



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

VITOR PIMENTA ABRAHÃO

**ANATOMIA COMPARADA DO SISTEMA NERVOSO
CENTRAL E FILOGENIA DA FAMÍLIA
PSEUDOPIMELODIDAE (OSTARIOPHYSI: SILURIFORMES)**

Londrina
2013



VITOR PIMENTA ABRAHÃO

**ANATOMIA COMPARADA DO SISTEMA NERVOSO
CENTRAL E FILOGENIA DA FAMÍLIA
PSEUDOPIMELODIDAE (OSTARIOPHYSI: SILURIFORMES)**

Londrina
2013

VITOR PIMENTA ABRAHÃO

**ANATOMIA COMPARADA DO SISTEMA NERVOSO CENTRAL E
FILOGENIA DA FAMÍLIA PSEUDOPIMELODIDAE (OSTARIOPHYSI:
SILURIFORMES)**

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

Orientador: Prof. Dr. Oscar Akio Shibatta.

Londrina
2013

**Catálogo elaborado pela Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central da
Universidade Estadual de Londrina.**

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)

A159a Abrahão, Vitor Pimenta.

Anatomia comparada do sistema nervoso central e filogenia da família Pseudopimelodidae (Ostariophysi: Siluriformes) / Vitor Pimenta Abrahão. – Londrina, 2013.
69 f.: il.

Orientador: Oscar Akio Shibatta.

Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2013.

Inclui bibliografia.

1. Peixe de água doce – Sistema nervoso – Anatomia – Teses. 2. Peixe – Filogenia – Teses. 3. Pseudopimelodidae – Teses. 4. Bagre (Peixe) – Teses. 5. Anatomia comparada – Teses. I. Shibatta, Oscar Akio. II. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. III. Título.

CDU 597.554.4

VITOR PIMENTA ABRAHÃO

**ANATOMIA COMPARADA DO SISTEMA NERVOSO CENTRAL E
FILOGENIA DA FAMÍLIA PSEUDOPIMELODIDAE (OSTARIOPHYSI:
SILURIFORMES)**

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. Dr. Oscar Akio Shibatta
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Prof. Dr. José Luís Oliván Birindelli
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Prof. Dr. Marcelo Ribeiro de Britto
Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ

Prof^a. Dr^a. Ângela Teresa Silva Souza
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Prof^a. Dr^a. Silvia Ponzoni
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Londrina, 08 de março de 2013.



*À minha família, meus amigos e para Natália,
por tudo de que realmente se vale a vida!*

AGRADECIMENTOS

As primeiras impressões de uma dissertação se fazem sozinhas, com muitas ideias perdidas e receios sobre um novo universo. Mas esse processo, com o passar do tempo, passa a ser compartilhado com um número crescente de pessoas. E é a essas pessoas a quem devo todos os agradecimentos de minha dissertação. Afinal, o que realmente importa está escondido atrás de todos os adereços que colocamos à nossa frente.

Toda construção possui alicerces que a sustentam, os passos para uma boa construção com certeza envolvem tempo e paciência. Não poderia deixar de agradecer minha família por toda dedicação, apoio e amor, os quais fizeram parte integral durante a construção dessa dissertação. Nada se valeria sem o carinho de meus pais Gilmar e Mônica, de minha irmã Camila, de meus avós Antônio, Clara e Zélia, de Elisabeth e de toda minha família. Um agradecimento em especial se faz necessário a Natália, por todo amor e carinho dispensado durante muitos momentos. Agradeço imensamente aos meus irmãos Fábio, Vitor e Artur de Ribeirão Preto que sempre se fizeram presentes apesar da distância. E finalmente aos meus grandes amigos Rafael, André, Bruno, Rafaela, Christof, Fábio, André e Adriano de Londrina, que estiveram presentes durante minha formação e com certeza contribuíram muito para todo esse processo.

Agradeço ao meu orientador Oscar Akio Shibatta por toda confiança e auxílio que sempre me nortearam. Parafraseando Paulo Freire, “Ensinar não é transferir conhecimento, mas criar as possibilidades para a sua própria produção ou a sua construção”. Não posso deixar de agradecer à Silvia Ponzoni por todo apoio, discussões e carinho que fizeram de todo esse processo mais engrandecedor para mim. Ainda devo muitos agradecimentos pelas pessoas do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina que fizeram parte de tudo isso, ao Mário, Edson, Cido, Lenice, Fernando, Lídia, Diego, Alexandro, Alexander e Ana Cecília.

Meus sinceros agradecimentos aos curadores e gerentes de coleções, Mário de Pinna e Osvaldo Oyakawa do Museu de Zoologia da USP, Cláudio Oliveira da Universidade Júlio de Mesquita Filho-UNESP-Botucatu, Marcelo Britto do Museu Nacional – UFRJ, Lúcia PyDaniel do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Ângela Zanata da Universidade Federal da Bahia, Vinícius Bertaco da Fundação Zoobotânica, Pablo Lehmann da Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Carlos Lucena da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Francisco Provenzano da Universidad Central de Venezuela e Flávio Bockmann do Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto – USP. Agradeço ainda a Diogo Vanzin e Lucas Nalin, além de William Ohara, pela doação de exemplares de *Ictalurus punctatus* e *Phreatobius sanguijuela*, respectivamente. E por último e não menos importante a Orlando Moreira Filho da Universidade Federal de São Carlos, Yoshimi Sato e Mauro Caetano Filho pelos esforços na busca de doações de exemplares.

Não poderia deixar de agradecer ao José Birindelli pela grande contribuição e discussões sobre esse trabalho, Marcelo Rocha pela ajuda nas análises, e em especial a Fabio Pupo pelo engrandecimento das discussões e ensinamentos singulares.

Finalmente agradeço a Universidade Estadual de Londrina por todo o processo de formação a que fui submetido, a CNPq e Fundação Araucária, por todo apoio financeiro e a CAPES pela bolsa concedida.

ABRAHÃO, V. P. **Anatomia comparada do sistema nervoso central e filogenia da família Pseudopimelodidae (Ostariophysi: Siluriformes)** 2013. 69 f Dissertação de Mestrado (Ciências Biológicas). Universidade Estadual de Londrina.

RESUMO

Neste trabalho foi realizado um estudo comparativo da morfologia externa do sistema nervoso central (SNC) das espécies da família Pseudopimelodidae. A importância dos estudos do SNC dos Siluriformes neotropicais torna-se evidente frente à grande diversidade morfológica das espécies reconhecidas atualmente. Os encéfalos dos peixes examinados foram dissecados, e após a secção dos nervos cranianos e da medula espinhal, retirados da cabeça para posterior morfometria de suas principais subdivisões. Com isso, descrevemos detalhadamente a morfologia externa do SNC de *Pseudopimelodus bufonius*, que pertence ao gênero tipo da família Pseudopimelodidae, e o comparamos com *P. charus* e *P. mangurus*. Além disso, o posicionamento filogenético dos gêneros dessa família foi estudado por meio de 41 caracteres obtidos da morfologia externa do SNC de 28 táxons terminais, incluindo as espécies do grupo externo. Um cladograma de consenso estrito foi obtido a partir de duas árvores mais parcimoniosas. Essa árvore apresentou 99 passos, com índices de consistência e retenção de 0,62 e 0,85, respectivamente. Pudemos notar alguns padrões na forma, posição e tamanho das subdivisões do SNC para todas as espécies. Foram feitas comparações intraespecíficas de acordo com o tamanho relativo e forma das principais subdivisões do SNC. Com as análises filogenéticas, Heptapteridae é a família que se manteve como grupo irmão do clado composto por (*Phreatobius sanguijuela* (Pimelodidae, Pseudopimelodidae)). As relações filogenéticas entre os gêneros de Pseudopimelodidae também foram estudadas e o grupo contendo (*Pseudopimelodus* aff. *pulcher* (*Cruciglanis*, *Pseudopimelodus*)) foi considerado irmão do grupo contendo (*Lophiosilurus* (*Cephalosilurus* (*Batrochoglanis*, *Microglanis*))). Ainda propomos algumas sinapomorfias do grupo de espécies *Pseudopimelodus* aff. *pulcher*, as quais reforçam sua monofilia dentro da família. As hipóteses propostas no presente estudo coincidem com as de algumas análises recentemente realizadas. A relação da família Pseudopimelodidae de maior proximidade com Pimelodidae, assim como este clado tendo mais proximidade com *Phreatobius* e Heptapteridae como grupo irmão de todas as famílias, corrobora as mais recentes pesquisas, que utilizam dados de caracteres morfológicos e de genética molecular.

Palavras-chave: Sistemática. Filogenia. Encéfalos. Bagres. Água doce.

ABRAHÃO, V. P. **Comparative anatomy of central nervous system and phylogeny of family Pseudopimelodidae (Ostariophysi: Siluriformes)** 2013 69 p Dissertation (Biological Sciences). Universidade Estadual de Londrina.

ABSTRACT

Comparative study of the gross morphology of central nervous system (CNS) among species of the family Pseudopimelodidae was made. Improvements studies of CNS of neotropical Siluriformes becomes evident due to the high morphological diversity of species currently recognized. After section of the cranial nerves and spinal cord, the brains were removed and major subdivisions were measured. Gross morphology of CNS of *Pseudopimelodus bufonius*, which belongs to genre type of family Pseudopimelodidae, was described and compared with congeners. Furthermore, the phylogenetic position of all genera of family was studied by 41 characters obtained from gross morphology of CNS. Twenty-eight taxa including out group species were analyzed. From two most parcimonious tree a strict consensus cladogram was obtained. These trees had 99 steps and consistency and retention indices of 0.62 and 0.85, respectively. In all examined species patterns in shape, position and size of major subdivisions of CNS were found and compared. Family Heptapteridae is sister group of clade comprising (Phreatobius Sanguiuella (Pimelodidae, Pseudopimelodidae)). Group comprising (Pseudopimelodus aff. Pulcher (Cruciglanis, Pseudopimelodus)) was considered sister group of clade comprising (Lophiosilurus (Cephalosilurus (Batrochoglanis, Microglanis))). Monofily of *Pseudopimelodus* aff *pulcher* species-group by some synapomorphies were proposed. The hypotheses showed in this study are consistent with the analysis of some recently performed where greater proximity among Pseudopimelodidae and Pimelodidae was proposed. Furthermore, *Phreatobius sanguiuella* located as sister group of this clade. Family Heptapteridae was proposed as sister group of all groups which supports the latest research using morphological and molecular datas.

Keywords: Neuroanatomy. Systematics. Phylogeny. Catfish. Freshwater

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

- Tabela 1 -** Morfometria do SNC das espécies do gênero *Pseudopimelodus*. CT do encéfalo em milímetros, outros dados em porcentagens do CT do encéfalo. Dp: desvio-padrão; cv: coeficiente de variação; min: mínimo; máx: máximo..... 13
- Tabela 2 -** Intervalo de confiança dos dados morfométricos das regiões do sistema nervoso central de *Pseudopimelodus bufonius* e *Pseudopimelodus mangurus* obtidos através pelo teste t..... 17

Capítulo 2

- Tabela 1 -** Morfometria dos encéfalos das espécies examinadas. CT em mm. Demais medidas em proporção ao CT. Valores apresentados como médias nas espécies com mais de um exemplar analisado 32
- Tabela 2 -** Matriz de caracteres das espécies da família Pseudopimelodidae e grupo externo examinados 68 e 69

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

- Figura 1 -** Sistema nervoso central em vista dorsal, lateral e ventral de *Pseudopimelodus bufonius* MZUEL 5744. Ch quiasma óptico; cocb: corpo cerebelar; eg: eminência granular; lih: lobo inferior hipotálamo; hyp: hipófise; lobVII: lobo facial; lobX: lobo vagal; mo: medula oblonga; NV: nervo trigêmeo; NVII: nervo facial; NVIII: nervo octavolateral; NIX: nervo glossofaríngeo; NX: nervo vagal; sv: saco vasculoso; trc: tronco cerebral; telen: telencéfalo; tect: teto óptico; tol: trato olfatório 11
- Figura 2 -** Sistema nervoso central em vista dorsal: A) *Pseudopimelodus bufonius* MZUEL 5744, 118,17 mm; B) *Pseudopimelodus charus* MZUEL 6488, 123,67 mm; C) *Pseudopimelodus mangurus* MZUEL2795,175,68mm..... 14
- Figura 3 -** Sistema nervoso central em vista lateral: A) *Pseudopimelodus bufonius* MZUEL 5744, 118,17 mm; B) *Pseudopimelodus charus* MZUEL 6488, 123,67 mm; C) *Pseudopimelodus mangurus* MZUEL2795,175,68mm..... 15
- Figura 4 -** Sistema nervoso central em vista ventral: A) *Pseudopimelodus bufonius* MZUEL 5744, 118,17 mm; B) *Pseudopimelodus charus* MZUEL 6488, 123,67 mm; C) *Pseudopimelodus mangurus* MZUEL2795,175,68mm..... 20

Capítulo 2

- Figura 1 -** Formas geométricas utilizadas para nominar alguns caracteres 29
- Figura 2 -** Sistema nervoso central, de cima para baixo, em vista dorsal, lateral e ventral de *Pseudopiemlodus bufonius*, MZUEL 5744. Ch: quiasma óptico; cocb: corpo cerebelar; eg: eminência granular; lih: lobo inferior hipotálamo; hyp: hipófise; lobVII: lobo facial; lobX: lobo vagal; mo: medula oblonga; NV: nervo trigêmeo; NVII: nervo facial; NVIII: nervo octavolateral; NIX: nervo glossofaríngeo; NX: nervo vagal; sv: saco vasculoso; trc: tronco cerebral; telen: telencéfalo; tect: teto óptico; tol: trato olfatório..... 35

- Figura 3 -** Vista dorsal do SNC das espécies da família Pseudopimelodidae. A) *Batrochoglanis raninus*, MZUEL 6035, CP 76,73mm; B) *Cruciglanis pacifici*, MCP sem número, CP 142,45 mm; C) *Pseudopimelodus bufonius*, MZUEL 5744, CP 118,17mm; D) *Cephalosilurus fowleri*, MZUEL 6040, CP 275,01mm; E) *Microglanis secundus*, MZUEL INPA 5730, CP 22,85mm; F) *Pseudopimelodus aff pulcher*, TO MZUEL 6039, CP 48,26mm..... 36
- Figura 4 -** Vista dorsal do SNC das espécies das famílias Heptapteridae e Pimelodidae. A) *Heptapterus mustelinus*, MZUEL 6487, CP 55,73mm; B) *Phreatobius sanguijuella*, MZUEL 6486, CP 38,98mm; C) *Rhamdia quelen*, MZUEL 6036, CP 187,45mm; D) *Pimelodus maculatus*, MZUEL 1343, CP 181,67mm; E) *Steindachneridion parahybae*, MZUEL 5231, CP 262,41mm; F) *Zungaro zungaro*, MZUEL 6044, CP 158,75mm..... 38
- Figura 5 -** Vista lateral do SNC das espécies da família Pseudopimelodidae. A) *Batrochoglanis raninus*, MZUEL 6035, CP 76,73mm; B) *Cruciglanis pacifici*, MCP sem número, CP 142,45 mm; C) *Cephalosilurus fowleri*, MZUEL 6040, CP 275,01mm; D) *Pseudopimelodus bufonius*, MZUEL 5744, CP 118,17mm..... 40
- Figura 6 -** Vista lateral do SNC das espécies das famílias Heptapteridae e Pimelodidae. A) *Heptapterus mustelinus*, MZUEL 6487, CP 55,73mm; B) *Rhamdia quelen*, MZUEL 6036, CP 187,45mm; C) *Pimelodus maculatus*, MZUEL 1343, CP 181,67mm; D) *Steindachneridion parahybae*, MZUEL 5231, CP 262,41mm; E) *Zungaro zungaro*, MZUEL 6044, CP 158,75mm..... 42
- Figura 7 -** Vista ventral do SNC das espécies da família Pseudopimelodidae. A) *Batrochoglanis raninus*, MZUEL 6035, CP 76,73mm; B) *Cruciglanis pacifici*, MCP sem número, CP 142,45 mm; C) *Pseudopimelodus bufonius*, MZUEL 5744, CP 118,17mm; D) *Cephalosilurus fowleri* MZUEL 6040, CP 275,01mm; E) *Pseudopimelodus aff pulcher*, TO MZUEL 6039, CP 48,26mm..... 43
- Figura 8 -** Vista ventral do SNC das espécies das famílias Heptapteridae e Pimelodidae. A) *Heptapterus mustelinus*, MZUEL 6487, CP 55,73mm; B) *Phreatobius sanguijuella*, MZUEL 6486, CP

38,98mm; C) *Rhamdia quelen*, MZUEL 6036, CP 187,45mm; D)
Pimelodus maculatus, MZUEL 1343, CP 181,67mm; E)
Steindachneridion parahybae, MZUEL 5231, CP 262,41mm; F)
Zungaro zungaro, MZUEL 6044, CP 158,75mm..... 44

Figura 9 -

Filogenia da família Pseudopimelodidae e grupo externo. Árvore
de consenso estrito entre quatro árvores mais parcimoniosas obtidas
pelo software TNT 51

Sumário

Introdução.....	1
Referências Bibliográficas.....	4
Capítulo 1	6
Capítulo 2	25
Apêndice.....	67

Introdução

A curiosidade humana que levou a buscar conhecimento acerca do sistema nervoso central remonta a épocas antigas, desde os egípcios há 3000 AC, que se preocupavam em remover maus espíritos, abrindo os crânios das pessoas com retardo mental ou por algum tipo de deficiência após traumas consequentes de conflitos (Finger, 2000).

Somente por volta de 500 anos AC alguns pensadores começaram a atribuir as sensações ao cérebro, e estas discussões ficaram cada vez mais aguçadas quando as ideias de Hipócrates (460 – 370 AC) e Aristóteles (470 – 322 AC), a partir de dissecações em animais, colocaram em xeque teorias acerca do funcionamento do cérebro e suas respectivas ações no corpo humano (Finger, 1994; Finger, 2000; Striedter, 2005). Apesar de todas essas discussões, somente durante a era Helenística, nos tempos de Alexandre, o Grande (356 – 323 AC) as dissecações em humanos tiveram início, uma vez que era legislativamente proibido e contrário às regras morais anteriores a este tempo. As dissecações tiveram avanços acerca da morfologia e das funções associadas ao cérebro, onde se pode citar Galeno (130 AD) que produziu uma imensa quantidade de bibliografia a respeito do cérebro e suas funções a partir de dissecações realizadas em diversos tipos de trabalhos (Finger, 2000).

O período da Idade Média, ou período das trevas, por motivos eclesiásticos acarretou severos atrasos no conhecimento sobre diferentes áreas da ciência. Somente no Renascimento há o retorno de investigações e novos entendimentos acerca do cérebro. Leonardo da Vinci (1452 – 1519) dissecou em segredo centenas de cadáveres e realizava experiências com animais, uma vez que nessa época o clero proibia alguns tipos de ciência que poderiam levar a possíveis quebras de paradigmas (Finger, 1994; Marshal e Magoun, 1998; Finger, 2000).

Em 1859, com a publicação da teoria da seleção natural de Darwin, as discussões envolvendo evolução, e principalmente a origem do homem tomaram grandes dimensões. Debates calorosos entre Owen e Huxley sobre a posição do homem em relação aos macacos e outros organismos menos derivados, dividindo opiniões na época. Seria os homens um produto final, localizados no degrau mais alto da Scala Naturae, ou apenas seres que compartilhavam ancestrais comuns com os primatas não humanos? Com isso, diversos estudos anatômicos sobre as características do SNC embarcaram as discussões, acarretando em importantes mudanças no pensamento da época (Striedter, 2005).

Com o passar dos anos e com a evolução de novas técnicas de citoarquitetura, a anatomia comparada relacionada ao SNC atingiu grandes repercussões. Ludwig Edinger (1855 – 1918) escreveu um livro texto de muita influência onde comparava a citoarquitetura, a partir dos peixes cartilaginosos, aos quais classificou como “possuidores de cérebro com menor tamanho e pobremente diferenciado”, colocando-os mais basalmente na escala filogenética dos vertebrados (Edinger, 1904; 1908). Nas décadas de 1950 e 60, novas técnicas hodológicas e histoquímicas possibilitaram novos estudos sobre a evolução do SNC dos peixes (Northcutt, 1981; 1984). Vários pesquisadores contribuíram para o entendimento dos processos evolutivos do SNC dos peixes, evidenciando a grande diversidade de

formas e funções adaptativas, tornando possíveis análises filogenéticas a partir de estruturas relacionadas ao SNC desses organismos (Striedter, 2005).

Análises mais robustas só foram possíveis a partir do desenvolvimento, nos anos 1950 em diante, do método cladístico (Hennig, 1950, 1966). Até os anos 1980 esse método foi totalmente ignorado nos estudos com o sistema nervoso e somente com os trabalhos de Northcutt (1984, 1985) obtiveram-se avanços nos estudos de anatomia comparada do SNC envolvendo a reconstrução da história filogenética, utilizando estes tipos de caracteres informativos.

Embora características do SNC sejam ferramentas importantes para a sistemática dos peixes, estudos que relacionam neuroanatomia com a sistemática filogenética são extremamente raros, considerando a grande diversidade de grupos de peixe encontrados atualmente. Alguns autores podem ser citados dentre os raros estudos realizados que contemplam essas análises como, por exemplo, os estudos de Eastman e Lannoo (1995; 2001; 2003a; 2003b; 2004; 2007; 2008; 2011) sobre os peixes antárticos da subordem Notothenioidei (ordem Perciformes). Além disso alguns estudos incluindo representantes da família Ictaluridae foram realizados (e.g. Lundberg, 1982; Tong e Finger, 1983; Meek e Nieuwenhuys, 1998). Apesar de todo avanço e conhecimento disponíveis, existem muitas lacunas que ainda precisam ser preenchidas, principalmente quando se trata de peixes neotropicals. Pupo (2011) realizou uma análise filogenética a partir de caracteres do SNC com espécies da família Callichthyidae.

A família Pseudopimelodidae pode ser encontrada desde o rio Atrato na Colômbia até o rio de La Plata, na Argentina (Shibatta, 2003), possui seis gêneros e aproximadamente 30 espécies válidas (Ferraris, 2007). Apesar dos estudos realizados (Lundberg et al., 1991; Shibatta, 1998, 2003; Ortega-Lara e Lehman, 2006; Birindelli e Shibatta, 2011) ainda há dúvidas acerca das relações filogenéticas referente à posição da família com outras mais próximas, além das relações entre seus gêneros e espécies.

Em 1953 a família Pseudopimelodidae foi criada por Fernández e Martín, sendo incluída na superfamília Nemathognathoidea (Shibatta, 1998). A partir daí, várias análises e revisões foram feitas acerca de sua posição filogenética e também de seus agrupamentos de gêneros e espécies. Mees (1974) fez uma revisão do grupo e considerou apenas *Pseudopimelodus*, *Microglanis* e *Lophiosilurus* como gêneros válidos.

As espécies da família Pseudopimelodidae eram incluídas na família Pimelodidae, porém a morfologia deste grupo indicava que era possível se criar um subgrupo dentro da família. Então Lundberg et al., (1991), em uma revisão do grupo descreveram a subfamília Pseudopimelodinae além de consideraram mais alguns gêneros à subfamília, sendo eles: *Cephalosilurus*, *Lophiosilurus*, *Pseudopimelodus*, *Microglanis*, *Zungaro* e, possivelmente, *Zungaropsis*. Também consideraram que Pseudopimelodidae era grupo irmão de Rhamdiinae (= Heptapteridae) com base na estrutura dos lábios. Após uma nova revisão do grupo, Shibatta (1998) inseriu *Batrochoglanis*, e excluiu *Zungaro* e *Zungaropsis*, considerando-os na subfamília Pimelodinae.

Na tentativa de localizar filogeneticamente os principais grupos de siluriformes, e através de análises morfológicas e anatômicas, de Pinna (1993, 1998) levantou caracteres sinapomórficos que reforçaram a hipótese de monofiletismo do grupo e considerou a família Pseudopimelodidae como grupo-irmão de Loricarioidea e Sisoroidea. Lundberg et al., (1988, 1991) e Britto (2003) recuperaram a relação com Heptapteridae, e Diogo (2004) e Diogo et al., (2004) consideraram que essa família é irmã de um clado que inclui Pimelodidae e Heptapteridae. Dados moleculares também foram levantados e a partir destes foi considerado que a família Pseudopimelodidae é grupo irmão de Pimelodidae e este clado possui Heptapteridae como grupo irmão na superfamília Pimelodoidea (Hardman, 2005; Sullivan et al., 2006).

A monofilia da família Pseudopimelodidae foi proposta por Lundberg (1991) de acordo com algumas sinapomorfias: (1) etmóide lateral se projetando além do côndilo do palatino; (2) metapterigóide muito curto, curvado dorsalmente em direção a parte interna e, geralmente, apoiado por uma crista; (3) endopterigóide e ectopterigóide largos, com formas distintas (sendo que o primeiro, no processo ântero-lateral, tem uma ponta afilada e no segundo tem forma de vírgula) e são fortemente ligados ao neurocrânio entre as suturas do etmóide lateral e orbitosfenóide no autopalatino; (4) terceiro ao sétimo radial proximal da nadadeira dorsal em contato ao longo de sua extensão (nos grandes pseudopimelodídeos) ou mais separados (*Microglanis*); (5) ausência do osso hipohial dorsal.

Em uma primeira tentativa de resolução das relações filogenéticas acerca da família Pseudopimelodidae, Shibatta (1998) conseguiu reconhecer algumas sinapomorfias e agrupar *Lophiosilurus* e *Cephalosilurus* em um clado. Para os outros gêneros a morfologia das espécies foi problemática para uma análise segura das sinapomorfias. Segundo Shibatta (1998) *Pseudopimelodus* é grupo-irmão de todos os outros pseudopimelodídeos e *Cephalosilurus* e *Lophiosilurus* ocupam posição mais aninhada na família. Posteriormente, Ortega-Lara e Lehmann (2006) descreveram um novo gênero para a família Pseudopimelodidae denominando-o *Cruciglanis* e propuseram uma nova hipótese, na qual o clado composto por *Cephalosilurus* e *Lophiosilurus* se manteve como grupo irmão do restante dos pseudopimelodídeos, e um clado composto por *Batrochoglanis* e *Microglanis* se manteve mais aninhado dentro do grupo. A partir da análise da morfologia da bexiga natatória Birindelli e Shibatta (2011) encontraram um caráter sinapomórfico compartilhado por algumas espécies de Pimelodidae e Pseudopimelodidae, não sendo encontrado nas espécies de Heptapteridae.

