



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

THIAGO RODRIGUES BARBOSA

**DESCRIÇÃO ANATÔMICA E EVOLUÇÃO DO
PSEUDOTÍMPANO EM CHARACIFORMES (TELEOSTEI,
OSTARIOPHYSI)**

Londrina
2022

THIAGO RODRIGUES BARBOSA

**DESCRIÇÃO ANATÔMICA E EVOLUÇÃO DO
PSEUDOTÍMPANO EM CHARACIFORMES (TELEOSTEI,
OSTARIOPHYSI)**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina - UEL, como requisito para a obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Fernando C. Jerep
Coorientador: Prof. Dr. Cristiano Rangel Moreira

Londrina
2022

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UEL

Barbosa , Thiago Rodrigues .

DESCRIÇÃO ANATÔMICA E EVOLUÇÃO DO PSEUDOTÍMPANO EM CHARACIFORMES (TELEOSTEI, OSTARIOPHYSI) / Thiago Rodrigues Barbosa . - Londrina, 2022.

90 f. : il.

Orientador: Fernando Camargo Jerep.

Coorientador: Cristiano Rangel Moreira .

Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2022.

Inclui bibliografia.

1. Anatomia e evolução do pseudotímpano em Characiformes - Tese. I. Camargo Jerep, Fernando . II. Rangel Moreira , Cristiano . III. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU 574

THIAGO RODRIGUES BARBOSA

**DESCRIÇÃO ANATÔMICA E EVOLUÇÃO DO
PSEUDOTÍMPANO EM CHARACIFORMES (TELEOSTEI,
OSTARIOPHYSI)**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina - UEL, como requisito para a obtenção do título de Mestre.

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. Dr. Fernando C. Jerep
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Profa. Dra. Manoela Maria Marinho Koh
Universidade de São Paulo – USP

Prof. Dr. José Luis Oliven Birindelli
Universidade de São Paulo – USP

Londrina, 18 de fevereiro de 2022.

AGRADECIMENTOS

Há todos os ictiólogos, "peixólogos" e pesquisadores, que de alguma forma dedicam suas vidas ao estudo dos peixes, sejam através da ecologia, sistemática, taxonomia ou áreas correlatas. Ictiólogos que tomam chuva, passam frio, caem e se levantam, mas nunca perdem o entusiasmo em uma coleta. Ictiólogos que passam horas, dias, semanas, meses em frente a uma lupa analisando material, mas que tem seu entusiasmo recarregado a cada descoberta. Ictiólogos que leem incansavelmente centenas de trabalhos em busca de melhor compreender esse grupo fascinante que fomenta sonhos, e que acima de tudo nos faz tão felizes.

Ao meu orientador, Fernando Jerep, por todos os ensinamentos e conhecimentos transmitidos durante esses anos, pela paciência e disposição. Mas agradeço principalmente pela confiança, e credibilidade depositada em mim frente as adversidades.

Ao meu coorientador, Cristiano Rangel Moreira, por todos os conhecimentos transmitidos, dedicação e pelas ótimas contribuições, a qual foram fundamentais para o desenvolvimento desse trabalho.

Aos professores Oscar Shibatta e Jose Birindelli, por todos ensinamentos e recomendações a qual foram de grande importância para o desenvolvimento do presente estudo.

A toda a equipe do MZUEL, a qual contribuíram direta ou indiretamente com esse trabalho, seja através de uma conversa descontraída durante o café ou alguma atividade relacionada ao projeto. Ao meu grande amigo e parceiro de laboratório Nick, por toda ajuda e conhecimentos passados durante esse período, a qual foram fundamentais para que o presente estudo fosse desenvolvido.

Eu não poderia deixar de agradecer aos meus pais e meus avós, pilares fundamentais em toda a minha trajetória. Porém deixo aqui um agradecimento especial a minha mãe, quem sempre me incentivou a seguir meus sonhos, nunca me deixando desistir mesmo nos momentos mais difíceis e incertos dessa trajetória.

Por fim eu não poderia deixar de agradecer minha namorada Luana, por toda a paciência e apoio durante todo esse trajeto. Obrigado por sempre estar presente em minha vida, por fazer parte dela e contribuir positivamente em todos os momentos.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. O presente trabalho foi realizado com apoio do programa de análise de caracteres não

tradicionais na sistemática de peixes neotropicais, com especial atenção aos Characiformes e Siluriformes, Chamada CNPq/MCTI/FAP/PROTAX N° 001/2015, Programa de Capacitação em Taxonomia – PROTAX.

Barbosa, Thiago Rodrigues. **Descrição anatômica e evolução do pseudotímpano em Characiformes (Teleostei, Ostariophysi)**. 2022. 90 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2022.

RESUMO

Characiformes é uma das ordens mais ricas em espécies dentro de Ostariophysi, sendo atualmente composta por 24 famílias da América do Sul à América do Norte e África, a qual apresenta sua maior diversificação na região Neotropical. Sua ampla diversidade pode estar associada a adaptações evolutivas exclusivas dos ostariofíseos, como o surgimento do aparelho weberiano, e um pseudotímpano. O pseudotímpano consiste em uma redução pronunciada na musculatura hipaxial, lateralmente a região da câmara anterior da bexiga natatória. O hiato resultante dessa redução minimiza a atenuação das ondas sonoras entre a água e a região anterior da bexiga natatória, promovendo assim um aumento significativo na acuidade auditiva. Esse estudo teve por finalidade investigar a variação morfológica e a distribuição do pseudotímpano em Characiformes, bem como investigar seu significado evolutivo na filogenia da ordem. Para isso, foram analisados um total de 164 espécies pertencentes a todas as famílias de Characiformes, com exceção de Chalceidae e Tarumaniidae. As análises consistiram na dissecação dos espécimes na região anterolateral do corpo com auxílio de um microscópio estereoscópio, a fim de se realizar uma descrição anatômica detalhada acerca do pseudotímpano e suas estruturas anexas adjacentes. A partir da descrição anatômica do pseudotímpano geramos uma matriz com 14 caracteres morfológicos, dos quais 8 são propostos no presente estudo, sendo os demais caracteres reinterpretados da literatura a qual emprega o pseudotímpano como caráter filogeneticamente informativo. Todos os 14 caracteres foram incorporados e otimizados na filogenia de Mirande (2018), a fim de investigar a evolução do pseudotímpano em Characiformes. Os resultados obtidos a partir da otimização de caracteres nos indicam que o pseudotímpano é uma estrutura aparentemente homoplástica. Contudo, a ocorrência do pseudotímpano entre os membros das famílias Characidae, Serrasalminidae e Crenuchidae foi aparentemente estável. Por outro lado, o pseudotímpano se mostrou extremamente variável dentro de Characiformes, quanto a número e a forma dos hiatos, além dos músculos e costelas que formam seus limites. Por conseguinte, apesar de ser proposto como homoplástico em Characiformes, o pseudotímpano se mostra como uma importante estrutura com potencial para ser empregada no diagnóstico e classificação de espécies.

Palavras-chave: morfologia; métodos comparativos filogenéticos; miologia; peixes.

Barbosa, Thiago Rodrigues. **Anatomical description and evolution of pseudotympanum in Characiformes (Teleostei, Ostariophysi)**. 2022. 90 p. Master's Dissertation in Biological Science – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2022.

ABSTRACT

Characiformes is one of the most species-rich orders within Ostariophysi, currently comprising 24 families on the South to North America and Africa, which presents its greatest diversification in the Neotropical region. Its wide diversity may be associated with evolutionary adaptations unique to Ostariophysians, such as the emergence of the Weberian apparatus and the pseudotympanum. The pseudotympanum consists of a pronounced reduction in the hypaxial musculature, laterally to the region of the anterior chamber of the swim bladder. The hiatus resulting from this reduction minimizes the attenuation of sound waves between the water and the anterior region of the swim bladder, thus promoting a significant increase in hearing acuity. This study aimed to investigate the morphological variation and distribution of the pseudotympanum in Characiformes and investigate its evolutionary significance in the phylogeny of the order. For this, 164 species belonging to all the families of Characiformes were analyzed, except Chalceidae e Tarumaniidae. The analyses consisted of the dissection of the anterolateral region of body with the aid of an optical stereoscope to carry out a detailed anatomical description of the pseudotympanum and its adjacent structures. From the anatomical description of the pseudotympanum, we generated a matrix with 14 morphological characters, of which 8 are proposed in the present study, with the remaining characters being reinterpreted from the literature which uses the pseudotympanum as a phylogenetically informative character. All 14 characters were incorporated and optimized in Mirande's phylogeny (2018) to investigate the evolution of the pseudotympanum in Characiformes. The results obtained from the character optimization indicate that the pseudotympanum is a homoplastic structure. However, the occurrence of the pseudotympanum among members of the families Characidae, Serrasalminidae, and Crenuchidae was evolutionarily stable. On the other hand, the number, shape of hiatus, muscles, and ribs that form the limits of the pseudotympanum are highly variable within Characiformes. Therefore, pseudotympanum is an important structure with the potential to be used to diagnose and classify species, despite being proposed as homoplastic in Characiformes.

Keywords: morphology; comparative phylogenetics methods; myology; fishes.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Ilustração o da anatomia do pseudotímpano em *Lonchogenys ilisha* (Acestrorhynchidae), MZUEL 15449, 86.35 mm CP, Brasil. Abreviações: h2, hiato 2; c5, costela da quinta vértebra; os, obliquus superioris; ls, lateralis superficialis; e, epaxialis; nll, nervo da linha lateral.....27
- Figura 2** – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Rhaphiodon vulpinus* (Cynodontidae), MZUEL 00507, 350.01 mm CP, Brasil. Abreviações: h1, hiato 1; h2, hiato 2; h3, hiato 3; h4, hiato 4; pp4, parapófise da quarta vértebra; c5, costela da quinta vértebra; c6, costela da sexta vértebra; c7, costela da sétima vértebra; os, obliquus superioris; oi, obliquus inferioris; ls, lateralis superficialis; e, epaxialis 28
- Figura 3** – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Melanocharacidium dispilomma* (Crenuchidae), MZUEL 09154, 46,85 mm CP, Brasil. Abreviações: h2, hiato 2; h3, hiato 3; h4, hiato 4; c5, costela da quinta vértebra; c6, costela da sexta vértebra; os, obliquus superioris; oi, obliquus inferioris; ls, lateralis superficialis; e, epaxialis 31
- Figura 4** – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Catoprion mento* (Serrasalminidae), MZUEL 10462, 58.79 mm CP, Brasil. Abreviações: h3, hiato 3; c5, costela da quinta vértebra; c6, costela da sexta vértebra; os, obliquus superioris; oi, obliquus inferioris; ls, lateralis superficialis; e, epaxialis; nll, nervo da linha lateral; ms, músculo sônico..... 33
- Figura 5** – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Serrapinnus notomelas* (Characidae), MZUEL 18195, 25.18 mm CP, Brasil. Abreviações: h3, hiato 3; c5, costela da quinta vértebra; c6, costela da sexta vértebra; os, obliquus superioris; oi, obliquus inferioris; ls, lateralis superficialis; e, epaxialis; nll, nervo da linha lateral 36
- Figura 6** – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Acestrocephalus acutus* (Characidae), MNRJ 34163, 76.61 mm CP, Brasil. Abreviações: h3, hiato 3; c5, costela da quinta vértebra; c6, costela da sexta vértebra; os, obliquus superioris; oi, obliquus inferioris; ls, lateralis superficialis; e, epaxialis; nll, nervo da linha lateral 37

- Figura 7** – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Ctenobrycon hauxwellianus* (Characidae), MZUEL 18119, 42.04 mm CP, Brasil. Abreviações: h3, hiato 3; os, obliquus superioris; ls, lateralis superficialis; e, epaxialis; nll, nervo da linha lateral 38
- Figura 8** – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Hyphessobrycon eques* (Characidae), MZUEL 14073, 26.50 mm CP, Brasil. Abreviações: h2, hiato 2; pp4, parapófise da quarta vértebra; c5, costela da quinta vértebra; os, obliquus superioris; oi, obliquus inferioris; ls, lateralis superficialis; e, epaxialis; nll, nervo da linha lateral 39
- Figura 9** – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Probolodus heterostomus* (Characidae), MNRJ 14173, 76.36 mm CP, Brasil. Abreviações: os, obliquus superioris; ls, lateralis superficialis; e, epaxialis; nll, nervo da linha lateral, rm, redução muscular 40
- Figura 10** – Otimização do caráter 1, presença de pseudotímpano, no clado Characiformes segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho; estado 1 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?) 43
- Figura 11** – Otimização do caráter 1, presença de pseudotímpano, no clado Acestrorhynchidae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho; estado 1 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?) 45
- Figura 12** – Otimização do caráter 1, presença de pseudotímpano, no clado Serrasalminidae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho; estado 1 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?) 45
- Figura 13** – Otimização do caráter 1, presença de pseudotímpano, no clado Distichodontidae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho; estado 1 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?) 46
- Figura 14** – Otimização do caráter 1, presença de pseudotímpano, em Anostomoidea, Parodontidae e Hemiodontidae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho; estado 1 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?) 48
- Figura 15** – Otimização do caráter 8, redução em obliquus superioris e obliquus inferioris entre as costelas da quinta e sexta vértebra, produzindo um hiato h3, em Cheirodontinae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho. Cinza corresponde a condição não analisada (?) 51

- Figura 16** – Otimização do caráter 8, redução em obliquus superioris e obliquus inferioris entre as costelas da quinta e sexta vermelho, produzindo um hiato h3, em Characinae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho, estado 1 = azul. Cinza corresponde a condição não analisada (?).....52
- Figura 17** – Otimização do caráter 8, redução em obliquus superioris e obliquus inferioris entre as costelas da quinta e sexta vértebra, produzindo um hiato h3, em Spintherobolinae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho. Cinza corresponde a condição não analisada (?).....53
- Figura 18** – Otimização do caráter 8, redução em obliquus superioris e obliquus inferioris entre as costelas da quinta e sexta vértebra, produzindo um hiato h3, em Serrasalmidae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho, estado 3 = amarelo, estado 4 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?)53
- Figura 19** – Otimização do caráter 8, redução em obliquus superioris e obliquus inferioris entre as costelas da quinta e sexta vértebra, produzindo um hiato h3, em Crenuchidae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho, estado 3 = amarelo. Cinza corresponde a condição não analisada (?)54
- Figura 20** – Otimização do caráter 8, redução em obliquus superioris e obliquus inferioris entre as costelas da quinta e sexta vértebra, produzindo um hiato h3, em Parodontidae, Hemiodontidae e Anostomoidea segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho, estado 4 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?)56
- Figura 21** – Otimização do caráter 9, presença vs. ausência de costelas expostas dentro da área do hiato h3, em Cheirodontinae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho, estado 2 = azul. Cinza corresponde a condição não analisada (?).....57
- Figura 22** – Otimização do caráter 9, presença vs. ausência de costelas expostas dentro da área do hiato h3, em Characinae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho, estado 2 = azul, estado 3 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?).....59

SUMÁRIO

1	APRESENTAÇÃO	11
2	INTRODUÇÃO	12
3	OBJETIVOS	14
3.1	OBJETIVO GERAL.....	14
3.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
4	MATERIAL E MÉTODOS	15
4.1	MATERIAL ANALISADO.....	15
4.3	DISSECÇÃO E DESCRIÇÃO ANATÔMICA DO PSEUDOTÍMPANO.....	20
4.4	ABREVIACÕES INSTITUCIONAIS	21
5	RESULTADOS	23
5.1	PRESENÇA E AUSÊNCIA DE PSEUDOTÍMPANO E REDUÇÃO MUSCULAR	23
5.2	FAMÍLIAS SEM PSEUDOTÍMPANO	24
5.3	FAMÍLIAS COM PSEUDOTÍMPANO	26
5.3.1	Acestrorhynchidae	26
5.3.2	Família Cynodontidae.....	27
5.3.3	Família Crenuchidae	29
5.3.4	Família Chilodontidae	32
5.3.5	Família Serrasalmidae	32
5.3.6	Família Characidae	35
5.3.7	Família Distichodontidae.....	42
5.3.8	Família Citharinidae	43
5.3.9	Família Alestidae	43
5.4	GRUPO EXTERNO	43
5.5	OTIMIZAÇÃO DE CARACTERES	43
6	DISCUSSÃO	61
6.1	PSEUDOTÍMPANO EM CHARACIFORMES	61
6.2	VARIAÇÃO ANATÔMICA DO PSEUDOTÍMPANO	62

6.3	RELAÇÃO ENTRE A AMPLITUDE DO PSEUDOTÍMPANO E O TAMANHO CORPORAL NA FASE ADULTA	65
6.3.1	Pseudotímpano em Characiformes miniaturizados	68
7	CONCLUSÃO	69
	REFERÊNCIAS	69
	APÊNDICES	79
	APÊNDICE A – Matriz de caracteres	79

1 APRESENTAÇÃO

A presente dissertação reúne resultados acerca da descrição anatômica do pseudotímpano nos gêneros de Characiformes, bem como possibilita investigar a presença e modificações dessa estrutura anatômica na história evolutiva da ordem. A dissertação está apresentada em um único capítulo em forma de monografia a qual posteriormente será convertida para a forma de artigo, sob as normas da revista *Neotropical Ichthyology* a qual o artigo será submetido.

2 INTRODUÇÃO

A superordem Ostariophysii, é composta por aproximadamente 10.000 espécies de peixes ósseos, correspondendo a cerca de 70% do total das espécies de peixes encontrados em ambientes dulcícolas (Van Der Laan et al., 2014; Chakrabarty et al., 2017; Fricke et al., 2022). Os ostariofíseos agrupam as principais ordens de peixes de água doce, tais como, Characiformes, Cypriniformes, Siluriformes e Gymnotiformes, dotados de uma ampla variedade morfológica, ocupando diversos nichos nos ambientes aquáticos continentais (Chakrabarty et al., 2017; Albert et al., 2020; Malabarba, Malabarba, 2020).

Characiformes é composta por 288 gêneros alocados em 24 famílias, das quais 20 ocorrem na região Neotropical (Albert, 2020; Fricke et al., 2022). Somente em sistemas hídricos brasileiros foram descritas cerca de 1600 espécies das mais de 2300 conhecidas da ordem (Fricke et al., 2022).

Os Characiformes possuem uma ampla diversidade morfológica, com espécies variando de poucos centímetros de comprimento total quando adultas, até espécies com potencial para atingir mais de um metro de comprimento, como é o caso de alguns membros dos gêneros *Salminus*, *Hoplias* e *Hydrocynus* Cuvier, 1816 (Weitzman, Vari, 1987; Zanata, Vari, 2005; Lima, 2006; Mattox et al., 2006; Malabarba, Malabarba, 2020). A ordem conta também com uma ampla variedade de hábitos alimentares, uma vez que agrupa espécies dotadas de hábitos detritívoros, iliófagos, lepidófagos a carnívoros de níveis tróficos superiores como às piranhas (Serrasalminidae) (Novakowski et al., 2004; Taylor et al., 2006; Sidlauskas, 2008; Chakrabarty et al., 2017; Malabarba, Malabarba, 2020).

Uma ampla riqueza de espécies em Characiformes pode estar associada a adaptações evolutivas características dos ostariofíseos, como o surgimento do aparelho Weberiano, decorrente de modificações nas vértebras anteriores e estruturas associadas (Kratochvil, Ladich, 2000). O aparelho Weberiano consiste em um conjunto de ossículos (i.e. tripus, intercalarium, scaphium e claustrum) derivados das vértebras anteriores, que transmitem ondas sonoras da bexiga natatória oriundas do meio externo até o ouvido interno, aumentando a acuidade auditiva, que em alguns casos chega a ser equivalente à alguns mamíferos (Chranirov, 1927; Bleckmann et al., 1991; Yan et al., 2000; Kratochvil, Ladich, 2000; Malabarba, Malabarba, 2020).

O pseudotímpano, ou janela membranosa, é um hiato formado por uma redução acentuada nos músculos *obliquus inferioris* e *obliquus superioris* que constituem a musculatura hipaxial, expondo a bexiga natatória anterolateralmente logo abaixo da derme na região umeral (Malabarba, 1998; Bockmann, Castro, 2010; Mattox, Toledo-Piza, 2012; Dutra

et al., 2015). A forma do hiato pode variar consideravelmente entre os grupos, porém, na maioria dos casos o pseudotímpano situa-se em posição ventral ao nervo da linha lateral e comumente encontra-se preenchido por tecido adiposo (Mattox, Toledo-Piza, 2012).

Este hiato muscular maximiza a propagação das ondas sonoras oriundas do meio externo, fazendo assim com que sejam transmitidas com maior facilidade através do aparelho weberiano ao ouvido interno, aumentando expressivamente a sensibilidade auditiva (Kratochvil, Ladich, 2000). Apesar da carência de informações precisas e descrições anatômicas detalhadas (Dutra et al., 2015), a estrutura do pseudotímpano é recorrentemente descrita dentre os Ostariophysi, tais como nos Siluriformes (Bockmann, Castro, 2010; Birindelli, Shibatta, 2011; Slobodian, Bockmann, 2013; Walsh et al., 2015), Characiformes (Malabarba, 1998; Jerep, Vari, 2013; Zanata, Camelier, 2014; Ohara et al., 2019; Melo et al., 2021), Gymnotiformes (Dutra et al., 2015) e Cypriniformes (Britz et al, 2009; Britz, Conway, 2016; Conway et al., 2017; Conway et al., 2021). Em alguns estudos a morfologia do pseudotímpano mostrou-se útil no reconhecimento de espécies, bem como no estabelecimento de relações filogenéticas em Characiformes (Malabarba, 1998; Menezes, 2006; Bührnheim et al., 2008; Jerep, Vari, 2013; Zanata & Camelier, 2014; Toledo-Piza, 2012; Teixeira, Melo, 2020; Mattox, Conway, 2021; Melo et al., 2021).

Estudos indicam que o pseudotímpano está presente em mais táxons do que previamente conhecemos, indicando variações pronunciadas tanto na posição quanto na morfologia da estrutura decorrentes de sua localização em relação às costelas geralmente da quinta e sexta vértebra (Mattox, Toledo-Piza, 2012; Zanata, Camelier, 2014). Essa variação no número de aberturas ou hiatos foi demonstrada em Gymnotiformes por Dutra et al. (2015) e em alguns Characiformes por Menezes (2006) e Zanata, Camelier (2014).

A ocorrência de pseudotímpano em Siluriformes (Bockmann, Castro, 2010; Birindelli, Shibatta, 2011; Slobodian, Bockmann, 2013; Walsh et al., 2015), Gymnotiformes (Dutra et al., 2015) e Cypriniformes (Britz et al, 2009; Britz, Conway, 2016; Conway et al., 2017; Conway et al., 2021), assim como em Distichodontidae, um grupo basal de Characiformes, corrobora a hipótese de que a existência de um pseudotímpano se trata de uma característica plesiomórfica para esta ordem (Vari, 1979; Oliveira et al., 2011; Mattox, Toledo-Piza, 2012). Entretanto, a ausência de informações sobre essa estrutura na grande maioria dos representantes de Characiformes impossibilita qualquer conjectura sobre a evolução do pseudotímpano nessa ordem.

A amplitude do pseudotímpano pode variar consideravelmente em Characiformes, de modo que em caracídeos (família Characidae *sensu* Miranda) de pequeno

porte (i.e. <8 cm de comprimento padrão) a presença de um amplo pseudotímpano é relatada em diversas subfamílias (e.g. Spintherobolinae – Weitzman, Malabarba, 1999; Bührnheim et al., 2008; Esguícero, Castro, 2016; Cheirodontinae – Malabarba, 1998; Malabarba, Bertaco, 1999; Jerep, Malabarba, 2011; Malabarba, Jerep, 2012; Characinae – Géry, 1973; Menezes, 2006; Mattox, Toledo-Piza, 2012; Toledo-Piza et al., 2014; Mattox et al., 2014; Ohara et al., 2019; Aphyocharacinae – Marinho et al., 2013; Abrahão et al., 2019).

Inversamente, na família Crenuchidae Zanata, Ohara (2015) e Zanata et al. (2020) descrevem um pseudotímpano extremamente reduzido nos congêneres de pequeno porte *Characidium summus* Zanata, Ohara, 2015 e *Characidium iaquira* Zanata, Ohara, Oyakawa, Dagosta, 2020 respectivamente.

Ao contrário da condição onde há a formação de um hiato na musculatura hipaxial (i.e. pseudotímpano), alguns táxons em Characiformes (e.g. *Hyphessobrycon scutulatus* (Lucena, 2003); *Aphyocharax*, *Astyanax*, *Bryconexodon*, *Bryconops*, *Exodon*, e *Roeboexodon* (Mattox, Toledo-Piza, 2012); *Protocheirodon pi* (Vari et al., 2016)) apresentam apenas uma concavidade nessa musculatura sem haver a formação de um hiato, a qual propomos aqui como sendo uma redução muscular. Segundo Lucena (2003), tal concavidade na musculatura hipaxial corresponde a um falso pseudotímpano, visto que não expõe a bexiga natatória anterolateralmente.

Tendo em vista, a carência de informações precisas referente ao pseudotímpano em grande parte dos táxons de Characiformes, o presente trabalho representa uma importante contribuição acerca do conhecimento anatômico desse grupo. Isso se dá, devido ao fato de descrevermos de forma inédita a constituição anatômica do pseudotímpano em representantes da maioria das famílias de Characiformes.

3 OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GERAL

O objetivo desta dissertação é investigar o pseudotímpano em 156 gêneros distribuídos em 22 famílias de Characiformes.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Mapear a ocorrência do pseudotímpano em 156 gêneros distribuídos em 22 famílias pertencentes a ordem Characiformes;
- Descrever a anatomia do pseudotímpano de forma detalhada, assim como de estruturas associadas;

- Propor e testar novos caracteres morfológicos relacionados com o pseudotímpano para a filogenia da ordem;
- Investigar a evolução da estrutura dentro de Characiformes através da ferramenta de otimização de caracteres.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 MATERIAL ANALISADO

Foi analisado um total de 164 espécies, pertencentes à 156 gêneros, representando um total aproximado de 54% dos gêneros de Characiformes conhecidos até janeiro de 2022 (Fricke et al., 2022), pertencentes as famílias Acestrorhynchidae, Alestidae, Anostomidae, Bryconidae, Characidae, Chilodontidae, Citharinidae, Crenuchidae, Curimatidae, Cynodontidae, Ctenoluciidae, Distichodontidae, Erythrinidae, Gasteropelecidae, Hemiodontidae, Hepsetidae, Iguanodectidae, Lebiasinidae, Parodontidae, Prochilodontidae, Serrasalmididae e Triportheidae, a qual encontram-se depositados nas respectivas coleções ictiológicas detalhadas na seção Lista de Material Examinado. Representantes das famílias Chalceidae e Tarumaniidae não foram analisados devido à sua ausência nas coleções ictiológicas utilizadas.

A escolha dos táxons foi baseada em sua disponibilidade nas respectivas coleções ictiológicas empregadas, de modo que demos preferência aos gêneros com maior número de espécimes preservados.

4.2 LISTA DE MATERIAL EXAMINADO

Acestrorhynchidae: *Acestrorhynchus pantaneiro* Menezes, 1969: **Brasil:** MZUEL 13055, 5, (1 analisado, 152.17 mm CP). *Lonchogenys ilisha* Myers, 1927. **Brasil:** MZUEL 15449, 5, (1 analisado, 86.35 mm CP).

Alestidae: *Lepidarchus adonis* Roberts, 1966: **Gana:** USNM 267290, 31, (1 analisado, 19.09 mm CP).

Anostomidae: *Abramites hypselonotus* (Günther, 1868): **Brasil:** MZUEL 5425, 2, (1 analisado, 108.63 mm CP). *Anostomoides atrianalis* Pellegrin, 1909: **Brasil:** MZUEL 20017, 3, (1 analisado, 122.71 mm CP). *Anostomus ternetzi* Fernández-Yépez, 1949: **Brasil:** MNRJ 33998, 8, (1 analisado, 45.54 mm CP). *Hypomasticus mormyrops* (Steindachner, 1875): **Brasil:** MZUEL 15901, 4, (1 analisado, 97.41 mm CP). *Laemolyta taeniata* (Kner, 1858): **Brasil:** MZUEL 14859, 5, (1 analisado, 150.01 mm CP). *Leporellus vittatus* (Valenciennes, 1850): **Brasil:** MZUEL 19520, 5, (1 analisado, 152.43 mm CP). *Leporinus striatus* Kner, 1858: **Brasil:**

MZUEL 01398, 9, (1 analisado, 83.16 mm CP). *Megaleporinus obtusidens* (Valenciennes, 1837): **Brasil:** MZUEL 11225, 4, (1 analisado, 88.74 mm CP). *Pseudanos varii* Birindelli, Lima, Britski, 2012: **Brasil:** MZUEL 14695, 5, (1 analisado, 114.21 mm CP). *Schizodon nasutus* Kner, 1858: **Brasil:** MZUEL 16948, 15, (1 analisado, 101.33 mm CP).

Bryconidae: *Brycon pesu* Müller, Troschel, 1845: **Brasil:** MZUEL 14854, 16, (1 analisado, 97.38 mm CP). *Salminus hilarii* Valenciennes, 1850: **Brasil:** MZUEL 16434, 9, (1 analisado, 154.07 mm CP).

