Universidade Estadual Paulista – UNESP

Instituto de Biociências de Botucatu

Thiago Nilton Alves Pereira

Filogenia das espécies de *Deuterodon* Eigenmann, 1907 (Characiformes: Characidae), um gênero de lambaris da Mata Atlântica

Botucatu – SP

2010

Universidade Estadual Paulista – UNESP

Instituto de Biociências de Botucatu

Thiago Nilton Alves Pereira

Filogenia das espécies de *Deuterodon* Eigenmann, 1907 (Characiformes: Characidae), um gênero de lambaris da Mata Atlântica

Dissertação apresentada ao instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho". Campus de Botucatu, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas. Área de Concentração: Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Ricardo M. C. Castro

Botucatu – SP

2010

Aos meus pais que incentivaram e acompanharam cada passo dessa evolução. Que com muita luta deram-me a possibilidade de estudar.

Dedico...

“Estou quase convencido de que (completamente contrário à opinião de quando comecei) as espécies não são – e isso é tal como uma confissão de um assassinato – imutáveis.”

“I almost convinced (quite contrary to opinion I started with) that species are not (it is like confessing a murder) immutable.”

Charles Darwin

Agradecimentos

Gostaria de agradecer a todos que direta e/ou indiretamente contribuíram para a realização desse trabalho. A todos minha sincera gratidão.

Primeiramente gostaria de agradecer ao Prof. Dr. Ricardo M. C. Castro pela confiança e amizade concedida durante esse pouco tempo de convívio. Além da orientação despendida, num tema que eu ainda não dominava, confiou e mostrou-me os caminhos da dissecção de peixes e da filogenia dos caracídeos.

A FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) pela bolsa de mestrado (proc. 08/52379-5) concedida durante o desenvolvimento desse trabalho.

Ao Prof. Dr. Ricardo Cardoso Benine, por me apresentar ao Prof. Ricardo Castro, iniciando, uma nova etapa da minha carreira acadêmica.

Aos funcionários da seção de Pós-graduação do Instituto de Biociências de Universidade Estadual Paulista do Campus de Botucatu pela prestação de seus serviços e diversos “socorros” em horas de aflições e dúvidas.

Ao Hertz Figueiredo do Santos pelas conversas e pela ajuda na coleta da maioria dos exemplares de *Deuterodon* utilizados nesta análise.

A Ana Carla Aquino, por se tornar, não apenas uma técnica, mas uma grande amiga. Uma pessoa de coração infinito, na qual foi responsável por grande parte da captura de imagens. Além dos momentos de “besteiras” ictiológicas ou não no laboratório.

Ao Prof. Dr. Claudio de Oliveira e seus alunos Msc. Guilherme José da Costa Silva e Msc. Fábio R. Roxo pela ajuda na coleta das duas espécies de *Deuterodon*

ditas como *incertae sedis* em Characidae. E ao primeiro por sempre me acolher em seu laboratório, nas minhas idas a Botucatu.

Ao Oswaldo Oyakawa e Margareth e Carlos Lucena, MZUSP e MCP, respectivamente, pelo empréstimo de material dessa análise. E os segundos por demonstrarem interesse sobre o assunto da dissertação desde o inicio, pondo-se sempre a disposição para sanar dúvidas.

Ao Prof. Dr. Paulo Henrique Franco Lucinda, meu orientador na graduação e um grande amigo, o responsável pela minha iniciação na ictiologia. Hupp Paulo!

A Drª. Mónica Rodriguez pela amizade e conselheiros diversos. Exemplo de profissional a ser seguido. Meu muito obrigado Moniquita!

Ao Prof. Dr. Flavio Alicino Bockmann pelas sugestões e discussões sobre anatomia de peixes.

Aos amigos do LIRP e seus anexos, Adriana Takako (Japa), Aléssio Datovo (Balba) e Luciana Tosin, Marcel e Karina Cavallaro (Casal Xubas), Fernando D'agosta (Lagosta), Vitor Masson (Trava), André Esguicero (Durva de Botas), Murilo Carvalho, Fernando Apone, Veronica Slobodian (Mosntera), Gabriel Kipper (Bozo), Osmar Santos, Murilo Pastana (Vaca) e Flávia Petean (Sininho) muito desses participaram de etapas independentes desse estudo.

Em especial, a Adriana Takako, que me ajudou na chegada a Ribeirão Preto, quando eu não tinha lugar para pernoitar, abrigando-me por diversas vezes. Sou eternamente grato a você por isso e pela amizade construída.

Ao André Esguicero, em tempos de "vacas magras" me arrumou consultorias e trabalhos para suprir a falta de bolsa. Meu amigo, muito obrigado!

Ao casal Xubas (Marcel e Karina), se tornaram amigos verdadeiros durante essa jornada. Torço por vocês também!

A Aléssio Datovo e Fernando D'agosta por auxiliarem nos programas de análise filogenética.

A Claudia Moço (D. Claudia), uma pessoa especial, que com seu jeito encantador fez todos os cafés e bolinhos de "chuva" das tardes cansativas do LIRP.

Aos meus amigos do Tocantins, Renilton e Rosana Delmundes, Ebervaldo e Aneliese Tómaz e suas famílias por me incentivarem incondicionalmente para seguir a carreira acadêmica.

Aos meus amigos de São Paulo, Ricardo, Paulinha, Leonardo, Henrique e Adriano (Giga) que sempre me perguntam o que eu realmente faço, e mesmo explicando, eles não compreendem a importância de um estudo filogenético. Mas, sempre me deram a força e suas amizades para terminar essa etapa.

Aos meus queridos amigos Ana e Éwerton Cabral do Nascimento e Giuliano Alves Borges Silva e suas famílias, sem vocês o primeiro ano em Ribeirão Preto teria sido muito mais difícil. Meu muito obrigado! RAÇUDOS DA CATÃO!

A minha querida e saudosa madrinha Aparecida Zapone (Maria para os íntimos) que me abrigou diversas vezes em Botucatu, mesmo quando sua vida mudou repentinamente. Muito obrigado!

E por fim, a aqueles, que mesmo, nunca entendendo o que é realmente uma filogenia, mas compreenderam a minha vontade e minhas inquietações sobre a evolução e diversidade animal, meus amados **PAIS** e **IRMÃO**, sem vocês eu nunca conseguiria chegar a esse resultado. Obrigado, amo vocês!

E aqueles, que porventura possam ter dito seus nomes suprimidos desses agradecimentos. Meu sentimento de gratidão por suas ajudas.

Aviso

Este manuscrito representa parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia, e não deve ser tomado como uma publicação científica. Portanto, informações exclusivas e inéditas desta, não devem ser copiadas e/ou plagiadas. Os interessados devem estar cientes de que as referência públicas desse conteúdo devem ser feitas, apenas com a autorização prévia do autor.

Note

This manuscript represents part of the requirements necessary for obtaining the title of master in Biological Sciences, area of concentration Zoology, and must not be taken as a scientific publication. Therefore, information exclusive and unprecedented must not be copied. The parties concerned must be aware that the public reference that content must be made, only with the prior authorization of the author

CONTEÚDO

LISTA DE FIGURAS 1
RESUMO 4

1. **INTRODUÇÃO** 5
2. **MATERIAL E MÉTODOS**..... 14
   2.1. Análise filogenética..... 14
   2.2. Critérios para a escolha do grupo interno..... 16
   2.3. Critérios para a escolha do grupo externo..... 18
   2.4. Material examinado..... 19
3. **DESCRIÇÃO DOS CARACTERES**..... 24
   3.1. Neurocrânio..... 24
   3.2. Anel orbital..... 44
   3.3. Suspensório mandibular..... 59
   3.4. Maxilas e estruturas associadas..... 78
   3.5. Aparelho branquial..... 103
   3.6. Nadadeira peitoral e estruturas associadas..... 110
   3.7. Nadadeira pélvica e estruturas associadas..... 120
   3.8. Vértebras, supraneurais e esqueleto de sustentação..... 125
   3.9. Nadadeira dorsal e estruturas associadas..... 134
   3.10. Nadadeira anal e estruturas associadas..... 140
   3.11. Nadadeira caudal e estruturas associadas..... 146
4. **RESULTADOS E DISCUSSÃO**..... 152
   4.1. Comentários dos clados..... 153
5. **CONCLUSÃO**..... 169
6. **LISTAS DE TRANCRIÇÕES DOS CARACTERES E TÁXONS**..... 171
7. **LISTA DOS ÍNDICES DOS CARACTERES**..... 193
8. **LITERATURA CITADA**..... 198

FIGURAS..... 208
ANEXOS..... 257

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: A. *Deuterodon langei*, LIRP 0505. 45,4 mm CP; B. *Deuterodon longirostris*, MCP 16581. 88,7 mm CP; C. *Deuterodon rosae*, MZUSP 28718. 93, 9 mm CP (Fotos: Thiago N. A. Pereira)
Figura 2: D. *Deuterodon singularis*, LIRP 6391. 76,9 mm CP; E. *Deuterodon stigmaturus*, LIRP 6390. 47,3 mm CP e; F. *Deuterodon supparis*, MCP 16494. 79,3 mm CP; (Fotos: Thiago N. A. Pereira).
Figura 3: G. *Deuterodon iguape*, LIRP 1049. 66,6 mm CP; H. *Deuterodon pedri*, LIRP 7540. 64,2 mm CP e; I. *Deuterodon parahybae*, LBP 7706. 51,7 mm CP (Fotos: Thiago N. A. Pereira).
Figura 4: Localidades de coleta dos exemplares do gênero *Deuterodon* utilizados nesse trabalho. 1. "*D*". *pedri* (Bacia do rio Doce, MG); 2. *D. iguape* (Bacia do rio Ribeira do Iguape, SP); 3. "*D*". *parahybae* (Bacia do Rio Paraíbuna, SP); 4. *D. langei* (Bacia do Rio Nhundiaquara, PR); 5. *D. rosae* (Bacia do Rio Itapocú, SC); 6. *D. supparis* (Bacia do Rio Itajaí, SC); 7. *D. longirostris* (Bacia do Rio Cubatão, SC); 8. *D. singularis* (Bacia do Rio Tubarão) e; 9. *D. stigmaturus* (Bacia do Rio Maquiné, RS).
Figura 5: Vista lateral direita da pré-maxilar, maxilar e nasal. **A**. *Deuterodon supparis* MCP 16494 ; **B**. *Tetragonopterus chalceus* LIRP 5944. Números representam as sinapomorfias do genero propostas por Lucena & Lucena (2002). **1**. Margem ventral da porção com dentes do maxilar divergindo da margem dorsal em sentido anterior; **2**. Margem ventral da porção com dentes do maxilar arqueando-se em direção à margem ventral do pré-maxilar, de modo a formarem um eixo contínuo e; **3**. Região edêntula posterior do maxilar curta; comprimento, no máximo, duas vezes o comprimento da região com dentes desse osso.
Figura 6: Cladograma de consenso estrito correspondente a análise de 2304 árvores de iguais parcimônia para hipótese das relações filogenéticas de Characidae, segundo de Lucena (1993).
Figura 7: Cladograma consenso estrito da hipótese de relações filogenéticas de Characiformes, segundo Moreira (2007).
Figura 8: Cladograma de consenso estrito da hipótese das relações de Characidae com ênfase no gênero *Knodus*, segundo Ferreira (2007).
Figura 9: Cladograma de consenso estrito da hipótese das relações filogenéticas da família Characidae, segundo Mirande (2009).
Figura 10: Vista lateral direita do anel orbital**. A**. *Deuterodon rosae* MZUSP 28718 e; **B**. *Salminus hilarii* LIRP 369. IO = infra-orbital; Barra = 1mm
Figura 11: Vista lateral direita do osso antorbital. **A**. *Aphyocharax pusillus* LIRP 4559; **B**. Deuterodon supparis MCP 16494 e; **C**. *Deuterodon rosae* MZUSP 28718. Barra = 1mm

Figura 12: Vista lateral direita da série orbital. **A**. *Glandulocauda melanogenys* LIRP 7143. **B**. *Deuterodon iguape* LIRP 1049. Barra = 1mm.
Figura 13: Vista lateral direita do anel orbital de *Bryconamericus exodon* MZUSP 90275. Barra = o.5 mm
Figura 14: Vista lateral direita dos ossos faciais de *Oligosarcus pintoi* LIRP 300. Barra = 1 mm

Figura 15: Vista esquerda dos ossos faciais de *Hollandichthys multifasciatus* LIRP 5744. Barra = 1 mm.
Figura 16: Vista lateral direita dos ossos faciais de *Deuterodon langei* LIRP 0505. Barra = 1 mm
Figura 17: Detalhe do suspensório mandibular em vista lateral direita. **A**. *Deuterodon stigmaturus* LIRP 6390 e; **B**. *Deuterodon parahybae* LBP 7706. **HI** = hiomandibular; **MS** = mesopterigóide; **MT** = metapterigóide; **QD** = quadrado e; **SI** = simplético. Barra = 5 mm.
Figura 18: Vista lateral esquerda da cabeça. **A**. *Jupiaba poranga* MZUSP 17929 CC = 18,9 mm e; **B**. *Deuterodon singularis* LIRP 6391 CC = 20,4 mm. Seta indica a atrofia labial.
Figura 19: Vista lateral direita das maxilas. **A**. *Tetragonopterus chalceus* LIRP 5944 e; **B**. *Bryconops alburnoides* LIRP 5116. Seta indicam regiões posteriores lobada e reta, respectivamente.
Figura 20: Vista lateral esquerda da cabeça de exemplares diafanizados. **A**. *Deuterodon iguape* LIRP 1049 66,7 mm de CP ; **B**. *Aphyocarax pusillus* LIRP 4559 41,8 mm de CP. Setas indicam a cartilagem de Meckel.
Figura 21: Vista lateral direita do arco hióde. **A**. *Deuterodon stigmaturus* LIRP 6390 e; **B**. *Bryconops alburnoides* LIRP 5116. Seta indica o forame do cerato hial anterior. Barras = 1,0 e 0,5 mm, respectivamente.
Figura 22: Vista ventral complexo hiobranquial de *Deuterodon rosae* MZUSP 17929. Barra = 1 mm.
Figura 23: Vista ventral do complexo hiobranquial de *Hollandichthys multifasciatus* LIRP 5744. Barra = 0,5 mm
Figura 24: **A**. Vista lateral do uro-hial de *Deuterodon longirostris* MCP 16581 e; **B**. Vista dorsal do *Deuterodon supparis* MCP 16494.
Figura 25: Vista lateral direita da nadadeira peitoral de *Deuterodon longirostris* MCP 16581. Barra = 1 mm
Figura 26: Vista medial direita da nadadeira peitoral de *Astyanax fasciatus* LIRP 132. Barra = 1 mm.
Figura 27: Vista medial direita da nadadeira peitoral de *Bryconamericus exodon* MZUSP 90275. Barra = 1 mm.
Figura 28: Vista dorsal direita da nadadeira pélvica. **A**. *Probolodus heterostomus* LIRP 6296; **B**. *Phenacogaster tegatus* LIRP 5370 e; **C**: *Gymnocorymbus ternetzi* LIRP 5650. Setas indicam a crista longitudinal. Barras = 1mm.
Figura 29: Vista dorsal direita da nadadeira pélvica de *Deuterodon langei* LIRP 0505. Barra = 1 mm.
Figura 30: Vista lateral esquerda, detalhe dos ossos supraneurais. **A**. *Astyanax fasciatus* LIRP 132 e; **B**. *Jupiaba poranga* MZUSP 17929. Barra = 1 mm.
Figura 31: Vista lateral esquerda da nadadeira dorsal de *Deuterodon supparis*, MCP 16494. 82,0 mm CP Barra = 1 mm
Figura 32: Vista lateral esquerda da nadadeira anal de *Deuterodon longirostris*, MCP 16581. 75,5 mm CP. Barra = 1 mm.
Figura 33: Posição da nadadeira dorsal (seta) em relação a nadadeira anal em vista lateral esquerda. A) *Salminus hilarii* LIRP 369; 99,0 mm CP, base da nadadeira dorsal a frente da vertical que passa pela origem da nadadeira anal. B) *Oligosarcus pintoi* LIRP 300; 82,6 mm CP, origem da anal com vertical em algum ponto da nadadeira dorsal. C) *Gnathocharax steindachnerii* LIRP 5966;

42,3 mm CP, base da nadadeira dorsal posterior a vertical que passa pela origem da anal.