Com base no acima exposto os principais objetivos deste estudo foram promover descrições detalhadas de alguns representantes da família Pseudopimelodidae, assim como de representantes das famílias utilizadas como grupo externo nas análises filogenéticas. As descrições tem por objetivo principal subsidiar futuros estudos que auxiliem na compreensão da evolução destes organismos utilizando características do SNC. Junto a isso, propomos novas hipóteses filogenéticas para a família e suas relações com outras mais proximamente relacionadas.

Referências Bibliográficas

- BIRINDELLI, J. L. O.; SHIBATTA, O. A. Morphology of the gas bladder in bumblebee catfishes (Siluriformes, Pseudopimelodidae). **Journal of Morphology**, v. 272, n. 7, p. 890-896. 2011.
- EASTMAN, J. T.; LANNOO, M. J. Anatomy and Histology of the Brain and Sense Organs of the Antarctic Eel Cod *Muraenolepis microps* (Gadiformes ; Muraenolepididae). **Journal of Morphology** v. 250, p. 34-50. 2001.
- EASTMAN, J. T.; LANNOO, M. J. Anatomy and histology of the brain and sense organs of the antarctic plunderfish *Dolloidraco longedorsalis* (Perciformes: Notothenioidei: Artedidraconidae), with comments on the brain morphology of other artedidraconids and closely related harpagiferids. **Journal of morphology**. v. 255, n. 3, p. 358-77. 2003b.
- EASTMAN, J. T.; LANNOO, M. J. Brain and sense organ anatomy and histology in hemoglobinless Antarctic icefishes (Perciformes: Notothenioidei: Channichthyidae). **Journal of Morphology**, v. 260, n. 1, p. 117-140. 2004.
- EASTMAN, J. T.; LANNOO, M. J. Brain and Sense Organ Anatomy and Histology of Two Species of Phyletically Basal Non-Antarctic Thornfishes of the Antarctic Suborder Notothenioidei (Perciformes : Bovichtidae). **Journal of Morphology**. v. 268, p. 485-503. 2007.
- EASTMAN, J. T.; LANNOO, M. J. Brain and Sense Organ Anatomy and Histology of the Falkland Islands Mullet , *Eleginops maclovinus* (Eleginopidae), the Sister Group of the Antarctic Nototheniid Fishes (Perciformes : Notothenioidei). **Journal of Morphology**. v.269, p. 84 – 103. 2008.
- EASTMAN, J. T.; LANNOO, M. J. Divergence of brain and retinal anatomy and histology in pelagic Antarctic nototheniid fishes of the sister taxa *Dissostichus* and *Pleuragramma*. **Journal of Morphology**. v. 272, p. 419-441. 2011.
- EASTMAN, J. T.; LANNOO, M. J. Diversification of brain and sense organ morphology in Antarctic dragonfishes (Perciformes: Notothenioidei: Bathydraconidae). **Journal of morphology**, v. 258, p. 130-50. 2003a.
- EASTMAN, J. T.; LANNOO, M. J. Diversification of Brain Morphology in Antarctic Nototheniid Fishes : Basic Descriptions and Ecological Considerations. **Journal of Morphology**. v. 223, p. 47-83. 1995.
- EDINGER, L. The relations of comparative anatomy to comparative psychology. **J. Comp. Psychol.** v. 18, p. 437-457. 1908.
- FERRARIS, C. J. jr. Checklist of catfishes, recent and fóssil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. **Zootaxa**. v. 1418, p. 1 – 628. 2007.
- FINGER, S – Origins of neuroscience – A history of explorations into brain function Oxford, 1994.
- FINGER, S. Minds Behind the Brain: a history of the pioneers and their discoveries. Oxford University Press. 2000. 364 pp.
- HENNIG, W. **Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik**. Deutsche Zentralverlag, Berlin. 1950. 370 pp.
- HENNIG, W. **Phylogenetic Systematics**. University of Illinois Press, Urbana. 1966. 263 pp.
- LUNDBERG, J. G. The comparative anatomy of the toothless blindcat, troglolganis *pattersoni* eigenmann, with a phylogenetic analysis of the ictalurid catfishes. **Misc. Publ.** n.163, p 1 - 85. 1982.

- LUNDBERG, J. G.; BORNBUSCH, A. H.; MAGO-LECCIA, F. *Gladioglanis conquistador* n. sp. from Ecuador with diagnoses of the subfamilies Rhamdiinae Bleeker and Pseudopimelodidae n. subf. (Siluriformes: Pimelodidae). **Copeia**. p. 190–209. 1991.
- MARSHAL, L. H.; MAGOUN, H. W. Discoveries in the Human Brain , neuroscience prehistory, brain structure, and function. Humana Press. 1998.
- MEEK, J.; NIEUWENHUYNS, R. Holosteans and teleosts. In: Nieuwenhuys R, Ten Donkelaar HJ, Nicholson C. (Eds.). The Central Nervous System of Vertebrates. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. v.2, p. 759-937. 1998.
- NORTHCUTT, R. G. Brain phylogeny: Speculations on pattern and cause. In: Cohen, M. J.; Strumwasser, F. (eds.). **Comparative Neurobiology**. New York: Wiley. p. 351-378. 1985.
- NORTHCUTT, R. G. Evolution of the telencephalon in non-mammals. **Ann. Rev. Neurosci.** v. 4, p. 301-350. 1981.
- NORTHCUTT, R. G. Evolution of the vertebrate central nervous system: patterns and processes. **Am. Zool.** v. 24, p. 701-716. 1984.
- ORTEGA-LARA, A.; LEHMANN, P. *Cruciglanis*, a new genus of pseudopimelodid catfish (Ostariophysi, Siluriformes) with description of a new species from the Colombian Pacific coast. *Neotrop Ichthyol.* v. 4, p. 147–156. 2006.
- PUPO, F. M. R. S. Anatomia comparada da morfologia externa do sistema nervoso central da família callichthyidae (teleostei: ostariophysi: siluriformes) e suas implicações filogenéticas [Dissertação de Mestrado]. Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro. 2011. 97 p.
- SHIBATTA, O. A. *Phylogeny and Classification of “ Pimelodidae”* . In: ARRATIA, G.; KAPOOR, B. G.; CHARDON, M.; DIOGO, R. *Catfishes*. Science Publishers, Inc. Enfield. v. 2, p. 385-400. 2003.
- SHIBATTA, O. A. Sistemática e evolução da família Pseudopimelodidae (Ostariophysi, Siluriformes), com a revisão taxonômica do gênero *Pseudopimelodus* [Ph.D. dissertação]. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos. 1998. 353 p.
- STRIEDTER, G. F. Principles of Brain Evolution. Sinauer Associates, Inc. 2005. 436 pp.
- TONG, S. L. & FINGER, T. E. Central organization of the electrosensory lateral line system in bullhead catfish *Ictalurus nebulosus*. **J. Comp. Neurol.**, 217: 1-16. 1983.

Capítulo 1

Artigo será submetido na revista Neotropical Ichthyology. © Sociedade Brasileira de Ictiologia. Fator de impacto = 1,064.

Anatomia do sistema nervoso central de *Pseudopimelodus bufonius* (Siluriformes: Pseudopimelodidae)

Neste estudo, a anatomia do SNC de *P. bufonius* foi descrita e comparada com outras espécies do gênero *Pseudopimelodus*. Para as disseções foram retirados uma série de ossos da calota craniana dos peixes, e após a secção dos nervos cranianos e da medula espinhal, os encéfalos foram removidos e a morfometria das principais subdivisões do SNC foram realizadas. As espécies analisadas possuem, de forma geral, padrão morfológico do SNC compartilhado entre elas, porém foram detectadas variações quanto ao tamanho relativo das principais subdivisões da topografia do encéfalo destes peixes, além de discretas diferenças em suas formas. De maneira geral, o corpo cerebelar se mostrou a maior estrutura do SNC, seguido do telencéfalo. Estes resultados podem refletir possíveis adaptações, hábitos de vida e exigências comportamentais dessas espécies. Estes estudos são importantes e muito promissores, pois seus dados podem ser utilizados como uma fonte confiável de informações, que possivelmente possam ser correlacionadas, para outras análises, como fisiológicas e ecológicas, além de contribuir para o incremento em pesquisas de neuroanatomia comparada e sistemática do grupo.

Palavras-chave: Neuroanatomia, Sistemática, Taxonomia, Bagres, Região Neotropical.

Introdução

Os peixes da ordem Siluriformes possuem uma grande diversidade dentro do grupo Ostariophysi, sendo amplamente distribuídos pela região Neotropical (Nelson, 2006). As inúmeras adaptações anatômicas, fisiológicas e comportamentais, ao longo de milhões de anos de evolução, tornaram grande a distância filogenética entre os vários clados de peixes, auxiliando, desta forma, na ampla ocupação de variados tipos de ambientes (Kotrschal *et al.*, 1998; Northcutt, 2008). Se comparada a outras ordens mais proximamente relacionadas (Cypriniformes, Characiformes e Gymnotiformes), os Siluriformes possuem uma grande diversidade morfológica (Rosen & Greenwood, 1970; Nelson, 2006). Apesar disso, pouquíssimos estudos foram realizados acerca do sistema nervoso central (SNC) com o intuito de avaliar as possíveis variações morfológicas dos peixes.

Dentre esses raros estudos podem-se citar os trabalhos de Eastman & Lannoo (1995, 2001, 2003a, 2003b, 2004, 2007, 2008, 2011) sobre os peixes antárticos da subordem Notothenioidei, pertencentes à ordem Perciformes, onde foram avaliados diversos fatores

ecológicos, os quais refletem adaptações pontuais sobre a morfologia do SNC deste grupo. Neste contexto também são importantes os trabalhos com ciprinídeos de Evans (1931), com ciclídeos de Kotrschal *et al.* (1998), e estudos englobando a evolução do SNC dos teleósteos em geral de Ito *et al.* (2007) e Northcutt (2004, 2008). Porém estudos e descrições da topografia do SNC de Siluriformes são poucos e pobremente explorados até hoje, com exceção da família Ictaluridae, sobre a qual encontram-se vários tipos de trabalhos relacionados ao encéfalo (ver Atema, 1971; Lundberg, 1982; Tong & Finger, 1983; Meek & Nieuwenhuys, 1998). Para a região Neotropical somente Pupo (2011) realizou estudo anatômico completo abrangendo a família Callichthyidae.

Pseudopimelodus bufonius é a espécie-tipo de *Pseudopimelodus* que, por sua vez, é o gênero-tipo da família Pseudopimelodidae. Esta família ainda possui mais cinco gêneros e aproximadamente 32 espécies válidas (Ruiz & Shibatta, 2011), sendo amplamente distribuída pela região Neotropical, onde pode ser encontrada desde o rio Atrato na Colômbia, até o rio de la Plata na Argentina (Lundberg *et al.*, 1991). As espécies deste gênero possuem nadadeira caudal bifurcada, narinas anteriores atrás da inserção do barbilhão maxilar, acúleo na nadadeira peitoral coberto por pele espessa, mancha escura supra-occipital presente, mandíbula inferior prognata, processo umeral curto e os adultos podem atingir mais de 70 mm no comprimento padrão (Shibatta, 1998).

Apesar de ter a sistemática relativamente bem estudada (Lundberg *et al.*, 2003; Shibatta, 1998, 2003; Birindelli & Shibatta, 2011), *Pseudopimelodus bufonius* ainda não possui estudos relacionados ao SNC, ferramenta que pode ser utilizada para diversas análises inclusive para a sistemática do grupo. Diante do exposto, o principal objetivo deste trabalho foi descrever e comparar anatomicamente, entre o maior número possível de espécies do gênero, com ênfase em *Pseudopimelodus bufonius*, a topografia do SNC e seus nervos cranianos.

Material e métodos

Para as medidas de comprimento padrão (CP) dos exemplares foi utilizado paquímetro digital com precisão de 0,1 mm. Para as disseções seguimos o seguinte procedimento: primeiramente retira-se a pele que cobre os ossos da calota craniana, circundando o parieto-supraoccipital, raspando-a com uma mini-espátula. Após esse procedimento, com uma broca odontológica movida por um mini-motor elétrico suspenso, Beltec modelo 01, faz-se incisões nas suturas entre os ossos pterótico, esfenótico, e frontal, formando um círculo ao redor do parieto-supraoccipital, que deve ser retirado como uma tampa, cuidadosamente com o auxílio

de uma pinça. Com o bisturi faz-se secções transversais na medula espinhal, e nos nervos cranianos NX (nervo vagal), NIX (nervo glossofaríngeo), NVIII (nervo octavolateral), NVII (nervo facial), NVI (nervo abducens), NV (nervo trigêmeo), NIV (nervo troclear), NIII (nervo oculomotor), NLLA (nervo da linha lateral anterior), NLLP (nervo da linha lateral posterior), NII (nervo óptico), NI (nervo olfatório) e tol (trato olfatório) (Figs. 1-2- 3). Quando o objetivo foi retirar o SNC com o bulbo olfatório foram feitas incisões no osso frontal e mesetmóide até alcançar o órgão olfatório, retirando-o, sem fazer incisão no tol, juntamente com ele.

Para não danificar as subdivisões do SNC e suas ramificações nervosas durante o processo de dissecação, foi necessário inferir suas posições associando conhecimentos acerca da osteologia (e.g. Weitzman, 1962; Shibatta, 1998; Ortega-Lara & Lehman, 2006). A nomenclatura das regiões do SNC seguiu recomendações de Meek & Nieuwenhuys (1998) e Butler & Hodos (2005).

Para a captura das imagens da topografia do encéfalo foi utilizado microscópio estereoscópio Leica M250 A com câmera digital acoplada. As medições foram realizadas com o emprego do software Axio Vision Rel v.4.8. Os valores morfométricos das principais estruturas topográficas do SNC foram realizadas em proporção ao comprimento total do encéfalo (CT), este aferido no comprimento entre a porção mais caudal do lobo vagal e a porção mais rostral do telencéfalo, são apresentados na Tabela 1 (modificado de Lannoo & Eastman, 2000). Para as análises de variância (Teste t) e teste de normalidade (Kolmogorov-Smirnov) dos dados morfométricos foi utilizado o software PAST v. 1.3 (Hammer & Harper, 2004) e estão presentes na Tabela 2.

Foram examinadas e dissecadas três espécies do gênero *Pseudopimelodus*, consideradas válidas por Shibatta (1998, 2003) e Ferraris (2007), duas delas servindo como material comparativo. A maioria dos exemplares estava preservada em etanol a 70% após terem sido fixados com formalina a 4%. Após a retirada do SNC dos exemplares, os encéfalos foram conservados em formalina a 4% tamponado com CaCO_3 . Encéfalos dissecados de peixes acondicionados somente em solução de formalina foram imersos em etanol 70% por 24 horas e posteriormente acondicionados em solução de formalina a 4% tamponado com CaCO_3 .

As espécies examinadas estão depositadas no Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina (MZUEL), Londrina – PR, Brasil e Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), São Paulo – SP, Brasil. A ordem das espécies analisadas vêm seguido da sigla da instituição de depósito, número de lote, quantidade de exemplares utilizados na análise, armazenado em álcool (ALC) e tamanho do comprimento padrão (CP).

Pseudopimelodus bufonius: MZUEL 5744 (6 ALC: 97,82-118,17 mm CP). *Pseudopimelodus charus*: MZUEL 6488 (1 ALC: 123,67 mm CP). *Pseudopimelodus mangurus*: MZUEL 2795 (2 ALC: 138,87-175,38 mm CP), MZUSP 24449 (1 ALC: 88,54 mm CP).

Resultados e Discussão

Foram observadas variações tanto na topografia (Figs 1-2-3) quanto na morfometria (Tabela 1), demonstrando a existência de diferenças na forma e proporções das estruturas do SNC entre as espécies. Algumas variações morfológicas intraespecíficas foram observadas entre os exemplares analisados, porém foi possível estipular padrões para cada espécie. Variações ontogenéticas não foram observadas. Os resultados demonstraram que algumas das variações interespecíficas são significativas, podendo ser úteis para a taxonomia do grupo. Essas variações interespecíficas foram examinadas de acordo com cada estrutura macroscópica do encéfalo dos exemplares examinados. Foram feitas inferências a respeito do comportamento das espécies com base nos estudos de Kotrschal *et al.* (1998) com ciclídeos, que apontam que o tamanho relativo das estruturas encefálicas pode refletir sua importância e essas diferenças podem ser consequentes de seus hábitos e adaptações ecológicas. Entretanto essas relações ainda necessitam de melhores investigações, uma vez que as inferências foram realizadas utilizando dados obtidos de estudos com diferentes espécies de peixes.

Nas espécies do gênero *Pseudopimelodus* a maior parte das estruturas do SNC se localiza sob o osso parieto-supraoccipital e sobre o osso parasfenóide, com exceção de algumas que serão tratadas individualmente. De modo geral *P. bufonius* apresentou o encéfalo com maior largura, sendo a variação de seu comprimento com 50,62 a 57,87% do comprimento total (CT) e *P. mangurus* o mais comprimido com 44,18 a 49,18% (Tabela 1). As demais proporções serão referidas de acordo com cada subdivisão, e estas apresentadas no eixo antero-posterior do SNC.

Rombencéfalo

A medula oblonga é delimitada dorsalmente pelo lobo vagal na porção anterior, e pela medula espinhal na porção posterior (Fig. 1). Em todas as espécies examinadas não houve variação na forma e posição desta região (Figs. 1-2).

Nesta região localizam-se muitos núcleos sensoriais e motores dos nervos cranianos, formação reticular e vias ascendentes e descendentes (Butler & Hodos, 2005). Em posição mais rostral, o *locus coeruleus*, é uma área que conecta a medula espinhal, o tronco cerebral, o cerebelo e o hipotálamo com função regulatória para grande parte do encéfalo (Striedter,

2005). A medula oblonga participa no processamento de informações motoras e pré-motoras, além de receber informações de nervos cranianos (Meek & Nieuwenhuys, 1998).

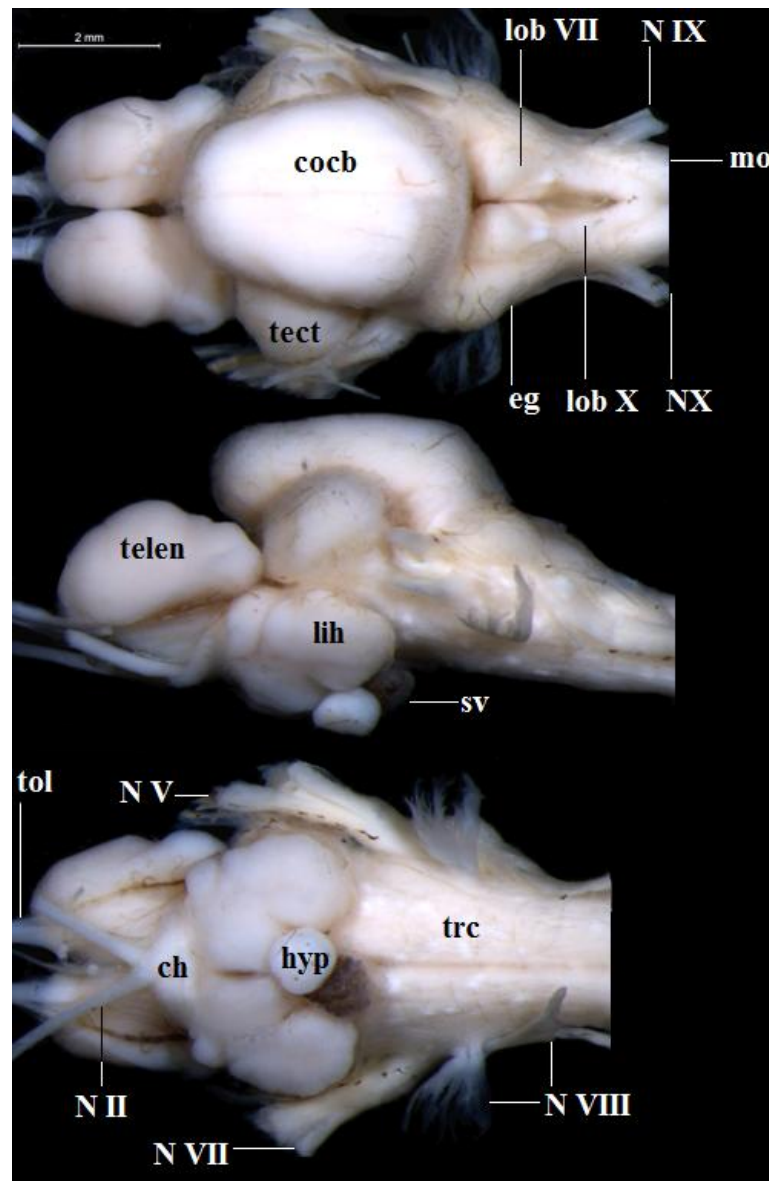


Fig. 1. Sistema nervoso central em vista dorsal, lateral e ventral de *Pseudopimelodus bufonius* MZUEL 5744. Ch quiasma óptico; cocb: corpo cerebelar; eg: eminência granular; lih: lobo inferior hipotálamo; hyp: hipófise; lobVII: lobo facial; lobX: lobo vagal; mo: medula oblonga; NV: nervo trigêmeo; NVII: nervo facial; NVIII: nervo octavolateral; NIX: nervo glossofaríngeo; NX: nervo vagal; sv: saco vasculoso; trc: tronco cerebral; telen: telencéfalo; tect: teto óptico; tol: trato olfatório.

Dorsalmente o lobo vagal, localizado posteriormente ao lobo facial e adjacente à medula oblonga (Figs. 1- 2) apresentou variações significativas quanto ao seu tamanho relativo entre *P. bufonius* e *P. mangurus* (Tabelas 1-2). De forma geral sua forma é cilíndrica, mantendo contato entre seus lóbulos somente na porção posterior, formando um ângulo agudo. Nesta região também são observadas projeções do NX e NIX, em posição lateral ao lobo vagal, com emergência pelo forame existente entre os ossos exoccipital e basioccipital. Em todas as espécies estudadas no presente trabalho o lobo vagal apresentou menor tamanho

quando comparado ao teto óptico e maior tamanho quando comparado à eminência granular (Tabelas 1-2). *Pseudopimelodus bufonius* apresentou no lobo vagal tamanho relativo semelhante a *P. charus*. Já *P. mangurus* apresentou este lobo com maior proporção (Tabelas 1-2).

Por receber informações, através do nervo vagal, de papilas presentes na faringe e arcos branquiais, o lobo vagal é responsável pela percepção gustativa, tátil e proprioceptiva da cavidade orofaríngea (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Devido à informação promovida pelo lobo vagal podemos inferir que a seleção de alimentos através da cavidade orofaríngea seja possivelmente mais importante e decisiva para o processo de seleção alimentar dessas espécies, quando comparada à seleção realizada por meio dos barbilhões.

Em *P. bufonius* o lobo facial se localiza, na porção dorsal, entre o cerebelo e o lobo vagal, adjacente à eminência granular (Fig. 1). Esta região apresentou variações não significativas quanto ao tamanho relativo entre as espécies examinadas (Tabelas 1-2). O lobo facial em *P. bufonius* e nas demais espécies possui formato aproximadamente retangular, sem manter contato entre seus lóbulos, não possui angulação entre eles, sendo paralelos entre si, além de possuir intumescência conspícua na porção rostro-lateral, a qual está em contato com o cerebelo (Figs. 1-2). Ventro-lateralmente observa-se os seguintes nervos cranianos: NVII, NLLA e NLLP, juntamente com os canais semicirculares. Apesar de o lobo facial ser innervado pelo NVII, em *P. bufonius* e nas demais espécies, as projeções deste nervo saem somente mais a frente junto com os nervos cranianos NV e NLLA, pelo forâmen entre os ossos parasfenóide, proótico e pterosfenóide, sendo esta característica compartilhada por espécies de Heptapteridae.

Nas três espécies examinadas o lobo facial apresentou menor tamanho que o lobo vagal e o teto óptico, porém com valores absolutos maiores que a eminência granular (Tab. 1 e 2). Em comparação, *P. bufonius* apresentou intervalos de variação semelhantes à *P. mangurus* (Tab 2). *Pseudopimelodus charus* apresentou o maior valor absoluto relativo para esta estrutura (Tab. 1). Este lobo recebe informações sensoriais, principalmente, provenientes do nervo facial, este que, por sua vez, está conectado com papilas gustativas da porção anterior da boca, rostro e barbilhões, de onde recebe estímulos químicos e táteis (Meek e Nieuwenhuys, 1998).

A associação das informações neuroanatômicas obtidas no presente estudo permite sugerir pequenas diferenças comportamentais entre as espécies analisadas, onde possivelmente *P. charus* poderia utilizar os sinais táteis obtidos pelos barbilhões com maior eficiência do que aqueles referentes para *P. bufonius* e *P. mangurus*. Atema (1971) observou

em *Ictalurus natalis* intumescimento nos lobos facial e vagal, sugerindo que os dois mecanismos oferecem em conjunto, combinando os atos da captura de presas com a deglutição. Estudos de Evans (1931) e Kotrschal & Junger (1988) sugeriram diferenças entre estes lobos de acordo com a plasticidade comportamental alimentar entre ciprinídeos.

Tabela 1: Morfometria do SNC das espécies do gênero *Pseudopimelodus*. CT do encéfalo em milímetros, outros dados em porcentagens do CT do encéfalo. Dp: desvio-padrão; cv: coeficiente de variação; min: mínimo; máx: máximo.

