *et al.* (2011) propuseram *Probolodus* como grupo-irmão de *Deuterodon* e *Myxiops*.

Por outro lado, as relações do gênero *Oligosarcus* com os demais gêneros de Characidae ainda permanecem sem resolução. Mirande (2009: 2010) propôs o referido gênero como parte integrante do “*Bramocharax* clade” (aqui referido como Acestrorhamphinae, devido ao Princípio da Prioridade do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica). Oliveira *et al.* (2011), de certa maneira corroborando a proposta de Mirande (2010), propuseram *Oligosarcus* como grupo-irmão das espécies de *Bramocharax*.

Apesar das fortes evidências morfológicas e moleculares da relação próxima entre os dois gêneros aqui discutidos, a presente análise, corrobora as ideias iniciais de *Probolodus* e *Oligosarcus* como grupo-irmãos: sustentando essa suposta relação de grupo-

irmãos temos seis sinapomorfias de natureza encefálica, sendo três exclusivas: 1) *Crista cerebellaris* totalmente indiferenciada (caráter 7, estado 2); 2) *Nervus opticus* pelo menos três vezes mais espesso do que o *Nervus olfactorius* (caráter 22, estado 2); 3) medula oblongata cilíndrica em toda a sua extensão até o cordão espinal (caráter 27, estado 0); e as outras três não exclusivas: 4) menos de 25 lamelas presentes no órgão nasal (caráter 25, estado 1); 5) *Tectum opticus* praticamente do mesmo tamanho que o complexo telencefálico (caráter 29, estado 1) e; 6) *Torus longitudinalis* moderadamente desenvolvido, separando as duas metades do *Tectum opticus* (caráter 35, estado 1) (ver Figs. 28 e 30).

Inferências Ecológicas

De maneira geral, os Coeficientes Encefálicos (CE) dos representantes da ordem mostraram-se moderadamente desenvolvidos, quando comparados com os representantes dos grupos-externos. Os maiores Coeficientes de Encefálicos (CE) de Characiformes de origem neotropical foram encontrados em espécies de pequeno porte, tais como *Heterocharax leptogrammus* e *Microschemobrycon callops*; ou seja, CE igual a 4,097 e 3,937, respectivamente. Dos representantes africanos examinados, *Neolebias unifasciatus* (CE = 3,152), apresentou o maior CE, mais uma vez, demonstrando que a relação de tamanho corpóreo reduzido e Coeficiente Encefálico maior estão intrinsecamente relacionados. Os menores CE observados na presente análise foram observados em *Stygichthys typhlops* e *Roeboexodon guyanensis*, animais de tamanho corpóreo mediano. Além do mais, o grupo externo analisado (ciprinídeos, silurídeos e gimnotídeos) no presente estudo apresentou CE maior que a maioria dos representantes de Characiformes.

Uma possível explicação para esses dois padrões pode estar relacionada com o grau de compactação dos encéfalos em animais de caixa craniana relativamente reduzida. Além do mais, podemos hipotetizar um padrão evolutivo baseado na heterocronia de caracteres relacionado ao ambiente em que esses animais habitam, como observado em alguns estudos, isto é, alguns caracteres observados em peixes teleósteos de pequeno porte, como, menor grau de desenvolvimento do sistema látero-sensorial cefálico e corporal, número menor de esculturações (ossificação) superficiais dos ossos cranianos e perda e/ou fusão de ossos infra orbitais, bem como a presença de olhos relativamente grandes (Myers, 1958, Fink 1981, Weitzman & Vari, 1988 e Castro, 1999). Tal correlação, pode apresentar componentes ontogenéticos, tal como apresentado por Castro (1999), uma vez que segundo o autor, uma vez que possam existir pontos de interrupções equivalentes e

semelhantes nos processos de desenvolvimento dos organismos, estes, possivelmente, tendem a produzir resultados semelhantes, mantendo assim a “grosso modo” uma tendência de conservação das partes componentes. Tendo em vista essa afirmação, talvez a macroanatomia do Sistema Nervoso Central de peixes, mais especificamente aquelas dos Characiformes, tenha esse componente conservador ao longo do processo de ontogênese. Ainda segundo Castro (1999), essa consistência do padrão evolutivo de caracteres conservados ao longo do desenvolvimento do organismo, possivelmente, está relacionado com o cenário evolutivo, onde pressões seletivas inequívocas de ambientes instáveis, tais como os de riachos (a maioria dos habitats de peixes de pequeno porte) favoreceram o processo de heterocronia denominado de progênese (ver tabela 1 e gráfico 1 e 2).

Dentre os Characiformes examinados, observamos uma congruência maior entre os táxons lepidófagos quanto ao CE, mostrando-se esse moderadamente desenvolvidos em comparação com outros Characiformes não-lepidófagos, podendo tal condição estar relacionado ao hábito de alimentar-se de escamas ou muco associado as mesmas, além de também ao estabelecimento de táticas predatórias associadas, tais como comportamento agressivo, dissimulação (disfarce) ou o mimetismo agressivo (ver tabela 1; gráfico 1). Não obstante a isso, no presente estudo é possível observar claramente a separação dos gêneros *Exodon* e *Roeboexodon* quantos aos seus respectivos Coeficiente Encefálicos, tendo *Roeboexodon guyanensis* o seu CE muito baixo, e apresentando também massa encefálica consideravelmente menos desenvolvida do que aquela encontrada nos demais caracídeos lepidófagos. Dessa maneira, a separação entre os dois gêneros mencionados na proposta anterior por Moreira & Lima (2011), é aqui corroborada devido a morfologia e coeficiente encefálicos (ver tabela 1 e gráfico 1).

No presente estudo, alguns padrões morfológicos encefálicos nítidos dentro dos agrupamentos de Characiformes foram encontrados. Além do mais, o estudo morfológico das estruturas relacionadas à aquisição e processamento de alimentos permite entender alguns padrões de alterações estruturais/funcionais associados a hábitos alimentares, hábitos esses intimamente ligados a todos os aspectos da evolução e biologia dos peixes. Tais alterações de comportamento associado ao hábito alimentar, geralmente, podem ser observados também na morfologia externa do Sistema Nervoso Central de peixes. No caso dos peixes lepidófagos, alguns padrões anatômicos são quase contantes com algumas poucas exceções, por exemplo: o *Corpus cerebellaris* e região do *Ventriculli quarti* são moderadamente desenvolvidos em todos os caracídeos lepidófagos, exceto em *Catoprion mento*, onde o primeiro é muito reduzido, não equivalendo nem à metade do tamanho do *Tectum opticus* e o segundo, quase que inconspícua e próxima da base da *Eminentia granularis*. A *Eminentia granularis* é igualmente desenvolvida em todos os táxons lepidófagos, apresentando-se como abas laterais, ou então rodeando as porções laterais e posterior do *Corpus cerebellaris*. Em todos os caracídeos lepidófagos, o *Tectum opticus* é altamente desenvolvido, possibilitando aos mesmos uma visão bem desenvolvida, que provavelmente deve auxiliar muito no reconhecimento das presas.

Outro agrupamento bastante nítido em relação a anatomia encefálica são os serrasalmídeos. Todos os serrasalmídeos examinados apresentam o bulbo olfatório longo e moderadamente espesso, exceto *C. mento*, que possui o bulbo olfatório longo, porém delgado; o telencéfalo com margens posteriores com invaginações, exceto por *C. mento*, em que o telencéfalo possui margens lisas em toda a sua extensão e; *Corpus cerebellaris* altamente desenvolvido em vista lateral, exceto por *C. mento*, cujo *Corpus cerebellaris* é moderadamente desenvolvido. Tentativamente, podemos associar tais semelhanças morfológicas ao formato do crânio dos serrasalmídeos, bem como, no caso do bulbo olfatório bem desenvolvido, a uma possível explicação evolutiva para o desenvolvimento

dessa estrutura, que talvez, seja o fato dos serrasalmídeos terem o sentido olfativo bem aguçado para predação outros peixes em águas turvas, com baixa visibilidade.

Apesar das dificuldades em propor uma morfologia geral do Sistema Nervoso Central para a ordem aqui estudada (principalmente, devido a sua intrínseca diversidade de formas remontando à sua nótoria plasticidade ecológica). Não obstante, podemos, tentativamente, inferir um possível padrão ancestral para a morfologia do encéfalo de Characiformes baseado em suposições filogenéticas prévias, tais como aquelas de Weitzman (1962) e Mirande (2009: 2010), que posicionam e discutem sempre a possibilidade de Bryconidae, aqui como família, e mais especificamente o gênero *Brycon*, como um dos representantes basais de Characiformes, representando talvez um arquétipo de como seria uma forma de peixe ancestral comum de Characiformes. Não obstante, ocorre que a morfologia do representante de Cypriniformes examinada no presente estudo - *Cyprinus carpio* - apresentou-se bastante semelhante em aspectos morfológicos externos com aquelas encontrada em *Brycon*, principalmente quando comparada estruturas como, o bulbo olfatório, o telencéfalo e o *Corpus cerebellaris*. Hipotetizamos que as possíveis congruências morfológicas encontradas nesses dois grupos possam refletir uma plausível estrutura encefálica comum e ancestral a Characiformes e, possivelmente, a morfologia externa do encéfalo de um ancestral comum de Characiformes possa ser uma forma intermediária dessas duas morfologias, uma vez que Cypriniformes e Characiformes são relatadas como grupos-irmãos por diversos autores na literatura.

Apesar do mencionado no parágrafo anterior sobre o “Encéfalo Hipotético de Characiformes”, essa hipótese tem que ser tomada com uma certa cautela, como bem observado por Pupo (2011), onde o autor, apresenta uma discussão bastante enriquecedora baseada em Miller & Evans (1965), onde a indicação de possíveis proximidades filogenéticas baseadas em caracteres encefálicos podem ser reflexos de

padrões evolutivos paralelos correlacionados aos comportamentos alimentares e a preferências de habitats.

Considerações Finais

A análise da morfologia externa do sistema nervoso central (SNC) de peixes, principalmente de representantes da ordem Characiformes, um complexo anatômico quase que inexplorado na literatura, obviamente, trouxe um problema bastante discutido na literatura; ou seja, a exploração de um novo complexo de caracteres trouxe a dificuldade de estabelecimento da polarização dos caracteres e de reconhecimento de homologias primárias. Apesar da dificuldade relatada com relação ao estabelecimento de homologias primárias, o encéfalo demonstrou-se surpreendentemente variável em relação a sua forma dentro da ordem Characiformes, uma vez que a premissa inicial do presente estudo era uma morfologia do Sistema Nervoso Central altamente conservada ao longo do processo evolutivo, fruto de poucas alterações evolutivas, o que não foi o observado aqui, dificultando assim, a elaboração de um modelo encefálico para Characiformes.

Não obstante a tais questões, o encéfalo dos terminais analisados mostrou-se como uma excelente ferramenta para diagnose de gêneros e até mesmo de espécies, uma vez que, alguns gêneros foram representados na análise por duas ou mais espécies componentes, tendo sido observado que as morfologias externas do SNC são totalmente distintas umas das outras. Dessa maneira, mesmo sendo um complexo anatômico de difícil acesso, tal morfologia, num futuro próximo, poderá vir a ser utilizada como fontes de diagnósticos e caracteres em descrições formais de novos táxons.

A análise do comportamento dos caracteres de natureza encefálica auxiliou na identificação de arranjos filogenéticos, alguns deles amplamente discutidos na literatura de Characiformes, sendo que os caracteres encefálicos apenas corroboraram tais propostas de relacionamento; alguns novos arranjos foram encontrados, não sendo os mesmos congruentes com a maioria das hipóteses de relações de parentesco entre as famílias de Characiformes. Talvez, uma nova análise, mais ampla, com mais representantes das

famílias amostradas, possa vir a elucidar esses padrões evolutivos. Além do mais, o Coeficiente Encefálico dos representantes da ordem Characiformes analisados apresentou valores congruentes com o padrão esperado para peixes ósseos.

Apesar dos esforços feitos nos últimos anos na utilização de caracteres de natureza encefálica para a compreensão dos padrões evolutivos de peixes ósseos, ainda nos encontramos em um estado incipiente de conhecimento em comparação com caracteres de outras naturezas, principalmente, com caracteres osteológicos que definem de maneira satisfatória a maioria dos clados existentes. Dessa maneira, outros trabalhos devem ser realizados com o intuito de ampliar o conhecimento da evolução desse complexo anatômico, bem como de facilitar o entendimento e a descoberta de sinais filogenéticos realmente efetivos que também possam auxiliar na definição e suporte dos clados.

Literatura citada

Abrahão, V. P. **Anatomia do Sistema Nervoso Central e filogenia da família Pseudopimelodidae (Ostariophysi: Siluriformes)**. Dissertação de Mestrado, Mestrado em Ciências Biológicas – Zoologia e Botânica, Universidade Estadual de Londrina, Paraná, 2013.

Albert, J. S. **Species, diversity and phylogenetic sistematics of American Knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei)**. Miscellaneous Publications, **Mus. Zool. Univ. Mich. Ann Arbor**, 190:140 pp. 2001.

Albert, J. S.; Bart Jr, H. J; Reis, R. E. Species richness and cladal diversity. 89-104 p. In: Albert, J; Reis, R. E. (Org.). **Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes**. Berkeley, University of California Press, 408p.

Amorim, D. S. Elementos básicos da sistemática filogenética. **Sociedade Brasileira de Entomologia**. Segunda edição, São Paulo, 314 p., 1997.

Amorim, D. S. Fundamentos de sistemática filogenética. **Holos Ed.**, Ribeirão Preto, 153 pp., 2002.

Arratia, G. Basal teleosts and teleostean phylogeny. **Palaeo Ichthyologica (Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München)**. 7: 168 pp. 1997.

Arratia, G. 1998. Basal teleosts and teleostean phylogeny: response to C. Patterson. **Copeia**. (4):1109–1113. 1998.

Arratia, G. Mesozoic halecostomes and the early radiation of teleosts, pp 279-315. In Arratia, G.; Tintori, A. (Eds.), **Mesozoic Fishes 3 — Systematics, paleoenvironments, and biodiversity**. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. 2004.

Bauchot, M.L.; Bauchot, R. Encephalization in tropical teleost fishes and its correlation with their locomotory habits, p. 678-690. In T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi and K. Matsuura (eds.) **Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes**. Ichthyological Society of Japan, Tokyo. 1986.

Braford Jr., M. R. Evolution of the forebrain. **Brain Behav. Evol**, 46:181-338, 1995.

Briggs, J. C. The biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Otophysi): a new appraisal. **J. Biogeogr**. 32:287–294. 2005.

Britski, H. A., Silimon, K. Z. S.; Lopes, B. S. **Peixes do Pantanal. Manual de identificação**. Embrapa. Serviço de Produção - SPI, Brasília, DF. Peixes Pantanal: p. 1-184, 1999.

