

**Estudo da musculatura dorsal dos arcos branquiais de
Characiformes (Teleostei: Ostariophysi): diversidade
morfológica e significado filogenético**

Study of the dorsal musculature of the branchial arch of the Characiformes (Teleostei:
Ostariophysi): morphologic diversity and phylogenetic significance

André Luis da Silva Casas

São Paulo

2012

Abstract

In the present study the anatomy of the dorsal gill-arch muscles of 70 species, comprising 64 genera, representing all currently recognized families of the Characiformes was examined in detail. A total of 22 muscles were described and documented for each examined species, and based on the variation observed 33 characters of the dorsal musculature of the gill arch were proposed. Overall, many of the observed character states are widely distributed across species in different families, and in many instances they vary within a single family, and a smaller number of character states restricted to a few taxa. A phylogenetic analysis including only characters derived from the dorsal gill-arch musculature resulted in 18829 most parsimonious cladograms (157 steps, CI=16 RI=34), with a poorly resolved strict consensus, due not only to the reduced number of characters relative to the number of taxa, but also to the high level of incongruence in the distribution of character states. However, the discussion of the variation observed in this anatomical complex, in the context of hypotheses available in the literature about phylogenetic relationships within the Characiformes, highlights the presence of various character states from the dorsal gill arch muscles that corroborate hypotheses based on different character complexes, at various supraespecific levels within the order.

Resumo

No presente estudo foi examinado em detalhe a anatomia da musculatura dorsal dos arcos branquiais de 70 espécies, pertencentes a 64 gêneros, representando todas as famílias atualmente reconhecidas de Characiformes. Um total de 22 músculos foram descritos e documentados para cada espécie examinada, e com base nas variações observadas foram propostos 33 caracteres exclusivos da musculatura dorsal dos arcos branquiais. De modo geral, muitos dos estados de caracteres observados estão amplamente distribuídos em espécies representantes de diversas famílias, variando muitas vezes em representantes da mesma família, com um número menor de caracteres restritos a alguns táxons. Uma análise filogenética incluindo apenas os caracteres de musculatura dorsal dos arcos branquiais resultou em 18829 cladogramas igualmente mais parcimoniosos (157 passos, IC=16 IR=34) com consenso estrito muito pouco resolvido devido não só ao reduzido número de caracteres em relação ao número de táxons, mas também há grande incongruência na distribuição dos estados de caracteres. Contudo, a discussão da variação observada neste complexo anatômico, em um contexto filogenético, tomando por base hipóteses já disponíveis na literatura sobre relações de parentesco na ordem Characiformes evidencia a presença de caracteres que corroboram a hipóteses baseadas em outros complexos de caracteres, em diversos níveis supraespecíficos.

1. Introdução

Os peixes ósseos pertencentes ao táxon Teleostei constituem o maior grupo de vertebrados existente, estando amplamente distribuídos em diversos ambientes, com representantes marinhos e dulcícolas compreendendo aproximadamente 50% das espécies descritas para todos os vertebrados (Nelson, 2006). Dentre eles, os Otophysi são um dos táxons mais especiosos representando aproximadamente 75% da fauna recente de peixes de água doce do mundo que são diagnosticados pela presença do aparelho de Weber, e incluem as Ordens Cypriniformes, Characiformes, Siluriformes e Gymnotiformes (Fink e Fink 1981 e 1996).

Os Characiformes são um dos táxons mais morfológicamente diversos entre os Otophysi (Vari, 1998) e seus representantes atuais estão restritos às águas doces dos continentes africano e americano compreendendo 18 famílias, 270 gêneros e 1674 espécies (Nelson, 2006). Os membros africanos dessa ordem compreendem três linhagens: os citarinoídeos, os alestídeos e os hepsetídeos totalizando aproximadamente 209 espécies (Nelson, 2006). Os representantes neotropicais totalizam aproximadamente 80% das espécies de Characiformes descritas (Gery, 1977), com 13 famílias reconhecidas no estudo morfológico de Mirande (2010) e 24 no estudo molecular de Oliveira et al (2011).