Medidas	<i>P. bufonius</i> (N= 5)		<i>P. charus</i> (N= 1)	<i>P. mangurus</i> (N= 3)	
	Min - máx	Desv - cv		Min - máx	Desv - cv
Comprimento total do encéfalo	8,38 – 9,45		10,67	7,93 – 12,45	
Largura total do encéfalo	50,62 – 57,87	0,029 – 0,05	49,93	44,18 – 49,18	0,025 – 0,05
Comprimento do lobo vagal	15,07 – 15,97	0,003 – 0,02	17,57	16,51 – 18,72	0,011 – 0,06
Comprimento do lobo facial	12,8 – 15,44	0,01 – 0,06	16,44	13,24 – 16,7	0,017 – 0,11
Largura da eminência granular	12,06 – 12,88	0,003 – 0,02	10,82	10,08 – 11,56	0,007 – 0,07
Comprimento do corpo cerebelar	48,99 – 53,34	0,017 – 0,03	44,77	44,01 – 50,6	0,034 – 0,07
Largura do corpo cerebelar	36,09 – 40,33	0,016 – 0,04	35,01	35,43 – 37,57	0,011 – 0,03
Comprimento do telencéfalo	33,29 – 39,04	0,023 – 0,06	33,08	30,18 – 32,91	0,014 – 0,04
Largura do telencéfalo	17,03 – 19,04	0,007 – 0,04	21,34	17,78 – 21,28	0,017 – 0,09
Comprimento do teto óptico	25,07 – 28,04	0,012 – 0,04	24,88	22,24 – 24,33	0,011 – 0,05
Comprimento do lobo inferior hipotalâmico	30,14 – 32,59	0,01 – 0,03	23,02	27,49 – 29,31	0,009 – 0,03
Largura do lobo inferior hipotalâmico	23,49 – 24,82	0,005 – 0,02	22,39	21,95 – 22,4	0,002 – 0,01

A eminência granular está localizada, na porção dorsal, na região latero-caudal do cerebelo de *P. bufonius*, formando um conspícuo bojo (Fig. 1). Esta região apresentou variações em relação ao tamanho relativo entre as três espécies examinadas (Tabela 1), além de variações significativas entre *P. bufonius* e *P. mangurus* (Tabela 2). Possui forma com dois “lóbulos”, sendo o anterior mais intumescido, localizada adjacente ao lobo facial. Em *P. bufonius* situa-se sob o osso pterótico, mesmo osso no qual se localiza o nervo craniano NLLP que projeta seus ramos, pelo forâmen presente na sutura entre esses ossos, até a região da linha lateral recebendo seus estímulos e inervando a eminência granular. Sua delimitação muitas vezes é de difícil interpretação, porém em *P. bufonius*, assim como nas demais espécies analisadas, é bem destacada (Figs. 1-2-3).

Em todas as espécies examinadas a eminência granular possui maior tamanho que a medula oblonga e menor que os lobos vagal e facial (Tabelas 1-2). *Pseudopimelodus bufonius* apresentou o maior valor relativo em comparação a *P. charus*, com tamanho intermediário e *P. mangurus* com o menor tamanho relativo (Tabelas 1-2). Esta estrutura é inervada pelo conjunto de nervos que compõem a área octavolateral, e recebe principalmente estímulos da linha lateral (Finger, 1983; Meek & Nieuwenhuys, 1998; Butler & Hodos, 2005). Os dados

obtidos nos permitem inferir que *P. bufonius* possui participação mais acentuada da linha lateral durante a captura de suas presas e comportamento de fuga ou defesa, quando comparada às outras espécies do presente estudo.

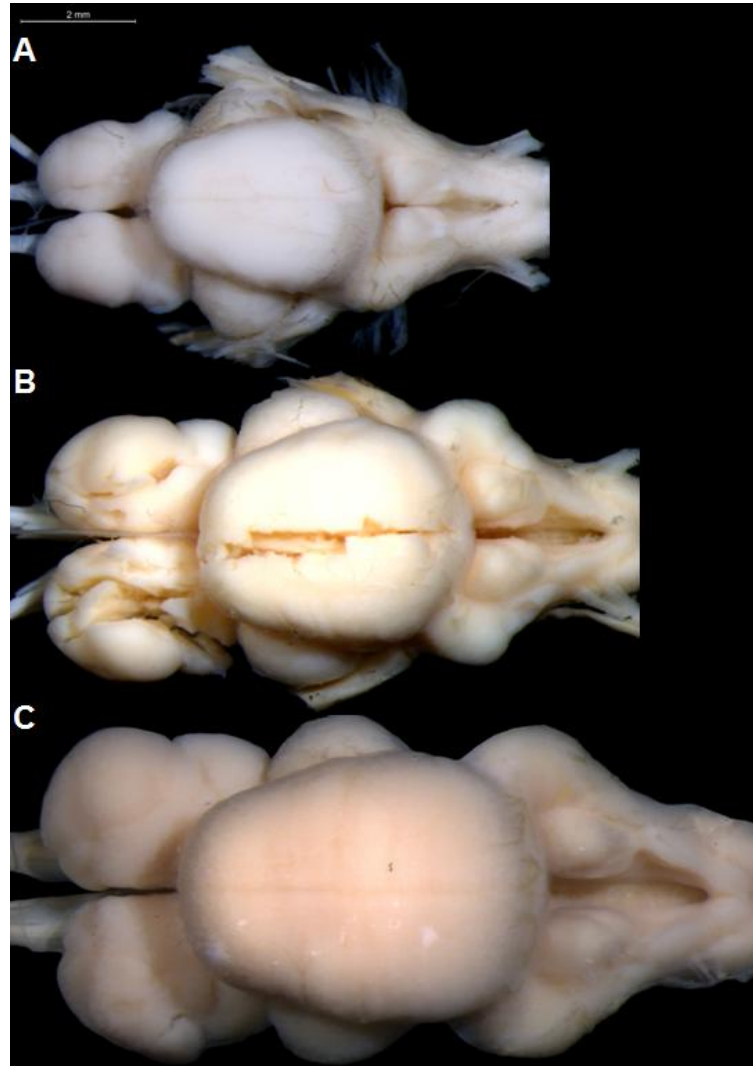


Fig. 2: Sistema nervoso central em vista dorsal: A) *Pseudopimelodus bufonius* MZUEL 5744, 118,17 mm; B) *Pseudopimelodus charus* MZUEL 6488, 123,67 mm; C) *Pseudopimelodus mangurus* MZUEL 2795, 175,68 mm.

Kotrschal *et al.* (1998) observaram que há relação direta entre o aumento no tamanho da eminência granular com o consumo de peixes na dieta de algumas espécies da família Gadidae. Abrahão & Shibatta (2012, em prep.) observaram que essa relação pode ser verdadeira também para *Rhamdia quelen*, quando comparada com outras espécies da família Heptapteridae. Shibatta (1998) utilizando análises de quociente intestinal observou que as espécies de *Pseudopimelodus* poderiam ter alguma tendência ao hábito alimentar onívoro, resultado este que pode ser extrapolado com os dados obtidos do presente estudo com o SNC,

onde os maiores tamanhos dos lobos facial e vagal em relação à eminência granular podem reforçar este tipo de comportamento alimentar.

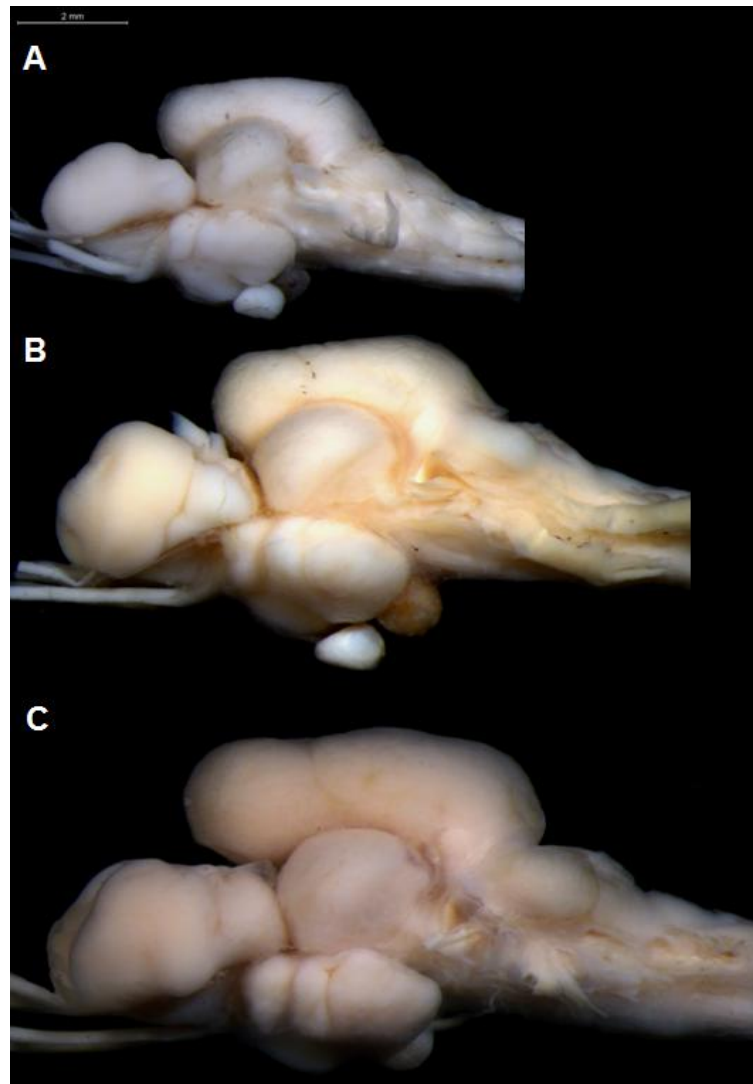


Fig. 3: Sistema nervoso central em vista lateral: A) *Pseudopimelodus bufonius* MZUEL 5744, 118,17 mm; B) *Pseudopimelodus charus* MZUEL 6488, 123,67 mm; C) *Pseudopimelodus mangurus* MZUEL 2795, 175,68 mm.

A maior subdivisão encontrada em *P. bufonius*, assim como nas outras duas espécies, é o corpo cerebelar (Figs. 1-2-3; Tabela 1). Localiza-se na região central do cerebelo, este que ainda pode ser dividido em duas outras regiões: em sentido caudal, a região vestibulolateral que é conectada com a região rhombencefálica da linha lateral, e em sentido rostral ao corpo cerebelar e a válvula cerebelar, ambas não visíveis neste estudo referente somente a topografia do SNC. O corpo cerebelar é delimitado, no plano dorsal, em sentido caudal pelo lobo facial e rostral pelo telencéfalo, localiza-se lateralmente ao teto óptico (Figs. 1-2-3). As variações entre as espécies examinadas, a partir da morfologia do corpo cerebelar, foram observadas somente com a análise dos dados morfométricos (Tabelas 1-2). Nas três espécies

analisadas, essa estrutura, na região dorsal, possui forma aproximadamente elíptica, com margem caudal em forma de aba, margem rostral arredondada, margens laterais retas, sem angulação, além disso, em vista lateral, possui margem dorsal reta, e ocupa menos da metade do telencéfalo.

As variações encontradas em relação ao comprimento do corpo cerebelar além de sua largura não foram significativas entre as três espécies analisadas. O corpo cerebelar recebe informações provenientes de várias regiões do SNC, entre estas, da linha lateral, dos sistemas auditivo, visual, vestibular, somato-sensorial e principalmente do motor, traduzindo estas informações principalmente para a manutenção do equilíbrio do corpo e coordenação muscular (Butler & Hodos, 2005).

Segundo Shibatta (1998), exemplares de *Pseudopimelodus* podem ser encontrados em diversos tipos de ambientes. Estas espécies podem ser encontradas tanto em canais principais de rios, quanto em afluentes com corredeiras fortes e fundo pedregoso, até em fundos arenosos com correnteza fraca. Isso, em parte, explica a variação no tamanho relativo do corpo cerebelar que foi observada entre as espécies analisadas. Resultados semelhantes foram encontrados para *Rhamdia quelen*, além de Bauchot *et al.* (1989), com *Rhyacichthys aspro*, onde definiram o maior tamanho desta região ao hábitat similar, sendo esses, fundo de rios com correnteza e águas turvas, onde estas espécies vivem.

Mesencéfalo

Em *P. bufonius*, e nos peixes teleósteos em geral, o teto óptico está ancorado sobre a superfície dorsal do tegumento mesencefálico. Nas três espécies examinadas o teto óptico está localizado lateralmente ao corpo cerebelar, no plano dorsal, e caudalmente ao telencéfalo, em vista lateral (Figs. 1-2-3). As principais variações encontradas para esta estrutura referem-se ao seu tamanho relativo para cada espécie (Tabela 1). Com forma aproximadamente esférica, em contato com o telencéfalo, manteve-se como um padrão sem alterações entre as espécies de *Pseudopimelodus* (Figs. 1-2-3). Esta estrutura apresentou, nas três espécies estudadas, maior tamanho relativo que os lobos vagal, facial e eminência granular (Tabelas 1-2). Por outro lado, *P. bufonius* apresentou os maiores tamanhos do teto óptico em comparação ao tamanho intermediário em *P. charus* e os menores tamanhos observados em *P. mangurus* (Tabelas 1-2).

O teto óptico recebe estímulos sensoriais provenientes da retina através do nervo óptico, mas também é responsável por gerar e coordenar estímulos de resposta motora (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Possui uma estrutura laminar organizada que recebe informações dos

sistemas visual, auditivo e somatossensorial, que tem por função criar “mapas” sensoriais no peixe. Uma das principais funções do teto óptico é localizar um estímulo no espaço e fazer com que o peixe se oriente a partir do mesmo (Butler & Hodos, 2005). Apesar dos peixes do gênero *Pseudopimelodus* possuírem hábito de vida noturno, além de viverem escondidos entre raízes, folhas ou pedras no fundo de rios e riachos, o tamanho relativo do teto óptico sugere que esses peixes podem ter uma boa resposta motora a partir dos sinais provenientes do teto óptico resultando em uma razoável atividade diurna também. Resultados semelhantes foram encontrados para *R. quelen*, que também possui atividade noturna marcante, onde o tamanho relativo dessa estrutura sugere que essa espécie também possui atividade diurna notável.

Tabela 2: Intervalo de confiança dos dados morfométricos das regiões do sistema nervoso central de *Pseudopimelodus bufonius* e *Pseudopimelodus mangurus* obtidos através pelo teste t.

Medidas	<i>P. bufonius</i>		<i>P. mangurus</i>
	IC	p valor	IC
Largura total do encéfalo	49,39 – 56,76	0,01	40,34 – 52,79
Comprimento do lobo vagal	15,08 – 16,06	0,005	14,94 – 20,76
Comprimento do lobo facial	13,23 – 15,75	0,61	10,69 – 19,3
Largura da eminência granular	11,97 – 12,8	0,004	8,75 – 12,61
Comprimento do corpo cerebelar	48,45 – 52,88	0,07	38,36 – 55,27
Largura do corpo cerebelar	35,62 – 39,82	0,4	33,89 – 39,57
Comprimento do telencéfalo	32,7 – 38,45	0,04	28,24 – 35,34
Largura do telencéfalo	17,1 – 18,99	0,18	14,92 – 23,77
Comprimento do teto óptico	24,41 – 27,41	0,01	20,09 – 25,89
Comprimento do lobo inferior hipotalâmico	30,06 – 32,71	0,006	25,98 – 30,61
Largura do lobo inferior hipotalâmico	23,47 – 24,84	0,001	21,62 – 22,74

Estudos de Lanoo & Eastman (2000) apontam que a diferença no tamanho relativo do teto óptico em nototenídeos (ordem Perciformes) é devido à profundidade habitada, não estando relacionada ao tipo de hábito alimentar, quando comparou espécies epibentônicas e bentônicas de *Trematomus*. Essa relação de diferentes tamanhos do teto óptico, entre as espécies de *Pseudopimelodus*, pode estar relacionada à transparência da água habitada por cada espécie, ou comportamento mais ou menos diurno.

Tronco cerebral

Esta região se localiza na porção ventral do SNC (Figs. 1-4), compreendendo o rombencéfalo e o mesencéfalo. Seu limite rostral é o diencéfalo e o caudal a medula espinhal (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Ainda há certa discussão sobre a amplitude dessa subdivisão, sendo que esse termo pode se referir a toda região ventral do encéfalo menos o telencéfalo, porém às vezes incluindo também estruturas do subpálio (Butler & Hodos, 2005). O tronco cerebral é a região de emergência de quase todos os nervos cranianos, com a exceção do nervo olfatório (NI). Nesta região estão os núcleos e emergências dos seguintes nervos cranianos: nervo óptico (II), nervo oculomotor (III), nervo troclear (IV), nervo trigêmeo (V), nervo abducente (VI), nervo facial (VII), nervo octavolateral (VIII), nervo glossofaríngeo (IX), nervo vagal (X), além dos nervos da linha lateral anterior (NLLA) e posterior (NLLP). Não foram observadas variações na forma ou tamanho desta região entre as espécies examinadas (Figs. 1-4).

Diencéfalo

O lobo inferior hipotálamo é uma subdivisão, de um total de três do hipotálamo, que ainda pode ser subdividido em lobo lateral hipotálamo e hipotálamo de fato. Localiza-se na porção mais ventral do diencéfalo, sendo conectado à hipófise, apresentando funções regulatórias neuroendócrinas (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Por possuir melhor visualização, neste trabalho utilizamos para as análises de variação de forma e tamanho somente o lobo inferior hipotálamo. Localizado ventral e caudalmente ao quiasma óptico e rostralmente ao tronco cerebral, e em vista lateral, caudalmente ao telencéfalo e sob o teto óptico (Figs. 1-3-4), as diferenças observadas para essa estrutura referem-se somente ao tamanho entre as espécies analisadas (Tabelas 1-2).

Em *P. bufonius*, assim como nas duas outras espécies examinadas o lobo inferior hipotálamo possui forma aproximadamente oval, e inserido a ele a hipófise está medialmente ancorada (Fig. 1). Os valores relativos ao tamanho dessa subdivisão equivalem-se ao tamanho observado no teto óptico, sendo ainda maiores que os lobos vagal, facial e eminência granular (Tabela 1). *Pseudopimelodus bufonius* possui o maior e mais amplo lobo inferior hipotálamo (Tabelas 1-2). Seguindo em ordem decrescente *P. mangurus* com valores intermediários e, por fim, *P. charus*, com os menores valores (Tabelas 1-2).

O lobo inferior hipotálamo recebe sinais provenientes de vários núcleos relacionados à visão e gustação (Wullimann *et al.*, 1991). Os núcleos desta região acham-se conectados à hipófise, núcleos do tronco cerebral e sistema límbico, indicando desta forma sua participação

na organização motivacional de variados tipos de comportamentos. Ainda possui uma grande gama de funções (e. g. ritmos circadianos, comportamentos reprodutivos e respostas para alimentação) que podem responder ou sofrer influência por algumas partes desta subdivisão (Butler & Hodos, 2005).

Os resultados obtidos por Shibatta (1998) sugerem que para *P. mangurus* pode não haver cuidado parental devido ao tamanho do diâmetro do ovócito destes peixes. Britto *et al.* (1997) ainda complementa que essa espécie possui comportamento de migração reprodutiva obrigatória. Resultados semelhantes acerca do tamanho relativo do lobo inferior hipotálamo foram obtidos por Abrahão & Shibatta (2012, em prep.) com *R. quelen*, onde a proporção do tamanho dessa estrutura se assemelha ao encontrado nas espécies de *Pseudopimelodus*, além de possuir estilo de vida parecido, sem cuidado parental, liberando seus gametas em ambientes abertos, porém apresenta comportamento migratório, nas épocas reprodutivas, para locais específicos.

Telencéfalo

Em *P. bufonius* o telencéfalo está localizado, em vista dorsal, rostralmente e sob o corpo cerebelar, e caudalmente ao bulbo olfatório, e em vista lateral e ventral, rostralmente e sobre o quiasma óptico (Fig. 1). As variações observadas entre as espécies estudadas ficaram restritas a morfometria desta subdivisão (Tabelas 1-2). Em *P. bufonius* e nas demais espécies analisadas o telencéfalo possui forma tubular, aproximadamente cilíndrica, com as margens anteriores mais afiladas que as posteriores (Figs. 1-2-3-4). É a segunda maior estrutura do SNC do gênero *Pseudopimelodus*, sendo somente menor que o corpo cerebelar (Tabela 1). *Pseudopimelodus bufonius* apresentou o telencéfalo com maior tamanho relativo e mais comprimido (Tabelas 1-2). *P. mangurus* apresentou valores intermediários e *P. charus* o menor e mais amplo (Tabelas 1-2).

O telencéfalo é dividido em área dorsal (pálio) e área ventral (subpálio), esta última é caracterizada por ser uma região não evertida dos teleósteos. Ambas as áreas ainda podem ser divididas em algumas subáreas (Yamamoto, 2009), podendo atingir até sete subáreas no pálio e duas no subpálio (Northcutt, 2008). Pode-se dizer que no telencéfalo residem gradações anatômicas contínuas com diversificação morfológica crescente, de acordo com a evolução dos grupos recentes de Actinopterygii (Northcutt, 2008). Juntas, as duas subáreas do telencéfalo, em teleósteos, são responsáveis pela associação de sinais provenientes de diversas áreas, como, por exemplo, do cerebelo, bulbo olfatório entre outras, que por sua vez,

processam os estímulos gustatórios, controle do movimento e olfativo (Butler & Hodos, 2005; Northcutt, 2008).

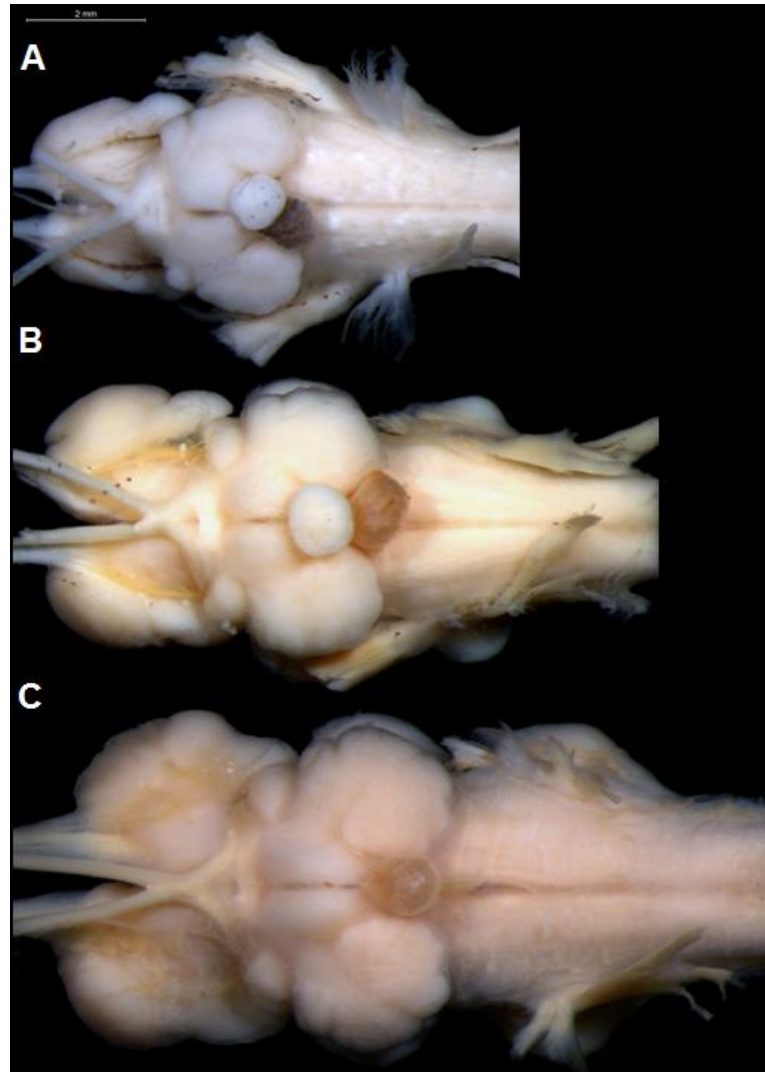


Fig. 4: Sistema nervoso central em vista ventral: A) *Pseudopimelodus bufonius* MZUEL 5744, 118,17 mm; B) *Pseudopimelodus charus* MZUEL 6488, 123,67 mm; C) *Pseudopimelodus mangurus* MZUEL 2795, 175,68 mm.

De acordo como citado anteriormente, *P. bufonius*, assim como as outras espécies, possuem comportamento ativo, e grande variedade de hábitos alimentares (Shibatta, 1998). As associações do estilo de vida destas espécies com os dados neuroanatômicos obtidos no presente estudo nos permitem sugerir, utilizando-se as diferenças de tamanho observadas no telencéfalo, que provavelmente *P. mangurus* apresenta menor complexidade comportamental quando comparada com *P. bufonius*, que apresentou o maior tamanho relativo. Porém convém salientar que *P. mangurus* apresenta ampla distribuição pelas bacias hidrográficas do sudeste brasileiro, indicando maior plasticidade comportamental e, portanto maior capacidade adaptativa. Lannoo & Eastman (2000) encontraram uma pequena correlação entre o hábito

alimentar e o tamanho relativo do telencéfalo com os peixes do gênero *Trematomus* (Perciformes: Nototheniidae), onde espécies bentônicas possuíam maior tamanho telencefálico em relação às espécies epibentônicas.

O bulbo olfatório é o componente mais rostral do SNC de *P. bufonius* e das demais espécies. Localiza-se sob o osso nasal, próximo à sutura entre o etmóide lateral e o vômer. Não houve variação encontrada quanto à forma e tamanho dessa estrutura entre as três espécies examinadas. O bulbo olfatório possui forma arredondada, sendo este ligado ao epitélio olfativo via nervo olfatório. Envia sinais sensoriais através do trato olfatório, sendo assim classificado como pedunculado. Esta estrutura ainda pode ser denominada como séssil, quando se localiza junto ao telencéfalo, recebendo sinais provenientes do epitélio olfativo via nervo olfatório (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Lannoo & Eastman (2000) relacionaram o maior tamanho relativo do bulbo olfatório para as espécies epibentônicas, quando comparada com as espécies bentônicas de nototeniídeos.