Characidae: *Acestrocephalus acutus* Menezes, 2006: **Brasil:** MNRJ 34163, 5, (1 analisado, 76.61 mm CP). *Acinocheiroidon melanogramma* Malabarba, Weitzman, 1999: **Brasil:** MCP 37960, 12. *Aphyocharax anisitsi* Eigenmann, Kennedy, 1903: **Brasil:** MZUEL 11121, 296. *Aphyocharacidium bolivianum* Géry, 1973: **Brasil:** MCP 3796, 15, (1 analisado, 36.04 mm CP). *Aphyodite grammica* Eigenmann, 1912: **Brasil:** MCP 14927. *Aphyocheiroidon hemigramus* Eigenmann, 1915: **Brasil:** DZSJRP 010002, 9, (1 analisado, 30.05 mm CP). *Axelrodia lindeae* Géry, 1973: **Brasil:** MNRJ 39273, 12, (1 analisado, 18.66 mm CP). *Brachychalcinus copei* (Steindachner, 1882): **Brasil:** MZUEL 06846, 77, (1 analisado, 60.89 mm CP). *Bryconamericus iheringii* (Boulenger, 1887): **Brasil:** MZUEL 4432, 15, (1 analisado, 44.23 mm CP). *Bryconella pallidifrons* (Fowler, 1946): **Brasil:** DZSRP 016664, 22, (1 analisado, 14.43 mm CP). *Bryconops caudomaculatus* (Günther, 1864): **Brasil:** MCP 22960, 37. *Caiapobrycon tucurui* Malabarba, Vari, 2000: **Brasil:** MZUEL 05974, 6, (1 analisado, 39.44 mm CP). *Cheiroidon ibicuihensis* Eigenmann, 1915: **Brasil:** MZUEL 08398, 12, (1 analisado, 35.65 mm CP). *Cheiroidontops geayi* Schultz, 1944: **Brasil:** CAS 64344, 67. *Chrysobrycon* sp. Weitzman, Menezes, 1998: **Brasil:** MZUEL 06722, 18, (1 analisado, 38.96 mm CP). *Compsura heterura* Eigenmann, 1915: **Brasil:** MZUEL 10275, 10, (1 analisado, 33.36 mm CP). *Coptobrycon bilineatus* (Ellis, 1911): **Brasil:** MCP 39051, 8. *Creagrutus atrisignum* Myers, 1927: **Brasil:** MZUEL 5918, 8, (1 analisado, 57.31 mm CP). *Ctenobrycon hauxwellianus* (Cope, 1870): **Brasil:** MZUEL 18119, 9, (1 analisado, 42.04 mm CP). *Cynopotamus kincaidi* (Schultz, 1950): **Brasil:** MZUEL 18976, 1, 148.05 mm CP). *Deuterodon langei* Travassos, 1957: **Brasil:** MZUEL 12486, 499, (1 analisado, 89.20 mm CP). *Diapoma lepiclastus* (Malabarba, Weitzman, Casciotta, 2003): **Brasil:** MZUEL 17066, 22, (1 analisado, 43.40 mm CP). *Exodon paradoxus* Müller, Troschel, 1844: **Brasil:** MNRJ 39700, 15, (1 analisado, 61.05 mm CP). *Galeocharax humeralis* (Valenciennes, 1834): **Brasil:** MZUEL 18956, 4, (1 analisado, 137.97 mm CP). *Gephyrocharax martae* Dahl, 1943: **Brasil:** MZUEL 6654, 26, (1 analisado, 33.78 mm CP). *Grundulus bogotensis* (Humboldt, 1821): **Brasil:** DZSJRP 007499, 3, (1 analisado, 28.36 mm CP). *Gymnocorymbus ternetzi* (Boulenger, 1895):

Brasil: MZUEL 12625, 24, (1 analisado, 34.09 mm CP). *Hasemania nana* (Lütken, 1875): **Brasil:** MZUEL 18585, 16, (1 analisado, 18.84 mm CP). *Hemigrammus marginatus* Ellis, 1911: **Brasil:** MZUEL 18642, 156, (1 analisado, 34.04 mm CP). *Hemibrycon polyodon* (Günther, 1864): **Brasil:** MZUEL 20004, 84, (1 analisado, 25.12 mm CP). *Hollandichthys multifasciatus* (Eigenmann, Norris, 1900): **Brasil:** MZUEL 1851, 7, (1 analisado, 63.16 mm CP). *Heterocheiroidon yatai* (Casciotta, Miquelarena, Protogino, 1992): **Brasil:** MZUEL 13653, 3, (1 analisado, 30.79 mm CP). *Hyphessobrycon eques* (Steindachner, 1882): **Brasil:** MZUEL 14073, 10, (1 analisado, 26.50 mm CP). *Hysteronotus megalostomus* Eigenmann, 1911: **Brasil:** MNRJ 43558, 10, (1 analisado, 38.33 mm CP). *Inpaichthys kerri* Géry, Junk, 1977: **Brasil:** DZSJRP 021506, 17, (1 analisado, 27.08 mm CP). *Jupiaba acanthogaster* (Eigenmann, 1911): **Brasil:** DZSJRP 12884, 22, (1 analisado, 47.82 mm CP). *Knodus moenkhausii* (Eigenmann, Kennedy 1903): **Brasil:** MZUEL 18571, 149, (1 analisado, 42.61 mm CP). *Kolpotocheiroidon theloura* Malabarba, Weitzman 2000: **Brasil:** DZSJRP 014268, 8, (1 analisado, 26.25 mm CP). *Leptobrycon jatuaranae* Eigenmann, 1915: **Brasil:** MZUEL 17779, 2, (1 analisado, 24.12 mm CP). *Macropsobrycon uruguayanae* Eigenmann, 1915: **Brasil:** MCP 11937, 208. *Markiana nigripinnis* (Perugia, 1891): **Brasil:** MZUEL 5258, 12, (1 analisado, 83.97 mm CP). *Microchemobrycon casiquiare* Böhlke, 1953: **Brasil:** MZUEL 12014, 2, (1 analisado, 25.33 mm CP). *Mimagoniates microlepis* (Steindachner, 1877): **Brasil:** MZUEL 08447, 8, (1 analisado, 47.29 mm CP). *Moenkhausia sanctafilomenae* (Steindachner, 1907): **Brasil:** MZUEL 09683, 14, (1 analisado, 26.75 mm CP). *Nanocheiroidon insignis* (Steindachner, 1880): **Venezuela:** USNM 121511, 352. *Nematocharax venustus* Weitzman, Menezes, Britski, 1986: **Brasil:** MNRJ 22358, 10, (1 analisado, 46.43 mm CP). *Odontostilbe dialeptura* (Fink, Weitzman, 1974): MZUEL 20451, 27, (1 analisado, 35.40 mm CP); *Odontostilbe mitoptera* (Fink, Weitzman, 1974): **Brasil:** MZUEL 10451, 30, (1 analisado, 38.40 mm CP); *Oligosarcus paranensis* Menezes, Géry, 1983: **Brasil:** MZUEL 10349, 20, (1 analisado, 78.33 mm CP). *Paracheiroidon axelrodi* (Schultz, 1956): **Brasil:** MZUEL 17910, 2, (1 analisado, 35.28 mm CP). *Parecbasis cyclolepis* Eigenmann, 1914: **Brasil:** MZUEL 10471, 8, (1 analisado, 27.40 mm CP); *Phenacogaster pectinatus* (Cope, 1870): **Brasil:** MZUEL 6786, 59, (1 analisado, 41.90 mm CP). *Piabina argentea* Reinhardt, 1867: **Brasil:** MZUEL 19981, 34, (1 analisado, 52.44 mm CP). *Planaltina britskii* Menezes, Weitzman, Burns, 2003: **Brasil:** MNRJ 19979, 7, (1 analisado, 41.24 mm CP). *Poptella paraguayensis* (Eigenmann, 1907): **Brasil:** MZUEL 13059, 22, (1 analisado, 40.45 mm CP). *Priocharax ariel* Weitzman, Vari, 1987: **Brasil:** MZUEL 12023, 4, (1 analisado, 17.86 mm CP). *Prionobrama paraguayensis* (Eigenmann, 1914): **Brasil:** MZUEL 14016, 9, (1 analisado, 30.75 mm CP). *Probolodus heterostomus*

(Eigenmann, 1911): **Brasil:** MNRJ, 18, (1 analisado, 76.32 mm CP). *Protocheiroduon pi* (Vari, 1978): **Brasil:** MZUEL 18340, 8, (1 analisado, 22.38 mm CP); *Prodontocharax melanotus* Pearson, 1924: **Peru:** ANSP 143528, 78; *Psellogrammus kennedyi* (Eigenmann, 1903): **Brasil:** MZUEL 14340, 8, (1 analisado, 40.38 mm CP); *Pseudocorynopoma heterandria* Eigenmann, 1914: **Brasil:** MZUEL 08927, 3, (1 analisado, 47.49 mm CP); *Rhoadsia altipinna* Fowler, 1911: **Ecuador:** FMNH 79077, 49. *Roeboexodon guyanensis* (Puyo, 1948): **Brasil:** MZUEL 07861, 8, (1 analisado, 36.49 mm CP) *Roeboides prognathus* (Günther, 1868): **Brasil:** MZUEL 12908, 8, (1 analisado, 63.98 mm CP). *Serrapinnus calliurus* (Boulenger, 1900): **Brasil:** MZUEL 09660, 61, (1 analisado, 22.34 mm CP). *Serrapinnus notomelas* (Eigenmann, 1915): **Brasil:** MZUEL 18195, 18, (1 analisado, 25.18 mm CP). *Spintherobolus ankoseion* Weitzman, Malabarba, 1999: **Brasil:** MZUEL 08438, 6, (1 analisado, 21.42 mm CP). *Tetragonopterus chalceus* Spix, Agassiz, 1829: **Brasil:** MZUEL 14849, 7, (1 analisado, 72.38 mm CP). *Thayeria boehlkei* Weitzman, 1957: **Brasil:** MZUEL 07928, 27, (1 analisado, 29.54 mm CP). *Tyttobrycon xerui* Géry, 1973: **Brasil:** MZUEL 12020, 48, (1 analisado, 17.52 mm CP). *Xenobrycon macropus* Myers, Miranda Ribeiro, 1945: **Brasil:** MZUEL 09898, 66, (1 analisado, 12.27 mm CP).

Chilodontidae: *Caenotropus labyrinthicus* (Kner, 1858): **Brasil:** MZUEL 07922, 4, (1 analisado, 96.02 mm CP). *Chilodus punctatus* Müller, Troschel, 1844: **Brasil:** MZUEL 17877, 1, 79,08 mm CP.

Citharinidae: *Citharinus citharus* (Geoffroy St., Hilaire 1809): **Sudão:** USNM 072797, 7, (1 analisado, 187.22 mm CP).

Crenuchidae: *Ammocryptocharax elegans* Weitzman, Kanazawa, 1976: **Brasil:** MZUEL 11519, 2, (1 analisado, 28.92 mm CP). *Elachocharax mitopterus* Weitzman, 1986: **Brasil:** MZUEL 15214, 2, (1 analisado, 15.68 mm CP). *Characidium lauroi* Travassos, 1949: **Brasil:** MZUEL 2703, 16, (1 analisado, 40.01 mm CP). *Characidium zebra* Eigenmann, 1909: **Brasil:** MZUEL 08203, 8, (1 analisado, 61.01 mm CP). *Characidium rachovii* Regan, 1913: **Brasil:** MNRJ 24038, 12, (1 analisado, 34.09 mm CP). *Crenuchus spilurus* Günther, 1863: **Brasil:** MZUEL 4959, 2, (1 analisado, 37.04 mm CP). *Melanocharacidium dispilomma* Buckup, 1993: **Brasil:** MZUEL 09154, 10, (1 analisado, 46.85 mm CP). *Odontocharacidium aphanes* (Weitzman, Kanazawa, 1977): **Brasil:** MZUEL 11555, 70, (1 analisado, 13.40 mm CP).

Curimatidae: *Curimata gilberti* Bosc, 181: **Brasil:** MZUEL 2541, 11, (1 analisado, 78.41 mm CP). *Curimatella dorsalis* (Eigenmann, Eigenmann, 1889): **Brasil:** MZUEL 12928, 5, (analisado, 80.35 mm CP). *Curimatopsis crypticus* Vari, 1982: **Brasil:** MZUEL 11990, 72, (1 analisado, 32.90 mm CP). *Cyphocharax gillii* (Eigenmann, Kennedy, 1903): **Brasil:** MZUEL

15938, 6, (1 analisado, 73.93 mm CP). *Potamorhina squamoralevis* (Braga, Azpelicueta, 1983): **Brasil:** MZEUL 17764, 2, (1 analisado, 131.50 mm CP). *Psectrogaster curviventris* Eigenmann, Kennedy, 1903: **Brasil:** MZUEL 12594, 2, (1 analisado, 82.04 mm CP).

Cynodontidae: *Cynodon gibbus* (Spix, Agassiz, 1829): **Brasil:** MZUEL 15346, 1, (1 analisado, 210.50 mm CP). *Rhaphiodon vulpinus* Spix, Agassiz, 1829: **Brasil:** MZUEL 00507, 350.01 mm CP.

Ctenoluciidae: *Boulengerella cuvieri* (Spix, Agassiz, 1829): **Brasil:** MZUEL 07907, 1, 152.20 mm CP.

Distichodontidae: *Congochrax olbrechtsi* (Poll, 1954): **República Democrática do Congo:** USNM 227394, 8, (1 analisado, 19.02 mm CP). *Distichodus engycephalus* Günther, 1864: **Camarões:** USNM 303705, 7, (1 analisado, 91.08 mm CP). *Eugnathichthys macroterolepis* Boulenger, 1899: **República Centro-Africana:** USNM 310465, 1, 80.09 mm CP. *Ichthyborus besse* (Joannis, 1835): **Sudão:** USNM 061328, 3, (1 analisado, 107.09 mm CP). *Mesoborus* sp.: **República Centro-Africana:** USNM 310790, 1, 134.01 mm CP. *Nannaethiops unitaeniatus* Günther, 1872: **Camarões:** USNM 303954, 25, (1 analisado, 31.08 mm CP). *Neolebias unifasciatus* Steindachner, 1894: **Togo:** USNM 310840, 300, (1 analisado, 29.02 mm CP). *Paradistichodus dimidiatus* (Pellegrin, 1904): **Gana:** USNM 310847, 11, (1 analisado, 56.1 mm CP). *Phago loricatus* Günther, 1865: **Camarões:** USNM 304013, 4, (1 analisado, 45.09 mm CP).

Erythrinidae: *Erythrinus erythrinus* (Bloch, Schneider, 1801): **Brasil:** MZUEL 11721, 106.22 mm CP; *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Spix & Agassiz 1829): **Brasil:** MZUEL 14041, 128.09 mm CP; *Hoplias malabaricus* (Bloch 1794): **Brasil:** MZEUL11503, 125.05 mm CP.

Gasteropelecidae: *Agoniates halecinus*: Müller, Troschel 1845: **Brasil:** MZUEL 10463, 1,144.87 mm CP. *Carnegiella myersi* Fernández-Yépez, 1950: **Brasil:** MZUEL 6750, 114, (1 analisado, 22.46 mm CP). *Thoracocharax stellatus* (Kner, 1858): **Brasil:** MZUEL 16836, 28, (1 analisado, 44.88 mm CP).

Hemiodontidae: *Anodus alburnus* (Müller, Troschel, 1844): **Brasil:** MZUEL 10570, 2, (1 analisado, 148.80 mm CP). *Bivibranchia velox* (Eigenmann, Myers 1927): **Brasil:** MZUEL 4965, 2, (1 analisado, 57.86 mm CP). *Hemiodus atranalis* (Fowler, 1940): **Brasil:** MZUEL 15465, 5, (1 analisado, 79.77 mm CP).

Hepsetidae: *Hepsetus odoe* (Bloch, 1794): **Camarões:** USNM 303705, 2, (1 analisado, 57.55 mm CP).

Iguanodectidae: *Bryconops alburnoides* Kner, 1858: **Brasil:** MZUEL 11524, 8, (1 analisado, 126.56 mm CP). *Iguanodectes geisleri* Géry, 1970: **Brasil:** MZUEL 11568, 18, (1 analisado,

48.05 mm CP). *Piabucus melanostoma* Holmberg, 1891: **Brasil:** MZUEL 09939, 17, (1 analisado, 44.58 mm CP).

Lebiasinidae: *Copella nattereri* (Steindachner, 1876): **Brasil:** MNRJ 28250, 18, (1 analisado, 27.03 mm CP). *Lebiasina erythrinoides* (Valenciennes, 1850): **Brasil:** MZUEL 16946, 17, (1 analisado, 94.24 mm CP). *Nannostomus beckfordi* Günther, 1872: **Brasil:** MZEUL 3236, 88, (1 analisado, 28.68 mm CP). *Pyrrhulina australis* Eigenmann, Kennedy, 1903: **Brasil:** MZUEL 11117, 297, (1 analisado, 30.07 mm CP).

Parodontidae: *Apareiodon ibitiensis* Amaral Campos, 1944: **Brasil:** MZUEL 09364, 8, (1 analisado, 93.11 mm CP). *Parodon nasus* Kner, 1859: **Brasil:** MZUEL 09365, 3, (1 analisado, 122.60 mm CP).

Prochilodontidae: *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1837): **Brasil:** MZUEL 09510, 3, (1 analisado, 127.69 mm CP). *Semaprochilodus insignis* (Jardin, 1841): **Brasil:** MZUEL 01428, 1, 178.43 mm CP. *Steindachnerina brevipinna* (Eigenmann, Eigenmann, 1889): **Brasil:** MZUEL 18919, 3, (1 analisado, 107.97 mm CP).

Serrasalminidae: *Catoprion mento* (Cuvier, 1819): **Brasil:** MZUEL 10462, 1, 58.79 mm CP. *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1816): **Brasil:** MZUEL 20536, 3, (1 analisado, 102.56 mm CP). *Metynnis maculatus* (Kner, 1858): **Brasil:** MZUEL 2550, 7 (1 analisado, 110.30 mm CP). *Mylesinus paucisquamatus* Jégu, Santos, 1988: **Brasil:** MZUEL 6008, 2, (1 analisado, 38.45 mm CP). *Myleus micans* (Lütken, 1875): **Brasil:** MZUEL 16444, 6, (1 analisado, 36.79 mm CP). *Myloplus levis* (Eigenmann, McAtee, 1907): **Brasil:** MZEUL 19660, 3, (1 analisado, 107.58 mm CP). *Mylossoma duriventre* (Cuvier, 1818): **Brasil:** MZUEL 08097, 6, (1 analisado, 113, 69 mm CP). *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887): **Brasil:** MZUEL 11723, 4, (1 analisado, 138.99 mm CP). *Pygocentrus nattereri* Kner, 1858: **Brasil:** MZUEL 11572, 5, (1 analisado, 117.40 mm CP). *Serrasalmus maculatus* Kner, 1858: **Brasil:** MZUEL 16842, 4, (1 analisado, 86.97 mm CP). *Utiaritchthys sennaebregai* Miranda Ribeiro, 1937: **Brasil:** MZUEL 08659, 23, (1 analisado, 81.27 mm CP).

Triportheidae: *Clupeacharax anchoveoides* Pearson, 1924: **Brasil:** MZUEL 17845, 10, (1 analisado, 51.63 mm CP). *Engraulisoma taeniatum* Castro, 1981: **Brasil:** MZUEL 05438, 2, (1 analisado, 25.09 mm CP). *Triportheus nematurus* (Kner, 1858): **Brasil:** MZUEL 16837, 21, (1 analisado, 73.53 mm CP).

4.3 DISSECÇÃO E DESCRIÇÃO ANATÔMICA DO PSEUDOTÍMPANO

Foi realizada uma descrição anatômica detalhada da morfologia do pseudotímpano e estruturas adjacentes através de dissecação dos espécimes sob microscópio

estereoscópio. O processo de dissecação seguiu os princípios de Dutra et al. (2015), iniciando pela remoção da pele e escamas sobrejacente além de todo o tecido adiposo solto que preenche o hiato, expondo músculos, ossos e nervos associados ao pseudotímpano.

Os espécimes analisados, foram dissecados do lado esquerdo a fim de se obter a posição e morfologia exata do pseudotímpano entre as costelas, em seguida foram feitos desenhos esquemáticos para cada espécime. Todos os músculos e estruturas associadas foram ilustrados como aparecem logo após a remoção da pele e do tecido adiposo sobrejacente. As ilustrações da anatomia do pseudotímpano foram feitas a partir de observação direta dos espécimes dissecados sob microscópio estereoscópio. Para a produção das ilustrações foi empregada à técnica de pontilhismo, de modo que os desenhos foram feitos manualmente em papel A4.

A nomenclatura miológica e osteológica seguiu Winterbottom (1979) e Weitzman (1962) respectivamente. Os hiatos entre os Characiformes foram descritos de forma alfanumérica (h1, h2, h3, h4...) respectivamente, sendo dispostos de forma crescente em direção a região posterior do corpo, como proposto por Dutra et al. (2015).

Analisamos um espécime de cada espécie, sendo que todos os indivíduos eram adultos. Para verificar se há variação anatômica intraespecífica do pseudotímpano, optamos por analisar 10 espécimes de duas espécies escolhidas aleatoriamente: *Characidium zebra* e *Hyphessobrycon eques*.

4.4 ABREVIÇÕES INSTITUCIONAIS

DZSJRP – Departamento de Zoologia e Botânica, Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto, Brasil; MZUEL – Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina, Brasil; MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil; MNRJ – Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil; USNM – Museu Nacional de História Natural, Smithsonian, Washington D.C., EUA.

4.5 OTIMIZAÇÃO DE CARACTERES

Foram propostos 8 caracteres morfológicos acerca do pseudotímpano e suas estruturas anexas adjacentes. Além desses, foram reinterpretados outros 6 caracteres morfológicos inicialmente propostos por Malabarba (1998), Zanata, Vari (2005), Bührnheim et al. (2008), Mirande (2010), Mattox, Toledo-Piza (2012) e Dutra et al. (2015) para a morfologia do pseudotímpano, contabilizando um total de 14 caracteres morfológicos.

Alguns táxons tiveram a anatomia do pseudotímpano completamente codificada para a otimização dos caracteres com base na literatura: *Atopomesus pachyodus* Myers, 1927 (Esguícero, Castro, 2016. Fig. 4), *Charax pauciradiatus* (Günther 1864), *Gilbertolus alatus* (Steindachner 1878) e *Hoplocharax goethei* Géry, 1966 (Mattox, Toledo-Piza, 2012. Fig. 2) e *Acestrocephalus sardina* (Fowler 1913) (Menezes, 2006. Fig. 5^a). Alguns outros táxons só puderam ser codificados para a presença ou ausência do pseudotímpano, com base em informações disponíveis na literatura: *Amazonspinther dalmata* (Bührnheim et al., 2008. Fig. 1), *Roeboides descavadensis* Fowler, 1932 (Mattox, Toledo-Piza, 2012: Ch. 10), *Cheirodon interruptus* (Jenyns 1842) (Mattox, Toledo-Piza, 2012: Ch. 10) e *Charax stenopterus* (Cope 1894) (Mattox, Toledo-Piza, 2012: Ch. 10).

A fim de investigar a evolução do pseudotímpano na ordem, uma matriz com estes 14 caracteres foi construída e os mesmos foram otimizados na árvore de consenso obtida por Mirande (2018). A matriz de caracteres e os procedimentos de otimização foram feitos através do software Mesquite versão 3.31 (Maddison, Maddison, 2017). Os estados de caráter inaplicáveis estão representados por “-” e as entradas ausentes por “?”, sendo nesse caso estados de caráter que não puderam ser observados devido a danos estruturais no material, ou ausência de dados na literatura. Subsequentemente, a árvore filogenética de Mirande (2018) foi manualmente editada, incorporando táxons não analisados em Mirande (2018).

Um total de 40 táxons não analisados na hipótese filogenética de Mirande (2018) foram incorporados à árvore, sendo que 24 desses tiveram suas relações manualmente editadas na topologia com base em filogenias especializadas mais recentes (i.e. (*Ammocryptocharax elegans*, *Melanocharacidium dispilomma*), Betancur et al. (2018); (*Argonectes longiceps* (*Anodus Hemiodus*)) Betancur et al. (2018); (*Ctenolucius hujeta* (*Boulengerella cuvieri*, *Boulengerella lateristriga*)) Vari (1995); (*Carnegiella myersi* (*Carnegiella strigata*, *Carnegiella marthae*)) Abe et al. (2013); (*Prodontocharax melanotus*, *Cheirodontops geayi*) Calcagnotto et al. (2005); (*Copella nattereri* (*Pyrrhulina australis*, *Lebiasina astrigata*)) Betancur et al. (2018); (*Potamorhina altamazonica* (*Curimata cyprinoides*, *Curimata gilberti*)), Melo et al. (2018); (*Curimatopsis crypticus* (*Potamorhina Curimata*)) Melo et al. (2018); (*Elachocharax mitopterus*, *Odontocharacidium aphanes*) Buckup (1993); (*Hemibrycon polyodon*, *Hemibrycon loisae*) Thomaz et al. (2015); (*Hysteronotus megalostomus* (*Pseudocorynopoma doriae*, *Pseudocorynopoma heterandria*)) Ferreira et al. (2011); (*Ammocryptocharax elegans*, *Melanocharacidium dispilomma*) Buckup (1993); (*Metynniss maculatus*, *Metynniss mola*) Mateussi et al. (2020); (*Myleus micans*, *Mylesinus paucisquamatus*) Mateussi et al. (2020); (*Myloplus levis*, *Myloplus rubripinnis*)

Mateussi et al. (2020); (*Odontocharacidium aphanes*, *Elachocharax mitopterus*) Buckup (1993); (*Priocharax ariel*, *Roeboides*) Betancur et al. (2018); (*Psectrogaster curviventris*, *Psectrogaster altamazonica*) Melo et al. (2018); (*Pseudanos varii*, *Pseudanos trimaculatus*) Ramirez et al. (2017); (*Anostomoides atrianalis*, *Rhytiodus microlepis*) Ramirez et al. (2020); (*Hepsetus odoe* Alestidae) Betancur et al. (2018); (*Lepidarchus adonis*, *Ladigesia roloffi*) Zanata, Vari (2005); (*Congocharax olbrechtsi* (*Neolebias* (*Paradistichodus* (*Nannocharax*, *Nannaethiops*)))) Vari (1979); (*Nannaethiops unitaeniatus*, *Paradistichodus dimidiatus*) Vari (1979). Os demais taxa (i.e. (*Apareiodon affinis*, *Apareiodon ibitiensis*); (*Cyphocharax gillii*, *Cyphocharax spilotus*); (*Gilbertolus alatus*, *Gilbertolus maracaiboensis*); (*Hypomasticus mormyrops*, *Hypomasticus megalepis*); (*Laemolyta taeniata*, *Laemolyta próxima*); (*Potamorhina squamoralevis*, *Potamorhina altamazonica*); (*Psectrogaster curviventris*, *Psectrogaster amazonica*); (*Schizodon nasutus*, *Schizodon fasciatus*); (*Phago loricatus*, *Phago boulengeri*); (*Neolebias unifasciatus*, *Neolebias trilineatus*); (*Mesoborus* sp., *Mesoborus crocodilos*); (*Ichthyoborus besse*, *Ichthyoborus ornatos*)) foram adicionados manualmente à matriz sem consulta em filogenias especializadas visto que foram posicionadas juntamente aos seu congêneres.

De acordo com hipóteses filogenéticas morfológicas (Fink, Fink, 1981) e moleculares Betancur-R et al. (2017) e Hughues et al. (2018), as ordens Characiformes, Siluriformes e Gymnotiformes compõem o clado Characiphysi, à qual Characiformes é proposto com sendo grupo irmão de Siluriformes mais Gymnotiformes. Portanto, frente à maior riqueza de informações acerca da anatomia do pseudotímpano em Gymnotiformes, disponíveis em Dutra et al. (2015), optamos por empregar um de seus representantes mais basais como grupo externo de Characiformes. Por conseguinte, nos baseamos nas hipóteses filogenéticas de Albert (2001) e Tagliacollo et al. (2016), respectivamente baseadas em evidência total, a qual propõem *Electrophorus* Gill, 1864 como sendo o gênero mais basal em Gymnotidae que, por sua vez, está na base da árvore de Gymnotiformes.

5 RESULTADOS

5.1 PRESENÇA E AUSÊNCIA DE PSEUDOTÍMPANO E REDUÇÃO MUSCULAR

O pseudotímpano em Characiformes, compreende até quatro hiatos na musculatura hipaxial (i.e. músculos *obliquus superioris* e *obliquus inferioris*) sobre a porção anterior da bexiga natatória (i.e. h1-h4), podendo variar com relação ao formato, tamanho e posição entre as costelas, ocorrendo desde a região anterior à parapófise da quarta vértebra

até a costela da sétima vértebra. A redução muscular nesse grupo corresponde a qualquer concavidade no músculo *obliquus superioris* na região do pseudotímpano, podendo apresentar variações com relação ao formato e tamanho, entretanto não havendo formação de hiatos.

Das 22 famílias analisadas, nove possuem representantes com hiatos na musculatura hipaxial lateralmente à bexiga natatória, duas apresentam apenas uma redução muscular na região, não formando um pseudotímpano e onze não possuem quaisquer modificações na musculatura hipaxial na região do pseudotímpano (Tabela1). Setenta e sete espécies das 164 examinadas possuem um hiato muscular, 21 apresentam apenas uma redução na musculatura hipaxial na região, mas sem formar um pseudotímpano e as 66 espécies remanescentes não apresentam modificações na musculatura hipaxial na região do pseudotímpano.

Tabela 1: Presença e ausência de Hiato muscular e Redução muscular entre os representantes das famílias de Characiformes. “+” corresponde a presença e “-“ corresponde a ausência.

Família	Hiato muscular	Redução muscular
Acestrorhynchidae	+/-	-
Alestidae	+	-
Anostomidae	-	-
Bryconidae	-	-
Characidae	+/-	+/-
Chilodontidae	+/-	-
Citharinidae	+	-
Crenuchidae	+	-
Curimatidae	-	+
Cynodontidae	+/-	-
Ctenoluciidae	-	-
Distichodontidae	+	-
Erythrinidae	-	-
Gasteropelecidae	-	-
Hemiodontidae	-	+
Hepsetidae	-	-
Iguanodectidae	-	-
Lebiasinidae	-	-
Parodontidae	-	-
Prochilodontidae	-	-
Serrasalminidae	+/-	-
Triporthidae	-	-

5.2 FAMÍLIAS SEM PSEUDOTÍMPANO

Onze das 22 famílias analisadas não apresentam hiatos musculares, sendo observada apenas redução muscular do *obliquus superiores*, a qual pode variar quanto ao

formato. Nas espécies onde não há qualquer redução ou hiato muscular, notou-se variações apenas relacionadas a exposição ou não do nervo da linha lateral, assim como variações no número de ramificações quando exposto.