Figura 34: Vista lateral esquerda de detalhes dos radiais das nadadeiras anais. **A**. *Deuterodon langei* LIRP 0505 e **B**. *Deuterodon parahybae* LBP 7706. Barras = 0,5 e 1 mm, respectivamente. Setas indicam os radiais medias da nadadeira anal.

Figura 35: Vista lateral esquerda das nadadeiras caudais. **A**. *Deuterodon parahybae* LBP 7706, 51,7 mm de CP e; **B**. *Deuterodon pedri* LIRP 7540 64,2 mm de CP.

Figura 36: Vista lateral esquerda da nadadeira caudal de *Aphyocharax pusillus* LIRP 4559, 40,7 mm de CP. Barra = 0,5 mm.

Figura 37: Vista lateral esquerda da nadadeira caudal de *Deuterodon longirostris* MCP 1658, 81,4 mm de CP. Barra = 1mm

Figura 38: Detalhe da vista lateral esquerda da nadadeira dorsal. **A**. *Oligosarcus pintoi* CP 82,0 LIRP 300 e **B.** *Hollandichthys multifasciatus* CP 70,6 LIRP 5744.

Figura 39: Vista dorsal do neurocrânio de *Deuterodon stigmaturus* LIRP 6390. Barra = 5 mm.

Figura 40: Vista ventral do neurocrânio de *Deuterodon longirostris* MCP 1658, 81,4 mm de CP. Barra = 1mm

Figura 41: Vista lateral esquerda de *Deuterodon rosae* MZUSP 17929. Barra = 1 mm.

Figura 42: Vista dorsal do neurocrânio. **A**. *Salminus hilarii* LIRP 369; 99,0 mm CP; **B**. *Deuterodon longirostris* MCP 1658, 81,4 mm de CP. Barras = 1mm.

Figura 43: Vista dorsal do Neurocrânio. **A**. *Deuterodon rosae* MZUSP 17929; **B**. *Deuterodon singularis* LIRP 6391 e; **C**. *Deuterodon pedri* LIRP 7540. Barra = 1mm.

Figura 44: Vista lateral esquerda do Neurocrânio. **A**. *Deuterodon singularis* LIRP 6391 e **B**. Salminus hilarii LIRP 369. Barra = 1mm e 0,5 mm, respectivamente. Seta indica a ausência do osso rinosfenóide.

Figura 45: Vista ventral do Neurocrânio. **A**. *Deuterodon supparis* MCP 16494 e; **B**. *Deuterodon singularis* LIRP 6391. Barra = 1mm.

Figura 46: Cladograma de consenso estrito para as relações do gênero *Deuterodon* com os números dos clados.

Figura 47: Cladograma de consenso estrito com o suporte de Bremer para os ramos.

Figura 48: Relações filogenéticas do gênero *Deuterodon* sobrepondo-se no mapa as regiões de endemismo das bacias do sudeste brasileiro.

RESUMO

A ordem Characiformes compreende o segundo principal componente da biodiversidade de peixes de água doce da região Neotropical, com aproximadamente 1600 espécies efetivamente descritas nessa região, além de três famílias ocorrendo na região Etiópica. Desse número estimado de espécies descritas, aproximadamente 65% pertencem à família Characidae. A problemática filogenética da família, apesar de esforços diversos – Lucena (1993); Moreira (2007); Mirande (2009) continua de certa maneira significativa, permanecendo ainda muitos gêneros em *incertae sedis*. Nesse panorama, o gênero *Deuterodon* é parte integrante da indecisão filogenética com seu status filogenético ainda não muito bem definido, apenas algumas hipóteses pouco robustas de suas prováveis relações. Assim, presente estudo propõe-se um estudo filogenético com base em caracteres osteológicos das intra/interrelações do gênero *Deuterodon*, *sensu* Lucena & Lucena (2002), incluindo as espécies nominais atualmente em *incertae sedis* – *D. parahybae*, *D. pedri* e *D. potaroensis*. A análise filogenética foi realizada pelo programa TNT 1.1 para obtenção da arvore de consenso estrito mais parcimoniosa. O presente trabalho teve como base dois componentes: 1) primeiro, descritivo dos caracteres analisados e seus respectivos históricos em outras análises realizadas, bem como a inserção de novos caracteres e, 2) segundo, filogenético utilizando as ferramentas cladísticas como arcabouço para a discussão das relações de parentescos existentes. Foram analisados 205 caracteres osteológicos de 11 complexos ósseos diferentes para 25 táxons terminais. Obtive apenas um cladograma de consenso estrito bem resolvido sem nenhuma politomia com 833 passos, o índice de consistência foi igual 0,3107 e o índice de retenção 0,4284. A expansão do limites genéricos de *Deuterodon* foi realizada para abrigar as duas espécies ditas como *incertae sedis* – *Deuterodon parahybae* e *Deuterodon pedri*. As espécies de *Deuterodon* distribuem-se, também em sistemas aquáticos associados a Mata Atlântica, bem como possuem atributos ecológicos e biogeográficos semelhantes as que moldaram a evolução das espécies sensu Lucena & Lucena (2002).

Introdução

A riquíssima ictiofauna de águas continentais centro e sul-americanas, com aproximadamente 4.500 espécies efetivamente descritas, é dominada, tanto em termos de diversidade taxonômica quanto em biomassa, por peixes da superordem Ostariophysi, série Otophysi, que englobam aproximadamente 73% das espécies descritas, divididas primariamente entre as ordens Siluriformes, com aproximadamente 37% das espécies, e Characiformes, com aproximadamente 33% das espécies (Castro *et al*., 2004, cf. Reis *et*., *al*. 2003).

A ordem Characiformes, segundo componente mais importante da ictiofauna de águas doces neotropicais, com pelo menos 1500 espécies descritas e três famílias ocorrendo na Região Etiópica, compreende formas herbívoras, onívoras, iliófagas e carnívoras, variando desde alguns centímetros até mais de um metro de comprimento. Externamente podem ser diferenciados dos demais grupos de peixes de água doce neotropicais por possuírem o corpo coberto de escamas (exceto *Gymnocharacínus spp*.), em combinação com a posse de nadadeiras pélvicas em posição ventral no corpo e geralmente situadas bem atrás da inserção das nadadeiras peitorais, raios das nadadeiras moles (isto é, não transformados em espinhos pungentes) e, geralmente, também de uma nadadeira adiposa (Britski *et al*., 1999; Reis *et al*., 2003).

A classificação formal mais recente da ordem, apresentada em *Reis et al*., (2003), segue aquela de Buckup (1998), o único autor até o momento a propor uma classificação de base inequivocamente cladística para os Characiformes. Nesta classificação são reconhecidas 18 famílias, destacando-

se entre elas a família Characidae, principalmente por sua riqueza de subfamílias, gêneros e espécies: 12 subfamílias, 167 gêneros e aproximadamente 980 espécies reconhecidas, contendo 65% das espécies válidas de Characiformes e aproximadamente 21% das espécies de peixes descritas da ictiofauna neotropical (cf. Reis *et al*., 2003). Buckup (1998) diagnosticou a família Characidae com base nos seguintes caracteres osteológicos sinapomórficos: lamela ventral do osso mesetmóide bem desenvolvida, duas ou mais séries de dentes no pré-maxilar e escamas sem círculos na superfície posterior.

Apesar dos progressos recentes feitos na resolução das relações de parentesco dos caracídeos – tais como a Tese de Doutoramento, ainda não publicada, de Moreira (2007), por exemplo – o estado de conhecimento sistemático/filogenético da família ainda está longe de ser satisfatório. Os gêneros de Characidae, na sua grande maioria, são constituídos de espécies de peixes de pequeno porte (menos que 15 cm de comprimento quanto adultos) - o que dificulta sua análise morfológica refinada - e não possuem posição certa na classificação da família; ou seja, são considerados como *incertae sedis* (Reis *et al*., 2003). Segundo Lima *et al*., (2003), os oitenta oito gêneros *incertae sedis* em Characidae incluem 620 espécies. Destas, 64% (339 espécies) são taxonomicamente pouco conhecidas e, possivelmente, pertencentes a gêneros que, além de muito especiosos, não devem ser monofiléticos, tais como: *Hyphessobrycon* (97 espécies), *Astyanax* (86 espécies), *Moenkhausia* (58 espécies), *Bryconamericus* (51 espécies) e *Hemigrammus* (43 espécies). Além disso, vale ressaltar que a maioria dos

gêneros de Characidae *incertae sedis* apresenta, além de tamanho reduzido, características pedomórficas (Weitzman & Malabarba, 1998).

Um dos muitos gêneros *incertae sedis* de Characidae (cf. Lima *et al*., 2003) é *Deuterodon* Eigenmann, 1907, objeto de estudo desse trabalho (Fig. 1, 2 e 3). *Deuterodon* foi proposto originalmente por Eigenmann (1907), com base em um único exemplar, coletado em Iguape, município banhado pelo rio Ribeira do Iguape (sistema costeiro do sudeste brasileiro), descrito como *Deuterodon iguape* (ver Lucena & Lucena, 1992). As sete espécies de *Deuterodon* atualmente reconhecidas como válidas (cf. Lucena & Lucena, 2002; Lima *et al*., 2007) são: *D. Iguape* Eigenmann, 1907; *D. langei* Travassos, 1957; *D. longirostris* (Steindachner, 1907); *D. rosae*. (Steindachner, 1908); *D. singularis* Lucena & Lucena, 1992; *D. stigmaturus* (Gomes, 1947) e *D. supparis* Lucena & Lucena, 1992. Segundo Lucena & Lucena (2002), as espécies de *Deuterodon* são conhecidas popularmente por lambaris, alcançam até aproximadamente 110 mm de comprimento padrão e distribuem-se ao longo das costas sudeste e sul do Brasil, nos Estados de São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (cf. Lucena & Lucena, 2002. As espécies de *Deuterodon* distribuem-se (Fig. 4) quase que exclusivamente nos ambientes aquáticos associados ao bioma da Mata Atlântica do Brasil (*D. stigmaturus* também ocorre nos rios da drenagem da Lagoa dos Patos, RS), geralmente em sistemas de pequenos rios independentes que drenam em direção ao Oceano Atlântico e conjuntamente formam uma área de significativo endemismo ictiofaunístico (ver Menezes, 1996). Além de compartilharem pelo menos três caracteres exclusivos (sinapomórficos) envolvendo os ossos maxilares e sua dentição (Fig. 5A), segundo Lucena & Lucena (2002) as espécies de

Deuterodon podem ser distinguidas das demais espécies de Characiformes pelo seguinte conjunto de caracteres: duas fileiras de dentes no pré-maxilar, a interna com cinco dentes e a externa com um a três dentes; dentes, exceto os da fileira externa do pré-maxilar e os dois primeiros dentes do dentário, espalmados e comprimidos ântero-posteriormente; seis a sete cúspides nos dentes da fileira interna do pré-maxilar, maxilar e dentário dispostos no mesmo plano; três a sete dentes no maxilar; dentes do dentário decrescendo gradualmente; porções laterais do lábio superior atrofiadas na maioria das espécies; ausência de escamas sobre as nadadeiras e linha lateral completa.

A história dos estudos sistemático/filogenéticos de *Deuterodon* inicia-se, mesmo sendo de uma forma pré–cladística, em Eigenmann (1907), com a descrição de um novo gênero de Tetragonopterinae que, segundo o autor, se distinguiria dos demais da subfamília em questão por características da dentição; no caso, dentes no pré-maxilar dispostos em duas fileiras, sendo a externa composta por dois dentes tricuspidados e separados entre si em cada lado da maxila superior, e a interna por cinco dentes largos expandindo-se até os lábios em cada lado da maxila inferior. Duas outras espécies de lambaris foram subseqüentemente descritas por Steindachner (1907, 1908) a partir de material proveniente do litoral do Estado de Santa Catarina - *Tetragonopterus fasciatus longirostris* Steindachner, 1907 e *Joinvillea rosae* Steindachner, 1908 -, mas ambas as espécies foram transferidas para o gênero *Deuterodon* por Lucena & Lucena, em 2002 e 1992, respectivamente.

Eigenmann (1917, Parte I), na parte inicial de sua obra “The American Characidae”, com base na posse em comum de uma linha lateral completa e

das bases dos lobos caudais nuas, ou seja, não cobertas de pequenas escamas, reúne o gênero *Deuterodon* a outros 23 gêneros de caracídeos, tais como, *Astyanax*, *Moenkhausia*, *Knodus*, *Hemibrycon* e *Piabina,* entre outros. Além disso, o autor postula, com base em critérios zoogeográficos, uma origem polifilética para o gênero, uma vez que, em sua opinião, em pelo menos quatro casos as espécies de *Deuterodon* teriam se derivado independentemente do gênero *Astyanax*. Na continuação da sua obra sobre caracídeos americanos, Eigenmann (1927, Parte IV) redescreve e considera válidas as seguintes espécies do gênero: *D. acanthogaster* Eigenmann, 1911; *D. iguape* Eigenmann, 1907 (espécie-tipo); *D. nasutus* (Meek, 1907); *D. parahybae Eigenmann*, 1908; *D. pedri* Eigenmann, 1908; *D. pinnatus* Eigenmann, 1909 e *D. potaroensis* Eigenmann, 1909.