O órgão olfatório em *P. bufonius* e nas demais espécies está localizado internamente na câmara nasal, sob os ossos nasal, etmóide lateral e vômer. Para essa estrutura também não houve variação quanto à forma e tamanho relativo entre as espécies, porém foram observadas variações quanto ao número de lamelas intra e interespecífico, evidenciando, desta forma, que há variação ontogenética para estas espécies. O órgão olfatório possui forma aproximadamente elíptica, sendo levemente curvada para a região lateral da cabeça, além de possuir sua margem anterior mais afilada que a posterior. O órgão olfatório consiste basicamente de uma câmara olfatória, não conectada à cavidade oral, e de um epitélio olfatório, onde localizam-se os receptores olfatórios, responsáveis pelo envio de sinais sensoriais para o telencéfalo (Meek & Nieuwenhuys, 1998).

O presente estudo mostrou que *P. bufonius* possui, em comum com as outras espécies do gênero *Pseudopimelodus*, padrões básicos na organização do SNC e seus nervos cranianos, porém existem variações significativas, principalmente em relação ao tamanho relativo das regiões topográficas do encéfalo, que podem ser interpretadas como possíveis respostas adaptativas destes peixes ao ambiente. Os componentes do SNC, em comparação a outros órgãos do corpo dos peixes, evoluíram em uma enorme diversidade funcional de estruturas, formas e tamanhos. Essa grande plasticidade pode ser, de certa forma, explicada e associada às adaptações ambientais, exigências comportamentais, restrições construtivas, além da história evolutiva de cada grupo de peixes atualmente conhecidos (Meek & Nieuwenhuys, 1998).

Referências bibliográficas

- Atema, J. 1971. Structures and functions of the sense of taste in the catfish (*Ictalurus natalis*). *Brain Behavior and Evolution*. 4: 273-294.
- Bauchot, R., J. E. Randall, J. M. Ridet, & M. L. Bauchot. 1989. Encephalization in tropical teleost fishes and comparison with their mode of life. *Journal fur Hirnforschung*. 30: 6: 645-669.
- Birindelli, J. L. O. & O. A. Shibatta. 2011. Morphology of the gas bladder in bumblebee catfishes (Siluriformes, Pseudopimelodidae). *Journal of Morphology*. 272: 7: 890-896.
- Britto, S. G. C., J. H. P. Dias, A. C. Mariano, J. L. Novelli, M. S. Jardim & N. C. Viana. 1997. Ictiofauna do médio curso do rio Paranapanema, Bacia do Alto Paraná: prováveis impactos da implantação do complexo canoas. XXII Seminário Nacional de Grandes Barragens. Anais. São Paulo. 1: 85-94.
- Butler, A. B. & W. Hodos. 2005. *Comparative vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation*. 715 p. 2 ed. New Jersey, Wiley e Sons: Hoboken.
- Eastman, J. T. & M. J. Lannoo. 1995. Diversification of Brain Morphology in Antarctic Notothenioid Fishes: Basic Descriptions and Ecological Considerations. *Journal of Morphology*. 223: 47-83.
- Eastman, J. T. & M. J. Lannoo. 2001. Anatomy and Histology of the Brain and Sense Organs of the Antarctic Eel Cod *Muraenolepis microps* (Gadiformes; Muraenolepididae). *Journal of Morphology*. 250: 34-50.
- Eastman, J. T. & M. J. Lannoo. 2003a. Diversification of brain and sense organ morphology in Antarctic dragonfishes (Perciformes: Notothenioidei: Bathydraconidae). *Journal of morphology*. 258: 130-50.
- Eastman, J. T. & M. J. Lannoo. 2003b. Anatomy and histology of the brain and sense organs of the antarctic plunderfish *Dolloidraco longedorsalis* (Perciformes: Notothenioidei: Artedidraconidae), with comments on the brain morphology of other artedidraconids and closely related harpagiferids. *Journal of morphology*. 255: 358-77.
- Eastman, J. T. & M. J. Lannoo. 2004. Brain and sense organ anatomy and histology in hemoglobinless Antarctic icefishes (Perciformes: Notothenioidei: Channichthyidae). *Journal of Morphology*. 260: 117-140.
- Eastman, J. T. & M. J. Lannoo. 2007. Brain and Sense Organ Anatomy and Histology of Two Species of Phyletically Basal Non-Antarctic Thornfishes of the Antarctic Suborder Notothenioidei (Perciformes: Bovichtidae). *Journal of Morphology*. 268: 485-503.

- Eastman, J. T. & M. J. Lannoo. 2008. Brain and Sense Organ Anatomy and Histology of the Falkland Islands Mullet , *Eleginops maclovinus* (Eleginopidae), the Sister Group of the Antarctic Notothenioid Fishes (Perciformes : Notothenioidae). *Journal of Morphology*. 269: 84-103.
- Eastman, J. T. & M. J. Lannoo. 2011. Divergence of brain and retinal anatomy and histology in pelagic Antarctic notothenioid fishes of the sister taxa *Dissostichus* and *Pleuragramma*. *Journal of Morphology*. 272: 419-441.
- Evans, H. M. A. 1931. Comparative Study of the Brains in British Cyprinoids in Relation to their Habits of Feeding, with Special Reference to the Anatomy of the Medulla Oblongata. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 108: 233-257.
- Ferraris, C. J. Jr. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa*. 1418: 1-628.
- Finger, T. E. 1983. Organization of the teleost cerebellum. Pp. 261–284. In: Northcutt, R. G. & R. E. Davis. *Fish Neurobiology*. The University of Michigan Press, Ann Arbor.
- Ito, H., Y. Ishikawa, M. Yoshimoto & N. Yamamoto. 2007. Diversity of brain morphology in teleosts: brain and ecological niche. *Brain, behavior and evolution*. 69: 76-86.
- Kotrschal, K., M. J. van Staaden & R. HUBER. 1998. Fish brains: Evolution and environmental relationships. *Rev. Fish. Biol. Fisheries*. 8: 373–408.
- Lannoo, M. J. & J. T. Eastman. 2000. Nervous and Sensory System Correlates of an Epibenthic Evolutionary Radiation in Antarctic Notothenioid Fishes , Genus *Trematomus* (Perciformes ; Nototheniidae). *Journal of Morphology*. 79: 67-79.
- Lundberg, J. G. 1982. The comparative anatomy of the toothless blindcat, *trogloglanis pattersoni* eigenmann, with a phylogenetic analysis of the ictalurid catfishes. *Misc. Publ.* 163: 1 – 85.
- Lundberg, J. G., A. H. Bornbusch & F. Mago-Leccia. 1991. *Gladioglanis conquistador* n. sp. from Ecuador with diagnoses of the subfamilies Rhamdiinae Bleeker and Pseudopimelodidae n. subf. (Siluriformes: Pimelodidae). *Copeia*. 190–209.
- Meek, J. & R. Nieuwenhuys. Holosteans and teleosts. Pp. 759-937. In: Nieuwenhuys, R., H. J. Ten Donkelaar & C. Nicholson. (Eds.). 1998. *The Central Nervous System of Vertebrates*. Berlin, Springer-Verlag.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the world*. New York: John Wiley & Sons.
- Northcutt, R. G. 2008. Forebrain evolution in bony fishes. *Brain research bulletin*. 75: 191-205.

- Northcutt, R. G. 2004. Taste Buds: Development and Evolution. *Brain, Behavior and Evolution*. 64: 198-206.
- Pupo, F. M. R. S. 2011. Anatomia comparada da morfologia externa do sistema nervoso central da família callichthyidae (teleostei: ostariophysi: siluriformes) e suas implicações filogenéticas. Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 97 p.
- Rosen, D. E. & P. H. Greenwood. 1970. Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorynchiform fishes. *Am Mus Novit*. 2428: 1–25.
- Ruiz, W. B. G. & O. A. Shibatta. 2011. Two new species of *Microglanis* (Siluriformes: Pseudopimelodidae) from the upper-middle rio Araguaí basin, Central Brazil. *Neotrop. Ichthyol*. 9: 697 – 707.
- Shibatta, O. A. 1998. Sistemática e evolução da família Pseudopimelodidae (Ostariophysi, Siluriformes), com a revisão taxonômica do gênero *Pseudopimelodus*. [Ph.D. dissertação], Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 353 p.
- Shibatta, O. A. 2003. *Phylogeny and Classification of "Pimelodidae"*. Pp. 385-400. In: Arratia, G., B. G. Kapoor, M. Chardon & R. Diogo. *Catfishes*. Science Publishers, Inc. Enfield.
- Striedter, G. F. 2005. *Principles of Brain Evolution*. Sinauer Associates, Inc.
- Tong, S. L. & T. E. FINGER. 1983. Central organization of the electrosensory lateral line system in bullhead catfish *Ictalurus nebulosus*. *J. Comp. Neurol*. 217: 1-16.
- Yamamoto, N. 2009. Studies on the teleost brain morphology in search of the origin of cognition. *Japanese Psychological Research*. 51: 154-167.
- Weitzman, S. H. 1962. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyol Bull*. 8: 1–77.
- Wullimann, M. F., M. H. Hofmann & D. L. Meyer. 1991. Histochemical, connectional and cytoarchitectonic evidence for a secondary reduction of the pretectum in the European eel, *Anguilla Anguilla*. A case of parallel evolution. *Brain Behav. Evol*. 38: 290 – 301.

Capítulo 2

Evolução da Morfologia Externa do Sistema Nervoso Central em Pseudopimelodidae (Ostariophysi, Siluriformes)

RESUMO As relações entre os gêneros e algumas espécies da família Pseudopimelodidae são estudadas a partir de caracteres obtidos da morfologia externa do sistema nervoso central (SNC). O clado composto por (*Pseudopimelodus* aff. *pulcher* (*Cruciglanis*, *Pseudopimelodus*)) possui as espécies com a forma do encéfalo mais relacionado com as espécies de Pimelodidae e Heptapteridae, se posicionando como grupo irmão do outro clado que compõe as demais espécies da família. Este outro clado contém (*Lophiosilurus* (*Cephalosilurus* (*Batrochoglanis*, *Microglanis*))), sendo que estes resultados corroboram análises mais antigas e resgatam essa conformação da filogenia da família. *Cephalosilurus* se apresenta como um grupo monofilético, sustentado por uma sinapomorfia que a distingue de *L. alexandri*, que se mantém como grupo irmão do mesmo. O clado composto por *Batrochoglanis* e *Microglanis* se localiza em posição mais derivada dentro da família. As hipóteses filogenéticas mais atuais foram corroboradas, onde *Phreatobius sanguijuella* se manteve fora da família Heptapteridae se mantendo como grupo irmão de Pimelodidae e Pseudopimelodidae. Heptapteridae se posicionou como grupo irmão desse clado composto por (*P. sanguijuella* (Pimelodidae (Pseudopimelodidae))). Foram utilizados 41 caracteres para sustentar a hipótese apresentada. A evolução desses caracteres e das espécies foram discutidas sendo evidenciada a importância de trabalhos que abranjam as variações dos padrões do SNC. Palavras-chave: Filogenia, anatomia, encéfalo, bagres.

Introdução

A ordem Siluriformes inclui mais de 3000 espécies válidas e distribuídas em 36 famílias e 477 gêneros, incluindo organismos fósseis (Ferraris, 2007). Em vista desta grande diversidade é notável também a ampla variedade morfológica encontrada neste grupo quando comparado a outros relacionados mais próximos como, por exemplo, as ordens Characiformes, Cypriniformes e Gymnotiformes (Rosen e Greenwood, 1970). Atualmente os estudos realizados com o sistema nervoso central (SNC) com as famílias de Siluriformes são raros (Atema, 1971; Lundberg, 1982; Tong e Finger, 1983; Meek e Nieuwenhuys, 1998; Pupo, 2011), porém possuem uma grande variação morfológica, além de padrões anatômicos que podem ser utilizados em estudos filogenéticos. O SNC apresenta a propriedade de ser plástico, ou seja, ser capaz de alterar sua organização, forma e função em resposta às

alterações de ambientes externos, ou também de mudanças internas dos organismos animais. Esta plasticidade permitiu as diferentes espécies a ocupação de diversos tipos de ambientes em virtude das respostas adaptativas comportamentais, fisiológicas e anatômicas geradas pelo SNC (Kotrschal et al., 1998; Northcutt, 2008). A família Pseudopimelodidae pode ser encontrada desde o rio Atrato na Colômbia até o rio de La Plata, na Argentina (Shibatta, 2003), possui seis gêneros e aproximadamente 32 espécies válidas (Ruiz e Shibatta, 2011). Até recentemente essa família era incluída na família Pimelodidae, e somente nos trabalhos de Lundberg et al. (1991) a partir de uma revisão no grupo redefiniu algumas espécies como pertencentes a subfamília Pseudopimelodinae, porém sua posição ainda era motivo de discussões, sendo colocada mais próxima de Rhamdiinae (atual Heptapteridae). Posteriormente, de Pinna (1993, 1998) encontra caracteres sinapomórficos que sustentam ainda mais a hipótese de monofilia do grupo e relaciona com a subordem Loricarioidea. Nos estudos de Diogo (2004) e Diogo et al. (2004) o cladograma de consenso estrito a colocou como grupo irmão de um clado que continha Hpetapteridae e Pimelodidae. Em estudos recentes, utilizando dados moleculares, houve nova modificação da posição dessa família realocando-a como grupo irmão de Pimelodidae e este clado como grupo irmão de Hpetapteridae (Hardman, 2005; Sullivan et al., 2006).

Lundberg et al. (1991), estudando as relações de Pimelodidae, propuseram uma hipótese de relações internas da família Pseudopimelodidae, mas somente Shibatta (1998) realizou uma ampla análise filogenética, englobando cinco gêneros e 25 espécies, propondo a criação de um novo gênero e algumas espécies novas. Porém, algumas relações entre os gêneros estudados ainda ficaram mal resolvidas evidenciando a carência de outros estudos para melhores esclarecimentos. Ortega-Lara e Lehmann (2006) descreveram um novo gênero, denominado *Cruciglanis*, e inseriram os novos caracteres autapomórficos na matriz previamente construída por Shibatta (1998). Algumas relações entre os gêneros que compõem essa família sofreram alterações de posição, principalmente em relação à *Pseudopimelodus* que no primeiro estudo permanecia como grupo irmão dos demais pseudopimelodídeos, e no estudo subsequente o clado composto por *Cephalosilurus* e *Lophiosilurus* se apresentou como grupo irmão dos demais. Com a utilização de caracteres anatômicos da bexiga natatória Birindelli e Shibatta (2011) propuseram que Pseudopimelodidae está mais relacionada com Pimelodidae. Essa maior proximidade é devido a um músculo relacionado a esse órgão que está presente em alguns exemplares dessas famílias, que por sua vez não é encontrado nos exemplares analisados de Heptapteridae, permanecendo assim como grupo irmão do clado composto por Pimelodidae e Pseudopimelodidae.

Considerando a discordância entre as hipóteses existentes, o principal objetivo deste estudo foi testá-las com a utilização de caracteres independentes daqueles anteriormente utilizados, provenientes do SNC dos Pseudopimelodidae, além da descrição e comparação dos caracteres obtidos a partir da morfologia do SNC das espécies de Pseudopimelodidae, com posterior discussão da evolução destes peixes a partir da hipótese proposta.

Material e métodos

Nomenclatura e preparações

Para as abreviações das instituições mencionadas na lista de material examinado seguimos Sabaj Pèrez (2010). Para a nomenclatura osteológica seguimos Weitzman (1962), além de literatura específica para alguns grupos (Lundberg e McDade, 1986; Lundberg et al., 1988, 1991a, 1991b; Silfvergrip, 1996; Bockmann, 1998; Shibatta, 1998; Arratia, 2003). Seguimos a organização do sistema nervoso central proposta por Meek e Nieuwenhuys (1998) e Butler e Hodos (2005). Para as abreviações das regiões do encéfalo utilizamos Meek e Nieuwenhuys (1998) (Fig. 2).

Para as disseções do SNC dos exemplares analisados seguimos os procedimentos de Abrahão e Shibatta, conforme descrito no capítulo anterior. Os dados morfométricos foram realizados com o auxílio de um microscópio estereoscópio Leica M250 A com câmera digital acoplada, juntamente com o emprego do software Axio Vision Rel v.4.8. Em vista dorsal, a partir da morfometria do SNC, medimos o comprimento e largura total do encéfalo (Tabela 1). Para os valores obtidos de comprimento total (CT) medimos desde o lobo vagal, sendo esta a subdivisão mais caudal visível topograficamente e, como limite rostral, medimos até o telencéfalo, descartando o bulbo olfatório, por ter muita variação quanto ao seu tamanho. As medidas foram utilizadas em proporção ao comprimento total, sendo sua largura total medida entre a maior largura possível do encéfalo, desta forma entre os lóbulos do teto óptico. A partir da vista dorsal dos encéfalos dos exemplares obtidos medimos e comparamos o comprimento do lobo vagal com a largura da eminência granular, esta última que se estende de sua maior largura na margem lateral até o ventrículo, e está localizada latero-caudalmente ao corpo cerebelar. Para as análises do órgão olfatório retiramos o osso nasal dos exemplares, onde logo abaixo pode ser verificada esta estrutura. Todas as medidas estão em porcentagens relacionadas ao CT do SNC (Tabela 1). Para as análises acerca da forma das estruturas encefálicas utilizamos formas geométricas, que mais se aproximavam da forma observada, para nominá-las (Fig. 1).

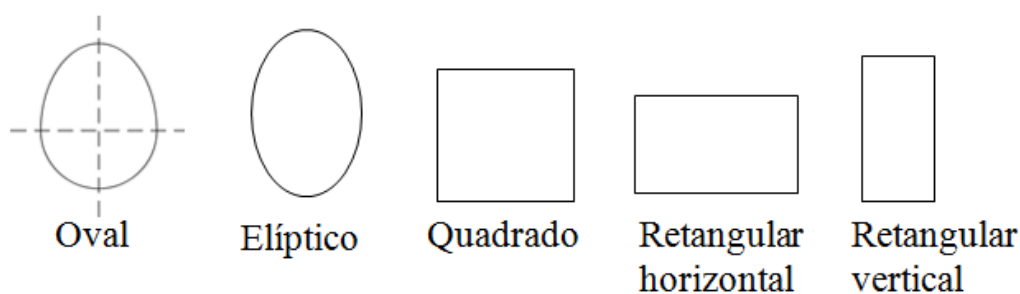


Fig. 1: Formas geométricas utilizadas para nominar alguns caracteres.

Análise Filogenética

Construímos a matriz de caracteres utilizando o software Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, versão 2.75 (Maddison e Maddison, 2011). Os caracteres 9, 10, 12, 13, 17, 19, 21, 24, 25, 29, 32 e 36 foram determinados como sendo ordenados por manterem um gradiente de variação nos estados de caracteres presentes nas espécies analisadas. Para a análise de parcimônia utilizamos o software TNT (Goloboff et al., 2008), com a opção de busca exaustiva. Para as análises de parcimônia utilizamos algumas espécies, como: *Rhamdia quelen*, *Heptapterus mustelinus* e *Phreatobius sanguijuella* (Heptapteridae), *Pimelodus maculatus*, *Steindachneridion parahybae* e *Zungaro zungaro* (Pimelodidae), além de *Ictalurus punctatus* (Ictaluridae) como grupo externo. Para o enraizamento da árvore utilizamos *Ictalurus punctatus* (Ictaluridae), seguindo as hipóteses mais recentes e abrangentes (Bockmann, 1998; Lundberg et al., 1988, 1991; Britto, 2003; Diogo, 2004; Diogo et al, 2004;. Hardman, 2005;. Sullivan et al, 2006). Uma árvore de consenso estrito foi gerada a partir das hipóteses obtidas, segundo o método de consenso estrito (Sokal e Rohlf, 1981). A partir dessa árvore otimizamos os estados de caráter através do software Winclada versão 0.9.9 (Nixon, 1999). A opção ACCTRAN (“ACCElERated TRANsformation optimization”, Swofford e Maddison, 1987) sempre foi escolhida no caso de ambiguidades, preservando, desta forma, hipóteses de homologia primária (de Pinna, 1991). A lista de sinapomorfias foi feita a partir do software TNT. Estas análises foram possíveis devido ao fato do SNC possuir diversas formas de suas estruturas conservativas e semelhantes aos táxons escolhidos no presente estudo, o que pode ser filogeneticamente informativo.

Material Examinado

Na listagem das espécies dissecadas para o estudo do encéfalo, foram utilizadas as abreviações ALC, para os exemplares preservados em álcool e CP, para o comprimento

padrão. Utilizamos espécies dos gêneros tipos das famílias do grupo externo para as análises, além de espécies ainda não descritas do grupo interno, definidas e separadas com siglas de acordo com o local tipo de cada uma delas. Outras espécies também foram utilizadas como grupo externo em decorrência da morfologia cranial semelhante às espécies de Pseudopimelodidae. Heptapteridae: *Heptapterus mustelinus*. MZUEL 6487 (2 ALC: 55,73 mm CP). *Rhamdia quelen*. MZUEL 6036 (6 ALC: 187,45 – 222,37 mm CP). *Phreatobius sanguijuela*. MZUEL 6486 (2 ALC: 38,98 – 39,87 mm CP). Pimelodidae: *Pimelodus maculatus*. MZUEL 1343 (3 ALC: 181,67 – 243,15 mm CP). *Steindachneridium parahybae*. MZUEL 5231 (1 ALC: 262,41 mm CP). *Zungaro zungaro*. MZUEL 6044 (1 ALC: 158,75 mm CP). MZUEL 6049 (1 ALC: 181,37 mm CP). Pseudopimelodidae: *Batrochoglanis melanurus*. MZUEL 3670 (1 ALC; 51,16 mm CP). *B. raninus*. MZUEL 6035 (1 ALC: 76,73 mm CP). MZUSP 23407 (2 ALC: 51,4 – 76,65 mm CP). *B.sp.* INPA 30268 (2 ALC: 23,23 – 23,75 mm CP). *B. villosus*. MZUEL 6037 (1 ALC: 143,23 mm CP). *Cephalosilurus albomarginatus*. ROM 61336 (1 ALC: 87,34 mm CP). *C. apurensis*. MZUEL 6493 (1 ALC: 195,65 mm CP). *C. fowleri*. MZUEL 6040 (1 ALC: 275,01 mm CP). *Cruciglanis pacifici* MCP sem número (1 ALC: 142,45 mm). *Lophiosilurus alexandri*. MZUEL 5377 (1 ALC: 58,67 mm CP). MZUSP 96276 (1 ALC: 73,14 mm CP). *Microglanis cibela*. MZUEL 6038 (1 ALC: 39,95 mm CP). MCP 21190 (1 ALC: 33,52 mm CP). *M. cottoides*. MZUEL 6033 (3 ALC: 40,08 – 48,78 mm CP). *M. garavelloii*. MZUEL 6058 (11 ALC: 28, 76 – 60, 23 mm CP). *M. secundus*. INPA 5730 (2 ALC: 22,85 – 23,37 mm CP). *M.cf poecilus* PA (estado do Pará). INPA 6828 (1 ALC: 20,9 mm CP). *M.cf poecilus* SU (Suriname). MZUSP 38230 (2 ALC: 21,27 – 28,96 mm CP). *Pseudopimelodus bufonius*. MZUEL 5744 (4 ALC: 97,82 – 118,17 mm CP). *P. charus*. MZUEL 6488 (1 ALC: 138,61 mm CP). *P. mangurus*. MZUEL 2795 (1 ALC: 175,68 mm CP). MZUSP 24449 (1 ALC: 80,03 mm CP). *P.aff. pulcher* MT (estado do Mato Grosso, Brasil). LIRP 8042 (1 ALC: 57,42 mm CP). *P.aff. pulcher* PR (estado do Paraná, Brasil). MZUEL 6034 (4 ALC: 39,18 – 44,13 mm CP). *P.aff. pulcher* TO (estado do Tocantins, Brasil). MZUEL 6039 (2 ALC: 48,26 – 53,35 mm CP). Ictaluridae: *Ictalurus punctatus*. MZUEL 6671 (3 ALC: 78,87 – 82,34 mm CP).

Resultados e discussão

Levantamos um total de 39 caracteres, somente relacionados ao SNC, sendo todos inéditos em análises filogenéticas da família Pseudopimelodidae. A matriz de caracteres está disponível no Apêndice 1. A tabela com os dados morfométricos das subdivisões relacionadas abaixo estão dispostos na Tabela 1.

Descrição dos caracteres

1. Largura total do encéfalo: (0) largura total do encéfalo maior que o comprimento do telencéfalo; (1) largura total do encéfalo menor que o comprimento do telencéfalo (Tabela 1).

A largura do encéfalo com proporção no CT maior que o comprimento do telencéfalo é a condição plesiomórfica dentro dos grupos examinados no presente estudo, pois podemos observar que em *I. punctatus* esta proporção é encontrada. Entretanto, em *Phreatobius sanguijuela* a largura total do encéfalo se manteve menor que o telencéfalo, sendo considerada uma condição apomórfica no presente estudo.

2. Posição do lobo vagal: (0) contato caudal entre os lóbulos do lobo vagal (Figs. 3-4); (1) contato total entre os lóbulos do lobo vagal (Fig. 4d).

Em vista dorsal o lobo vagal está localizado rostro-lateralmente à medula oblonga e possui dois lóbulos nos quais, em seu estado plesiomórfico, possui contato somente entre suas porções caudais. Esse estado de caráter é compartilhado pela grande maioria dos táxons amostrados, inclusive em *I. punctatus* onde esta condição é notadamente aparente. Apenas em *P. maculatus* há um contato total, formando praticamente uma única estrutura com uma fissura central, mantendo em contato suas porções rostral e caudal, sendo considerado aqui como um estado apomórfico.

3. Tamanho do lobo vagal em relação à largura da eminência granular: (0) tamanho do lobo vagal maior que a largura da eminência granular (Tabela 1); (1) tamanho do lobo vagal menor que a largura da eminência granular (Tabela 1 e Fig. 4f).