Os trabalhos anatômicos de Weitzman (1954, 1960, 1962), e o de Roberts (1969) constituem um marco importante a partir do qual estudos subsequentes sobre sistemática de Characiformes passaram a enfatizar estudos morfológicos detalhados (principalmente osteológicos) e a incluir um maior número de táxons examinados dentro de um contexto comparativo (Vari, 1998:117). Estudos anatômicos a partir de então passaram a ser associados a nascente metodologia da sistemática filogenética, que define os táxons com base em caracteres derivados compartilhados, o que acarretou

num grande avanço do conhecimento sobre as relações filogenéticas na Ordem nos últimos 40 anos (Vari, 1979, 1983 e 1995; Fink e Fink, 1981 e 1996; Buckup, 1998; Lucena e Menezes, 1998).

Vari (1998) e Buckup (1998) resumem o conhecimento acumulado sobre a sistemática de Characiformes até o final do século XX. Em particular, Buckup (1998) ressalta a falta de uma hipótese de relações filogenéticas para Characiformes que sirva de base para estudos de sistemática na Ordem, pois a maioria desses estudos era voltada para demonstrar o monofiletismo de táxons menos inclusivos, sem propor hipóteses de relações entre famílias. Trabalhos voltados para a elucidação de relações supra familiares em Characiformes eram restritos a poucas famílias, destacando-se os trabalhos de Vari (1979, 1983 e 1995) e Lucena e Menezes (1998). Em 1979 Vari propôs uma hipótese de relações entre as famílias africanas Citharinidae e Distichodontidae, que formam uma unidade monofilética, posteriormente corroborada por Fink e Fink (1981) que estabeleceram essas famílias como o grupo irmão de todos os outros Characiformes. Vari (1983) estabeleceu uma hipótese de relacionamento filogenético entre quatro famílias neotropicais: Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae e Chilodontidae, agrupando-as em uma unidade monofilética. Posteriormente Buckup (1998) denominou esse táxon como superfamília Anostomoidea.

As famílias neotropicais Ctenoluciidae, Erytrinidae, Hepsetidae e Lebiasinidae formam a superfamília Erythrinioidea (Buckup 1998), uma unidade monofilética proposta por Vari (1995), baseando-se em três sinapomorfias osteológicas e uma relacionada à posição das escamas em relação ao espinho supraoccipital, que corroborou a hipótese anterior de Fink e Fink (1981). Em sua análise Buckup (1998) estabelece o mesmo agrupamento proposto por Vari (1995) e propõe Acestrorhynchidae como grupo

irmão de Erythrinioidea, sem ter incluído em sua análise exemplares de Cynodontinae. Finalmente o estudo de Lucena e Menezes (1998) propõe a família Acestrorhynchidae como grupo irmão da família Cynodontidae, diferentemente da hipótese proposta por Buckup (1998).

Na última década, estudos morfológicos têm contribuído com novas informações sobre a sistemática de Characiformes em diversos níveis taxonômicos (Zanata, 2000; Moreira, 2002; Castro e Vari, 2004; Zanata e Vari, 2005; Lima, 2006; Netto-Ferreira, 2006; Toledo-Piza, 2000 e 2007; Ingenito, 2008; Sidlauskas e Vari, 2008, Datovo e Castro, 2012 e Mattox e Toledo-Piza, 2012). A questão do monofiletismo da família Characidae, a mais diversificada da Ordem com cerca de 1000 espécies incluídas em 165 gêneros (Nelson, 2006) e de suas relações com os demais Characiformes foi abordada recentemente por Mirande (2009 e 2010) que examinou 160 espécies e 360 caracteres morfológicos. O estudo deste autor corroborou o monofiletismo de Characidae com base em sete sinapomorfias. Sua análise estabeleceu a família Serrasalminidae e incluiu Acestrorhynchidae e Cynodontidae em Characidae. *Engraulisoma taeniatum* foi transferido de Characidae para Gasteropelecidae. Uma nova subfamília de Characidae foi proposta: Heterocharacinae, posteriormente redefinida por Mattox e Toledo-Piza (2012) incluindo *Gnathocharax* na base; e as subfamílias Aphyocharacinae, Aphyoditeinae, Characinae e Gymnocharacinae. Mirande (2010) tentou incluir a maioria dos gêneros *incertae sedis* em um clado diagnosticado.