Somente uma espécie de Hemiodontidae e Curimatidae, *Bivibranchia velox* e *Curimatopsis crypticus*, respectivamente, apresentam redução muscular na região lateral à câmara anterior da bexiga natatória, de modo que em ambos os casos o *obliquus superioris* é reduzido em forma de uma concavidade triangular.

A completa ausência modificações na musculatura na região umeral é observada em Gasteropelecidae e Erythrinidae. Nessas famílias, os músculos *obliquus superioris*, *lateralis superficialis* e *epaxialis* são bem desenvolvidos, não havendo reduções ou hiatos musculares, nem exposição do nervo da linha lateral, a qual se encontra completamente coberto pelo *lateralis superficialis*.

As famílias Ctenoluciidae e Iguanodectidae são semelhantes quanto à musculatura da região umeral, de modo que o nervo da linha lateral se encontra completamente coberto pelo *lateralis superficialis*, com exceção de *Bryconops alburnoides* em Iguanodectidae. Nessa espécie, o nervo da linha lateral está exposto sobre o *lateralis superficialis*, logo após ao opérculo, adentrando no mesmo músculo na região posterior à segunda câmara da bexiga natatória.

Já em Bryconidae o nervo da linha lateral é exposto por toda extensão da região umeral de *Brycon pesu* e *Salminus hilarii*. Nessas espécies, o nervo surge posteriormente ao opérculo sobre o *lateralis superficialis*, adentrando no mesmo após a primeira câmara da bexiga natatória, não apresentando nenhuma ramificação visível.

Em Parodontidae e Prochilodontidae, o nervo da linha lateral é exposto após o opérculo sobre o *lateralis superficialis* por toda a extensão da bexiga natatória em *Apareiodon ibitiensis*, *Parodon nasus* e *Prochilodus lineatus* respectivamente. Exceto nas espécies de Prochilodontidae, *Steindachnerina brevipinna*, dotada de uma única ramificação que se insere no *obliquus superioris* e *Semaprochilodus* sp. Em que o nervo da linha lateral é completamente recoberto pelo músculo *lateralis superficialis*.

Anostomidae apresenta uma ampla variação interespecífica na morfologia do nervo da linha lateral, com o maior grau de complexidade observado em *Abramites hypselonotus* e *Schizodon nasutus*. Ambas possuem esse nervo exposto e lateral sobre o *lateralis superficialis*, apresentando até quatro ramificações que se inserem em *obliquus superioris*, como no caso de *A. hypselonotus*, e apenas uma ramificação em *S. nasutus*. Com exceção de *Anostomus ternetzi* que não apresenta exposição do nervo da linha lateral na região

anterior do corpo, nas demais espécies de Anostomidae esse nervo emerge do músculo *lateralis superficialis*, não exibindo qualquer ramificação até adentrar novamente na musculatura epaxial.

Em Triportheidae apenas *Engraulisoma taeniatum* não possui o nervo da linha lateral exposto sobre a musculatura epaxial. Já em *Triportheus nematurus* (Kner, 1858), esse nervo é exposto sobre o *lateralis superficialis* onde apresenta três ramificações que se inserem no *obliquus superioris* antes de adentrar no mesmo músculo de origem, se assemelhando a *Clupeacharax anchoveoides*, exceto pela ausência de ramificações.

Dentre os representantes de Lebiasinidae, *Copella nattereri* e *Nannostomus beckfordi* são as espécies que apresentam a musculatura da região anterior do corpo mais simplificada, sem a presença de redução muscular e exposição do nervo da linha lateral, que se encontra completamente resguardado pelo *lateralis superficialis*. Em *Pyrrhulina australis* é possível observar uma pequena exposição do nervo da linha lateral sobre o *lateralis superficialis* que se estende aproximadamente até a primeira câmara da bexiga natatória, ao contrário de *Lebiasina erythrinoides* em que esse nervo é mais alongado, e possui uma pequena ramificação que se insere no *obliquus superioris*.

Na família africana Hepsetidae, analisamos apenas a ocorrência de pseudotímpano, que é ausente em *Hepsetus odoe* (Bloch, 1794).

5.3 FAMÍLIAS COM PSEUDOTÍMPANO

5.3.1 Família Acestrorhynchidae

Em Acestrorhynchidae, pseudotímpano foi observado em *Gilbertolus alatus*, *Hoplocharax goethei* e *Lonchogenys ilisha* mas ausente em *Acestrorhynchus pantaneiro*. Quando presente, o pseudotímpano é composto apenas por um hiato anterior à costela da quinta vértebra (h2).

O hiato muscular em *Gilbertolus alatus* se resume a uma grande abertura (h2) triangular, delimitada dorsal e ventralmente pelo músculo *obliquus superioris*, e posteriormente pela margem anterior da costela da quinta vértebra. É possível verificar uma redução menos expressiva no *obliquus inferioris*, expondo-o posteriormente ao pseudotímpano desde a margem posterior da costela da quinta vértebra até sua confluência com o *obliquus superioris*. O nervo da linha lateral nessa espécie corre paralelamente à margem dorsal do hiato, apresentando uma pequena ramificação antes de inserir-se em *lateralis superficialis* (Mattox,

Toledo-Piza, 2012)

Hoplocharax goethei e *Lonchogenys ilisha* (Fig. 1), possuem uma única abertura (h2), delimitadas anteriormente por *obliquus superioris* e posteriormente pela margem anterior da costela da quinta vértebra. Ambas as espécies exibem um conspícuo feixe de musculatura epaxial a qual é exposto na região dorsal do hiato.

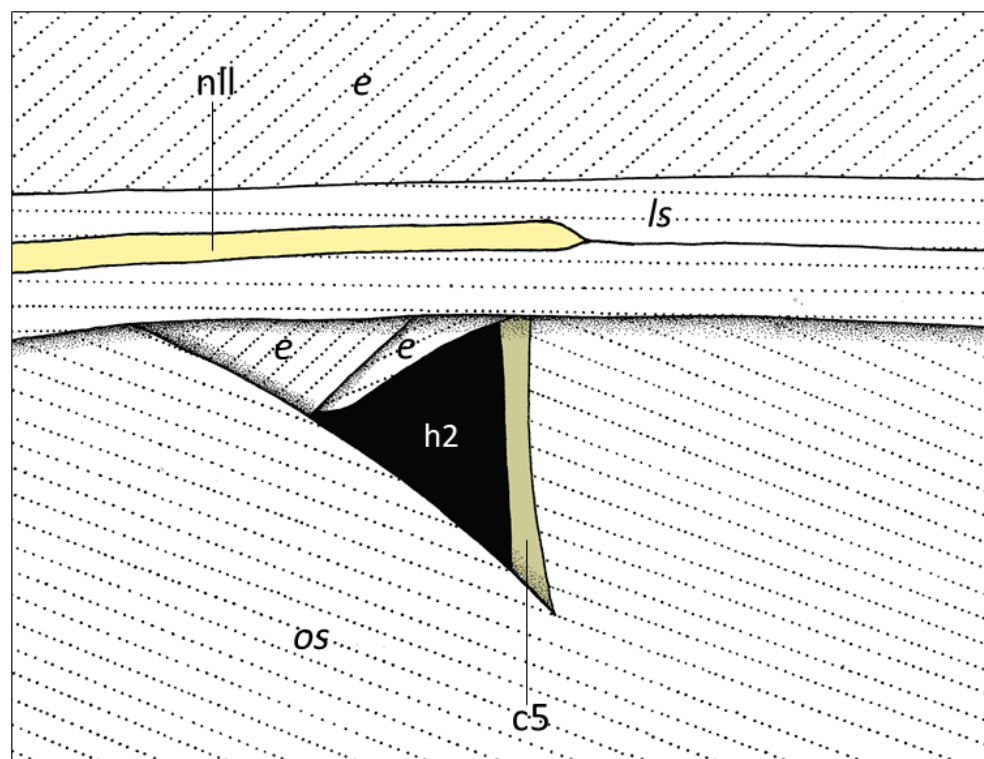


Figura 1 – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Lonchogenys ilisha* (Acestrorhynchidae), MZUEL 15449, 86.35 mm CP, Brasil. Abreviações: h2, hiato 2; c5, costela da quinta vértebra; os, *obliquus superioris*; ls, *lateralis superficialis*; e, *epaxialis*; nll, nervo da linha lateral.

Em *Hoplocharax goethei* o hiato (h2) é trapezoidal, e significativamente maior em comparação ao hiato triangular exibido por *Lonchogenys ilisha*, além disso *H. goethei* apresenta uma redução em *obliquus inferioris* menos expressiva, expondo-o na região ventral, o que não é observado em *L. ilisha*. Ambas as espécies têm o nervo da linha lateral localizado sobre o *lateralis superficialis* paralelamente a margem dorsal do pseudotímpano, exibindo uma pequena ramificação anterior a sua inserção em *lateralis superficialis* a qual ocorre apenas em *H. goethei*.

5.3.2 Família Cynodontidae

Das espécies examinadas, o pseudotímpano estava ausente em *Cynodon*

gibbus e presente em *Rhaphiodon vulpinus*. Na primeira, existe apenas uma pequena redução muscular em *obliquus superioris* na região umeral. O nervo da linha lateral é exposto longitudinalmente por um pequeno espaço sobre o músculo *lateralis superficialis* logo a cima da redução muscular em *obliquus superioris*.

Já em *Rhaphiodon vulpinus* estão presentes quatro hiatos musculares (Fig. 2). O hiato h1 é pequeno e triangular, delimitado posteriormente pela margem anterior da parapófise da quarta vértebra. Já as margens dorsal e ventral são limitadas pelos músculos *lateralis superficialis* e *obliquus superioris* respectivamente.

O hiato h2 é grande e trapezoidal, delimitado dorsalmente pelo *obliquus superioris*, anteriormente pela margem posterior da parapófise da quarta vértebra e posteriormente pela margem anterior da costela da quinta vértebra. A margem ventral do hiato é limitada pelo *obliquus inferioris*, em decorrência de uma redução pouco expressiva do mesmo.

Já os hiatos h3 e h4 são grandes e alongados, sendo delimitados dorsal e ventralmente pelos músculos *lateralis superficialis* e *obliquus superioris* respectivamente. O hiato (h3) é delimitado anteriormente pela margem posterior da costela da quinta vértebra e posteriormente pela margem anterior da costela da sexta vértebra, enquanto que o mais posterior hiato (h4) é limitado anteriormente pela margem posterior da costela da sexta vértebra, e posteriormente pela margem anterior da costela da sétima vértebra.

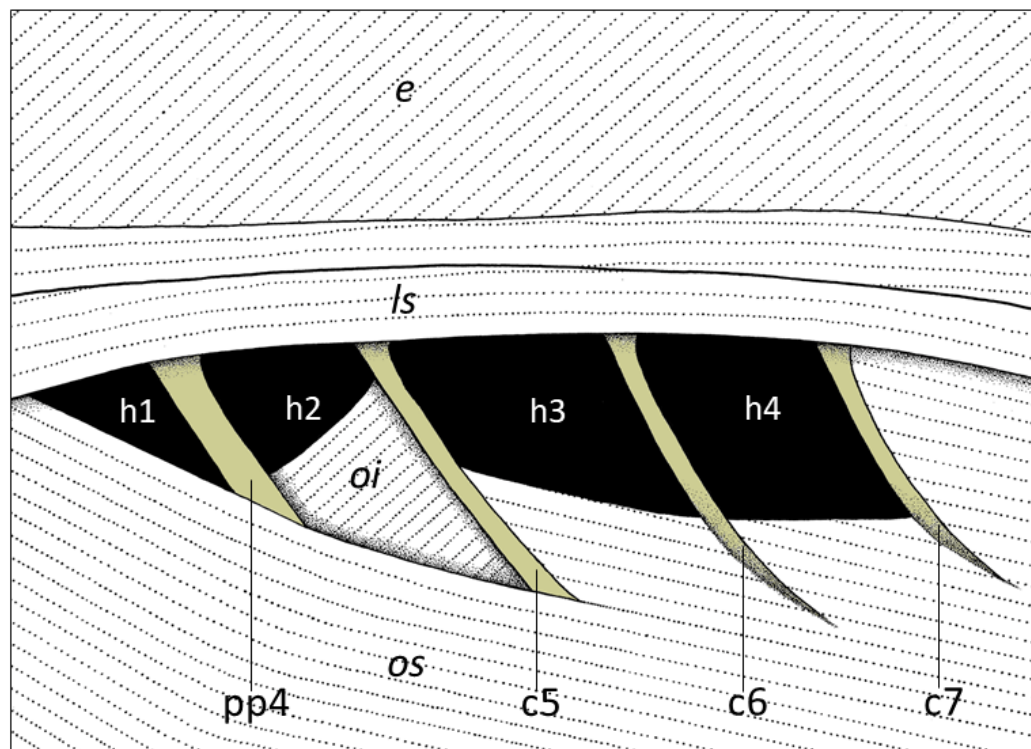


Figura 2 – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Rhaphiodon vulpinus* (Cynodontidae), MZUEL 00507, 350.01 mm CP, Brasil. Abreviações: h1, hiato 1; h2, hiato 2; h3, hiato 3; h4, hiato 4; pp4, parapófise da quarta vértebra; c5, costela da quinta vértebra; c6, costela da sexta vértebra; c7, costela da sétima vértebra; os, *obliquus superioris*; oi, *obliquus inferioris*; ls, *lateralis superficialis*; e, *epaxialis*.

5.3.3 Família Crenuchidae

Todas as espécies de Crenuchidae examinadas possuem pseudotímpano. A forma e extensão varia bastante ao longo da família, variando de um hiato (h3; eg. *Characidium zebra*, *Crenuchus spilurus*) a três hiatos (h2-h4; e.g. *Melanocharacidium dispilomma*, *Characidium rachovi*). Além disto, espécies que possuem dois hiatos podem ser decorrentes da presença do h2 e h3 (*Characidium rachovi*, *Elachocharax mitopterus*, *Odontocharacidium aphanes*) ou de h3 e h4 (*Ammocryptocharax elegans*).

Em Crenuchidae, a menor abertura pseudotimpânica é observada em *Crenuchus spilurus*, possuindo apenas um hiato h3 arredondado, posicionado entre as costelas da quinta e sexta vértebra, de modo que nenhuma dessas ossificações é exposta em vista lateral. Essa abertura é delimitada dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, e ventralmente pelo *obliquus superioris*.

O pseudotímpano de *Odontocharacidium aphanes* consiste em dois hiatos lateralmente contínuos na musculatura hipaxial. O hiato arredondado mais posterior, h3, localiza-se entre as costelas da quinta e sexta vértebra, sendo limitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, anteroventralmente pelo *obliquus superioris* e posteroventralmente pelo *obliquus inferioris*. O hiato pentagonal h2 é levemente menor, limitando-se em sua margem posterior

pela face anterior da costela da quinta vértebra, dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, anteroventralmente pelo *obliquus superioris*, posteroventralmente pelo *obliquus inferioris*, e anteriormente pela parapófise da quarta vértebra, a qual é parcialmente preenchida pelo *obliquus inferioris* em sua margem anterior.

Em *Elachocharax mitopterus*, há a presença de um pseudotímpano composto por dois hiatos (i.e. h2, h3). O hiato h2 é aproximadamente triangular, sendo observado a exposição do *obliquus inferioris* em sua margem anterior, fazendo com que a parapófise da quarta vértebra fique completamente encoberta sob a musculatura hipaxial. A região posterior do hiato, é delimitada pela margem anterior da costela da quinta vértebra, assim como os músculos *obliquus superioris* e *lateralis superficialis* delimitam o hiato ventralmente e dorsalmente respectivamente. O hiato (h3) é grande e aproximadamente arredondado, sendo delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, anteriormente pela face posterior exposta da costela da quinta vértebra, posteriormente pela face anterior exposta da costela da sexta vértebra, anteroventralmente pelo *obliquus superioris*, e posteroventralmente pelo *obliquus inferioris*.

O pseudotímpano em *Characidium lauroi* consiste em duas janelas lateralmente contínuas separadas entre si pela costela da quinta vértebra, como descrito em *Elachocharax mitopterus*. Entretanto, o hiato triangular mais posterior h3 de *C. lauroi* é levemente maior, sendo delimitado posteriormente por *obliquus superioris*, anteriormente pela margem posterior da costela da quinta vértebra e ventralmente por um grande e aproximadamente triangular feixe de *obliquus inferioris*. Por fim o hiato h2 consiste em uma pequena abertura aproximadamente triangular alongada, delimitada dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, posteriormente pela margem anterior da costela da quinta vértebra e anteriormente pelo *obliquus superioris*.

Em *Ammocryptocharax elegans*, a redução do *obliquus superioris* mais *obliquus inferioris* produz dois hiatos, um h3, e o mais posterior h4 assim como é observado em *Melanocharacidium dispilomma* e *Characidium rachovi*. O hiato h4 em *A. elegans* possui formato aproximadamente arredondado, sendo delimitado anteriormente pela costela da sexta vértebra, anterodorsalmente pelo *lateralis superficialis*, posterodorsalmente, ventralmente e posteriormente pelo *obliquus superioris*. O hiato h3 possui formato triangular alongado, sendo delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, e posteriormente pelo *obliquus superioris*.

Os pseudotímpano mais complexos são descritos em *Melanocharacidium dispilomma* e *Characidium rachovii*. Em *M. dispilomma* (Fig. 3), o hiato h2 é triangular e pequeno, delimitado ventralmente pelo *obliquus superioris*, dorsalmente pelo *lateralis*

superficialis e posteriormente pela margem anterior da costela da quinta vértebra. Os hiatos h3 e h4 são aproximadamente triangulares, delimitados anteriormente pela margem posterior das costelas da quinta e sexta vértebra respectivamente, dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, ventralmente pelo *obliquus superioris* e posteriormente pelo *obliquus inferioris*.

Em *Characidium rachovii*, o hiato triangular (h2) é delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, ventralmente pelo *obliquus superioris*, anteriormente pelo *obliquus inferioris* e posteriormente pela margem anterior exposta da costela da quinta vértebra. O amplo e aproximadamente triangular hiato (h3) nesse táxon é delimitado anterodorsalmente pelo *lateralis superficialis*, posterodorsalmente pelo *obliquus superioris*, anteroventralmente pelo *obliquus superioris*, posteroventralmente pelo *obliquus inferioris*, anteriormente pela margem posterior da costela da quinta vértebra e posteriormente pela face anterior da costela da sexta vértebra. O mais posterior hiato (h4), é aproximadamente arredondado, sendo delimitado anteriormente pela margem posterior da costela da sexta vértebra, anteroventralmente e posteroventralmente pelo *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* respectivamente, e posterior e dorsalmente pelo *obliquus superioris*.

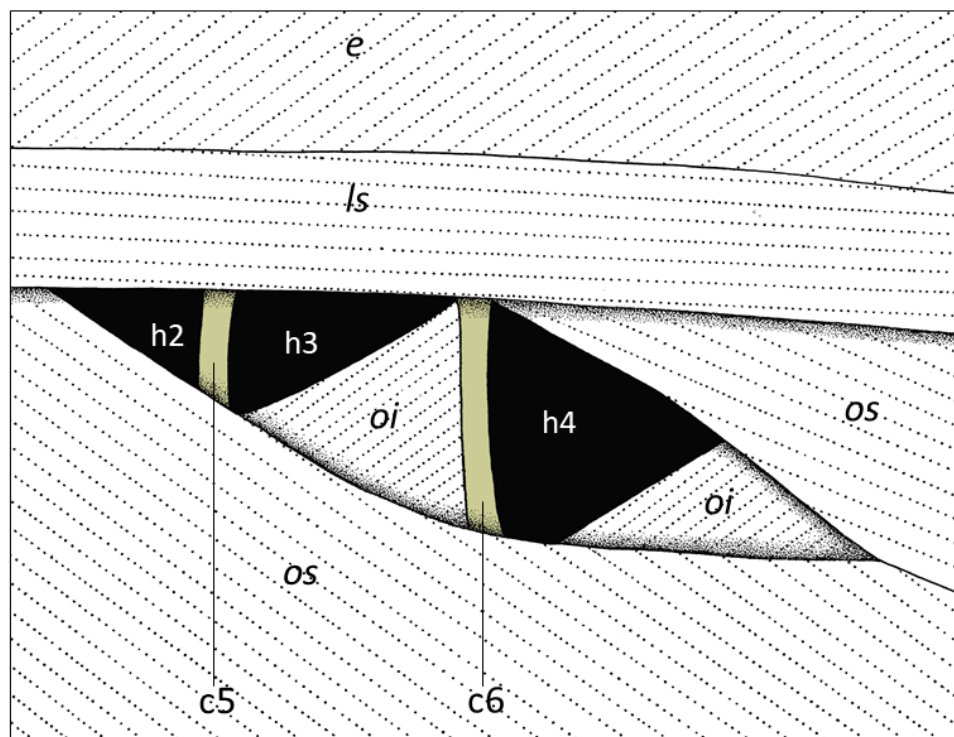


Figura 3 – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Melanocharacidium dispilomma* (Crenuchidae), MZUEL 09154, 46,85 mm CP, Brasil. Abreviações: h2, hiato 2; h3, hiato 3; h4, hiato 4; c5, costela da quinta vértebra; c6, costela da sexta vértebra; os, *obliquus superioris*; oi, *obliquus inferioris*; ls, *lateralis superficialis*; e, *epaxialis*.

Em *Melanocharacidium dispilomma*, *Odontocharacidium aphanes* e *Elachocharax mitopterus*, o nervo da linha lateral encontra-se inserido sob a musculatura hipaxial, não sendo exposto em vista lateral. Em contrapartida, esse nervo é exposto na região

umeral de *Crenuchus spilurus*, *Characidium lauroi* e *Ammocryptocharax elegans* não exibindo ramificações antes de adentrarem no *lateralis superficialis*, com exceção de *C. spilurus* a qual esse nervo se insere em *obliquus superioris*.

5.3.4 Família Chilodontidae

Nas espécies examinadas de Chilodontidae, apenas *Chilodus punctatus* apresenta pseudotímpano, resultando em um único hiato h3 triangular. Essa abertura é delimitada dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, posteriormente pelo *obliquus superioris* e anteriormente pela margem posterior da costela da quinta vértebra.

Caenotropus labyrinthicus, não apresenta pseudotímpano. Nessa espécie o nervo da linha lateral é exposto, assim como em *Chilodus Punctatus*, e surge logo após o opérculo, percorrendo toda a região da bexiga natatória antes de adentrar no *lateralis superficialis*.

5.3.5 Família Serrasalmidae

Nas espécies examinadas de Serrasalmidae, *Colossoma macropomum*, *Mylossoma duriventre* e *Piaractus mesopotamicus* não há hiatos. Enquanto que nas demais espécies foi observado pseudotímpano.

Em *Metynnis maculatus* existem três hiatos (h2-h4). O hiato mais anterior, h2, é triangular e delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, ventralmente pelo *obliquus superioris* e posteriormente pela margem anterior da costela da quinta vértebra. O hiato h3 é arredondado, e maior que os demais hiatos, sendo delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, anteroventralmente pelo *obliquus superioris*, posteroventralmente pelo *obliquus inferioris*, além de anteriormente e posteriormente pelas margens anterior e posterior das costelas da quinta e sexta vértebra respectivamente. O hiato mais posterior h4 é alongado, delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, ventralmente pelo *obliquus superioris*, anteriormente pela margem posterior da costela da sexta vértebra e posteriormente pela margem anterior da costela da sétima vértebra.

Myleus micans e *Mylesinus paucisquamatus* tem o pseudotímpano composto por um único hiato h3 arredondado, semelhante ao encontrado em *Myloplus levis*, entretanto a redução do *obliquus inferioris* nesse táxon é mais intensa, fazendo com que esse músculo não seja visível dentro dos limites da abertura pseudotimpânica. O hiato h3 nessas espécies é delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, anteriormente pela margem posterior da

costela da quinta vértebra, posteriormente pela margem anterior da costela da sexta vértebra, anteroventralmente pelo *obliquus superioris*, e posteroventralmente pelo *obliquus inferioris*, exceto em *M. levis* a qual a margem ventral do hiato é delimitada em toda sua extensão pelo *obliquus superioris*.

Em *Serrasalmus maculatus* e *Utiaritichthys sennaebregai*, o pseudotímpano é formado por hiatos medialmente resguardados por feixes de músculo sônico. Em *Catoprion mento* e *Pygocentrus nattereri*, o músculo sônico está presente, porém não ocupa toda a área do pseudotímpano.

Em *Catoprion mento* (Fig.5), é verificado uma redução menos intensa do *obliquus inferioris*, expondo-o em posição anterior à costela da quinta vértebra. Entretanto, a redução da musculatura hipaxial é mais acentuada entre as costelas da quinta e sexta vértebra, produzindo um hiato h3 aproximadamente triangular, delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, ventralmente pelo *obliquus superioris*, anteriormente pela face posterior exposta da costela da quinta vértebra e posteriormente pela face anterior da costela da sexta vértebra. Nesse caso, a metade posterior do hiato é fechada medialmente por um feixe de músculo sônico, que se origina na face posterodorsal do *lateralis superficialis* e se prolonga medialmente ao *obliquus superioris*.

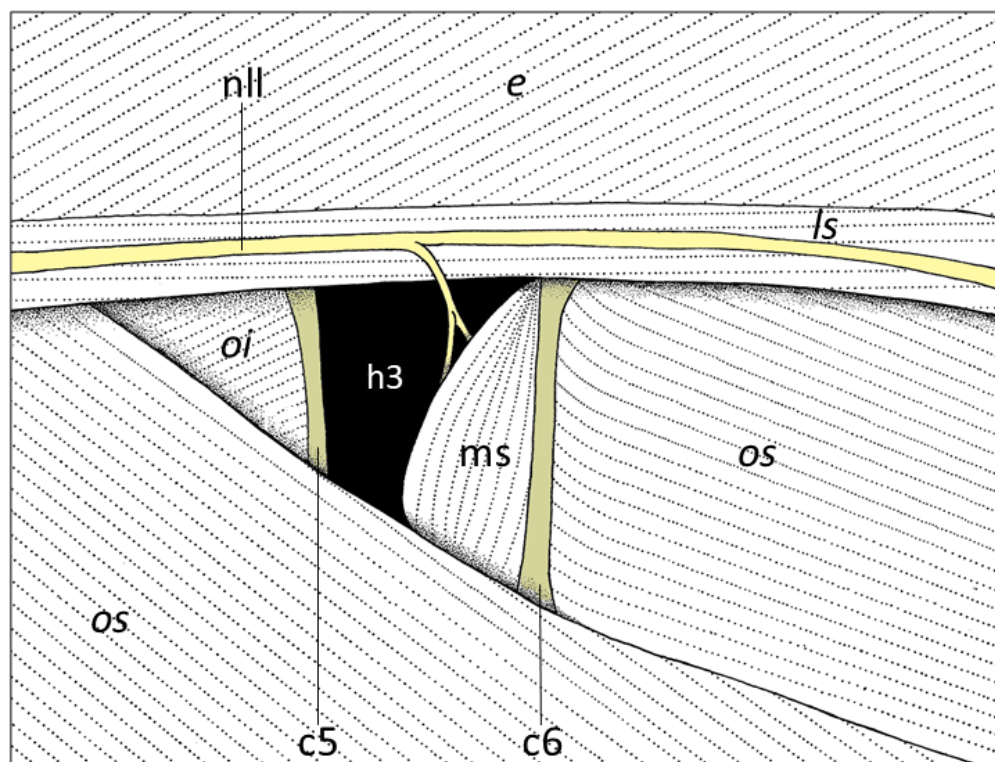


Figura 4 – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Catoprion mento* (Serrasalmidae), MZUEL 10462, 58.79 mm CP, Brasil. Abreviações: h3, hiato 3; c5, costela da quinta vértebra; c6, costela da sexta vértebra; os, *obliquus superioris*; oi, *obliquus inferioris*; ls, *lateralis superficialis*; e, *epaxialis*; nll, nervo da linha lateral; ms, músculo sônico.

Assim como em *Catoprion mento*, a redução na musculatura hipaxial lateral à primeira câmara da bexiga natatória de *Pygocentrus nattereri* produz um único hiato h3. Contudo, nessa espécie o pseudotímpano é quase completamente fechado por feixes de músculo sônico, que surgem na margem dorsal do hiato e se estendem ventralmente ao *obliquus superioris*, de modo que a bexiga natatória é exposta apenas nas regiões anterodorsal, e posterior do hiato.

O pseudotímpano de *Serrasalmus maculatus* consiste em duas janelas contínuas (h3-h4), resultantes das reduções do *obliquus superioris* e *obliquus inferioris*, entretanto completamente fechadas medialmente pelo músculo sônico. O mais anterior hiato (h3), possui formato triangular, e é delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, anteroventralmente pelo *obliquus inferioris*, posteroventralmente pelo *obliquus superioris*, anteriormente pela margem posterior da costela a quinta vértebra e posteriormente pela margem anterior da costela da sexta vértebra. O alongado hiato (h4) é delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, ventralmente pelo *obliquus superioris*, anteriormente pela margem posterior da costela da sexta vértebra e posteriormente pela margem anterior da costela da sétima vértebra.

O pseudotímpano de *Utiaritchthys sennaebregai* consiste em um único hiato (h3) arredondado, também resguardada por músculo sônico. O pequeno hiato presente nesse táxon tem suas extremidades delimitadas pelo *obliquus superioris*, exceto por sua margem anterior, a qual faz limites com a face posterior da costela da quinta vértebra.