Buckup, P. A. Relationships of the Characidiinae and Phylogeny of Characiform Fishes (Teleostei: Ostariophysi). Pp. 123-144. In Malabarba, L. R.; Reis, R. E.; Vari, R. P.; Lucena, Z. M. S.; Lucena, C. A. S. (Eds). **Phylogeny and classification of Neotropical fishes**. Edipucrs. Porto Alegre. 603, 1998.

Butler, A. B.; Hodos, W. **Comparative Vertebrate Neuroanatomy: Evolution and Adaptation**, 2nd ed. New Jersey, 715 pp., 2005.

Calcagnotto, D.; Schaefer, S. A.; DeSalle, R. Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. **Molec. Phylogen. Evol.** 36(1): 135-153. 2005.

Castro, R. M. C. Evolução da ictiofauna de riachos sul americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. In: Caramaschi, E. P.; Mazzoni, R.; Peres-Neto, R. R (eds). **Ecologia de Peixes de Riachos**. Série Oecologia Brasiliensis, v. 6, pp. 139-155. 1999.

Castro, R. M. C.; Castro, M. M. C. Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). **Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi**, sér. Zool., 3(1): 25-32, 1987.

Castro, R.M.C. & Vari, R.P. Detritivores of the South American Family Prochilodontidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): a phylogenetic and revisionary study. **Smithson. Contrib. Zool.** 622:1-190, 2004.

Chakrabarti P.; Haza-Choudhury S. The fine structural organization of *Cyprinus carpio* (Linnaeus): a scanning electron microscopic study. **Folia Morphol.** 66: 10-14. 2007.

Chen, W-J.; Lavoue, S.; Mayden, R. L.; Evolutionary origin and early biogeography of ostariophysan fishes (Ostariophysi: Teleostei). *Evolution* 67-8: 2218–2239. 2014a.

Datovo, A. **Miologia cefálica de Nematogenyidae e Trichomycteridae (Siluriformes, Loricarioidea) e suas implicações filogenéticas**. Dissertação de Mestrado, Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, 2006.

Datovo, A.; Bockmann, F.A. Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. **Neotrop. Ichthyol.** 8: 193–246. 2010.

Datovo, A.; Castro, R.M.C. Anatomy and evolution of the mandibular, hyopalatine, and opercular muscles in characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). **Zoology**, 115, 84–116. 2012.

De Pinna, M. Teleostean monophyly, Pp. 147-162, 1996. In: Stiassney, M. L. J.; Parenti, L. R.; Johnson, G. D. **Interrelationships of fishes**, Academic press, San diego, 511 p., 1996.

Eigenmann, C. H. Catalogue of the fresh-water fishes of tropical and south temperate America. Pp: 375-511. In: **Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia**, 1896-1899, volume 3, part 4, Zoölogy. Scott, W. B. (Ed.). Stuttgart, Verlagshandlung E. Schweizerbart'sche. 1910.

Ferreira, K. M. **Análise Filogenética e Revisão Taxonômica do gênero Knodus Eigenmann, 1911 (Characiformes: Characidae)**. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo – FFCLRP, Ribeirao Preto, xxvii + 549p, 2007.

Fink, W. L. Ontogeny and phylogeny of tooth attachment modes in Actinopterygian fishes. **J. Morphol.**, 167. Pp. 167-184. 1981.

Fink, S. V.; Fink, W. L. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). **Zool. J. Linn. Soc.** 72:297-353, 1981.

Fink, S. V.; Fink, W. L. Interrelationships of the Ostariophysi. Pp. 209-249. In: Stiassney, M. L. J.; Parenti, L. R.; Johnson, G. D. **Interrelationships of fishes**, Academic press, San diego, 511 p., 1996.

Forey, P. L.; Humpries, C.J.; Kitching, I. L.; Scotland, R. W.; Siebert, D. J.; Williams, D. M. Cladistics: a pratical course in systematics. **Systems. Assoc. Pub.** Oxford University Press, Inc., New York, 191 p., 1992.

Géry, J. **Characoids of the World**. Neptune City. T. F.H. Publications, Inc. 672 p. 1977.

Goloboff, P., Farris, J., & Nixon, K. TNT: a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, pp. 774-786, 2003.

Greenwood, P. H.; Rosen, D. E.; Weitzman, S. H.; Myers, G. S. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.**, v. pp. 131: 339–456, 1966.

Gunther, A. **Catalogue of the fishes in the British Museum**. Catalogue of the Physostomi, containing the families Siluridae, Characinidae, Haplochitonidae,

Sternoptychidae, Scopelidae, Stomiatidae in the collection of the British Museum. **Cat. Fishes**, 5: 1–455, 1864.

Heiligenberg, W. Jamming avoidance responses. In *Electroreception* (ed. T. H. Bullock and W. Heiligenberg), pp. 613–649. New York: **Wiley**. 1986.

Hennig, W. **Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik**. Deutsche Zentral Verlag, 1950.

Hennig, W. *Phylogenetic Systematics*. **Urbana**. University of Illinois Press. 263 p., 1966.

Huber, R.; Van Staaden, M. J.; Kaufman, L. S.; Liem, K. F. Microhabitat use, trophic patterns, and the evolution of brain structure in African cichlids. **Brain Behav. Evol.** 50: 167–182. 1997.

Hyslop, E. J. Stomach content analysis: a review of methods and their applications. **J. Fish Biol.**, Southampton, v. 17, no.4, p.411-429, 1980.

Ito, H.; Ishikawa, Y.; Yoshimoto, M.; Yamamoto, N. Diversity of Brain Morphology in Teleosts: Brain and ecological niches. **Brain Behav. Evol.** 69:-76-86, 2007.

Javonillo R.; Malabarba L. R.; Weitzman, S.H.; Burns, J.R. Relationships among major lineages of characid fishes (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), based on molecular sequence data. **Mol. Phylogenet Evol.** 54:498-511. 2010.

Jégu, M. Subfamily Serrasalminae. Pp. 182-184. In: Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.). **Check list of the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre, Edipucrs, 729p. 2003.

Kanwal, J.S.; Finger, T.E.; Caprio, J. Forebrain connections of the gustatory system in ictalurid catfishes. **J. Comp. Neurol.**, 278: 353–376. 1988.

Kner, R. Zur Familie der Characinen. III. Folge der Ichthyologischen Beiträge. Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. In: Wien, **Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe**. v. 17: 137-182, Pls. 1-9. 1859.

Laberge, F.; Hara, T.J. Neurobiology of fish olfaction: a review. **Brain Res. Rev.** 36:46-59. 2001.

Lamb, C.E; Caprio, J. Diencephalic gustatory connections in the channel catfish. **J. Comp. Neurol.**, 337: 400–418. 1993.

Langeani, F. Phylogenetic study of the Hemiodontidae (Ostariophysi: Characiformes) 145-160 p. In: Malabarba, L. R.; Reis, R. E.; Vari, R. P.; Lucena, Z. M. S.; Lucena, C. A. S. (Eds). **Phylogeny and classification of Neotropical fishes**. Edipucrs. Porto Alegre. 603p. 1998.

Lisney, T.J.; Collin, S.P. Brain morphology in large pelagic fishes: a comparison between sharks and teleosts. **J. Fish. Biol.**, 68: 532–554. 2006.

Lê, H. L. V.; Lecointre, G.; Perasso, R. A 28S rRNA-based phylogeny of the Gnathostomes: first steps in the analysis of conflict and congruence with morphologically based cladograms. **Mol. Phylogenet. Evol.** 2:31–51. 1993.

Lecointre, G.; Nelson, G. Clupeomorpha, sister-group of Ostariophysi, pp 193–207. In M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti, and G. D. Johnson (Eds.), **Interrelationships of fishes**. Academic Press, San Diego. 1996.

Lucena, C. A. S. **Estudo Filogenético da Família Characidae com uma Discussão dos Grupos Naturais Propostos (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes)**. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 158p. 1993.

Lucena, C. A. S.; Menezes, N. A. A phylogenetic analysis of Roestes Günther and Gilbertolus Eigenmann, with a hypothesis on the relationships of the Cydontidae and Acestrorhynchidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes). 261-278. In: Malabarba, L. R.; Reis, R. E.; Vari, R. P.; Lucena, Z. M. S.; Lucena, C. A. S. (Eds). **Phylogeny and classification of Neotropical fishes**. Edipucrs. Porto Alegre. 603p. 1998.

Luiten, P.G.M.; van der Pers, J.N.C. The connections of the trigeminal and facial motor nuclei in the brain of the carp (*Cyprinus carpio* L.) as revealed by anterograde and retrograde transport of horseradish peroxidase. **J. Comp. Neurol.** 174: 575-590. 1977.

Machado-Allison, A. Studies on the subfamily Serrasalminae (Teleostei, Characidae): Part 1. Comparative study of the juveniles of the genera *Colossoma* and *Piaractus* from Venezuela. **Acta Biolog. Venez.** 11: 1-101. 1982.

Machado-Allison, A. Estudios sobre la sistemática de la subfamilia Serrasalminae (Teleostei, Characidae). Parte II. Discussion sobre la condicion monofilética de la subfamilia. **Acta Biolog. Venez.** 11: 145-195. 1983.

Machado-Allison, A. Estudios sobre la sistematica de la subfamilia Serrasalminae. Parte 3: sobre el estatus genérico y relaciones filogenéticas de los géneros *Pygopristis*,

Pygocentrus, *Pristobrycon* y *Serrasalmus* (Teleostei - Characidae - Serrasalminae). **Acta Biolog. Venez.** 12: 19-42. 1985.

Machado-Allison, A. Comparative osteology of the neurocranium and branchicranium in the genera of the Serrasalminae (Teleostei-Characidae). **Acta Biolog. Venez.**, 12: 1-75. 1986.

Maddison, W. P.; Maddison, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. <http://mesquiteproject.org>, 2014.

Malabarba, L. R.; Weitzman, S. H. Description of a new genus with six species from southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). **Comun. Mus. Ciên. Tecnol. PUCRS**, Série Zoologia, 16(1): 67-151. 2003.

Mattox, G. M. T. & M. Toledo-Piza. Phylogenetic study of the Characinae (Teleostei: Characiformes: Characidae). **Zool. J. Linn. Soc.** 165: 809-915. 2012.

Meek, J.; Nieuwenhuys, R. Holosteans and teleosts. *In*: Nieuwenhuys, R.; Ten Donkelaar, H. J.; Nicholson, C. (Eds.) **The Central Nervous System of Vertebrates**. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 2: 759-937. 1998.

Meek, J. Why run parallel fibers parallel? Teleostean Purkinje cells as possible coincidence detectors in a timing device subserving spatial coding of temporal differences. **Neurosciences**. 48: 249-283. 1992.

Menezes, N. A. Family Acestrorhynchidae. Pp. 231-233. *In*: **Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America**. Reis, R. E.; Kullander, S. O.; Ferraris Jr., C. J. (Eds.). Porto Alegre, Edipucrs, 729p. 2003.

Miller, R. J.; Evans, H. E. External morphology of the brain and lips in catostomid fishes. **Copeia**, 1965: 467–487. 1965.

Mirande, J.M. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). **Cladistics**, 25, 574– 613. 2009.

Mirande, J.M. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. **Neotrop. Ichthyol.** 8: 385–568. 2010.

Moreira, C. R. **Relações Filogenéticas na ordem Characiformes (Ostariophysi, Teleostei)**. Tese de Doutorado, 468 p. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2007.

Moreira, C.; Lima, F. C. T. On the name of the lepidophagous characid fish *Roeboexodon guyanensis* (Puyo) (Teleostei: Characiformes: Characidae). **Neotrop. Ichthyol.** 9(2): 313-316p. 2011.

Morita, Y.; Finger, T. E. Reflex connections of the facial and vagal gustatory systems in the brainstem of the bullhead catfish, *Ictalurus nebulosus*. **J. Comp. Neur.**, 231, 547–558. 1985.

Mukuda, T; Ando, M. Medullary motor neurones associated with drinking behaviour of Japanese eels. **J. Fish Biol.** 62: 1-12. 2003.

Müller, J.; Troschel, F. H. Synopsis generum et specierum familiae Characinarum. (Prodromus descriptionis novorum generum et specierum). **Archiv für Naturgeschichte.** v. 10 (pt 1): 81-99 + Zu pag. 99 (foldout). 1844.

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

Nelson, J. S. **Fishes of the world.** John Wiley & Sons, Inc. Hoboken. New Jersey, 4: 539p. 2006.

Netto-Ferreira, A. L.; Birindelli, J. L. O; Sousa, L. M.; Mariguela, T. C.; Oliveira, C. A new miniature characid (Ostariophysi: Characiformes: Characidae), with phylogenetic position inferred from morphological and molecular data. **PlosOne.** 08: 1 e52098. 2013.

Nieuwenhuys R. Comparative anatomy of the cerebellum. In: **Progress in Brain Research** (Edited by Fox C. A. & SNIDER R. L.). Elsevier, Amsterdam. 25: 44-46. 1967.

Nieuwenhuys, R.; Ten Donkelaar, H. J.; Nicholson, C. (Eds.) **The Central Nervous System of Vertebrates.** Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 2: 759-937. 1998.

Nixon, K. C.; Carpenter, J. M. On Outgroup. **Cladistics**, 9: 413-426., 1993.

Northcutt, R. G. Evolution of the vertebrate central nervous system: Patterns and processes. **Amer. Zool.** 24:701-716, 1984.

Northcutt, R. G. Changing views of brain evolution. **Brain Res. Bull**, 55:663-674, 2001.

Northcutt, R. G. Understanding vertebrate brain evolution. **Integ. Comp. Biol**, 42: 743-756, 2002.

Northcutt, R. G. Forebrain in bony fishes. **Brain Res. Bull**, 75:191-205, 2008.

Northcutt, R. G. Telencephalic organization in the spotted African lungfish, *Protopterus dolloi*: a new cytological model. **Brain Behav. Evol.**, 73:59-80, 2009.

Oliveira, C., Avelino, G.S., Abe, K.T., Mariguela, T.C., Benine, R.C., Orti, G., Vari, R.P.; Castro, M.C.C. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. **BMC Evol. Biol.**, 11, 1–25. 2011.

Ortí, G.; Meyer, A. The radiation of characiform fishes and the limits of resolution of mitochondrial ribosomal DNA sequences. **System. Biol.**, 46(1): 75-100. 1997.

Ortí, G.; Petry, P.; Porto, J. I. R.; Jégu, M.; Meyer, A. Patterns of nucleotide change in mitochondrial ribosomal RNA genes and the phylogeny of piranhas. **J. Mol. Evol.** 42(2): 169-182. 1996.

Ortí, G.; Sivasundar, A.; Dietz, K.; Jégu, M. Phylogeny of Serrasalminidae (Characiformes) based on mitochondrial DNA sequences. **Genet. Mol. Biol.** 31(1): 343-351. 2008.