O estudo de Buckup (1998) que em uma tentativa de posicionar filogeneticamente a subfamília Characidiinae, realizou uma análise com representantes de 16 famílias, representando a primeira análise cladística de Characiformes num contexto mais abrangente somado ao estudo molecular de Calcagnotto et al (2005) e a tese de Moreira (2007), que incluiu 97 táxons e 410 caracteres morfológicos, são as principais tentativas

em se compreender as relações em Characiformes como um todo. As hipóteses resultantes destes estudos corroboram muitas hipóteses previamente propostas para alguns táxons, assim como sugerem novos agrupamentos, alguns conflitantes com hipóteses prévias, outros representando hipóteses inéditas. Esse cenário sugere que as tentativas em se compreender as relações na Ordem não foram esgotadas possibilitando que futuras análises, morfológicas ou moleculares, possam ser realizadas para um melhor entendimento das relações em Characiformes.

Os estudos da anatomia dos peixes vêm se mostrando uma ferramenta importante para o entendimento das relações entre diversos táxons, mas exames restritos à anatomia dos arcos branquiais como fonte de informações taxonômicas ganharam importância a partir dos trabalhos de Nelson (1968 e 1969) sobre os arcos branquiais de *Acanthodes* e posteriormente sobre a utilização de informações anatômicas dessas estruturas para a compreensão da filogenia dos peixes, destacando a importância desse complexo de caracteres para o entendimento da história evolutiva dos gnatostomados, com especial ênfase aos peixes Teleostomi. Os elementos estruturais que formam os arcos branquiais dos peixes são derivados dos arcos viscerais, formando o *viscerocranium*: o primeiro arco visceral dando origem ao arco mandibular, o segundo arco visceral aos elementos do arco hioide e os cinco arcos viscerais subsequentes aos arcos branquiais (Harder, 1975). O arco mandibular recebe inervação do nervo trigêmeo e o arco hioide do nervo facial. O primeiro arco branquial é inervado pelo nervo glossofaríngeo (IX) e os arcos branquiais posteriores pelo nervo vago (X). A musculatura associada a esses arcos recebem fibras motoras dos nervos IX e X (Allis, 1897; Nakae e Sasaki, 2008).

A sustentação do aparato branquial é realizada pelo esqueleto branquial que é formado por componentes endocondrais e dérmicos (Patterson, 1977): o endoesqueleto, derivado de componentes endocondrais, é formado pelos ossos e cartilagens que

sustentam a faringe e os filamentos branquiais. Normalmente nos peixes gnatostomados existe uma série de cinco arcos, cada um composto por vários ossos e cartilagens, pares ou não, arranjados em uma forma de anel ao redor do lúmen da faringe (Nelson, 1968) que podem ser convenientemente divididos em partes ventral e dorsal. Na parte ventral ocorrem os elementos pares ceratobranquial e hipobranquial e um elemento ímpar basibranquial. Na parte dorsal ocorrem apenas elementos pares epibranquial e faringobranquial (Nelson, 1969; Harder, 1975). Sobre as estruturas do endoesqueleto podem ocorrer elementos dérmicos tais como escamas placóides, placas de dentes e rastros branquiais. Entre os peixes Teleostomi recentes, os elementos dérmicos variam grandemente entre as espécies. As estruturas mais estáveis de origem dérmica parecem ser as placas de dentes associadas aos basibranquiais, ao quinto ceratobranquial e aos faringobranquiais (Nelson, 1968 e 1969).