Primitivamente a relação entre o comprimento do lobo vagal em relação à largura da eminência granular é positiva, uma vez que o lobo vagal se mantém com maior tamanho, aqui observada para a grande maioria dos táxons analisados. Porém em *Z. zungaro* esta relação é negativa, sendo considerado neste estudo como um estado apomórfico deste caráter.

4. Forma do lobo vagal: (0) forma aproximadamente elíptica; (1) cilíndrico com intumescimento na porção rostral de cada lóbulo (Fig. 4); (2) cilíndrico sem intumescimento na porção rostral de cada lóbulo (Fig. 4d); (3) cada lóbulo com forma aproximadamente de meio círculo (Figs. 2-3-4b).

Em vista dorsal o formato do lobo vagal pode assumir vários tipos de formas, evidenciando uma grande variação entre os clados correspondentes das famílias estudadas.

Em seu estado plesiomórfico, presente em *I. punctatus*, possui formato aproximadamente elíptico, com suas porções rostral e caudal complementares. Em Heptapteridae e Pimelodidae, essa estrutura possui formato aproximadamente cilíndrico, com a porção rostral de cada lóbulo com discreta intumescência. Ainda podemos encontrar dois estados de caracteres diferentes para este caráter. Em *P. maculatus*, possui em cada lóbulo um conspícuo aumento de calibre, aparentando, cada um deles, a forma de um meio círculo. Por fim, em Pseudopimelodidae e *P. sanguijuela*, os lóbulos são cilíndricos sem nenhuma intumescência na porção rostral e nem curvaturas presentes, caracterizando como uma sinapomorfia entre estes grupos.

Tabela 1: Morfometria dos encéfalos das espécies examinadas. CT em mm. Demais medidas em proporção ao CT. Valores apresentados como médias nas espécies com mais de um exemplar analisado.

Táxons	N	CT	LT	lobX	lobVII	eg	cocb	lcocb	tel	ltel	tect	lih	llih
<i>I. punctatus</i>	2	7,6	59,2	16,7	14	13,5	47,1	39,5	33	17,19	32,3	36	18,7
<i>R. quelen</i>	6	15,9	54,3	16,6	14,1	13,8	49,2	33,2	31,5	22	26,3	23,3	17,6
<i>H. mustelinus</i>	2	6,63	61,3	13,2	19,3	10,7	39,5	38,4	34	13,1	28,3	26,3	18,8
<i>P. sanguijuela</i>	2	3,24	37	16,6	12,6	4,9	41,6	37,6	42,5	16,9	12,3	25,6	19,7
<i>P. maculatus</i>	3	16,28	51,7	21,1	14,6	12,4	55,1	33,7	29,2	15,8	28,2	25,9	17,1
<i>S. parahybae</i>	1	15,45	61	19,7	14	12	58,2	37,9	29,1	20,3	25,6	23,4	17,8
<i>Z. zungaro</i>	1	12,94	57,5	17,3	12,2	17,2	64,8	44,2	34,6	19,3	24,4	25,3	21,4
<i>B. melanurus</i>	1	5,99	53,4	18,1	16,1	10,1	30,3	34,5	33	17	24,7	26	21,5
<i>B. rarinus</i>	3	7,16	44,8	18,5	16,4	13,2	30,7	31,4	32,4	20,6	24,3	22,4	18,4
<i>B. sp</i>	2	4,69	53,9	10,2	12,7	8,3	34,9	38,8	33,9	18,3	27	22,8	15,1
<i>B. villosus</i>	1	9,8	46,2	18,8	16,3	10,6	36,5	38,9	31,4	20	21,9	20,2	16,2
<i>C. albomarginatus</i>	1	6,31	46,7	19,4	10,9	11,7	28	31,5	28,3	16	20,2	20,7	23,4
<i>C. apurensis</i>	1	10,24	49,3	18,4	15,2	17	41,6	33	29,8	20,8	23,7	21,8	22,2
<i>C. fowleri</i>	1	13	43,5	20	10,8	13,6	35,3	30,9	26,7	19	22	21,8	13
<i>C. pacifici</i>	1	7,91	49,3	18,8	12,6	11,3	43,2	38,3	33,6	21,3	20,3	26,2	21,8
<i>L. alexandri</i>	2	7,21	52,4	16,2	12,4	13,5	36,4	36,7	28,7	19,8	28,8	21,2	18,8
<i>M. cibelaë</i>	2	5,48	52,7	14,2	12,4	11,8	33	40,8	33	16,9	25	24,2	16,7
<i>M. cottoides</i>	3	5,73	56,7	14,4	10,4	11,3	36,6	43,9	35,9	18,6	23,7	25,6	18,4
<i>M. garavelloï</i>	11	4,72	52,5	17,1	12,9	12	31,1	35,5	31,5	19,9	24,1	26,4	19,2
<i>M. poecilus PA</i>	1	3,62	58	15,7	9,3	12,1	29,2	41,9	33,1	18,2	25,1	24	18,2
<i>M. poecilus SU</i>	2	3,93	57,5	16,5	15	11,1	25,9	38,1	32	17,3	24,1	24,4	15
<i>M. secundus</i>	2	3,44	52,3	18	17,4	10,1	34,5	51,1	34,5	13,3	21,5	25,8	19,1
<i>P. bufontus</i>	4	8,69	53,2	17,6	13,9	12,4	45,5	33,8	34,1	18	21,4	21	16,3
<i>P. charus</i>	1	10,61	49,9	17,5	16,4	10,8	44,7	35	33	21,3	24,8	23	22,33
<i>P. mangurus</i>	2	12,39	47,2	18,4	14	9,4	50,8	36,5	35,9	22,1	22,1	22,5	17,1
<i>P. pulcher MT</i>	1	6,32	56,6	17	13,1	8,7	46	33	28,4	17	23,7	25	20
<i>P. pulcher PR</i>	4	5,75	49,7	13	12,5	8,8	43,4	35,6	36	20,8	22,9	26,6	22
<i>P. pulcher TO</i>	2	6,58	49,5	13,2	9,5	9,5	43,3	37	34,9	14,1	21,8	23,4	19,1

5. Angulação entre os lóbulos do lobo vagal: (0) formação de ângulo agudo entre os lóbulos do lobo vagal (Figs. 2-3-4); (1) sem angulação entre os lóbulos do lobo vagal (Fig. 4d); (2) formação de ângulo reto entre os lóbulos do lobo vagal (Fig. 3e).

Em vista dorsal notamos que entre os lóbulos do lobo vagal há uma variação em sua angulação. Em seu estado plesiomórfico, a inclinação entre os lóbulos se manteve menor que 90°, formando um ângulo agudo, forma predominante em Heptapteridae, Pimelodidae e

Pseudopimelodidae, além de *P. sanguijuela* e *I. punctatus*. Este caráter ainda apresenta mais dois estados apomórficos pontuais de caracteres. Em *P. maculatus* esta angulação se manteve nula, não havendo nenhum tipo de inclinação entre os lóbulos, mantendo-se paralelos. Por fim, em *M. secundus* esta variação se mostrou com uma angulação reta, ou seja, a inclinação entre os lóbulos do lobo vagal se manteve aproximadamente a 90°.

6. Posição do lobo vagal em relação ao lobo facial: (0) lobo vagal em contato com o lobo facial (Figs. 2-3-4); (1) lobo vagal sem contato com o lobo facial (Fig. 3d).

Em vista dorsal verificamos que a posição do lobo vagal pode variar de acordo com a proximidade do lobo facial, que se localiza rostralmente a ele. Primitivamente estes lobos mantêm contato um com o outro em todos os grupos examinados, sendo este estado plesiomórfico para a análise. Em *C. fowleri* a posição entre esses lobos se mantêm mais afastada, não havendo contato entre eles, sendo considerada uma autapomorfia para esta espécie.

7. Tamanho do lobo facial em relação ao lobo vagal: (0) lobo facial menor que o lobo vagal; (1) lobo facial maior que o lobo vagal (Tabela 1).

A partir da vista dorsal dos encéfalos analisados observamos que há variação entre o comprimento do lobo facial, quando relacionado ao lobo vagal. Com os dados morfométricos obtidos notamos que o tamanho relativo do lobo facial, em seu estado plesiomórfico, é menor que o lobo vagal, sendo encontrado na grande maioria dos táxons amostrados. Entretanto em *H. mustelinus* e *Batrochoglanis* sp o lobo facial possui maior tamanho que o lobo vagal.

8. Posição entre os lóbulos do lobo facial: (0) sem contato entre os lóbulos do lobo facial (Fig. 4); (1) lóbulos do lobo facial em contato entre eles (Figs. 2-3).

Em vista dorsal pudemos notar que existe uma relação variável entre os lóbulos do lobo facial, podendo estes estar em contato ou não. Em seu estado plesiomórfico não existe contato entre os lóbulos do lobo facial, sendo este caráter bastante homoplástico, por aparecer em muitos táxons de diferentes grupos analisados, porém por estar presente em *I. punctatus* codificamos desta forma. Entretanto em *R. quelen*, *P. sanguijuela*, *P. maculatus*, *B. melanurus*, *B. raninus*, *Batrochoglanis* sp, *Cephalosilurus*, *Lophiosilurus* e *P. bufonius* há contato entre esses lóbulos, sendo considerada um estado apomórfico para esse caráter.

9. Forma do lobo facial: (0) retangular posicionado em sentido horizontal; (1) retangular posicionado em sentido vertical (Figs. 3-4); (2) quadrangular (Fig. 4d); (3) elíptico (Fig. 3b).

Em vista dorsal pudemos notar que há diferenças quanto à forma do lobo facial entre as espécies examinadas. Este lobo pode assumir algumas diferentes formas, podendo ser aproximadamente retangular, posicionado horizontalmente no eixo longitudinal, em seu estado plesiomórfico, presente em *I. punctatus*. O lobo facial ainda pode assumir três estados de caracteres diferentes para este caráter. Na grande maioria dos táxons amostrados possui forma retangular, posicionado verticalmente no eixo longitudinal. Outra situação ocorre em *P. maculatus* onde a forma é aproximadamente quadrangular. E, por fim, para *C. pacifici* o lobo facial é aproximadamente elíptico.

10. Posição da intumescência do lobo facial: (0) sobre a porção lateral do lobo facial (Fig. 4); (1) sobre a porção rostro-lateral do lobo facial (Fig. 3); (2) sobre a porção rostral do lobo facial (Fig. 3d).

A partir da vista dorsal pôde-se notar que o lobo facial possui uma intumescência que pode se deslocar conforme as diferentes espécies. Em seu estado plesiomórfico, a intumescência se localiza lateralmente, porém em contato com o lobo facial, se mantendo sobre ele. Essa estrutura, em seu estado apomórfico, se localiza na porção rostro-lateral do lobo facial, presente na maioria dos pseudopimelodídeos. Entretanto em *Cephalosilurus* e *L. alexandri* mantêm-se somente na porção rostral do lobo facial.

11. Angulação entre os lóbulos do lobo facial: (0) sem angulação entre os lóbulos do lobo facial (Figs. 3-4); (1) formação de um ângulo de 90° entre os lóbulos do lobo facial (Fig. 3f).

Em vista dorsal pôde-se notar que entre os lóbulos do lobo facial há uma variação quanto sua angulação. Primitivamente a forma da angulação observada, entre os lóbulos, é nula, não havendo nenhum tipo de inclinação entre os lóbulos, se mantendo, cada lóbulo, paralelo entre eles. Entretanto, em *P. aff pulcher* TO possui uma angulação entre esses lóbulos, formando um ângulo de aproximadamente 90°, ou reto, sendo considerado aqui um estado apomórfico para esse caráter.

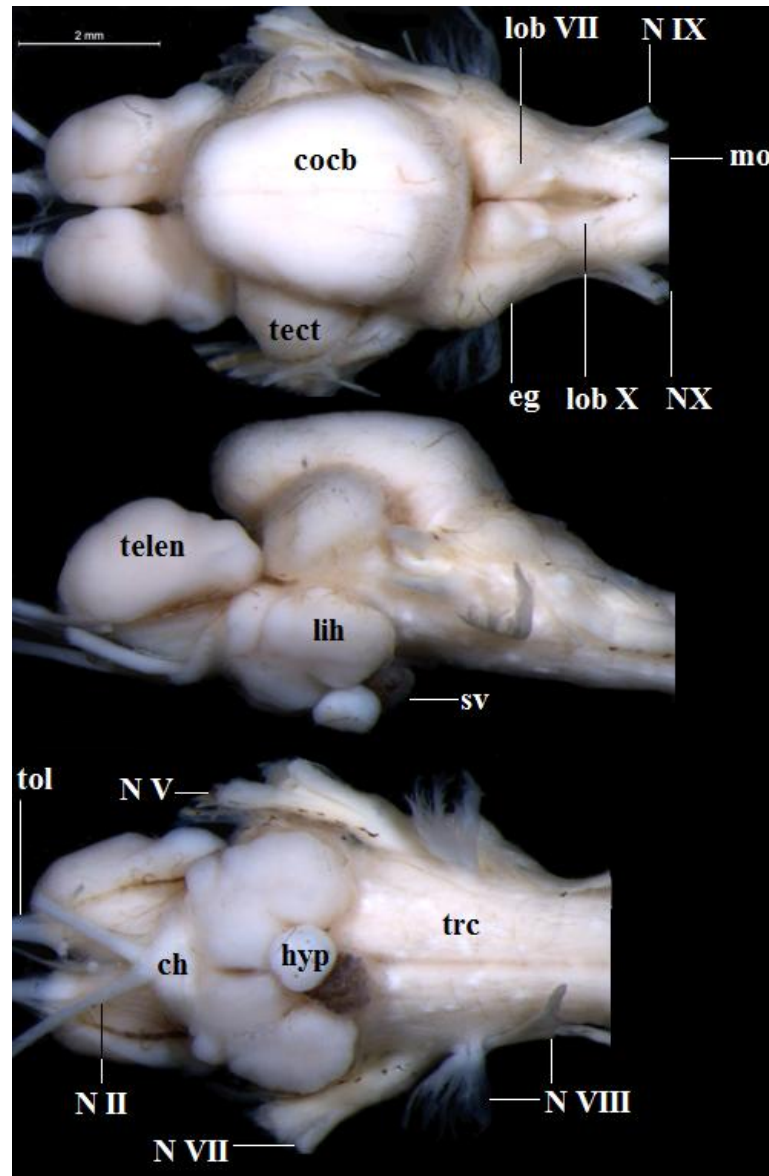


Fig. 2. Sistema nervoso central, de cima para baixo, em vista dorsal, lateral e ventral de *Pseudopiemlodus bufonius*, MZUEL 5744. Ch: quiasma óptico; cocb: corpo cerebelar; eg: eminência granular; lih: lobo inferior hipotálamo; hyp: hipófise; lobVII: lobo facial; lobX: lobo vagal; mo: medula oblonga; NV: nervo trigêmeo; NVII: nervo facial; NVIII: nervo octavolateral; NIX: nervo glossofaríngeo; NX: nervo vagal; sv: saco vasculoso; trc: tronco cerebral; telen: telencéfalo; tect: teto óptico; tol: trato olfatório.

12. Posição do lobo facial em relação ao corpo cerebelar: (0) lobo facial em contato com o corpo cerebelar (Fig. 4d); (1) lobo facial sem contato com o corpo cerebelar (Figs. 3-4).

Entre os táxons amostrados a posição do lobo facial possui variação em relação ao corpo cerebelar, podendo este se posicionar, em seu estado plesiomórfico, em contato com a estrutura imediatamente à sua frente, estado compartilhado por *I. punctatus* e *P. maculatus*. Porém também pode se manter, em seu estado apomórfico, sem contato entre o lobo facial com o corpo cerebelar, sendo compartilhado pela maioria das espécies examinadas.

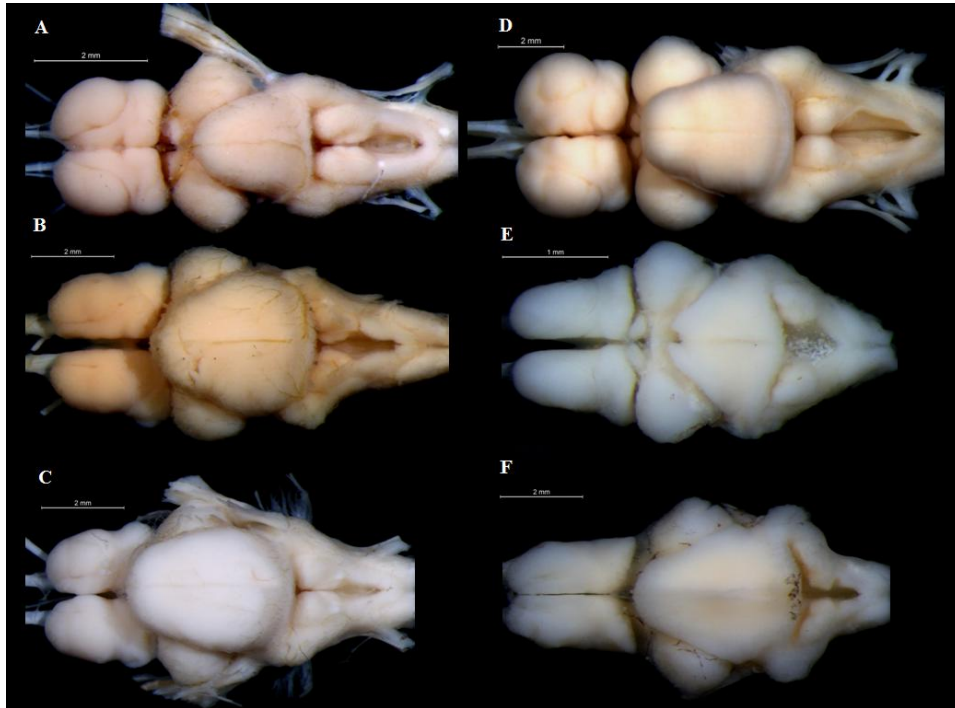


Figura 3: Vista dorsal do SNC das espécies da família Pseudopimelodidae. A) *Batrochoglanis raninus*, MZUEL 6035, CP 76,73mm; B) *Cruciglanis pacifici*, MCP sem número, CP 142,45 mm; C) *Pseudopimelodus bufonius*, MZUEL 5744, CP 118,17mm; D) *Cephalosilurus fowleri*, MZUEL 6040, CP 275,01mm; E) *Microglanis secundus*, MZUEL INPA 5730, CP 22,85mm; F) *Pseudopimelodus aff pulcher*, TO MZUEL 6039, CP 48,26mm.

13. Largura da eminência granular em relação ao lobo facial: (0) largura da eminência granular menor que o comprimento do lobo facial; (1) largura da eminência granular maior que o comprimento do lobo facial; (2) largura da eminência granular três vezes menor que o comprimento do lobo facial (Tabela 1).

A partir da vista dorsal dos encéfalos dos exemplares obtidos medimos a largura da eminência granular e comparamos com o comprimento do lobo facial. Esta relação mostra que a largura da eminência granular, em seu estado plesiomórfico, é menor que o comprimento do lobo facial, estando presente em *I. punctatus* e na maioria dos táxons amostrados. Para esse caráter ainda encontramos mais dois estados de caracteres diferentes para este caráter. Em *Z. zungaro*, *Cephalosilurus* e *L. alexandri* a largura da eminência granular é maior que o comprimento do lobo facial, além dessa largura ser três vezes menor que o comprimento do lobo facial, em *P. sanguijuela*, sendo esses dois últimos estados de caráter codificados como apomórficos nesta análise.

14. Número de lóbulos da eminência granular: (0) presença de dois “lóbulos” na eminência granular (Figs. 3-4); (1) presença de um “lóbulo” na eminência granular (Fig. 3e).

Este caráter pode ser visualizado em vista dorsal e lateral, uma vez que na eminência granular podem ocorrer dois estados distintos. Em seu estado plesiomórfico a eminência granular pode ser dividida em dois “lóbulos”, se mostrando como uma região com duas estruturas circulares, sendo notável na maioria dos táxons amostrados. Entretanto, para *Microglanis*, a eminência granular possui apenas um “lóculo”, considerado aqui como um estado apomórfico para o mesmo.

15. Forma da eminência granular: (0) “lóculo” caudal da eminência granular mais intumescido; (1) “lóculo” rostral da eminência granular mais intumescido (Figs. 3-4); (-) inaplicável (Fig. 3e).

Em vista lateral e dorsal notamos diferenças entre o tamanho dos “lóculos” da eminência granular. Quando presente os dois “lóculos” dividimos os estados do caráter em duas formas. A primeira delas, plesiomórfica, possui o “lóculo” caudal com maior tamanho e mais intumescido que o rostral, sendo este estado presente em *I. punctatus*. Entretanto o inverso é encontrado na maioria dos táxons amostrados, onde o “lóculo” rostral se apresenta maior e mais intumescido que o caudal, sendo considerado aqui como um estado apomórfico para este caráter. Para *Microglanis* onde a eminência granular possui somente um “lóculo”, codificamos como inaplicável (-).

16. Superfície da eminência granular: (0) ausência de entalhe na eminência granular (Figs. 3-4); (1) presença de entalhe na eg (Fig. 3b).

Em sua forma primitiva a eminência granular não possui nenhuma modificação, ou entalhe, que divide seus “lóculos”. Entretanto em *C. pacifici* há a presença de um entalhe separando esses “lóculos” da eminência granular, considerado uma atapomorfia dessa espécie.

17. Extensão da eminência granular: (0) eminência granular se alonga até a metade do lobo facial (Fig. 4a-c); (1) eminência granular se alonga até a divisa entre os lobos facial e vagal (Figs. 3-4d-f); (2) eminência granular se alonga até a porção rostral do lobo vagal (Figs. 2-3c,d-4f).

Tomando-se o encéfalo a partir das vistas dorsal e lateral, pudemos observar que a eminência granular pode variar sua amplitude de extensão da porção caudal ao longo de algumas regiões do SNC. Essa amplitude de variação pode se estender, em seu estado plesiomórfico, até metade do lobo facial, sendo característico da família Heptapteridae e *I.*

punctatus. Este caráter ainda possui mais dois diferentes estados apomórficos de caracteres. Para as famílias Pimelodidae e Pseudopimelodidae se alonga até a divisa entre os lobos vagal e facial, sendo compartilhado pela maioria das espécies destes grupos. Entretanto em *Z. zungaro*, *Cephalosilurus*, *L. alexandri* e *Pseudopimelodus* a eminência granular ultrapassa essa divisa entre os lobos vagal e facial, atingindo a porção rostral do lobo vagal.

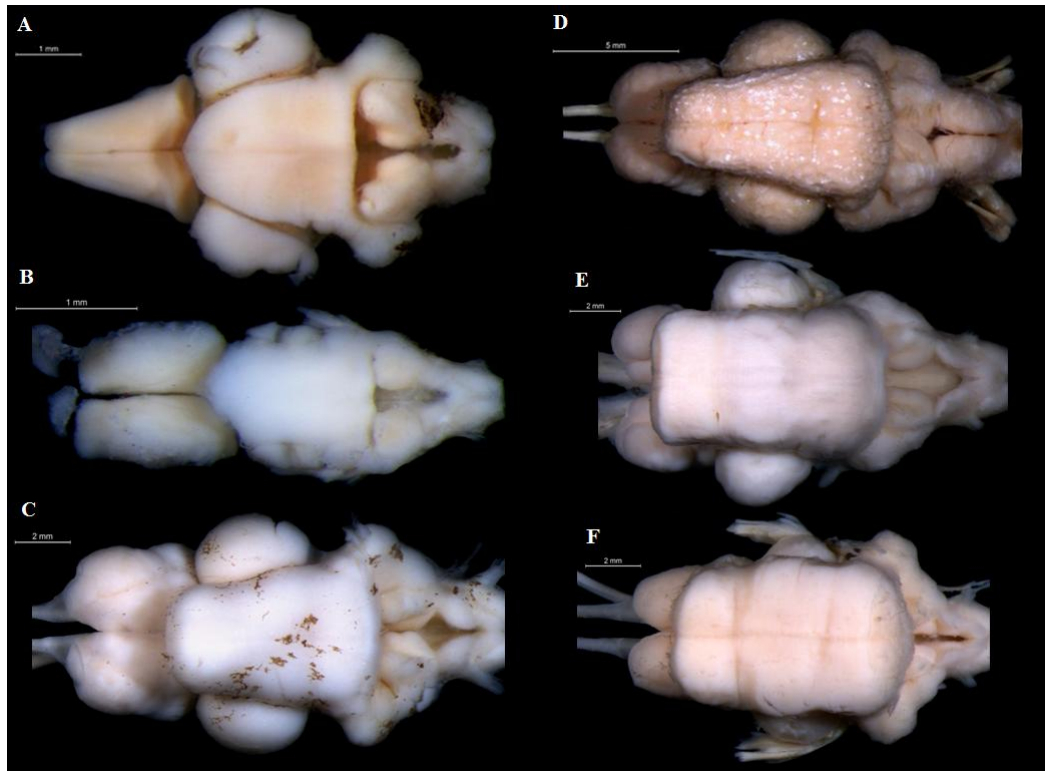


Figura 4: Vista dorsal do SNC das espécies das famílias Heptapteridae e Pimelodidae. A) *Heptapterus mustelinus*, MZUEL 6487, CP 55,73mm; B) *Phreatobius sanguijuela*, MZUEL 6486, CP 38,98mm; C) *Rhamdia quelen*, MZUEL 6036, CP 187,45mm; D) *Pimelodus maculatus*, MZUEL 1343, CP 181,67mm; E) *Steindachneridion parahybae*, MZUEL 5231, CP 262,41mm; F) *Zungaro zungaro*, MZUEL 6044, CP 158,75mm.

18. Forma da margem caudal do corpo cerebelar: (0) presença de duas abas conspícuas (Figs. 3a-4c); (1) presença de uma aba (Figs. 3b,c,e,f-4d-f); (2) reta (Fig. 3d).