Oyakawa, O. T. **Relações filogenéticas da famílias Pyrrhulinidae, Lebiasinidae e Erythrinidae (Osteichthyes: Characiformes)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, 200 p, 1998.

Pereira, T. N. A. **Filogenia das espécies de Deuterodon Eigenmann, 1907 (Characiformes: Characidae), um gênero de lambaris da Mata Atlântica**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu, 265p. 2010.

Pupo, F.M.R.S. **Anatomia comparada da morfologia externa do sistema nervoso central da família Callichthyidae (teleostei: ostariophysi: siluriformes) e suas implicações filogenéticas**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 97 p. 2011.

Reis, R.E.; Kullander; S.O.; Ferraris, C. (Eds.). **Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (CLOFFSCA)**, EDIPUCRS, Porto Alegre, 729 p., 2003.

Regan, C.T. The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi. I. Cyprinoidea. **A. Magaz. Nat. Hist.**, 8, 13–32. 1911.

Roberts, T. R. 1974. Osteology and classification of the Neotropical characoid fishes of the families Hemiodontidae (including Anostomidae) and Parodontidae. **Bull. Mus. Comp. Zool.** 146:411-472.

Rosen, D.; Greenwood, P. H. Origin of the Weberian apparatus and relationships of the ostariophysan and gonorynchiform fishes. **Am. Mus. Novit.** 2468:1-49, 1970.

Sazima, I. Scale-eating in characoids and other fishes. **Environm. Biol. Fishes**, 9: 87-101. 1983.

Schwassmann, H.O.; Kruger, L. Experimental analysis of the visual system of the four-eyed fish *Anableps microlepis*. **Vision Res.** 5: 269-281. 1965.

Striedter, G.F. **Principles of brain evolution**. Sunderland, MA, Sinauer Associates. 436p. 2005.

Toledo-Piza, M. The Neotropical Fish Subfamily Cynodontinae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): A Phylogenetic Study and A Revision Of Cynodon and Rhaphiodon. **Amer. Mus. Novit.** New York, NY, E.U.A., n. 3286, 1-88. 2000.

Toledo-Piza, M. 2003. Family Cynodontidae. Pp. 234-237. In: **Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America**. Reis, R. E.; Kullander, S. O.; Ferraris Jr., C. J. (Eds.). Porto Alegre, Edipucrs, 729p. 2003.

Uj, A. **Etude Comparative de l'Osteologie Cranienne des Poissons de la Famille des Characidae et son Importance Phylogenetique**. Unpublished Ph. D. Dissertation. Université de Geneve, Geneve, 247p. 1990.

Vari, R. P. Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). **Bull. Brit. Mus.** (Natural History) Zoology series, 36(5): 261-344. 1979.

Vari, R. P. Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae, and Chilodontidae. **Smiths. Contrib. Zool.** 378:1-60. 1983.

Vari, R. P. The Neotropical fish family Ctenoluciidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): supra and infrafamilial phylogenetic relationships, with a revisionary study. **Smiths. Contrib. Zool.**, 564: 1-97. 1995.

Vari, R. P.; Harold, A. S. Phylogenetic study of Neotropical fish genera *Creagrutus* Günther and *Piabina* Reinhardt (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), with a revision of the cis-Andean species. **Smiths. Contrib. Zool.** v. 613, p. 1-239, 2001.

Von Frisch, K. The sense of hearing in fish. **Nature**, 141, 8–11, 1938.

Weitzman, S. H.; Vari, R. P. Miniaturization in South American freshwater fishes: an overview and discussion. **Proc. Biolog. Soc. Washing**, v. 101(2), pp. 444-465. 1988.

Weitzman, S. H. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. **Stanf. Ichth. Bull.**, 8(1): 1-77, 1962.

Wiley, E. O. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. **John Wiley & Sons, Inc.**, 439 p., 1981.

Wiley, E. O.; Siegel-Causey, D.; Brooks, D. R.; Funk, V. M. The Compleat cladist. A primer of phylogenetic procedures. The University of Kansas. **Mus. Nat. Hist. Special Pub.** (9): 1-158., 1991.

Zanata, A. M. **Estudo das relações filogenéticas do gênero *Brycon* Müller & Troschel, 1844 (Characidae; Characiformes)**. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo. 358p, 2000.

Zanata, A. M.; Vari, R. P. The family Alestidae (Ostariophysi, Characiformes): a phylogenetic analysis of a trans-Atlantic clade. **Zoolog J. Linnean Soc.** 145(1): 1-144. 2005.

Zaragueta-Bagils, R.; Lavoue, S.; Tillier, A.; Bonillo, C.; Lecointre, G. Assessment of otocephalan and protacanthopterygian concepts in the light of multiple molecular phylogenies. **C. R. Biol.** 325(12):1191–207. 2002.

Tabelas

Tabela 1: Material examinado das Ordens Characiformes, Cypriniformes, Gymnotiformes e Siluriformes. (*) Espécie-tipo dos respectivos gêneros. CP = Comprimento Padrão; CC = Comprimento da Cabeça; PC = Peso do Corpo; PE = Peso encefálico; V = Volume e; CE = Coeficiente Encefálico.

Táxon	Catálogo #	Medidas dos espécimes (mm)				PC	PE	V	CE
		Total	Variação CP	CP	CC				
Alestidae									
<i>Chalceus erythrurus</i>	LIRP 5955	2	(175-192)	92,00	10,40	125,371	0,543	0,4	2,552
<i>Chalceus guaporensis</i>	LIRP 8625	15	(140,1-152,7)	46,37	17,53	53,067	0,27	0,3	2,707
Anostomidae									
<i>Schizodon nasutus</i>	LIRP 7151	2	(211,8-251,0)	111,80	18,17	185,60	0,435	0,5	2,370
Characidae									
Acestrorhynchinae									
<i>Acestrorhyncus falcatus*</i>	LIRP 7639	12	(130,1-152,4)	30,24	19,86	32,247	0,165	0,2	2,709
Agoniatinae									
<i>Agoniates halecinus*</i>	UNT 8759	2	(193,9-233,4)	93,90	19,62	131,500	0,407	0,4	2,494
Aphyocharacinae									
<i>Aphyocharax dentatus</i>	LIRP 2018	16	(27,8-57,0)	45,88	11,68	1,580	0,028	0,05	3,249
Aphyoditeinae									
<i>Microschemobrycon callops</i>	LIRP 7544	200	(24,4-27,0)	25,86	6,82	0,208	0,018	0,05	3,937
Bryconinae									
<i>Brycon orbignyanus</i>	LIRP 6309	4	(170,8-183,4)	75,25	11,90	80,601	0,262	0,4	2,512
<i>Triportheus nematurus</i>	LIRP 7800	2	(79,8-106,8)	79,87	10,65	8,024	0,126	0,2	3,196
Characinae									
<i>Charax leticiae</i>	MZUSP 89106	119	(30,8-88,8)	88,11	17,63	9,675	0,039	0,1	2,605
<i>Roeboexodon guyanensis*</i>	MZUSP 94250	-	(57,2-51,8)	53,2	15,1	2,588	0,030	0,1	2,064
<i>Exodon paradoxus*</i>	LIRP 7535	174	(44,0-52,1)	51,30	14,90	2,851	0,037	0,1	3,113
<i>Roeboides descavadensis</i>	LIRP 7624	11	(66,4-73,1)	68,54	17,89	5,149	0,074	0,1	3,158
<i>Roeboides myersi</i>	MZUSP 85208	96	(66,13-110,29)	76,00	13,10	6,983	0,048	0,2	2,837
<i>Roeboides prognathus</i>	MZUSP 6536	10	(72,35-89,09)	76,50	19,6	6,110	0,031	0,1	2,705
Cheirodontinae									
<i>Serrapinus notomelas</i>	LIRP 1819	64	(20,9-27,1)	26,53	6,37	0,380	0,014	0,05	3,566
Cynodontinae									
<i>Cynodon gibbus*</i>	UNT 11753	04	(176,2-189,3)	88,10	11,55	45,856	0,40	0,3	2,941
Heterocharacinae									

<i>Heterocharax leptogrammus</i>	MZUSP 55725	92	(22,7-32,1)	24,80	6,9	0,240	0,03	0,05	4,097
Iguanodectinae									
<i>Iguanodectes spirulus</i>	MZUSP 109455	100	(47,4-53,3)	51,30	0,00	1,208	0,044	0,05	3,561
Rhoadsiinae									
<i>Rhoadsia altipinna*</i>	LIRP 8157	16	(25,0-79,8)	72,83	1,79	8,542	0,053	0,1	2,793
Salmininae									
<i>Salminus hilarii</i>	LIRP 7084	2	(215,6-237,1)	137,10	15,07	106,866	0,477	0,6	2,650
Stervadiinae									
<i>Mimagoniates reocharis</i>	LIRP 6127	12	(29,6-51,1)	51,11	1,39	2,762	0,02	0,1	2,860
Stethaprioninae									
<i>Gymnocorymbus ternetzi</i>	LIRP 6018	23	(27,1-41,7)	40,97	1,03	2,443	0,083	0,1	3,531
Tetragonopterinae									
<i>Tetragonopterus argenteus*</i>	LIRP 5779	10	(48,9-57,0)	57,12	7,21	6,557	0,091	0,2	3,142
Insertae sedis									
<i>Astyanax altiparanae</i>	LIRP 3243	7	(71,8-96,0)	85,4	20,9	19,44	0,076	0,2	2,592
<i>Astyanax jordani</i>	LBP 4586	5	(56,5-68,7)	61,0	15,9	5,620	0,021	0,05	2,572
<i>Hemigrammus marginatus</i>	LIRP 4272	56	(19,6-27,9)	27,7	6,9	0,317	0,001	0,05	2,499
<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i>	LIRP 2385	9	(37,2-57,3)	37,9	10,0	12,970	0,020	0,1	2,188
<i>Oligosarcus pinto</i>	LIRP 7615	13	(75,6-83,3)	76,4	22,1	9,152	0,063	0,2	2,838
<i>Probolodus heterostomus*</i>	MZUSP 7904	30	(40,2-58,8)	46,6	12,2	2,127	0,024	0,1	3,052
<i>Stygichthys typhlops*</i>	LBP 8107	4	-	33,9	11,0	0,822	0,001	0,05	2,085
Chilodontidae									
<i>Caenotropus labyrinthicus*</i>	LIRP 7537	76	(54,7-78,3)	70,36	8,71	7,878	0,08	0,2	3,007
Crenuchidae									
<i>Characidium fasciatum*</i>	LIRP 10	24	(30,3-54,8)	39,68	9,27	0,600	0,023	0,1	3,584
Ctenoluciidae									
<i>Boulengerella cuvieri</i>	LIRP 7536	5	(150,1-266,7)	56,86	10,36	20,521	0,21	0,2	3,010
Curimatidae									
<i>Steindachenerina brevipinna</i>	LIRP 7505	56	(47,5-92,1)	78,22	9,92	10,560	0,099	0,1	2,972
Erythrinidae									
<i>Hoplerethrynus unitaeniatus*</i>	LIRP 750	8	(97,1-134,5)	17,33	15,32	57,857	0,217	0,5	2,574
Gasteropelecidae									
<i>Carnegiella marthae</i>	LBP 4199	211	(20,9-29,7)	28,62	7,61	0,588	0,014	0,05	3,377
Hemiodontidae									
<i>Hemiodus sterni</i>	LIRP 7636	9	(96,2-135,0)	12,56	15,18	32,585	0,147	0,2	2,654
Lebiasinidae									
<i>Pyrrhulina australis</i>	LIRP 6049	10	(30,9-34,3)	32,91	7,99	0,602	0,011	0,1	3,262

Parodontidae										
<i>Apareiodon affinis</i>	LIRP 7613	8	(98,8-101,1)	00,03	13,51	10,193	0,059	0,2	2,763	
Prochilodontidae										
<i>Prochilodus lineatus</i>	LIRP 7321	5	(135,6-185,6)	39,27	16,93	130,885	0,238	0,3	2,260	
Serrasalminae										
<i>Acnodon normanii</i>	UNT 2022	1	-	90,00	17,23	8,192	0,229	0,3	3,446	
<i>Catoprion mento</i> *	UNT 8451	76	(29,74-107,45)	66,4	21,1	6,867	0,039	0,2		
<i>Serrasalmus maculatus</i>	LIRP 8013	8	(80,7-84,2)	82,72	18,29	17,432	0,25	0,3	3,157	
<i>Utiaritchthys sennaebragai</i> *	LIRP 8158	10	(30,4-114,5)	53,73	14,08	11,657	0,16	0,3	3,138	
Characiformes Africanos										
Citharinidae										
<i>Citharinus latus</i> *	MZUSP 84480	17	(88,2-114,9)	04,70	13,45	32,570	0,097	0,2	2,474	
Distichodontidae										
<i>Neolebias unifasciatus</i> *	MZUSP 84476	223	(18,6-29,7)	26,6	7,5	0,352	0,005	0,05	3,152	
Hepsetidae										
<i>Hepsetus odoe</i> *	MZUSP 84469	6	(111,7-144,2)	112,4	38,2	14,560	0,097	0,1	2,824	
Grupo Externo										
Cypriniformes										
Cyprinidae										
<i>Cyprinus carpio</i> *	LIRP 8923	2	(72,3-99,4)	72,3	23,8	9,311	0,138	0,3	3,171	
Gymnotiformes										
Gymnotidae										
<i>Gymnotus pantherinus</i>	LIRP 7767	6	(129,0-135,8)	129,0	16,1	3,218	0,057	0,1	3,248	
Sternopygidae										
<i>Sternopygus macrucus</i> *	LIRP 4918	8	(115,3-127,3)	115,3	13,1	4,113	0,044	0,1	3,029	
Siluriformes										
Diplomystidae										
<i>Diplomystes mesembrinus</i>	LBP 449	21	(71,9-126,8)	72,62	18,4	3,642	0,064	0,2	3,245	
Pimelodidae										
<i>Pimelodus maculatus</i> *	LIRP 6012	3	(67,4-86,2)	67,4	19,3	4,700	0,094	0,2	3,301	

Tabela 2: Índice de Consistência para os caracteres da matriz de dados utilizados na presente análise filogenética. Caracteres de 1-42 referem-se aos de natureza encefálica; os demais, aos caracteres osteológicos.

