



UNIVERSIDADE  
ESTADUAL DE LONDRINA

---

NICK TRAMONTINA NAREZZI

**ANATOMIA E EVOLUÇÃO DA MUSCULATURA FACIAL EM  
ANOSTOMIDAE (CHARACIFORMES)**

---

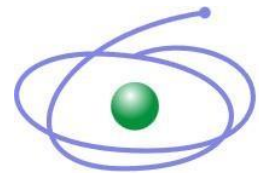
Londrina  
2019



UNIVERSIDADE  
ESTADUAL DE LONDRINA



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO  
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS



CAPES

NICK TRAMONTINA NAREZZI

## **ANATOMIA E EVOLUÇÃO DA MUSCULATURA FACIAL EM ANOSTOMIDAE (CHARACIFORMES)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. José Luís O. Birindelli  
Co-orientador: Prof. Dr. Fernando C. Jerep

Londrina  
2019

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

N227 Narezzi, Nick Tramontina.  
ANATOMIA E EVOLUÇÃO DA MUSCULATURA FACIAL EM ANOSTOMIDAE (CHARACIFORMES) / Nick Tramontina Narezzi. - Londrina, 2019.  
79 f. : il.

Orientador: José Luís Oliven Birindelli.  
Coorientador: Fernando Camargo Jerep.  
Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2019.  
Inclui bibliografia.

1. Peixes - Tese. 2. Miologia - Tese. 3. Filogenia - Tese. 4. Morfologia - Tese.  
I. Birindelli, José Luís Oliven. II. Jerep, Fernando Camargo. III. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU 574



201711510086

**CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS  
BIOLÓGICAS**

**DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**

Discente: NICK TRAMONTINA NAREZZI

Título: ANATOMIA E EVOLUÇÃO DA MUSCULATURA FACIAL EM  
ANOSTOMIDAE (CHARACIFORMES)

Data da Defesa: 20 de NOVEMBRO de 2019 – 14:00hs, na sala PPG-CB 10 da  
Universidade Estadual de Londrina.

**Banca Examinadora**

**PRESIDENTE:**

Dr. JOSÉ LUÍS OLIVAN BIRINDELLI UEL

**TITULARES:**

Dra. FERNANDA MARTINS IFPR

Dr. OSCAR AKIO SHIBATTA UEL


PARECER	
APROVADO	REPROVADO
<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

**Parecer Final**

APROVADO

  
\_\_\_\_\_  
Dr. JOSÉ LUÍS OLIVAN BIRINDELLI

  
\_\_\_\_\_  
Dra. FERNANDA MARTINS

  
\_\_\_\_\_  
Dr. OSCAR AKIO SHIBATTA

## AGRADECIMENTOS

Acima de tudo, à Deus, pelo dom da vida e pela caminhada até aqui.

Agradeço primeiramente ao meu orientador, José Birindelli, que seja através da própria orientação em si ou das conversas e conselhos, permitiu que todo o caminho a ser percorrido até aqui, fosse possível.

Ao Prof. Dr. Fernando Jerep, pela amizade sempre presente e também pelo “sim” ao pedido da co-orientação durante o andamento deste mestrado.

Ao Prof. Dr. Oscar Shibatta, pelas palavras sempre sinceras e os ocasionais puxões de orelha que sempre me motivaram a ser um ser humano e um pesquisador melhor.

À equipe do MZUEL, especialmente a Edsão, Cidão, Heitor, Kk, Thales, e Raul, mas também aos demais alunos e estagiários que passaram pelo MZUEL e colaboraram com algum aspecto deste trabalho de alguma forma, seja através de uma conversa no café, ou durante alguma coleta.

Ao Peter van der Sleen pela autorização do uso de seus desenhos de anostomídeos.

Aos membros da banca de Qualificação, Prof. Dr. Fernando Camargo Jerep e Prof. Dr. Carlos Eduardo de Alvarenga Júlio, e da Banca de Defesa, Prof. Dr. Oscar Akio Shibatta e Profa. Dra. Fernanda Martins, pelas colaborações ao trabalho até sua execução final aqui apresentada.

À Nazária, secretária do Departamento de Biologia Animal e Vegetal e também do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, cuja qual prestatividade e incomensurável paciência foram indispensáveis para minha formação e permanência junto à UEL. Obrigado, e desculpe-me pelas constantes dores de cabeça.

Por último, mas nem um pouco menos importante, à Mariana, que participou de tantas formas neste processo de conclusão, que não cabe a mim agradecer por isso ou aquilo. Simplesmente, obrigado por tudo, Benzinho.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) – Programa Demanda Social de Bolsas de Mestrado, do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (PPG-CB) e da Universidade Estadual de Londrina (UEL) pela logística e disponibilidade do uso dos recursos usados em laboratório.

À Deus e à Benjamin Tennyson, por  
mostrarem que tudo é possível.

*“O Sucesso consiste em ir de Fracasso  
em Fracasso sem perder o Entusiasmo”*

– Winston Churchill

NAREZZI, Nick Tramontina. **Anatomia e Evolução da Musculatura Facial em Anostomidae (CHARACIFORMES)**, 2019. 79 f. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2019.

## RESUMO

Anostomidae é a segunda mais diversa família de Characiformes Neotropicais e, portanto, um dos principais grupos de peixes dulcícolas da América do Sul, incluindo 15 gêneros e aproximadamente 150 espécies. A evolução dos gêneros e dos principais grupos de espécies é bem conhecida e explorada. O grupo é conhecido por apresentar uma grande diversidade morfológica relacionada principalmente à anatomia do aparato bucal. Apesar disso, há uma carência de conhecimento sobre a diversidade e evolução da musculatura, principalmente aquela relacionada às maxilas. O presente estudo teve como objetivo descrever, ilustrar e estudar a evolução da musculatura facial em Anostomidae. Para isso, foram preparados, dissecados e ilustrados exemplares de 13 dos 15 gêneros de Anostomidae e de 6 famílias relacionadas. Dados adicionais das famílias relacionadas foram obtidos na literatura. Os resultados incluem a descrição e ilustração de músculos faciais de Anostomidae, incluindo o *adductor mandibulae* e suas seções e subseções, *intermandibularis*, o *adductor arcus palatini*, o *levator arcus palatini*, o *dilatator operculi*, o *levator operculi* e o *adductor operculi*. Foram descritos e discutidos 26 caracteres sob enfoque filogenético baseados exclusivamente na musculatura facial, que foram plotados numa árvore filogenética, que seguiu a topologia obtido em estudos abrangentes sobre a evolução das espécies de Anostomidae. Como resultado, seis sinapomorfias são propostas para Anostomidae, uma para Anostominae e uma para o clado que inclui todos os anostomídeos exceto Anostominae e *Leporellus*. Conclui-se que Anostomidae apresenta grande diversidade na musculatura facial, especialmente se comparada às famílias proximamente relacionadas, o que suporta as evidências de que esse grupo tenha sofrido uma importante irradiação adaptativa relacionada à mudanças no formato da cabeça e boca.

**Palavras-chave:** Peixes. Filogenia. Taxonomia. Morfologia. Miologia.

NAREZZI, Nick Tramontina. **Anatomy and Evolution of the Facial Muscles in the Anostomidae (CHARACIFORMES)**, 2019. 79 f. Dissertation Master's Degree in Biological Sciences – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2019.

### ABSTRACT

The Anostomidae is the second most diverse family of Neotropical Characiformes and, as such, one of the main group of South American freshwater fishes, including 15 genera and approximately 150 species. The evolution of the genera and its species group is relatively well-known. The group is known to possess great morphological diversity regarding the anatomy of the buccal apparatus. Despite of that, there is a gap in the knowledge on the diversity and evolution of the muscles, especially including those of the maxillae. The present study aims to describe, illustrate and study the evolution of the facial muscles in Anostomidae. For that, specimens of 13 of the 15 anostomid genera and of six other families were prepared, dissected, and illustrated. Additional data were obtained in the literature. The results include the description and illustration of the facial muscles in Anostomidae, including the *adductor mandibulae*, its sections and subsections, the *adductor arcus palatini*, the *levator arcus palatini*, the *dilatator operculi*, the *levator operculi*, and the *adductor operculi*. Twenty-six phylogenetic characters based exclusively on the facial muscles were described, discussed, and mapped in a phylogenetic tree, which topology was based on comprehensive hypotheses on the evolution of the anostomid species. As a result, six sinapomorphies are proposed for the Anostomidae, one for Anostominae, and another for the clade that includes all anostomids except Anostominae and *Leporellus*. In sum, Anostomidae possesses great diversity on the facial muscles, specially compared to closely related families, what supports the evidences that the group underwent an important adaptative irradiation related to changes on the head and mouth shape.

**Key words:** Fishes. Phylogeny. Taxonomy. Morphology. Miology.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Hipótese filogenética proposta por Winterbottom (1980) baseada em caracteres morfológicos para 12 espécies de Anostomidae ..... 15
- Figura 2** – Árvore filogenética obtida por Sidlauskas & Vari (2008) com base em 152 caracteres morfológicos para 46 espécies de Anostomidae. .... 16
- Figura 3** – Hipótese filogenética de 35 espécies de Anostomidae apresentada por Ramirez *et al.* (2016) baseada em 3 genes nucleares e 2 mitocondriais, com a finalidade de testar o monofiletismo de *Leporinus* (clados em destaque) ..... 18
- Figura 4** – Hipótese filogenética de 44 espécies de Anostomidae apresentada por Ramirez *et al.* (2017) baseada em 3 genes nucleares e 2 mitocondriais, focada em elucidar as relações entre as espécies de *Megaleporinus*..... 20
- Figura 5** – Hipótese filogenética para 59 espécies de Anostomidae, obtida por Mirande (2018) como subproduto de uma ampla análise com sequências disponíveis no GeneBank. Árvore disponível no arquivo suplementar S7 (complete tree) ..... 22
- Figura 6** – Musculatura facial de *Apareiodon affinis* (Parodontidae), *Hemiodus microlepis* (Hemiodontidae), *Cyphocharax gilbert* (Curimatidae), em vista lateral e no primeiro estágio de dissecação ..... 35
- Figura 7** – Musculatura facial de *Pseudanos varii*, *Anostomus ternetzi*, *Gnathodolus bidens* (Anostomidae), em vista lateral e no primeiro estágio de dissecação ..... 36
- Figura 8** – Musculatura facial de *Leporellus vittatus*, *Hypomasticus mormyrops*, *Anostomoides atrianalis* (Anostomidae), em vista lateral e no primeiro estágio de dissecação ..... 37
- Figura 9** – Musculatura facial de *Laemolyta taeniata*, *Rhytidodus microlepis*, *Schizodon intermedius* (Anostomidae), em vista lateral e no primeiro estágio de dissecação. O opérculo foi removido em *S. intermedius* ..... 38
- Figura 10** – Musculatura facial de *Leporinus striatus*, *Abramites hypselonotus*, *Megaleporinus obtusidens* (Anostomidae), em vista lateral e no primeiro estágio de dissecação. O opérculo foi removido em *M. obtusidens*..... 39

- Figura 11** –Musculatura facial de *Leporinus amblyrhynchus*, *L. cf. friderici*, *L. fasciatus* (Anostomidae), em vista lateral e no primeiro estágio de dissecação ..... 40
- Figura 12** –Musculatura facial de *Synaptolaemus latofasciatus* (Anostomidae), em vista lateral e no primeiro (a) e segundo (b) estágio de dissecação. A primeira etapa se caracteriza por ter a remoção dos ossos nasal, anterorbital e os da série infraorbital, e a segunda etapa conta com a remoção do opérculo e da *pars rictalis*..... 41
- Figura 13** –Mandíbula e musculatura facial associada em (a) *Synaptolaemus latofasciatus* (Anostomidae), (b) *Hemiodus microlepis* (Hemiodontidae), (c) *Caenotropus labyrinthicus* (Chilodontidae), (d) *Hypomasticus mormyrops* (Anostomidae), (e) *Laemolyta taeniata* (Anostomidae), em vista medial ..... 42
- Figura 14** –Maxilar, pré-maxilar e musculatura associada em (a) *Apareiodon affinis* (Parodontidae), (b) *Synaptolaemus latofasciatus* (Anostomidae), (c) *Leporinus cf. friderici* (Anostomidae), (d) *Pseudanos varii* (Anostomidae) em vista medial..... 43
- Figura 15** –Cabeça com detalhe na região medial da órbita em (a) *Gnathodolus bidens* (Anostomidae) e (b) *Cyphocharax gilbert* (Curimatidae), em vista lateral, mostrando em detalhe o *levator arcus palatini*..... 44
- Figura 16** –Árvore filogenética das espécies estudadas, com as mudanças de estado de caracteres indicadas em cada ramo, sendo os caracteres homoplásticos indicados por símbolos brancos e os não homoplásticos por símbolos pretos. Nesta árvore os caracteres foram otimizados através do método ACCTRAN ..... 63
- Figura 17** –Árvore filogenética das espécies estudadas, com as mudanças de estado de caracteres indicadas em cada ramo, sendo os caracteres homoplásticos indicados por símbolos brancos e os não homoplásticos por símbolos pretos. Nesta árvore os caracteres foram otimizados através do método DELTRAN..... 64

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Lista do material examinado incluindo o número de exemplares examinados no total, o número de exemplares dissecados para miologia e o número de exemplares cujos esqueletos foram estudados (Osteologia) .....30
- Tabela 2** – Matriz de caracteres filogenéticos baseados na musculatura facial e codificados para 16 espécies de 13 gêneros de Anostomidae e representantes de mais seis famílias de Characiformes .....59

**LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS**

MZUEL	Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina
UEL	Universidade Estadual de Londrina
ANSP	Academy of Natural Sciences of Philadelphia
MZUSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
FIG	Figura
AM	<i>Adductor Mandibulae</i>
CP	Comprimento Padrão
ALC	Exemplares preservados e mantidos em álcool I
MIO	Exemplares preparados para análise da musculatura
OST	Esqueletos secos usados como material comparativo

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	13
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	26
2.1. OBJETIVO GERAL.....	26
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	26
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	27
3.1. MATERIAL.....	27
3.2. TERMINOLOGIA E PREPARAÇÃO DO MATERIAL.....	31
3.3. ANÁLISE FILOGENÉTICA .....	33
<b>4. RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	34
4.1. DESCRIÇÃO DA MUSCULATURA .....	34
4.2. ANÁLISE FILOGENÉTICA .....	58
<b>5. CONCLUSÃO</b> .....	68
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	69

## 1 - INTRODUÇÃO

A fauna de peixes de água doce da América do Sul é a mais diversa do mundo, já que deve abranger mais de 9.000 espécies nas atuais projeções dos inventários, e também possivelmente a mais diversa em aspectos morfológicos, alimentares e comportamentais (Reis *et al.*, 2016; Birindelli & Sidlauskas, 2018). Essa diversidade é concentrada em duas ordens: Characiformes e Siluriformes, que juntas somam entre 80 e 90% de todas as espécies dulcícolas da região Neotropical (Lowe McConnel, 1999). Os Characiformes abrangem atualmente 24 famílias (de Pinna *et al.*, 2017; Fricke *et al.*, 2019) distribuídas em quase todas as bacias hidrográficas da América Central e América do Sul Cis- e Trans-Andina (Reis *et al.*, 2003).

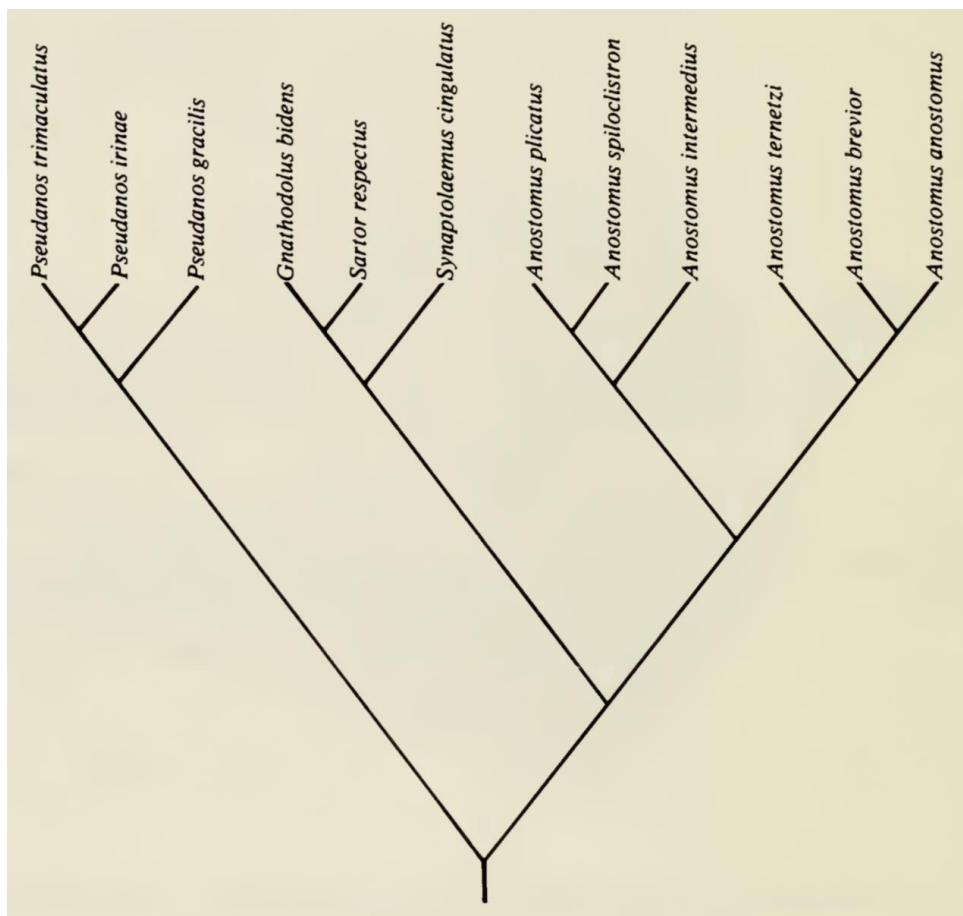
Há um intenso debate sobre as relações entre as famílias de Characiformes, principalmente quando estudos baseados em dados morfológicos (*e.g.*, Vari, 1983; Mirande, 2010) são confrontados com aqueles baseados em dados moleculares (Oliveira *et al.*, 2011; Arcila *et al.*, 2017; Betancur-R *et al.*, 2019). Apesar disso, todos os estudos concordam que quatro famílias (Anostomidae, Chilodontidae, Curimatidae e Prochilodontidae) são consideradas como proximamente relacionadas, formando a superfamília Anostomoidea (Vari, 1983; Castro & Vari, 2004; Oliveira *et al.*, 2011; Arcila *et al.*, 2017; Mirande, 2018; Betancur-R *et al.*, 2019).

Anostomidae é a segunda mais diversa em Characiformes, com aproximadamente 150 espécies alocadas em 15 gêneros (Ramirez *et al.*, 2017; Fricke *et al.*, 2019), amplamente distribuídas na América do Sul (Garavello & Britski, 2003; Birindelli & Sidlauskas, 2018). Os anostomídeos são conhecidos por apresentar grande diversidade morfológica, principalmente relacionado ao aparato bucal (Sidlauskas, 2007, 2008). A variação no aparato bucal em Anostomidae permite hábitos alimentares variados (Melo & Röpke, 2004), e possibilita a utilização de uma

grande gama de recursos disponíveis no ambiente, o que pode explicar o sucesso evolutivo da família (Goulding, 1980, Goulding *et al.* 1988). Além disso, as mudanças morfológicas nas maxilas e na dentição podem propiciar variações na alimentação que acompanham o desenvolvimento e permitem que juvenis se alimentem de recursos diferentes dos adultos (Abelha *et al.* 2001), reduzindo a competição intraespecífica. Alguns anostomídeos possuem hábitos alimentares generalistas como, por exemplo, espécies dos gêneros *Leporinus*, *Laemolyta* e *Megaleporinus* (Santos, 1982; Santos & Rosa, 1998; Zardo & Behr, 2018; Mazzoni *et al.*, 2010). Por outro lado, alguns gêneros, como *Schizodon*, são exclusivamente herbívoros (Ferretti *et al.*, 1996; Melo & Röpke, 2004) e, em algumas espécies (e.g., *Leporinus reticulatus*), a alimentação muda durante o desenvolvimento, sendo composta essencialmente por invertebrados nos juvenis e mudando para uma tendência a predominância de itens vegetais nos adultos (Machado-Evangelista *et al.*, 2015; Santos & Rosa, 1998).