Pela vista dorsal observamos que a margem caudal do corpo cerebelar possui algumas variações capazes de reunir alguns grupos de táxons. As variações desta porção do corpo cerebelar vão desde a presença de duas abas conspícuas, sendo considerado como um estado plesiomórfico, encontrado em *I. punctatus*, e mais alguns táxons. Porém ainda possui mais duas formas apomórficas entre os grupos examinados. Em Pimelodidae e Pseudopimelodidae a margem caudal do corpo cerebelar possui somente uma aba, se mostrando como uma forma aproximadamente arredondada. Por fim, em *Cephalosilurus* esta região ainda assume uma

forma aproximadamente reta, sem curvaturas conspícuas, sendo ambas classificadas aqui como estados apomórficos para esse caráter.

19. Superfície dorsal do corpo cerebelar: (0) ausência de crista pronunciada no plano superior do corpo cerebelar (Figs. 3-4); (1) presença de crista pronunciada no plano superior do corpo cerebelar (Fig. 3f).

Analisamos a topografia do corpo cerebelar através das vistas dorsal e lateral e notamos que alguns táxons possuíam uma crista no plano superior desta subdivisão. Primitivamente o plano superior do coeb não possui nenhuma crista ou elevação, se mantendo reto em *I. punctatus* e nas demais espécies. Entretanto, em seu estado apomórfico, presente nas espécies de *P. aff pulcher*, esta crista é marcante, formando uma elevação central conspícuas por boa parte do comprimento superior do corpo cerebelar. Esta crista encontrada neste grupo é uma sinapomorfia para o gênero.

20. Forma da margem rostral do corpo cerebelar: (0) margem rostral do corpo cerebelar reta (Fig. 4c); (1) margem rostral do corpo cerebelar em forma de ponta (Fig. 4a,b); (2) margem rostral do corpo cerebelar com duas abas (Fig. 4d-f); (3) margem rostral do corpo cerebelar arredondada (Figs. 2-3).

A margem rostral do corpo cerebelar possui diferentes formas, em vista dorsal pudemos observar que essa região se apresenta reta em seu estado plesiomórfico, formando um ângulo de, aproximadamente, 90° com cada margem lateral, encontrado neste estado em *I. punctatus* e *R. quelen*. Este caráter ainda possui três estados de caracteres diferentes para este caráter. Em *H. mustelinus* e *P. sanguijuela* possui forma aproximadamente pontiaguda. Em Pimelodidae a margem rostral do corpo cerebelar possui uma leve concavidade, formando duas abas. Por fim, para Pseudopimelodidae, encontramos nessa região uma forma aproximadamente arredondada. Estes tipos de configurações na margem rostral do corpo cerebelar são caracteres sinapomórficos independentes de Pimelodidae e Pseudopimelodidae.

21. Forma das margens laterais do corpo cerebelar: (0) margens laterais do corpo cerebelar retas (Figs. 3-4a-c); (1) margens laterais do corpo cerebelar onduladas (Fig. 4d-f).

Através da vista dorsal as margens laterais do corpo cerebelar podem variar em sua forma ao longo do comprimento. Primitivamente as margens laterais do corpo cerebelar não possuem nenhuma variação em sua forma ao longo de seu comprimento, mostrando-se retas

desde a margem caudal até a rostral, sendo compartilhado pela maioria das espécies examinadas. Entretanto esse caráter, em seu estado apomórfico, se apresenta como uma sinapomorfia de Pimelodidae, onde nessas espécies as margens laterais do coeb possuem ondulações que acabam variando a forma do corpo cerebelar entre suas porções caudal e rostral.

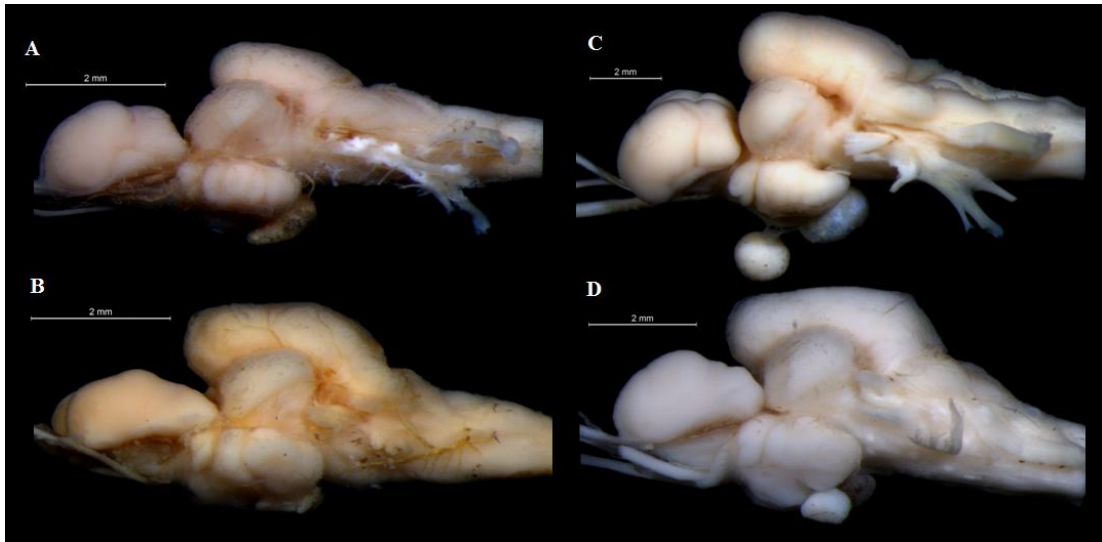


Figura 5: Vista lateral do SNC das espécies da família Pseudopimelodidae. A) *Batrochoglanis raninus*, MZUEL 6035, CP 76,73mm; B) *Cruciglanis pacifici*, MCP sem número, CP 142,45 mm; C) *Cephalosilurus fowleri*, MZUEL 6040, CP 275,01mm; D) *Pseudopimelodus bufonius*, MZUEL 5744, CP 118,17mm.

22. Angulação das margens laterais na porção rostral do corpo cerebelar: (0) paralelas (Fig. 4); (1) anguladas (Fig. 3).

Em vista dorsal observamos que há diferenças na inclinação das margens laterais na porção mais rostral do corpo cerebelar. A partir disso, observamos que primitivamente as margens laterais na porção rostral do corpo cerebelar não possuem angulação entre elas, sendo estas paralelas. Contudo este caráter, em seu estado apomórfico, é uma sinapomorfia de Pseudopimelodidae, onde há a formação de uma angulação entre as margens laterais do corpo cerebelar, sendo notável pela menor largura de sua porção rostral em comparação a caudal.

23. Forma do corpo cerebelar: (0) trapezoidal (Figs. 3d-4a,c,d); (1) retangular (Fig. 4b,e,f); (2) oval (Fig. 3f); (3) elíptica (Fig. 3c,d); (4) triangular (Fig. 3a,e).

As variações da forma do corpo cerebelar foram grandes. Em *I. punctatus* a forma geral do corpo cerebelar é aproximadamente parecida com um trapézio, sendo assim considerado com um estado plesiomórfico. Para esse caráter ainda foi encontrado mais quatro estados de caracteres. Uma forma aproximadamente retangular foi definida para *S.*

parahybae, *Z. zungaro*, *P. sanguijuela*. Em outra situação a forma geral do corpo cerebelar se manteve aproximadamente oval, sendo característico de *P. aff pulcher*. Em *Cruciglanis* e *Pseudopimelodus* a forma predominante do corpo cerebelar é aproximadamente elíptica. Por fim codificamos os gêneros *Batrochoglanis* e *Microglanis* como possuidores de um corpo cerebelar com forma aproximadamente triangular.

24. Posição do corpo cerebelar em relação ao telencéfalo: (0) se alongando sobre o telencéfalo até mais da metade de seu comprimento (Fig. 4d-f); (1) se alongando sobre o telencéfalo até menos da metade de seu comprimento (Figs. 3b,c,f-4a-c); (2) sem sobreposição ao telencéfalo (Fig. 3a,d,e).

A partir das vistas dorsal e lateral é possível observar que o corpo cerebelar pode variar quanto sua amplitude de extensão quando relacionada à sua sobreposição ao telencéfalo. Primitivamente o corpo cerebelar se alonga até mais da metade do telencéfalo, sobrepondo-se a ele, característico da família Pimelodidae. Em seu estado apomórfico se mantém sobre o telencéfalo atingindo menos da metade de seu comprimento, compartilhado pelas famílias Heptapteridae e Pseudopimelodidae, além de *I. punctatus*. Entretanto para os gêneros *Batrochoglanis*, *Cephalosilurus*, *Microglanis*, além de *L. alexandri* o corpo cerebelar não mantém contato com o telencéfalo, e não se sobrepõe a ele, sendo assim uma sinapomorfia para este clado dentro de Pseudopimelodidae.

25. Forma da topografia do corpo cerebelar: (0) ausência de ondulações no plano superior do corpo cerebelar (Figs. 5-6a,b); (1) presença de ondulações no plano superior do corpo cerebelar (Fig. 6c-e).

Em vista lateral o corpo cerebelar mostrou variações em seu plano superior. Primitivamente o corpo cerebelar não apresenta ondulações ao longo de seu comprimento. Entretanto em seu estado apomórfico, o corpo cerebelar possui ondulações conspícuas, se mantendo reto e sem modificações ao longo de seu comprimento, sendo assim uma sinapomorfia para a família Pimelodidae.

26. Relação comprimento/largura do corpo cerebelar: (0) comprimento maior que largura; (1) largura maior que comprimento (Tabela 1).

A partir da vista dorsal e dos dados morfométricos do corpo cerebelar, pudemos analisar e avaliar que há diferenças entre o comprimento e a largura desta estrutura. Quanto a isso o estado plesiomórfico para este caráter foi encontrado em *I. punctatus* e na grande

maioria dos táxons examinados, onde o corpo cerebelar possui seu comprimento com maior tamanho relativo do que a sua largura. Nos gêneros *Batrochoglanis* e *Microglanis* este caráter, em seu estado apomórfico, é uma sinapomorfia para o clado que os compõem, onde o comprimento do corpo cerebelar é menor que sua largura, tornando-o mais amplo lateralmente.

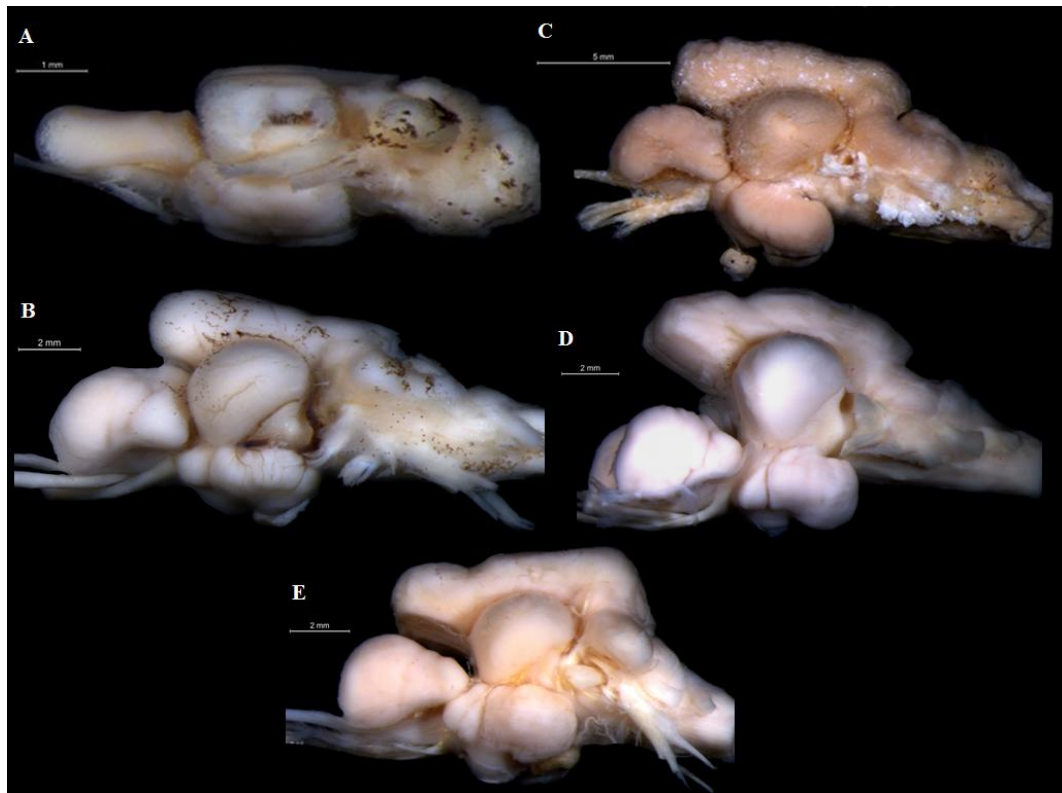


Figura 6: Vista lateral do SNC das espécies das famílias Heptapteridae e Pimelodidae. A) *Heptapterus mustelinus*, MZUEL 6487, CP 55,73mm; B) *Rhamdia quelen*, MZUEL 6036, CP 187,45mm; C) *Pimelodus maculatus*, MZUEL 1343, CP 181,67mm; D) *Steindachneridion parahybae*, MZUEL 5231, CP 262,41mm; E) *Zungaro zungaro*, MZUEL 6044, CP 158,75mm.

27. Posição do teto óptico em relação ao corpo cerebelar: (0) na porção rostral do corpo cerebelar (Figs. 5b,d-6a,b); (1) na porção caudal do corpo cerebelar (Fig. 6c-e); (2) na margem rostral do corpo cerebelar (Fig. 5a,c); (3) ultrapassando a margem rostral do corpo cerebelar (Fig. 3e).

A posição do teto óptico pode variar em relação à posição do corpo cerebelar. Em *I. punctatus* o teto óptico se localiza na porção rostral do corpo cerebelar, sendo classificado aqui como um estado plesiomórfico. Este caráter ainda possui mais quatro variações de estado. Na família Pimelodidae o teto óptico se localiza na porção caudal do corpo cerebelar, se mantendo como uma sinapomorfia para o grupo. Ainda nos gêneros *Batrochoglanis*,

Cephalosilurus e *Lophiosilurus* o teto óptico se localiza atingindo a margem rostral do corpo cerebelar. Uma última situação é encontrada em *Microglanis*, onde o teto óptico extrapola a margem rostral do corpo cerebelar, ultrapassando-a.

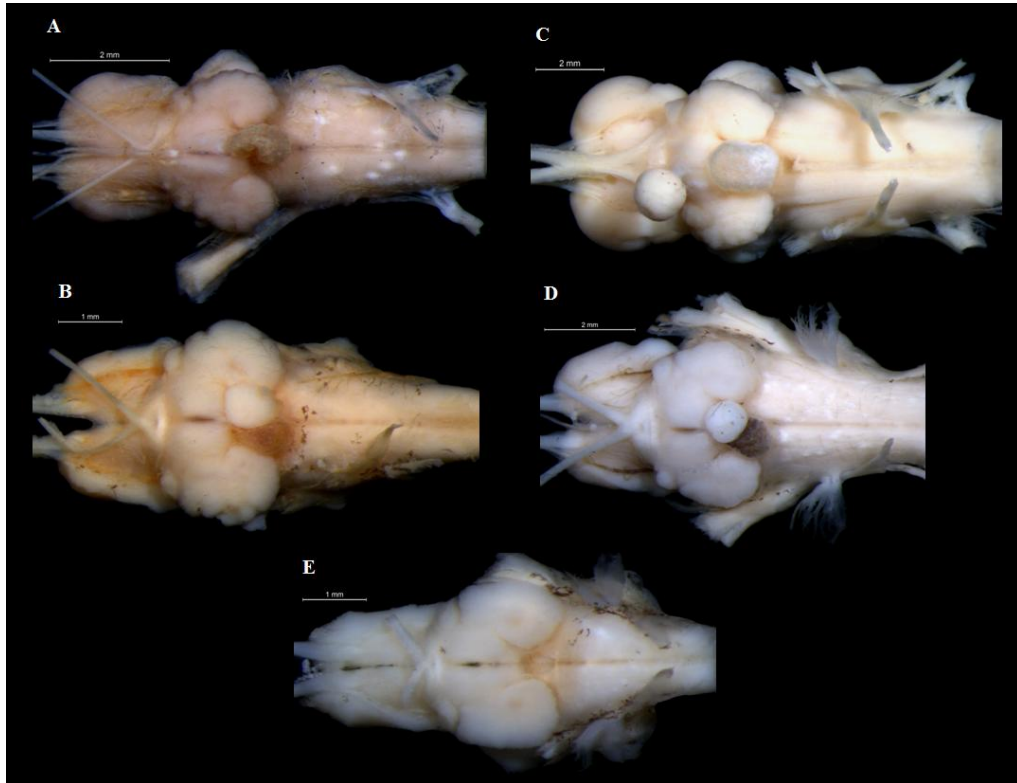


Figura 7: Vista ventral do SNC das espécies da família Pseudopimelodidae. A) *Batrochoglanis raninus*, MZUEL 6035, CP 76,73mm; B) *Cruciglanis pacifici*, MCP sem número, CP 142,45 mm; C) *Pseudopimelodus bufonius*, MZUEL 5744, CP 118,17mm; D) *Cephalosilurus fowleri* MZUEL 6040, CP 275,01mm; E) *Pseudopimelodus* aff *pulcher*, TO MZUEL 6039, CP 48,26mm.

28. Forma do teto óptico: (0) com cobertura total (Fig. 6); (1) sem cobertura total (Fig. 5).

O teto óptico nas vistas lateral e dorsal possui uma estrutura que o recobre, podendo haver variações na amplitude de extensão dessa cobertura ao longo de seu comprimento. Para a grande maioria dos táxons amostrados esta estrutura recobre inteiramente o teto óptico, não sendo evidente uma camada logo abaixo. Entretanto em seu estado apomórfico esta estrutura que recobre o teto óptico não o cobre inteiramente, deixando uma camada abaixo evidente.

29. Tamanho do teto óptico: (0) maior que o lobo facial; (1) menor que o lobo facial (Tabela 1).

O comprimento relativo do teto óptico possui variação entre os táxons examinados. Em Heptapteridae, Pimelodidae e Pseudopimelodidae, além de *I. punctatus* o tamanho do teto óptico possui proporção maior que o lobo facial. Entretanto, em *P. sanguijuella* esta proporção se manteve com valores abaixo do tamanho relativo do lobo facial.

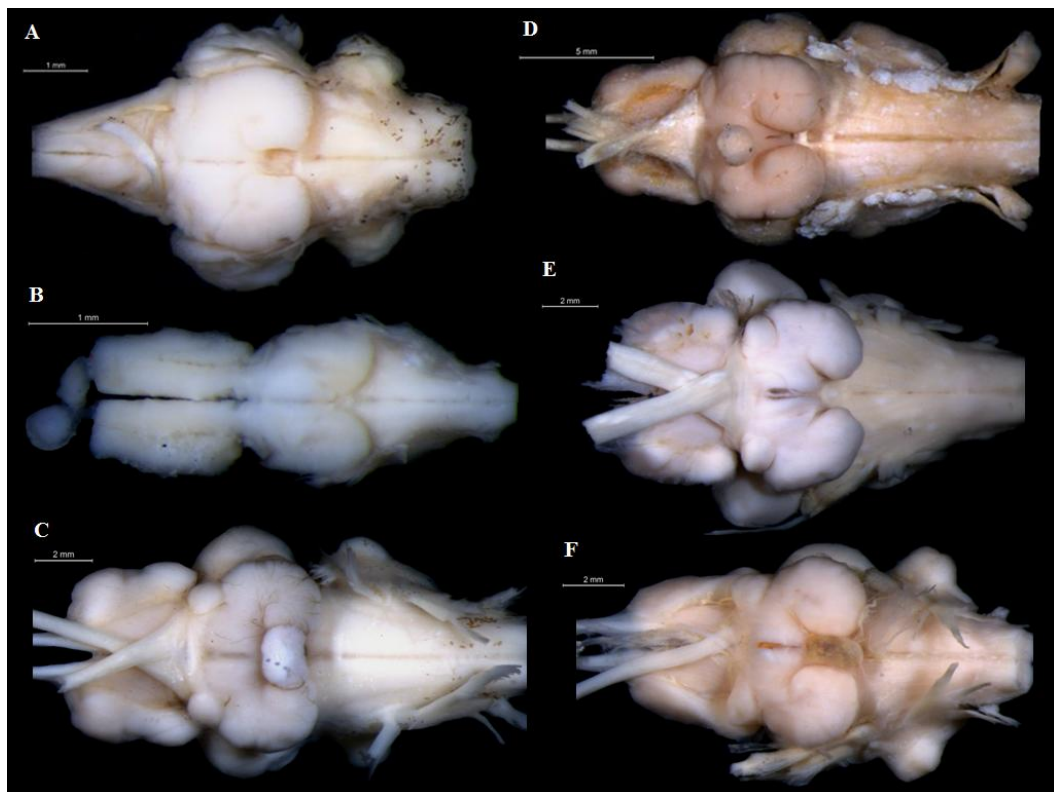


Figura 8: Vista ventral do SNC das espécies das famílias Heptapteridae e Pimelodidae. A) *Heptapterus mustelinus*, MZUEL 6487, CP 55,73mm; B) *Phreatobius sanguijuella*, MZUEL 6486, CP 38,98mm; C) *Rhamdia quelen*, MZUEL 6036, CP 187,45mm; D) *Pimelodus maculatus*, MZUEL 1343, CP 181,67mm; E) *Steindachneridion parahybae*, MZUEL 5231, CP 262,41mm; F) *Zungaro zungaro*, MZUEL 6044, CP 158,75mm.

30. Forma da porção anterior do telencéfalo: (0) porção rostral mais afilada em relação a porção caudal (Figs. 3a,e,f-4a,c,f); (1) porções rostral e caudal equivalentes (Figs. 3b,c-4b,e); (2) porção rostral mais intumescida que a porção caudal (Fig. 3d).

Em vista dorsal o telencéfalo obteve algumas variações na forma da porção rostral em relação a caudal entre os táxons amostrados. Em *I. punctatus* a porção rostral do telencéfalo se manteve com forma mais afilada em comparação a porção caudal, sendo considerado este estado como plesiomórfico entre os táxons examinados. Esse caráter apresentou ainda mais dois estados de caracteres diferentes. Em *S. parahybae*, *P. sanguijuella*, *M. cibelae*, *M.*

cottoides, *M. garavelloi* e *P. bufonius* e *C. pacifici* o telencéfalo possui equivalência entre as porções rostral e caudal, mantendo-se uniforme em relação a sua largura nessas porções. Entretanto ainda foi verificado mais um estado apomórfico em *B. villosus*, *C. apurensis*, *C. fowleri*, *P. charus* e *P. mangurus*, onde a porção rostral do telencéfalo é mais intumescida quando comparada a porção caudal.

31. Tamanho do telencéfalo em relação ao corpo cerebelar: (0) telencéfalo menor que o corpo cerebelar; (1) telencéfalo maior que o corpo cerebelar (Tabela 1).

A partir dos dados morfométricos destas estruturas observamos que existem variações em relação a estas subdivisões. Essa relação em *I. punctatus*, e na maioria das espécies analisadas, se mostrou negativa, onde o telencéfalo é menor que o corpo cerebelar, sendo classificado como um estado plesiomórfico. A inversão desta relação, estado apomórfico, foi observada em *P. sanguijuela*, *Batrochoglanis* e *Microglanis*, onde o telencéfalo possui maior tamanho relativo que o corpo cerebelar.

32. Tamanho do telencéfalo: (0) menor que a largura total do encéfalo; (1) maior que a largura total do encéfalo (Tabela 1).

Em vista dorsal e partir dos dados morfométricos foi possível observar variações quanto ao tamanho relativo do telencéfalo em relação à largura total do encéfalo. Primitivamente o telencéfalo possui valores abaixo da largura total do encéfalo, sendo compartilhado pela grande maioria dos táxons examinados. Somente em *P. sanguijuela* esta proporção mostrou-se maior que a largura total do encéfalo.

33. Forma do quiasma óptico: (0) contido, mais próximo do lobo inferior hipotalâmico (Figs. 7-8); (1) alongado, mais distante do lobo inferior hipotalâmico (Fig. 8f).

Em vista ventral, o quiasma óptico, está localizado, rostralmente ao lobo inferior hipotalâmico e a hipófise. Houve variação na forma desta estrutura, em relação ao alongamento das fibras nervosas entre alguns táxons amostrados. Primitivamente o quiasma óptico se mantém mais contido e próximo ao lobo inferior hipotalâmico, tendo suas fibras nervosas mais curtas, característica encontrada na grande maioria dos táxons examinados. Entretanto, em *Z. zungaro* ocorre uma expansão no comprimento do quiasma óptico, se alongando para mais distante do lobo inferior hipotalâmico, sendo classificado como um estado autapomórfico para esta espécie.

34. Relação de calibre entre o trato olfatório com o nervo óptico: (0) trato olfatório mais calibroso que o nervo óptico (Figs. 7c-8); (1) aproximadamente mesmo calibre entre o trato olfatório e o nervo óptico (Fig. 7a); (2) nervo óptico mais calibroso que o trato olfatório (Fig. 7b,d,e); (-) inaplicável (Fig. 8b).

A partir da vista ventral do encéfalo das espécies estudadas, pode-se observar uma relação entre o trato olfatório, este que se projeta a partir da região rostral inferior do telencéfalo, se alongando até o bulbo olfatório, e o nervo óptico que se projeta a partir do quiasma óptico, se alongando até penetrar nos olhos do peixe. Quando a espessura do trato olfatório é maior que o nervo óptico, presente em *I. punctatus*, Heptapteridae, Pimelodidae, *Cephalosilurus* e *L. alexandri*, classificamos este caráter como plesiomórfico no presente estudo. Este caráter possui ainda dois estados de caracteres diferentes. Essa relação pode ter aproximadamente o mesmo valor, tendo estas duas estruturas aproximadamente a mesma espessura. Este estado, onde os valores de espessura são semelhantes, é uma sinapomorfia de *Batrochoglanis*. Em *C. pacifici*, *Microglanis*, *Pseudopimelodus* e *P. aff pulcher* observamos que esta relação pode ser contrária, classificado como um estado apomórfico, sendo o nervo óptico mais espesso que o trato olfatório. Por fim, esse caráter é inaplicável para *P. sanguijuela*, uma vez que não foi encontrado nervo óptico nos exemplares examinados, sendo codificado como inaplicável (-).