Entre os integrantes de Serrasalmidae é observado uma grande variação interespecífica na morfologia do nervo da linha lateral, que emerge na musculatura hipaxial logo após o opérculo, e adentra em *lateralis superficialis* posteriormente a primeira câmara da bexiga natatória. O maior grau de complexidade referente à morfologia do nervo da linha lateral é observado em *Myloplus paucisquamatus* e *Metynnis maculatus*, apresentando três ramificações que adentram no *obliquus superioris* e na musculatura epaxial. Em *Mylossoma duriventre*, *Myleus micans*, *Pygocentrus nattereri*, *Utiaritchthys sennaebregai* e *Catoprion. mento* esse nervo exibe duas ramificações sobre a região do pseudotímpano, que se inserem nos músculos *obliquus superioris*, *lateralis superficiais* e epaxial. E apenas uma ramificação é observada em *Serrasalmus maculatus* e *Myloplus levis*, ambas se inserindo no *obliquus superioris*. Enquanto que em *Colossoma macropomum* e *Piaractus mesopotamicus* o nervo da linha lateral não é exposto em vista lateral sobre a bexiga natatória.

5.3.6 Família Characidae

A variação intrafamiliar mais intensa na anatomia do pseudotímpano é observada em Characidae. Nessa família, a redução do *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* produz até dois hiatos (h2-h3) na musculatura hipaxial sobre a câmara anterior da bexiga natatória de *Acestrocephalus sardina*, *Roeboides prognathus*, *Heterocheiroduon yatai*, *Protocheiroduon*, *Atopomesus pachyodus* e *Paracheiroduon* sp. O hiato triangular, h2, nas quatro primeiras espécies tem tamanho reduzido, sendo delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, ventralmente pelo *obliquus superioris* e posteriormente pela margem anterior da costela da quinta vértebra. O hiato mais posterior h3 é aproximadamente triangular e maior comparado a h2. Situado entre as costelas da quinta e sexta vértebra, esse hiato é demarcado anteroventralmente pelo *obliquus superioris*, posteroventralmente pelo *obliquus inferioris* e dorsalmente pelo *lateralis superficialis* em *R. prognathus* e *P. pi*. Diferindo de *H. yatai* e *A. sardina* apenas na margem dorsal de h3, que nesses táxons é delimitada anteriormente pelo *lateralis superficialis* e posteriormente pelo *obliquus superioris*.

Assim como em *Roeboides prognathus* e *Heterocheiroduon yatai*, a abertura pseudotimpânica mais anterior de *Paracheiroduon* sp. e *Atopomesus pachyodus* consiste em um pequeno e triangular hiato h2, delimitado ventralmente pelo *obliquus superioris* e posteriormente pela margem anterior da costela da quinta vértebra. Entretanto, em *Paracheiroduon* sp. A margem anterior de h2 é delimitada por um extensivo feixe de *obliquus inferioris*, diferentemente de *A. pachyodus*, a qual essa região é delimitada por um feixe do músculo *epaxialis*. Tais condições não são observadas nos demais táxons supracitados. O hiato aproximadamente triangular, h3, é maior que h2, e assim como em *H. yatai*, está situado entre as costelas da quinta e sexta vértebra, sendo delimitado anterodorsalmente pelo *lateralis superficialis* e posterodorsalmente pelo *obliquus superioris*. Contudo a redução do *obliquus inferioris* na margem ventral de h3 é mais intensa, fazendo com que toda a região ventral do hiato seja delimitada pelo *obliquus superioris* em *Paracheiroduon* sp., sendo a condição oposta observada em *A. pachyodus*, visto que há a exposição do *obliquus inferioris* na margem posteroventral do hiato h3.

Assim como em alguns representantes de Crenuchidae, Serrasalminidae e Chilodontidae (i.e. *Crenuchus spirulus*, *Chilodus punctatus*, *Myleus micans* e *Mylesinus paucisquamatus*), a maioria dos caracídeos (i.e., *Serrapinnus notomelas*, *Cynopotamus kincaidi*, *Galeocharax humeralis*, *Psellogrammus kennedyi*, *Ctenobrycon hauxwellianus*, *Xenobrycon macropus*, *Serrapinnus calliurus*, *Acestrocephalus acutus*, *Acestrocephalus sardina*, *Aphyocharacidium bolivianum*, *Phenacogaster pectinatus*, *Cheiroduon ibicuhiensis*,

Aphyocheiroidon hemigrammus, *Kolpotocheiroidon theloura*, *Compsura heterura*, *Macropsobrycon uruguayanae*, *Saccoderma melanostigma*, *Nanocheiroidon insignis*, *Ctenocheiroidon pristis*, *Prodontocharax melanotus*, *Pseudocheiroidon arnoldi*, *Acinocheiroidon melanogramma*, *Cheirodontops geayi*, *Microschemobrycon casiquiare*, “*Odontostilbe*” *mitoptera* e “*Odontostilbe*” *dialeptura*) possuem o pseudotímpano restrito apenas a um único hiato h3, situado entre as costelas da quinta e sexta vértebra, sobre a primeira câmara da bexiga natatória.

Esse hiato (h3) é morfologicamente semelhante em *Phenacogaster pectinatus*, *Cheirodon ibicuiensis* e *Aphyocheiroidon hemigrammus*. Com formato aproximadamente triangular, h3 nessas espécies é delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, anteriormente pela face posterior da costela da quinta vértebra, posteriormente pela face anterior da costela sexta vértebra, anteroventralmente pelo *obliquus superioris* e posteroventralmente pelo *obliquus inferioris*.

O hiato (h3) de *Kolpotocheiroidon theloura* e *Compsura heterura*, é equivalente ao mesmo hiato em *Phenacogaster pectinatus*, *Cheirodon ibicuiensis* e *Aphyocheiroidon hemigrammus*, exceto por sua margem anterior. Visto que em ambos os táxons (i.e. *K. theloura* e *C. heterura*), uma redução menos pronunciada de *obliquus inferioris* resulta na exposição lateral desse músculo anteriormente a costela da quinta vértebra. De forma análoga, essa redução menos intensa do *obliquus inferioris* é observada no também triangular hiato h3 de *Macropsobrycon uruguayanae*, *Saccoderma melanostigma*, *Nanocheiroidon insignis*, *Ctenocheiroidon pristis*, *Cheirodontops geayi*, *Prodontocharax melanotus*, *Pseudocheiroidon arnoldi*, *Acinocheiroidon melanogramma*, *Odontostilbe mitoptera* e *Odontostilbe dialeptura*. Entretanto esse músculo se estende sobre a costela da quinta vértebra, fazendo com que a margem anterior do hiato (h3) seja delimitada por *obliquus inferioris* nesses táxons.

O pseudotímpano aproximadamente triangular (hiato h3) de *Serrapinnus calliurus*, *Serrapinnus notomelas* (Fig. 5) e *Microschemobrycon casiquiare* é delimitado anteriormente pela face posterior da costela da quinta vértebra, posteriormente pela face anterior da costela sexta vértebra, anteroventralmente pelo *obliquus superioris* e posteroventralmente pelo *obliquus inferioris*, distinguindo-se anatomicamente das espécies acima apenas pelos músculos que a delimitam em sua margem dorsal. Visto que nos congêneres *S. calliurus* e *S. notomelas* esse hiato (h3) é delimitado anterodorsalmente pelo *lateralis superficialis* e posterodorsalmente pelo *obliquus superioris*, diferentemente de *M. casiquiare* que tem os músculos *obliquus inferioris* e *obliquus superioris* delimitando respectivamente as

margens anterodorsal e posterodorsal do hiato h3.

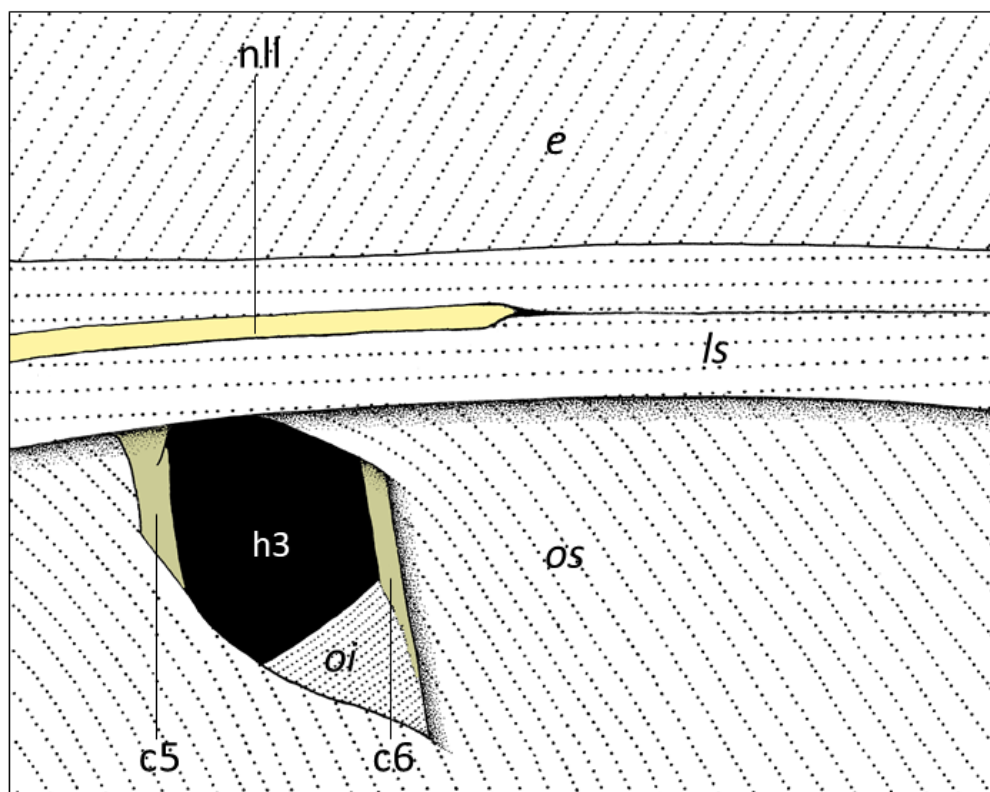


Figura 5 – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Serrapinnus notomelas* (Characidae), MZUEL 18195, 25.18 mm CP, Brasil. Abreviações: h3, hiato 3; c5, costela da quinta vértebra; c6, costela da sexta vértebra; os, *obliquus superioris*; oi, *obliquus inferioris*; ls, *lateralis superficialis*; e, *epaxialis*; nll, nervo da linha lateral.

O hiato triangular (h3) de *Aphyocharacidium bolivianum* é delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, anteroventralmente pelo *obliquus superioris*, posteroventralmente pelo *obliquus inferioris* e posteriormente pela margem anterior da costela da sexta vértebra. Já em *Acestrocephalus acutus* (Fig. 6), o hiato retangular (h3) é delimitado anteriormente pela face posterior da costela da quinta vértebra, ventralmente pelo *obliquus superioris*, anterodorsalmente pelo *lateralis superficialis*, posterodorsalmente pelo *obliquus superioris* e posteriormente por um extensivo feixe de *obliquus inferioris* situado à frente da margem anterior da costela da sexta vértebra.

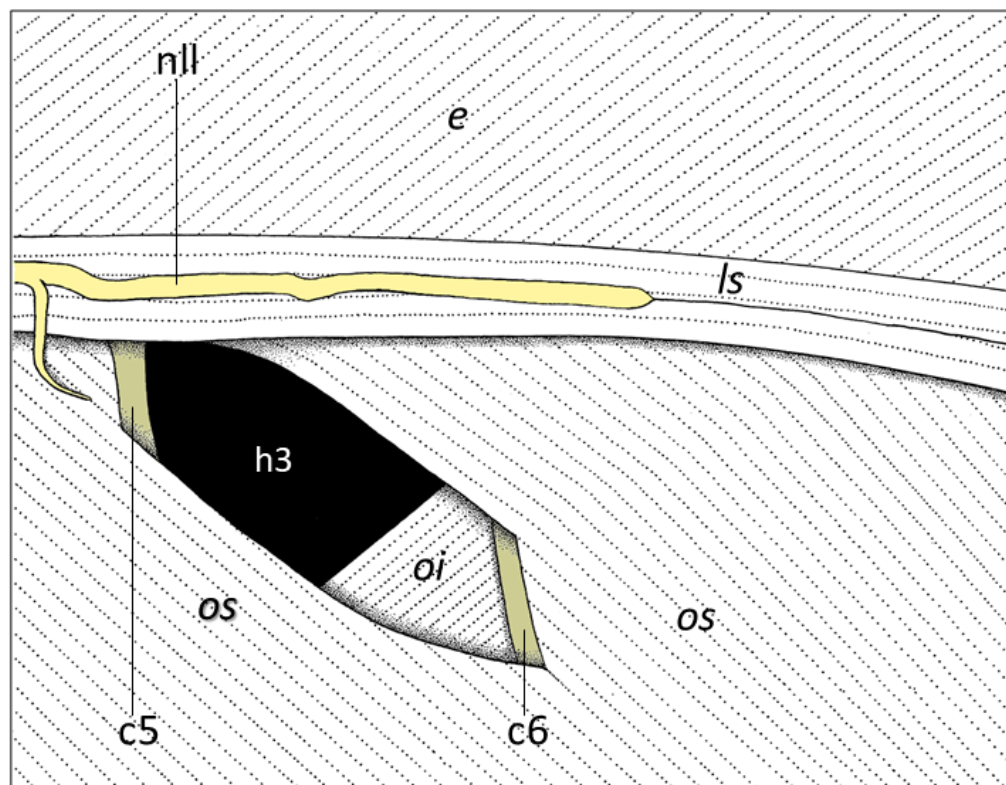


Figura 6 – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Acestrocephalus acutus* (Characidae), MNRJ 34163, 76.61 mm CP, Brasil. Abreviações: h3, hiato 3; c5, costela da quinta vértebra; c6, costela da sexta vértebra; os, *obliquus superioris*; oi, *obliquus inferioris*; ls, *lateralis superficialis*; e, *epaxialis*; nll, nervo da linha lateral.

Em *Cynopotamus kincaidi* a redução nos músculos *obliquus superioris* mais *obliquus inferioris* produz um amplo e aproximadamente triangular hiato (h3), a qual é delimitado ventralmente pelo *obliquus superioris*, anterodorsalmente pelo *lateralis superficialis*, posterodorsalmente pelo *obliquus superioris*, e anteriormente e posteriormente pelas costelas da quinta e sexta vértebra respectivamente. Semelhantemente, o alongado hiato (h3) de *Galeocharax humeralis* apresenta os mesmos músculos e costelas que delimitam as margens anterior, posterior, dorsal e ventral descritas acima para o pseudotímpano de *C. kincaidi*

Em *Xenurobrycon macropus*, o pseudotímpano consiste em um triangular (h3) delimitado dorsalmente, posteriormente e ventralmente pelo *obliquus superioris*. Apesar de estar situado entre as costelas da quinta e sexta vértebra, apenas a face posterior da costela da quinta vértebra é visível lateralmente formando o limite anterior do hiato.

O menor pseudotímpano em Characidae é observado em *Psellogrammus kennedyi*, *Ctenobrycon hauxwellianus* (Fig. 7) e *Priocharax ariel*. Nos dois primeiros táxons, o alongado hiato (h3) encontra-se localizado entre as costelas da quinta e sexta vértebra, entretanto nenhuma dessas estruturas ósseas é exposta em vista lateral dentro do hiato. Em *P.*

ariel, o hiato triangular (h2) é delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, ventralmente e posteriormente pelo *obliquus superioris*, não havendo a exposição de nenhuma ossificação como descrito nos táxons acima. O hiato (h3) de *P. kennedyi* é alongado, sendo delimitado anteriormente posteriormente, ventralmente e dorsalmente pelo *obliquus superioris*, assemelhando-se o hiato (h3) de *C. hauxwellianus*, exceto por sua margem dorsal que é delimitada pelo *lateralis superficialis*.

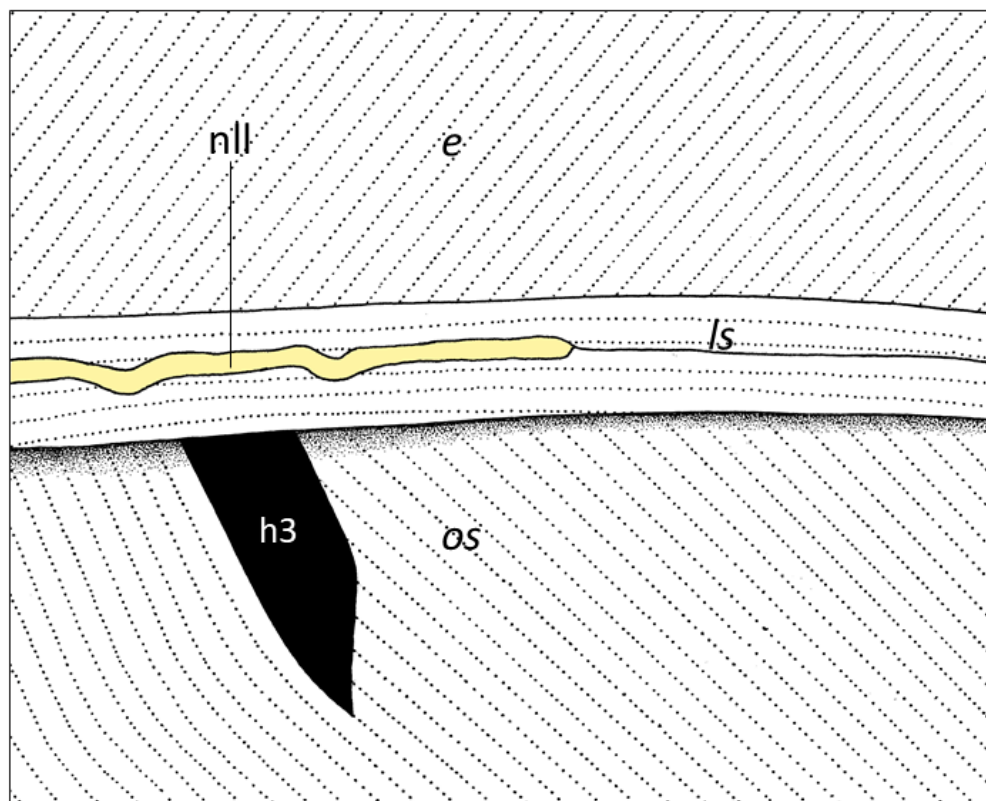


Figura 7 – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Ctenobrycon hauxwellianus* (Characidae), MZUEL 18119, 42.04 mm CP, Brasil. Abreviações: h3, hiato 3; os, *obliquus superioris*; ls, *lateralis superficialis*; e, *epaxialis*; nll, nervo da linha lateral.

O pseudotímpano em *Hyphessobrycon eques* (Fig. 8), *Axelrodia lindeae* e *Tetragonopterus chalceus* consiste em um único hiato (h2), situado entre a parapófise da quarta vértebra e a costela da quinta vértebra. O hiato (h2), aproximadamente triangular, de *A. lindeae* é delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis*, ventralmente pelo *obliquus inferioris*, posteriormente pela margem anterior da costela da quinta vértebra e anteriormente pelo *obliquus superioris*.

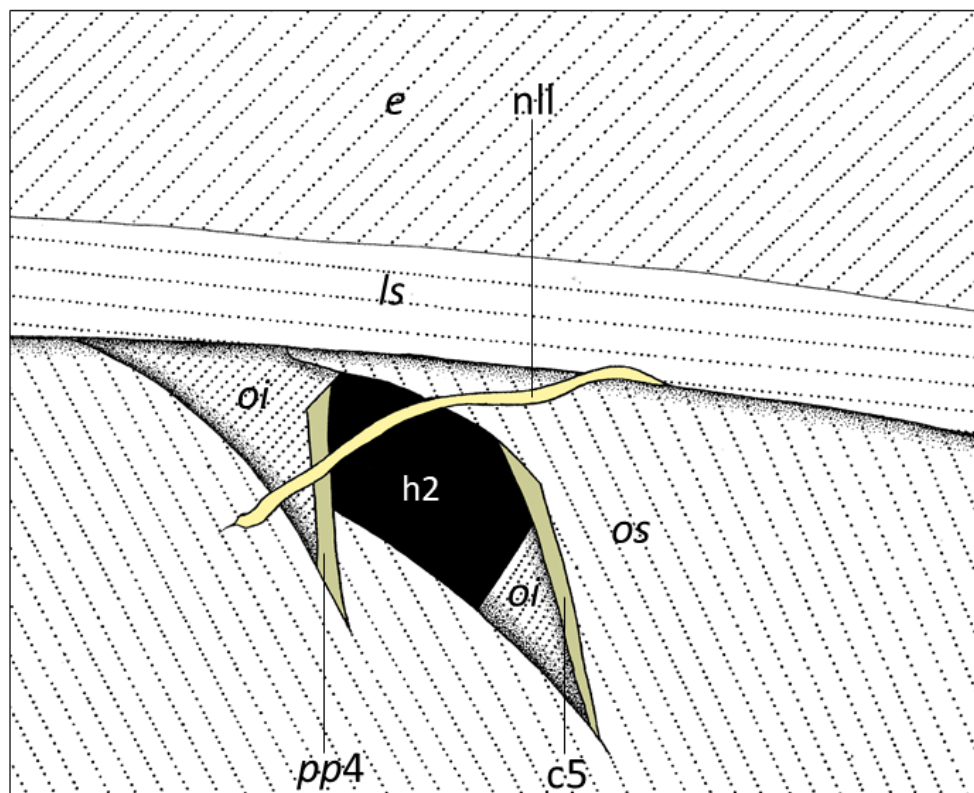


Figura 8 – Ilustração da anatomia do pseudotímpano em *Hyphessobrycon eques* (Characidae), MZUEL 14073, 26.50 mm CP, Brasil. Abreviações: h2, hiato 2; pp4, parapófise da quarta vértebra; c5, costela da quinta vértebra; os, *obliquus superioris*; oi, *obliquus inferioris*; ls, *lateralis superficialis*; e, *epaxialis*; nll, nervo da linha lateral.

O hiato (h2) de *Hyphessobrycon eques* diferencia-se do mesmo hiato de *Axelrodia lindeae* pelos músculos que o delimitam em suas margens dorsal, ventral e anterior, sendo delimitado dorsalmente pelo músculo *obliquus superioris*, anteroventralmente e posteroventralmente pelos *obliquus superioris* e *obliquus inferioris*, respectivamente, e anteriormente pela margem anterior exposta da parapófise da quarta vértebra. Além disso, *H. eques* apresenta um conspícuo feixe de *obliquus inferioris* situado em posição anterior à parapófise da quarta vértebra.

Em *Tetragonopterus chalceus*, o hiato (h2) é triangular e alongado, apesar de se encontrar inserido entre a parapófise da quarta vértebra e a costela da quinta vértebra, nenhuma dessas ossificações é exposta em vista lateral, sendo todo o hiato delimitado pelo *obliquus superioris*, exceto em sua margem dorsal que é limitada pelo *lateralis superficialis*.

Nos caracídeos *Tyttobrycon xerui* e *Bryconella pallidifrons*) a redução em *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* produz um único hiato (h2), situado sobre a primeira câmara da bexiga natatória, assim como em *Lonchogenys ilisha*. Essa abertura triangular (hiato h2) em *T. xerui* assim como em *L. ilisha* é delimitada posteriormente pela face anterior exposta da costela da quinta vértebra, ventralmente pelo *obliquus superioris*, e dorsalmente por

um conspícuo feixe de musculatura epaxial. De forma semelhante, o pentagonal hiato (h2) em *Bryconella pallidifrons* é delimitado posteriormente pela margem anterior exposta da costal da quinta vértebra, ventralmente pelo *obliquus superioris*, anteriormente por um grande feixe de *obliquus inferioris*, e dorsalmente por um conspícuo feixe de *epaxialis*.

Grande parte dos representantes de Characidae apresenta redução muscular, entretanto não forma hiatos musculares. Reduções amorfas no músculo *obliquus superioris* foram observadas em *Hemigrammus marginatus*, *Probolodus heterostomus* (Fig. 9), *Gymnocorymbus ternetzi*, *Caiapobrycon tucurui*, *Piabina argentea*, *Chrysobrycon* sp. e *Oligosarcus paranensis*. Nesses táxons a redução muscular encontra-se localizada logo a baixo do músculo *lateralis superficialis*, de onde atenua-se em direção a região ventral do corpo.

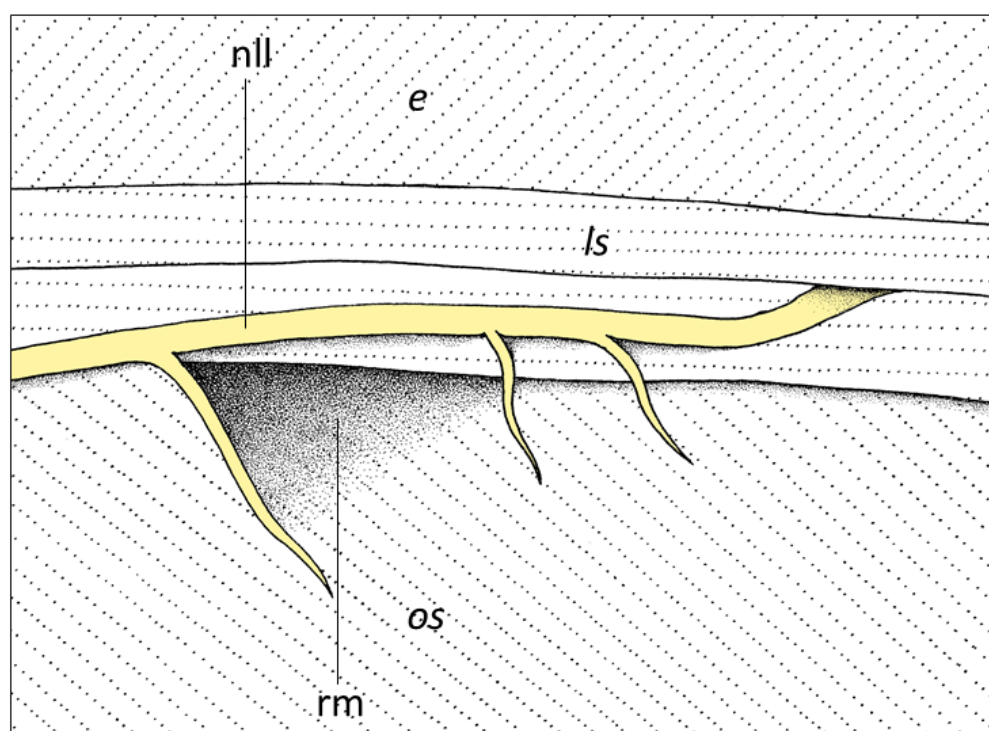


Figura 9 – Ilustração da anatomia da redução muscular em *Probolodus heterostomus* (Characidae), MNRJ 14173, 76.36 mm CP, Brasil. Abreviações: os, *obliquus superioris*; ls, *lateralis superficialis*; e, *epaxialis*; nll, nervo da linha lateral, rm, redução muscular.

Em casos mais severos, como o de *Jupiaba* e *Leptobrycon jatuaranae*, foi observado uma intensa redução muscular no *obliquus superioris*, contudo não expondo a camada mais interna do *obliquus inferioris*. Nesses táxons a redução muscular é mais intensa próximo à margem anteroventral de *lateralis superficialis*, e atenua-se em direção a região ventral do corpo como nos demais casos descritos acima. De forma oposta, *Exodon paradoxus*, *Grundulus bogotensis*, *Creagrutus atrisignum*, *Inpaichthys kerri* e *Hasemania nana*, exibem reduções menos conspícuas na musculatura hipaxial em Characidae, restringindo-se a uma

pequena redução no *obliquus superioris* sem forma definida sobre a primeira câmara da bexiga natatória. Por fim, em *Aphyocharax anisitsi*, *Brachyhalcinus copei*, *Deuterodon langei* e *Diapoma lepiclastus*, a redução muscular no *obliquus superioris* diferentemente das espécies acima apresenta forma triangular, delimitando-se dorsalmente por *lateralis superficialis* como nas demais espécies, entretanto não atenuando-se ventralmente como nos demais casos de redução muscular descritos a cima.

Nos caracídeos *Mimagoniates microlepis*, *Markiana*, *Gephyrocharax* sp., *Knodus moenkhausii*, *Thoracocharax stellatus*, *Thayeria boehlkei*, *Nematocharax venustus*, *Bryconamericus iheringii* e *Hollandichthys multifasciatus* não foram observados hiatos ou reduções musculares na região umeral/. Sendo verificado apenas a exposição do nervo da linha lateral sobre os músculos *obliquus superioris* e *lateralis superficialis*. De forma semelhante, *Aphyodite grammica*, *Bryconops caudomaculatus*, *Coptobrycon bilineatus*, *Hemibrycon polyodon*, *Planaltina* sp., *Pseudocorynopoma heterandria*, *Prionobrama paraguayensis*, *Hysteronotus megalostomus*, *Moenkhausia sanctafilomenae* e *Roeboexodon guyanensis* não apresentaram hiatos ou reduções musculares no músculo *obliquus superioris*, contudo o nervo da linha lateral nesses táxons é completamente resguardado pela musculatura hipaxial, na região anterior do corpo.

De modo geral, o nervo da linha lateral em Characidae margeia a abertura pseudotimpânica dorsalmente e se insere na musculatura hipaxial próximo à margem posterior do pseudotímpano. Entretanto, alguns táxons exibem ramificações desse nervo lateralmente na região pseudotimpânica, podendo ser quatro (e.g. *Tetragonopterus chalceus*, *Brachyhalcinus copei*), três (e.g. *Oligosarcus paranensis*, *Probolodus heterostomus*, *Hollandichthys multifasciatus*, *Aphyocheirodon hemigramus*, *Poptella paraguayensis*), duas (e.g. *Chrysobrycon* sp., *Gephyrocharax* sp., *Xenurobrycon macropus*, *Serrapinnus calliurus*), ou uma ramificação (e.g. *Caiapobrycon tucurui*, *Gymnocorymbus ternetzi*, *Thayeria boehlkei*, *Knodus moenkhausii*, *Markiana nigripinnis*, *Diapoma lepiclastus*, *Deuterodon langei*, *Cheirodon ibicuhiensis*, *Phenacogaster pectinatus*, *Exodon paradoxos*, *Psellogrammus kenedyi*, *Cynopotamus* sp., *Acestrocephalus acutus*, *Microchemobrycon casiquiare*).