A taxonomia dos gêneros de Anostomidae foi calcada por Myers (1950), que definiu oito gêneros (*Abramites*, *Gnathodolus*, *Laemolyta*, *Leporellus*, *Leporinus*, *Rhytidodus*, *Schizodon* e *Synaptolaemus*) com base principalmente na posição da boca e na morfologia da dentição. Um gênero (à época monotípico) foi descrito na sequência: *Sartor* Myers & Carvalho, 1959. Até então, 75 espécies de Anostomidae eram conhecidas (Fowler, 1950), sendo a maioria delas alocadas em *Leporinus*. Três subgêneros de *Leporinus*, incluindo *Hypomasticus* Borodin, 1929, *Leporinops* Géry, 1960 e *Myocharax* Fowler, 1914, foram tratados como válidos por alguns autores (Géry, 1977), mas sinônimos de *Leporinus* por outros (Garavello, 1979; Garavello & Britski, 2003). Para facilitar a discussão das espécies de *Leporinus*, alguns autores propuseram grupos de espécies baseados no padrão de colorido, entre eles Géry (1977), Garavello (1979) e Sidlauskas & Vari (2008).

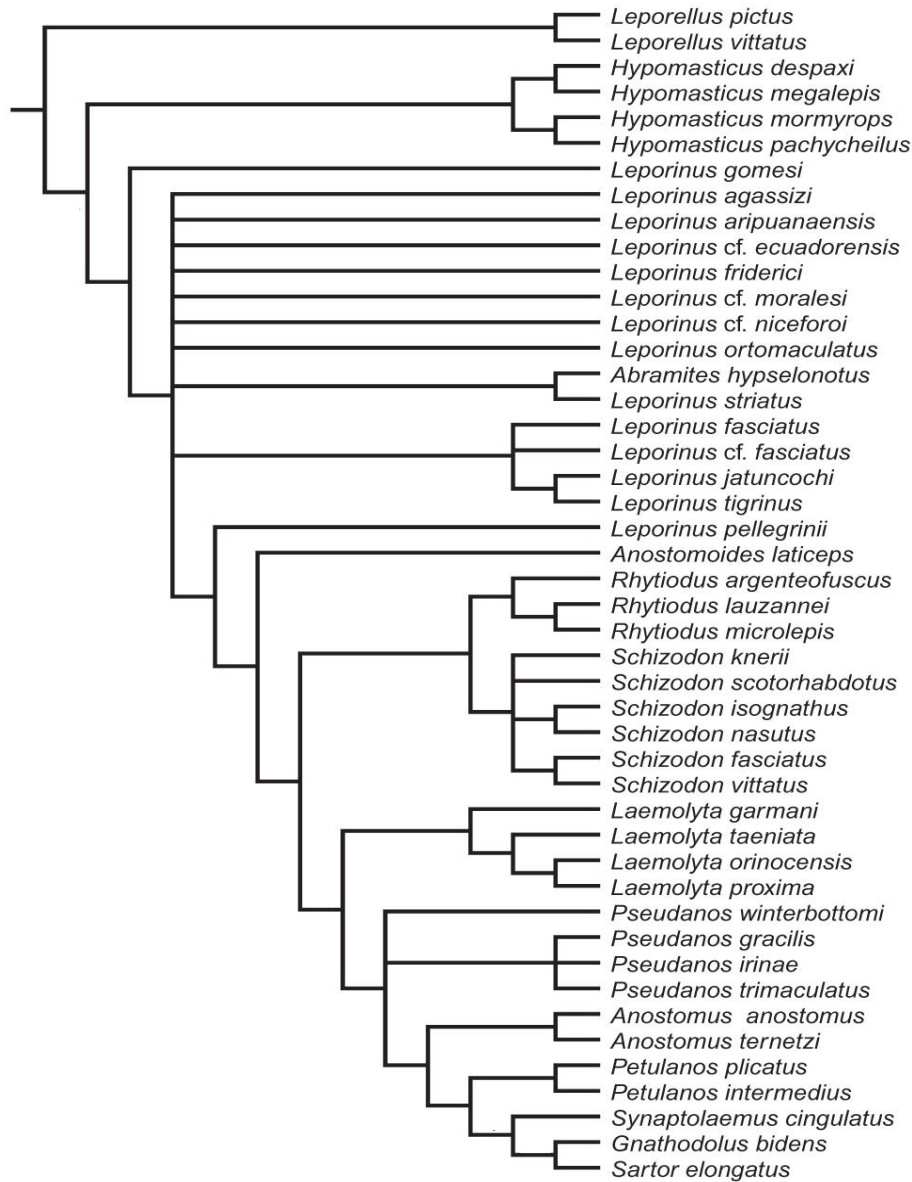
Winterbottom (1980) foi o primeiro a testar as relações de anostomídeos com base na metodologia cladística, através de um estudo de morfologia de espécies diminutas e com boca voltada para cima, definidas por ele como a subfamília Anostominae (Fig. 1). Este grupo incluía à época os gêneros *Anostomus*, *Gnathodolus*, *Pseudanos*, *Sartor* e *Synaptaelaemus*.



**Figura 1.** Hipótese filogenética proposta por Winterbottom (1980) baseada em caracteres morfológicos para 12 espécies de Anostomidae.

Quase trinta anos mais tarde, Sidlauskas & Vari (2008) apresentaram o primeiro estudo filogenético que incluiu quase todos os gêneros da família. Estes autores usaram 152 caracteres morfológicos, para 46 espécies de todos os 14 gêneros de

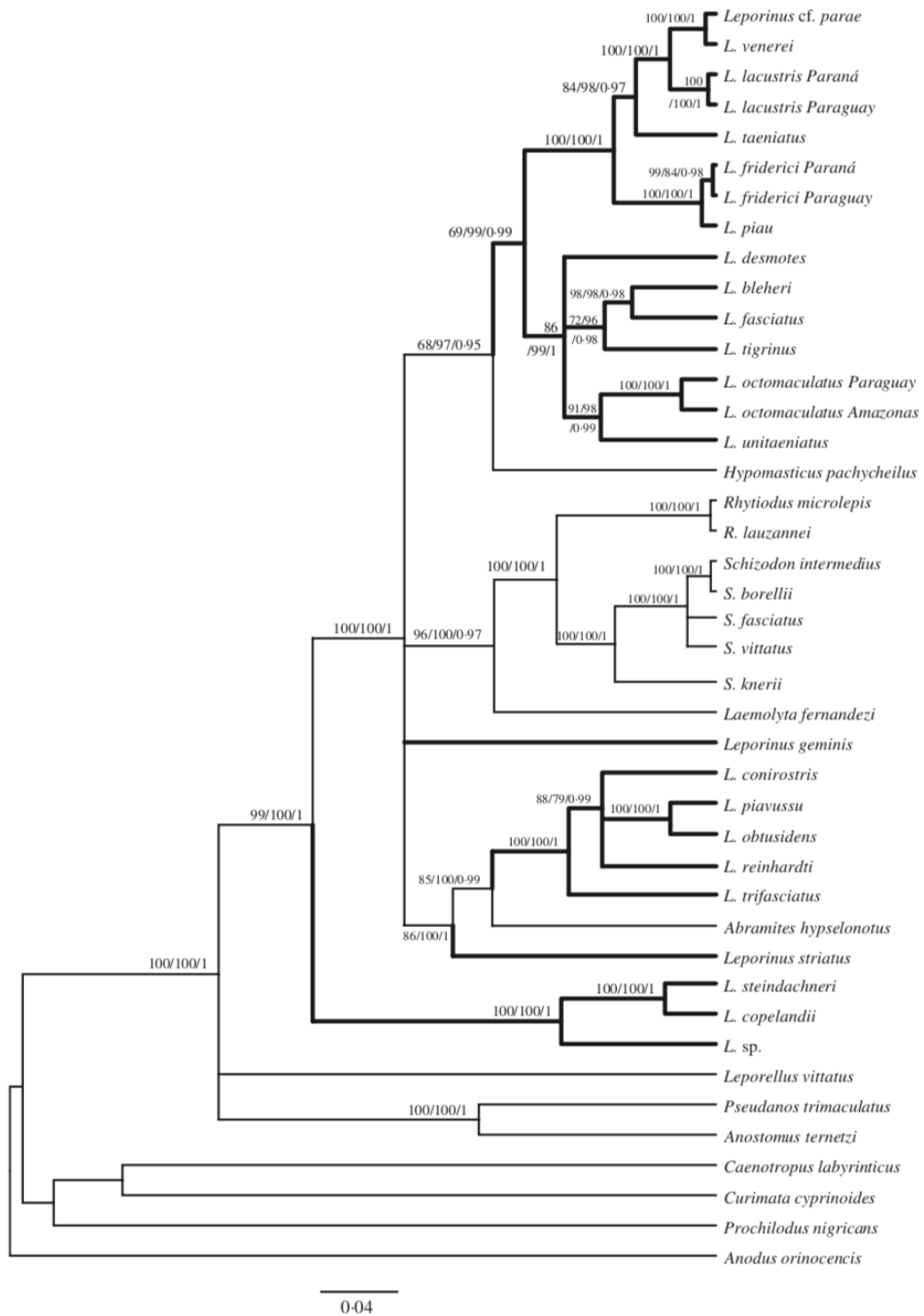
Anostomidae conhecidos até então (Fig. 2). Ambos os estudos utilizaram, quase que exclusivamente, caracteres osteológicos em suas análises.



**Figura 2.** Árvore filogenética obtida por Sidlauskas & Vari (2008) com base em 152 caracteres morfológicos para 46 espécies de Anostomidae.

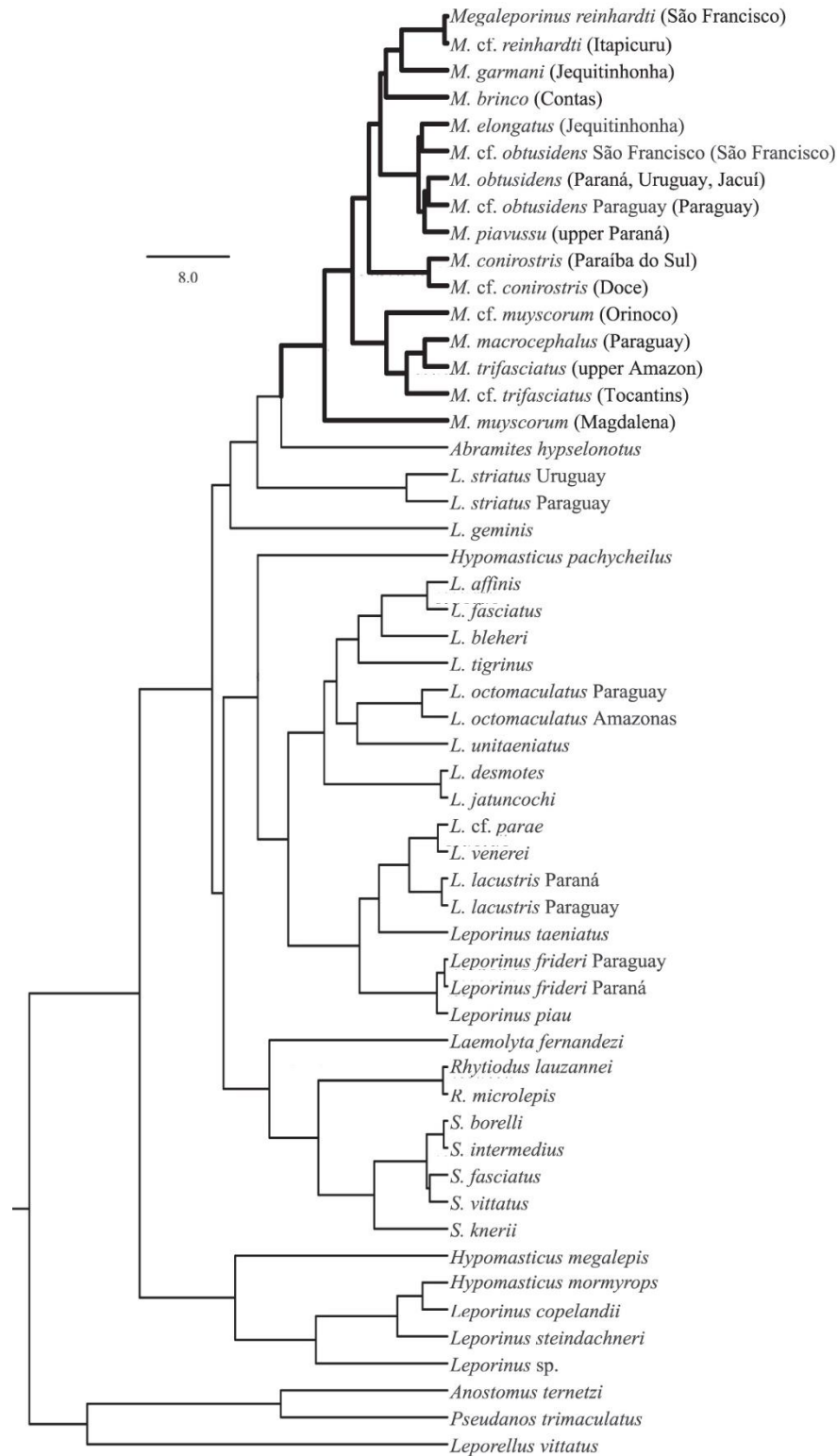
Mais recentemente, as relações filogenéticas de Anostomidae tem sido investigadas através de dados moleculares em análises cada vez mais abrangentes. Ramirez (2015) e Melo (2015) apresentaram suas teses de Doutorado, nas quais utilizaram sequências de 5 e 6 genes respectivamente, incluindo genes nucleares e

mitocondriais, para a maioria das espécies de Anostomidae. Enquanto Melo (2015) esteve focado nas relações entre os gêneros de Anostomidae, Ramirez (2015) se concentrou nas relações entre espécies de alguns gêneros. O trabalho de Melo (2015) encontra-se em fase final de preparação para publicação (Sidlauskas & Melo, comunicação pessoal). Ramirez & Galetti (2015) publicaram um estudo sobre as relações evolutivas entre as espécies de *Laemolyta*, propondo dois grupos de espécies coincidentes com os dois padrões de colorido que existem no grupo. No ano seguinte, Ramirez *et al.* (2016) testaram o monofiletismo de *Leporinus* com dados moleculares (Fig. 3) e obtiveram resultados semelhantes aos de Sidlauskas & Vari (2008).



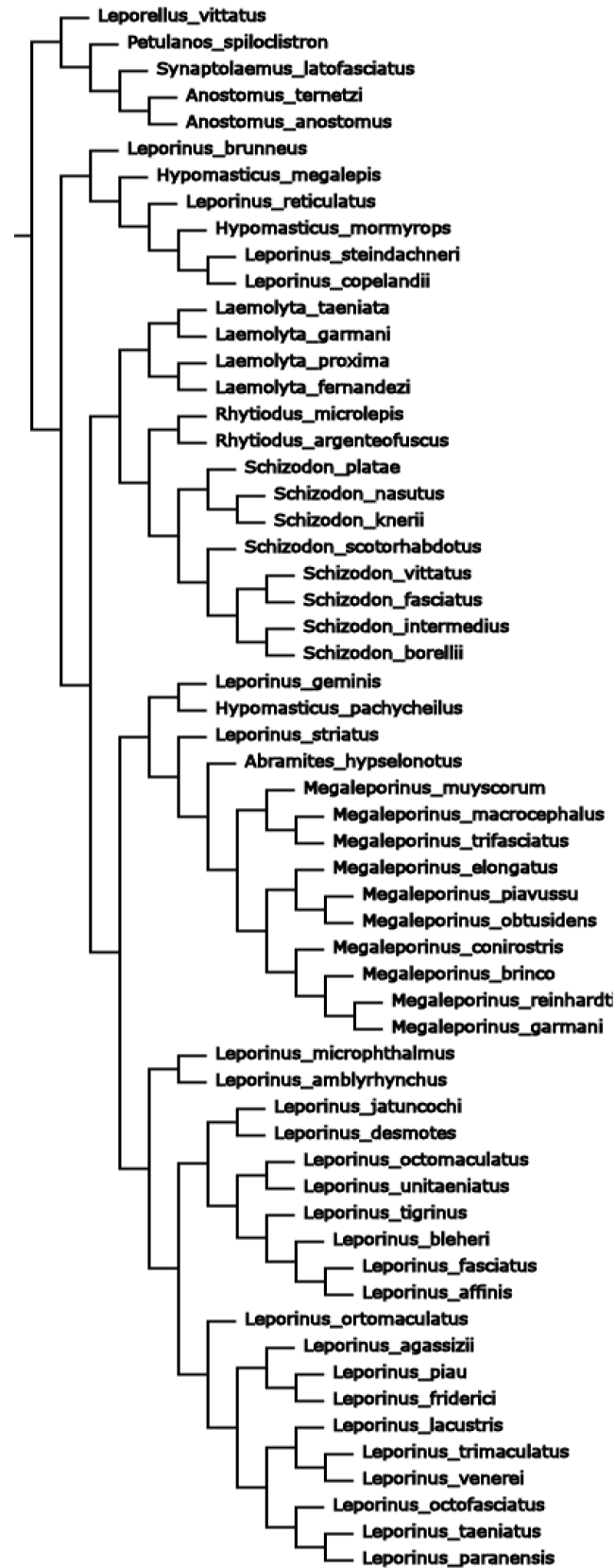
**Figura 3.** Hipótese filogenética de 35 espécies de Anostomidae apresentada por Ramirez *et al.* (2016) baseada em 3 genes nucleares e 2 mitocondriais, com a finalidade de testar o monofiletismo de *Leporinus* (clados em destaque).

Em 2017, Ramirez *et al.* (2017) descreveram o gênero *Megaleporinus*, diagnosticando-o com dados citogenéticos, moleculares e morfológicos, e apresentando uma nova hipótese filogenética focada nas espécies do gênero. *Megaleporinus* inclui nove espécies anteriormente alocadas em *Leporinus* e uma em *Hypomasticus*, sendo a maioria delas de grande porte, com cromossomo sexual e redução de dentes (Fig. 4).



**Figura 4.** Hipótese filogenética de 44 espécies de Anostomidae apresentada por Ramirez *et al.* (2017) baseada em 3 genes nucleares e 2 mitocondriais, focada em elucidar as relações entre as espécies de *Megaleporinus*.

Em 2018, Mirande apresentou uma hipótese filogenética de Anostomidae como um subproduto de uma análise mais ampla de Characidae (Fig. 5). Mirande (2018) utilizou sequências genéticas disponíveis no GeneBank (de quatro genes mitocondriais, Cytb, Cox1, 12S e 16S, e quatro nucleares, Myh6, Ptchd1, Rag1 e Rag2) e as analisou em conjunto com 520 caracteres morfológicos, reunindo um total de 259 espécies. Apesar da maior parte dos caracteres não terem sido originalmente levantados (ou sequenciados) por Mirande (2018), os resultados da sua análise representam a hipótese atual mais ampla em número de espécies (59 espécies de Anostomidae foram incluídas) e caracteres. Além disso, sua hipótese é bastante congruente com os resultados mais recentes baseados em dados moleculares (e.g., Ramirez, 2015; Melo, 2015; Ramirez *et al.*, 2017).



**Figura 5.** Hipótese filogenética para 59 espécies de Anostomidae, obtida por Mirande (2018) como subproduto de uma ampla análise com sequências disponíveis no GeneBank. Árvore disponível no arquivo suplementar S7 (complete tree).

Com o aumento dos estudos sobre a diversidade e evolução de alguns grupos de peixes, além da exaustão do uso dos caracteres mais tradicionais, muitos pesquisadores têm buscado novas fontes de caracteres morfológicos (e.g., Northcutt *et al.*, 2000; Birindelli *et al.*, 2009; Abrahão & Shibatta, 2015). Uma das fontes alternativas de caracteres mais utilizada é a miologia. Diversos estudos têm comprovado a eficácia dos dados miológicos como caracteres morfológicos que auxiliam na investigação sobre a evolução de peixes (e.g., Winterbottom, 1974b, 1993; Yabe, 1985; Stiassny, 1990; Springer & Johnson, 2004; Hertwig, 2008; Datovo & Bockmann, 2010; Arce, 2015; Datovo & Rizzato, 2018). Além disso, os dados miológicos permitem investigar a evolução morfológica muitas vezes associada a importantes mudanças na biologia do grupo, como por exemplo, no comportamento natatório e alimentar (e.g., Winterbottom, 1974b; Datovo & Bockmann, 2010).

Em Characiformes, assim como para a maioria dos grupos de peixes, a maior parte dos caracteres morfológicos propostos são de morfologia externa e de osteologia. Mirande (2018), por exemplo, que compilou informações de diversas fontes para realizar a mais abrangente análise filogenética de Characiformes, utilizou 520 caracteres de morfologia, sendo 505 de osteologia, oito variados (disposição das papilas presentes na língua, número de pares de cromossomos, presença de inseminação) e apenas sete caracteres de miologia, unicamente referentes à forma do Pseudotímpano (que se apresenta como um gap na musculatura do corpo expondo a bexiga natatória).