Caráter	I.C	Caráter	I.C	Caráter	I.C	Caráter	I.C
1	0.1	43	0.5	85	0.2	127	1.0
2	0.1	44	0.2	86	0.3	128	1.0
3	0.1	45	0.5	87	0.3	129	1.0
4	0.1	46	1.0	88	0.3	130	0.3
5	0.1	47	0.3	89	0.5	131	0.3
6	0.1	48	0.2	90	0.5	132	1.0
7	0.1	49	0.3	91	0.2	133	0.3
8	0.1	50	0.3	92	0.5	134	0.5
9	0.2	51	0.5	93	0.2	135	0.5
10	0.1	52	0.2	94	1.0	136	0.3
11	0.2	53	0.2	95	1.0	137	0.2
12	0.2	54	0.3	96	0.5	138	1.0
13	0.1	55	0.2	97	1.0	139	1.0
14	0.2	56	0.2	98	1.0	140	1.0
15	0.3	57	0.5	99	0.5	141	0.3
16	0.5	58	0.5	100	0.2	142	0.3
17	0.1	59	1.0	101	0.2	143	0.5
18	0.2	60	1.0	102	0.3	144	0.5
19	0.1	61	0.5	103	0.3	145	0.2
20	0.1	62	1.0	104	1.0	146	1.0
21	0.3	63	1.0	105	0.5	147	0.5
22	0.1	64	1.0	106	1.0	148	0.2
23	0.1	65	1.0	107	0.1	149	0.3
24	0.5	66	0.2	108	0.3	150	1.0
25	0.1	67	0.1	109	0.1	151	0.6
26	0.1	68	0.2	110	0.5	152	0.3
27	0.2	69	0.3	111	0.1	153	0.2
28	0.2	70	1.0	112	0.2	154	1.0
29	0.1	71	1.0	113	0.3	155	0.1
30	0.1	72	1.0	114	0.2	156	0.1
31	0.1	73	1.0	115	1.0	157	1.0
32	0.1	74	1.0	116	0.5	158	0.5
33	0.1	75	1.0	117	0.3	159	0.3
34	0.1	76	1.0	118	0.5	160	0.2
35	0.1	77	0.5	119	0.5	161	0.5
36	0.1	78	1.0	120	1.0	162	0.3
37	0.3	79	0.3	121	0.5	163	1.0
38	0.1	80	0.2	122	1.0	164	0.2
39	0.1	81	0.3	123	0.3	165	0.2
40	0.1	82	0.5	124	1.0	166	0.5
41	0.1	83	1.0	125	1.0	167	1.0
42	0.1	84	0.3	126	0.5	168	0.5

Tabela 3: Índice de Retenção dos caracteres da matriz de dados utilizados na presente análise filogenética. Caracteres de 1-42 referem-se aos de natureza encefálica; os demais aos caracteres osteológicos.

Caráter	I.R	Caráter	I.R	Caráter	I.R	Caráter	I.R
1	0.6	43	0.8	85	0.3	127	0.3
2	0.4	44	0.5	86	0.5	128	0.1
3	0.4	45	0.8	87	0.5	129	0.2
4	0.3	46	1.0	88	0.5	130	0.9
5	0.2	47	0.2	89	0.5	131	0.9
6	0.4	48	0.4	90	0.5	132	1.0
7	0.4	49	0.9	91	0.6	133	0.6
8	0.5	50	0.9	92	0.5	134	0.7
9	0.3	51	0.9	93	0.6	135	0.8
10	0.2	52	0.7	94	1.0	136	0.6
11	0.5	53	0.8	95	1.0	137	0.6
12	0.6	54	0.9	96	0.8	138	1.0
13	0.3	55	0.8	97	1.0	139	1.0
14	0.2	56	0.8	98	1.0	140	1.0
15	0.3	57	0.9	99	0.8	141	0.6
16	0.5	58	0.9	100	0.6	142	0.6
17	0.2	59	1.0	101	0.9	143	0.7
18	0.23	60	1.0	102	0.7	144	0.7
19	0.3	61	0.9	103	0.3	145	0.6
20	0.2	62	1.0	104	1.0	146	1.0
21	0.3	63	1.0	105	0.5	147	0.1
22	0.1	64	1.0	106	1.0	148	0.5
23	0.3	65	1.0	107	0.2	149	0.2
24	0.2	66	0.3	108	0.6	150	0.1
25	0.4	67	0.3	109	0.1	151	0.1
26	0.4	68	0.7	110	0.5	152	0.5
27	0.5	69	0.7	111	0.2	153	0.5
28	0.5	70	1.0	112	0.4	154	0.2
29	0.4	71	1.0	113	0.1	155	0.4
30	0.2	72	1.0	114	0.1	156	0.3
31	0.2	73	1.0	115	0.1	157	1.0
32	0.4	74	1.0	116	0.1	158	0.1
33	0.3	75	1.0	117	0.2	159	0.3
34	0.2	76	1.0	118	0.1	160	0.6
35	0.3	77	0.7	119	0.1	161	0.2
36	0.2	78	0.0	120	0.1	162	0.8
37	0.3	79	0.7	121	0.2	163	0.1
38	0.4	80	0.2	122	0.1	164	0.8
39	0.4	81	0.6	123	0.3	165	0.8
40	0.3	82	0.1	124	0.1	166	0.2
41	0.5	83	0.1	125	0.2	167	1.0
42	0.3	84	0.7	126	0.2	168	0.6

Figuras

Figura 1. Encéfalo de *Chalceus erythrus* (Alestidae), LIRP 5955, (192,00 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 3. Encéfalo de *Schizodon nasutus* (Anostomidae), LIRP 7151, (211,8 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

5 mm

Figura 4. Encéfalo de *Acestrorhynchus falcatus* (Characidae: Acestrorhynchinae), LIRP 7639, (130,29 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

A

B

5 mm

C

Figura 5. Encéfalo de *Agoniatos halecinus* (Characidae: Agoniatiinae), UNT 8759, (193,9 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 6. Encéfalo de *Aphyocharax dentatus* (Characidae: Aphyocharacinae), LIRP 2018, (48,8 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 7. Encéfalo de *Microschemobrycon callops* (Characidae: Aphoditeinae), LIRP 7544, (25,8 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

A

B

C

Figura 9. Encéfalo de *Triportheus nematurus* (Characidae: Bryconinae), LIRP 7800, (79,8 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

C

Figura 10. Encéfalo de *Charax leticiae* (Characidae: Characinae), MZUSP 89106, (88,1 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 11. Encéfalo de *Exodon paradoxus* (Characidae: Characinae), LIRP 7535, (51,3 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

2 mm

Figura 12. Encéfalo de *Roeboexodon guyanensis* (Characidae: Characinae), MZUSP 94250, (53,2 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 13. Encéfalo de *Roeboides descalvadensis* (Characidae: Characinae), LIRP 7624, (68,5 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

2 mm

Figura 14. Encéfalo de *Roeboides myersi* (Characidae: Characinae), MZUSP 85208, (76, 0 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

A

B

C

5 mm

Figura 17. Encéfalo de *Cynodon gibbus* (Characidae: Cynodontinae), UNT 11753, (188,1 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 18: Encéfalo de *Heterocharax leptogrammus* (Characidae: Heterocharacinae), MZUSP 55725, (24,8 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 19. Encéfalo de *Iguanodectes spilurus* (Characidae: Iguanodectinae), MZUSP 109455, (51,3 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

2 mm

Figura 20. Encéfalo de *Rhoadsia altipinna* (Characidae: Rhoadsiinae), LIRP 8157, (72,8 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 21. Encéfalo de *Salminus hilarii* (Characidae: Salmininae), LIRP 7084, (237,1 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 22. Encéfalo de *Mimagoniates reocharis* (Characidae: Stervadiinae), LIRP 6127, (51,1 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 23. Encéfalo de *Gymnocorymbus ternetzi* (Characidae: Stethaprioninae), LIRP 6018, (40,9 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 25. Encéfalo *Astyanax altiparanae* (Characidae: *incertae sedis*), LIRP 3243, (85,4 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

A

B

C

2 mm

Figura 26. Encéfalo de *Astyanax jordani* (Characidae: *incertae sedis*), LBP 4586, (61,0 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 28. Encéfalo de *Oligosarcus pinto* (Characidae: *incertae sedis*), LIRP 7615, (76,4 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 29. Encéfalo de *Probolodus heterostomus* (Characidae: *incertae sedis*), MZUSP 7904, (46,6 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

A

B

C

1 mm

Figura 30. Encéfalo de *Stygichthys typhlops* (Characidae: *incertae sedis*), LBP 8107, (33,9 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 33. Encéfalo de *Characidium fasciatus* (Crenuchidae), LIRP 10, (39,6 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 34. Encéfalo de *Boulengerella cuvieri* (Ctenoluciidae), LIRP 7536, (156,8 mm CP).
A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

2 mm

Figura 35. Encéfalo de *Steindachnerina brevipinna* (Curimatidae), LIRP 7505 (78,2 mm CP).
A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 37. Encéfalo de *Hoplerithyrus unitaeniatus* (Erythrynidae), LIRP 750, (117,3 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 38. Encéfalo de *Carnigiella marthae* (Gasteropelecidae), LBP 4199, (28,6 mm CP).
A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 39. Encéfalo de *Hemiodus sterni* (Hemiodontidae), LIRP 7636, (112, 5 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 41. Encéfalo de *Pyrrhulina australis* (Lebiasinidae), LIRP 6049, (32,9 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 43. Encéfalo de *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae), LIRP 7321, (139,2 mm CP).
A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

A

B

C

2 mm

Figura 44. Encéfalo de *Acnodon normani* (Serrasalmidae), UNT 2022, (90,0 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 45. Encéfalo de *Utaritchthys sennaebragai* (Serrasalminidae), LIRP 8158, (53,7 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

A

B

C

5 mm

Figura 48. Encéfalo de *Cyprinus carpio* (Cypriniformes: Cyprinidae), LIRP 8923, (72,3 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 49. Encéfalo de *Diplomystes mesembrinus* (Siluriformes: Diplomystidae), LBP 449, (72,6 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 50. Encéfalo de *Pimelodus maculatus* (Siluriformes: Pimelodidae), LIRP 6012, (67,4 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 51. Encéfalo de *Gymnotus pantherinus* (Gymnotiformes: Gymnotidae), LIRP 7767, (129,0 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 52. Encéfalo de *Sternopygus macrurus* (Gymnotiformes: Sternopygidae), LIRP 4918, (115,3 mm CP). A. vista dorsal; B. vista lateral e; C. vista ventral.

Figura 54: Roseta olfatória (*Plicae olfactoria*): A. *Caenotropus labyrinthicus*. B. *Pimelodus maculatus*. Escala = 2 mm.

Figura 54: Cladograma de Consenso Estrito mostrando as relações entre as famílias de Characiformes e os representantes do grupo-externo. Números correspondem aos clados apresentados na seção “Discussão dos clados”.

Figura 55: Cladograma de Consenso Estrito mostrando as relações entre as subfamílias de Characidae. Números correspondem aos clados apresentados na seção “Discussão dos clados”.

Gráficos

Gráfico 1. Coeficiente Encefálico dos representantes da ordem Characiformes. Círculo azul: famílias de Characiformes e subfamílias de Characidae; círculo roxo: caracídeos lepidófagos.

Gráfico 2: Coeficiente Encefálico dos representantes das ordens Characiformes, Cypriniformes, Siluriformes e Gymnotiformes. Círculos azuis: Characiformes Neotropicales; círculos verdes: Characiformes Africanos; círculos laranjas: Serrasalmídeos; círculos roxos: caracídeos lepidófagos; círculos vermelhos: Grupo-externo.

Apêndices

Apêndice 1: Lista de caracteres osteológicos utilizados para compor a matriz estendida com caracteres encefálicos.

Alestidae

Zanata & Vari (2005)

43. Presença ou ausência de interdigitações entre os ossos premaxilares. (0) premaxilares com interdigitações mediais; (1) premaxilares sem interdigitações mediais. (Caráter 55).
44. Número de fileiras de dentes funcionais do osso premaxilar. (0) uma fileira; (1) duas fileiras; (2) três fileiras. (Caráter 57).
45. Relação da extensão área de contato entre o ectopterigoide com o palatino. (0) ampla, com a porção anterior do ectopterigoide mais amplo da proximidade do palatino; (1) estreito, com a porção anterior do ectopterigoide usualmente metade da largura com a proximidade do palatino. (Caráter 97).
46. Presença ou ausência do ligamento de conexão do ectopterigoide com o neurocrânio. (0) presente; (1) ausente. (Caráter 99).
47. Número de raios branquiostegais. (0) cinco; (1) quatro; (2) três. (Caráter 112)
48. Presença ou ausência de uma pequena ossificação associada ao primeiro radial próxima da nadadeira dorsal. (0) presente; (1) ausente.

Characidae

Mirande (2010)

49. Lamela ventral longitudinal do basioccipital. (0) localizada antes da borda posterior do basioccipital; (1) alcançando a margem posterior crânio. (Caráter 02).
50. Projeção ventral da cápsula lagenar. (0) não estendendo verticalmente na horizontal que articula-se com entre o basioccipital e o parasfenoide; (1) estendendo verticalmente na horizontal que articula-se com entre o basioccipital e o parasfenoide. (Caráter 3).
51. Abertura entre o orbitosfenoide e o pterosfenoide. (0) presente, arredondado ou ovalada e usualmente margeado pelo frontal dorsalmente; (1) ausente. (Caráter 39).
52. Comprimento relativo do espinho do pterótico. (1) projetado mais posteriormente do que o sitio de conexão do ligamento do hiomandibular; (1) restrito a sitio de conexão do ligamento do hiomandibular. (Caráter 46).
53. Comprimento do espinho supraoccipital. (0) estendendo posteriormente, ao menos, a metade do comprimento do complexo neural do Aparato Weberiano; (1) estendendo somente ao limite anterior do complexo neural. (Caráter 53).
54. Sobreposição do osso maxilar pelo segundo infraorbital II. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 61).
55. Supraoccipital. (0) presente; (1) ausente. (Caráter 70).
56. Número de dentes do maxilar. (0) acima de três; (1) quatro ou mais. (Caráter 136).

57. Forame na região posterior do metapterigoide. (0) presente, circulado pelo metapterigoide ou margeado parcialmente pela cartilagem; (1) na forma de um arco incompleto, margeado posteriormente pelo hiomandibular. (Caráter 168).
58. Número total de vertebrae. (0) 40 ou menos; (1) 41 ou mais. (Caráter 227).
59. Número total de vértebras de transição. (0) quatro ou mais; (1) três ou menos. (Caráter 228).
60. Foramen coracoidal. (0) ausente ou reduzido a um pequeno poro; (1) bem desenvolvido. (Caráter 243).
61. Saída ventral do canal do lâtero-sensorial do supracleito. (0) coberta pela lamela posterior do supracleito e saída medialmente; (1) ventral a lamela do supracleito e saída na margem posterior ao osso. (Caráter 254).