5.3.7 Família Distichodontidae

Entre os representantes de Distichodontidae foi possível analisar apenas a presença ou ausência do pseudotímpano. Com exceção de *Phago loricatus*, todos os representantes de Distichodontidae (i.e. *Distichodus engycephalus*, *Ichthyborus besse*,

Mesoborus sp., *Eugnathichthys macroterolepis*, *Neolebias unifasciatus*, *Paradistichodus dimidiatus*, *Nannaethiops unitaeniatus* e *Congocharax olbrechtsi* possuem pseudotímpano.

5.3.8 Família Citharinidae

Assim como nos representantes de Distichodontidae, em *Citharinus citharinus* foi analisado apenas a presença de pseudotímpano, a qual foi constatada para esse táxon.

5.3.9 Família Alestidae

Em Alestidae, analisamos somente *Lepidarchus adonis* a qual descrevemos apenas a presença do pseudotímpano.

5.4 GRUPO EXTERNO

A descrição anatômica do grupo externo, *Electrophorus electricus*, é proveniente de Dutra et al. (2015). O pseudotímpano em *E. electricus* é o menos desenvolvido em Gymnotiformes, sendo composto por um único hiato (h2) situado entre a parapófise da quarta vértebra e a costela da quinta vértebra. Nenhuma dessas ossificações é exposta em vista lateral. O hiato muscular nesse táxon está situado ao longo do septo da linha lateral, sendo delimitado dorsalmente pelo *lateralis superficialis* mais *epaxialis* e anteriormente, posteriormente e ventralmente pelo *obliquus superioris* (*hipaxialis*). O nervo da linha lateral em *E. electricus* insere-se na musculatura epaxial anterior ao pseudotímpano.

5.5 OTIMIZAÇÃO DE CARACTERES

Quatorze caracteres morfológicos, exclusivos para a anatomia do pseudotímpano e suas estruturas anexas adjacentes em Characiformes, foram propostos. Abaixo, seguem suas respectivas descrições e discussões.

Caráter 1 – Pseudotímpano (Ch. 199 Zanata, Vari, 2005; Ch. 339 modificado de Mirande, 2010; Ch. 9 Mattox, Toledo-Piza, 2012): 0 = ausente; 1 = presente.

Com base na otimização de caracteres, propomos o estado 0 como sendo plesiomórfico, visto que presença de pseudotímpano é mantida a partir de linhagens ancestrais a Characiformes. Analogamente, o grupo externo (i.e. *Electrophorus electricus*) e *Xenocharax spilurus*, proposto por Fink, Fink (1981) como sendo membro de uma linhagem basal para Characiformes, também apresentam uma abertura pseudotimpânica sobre a bexiga natatória.

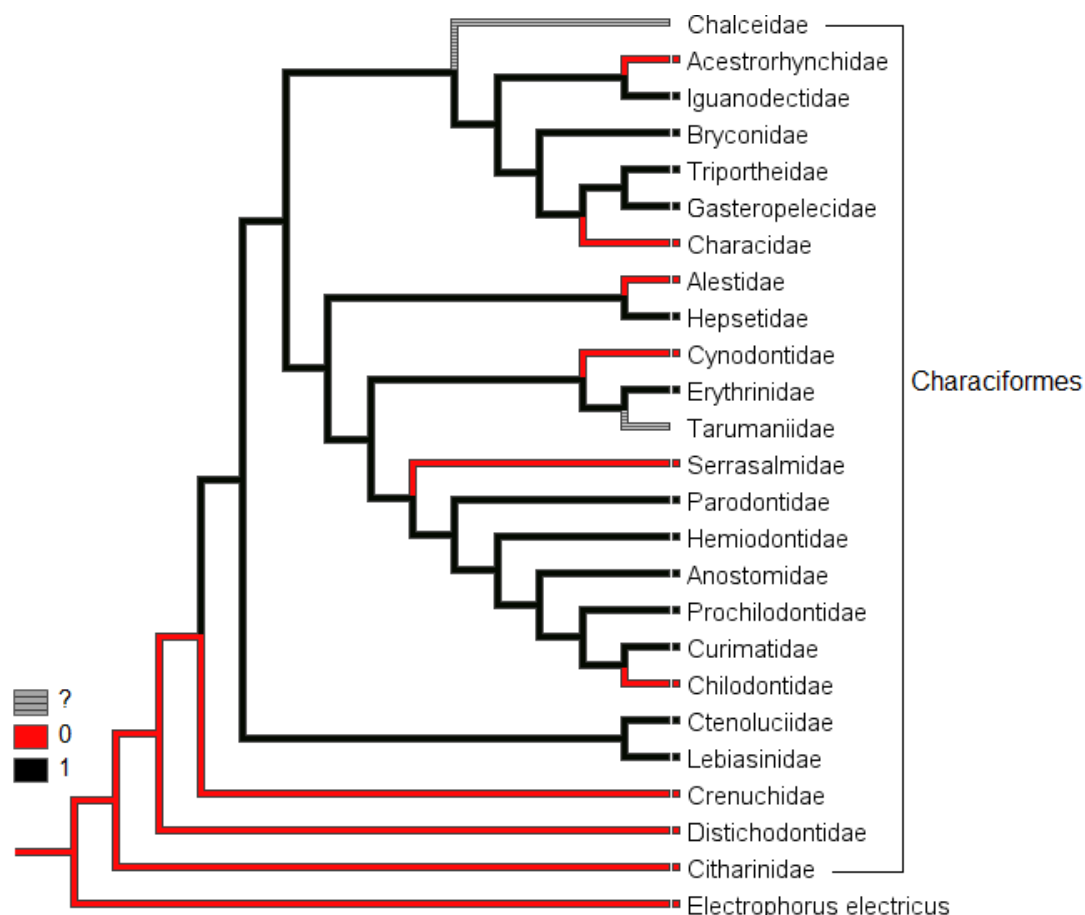


Figura 10 – Otimização do caráter 1, presença de pseudotímpano, na topologia de Mirande (2018) para o clado Characiformes. Estado 0 = vermelho: presença de pseudotímpano; estado 1 = preto: ausência de pseudotímpano. Cinza corresponde à condição não analisada (?).

Em Characidae (Fig. 10), a presença do pseudotímpano foi observada em todos os gêneros pertencentes a subfamília Cheirodontinae. De acordo com Malabarba (1998: Ch. 1), a presença de um pseudotímpano amplo e aproximadamente triangular, situado entre as costelas da quinta e sexta vértebra, delimitado dorsalmente por *lateralis superficialis*, posteroventralmente por *obliquus inferioris* e anteroventralmente por *obliquus superioris* é sinapomorfia que dá suporte à subfamília Cheirodontinae.

A presença do pseudotímpano para Cheirodontinae é interpretada aqui como uma possível sinapomorfia homoplástica para essa subfamília. Tal conjectura é fortalecida com base na ausência de pseudotímpano entre as linhagens ancestrais de Cheirodontinae evidenciada através da otimização de caracteres.

Analogamente, a presença de pseudotímpano é observada em ao menos um representante de cada gênero em Characinae. Em Lucena, Menezes (1998), a presença de pseudotímpano foi interpretada como uma sinapomorfia para os gêneros *Acantocharax*

Eigenmann, 1912, *Charax* Scopoli, 1777, *Phenacogaster* Eigenmann, 1907, *Acestrocephalus* Eigenmann, 1910, *Roeboides* Günther, 1864, *Cynopotamus* Valenciennes, 1850 e *Galeocharax* Fowler, 1910. Portanto, em Characinae a presença do pseudotímpano foi proposta como uma sinapomorfia homoplástica, uma vez que, assim como em Cheirodontinae, suas linhagens ancestrais não dispõem de tal estrutura.

A presença do pseudotímpano foi observada entre todos os membros de Spintherobolinae exceto *Spintherobolus papilliferus* Eigenmann, 1911, devido ao fato de não ter sido examinado. Entretanto, Weitzman, Malabarba (1999) destacam a presença de um conspicuo pseudotímpano em *S. papilliferus*, constituído de dois hiatos situados entre as costelas da quinta e da sétima vértebra. Segundo Bührnheim et al. (2008), a presença de um pseudotímpano sobre a primeira câmara da bexiga natatória é uma condição compartilhada entre os membros de *Spintherobolus* Eigenmann, 1911 e *Amazonspinther* Bührnheim, Carvalho, Malabarba, Weitzman, 2008, de modo que essa condição também é descrita por Esguícero, Castro (2016) para *A. pachyodus*. Analogamente, em Mirande (2018), a presença de um pseudotímpano entre as costelas da quinta e sexta vértebra é proposta como sendo uma das sinapomorfias que sustentam Spintherobolinae. Portanto, quando avaliado ao nível de subfamília, a presença de pseudotímpano em Spintherobolinae é interpretada como sendo uma sinapomorfia homoplástica, assim como nos demais casos supracitados. Analogamente aos exemplos acima, essa condição é suportada com base na otimização de caracteres, uma vez que as linhagens ancestrais de Spintherobolinae não apresentam um pseudotímpano.

O pseudotímpano foi observado em três gêneros (de cinco) de Acestrorhynchidae (i.e. *Lonchogenys*, *Hoplocharax* e *Gilbertolus*) (Fig. 11), sendo essa condição corroborada por Mattox & Toledo-Piza (2012), que adicionalmente descreveram a presença do pseudotímpano em *Roestes*. Entretanto, nos congêneres *Acestrorhynchus lacustris* e *A. pantaneiro* a presença do pseudotímpano não foi observada. Nos demais gêneros de Acestrorhynchidae (i.e. *Heterocharax*, *Gnathocharax*), não foi possível constatar a ausência ou presença do pseudotímpano devido ao fato de não termos analisado nenhum representante desses gêneros, concomitantemente também não há relatos na literatura para tal condição. Portanto, com base na ausência de pseudotímpano nas linhagens ancestrais de Acestrorhynchidae, propomos que o estado 0 em *Lonchogenys*, *Roestes*, *Hoplocharax* e *Gilbertolus* seja resultado de uma sinapomorfia homoplástica, visto que tal condição surge inicialmente dentro de Characiformes em *X. spilurus*, proposto por Fink, Fink (1981) como sendo membro basal de Characiformes.

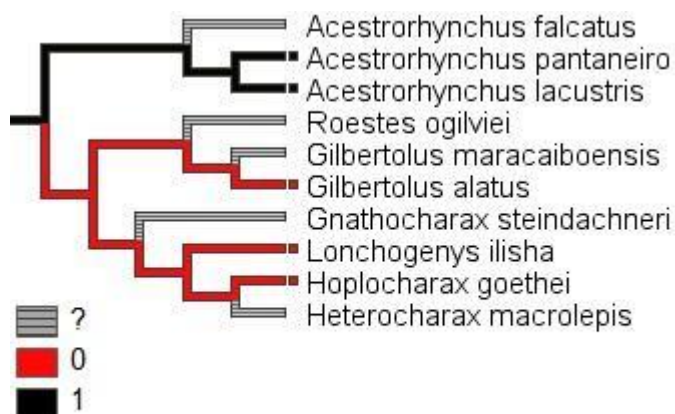


Figura 11 – Otimização do caráter 1, presença de pseudotímpano, no clado Acestrorhynchidae, utilizando a topologia de Mirande (2018). Estado 0 = vermelho; estado 1 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?).

Em Serrasalminidae, a presença do pseudotímpano foi descrita para a maioria de seus representantes, não ocorrendo, apenas, no clado composto por *Mylossoma duriventre*, *Colossoma macropomum* e *Piaractus mesopotamicus* (Fig. 12). Tal condição representa uma possível reversão de estado, uma vez que a condição apresentada por esse clado retorna ao estado ancestral presente nas linhagens ancestrais de Serrasalminidae, a qual foi evidenciado através da otimização de caracteres. Em contrapartida, a presença de pseudotímpano para a família é interpretada como sendo uma sinapomorfia homoplástica. Desse modo, propomos que o pseudotímpano em Serrasalminidae tenha surgido paralelamente em de linhagens ancestrais com estado 0.

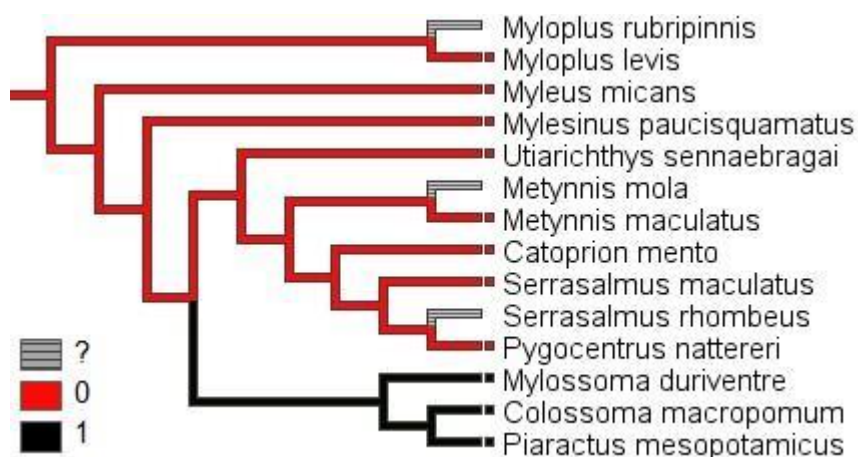


Figura 12 – Otimização do caráter 1, presença de pseudotímpano, no clado Serrasalminidae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho; estado 1 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?).

A presença do pseudotímpano foi observada em todos os membros de Crenuchidae, com exceção de *Poecilocharax weitzmani* (não analisado para o presente estudo).

Tal condição é recorrentemente retratada na literatura para o gênero *Characidium* Reinhardt, 1867 (e.g. da Graça et al., 2008; Zanata, Camelier, 2014; Zanata, Ohara, 2015; Zanata et al., 2020; Melo et al., 2021), e *Microcharacidium* Buckup, 1993 (Vieira & Netto-Ferreira, 2021), contudo não há relatos na literatura para a ocorrência do pseudotímpano nos demais representantes dessa família, com exceção de *Microcharacidium bombioides* (Vieira, Netto-Ferreira, 2020). Portanto, propomos que a presença de pseudotímpano possivelmente seja uma simplesiomorfia para Crenuchidae, apesar de não termos investigado sua presença em *P. weitzmani*. Essa condição é corroborada com base na otimização de caracteres, a qual recuperou as linhagens ancestrais a Crenuchidae como apresentando o estado ancestral 0 para presença do pseudotímpano.

Em Distichodontidae, com exceção de *Neolebias trilineatus*, *Nannocharax uniocellatus*, *Distichodus fasciolatus*, *Distichodus maculatus*, *Ichthyborus ornatus*, *Mesoborus crocodilus* e *Phago boulengeri* (não analisados), apenas *Phago loricatus* não possui pseudotímpano (Fig. 13). De acordo com hipóteses filogenéticas baseadas em caracteres moleculares e morfológicos (Vari, 1979; Betancur et al., 2017), *Phago* é proposto como sendo o gênero mais derivado em Distichodontidae. Portanto a ausência de pseudotímpano em *P. loricatus* é sugerida aqui como um caráter autapomórfico para a família, uma vez que não é observada em nenhum outro gênero dessa família. Por outro lado, a presença do pseudotímpano é proposta como sendo uma simplesiomorfia para Distichodontidae.

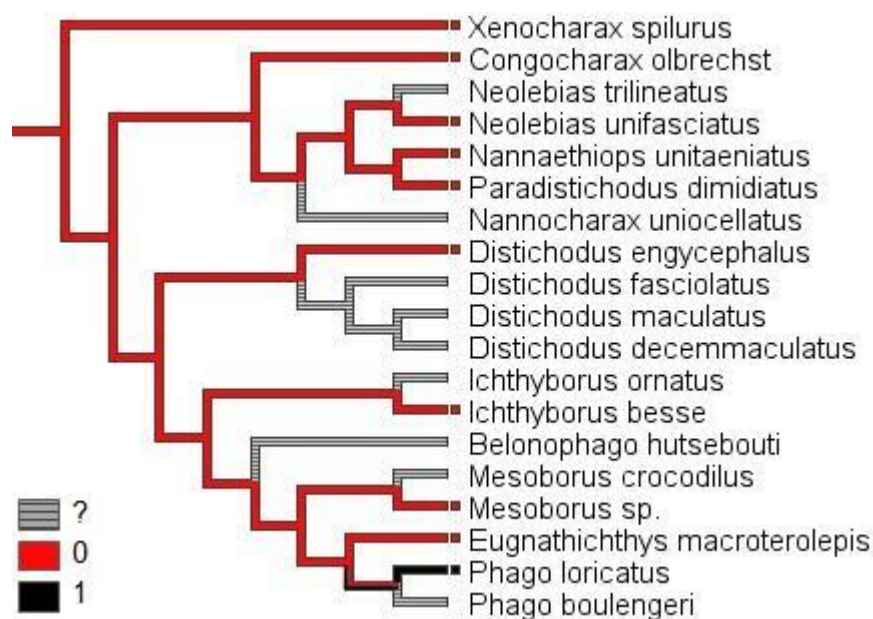


Figura 13 – Otimização do caráter 1, presença de pseudotímpano, no clado Distichodontidae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho; estado 1 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?).

Com exceção de *Chilodus punctatus* (família Chilodontidae), todos os demais

membros das famílias Hemiodontidae, Parodontidae e a superfamília Anostomoidea *sensu* Dillman et al (2016) (i.e. Anostomidae, Chilodontidae, Curimatidae e Prochilodontidae) (Fig.10) não apresentam um pseudotímpano sobre a região anterior da bexiga natatória (Fig. 14). Por conseguinte, apesar de não termos analisado todos os seus representantes, propomos que a ausência de um pseudotímpano seja uma simplesiomorfia para o clado composto de Anostomoidea mais Hemiodontidae e Parodontidae, visto que tal condição inicialmente surgida na base de Characiformes reaparece de forma independente nesses grupos. Tal hipótese é reforçada com base na otimização de caracteres, visto que linhagens ancestrais a esse clado também não apresentam um pseudotímpano. Já a expressão do estado 0 em *C. punctatus* é proposta como sendo uma autapomorfia para esse clado. Todavia, em um contexto mais amplo acerca de Characiformes, a presença do pseudotímpano em *C. punctatus* pode ser interpretada como uma reversão de estado, uma vez que a presença de pseudotímpano é observada em táxons basais para Characiformes como é o caso de *Xenocharax*.

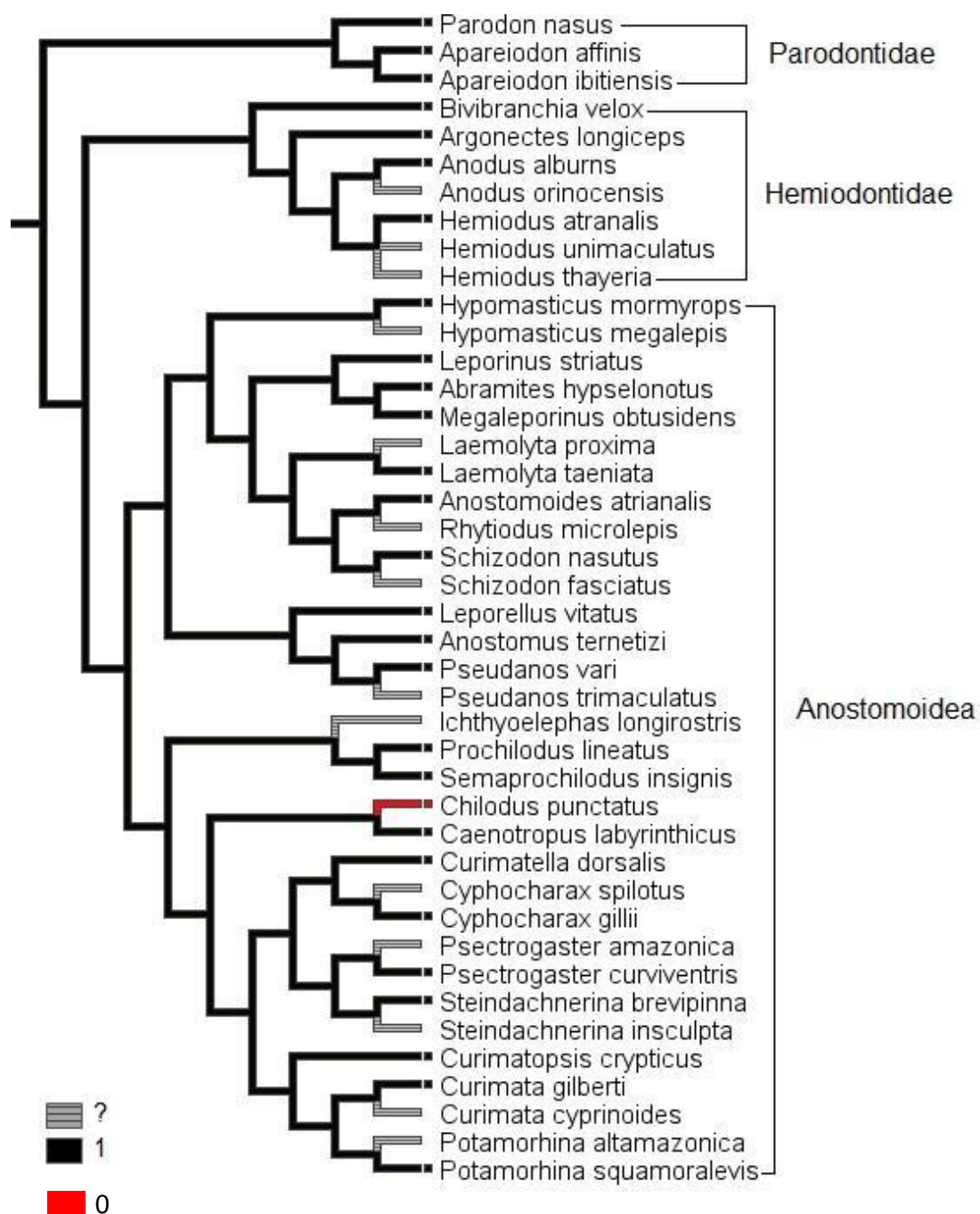


Figura 14 – Otimização do caráter 1, presença de pseudotímpano, em Anostomoidea, Parodontidae e Hemiodontidae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho; estado 1 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?).

Caráter 2 – Redução em *obliquus inferioris* e *obliquus superioris* anterior a parapófise da quarta vértebra, produzindo hiato h1. (Ch. 5 modificado de Dutra et al., 2015): 0 = pequeno e triangular hiato restrito aos músculos que cobrem a porção anterior da bexiga natatória, delimitado dorsalmente por *lateralis superficialis*, ventralmente por *obliquus superioris* e posteriormente pela margem anterior exposta da parapófise da quarta vértebra. 1 = ausente.

A ausência do hiato 1 (estado 1) foi recuperada pela otimização de caracteres como sendo uma condição plesiomórfica para Characiformes. Esse estado surge na base do clado a partir de linhagens ancestrais, sendo compartilhado em toda a sua extensão até as porções mais apicais da árvore, portanto conferindo uma possível simplesiomorfia para Characiformes.

Por outro lado, o hiato 1 (estado 0) ocorre apenas em *Rhaphiodon vulpinus* (família Cynodontidae). Portanto, propomos que o estado 0 configure uma autapomorfia para esse táxon, visto que essa condição não ocorre em nenhum outro membro de Characiformes. Mattox, Toledo-Piza (2012), em um estudo filogenético acerca da subfamília Characinae, descrevem o pseudotímpano de *R. vulpinus* como sendo um alongado hiato estendendo-se entre as costelas da sexta e nona vértebra, desse modo não havendo a formação de um hiato h1. Contudo, tal descrição anatômica da estrutura pseudotimpânica em *R. vulpinus* difere da observada no presente estudo, possivelmente em função de um eventual polimorfismo.

Caráter 3 – Redução do *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* entre a parapófise da quarta vértebra e a costela da quinta vértebra produzindo hiato h2 sobre a primeira câmara da bexiga natatória. (Ch. 21 modificado de Bührnheim et al., 2008): 0 = hiato grande e aproximadamente triangular. 1 = hiato pequeno e aproximadamente triangular. 2 = hiato pequeno e aproximadamente pentagonal. 3 = hiato grande e trapezoidal. 4 = hiato pequeno e aproximadamente retangular. 5 = hiato grande e aproximadamente pentagonal. 6 = ausente.

Esse caráter, juntamente aos caracteres (4-7) e (10-14) não serão discutidos devido ao fato de serem extremamente homoplásticos, não apresentando nenhum sinal evolutivo que nos auxilie a elucidar a evolução do pseudotímpano em Characiformes.

Caráter 4 – Músculo formando o limite dorsal do hiato h2: 0 = *lateralis superficialis*. 1 = *obliquus superioris*. 2 = *epaxialis*. 3 = *obliquus inferioris* e *lateralis superficialis* delimitando as margens anterodorsal e posterodorsal, respectivamente.

Caráter 5 – Músculo formando o limite ventral do hiato h2: 0 = *obliquus superioris*. 1 = *obliquus inferioris*. 2 = músculos *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* formando os limites anteroventral e posteroventral respectivamente.

Caráter 6 – Associação de costelas e músculos delimitando a margem anterior do hiato h2. 0 = *obliquus superioris* delimitando a margem anterior do hiato h2. 1 = *obliquus inferioris* delimitando a margem anterior do hiato h2. 2 = margem posterior da parapófise da quarta vértebra delimitando a margem anterior do hiato h2. 3 = *epaxialis* delimitando a margem anterior do hiato h2.

Caráter 7 – Associação de costelas e músculos delimitando a margem posterior do hiato h2. 0 = *obliquus superioris* delimitando a margem anterior do hiato h2. 1 = margem anterior exposta da costela da quinta vértebra delimitando a margem posterior do hiato h2.

Caráter 8 – Formato do hiato h3 (Ch. 1 modificado de Malabarba, 1998; Ch. 2 modificado de Bührnheim et al., 2008; Ch. 5 modificado de Dutra et al., 2015; Ch. 339 modificado de Mirande, 2010): 0 = grande e aproximadamente triangular. 1 = grande e alongado. 2 = pequeno e triangular. 3 = grande e arredondado. 4 = ausente.

O estado 4, correspondente a ausência de um hiato (h3) sobre a região anterior da bexiga natatória, foi recuperado pela otimização de caracteres como plesiomórfica para Characiformes.

Em *Xenocharax spilurus*, o hiato (h3) consiste em uma pequena abertura triangular situada entre as costelas da quinta e sexta vértebra (estado 2). Em contrapartida, *Electrophorus electricus* possui apenas um único hiato (h2), visto que a região do hiato (h3) é completamente preenchida pela musculatura hipaxial (estado 4).

A presença de um amplo e triangular hiato (h3) (estado 0) é extensivamente compartilhada por todos os gêneros de Cheirodontinae aqui analisados (Fig. 15). Segundo Malabarba (1998: Ch. 1), um amplo hiato (h3) de formato triangular cobrindo a porção anterior da bexiga natatória, e situado entre as costelas da quinta e sexta vértebra compreende uma das sinapomorfias que suportam Cheirodontinae.

Analogamente, a condição descrita no estado 0 é observada em outros membros de Cheirodontinae, como *Macropsobrycon uruguayanae* (Jerep, Malabarba, 2011), *Amazonspinther dalmata* (Bührnheim et al., 2008: Ch. 2; Fig. 1), *Ctenocheirodon pristis* (Malabarba, Jerep, 2012) e *Heterocheirodon jacuiensis* (Malabarba, Bertaco, 1999). Portanto, com base nas informações acima e nos resultados da otimização de caracteres presumimos que o estado 0 seja uma sinapomorfia homoplástica para Cheirodontinae, uma vez que essa condição surge a partir de linhagens ancestrais com estado plesiomórfico 4.

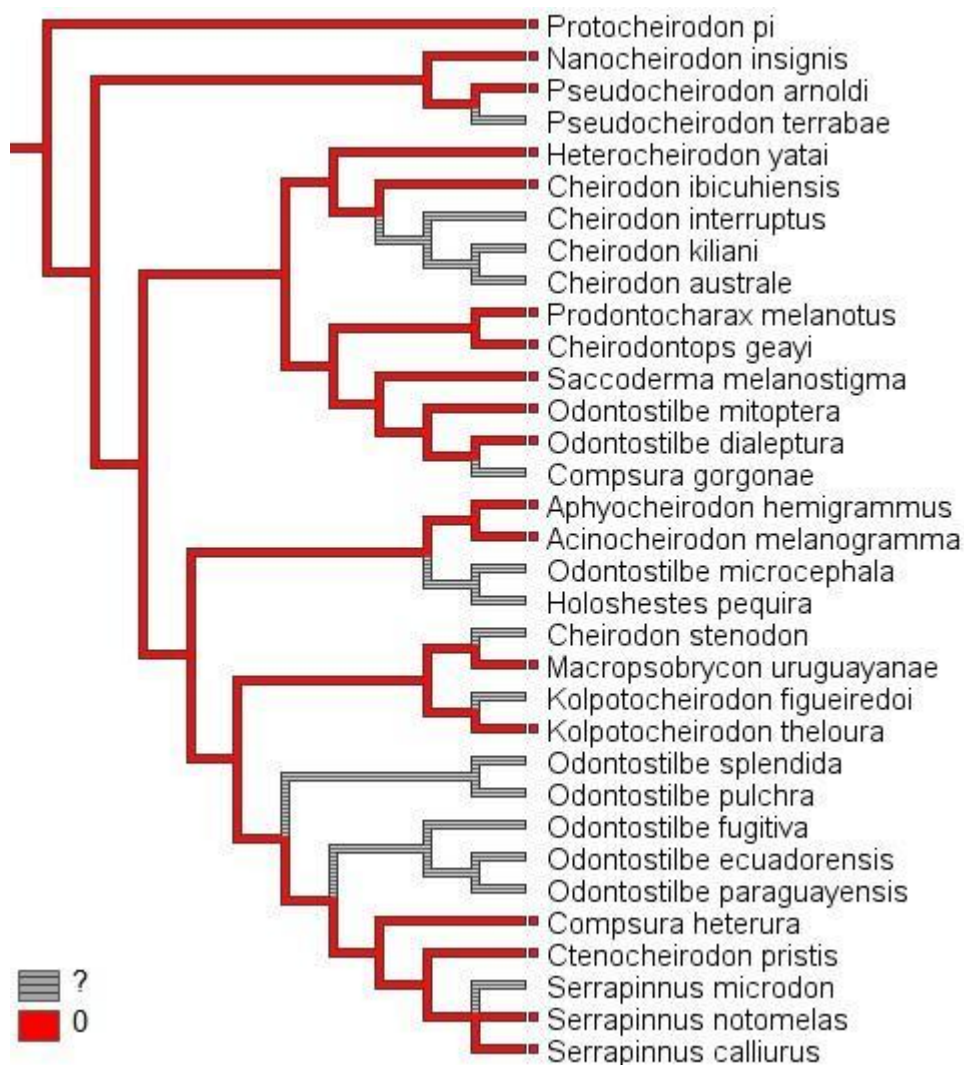


Figura 15 – Otimização do caráter 8, redução em *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* entre as costelas da quinta e sexta vértebra, produzindo um hiato h3, em Cheirodontinae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho. Cinza corresponde a condição não analisada (?).