Apesar disso, existem alguns estudos que se dedicaram ao estudo da miologia em Characiformes, entre os quais os que seguem. Alexander (1964) estudou as adaptações do crânio e musculatura associada em Characiformes, incluindo oito gêneros de famílias diferentes. Howes (1976) estudou em detalhe a musculatura

cefálica em Cynodontinae e Characinae, propondo uma hipótese de relacionamento entre as espécies baseada principalmente em caracteres miológicos. Vari (1979) inclui 15 caracteres miológicos entre os 206 utilizados para investigar as relações entre espécies das famílias africanas de Characiformes Citharinidae e Distichodontidae. Vari (1983) utilizou caracteres de musculatura cefálica para definir as relações entre Anostomidae, Chilodontidae, Curimatidae e Prochilodontidae. Gosline (1989) estudou o *adductor mandibulae* em Teleostei, encontrando dois padrões básicos deste complexo muscular. Malabarba (1998) utilizou caracteres da musculatura do pseudotímpano para definir a subfamília Cheirodontinae. Mattox & Toledo-Piza (2012) utilizaram 27 caracteres de miologia para estudar as relações entre espécies de Characinae. No mesmo ano, Datovo & Castro (2012) descreveram e ilustraram a musculatura cefálica relacionada à mandíbula, suspensório e série opercular, de representantes de todas as famílias de Characiformes conhecidas até então.

A miologia de representantes de Anostomidae foi estudada por Alexander (1964), Vari (1983), Gosline (1989) e Datovo & Castro (2012). Alexander (1964: 183-184, fig. 8) examinou exemplares de *Leporinus friderici* e ilustrou seu crânio e musculatura facial. Alexander (1964: 183-184) notou diversas características da musculatura facial de Anostomidae, incluindo: 1. a expansão lateral do quadrado para origem muscular, 2. musculatura do *segmentum mandibularis* do *Adductor mandibulae* ausente, 3. a inserção da *pars ectorictalis* no anguloarticular, enquanto que a *pars endorictalis* se insere no maxilar através de dois tendões, 4. a *pars malaris* está dividida em duas seções, ambas inseridas no anguloarticular através de tendões separados, 5. a origem da *pars stegalis* na fascia de uma das seções da *pars malaris* e sua inserção no tendão da outra seção da *pars malaris*, 6. a inserção do *adductor arcus palatini* na borda dorsal do metapterigoide, em vez da face lateral.

Vari (1983: 42-46, fig. 38) examinou exemplares de diversas espécies de Anostomidae, incluindo *Abramites*, *Anostomus*, *Leporellus*, *Leporinus*, *Rhytidodus* e *Schizodon*), ilustrou a musculatura facial de *Leporinus striatus*, e propôs cinco caracteres miológicos que suportam Anostomidae: 1. *levator arcus palatini* com expansão na cavidade da órbita, 2. *pars endorictalis* subdividido, 3. *pars malaris* com origem no hiomandibular e metapterigóide, 4. *pars malaris* e *pars stegalis* com expansão que resulta em contato direto dorsalmente ao tendão mandibular, e 5. musculatura ausente no *segmentum mandibularis*.

Gosline (1989: 652-655, fig. 4) examinou exemplares de *Pseudanos trimaculatus* (nome citado apenas na lista de material examinado) e *Leporinus*, sendo que este último foi citado no texto e teve suas maxilas e musculatura associada (*pars ectorictalis* e *pars endorictalis*) ilustradas. Gosline (1989: 654) notou que o *adductor mandibulae* (AM) de *Leporinus* é difícil de interpretar, sendo que uma porção externa dessa musculatura (*pars endorictalis*) passa sob o maxilar e se insere no pré-maxilar, enquanto que o restante se insere na porção medial da mandíbula através de dois tendões.

Datovo & Castro (2012: 14-16, figs. 18-20) examinaram exemplares de *Leporellus vittatus* e *Leporinus friderici* como representantes de Anostomidae, descreveram a musculatura facial dessas espécies, e apresentaram ilustrações da cabeça em vista lateral de *Leporinus*, das maxilas e musculatura associada (*adductor mandibulae*) de *Leporellus* em vista medial e do maxilar e musculatura associada (*pars endorictalis*) de *Leporinus* em vista medial. Eles consideraram que, em Anostomidae, o *adductor mandibulae* é bastante modificado em comparação com outros Characiformes.

## **2 - OBJETIVOS**

### **2.1 - Objetivo Geral**

- estudar a musculatura facial de Anostomidae, a fim de se conhecer a morfologia dos grupos musculares, sua variação entre os grupos estudados, e levantar novos caracteres filogenéticos com base na musculatura estudada.

### **2.2 - Objetivos Específicos**

- descrever e ilustrar a musculatura facial de representantes das principais linhagens de Anostomidae;
- propor caracteres filogenéticos com base na musculatura facial de Anostomidae, e discutí-los com base na hipótese mais recente sobre evolução do grupo.

### 3 - MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 – Material

O grupo externo utilizado foi composto por *Xenocharax spilurus* (Distichodontidae), *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae), *Curimata inortata* (Curimatidae), *Chilodus punctatus* (Chilodontidae), *Hemiodus microlepis* (Hemiodontidae), *Apareiodon affinis* (Parodontidae). Prochilodontidae, Curimatidae e Chilodontidae são famílias proximamente relacionadas entre si e que formam um clado junto com Anostomidae geralmente denominado Anostomoidea (Vari, 1983; Castro & Vari, 2004; Sidlauskas & Vari, 2008; Oliveira *et al.*, 2011; Mirande, 2018; Betancur-R *et al.*, 2019). Hemiodontidae e Parodontidae são famílias que são consideradas proximamente relacionadas à Anostomoidea (Ortí & Meyer, 1997; Calcagnotto *et al.*, 2005; Mirande, 2018), ou a um grupo que inclui estas duas famílias, Anostomoidea, Serrasalminidae e Cynodontidae (Oliveira *et al.*, 2011; Betancur-R *et al.*, 2019), sendo este último grande grupo recentemente denominado de Curimatoidea por Betancur-R *et al.* (2019). Por outro lado, o Distichodontidae *Xenocharax spilurus* é uma espécie geralmente utilizada em estudos de anatomia comparada de characiformes (Vari, 1979; Mattox & Toledo-Piza, 2012; Datovo & Castro, 2012) por ser pouco modificada e pertencer à um clado, formado por duas famílias Africanas (Distichodontidae e Citharinidae), que é considerado como grupo irmão dos demais Characiformes (Vari, 1979; Mirande, 2018). Os dados para os grupos externos Chilodontidae, Curimatidae, Distichodontidae, Hemiodontidae, Parodontidae, e Prochilodontidae foram obtidos na literatura (principalmente de Datovo & Castro, 2012) e/ou a partir do exame dos exemplares mencionados na lista de exemplares examinados.

Como grupo interno foram incluídas as seguintes espécies: *Abramites*

*hypselonotus*, *Anostomoides atrianalis*, *Anostomus ternetzi*, *Gnathodolus bidens*, *Hypomasticus mormyrops*, *Laemolyta taeniata*, *Leporellus vittatus*, *Leporinus amblyrhynchus*, *L. fasciatus*, *L. cf. friderici*, *L. striatus*, *Megaleporinus obtusidens*, *Pseudanos varii*, *Rhytidous microlepis*, *Schizodon intermedius*, *Synaptolaemus latofasciatus*. Desta forma, foram incluídas espécies que representam 13 dos 15 gêneros de Anostomidae, dando preferência para as espécies tipo de cada gênero. Pela facilidade de obtenção do material, espécie não tipos representaram os gêneros *Anostomus*, *Pseudanos* e *Schizodon*. Apesar disso, o monofiletismo destes gêneros tem sido corroborado em diversos estudos (e.g., Winterbottom, 1980; Sidlauskas & Vari, 2008; Ramirez & Galetti, 2015). Os gêneros *Petulanos* e *Sartor* não foram incluídos pois seus exemplares são raros em coleções e nenhum exemplar foi conseguido para estudo miológico. O gênero *Leporinus*, o mais diverso, e conhecidamente não monofilético, foi representado por quatro espécies para tentar abranger um número maior de linhagens. Além disso, a espécie tipo do gênero, *L. fasciatus*, foi incluída no estudo. A espécie tipo do gênero *Hypomasticus* também foi incluída, já que os limites do gênero ainda são controversos (Birindelli & Britski, 2009). Os exemplares de *Leporinus cf. friderici* examinados no presente estudo foram identificados tentativamente visto que provavelmente pertencem a uma espécie distinta dos exemplares das Guianas e Suriname (ver Discussão para maiores detalhes).

Todo o material aqui utilizado pertence à Academy of Natural Sciences of Philadelphia (ANSP), ao Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina (MZUEL), ou ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) (Tabela 1). Outras abreviações utilizadas no texto incluem: *AM* para *adductor mandibulae*, *CP* para comprimento padrão, *ALC* para exemplares preservados e mantidos em álcool,

MIO para exemplares preparados para análise da musculatura e OST para esqueletos secos usados como material comparativo. O comprimento padrão dos exemplares foi obtido com o uso de um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm.

**Tabela 1.** Lista do material examinado incluindo o número de exemplares examinados no total, o número de exemplares dissecados para miologia e o número de exemplares cujos esqueletos foram estudados (Osteologia).

Espécie	Nº de tombo	ALC	CP	MIO	CP	OST	CP
<b>PARODONTIDAE</b>							
<i>Apareiodon affinis</i>	MZUEL 20493	1	124,65	1	124,65		
<b>HEMIODONTIDAE</b>							
<i>Hemiodus microlepis</i>	MZUEL 10214	9	139,96 – 172,05	1	168,53		
<i>Hemiodus microlepis</i>	MZUEL 14429	1	172,15			1	172,15
<b>PROCHILODONTIDAE</b>							
<i>Prochilodus lineatus</i>	MZUEL 8935	2	193,27 - 202,54	1	202,54		
<i>Semaprochilodus laticeps</i>	MZUEL 13874	1	170,24				170,24
<b>CURIMATIDAE</b>							
<i>Curimata</i> sp.	MZUEL 14425	1	98,45			1	98,45
<i>Cyphocharax gilbert</i>	MZUEL 2541	12	30,70 - 91,25	1	91,25		
<i>Psectrogaster curviventris</i>	MZUEL 13072	3	64,94 – 104,05	1	102,4		
<i>Steindachnerina insculpta</i>	MZUEL 17080	4	85,95 – 98,20	1	88,72		
<b>CHILODONTIDAE</b>							
<i>Chilodus punctatus</i>	MZUEL 18141	2	61,3 – 64,00	1	64		
<i>Caenotropus labyrinthicus</i>	MZUEL 7922	5	92,54 – 119,03	1	119,03		
<b>ANOSTOMIDAE</b>							
<i>Abramites hypselonotus</i>	MZUEL 13996	1	108,41	1	108,41		
<i>Anostomoides atrianalis</i>	ANSP 159599	1	129,07	1	129,07		
<i>Anostomus ternetzi</i>	MZUEL 7629	2	53,18 – 67,41	1	67,41		
<i>Gnathodolus bidens</i>	MZUEL 14113	1	58,12	1	58,12		
<i>Hypomasticus mormyrops</i>	MZUEL 15901		90,94 – 184,55	1	148,17		
<i>Laemolyta taeniata</i>	MZUEL 14859	6	153,35 - 202,62	1	202,62		
<i>Leporellus vittatus</i>	MZUEL 16411	7	133,75 – 157,22	1	173,08		
<i>Leporellus vittatus</i>	MZUSP 106332	1	155,00			1	155,00
<i>Leporinus amblyrhynchus</i>	MZUEL 17786	4	123,62 - 169,26	1	123,62		
<i>Leporinus fasciatus</i>	MZUEL 14698	4	169,50 – 266,38	1	203,01		
<i>Leporinus fasciatus</i>	MZUEL 10196	1	224,65			1	224,65
<i>Leporinus</i> cf. <i>friderici</i>	MZUEL 16839	1	235,14	1	235,14		
<i>Leporinus</i> cf. <i>friderici</i>	MZUEL 8467	1	187,58			1	187,58
<i>Leporinus striatus</i>	MZUEL 9499	4	81,21 – 143,08	1	136,94		
<i>Megaleporinus obtusidens</i>	MZUEL 1323	1	134,45	1	134,45		
<i>Pseudanos varii</i>	MZUEL 14695	6	79,72 – 112,24	1	119,12		
<i>Rhytiodus microlepis</i>	MZUEL 10694	1	230,08	1	230,08		
<i>Schizodon intermedius</i>	MZUEL 488	1	190,76	1	190,76		
<i>Schizodon intermedius</i>	MZUEL 10237	1	255,65			1	255,65
<i>Synaptolaemus latofasciatus</i>	MZUEL 14112	1	69,37	1	69,37		

### 3.2 – Terminologia e Preparação do Material

A nomenclatura utilizada na definição dos músculos seguiu Winterbottom (1974a) e as modificações e sinónimas propostas por Datovo & Vari (2013) para o complexo muscular *adductor mandibulae*. A terminologia dos ossos seguiu Weitzman (1962) e as modificações e atualizações propostas por Fink & Fink (1981) e sugestões apresentadas no website *Teleostei Anatomy Ontology* (<http://biportal.bioontology.org/ontologies/TAO>).

Exemplares para estudos de miologia foram preparados de acordo com os procedimentos descritos por Datovo & Bockmann (2010), exceto pela utilização de álcool etílico 96° como substituto ao álcool absoluto. Os olhos foram removidos previamente à preparação dos exemplares, seguindo Datovo & Castro (2012). Durante o estudo, exemplares de pequeno porte (<150 mm CP) e peças contendo musculatura removidas dos exemplares de grande porte (>150 mm CP) foram mantidos em álcool etílico 96° para dar mais firmeza à musculatura. Os demais exemplares foram mantidos em álcool etílico 70°.

A dissecação da musculatura facial se deu através de três estágios de profundidade. A primeira etapa se caracteriza por ter a remoção dos ossos nasal, anteorbital e os da série infraorbital, e remoção das membranas que envolvem os grupamentos musculares mais superficiais (*adductor mandibulae*, *levator arcus palatini* e *dilatator operculi*). A segunda etapa conta com a remoção do opérculo, para visualização do *adductor operculi* e do *levator operculi*, do maxilar, pré-maxilar e da *pars endorictalis*, para visualização do local de origem da *pars ectorictalos* e *pars malaris*. A terceira etapa consiste na remoção total do *Adductor mandibulae*, juntamente com o dentário, coronomeckeliano e anguloarticular, que permite observar

a vista medial do *AM*, e o *segmentum mandibularis* além dos tendões de inserção das seções do *AM*.

Exemplares diafanizados, segundo o protocolo de Taylor & van Dyke (1985), e esqueletos secos, preparados de acordo com Bemis *et al.* (2004) foram utilizados eventualmente como material comparativo para visualização dos ossos que servem de origem e inserção da musculatura facial. As dissecções seguiram a metodologia proposta por Winterbottom (1974a) e os estágios de dissecção foram adaptados a partir de Deprá (2019). A metodologia para as fotografias dos exemplares de grande porte (> 150 mm CP) foi modificada a partir da proposta por Sabaj Pérez (2009), utilizando uma câmera e substituindo a água por álcool etílico na mesma gradação da utilizada para a preservação de cada lote (70° ou 96°, conforme descrito acima). Pequenos exemplares (< 150 mm CP) e grupamentos musculares dissecados foram fotografados imersos em álcool, por uma câmera digital ligada a um estereomicroscópio com software para empilhamento de foco.

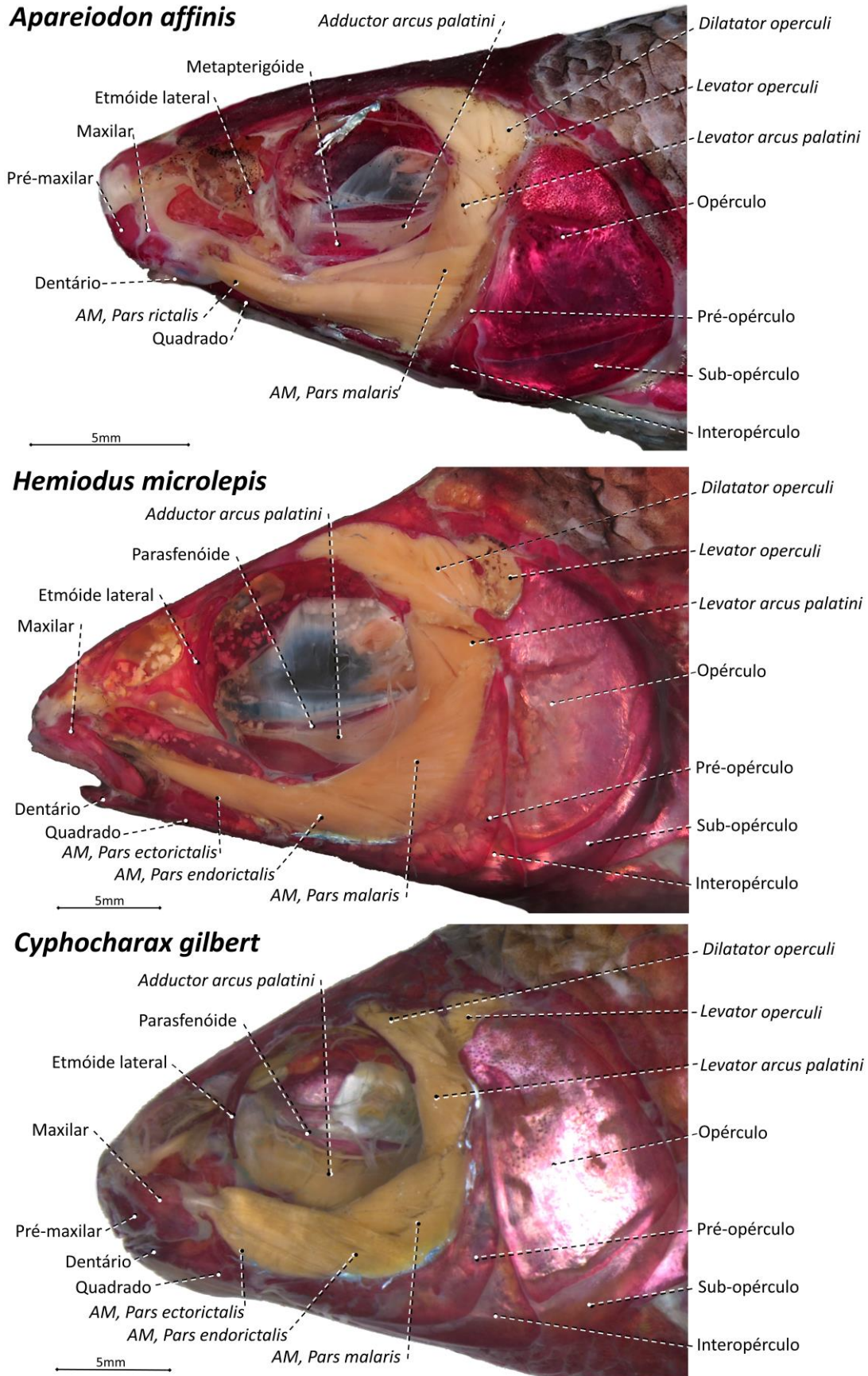
### 3.3 – Análise Filogenética

Todos os caracteres relacionados à musculatura facial de Anostomidae que foram propostos na literatura (e.g., Vari, 1983; Datovo & Castro, 2012) foram re-analisados, re-interpretados e discutidos. Novos caracteres foram propostos e discutidos. Os caracteres e seus estados foram descritos e codificados seguindo as recomendações de Sereno (2007). Os estados de caráter foram então tabulados no programa Mesquite (Maddison & Maddison, 2017), e a matriz foi exportada em formato nexus. Uma árvore filogenética que inclui os táxons utilizados foi confeccionada manualmente seguindo a hipótese filogenética mais recente do grupo (Mirande, 2018), e salva em um arquivo .tre. Os arquivos contendo a matriz e a árvore filogenética foram abertos no programa Winclada (Nixon, 1999-2002). Os caracteres foram plotados na árvore e otimizados através das opções ACCTRAN e DELTRAN no mesmo programa. Às árvores foram adicionados desenhos representando os anostomídeos estudados. A maioria dos desenhos foram obtidos em van der Sleen & Albert (2018).