35. Forma das margens do órgão olfatório: (0) margens complementares entre as porções rostral e caudal; (1) porção rostral mais afilada que a porção caudal; (2) estrelada.

As margens do órgão olfatório possuem variações em relação à suas porções rostral e caudal. Para *I. punctatus*, Heptapteridae, Pimelodidae e *P. aff pulcher* as margens se mantiveram com tamanhos complementares entre suas porções rostral e caudal, denominando-se este estado como sendo plesiomórfico para os táxons amostrados. Para o restante das espécies da família Pseudopimelodidae essa relação se mostrou variável entre suas porções, sendo mais afilada rostralmente, assim classificado como um estado apomórfico no presente estudo. Em *P. sanguijuela* esta estrutura possui forma diferente das demais, não apresentando diferenças entre suas margens, porém com forma totalmente distinta, aproximadamente com forma estrelada.

36. Forma do órgão olfatório: (0) sem curvaturas conspícuas; (1) com curvatura em sentido lateral do crânio; (-) inaplicável.

Juntamente com o caráter 37 também notamos que o órgão olfatório sofria algumas alterações de acordo com sua orientação. Em *I. punctatus* o órgão olfatório possui forma reta em sua totalidade, não mantendo curvaturas conspícuas, sendo assim considerado como um estado plesiomórfico. Para as famílias Heptapteridae, Pimelodidae e Pseudopimelodidae o órgão olfatório possui uma leve curvatura em sentido lateral do crânio, sendo considerado aqui como um estado apomórfico entre os táxons examinados. E novamente para *P. sanguijuela* este caráter foi considerado inaplicável uma vez que sua forma não permitiu este tipo de avaliação.

37. Presença de intumescimento no lobo inferior hipotalâmico: (0) ausência de intumescimento (Figs. 7-8); (1) presença de intumescimento (Fig. 8d,f).

Em vista ventral a maior estrutura que é possível visualizar é o lobo inferior hipotalâmico, que se localiza logo sob a hipófise. Primitivamente nesta região não há presença de intumescimento conspícuo, sendo uma região lisa, sem maiores detalhes e compartilhada pela grande maioria dos táxons examinados. Entretanto, este caráter, em seu estado apomórfico, apresenta uma intumescência aproximadamente esférica neste lobo, sendo esta característica encontrada em *P. maculatus* e *Z. zungaro*.

38. Posição da hipófise em relação ao lobo inferior hipotalâmico: (0) medialmente sobre o lobo inferior hipotalâmico (Fig. 7-8b,d-f); (1) caudalmente sobre o lobo inferior hipotalâmico (Fig. 8a,b).

Em vista ventral a hipófise é uma estrutura que se localiza, aproximadamente, no centro composto do encéfalo, ancorada sobre o lobo inferior hipotalâmico. A posição da hipófise varia em relação ao lobo inferior hipotalâmico, em seu estado plesiomórfico se localiza medialmente em relação ao centro do lobo inferior hipotalâmico, sendo uma característica compartilhada pela grande maioria dos táxons analisados. Entretanto, em seu estado apomórfico, a hipófise se localiza caudalmente sobre o lobo inferior hipotalâmico, sendo assim, uma sinapomorfia das espécies da família Heptapteridae.

39. Tamanho do saco vasculoso: (0) saco vasculoso menor que a hipófise (Fig. 8a,b); (1) saco vasculoso com tamanho semelhante à hipófise (Figs. 7-8b,d-f).

Em vista ventral e caudalmente a hipófise, se localiza o saco vasculoso. Esta região apresentou variações quanto ao seu tamanho, ou intumescimento. Para *I. punctatus* e Heptapteridae o saco vasculoso se mostrou sem intumescimento conspícuo, se mantendo com

menor tamanho que a hipófise, sendo assim considerado plesiomórfico para este caráter. Em Pimelodidae, Pseudopimelodidae e *P.sanguijuela* o saco vasculoso possui maior tamanho, sendo conspicuamente intumescido, atingindo tamanho semelhante a hipófise, sendo considerado, desta forma, como um estado apomórfico.

Diagnose dos clados obtidos

Os números dos clados correspondem aos obtidos pelo software TNT e apresentados na figura 14. As sinapomorfias comuns para cada nó são listadas e discutidas no final de cada hipótese de clado, assim como algumas autapomorfias, quando presentes. Os números de caracteres são listados seguidos do sentido da transformação, índice de consistência e estado de caráter da árvore de consenso.

Com a análise realizada obtivemos um total de quatro árvores de igual parcimônia. Todas com um comprimento de 97 passos e índices de consistência e retenção de, respectivamente, 0,63 e 0,86. A árvore de consenso estrito está apresentada na figura 9.

Grupo externo

Clado 1

Famílias Heptapteridae, Pimelodidae e Pseudopimelodidae

Por muito tempo estas três famílias permaneceram incluídas na família Pimelodidae, porém sem a presença de uma sinapomorfia que sustentasse esta hipótese. A família Pimelodidae abrigava desta forma, as subfamílias Heptapterinae (atual Heptapteridae), Pimelodinae (atual Pimelodidae) e Pseudopimelodinae (atual Pseudopimelodidae). Somente com os trabalhos de Lundberg et al (1991) e de Pinna (1993, 1998) que a monofilia de Pimelodidae foi refutada, e então sugerido que estas subfamílias fossem redefinidas como famílias. O conhecimento atual acerca da monofilia de cada uma destas famílias relacionadas pode ser verificado nos trabalhos subsequentes de Bockmann & Guazzelli (2003), Lundberg e Littmann (2003) e Shibatta (2003). *Phreatobius* esteve incluído na subfamília Rhamdiinae (Lundberg et al., 1991) e posteriormente mantida na família Heptapteridae (Bockman, 1998).

A relação entre essas famílias também já foi motivo de muitas discussões. Lundberg et al. (1991) considerou Pseudopimelodidae como grupo irmão de Rhamdiinae (Heptapteridae), posteriormente de Pinna (1998) considerou que Heptapteridae seria mais relacionado a algumas espécies de Bagridae, assim como Pimelodidae, porém Pseudopimelodidae seria mais relacionado a um grande clado composto pelas superfamílias Loricarioidea e Sisoroidea. Britto (2003) recupera a relação de Pseudopimelodidae com Heptapteridae, além de manter

Pimelodidae mais próximo de Bagridae, enquanto que Diogo (2004) e Diogo et al. (2004) consideraram que a família Pseudopimelodidae era grupo irmão de um clado formado por Pimelodidae e Heptapteridae.

Atualmente, com os trabalhos de Hardman (2005) e Sullivan et al. (2006), com dados moleculares, e de Birindelli e Shibatta (2011), com dados morfológicos da bexiga natatória, Heptapteridae é considerado como o grupo irmão de um clado composto por Pimelodidae e Pseudopimelodidae. Esta hipótese é sustentada no presente estudo, onde as monofilias das famílias foram corroboradas, assim como a relação entre essas famílias a partir das sinapomorfias abaixo citadas.

Sinapomorfias:

1. Lobo vagal cilíndrico com intumescimento rostral (4): $0 > 1$, IC=0,75, IR=0,80.
2. Forma do lobo facial aproximadamente retangular posicionado horizontalmente em relação ao eixo longitudinal do encéfalo (9): $0 > 1$, IC=1, IR=1.
3. Lobo facial sem contato com o corpo cerebelar (12): $0 > 1$, IC=0,5, IR=0. Com reversão *P. maculatus*.
4. “Lóbulo” anterior da eminência granular mais intumescido (15): $0 > 1$, IC=1, IR=1.
5. Margem rostral do corpo cerebelar em forma de ponta (20): $0 > 1$, IC=0,75, IR=0,90.
6. Órgão olfatório levemente curvado lateralmente no crânio (36): $0 > 1$, IC=1, IR=1.

Clado 2

Família Heptapteridae

Descrita em 1861 por Gill, a monofilia da família Heptapteridae foi proposta por Lundberg et al. (1991) de acordo com as seguintes sinapomorfias: porção posterior da parapófise da quarta vértebra lateralmente expandida acima da bexiga natatória, podendo ser uma ou várias vezes entalhada; espinhos neurais do complexo de Weber juntos com brodas retas, horizontais e as vezes inclinados em uma lâmina óssea; processo de inserção do músculo *levator operculi* bastante expandido no canto posterodorsal hiomandibular; quadrado com a margem dorsal livre e forma bífida, porção articular posterior e anterior separadamente com o hiomandibular e o metapterigóide; e presença de um processo anteriormente recurvado retirado da porção ventrolateral do mesetimóide. No presente estudo um caráter sinapomórfico agrupa *H. mustelinus* e *R. quelen* nessa família, excluindo *P. sanguijuela* da mesma.

Sinapomorfia:

1. Hipófise em posição caudal em relação ao centro do lobo inferior hipotalâmico (39): $0 > 1$, IC=1, IR=1.

Autapomorfias de *Rhamdia quelen*:

1. Lóbulos do lobo facial em contato entre eles (8): $0 > 1$, IC=0,2, IR=0,55.
2. Margem rostral do corpo cerebelar reta (20): $1 > 0$, IC=0,75, IR=0,90.

Autapomorfias de *Heptapterus mustelinus*:

1. Maior tamanho do lobo facial em relação ao lobo vagal (7): $1 > 0$, IC=0,50, IR=0.
2. Margem caudal do corpo cerebelar em forma de uma aba (18): $0 > 1$, IC=0,40, IR=0,66.

Clado 3

Famílias Pimelodidae, Pseudopimelodidae e *Phreatobius sanguijuela*

As discussões acerca da posição filogenética de *Phreatobius* remontam à época em que ainda não se utilizava o método cladístico (Cunha, 2008), quando esse gênero já foi realocado em cinco famílias distintas (a saber: Thricomycteridae, Cetopsidae, Clariidae, Plotosidae e Pimelodidae lato sensu). Porém, somente de Pinna (1993) e Bockmann (1998) incluíram *Phreatobius* em suas análises utilizando métodos cladísticos obtendo outros arranjos de relacionamento filogenético. No primeiro estudo esse gênero se inseriu como grupo irmão de Olyridae, e este clado irmão de Rhamdiinae, e no segundo se posicionou como grupo-irmão de *Gladioglanis*, uma espécie da família Heptapteridae. Atualmente, Cunha (2008), a partir de análises moleculares do gene nuclear *rag2*, posicionou *Phreatobius* como grupo irmão da família Pseudopimelodidae. A partir dos dados morfológicos obtidos do SNC, no presente estudo, *P. sanguijuela* se localizou como grupo irmão do clado composto por Pimelodidae e Pseudopimelodidae, além de possuir fortes indicações de que possa ser um clado monofilético independente de Heptapteridae.

Sinapomorfias:

1. Forma geral do corpo cerebelar aproximadamente retangular (24): $0 > 1$, IC=0,5, IR=0,89. Com reversões para *P. maculatus* e clado 13.
2. Margem rostral do órgão olfatório mais afilada em relação à posterior (36): $0 > 1$, IC=0,50, IR=0,75. Com reversões para os clados 5 e 9.
3. Intumescimento conspícuo do saco vasculoso (40): $0 > 1$, IC=1, IR=1.

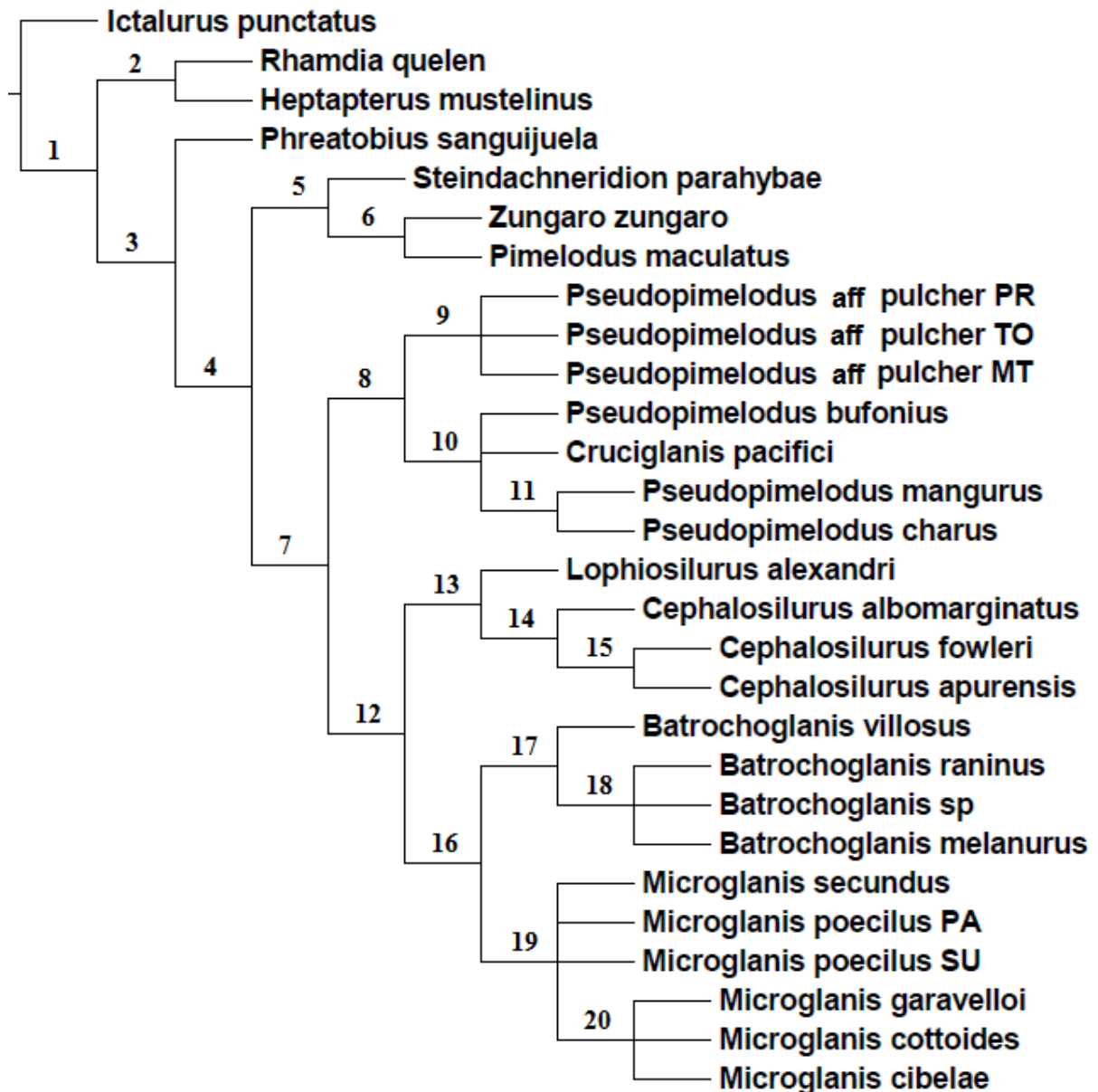


Fig. 9: Filogenia da família Pseudopimelodidae e grupo externo. Árvore de consenso estrito entre quatro árvores mais parcimoniosas obtidas pelo software TNT.

Autapomorfias de *Phreatobius sanguijuela*:

1. Largura total do SNC menor que o comprimento do telencéfalo (1): $0 > 1$, IC=1, IR=1.
2. Lóbulos do lobo facial em contato entre eles (8): $0 > 1$, IC=0,2, IR=0,55.
3. Largura da eminência granular três vezes menor que o lobo facial (13): $1 > 2$, IC=0,5, IR=0,6.
4. Teto óptico não completamente coberto (27): $0 > 1$, IC=0,50, IR=0,91.
5. Comprimento do teto óptico menor que o comprimento do lobo facial (29): $0 > 1$, IC=1, IR=1.

6. Margem anterior do telencéfalo com larguras complementares entre a porção anterior e posterior (30): $0 > 1$, IC=0,22, IR=0,53.
7. Comprimento do telencéfalo maior que o comprimento do corpo cerebelar (31): $0 > 1$, IC=0,50, IR=0,90.
8. Comprimento do telencéfalo maior que a largura total do encéfalo (32): $0 > 1$, IC=1, IR=1.
9. Órgão olfatório com formato aproximadamente estrelado (35): $1 > 0$, IC=0,50, IR=0,75.

Clado 4

Famílias Pimelodidae e Pseudopimelodidae

Este clado inclui as famílias Pimelodidae e Pseudopimelodidae. A relação entre essas famílias já foi amplamente discutida e objeto de muitos estudos, como anteriormente citado, porém os últimos trabalhos referentes à posição entre as famílias deste clado utilizaram como ferramenta de análise sequências de citocromo *b* mitocondrial (Hardman, 2005), além de sequências dos genes nucleares *rag1* e *rag2* (Sullivan et al., 2006). Birindelli e Shibatta (2011) encontraram uma sinapomorfia que agrupa essas duas famílias de acordo com a presença do músculo constrictor da bexiga natatória, caráter não compartilhado com nenhum outro siluriforme. As hipóteses atuais de relação entre essas famílias foram confirmadas no presente estudo.

Sinapomorfias:

1. Amplitude de extensão da eminência granular atingindo até a divisa entre os lobos facial e vaginal (17): $0 > 1$, IC=0,50, IR=0,81.
2. Margem caudal do corpo cerebelar em forma de uma aba (18): $0 > 1$, IC=0,40, IR=0,66.
3. Margem rostral do corpo cerebelar em forma de duas abas (20): $1 > 2$, IC=0,75, IR=0,90.
4. Posição caudal do teto óptico em relação ao centro do corpo cerebelar (27): $0 > 1$, IC=0,75, IR=0,96. Com reversão para o clado 8.

Clado 5

Família Pimelodidae

Descrita em 1838 por Swainson a monofilia da família Pimelodidae foi originalmente proposta por Lundberg et al. (1991) de acordo com as seguintes sinapomorfias: organização dendrítica dos canais do sistema da linha-lateral da região da cabeça; côndilo palatino do etmóide lateral alargado; e uma união sutural entre os centros da 5^a e 6^a vértebras, além de posteriormente de Pinna (1993) propor a presença de um processo dorso-lateral bifurcado na

premaxila. No presente estudo a monofilia dessa família é corroborada a partir das sinapomorfias descritas logo abaixo.

Sinapomorfias:

1. Margem rostral do corpo cerebelar em forma de duas abas (20): 0>1, IC=0,75, IR=0,90.
2. Margens laterais do corpo cerebelar com ondulação conspícua (21): 0>1, IC=1, IR=1.
3. Amplitude de extensão do corpo cerebelar atingindo mais da metade do telencéfalo (24): 1>0, IC=1, IR=1.
4. Margem dorsal do corpo cerebelar ondulada em vista lateral (25): 0>1, IC=1, IR=1.
5. Margem rostral complementar a caudal do órgão olfatório (35): 1>0, IC=0,50, IR=0,75.

Autapomorfia de *Steindachneridion parahybae*:

1. Margens rostral e caudal do telencéfalo com larguras equivalentes (30): 0>1, IC=0,22, IR=0,53.

Clado 6

Pimelodus maculatus e *Zungaro zungaro*

Os esclarecimentos acerca da taxonomia de grupos monofiléticos dentro da família Pimelodidae iniciaram recentemente com trabalhos englobando seus grandes grupos. Tradicionalmente Lundberg et al. (1991a) delimitaram um grupo denominado de “clado *Calophysus-Pimelodus*” no qual se incluía o “grupo *Pimelodus*”, e o restante dos grupos colocados em um grupo artificial denominado de Sorubiminae, no qual se incluía *Z. zungaro* e *S. parahybae*. Recentemente Lundberg e Akama (2005) propuseram para *S. parahybae* posição mais basal dentro da família, assim como uma politomia que inclui *Z. zungaro* e o “grupo *Pimelodus*”, onde se inclui *P. maculatus*. Esta hipótese é aqui confirmada, onde *S. parahybae* se localiza como grupo irmão de *Z. zungaro* e *P. maculatus* que se mantém mais próximos de acordo com a sinapomorfia proposta a seguir.

Sinapomorfia:

1. Presença de intumescimento conspícua sobre o lobo inferior hipotalâmico (37): 0>1, IC=1, IR=1.

Autapomorfias de *Zungaro zungaro*:

1. Comprimento do lobo vagal menor que a largura da eminência granular (3): $0 > 1$, IC=1, IR=1.
2. Largura da eminência granular maior que o comprimento do lobo facial (13): $0 > 1$, IC=0,50, IR=0,60.
3. Amplitude de extensão da eminência granular ultrapassando a divisa entre os lobos facial e vagal (17): $1 > 2$, IC=0,50, IR=0,81.
4. Alongamento do quiasma óptico (33): $0 > 1$, IC=1, IR=1.

Autapomorfias de *Pimelodus maculatus*:

1. Lóbulos do lobo vagal em contato total entre eles (2): $0 > 1$, IC=1, IR=1.
2. Lobo vagal aproximadamente com formato de meio círculo (4): $0 > 1$, IC=0,75, IR=0,80.
3. Angulação entre os lóbulos do lobo vagal nula (5): $0 > 1$, IC=0,66, IR=0.
4. Posição dos lóbulos do lobo facial em contato (8): $0 > 1$, IC=0,20, IR=0,55.
5. Formato do lobo facial aproximadamente quadrado (9): $1 > 2$, IC=0,75, IR=0.
6. Posição do lobo facial em contato com corpo cerebelar (12): $0 > 1$, IC=0,50, IR=0.
7. Corpo cerebelar com formato aproximadamente de trapézio (23): $1 > 0$, IC=0,5, IR=0,89.

Grupo interno**Clado 7**

Família Pseudopimelodidae

Criada desde 1953 por Fernández e Martín, a família Pseudopimelodidae só obteve reconhecimento e uma descrição completa em 1991 por Lundberg, Bornbusch e Mago-Leccia, que então a incluíram na família Pimelodidae, como subfamília Pseudopimelodinae. Esses autores propuseram cinco sinapomorfias para o grupo: (1) etmóide lateral se projetando além do côndilo do palatino; (2) metapterigóide muito curto, curvado dorsalmente em direção à parte interna e, geralmente, apoiado por uma crista; (3) endopterigóide e ectopterigóide largos, com formas distintas (sendo que o primeiro, no processo ântero-lateral, tem uma ponta afilada e no segundo tem forma de vírgula) e são fortemente ligados ao neurocrânio entre as suturas do etmóide lateral e orbitosfenóide no autopalatino; (4) terceiro ao sétimo radial proximal em contato ao longo de sua extensão (nos grandes pseudopimelodídeos) ou mais separados (*Microglanis*); (5) ausência dos ossos hipohial dorsal. Posteriormente Shibatta (1998) propôs mais nove caracteres sinapomórficos para o grupo, sendo eles: (1) mesopterigóide largo e quadrangular; (2) presença de uma cavidade na região ântero inferior

do quadrado; (3) primeiro faringobranquial ausente; (4) base das costelas contorcida, envolvendo a parapófise vertebral; (5) ausência de ramificações na parapófise anterior e posterior da quarta vértebra; (6) parapófise anterior da quarta vértebra contorcida para baixo; (7) parapófise posterior da quarta vértebra pontiaguda; (8) hipurais 3 e 4 fundidos entre si; (9) hipurais 1 e 2 fundidos com o parahipural. Com os dados obtidos a partir da morfologia do SNC das espécies examinadas dessa família pudemos corroborar a monofilia deste grupo, assim como propor mais cinco caracteres sinapomórficos para ele, que estão dispostos a seguir.

Sinapomorfias:

1. Lobo vagal com formato aproximadamente cilíndrico (4): 1>2, IC=0,75, IR=0,80.
2. Lobo facial com intumescência antero-lateral (10): 1>2, IC=1, IR=1.
3. Margem anterior do corpo cerebelar com forma arredondada (20): 2>3, IC=0,75, IR=0,90.
4. Margens laterais do corpo cerebelar com angulação anterior (22): 0>1, IC=1, IR=1.
5. Forma geral do corpo cerebelar aproximadamente oval (23): 1>2, IC=0,5, IR=0,89. Com reversão para o clado 13.
6. Nervo óptico com aproximadamente a mesma espessura do trato olfatório (34): 0>1, IC=0,50, IR=0,90. Com reversão para o clado 13.

Clado 8

Gêneros *Cruciglanis*, *Pseudopimelodus* e *Pseudopimelodus aff pulcher*

Tradicionalmente um clado onde se agrupam as espécies de *Pseudopimelodus* como grupo irmão dos demais pseudopimelodídeos foi proposto por Shibatta (1998). Mais recentemente Ortega-Lara e Lehmann (2006), descreveram o gênero *Cruciglanis*, e inserindo novos caracteres a matriz de Shibatta (1998), propuseram uma nova hipótese com um clado que compunha *Pseudopimelodus*, *Cruciglanis*, *Batrochoglanis* e *Microglanis*, sendo o primeiro como grupo irmão dos demais, e este clado grupo irmão de outro contendo *Cephalosilurus* e *Lophiosilurus*. No presente estudo corroboramos a posição do clado composto por *Pseudopimelodus*, *Cruciglanis* e *Pseudopimelodus aff pulcher* como o grupo irmão dos demais gêneros dentro da família Pseudopimelodidae (Shibatta, 1998). A seguir apresentamos as sinapomorfias que sustentam esta nova hipótese.

Sinapomorfia:

1. Posição anterior do teto óptico em relação ao comprimento do corpo cerebelar (27): $1 > 0$, IC=0,75, IR=0,96.
2. Nervo óptico com menor espesura que o trato olfatório (34): $1 > 2$, IC=0,50, IR=0,90. Com reversão para o clado 19.

Clado 9*Pseudopimelodus aff pulcher*

Pimelodus (Pseudopimelodus) pulcher foi descrita por Boulenger (1887), e somente em 1998 Shibatta, a partir de uma revisão taxonômica e filogenética, definiu as espécies deste grupo como um novo gênero da família Pseudopimelodidae. O cladograma de consenso estrito apresentado por Shibatta (1998) coloca este grupo de espécies como grupo irmão de *Pseudopimelodus*. A partir das análises dos dados do SNC corroboramos a hipótese anteriormente citada, além da sua monofilia e sua posição como grupo irmão das demais espécies da família.