Anostomoidea

Vari (1983) e Buckup (1998)

62. Quarta placa de dentes do faringobranquial superior. (0) dentes presentes sobre a quarta placas de dentes do faringobranquial superior; (1) sem dentes presentes sobre a quarta placas de dentes do faringobranquial superior. (Caráter 1 e 41, respectivamente).
63. Quarta e quinta placas de dentes do faringobranquial superior. (0) quarta e quinta placas de dentes do faringobranquial superior em contato direto um com o outro; (1) sem contato entre a quarta e quinta placas de dentes do faringobranquial superior. (Caráter 2 e 42, respectivamente).
64. Músculo *Adductor mandibulae*. (0) divisão interna do *Adductor mandibulae* sem uma separação medial da porção de origem do mesopterigoide e metapterigoide; (1) divisão interna do *Adductor mandibulae* com uma separação medial da porção de origem do mesopterigoide e metapterigoide. (Caráter 3 e 77, respectivamente).
65. Músculo *hyohyoidei abductor*. (0) músculo *hyohyoidei abductor* com uma discreta origem da margem ântero-ventral do osso uro-hial e da superfície ântero-medial do arco hioide; (1) Músculo *hyohyoidei abductor* com uma ampla origem atravessando inteiramente a superfície das margens ventral e lateral das asas ventrolaterais do uro-hial. (Caráter 4 e 79, respectivamente).
66. Mesetmoide. (0) trifurcado anteriormente, isto é, um par de processos laterais projetando-se para trás da face articular do premaxilar; (1) processos articulares altamente reduzido ou perdido. (Caráter 1)
67. Abertura ventromedial da fossa pós-temporal. (0) ausente; (1), presente como um foramen próximo a junção entre o exoccipital e epioccipital. (Caráter 19).
68. Fileira interna de dentes do dentário. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 36).
69. Costela da quinta vértebra. (0) costela do quinto *centrum* com um processo medialmente direcionado próximo a base do mesmo; (1) costela do quinto *centrum* sem esse processo. (Caráter 51).

Citharinoidea

Vari (1979) e Buckup (1998) baseado em Fink & Fink (1981)

70. Elaboraões ventrais das primeira e segunda vértebras. (0) presente e com expansões até os *suspensorium*; (1) ausente. (Caráter 1: pg. 324, Vari, 1979).
71. Forma dos dentes. (0) bicuspidados; (1) multicuspídados ou unicuspídados. (Caráter 2: pg. 324, Vari, 1979).

72. Fusão do pós-cleito 2 e 3. (0) presente; (1) ausente. (Caráter 3: pg. 324, Vari, 1979).
73. Forma da porção anterior do osso pélvico. (0) bifurcado; (1) sem bifurcação. (Caráter 4: pg. 324, Vari, 1979).
74. Junção entre os arcos neurais das vértebras 3 e 4. (0) junção sincodral bem desenvolvida entre os arcos neurais das terceira e quarta vértebras; (1) junção sincodral entre os arcos neurais das terceira e quarta vértebras reduzida ou ausente. (Caráter 46, Buckup, 1998).
75. Arco neural da quarta vértebra. (0) arco neural da quarta vértebra autógeno; (1) arco neural da quarta vértebra fusionado ao *centrum*. (Caráter 49, Buckup, 1998).
76. Osso pélvico. (0) bífido; (1) não bífido. (Caráter 62: Buckup, 1998).
77. Bulbo olfatório. (0) posicionado imediatamente anterior ao telencéfalo; (1) posicionado anterior, em contato ou próximo a superfície posterior do etmoide lateral. (Caráter 75: Buckup, 1998).

Crenuchidae

Buckup (1998)

78. Fontanela frontal. (0) fontanela presente anteriormente ao ossos frontais anteriores e a barra epifiseana; (1) fontanela ausente anteriormente ao ossos frontais anteriores e a barra epifiseana. (Caráter 9)
79. Forame do osso Frontal pareado. (0) osso frontal sem um forame lateral associado com as modificações das fibras do nervo oftálmico; (1) osso frontal com o forame associado as modificações das fibras do nervo oftálmico. (Caráter 10).
80. Dentes do ectopterigoide. (0) presente; (1) ausente. (Caráter 22).
81. Supraneural precedente ao espinho da quarta vertebra. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 47).
82. Cintura peitoral. (0) espaço inter-ósseo presente entre o cleitro e e caracoide; (1) espaço inter-ósseo ausente. (Caráter 56).
83. Raios da nadadeira peitoral. (0) um único raio não ramificado da nadadeira conduzindo a margem da nadadeira peitoral; (1) dois ou mais raios não ramificados conduzindo a margem da nadadeira peitoral. (Caráter 61).
84. Nadadeira dorsal. (0) dois raios da nadadeira dorsal mais posteriores adnatos, articulando-se com o mesmo pterigióforo; (1) pterióforos mais posterior articulando-se com apenas um raio da nadadeira dorsal. (Caráter 64).
85. Uroneurais. (0) somente como um único par presente; (1) dois pares presentes. (Caráter 70).

Cynodontoidea

Mirande (2010)

86. Espinho epioccipital orientado posteriormente. (0) presente; (1) ausente. (Caráter 7).
87. Dilator fossa sobre a superfície lateral do frontal. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 24).
88. Lamela óssea margeando o canal sensorial do nasal. (0) ausente ou mais estreito do região tubular; (1) mais largo em alguns pontos do que a região tubular. (Caráter 34).
89. Borda ventral do rinosfenoide. (0) distintamente separado pelo parasfenoide; (1) quase em contato com o parasfenoide. (Caráter 50).
90. Expansão dorsoventral posterior do quarto infraorbital. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 68).

91. Morfologia dos dentes do premaxilar, maxilar e dentário. (0) todos dentes cônicos, caniniformes ou mamiliformes; (1) alguns dentes multicuspidados ou molariformes. (Caráter 118).
92. Par de grande dentes cônicos no premaxilar. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 121).
93. Extensão anterior do interopérculo. (0) estendendo anteriormente atrás do fim do braço horizontal do preopérculo; (1) não estendendo anteriormente atrás do fim do braço horizontal do preopérculo. (Caráter 163).
94. Dentes do mesoptergoide. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 165).
95. Forma do primeiro rastro branquial do ceratobranquial. (0) pontiagudo e não comprimido ânteroposteriormente; (1) laminar e muito comprimido perpendicular ao ceratobranquial; (2) curto, largo e fortemente denteada. (Caráter 197).
96. Comprimento do inter-hial. (0) mais curto do que um terço do comprimento do simplético; (1) igual ou mais longo que à metade do comprimento do simplético. (Caráter 211).
97. Número de raios branquiostegais anexados ao cerato-hial posterior. (0) um; (1) dois. (Caráter 217).
98. Posição do último supraneural. (0) localizado duas ou menos vértebras na frente do primeiro pterigióforo da dorsal; (1) localizado mais do que duas vértebras na frente do primeiro pterigióforo da dorsal. (Caráter 283).
99. Fusão do hipural 2 compondo o *centrum*. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 298).
100. *Radii* nas escamas. (0) ausente ou reduzida em número; (1) presente e numeroso em muitas escamas. (Caráter 320).

Erythrinoidea

(Buckup, 1998) e Oyakawa (1998)

101. Rinosfenoide. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 7).
102. Fontanela frontal. (0) fontanela mediano sagital presente; (1) fontanela ausente. (Caráter 9).
103. Anastomose entre os canais sensoriais do supraorbital e pterótico. (0) canal sensorial do supraorbital contínuo com o canal do pterótico; (1) porções do canal cefálico sensorial do supraorbital e pterótico não conectando-se entre si. (Caráter 11).
104. Fontanela Parietal. (0) presente em adultos; (1) fechada em adultos. (Caráter 15).
105. Ramo parietal do canal do supraorbital. (0) ramo do canal sensorial do supraorbital estendendo-se até a área pós-orbital do frontal sob o parietal; (1) ramo parietal ausente ou não alcançando o osso parietal. (Caráter 16).
106. Escama sob o supraoccipital. (0) não coberto por escamas; (1) coberto completamente por escamas. (Caráter 18).
107. Supraneural precedendo a quarta vértebra. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 47).
108. Costela da quinta vértebra. (0) costela do quinto *centrum* com um processo medialmente direcionado próximo a base do mesmo; (1) costela do quinto *centrum* sem esse processo. (Caráter 51).
109. Nadadeira anal. (0) curta, menos de 13 raios ou menos; (1) relativamente longa, com ao menos 19 raios. (Caráter 65).
110. Epural. (0) somente um epural presente; (1) dois ou mais epurais presentes. (Caráter 68).
111. Espinho do terceiro arco branquial. (0) ausente ou confinado a superfície lateral do arco neural; (1) estendendo-se ânterodorsalmente e em contato com a superfície lateral do grande supraneural modificado que forma o Aparato Weberiano. (Caráter 45).

112. Nasal. (0) reduzido a um tubo ósseo simples ou envolto por reduzidos componentes laminares; (1) tubo ósseo envolto por componentes laminares bem desenvolvidos. (Caráter 3, Oyakawa, 1998).

Hemiodontidae

Langeani (1998)

113. Terceira fossa pós-temporal. (0) ausente; (1) presente. (Caráter "1", pg. 148).

114. Região ântero-dorsal do opérculo. (0) quase que reta; (1) profundamente côncava. (Caráter "2", pg. 149).

115. Margem ântero-medial do quadrado. (0) sem uma depressão no quadrado que recebe uma extensão do ectopterigoide; (1) com uma depressão no quadrado que recebe uma extensão do ectopterigoide. (Caráter "3", pg. 151).

116. Região anterior do dentário. (0) não expandida; (1) expandida. (Caráter "4", pg. 151).

117. Dentes do dentário. (0) presente. (1) ausente. (Caráter "5", pg. 151).

118. Dentes do premaxilar. (0) ausente; (1) presente. (Caráter "24", pg. 151).

119. Processos anterolaterais do uro-hial. (0) sem processos anterolaterais; (1) dois processos anterolaterais. (Caráter "7", pg. 152).

120. Urohial. (0) relativamente curto; (1) muito alongado, com a porção posterior estendendo-se até o cerato-hial. (Caráter "8", pg. 152).

121. Hipobranquial 3. (0) com uma arredondada projeção anterior; (1) com uma delgada projeção ântero-ventral. (Caráter "9", pg. 153).

122. Rastros branquiais. (0) simples; (1) com algumas franjas e/ou *ctenii*. (Caráter "10", pg. 153).

123. Complexo Neural. (0) curto e obliquamente alinhado; (1) horizontalmente alongado. (Caráter "11", pg. 154).

124. Região posterior do cleitro. (0) curto, terminando anteriormente à porção proximal do último raio da nadadeira peitoral; (1) estendendo-se ou atrás da porção proximal do último raio da nadadeira peitoral. (Caráter "12", pg. 155a)

125. Número de raios ramificados da nadadeira pélvica. (0) 7 a 8 raios ramificados da nadadeira pélvica; (1) 9 a 11 raios ramificados da nadadeira pélvica. (Caráter "13", pg. 155a).

126. Hipural 2. (0) não fusionado ao hipural 1; (1) separado do centro composto e fusionado ao hipural 1. (Caráter "14", pg. 155a).

127. Pálpebra de gordura. (0) ausente ou pouco desenvolvida; (1) bem desenvolvida. (Caráter "15", pg. 155).

128. Supra-peitoral *sulcus*. (0) ausente; (1) presente. (Caráter "16", pg. 155).

129. Contato metapterigoide e quadrado. (0) região anterior do metapterigoide igualmente em contato com mesopterigoide e quadrado; (1) metapterigoide com um amplo contato com o quadrado e um pequeno contato com o mesopterigoide. (Caráter "17", pg. 150).

Serrasalimidae

Mirande (2010)

130. Dentes da série interna do premaxilar. (0) molariformes; (1) com alinhamento em uma série reta ou com anteriormente com padrão côncavo das cúspides; (2) anteriormente côncava e com cúspides do mesmo padrão (Caráter 126).

131. Polimorfismo dos dentes da série interna do premaxilar. (0) ausente; (1) presente, com dois dentes mediais mais largos e usualmente separados dos demais por uma lacuna. (Caráter 131).
132. Estrias radiais direcionadas posteriormente da região articular do opérculo. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 169).
133. Comprimento da ponte medial óssea do opérculo. (0) 60% ou mais do comprimento do opérculo; (1) menos do que 50% do comprimento do opérculo. (Caráter 170).
133. Base lateral dos rastros branquiais do primeiro ceratobranquial. (0) estreito; (1) amplo e laminar ao menos nos rastros mais anteriores. (Caráter 199).
134. Costelas abdominais das vertebra caudais anteriores. (0) ausente; (1) presente, associada ao primeiro e ocasionalmente a segunda vértebra caudal. (Caráter 225).
135. Número de pterigióforos da dorsal. (0) 11 ou menos; (1) 12 ou mais. (Caráter 278).
136. Lamela óssea associada aos supraneurais. (0) ausente ou pequena; (1) mais larga do que o eixo primário dos supraneurais. (Caráter 282).
137. *Radii* nas escamas. (0) ausente ou reduzida em número; (1) presente em numerosas escamas. (Caráter 320).
138. Escamas pré-dorsais. (0) cobrindo completamente a região pré-dorsal; (1) deixando uma área nua anterior a nadadeira dorsal. (Caráter 325).
139. Serras ventrais. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 326).
140. Escamas cobrindo a base da nadadeira anal. (0) uma ou duas escamas cobrindo a base da nadadeira anal; (1) muitas séries cobrindo a base da nadadeira anal. (Caráter 237).
141. Manchas difusas sobre o flanco. (0) ausente; (1) presente, especialmente em espécimens jovens. (Caráter 346).

Parodontidae

(Mirande, 2009: 2010)

142. Posição do espinho esfenótico em relação ao hiomandibular. (0) alinhado com a margem anterior do hiomandibular; (1) deslocado anteriormente em relação a margem anterior do hiomandibular. (Caráter 11).
143. Margem dorsal do etmoide lateral. (0) alinhada; (1) situada obliquamente em vista dorsal, convergindo anteriormente. (Caráter 16).
144. Extensão anterior do frontal. (0) alcançando a margem posterior da abertura nasal; (1) estendendo-se entre as narinas, alcançando a metade do comprimento da abertura da narina. (Caráter 20).
145. Ossificação lateral cobrindo o nervo olfatório. (0) ausente; (1) presente, como uma expansão lateral do etmoide lateral. (Caráter 36).
146. Contato entre o supraorbital e o sexto infraorbital. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 71).
147. Margens da região dentada do maxilar. (0) bruscamente paralela; (1) divergindo dorsalmente. (Caráter 96).
148. Forma da denteição anterior final do dentário. (0) dentada e não comprimida anteriormente; (1) sem dentes e muito comprimida anteriormente. (Caráter 113).
149. Expansão anterior do interopérculo. (0) ultrapassando o braço horizontal do pré-opérculo; (1) não ultrapassando o braço horizontal do pré-opérculo. (Caráter 163).
150. Margem do primeiro raio da nadadeira peitoral em espécimens adultos. (0) não serrado; (1) conspicuamente serrado. (Caráter 230).