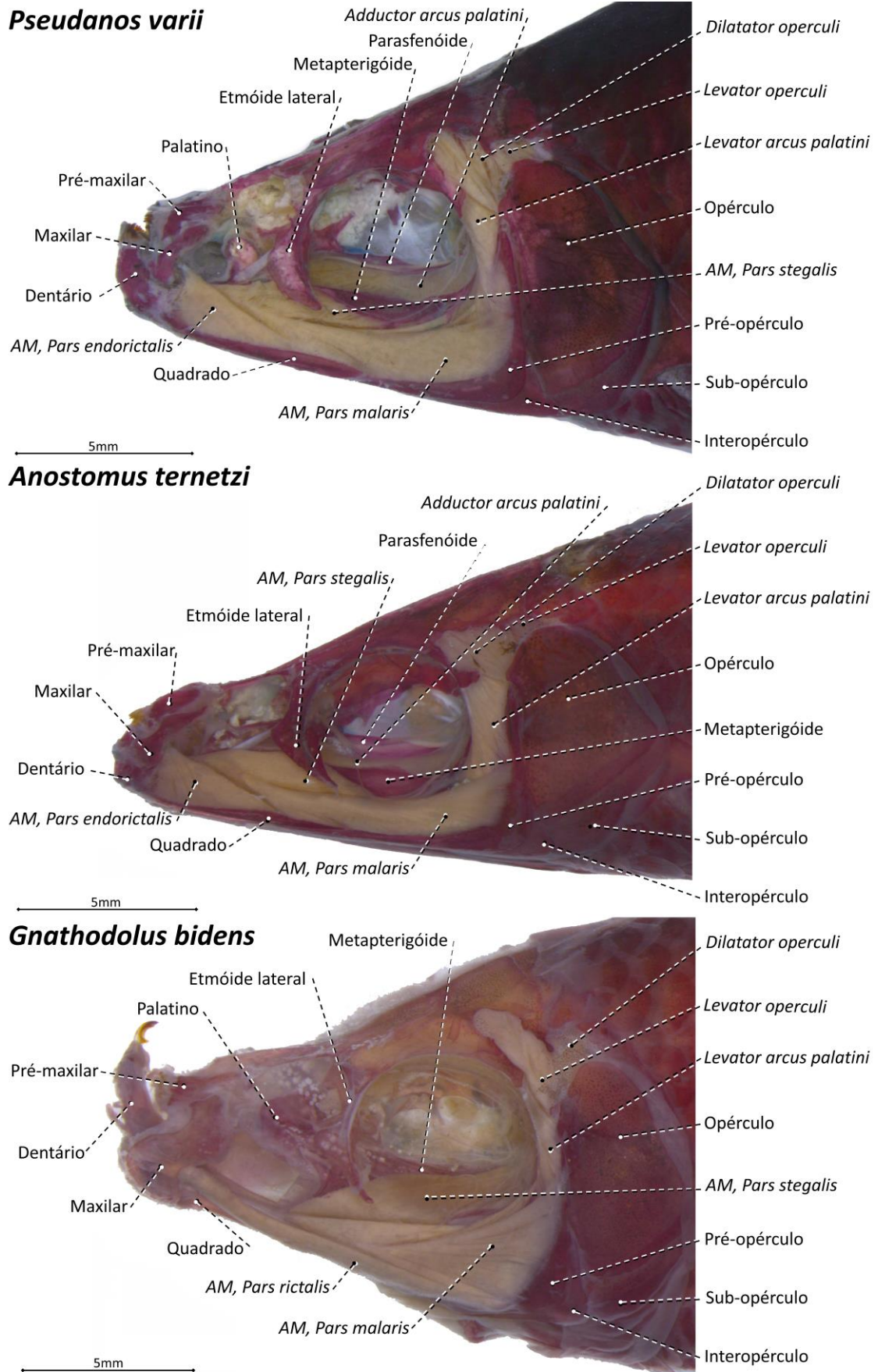
## **4 – RESULTADOS E DISCUSSÃO**

### **4.1 – Descrição da Musculatura**

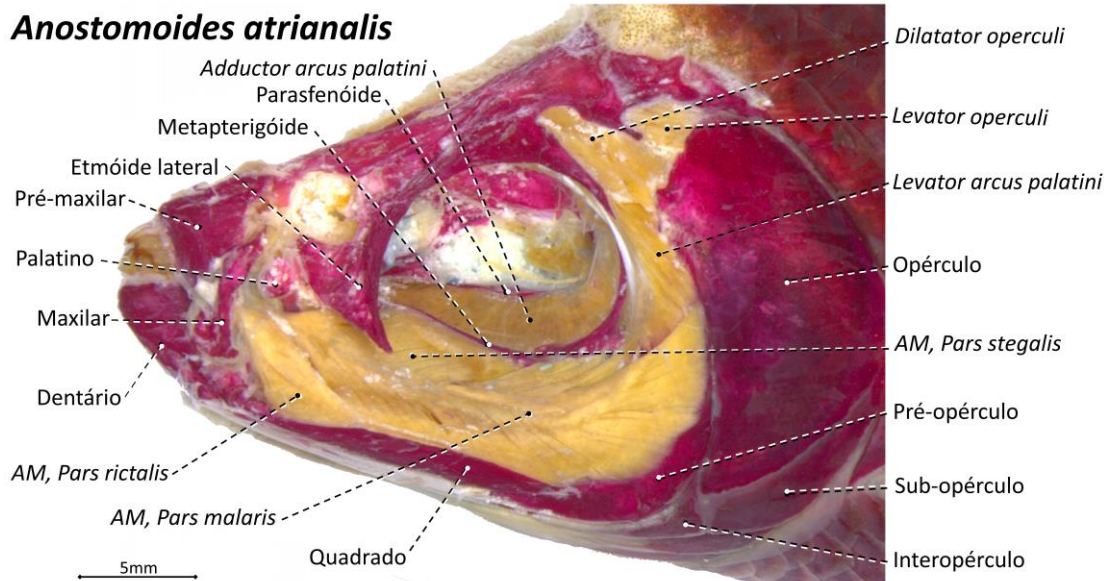
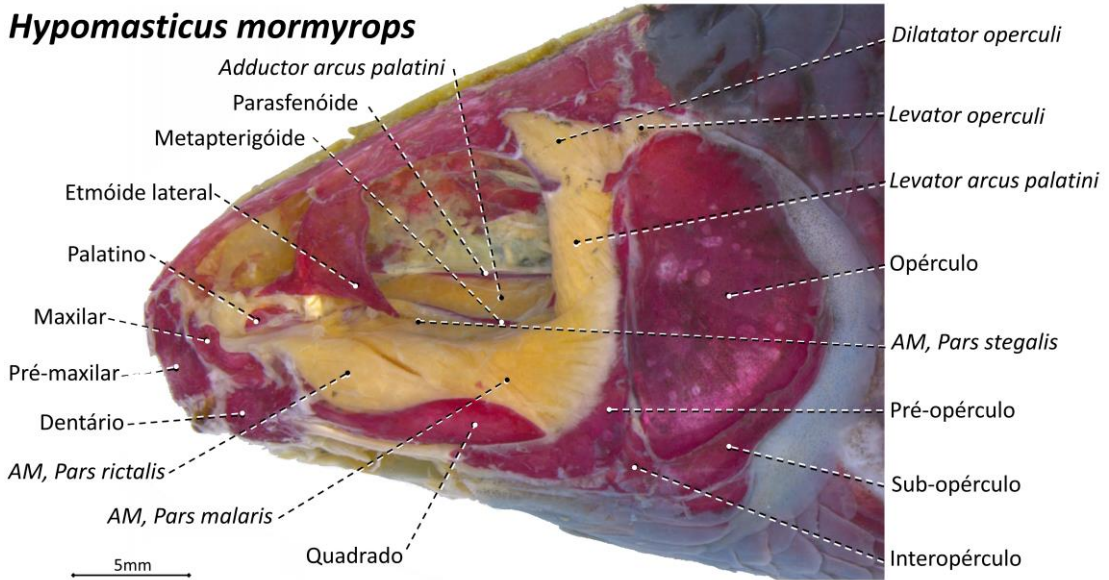
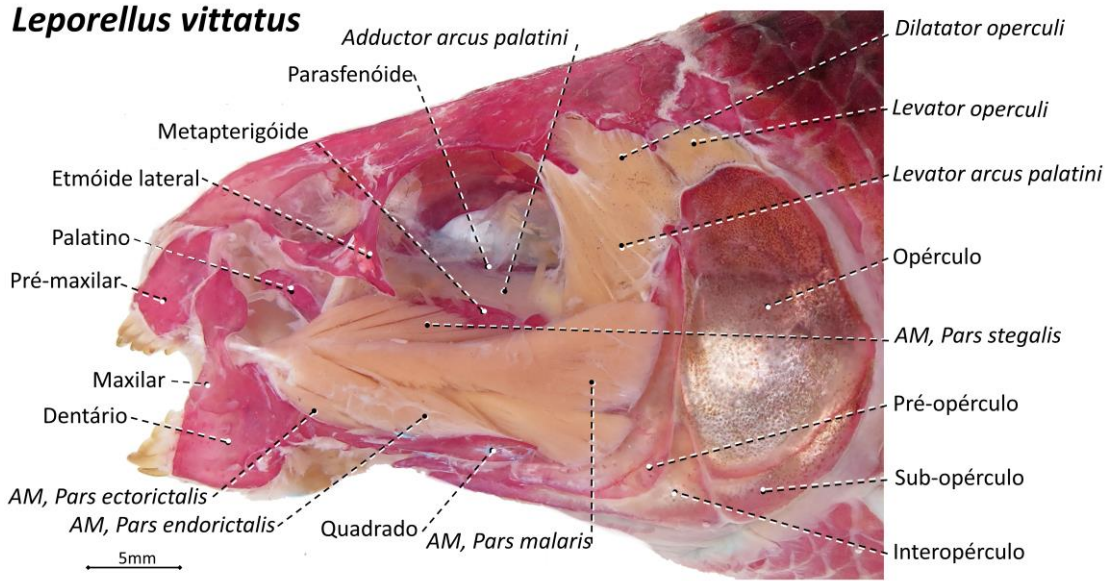
Cada grupamento muscular é descrito e ilustrado (Figs. 6-15), e as variações encontradas em Anostomidae e no grupo externo são mencionadas e discutidas.



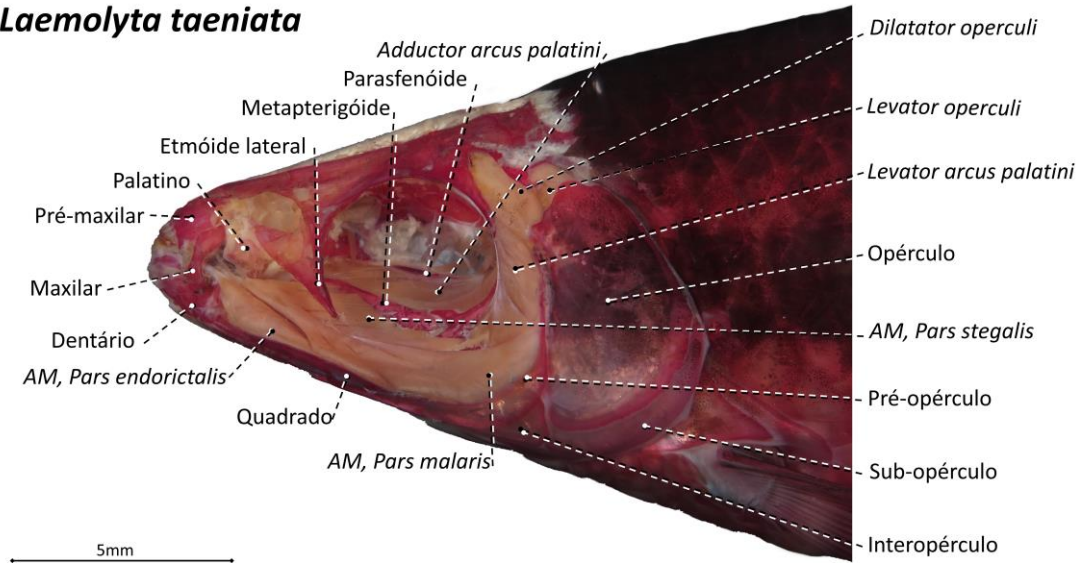
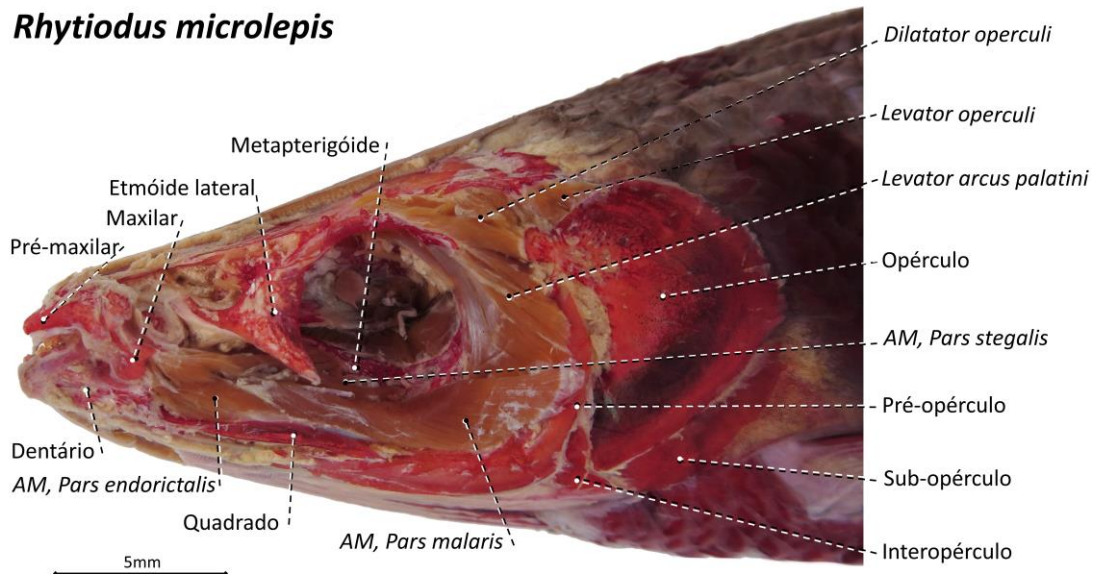
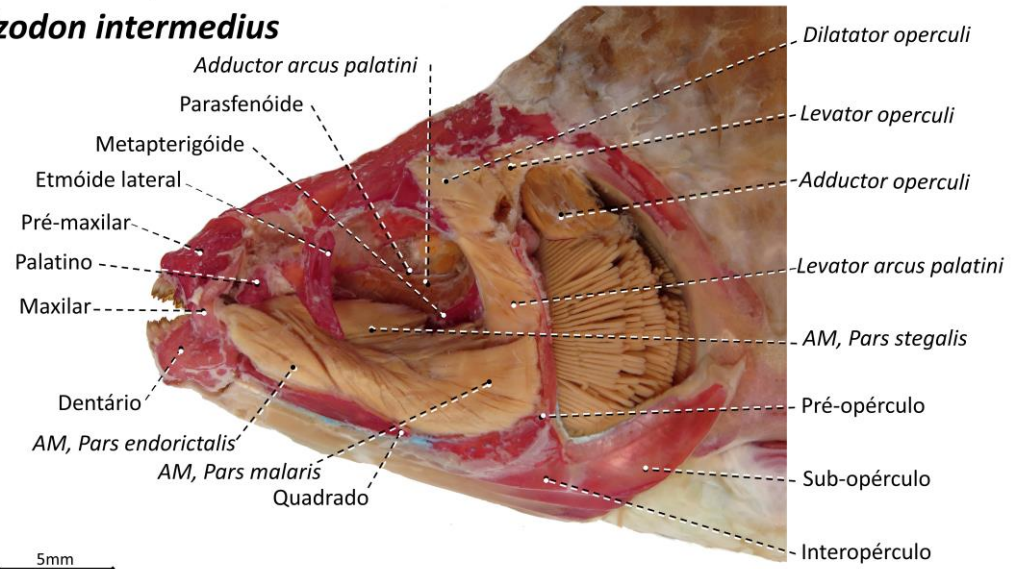
**Figura 6.** Musculatura facial de *Apareiodon affinis* (Parodontidae), *Hemiodus microlepis* (Hemiodontidae), *Cyphocharax gilbert* (Curimatidae), em vista lateral e no primeiro estágio de dissecção.



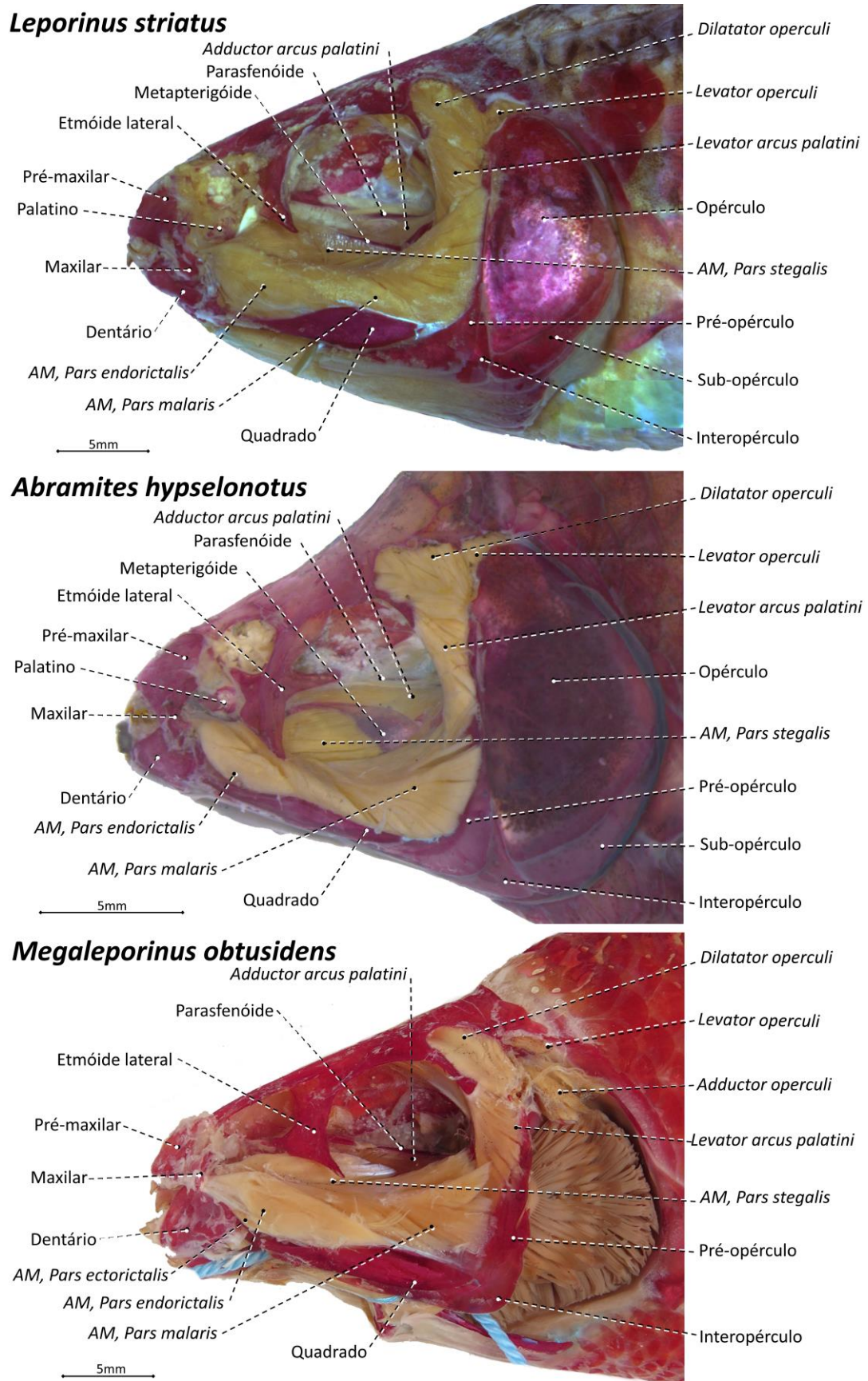
**Figura 7.** Musculatura facial de *Pseudanos varii*, *Anostomus ternetzi*, *Gnathodolus bidens* (Anostomidae), em vista lateral e no primeiro estágio de dissecção.