Géry (1977), em sua obra “Characoids of the World” e baseada fundamentalmente em Eigenmann (1917, 1927), considera *Deuterodon* externamente similar ao gênero *Astyanax*, diferindo do mesmo somente na dentição; no caso, a posse de dentes incisivos achatados e multicuspidados no primeiro. O autor diz ainda que a posse de tal tipo de dentição evidenciaria uma dieta vegetariana para *Deuterodon*. Géry (1977) postula ainda - novamente parafraseando Eigenmann (1917) - uma origem polifilética para as espécies de *Deuterodon* a partir de diferentes ancestrais “*Astyanax*-like”, reconhecendo como válidas as seguintes dez espécies do gênero: *D. acanthogaster* Eigenmann,1909; *D. iguape* Eigenmann, 1907; *D. langei* Travassos, 1957; *D. minnor* Travassos, 1957; *D. nasutus* (Meek, 1907); *D. parahybae* Eigenmann, 1908; *D. pedri* Eigenmann, 1908; *D. pinnatus* Eigenmann, 1909; *D. potaroensis* Eigenmann, 1909 e *D. stigmaturus* (Gomes, 1947). É interessante apontar que,

não obstante as afirmações de Eigenmann (1927) e Géry (1977) quanto a suposta dieta fitófaga ou herbívora das espécies de *Deuterodon*, Sabino & Castro (1990), consideram *D. iguape* (espécie tipo do gênero) onívora, em um estudo detalhado de sua biologia alimentar.

Recentemente, Lucena & Lucena (1992) revisaram as espécies do gênero *Deuterodon* Eigenmann, 1907 dos sistemas costeiros dos sul do Brasil, e descreveram quatro novas espécies: *D. garujo* (bacia do rio São João), *D. amniculus* (bacia do rio Cubatão), *D. supparis* (bacia do rio Itajaí-Açu) e *D. singularis* (bacia do rio Tubarão). Em adição, consideraram válidas e redescreveram *D. langei* Travassos, 1957 (da bacia do rio Nhundiaquara, PR), *D. rosae* (Steindachner, 1908) (da bacia do rio Itapocu, SC) e *D. stigmaturus* (Gomes, 1947) (das bacias dos rios Maquiné, Três Forquilhas e Mampituba, RS).

Subseqüentemente, Zanata (1997) propôs um novo gênero, *Jupiaba*, para abrigar espécies de caracídeos que possuem como caráter sinapomórfico diagnóstico os ossos pélvicos muito alongados, em forma de espinho. Assim sendo, no mesmo trabalho a autora transferiu para o seu gênero *Jupiaba* as espécies *Deuterodon pinnatus* Eigenmann, 1909; *Deuterodon acanthogaster* Eigenmann, 1911; e *Deuterodon minor* Travassos, 1964.

Em 2002, Lucena & Lucena propõem o monofiletismo do *Deuterodon* com base nas seguintes sinapomorfias associadas aos ossos maxilares: 1) margem ventral da porção com dentes do maxilar divergindo da margem dorsal em sentindo anterior; 2) margem ventral da porção com dentes do maxilar arqueando-se em direção à margem ventral do maxilar, de modo a formarem

um eixo contínuo e; 3) região edêntula posterior do maxilar curta – comprimento, no máximo, duas vezes o comprimento da região com dentes do desse osso (Fig. 5). Dentro de tal critério, restringem o gênero *Deuterodon* a somente sete espécies: *D. Iguape* Eigenmann, 1907; *D. langei* Travassos, 1957; *D. longirostris* (Steindachner, 1907); *D. rosae*. (Steindachner, 1908); *D. singularis* Lucena & Lucena, 1992; *D. stigmaturus* (Gomes, 1947) e *D. supparis* Lucena & Lucena, 1992.

Desse modo, das 15 espécies de *Deuterodon* reconhecidas por Géry (1977) e Lucena & Lucena (1992), três - *Jupiaba pinnata (*Eigenmann, 1909), *Jupiaba acanthogaster* (Eigenmann, 1911) e *Jupiaba minor* (Travassos, 1964) - pertencem atualmente ao gênero *Jupiaba*. Outras duas, *D. amniculus* e *D. garujo*, ambas descritas por Lucena & Lucena (1992), são sinônimos juniores de *D. langei* Travassos, 1957. *D. nasutus* (Meek, 1907), da Nicarágua, apesar de tradicionalmente incluída no gênero *Deuterodon*, é considerada por Lucena & Lucena (2002) como não verdadeiramente relacionada com *Deuterodon*, assim como *D. parahybae* Eigenmann, 1908; *D. pedri* Eigenmann, 1908, e *D. potaroensis* Eigenmann, 1909, uma vez que nenhuma das espécies citadas compartilha com aquelas reconhecidas no gênero *Deuterodon* pelos autores as sinapomorfias citadas. Por tal razão, *D. parahybae* Eigenmann, 1908; *D. pedri* Eigenmann, 1908 e *D. potaroensis* Eigenmann, 1909 são consideradas por Reis *et al.* (2003) como espécies *incertae sedis* em Characidae e *D. nasutus* (Meek, 1907), como uma espécie de *Astyanax* por Lima *et al*. (2003).

Assim sendo, como já foi dito anteriormente, sete espécies - *D. Iguape* Eigenmann, 1907; *D. langei* Travassos, 1957; *D. longirostris* (Steindachner,

1907); *D. rosae*. (Steindachner, 1908); *D. singularis* Lucena & Lucena, 1992; *D. stigmaturus* (Gomes, 1947) e *D. supparis* Lucena & Lucena, 1992 – de *Deuterodon* são consideradas válidas (Lima *et al*. 2003).

Carlos A. S. de Lucena (1993), em sua Tese de Doutoramento não publicada sobre as relações filogenéticas de Characidae, utiliza *Deuterodon iguape* como um dos 66 táxons terminais do seu grupo interno. O exame de seu cladograma de consenso estrito (Fig. 6) permite constatar que *Deuterodon* forma, juntamente com mais 18 gêneros de Characidae (*Astyanax*, *Bryconamericus*, *Diapoma*, *Hemigrammus*, *Hyphessobrycon*, *Moenkhausia*, entre outros) uma politomia basal, não resolvida filogeneticamente, do seu chamado "nódulo 86" que, segundo Lucena (1993:97) representa uma politomia com vários táxons, a maioria deles usualmente incluídos em "Tetragonopterinae, Cheirodontinae, Stethaprioninae, Aphyocharacinae, Iguanodectinae, Glandulocaudinae e Paragoniatinae".

Mais recentemente, Moreira (2007), em seu trabalho de Doutoramento também não publicado, utiliza *Deuterodon iguape* como um de seus terminais para a análise filogenética da ordem Characiformes. Na hipótese de Moreira (2007, Fig. 62), *Deuterodon* faz parte de um clado contendo, além dele mesmo, *Hemibrycon, Moenkhausia, Astyanax, Probolodus, Hemigrammus, Hollandichthys, Hyphessobrycon, Markiana, Tetragonopterus, Gymnocorymbus, Orthospinus, Ctenobrycon* e *Poptella.* Além disso, Deuterodon é o grupo irmão de todas as demais espécies do subgrupo formado por ele mesmo e *Astyanax, Probolodus, Hemigrammus,*

Hollandichthys, Hyphessobrycon, Markiana, Tetragonopterus, Gymnocorymbus, Orthospinus, Ctenobrycon e *Poptella* (Fig. 7).

Ainda em 2007, Ferreira incorporou *Deuterodon iguape* em sua análise filogenética para o gênero *Knodus*. Deuterodon faz parte de um clado (Fig. 8) onde encontra-se, *Moenkhausia*, *Tetragonopterus*, *Hemigrammus*, *Astyanax*, *Gymnocorymbus* e *Poptella*. *Deuterodon* aparece como grupo-irmão de *Astyanax* e compartilham a presença do ramo posterior do canal sensorial do quarto infra-orbital.

Mirande (2009), na única filogenia realmente publicada dos caracídeos, incluiu em sua análise duas espécies representantes de *Deuterodon* – *D. Iguape* e *D. langei*. Em seus resultados, fazem parte de um clado composto por *Probolodus*, *Moenkhausia*, *Bario*, *Hemigrammus*, *Hyphessobrycon* e *Thayeria* (Fig. 9).

Assim, as relações externas de *Deuterodon*, com base nas análises realizadas nos últimos anos parecem estar relacionadas com esses táxons mencionados acima. Contudo, incertezas sobre as reais relações do gênero ainda não estão bem elucidadas, bem como as relações internas do mesmo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Análise Filogenética

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

A preparação de espécimes para estudos osteológicos seguiu o método de diafanização e coloração proposto por Taylor & Van Dyke (1985). As preparações osteológicas permitiram a visualização de caracteres esqueléticos que serviram e servirão de base para elaboração da análise filogenética proposta. A dissecação dos exemplares diafanizados e corados seguiu a metodologia proposta por Weitzman (1974), que permitiu preparar o material de maneira que todos os ossos fossem claramente visíveis, e que pelo menos um dos lados do corpo mantivesse-se com suas junções ósseas intactas. As dissecções foram realizadas com material de micro dissecção, como tesouras de Iris, micro bisturis, estiletes e pinças. As ilustrações dos caracteres osteológicos de importância filogenética foram confeccionadas a partir de material diafanizado, com o auxílio de uma câmera digital acoplada a um estereomicroscópio. Após a captura de imagem, as ilustrações foram editadas usando programas de edição de imagens, como o Adobe Photoshop CS3 e Adobe Illustrator CS3.

A nomenclatura osteológica seguiu Weitzman (1962), com as modificações sumarizadas em Vari & Harold (2001: 8) e Castro & Vari (2004: 9). A nomenclatura osteológica na língua portuguesa seguiu Castro & Castro (1987).

A determinação da polaridade dos caracteres com o auxilio do grupo externo seguiu a lógica apresentada por Nixon & Carpenter (1993), para a formulação da hipótese de inter-relações filogenéticas para os táxons analisados. Para a confecção da matriz de caracteres foi usado o programa Mesquite 2.72 (Madinson & Madinson, 2009). Para a análise filogenética utilizamos o programa TNT 1.1 (Technology New Tree) (Goloboff, *et. al*, 2000).

Após a incorporação da matriz gerada no programa Mesquite 2.72, os passos utilizados para a obtenção do cladograma mais parcimonioso, utilizando o programa TNT, foram os seguintes:

1) o enraizamento do cladograma em *Brycon pesu*, considerado por Moreira (2007) grupo-irmão dos demais Characidae;

2) a escolha da regra de colapso “TBR”, apresentando uma arvore com os registros dos clados e das diferentes arvores obtidas durante a busca. Segundo Mirande (2009), a utilização dessa regra de colapso tem a melhor performance em termos de tempo e otimização da análise;

3) após a escolha da regra de colapso dos ramos das árvores, usei a “Tradicional Search” que consiste numa busca heurística; ou seja, utiliza diversos algoritmos de busca e/ou quebra diversas vezes os ramos das árvores até encontrar a topologia mais parcimoniosa; os valores utilizados na “Tradicional Search” foram: valor de “k” de 5 (uma vez que valores altos

tendem a produzir resultados similares e estáveis (Mirande, 2009)); 1000 replicações e 10000 árvores retidas na memória.

Não utilizei a pesagem dos caracteres visando a não polarizar artificialmente as series de transformações encontradas.

O índice de Bremer e/ou decaimento foi calculado com o auxilio do "script" bremer.run TNT 1.1, consistindo no número passos de transformação necessários que devem ser inseridos para que um ramo sofra colapso; ou seja, perca sua resolução e produza uma politomia. Quanto mais alto o valor numérico do índice de Bremer, mais suporte possui o ramo analisado. As configurações para a obtenção do índice foram: a) busca de árvores até 10 vezes mais longas "up .... to longer; b) fazer uma interação com 10 árvores encontradas "do .... ratchet iterations in constrained searches"; c) as outras configurações seguiram o padrão do "script.

Os índices de consistência e retenção do cladograma final (Fig. 46) foram calculados pelo programa Mesquite 2.72.

2.2 Critérios para a escolha do grupo interno

Como dito anteriormente, o gênero *Deuterodon* é composto, atualmente, por sete espécies válidas: *D. iguape* Eigenmann, 1907, *D. longirostris*, Steindachner, 1907, *D. rosae* Steindachner, 1908, *D. stigmaturus* Gomes, 1947, *D. langei* Travassos, 1957, *D.* singularis e *D. supparis* Lucena & Lucena, 1992, mas ainda possui suas inter-relações filogenéticas desconhecidas. Contudo, Lucena & Lucena (2002) propuseram uma hipótese de monofiletismo

para o gênero *Deuterodon* baseada na morfologia do osso maxilar. Assim, o grupo interno mínimo é composto de todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) (Fig. 1, 2 e 3). Embora a hipótese de monofiletismo de *Deuterodon* como proposta por Lucena & Lucena (2002) seja aceito como robusta por mim, não sendo, portanto, meu objetivo testá-la. Entretanto, fiz um esforço para incluir também no grupo interno, as espécies descritas originalmente em *Deuterodon,* mas que, de acordo com Lucena & Lucena (2002), dele não fazem parte, estando às mesmas atualmente situadas como espécies *incertae sedis* em Characidae: *Deuterodon pedri* Eigenmann, 1908; *Deuterodon parahybae* Eigenmann, 1908 e *Deuterodon potaroensis* Eigenmann, 1909.

Portanto, nesta análise foram utilizadas as setes espécies válidas do gênero *Deuterodon* Eigenmann, 1907 (*sensu* Lucena & Lucena, 2002) e adicionadas duas das espécies descritas no gênero, mas *incertae sedis* em Characidae – "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri*.

Toda vez que eu me referi as sete espécies válidas, irei nomeá-las como *sensu* Lucena e Lucena (2002). Ao referir-me as espécies nominais em *Deuterodon*, ou seja, "*Deuterodon*" *parahybae*, "*Deuterodon*" *pedri* e "*Deuterodon*" *potaroensis*, optei por colocar o nome do gênero entre aspas, para facilitar a compreensão do leitor, já que essas espécies, apesar de terem como nominal o gênero, provavelmente são parte de outra entidade evolutiva e não de *Deuterodon* sensu Lucena & Lucena (2002).

2.3 Critérios para a escolha do grupo externo

Para o enraizamento do cladograma, utilizei *Brycon*, pois, segundo Moreira (2007) esse é o táxon, juntamente com *Salminus*, o mais basal do chamado "clado 148", grupo-irmão de Characidae, como compreendidos pelo autor em questão (= clado 142), juntamente com outros representantes da ordem Characiformes, tais como: *Brycon*, *Acestrorhynchus*, entre outros. As características osteológicas identificadas em *Brycon* foram polarizadas como plesiomórficas. Para compor o grupo externo, foram utilizados, além de representantes de praticamente todos os gêneros considerados por (Moreira, 2007) como parte do clado 170 de Characidae (no qual *Deuterodon* está incluído) como, por exemplo: *Moenkhausia, Astyanax, Probolodus, Tetragonopterus* e *Gymnocorymbus.* Além disso, foram examinadas também espécies representantes dos gêneros *Aphyocharax, Brycon*, *Bryconamericus, Bryconops*, *Glandulocauda, Gnathocharax, Hollandichthys*, *Jupiaba*, *Oligosarcus, Phenacogaster* e *Salminus.*

Além do material citado anteriormente, toda a literatura osteológica/filogenética passível de conter informações úteis para análise em questão foi examinada, tais como, por exemplos, os trabalhos de: Weitzman (1962); Vari (1979); Weitzman & Fink (1983); Castro (1984); Lucena (1993); Zanata (1997); Weitzman & Malabarba (1998); Benine (2000 e 2004); Pelição (2001); Vari (2001); Malabarba & Weitzman (2003); Moreira (2007); Ferreira (2007), Mirande (2009) entre outros.