Alguns autores estudaram a variação anatômica dessas estruturas em alguns táxons e propuseram sinapomorfias em diversos níveis em Teleostei. Nelson (1969) afirma que esse táxon é único entre os peixes, a apresentar placas de dentes dérmicos associadas aos faringobranquiais dos arcos dois, três e quatro. Segundo o autor, do ponto de vista das estruturas dos arcos branquiais, esse táxon é o mais bem definido entre os grandes grupos de peixes (Nelson, 1969:528). Estudos posteriores ressaltaram a importância das maxilas faríngeas (Rosen, 1973) para a compreensão dos mecanismos de alimentação e para a taxonomia do grupo: Nos Teleostei basais as placas de dentes dérmicos são pobremente conectadas aos elementos do endoesqueleto dos arcos branquiais, condição não encontrada em Clupeocephala que apresenta como uma de suas sinapomorfias as placas de dentes faríngeos dorsais completamente fundidas aos elementos do endoesqueleto e uma única placa de dentes fundida ao ceratobranquial 5 (Lauder e Liem, 1983). Essas estruturas estão diretamente relacionadas à manipulação,

processamento e direcionamento do alimento para o esôfago, pois as maxilas (dentário, maxilar e pré maxilar) estão envolvidas no mecanismo de sucção inercial presente na maioria dos Teleostei (Lauder e Liem, 1983).

Nos Characiformes a descrição osteológica de *Brycon meeki* realizada por Weitzman (1962) estabeleceu um padrão para o reconhecimento das estruturas dos arcos branquiais nesse táxon e contribuiu posteriormente para a compreensão de especializações presentes em outras espécies da Ordem. Vari (1979) propõe como sinapomorfias de Citharinidae e Distichodontidae as seguintes estruturas relacionados aos arcos branquiais: fusão das placas de dentes dorsais dos faringobranquiais 4 e 5, perda do faringobranquial 1, alongamento do faringobranquial 2 e 3, presença de órgãos epibranquiais em Citharinidae, e perda secundária dessas estruturas em Distichodontidae. Posteriormente Vari (1983) estabelece o monofiletismo em Anostomoidea propondo duas sinapomorfias restritas as estruturas dorsais arcos branquiais: eliminação do contato direto entre as placas de dentes faríngeos quatro e cinco e ausência de dentes dérmicos na placa de dentes faríngeos quatro. O autor propõe o táxon formado pelas famílias Curimatidae e Prochilodontidae com base em oito sinapomorfias observadas na parte dorsal dos arcos branquiais, sendo uma delas a presença de órgãos epibranquiais musculares. As famílias Chilodontidae e Anostomidae também formam um agrupamento monofilético baseado em oito sinapomorfias provenientes dos arcos branquiais, uma das quais exclusivamente relacionadas aos músculos oblíquos dorsais (Vari, 1983).

Não só as estruturas osteológicas dos arcos branquiais têm mostrado importância para a compreensão das relações em Teleostei. A musculatura associada a essas estruturas veem se mostrando uma fonte promissora de caracteres, como por exemplo, o músculo retrator dorsal (RD), uma das estruturas mais importantes para a compreensão

das relações em Teleostei (Lauder, 1982), Johnson (1992) propõe que o RD é a única sinapomorfia neste nível sendo posteriormente corroborada como uma das sinapomorfias de Neoteleostei (Wiley e Johnson, 2010), sendo esta uma das maiores inovações estruturais na evolução desse táxon. O RD é um músculo pareado bilateralmente que frequentemente conecta os elementos faringobranquiais posteriores à coluna vertebral (Winterbottom, 1974), e está associado aos mecanismos de movimentação das maxilas faríngeas, aumentando o controle sobre a manipulação e mastigação do alimento na faringe (Lauder e Liem, 1983). Em resumo a consolidação das placas de dentes faríngeos aos elementos do endoesqueleto em Clupeocephala, a presença do RD nos Neoteleostei e a origem do músculo *pharyngochoydeus* no *uruhyal* em Ctenosquamata refletem o aumento da versatilidade funcional dos elementos osteológicos e miológicos na evolução de Teleostei (Lauder, 1982).