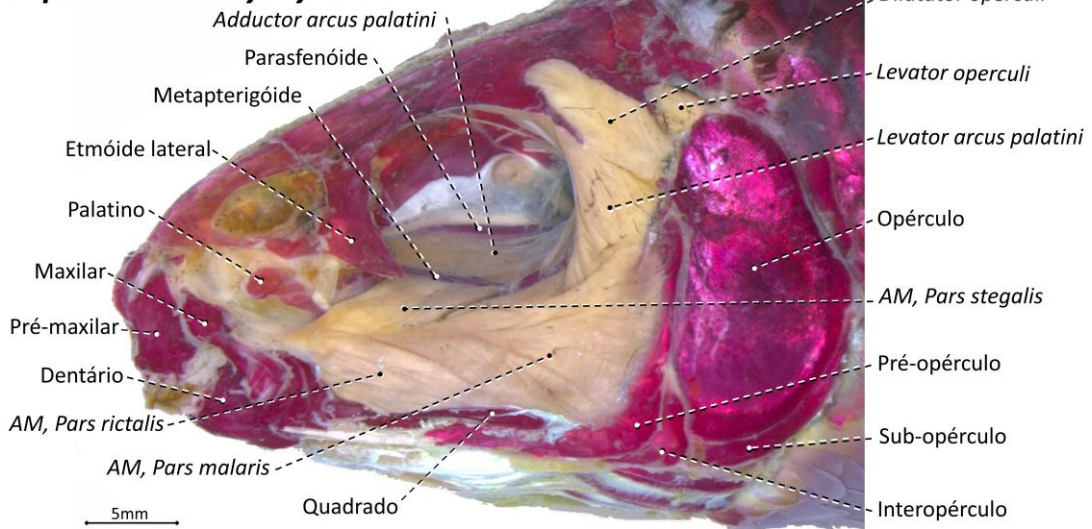
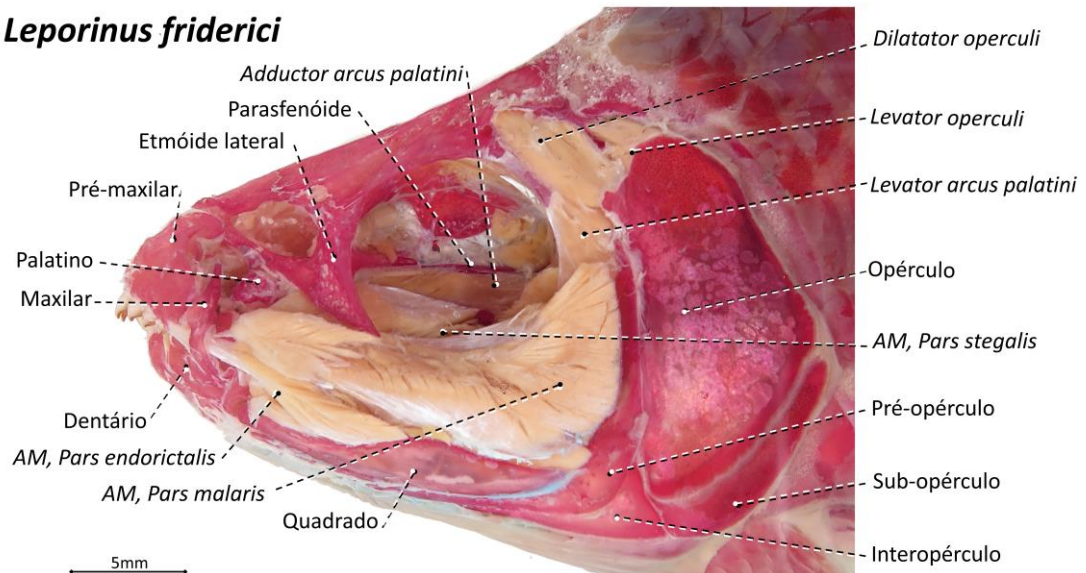
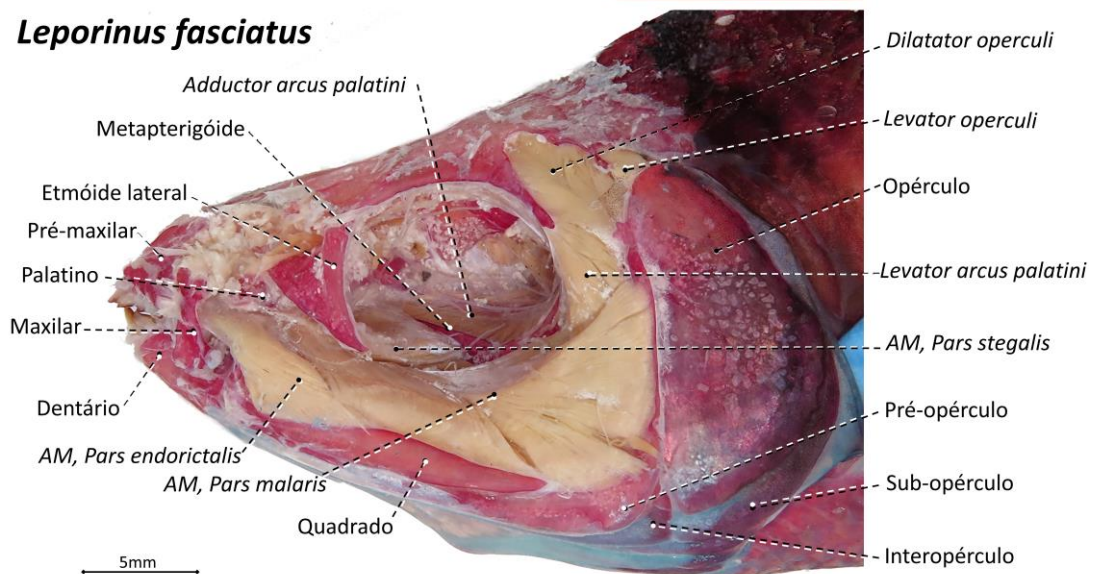
**Figura 8.** Musculatura facial de *Leporellus vittatus*, *Hypomasticus mormyrops*, *Anostomoides atrianalis* (Anostomidae), em vista lateral e no primeiro estágio de dissecção.

***Laemolyta taeniata******Rhytidus microlepis******Schizodon intermedius***

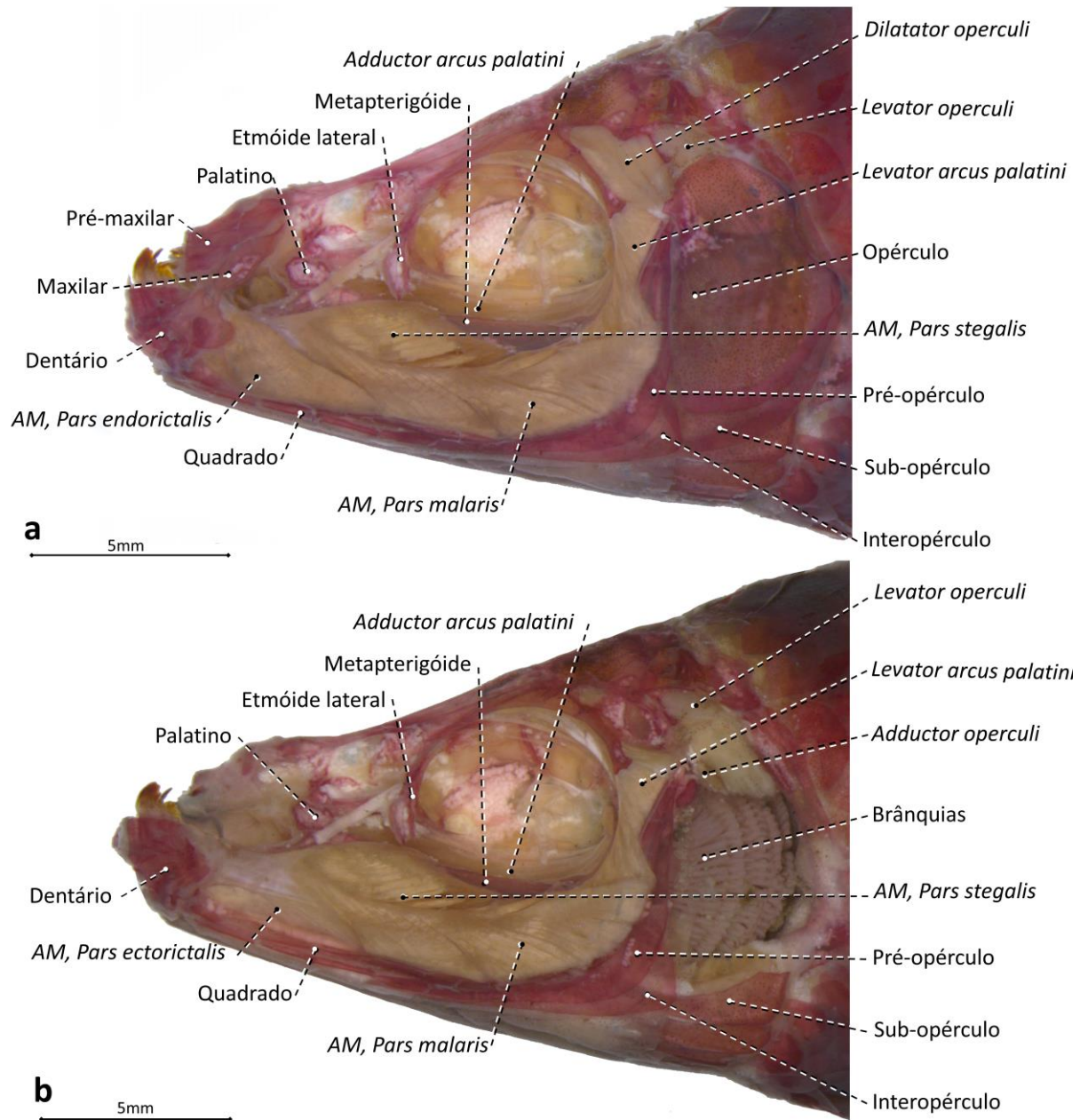
**Figura 9.** Musculatura facial de *Laemolyta taeniata*, *Rhytidus microlepis*, *Schizodon intermedius* (Anostomidae), em vista lateral e no primeiro estágio de dissecação. O opérculo foi removido em *S. intermedius*.



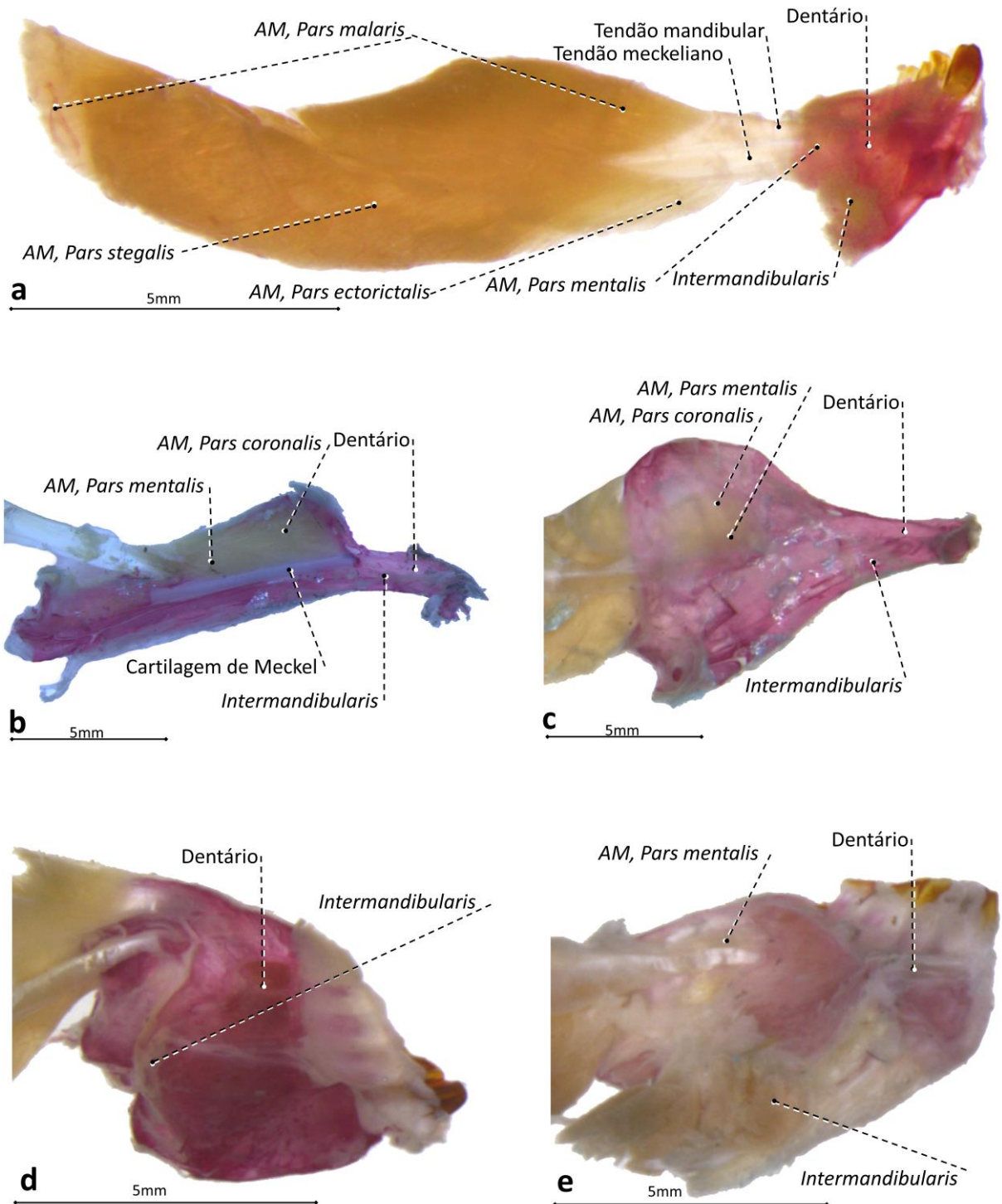
**Figura 10.** Musculatura facial de *Leporinus striatus*, *Abramites hypselonotus*, *Megaleporinus obtusidens* (Anostomidae), em vista lateral e no primeiro estágio de dissecção. O opérculo foi removido em *M. obtusidens*.

***Leporinus amblyrhynchus******Leporinus friderici******Leporinus fasciatus***

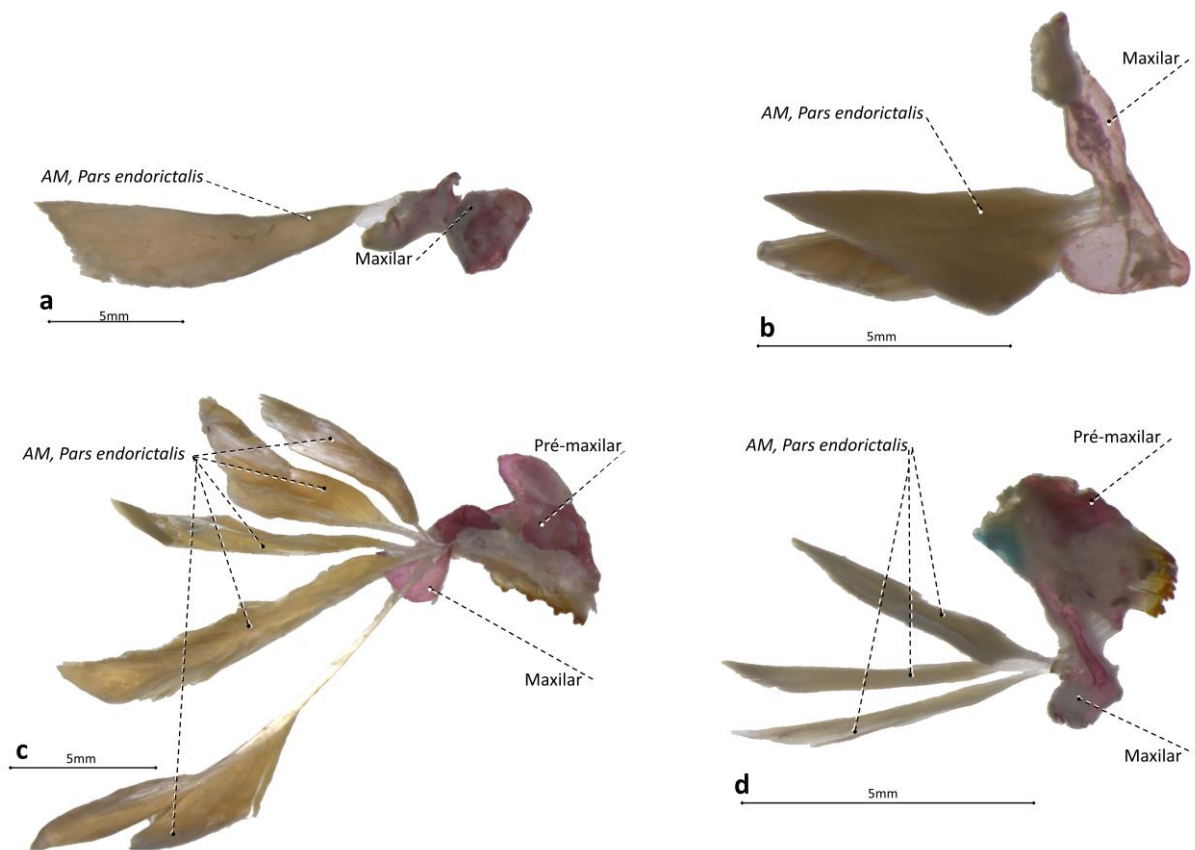
**Figura 11.** Musculatura facial de *Leporinus amblyrhynchus*, *L. cf. friderici*, *L. fasciatus* (Anostomidae), em vista lateral e no primeiro estágio de dissecação.



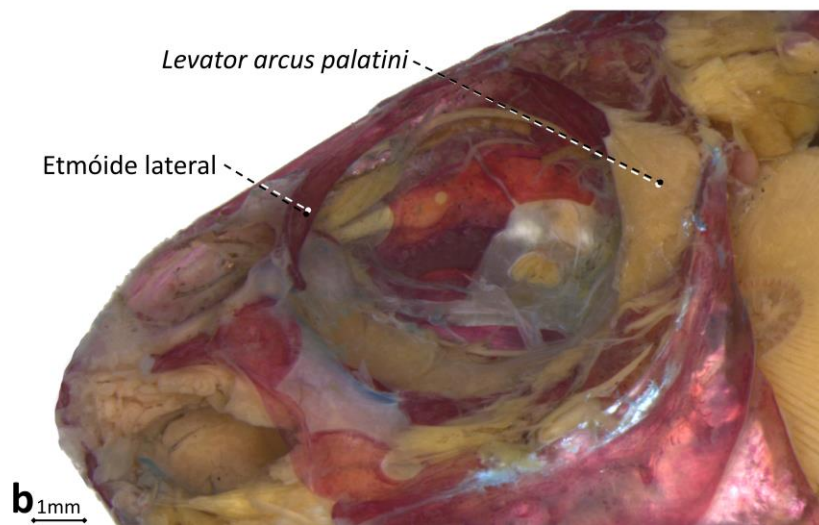
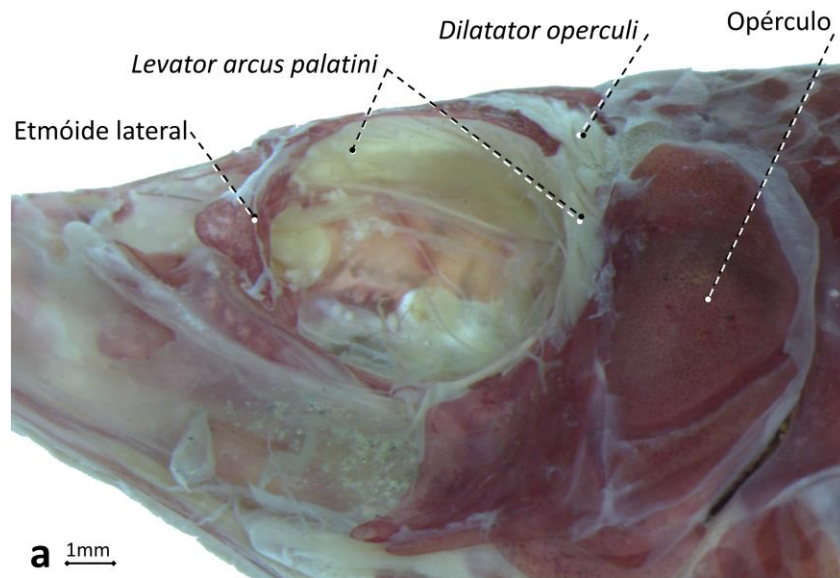
**Figura 12.** Musculatura facial de *Synaptaelamus latofasciatus* (Anostomidae), em vista lateral e no primeiro (a) e segundo (b) estágio de dissecção. A primeira etapa se caracteriza por ter a remoção dos ossos nasal, anterorbital e os da série infraorbital, e a segunda etapa conta com a remoção do opérculo e da *pars rictalis*.



**Figura 13.** Mandíbula e musculatura facial associada em (a) *Synaptolaemus latofasciatus* (Anostomidae), (b) *Hemiodus microlepis* (Hemiodontidae), (c) *Caenotropus labyrinthicus* (Chilodontidae), (d) *Hypomasticus mormyrops* (Anostomidae), (e) *Laemolyta taeniata* (Anostomidae), em vista medial.



**Figura 14.** Maxilar, pré-maxilar e musculatura associada em (a) *Apareiodon affinis* (Parodontidae), (b) *Synaptolaemus latofasciatus* (Anostomidae), (c) *Leporinus cf. friderici* (Anostomidae), (d) *Pseudanos varii* (Anostomidae) em vista medial.



**Figura 15.** Cabeça com detalhe na região medial da órbita em (a) *Gnathodolus bidens* (Anostomidae) e (b) *Cyphocharax gilbert* (Curimatidae), em vista lateral, mostrando em detalhe o *levator arcus palatini*.