151. Margem posterior do cleitro. (0) com a concavidade não pronunciada ou ausente; (1) uma margem marcadamente côncava, quase formando um ângulo reto. (Caráter 235).
152. Limite anterior do espaço inter-ósseo. (0) formado pelo margem dorsal da lamela medial coracoide e margem dorsal do cleitro; (1) formado pelo margem dorsal da lamela medial coracoide e uma ponte óssea apenas nas margens ventral e dorsal do cleitro. (Caráter 242).
153. Posição ventral da margem do pós-temporal. (0) margens anterior e lateral ao epioccipital; (1) lateral ou posterior ao epioccipital. (Caráter 252).
154. Entalhe anterior do primeiro pterigióforo da anal. (0) ausente; (1) presente. (Caráter 292).

Gasteropelecidae

(Mirande, 2009: 2010)

155. Lamela ventral longitudinal do basioccipital. (0) pequena inclinação na margem posterior do basioccipital; (1) alcançando a margem posterior do crânio. (Caráter 2).
156. Articulação entre a região medial do etmoide lateral e o frontal ou mesetmóide. (0) ausente, etmoide lateral articulado principalmente com a lamela ventral divergente do mesetmóide; (1) articulação estendendo-se inteiramente a margem dorsal do etmoide lateral (Caráter 17).
157. Forma do orbitosfenoide. (0) Delgado, relativamente pequeno; (1) maciço, quase alcançando o parasfenoide ventralmente. (Caráter 37).
158. Superfície lateral do canal vertical do pré-opérculo, (0) canal descoberto e situado posteriormente a musculatura e aos infraorbitais; (1) coberto pela musculatura e/ou infraorbitais. (Caráter 81).
159. Forma do quadrado. (0) com a porção ventral mais larga do que a ântero-dorsal; (1) com a porção ântero-dorsal igual ou mais longa que a porção ventral. (Caráter 150).
160. Forma da porção anterior do ectopterigoide. (0) largo e amplamente articulado com o palatino e conectado ao neurocrânio por ligamentos; (1) delgado e articula-se somente pela margem lateral do palatino, faltando ligamentos ao neurocrânio. (Caráter 157).
161. Lamela óssea dorsal do quarto basibranquial. (0) presente; (1) ausente. (Caráter 185).
162. Desenvolvimento anterior do basi-hial. (0) amplamente estendido atrás da margem anterior dos hipo-hiais; (1) ligeiramente ultrapassando a margem anterior dos hipo-hiais. (Caráter 190).
163. Fileiras de rastros branquiais do primeiro ceratobranquial. (0) uma; (1) duas. (Caráter 192).
164. Desenvolvimento da lamella medial do coracoide. (0) não expandido; (1) expandido como uma quilha. (Caráter 238).
165. Primeiro pós-cleitro. (0) presente; (1) ausente. (Caráter 247).
166. *Myorhabdoi* dorsal. (0) ausente; (1) presente.
167. Posição dos epineurais anteriores. (0) laterais da quarta a quinta vértebras; (1) alcançando o crânio. (Caráter 274).
168. Posição da nadadeira anal. (0) posterior ou quase posterior a vertical que passa o último raio da nadadeira dorsal; (1) estendendo anteriormente ventral à nadadeira dorsal. (Caráter 284).

Apêndice 2: Matriz de dados por táxons. A ordem dos táxons apresentados na matriz de dados segue a topologia apresentada no cladograma de consenso estrito.

Cyprinus carpio

1101112111 0010010010 0001?10120 0000210101 ?20?010010 1011000101 0111100?00 0000001001
1000?01000 ?00000?011 000000100? ??00000000 0000000001 1000011000 0000/130?0 0001101010
011?0000

Chalceus erythrurus

0220220011 0012010000 1001101020 1003000100 0112101110 1010112101 0111111101 1111110011
1000211000 1000000011 0100001011 2100000000 0000000001 1000011000 0000000000 0010101011
10000000

Chalceus guaporensis

1110200111 0012010000 1011101020 1000200111 0112101110 1010112101 0111111101 1111110011
1000211000 1000000011 0100001011 2100000000 0000000001 1000011000 0000000000 0010101011
10000000

Schizodon nasutus

0220220001 0002010010 1101001121 1101010100 1200011010 1011000101 0000010011 1111110001
0001111000 1000000011 0000000100 1100000000 0000000001 1100011000 000000?1?0 0110101001
1?000000

Acestrorhynchus falcatus

1100200111 0102012000 1211110020 1102100210 0200011010 1011002101 0111110101 1111110000
?001210111 0111211100 1000001011 2101000000 0000000001 1100010000 01000101?0 0010100001
10000100

Agoniates halecinus

1001100101 0100010011 1001001121 1010000101 0001011010 1011012101 0111110101 1111110001
?001101000 1000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1100011000 000000010? 1010100011
10000100

Aphyocharax dentatus

0220220011 0102010010 1001000020 1210000010 0201011001 0100101010 0111110101 1111110001
?001111010 1000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1000011000 00100?0100 0010110001
10000000

Microschemobrycon callops

1010200001 0012010100 1011202011 1211000110 0101011001 0100101010 1111110101 1111110001
?00?111000 1000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1000011000 00000?0100 0010100101
10000000

Brycon orbygnianus

1100200111 0002011011 0011000120 0000200110 1102011010 1001012101 0111110101 1111110001
1001101000 1000000011 0000001011 2100000000 0000000001 1100011000 0000010000 0010100101
10000000

Triportheus nematurus

11011111?? 0100011000 1101001120 0110000111 1202011111 0011102001 0111111101 111111000?
?001101000 1000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1100011000 0000010000 0010100000
00100100

Charax leticiae

02202210?1 0002011000 1001?01020 1000000101 1200011101 0100111010 1111110001 1111110001
0001111000 0010010011 0/1000000011 1100000000 0000000001 1000011000 01000?0110 0010000001
10000001

Roeboexodon guyanensis

0220221011 0012011000 1001100021 0002000010 0201011001 0100111010 1111110101 1111110001
0001111100 0000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1000011000 00000?0100 0010000001
10000000

Exodon paradoxus

0220221111 0012011011 1211100020 0001000000 0201011001 0100111010 1111110101 1111110001
0001111000 0000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1000011000 00000?0100 0010000001
10000000

Roeboides descalvadensis

0220221011 0002011000 1100001110 0100000101 0201011001 0100111010 1111110101 1111110001
0001111000 0010010011 1000001001 1100000000 0000000000 1000011001 01000?0110 0010000001
10000001

Roeboides myersi

0220222011 0002010000 1001101020 1012000101 1201011001 0100111010 1111110101 1111110001
0001111000 0010010011 1000001001 1100000000 ?000000000 1000011001 01000?0110 0010000001
10000001

Roeboides prognathus

0220220011 0002011000 1001001110 0100000111 1201011001 0100111010 1111110101 1111110001
0001111000 0010010011 1000001001 1100000000 0000000000 1000011001 01000?0110 0010000001
10000001

Serrapinus notomelas

0220221010 0012010001 1201200020 0000110110 1201011001 0100011010 1111110101 1111110001
0001111000 1000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1000011000 00000?0100 0010000001
10000000

Cynodon gibbus

1010202101 1102110010 0111012221 0110001100 0201012010 1011012101 0111110011 1111110000
0001110111 0111211100 1000001001 1100000110 0000000001 0100010001 0000010110 0010100001
10101100

Heterocharax leptogrammus

1001112111 0110010101 1001200020 0201010110 1201011001 010010?011 1111110101 1111110001
0001111000 0010000011 1000001001 1100000000 0000000001 1000011000 00000?011? 0010000001
10000000

Iguanodectes spirulus

1010202101 0012010000 1201211020 0111100101 0201011010 1111002101 0111110101 1111110001
0001111000 1000000010 1000001001 1100000000 0000000001 1000010000 000000?100 1010100001
10000000

Rhoadsia altipinna

0020220011 0012010010 1001201121 1000010100 0201011001 0100111010 1111110101 1111110001
0001111000 1000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1000011000 00000?1100 0010000000
10000000

Salminus hilarii

0020220110 1002010002 1211010021 1002010110 0201011010 1011011101 0111110101 1111110001
1001101000 1000000011 0000001001 1100000000 0000000001 1100011000 0100010100 0010100101
10000000

Mimagoniates reocharis

0220220010 0012010000 1001201010 0010011110 0201011001 0001110010 1111110101 1111110001
0001111000 1000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1000011000 00?001010? ?010000000
10010001

Gymnocorymbus ternetzi

0220222011 0002010000 1001211021 1002100000 0201011001 0000111010 1111110101 1111110001
0001111000 1000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1000011101 00000??100 0010000000
10000000

Tetragonopterus chalcus

0220220111 0012011000 1211110021 1000110001 0201011001 0000111010 1111110001 1111110001
0001111000 1000000011 1000000011 1000000000 0000000001 1000011001 00000??100 0010000000
10000000

Astyanax altiparanae

1001110110 0000010000 1001101021 1000100200 0101011001 0000111010 1111110001 1111110001
0001111000 1000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1000011000 00000??100 0010000000
10000000

Astyanax jordani

1210212111 0000010000 1111211100 0200000100 1101011001 0000111010 1111110001 1111110001
0001111000 1000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1000011000 00000??100 0010000000
10000000

Moenkhausia sanctafilomenae

1101211010 0012012000 1011200020 001?000200 1201011001 0010111010 1111110001 1111110001
0001111000 1000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1000011000 00000?0100 0010000000
10000000

Oligosarcus pinto

1110202111 0002010010 1211100010 0002100210 1201011001 0000111010 1111110001 1111110000
0001211001 1100000011 1000000011 2100000000 0000000001 1000011000 0000000100 0010000000
10000000

Probolodus heterostomus

0221112110 0002010000 1211110010 0000100211 120?011001 0000111010 1111110001 1111110001
0001111000 0000000011 1000001001 1100000000 ?000000001 1000011000 0000000100 0010000000
10000000

Stygichthys typhlops

0220220?10 0112000010 1?11211200 1101000110 1101011001 0000111010 1111110001 1111110001
0001111000 1000000011 1000001001 1100000000 0000000001 1000011000 000000??00 0010000000
11000000

Caenotropus labyrinthicus

1101102111 0000010010 1001101010 110?200111 1200011010 111100?101 0000010011 1111110001
1000111000 1000000011 0010001101 1000000000 0000000001 1000011000 00000001?0 01?0101001
11000000

Citharinus latus

1010200111 1002010010 0001111120 0202000101 1200011010 111100?101 0111101000 0000001001
1000111000 1000000011 0000001011 1110000000 0000000001 1000011000 00000001?0 01?0101001
11000000

Characidium fasciatum

1010202001 0002010001 1001101010 0112100110 0200012010 1111002101 0111101101 1111110110
0111111000 1000000011 1100000001 1100000000 0000000001 1000011000 000000?101 1110100000
11000000

Boulengerella cuvieri

1010200110 0002010000 1001000010 0103000001 0200011010 1011002101 0111110111 1111110010
1001110000 1000000011 0111111101 1000000000 0000000001 1000011000 0000000??0 01?0101001
11000000

Steindachenerina brevipinna

1101100111 0011010010 1011000010 0000000200 1100011010 1011000101 0000001011 1111110001
1000211000 1000000010 0000001001 2001001000 1010000001 1100011000 000000?100 0110101001
11000000

Neolebias unifasciatus

0220222111 0002010001 1001?01020 0210200100 0200011010 1011000101 0111101000 0000001000
1000111000 1000000011 0000001001 1010000000 0000000001 1000001000 000030?00? 01?0101001
11000100

Hoplerithrynus unitaeniatus

0220220010 0102010100 1001101011 0101000001 0100012010 101100?101 0111110111 1111110010
0101110100 0000?00011 0111010100 1100000000 0010000001 1000011000 00000?0110 0?10101001
11000000

Carnegiella marthae

10102021?? 0102011102 1001200100 0110211110 1101011001 1011102101 0111110101 111111000?
?001111000 1000000011 0000001001 1100000000 0000000001 1000011000 00100?010/10 ???0010110
00111111

Hepsetus odoe

1111102111 0102010000 1001200020 0000000101 1201011010 101100?101 0111110111 1111110011
0001?11000 1000000011 0111110101 1000000000 0000000001 1000011000 00000?01?0 0???101001
11000000

Hemiodus sterni

0220220011 0012010010 1001000020 0001010201 1200012010 1011012101 0111101101 1111110001
?000211000 1000000011 1000001001 2111111111 1111111111 1000001000 0000000000 0010101001
11000000

Pyrrhulina australis

0220222011 0112011100 1201201020 0100000200 0201010010 101101?101 0111110111 1111110011
0001110100 0000000011 0101110100 1000000000 0000000001 0000011000 00000?0100 0000101001
11000010

Apareidon affinis

0220222010 1102011000 1001000020 0002000100 0200011010 1011002101 0111101?11 1111110011
?000211000 1010100011 0101011101 2000011000 0000000001 1000011000 0111110111 1101101001
11000000

Prochilodus lineatus

0020202110 1002011012 1011101120 0100000001 100?011010 1001000101 0000010011 1111110001
0000211000 1000000011 0000000001 2101000000 0000000001 1100011010 00000??1?0 0110101001
11000000

Acnodon normanii

1010202110 0012011002 1001000020 0000010001 0110111001 1001002101 0111110101 1111110001
0001111000 1000000000 0000001001 1100000000 0000000000 0111100111 100000??10 0010101001
11000000

Catoprion mento

1010202111 0012010010 1011100&10 2000020100 1011101110 0110010021 0101111101 0111111100
0100011110 0010000000 0000000010 0111100000 0000000000 0001111001 11100000?0 0000101010
0111000000

Serrasalmus maculatus

0220220110 0002010000 1001100120 0000000000 1211111101 1001002101 0111110101 1111110001
0001111000 1000000000 0000001001 1100000000 0000010000 0111100111 100000?100 0010001001
11000000

Utiaritchthys sennaebragai

0220222110 0012010000 1001000020 0002000000 1211111101 1001002101 0111110101 1111110001
0001111000 10000000000 0000010011 1000000000 0000000000 1111001111 00000?0100 0101010011
1000000

Gymnotus pantherinus

0220222001 0102101010 1001?00221 ?023001000 11??012010 1011002101 0111110101 1111110001
0001111000 1000??0?11 0000001001 1100000000 00000000?1 1000011000 00000??1?0 001?101001
11000000

Sternopygus macrurus

0220222101 0102100100 1001?00220 ?02?00100? 01??012010 1011002101 0111110101 1111110001
0001111000 1000??0?11 0000001001 1100000000 0000000001 1000011000 00000????0 001?101001
11000000

Pimelodus maculatus

1111112111 1101110101 1000?00211 0021000011 12?001?010 1011002101 0111110101 1111111001
0001111000 1000??0011 0000001001 1100000000 0000000001 1000011000 000?0????0 001?101001
11000000

Diplomystes mesembrinus

10011121?0 0101012101 0101?12210 0002200101 12?001?010 1011002101 0111110101 1111111001
0001111000 1000??0011 0000001001 1100000000 0000000001 1000011000 000?0????0 001?101001
11000000

Apêndice 3: Lista de sinapomorfias do Cladograma de Consenso Estrito pelos táxons examinado e pelos clados obtidos.