Os músculos dorsais dos arcos branquiais dos Teleostei foram abordados por Winterbottom (1974), o autor propôs uma nomenclatura para todos os músculos esqueléticos estriados desse táxon, que passou a ser referencial em estudos subsequentes. Segundo o autor essa musculatura pode ser diferenciada entre músculos extrínsecos e intrínsecos aos arcos branquiais. Os primeiros são formados pelos músculos levantadores e retratores que conectam os arcos branquiais ao crânio e a coluna vertebral. Os últimos são representados pelos músculos que apresentam origem e inserção em estruturas exclusivas dos arcos branquiais. Apenas os músculos dorsais dos arcos branquiais de *Brycon guatemalensis*, em um universo de aproximadamente 1700 espécies de Characiformes, foi representado em uma ilustração em vista lateral por Winterbottom (1974), deixando dúvidas quanto à topografia e descrição anatômica dos mesmos.

Recentemente, um trabalho sobre musculatura dos arcos branquiais dos peixes Teleostomi, com especial referência aos Actinopterygii abriu novas perspectivas no estudo deste complexo de caracteres (Springer e Johnson, 2004). Estes autores examinaram a musculatura dorsal dos arcos branquiais de representantes de 200 famílias e 400 espécies de peixes ósseos, num total de 500 espécimes examinados. O trabalho destes autores contribuiu para elucidar várias questões de homologia e resultou na elaboração de uma nova nomenclatura para os músculos dorsais dos arcos branquiais. Acima de tudo, o estudo revelou uma grande diversidade morfológica neste complexo de caracteres, tendo servido de base para uma análise filogenética que incluiu 168 táxons representantes de 147 famílias de Acanthomorpha e 56 caracteres de musculatura e osteologia dos quais 36 são restritos aos músculos dorsais dos arcos branquiais (Springer e Orrell, 2004). Esses caracteres foram amplamente baseados em dados sobre a topografia e forma dos músculos levantadores, especialmente a posição de inserção, dos músculos oblíquos e alguns músculos transversos. A análise de Springer e Orrel (2004) resultou em algumas hipóteses nunca antes propostas e os autores ressaltaram que algumas destas deveriam ser fortemente consideradas. Apenas após o estudo de Springer e Johnson (2004) foi possível ter uma compreensão das variações nos músculos dorsais dos arcos branquiais em Teleostei e da sua importância como fonte de caracteres para futuros estudos filogenéticos como o realizado recentemente por Grey e Mabee (2012) em Catostomidae, que constatou grande variação nos músculos dorsais dos arcos branquiais entre as famílias Catostomidae e Cyprinidae, dos Cypriniformes.

Dada à abrangência taxonômica do estudo de Springer e Johnson (2004), a representatividade de vários táxons foi obviamente pequena, sendo que apenas três espécies de Characiformes (*Brycon guatemalensis*, *Brycon melanopterus* e *Xenocharax*

spilurus), dentre as mais de 1600 espécies válidas na Ordem, foram examinadas. Springer e Johnson (2004:3) reconhecem esta deficiência e enfatizam que qualquer um dos táxons poderia por si só ser objeto de um estudo independente.

Diante da grande diversidade de espécies e conseqüentemente da grande diversidade morfológica dos Characiformes, o presente estudo pretende ampliar o estudo de Springer e Johnson (2004) para os representantes da Ordem com os objetivos de investigar a diversidade morfológica dos músculos dorsais dos arcos branquiais e analisar o significado filogenético dessas variações nos músculos extrínsecos que compreendem os músculos levantadores externos (Le) e internos (Li), e nos músculos intrínsecos que compreendem os músculos oblíquos (Od), adutores (Ad), transversos e um músculo esfíncter, que podem compor esse complexo de caracteres.