### *Adductor mandibulae (AM)*

O *adductor mandibulae* é um músculo facial composto por duas regiões básicas, sendo uma facial, associada aos ossos do suspensório e da maxila superior (*segmentum facialis*), e outra mandibular, associada à mandíbula (*segmentum mandibularis*). A região facial, no suspensório, onde se situam as origens das principais seções do *adductor mandibulae* (*pars rictalis*, *pars malaris* e *pars stegalis*), é composta apenas por musculatura (i.e., não há tendões) (Figs. 6-12). A região mandibular pode ser composta exclusivamente por tendões, ou alternativamente apresentar musculatura (Fig. 13). As regiões facial e mandibular são conectadas pela aponeurose intersegmentar. A aponeurose intersegmentar se diferencia anteriormente em dois ramos, um dorsal inserido no dentário, o tendão mandibular, e um ventral, o tendão Meckeliano que se insere principalmente no osso coronomeckeliano (Fig. 13). Anteriormente, o *AM* está associado à membrana bucopalatal, que se estende anteriormente e liga o pré-maxilar ao maxilar e este último à mandíbula (Fig. 14).

### *AM, Segmentum mandibularis*

A musculatura do *segmentum mandibularis* ocupa a face medial da mandíbula, tendo sua origem nos tendões mandibulares e Meckeliano, da aponeurose intersegmentar (Fig. 13). O *segmentum mandibularis* pode estar dividido em duas seções, a *pars coronalis*, que é dorsal ao tendão mandibular, e a *pars mentalis*, que está localizada entre os tendões mandibulares e Meckeliano (Figs. 13b-c; Datovo & Vari, 2013: 12, fig. 9). Em Characiformes, não há uma clara diferenciação destas duas seções (Datovo & Castro, 2012; Datovo & Vari, 2013: 11). Apesar disso, é possível identificar cada uma das seções pela sua localização. Em Anostomidae e também em

outras famílias de Characiformes (e.g., Prochilodontidae) há redução da musculatura do *segmentum mandibularis*. Entretanto, apenas em poucos casos esta musculatura está completamente ausente, conforme descrito por Vari (1983), mostrando que o caráter apresentado por ele possui uma complexidade muito maior. A *pars coronalis* está presente e bem desenvolvida em Curimatidae (Fig. 13c; Datovo & Castro, 2012: fig. 13), Distichodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 10), Hemiodontidae (Fig. 13b; Datovo & Castro, 2012: fig. 23), Parodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 25), reduzida a poucas fibras em Prochilodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 15) e *Laemolyta*, e ausente nos demais anostomídeos estudados (Fig. 13d). Por outro lado, a *pars mentalis* está presente e bem desenvolvida em Curimatidae (Fig. 13c; Datovo & Castro, 2012: fig. 13), Distichodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 10) e Parodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 25), reduzida a poucas fibras em Hemiodontidae (Fig. 13b; Datovo & Castro, 2012: fig. 23), Prochilodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 15), e nos anostomídeos *Abramites*, *Anostomoides*, *Anostomus*, *Leporellus*, *Leporinus fasciatus*, *L. cf. friderici*, *L. striatus*, *Megaleporinus*, *Pseudanos* e *Rhytiodus* (Fig. 13a,e), e ausente nos demais anostomídeos estudados (Fig. 13d). Desta forma, em *Hypomasticus*, *Leporinus amblyrhynchus* e *Schizodon*, não há nenhuma fibra muscular no *segmentum mandibularis* (Fig. 13d).

Alexander (1964: fig. 8) considerou que esta musculatura estava ausente no exemplar de *Leporinus friderici* examinado por ele, e Vari (1983) confirmou esta condição nos exemplares de Anostomidae examinados por ele, que representam *Abramites*, *Anostomus*, *Leporellus*, *Leporinus*, *Rhytiodus* e *Schizodon*. Estas observações foram apenas parcialmente corroboradas em Datovo & Castro (2012), que consideraram a musculatura do *segmentum mandibularis* presente em Anostomidae, porém reduzida. O mesmo ocorreu no presente estudo, já que a

musculatura foi considerada como presente e reduzida na maioria dos anostomídeos, porém ausente em outros, conforme mencionado acima.

Datovo & Castro (2012) não haviam considerado subseções no *segmentum mandibularis*. Considerar estas divisões se mostrou importante para estabelecer a homologia da musculatura que está reduzida em algumas espécies de Anostomidae e perdida em outras.

A musculatura do *segmentum mandibularis* foi identificada como Aw por Alexander (1964), Gosline (1989), Winterbottom (1974a), Vari (1983), e Datovo & Castro (2012).

#### *Pars rictalis*

A *pars rictalis* corresponde a seção mais anteroventral e lateral da porção facial do AM e possui origem nos ossos mais ventrais do suspensório (quadrado e pré-opérculo). Esta seção muscular contém duas subseções, a *pars endorictalis*, maior e mais dorsolateral (Fig. 12a), e a *pars ectorictalis*, menor e mais ventromedial (Fig. 12b). Estas duas subseções estão presentes em todos os exemplares examinados, corroborando o que havia sido observado em alguns táxons por Vari (1983: 44) e Datovo & Castro (2012: figs 19, 20). Em Anostomidae (exceto *Leporellus*, Fig. 8), a *pars ectorictalis* é relativamente pequena e fica coberta externamente pela *pars endorictalis* (Figs. 7-12; Datovo & Castro, 2012: 14). Em Parodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 24), estas duas seções estão diferenciadas apenas pelo ponto mais anterior de inserção da *pars ectorictalis*.

A origem da *pars rictalis* está nos ossos quadrado e pré-opérculo em todos os Anostomidae, assim como em Chilodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 16), Curimatidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 13), Distichodontidae (Datovo & Castro,

2012: fig. 9), Hemiodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 21), Parodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 25) e Prochilodontidae (Datovo & Castro, 2012: 12). O formato e o ponto mais posterior da origem da *pars rictalis* varia em Anostomidae. A *pars rictalis* é triangular e o ponto mais posterior de sua origem é anterior à órbita em *Anostomus*, *Pseudanos*, e *Synaptolaemus* (Fig. 7, 12) enquanto que a *pars rictalis* é losangular e sua origem se estende posteriormente até a região mediana da órbita nos demais anostomídeos (Figs. 8-11). Em *Gnathodolus* algumas características na musculatura facial são únicas em Anostomidae, incluindo o formato retangular (alongado) da *pars rictalis* e sua origem que está na vertical que passa pelo limite posterior da órbita. Essa condição pode estar relacionada à morfologia da mandíbula desta táxons, já que ele é o único anostomídeos que possui apenas um dente grande e em forma de foice na mandíbula. A condição destas características miológicas em *Sartor* é desconhecida, mas tendo em vista que *Sartor* é grupo irmão de *Gnathodolus*, é possível que este gênero também apresente estas modificações.

No grupo externo, essa variação também está presente. Distichodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 9) e Parodontidae (Fig. 6; Datovo & Castro, 2012: fig. 24) possuem a *pars rictalis* quadrangular com sua origem ultrapassando o limite posterior da órbita. Chilodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 16), Curimatidae ( Fig. 6; Datovo & Castro, 2012: fig. 13), Hemiodontidae (Fig. 6; Datovo & Castro, 2012: fig. 21) e Prochilodontidae (Vari, 1983: fig. 39) possuem a *pars rictalis* retangular com o ponto mais posterior de sua origem próximo à vertical do limite posterior da órbita (Fig. 6).

A inserção das subseções da *pars rictalis* varia em Characiformes. Em Distichodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 9), a *pars ectorictalis* se insere no maxilar através da membrana bucopalatal e a *pars endorictalis* se insere no anguloarticular. Em Chilodontidae (Datovo & Castro, 2012: 13), Curimatidae (Datovo

& Castro, 2012: fig. 13) e Prochilodontidae (Datovo & Castro, 2012: 12-13), ocorre o inverso, com a *pars endorictalis* inserida na membrana bucopalatal e a *pars ectorictalis* inserida diretamente no anguloarticular. A mesma condição foi observada em todos os anostomídeos (Fig. 13a). Já em Hemiodontidae (Datovo & Castro, 2012: figs. 21, 22), a *pars ectorictalis* e a *pars endorictalis* estão ligadas no maxilar através da membrana bucopalatal. Em Parodontidae (Fig. 6; Datovo & Castro, 2012: fig. 24), a *pars rictalis* possui um formato diferenciado, suas subseções não estão separadas, e ambas se inserem diretamente no maxilar através da membrana bucopalatal. Segundo as observações aqui realizadas, assim como descrito por Alexander (1964), Vari (1983) e Datovo & Castro (2012), a inserção da *pars endorictalis* de Anostomidae ocorre no maxilar, e não no pré-maxilar, conforme descrito por Gosline (1989).

Segundo Datovo & Vari (2013), o termo membrana bucopalatal é utilizado para a membrana que envolve os ossos pré-maxilar, maxilar e da porção posterior da mandíbula, onde está o ligamento supralabial que une o pré-maxilar ao maxilar e o ligamento paramaxilar-preangular, que une o maxilar à mandíbula. Estes dois ligamentos foram identificados como ligamento primordial por Winterbottom (1974b), Gosline (1989), Vari (1989: figs. 37-38), Sidlauskas & Vari (2008: figs. 33-37), e Datovo & Castro (2012: fig. 4), e de articular-maxilar por Alexander (1964: fig. 8). Em Anostomidae, há um ligamento entre o pré-maxilar e a porção mediana do maxilar. Este ligamento é identificado como ligamento supralabial, seguindo Datovo & Vari (2013). Entretanto, o ligamento supralabial descrito por Datovo & Vari (2013: fig. 1) se insere na porção ventral do maxilar, enquanto que em Anostomidae esse ligamento se insere na porção mediana do maxilar. Mais comparações com outros Teleostei são necessárias para testar a homologia desse ligamento em Anostomidae (e mesmo Characiformes). O segundo ligamento, o paramaxilar-preangular, foi identificado como

ligamento primordial em alguns grupos de Characiformes (Datovo & Castro, 2012). Este ligamento é distinto da estrutura que prende a *pars endorictalis* ao maxilar, já que em Anostomidae essa estrutura é um tendão, e não um ligamento como havia sido identificado em trabalhos anteriores (e.g., Sidlauskas & Vari, 2008). Na maioria dos Characiformes (Datovo & Castro, 2012), incluindo Distichodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 9), Chilodontidae (Datovo & Castro, 2012: 13), Curimatidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 13), Parodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 24), e Prochilodontidae, a *pars rictalis* é presa ao maxilar através do tecido membranosa da membrana bucopalatal (Fig. 6). Por outro lado, a ligação tendinosa entre a *pars endorictalis* e o maxilar (ou seja, há um tendão bem definido entre a *pars endorictalis* e o maxilar) é característica em alguns poucos grupos de Characiformes, incluindo Anostomidae (Fig. 14) e Hemiodontidae (Fig. 6), conforme discutido em outros estudos (e.g., Vari, 1983: 44; Castro & Vari, 2004: 37; Datovo & Castro, 2012: figs. 19, 20).

Foram observadas divisões da *pars endorictalis* em todos os anostomídeos estudados (Fig. 14), sendo que Chilodontidae, Curimatidae, Hemiodontidae, *Leporellus*, *Gnathodolus* e *Synaptolaemus* apresentaram 2 divisões (Fig. 14b). *Anostomus*, *Anostomoides*, *Laemolyta* e *Pseudanos* apresentaram 3 divisões (Fig. 14d), *Abramites*, *Hypomasticus*, *Leporinus*, *Megaleporinus*, *Rhytiodus* e *Schizodon* apresentaram 5 divisões (fig. 14c). Por outro lado, em Chilodontidae, Parodontidae e Prochilodontidae não possuem nenhuma divisão na *pars endorictalis*, assim como observado em Distichodontidae, segundo Datovo & Castro (2012) (Fig. 14a). Alexander (1964: fig. 8), Vari (1983: 44) e Datovo & Castro (2012: 15) identificaram que a *pars endorictalis* em Anostomidae apresenta-se subdividida em duas subseções, sendo que cada uma delas está presa ao maxilar por tendão próprio.

Inclusive, na ilustração apresentada por Datovo & Castro (2012: fig. 20), há três subdivisões, sendo duas delas identificadas como  $A1 \alpha$  dorsal, e uma como  $A1 \alpha$  ventral. A observação de mais de duas seções da *pars endorictalis* denota que a organização e divisão desta seção é muito mais complexa do que a descrição apresentada por Alexander (1964:), Vari (1983) e Datovo & Castro (2012).

Para Anostomidae, a musculatura *pars rictalis* foi identificada como  $A1$  por Alexander (1964) e Vari (1983; 1989), enquanto que suas subseções *pars endorictalis* e *pars ectorictalis* foram identificadas como divisões externa e interna, respectivamente por Gosline (1989: fig. 4), e como  $A1 \alpha$  e  $A1 \beta$  por Datovo & Castro (2012).

### *Pars malaris*

A seção *pars malaris* corresponde geralmente a maior seção do *AM* (Datovo & Castro, 2012: 6; Datovo & Vari, 2013: 8), sendo medial e posterior em relação a *pars rictalis*, e lateral em relação ao *levator arcus palatini*. Primitivamente em Characiformes, esta seção origina-se no hiomandibular e no pré-opérculo (Datovo & Castro, 2012: fig. 5), condição presente em Anostomidae (Datovo & Castro, 2012: 14), Distichodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 9), Curimatidae (Datovo & Castro, 2012: figs. 13-14), Chilodontidae, Hemiodontidae e Parodontidae. Entretanto, em Prochilodontidae, a *pars malaris* é relativamente pequena em tamanho e origina-se exclusivamente no pré-opérculo (Vari, 1983: fig. 39; Datovo & Castro, 2012: 12). Vari (1983) tem seu caráter 3 não corroborado no presente estudo, já que a *pars malaris*

tem origem no hiomandibular e no pré-opérculo em todos os anostomídeos examinados. O mesmo resultado obtido aqui foi descrito por Datovo & Castro (2012).

A *pars malaris* insere-se no tendão mandibular que está preso ao dentário (e às vezes também no anguloarticular) (Fig. 13; Datovo & Castro, 2012: fig. 5), condição presente em Anostomidae, Distichodontidae (Datovo & Castro, 2012: 11), Curimatidae (Datovo & Castro, 2012: figs. 13-14), Chilodontidae. Por outro lado, em Hemiodontidae (Datovo & Castro, 2012: figs. 22-23) e Parodontidae (Datovo & Castro, 2012 fig. 25), o tendão mandibular está inserido ao dentário e anguloarticular. Já em Prochilodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 15) o tendão mandibular está unido ao Meckeliano na aponeurose intersegmentar e esta está inserida nos ossos anguloarticular, coronomeckeliano e dentário.

O tendão mandibular em Anostomidae possui formato cilíndrico, e não varia em diâmetro ao longo de sua extensão, enquanto todos os outgroups possuem a porção anterior distintamente menor em diâmetro do que a porção posterior do tendão. Esta observação corrobora o caráter 4 de Vari (1983).

Em alguns táxons de Characiformes, a *pars malaris* está subdividida em *pars retromalaris*, mais posterior, e *pars promalaris*, mais anterior (Datovo & Vari, 2013: 9). Entre os táxons examinados, as divisões da *pars malaris* foram observadas em *Abramites*, *Anostomus*, *Gnathodolus*, *Hypomasticus*, *Laemolyta*, *Leporinus amblyrhynchus*, *L. striatus*, *Megaleporinus*, *Pseudanos*, *Rhytiodus*, *Schizodon*, e *Synaptolaemus* (ou seja, nos anostomídeos exceto *Anostomoides*, *Leporellus*, *Leporinus* cf. *friderici* e *L. fasciatus*). Alexander (1964: fig. 8) havia descrito essa divisão no exemplar de *Leporinus friderici* examinado por ele. Datovo & Castro, (2012) haviam considerado que essa divisão estava ausente nos exemplares de *Leporellus* e *Leporinus friderici* por eles examinados. Datovo & Castro (2012) apontaram que

algumas características observadas no exemplar de *Leporinus friderici* eram diferentes das descritas por Alexander (1964) para a mesma espécie, como por exemplo, a presença de subseções na *pars malaris*. Estas subdivisões foram observadas por Alexander (1964), mas não nos exemplares examinados por Datovo & Castro (2012) e também não nos exemplares aqui examinados. Apesar disso poder ser devido apenas a uma variação intra-específica (polimorfismo), é mais provável que estas diferenças sejam decorrentes da observação de exemplares pertencentes à espécies diferentes. Os exemplares examinados por Alexander (1964) foram coletados na Guiana, enquanto que os exemplares examinados por Datovo & Castro (2012) foram coletados no alto Paraná. *Leporinus friderici* é um complexo de espécies, amplamente distribuídas na América do Sul (Garavello & Britski, 2003), conforme apontado em estudos morfológicos (Garavello *et al.*, 1992) e moleculares (Silva-Santos *et al.*, 2018). Dados moleculares corroboram que exemplares do alto Paraná sejam mais próximos de *Leporinus agassizi* do que de exemplares de *L. friderici* da Guiana (Silva-Santos *et al.*, 2018). Além disso, o exemplar ilustrado por Alexander (1964) apresenta uma característica incomum em Anostomidae e que não está presente nos exemplares de *Leporinus friderici* coletados no Brasil: as fontanelas cranianas parcialmente fechadas, o que seria mais uma evidência de que Datovo & Castro (2012) examinaram exemplares de uma espécie diferente da estudada por Alexander (1964).

Os táxons das demais famílias, incluindo Chilodontidae, Curimatidae, Distichodontidae, Parodontidae e Prochilodontidae, apresentaram a *pars malaris* não dividida.

A seção *pars malaris* foi identificada previamente como A2 por Alexander (1964), Winterbottom (1974a), Vari (1983), Gosline (1989), Datovo & Castro (2012), e

as subdivisões *pars promalaris* e *pars retromalaris* como  $A2\alpha$  e  $A2\beta$ , respectivamente, por Datovo & Castro (2012).

### *Pars stegalis*

A seção *pars stegalis* corresponde a porção mais interna do segmento facial do AM e está geralmente coberta pelas outras seções (*pars malaris* e *pars rictalis*) (Fig. 12). A *pars stegalis* origina-se exclusivamente no metapterigóide em boa parte dos Characiformes (Datovo & Castro, 2012: 7), mas pode ter uma parte de sua origem estendida sobre o hiomandibular, como nos anostomídeos *Laemolyta*, *Leporinus fasciatus*, *L. cf. friderici*, *Megaleporinus*, *Rhytiodus* e *Schizodon*. Em Chilodontidae, a *pars stegalis* origina-se no metapterigóide e no quadrado. Esta condição havia sido registrada para anostomídeos por Vari (1983: 44) e Datovo & Castro, 2012: 15, figs. 18-19). A *pars malaris* insere-se no tendão Meckeliano da aponeurose intersegmentar, sendo que o tendão está preso diretamente ao osso coronomeckeliano, na porção mediana do mandíbula, abaixo do tendão mandibular (Fig. 13; Alexander, 1964: fig. 8; Datovo & Castro, 2012: fig. 19). Em Prochilodontidae, a *pars stegalis* insere-se diretamente no dentário (Datovo & Castro, 2012: fig. 15). Em Anostomidae, há duas áreas de origem para a *pars stegalis*, sendo que uma delas passa medialmente ao *levator arcus palatini*. Estas seções convergem anteriormente e se prendem à mandíbula através do tendão Meckeliano (Datovo & Castro, 2012: 15, fig. 19). Vari (1983: 44) considerou que uma dessas seções provenientes da *pars malaris*. Entretanto, Datovo & Castro (2012: 15) argumentam que apenas a *pars stegalis* possui fibras que passam medialmente ao *levator arcus palatini*.

A *pars stegalis* pode estar confluyente e indifrenciada da *pars malaris*, o que ocorre em *Abramites*, *Anostomoides*, *Anostomus*, *Gnathodolus*, *Pseudanos*, e

*Synaptaemus*. Nos demais táxons estudados, a *pars malaris* e a *pars stegalis* estão diferenciadas.

#### *Intermandibularis*

A musculatura *intermandibularis* liga a porção anterior e medial dos dois dentários, com sua inserção anterior a do *AM* em todos os Characiformes, exceto Anostomidae (Fig. 13). Nas espécies examinadas de Anostomidae a inserção da *intermandibularis* é completamente ventral à do *segmentum mandibularis* (Fig. 13a; Datovo & Castro, 2012: fig 19).

#### *Adductor arcus palatini*

O músculo *adductor arcus palatini* fica localizado na porção ventromedial da órbita (Figs. 6-12). A origem do *adductor arcus palatini* geralmente ocupa toda a extensão do paraesfenóide. No entanto, em Distichodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 9), Hemiodontidae (Datovo & Castro, 2012: figs. 21, 22) e Parodontidae (Fig. 6; Datovo & Castro, 2012: fig. 24) o *adductor arcus palatini* não se estende na porção anterior do paraesfenóide. Nos táxons examinados, a origem se estende anteriormente no etimóide lateral em Curimatidae, Chilodontidae, e nos anostomídeos *Pseudanos*, *Anostomus*, *Synaptaemus*, *Laemolyta*, *Abramites* e *L. fasciatus*. Além disso, em alguns grupos, ela se estende posteriormente no proótico e pterótico (Datovo & Castro, 2012: 9).

O *adductor arcus palatini* insere-se na margem dorsal do suspensório, incluindo geralmente os ossos endopterigóide, metapterigóide e hiomandibular. No entanto, em Curimatidae o *adductor arcus palatini* se estende anteriormente inserindo-se também no palatino (Datovo & Castro, 2012: fig. 13).