2.,4 Material examinado

Grupo externo

APHYOCHARACINAE

MZUSP 30537 ***Aphyocharax pusillus***, 32 e 2 di & co 41,8-43,8 mm, Brasil, Calama, rio Madeira, M. GOULDING, 10 xii 1980

BRYCONINAE

LIRP 5962 ***Brycon pesu***, 7 e 1 di&co 59,4 mm, Venezuela, Caicara del Orinoco/Bolivar, Rio Orinoco, A. GRANADO, C. OLIVEIRA, 02.x.2005.

CHARACIDAE – *incertae sedis*

LIRP 132 ***Astyanax fasciatus***, 51 e 3 di&co 71,9-75,49 mm, Brasil, São Paulo, Município de Cajuru, Córrego Barro Branco, próximo a desembocadura no Rio Pardo, Fazenda Santa carlota. Bacia do Paraná, R.M.C. CASTRO, 03 viii 2002.

MZUSP 90275 ***Bryconamericus exodon***, 115 e 2 di&co 2 38,9 e 39,2 mm, Brasil, Mato Grosso, Caceres, Rio Sepotuba (trecho inferior), S 15°46'07" W 57°38'54", Drenagem do Paraguai, H.A. BRITSKI, O. FROEHLICH, A. CATELLA, F. MARQUES, 4 iii 2002.

MZUSP 34590 ***Bryconops alburnoides***, 95 e 2 di&co 135,8 mm (macho) - 133,1 mm (fêmea), Brasil, Amazonas, Cuminá, rio Trombetas, M. GOULDING, Out e Nov 2003.

LIRP 5650 ***Gymnocorymbus ternetzi***, 8, 38,1-41,8 mm e 2 di&co, Brasil, São Paulo, Município de Pirassununga, Margem esquerda do rio Mogi-Guaçu, atrás do CEPTA, abaixo da cachoeira de Emas, S 21°55'39" W 47°22'26", Drenagem: Alto Paraná, H.F SANTOS, M. CARVALHO, M.R. CAVALLARO, A.K. TAKAKO, A. DATOVO, 03.x.2005.

LIRP 5744 ***Hollandichthys multifasciatus***, 85 e 2 di&co 79,4 e 86,5 mm, Brasil, São Paulo, Município de São Sebastião, Ribeirão Guaecá, praia de Guecá, Drenagem; costeira, A.C. RIBEIRO, 01.vii.2004.

MZUSP 17929 ***Jupiaba poranga***, 2 di&co 68,0-74,0 mm, Brasil, Pará, igarapé Caranandéua, rio Capim, Expedição Permanente à Amazônia, 16.viii.1970.

MZUSP 91690 ***Moenkhausia xinguensis***, 257 e 2 di&co 59,8 e 64,6 mm, Brasil, Mato Grosso, Paranatinga, Rio Culuene, na futura área da PCH Paranatinga II, S 13°49'00" W 53°15'00", Drenagem: Xingu, J.L. BIRINDELLI, L.M. SOUZA, A. AKAMA, 21.xii.2006.

LIRP 300 ***Oligosarcus pintoi***, 4, 70,4-79 mm e 2 di&co, Brasil, São Paulo, Município de Ribeirão Preto, Campus USP, lago Monte Alegre, B. Rio Pardo, R.M.C. CASTRO, 13.vi.1986.

LIRP 6296 ***Probolodus heterostomus***, 2 di&co 88,1-88.5 mm, Brasil São Paulo, Município de Guararema, rio Paraíba do Sul, A. P. VIDOTTO, R. TEIXEIRA, 8.iv. 2008.

LIRP 369 ***Salminus hilarii***, 2, 99,0-119,5 mm e 1 di&co, Brasil, São Paulo, Município de Luís Antonio, lagoa do Diogo, Reserva de Jataí, R.M.C. CASTRO, 22.x.1999.

CHARACINAE

LIRP 5966 ***Gnathocharax steindachnerii***, 3 e 2 di&co 38,0 e 42,3 mm, Brasil, Amazonas, Município de Barcelos, Igarapé Puxirituba, S 0°53'18.6" W 62°40'36.1", C. OLIVEIRA, C.S. MIRANDA, 23.xi.2006.

LIRP 5370 ***Phenacogaster tegatus***, 4 e 2 di&co 35,5 e 37,5 mm, Brasil, Mato Grosso do Sul, Município de Bonito, nascente do rio Sucuri, Fazenda São Geraldo, S 21°15'59" W 56°33'35", Expedição Bodoquena, 27.viii.2004.

GLANDULOCAUDINAE

LIRP 7143 ***Glandulocauda melanogenys*,** 13 e 2 di&co 45,9 e 50,0 mm (machos), Brasil, São Paulo, Município de Santo André, Rio Paranapiacaba, drenagem Tiete, S 23°46' 13,2" W 46°18' 39,6", C. OLIVEIRA, R. DEVIDÉ, D.C. FERREIRA, 26.iii.2007.

TETRAGONOPTERINAE

LIRP 5944 ***Tetragonopterus chalceus***, 7, 77,7-89,7 mm e 2 di &co, Brasil, Minas Gerais, Município de Três Marias, Represa de Três Marias, S 18°13,661' W 45°14,857, C. OLIVEIRA, P.C. FENERICHML, C.K. SHIMABUKURO, P.C. VISSOTTO, Y. SATO, 28.x.1996.

Grupo-interno

LIRP 1059 ***Deuterodon Iguape***, 300, 21,2-94,2 mm e 4 di&co, Brasil, São Paulo, Município de Ubatuba, Rio da Fazenda, Parque Estadual da Serra do Mar-Núcleo Picinguaba, S 23°22'0" W 44°52'0", H.F. SANTOS & G.Z. PELIÇÃO, 14.iv.1998.

LIRP 0505 ***Deuterodon langei***, 3, 44.9-85.9 mm CP, Brasil, Paraná, município de Morretes, rio Marumbi – Bacia do rio Paraná, aproximadamente 29º27'S 48º54'W, R.M.C. CASTRO, 18 Fev 1988.

MCP 16581 ***Deuterodon longirostris***, 68, 2 di&co 81,4-88,7 mm, Brasil, Santa Catarina, rio Teresópolis afluente do rio Itajaí-Açu, aproximadamente S 27°02' W 49°23', C.A.S. LUCENA, J. PEZZI, E. VIDAL, A.S. JARDIM, 16.x.1993.

LBP 7706 ***Deuterodon parahybae,*** 19, 2 di&co 64,2- 65,3 mm CP, Brasil, São Paulo, Paraíbuna, rio dos Prazeres, S 23º35'43" W 45º34'00", R. DEVIDÉ, L.H.G. PEREIRA, G.J.C. SILVA, 03.iv.2008.

LIRP 7540 ***Deuterodon pedri***, 3 di&co 64,2-65,1 mm, Brasil, Minas Gerais, Município de Ferros, rio Santo Antonio, bacia do rio Doce, S 19°13'54.2' W 42°58'34.0', C. OLIVEIRA, G.J.C. SILVA, F.F. ROXO, T.N.A. PEREIRA, 19.v.2009.

MZUSP 28718 ***Deuterodon rosae***, 2 de 21 43,49-92,01 mm CP, 1 di&co, 74,0 mm CP, Brasil, Santa Catarina, Joinville, rio Alandif, G. SATO, 17.x.1984.

LIRP 6391 ***Deuterodon singularis***, 97, 04 di&co 68,0-82,0 mm CP, Brasil, Santa Catarina, Gravatal, córrego afluente do rio Capivari, sob a ponte entre as ruas Bento S. Fernandes e Virgílio S. Fernandes, dentro da propriedade de Vilardi Fernandes, 28º19'21,2''S 49°04'20,6''W, H.S. FIGUEREDO, M.R. CAVALLARO, F.C.P. D'AGOSTA, T.N.A. PEREIRA e V.B.S. MOTTA, 10.vii.2008.

LIRP 6390 ***Deuterodon stigmaturus***, 91, 04 d&co 67,5-82,7 mm CP, Brasil, Rio Grande do sul, Maquiné, Arroio Água Parada, sob a ponte na estrada para o Balneário Municipal, 29°39'42,8''S 50°12'37,7''W, H.S. FIGUEREDO, M.R. CAVALLARO, F.C.P. D'AGOSTA, T.N.A. PEREIRA e V.B.S. MOTTA, 08.vii.2008.

MCP 16494 ***Deuterodon supparis***, 06 de136, 2 di&co 67,2-82,0 mm CP, Brasil, Santa Catarina, Ribeirão São Luís, afluente do rio Itajaí-Açu, aproximadamente 27°02'S 49°23'W, C.A.S. LUCENA, J. PEZZI, E. VIDAL, A.S. JARDIM, 15.x.1993.

3. DESCRIÇÃO DOS CARACTERES

3.1 Neurocrânio (Figs. 39; 40 e 41)

Caráter 01. Processo ânterolaterais do mesetmóide (asa lateral do mesetmóide *sensu* Weitzman, 1962) (Fig. 42)

(Lucena, 1993: 3 modificado; Buckup, 1998: 2 modificado; Zanata, 2000: 11; Zanata & Vari, 2005: 23 modificado; Netto-Ferreira, 2006: 31 modificado; Moreira, 2007; 86)

(Minimamente conectado)

0 – ausente;

1 – reduzido, quase não distinto do restante do mesetmóide;

2 – grande.

Weitzman (1962), em sua descrição minuciosa da osteologia de *Brycon meeki*, denominou tais expansões ânterolaterais de asas laterais do mesetmóide, sendo estas geralmente triangulares e afiladas lateralmente.

Em Characiformes, geralmente, o osso mesetmóide apresenta um par de expansões laterais que sustentam o processo ascendente do pré-maxilar (Zanata, 2000) e, segundo Netto-Ferreira (2006). esse processo fornece um ponto de ligação para o arco palatino.

Em minha análise, a maioria dos táxons examinados apresentou o estado “2”, exceto por *Salminus hilarii*, que apresentou o estado “1”, não sendo

os seus processos ânterolaterais do mesetmóide muito grandes, se comparados aos dos demais táxons analisados.

Caráter 02. Tamanho dos poros do canal sensorial do osso frontal

(Ferreira, 2007: 22)

(Maximamente conectado)

0 – de tamanho mediano ou reduzido;

1 – de tamanho grande.

Segundo Ferreira (2007), o tamanho dos poros do canal sensorial em questão é bastante variável. A condição “0” (de tamanho mediano ou reduzido) parece estar restrita apenas às margens do canal sensorial do osso frontal, enquanto que na condição “1” (tamanho grande), os poros abrem-se de uma margem a outra do canal sensorial. Na análise de Ferreira (2007), *Aphyocharax pusillus* e *Probolodus heterostomus* apresentaram poros de tamanho grande no canal sensorial do osso frontal. Em minha análise, corroboro a afirmação da autora, que afirma ainda que tal condição foi adquirida independentemente por ambos os táxons citados.

Caráter 03. Extensão da fontanela frontal (Fig. 43)

(Ferreira, 2007: 25)

0 – ocupando aproximadamente 1/3 da distância entre a barra epifiseana e o mesetmóide (Fig. 43A);

1 – ocupando metade ou um pouco mais da distância entre a barra epifiseana e o mesetmóide (Fig. 43B);

2 – ocupando totalmente a distância entre a barra epifiseana e o mesetmóide (Fig. 43C).

Como observado por Ferreira (2007), a extensão da fontanela frontal é muito variável em caracídeos. Em meu estudo, dentro do próprio gênero *Deuterodon* – incluindo tantos as suas espécies nominais ou quanto as *sensu* Lucena & Lucena (2002) -, as espécies apresentaram uma variação significativa da extensão da fontanela frontal.

Caráter 04. Relação de tamanho (extensão) entre as duas porções (à frente e atrás da barra epifiseana) da fontanela frontal

0 – porção anterior menos extensa que a posterior;

1 – porções anterior e posterior aproximadamente com a mesma extensão;

2 – porção posterior mais extensa que a anterior.

Os terminais examinados por mim, apresentaram uma diferença no tamanhos das duas metades da fontanela frontal. Para estabelecer esse caráter considerei a barra epifiseana como uma fronteira entre as porções anterior e posterior da fontanela frontal.

Caráter 05. Forma de articulação do pré-maxilar com o mesetmóide

(Weitzman, 1962; Roberts, 1969 e Netto-Ferreira, 2006: 82 modificado)

0 – pré-maxilar articulando-se com a porção ântero-dorsal do mesetmóide;

1 – pré-maxilar articulando-se com a porção póstero-látero-dorsal do mesetmóide, por meio de um processo distinto do ramo ascendente do pré-maxilar.

A maioria dos táxons analisados nessa filogenia apresentou o estado “1” com exceção de *Aphyocharax pusillus*, *Gnathocharax steindachnerii* e *Phenacogaster tegatus*, que apresentaram o estado “0”.

Caráter 06. Projeção ântero-mediana do mesetmóide

(Oyakawa, 1998: 20; Moreira, 2007: 87 modificado)

0 – pequena, não separando totalmente os pré-maxilares;

1 – grande, separando totalmente os pré-maxilares.

Segundo Oyakawa (1998), apesar da maioria dos Characiformes possuir a extremidade anterior do mesetmóide projetando-se entre os dois pré-maxilares, isso não impede que os dois osso estejam em contato entre si, mesmo em algumas famílias - tais como Hepsetidae e Ctenoluciidae - onde o mesetmóide é bastante alongado. No presente estudo todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena e Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “1”. “*Deuterodon*” *parahybae* apresentou o estado “0”.

Caráter 07. Extensão anterior dos ossos frontais

(Mirande, 2009: 20)

0 – estendendo-se até a margem posterior dos ossos nasais;

1 – estendendo-se entre os ossos nasais, alcançando a metade do comprimento ânteroposterior das aberturas nasais.

Mirande (2009) criou dois estados diferentes para o caráter extensão anterior dos ossos frontais em relação às margens dos ossos nasais (ver estados acima). Em minha análise apenas *Gymnocorymbus ternetzi* e *Phenacogaster tegatus* apresentaram o estado “1”.

Caráter 08. Extensão da ramificação posterior do canal sensorial do osso frontal

0 – não alcançando a metade da extensão do osso frontal (Fig. 39);

1 – alcançando mais da metade da extensão do osso frontal (Fig. 43C).

Nos terminais analisados observei a presença de uma ramificação do canal sensorial na porção posterior do osso frontal. Tal ramificação assumiu dois estados distintos em relação ao seu grau de desenvolvimento sobre o osso em questão, podendo estender-se ou não além da metade do comprimento da margem do mesmo. No gênero *Deuterodon*, as espécies ditas como *incertae sedis* em Characidae apresentaram o estado “0”, enquanto as demais - *sensu* Lucena & Lucena (2002) - apresentaram o estado “1”.