2. Discussão/Conclusão

A discussão dos caracteres dos músculos dorsais dos arcos branquiais de Characiformes, embasada nas hipóteses de relacionamento filogenético disponíveis na literatura para a ordem demonstrou que mesmo com poucas variações nesse complexo de caracteres foi possível corroborar hipóteses prévias, amplamente baseadas na análise de caracteres osteológicos, em diversos níveis taxonômicos. Após a discussão é possível visualizar que os caracteres provenientes da musculatura dorsal dos arcos branquiais possa ser analisada em futuros estudos de abrangência taxonômica mais restrita.

6. Referências bibliográficas

Aguilera, O. 1987. Musculatura de los arcos branquiales, arco hioideo y opérculo em peces Sciaenidae del Atlantico Oeste y Rios de America. Revista Brasileira de Zoologia 4 (2): 89-103.

- Allis, E. P. Jr, 1897. The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*. *Journal of Morphology*, 12(3): 487-772.
- Buckup, P. A. 1998. Relationships of Characidiinae and phylogeny of characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi), p. 123-144. In: L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. Lucena & C. A. Lucena. (Ed.). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, 603 p.
- Calcagnotto, D., S. A. Schaefer & R. DeSalle. 2005. Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36: 135-153.
- Castro, R. M. C & M. M. C. Castro. 1987. Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Série Zoologia* 3 (1): 25-32.
- Castro, R. M. C. & R. P. Vari. 2004. Detritivores of the South American Fish Family Prochilodontidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): A Phylogenetic and Revisionary Study. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 622: 1-189.
- Datovo, A. 2010. Miologia cefálica de Characiformes com ênfase em Characidae (Teleostei: Ostariophysi) Tese de doutorado não publicada, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 298p.
- Datovo, A. & R. Castro. 2012. Anatomy and evolution of the mandibular, hyopalatine, and opercular muscles in characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). *Zoology*. 115: 84-116.
- Edgeworth, F. H. 1929. The development of some of the cranial muscles of ganoid fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character* 217: 39-89.
- Fink, S. V. & W. L. Fink. 1981. Interrelationships of the Ostariophysan fishes (Teleostei). *Zoological Journal of the Linnean Society* 72: 297-353.
- Fink, S. V. & W. L. Fink. 1996. Interrelationships of Ostariophysan fishes (Teleostei), p. 209-249. In: M. L. J. Stiassny, Parenti, L. R., Johnson, G. D. (Ed.). *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego, 496p.
- Gery, J. 1977. *Characoids of the world*. United States: T.F.H. Publications, Inc. Ltd. 672p.
- Grey, E. A & P. M. Mabee. 2012. Gill-Arch Musculature of the Quillback *Carpiodes cyprinus* (Cypriniformes: Catostomidae) with a Comparison to Cyprinids. *Journal of Morphology*. 273: 909-918.

Goloboff, Farris e Nixon, 2008. *Cladistics* 24: 774-786.

Harder, W. 1975. *Anatomy of Fishes*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. 612p. Vol.1

Ingenito, L. F. S. 2008. Análise filogenética da família Parodontidae (Teleostei: Characiformes). Tese de doutorado não publicada, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 127p.

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

Johnson, G. D. 1992. Monophyly of the euteleostean clades – Neoteleostei, Euripterygii e Ctenosquamata. *Copeia* 1: 8-25.

Lauder, G. V & K. F. Liem. 1983. The evolution and relationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of Museum of Comparative Zoology* 150(3): 95-197.

Langeani, F. 2003. Family Hemiodontidae (Hemiodontids). pp. 96-100. in: Reis, R.E., S.O. Kullander, & C.J. Ferraris jr. (org.). *Check List of The Freshwater of South and Central America*. edipucrs, Porto Alegre, 729 p.

Lucena, C. A. 1993. Estudo filogenético da família Characidae com uma discussão dos grupos naturais propostos (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes). Tese de doutorado não publicada, Universidade de São Paulo, São Paulo, 158p.