### *Levator arcus palatini*

O *levator arcus palatini* é um músculo geralmente triangular que se origina no osso esfenótico (no crânio), preso através de um forte tendão (Fig. 6). Vari (1983: fig. 38) notou que o *levator arcus palatini* em Anostomidae possui uma expansão dorsoanterior que se origina no frontal e na porção mais interna do esfenótico (Fig. 15). Datovo & Castro (2012: 16) confirmou esse achado reconhecendo que Serrasalminidae é a única outra família de Characiformes que apresenta uma condição similar. Essa expansão foi confirmada no presente estudo em todos os anostomídeos (Fig. 15).

Na maioria dos Characiformes, o *levator arcus palatini* estende-se ventralmente e está inserido na porção dorsal do hiomandibular. No entanto, em Prochilodontidae (Datovo & Castro, 2012: 12) e Parodontidae (Datovo & Castro, 2012: 18) o músculo também se insere no pré-opérculo. Já em Hemiodontidae, o músculo está inserido no hiomandibular e no metapterigóide (Datovo & Castro, 2012: 17).

### *Dilatator operculi*

O músculo *dilatator operculi* se localiza superficialmente e dorsalmente ao *levator arcus palatini*, e tem sua origem numa depressão da borda posterolateral do crânio nos ossos esfenótico e pterótico (e às vezes no frontal e hiomandibular) e sua inserção na porção anterodorsal do opérculo via um tendão (Figs. 6-12; Datovo & Castro, 2012: 9). Em Distichodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 9), Curimatidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 13), Hemiodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 21), Prochilodontidae (Vari, 1983: fig. 39) e Anostomidae, a origem do *dilatator operculi* se estende anteriormente no frontal (Fig. 6). O *dilatator operculi* tem sua origem restrita

ao esfenótico e pterótico em Chilodontidae (Datovo & Castro, 2012: fig. 16) e apenas ao esfenótico em Parodontidae (Datovo & Castro, 2012: 18, fig. 24). Por outro lado, em Hemiodontidae (Fig. 6) e em *Rhytiodus* (Fig. 9), o *dilatator operculi* é extremamente bem desenvolvido e chega em alguns grupos (e.g., *Hemiodus*, Fig. 6; Datovo & Castro, 2012: fig. 21) até o meio da órbita.

#### *Levator operculi*

O *levator operculi* é outro músculo superficial que se origina na porção posterolateral do crânio, no osso pterótico, e se insere na margem dorsomedial do opérculo (Figs. 6-12). Apesar de seu tamanho variar um pouco nos táxons estudados, nenhuma variação conspícua foi encontrada nesta musculatura.

#### *Adductor operculi*

O *adductor operculi* é um músculo que fica mais interno, localizado medialmente ao *levator operculi*. Para sua visualização é necessária a remoção do *levator operculi* e da desarticulação do opérculo. O *adductor operculi* origina-se no pterótico e, às vezes proótico e exoccipital, e insere-se na face medial do opérculo, onde há uma crista óssea (Fig.12b). Dentre os grupos abordados neste trabalho, nenhuma variação foi observada.

## **4.2 — Análise filogenética**

Foram levantados 26 caracteres exclusivos da musculatura facial de Anostomidae, que seguem descritos abaixo. Uma matriz de caracteres está apresentada na Tabela 2.

**Tabela 2.** Matriz de caracteres filogenéticos baseados na musculatura facial e codificados para 16 espécies de 13 gêneros de Anostomidae e representantes de mais seis famílias de Characiformes.

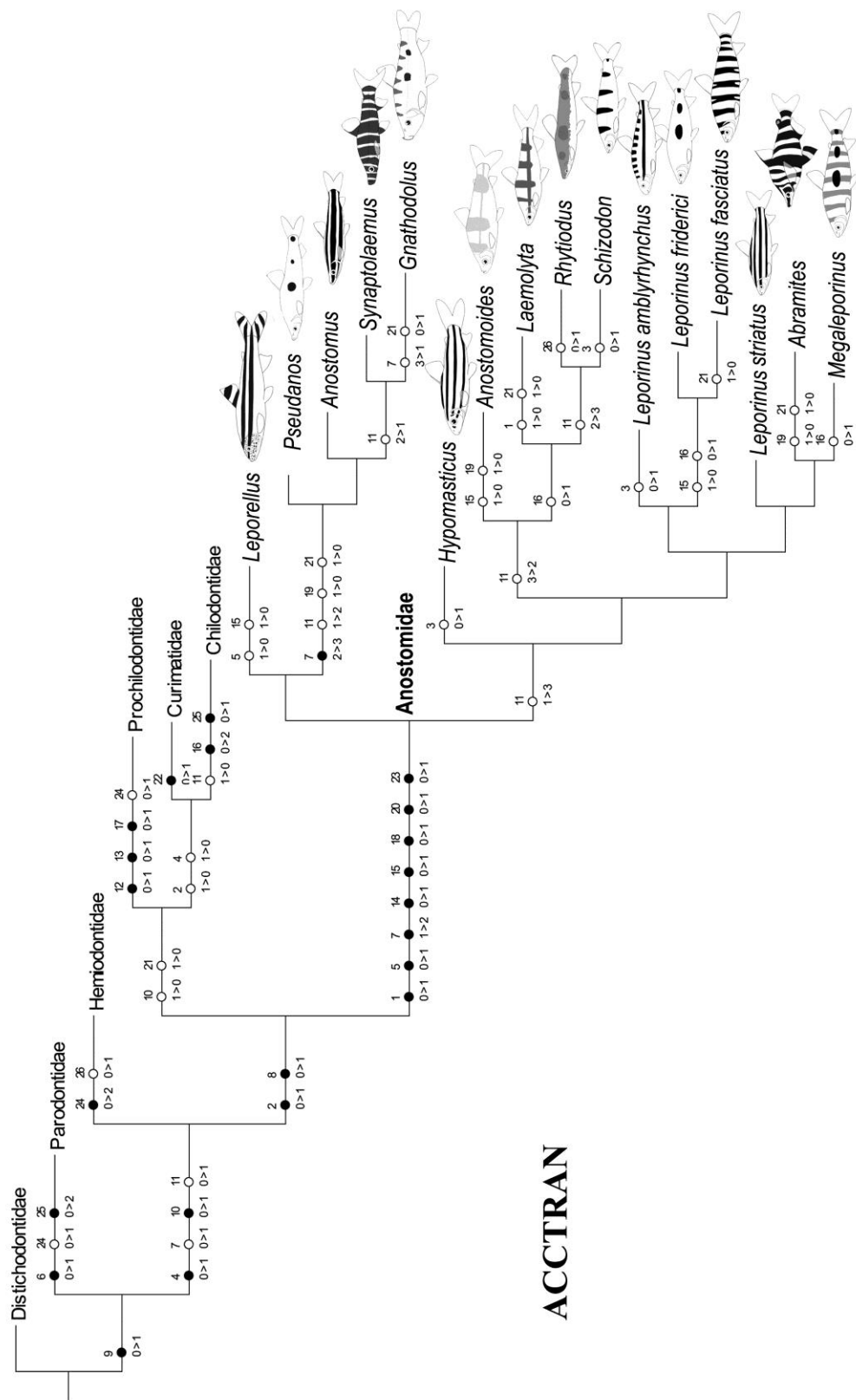
Táxons/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Distichodontidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Parodontidae	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hemiodontidae	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Prochilodontidae	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0
Curimatidae	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Chilodontidae	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Leporellus vittatus</i>	1	?	0	1	0	0	2	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Pseudanos varii</i>	1	?	0	1	1	0	3	1	1	1	2	0	0	1	1	0	0	1
<i>Anostomus ternetzi</i>	1	?	0	1	1	0	3	1	1	1	2	0	0	1	1	0	0	1
<i>Synaptolaemus latofasciatus</i>	1	?	0	1	1	0	3	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Gnathodolus bidens</i>	1	?	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Hypomasticus mormyrops</i>	1	?	1	?	1	0	2	1	1	1	3	0	0	1	1	0	0	1
<i>Anostomoides atrianalis</i>	1	?	0	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	1
<i>Laemolyta fernandesi</i>	0	1	0	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	1	1	0	1
<i>Rhytiodus microlepis</i>	1	?	0	1	1	0	2	1	1	1	3	0	0	1	1	1	0	1
<i>Schizodon intermedius</i>	1	?	1	?	1	0	2	1	1	1	3	0	0	1	1	1	0	1
<i>Leporinus striatus</i>	1	?	0	1	1	0	2	1	1	1	3	0	0	1	1	0	0	1
<i>Abramites hypselonotus</i>	1	?	0	1	1	0	2	1	1	1	3	0	0	1	1	0	0	1
<i>Megaleporinus obtusidens</i>	1	?	0	1	1	0	2	1	1	1	3	0	0	1	1	1	0	1
<i>Leporinus amblyrhynchus</i>	1	?	1	?	1	0	2	1	1	1	3	0	0	1	1	0	0	1
<i>Leporinus friderici</i>	1	?	0	1	1	0	2	1	1	1	3	0	0	1	0	1	0	1
<i>Leporinus fasciatus</i>	1	?	0	1	1	0	2	1	1	1	3	0	0	1	0	1	0	1

1. *AM, pars coronalis*: (0) presente (Fig.13b,c), (1) ausente (Fig. 13a,d,e). Não-ambíguo.
2. *AM, pars coronalis*, tamanho: (0) bem desenvolvido (Fig. 13b), (1) reduzido a poucos feixes musculares (Fig. 13c). Ambíguo.
3. *AM, pars mentalis*: (0) presente (Fig. 13a,b,c,e), (1) ausente (Fig. 13d). Não-ambíguo.
4. *AM, pars mentalis*, tamanho: (0) bem desenvolvido (Fig. 13b,c), (1) reduzido a poucos feixes musculares (Fig. 13a,e). Não-ambíguo.
5. *AM, pars ectorictalis*, tamanho: (0) grande, visível em vista lateral (Fig. 6 – *Hemiodus*, *Cyphocharax*, Fig. 8 – *Leporellus*), (1) pequena, encoberta pela *pars endorictalis* e não visível em vista lateral (Figs. 7-12, exceto Fig. 8 – *Leporellus*). Ambíguo.
6. *AM, pars rictalis*, diferenciação das subseções: (0) presente (Fig. 6 – *Hemiodus*, *Cyphocharax*, 8 – *Leporellus*), (1) ausente (Fig. 6 – *Apareiodon*). Não-ambíguo.
7. *AM, pars rictalis*, formato: (0) quadrangular (Fig. 6 – *Apareiodon*), (1) retangular (Fig. 6 – *Hemiodus*, *Cyphocharax*, Fig. 7), (2) losangular (Figs. 8-12), (3) triangular (Fig. 7). Não-ambíguo.
8. *AM, pars ectorictalis*, local de inserção: (0) membrana bucopalatal (Fig. 6 – *Apareiodon*), (1) anguloarticular (Fig. 13). Não-ambíguo.
9. *AM, pars endorictalis*, local de inserção: (0) anguloarticular (Datovo & Castro, 2012: fig. 10), (1) membrana bucopalatal (Fig. 14). Não-ambíguo.
10. Membrana bucopalatal, tipo de inserção: (0) membranosa (Fig. 6 – *Apareiodon*, *Cyphocharax*), (1) tendinosa (Fig. 6 – *Hemiodus*, Fig. 14). Ambíguo.
11. *AM, pars endorictalis*, número de divisões: (0) nenhuma (Fig. 14a), (1) duas (Fig. 14b), (2) três (Fig. 14d), (3) cinco (Fig. 14c). Não-ambíguo.

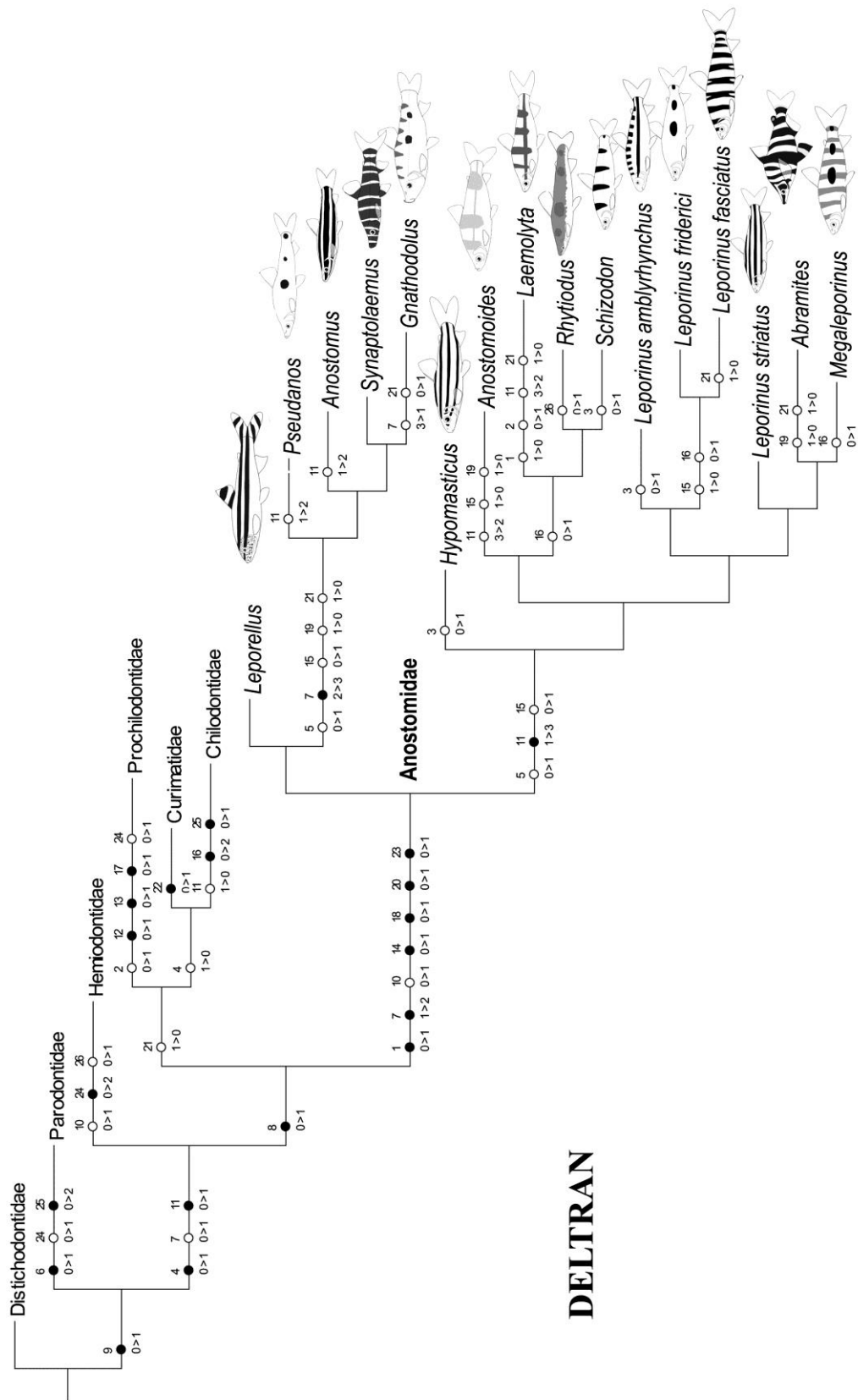
12. *AM, pars malaris*, local de origem: (0) hiomandibular e pré-opérculo (Figs. 7-12), (1) pré-opérculo. Não-ambíguo.
13. Diferenciação dos tendões mandibular, Meckeliano e da aponeurose intersegmentar: (0) presente (Fig. 13), (1) ausente (Datovo & Castro, 2012: fig. 15). Não-ambíguo.
14. Tendão mandibular, tamanho da porção anterior: (0) reduzido, distintamente menor do que a porção posterior (Fig. 13b,c), (1) relativamente grande, de tamanho similar em toda a extensão (Fig. 13a,d,e). Não-ambíguo.
15. *AM, pars malaris*, subdivisão: (0) ausente, (1) presente (Fig. 13a). Ambíguo.
16. *AM, pars stegalis*, local de origem: (0) metapterigóide, (1) metapterigóide e hiomandibular (Fig. 9, Fig. 10 – *Leporinus friderici*, *L. fasciatus*), (2) metapterigóide e quadrado (Figs. 7, 8, 10-12, exceto Fig. 10 – *Leporinus friderici*, *L. fasciatus*). Não-ambíguo.
17. *AM, pars stegalis*, inserção: (0) via tendão Meckeliano (Fig. 13), (1) diretamente no dentário (Datovo & Castro, 2012: fig. 15). Não-ambíguo.
18. Relação entre tendões mandibular e Meckeliano: (0) tendões unidos, pelo menos posteriormente (Fig. 13b,c), (1) tendões completamente separados (Fig. 13a,d,e). Não-ambíguo.
19. *AM*, diferenciação das seções *pars stegalis* e *pars malaris*: (0) ausente (Fig. 8 – *Anostomoides*, Fig. 10 – *Abramites*), (1) presente (Fig. 11). Não-ambíguo.
20. *Intermandibularis*, posição em relação à inserção do *AM*: (0) anterior (Fig. 13b,c), (1) ventral (Fig. 13a,d,e). Não-ambíguo.
21. *Adductor arcus palatini*, limite anterior da origem: (0) meio do paresfenóide (Fig. 6 – *Apareiodon*, *Hemiodus*), (1) limite anterior do paresfenóide (Fig. 6 – *Cyphocharax*, Figs. 7-12, exceto Fig. 7 – *Gnathodolus*). Não-ambíguo.

22. *Adductor arcus palatini*, limite anterior da inserção: (0) endopterigóide (Fig. 12b), (1) palatino. Não-ambíguo.
23. *Levator arcus palatini*, expansão anterior com origem no frontal: (0) ausente (Fig. 15b), (1) presente (Fig. 15a). Não-ambíguo.
24. *Levator arcus palatini*, inserção: (0) hiomandibular (Figs. 7-12, Fig. 6 – *Cyphocharax*), (1) hiomandibular e pré-opérculo (Fig. 6 – *Apareiodon*), (2) hiomandibular e metapterigóide (Fig. 6 – *Hemiodus*). Não-ambíguo.
25. *Dilatator operculi*, origem: (0) esfenótico, pterótico e frontal (Figs. 6-12, exceto Fig. 6 – *Apareiodon*), (1) esfenótico e pterótico (Datovo & Castro, 2012: fig. 16), (2) esfenótico (Fig. 6 – *Apareiodon*). Não-ambíguo.
26. *Dilatator operculi*, extensão anterior: (0) não alcança o meio da órbita (Figs. 6-12, exceto Fig. 6 – *Hemiodus*, Fig. 9 – *Rhytiodus*), (1) alcança o meio da órbita (Fig. 6 – *Hemiodus*, Fig. 9 – *Rhytiodus*). Não-ambíguo.

As árvores filogenéticas construídas manualmente seguindo a topologia obtida por Mirande (2018) com os caracteres plotados estão apresentadas nas Figuras 16 e 17, cada uma delas com uma otimização de caracteres diferentes (ACCTRAN e DELTRAN).



**Figura 16.** Árvore filogenética das espécies estudadas, com as mudanças de estado de caracteres indicadas em cada ramo, sendo os caracteres homoplásticos indicados por símbolos brancos e os não homoplásticos por símbolos pretos. Nesta árvore os caracteres foram otimizados através do método ACCTRAN.



**Figura 17.** Árvore filogenética das espécies estudadas, com as mudanças de estado de caracteres indicadas em cada ramo, sendo os caracteres homoplásticos indicados por símbolos brancos e os não homoplásticos por símbolos pretos. Nesta árvore os caracteres foram otimizados através do método DELTRAN.

A família Anostomidae é um grupo monofilético corroborado por diversas sinapomorfias incluindo: quatro dentes grandes inseridos em cavidades no pré-maxilar e dentário, processo ascendente do pré-maxilar relativamente grande e triangular, canal sensorial mandibular do dentário curto (não alcançando a metade anterior da mandíbula), e ligamento entre o ectopterigóide e etmóide lateral (Sidlauskas & Vari, 2008). No presente estudo, alguns caracteres foram considerados como sinapomórficos para Anostomidae e integram a lista apresentada acima. São eles: 1. *pars coronalis* do AM ausente (caráter 1), 2. *pars rictalis* do AM losangular ou triangular (caráter 7), 3. tendão mandibular relativamente grande ao longo de toda sua extensão (caráter 14), 4. tendões Meckeliano e mandibular completamente separados (caráter 18), 5. inserção do *intermandibularis* no dentário ventral à origem do AM (caráter 20), 6. *levator arcus palatini* com subseção com origem na cavidade da órbita.