Cyprinus carpio

Sem autapomorfias

Caráter. 7: 2 --> 0

Caráter. 17: 0 --> 2

Caráter. 25: 0 --> 1

Caráter. 19: 0 --> 1

Caráter. 25: 2 --> 0

Caráter. 38: 1 --> 0

Chalceus erythrurus

Caráter. 34: 0 --> 3

Caráter. 31: 0 --> 1

Caráter. 33: 1 --> 0

Caráter. 34: 0 --> 2

Caráter. 61: 1 --> 0

Caráter. 90: 0 --> 1

Caráter. 150: 0 --> 1

Chalceus guaporensis

Caráter. 1: 0 --> 1

Caráter. 2: 2 --> 1

Caráter. 3: 2 --> 1

Caráter. 23: 0 --> 1

Caráter. 35: 0 --> 2

Caráter. 39: 0 --> 1

Caráter. 35: 0 --> 1

Caráter. 38: 1 --> 2

Caráter. 44: 2 --> 1

Caráter. 86: 1 --> 2

Caráter. 110: 0 --> 1

Caráter. 112: 1 --> 2

Caráter. 115: 0 --> 1

Caráter. 149: 0 --> 1

Microchemobrycon callops

Caráter. 9: 1 --> 0

Caráter. 23: 0 --> 1

Caráter. 27: 0 --> 2

Caráter. 29: 2 --> 1

Caráter. 30: 0 --> 1

Caráter. 42: 2 --> 1

Schizodon nasutus

Caráter. 7: 2 --> 0

Caráter. 8: 1 --> 0

Caráter. 9: 1 --> 0

Caráter. 22: 0 --> 1

Caráter. 30: 0 --> 1

Caráter. 31: 0 --> 1

Caráter. 34: 0 --> 1

Caráter. 36: 0 --> 1

Caráter. 85: 0 --> 1

Caráter. 109: 0 --> 1

Caráter. 111: 1 --> 0

Agoniates halecinus

Caráter. 4: 0 --> 1

Caráter. 5: 2 --> 1

Caráter. 9: 1 --> 0

Caráter. 14: 2 --> 0

Caráter. 27: 0 --> 1

Caráter. 39: 1 --> 0

Caráter. 40: 0 --> 1

Caráter. 42: 2 --> 0

Caráter. 154: 1 --> 0

Caráter. 160: 0 --> 1

Brycon orbygnianus

Caráter. 2: 0 --> 1

Caráter. 17: 0 --> 1

Caráter. 21: 1 --> 0

Caráter. 35: 0 --> 2

Caráter. 41: 0 --> 1

Caráter. 42: 2 --> 1

Caráter. 44: 1 --> 2

Caráter. 53: 1 --> 0

Caráter. 110: 0 --> 1

Caráter. 112: 1 --> 2

Caráter. 134: 0 --> 1

Caráter. 156: 1 --> 0

Acestrorhynchus falcatus

Caráter. 2: 0 --> 1

Aphyocharax dentatus

Caráter. 13: 1 --> 0

Triportheus nematurus

Caráter. 2: 0 --> 1
 Caráter. 4: 0 --> 1
 Caráter. 5: 2 --> 1
 Caráter. 6: 0 --> 1
 Caráter. 7: 2 --> 1
 Caráter. 14: 2 --> 0
 Caráter. 22: 0 --> 1
 Caráter. 27: 0 --> 1
 Caráter. 40: 0 --> 1
 Caráter. 44: 1 --> 2
 Caráter. 48: 0 --> 1
 Caráter. 51: 1 --> 0
 Caráter. 58: 1 --> 0
 Caráter. 68: 0 --> 1
 Caráter. 134: 0 --> 1
 Caráter. 156: 1 --> 0

Charax leticiae

Caráter. 43: 0 --> 1
 Caráter. 44: 2 --> 1
 Caráter. 48: 1 --> 0
 Caráter. 69: 1 --> 0
 Caráter. 108: 1 --> 0
 Caráter. 110: 0 --> 1

Roeboexodon guyanensis

Caráter. 30: 0 --> 1
 Caráter. 34: 0 --> 2
 Caráter. 89: 0 --> 1

Exodon paradoxus

Caráter. 8: 0 --> 1
 Caráter. 19: 0 --> 1

Caráter. 20: 0 --> 1

Caráter. 22: 0 --> 2

Caráter. 23: 0 --> 1

Caráter. 34: 0 --> 1

Roeboides descavadensis

Caráter. 22: 0 --> 1

Caráter. 24: 1 --> 0

Caráter. 41: 1 --> 0

Caráter. 43: 0 --> 1

Roeboides myersi

Caráter. 7: 1 --> 2

Caráter. 17: 1 --> 0

Caráter. 33: 0 --> 1

Caráter. 34: 0 --> 2

Roeboides prognathus

Caráter. 7: 1 --> 0

Caráter. 39: 0 --> 1

Serrapinus notomelas

Caráter. 20: 0 --> 1

Caráter. 22: 0 --> 2

Caráter. 35: 0 --> 1

Caráter. 41: 0 --> 1

Caráter. 55: 1 --> 0

Cynodon gibbus

Caráter. 9: 1 --> 0

Caráter. 11: 0 --> 1

Caráter. 15: 0 --> 1

Caráter. 19: 0 --> 1

Caráter. 21: 1 --> 0

Caráter. 27: 0 --> 2

Caráter. 28: 0 --> 2

Caráter. 30: 0 --> 1

Caráter. 37: 0 --> 1

Caráter. 39: 1 --> 0

Caráter. 47: 1 --> 2

Caráter. 56: 0 --> 1

Caráter. 69: 1 --> 0

Caráter. 70: 0 --> 1

Caráter. 119: 0 --> 1

Caráter. 120: 0 --> 1

Caráter. 137: 1 --> 0

Caráter. 146: 0 --> 1

Heterocharax leptogrammus

Caráter. 3: 1 --> 0

Caráter. 4: 0 --> 1

Caráter. 5: 2 --> 1

Caráter. 6: 0 --> 1

Caráter. 14: 2 --> 0

Caráter. 20: 0 --> 1

Caráter. 33: 1 --> 0

Caráter. 36: 0 --> 1

Caráter. 41: 0 --> 1

Caráter. 92: 1 --> 0

Caráter. 94: 0 --> 1

Caráter. 157: 0 --> 1

Caráter. 165: 1 --> 0

Caráter. 166: 0 --> 1

Iguanodectes spirulus

Caráter. 22: 0 --> 2

Caráter. 26: 0 --> 1

Caráter. 39: 1 --> 0

Caráter. 40: 0 --> 1
 Caráter. 43: 2 --> 1
 Caráter. 101: 1 --> 0
 Caráter. 143: 1 --> 0

Rhoadsia altipinna

Caráter. 2: 2 --> 0
 Caráter. 19: 0 --> 1
 Caráter. 28: 0 --> 1
 Caráter. 52: 0 --> 1

Salminus hilarii

Caráter. 1: 1 --> 0
 Caráter. 3: 0 --> 2
 Caráter. 6: 0 --> 2
 Caráter. 10: 1 --> 0
 Caráter. 11: 0 --> 1
 Caráter. 20: 1 --> 2
 Caráter. 22: 0 --> 2
 Caráter. 26: 0 --> 1
 Caráter. 28: 1 --> 0
 Caráter. 34: 0 --> 2
 Caráter. 36: 0 --> 1
 Caráter. 43: 2 --> 1
 Caráter. 57: 2 --> 1
 Caráter. 149: 0 --> 1

Mimagoniates reocharis

Caráter. 29: 2 --> 1
 Caráter. 33: 0 --> 1
 Caráter. 37: 0 --> 1
 Caráter. 54: 0 --> 1
 Caráter. 57: 1 --> 0
 Caráter. 154: 0 --> 1

Gymnocorymbus ternetzi

Caráter. 7: 0 --> 2
 Caráter. 13: 1 --> 0
 Caráter. 34: 0 --> 2
 Caráter. 144: 0 --> 1

Tetragonopterus chalcus

Caráter. 8: 0 --> 1
 Caráter. 17: 0 --> 1
 Caráter. 22: 0 --> 2
 Caráter. 23: 0 --> 1
 Caráter. 25: 2 --> 1
 Caráter. 27: 1 --> 0
 Caráter. 40: 0 --> 1
 Caráter. 69: 1 --> 0
 Caráter. 108: 1 --> 0
 Caráter. 110: 0 --> 1
 Caráter. 113: 1 --> 0

Astyanax altiparanae

Caráter. 2: 2 --> 0
 Caráter. 3: 2 --> 0
 Caráter. 4: 0 --> 1
 Caráter. 5: 2 --> 1
 Caráter. 14: 2 --> 0
 Caráter. 23: 1 --> 0
 Caráter. 25: 2 --> 1
 Caráter. 30: 0 --> 1
 Caráter. 31: 0 --> 1
 Caráter. 35: 0 --> 1
 Caráter. 41: 1 --> 0

Astyanax jordanii

Caráter. 3: 2 --> 1

Caráter. 7: 0 --> 2

Caráter. 10: 0 --> 1

Caráter. 14: 2 --> 0

Caráter. 22: 0 --> 1

Caráter. 26: 0 --> 1

Caráter. 28: 0 --> 1

Caráter. 29: 2 --> 0

Caráter. 32: 0 --> 2

Moenkhausia sanctaefilomenae

Caráter. 2: 2 --> 1
 Caráter. 3: 2 --> 0
 Caráter. 4: 0 --> 1
 Caráter. 7: 0 --> 1
 Caráter. 8: 1 --> 0
 Caráter. 17: 0 --> 2
 Caráter. 27: 1 --> 0
 Caráter. 33: 0 --> 1
 Caráter. 53: 0 --> 1

Oligosarcus pintoii

Caráter. 2: 2 --> 1
 Caráter. 3: 2 --> 1
 Caráter. 6: 1 --> 0
 Caráter. 10: 0 --> 1
 Caráter. 19: 0 --> 1
 Caráter. 34: 0 --> 2
 Caráter. 81: 1 --> 0
 Caráter. 86: 1 --> 2
 Caráter. 91: 0 --> 1
 Caráter. 93: 0 --> 1
 Caráter. 108: 1 --> 0
 Caráter. 110: 0 --> 1
 Caráter. 112: 1 --> 2

	Caráter 52: 0 --> 1	
<i>Probolodus heterostomus</i>	Caráter. 110: 0 --> 1	<i>Steindachenerina brevipinna</i>
Caráter. 1: 1 --> 0	Caráter. 156: 0 --> 1	Caráter. 7: 2 --> 0
Caráter. 4: 0 --> 1		Caráter. 13: 0 --> 1
Caráter. 5: 2 --> 1	<i>Characidium fasciatum</i>	Caráter. 23: 0 --> 1
Caráter. 26: 0 --> 1	Caráter. 8: 1 --> 0	Caráter. 27: 1 --> 0
Caráter. 40: 0 --> 1	Caráter. 20: 0 --> 1	Caráter. 38: 1 --> 2
Caráter. 92: 1 --> 0	Caráter. 25: 2 --> 1	Caráter. 42: 2 --> 1
	Caráter. 29: 2 --> 1	Caráter. 67: 1 --> 0
<i>Stygichthys typhlops</i>	Caráter. 34: 1 --> 2	Caráter. 86: 1 --> 2
Caráter. 1: 1 --> 0	Caráter 44: 2 --> 1	Caráter. 101: 1 --> 0
Caráter. 6: 1 --> 2	Caráter 47: 1 --> 0	Caráter. 112: 1 --> 2
Caráter. 12: 0 --> 1	Caráter. 67: 1 --> 0	Caráter. 115: 0 --> 1
Caráter. 16: 1 --> 0	Caráter. 68: 0 --> 1	Caráter. 118: 0 --> 1
Caráter. 19: 0 --> 1	Caráter. 79: 0 --> 1	Caráter. 122: 0 --> 1
Caráter. 26: 0 --> 1	Caráter. 80: 0 --> 1	Caráter. 124: 0 --> 1
Caráter. 28: 0 --> 2	Caráter. 81: 1 --> 0	
Caráter. 29: 2 --> 0	Caráter. 83: 0 --> 1	<i>Neolebias unifasciatus</i>
Caráter. 31: 0 --> 1	Caráter. 84: 0 --> 1	Caráter. 20: 0 --> 1
Caráter. 32: 0 --> 1	Caráter. 103: 0 --> 1	Caráter. 33: 0 --> 1
Caráter. 34: 0 --> 1	Caráter. 108: 1 --> 0	Caráter. 41: 1 --> 0
	Caráter. 159: 0 --> 1	Caráter. 81: 1 --> 0
<i>Caenotropus labyrinthicus</i>	Caráter. 161: 0 --> 1	Caráter. 113: 1 --> 0
Caráter. 31: 0 --> 1	Caráter. 163: 0 --> 1	Caráter. 142: 1 --> 0
Caráter. 35: 0 --> 2		
Caráter. 39: 0 --> 1	<i>Boulengerella cuvieri</i>	<i>Hoplerithrynus unitaeniatus</i>
Caráter 52: 0 --> 1	Caráter. 7: 2 --> 0	Caráter. 7: 2 --> 0
Caráter. 104: 0 --> 1	Caráter. 12: 1 --> 0	Caráter. 29: 2 --> 1
Caráter. 109: 0 --> 1	Caráter. 29: 2 --> 1	Caráter. 30: 0 --> 1
	Caráter. 34: 0 --> 3	Caráter. 34: 0 --> 1
<i>Citharinus latus</i>	Caráter. 81: 1 --> 0	Caráter. 40: 0 --> 1
Caráter. 7: 2 --> 0	Caráter. 82: 0 --> 1	Caráter. 42: 2 --> 1
Caráter. 11: 0 --> 1	Caráter. 88: 1 --> 0	Caráter. 81: 1 --> 0
Caráter. 34: 0 --> 2	Caráter. 163: 0 --> 1	Caráter. 83: 0 --> 1

Caráter. 104: 0 --> 1
Caráter. 113: 0 --> 1
Caráter. 124: 0 --> 1

Carnegiella marthae

Caráter. 18: 0 --> 1
Caráter. 20: 0 --> 2
Caráter. 23: 0 --> 2
Caráter. 25: 0 --> 2
Caráter. 29: 2 --> 0
Caráter. 35: 0 --> 2
Caráter. 36: 0 --> 1
Caráter. 37: 0 --> 1
Caráter. 42: 2 --> 1
Caráter. 43: 2 --> 1
Caráter. 49: 1 --> 0
Caráter. 102: 1 --> 0
Caráter. 138: 1 --> 0
Caráter. 150: 0 --> 1
Caráter. 153: 0 --> 1
Caráter. 165: 1 --> 0
Caráter. 167: 0 --> 1