Lucena, C. A. & N. A. Menezes. 1998. Phylogenetic analysis of *Roestes* Gunther and *Gilbertolus* Eigenmann, with a hypothesis on the relationships of the Cynodontidae and Acestrorhynchidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), p. 261-268. In: L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. Lucena & C. A. Lucena. (Ed.). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, 603 p.

Malabarba L. R. & S. H. Weitzman. 2003. Description of a new genus with six new species from Southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia, PUCRS, Série Zoologia* 16 (1): 67-151.

Mattox, G. T. & M. Toledo-Piza. 2012. Phylogenetic study of the Characinae (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 165: 809-915.

- Mirande, J. M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*, 25(6): 574-613.
- Mirande, J. M. 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*. 8(3): 385-568.
- Moreira, C. R. 2002. Relações filogenéticas em Iguanodectinae (Characidae: Characiformes: Teleostei). Dissertação de mestrado não publicada, Universidade de São Paulo, São Paulo, 276p.
- Moreira, C. R. 2007. Relações filogenéticas na ordem Characiformes (Teleostei: Ostariophysi). Tese de doutorado não publicada, Universidade de São Paulo, São Paulo, 468p.
- Nakae, M & K. Sasaki. 2008. Branchial arches muscle innervation by the glossopharyngeal (IX) and vagal (X) nerves in Tetraodontiformes, with special reference to muscle homology. *Journal of Morphology* 269: 674-690.
- Nelson, G. J. 1967. Epibranchial organs in lower teleostean fishes, *Zoology* 53 (1): 71-89.
- Nelson, G. J. 1968. Gill-Arch structures in *Acanthodes*. *Nobel Symposium* 4: 129-143.
- Nelson, G. J. 1969. Gill Arches and the Phylogeny of Fishes, With Notes on the Classification of Vertebrates. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 141 (4): 477-551.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the World*. 4. ed. Hoboken: John Wiley & Sons, Inc. 539p.
- Netto-Ferreira, A. L. 2006. Relações filogenéticas dos gêneros de Lebiasinidae (Ostariophysi, Characiformes). Dissertação de mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio de Janeiro/Museu Nacional, Rio de Janeiro, 375p.
- Nixon, K. C. & J. C. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9:413-426.
- Oliveira, C., G. S. Avelino, K. T. Abe, T. C. Mariguela, R. C. Benine, G. Ortí, R. P. Vari & R. M. C. Castro. 2011. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC Evolutionary Biology* 11(275): 1-25.
- Orti, G. & A. Meyer. 1997. The Radiation of Characiform Fishes and the Limits of Resolution of the Mitochondrial Ribosomal DNA Sequences. *Systematic Biology* 346 (1): 75-100.
- Oyakawa, O. T. 1998. Relações filogenéticas das famílias Pyrruhulinidae, Lebiasinidae e Erythrinidae (Osteichthyes: Characiformes). Tese de doutorado não publicada, Universidade de São Paulo, São Paulo, 200p.