A condição apomórfica descrita no estado 0 é compartilhada em Characinae por *Microchemobrycon casiquiare*, *Phenacogaster pectinatus*, *Roeboides prognathus*, *Charax pauciradiatus* e *Cynopotamus kincaidi*. (Fig. 16). De modo que a presença de um amplo e aproximadamente triangular hiato (h3) já foi descrita em *Cynopotamus xinguano* e *Cynopotamus essequibensis* em Menezes (2007), e *C. pauciradiatus* em Mattox, Toledo Piza, (2012). Portanto, apesar de não termos analisado mais espécies para os gêneros supracitados, pressupomos que a presença de um amplo e aproximadamente triangular hiato (h3) (estado 0) seja uma sinapomorfia homoplástica para Characinae.

Diferentemente dos demais representantes de Characinae, *Acestrocephalus acutus*, *Acestrocephalus sardina* e *Galeocharax humeralis* apresentam um hiato (h3) grande e alongado (estado 1). Essa condição possivelmente é uma sinapomorfia para *Acestrocephalus*,

visto que Menezes (2006, Fig. 5) descreve uma janela (h3) alongada para outras cinco espécies pertencentes a esse gênero, contudo para afirmar tal conjectura faz-se necessário um estudo mais aprofundado acerca da anatomia do pseudotímpano em *Acestrocephalus*, o que vai além do escopo do presente estudo. Por outro lado, apesar de *Cynopotamus kincaidi* e *Galeocharax humeralis* apresentarem os estados apomórficos 0 e 1 respectivamente, esses táxons foram pouco efetivos na elucidação da evolução do caráter 17 em Characinae. Isso se deu devido ao fato de que suas linhagens ancestrais foram recuperadas como ambíguas pela otimização de caracteres.

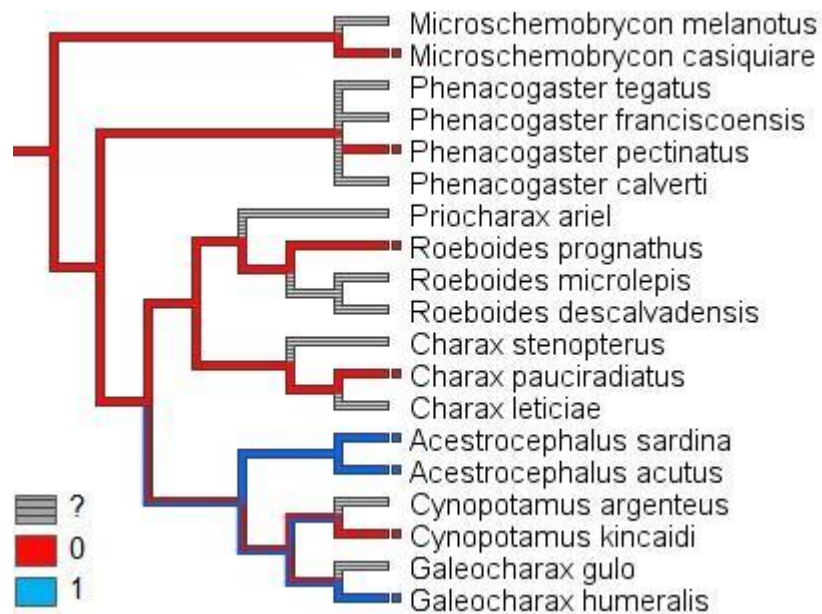


Figura 16 – Otimização do caráter 8, redução em *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* entre as costelas da quinta e sexta vértebra, produzindo um hiato h3, em Characinae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho, estado 1 = azul. Cinza corresponde a condição não analisada (?).

A condição descrita no estado 0 é compartilhada em Spintherobolinae por *Atopomesus pachyodus* e *Spintherobolus ankoseion* (Fig. 17). Contudo, não podemos afirmar com clareza que o estado 0 confira uma sinapomorfia para Spintherobolinae devido ao fato de não termos analisado nenhum representante de *Amazonspinther*. Entretanto, Bührnheim et al. (2008: Ch. 2, estado 1; Fig. 1) descrevem a presença de um amplo pseudotímpano de formato aproximadamente triangular situado entre as costelas da quinta e sexta vértebra em *A. dalmata*. Desse modo, pressupomos que a condição descrita no estado 0 confira uma possível sinapomorfia, uma vez que esse caráter também foi recuperado como sinapomórfico para Spintherobolinae com base na otimização de caracteres.

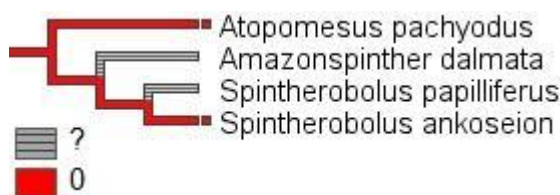


Figura 17 – Otimização do caráter 8, redução em *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* entre as costelas da quinta e sexta vértebra, produzindo um hiato h3, em Spintherolinae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho. Cinza corresponde a condição não analisada (?).

Em Serrasalmidae, o compartilhamento do estado 3 é recuperado pela otimização de caracteres como sendo uma sinapomorfia homoplástica, uma vez que suas linhagens ancestrais compartilham a condição plesiomórfica descrita no estado 4 (Fig. 18). Por conseguinte, em *Catoprion mento* e *Serrasalmus maculatus* há o surgimento de um segundo estado apomórfico (estado 0) a partir de um ancestral com estado 3. Em contrapartida, a ausência de um hiato (h3) (estado 4) em Serrasalmidae, foi proposta como sendo uma reversão de estado para o clado composto por *Mylossoma duriventre*, *Colossoma macropomum* e *Piaractus mesopotamicus*. Essa hipótese é corroborada com base na presença do estado 4 nas linhagens ancestrais de Serrasalmidae.

Apesar de o hiato (h3) ser observado na maioria dos representantes de Serrasalmidae para o presente estudo, as descrições acerca dessa condição na literatura são escassas. Mattox, Toledo-Piza (2012: Ch. 10, estado 4) descrevem em *Serrasalmus rhombeus* (Linnaeus, 1766) a presença de um hiato (h3) entre as costelas da quinta e sexta vértebra, porém completamente coberto por musculo sônico. Juntamente ao relato de Mirande (2010) acerca da presença de um pseudotímpano em *Metynnis maculatus*, essas possivelmente constituem as únicas descrições do pseudotímpano para Serrasalmidae.

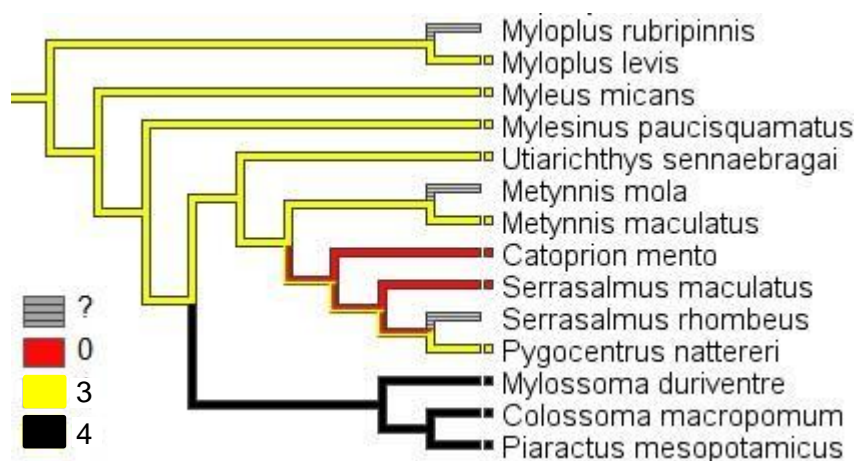


Figura 18 – Otimização do caráter 8, redução em *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* entre as costelas da quinta e sexta vértebra, produzindo um hiato h3, em Serrasalmidae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho,

estado 3 = amarelo, estado 4 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?).

Em um contexto amplo acerca de Characiformes, o estado 0 é proposto como sendo uma sinapomorfia homoplástica para Crenuchidae, uma vez que suas linhagens ancestrais compartilham a condição plesiomórfica descrita no estado 4 (Fig. 19). Semelhantemente, a condição relatada no estado 0 é descrita em *C. timbuiense* Travassos, 1946 por Zanata, Camelier (2014. Fig. 3E), *C. nambiquara* Zanata, Ohara, 2020 por Zanata, Ohara (2020. Fig. 2), e *C. onca* Melo, Brito Ribeiro, Lima, 2021 em Melo et al. (2021. Fig. 4). Apesar de o estado 0 ter ocorrido nas três espécies de *Characidium* aqui analisadas, outros estudos descrevem a presença de um hiato (h3) grande e arredondado (estado 3) sobre a primeira câmara da bexiga natatória em diversas espécies desse gênero como *C. bahiense* Almeida, 1971, *C. bimaculatum* Fowler, 1941, *C. samurai* Zanata, Camelier, 2014 (Zanata, Camelier, 2014. Fig. 3), *C. pumarinri* Teixeira, Melo, 2020 (Teixeira, Melo, 2020. Fig. 2) e *C. cacah* (Zanata et al., 2020. Fig. 2). Desse modo, não podemos assumir que a presença de um amplo e aproximadamente triangular hiato (h3) seja uma sinapomorfia para o gênero *Characidium*.

Além do estado 0, há o surgimento de um segundo estado apomórfico em Crenuchidae (estado 3), a qual é compartilhado por *Elachocharax mitopterus*, *Odontocharacidium aphanes* e *Crenuchus spilurus*. Em *E. mitopterus* e *O. aphanes*, o estado 3 é proposto como sendo uma sinapomorfia para ambos os táxons, contudo em *C. spilurus* a expressão do estado 3 é proposta como sendo um caso de paralelismo. (Fig. 49). Analogamente, Vieira, Netto-Ferreira (2020) descrevem a presença de um amplo e aproximadamente arredondado hiato (h3) posicionado entre as costelas da quinta e sexta vértebra em *Microcharacidium bombioides*.

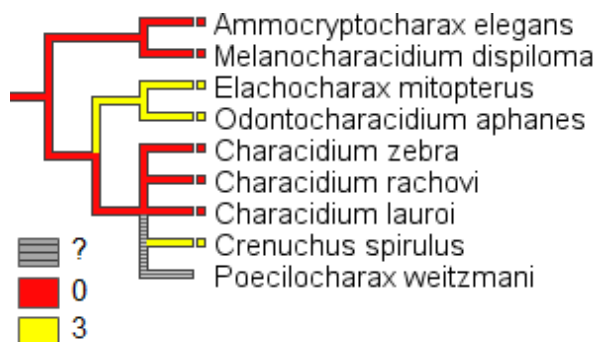


Figura 19 – Otimização do caráter 8, redução em *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* entre as costelas da quinta e sexta vértebra, produzindo um hiato h3, em Crenuchidae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho, estado 3 = amarelo. Cinza corresponde a condição não analisada (?).

Por fim, no clado composto pelas famílias Parodontidae, Hemiodontidae mais

a superfamília Anostomoidea *sensu* Dillman et al (2016) (i.e. Anostomidae, Chilodontidae, Curimatidae e Prochilodontidae) todos os gêneros apresentaram a condição descrita no estado 4, com exceção de *Rhytiodus* em Anostomidae (não analisado), *Ichthyolephas* em Prochilodontidae (não analisado) e *Chilodus* em Chilodontidae (estado 0) (Fig. 20). Portanto, apesar de não termos analisado todos os seus membros, pressupomos que o alto compartilhamento do estado 4 represente uma simplesiomorfia para as famílias supracitadas, uma vez que a otimização de caracteres recuperou o estado 4 como sendo plesiomórfico para Characiformes. Em contrapartida, o surgimento do estado 0 em *C. punctatus* é proposto aqui como sendo uma autapomorfia homoplástica para esse clado, visto que essa condição não ocorre em nenhum outro membro de Chilodontidae.

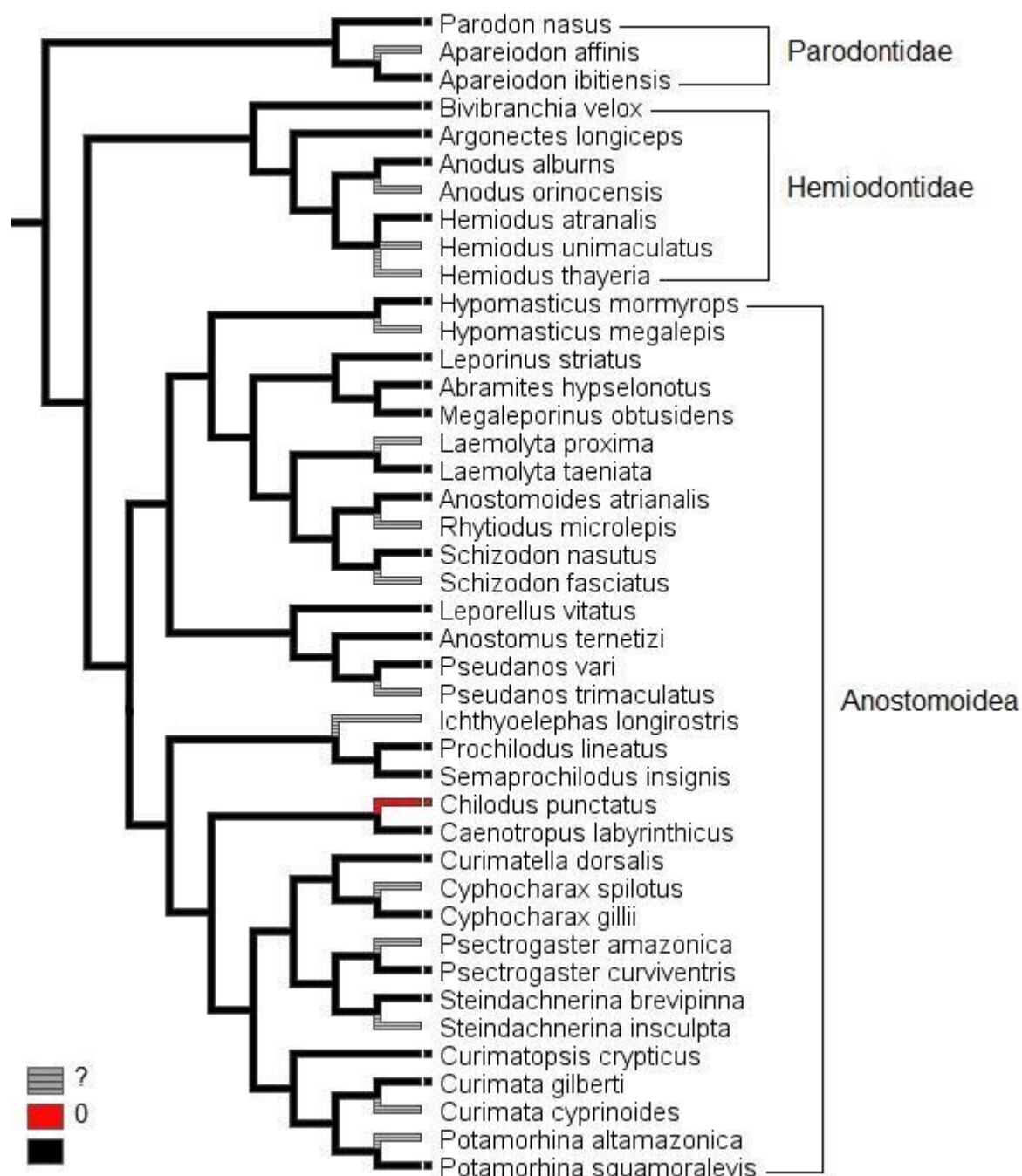


Figura 20 – Otimização do caráter 8, redução em *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* entre as costelas da quinta e sexta vértebra, produzindo um hiato h3, em Parodontidae, Hemiodontidae e Anostomoidea segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho, estado 4 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?).

Caráter 9 – Músculo formando o limite dorsal do hiato (h3) (Ch. 11 modificado de Mattox, Toledo-Piza, 2012): 0 = *lateralis superficialis*. 1 = *obliquus superioris*. 2 = músculos *lateralis superficialis* e *obliquus superioris* formando os limites anterodorsal e posterodorsal, respectivamente. 3 = músculos *obliquus inferioris* e *obliquus superioris* formando os limites anterodorsal e posterodorsal respectivamente.

O estado 0, onde o músculo *lateralis superficialis* forma o limite dorsal do

hiato (h3) foi recuperado pela otimização de caracteres como sendo uma condição plesiomórfica em Characiformes. Analogamente *Xenocharax spilurus* tem a margem dorsal de h3 delimitada pelo *lateralis superficialis* (estado 0), sendo essa condição descrita em Dutra et al. (2015) e Mattox, Toledo-Piza (2012: Ch.11, estado 0).

Em Cheirodontinae, com exceção de *Ctenocheirodon pristis*, *Serrapinnus notomelas*, *Serrapinnus calliurus* e *Heterocheirodon yatai*, que apresentam a condição apomórfica descrita no estado 2, todos os demais táxons analisados tem a margem dorsal do hiato (h3) delimitada pelo *lateralis superficialis* (estado 0) (Fig. 21). O estado 0, aqui proposto como plesiomórfico para Characiformes, compreende uma das condições apresentadas no caráter 1 de Malabarba (1998), e é uma das principais sinapomorfias que suportam a subfamília Cheirodontinae.

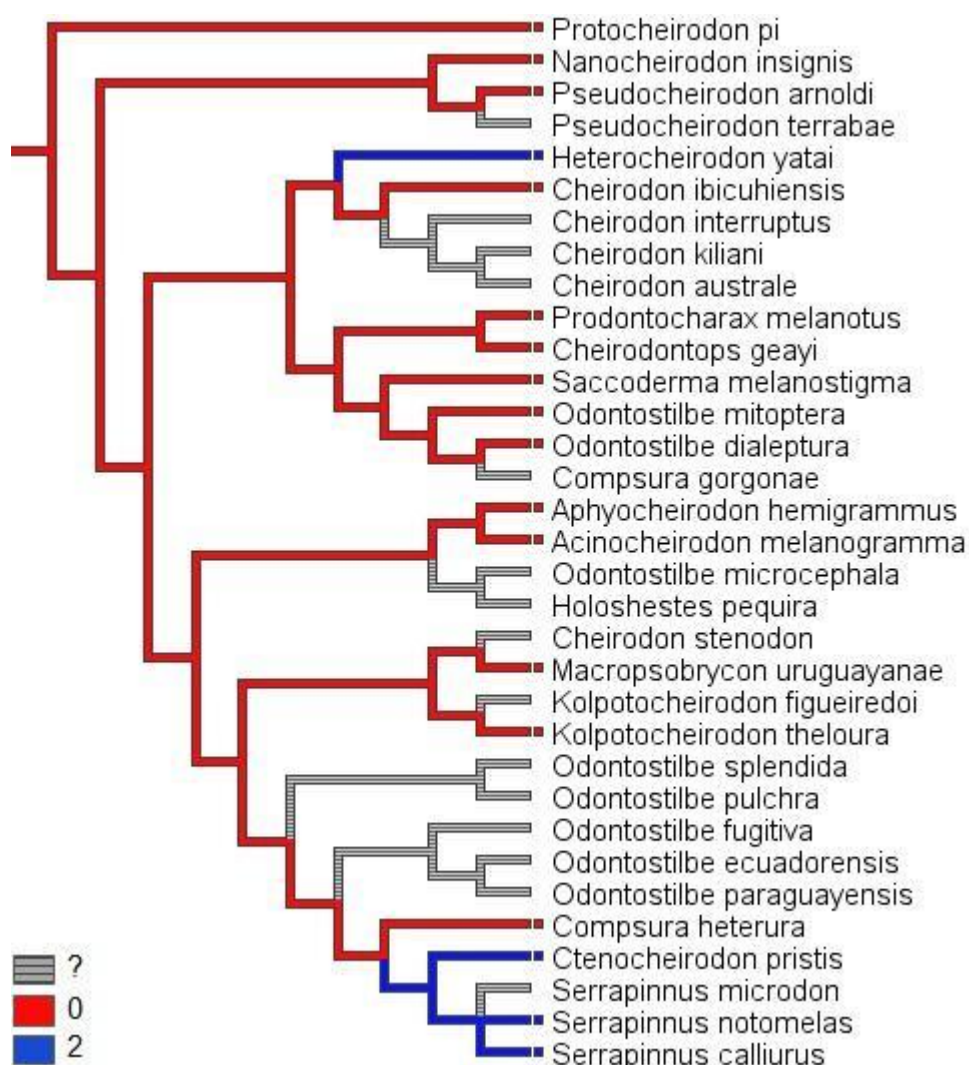


Figura 21 – Otimização do caráter 9, presença vs. Ausência de costelas expostas dentro da área do hiato h3, em Cheirodontinae segundo Miranda (2018). Estado 0 = vermelho, estado 2 = azul. Cinza corresponde a condição não analisada (?).

Alguns estudos acerca de Cheirodontinae (e.g. Malabarba, 1998; Malabarba, Bertaco, 1999; Jerep, Malabarba, 2011; Malabarba, Jerep, 2012; Vari et al., 2016) corroboram com a condição observada no presente trabalho, em relação ao músculo *lateralis superficialis* formando o limite dorsal de h3. Portanto, apesar de esse estado não ser compartilhado por *Ctenocheiroduon pristis*, *Serrapinnus notomelas*, *Serrapinnus calliurus* e *Heterocheiroduon yatai*, propomos que a condição ancestral descrita no estado 0 seja uma possível simplesiomorfia para Cheirodontinae, devido ao fato de essa condição ser mantida a partir de suas linhagens ancestrais, como foi observado na otimização de caracteres. Por outro lado, o estado apomórfico 2 é proposto como sendo uma sinapomorfia homoplástica para o clado formado por *C. pristis*, *S. notomelas*, *S. calliurus* e *S. microdon* (Eigenmann, 1915) (Fig. 21). De forma oposta, a presença do estado 2 em *Heterocheiroduon yatai* é interpretada como sendo um caso de paralelismo.

Em Characinae, o estado 0 é mantido em *Phenacogaster pectinatus*, *Roeboides prognathus*, e *Charax pauciradiatus* (Fig. 22). Analogamente, essa condição é descrita em Mattox, Toledo-Piza (2012: Ch. 11, estado 0) para *Phenacogaster calverti* (Fowler, 1941), *Phenacogaster franciscoensis* Eigenmann, 1911, *Phenacogaster prolatus* Lucena, Malabarba, 2010, *Phenacogaster tegatus* (Eigenmann, 1911), *R. descalvadenis* e *Charax stenopterus* (Cope, 1894), e em Ohara et al. (2019) para *Microschemobrycon cryptogrammus*. Por conseguinte, com base na otimização de caracteres, pressupomos que o estado 0 seja uma simplesiomorfia para o clado formado por *Phenacogaster*, *Roeboides* e *Charax*. *Acestrocephalus sardina*, *Acestrocephalus acutus*, *Cynopotamus kincaidi*, *Cynopotamus argenteus*, *Galeocharax gulo* e *Galeocharax humeralis*, apenas *G. gulo* e *C. argenteus* (não analisados) não apresentam a condição descrita no estado 2. Contudo, de acordo com Mattox, Toledo-Piza (2012: Ch. 11, estado 2), o limite anterodorsal e posterodorsal de h3 respectivamente formado pelo *lateralis superficialis* e *obliquus superioris* representa uma importante sinapomorfia utilizada para propor a monofilia do clado formado por *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*. Portanto, propomos que o compartilhamento do estado 2 seja uma sinapomorfia homoplástica para o clado formado por *Acestrocephalus*, *Cynopotamus* e *Galeocharax*. Por fim, a condição descrita no estado 3, presente apenas em *Microschemobrycon casiquiare*, é proposta como sendo uma autapomorfia para esse táxon., visto que essa condição não ocorre em nenhum outro representante de Characinae.

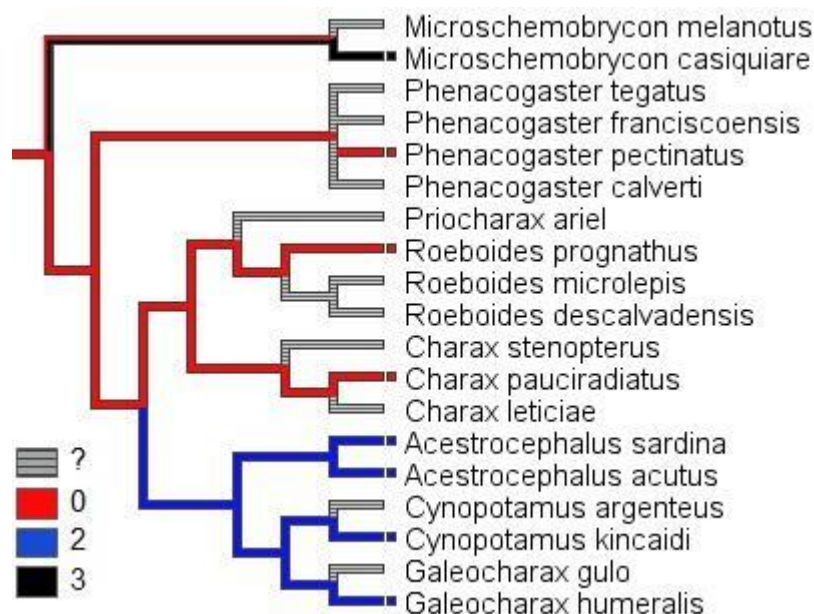


Figura 22 – Otimização do caráter 9, presença vs. Ausência de costelas expostas dentro da área do hiato h3, em Characinae segundo Mirande (2018). Estado 0 = vermelho, estado 2 = azul, estado 3 = preto. Cinza corresponde a condição não analisada (?).

Caráter 10 – Músculo formando o limite ventral do hiato h3: 0 = *obliquus superioris*. 1 = músculos *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* formando os limites anteroventral e posteroventral respectivamente.

Caráter 11 – Associação de costelas e músculos delimitando a margem anterior do hiato h3. 0 = *obliquus superioris* delimitando a margem anterior do hiato h3. 1 = *obliquus inferioris* delimitando a margem anterior do hiato h3. 2 = margem posterior exposta da costela da quinta vértebra delimitando a margem anterior do hiato h3.

Caráter 12 – Associação de costelas e músculos delimitando a margem posterior do hiato h3. 0 = *obliquus superioris* delimitando a margem posterior do hiato h3. 1 = face anterior exposta da costela da sexta vértebra delimitando a margem posterior do hiato h3. 2 = *obliquus inferioris* delimitando a margem posterior do hiato h3.

Caráter 13 – Redução em *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* posterior à costela da sexta vértebra, resultando no hiato h4. (Ch.5 modificado de Dutra et al., 2015): 0 = ausente. 1 = hiato arredondado, delimitado anterodorsalmente por *lateralis superficialis*, posterodorsalmente e ventralmente *obliquus superioris* e anteriormente pela margem posterior exposta da costela da sexta vértebra. 2 = hiato aproximadamente arredondado, delimitado anteriormente pela margem posterior da costela da sexta vértebra, anteroventralmente e posteroventralmente por *obliquus superioris* e *obliquus inferioris* respectivamente, e posterior e dorsalmente pelo *obliquus superioris*. 3 = hiato alongado, delimitado dorsalmente por

lateralis superficialis, ventralmente por *obliquus superioris*, anteriormente pela margem posterior da costela da sexta vértebra e posteriormente pela margem anterior da costela da sétima vértebra.

Caráter 14 – Redução muscular da musculatura hipoaxial lateralmente à região da câmara anterior da bexiga natatória, sem formação de hiato muscular: 0 = presença. 1 = ausência.

6 DISCUSSÃO

6.1 PSEUDOTÍMPANO EM CHARACIFORMES

Os relatos na literatura acerca da presença de pseudotímpano entre as ordens que compreendem Otophysi são desproporcionais, de modo que o maior aporte de informações sobre o pseudotímpano concentra-se em Characiformes (Dutra et al., 2015). Não obstante, apesar da maior riqueza de informações em Characiformes, as descrições concentram-se desproporcionalmente nas famílias Characidae (e.g. Géry, 1973; Malabarba, 1998; Malabarba, Bertaco, 1999; Menezes, 2006; Menezes, 2007; Bührnheim et al., 2008; Malabarba, Jerep, Malabarba, 2011; Jerep, 2012; Marinho et al., 2013; Mattox et al., 2013; Netto-Ferreira et al., 2013; Mattox et al., 2014; Toledo-Piza et al., 2014; Esguícero, Castro, 2016; Abrahão et al., 2019; Ohara et al., 2019; Mattox, Conway, 2021) e Crenuchidae (e.g. Zanata, Camelier, 2014; Zanata, Ohara, 2015; Zanata et al., 2015; Zanata et al., 2018; Zanata et al., 2020; Zanata, Ohara, 2020; Vieira, Netto-Ferreira, 2020; Teixeira, Melo, 2020, Melo et al., 2021).