Caráter 09. Contato entre os ossos frontais anteriormente a fontanela frontal

(Zanata, 2000: 21 modificado; Vari & Harold, 2001: 37 modificado; Moreira, 2002: 35; Benine, 2004: 09; Mirande: 2009: 21)

0 – ausente;

1 – presente.

De acordo com Vari & Harold (2001), a maioria dos Characiformes possui os ossos frontais separados pela fontanela fronto-parietal, contatando-se apenas através da barra epifiseana. A ausência desse contato para estes autores é uma condição primitiva para *Creagrutus*.

Benine (2004), em sua análise filogenética do gênero *Moenkhausia*, a presença homoplástica do estado "1" em *Oligosarcus pintoi*, como observado também por mim. Ainda de acordo com Benine (2004), *Deuterodon pedri* (= *D. iguape*), apresentou o estado "1". Contudo, na presente análise, esse estado não foi observado nos exemplares analisados de "*Deuterodon*" *pedri*, o que me faz acreditar que o exemplar analisado pelo autor não seria um "*Deuterodon*" *pedri*, mas sim, *Deuterodon iguape*, já que os exemplares de "*Deuterodon*" *pedri* oriundos da mesma localidade utilizados pelo autor foram reidentificados por mim como *D. iguape*. Apenas *Deuterodon rosae* e *Deuterodon supparis* apresentaram o estado "1".

Caráter 10. Fossa pós-temporal

(Moreira, 2002: 36 modificado; Ferreira, 2007: 27)

0 – com a parte dorsal quase do tamanho da parte ventral e bem visível lateralmente;

1 – com a parte dorsal maior que a parte ventral e visível lateralmente;

2 – com a parte dorsal menor que a parte ventral e pouco visível lateralmente.

Roberts (1969), baseado em Sagemehl (1885), afirma que a fossa pós-temporal sustenta o ligamento craniano da musculatura epaxial característico de muitos caracídeos. Ainda segundo Roberts (1969), existe uma variação considerável entre os caracídeos quanto a natureza relativa das aberturas da fossa pós-temporal. Em Characiformes, primitivos ou derivados, tais como Erythrinidae, Hepsetidae, Ctenoluciidae e nos gêneros *Brycon* e *Salminus* essa variação é notavelmente mais inconspícua.

Segundo Moreira (2002), a fossa pós-temporal localiza-se na porção posterior do crânio, tendo formato alongado e limitando-se dorsalmente com o parietal, ventralmente com o pterótico e lateralmente com o epoccipital. O epoccipital, por sua vez, geralmente possui uma projeção anterior que divide a fossa pós temporal em duas metades, superior e inferior.

Caráter 11. Extensão do espinho osso supra-occipital

(M. Malabarba, 1998: 8 modificado; Zanata, 2000: 33 modificado; Moreira, 2002: 34 modificado; Benine, 2004: 19 modificado; Ferreira, 2007: 28)

0 – não ultrapassando uma vertical que cruza a região posterior do aparelho de Weber;

1 – ultrapassando a vertical que cruza o aparelho de Weber; passando entre a primeira e terceira vértebras.

Em muitos caracídeos o osso supra-occipital forma a margem posterior da fontanela frontal possuindo um encaixe dorsal com a mesma (Roberts, 1969).

Stanley H. Weitzman, em uma comunicação pessoal feita a Roberts (1969), sugeriu que, provavelmente, o verdadeiro significado filogenético aliado ao espinho do osso supra-occipital esteja associado ao formato do corpo. Ou seja, Characiformes que possuem um formato mais cilíndrico, como por exemplo lebiasinídeos e eritrinídeos, possuem o espinho do osso supra-occipital curto, enquanto os que possuem o corpo mais alto possuem o espinho mais proeminente.

Benine (2004) afirmou em seu estudo de *Moenkhausia,* que em animais de corpos altos, a extremidade posterior do espinho do osso supra-occipital atinge a vertical que passa pelas terceira e quarta vértebras (estado “1”), tendo o autor observado esta condição em *Gymnocorymbus ternetzi*, *Oligosarcus pintoi*, *Poptella paraguayensis* e *Tetragonopterus argenteus*. Apesar de ter analisado os dois primeiros táxons citados, somente em *G. ternetzi* encontrei tal condição derivada.

Caráter 12. Altura do espinho do etmóide lateral

0 – extremidade ventral do espinho do etmóide lateral alcançando quase a metade da altura do arco palatino;

1 – extremidade ventral do espinho do etmóide lateral alcançando mais que a metade da altura do arco palatino.

A altura do espinho do osso etmóide lateral assumiu dois estados distintos em relação à altura do arco palatino (ver estados acima). Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "1".

Caráter 13. Rinosfenóide

(Lucena, 1993: 8; Buckup, 1998: 07; Toledo-Piza, 2000: 16; Zanata, 2000: 16)

0 – presente (Fig. 41 e 44A);

1 – ausente (Fig. 44B).

Segundo Roberts (1969), em alguns Characiformes o osso rinosfenóide é uma placa óssea mediana no *septum* interorbital. Sua porção anterior localiza-se entre os etmóides laterais e sua porção posterior estende-se próxima ao órbito-esfenóide, podendo, às vezes, contatá-lo. A ausência desse caráter foi observada por mim apenas em *Salminus hilarii*, assim como já relatado por Roberts (1969).

Caráter 14. Órbito-esfenóide

(Lucena, 1998: 01; Zanata, 2000: 18 modificado; Benine, 2004: 25; Buhnheim, 2006: 09)

0 – não contatando o paresfenóide;

1 – contatando o paresfenóide.

Segundo Roberts (1969), o osso órbito-esfenóide pode assumir um contato mais ou menos intimo com o paresfenóide em peixes, tais como, Siluriformes e muitos Characiformes não caracídeos, tais como Erythrinidae, Anostomidae, Lebiasinidae, Hepsetidae e Ctenoluciidae, bem como em *Salminus*, um caracídeo primitivo. O autor afirmou ainda que tal condição de um contato intimo entre os ossos mencionados deve ser indubitavelmente primitiva dentro de Characiformes.

No presente estudo, apenas *Salminus hilarii* apresentou contato entre o orbito-esfenóide e o paresfenóide. Contudo, *Aphyocharax pusillus*, apesar não apresentar contato direto por meio de ossificação, apresentou uma porção cartilaginosa muito evidente ligando-se ao paresfenóide, da mesma maneira que a observada em *Priocharax ariel* por Lucena (1998).

Caráter 15. Forma do órbito-esfenóide

(Lucena, 1998: 01; Zanata, 2000: 18 modificado; Benine, 2004: 24 modificado; Bühnheim, 2006: 09; Moreira, 2007: 104; Mirande, 2009: 37 modificado)

0 – delgado e relativamente pequeno;

1 – medianamente desenvolvido;

2 – massivo.

Adicionei um estado intermediário a aqueles dois propostos por Mirande (2009) por observar nos neurocrânios de alguns táxons examinados um desenvolvimento mediano do osso órbito-esfenóide. Os representantes do gênero *Deuterodon*, nominais e válidos, apresentaram o estado “1”. *Astyanax fasciatus*, *Glandulocauda melanogenys*, *Hollandichthys fasciatus* e *Oligosarcus pintoi* apresentaram o estado “0”, sendo que apenas *Salminus hilarii* e *Aphyocharax pusillus* apresentaram o estado “2”.

Caráter 16. Parietais

(Weitzman, 1962; Weitzman, 1964; Oyakawa, 1998; Netto-Ferreira, 2006: 56)

0 – ossos relativamente curtos;

1 – ossos muito curtos, correspondendo a uma pequena porção do neurocrânio.

Segundo Weitzman (1962), os parietais são geralmente curtos e cobrem a porção posterior do neurocrânio. Roberts (1969) afirma que a condição mais primitiva do osso parietal entre os Characiformes é encontrada em Erythrinidae, Ctenoluciidae e Hepsetidae. Netto-Ferreira (2006) observou em sua análise o estado “1” nos parietais dos Erythrinidae e Lebiasinidae, que são muito curtos. Na presente análise as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* também apresentaram o estado “1”.

Caráter 17. Fontanela parietal

(Lucena, 1993: 12; Buckup, 1998: 15; Zanata, 2000: 22; Zanata & Vari, 2005: 37; Netto-Ferreira, 2006: 55; Toledo-Piza, 2007: 16; Moreira, 2007: 108 e; Mirande, 2009: 41)

0 – presente em adultos;

1 – totalmente oclusa pelos parietais.

Segundo Netto-Ferreira (2006), a ausência da fontanela parietal parece ser uma condição menos comum em Characiformes. Em minha análise, assim como na de Moreira (2007), em exemplares de *Brycon pesu* com aproximadamente 80 mm de comprimento padrão, foi constatado a presença da fontanela parietal. Essa condição é discordante daquela encontrada em *Brycon pesu* por Zanata (2000) e Zanata & Vari (2005), que afirmam que, em espécimes de aproximadamente 27 mm de comprimento padrão, essa fontanela está presente, estando, porém ausente em espécimes com mais de 49.7 mm de comprimento padrão.

Caráter 18. Barra epifiseana

0 – com interdigitação na metade da barra (Weitzman, 1962 fig. 2; Roberts, 1969 fig. 10);

1 – sem interdigitação na metade da barra (Roberts, 1969 fig. 09) (Fig. 43A).

A barra epifiseana é geralmente bem desenvolvida e fusionada com a porção dérmica do osso frontal (Weitzman, 1962). Segundo Roberts (1969), a barra epifiseana é desenvolvida em praticamente todos os Characiformes, incluindo aqueles em que o crânio é completamente sólido. Em minha análise observei que a barra epifiseana em alguns táxons examinados apresenta um encaixe suturado aproximadamente na metade do seu comprimento (estado "0"), enquanto que em alguns outros, não apresenta tal encaixe, sendo sólida, desprovida de sutura (estado "1"), apresentado somente um canal sensorial trespassando-a. As espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena não apresentaram tal sutura (estado "1"), enquanto que "*Deuterodon*" "*parahybae*" e "*Deuterodon*" *pedri* sim (estado "0").

Caráter 19. Largura da porção anterior do vômer

(Moreira, 2002: 32 modificado; Benine, 2004: 12; Ferreira, 2007: 29)

0 – porção anterior muito mais larga que a porção posterior;

1 – porção anterior não muito mais larga que a porção posterior.

Segundo Weitzman (1962), o vômer dos Characiformes está localizado ventralmente ao mesetmóide, sendo convexa dorsalmente e côncava ventralmente, geralmente com sua porção anterior mais fina e triangular. Contudo, Moreira (2002) e Ferreira (2007) discordaram da descrição feita por Weitzman (1962), e Benine (2004) e Ferreira (2007) apontaram o possível equivoco na descrição de Moreira (2002) do seu estado "1", sendo a porção anterior três vezes mais larga do que a posterior.

A maioria dos terminais examinados na presente analise apresentaram o estado “0”, com exceção apenas *Bryconops alburnoides* e *Phenacogaster tegatus* que apresentaram o estado “1”.

Caráter 20. Crista óssea longitudinal da face dorsal do vômer

(Lucena, 1993: 4; Oyakawa, 1998: 14; Netto-Ferreira, 2006: 35; Moreira, 2007: 92)

0 – muito curta ou ausente;

1 – desenvolvida, quase atingindo a porção ventral do mesetmóide.

Todas as espécies de Deuterodon *sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “0”.

Caráter 21. Projeção ventral da cápsula lagenar

(Zanata & Vari, 2005: 47; Mirande, 2009: 03)

0 – não se projetando ventralmente e sim horizontalmente, através da articulação entre o basioccipital e a cápsula lagenar;

1 – projetando-se verticalmente sobre essa articulação.

Segundo Zanata & Vari (2005), o basioccipital forma a porção basal da cápsula lagenar. Em meu estudo observei a extensão da projeção ventral da cápsula lagenar em relação à sua articulação com o basioccipital. A maioria

das espécies examinadas apresentou o estado “1”. “*Deuterodon*” *parahybae* apresentou-se polimórfico para este caráter.

Caráter 22. Paresfenóide

(Zanata, 2000: 27 modificado; Zanata & Vari, 2005: 41 modificado; Netto-Ferreira, 2006: 39 modificado; Moreira, 2007: 95)

0 – retilíneo em toda a sua extensão;

1 – retilíneo apenas na região orbital;

2 – curvilíneo ventralmente em toda a extensão.

O paresfenóide é um osso alongado, sua porção anterior a porção póstero-dorsal da superfície do vômer depositam-se sobre e/ou em contato com os pró-óticos e basioccipitais, em vista lateral (Weitzman, 1962).

Segundo Roberts (1969), muitos Characiformes apresentam a porção ventro-mediana do paresfenóide até a altura das órbitas retilínea; todavia, em muitos representantes da família Characidae (*Brycon*, p. ex.) e em *Alestes*, sua porção ventro-mediana é fortemente abaulada ventralmente, uma característica especializada. Em contraponto, a condição retilínea do paresfenóide em toda a sua extensão ventral parece ser primitiva para os Characiformes.

Caráter 23. Crista óssea longitudinal medial na fase ventral do paresfenóide formando uma quilha

(Netto-Ferreira, 2006: 36 modificado; Moreira, 2007: 96 modificado)

0 – ausente;

1 – posterior, não alcançando a articulação com vômer.

O osso paresfenóide pode apresentar na sua porção ventral uma crista, formando uma quilha. Netto-Ferreira (2006) observou, em todos os Lebisianidae examinados em sua Dissertação de Mestrado, a presença de uma quilha estendendo-se da articulação do vômer até próximo a articulação com o osso pró-ótico (estado “1”). Moreira (2007) modificou esse caráter, pois observou que em outras famílias de Characiformes, e também em muitos gêneros de caracídeos, o estado “1” de Netto-Ferreira (2006) não é aplicável. A crista óssea ou quilha em questão, tanto em muitos dos gêneros examinados por Moreira (2007), quanto por mim, está presente apenas na porção posterior do paresfenóide.

Caráter 24. Região póstero-ventral do paresfenóide (em vista ventral)

(Zanata & Vari, 2005)

0 – porção que se articula com o pró-ótico não se estendendo mais que na metade do osso (Fig. 45A);

1 – porção que se articula com o pró-ótico estendendo-se mais que a metade do osso (Fig. 45B).

Em vista ventral, a região póstero-ventral do paresfenóide pode ou não estender-se sobre mais da metade da articulação com o pró-ótico. Esse caráter mostrou-se bastante variável nos táxons analisados.

Caráter 25. Processos espiniformes laterais dirigidos anteriormente da porção anterior do paresfenóide.

(Benine, 2004: 26)

0 – ausentes;

1 – presentes, porem reduzidos;

2 – presentes.

Segundo Benine (2004), a presença de um par de pequenos espinhos dirigidos anteriormente na porção anterior do paresfenóide não foi reportado na literatura ictiológica. Ao relatar esse caráter, o próprio autor discute o fato dos mesmos serem bastante frágeis e sua função, ainda é desconhecida. As espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) apresentaram o estado "1" e "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "0".