Vari (1983) havia proposto cinco caracteres miológicos que suportam Anostomidae: 1. *levator arcus palatini* com expansão na cavidade da órbita, 2. *pars endorictalis* subdividido, 3. *pars malaris* com origem no hiomandibular e metapterigóide, 4. *pars malaris* e *pars stegalis* com expansão que resulta em contato direto dorsalmente ao tendão mandibular, e 5. musculatura ausente no *segmentum mandibularis*. O caráter 1 foi confirmado como sinapomorfia de Anostomidae e está presente em todas as espécies examinadas aqui (caráter 23). O caráter 2 (equivalente ao caráter 11) mostrou-se mais diverso do que anteriormente descrito (ver descrição da *pars rictalis*). Duas divisões na *pars endorictalis* foram encontradas em outras famílias além de Anostomidae (incluindo Curimatidae e Hemiodontidae). Por outro lado, a maior parte dos anostomídeos estudados possuem mais do que duas divisões na *pars endorictalis*. Este caráter serve de suporte para *Pseudanos* e *Anostomus* (que possuem três divisões na *pars endorictalis*), e para o clado Anostomidae exceto

Anostominae e *Leporellus*, que possuem cinco divisões na *pars endorictalis*.

Alguns caracteres miológicos também serviram de suporte para a relação de alguns grupos de gêneros dentro de Anostomidae. O monofiletismo de Anostominae, por exemplo, foi suportado por uma característica exclusiva, o formato triangular da *pars rictalis*. O monofiletismo do clado que inclui todos os anostomídeos, exceto Anostominae e *Leporellus*, foi suportado pela presença de cinco divisões na *pars endorictalis*.

Sidlauskas & Vari (2008) levantaram algumas características osteológicas compartilhadas por táxons que possuem a boca voltada para cima (como Anostominae e *Laemolyta*), incluindo, por exemplo, o pré-maxilar orientado horizontalmente com os dentes voltados para frente (Sidlauskas & Vari, 2008: 206). Estas características são consideradas como homoplásticas tendo em vista o resultado das filogenias mais recentes baseadas em dados moleculares. É interessante notar que nenhuma característica homoplástica relacionada à musculatura facial foi encontrada em táxons que possuem boca voltada para cima. De forma similar, nenhuma característica da musculatura facial foi encontrada exclusivamente em táxons com boca voltada para baixo, como *Leporellus*, *Hypomasticus* e *Leporinus amlbyrhynchus*. Esses achados mostram que a musculatura pode ser um indício de que essa morfologia dos ossos das maxilas evoluiu independentemente nestes casos, corroborando a hipótese filogenética baseada em dados moleculares.

Os anostomídeos apresentaram um número relativamente grande de modificações na musculatura facial, conforme aqui demonstrado. Foram propostos 26 caracteres no presente estudo, cujo enfoque foi Anostomidae, um grupo com cerca de 150 espécies válidas (Fricke *et al.*, 2019). Trabalhos similares com outros grupos

de peixes, envolvendo a musculatura, levantaram caracteres na mesma proporção obtida neste trabalho. Datovo & Bockmann (2010), por exemplo, propuseram 36 caracteres em seu trabalho com Trichomycteridae, uma família com pouco mais de 300 espécies válidas. Mattox & Toledo Piza (2012) levantaram 26 caracteres miológicos para Characini, um grupo com 79 espécies válidas. Dutra *et al.* (2015) levantaram nove caracteres relacionados à musculatura do pseudotímpano de Gymnotiformes, que abriga cerca de 200 espécies. Deprá (2019), em sua tese não publicada, propôs 30 caracteres referentes à musculatura cefálica em Geophagini, um grupo com pouco mais de 200 espécies válidas. Peixoto & Ohara (2019) propuseram três características miológicas sinapomórficas para Eigenmaniinae. Por outro lado, estudos filogenéticos mais abrangentes geralmente utilizam quase exclusivamente caracteres de morfologia externa e osteologia. Conforme mencionado na Introdução, Mirande (2018) incluiu apenas sete caracteres de miologia entre os 520 caracteres incluídos em sua análise. Isso pode ser entendido porque o estudo de caracteres miológicos demanda técnicas de preparo do material e de dissecação diferentes dos utilizados em estudos osteológicos, que são os mais utilizados. Além disso, a musculatura é mais delicada do que os ossos e isso torna as dissecações mais delicadas e difíceis. Isso mostra a importância de estudos focados em caracteres miológicos.

## CONCLUSÃO

Apesar da carência de estudos focados em miologia para as famílias relacionadas à Anostomidae (*i.e.*, Chilodontidae, Curimatidae e Prochilodontidae), o presente estudo de representantes destas famílias corroborou os achados de estudos prévios (Alexander, 1964; Vari, 1983; Datovo & Castro, 2012), que reconheceram uma diversidade grande de forma e arranjos da musculatura facial de Anostomidae, em comparação às outras famílias. Isso corrobora a hipótese proposta por Sidlauskas (2007, 2008) de que houve uma importante irradiação adaptativa em Anostomidae relacionada principalmente no formato da cabeça e das maxilas.

A família Anostomidae apresenta grande variação na musculatura cefálica facial, especialmente se comparada às famílias proximalmente relacionadas, o que suporta as evidências de que esse grupo tenha sofrido uma importante irradiação adaptativa, principalmente relacionada à mudanças no formato da cabeça e boca.

O monofiletismo da família Anostomidae é corroborado por seis características de musculatura cefálica facial. De forma similar, o monofiletismo de Anostominae é suportado por uma característica miológica e o monofiletismo do clado que inclui os Anostomidae, exceto Anostominae e *Leporellus*, também é suportado por uma característica miológica.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABELHA, M. C. F., AGOSTINHO, A. A., & GOULART, E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. **Acta Scientiarum**. 23:425-434.
- ABRAHÃO, V. P., SHIBATTA, O. A. 2015. Gross morphology of the brain of *Pseudopimelodus bufonius* (Valenciennes, 1840) (Siluriformes: Pseudopimelodidae). **Neotropical Ichthyology**. 13:255-264.
- ALEXANDER, R. M. 1964. Adaptation in the skulls and cranial muscles of South American characinoid fish. **Zoological Journal of the Linnean Society**. 45:169-190.
- ARCE, M. 2015. Mandibular, hyoid and pectoral musculature of thorny catfishes (Siluriformes: Doradidae). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**. 164:229-278.
- ARCILA, D., PETRY, P., ORTÍ, G. 2017. Phylogenetic relationships of the family Tarumaniidae (Characiformes) based on nuclear and mitochondrial data. **Neotropical Ichthyology**. 16:e180016.
- BEMIS, W. E., HILTON, E. J., BROWN, B., ARRINDELL, R., RICHMOND, A. M., LITTLE, C. D., GRANDE, L., FOREY, P. L., NELSON, G. J. 2004. Methods for preparing dry, partially articulated skeletons of Osteichthyans, with notes on making Ridewood dissections of the cranial skeleton. **Copeia**. 3:603-609.
- BETANCUR-R, R., ARCILA, D., VARI, R. P., HUGHES, L. C., OLIVEIRA, C., SABAJ, M. H., ORTÍ, G. 2019. Phylogenomic incongruence, hypothesis testing, and taxonomic sampling: The monophyly of characiform fishes. **Evolution**. 73:329-345.

- BIRINDELLI, J. L. O., BRITSKI, H. A. 2009. New species of the genus *Leporinus* Agassiz (Characiformes: Anostomidae) from the rio Curuá, rio Xingu basin, Serra do Cachimbo, Brazil, with comments on *Leporinus reticulatus*. **Neotropical Ichthyology**. 7:1-9.
- BIRINDELLI, J. L. O., SOUSA, L. M., SABAJ-PÉRES, M. H. 2009. Morphology of the gas bladder in thorny catfishes (Siluriformes: Doradidae). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**. 158:261-296.
- BIRINDELLI, J. L. O., SIDLAUSKAS, B. L. 2018. Preface: How far has Neotropical Ichthyology progressed in twenty years? **Neotropical Ichthyology**. 16:1-8. – doi:10.1590/1982-0224-20180128 <acesso em 24/05/2019>
- CALCAGNOTTO, D., SCHAEFER, S. A., DESALLE, R. 2005. Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 36:135-153.
- CASTRO, R. M. C., VARI, R. P. 2004. Detritivores of the South American family Prochilodontidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): a phylogenetic and revisionary study. **Smithsonian Contributions to Zoology**. 622:1-190.
- DATOVO, A., BOCKMANN, F. A. 2010. Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. **Neotropical Ichthyology**. 8:193-246.
- DATOVO, A., CASTRO, R. M. C. 2012. Anatomy and evolution of the mandibular, hyopalatine, and opercular muscles in characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). **Zoology**. 25285. - doi:10.1016/j.zool.2011.09.008 <acesso em 23/06/2017>

- DATOVO, A., RIZZATO, P. P. 2018. Evolution of the facial musculature in basal ray-finned fishes. **Frontiers in zoology**. 15:40.
- DATOVO A., VARI, R. P. 2013. The Jaw Adductor Muscle Complex in Teleostean Fishes: Evolution, Homologies and Revised Nomenclature (Osteichthyes: Actinopterygii). **PLoS ONE**. 60846. - doi:10.1371/journal.pone.0060846 <acesso em 20/06/2017>
- DEPRÁ, G. 2019. **Relações filogenéticas em Geophagini (Acanthopterygii, Cichlidae), utilizando caracteres miológicos**. Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (NUPELIA), Universidade Estadual de Maringá (UEM), Maringá, Paraná. 181p.
- FERRETTI, C. M. L., ANDRIAN, I. F., TORRENTE, G. 1996. Dieta de duas espécies de *Schizodon* (Characiformes, Anostomidae), na planície de inundação do Alto Paraná e sua relação com aspectos morfológicos. **Boletim do Instituto de Pesca**. 23:171-186.
- FINK, S. V., FINK, W. I. 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). **Zoological Journal of the Linnean Society**. 72:297-353.
- FOWLER, H. W., 1950, Os peixes de água doce do Brasil. **Arquivos de Zoologia - São Paulo**. 6:205-404.
- FRICKE, R., ESCHMEYER, W. N., van der LAAN, R. 2019. **Catalog of Fishes: Genera, Species, References**. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Versão Eletrônica <acesso em 12/05/2019>

- GARAVELLO, J. C. 1979. **Revisão taxonômica do gênero *Leporinus* SPIX, 1829 (Ostariophysi, Anostomidae)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- GARAVELLO, J. C.; REIS, S. F.; STRAUSS, R. E. 1992. Geographic variation in *Leporinus friderici* (Bloch) (Pisces: Ostariophysi: Anostomidae) from the Paraná-Paraguay and Amazon River basins. **Zoologica Scripta**. 21:197-200.
- GARAVELLO, J. C.; BRITSKI, H. A. 2003 Family Anostomidae (Headstanders). 71-84. **CLOFFSCA - Check list of the freshwater fishes of South and Central America**. Edipucrs. 729p.
- GÉRY, J. 1977. **Characoids of the World**. Neptune City, New Jersey, T.F.H. Publications, 672p.
- GOULDING, M. 1980. **Man and fisheries on an Amazonian frontier**. W. Junk Publishers, The Hague. 137p.
- GOULDING, M., CARVALHO, M. L., FERREIRA, E. G. 1988. **Rio Negro, rich life in poor water. Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities**. SPB Academic Publishing, The Hague. 200p.
- GOSLINE, W. A. 1989. Two patterns of differentiation in the jaw musculature of teleostean fishes. **Journal of Zoology**. 218:649-661.
- HERTWIG, S. T. 2008. Phylogeny of the Cyprinodontiformes (Teleostei, Atherinomorpha): the contribution of cranial softtissue characters. **Zoologica Scripta**. 37:141-174.

- HOWES, G. J. 1976. The cranial musculature and taxonomy of characoid fishes of the tribes Cynodontini and Characini. **Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology Series**. 29:203-248.
- LOWE MCCONNEL, R. 1999. **Estudos ecológicos em comunidades de peixes tropicais**. Edusp. São Paulo. 536p.
- MACHADO-EVANGELISTA, M., ESGUÍCERO, A. L. H., ARCIFA, M. S., PEREIRA, T. N. A. 2015. Diet and ecomorphology of *Leporinus reticulatus* (Characiformes: Anostomidae) from the upper Rio Juruena, MT, Brazil: Ontogenetic shifts related to the feeding ecology. **Acta Amazonica**. 45:383-392.
- MADDISON, W. P., MADDISON, D. R. 2017. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.2.** <http://mesquiteproject.org> <acesso em 14/08/2017>
- MALABARBA, L. R. 1998. Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). In: MALABARBA, L. R., REIS, R. E., VARI, R. P., LUCENA, Z. M. S., LUCENA, C. A. S. (eds.) **Phylogeny and classification of neotropical fishes**. Porto Alegre, RS: EDIPUCRS, 193-233.
- MATTOX, G. M. T., TOLEDO-PIZA, M. 2012. Phylogenetic study of the Characinae (Characiformes, Characidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**. 165: 809-915.
- MAZZONI, R., MORAES, M., REZENDE, C. F., MIRANDA, J. C. 2010. Alimentação e padrões ecomorfológicos das espécies de peixes de riacho do alto rio Tocantins, Goiás, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia**. 100:162-168.

- MELO, B. F. 2015. **Relações filogenéticas na superfamília Anostomoidea (Ostariophysi: Characiformes)**. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Campus de Botucatu, Botucatu.
- MELO, C. E. de, & RÖPKE, C. P. 2004. Feeding and distribution of piaus (Pisces, Anostomidae) in the Planície do Bananal, Mato Grosso, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**. 21:51-56.
- MIRANDE, J. M. 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. **Neotropical Ichthyology**. 8:385-568.
- MIRANDE, J. M. 2018. Morphology, molecules and the phylogeny of Characidae (Teleostei, Characiformes). **Cladistics**. 35:282-300.
- MYERS, G. S. 1950. Studies on South American freshwater fishes. II. The genera of anostomine characids. **Stanford Ichthyological Bulletin**. 3:184-198.
- NIXON, K. C. 1999-2002. **Winclada, Version 1.0000**. Published by the autor. Ithaca. New York.
- NORTHCUTT, R. G., HOLMES, P. H., ALBERT, J. S. 2000. Distribution and innervation of lateral line organs in the channel catfish. **Journal of Comparative Neurology**. 421:570-592. doi:10.1002/(SICI)1096-9861(20000612)421:4<570::AID-CNE7>3.0.CO;2-6 <acesso em 14/07/2017>
- OLIVEIRA, C., AVELINO, G. S., ABE, K. T., MARIGUELA, T. C., BENINE, R. C., ORTÍ, G., VARI, R. P., CASTRO, R. M. C. 2011. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. **BMC Evolutionary Biology**. 275:1-25.

- ORTÍ, G., MEYER, A. 1997. The radiation of characiform fishes and the limits of resolution of mitochondrial ribosomal DNA sequences. **Systematic Biology**. 46:75-100.
- PEIXOTO, L. A. W.; OHARA, W. M. 2019. A new species of *Eigenmannia* Jordan & Everman (Gymnotiformes: Sternopygidae) from rio Tapajós, Brazil, with discussion on its species group and the myology within *Eigenmannia*. **Plos One**. 14:e0220287.
- DE PINNA, M. C. C., ZUANON, J., RAPP PY-DANIEL, L., PETRY, P. 2017. A new family of neotropical freshwater fishes from deep fossorial Amazonian habitat, with a reappraisal of morphological characiform phylogeny (Teleostei: Ostariophysi). **Zoological Journal of the Linnean Society**. 182 (1):76-106.
- RAMIREZ, J. L. M. 2015. **Filogenia Molecular dos Anostomidae e Filogeografia das Espécies com Cromossomos Sexuais ZZ/ZW do gênero *Leporinus***. Tese de Doutorado. Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos (UFSC), São Carlos.
- RAMIREZ, J. L., GALETTI JR., P. M. 2015. DNA Barcode and evolutionary relationship within *Laemolyta* Cope 1872 (Characiformes: Anostomidae) through molecular analysis. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 93:77-82.
- RAMIREZ, J. L., CARVALHO-COSTA, L. F., VENERE, P. C., CARVALHO, D. C., TROY, W. P., GALETTI JR., P. M. 2016. Testing monophyly of the freshwater fish *Leporinus* (Characiformes, Anostomidae) through molecular analysis. **Journal of Fish Biology**. - doi:10.1111/jfb.12906 <acesso em 01/07/2017>

- RAMIREZ, J. L., BIRINDELLI, J. L. O., GALETTI JR., P. M. 2017. A new genus of Anostomidae (Ostariophysi: Characiformes): diversity, phylogeny and biogeography based on cytogenetic, molecular and morphological data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 107:308-323.
- REIS, R. E., KULLANDER, S. O., FERRARIS JR., C. J. 2003. **CheckList of the fresh wáter Fishes of South and Central American**. Edipucrs, Porto Alegre. 742p.
- REIS, R. E., ALBERT, J. S., DI DARIO, F., MINCARONE, M. M. M., PETRY, P. L., ROCHA, L. R. 2016. Fish biodiversity and conservation in South America. **Journal of Fish Biology**. 89, 12-47. doi: 10.1111/jfb.13016 <acesso em 24/05/2019>
- SABAJ PÉREZ, M. H. 2009. Photographic atlas of the fishes of the Guiana Shield. **Bulletin of the Biological Society of Washington**. 17:53-59.
- SANTOS, G. M. 1982. Caracterização, hábitos alimentares e reprodutivos de quatro espécies de aracus e considerações ecológicas sobre o grupo no lago Janauacá-AM (Osteichthyes, Characoidei, Anostomidae). **Acta Amazonica**. 12:713-739.
- SANTOS, G. M., ROSA, P. S. 1998. Alimentação de *Anostomus ternetzi* e *Synaptolaemus cingulatus*, duas espécies de peixes amazônicos com boca superior. **Revista Brasileira de Biologia**. 58:255-262.
- SERENO, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**. 23:565-587.
- SIDLAUSKAS, B. L. 2007. Testing for unequal rates of morphological diversification in the absence of a detailed phylogeny: a case study from Characiform fishes. **Evolution**. 61:299-316.

- SIDLAUSKAS, B.L. 2008. Continuous and arrested morphological diversification in sister clades of Characiform fishes: a phylomorphospace approach. **Evolution**. 62:3135-3156.
- SIDLAUSKAS, B.L. VARI, R.P. 2008. Phylogenetic relationships within the South American fish family Anostomidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes). **Zoological Journal of the Linnean Society**.154:70–210.
- SILVA-SANTOS, R.; RAMIREZ, J. L.; GALETTI JR., P. M.; FREITAS, P. D. 2018. Molecular evidence of a hidden complex scenario in *Leporinus* cf. *friderici*. **Frontiers in Genetics**. 9: 1-9.
- SPRINGER, V. G., JOHNSON, G. D. 2004. Study of the dorsal gill-archmusculature of teleostome fishes, with special reference to the Actinopterygii. **Bulletin of the Biological Society of Washington**. 11:1-260.
- STIASSNY, M. L. J. 1990. Notes on the anatomy and relationships of the bedotiid fishes of Madagascar, with a taxonomic revision of the genus *Rheocles* (Atherinomorpha: Bedotiidae). **American Museum Novitates**. 3079:1-33.
- TAYLOR, W. R., van DYKE, G. C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium**. 9:107-119.
- VAN DER SLEEN, P. ALBERT, J. S. 2018. Field Guide to the fishes of the Amazon, Orinoco & Guianas. **New Jersey: Princeton University Press**. 464p.
- VARI, R. P. 1979. Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). **Bulletin of the British Museum (Natural History)**. 36:261-344.

- VARI, R. P. 1983. Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae and Chilodontidae (Pisces: Characiformes). **Smithsonian Contributions to Zoology**. 378:1-60.
- VARI, R. P. 1989. A phylogenetic study of the Neotropical characiform family Curimatidae (Pisces: Ostariophysi). **Smithsonian Contributions to Zoology**. 471:1-71.
- WEITZMAN, S. H. 1962. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. **Stanford Ichthyological Bulletin**. 8:1-77.
- WINTERBOTTOM, R. 1974a. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**. 125:225-317.
- WINTERBOTTOM, R. 1974b. The familial phylogeny of the Tetraodontiformes (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative myology. **Smithsonian Contributions to Zoology**. 155:1-201.
- WINTERBOTTOM, R. 1980. Systematics, osteology and phylogenetic relationships of fishes of the Ostariophysan subfamily Anostominae (Characoidei, Anostomidae). **Royal Ontario Museu, Life Sciences Contribution**. 123.
- WINTERBOTTOM, R. 1993. Myological evidence for the phylogeny of recent genera of surgeonfishes (Percomorpha: Acanthuridae), with comments on the Acanthuroidei. **Copeia**. 1:21-39.
- YABE, M. 1985. Comparative osteology and myology of the superfamily Cottoidea (Pisces: Scorpaeniformes) and its phylogenetic classification. **Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University**. 32:1-130.

ZARDO, É. L., BEHR, E. R. 2018. Distribuição e alimentação de peixes da família Anostomidae no Rio Ibicuí, Rio Grande do Sul, Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca**. 42:156-166.