As informações acerca do pseudotímpano nas demais famílias de Characiformes beiram à inexistência, contando com alguns relatos em táxons isolados nas famílias africanas Alestidae (Zanata, Vari, 2005) e Distichodontidae (Jerep, Vari, 2013), além das neotropicais Acestrorhynchidae, Cynodontidae e Serrasalminidae (Mattox, Toledo-Piza, 2012). Da mesma forma, observamos uma ocorrência não uniforme do pseudotímpano em Characiformes, tendendo a uma maior concentração de táxons com pseudotímpano nas famílias Characidae, Crenuchidae, Distichodontidae, Serrasalminidae e Acestrorhynchidae.

Essa disparidade na distribuição possivelmente possa ser explicada pelo fato de o pseudotímpano ter surgido variadas vezes de forma independente entre as famílias de Characiformes, como ficou evidente na otimização de caracteres. Segundo a hipótese filogenética de Mirande (2018) para Characiformes, as famílias Characidae, Crenuchidae, Serrasalminidae e Acestrorhynchidae não formam um grupo monofilético, sugerindo então que o pseudotímpano em Characiformes ocorra de maneira homoplástica nestas famílias.

6.2 VARIAÇÃO ANATÔMICA DO PSEUDOTÍMPANO

Em Characiformes cujo pseudotímpano é composto pelos hiatos (h2) e (h3), foi verificado um padrão com relação à amplitude dessas aberturas. Com exceção dos caracídeos *Axelrodia lindeae*, *Tetragonopterus chalceus*, e dois táxons em Acestrorhynchidae (i.e. *Hoplocharax goethei* e *Gilbertolus alatus*), a abertura situada anteriormente à costela da quinta vértebra (h2), revelou-se menor quando comparada ao hiato (h3). De acordo com Marinho et al. (2013), essa é uma condição recorrente entre os integrantes da subfamília Characinae, sendo também referida em outros trabalhos acerca desse grupo (e.g. Menezes, 2006; Menezes, 2007 e Mattox, Toledo-Piza, 2012). Analogamente, um reduzido hiato h2 em comparação a h3 ocorre em outras subfamílias de Characidae, como foi descrito por Esguícero, Castro (2016, fig. 4) em Spintherobolinae. Entretanto, essa condição não é exclusiva de Characidae, visto que outras famílias em Characiformes também apresentam um hiato (h2) menor que h3, como é o caso de *Characidium* em Crenuchidae (Zanata, Camelier, 2014; Zanata et al., 2018; Zanata et al., 2020). Da mesma forma, Zanata, Vari (2005) e Jerep, Vari (2013) descrevem essa condição para os gêneros *Lepidarchus* Roberts, 1966 e *Nannocharax* (sic. *Hemigrammocharax*) pertencentes as famílias africanas Alestidae e Distichodontidae respectivamente.

De maneira oposta, assim como nos táxons aqui supracitados (i.e. *Axelrodia lindeae*, *Tetragonopterus chalceus*, *Hoplocharax goethei* e *Gilbertolus alatus*), Bührnheim et al. (2008) descrevem a presença de um grande hiato (h2) de tamanho equivalente a h3 em *Amazonspinther dalmata*. Analogamente, Dutra et al. (2015) descrevem uma configuração semelhante para o pseudotímpano dos Gymnotiformes *Apteronotus bonapartii*, *Sternarchorhynchus goeldii* e *Electrophorus electricus*. Todavia, apesar das exceções apresentadas em Characiformes e Gymnotiformes, possivelmente haja um padrão de tamanho entre os hiatos 2 e 3 em Characiformes, uma vez que essa condição se repete entre todas as suas famílias com exceção de Acestrorhynchidae.

Diferentemente de h2 e h3, o hiato (h1) tem sua distribuição aparentemente restrita à *Rhaphiodon vulpinus* em Characiformes. Tal condição, apesar de não documentada na literatura em outros Characiformes, foi observada por Dutra et al. (2015) entre os membros de todas as famílias de Gymnotiformes (e.g. Apterontidae, Gymnotidae, Hypopomidae, Rhamphichthyidae e Sternopygidae). Logo, a presença de um hiato h1 compondo o pseudotímpano de *Rhaphiodon vulpinus* pode ser caracterizada como um caráter exclusivo dessa espécie (autapomófico), visto que tal condição não ocorre em nenhum outro táxon de

Characiformes, não havendo também nenhuma documentação na literatura para tal condição em Otophysi, exceto em Gymnotiformes.

Os resultados indicaram também uma grande variação na exposição de diferentes costelas associadas ao pseudotímpano, de modo que a maioria dos táxons examinados em Characidae, Crenuchidae e Serrasalminidae apresentam as costelas da quinta e sexta vértebra expostas concomitantemente dentro da abertura pseudotimpânica. Essa condição é relativamente bem documentada em Characidae (e.g. Menezes, 2006; Bührnheim et al., 2008; Jerep, Malabarba, 2011; Mattox, Toledo-Piza, 2012; Marinho et al., 2013; Netto-Ferreira et al., 2013; Esguícero, Castro, 2016; Mattox, Conway, 2021) e Crenuchidae (e.g. Zanata, Camelier, 2014; Zanata et al., 2018; Flausino Junior et al., 2020; Teixeira, Melo, 2020; Vieira, Netto-Ferreira, 2020; Melo et al., 2021), não sendo relatada em Serrasalminidae.

A exposição exclusiva da costela da quinta vértebra foi verificada em todos os táxons de Acestrorhynchidae e Chilodontidae com pseudotímpano. Da mesma forma Mattox, Toledo-Piza (2012) descrevem essa condição em *Lonchogenys ilisha*, *Hoplocharax goethei* e *Gilbertolus alatus* corroborando aos resultados do presente estudo. Por outro lado, essa condição já foi relatada em outras famílias de Characiformes (e.g. Alestidae – Zanata, Vari, 2005; Characidae – Menezes, 2007; Mattox et al., 2014; Toledo-Piza et al., 2014; Mattox et al., 2020; Crenuchidae – Zanata, Camelier, 2014; Zanata, Ohara, 2020), portanto concluímos que não há um padrão bem definido com relação a exposição dessas costelas.

Ao contrário de Characiformes, Dutra et al. (2015) descreveram a exposição da parapófise da quarta vértebra e as costelas da quinta e sexta vértebra dentro do pseudotímpano de representantes para todas as famílias de Gymnotiformes. Apesar de não termos encontrado informações detalhadas acerca da exposição dessas ossificações nas demais ordens de Otophysi (i.e. Siluriformes, Cypriniformes), propomos que a condição observada em Characiformes com relação à exposição das costelas dentro do pseudotímpano seja homoplástica, visto que diferentemente de Gymnotiformes, não há um padrão com relação a exposição dessas ossificações.

A ausência de ossificações expostas dentro do pseudotímpano observada em *Ctenobrycon hauxwellianus*, *Psellogrammus kennedyi*, e *Priocharax ariel* foi descrita na literatura para Characiformes apenas em Crenuchidae, em representantes do gênero *Characidium* (Zanata, Ohara, 2015. Fig. 3; Zanata et al., 2020. Fig. 5). Entretanto, essa condição já foi descrita em outras ordens de Otophysi, como é o caso de *Electrophorus electricus* em

Gymnotiformes (Dutra et al., 2015. Fig. 3 a,b), *Psilorhynchus sucatio* (Hamilton, 1822) em Cypriniformes (Conway et al., 2014. Fig. 1g) e *Pseudopimelodus bufonius* (Valenciennes, 1840) em Siluriformes (Birindelli, Shibatta, 2011. Fig. 2b). Portanto, fica evidente que a ausência de costelas expostas dentro do pseudotímpano é uma condição presente entre representantes de todas as ordens de Otophysi, mesmo que de forma pontual. Contudo, a hipótese filogenética de Mirande (2018) suporta uma íntima relação entre os táxons de Stethaprioninae *Ctenobrycon hauxwellianus* + *Psellogrammus kennedyi*, permitindo-nos concluir que a ausência de costelas expostas dentro do pseudotímpano nesse caso seja uma sinapomorfia para ambos os táxons.

A exposição do nervo da linha lateral na região umeral sobre a musculatura hipaxial observada em todas as famílias de Characiformes, também é descrita em Gymnotiformes por Dutra et al. (2015) e Cypriniformes por Conway et al. (2014). Contudo, apesar da presença de ramificações ser frequentemente observada entre os representantes de Characiformes, não foram constatados padrões quanto ao número de ramificações do nervo da linha lateral entre os táxons. A presença do nervo da linha lateral exposto em posição dorsal ao pseudotímpano inserindo-se no *lateralis superficialis* foi majoritariamente observada entre todas as famílias de Characiformes com pseudotímpano. De forma análoga, Jerep, Vari (2013) descrevem a mesma condição para a família africana Distichodontidae, assim como em diversos trabalhos acerca da família Crenuchidae (Esguícero, Castro, 2016. Fig. 4; Teixeira, Melo, 2020. Fig. 2; Melo et al., 2021. Fig. 4).

A presença de redução muscular sobre a porção anterior da bexiga natatória foi observada predominantemente em Characidae, com alguns casos isolados em Hemiodontidae e Curimatidae. Essa é uma condição pouco referida na literatura, havendo apenas relatos acerca de duas famílias em Characiformes (i.e. Characidae – Lucena, 2003; Mattox, Toledo-Piza 2012; Vari et al., 2016; Iguanodectidae – Mattox, Toledo-Piza, 2012). Em Mattox, Toledo-Piza (2012) é relatada a presença de uma redução na musculatura hipaxial sobre a bexiga natatória de *Bryconexodon* e *Roeboexodon*, analogamente descrevemos essa condição para os gêneros *Exodon* e *Roeboexodon*. De acordo com a hipótese filogenética de Mirande (2018) os gêneros *Bryconexodon*, *Roeboexodon* e *Exodon* compõem a subfamília Exodontinae, portanto, pressupomos que a ocorrência de redução muscular sobre a bexiga natatória nesses táxons compreenda uma possível sinapomorfia para essa subfamília.

A presença do músculo sônico dentro do hiato muscular foi observada apenas em Serrasalmidae. Da mesma forma, as descrições na literatura acerca dessa condição restringem-se a essa família (e.g. Ladich, Bass, 2005; Onuki & Somiya, 2007; Mélotte et al.,

2019), mais especificamente nas espécies *Serrasalmus rhombeus* e *Catoprion mento*, representantes do clado das piranhas verdadeiras, *sensu* Thompson et al. (2014).

Com relação a posição dos feixes de músculo sônico no pseudotímpano, Mélotte et al. (2019) descreveram a presença de conspícuos feixes de músculo sônico cobrindo parcialmente a primeira câmara da bexiga natatória em *Serrasalmus rhombeus* e *Catoprion mento*, a qual estendem-se longitudinalmente a partir da costela da quinta vértebra, alcançando a costela da oitava vértebra como foi observado em *Serrasalmus maculatus* no presente estudo. Ladich, Bass (2005) descrevem a mesma condição para *Serrasalmus rhombeus*, além do músculo sônico estendendo-se longitudinalmente entre as costelas da quinta e sétima vértebra em *Pygocentrus nattereri*, cobrindo completamente o pseudotímpano em ambas os táxons. Segundo Mélotte et al. (2019), a presença de músculo sônico sobre a primeira câmara da bexiga natatória em Serrasalmidae é resultado de modificações da musculatura hipaxial, que nesse caso além da função locomotora, passou a desempenhar papel na produção de sons. Tal conjectura pode ser reforçada pelo fato de que em seu trabalho Mélotte et al. (2019) descrevem as fibras do músculo sônico como sendo orientadas no sentido anteroventral para posterodorsal, o que segundo Winterbotton (1974) corresponde ao sentido das fibras do *obliquus inferioris*.

6.3 RELAÇÃO ENTRE A AMPLITUDE DO PSEUDOTÍMPANO E O TAMANHO CORPORAL NA FASE ADULTA

Em Characiformes cujo comprimento padrão não ultrapassa 90 mm, a presença de um único e grande hiato na musculatura hipaxial sobre a primeira câmara da bexiga natatória foi recorrentemente observada. De acordo com Bockmann, Castro (2010), essa é uma condição frequente entre peixes ostariofíseos de pequeno porte a qual habitam águas calmas, como alguns caracídeos das subfamílias Characinae (Menezes, 2007; Ohara et al., 2019; Mattox et al., 2020) e Cheirodontinae (Jerep, Malabarba, 2011; Malabarba, Jerep, 2012), assim como alguns táxons das famílias Crenuchidae (Zanata, Camelier, 2014; Zanata, Ohara, 2020; Melo et al., 2021) e Acestrorhynchidae (Mattox, Toledo-Piza, 2012).

Apesar de relativamente pouco documentada em bagres (Ordem Siluriformes), a associação entre um amplo pseudotímpano e tamanho corporal pequeno na fase adulta foi observada nos gêneros *Tympanopleura* Eigenmann, 1912 (Walsh et al., 2015), *Pimelodella* Eigenmann, Eigenmann, 1888 (Slobodian et al., 2017; Slobodian, Pastana, 2018), *Rhamdiopsis* Haseman, 1911 (Bockmann, Castro, 2010) e *Brachyrhamdia* Myers, 1927 (Slobodian, Bockmann, 2013). Essa condição corrobora a hipótese proposta por Bockmann, Castro (2010) quanto a presença de pseudotímpano e o tamanho do corpo reduzido na fase

adulta. Ainda em Siluriformes, a relação entre tamanho do corpo e a amplitude da abertura pseudotimpânica foi evidenciada por Walsh et al. (2015) durante uma revisão do gênero *Tympanopleura*. No decorrer desse estudo, os autores apontam as diferenças morfológicas entre dois gêneros da família Auchenipteridae (i.e. *Tympanopleura* e *Ageneiosus* Lacepède, 1803), ressaltando o pequeno tamanho corporal de *Tympanopleura* e seu amplo e proeminente pseudotímpano, em comparação a *Ageneiosus*.

Birindelli, Shibatta (2011) destacam a presença de uma grande abertura timpânica (pseudotímpano) nos pseudopimelodideos (Família Pseudopimelodidae), *Microglanis* Eigenmann, 1912, *Batrochoglanis* Gill, 1858, e *Lophiosilurus* Steindachner, 1876, correlacionando tal condição a presença de uma ampla bexiga natatória. Entretanto, de acordo com Shibatta (2003), dentre os gêneros supracitados apenas *Microglanis* reúne espécies exclusivamente de pequeno porte, fazendo assim com que a hipótese de relação entre tamanho do corpo e amplitude do pseudotímpano proposta por Bockmann, Castro (2010) não se aplique a todos os representantes de Pseudopimelodidae.

Com exceção de alguns gêneros em Characinae (e.g. *Cynopotamus*, *Roeboides*, *Galeocharax* e *Acestrocephalus*) (Lucena, Menezes, 2003), Serrasalminae (e.g. *Metynnis maculatus*, *Catoprion mento*, *Myloplus levis*, *Myleus micans*, *Pygocentrus nattereri*, *Serrasalmus maculatus*) (Jégu, 2003) e *Gilbertolus alatus* em Acestrorhynchidae (Mattox, Toledo-Piza, 2012), os demais táxons em Characidae a qual apresentaram um amplo pseudotímpano são considerados de pequeno porte, não ultrapassando 80 mm de comprimento padrão como proposto por Mirande (2018). Desse modo, apesar de algumas exceções, aparentemente há uma correlação positiva entre o corpo reduzido na fase adulta e a presença de um grande pseudotímpano, de modo que tal conjectura pode ser aplicada parcialmente a Siluriformes com base nos exemplos supracitados.

Em Cypriniformes, Britz, Conway (2016) citam a presença de um amplo hiato muscular na espécie miniatura *Danionella dracula* Britz, Conway, Rüber, 2009, a qual estende-se desde a cintura escapular até a costela da sétima vértebra. De forma análoga, Britz (2003) pontua a ocorrência de um hiato muscular em sua congênera também miniaturizada *Danionella mirifica* Britz, 2003, havendo também descrições para os Cypriniformes africanos de pequeno porte do gênero *Barbus* Daudin, 1805 (Van den Bergh, Teugels, 1998), entretanto os autores não informam a amplitude do hiato sobre a bexiga natatória nesses casos. Esses dados reforçam parcialmente a hipótese de relação entre um tamanho corporal diminuído e a presença de um amplo pseudotímpano, como supramencionado entre algumas famílias de Siluriformes e subfamílias de Characidae.

Em Conway et al., (2014), é relatada a presença de um pseudotímpano extremamente reduzido no cipriniforme *Psilorhynchus tenura* Arunachalam, Muralidharan, 2008. Segundo Arunachalam, Muralidharan (2008), essa é uma espécie de pequeno porte que habita riachos de elevadas altitudes e fluxo rápido. Semelhantemente ao exposto por Conway et al., (2014), os caracídeos miniaturizados *Bryconella pallidifrons* e *Priocharax ariel* analisados no presente estudo também apresentaram um pseudotímpano composto por um hiato na musculatura hipoaxial único e reduzido. Porém, apesar de compartilharem a condição de um pequeno corpo e um pseudotímpano reduzido na fase adulta, ambos os táxons de Characiformes acima mencionados ocorrem em pequenos corpos d'água de fluxo lento (Weitzman, Vari, 1987; Lima et al., 2003), fazendo-nos concluir que talvez não haja relação entre os hábitos e o tamanho da abertura pseudotimpânica entre peixes ostariofíseos de pequeno porte como sugerido por Bockmann, Castro (2010).

Apesar da aparente correlação entre tamanho diminuído do corpo e amplitude do pseudotímpano, como destacado nos estudos acima em representantes das ordens Siluriformes (Bockmann, Castro, 2010; Slobodian, Bockmann, 2013; Walsh et al., 2015; Slobodian et al., 2017; Slobodian, Pastana, 2018) e Cypriniformes (Britz, Conway, 2016), assim como na maioria das famílias de Characiformes com pseudotímpano aqui examinadas (i.e. famílias Characidae, Crenuchidae e Chilodontidae), algumas exceções foram observadas. Em Serrasalmidae, exceto por três espécies a qual não apresentam um hiato muscular sobre a bexiga natatória, o pseudotímpano foi encontrado em todos os demais táxons analisados (i.e. *Catoprion mento*, *Mylesinus paucisquamatus*, *Myleus micans*, *Myloplus levis*, *Metynnis maculatus*, *Utariitichthys sennaebregai*, *Pygocentrus nattereri*, *Serrasalmus maculatus*). Entretanto, de acordo com Jégu (2003) os serrasalmídeos referidos acima não apresentam pequeno porte quando adultos, com comprimento padrão variando entre 15 a 30 centímetros.

Dutra et al. (2015) ao descreverem o pseudotímpano em Gymnotiformes constataram a presença de hiatos na musculatura hipaxial sobre a bexiga natatória em representantes de todas as famílias da ordem. De forma análoga a condição verificada em Serrasalmidae, alguns dos Gymnotiformes referidos no estudo acima apresentam médio ou grande porte durante a fase adulta, com destaque para *Electrophorus electricus* que pode alcançar cerca de 2 metros de comprimento total (Albert, 1999; Campos-da-Paz, 1996; Campos-da-Paz, 2003; Cramptom & Albert, 2003; Albert, 2003^a; Albert, 2003^b; Ferraris-Jr, 2003^a; Ferraris-Jr, 2003^b; Albert, Cramptom, 2003; Correa et al., 2006; De Santana, Vari, 2010). Ainda nesse sentido, *Rhaphiodon vulpinus*, apesar de ser a única espécie em Cynodontidae a exibir um pseudotímpano, apresentou a mais ampla abertura pseudotimpânica entre todos

Characiformes analisados. De acordo com Toledo-Piza (2003), essa espécie possui um amplo tamanho corporal quando adulta, alcançando cerca de 60 centímetros de comprimento padrão. Semelhantemente, em Dutra et al (2015) a maior abertura pseudotimpânica em Gymnotiformes ocorreu nos Apterotonotídeos (família Apterotonotidae) *Sternarchorhynchus goeldii* e *Sternarchorhynchus oxyrhynchus*, a qual segundo Albert (2003^a) e De Santana, Vari (2010) são espécies que não apresentam porte reduzido quando adultas.

6.3.1 Pseudotímpano em Characiformes miniaturizados

Os resultados da descrição anatômica indicaram um padrão referente a conformação do pseudotímpano em *Paracheirodon* sp. (Characidae), *Lepidarchus adonis* (Alestidae) e os membros de Crenuchidae, *Odontocharacidium aphanes* e *Elachocharax mitopterus*, a qual apresentam h2 e h3 equivalentes quanto ao tamanho e forma. De acordo com Weitzman, Vari (1988) e Mattox, Conway (2021), esses táxons apresentam um processo de miniaturização, visto que não ultrapassam 26mm de comprimento padrão durante a fase adulta, além de possuírem um grande número de características morfológicas aparentemente pedomórficas. Semelhantemente, Mattox, Conway (2021) descrevem um pseudotímpano composto pelos hiatos triangulares h2 e h3 no caracídeo miniatura *Tucanoichthys tucano* Géry, Römer, 1997. Essa conformação do pseudotímpano é descrita nos caracídeos miniaturizados dos gêneros *Spintherobolus* (Weitzman, Malabarba, 1999), *Amazonspinther* (Bührnheim et al., 2008) e *Tyttobrycon* (Marinho et al., 2013). Portanto, pressupomos que a presença do pseudotímpano composto por h2 e h3 seja uma condição recorrente entre Characiformes miniaturizados.

Em contrapartida, essa conformação do pseudotímpano não se aplica aos caracídeos miniatura *Cyanogaster* (Mattox et al., 2013), *Priocharax* (Toledo-Piza et al., 2014; Mattox et al., 2020) e *Pristella* Eigenmann, 1908 (Lima et al., 2021) a qual apresentam apenas um hiato posicionado anteriormente à costela da quinta vértebra. Por outro lado, o pseudotímpano constituído apenas por h3 é relatado nos Characiformes miniaturizados *Microcharacidium bombioides* (Vieira, Netto-Ferreira, 2020) e *Erythrocharax altipinnis* (Netto-Ferreira et al., 2013), assim como descrevemos em *Xenurobrycon macropus*. Por conseguinte, apesar de não haver um padrão bem definido com relação ao número e posição dos hiatos, a presença do pseudotímpano se mostrou amplamente distribuída entre os táxons de Characiformes que sofrem miniaturização.

7 CONCLUSÃO

Os resultados obtidos indicam que o pseudotímpano é uma estrutura extremamente homoplástica em Characiformes. Contudo, sua ocorrência em determinadas famílias como Characidae, Serrasalminae e Crenuchidae se mostrou aparentemente estável evolutivamente.

Por outro lado, o pseudotímpano se mostrou extremamente variável em Characiformes, quanto ao número e a forma dos hiatos, além dos músculos e costelas que formam seus limites. Por conseguinte, apesar de ser proposto como homoplástico, o pseudotímpano representa uma estrutura importante, com potencial para ser empregada no diagnóstico e classificação de espécies.

REFERÊNCIAS

- ABE, K.T.; MARIGUELA, T.C.; AVELINO, T.S.; CASTRO, R.M.C.; OLIVEIRA, C. Multilocus molecular phylogeny of Gasteropelecidae (Ostariophysi: Characiformes) reveals the existence on an unsuspected diversity. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Washington, v. 69, n. 3, p. 1209-1214, dec. 2013.
- ALBERT, J.S.; CRAMPTON, W.G.R. Seven new species of the Neotropical electric fish *Gymnotus* (Teleostei, Gymnotiformes) with a redescription of *G. carapo* (Linnaeus). **Zootaxa**, Auckland, v. 10, n.1, p. 1-54, aug. 2003.
- ALBERT, J.S.; DE CAMPOS FERNANDES-MATIOLI, F.M.; DE ALMEIDA, L.F. New species of *Gymnotus* (Gymnotiformes, Teleostei) from southeastern Brazil: toward the deconstruction of *Gymnotus carapo*. **Copeia**, Washington, v. 1999, n. 2, p. 410-421, may. 1999.
- ALBERT, J.S. Family Aptereronotidae. In: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.; FERRARIS, C.J. **Checklist of freshwater fishes of South and Central America**. 1. Ed. Porto Alegre: Edipucrs, 2003a. p. 497-502.
- ALBERT, J.S. Family Sternopygidae. In: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.; FERRARIS, C.J. **Checklist of freshwater fishes of South and Central America**. 1. Ed. Porto Alegre: Edipucrs, 2003b. p. 497-502.
- ALBERT, J.S. Species diversity and phylogenetic systematics of American knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei). **Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan**. Michigan, v. 1, n. 2, p. 1-127, nov. 2001.
- ALBERT, J.S.; TAGLIACOLLO, V.A.; DAGOSTA, F. Diversification of Neotropical Freshwater Fishes. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Washington, v. 51, n. 1, p. 27-53, jun. 2020.
- BETANCUR-R, R.; WILEY, E.O.; ARRATIA, G.; ACERO, A.; BAILLY, N.; MIYA M.; LECOINTRE, G.; ORTÍ, G. Phylogenetic classification of bony fishes. **BMC Evolutionary Biology**, London, v. 17, n. 1, p. 1-40, jul.2017.

- BETANCU-R, R.; ARCILA, D.; VARI, R.P.; HUGHES, L.C.; OLIVEIRA, C.; SABAJ, M.H.; ORTÍ, G. Phylogenomic incongruence, hypothesis testing, and taxonomic sampling: The monophyly of characiform fishes. **Evolution**, Princeton, v. 73, n. 2, p. 329–345, nov. 2018.
- BIRINDELLI, J.L.O.; SHIBATTA, OA. Morphology of the gas bladder in bumblebee catfishes (Siluriformes, Pseudopimelodidae). **Journal of Morphology**, Hoboken, v. 272, n. 7, p. 890-896, apr.2011.
- BLECKMANN, H.; NIEMANN, U.; FRITZSCH, B. Peripheral and central aspects of the acoustic and lateral line system of a bottom dwelling catfish, *Ancistrus* sp. **The Journal of Comparative Neurology**, New York, v. 314, n. 3, p. 452-466, dec. 1991.
- BOCKMANN, F.A.; CASTRO, R. The blind catfish from the caves of Chapada Diamantina, Bahia, Brazil (Siluriformes: Heptapteridae): description, anatomy, phylogenetic relationships, natural history, and biogeography. **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 8, n. 4, p. 673-706, sep. 2010.
- BRITZ, R. *Danionella mirifica*, a new species of miniature fish from Upper Myanmar (Ostariophysi: Cyprinidae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, München, v.14, n. 3, p. 217-222, oct. 2003.
- BRITZ, R.; CONWAY, K.W.; RÜBER, L. Spectacular morphological novelty in a miniature cyprinid fish, *Danionella dracula* n. sp. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 276, n. 1665, p. 2179-2186, march. 2009.
- BRITZ, R.; CONWAY, K.W. *Danionella dracula*, an escape from the cypriniform Bauplan via developmental truncation?. **Journal of Morphology**. Hoboken, v. 277, n. 2, p. 147-166, nov. 2016.
- BUCKUP, P.A. Phylogenetic interrelationships and reductive evolution in Neotropical characidiin fishes (Characiformes, Ostariophysi). **Cladistics**. Hoboken, v. 9, n. 3, p. 305-341, sep. 1993.
- BUCKUP, P.A.; MENEZES, N.A.; GHAZZI, M.S. **Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil**. 1. Ed. Rio de Janeiro: Museu Nacional; 2007.
- BÜHRNHEIM, C.M.; CARVALHO, T.P.; MALABARBA, L.R.; WEITZMAN, S.H. A new genus and species of characid fish from the Amazon basin: the recognition of a relictuall lineage of characid fishes (Ostariophysi: Cheirodontinae: Cheirodontini). **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 6, n. 4, p. 663-678, dec. 2008.
- CALCAGNOTO, D.; SCHAEFER, S.A.; DESALLE, R. Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Washington, v. 36, n. 1, p. 135-153, jul.2005.
- CAMPOS-DA-PAZ, R.P. Redescription of the Central American electric fish *Gymnotus cylindricus* (Ostariophysi: Gymnotiformes: Gymnotidae), with comments on character ambiguity within the ostariophysan clade. **Journal of Zoology**, London, v.240, n. 2, p. 371-382, oct. 1996.
- CAMPOS-DA-PAZ, R.P. Family Gymnotidae. *In*: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.;

FERRARIS, C.J. **Checklist of freshwater fishes of South and Central America**. 1. Ed. Porto Alegre: Edipucrs, 2003. p.483-486.

CHRANILOV, N.S. Beitrage zur Kenntnis des Weber'schen Apparates der Ostariophysi. I. Vergleichend-anatomische Übersicht der Knochenelemente des Weber'schen apparatus bei Cypriniformes. **Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere**, Jene, v. 49, n. 2, p. 501-597, may. 1927.

CHAKRABARTY, P.; FAIRCLOTH, B.C.; ALDA, F.; LUDT, W.B.; MCMAHAN, C.D.; NEAR, T.J.; DORNBUTG, A. Phylogenomic Systematics of Ostariophysan Fishes: Ultraconserved Elements Support the Surprising Non Monophyly of Characiformes. **Systematic Biology**, Oxford, v. 66, n. 6, p. 881-895, feb. 2017.

CONWAY, K.W.; BRITZ, R.; SIEGEL, D.S. Different on the inside: extreme swimbladder sexual dimorphism in the South Asian torrent minnows. **Biology letters**, London, v. 10, n. 7, p. 144-167, jul. 2014.

CONWAY, K.W.; KUBICEK, K.M.; BRITZ R. Morphological novelty and modest developmental truncation in *Barboides*, Africa's smallest vertebrates (Teleostei: Cyprinidae). **Journal of Morphology**, Hoboken, v. 278, n. 6, p. 750-767, jan. 2017.

CONWAY, K.W.; PINION, A.K.; KOTTELAT M. Two new species of *Pethia* (Teleostei: Cyprinidae), representing a sympatric species pair, from the Ayeyarwady drainage, Myanmar. **Taxonomy & Systematics**, v. 69, n. 1, p. 80-101, mar. 2021.