Hepsetus odoe

Caráter. 2: 0 --> 1
Caráter. 4: 0 --> 1
Caráter. 5: 2 --> 1
Caráter. 41: 0 --> 1
Caráter. 43: 2 --> 1
Caráter. 44: 1 --> 2
Caráter. 108: 1 --> 0

Hemiodus sterni

Caráter. 34: 0 --> 1

Caráter. 36: 0 --> 1
Caráter. 38: 1 --> 2
Caráter. 47: 1 --> 0
Caráter. 67: 1 --> 0

Caráter. 102: 0 --> 1
Caráter. 114: 0 --> 1
Caráter. 115: 0 --> 1
Caráter. 116: 0 --> 1
Caráter. 117: 0 --> 1
Caráter. 118: 0 --> 1
Caráter. 119: 0 --> 1
Caráter. 120: 0 --> 1
Caráter. 121: 0 --> 1
Caráter. 122: 0 --> 1
Caráter. 123: 0 --> 1
Caráter. 124: 0 --> 1
Caráter. 125: 0 --> 1
Caráter. 126: 0 --> 1
Caráter. 127: 0 --> 1
Caráter. 128: 0 --> 1
Caráter. 129: 0 --> 1
Caráter. 130: 0 --> 1
Caráter. 142: 1 --> 0

Pyrrhulina australis

Caráter. 13: 0 --> 1
Caráter. 22: 0 --> 2
Caráter. 44: 1 --> 2
Caráter. 56: 0 --> 1
Caráter. 106: 0 --> 1
Caráter. 137: 1 --> 0

Apareidon affinis

Caráter. 11: 0 --> 1

Caráter. 34: 0 --> 2
Caráter. 67: 1 --> 0
Caráter. 68: 0 --> 1
Caráter. 85: 1 --> 0
Caráter. 86: 1 --> 2
Caráter. 94: 0 --> 1
Caráter. 96: 0 --> 1
Caráter. 112: 1 --> 2
Caráter. 117: 0 --> 1
Caráter. 118: 0 --> 1
Caráter. 148: 1 --> 0
Caráter. 149: 0 --> 1
Caráter. 150: 0 --> 1
Caráter. 151: 0 --> 1
Caráter. 152: 0 --> 1
Caráter. 158: 0 --> 1
Caráter. 159: 0 --> 1
Caráter. 160: 0 --> 1
Caráter. 164: 0 --> 1

Prochilodus lineatus

Caráter. 2: 2 --> 0
Caráter. 10: 1 --> 0
Caráter. 11: 0 --> 1
Caráter. 17: 0 --> 1
Caráter. 20: 0 --> 2
Caráter. 23: 0 --> 1
Caráter. 38: 1 --> 0
Caráter. 42: 2 --> 0
Caráter. 53: 1 --> 0
Caráter. 86: 1 --> 2
Caráter. 112: 1 --> 2
Caráter. 115: 0 --> 1
Caráter. 132: 1 --> 0

Caráter. 135: 0 --> 1

Caráter. 145: 0 --> 1

Acnodon normanii

Caráter. 17: 0 --> 1

Caráter. 20: 0 --> 2

Caráter. 40: 0 --> 1

Caráter. 41: 1 --> 0

Caráter. 157: 0 --> 1

Catoprion mento

Caráter. 19: 0 --> 1

Caráter. 23: 0 --> 1

Caráter. 34: 0 --> 2

Caráter. 39: 0 --> 1

Caráter. 43: 2 --> 1

Serrasalmus maculatus

Caráter. 7: 2 --> 0

Caráter. 28: 0 --> 1

Caráter. 127: 0 --> 1

Caráter. 156: 0 --> 1

Caráter. 165: 1 --> 0

Utiaritchthys sennaebragai

Caráter. 34: 0 --> 2

Caráter. 157: 0 --> 1

Gymnotus pantherinus

Caráter. 8: 1 --> 0

Caráter. 17: 0 --> 1

Caráter. 19: 0 --> 1

Caráter. 30: 0 --> 1

Sternopygus macrurus

Caráter. 18: 0 --> 1

Caráter. 41: 1 --> 0

Pimelodus maculatus

Caráter. 2: 0 --> 1

Caráter. 11: 0 --> 1

Caráter. 15: 0 --> 1

Caráter. 24: 1 --> 0

Caráter. 30: 0 --> 1

Caráter. 33: 0 --> 2

Caráter. 39: 0 --> 1

Diplomystes mesembrinus

Caráter. 3: 1 --> 0

Caráter. 10: 1 --> 0

Caráter. 17: 0 --> 2

Caráter. 21: 1 --> 0

Caráter. 22: 0 --> 1

Caráter. 26: 0 --> 1

Caráter. 27: 0 --> 2

Caráter. 35: 0 --> 2

Clado 53

Caráter. 32: 0 --> 1
 Caráter. 42: 1 --> 0
 Caráter. 43: 2 --> 1
 Caráter 43: 1 --> 0
 Caráter 44: 1 --> 3
 Caráter 45: 0 --> 1
 Caráter 46: 0 --> 1
 Caráter 48: 0 --> 1
 Caráter 54: 1 --> 0
 Caráter 55: 0 --> 1
 Caráter. 80: 0 --> 1
 Caráter. 103: 0 --> 1
 Caráter. 110: 0 --> 1

Clado 54

Caráter. 7: 2 --> 0
 Caráter 56: 0 --> 1
 Caráter. 86: 1 --> 2
 Caráter. 112: 1 --> 2

Clado 55

Caráter 57: 0 --> 1
 Caráter. 69: 0 --> 1
 Caráter. 161: 1 --> 0

Clado 56

Caráter. 67: 0 --> 1
 Caráter. 71: 0 --> 1
 Caráter. 72: 0 --> 1
 Caráter. 73: 0 --> 1
 Caráter. 74: 0 --> 1
 Caráter. 75: 0 --> 1
 Caráter. 76: 0 --> 1

Caráter. 77: 0 --> 1
 Caráter. 78: 1 --> 0

Clado 57

Caráter. 1: 1 --> 0
 Caráter. 21: 0 --> 1
 Caráter. 26: 1 --> 0
 Caráter. 28: 1 --> 0

Clado 58

Sem sinapomorfias

Clado 59

Caráter. 28: 0 --> 1
 Caráter. 82: 1 --> 0
 Caráter. 108: 1 --> 0

Clado 60

Caráter. 64: 1 --> 0
 Caráter. 65: 1 --> 0
 Caráter. 66: 1 --> 0
 Caráter. 70: 0 --> 1
 Caráter. 156: 0 --> 1

Clado 61

Caráter. 23: 0 --> 1
 Caráter. 26: 0 --> 1
 Caráter. 43: 2 --> 1
 Caráter. 81: 1 --> 0
 Caráter. 88: 1 --> 0
 Caráter. 89: 0 --> 1
 Caráter. 90: 0 --> 1
 Caráter. 91: 0 --> 1
 Caráter. 92: 1 --> 0

Caráter. 93: 0 --> 1
 Caráter. 94: 0 --> 1
 Caráter. 95: 0 --> 1
 Caráter. 96: 0 --> 2
 Caráter. 97: 0 --> 1
 Caráter. 98: 0 --> 1
 Caráter. 99: 0 --> 1
 Caráter. 100: 1 --> 0
 Caráter. 101: 1 --> 0
 Caráter. 143: 1 --> 0
 Caráter. 158: 0 --> 2

Clado 62

Caráter. 138: 0 --> 1
 Caráter. 154: 0 --> 1

Clado 63

Caráter. 33: 0 --> 1
 Caráter. 39: 0 --> 1
 Caráter 44: 1 --> 2
 Caráter. 102: 0 --> 1
 Caráter. 168: 1 --> 0
 Caráter. 176: 1 --> 0

Clado 64

Caráter. 41: 1 --> 0

Clado 65

Caráter. 1: 0 --> 1
 Caráter. 2: 2 --> 0
 Caráter. 3: 2 --> 1

Clado 66

Caráter. 12: 0 --> 1
 Caráter. 156: 0 --> 1

Clado 67

Caráter. 82: 1 --> 0
 Caráter. 85: 0 --> 1
 Caráter. 163: 1 --> 0

Clado 68

Caráter. 7: 2 --> 0
 Caráter. 20: 0 --> 1
 Caráter. 32: 1 --> 0
 Caráter. 56: 0 --> 1

Clado 69

Caráter. 28: 0 --> 1

Clado 70

Caráter. 1: 1 --> 0
 Caráter. 2: 0 --> 2
 Caráter. 3: 1 --> 2
 Caráter. 6: 0 --> 2
 Caráter. 34: 1 --> 0

Clado 71

Caráter. 7: 2 --> 0
 Caráter. 8: 1 --> 0
 Caráter. 60: 1 --> 0

Clado 72

Caráter. 32: 1 --> 2
 Caráter. 49: 1 --> 0
 Caráter. 50: 0 --> 1
 Caráter. 52: 1 --> 0
 Caráter. 53: 1 --> 0
 Caráter. 54: 1 --> 0

Caráter. 55: 0 --> 1

Caráter. 58: 1 --> 0

Caráter. 59: 0 --> 1

Caráter. 61: 0 --> 1

Caráter. 131: 0 --> 1

Caráter. 132: 1 --> 0

Clado 73

Caráter. 34: 0 --> 1
 Caráter. 52: 0 --> 1

Clado 74

Caráter. 12: 1 --> 0
 Caráter. 23: 0 --> 1
 Caráter. 33: 1 --> 0
 Caráter. 102: 1 --> 0

Clado 75

Caráter. 17: 0 --> 1
 Caráter. 41: 0 --> 1
 Caráter. 50: 0 --> 1
 Caráter. 55: 0 --> 1
 Caráter. 131: 0 --> 1
 Caráter. 166: 0 --> 1

Clado 76

Caráter. 13: 1 --> 0
 Caráter. 27: 0 --> 1
 Caráter. 40: 0 --> 1
 Caráter. 41: 0 --> 1
 Caráter. 94: 0 --> 1
 Caráter. 97: 0 --> 1
 Caráter. 149: 0 --> 1
 Caráter. 157: 0 --> 1

Clado 77

Caráter. 39: 1 --> 0

Clado 78

Caráter. 17: 0 --> 1
 Caráter. 25: 2 --> 1
 Caráter. 43: 2 --> 0
 Caráter. 92: 1 --> 0

Clado 79

Caráter. 32: 2 --> 0
 Caráter. 33: 1 --> 0
 Caráter. 56: 0 --> 1
 Caráter. 165: 1 --> 0
 Caráter. 166: 0 --> 1

Clado 80

Caráter. 25: 1 --> 0
 Caráter. 28: 0 --> 1
 Caráter. 29: 2 --> 1
 Caráter. 32: 0 --> 1

Clado 81

Caráter. 136: 1 --> 0
 Caráter. 146: 0 --> 1

Clado 82

Caráter. 9: 1 --> 0
 Caráter. 27: 0 --> 1
 Caráter. 35: 0 --> 1
 Caráter. 160: 0 --> 1

Clado 83

Caráter. 30: 0 --> 1
Caráter. 31: 0 --> 1

Clado 84

Caráter. 27: 0 --> 1
Caráter 52: 1 --> 0

Clado 85

Caráter. 25: 0 --> 1
Caráter. 34: 0 --> 1
Caráter. 37: 1 --> 0
Caráter. 145: 0 --> 1

Clado 86

Caráter. 1: 0 --> 1
Caráter. 6: 2 --> 1
Caráter. 8: 0 --> 1
Caráter. 23: 0 --> 1
Caráter. 41: 0 --> 1
Caráter. 69: 1 --> 0

Clado 87

Caráter. 7: 0 --> 2
Caráter. 22: 0 --> 2
Caráter. 25: 2 --> 1
Caráter. 27: 1 --> 0
Caráter. 29: 2 --> 1
Caráter. 35: 0 --> 1

Clado 88

Caráter. 1: 0 --> 1
Caráter. 2: 2 --> 1
Caráter. 3: 2 --> 0
Caráter. 4: 0 --> 1

Caráter. 5: 2 --> 1
Caráter. 29: 2 --> 1
Caráter. 113: 1 --> 0

Clado 89

Caráter. 40: 0 --> 1
Caráter. 104: 0 --> 1
Caráter. 106: 0 --> 1

Clado 90

Caráter. 70: 0 --> 1
Caráter. 80: 0 --> 1
Caráter. 103: 0 --> 1
Caráter. 105: 0 --> 1
Caráter. 107: 0 --> 1
Caráter. 109: 0 --> 1
Caráter. 113: 1 --> 0

Clado 91

Caráter. 18: 0 --> 1
Caráter. 27: 0 --> 1
Caráter. 88: 1 --> 0
Caráter. 89: 0 --> 1
Caráter. 92: 1 --> 0
Caráter. 108: 1 --> 0
Caráter. 111: 1 --> 0

Clado 92

Caráter. 1: 1 --> 0
Caráter. 2: 0 --> 2
Caráter. 3: 1 --> 2
Caráter. 8: 1 --> 0
Caráter. 43: 2 --> 0
Caráter. 153: 0 --> 1

Clado 93

Caráter. 1: 0 --> 1
Caráter. 2: 2 --> 0
Caráter. 3: 2 --> 1
Caráter. 36: 0 --> 1
Caráter. 42: 2 --> 1

Clado 94

Caráter 43: 1 --> 0
Caráter 45: 0 --> 1
Caráter 49: 1 --> 0
Caráter 50: 0 --> 1
Caráter 53: 1 --> 0
Caráter. 100: 1 --> 0
Caráter. 101: 1 --> 0
Caráter. 131: 0 --> 1
Caráter. 132: 1 --> 0
Caráter. 133: 1 --> 0
Caráter. 134: 0 --> 1
Caráter. 135: 0 --> 1
Caráter. 136: 1 --> 0
Caráter. 137: 1 --> 0
Caráter. 138: 0 --> 1
Caráter. 139: 0 --> 1
Caráter. 140: 0 --> 1
Caráter. 141: 0 --> 1
Caráter. 142: 1 --> 0
Caráter. 143: 1 --> 0
Caráter. 144: 0 --> 1
Caráter. 145: 0 --> 1
Caráter. 146: 0 --> 1
Caráter. 147: 0 --> 1
Caráter. 166: 0 --> 1

Clado 95

Caráter 44: 1 --> 2

Caráter 48: 0 --> 1

Clado 96

Caráter. 9: 1 --> 0

Caráter. 15: 0 --> 1

Caráter. 16: 1 --> 0

Caráter. 33: 0 --> 2

Caráter. 37: 0 --> 1

Caráter. 42: 2 --> 1

Caráter 47: 1 --> 0

Clado 97

Caráter. 4: 0 --> 1

Caráter. 5: 2 --> 1

Caráter. 14: 2 --> 1

Caráter. 18: 0 --> 1

Caráter. 20: 0 --> 1

Caráter. 29: 2 --> 1

Caráter. 40: 0 --> 1

Caráter. 43: 2 --> 1

Caráter. 78: 0 --> 1