- Patterson, C. 1977. Cartilage bones, dermal bones and membrane bones, or the exoskeleton versus the endoskeleton. In: S. M. Adrews, R. S. Miles e A. D. Walker, p. 77-121, Problems in vertebrate evolution, Academic press.
- Reis, R. E, S .O. Kullander & C. J. Ferraris-JR. 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre: EDIPUCRS. 729p.
- Roberts, T. R. 1969. Osteology and relationships of characoid fishes, particularly the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucius* and *Acestrorhynchus*. Proceedings of the California Academy of Sciences 36: 391-500.
- Rosen, D. E. 1973. Interrelationships of higher euteleostean fishes. p. 397-513. In: P. H. Greenwood, R. S. Miles e Patterson (eds.), Interrelationship of fishes. Academic Press, London.
- Rosen, D. E, 1982. Teleostean Interrelationships, Morphological Function and Evolutionary Inference. American Zoologist 22: 261-273.
- Sidlauskas, B. & R. Vari 2008. Phylogenetic relationships within the South American fish family Anostomidae (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes). Zoological Journal of Linnean Society 154 (1): 70-210.
- Springer, V. G. & G. D. Johnson. 2000. Use and Advantages of Ethanol Solution of Alizarin Red S Dye for Staining Bone in Fishes. Copeia 1: 300-301.
- Springer, V. G. & G. D. Johnson. 2004. Study of the dorsal gill-arch musculature of teleostomi fishes, with special reference to the Actinopterygii. Bulletin of the Biological Society of Washington 11: 1-236.
- Springer, V. G. & T. M. Orrell 2004. Phylogenetic analysis of the families of acanthomorph fishes based on dorsal gill arch muscles and skeleton. Bulletin of the Biological Society of Washington 11: 237-260.
- Takahasi, N. 1925. On the Homology of The Cranial Muscles of The Cypriniform Fishes. Journal of Morphology 40 (1): 4-109.
- Takata, Y & K. Sasaki. 2004. Branchial structures in the Gasterosteiformes, with special reference to myology and phylogenetic implications. Ichthyological Research 52: 33-49.
- Taylor, W. R. & G. C. VanDyke. 1985. Revised procedures for staining and claeing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. Cybium 9(2): 107-119.
- Toledo-Piza, M. 2000. The Neotropical Fish Subfamily Cynodontinae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): A Phylogenetic Study and a Revision of *Cynodon* and *Rhaphiodon*. American Museum Novitates 3286: 1-88.

- Toledo-Piza, M. 2007. Phylogenetic relationship among *Acestrorhynchus* species (Ostariophysi: Characiformes: Acestrorhynchidae). *Zoological Journal of Linnean Society* 151: 691-757.
- Vari, R. P. 1979. Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). *Bulletin of British Museum of Natural History (Zoology)* 36 (2): 261-344.
- Vari, R. P. 1983. Phylogenetic Relationships of the Families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae and Chilodontidae (Pisces: Characiformes). *Smithsonian Contributions to Zoology* 378: 1-59.
- Vari, R. P. 1995. The Neotropical fish family Ctenoluciidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): supra and intrafamilial phylogenetic relationships, with a revisionary study. *Smithsonian Contributions to Zoology* 564: 1-97.
- Vari, R. P. 1998. Higher Level Phylogenetic Concepts within Characiforms (Ostariophysi), a Historical Review, p. 111-121. L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. Lucena & C. A. Lucena. (Ed.). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, 603 p.
- Vetter, B. 1878. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. (ii) Theil, *Jenaische Zeitschr. f. Naturw*, vol. 12. 550p.
- Weitzman, S. H. 1954. The osteology and the relationships of the South American characid fishes of the subfamily Gasteropelecinae. *Stanford Ichthyological Bulletin* 4: 213-263.
- Weitzman, S. H. 1962. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin* 8: 1-77.
- Weitzman, S. H. 1974. Osteology and Evolutionary Relationships of the Sternoptychidae With a New Classification of Stomatoid Families. *Bulletin of The American Museum of Natural History* 153 (3): 329-478.
- Weitzman, M. & S. H. Weitzman. 2003. Lebiasinidae (Pencil fishes). p. 241-251. In: Reis, R.E., S.O. Kullander, & C.J. Ferraris Jr. (org.) *Check List of The Freshwater of South and Central America*. edipucrs, Porto Alegre, 729 p.
- Wiley, E. O. & D. G. Johnson, 2010. A teleost classification based on monophyletic groups. In: J. S. Nelson, H-P. Schultze & M. V. H. Wilson (eds), *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*, p. 123-182, Verlag.
- Winterbottom, R. 1974. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 125 (12): 225-317.

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

Zanata, A. M. & R. P. Vari. 2005. The family Alestidae (Ostariophysi: Characiformes): a phylogenetic analysis of a Trans-Atlantic Clade. *Zoological Journal of the Linnean Society* 145: 1-144.