Caráter 26. Posição do processo do osso epoccipital

(Benine, 2004: 15; Ferreira, 2007: 26)

0 – situado na metade superior do osso epoccipital;

1 – situado na porção mediana do osso epoccipital.

Segundo Ferreira (2007), o osso epoccipital possui um ramo que cruza a fossa pós-temporal de forma a dividi-la em duas metades. Em nosso trabalho, a grande maioria dos táxons examinados apresentou o estado "0"; ou seja, o processo do osso epoccipital localizado na porção superior do mesmo.

Caráter 27. Comprimento do processo do epoccipital

(Benine, 2004: 16, Ferreira, 2007: 26)

0 – normalmente desenvolvido;

1 – curto, cerca de metade do comprimento da extensão vertical do epoccipital;

2 – extremamente curto, com aproximadamente ¼ da extensão vertical do epoccipital.

O processo do osso epoccipital conecta o mesmo ao a porção póstero-dorsal do parietal. Segundo Benine (2004), esse processo pode assumir três estados distintos em relação à sua extensão longitudinal. A grande maioria dos táxons analisados no presente estudo apresentou o desenvolvimento do processo do epoccipital normal (estado “0”). Em *Hollandichthys multifasciatus* e *Phenacogaster tegatus*, a condição encontrada foi a de um desenvolvimento dito pequeno (estado “1”); enquanto que apenas *Oligosarcus pintoi* e *Tetragonopterus chalceus* apresentaram um processo extremamente curto, com um comprimento igual a aproximadamente ¼ da extensão vertical do osso epoccipital (estado “2”).

Caráter 28. Espinho do esfenótico

(Vari, 1995: 23; Oyakawa, 1998: 11; Netto-Ferreira, 2006: 59; Moreira, 2007: 115 modificado)

0 – aproximadamente vertical; não paralelo à superfície ventral do frontal;

1 – aproximadamente horizontal; paralelo à superfície ventral do frontal.

Segundo Roberts (1969), o osso esfenótico tem aproximadamente uma forma triangular e as superfícies anterior e dorsal são direcionadas lateralmente e ventralmente, respectivamente. Além de voltadas contra a região orbital.

Segundo Vari (1995), a condição encontrada em muitos Characiformes e hipotetizada como plesiomórfica é um espinho do osso esfenótico mais extenso horizontalmente, porém com sua margem anterior plana transversalmente entre a articulação do esfenótico e pteroesfenóide.

No presente estudo, apenas *Salminus hilarii* apresentou o estado “1”.

Caráter 29. Pterótico

(Lucena, 1993: 17 modificado; Netto-Ferreira, 2006: 62 modificado; Moreira, 2007: 114)

0 – sem processo posterior;

1 – com processo posterior curto;

2 – com processo posterior longo.

Segundo Weitzman (1962), o pterótico consiste num osso de origem mista de cartilagem e intra-membranosa. No presente estudo, a maioria dos terminais examinados apresentou o estado “1”. *Bryconamericus exodon* e *Glandulocauda melanogenys* apresentaram o estado “0”. O estado “2” ocorreu apenas em *Salminus hilarii*.

Caráter 30. Margem dorso-lateral do crânio

(Lucena, 1993: 11; Buckup, 1998: 13; Zanata, 2000: 23; Netto-Ferreira, 2006: 50)

0 – relativamente reta; com a origem do *dilatator operculi* situada sob a margem lateral do frontal;

1 – com concavidade posterior relacionada à presença da fossa do *dilatator operculi*.

Segundo Roberts (1969), o teto craniano achatado e com sua margem dorso-lateral levemente plana parece ser a condição plesiomórfica em Erythrinidae, Ctenoluciidae e Hepsetidae e, provavelmente, é também a condição primitiva em Characiformes como um todo. Tal condição é encontrada em *Salminus*. Todavia, ainda segundo o autor, em *Brycon*, a margem óssea em questão é côncava, devido a presença da fossa do músculo *dilatator operculi*. Na presente análise, as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "1".

Caráter 31. Superfícies dorsais do frontal e parietal

(Roberts, 1969; Zanata, 2000: 24)

0 – sem estrias;

1 – com estrias.

Roberts (1969), baseado em Sagemehl, 1885 e Gregory & Conrad 1938, relatou a presença de estrias e sulcos nos ossos do teto craniano em exemplares de *Hepsetus*, *Hoplias*, *Erythrinus*, *Ctenolucius*, *Piaractus*, *Salminus*, *Amia* e *Phago*. Roberts (1969) afirmou ainda que tais estriações podem ser observadas em vários Ostariophysi adultos, tais como carpas, siluriformes e caraciformes. Em minha análise, apenas *Salminus hilarii* apresentou tais estrias sobre o teto craniano (estado "1").

3.2. Anel orbital

A série circum-orbital, em alguns representantes da família Characidae, possui oito ossos laminares formando o anel orbital, sendo; um antorbital, um supra-orbital e seis infra-orbitais. Contudo, esse número de ossos pode ser variável de táxon para táxon. Alguns podem não apresentar o supraorbital, bem como também apresentarem os infra-orbitais fundidos e/ou ausentes.

Caráter 32. Osso antorbital

(Lucena, 1993:25; Vari, 1995; 1; Buckup, 1998; 20; Oyakawa, 1998; 28; Zanata & Vari, 2005;1; Netto-Ferreira, 2006:1 e Moreira, 2007: 122)

0 – ausente;

1 – presente.

O osso antorbital é um osso laminar, delgado e par pertencendo à série orbital situando-se dorsalmente ao infra-orbital 1 e anteriormente ao osso etmóide lateral. Geralmente o osso assemelha-se a um triângulo retângulo invertido, com a porção dorsal mais afilada e a ventral aumentando gradativamente. Todos os táxons analisados apresentaram o osso antorbital.

Caráter 33. Relação altura/comprimento do antorbital

(Campanario, 2002: 24 modificado; Netto-Ferreira, 2006: 02; Moreira, 2007: 123)

0 – margem ventral menor do que a margem posterior (Fig. 10A);

1 – margem ventral do mesmo tamanho, ou maior que a margem posterior (Fig. 10B).

A maioria das espécies de *Deuterodon* + "*Deuterodon*" parahybae e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "0", com exceção de *D. stigmaturus* que apresentou o estado "1" igualmente a *Salminus hilarii* (grupo externo e considerado por Moreira (2007) como grupo-irmão de *Brycon* e grupo irmão dos demais Characidae.

Caráter 34. Margem posterior do antorbital

0 – côncava (Fig. 11A);

1 – moderadamente convexa (Fig. 11B);

2 – convexa (11C).

A margem posterior do antorbital variou pouco dentro do grupo interno – estado “1”, a convexidade nessas espécies é bem moderada, a única exceção, *D. rosae* – estado “2”. Apenas, *Aphyocharax pusillus* apresentou o estado “0”.

Caráter 35. Margem anterior do antorbital

(Moreira, 2007: 124)

0 – reta ou convexa;

1 – côncava.

Moreira (2007) codificou para *Deuterodon iguape* o estado “1”, não obstante a tal codificação, em nossa análise a espécie em questão apresentou o “estado 0”, e suas congêneres, nominais ou não apresentaram o estado “1”.

Caráter 36. Canal sensorial no antorbital

(Zanata, 2000: 1 modificado; Piton-Serra, 2003: 23; Netto-Ferreira, 2006: 186 e Moreira, 2007: 125)

0 – ausente;

1 – presente.

De maneira genérica, o canal sensorial nos Characiformes não se estende até o antorbital. Contudo, Zanata (2000) observou estriações em *Salminus*, algumas espécies de *Brycon*, *Bryconops* e *Crenuchus spilurus*. Na

minha análise também foram observados tais estriações em *Salminus* e *Bryconops*. As espécies de *Deuterodon* sensu Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri apresentaram* o estado "0".

Caráter 37. Número de ossos da série infra-orbital

(Lucena, 1993: 27 modificado; Malabarba, 1998:9; Bertaco, 2003:14; Quevedo, 2006: 16)

0 – seis infra-orbitais presentes (Fig. 10A);

1 – cinco infra-orbitais presentes (presença de um infra-orbital na posição relativa dos IO3 e IO4) (Fig. 10B);

2 - 4 infra-orbitais (Presença de um infra-orbital na posição relativa dos IO3 e IO4 e perda do IO 6).

A série orbital é formada, geralmente por seis ossos delgados e laminares denominados de infra-orbitais; contudo, algumas modificações desse arranjo típico podem ocorrer em Characiformes. No caso de cinco infra-orbitais, Lucena (1993) diz que a perda do sexto ou a fusão do quarto e quinto, sendo que esta ultima condição, possivelmente, está relacionada com a posição do terceiro osso infra-orbital não participativo do contorno posterior da orbita. Assim, o mesmo é deslocado e o seu espaço ocupado pelos infra-orbitais 5 e 6 estabelecendo assim o estado "1".

Bertaco (2003) afirma que a possível explicação para a condição de quatro infra-orbitais é a fusão do quarto e quinto infra-orbitais juntamente com a

perda do sexto. Em nossa análise somente *Salminus hilarii* e *Aphyocharax pusillus* apresentaram o estado “1”.

Caráter 38. Posição do antorbital

(Moreira, 2002: 37 modificado; Ferreira, 2007: 01)

0 – em contato com primeiro infra-orbital;

1 – não em contato com o primeiro infra-orbital.

O osso antorbital é o osso mais anterior da série circum-orbital, podendo ou não estar em contato (geralmente sobreposto) com o infra-orbital 1.

As espécies de *Deuterodon* + “*Deuterodon*” parahybae e “*Deuterodon*” *pedri* examinadas nessa análise apresentaram o estado “0”.

Caráter 39. Tipo de contato entre infra-orbital 1 e o antorbital

(Moreira, 2002: 37 modificado e Moreira, 2007; 132)

0 – sem sobreposição.

1 – com sobreposição (Fig. 10B).

2 – com encaixe.

O antorbital pode estar em contato com o infra-orbital 1 de duas maneiras: com sobreposição ou encaixado. Estado “1” e “2”, respectivamente. Em nossa análise os únicos a apresentarem sobreposição foram *Salminus hilarii* e *Bryconops alburnoides*.

Caráter 40. Posição relativa do infra-orbital 1 e o antorbital

(Zanata & Vari, 2005: 6 modificado e Moreira, 2007: 131)

0 – porção anterior do infra-orbital 1 anterior ao antorbital;

1 – porção anterior do infra-orbital 1 alinhada com o antorbital;

2 – porção anterior do infra-orbital 1 posterior ao antorbital.

Em Alestidae, o infra-orbital 1 sempre se estende anteriormente ao limite anterior do antorbital. Em algumas espécies de *Brycon* – *B. dentex* Günther e *B. oligolepis* Regan – o estado "2" é o mais comum. Nos táxons analisados no presente trabalho, apenas *Salminus hilarii* e *Bryconops albunoides* apresentaram o estado "1". As espécies de *Deuterodon* + "*Deuterodon*" parahybae e "*Deuterodon*" apresentaram o estado "0".

Caráter 41. Canal sensorial do infra-orbital 1

(Bertaco, 2003: 16)

0 – presente em toda a extensão do infra-orbital 1;

1 – presente somente na porção posterior do infra-orbital 1.

Espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" parahybae e "*Deuterodon*" *pedri* possuem o canal sensorial do infra orbital 1 somente na porção posterior do infra-orbital 1. O estado "0" é encontrado em *Aphyocharax pusillus*, *Salminus hilarii* e *Gymnocorymbus ternetzi*.

Caráter 42. Borda ventral do infra-orbital 3

0 – lisa (12A);

1 – crenada e/ou serrilhada (12B).

A forma da borda ventral do infra-orbital nas espécies do gênero *Deuterodon* Eigenmann, 1907 (*Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" parahybae e "*Deuterodon*" *pedri*) é crenada e/ou serrilhada. Apenas cinco dos 16 táxons do grupo externo analisados apresentaram o estado "0".

Caráter 43. Presença do osso supra-orbital

(Lucena, 1993: 26; Vari, 1995: 9; Fink & Fink, 1996: 19; Oyakawa, 1998: 7; Buckup, 1998: 21; Zanata, 2000: 2; Moreira, 2002: 39; Piton-Serra, 2003: 2; Zanata & Vari, 2005: 2; e Moreira, 2007: 122)

0 – ausente (Fig. 12);

1 – presente (Fig. 10B). .

Em algumas ordens esse osso é ausente, tais como, Gymnotiformes e Siluriformes. Por sua vez, a presença dessa estrutura em Characiformes, Gonorhynchiformes e Cypriniformes (Fink & Fink, 1981; Vari, 1995) pôde apresentar uma hipótese de grupos mais basais para esses grupos. Buckup (1998) afirma que a condição de ausência do osso supra-orbital em caracídeos pode levantar a hipótese de uma subunidade dentro de Characidae. A presença desse osso em Characidae é vista como plesiomórfica, sendo observada em *Salminus*, *Brycon*, *Bryconops*, e segundo Malabarba &

Weitzman, (2003) a ausência desse osso é uma condição derivada em Characiformes.

Caráter 44. Forma do osso antorbital

(Vari & Harold, 2001: 28; Bertaco, 2003: 12; Ferreira, 2007: 3 modificado e Bertaco, 2008: 40)

0 – curto porções anterior e posterior similares (11A);

1 – alongado, porções anterior ampla e posterior mais afilada (11B);

2 – alongado, porções anterior e posterior similares (11C).

O osso antorbital apresentou-se de duas formas nos táxons analisados até o momento. As espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" parahybae e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "1", condição em concordância pelo menos quando avaliado a espécie-tipo – *D. iguape* –, com outros autores. Ferreira (2007) afirma que o estado "1" é sinapomórfico para os seus clados 23, 32 e 45 e foi adquirido independentemente por outros táxons, tais como: *Aphyocharax pusillus*, *Prionobrama sp*., *Aphyodite grammica*, *Deuterodon iguape* entre outros.

Caráter 45. Margem ântero-ventral do infra-orbital 1

0 – margem com projeção arredondada ventralmente;

1 – margem com projeção moderadamente afilada;

2 – margem com projeção afilada.

A margem ântero-ventral do infra-orbital 1 apresenta três formas distintas. O estado “0”, com uma projeção arredondada, formando uma margem semicircular; o estado “1”, com uma projeção afilada, mas com moderação, não sendo espiniforme e; estado “2”, com uma projeção afilada espiniforme.

Caráter 46. Formato do infra-orbital 2

(Moreira, 2002: 41)

0 – triangular (altura variando ao longo do seu comprimento);

1 – retangular ou quadrado (altura não variando ao longo do seu comprimento).

O segundo infra-orbital é geralmente um osso em forma de triângulo isósceles, com a altura variando ao longo do seu comprimento, normalmente com a porção anterior mais afilada mais que a posterior (Moreira, 2002). Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” parahybae e “*Deuterodon*” *pedri* apresentam o “estado 0”, apenas *Brycon pesu*, *Bryconops alburnoides*, *Phenacogaster tegatus* e *Probolodus heterostomus* apresentaram o estado “1”.