CORREA, S.B.; CRAMPTON, W.G.R.; ALBERT, J.S. Three new species of the neotropical electric fish *Rhabdolichops* (Gymnotiformes: Sternopygidae) from the central Amazon, with a new diagnosis of the genus. **Copeia**, Washington, v. 2006, n.1, p. 27-42, feb. 2006.

CRAMPTON, W.G.R.; ALBERT, J.S. Redescription of *Gymnotus coropinae* (Gymnotiformes, Gymnotidae), an often misidentified species of Neotropical electric fish, with notes on natural history and electric signals. **Zootaxa**, Auckland, v. 348, n. 1, p. 1-20, jan. 2003.

DILLMAN, C.B.; SIDILAUŠKAS, B.L.; VARI, R.P. A morphological supermatrix-based phylogeny for the Neotropical fish superfamily Anostomoidea (Ostariophysi: Characiformes): phylogeny, missing data and homoplasy. **Cladistics**, Hoboken, v.1, n.1, p. 276-296, jul. 2016.

DUTRA, G.M.; JEREP, F.C.; VARI, R.P.; SANTANA, C.D. The pseudotympanum in the Gymnotiformes (Teleostei, Ostariophysi, Otophysi): homology and evolution of a previously unexplored system in Neotropical electric fishes. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, v. 174, n. 1, p. 114-129, sept. 2015.

EESGUÍCERO, A.; CASTRO, R.M. **Vertebrate Zoology**, Dresden, v. 66, n. 3, p. 241-256, jul. 2016.

FERRARIS-JR, C.J. Family Diplomystidae. *In*: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.; FERRARIS, C.J. **Checklist of freshwater fishes of South and Central America**. 1. Ed. Porto Alegre: Edipucrs, 2003a. p. 255-256.

FERRARIS-JR, C.J. Family Rhamphichthyidae. *In*: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.;

FERRARIS, C.J. **Checklist of freshwater fishes of South and Central America**. 1. Ed. Porto Alegre: Edipucrs, 2003b. p. 492-493.

FERREIRA, K.M.; MENEZES, N.A.; QUAGIO-GRASSIOTO, I. A new genus and two new species of Stevardiinae (Characiformes: Characidae) with a hypothesis on their relationships based on morphological and histological data. **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 9, n. 2, p. 281-298, jun. 2011.

FINK, S.V.; FINK, W.L. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, v. 72, n. 4, p. 297-353, aug. 1981.

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W.N.; FONG, J.D. 2022. Species by family/subfamily. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>. Electronic version accessed 10 January 2022.

GRAÇA, W.J. PAVANELLI, C.S.; BUCKUP, P.A. Two new species of *Characidium* (Characiformes: Crenuchidae) from Paraguay and Xingu river basins, state of Mato Grosso, Brazil. **Copeia**, Washington, v. 2008, n. 2, p. 326-332, jun, 2008.

GÉRY, J. New and little-known Aphyoditeina (Pisces, Characoidei) from the Amazon basin. **Neotropical Fauna and Environment**, United Kingdom, v. 8, n. 1, p. 81-137, jan. 1973.

GIOVANETTI, V.; TOLEDO-PIZA, M.; MENEZES, N.A. Taxonomic revision of *Galeocharax* (Characiformes: Characidae: Characinae). **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 15, n. 1, p. 5-37, jan. 2017.

HUGHES, L.C.; ORTÍ, G.; HUANG, Y.; SUN, Y. BALDWIN, C.C.; THOMPSON, A.W.; ARCILA, D. Comprehensive phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) based on transcriptomic and genomic data. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 115, n. 24, p. 6249-6254, may. 2018.

JÉGU, M. Subfamily Serrasalminae. In: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.; FERRARIS, C.J. **Checklist of freshwater fishes of South and Central America**. 1. Ed. Porto Alegre: Edipucrs, 2003. p. 182-196.

JEREP, F.C.; MALABARBA, L.R. Revision of the genus *Macropsobrycon* Eigenmann, 1915 (Characidae: Cheirodontinae: Compsurini). **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 9, n. 2, p. 299-312, jan. 2011.

JEREP, F.C.; VARI, R.P. New species of *Hemigrammocharax* (Characiformes: Distichodontidae) from the northwestern Congo River Basin. **Copeia**, Washington, v. 2013, n. 1, p. 31-37, may. 2013.

KRATOCHVIL H.; LADICH, F. Auditory role of lateral trunk channels in cobitid fishes. **Journal of Comparative Physiology A**, New York, v. 186, n. 3, p. 279-285, mar. 2000.

LADICH, F.; BASS, A.H. Sonic motor pathways in piranhas with a reassessment of phylogenetic patterns of sonic mechanisms among teleosts. **Brain, Behavior and Evolution**, Switzerland, v. 66, n. 3, p. 167-176, sep. 2005.

LIMA, F.C.T.; MALABARBA, L.R.; BUCKUP PA, SILVA, J.F.P.; VARI, R.P.; HAROLD, A.; BENINE, R. Genera Incertae Sedis in Characidae. In: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.;

FERRARIS, C.J. **Checklist of freshwater fishes of South and Central America**. 1. Ed. Porto Alegre: Edipucrs, 2003. p. 106-169.

LUCENA, C.A.S. New characid fish, *Hyphessobrycon scutulatus*, from the rio Teles Pires drainage, upper rio Tapajós system (Ostariophysi: Characiformes: Characidae). **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 1, n. 2, p. 93-96, jan. 2003.

LIMA, F.C.T. **Revisão taxonômica e relações filogenéticas do gênero Salminus (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes: Characidae)**. 2006, 638f. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.

LUCENA, C.A.S.; MENEZES, N.A. Characidae-Characinae (Characins, tetras). *In*: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.; FERRARIS, C.J. **Checklist of freshwater fishes of South and Central America**. 1. Ed. Porto Alegre: Edipucrs, 2003. p.200-203.

LIMA, F.C.T.; CAIRES, R.A.; CONDE-SALDAÑA, C.C.; MIRANDE, J.M.; CARAVALHO, F.R. A new miniature *Pristella* (Actinopterygii: Characiformes: Characidae) with reversed sexual dimorphism from the rio Tocantins and rio São Francisco basins, Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, Toronto, v. 99, n. 1, p. 339–348, may. 2021.

LUCENA, C.A.S.; MENEZES, N.A. A phylogenetic analysis of *Roestes* Günther and *Gilbertolus* Eigenmann, with a hypothesis of the relationships of the Cynodontidae and Acestrorhynchidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes). *In*: MALABARBA, L.R.; REIS, R.; VARI, R.P.; LUCENA, Z.M.S.; LUCENA, C. **Phylogeny and Classification of Neotropical fishes**. Porto Alegre: Edipucrs, 1998. p. 261–277.

MADDISON, W.P.; MADDISON, D.R. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.2**; 2017. Disponível em: <http://mesquiteproject.org>

MALABARBA, L.R.; Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi, Characidae). *In*: MALABARBA, L.R.; REIS, R.E.; VARI, R.P., LUCENA, Z.M.S.; LUCENA, C.A.S. **Phylogeny and classification of Neotropical fishes**. Porto Alegre: Edipucrs, 1998. p.193-234.

MALABARBA, L.R.; BERTACO, V.A. Description of a new species of *Heterocheirodon* Malabarba (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae: Cheirodontini), with further comments on the diagnosis of the genus. **Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia**, Porto Alegre, v. 12, n. 1, p. 83-109, oct. 1999.

MALABARBA, L.R. Subfamily Cheirodontinae. *In*: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.; FERRARIS, C.J. **Checklist of freshwater fishes of South and Central America**. 1. Ed. Porto Alegre: Edipucrs, 2003. p. 215-221.

MALABARBA, L.R.; JEREP, F.C. A new genus and species of Cheirodontine fish from South America (Teleostei: Characidae). **Copeia**, Washington, v. 2012, n. 2, p. 243-250, jun. 2012.

MALABARBA, L.R.; MALABARBA, M. Phylogeny and classification of Neotropical fish. *In*: BALDISSEROTTO, B.; URBINATI, E.C.; CYRINO, J.E.P. **Biology and physiology of freshwater neotropical fish**. 1. Ed. London: Elsevier, 2020, p.1-19.

MARINHO, M.M.F.; BASTOS, D.A.; MENEZES, N.A. New species of miniature fish from

Marajó Island, Pará, Brazil, with comments on its relationships (Characiformes: Characidae). **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 11, n. 4, p. 739-746, jul. 2013.

MATEUSSI, N.T.B.; MELO, B.F.; OTA, R.P.; ROXO, F.F.; LUZ, O.E.; FOREST, F.; OLIVEIRA, C. Phylogenomics of the Neotropical fish family Serrasalminidae with a novel intrafamilial classification (Teleostei: Characiformes). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Washington, v. 153, n.1 p. 100-112, dec. 2020.

MATTOX, G.M.T.; TOLEDO-PIZA, M.; OYAKAWA, O.T. Taxonomic Study of *Hoplias aimara* (Valenciennes, 1846) and *Hoplias macrophthalmus* (Pellegrin, 1907) (Ostariophysi, Characiformes, Erythrinidae). **Copeia**, Washington, v. 3, n. 1, p. 516-528, sep. 2006.

MATTOX, G.M.T.; TOLEDO-PIZA, M. Phylogenetic study of the Characinae (Teleostei: Characiformes: Characidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, v. 165, n. 4, p. 809-915, aug. 2012.

MATTOX, G.M.T.; BRITZ, R.; TOLEDO-PIZA, M.; MARINHO, M.M.K.; *Cyanogaster noctivaga*, a remarkable new genus and species of miniature fish from the Rio Negro, Amazon basin (Ostariophysi: Characidae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, München, v. 23, n. 4, p. 97-318, mar. 2013.

MATTOX, G.M.T.; HOFFMANN, M.; HOFFMANN, P. Ontogenetic development of *Heterocharax macrolepis* Eigenmann (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) with comments on the form of the yolk sac in the Heterocharacinae. **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 12, n. 2, p. 353-363, jun. 2014.

MATTOX, G.M.T.; BRITZ, R.; TOLEDO-PIZA, M. Osteology of *Priocharax* and remarkable developmental truncation in a miniature Amazonian fish (Teleostei: Characiformes: Characidae). **Journal of Morphology**, Hoboken, v.277, n.1, p. 65-85, sep. 2016.

MATTOX, G.M.T.; SOUZA, C.S.; TOLEDO-PIZA, M.; BRITZ, R.; OLIVEIRA, C. A new miniature species of *Priocharax* (Teleostei: Characiformes: Characidae) from the Rio Madeira drainage, Brazil, with comments on the adipose fin in characiforms. **Vertebrate Zoology**, Dresden, v. 70, n. 3, p. 417-433, jan. 2020.

MATTOX, G.M.T.; CONWAY, K.W. Osteology of *Tucanoichthys tucano* Géry and Römer, na enigmatic miniature fish from the Amazon basin, Brazil (Teleostei: Characiformes: Characidae). **Vertebrate Zoology**, Dresden, v. 71, n. 1, p. 645-667, oct. 2021.

MELO, B.F.; SIDILAUŠKAS, B.L.; HOEKZEMA, K.; VARI, R.P.; DILLMAN, C.B.; OLIVEIRA, C. Molecular phylogenetics of Neotropical detritivorous fishes of the family Curimatidae (Teleostei: Characiformes). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Washington. v. 127, n. 1, p. 800-812, oct. 2018.

MELO, M.R.S.; RIBEIRO, M.C.L.B.; LIMA, F.C.T. A new, narrowly distributed, and critically endangered species of *Characidium* (Characiformes: Crenuchidae) from the Distrito Federal, Central Brazil. **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 19, n. 1, p. 20-38, jan. 2021.

MENEZES, N.A. Description of five new species of *Acestrocephalus* Eigenmann and redescription of *A. sardine* and *A. boehlkei* (Characiformes: Characidae). **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 4, n. 4, p. 385-400, dec. 2006.

- MENEZES, N.A. A new species of *Cynopotamus* Valenciennes, 1849 (Characiformes, Characidae) with a key to the species of the genus. **Zootaxa**, Auckland, v. 1635, n. 1, p. 55-61, jan. 2007.
- MÉLOTTE, G.; XAVIER, R.; VIGOUROUX, R.; PARMENTIER, E. Origin and evolution of sound production in Serrasalminae. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v. 128, n. 2, p. 403-414, oct. 2019.
- MIRANDE, J.M. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 8, n. 3, p. 385–568, jun. 2010.
- MIRANDE, J.M. Morphology, molecules and the phylogeny of Characidae (Teleostei, Characiformes). **Cladistics**, Hoboken, v. 35, n. 3, p. 1-19, jun. 2018.
- NOVAKOWSKI, G.C.; FUGI, R.; HAHN, N.S. Diet and dental development of three species of *Roebooides* (Characiformes: Characidae). **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 2, n. 2, p. 157-162, jun. 2004.
- 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. **Plos One**, San Francisco, v. 8, n. 1, p. 77-84, jan. 2013.
- OHARA, W.M.; JEREP, F.C.; CARVALHO, M.R. A new species of *Microschemobrycon* (Characiformes: Characidae) from Rio Xingu basin, Brazil. **Zootaxa**, Auckland, v. 4576, n. 2, p. 326-336, feb. 2019.
- OLIVEIRA, C.; AVELINO, G.S.; MARIGUELA, T.C.; BENINE, R.C.; ORTÍ, G.; VARI, R.P. CASTRO, R.M.C. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. **BMC Evolutionary Biology**, London, v. 11, n. 2, p. 275-11, sep. 2011.
- ONUKI, A.; SOMIYA, H. Innervation of sonic muscles in teleosts: occipital vs. spinal nerves. **Brain, Behavior and Evolution**, Switzerland, v. 69, n. 2, p. 132-141, jan. 2007.
- RAMIREZ, J.L.; BIRINDELLI, J.L.O.; GALETTI-JR, P.M. A new genus of Anostomidae (Ostariophysi: Characiformes): diversity, phylogeny and biogeography based on cytogenetic, molecular and morphological data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Washington, v. 107, n. 1, p. 308-323, feb. 2017.
- RAMIREZ, J.L.; SANTOS, C.; MACHADO, C.B.; OLIVEIRA, A.K.; GARAVELLO, J.C.; BRITISK, H.A.; GALETTI, P.M. Molecular phylogeny and species delimitation of the genus *Schizodon* (Characiformes, Anostomidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Washington, v. 153, n. 1, p. 106959, dec. 2020.
- SANTANA, C.D.; VARI, R.P. Electric fishes of the genus *Sternarchorhynchus* (Teleostei, Ostariophysi, Gymnotiformes); phylogenetic and revisionary studies. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, v. 159, n. 1, p. 223-371, may. 2010.
- SERENO, P.C. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, Hoboken, v. 23, n. 6, p. 565-587, sep. 2007.

- SHIBATTA, O.A. Pseudopimelodidae. *In*: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.; FERRARIS, C.J. **Checklist of freshwater fishes of South and Central America**. 1. Ed. Porto Alegre: Edipucrs, 2003. p 401–405.
- SIDILAUŠKAS, B. Continuous and arrested morphological diversification in sister clades of characiform fish: a phylomorphospace approach. **Evolution**, Princeton, v. 62, n. 1, p. 3135–3156, dec. 2008.
- SLOBODIAN, V.; BOCKMANN, F.A. A new *Brachyrhamdia* (Siluriformes: Heptapteridae) from Rio Japurá basin, Brazil, with comments on its phylogenetic affinities, biogeography and mimicry in the genus. **Zootaxa**, Auckland, v. 3717, n. 1, p. 1-22, feb. 2013.
- SLOBODIAN, V.; AKAMA, A.; DUTRA, G.M. A new species of *Pimelodella* (Siluriformes: Heptapteridae) from the Guiana Shield, Brazil. **Zootaxa**, Auckland, v. 4338, n. 1, p. 85-100, oct. 2017.
- SLOBODIAN, V.; PASTANA, M.N.L. Description of a new *Pimelodella* (Siluriformes: Heptapteridae) species with a discussion on the upper pectoral girdle homology of Siluriformes. **Journal of Fish Biology**, Hoboken, v. 93, n. 5, p. 901-916, sep. 2018.
- TAYLOR, B.; FLECKER, A.S.; HALL, R.O. Loss of a harvested fish species disrupts carbon flow in a diverse tropical river. **Science**, Washington, v. 313, n. 1, p. 833-836, aug. 2006.
- TAGLIACOLLO, V.A.; BERNT, M.J.; CRAIG, J.M.; OLIVEIRA, C.; ALBERT, J.S. Model-based total evidence phylogeny of Neotropical electric knifefishes (Teleostei, Gymnotiformes). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Washington, v. 95, n. 1, p. 20-33, feb. 2016.
- TEIXEIRA, T.F.; MELO, M.R.S. A new species of *Characidium* Reinhardt (Characiformes: Crenuchidae) from the Río Huallaga, central Peruvian Amazon, with a review of secondary sexual characters in the genus. **Journal of Fish Biology**, Hoboken, v. 98, n. 1, p.178-188, sep. 2020.
- THOMPSON, A.W.; BETANCUR-R, R.; LÓPEZ-FERNANDEZ, H.; ORTÍ, G. A time-calibrated, multi-locus phylogeny of piranhas and pacus (Characiformes: Serrasalminae) and a comparison of species tree methods. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Washington, v. 81, n. 1, p. 242-257, dec. 2014.
- TOLEDO-PIZA, M. Family Cynodontidae. *In*: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.; FERRARIS, C.J. **Checklist of freshwater fishes of South and Central America**. 1. Ed. Porto Alegre: Edipucrs, 2003b. p.234-237.
- TOLEDO-PIZA, M.; MATTOX, G.M.T.; BRITZ, R. *Priocharax nanus*, a new miniature characid from the rio Negro, Amazon basin (Ostariophysi: Characiformes), with an updated list of miniature Neotropical freshwater fishes. **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 12, n. 2, p. 229-246, jun. 2014.
- THOMAZ, A.T.; ARCILA, D.; ORTÍ, G.; MALABARBA, L.R. Molecular phylogeny of the subfamily Stevardiinae Gill, 1858 (Characiformes: Characidae): classification and the evolution of reproductive traits. **BMC Evolutionary Biology**, London, v. 15, n. 1, p. 146-152, jul. 2015.

VAN DER LAN, R.; ESCHIMEYER, W.N.; FRICKE, R. Family-group names of recent fishes. **Zootaxa**, Auckland, v. 3882, n. 1, p. 1-230, nov. 2014.

VAN DEN BERGH, E.C.; TEUGELS, G.G. Description of new small-sized *Barbus* species from the Sanaga Basin in Cameroon. Comments on *B. jae* and on the taxonomic status of *B. condei* (Ostariophysi; Cyprinidae). **Journal of Natural History**, London, v. 32, n. 1, p. 1367–1401, feb. 1998.

VARI, R.P. Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). **Bulletin of the British Museum of Natural History**, London, v. 36, n. 1, p. 261–344, 1979.

VARI, R.P. The Neotropical fish family Ctenoluciidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): supra and intrafamilial phylogenetic relationships, with a revisionary study. **Smithsonian Contributions to Zoology**. Washington, v. 40, n. 1, p. 120-155, 1995.

VARI, R.P.; MELO, B.F.; OLIVEIRA, C. *Protocheiroduon*, a new genus of Characidae (Teleostei: Characiformes) with the redescription of the poorly known *Protocheiroduon pi*. **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 14, n. 2, p. 10-17, feb. 2016.

VIEIRA, L.S.; NETTO-FERREIRA, A.L. A new species of *Microcharacidium* (Characiformes: Crenuchidae) from the Central Amazon, Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, Toronto, v. 99, n. 999, p. 57-61, jan. 2021.

WALSH, S.J.; RIBEIRO, F.R.V.; DANIEL, L.H.R. Revision of *Tympanopleura* Eigenmann (Siluriformes: Auchenipteridae) with description of two new species. **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 13, n.1, p. 1-46, jun. 2015.

WEITZMAN, S.H.; VARI, R.P. Two new species and a new genus of miniature characid fishes (Teleostei: Characiformes) from northern South America. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, Washington, v. 100, n. 3, p. 640-652, 1987.

WEITZMAN, S.H.; VARI, R.P. Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, Washington, v. 102, n. 2, p. 444-465, aug. 1988.

WEITZMAN, S.H.; MALABARBA, L.R. Systematics of *Spintherobolus* (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae) from eastern Brazil. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, München, v. 10, n. 1, p. 1-43, feb. 1999.

WEITZMAN, S.H. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. **Stanford Ichthyology Bulletin**, Palo Alto, v. 8, n. 1, p. 1-77, feb. 1962.

WILEY, E.O.; SIEGEL-CAUSEY, D.; BROOKS, D.R.; FUNK, V.A. 1991. **The Compleat Cladist: a primer of phylogenetic procedures**. University of Kansas: Museum of Natural History Special Publication; 1991.

WINTERBOTTOM, R. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, Philadelphia, v. 125, n. 2, p. 225-317, apr. 1973.

- YAN, H.Y.; FINE, M.L.; HORN, N.S.; COLON, W.E. Variability in the role of the gasbladder in fish audition. **Journal of Comparative Physiology A**, New York, v. 186, n. 2, p. 595–602, may. 2000.
- ZANATA, A.M.; CAMELIER, P. A new species of *Characidium* (Characiformes: Crenuchidae) from small coastal drainages in northeastern Brazil, with remarks on the pseudotympanum of some species of the genus. **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 12, n. 2, p. 333–342, feb. 2014.
- ZANATA, A.M.; OHARA, W.M. A new species of *Characidium* Reinhardt (Ostariophysi: Characiformes: Crenuchidae) from headwaters of rio Pacaás Novos, rio Madeira basin, Rondônia, Brazil. **Zootaxa**, Auckland, v. 4021, n. 2, p. 368-376, sep. 2015.
- ZANATA, A.M.; OHARA, W.M. A new species of *Characidium* (Characiformes: Crenuchidae) from the rio Madeira basin, Brazil. **Journal of Fish Biology**, Hoboken, v. 97, n. 6, p. 1681-1689, sep. 2020.
- ZANATA, A.M.; RAMOS, T.P.A.; OLIVEIRA-SILVA, L. A new species of *Characidium* (Characiformes: Crenuchidae) from the rio Parnaíba basin, northeastern Brazil. **Zootaxa**, Auckland, v. 4514, n. 1, p. 77-86, nov. 2018.
- ZANATA, A.M.; RIBEIRO, T.C.; ARAÚJO-PORTO, F.A. PESSALLI, T.C. OLIVEIRA-SILVA, L. A new species of *Characidium* (Characiformes: Crenuchidae) from the upper rio São Francisco basin, Minas Gerais, Brazil. **Zootaxa**, Auckland, v. 4790, n. 3, p. 505-514, jun. 2020.
- ZANATA, A.M.; SARMENTO-SOARES, L.M.; MARTINS-PINHEIRO, R.F. A new species of *Characidium* Reinhardt (Ostariophysi: Characiformes: Crenuchidae) from coastal rivers in the extreme south of Bahia, Brazil. **Zootaxa**, Auckland, v. 4040, n. 3, p. 371-383, nov. 2015.
- ZANATA, A.M.; VARI, R.P. The family Alestidae (Ostariophysi, Characiformes): a phylogenetic analysis of a trans-Atlantic clade. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, v. 145, n. 1, p. 1-144, sep. 2005.

<i>Aulixidens eugeniae</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Axelrodia lindeae</i>	0	1	0	0	1	0	1	4	-	-	-	-	0	-
<i>Bario steindachneri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bivibranchia velox</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	0
<i>Boulengerella lateristriga</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Boulengerella cuvieri</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Brachychalcinus copei</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	0
<i>Astyanax bransfordii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Brittanichthys axelrodi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Brachyalestes carolinae</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Brycon falcatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Brycon gouldingi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Brycon orbignyanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Brycon pesu</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Brycon polylepis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Knodus tanaothoros</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconaethiops macrops</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconamericus agna</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconamericus uporas</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hemibrycon caucanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconamericus cf iheringii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconamericus iheringii</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Bryconamericus ikaa</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconamericus exodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconamericus mennii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconamericus microcephalus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Táxons/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Bryconamericus rubropictus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconamericus stramineus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Piabina thomasi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconexodon juruena</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconops affinis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconops alburnoides</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Bryconops melanurus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Catoprion mento</i>	0	1	6	-	-	-	-	0	0	0	2	1	0	-
<i>Caiapobrycon tucurui</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Carlana eigenmanni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Carlastyanax aurocaudatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Carnegiella strigata</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Carnegiella myersi</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	3
<i>Caenotropus labyrinthicus</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	3
<i>Chalceus macrolepidotus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Charax leticiae</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Charax stenopterus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cheirodon ibicuhiensis</i>	0	1	6	-	-	-	-	0	0	1	2	1	0	-
<i>Cheirodontops geayi</i>	0	1	6	-	-	-	-	0	0	1	1	1	0	-

<i>Moenkhausia dichroua</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moenkhausia gracilima</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moenkhausia heikoi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moenkhausia jamesi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moenkhausia lata</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Moenkhausia xinguensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Myxiops aphos</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Nantis indefessus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Nematobrycon palmeri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Nematocharax venustus</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Odontostilbe microcephala</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Odontostilbe paraguayensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Odontostoechus lethostigmus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Oligosarcus bolivianus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Oligosarcus itau</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Oligosarcus longirostris</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Oligosarcus menezesi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Oligosarcus pintoii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Orthospinus franciscensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paleotetra entrecorregos</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paleotetra aiuruoca</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paracheirodon axelrodi</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	2	0	2	1	0	-
<i>Paragoniates alburnus</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Parecbasis cyclolepis</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
Táxons/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Parodon nasus</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Petitella georgiae</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Phenacogaster franciscoensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Phenacogaster tegatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Phenagoniates macrolepis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Piabarchus analis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Piabina argentea</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	0
<i>Piabucus melanostoma</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Piaractus mesopotamicus</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Poptella paraguayensis</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	0
<i>Prionobrama filigera</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Prionobrama paraguayensis</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Pristella maxillaris</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Probolodus heterostomus</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	0
<i>Prochilodus lineatus</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Prodontocharax melanotus</i>	0	1	6	-	-	-	-	0	0	1	1	1	0	-
<i>Pseudochalceus kyburzi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudocorynopoma heterandria</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1

<i>Moenkhausia hemigrammoides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moenkhausia inrai</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moenkhausia intermedia</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moenkhausia pyrophthalma</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Nanocheirodon insignis</i>	0	1	6	-	-	-	-	0	0	1	1	1	0	-
<i>Odontostilbe ecuadorensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Odontostilbe dialeptura</i>	0	1	6	-	-	-	-	0	0	1	-	1	0	1
<i>Odontostilbe mitoptera</i>	0	1	6	-	-	-	-	0	0	1	-	1	0	1
<i>Odontostilbe splendida</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cheirodon stenodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Planaltina britskii</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Pseudocheirodon arnoldi</i>	0	1	6	-	-	-	-	0	0	1	1	1	0	-
<i>Rachoviscus crassiceps</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Rhinobrycon negrensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Roestes ogilviei</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Saccoderma melanostigma</i>	0	1	6	-	-	-	-	0	0	1	1	1	0	-
<i>Stylichthys typhlops</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Tetragonopterus anostomus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Tetragonopterus araguaiensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Tetragonopterus carvalhoi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Tetragonopterus denticulatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Tetragonopterus rarus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Tyttocharax tambopatensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Xenurobrycon heterodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Xenurobrycon macropus</i>	0	1	6	-	-	-	-	0	1	0	2	0	0	-
<i>Xenurobrycon pteropus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Táxons/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Xenurobrycon polyancistrus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paracheirodon innesi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Phenacogaster calverti</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Knodus cinarucuense</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Gymnocorymbus bondi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Gymnocorymbus thayeri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Microschemobrycon melanotus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hemibrycon galvisi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hemibrycon polyodon</i>	1	1	6	-	-	-	-	4	-	-	-	-	0	1
<i>Eretmobrycon miraensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eretmobrycon gonzalezi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconamericus diaphanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Knodus deuterodonoides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Knodus alpha</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Astyanax nasutus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Astyanax nicaraguensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Aphyocharax alburnus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Aphyocharax rathbuni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chilodus punctatus</i>	0	1	6	-	-	-	-	0	0	-	2	0	0	-

<i>Triportheus guentheri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Triportheus magdalenae</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Triportheus orinocensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Triportheus signatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Triportheus trifurcatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Triportheus venezuelensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Xenocharax spilurus</i>	0	1	6	-	-	-	-	2	0	1	0	0	0	-
<i>Holoshestes pequirá</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hyphessobrycon santae</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moenkhausia nigromarginata</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moenkhausia phaeonota</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moenkhausia oligolepis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chalceus erythrurus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bryconalestes longipinnis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Rhytiodus microlepis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Curimata cyprinoides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Crenuchus spilurus</i>	0	1	6	-	-	-	-	3	0	0	0	0	-	-
<i>Ammocryptocharax elegans</i>	0	1	?	-	-	-	-	0	0	0	0	0	1	-
<i>Melanocharacidium dispilomma</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	-
<i>Odontocharacidium aphanes</i>	0	1	2	0	1	2	1	3	0	1	2	1	0	-
<i>Elachocharax mitopterus</i>	0	1	4	0	0	1	1	3	0	1	2	1	0	-
<i>Characidium zebra</i>	0	1	6	-	-	-	-	0	0	1	2	1	0	-
<i>Characidium lauroi</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	1	-	2	0	0	-
<i>Characidium rachovii</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	2	1	2	1	2	-
<i>Lepidarchus adonis</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Citharinus citharinus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Táxons/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Congocharax olbrechtsi</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Nannaethiops unitaeniatus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Phago loricatus</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Paradistichodus dimidiatus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Neolebias unifasciatus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesoborus sp.</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ichthyborus besse</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Distichodus engycephalus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Electrophorus electricus</i>	0	1	3	0	0	0	0	4	-	-	-	-	0	-
<i>Charax pauciradiatus</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	-	1