Sinapomorfias:

1. Topografia dorsal do corpo cerebelar com presença de uma conspícua crista (19), $0 > 1$, IC=1, IR=1.
2. Formato geral do corpo cerebelar aproximadamente oval (23): $1 > 2$, IC=0,50, IR=0,89.
3. Margens do órgão olfatório com larguras complementares nas porções anterior e posterior (35): $1 > 0$, IC=0,50, IR=0,75.

Autapomorfia de *Pseudopimelodus aff pulcher* TO:

1. Angulação entre os lóbulos do lobo facial reta (10): $0 > 1$, IC=1, IR=1.

Não foram encontradas autapomorfias para *P. aff pulcher* PR e *P. aff pulcher* MT.

Clado 10*Gêneros Cruciglanis e Pseudopimelodus*

O gênero *Pseudopimelodus* foi descrito por Bleeker (1858) sendo motivo de muitas discussões taxonômicas até que Shibatta (1998) realizou uma ampla revisão taxonômica do gênero e definiu algumas espécies renomeando-as. A monofilia desse gênero foi aceita desde este estudo de acordo com algumas sinapomorfias, e a árvore de consenso estrito coloca *Pseudopimelodus* como grupo irmão do *Pseudopimelodus aff pulcher*. Esse resultado foi

corroborado por Ortega-Lara (2006) e Birindelli e Shibatta (2011) em seus estudos. Já *Cruciglanis* foi descrito por Ortega-Lara e Lehman (2006), os quais utilizaram caracteres morfométricos e osteológicos. Entretanto com os dados obtidos a partir dos caracteres do SNC, os resultados obtidos não são conclusivos para sustentar essa hipótese. A seguir apresentamos as autapomorfias propostas para *C. pacifici*, assim como as sinapomorfias que agrupam essas espécies no clado.

Sinapomorfias:

1. Amplitude de extensão da eminência granular atingindo a porção rostral do lobo vagal (17): 1>2, IC=0,50, IR=0,81. Com reversão para o clado 13.
2. Formato geral do corpo cerebelar aproximadamente elíptico (23): 2>3, IC=0,50, IR=0,89.
3. Margem rostral do telencéfalo equivalente em relação à caudal (30): 0>1, IC=0,22, IR=0,53.

Autapomorfias de *Cruciglanis pacifici*:

1. Formato do lobo facial aproximadamente elíptico (9): 2>3, IC=0,75, IR=0.
2. Presença de um entalhe conspícuo entre os “lóbulos” da eminência granular (16): 0>1, IC=1, IR=1.

Clado 11

Pseudopimelodus charus e *Pseudopimelodus mangurus*

Propomos aqui um clado contendo *P. charus* e *P. mangurus*, sendo assim mais proximamente relacionados. Essa hipótese pode ser em parte explicada por essas duas espécies se distribuírem pela região sudeste do Brasil, e tendo como grupo irmão *P. bufonius* e *C. pacifici*, que são espécies amazônicas. Apresentamos abaixo a sinapomorfia proposta para sustentar esta hipótese.

Sinapomorfia:

1. Porção rostral do telencéfalo mais intumescida (30): 1>2, IC=0,22, IR=0,53.

Não foram encontradas autapomorfias para *P. charus* e *P. mangurus*.

Clado 12

Gêneros *Cephalosilurus*, *Batrochoglanis*, *Lophiosilurus* e *Microglanis*

O cladograma de consenso estrito de Shibatta (1998) colocou *Cephalosilurus*, *Lophiosilurus*, *Batrochoglanis* e *Microglanis* juntos num clado politômico, tendo como grupo irmão o clado composto por *Pseudopimelodus* e o *Pseudopimelodus* aff *pulcher*, porém com um clado monofilético englobando os dois primeiros gêneros. Nas análises de Ortega-Lara e Lehmann (2006) o clado composto por *Cephalosilurus* e *Lophiosilurus* se manteve como grupo irmão dos demais pseudopimelodídeos e o clado composto por *Microglanis* e *Batrochoglanis* como grupo irmão de *Cruciglanis*. No presente estudo resgatamos a hipótese anteriormente proposta por Shibatta (1998), na qual o clado composto por *Cephalosilurus* e *Lophiosilurus* se manteve monofilético e como grupo irmão do clado composto por *Microglanis* e *Batrochoglanis*, além deste último se manter monofilético. Também resgatamos a hipótese deste clado se manter como grupo irmão do clado composto por *Pseudopimelodus*, *Pseudopimelodus* cf *pulcher* e *Cruciglanis*, de acordo com as sinapomorfias propostas e descritas abaixo.

Sinapomorfias:

1. Corpo cerebelar sem contato com o telencéfalo (24): 1>2, IC=1, IR=1.
2. Posição do teto óptico na altura da margem anterior do corpo cerebelar (27): 1>3, IC=0,75, IR=0,96.
3. Teto óptico não inteiramente coberto (28): 0>1, IC=0,50, IR=0,91.

Clado 13

Gêneros *Cephalosilurus* e *Lophiosilurus*

O gênero monotípico *Lophiosilurus* foi descrito por Steindachner (1889) e *Cephalosilurus* por Haseman (1911). Porém ainda há muitas discussões acerca das relações entre eles. Tradicionalmente estes dois gêneros sempre se mantiveram mais próximos filogeneticamente. Tanto nas análises de Shibatta (1998), quanto em Ortega-Lara (2006) e Birindelli e Shibatta (2011) este clado se manteve monofilético, mudando somente sua posição em relação aos outros gêneros da família Pseudopimelodidae. No presente estudo o monofiletismo deste clado é corroborado, além de propormos uma sinapomorfia para *Cephalosilurus*. A seguir descrevemos as sinapomorfias propostas para este clado.

Sinapomorfias:

1. Posição de contato entre os lóbulos do lobo facial (8): 0>1, IC=0,20, IR=0,55. Com reversão para o clado 18.
2. Presença de intumescência rostral sobre o lobo facial (10): 2>3, IC=1, IR=1.
3. Largura da eminência granular maior que o lobo facial (13): 0>1, IC=0,50, IR=0,60.
4. Amplitude de extensão da eminência granular ultrapassando a divisa entre os lobos facial e vagal (17): 1>2, IC=0,50, IR=0,81.
5. Formato geral do corpo cerebelar aproximadamente como um trapézio (23): 2>0, IC=0,5, IR=0,89.
6. Nervo óptico com maior espessura que o trato olfatório (34): 1>0, IC=0,50, IR=0,90.

Autapomorfia de *Lophosilurus alexandri*:

1. Margem caudal do corpo cerebelar com duas abas (18): 1>0, IC=0,40, IR=0,66. Com convergência para o clado 17.

Clado 14*Gênero Cephalosilurus*

Propomos um clado monofilético, sustentado por uma sinapomorfia, que contém *C. albomarginatus* como irmã das outras espécies desse gênero. Tradicionalmente problemático esse gênero sempre se apresentou parafilético, com a presença de *L. alexandri* nas análises anteriores. A seguir a sinapomorfia que suporta esse clado.

Sinapomorfia:

1. Margem caudal do corpo cerebelar reta (18): 1>2, IC=0,40, IR=0,66.

Não foi encontrada uma autapomorfia para *C. albomarginatus*.

Clado 15*Cephalosilurus apurensis* e *Cephalosilurus fowleri*

O cladograma de consenso estrito coloca essas duas espécies como mais proximamente relacionadas em relação a *C. albomarginatus* que se localiza em posição mais basal no clado. A seguir estão descritas a sinapomorfia que sustenta esta hipótese de maior proximidade entre as espécies e uma autapomorfia de *C. fowleri*.

Sinapomorfia:

1. Porção anterior do telencéfalo mais intumescida (30): $0 > 2$, IC=0,22, IR=0,53.

Autapomorfia de *Cephalosilurus fowleri*:

1. Lobo vagal sem contato com o lobo facial (6): $0 > 1$, IC=1, IR=1.

Não foi encontrada uma autapomorfia para *C. apurensis*.

Clado 16Gêneros *Batrochoglanis* e *Microglanis*

Em sua primeira tentativa de resolver as relações filogenéticas dos pseudopimelodídeos, Shibatta (1998) reconheceu um clado politômico que envolvia *Batrochoglanis* e *Microglanis*, não encontrando, desta forma, autapomorfias que separassem estes dois gêneros, apesar de reconhecer a monofilia de *Microglanis* denominando-o como *sedis mutabilis* (*sensu* Wiley, 1979). Esse clado politômico inseria ainda um clado bem suportado contendo *Cephalosilurus* e *Lophiosilurus*. Ortega-Lara e Lehman (2006), a partir de sua árvore de consenso estrito, colocaram esses dois gêneros mais próximos num clado monofilético, posicionado como grupo irmão de *Cruciglanis*. No presente estudo propomos algumas sinapomorfias que suportam um clado monofilético que contém *Batrochoglanis* e *Microglanis* e ainda resgatamos a hipótese de Shibatta (1998) onde este clado é mais próximo do clado composto por *Cephalosilurus* e *Lophiosilurus*, se mantendo como seu grupo irmão.

Sinapomorfias:

1. Formato geral do corpo cerebelar aproximadamente triangular (23): $3 > 4$, IC=0,5, IR=0,89.
2. Comprimento do corpo cerebelar menor que sua largura (25): $0 > 1$, IC=1, IR=1.
3. Comprimento do telencéfalo maior que o comprimento do corpo cerebelar (31): $0 > 1$, IC=0,50, IR=0,90.

Clado 17Gênero *Batrochoglanis*

Juntamente com *Pseudopimelodus* esse gênero é o mais antigo descrito da família Pseudopimelodidae, tendo sido descrito por Gill (1858). Nas análises de Shibatta (1998) não foi encontrada uma sinapomorfia que separasse esse gênero de *Microglanis*, e somente Ortega-Lara (2006) é que colocam esses dois gêneros em um clado monofilético. Aqui

propomos duas sinapomorfias que sustentam a monofilia de *Batrochoglanis* e algumas autapomorfias das espécies examinadas do gênero.

Sinapomorfias:

1. Margem posterior do corpo cerebelar em forma de duas abas (18): 1>0, IC=0,40, IR=0,66.

Autapomorfia de *Batrochoglanis villosus*:

1. Porção anterior do telencéfalo mais intumescida (30): 0>2, IC=0,22, IR=0,53.

Clado 18

Batrochoglanis melanurus, *Batrochoglanis raninus* e *Batrochoglanis* sp.

A partir do cladograma de consenso estrito propomos que essas espécies presentes nesse clado são mais próximas entre si e possuem *Batrochoglanis villosus* como grupo irmão, uma vez que essa espécie se manteve em posição mais basal neste clado.

Sinapomorfia:

1. Posição de contato entre os lóbulos do lobo facial (8): 0>1, IC=0,20, IR=0,55.

Autapomorfia de *Batrochoglanis* sp:

1. Lobo facial maior que o lobo vagal (7): 1>0, IC=0,5, IR=0.

Não foram encontradas autapomorfias para *B. raninus* e *B. melanurus*.

Clado 19

Gênero *Microglanis*

Este gênero, descrito em 1912 por Eigenmann, foi tradicionalmente definido por Shibatta (1998) como *sedis mutabilis*, uma vez que a relação de parentesco os outros gêneros permaneceu indefinida. Entretanto, o gênero foi considerado como um grupo monofilético, já que todas as espécies, amazônicas e da região litorânea, permaneceram no mesmo clado. Porém em seu cladograma de consenso estrito *Microglanis* formou um clado politômico. Neste estudo propomos duas sinapomorfias que suportam a monofilia do gênero, que se seguem.

Sinapomorfias:

1. Presença de somente um “lóbulo” da eminência granular (14): 0>1 IC=1, IR=1.

2. Posição do teto óptico ultrapassando a margem anterior do corpo cerebelar (27): 2>3, IC=0,75, IR=0,96.
3. Nervo óptico com menor espessura que o trato olfatório (34): 1>2, IC=0,50, IR=0,90.

Autapomorfia de *Microglanis secundus*:

1. Angulação entre os lóbulos do lobo vagal reta (5): 0>2, IC=0,66, IR=0.
- Não foi encontrada uma autapomorfia para *M. poecilus*.

Clado 20

Microglanis cibela, *Microglanis cottoides* e *Microglanis garavello*

Neste clado propomos que essas espécies permaneçam mais próximas a partir de uma sinapomorfia que as agrega em um clado irmão, em relação às outras espécies de *Microglanis* que ocorrem na região amazônica.

Sinapomorfia:

1. Larguras complementares das porções rostral e caudal do telencéfalo (30): 0>1, IC=0,22, IR=0,53.
- Não foram encontradas autapomorfias para *M. cibela*, *M. cottoides* e *M. garavello*.

Referências bibliográficas

- Arratia G, Kapoor BG, Chardon M, Diogo R. 2003. Catfishes. Enfield: Science Publishers Inc. 812 p.
- Atema J. 1971. Structures and functions of the sense of taste in the catfish (*Ictalurus natalis*). *Brain Behav. Evol.* 4: 273-294.
- Birindelli JLO, Shibatta OA. 2011. Morphology of the gas bladder in bumblebee catfishes (Siluriformes, Pseudopimelodidae). *Journal of Morphology.* 272: 890-896.
- Bleeker P. 1858. *Ichthyologiae Archipelagi Indici prodromus. I. Siluri.* *Acta Soc. Sci. IndoNeerl.* 4: 1-370.
- Bockmann FA. 1998. Análise filogenética da família Heptapteridae (Teleostei, Ostariophysi, Siluriformes) e redefinição de seus gêneros (Phd Dissertação). São Paulo, Universidade de São Paulo.
- Bockmann FA, Guazzelli GM. 2003. Family Heptapteridae (Heptapterids). In: Check list of freshwater fishes of South and Central America. Reis RE, Kullander SO, Ferraris Jr.CJ (Eds.). Porto Alegre: EDIPUCRS. p. 406 - 431.

- Boulenger GA. 1887. An account of the siluroid foshes obtained by Dr. H. Von Ihering ad Herr Sebastian Wolff in the province Rio Grande do Sul, Brazil. Proc. Zool. Soc. Lond.
- Britto MR. 2003. Análise filogenética da ordem Siluriformes com ênfase nas relações da superfamília Loricarioidea (Teleostei: Ostariophysi) [Ph.D. dissertação]. São Paulo, Brasil. Universidade de São Paulo. 512 p.
- Butler AB, Hodos W. 2005. Comparative vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation. 2 ed. New Jersey: Wiley e Sons: Hoboken. 715 p.
- Diogo R. 2004. Morphological Evolution, Adaptations, Homoplasies, Constrains, and Evolutionary Trends: Catfishes as a Case of Study on General Phylogeny and Macroevolution. *Science Publisher*. Enfield, Inc. 812 p.
- Diogo R, Chardon M, Vandewalle P. 2004. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Batrochoglanis raninus*, with discussion on the synapomorphies and phylogenetic relationships of the Pseudopimelodidae and Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes). *Anim Biol Leiden Neth*. 54: 261–280.
- Diogo R. 2007. Osteology and Myology of the Cephalic Region and Pectoral Girdle of *Heptapterus mustelinus*, Comparison With Other Heptapterins, and Discussion on the Synapomorphies and Phylogenetic Relationships of the Heptapterinae and the Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes). *Int. J. Morphol*. 25: 735-748.
- Eigenmann CH. 1912. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of ecological grouping of species and relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. *Mem. Carnegie Mus*. 5: 1-578.
- Fernandez YA, Martin SF. 1953. Apuntes sobre la ictiologia de Perija. In: Sociedad de Ciências Naturales la Salle (ed.). La Región de Perijá y sus habitants. Universidad del Zulia. p. 299-353.
- Ferraris CJ Jr. 2007. Checklist of catfishes, recent and fóssil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa*. 1418: 1 – 628.
- Gill T. 1858. Synopsis of the fresh water fishes of Trinidad od the Western Portion of the Island of Trinidad, W. I. In: *Annals of Lyceum Nat. Hist. of the New York*. v. VI, p. 363-430.
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*. 24:774–786.

- Hardman M. 2005. The phylogenetic relationships among nondiplomystid catfishes as inferred from mitochondrial cytochrome b sequences; the search for the ictalurid sister taxon (Otophysi: Siluriformes). *Mol Phylogenet Evol.* 37: 700–720.
- Haseman JD. 1911. Descriptions of some new species of fishes and miscellaneous notes others obtained during the expedition of the Carnegie Museum to Central South America. *Ann. Carnegie Mus.* 7: 315-328.
- Kotrschal K, van Staaden MJ, Huber R. 1998. Fish brains: Evolution and environmental relationships. *Rev. Fish. Biol. Fisheries.* 8: 373–408.
- Lundberg JG. 1982. The comparative anatomy of the toothless blindcat, *trogloglanis pattersoni eigenmanni*, with a phylogenetic analysis of the ictalurid catfishes. *Misc. Publ.* 163: 1-85.
- Lundberg JG, Mcdade LA. 1986. On the South American Catfish *Brachyrhamdia imitator* Myers (Siluriformes, Pimelodidae), with Phylogenetic Evidence for a Large Intrafamilial Lineage. *Notulae Naturae of The Academy Of Natural Science of Philadelphia.* 463: 1-24.
- Lundberg JG, Linares OJ, Antonio ME, Nass P. 1988. *Phractocephalus hemioliopterus* (Pimelodidae:Siluriformes) from the upper Miocene Urumaco formation, Venezuela: a further case of evolutionary stasis and local extinction among south American fishes. *J. Vert. Paleont.* 8:131-138.
- Lundberg JG, Bornbusch AH, Mago-Leccia F. 1991a. *Gladioglanis conquistador* n. sp. from Ecuador with diagnoses of the subfamilies Rhamdiinae Bleeker and Pseudopimelodidae n. subf. (Siluriformes: Pimelodidae). *Copeia.* 190–209.
- Lundberg JG, Mago-Leccia F, Nass P. 1991b. *Exallodontus aguanai*, a new genus and species of Pimelodidae (Pisces: Siluriformes) from deep river channels of South America, and delimitation of the subfamily Pimelodinae. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 104: 840 – 869.
- Lundberg JG, Littmann MW. 2003. Family Pimelodidae. In: Check list of freshwater fishes of South and Central America. Reis, R.E., Kullander, S.O., and Ferraris, Jr., C.J. (Eds.). Porto Alegre, EDIPUCRS. Pp 432-447.
- Lundberg JG, Akama A. 2005. *Brachyplatystoma capapretum*: a new species of goliath catfish from the Amazon basin, with a reclassification of allied catfishes (Siluriformes: Pimelodidae). *Copeia.* 492–516.
- Maddison WP, Maddison DR. 2009. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.72. Programa e documentação disponível no sítio <http://mesquiteproject.org>.

- Meek J, Nieuwenhuys R. 1998. Holosteans and teleosts. In: Nieuwenhuys R, Ten Donkelaar HJ, Nicholson C. (Eds.). *The Central Nervous System of Vertebrates*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. v.2, p. 759-937.
- Nixon KC. 1999. Winclada (BETA) ver. 0.9.9 PUBLISHED BY THE AUTHOR, ITHACA, NY.
- Northcutt RG. 2008. Forebrain evolution in bony fishes. *Brain research bulletin*. 75: 191-205.
- Ortega-Lara A, Lehmann P. 2006. *Cruciglanis*, a new genus of pseudopimelodid catfish (Ostariophysi, Siluriformes) with description of a new species from the Colombian Pacific coast. *Neotrop Ichthyol*. 4: 147–156.
- de Pinna MCC. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*. 7: 367-394.
- de Pinna MCC. 1993. Higher-level phylogeny of Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi), with a new classification of the order. [Phd Dissertação] City University of New York, New York. 482 p.
- de Pinna MCC. 1998. Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. In: Malabarba LR, Reis RE, Vari RP, Lucena ZMS, Lucena CAS. (Eds.) *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs. 279–330 pp.
- Pupo FMRS. 2011. Anatomia comparada da morfologia externa do sistema nervoso central da família callichthyidae (teleostei: ostariophysi: siluriformes) e suas implicações filogenéticas [Dissertação de Mestrado]. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 97 p.
- Rosen DE, Greenwood PH. 1970. Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorynchiform fishes. *Am Mus Novit*. 2428: 1–25.
- Ruiz WBG, Shibatta OA. 2011. Two new species of *Microglanis* (Siluriformes: Pseudopimelodidae) from the upper-middle rio Araguaí basin, Central Brazil. *Neotrop. Ichthyol*. 9: 697 – 707.
- Sabaj Pérez MH. 2010. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology: An Online Reference. Version 2.0 (8 November 2010). Washington: American Society of Ichthyologists and Herpetologists. Disponível em: <http://www.asih.org/>.
- Shibatta OA. 1998. Sistemática e evolução da família Pseudopimelodidae (Ostariophysi, Siluriformes), com a revisão taxonômica do gênero *Pseudopimelodus* [Ph.D. dissertação]. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 353 p.

- Shibatta OA. 2003. Phylogeny and Classification of “Pimelodidae”. In: Arratia G, Kapoor B G, Chardon M, Diogo R. Catfishes. Science Publishers, Inc. Enfield. v. 2, p. 385-400.
- Silfvergrip AMC. 1996. A Systematic Revision of the Neotropical Catfish Genus *Rhamdia* (Teleostei, Pimelodidae). Stockholm University. 156 p.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1981. Taxonomic congruence in the Leptopodomorpha reexamined. *Systematic Zoology*. 30: 309-325.
- Sullivan JP, Lundberg JG, Hardamn M. 2006. Phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei: Siluriformes) using rag1 and rag2 nuclear gene sequences. *Mol Phylogenet Evol*. 41: 636–662.
- Tong SL, Finger TE. 1983. Central organization of the electrosensory lateral line system in bullhead catfish *Ictalurus nebulosus*. *J. Comp. Neurol*. 217: 1-16.
- Wiley EO. 1979. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, John Wiley & Sons. 439 p.

Apêndice

Tab. 2: Matriz de caracteres das espécies da família Pseudopimelodidae e grupo externo examinadas.

Táxons	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Ictalurus punctatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamdia quelen</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Heptapterus mustelinus</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Phreatobius sanguijuela</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0
<i>Steindachneridion parahybae</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>Zungaro zungaro</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0
<i>Pimelodus maculatus</i>	0	1	0	3	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Pseudopimelodus cf pulcher PR</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>Pseudopimelodus cf pulcher TO</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>Pseudopimelodus cf pulcher MT</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>Pseudopimelodus mangurus</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	2	1	0
<i>Pseudopimelodus bufonius</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	2	1	0
<i>Pseudopimelodus charus</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	2	1	0
<i>Cruciglanis pacifici</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	3	1	0	1	0	0	1	1	2	1	0
<i>Cephalosilurus albomarginatus</i>	0	0	0	2	0	0	0	1	1	2	0	1	1	0	1	0	2	2	0
<i>Cephalosilurus fowleri</i>	0	0	0	2	0	1	0	1	1	2	0	1	1	0	1	0	2	2	0
<i>Cephalosilurus apurensis</i>	0	0	0	2	0	0	0	1	1	2	0	1	1	0	1	0	2	2	0
<i>Lophiosilurus alexandri</i>	0	0	0	2	0	0	0	1	1	2	0	1	1	0	1	0	2	0	0
<i>Batrochoglanis raninus</i>	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Batrochoglanis villosus</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Batrochoglanis sp</i>	0	0	0	2	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Batrochoglanis melanurus</i>	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Microglanis garavelloi</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	-	0	1	1	0
<i>Microglanis cottoides</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	-	0	1	1	0
<i>Microglanis cibela</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	-	0	1	1	0
<i>Microglanis secundus</i>	0	0	0	2	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	-	0	1	1	0
<i>Microglanis poecilus PA</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	-	0	1	1	0
<i>Microglanis poecilus SU</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	-	0	1	1	0

Continuação da Tab. 2:

Táxons	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
<i>Ictalurus punctatus</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamdia quelen</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Heptapterus mustelinus</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Phreatobius sanguijuela</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	-	2	1	0	0	1
<i>Steindachneridion parahybae</i>	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Zungaro zungaro</i>	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1
<i>Pimelodus maculatus</i>	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Pseudopimelodus cf pulcher PR</i>	3	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1
<i>Pseudopimelodus cf pulcher TO</i>	3	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1
<i>Pseudopimelodus cf pulcher MT</i>	3	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1
<i>Pseudopimelodus mangurus</i>	3	1	1	3	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	1
<i>Pseudopimelodus bufonius</i>	3	1	1	3	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	1
<i>Pseudopimelodus charus</i>	3	1	1	3	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	1
<i>Cruciglanis pacifici</i>	3	1	1	3	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	1
<i>Cephalosilurus albomarginatus</i>	3	1	1	0	2	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Cephalosilurus fowleri</i>	3	1	1	0	2	0	0	2	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Cephalosilurus apurensis</i>	3	1	1	0	2	0	0	2	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Lophiosilurus alexandri</i>	3	1	1	0	2	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Batrochoglanis raninus</i>	3	1	1	4	2	0	1	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Batrochoglanis villosus</i>	3	1	1	4	2	0	1	2	1	0	2	1	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Batrochoglanis sp</i>	3	1	1	4	2	0	1	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Batrochoglanis melanurus</i>	3	1	1	4	2	0	1	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Microglanis garavelloi</i>	3	1	1	4	2	0	1	3	1	0	1	1	0	0	2	1	1	0	0	1
<i>Microglanis cottoides</i>	3	1	1	4	2	0	1	3	1	0	1	1	0	0	2	1	1	0	0	1
<i>Microglanis cibelaie</i>	3	1	1	4	2	0	1	3	1	0	1	1	0	0	2	1	1	0	0	1
<i>Microglanis secundus</i>	3	1	1	4	2	0	1	3	1	0	0	1	0	0	2	1	1	0	0	1
<i>Microglanis poecilus PA</i>	3	1	1	4	2	0	1	3	1	0	0	1	0	0	2	1	1	0	0	1
<i>Microglanis poecilus SU</i>	3	1	1	4	2	0	1	3	1	0	0	1	0	0	2	1	1	0	0	1