Caráter 47. Contato entre os infra-orbitais 2 e 3

0 – sem sobreposição

1 – com sobreposição

Os infra-orbitais 2 e 3 apresentam dois estados bem distintos. No estado “0”, as duas lâminas ósseas da série orbital 2 e 3 pareiam-se, de forma a não sobreporem-se como observado no estado “1”.

Nessa análise, as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* apresentaram o estado “1”. No grupo externo, apenas “*Deuterodon*” *pedri* apresentou-se com o estado “1”, compartilhando essa condição com *Brycon alburnoides*, *Gymnocorymbus ternetzi*, *Moenkhausia xinguensis*, *Oligosarcus pintoi*, *Phenacogaster tegatus* e *Salminus hilarii*.

Caráter 48. Grau de sobreposição entre os infra-orbitais 2 e 3

0 – pouco sobreposto na porção dorsal;

1 – quase que totalmente sobreposto.

Foi observado nos táxons terminais dessa análise um grau diferenciado de sobreposição daqueles que possuíam o contato entre os infra-orbitais 2 e 3. O estado “0” caracteriza-se pela presença de uma sobreposição parcial dos ossos ao longo de suas extensões, enquanto o estado “1” uma sobreposição quase que completa. A maioria dos táxons apresentaram uma pequena porção do infra-orbital 2 encoberta pelo infra-orbital 3 na região dorsal. Em contraposto, o estado “1” foi observado em *Bryconamericus exodon*, *Bryconops alburnoides*, *Glandulocauda melanogenys*, *Gnathocharax steindachnerri*, *Hollandichthys multifasciatus* e *Tetragonopterus chalceus*.

Caráter 49. Contato entre os infra-orbitais 3 e 4

(Moreira, 2007: 150 modificado)

0 – liso e reto (Fig. 12A);

1 – liso e com sinuosidade (Fig. 12B).

A junção entre os infra-orbitais 3 e 4 parece ser feita por tecido conjuntivo de maneira a não sobrepor os dois ossos. A fenda entre os dois ossos apresenta- se de duas formas devido ao formato dos infra-orbitais. No presente estudo, em concordância com a análise feita por Moreira (2007) *D. iguape* apresentou o estado "1" (liso), contudo uma diferença entre o encaixe dos ossos fez com que eu estabelecesse o novo caráter e um novo estado "1" – liso e sinuoso. As espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* inclusas nessa filogenia apresentou o estado "1". Apenas "*Deuterodon*" *pedri* apresentou o estado "0".

Caráter 50. Forma do infra-orbital 4

(Benine, 2004: 2 modificado e Ferreira, 2007: 11)

0 – osso curto, sua largura maior que o seu comprimento.

1 – largura e comprimento do mesmo tamanho (osso quadrado).

2 – osso alongado, seu comprimento maior que sua largura.

3 – osso triangular, com a porção ventral mais larga que a dorsal.

A forma do osso infra-orbital 4 é variável dentro da família Characidae. Na maioria das espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri*, o osso é curto, sua largura maior que o seu comprimento, exceto por *D. langei*, *D. rosae* e *D. singularis* apresentaram estado "2". Ferreira (2007) observou uma variação dentro do gênero *Knodus*. Vari & Harold (2001) estabelecem como diagnosticado do gênero *Piabina*, o formato triangular do osso infra-orbital 4.

Caráter 51. Canal sensorial do infra-orbital 4 (modificado)

(Lima, 2006: 53 modificado e Moreira; 2007: 157 modificado)

0 – sem poro posterior;

1 – com ramo posterior (estendendo-se nunca além da metade do osso);

2 – com ramo posterior (estendendo-se até próximo da borda posterior do osso).

A ramificação do sistema látero-sensorial do infra-orbital 4 está presente em todas as espécies de *Salminus* (Lima, 2006). Lima (2006) também comentou o grau de desenvolvimento relativo dessa ramificação, mas não codificou como caráter. Lima (2006) diz "Esse canal ocorre de uma forma menos desenvolvida em *Brycinus imberi*, *Brycon striatulus*, *Lignobrycon myersi* (ver Castro & Vari, 1990, fig. 2) e *Astyanax* aff. *bimaculatus*, espécies em que o canal é bastante curto, não ultrapassando a porção mediana do quarto infra-orbital". Em meu estudo preferi codificar o grau de desenvolvimento desse caráter. Dos terminais analisados do gênero

Deuterodon sensu Lucena & Lucena (2002), apenas *D. rosae* não apresentou ramificação posterior do canal sensorial do infra-orbital 4. As demais espécies nominais do gênero, "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "1".

Caráter 52. Largura do infra-orbital 5

(Benine, 2004: 34, modificado e Ferreira, 2007: 14 modificado)

0 – osso largo;

1 – osso de largura mediana;

2 – osso estreito.

Segundo a minha análise, as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* possuem a largura do infra-orbital mediana formando um retângulo, em contraste com a codificação feita por Ferreira (2007), que considerou para *D. Iguape* o estado "0".

Caráter 53. Abas ósseas do infra-orbital 5

(Ferreira, 2007: 15)

0 – com o canal sensorial passa próximo a região anterior da órbita, aba óssea anterior ausente ou reduzida (Fig. 10B);

1 – aba óssea anterior aproximadamente da mesma largura que o canal sensorial (Fig. 12 B);

2 – canal sensorial passando no meio do osso e gerando duas grandes abas ósseas (Fig. 13);

3 – canal sensorial passando no meio do osso e gerando duas pequenas abas ósseas.

O canal sensorial do infra-orbital 5 possui pelo menos três posições relativas que formam abas ósseas laterais, essas expansões podem variar de acordo com a passagem do canal sensorial, bem como, o tamanho do osso infra-orbital 5 (ver estados acima). As espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "1". *Aphyocharax pusillus*, *Gnathocharax steindachnerii*, *Gymnocorymbus ternetzi*, *Moenkhausia xinguensis*, *Phenacogaster tegatus*, *Salminus hilarii* e *Tetragonopterus chalceus* apresentaram o estado "0". Apenas *Bryconamericus exodon* apresentou o estado "2". Nenhum terminal examinado apresentou o estado "3".

Caráter 54. Tamanho relativo do infra-orbital 6

(Moreira, 2002: 45 e Ferreira, 2007: 16)

0 – menor que o infra-orbital 5;

1 – do mesmo tamanho que o infra-orbital 5.

Todos os terminais analisados apresentaram o estado "0".

Caráter 55. Posição da extremidade ventral do etmóide lateral

(Ferreira, 2007: 06)

0 – localizada entre a metade posterior e o término do primeiro infra-orbital;

1 – localizada na junção entre o primeiro e segundo infra-orbitais;

2 – localizada no primeiro terço do comprimento do segundo infra-orbital.

O etmóide lateral é um osso afilado, anteriormente convexo e posteriormente côncavo. Esse osso delimita anteriormente anel orbital. Segundo Ferreira (2007), a margem ventral da asa do etmóide lateral pode variar de acordo com o tamanho dos infra-orbitais. Todas as espécies do gênero *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "2".

Caráter 56. Ramificação do canal sensorial do infra-orbital 6 voltado para a margem posterior

0 – ausente;

1 – presente.

Os canais sensoriais do anel orbital possuem algumas ramificações ao longo de sua extensão. O sexto infra-orbital apresentou uma clara ramificação na porção posterior em *Hollandichthys multifasciatus* e *Salminus hilarii*.

Caráter 57. Ramificação anterior do canal sensorial do infra-orbital 6 voltado para a margem anterior

0 – ausente;

1 – presente.

Alguns táxons analisados possuem uma pequena ramificação no infra-orbital 6 voltada para a sua margem anterior. Essa ramificação nunca ultrapassa a metade da largura do mesmo, sendo muitas das vezes praticamente inconspícua. Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) analisadas apresentaram o estado "1". "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* não apresentaram tal caráter.

3.3. Suspensório mandibular (Fig. 14, 15 e 16)

Os ossos faciais estão ligados ao neurocrânio por tecidos moles e fazem sua conexão óssea com ele através da fossa temporal, onde o hiomandibular é encaixado, articulado aos seguintes ossos: opérculo, sub-opérculo, inter-opérculo, pré-opérculo, hiomandibular, inter-hial, simplético, quadrado, angular, articular, dentário, palatino, ectopterigóide, mesopterigóide e metapterigóide.

Caráter 58. Ectopterigóide

(Netto-Ferreira, 2006; 115 modificado; Moreira, 2007: 51)

0 – com mais de duas vezes o tamanho do osso palatino (Fig. 14);

1 – com menos que ou igual a duas vezes o tamanho do palatino;

2 – do mesmo tamanho que o osso palatino.

Os ossos palatino, ectopterigóide, mesopterigóide e o quadrado formam o mecanismo anterior do suspensório mandibular (Weitzman, 1962). O ectopterigóide é um osso geralmente fino e de comprimento variado e fazendo limites, dorso-posteriormente com o metapterigóide, dorso-inferiormente com o quadrado, dorso-anteriormente com o palatino e dorsalmente com o mesopterigóide. Todos os terminais analisados apresentaram o estado “0”.

Caráter 59. Contato ectopterigóide-quadrado

(Vari & Harold, 1998: 4; Zanata, 2000: 59; Vari & Harold, 2001: 21; Moreira, 2002: 15; Benine, 2004: 42 modificado; Ferreira, 2007: 59)

0 – presente (Fig. 15);

1 – ausente (Fig. 16).

Segundo Vari & Harold (1998) e Zanata (2000), a presença do caráter “Contato dos ossos ectopterigóide-quadrado” é uma condição plesiomórfica para Characiformes. A condição apormórfica é encontrada em Characiformes africanos (= Alestidae, Citharinidae, Distichodontidae e Hepsetidae), bem como em Cheirodontinae (reversão em *Cheirodon*) (Zanata, 2000, Ferreira, 2007). Também é sinapomórfico para os gêneros *Piabina* e *Creagrutus*, sendo reversão em *Creagrutus mucipu* (Vari & Harold, 1998 e 2001). Em meu estudo, o estado “1” apareceu em três espécie de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) – *D. langei*, *D. rosae* e *D. supparis*. Diferentemente da codificação de Ferreira (2007), em minha análise *Deuterodon iguape* possui contato entre o ectopterigóide-quadrado.

Caráter 60. Formato do osso ectopterigóide

(Benine, 2004: 40 modificado; Ferreira, 2007: 62)

0 – osso largo, afilando-se abruptamente no sentindo posterior;

1 – osso estreito, com afilamento na sua porção posterior;

2 – osso estreito, com a sua porção posterior não afilada.

O ectopterigóide em Characiformes é um osso comprimido e comprido, limitando se anteriormente com o palatino e posteriormente com o quadrado e metapterigóide. Benine (2004) em sua análise filogenética do gênero *Moenkhausia* descreveu três estados para o formato do osso ectopterigóide. Contudo, Ferreira (2007) modificou os estados propostos por Benine (2004) em sua análise do gênero *Knodus*. Na minha análise optei pelas modificações feitas por Ferreira (2007). Para as espécies *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002), o estado “2” foi codificado.

Caráter 61. Dentes no ectopterigóide

(Lucena, 1993: 56; Buckup, 1998: 22; Netto-Ferreira, 2006: 117; Moreira, 2007: 55)

0 – presentes (Fig. 14) ;

1 – ausentes (Fig. 15 e 16).

Alguns Characiformes possuem dentes cônicos e /ou cuspidados na porção ventral do osso ectopterigóide, que podem variar em número e tamanho. Especificamente em Characidae, Lucena (1993) codificou como sinapomórfico para essa família a ausência. Contudo Moreira (2007) acredita que a presença de dentes sobre o ectopterigóide apresenta-se comum. Na presente análise, concordamos com Lucena (1993), em minhas observações apenas, *Oligosarcus pintoi* apresentou dentes na porção ventral do ectopterigóide.

Caráter 62. Ectopterigóide-mesopterigóide

(Moreira, 2002: 21; Ferreira, 2007: 64)

0 – margem anterior do ectopterigóide mais anterior que a do mesopterigóide;

1 – margem anterior do ectopterigóide pareada com a margem anterior do mesopterigóide;

2 – margem anterior do mesopterigóide mais anterior que a do ectopterigóide.

Moreira (2002) descreve o caráter em questão como “ectopterigóide se projeta mais anteriormente sob o palatino” e quando o “endopterigóide pode ou não alcançar o palatino”. Nessa mesma análise, o estado “1” ocorreu independentemente em *Brycon* e entre outros táxons analisados, bem como em seu grupo de interesse primordial (Iguanodectinae) e em *Aphyocharax* e *Prionobrama*. Na minha análise, dentro do gênero *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) apenas *D. rosae* e *D. stigmaturus* apresentaram o estado “0”. “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “1”

compartilhado pelas demais espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002).

Caráter 63. Região póstero-ventral do ectopterigóide e região póstero-dorsal do quadrado

(Bertaco, 2008: 48, modificado)

0 – ectopterigóide ultrapassa a margem superior do quadrado;

1 – ectopterigóide não ultrapassa a margem superior do quadrado;

2 – ectopterigóide alinhado com a margem superior do quadrado.

A porção póstero-ventral do ectopterigóide e a região póstero-dorsal do osso quadrado apresentam-se em contato na maioria dos Characidae. Esse contato pode ou não ultrapassar a margem superior do osso quadrado. Das espécies do gênero em questão analisadas, apenas *D. rosae* apresentou o estado "2", as demais espécies apresentaram o estado "1", inclusive "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri*.

Caráter 64. Calha no osso ectopterigóide

(Zanata, 2000: 61 modificado; Moreira, 2002: 18 modificado; Ferreira, 2007: 63 modificado)

0 – presente;

1 – ausente.

O ectopterigóide em Characidae normalmente é um osso plano e delgado que se torce de tal maneira que a sua maior superfície está em contato posteriormente, na vertical, com o quadrado e anteriormente, na horizontal, com o palatino (Weitzman, 1962:34), podendo uma expansão óssea dorso-lateral do mesmo estar presente ou não. Tal expansão, quando presente, assemelha-se a uma calha, que pode estender-se por todo o comprimento do osso. Apenas *Oligosarcus pintoi* e *Probolodus heterostomus* não apresentaram a calha citada no ectopterigóide.

Caráter 65. Extensão da calha no osso ectopterigóide

(Zanata, 2000: 61 modificado; Moreira, 2002: 18 modificado; Ferreira, 2007: 63 modificado)

0 – presença de calha do inicio ao fim do osso;

1 – presença de calha somente na porção posterior do osso.

Ferreira (2007) observou que as espécies de *Knodus* analisadas em seu estudo possuíam o estado “1”. Ainda nesse contexto, ao fazer cortes transversais do osso em questão, observou o formato de “V” na calha. Em meu estudo, apenas *Astyanax fasciatus* apresentou o estado “1”.

Caráter 66. Região posterior do mesopterigóide

0 – arredondada;

1 – formando uma leve projeção posterior.

O osso mesopterigóide limita-se dorsalmente com o ectopterigóide, anteriormente com o palatino e posteriormente com o metapterigóide e quadrado. A sua porção posterior pode apresentar uma projeção leve formando uma leve projeção posterior ou ser arredondada. Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "0".

67. Margem posterior de metaptegóide

(Lucena, 1993: 57 modificado; Zanata, 2000: 63; Vari & Harold, 2001: 23; Moreira, 2002: 23 modificado)

0 – margem posterior reta ou com concavidade (Fig. !7A;

1 – margem posterior com frenestra (Fig. 17B).

Weitzman (1962) comenta que o metapterigóide limita-se dorsalmente com o simplético e a porção ântero-ventral do hiomandibular. Vari & Harold (2001) discutem a posse de uma concavidade na margem posterior do metapterigóide, ou ainda a presença de uma fenestra por onde passa um grande vaso sanguíneo. No presente estudo adotei as mesmas codificações feitas por Zanata (2000), Vari & Harold (2001) e Moreira (2002). Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "1". *D. parahybae* apresentou-se polimórfico para esse caráter.

Caráter 68. Contato entre as regiões póstero-inferior do metapterigóide e póstero-superior do quadrado

(Lucena, 1993: 58 modificado; Zanata, 2000: 64; Moreira, 2002: 24)

0 – ausente;

1 – presente.

Em Characiformes, o contato entre as regiões póstero-inferior e póstero-superior do quadrado parece apresentar-se, na grande maioria dos casos, na condição "1". Contudo, nesse estudo observou-se na porção posterior uma conectividade (contato) entre essas porções ósseas através de uma cartilagem, a qual auxilia na formação da fenestra quadrado-metapterigóide. Em sua análise de Iguanodectinae, Moreira (2002) observou essa mesma cartilagem de forma invariável em alguns terminais examinados.

Na presente análise, em *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri*, a cartilagem em questão demonstrou-se inconspícua, apesar da sua existência inequívoca. A condição "1" apareceu apenas em *Bryconops alburnoides*, sendo o contato observado ínfimo.

Caráter 69. Orientação do contato entre regiões ântero-inferior do metapterigóide e ântero-superior do quadrado

(Moreira, 2002: 25)

0 – vertical;

1 – horizontal.

Moreira (2002) descreveu esse caráter da seguinte maneira “as regiões ântero-inferior do metapterigóide e ântero-superior do quadrado estão em contato de tal forma que o braço ventral do metapterigóide e o dorsal do quadrado formem quase um contínuo, dando origem a margem anterior da fenestra metapterigóide-quadrado.

Na presente análise do todos os táxons apresentaram o estado “0”.

Caráter 70. Desnível na região póstero-dorsal do osso metapterigóide (Ferreira, 2007: 66)

0 – ausente;

1 – presente.

O desnível na região póstero-dorsal do osso metapterigóide está associado à região ântero-inferior do hiomandibular, que se contatam (Ferreira, 2007). Esse contato pode ser ausente ou presente. Parece-me, que quando ausente (estado “0”), o desnível assumi uma angulação reta (cerca de 45º) em contraposto, o estado “1” assumi uma angulação aguda (maior que 90º). O estado “0” apareceu em *Bryconops alburnoides*, *Brycon pesu*, *Gnathocharax steindachnerii* e *Salminus hilarii*.

Caráter 71. Fenestra metapterigóide-quadrado

(Lucena, 1993: 60 e 61 modificados; Buckup, 1998: 24 modificado; Lucena & Menezes, 1998: 26 modificado; Oyakawa, 1998: 44 e 45 modificados; Zanata, 2000: 66 modificado; Moreira, 2002: 28 modificado; Netto-Ferreira, 2006: 124 e 125 modificados; Ferreira, 2007: 70 modificado; Moreira, 2007: 69 modificado)

0 – circular ou verticalmente alongada (Fig. 14) ;

1 – elíptica ou horizontalmente alongada (Fig. 15).

Formada pelo metapterigóide e o quadrado e, às vezes, também pelo simplético, essa fenestra serve de apoio para uma membrana, sem função bem estabelecida em Characidae. Essa abertura grande pode assumir várias formas (Zanata & Vari, 2005). Em Characiformes a fenestra, em questão pode estar ausente, como demonstrado por Vari (1995) em Lebisianidae e Oyakawa (1998) em (Pyrrhulinidae (Lebisianidae, Erythrinidae)), sendo considerada sinapomórfica em para os dois primeiros grupos e uma reversão em Erythrinidae. Em minha análise, o estado “0” ocorreu em sete táxons terminais – *A. fasciatus*, *B. alburnoides*, *B. pesu*, *G. melanogenys*, *G. steindachnerii*, *O. pintoi* e *S. hilarii*.

Caráter 72. Forma da região anterior do osso quadrado

(Ferreira, 2007: 73)

0 – fina e curta;

1 – larga e curta;

2 – larga e longa.

O quadrado conecta-se anteriormente ao ectopterigóide, dorsal-medialmente ao mesopterigóide e posteriormente ao metapterigóide. Das três formas descritas por Ferreira (2007) apenas os estados “1” e “2” foram observados na presente análise. A maioria das espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “2”. Apenas, *D. langei*, *D. rosae* e *D. stigmaturus* apresentaram o estado “1”.

Caráter 73. Articulação quadrado-articular

(Bertaco, 2003: 11; Bertaco, 2008: 49)

0 – situada aproximadamente na vertical que passa no centro das órbitas;

1 – situada anterior a vertical que passa no centro das órbitas;

2 – situada posterior a vertical que passa no centro das órbitas.

A vertical que passa a margem posterior do quadrado e a margem anterior do articular (Articulação quadrado-articular) pode assumir três estados em relação ao centro órbita. Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “1”. *Hollandichthys multifasciatus* apresentou o estado “0” e *Gnathocharax steindachnerii* apresentou o estado “2”.

Caráter 74. Articulação Quadrado-mandibular

(Lucena, 1993: 62 modificado; Zanata, 2000: 68 modificado; Moreira, 2002: 27)

0 – situada na vertical posterior ao etmóide lateral;

1 – situada na vertical anterior ao etmóide lateral.

A articulação entre os ossos quadrado e mandibular foi codificada nesse estudo de duas formas, de maneira a demonstrar sua localização: no estado “0” a articulação está situada na vertical posterior ao etmóide lateral, e no estado “1”, a mesma está situada na vertical anterior ao etmóide lateral. Todos os táxons analisados apresentaram o estado “0”.

Caráter 75. Comprimento do simplético

(Lucena, 1993: 56; Vari, 1995: 23; Buckup, 1998:22; Oyakawa,1998: 46 modificado; Campanario, 2002: 36 modificado; Moreira, 2002: 16; Lima, 2006: 21 modificado; Netto-Ferreira, 2006: 130 modificado; Moreira, 2007: 64 modificado)

0 – distintamente menor que o comprimento do metapterigóide;

1 – igual ou maior que o comprimento do metapterigóide.

O osso simplético participa da formação do arco palatino, juntamente com quadrado e metapterigóide. Segundo Weitzman (1974), esses ainda formam a borda externa da fenestra quadrado-metapterigóide em caracídeos. No estudo presente, o comprimento do osso simplético distintamente menor que o metapterigóide, estado “0”, foi observado em *Bryconops alburnoides*, *Brycon pesu*, *Gymnocorymbus ternetzi*, *Hollandichthys multifasciatus*,

Probolodus heterostomus, *Salminus hilarii* e nas duas espécies de "*Deuterodon"* em *incertae sedis*, "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri*.

Caráter 76. Forma geral do simplético

(Lucena, 1993: 56; Vari, 1995: 23; Buckup, 1998:22; Oyakawa,1998: 46 modificado; Campanario, 2002: 36 modificado; Moreira, 2002: 16; Lima, 2006: 21 modificado; Neto-Ferreira, 2006: 130 modificado; Moreira, 2007: 64 modificado)

0 – sem projeções ou com projeções ósseas curtas;

1 – com projeções ósseas desenvolvidas.

Em teleósteos, o osso simplético apresenta duas faces para a recepção das superfícies bicipitais articulares da maxila inferior sobre o quadrado. Em todos os caracóides, o simplético é um osso tubular, de dimensões moderadas e sua porção anterior ajusta-se em um encaixe na face mediana do quadrado (Roberts, 1969). Em nossa análise, *Brycon pesu*, *Bryconops alburnoides* e "*Deuterodon*" *parahybae* apresentaram a condição do estado "1".

Caráter 77. Posição do osso palatino

(Moreira, 2002: 22 modificado; Ferreira, 2007: 75)

0 – sob o mesopterigóide;

1 – em contato com o mesopterigóide, mas não sob ele;

2 – separado do mesopterigóide por um espaço.

Moreira (2002) descreveu o caráter com relação a posição do ectopterigóide e do palatino, estipulando apenas dois estados para esse caráter, sendo o primeiro estado, realmente dependente da posição do osso palatino e o segundo estado dependente do tamanho relativo do osso mesopterigóide. Ferreira (2007) utilizou-se desse caráter modificando-o, argüindo que não foi possível observar esse caráter como descrito por Moreira (2002). A autora ainda afirma que "acredita que o posicionamento do palatino em relação ao mesetmóide é reflexo do tamanho reduzido dos ossos palatino e/ou mesopterigóide. Em minha análise utilizei o caráter como modificado por Ferreira (2007), pois acredito que essa codificação demonstra a real interpretação do caráter. *Moenkhausia xinguensis* e *Phenacogaster tegatus* apresentaram o estado "2". Diferentemente da codificação feita por Ferreira (2007), na minha análise *Moenkhausia xinguensis* apresentou o estado "2" e não o estado "0".

Caráter 78. Formato do osso palatino

(Ferreira, 2007: 76 modificado)

0 – osso com forma losangular, sua porção mediana estreita formando uma cintura no osso);

1 – osso com forma quadrada ou retangular;

2 – osso com forma triangular.

O osso palatino localizado na extremidade anterior do ectopterigóide pode assumir duas codificações, segundo Ferreira (2007). Na minha análise

inclui mais um estado – osso com forma triangular – encontrado em quatro táxons analisados. O estado “0” foi observado apenas *Probolodus heterostomus* e *Salminus hilarii* e, diferentemente do observado por Ferreira (2007), o osso palatino assemelha-se a uma forma de halteres, e não de losango, como dito pela autora. As espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “1”. “*Deuterodon*” *parahybae* apresentou o estado “2”.

Caráter 79. Margem dorso-posterior do hiomandibular

(Moreira, 2002: 31; Benine, 2004: 46; Zanata, 2005: 104 modificado; Ferreira, 2007: 77 modificado)

0 – sem processo;

1 – com processo.

A região dorsal-posterior do hiomandibular encaixa-se na fossa hiomandibular do crânio e articula-se posteriormente com opérculo. Modifiquei o caráter de Ferreira (2007), por acreditar que os estados de presença e/ou ausência devam ser considerados como um caráter diferenciado, da variação de sua forma. As espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “0”.

Caráter 80. Processo dorso-posterior do hiomandibular

(Moreira, 2002: 31; Benine, 2004: 46; Zanata, 2005: 104 modificado; Ferreira, 2007: 77 modificado)

0 – reduzido e posicionado lateralmente e/ou dorsalmente no osso;

1 – grande, mas não ultrapassando a margem dorsal do osso.

Como dito no caráter anterior, assumimos a separação dos caracteres ausência/presença em relação ao grau de desenvolvimento do processo. Apenas *Astyanax fasciatus*, *Salminus hilarii* e *Tetragonopterus chalceus* apresentaram o processo reduzido posicionado látero-dorsalmente, enquanto *Aphyocharax pusillus*, *Bryconamericus exodon*, *Gnathocharax steindachnerii*, *Gymnocorymbus ternetzi* e *Probolodus heterostomus* apresentaram o processo na margem posterior de um hiomandibular grande, porém sem ter sua margem ultrapassada pelo mesmo, estado “1”.

Caráter 81. Forma do hiomandibular

(Campanario, 2002: 34; Netto-Ferreira, 2006: 133)

0 – tão alto quanto largo;

1 – mais alto do que largo.

Todas as espécies analisadas no presente estudo apresentaram o estado “1”.

Caráter 82. Hiomandibular

(Lima, 2006: 20)

0 – margem posterior da lâmina do metapterigóide parcialmente sobreposta à porção ínfero-anterior do hiomandibular (Fig. 17A);

1 – margem posterior da lâmina do metapterigóide ladeando a porção ínfero-anterior do hiomandibular (Fig. 17B).

Em Characiformes, a área de contato entre o hiomandibular e o metapterigóide apresenta-se, na grande maioria dos casos, sobreposta de forma aos mesmos articularem-se. *Aphyocharax pusillus*, "*Deuterodon*" *parahybae*, "*Deuterodon*" *pedri*, *Gymnocorymbus ternetzi* e *Moenkhausia xinguensis* apresentaram o estado "1", ou seja, com a margem posterior da lâmina do metapterigóide ladeando a porção ínfero-anterior do hiomandibular.

Caráter 83. Bordas dorsais do hiomandibular e opérculo

(Bertaco, 2008: 54)

0 – borda dorsal do opérculo mais elevada do que a do hiomandibular;

1 – opérculo e hiomandibular aproximadamente alinhados;

2 – borda dorsal do opérculo abaixo da borda do hiomandibular.

As bordas dorsais do hiomandibular podem apresentar-se em três diferentes estados quanto à sua altura. Em minha análise, todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "1". Apenas *Glandulocauda melanogenys* e *Gnathocharax steindachnerii* apresentaram o estado "2".

Caráter 84. Ângulo entre os ossos hiomandibular e opérculo

0 – ausente;

1 – presente.

Uma angulação no contato dorsal entre o hiomandibular e o opérculo pode ou não estar presente. Na presente análise, apenas *Aphyocharax pusillus* não apresentou tal caráter, ou seja, o estado “0”.

Caráter 85. Amplitude do ângulo entre os ossos hiomandibular e opérculo

0 – agudo (menor de que 90°);

1 – obtuso (maior do que 90°).

Como dito no caráter anterior, existe uma angulação no contato entre os ossos hiomandibular e opérculo em alguns táxons analisados. Esse contato pode variar de amplitude de angulação, sendo facilmente observados dois estados. Algumas espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002), *D. langei* e *D. stigmaturus* + “*Deuterodon*” *parahybae* apresentaram o estado “0” As demais espécies do gênero apresentaram o estado “1”.

Caráter 86. Forma da margem dorso-anterior do opérculo

0 – arredondada;

1 – angulada.

A margem dorso-anterior do opérculo pode assumir duas condições, o estado “0”, com a margem arredondada suavemente, e o estado “1”, com a margem angulada. *D. iguape*, *D. langei* e *D. longirostris* apresentaram o estado “1”. Enquanto, as demais espécies do gênero apresentaram o estado “0”, inclusive “*Deuterodon” pedri* e “*Deuterodon*” *parahybae*.

Caráter 87. Formato da borda entre os ângulos dorso-posterior e ventro-posterior do opérculo

0 – entre reto e levemente convexo;

1– em forma de “S” (parte inferior côncava).

A margem entre os ângulos dorso-posterior e ventro-posterior do opérculo em muitos táxons pode variar, apresentando-se como sinuosa ou não. Na análise presente, “*Deuterodon*” *parahybae*, *D*, *stigmaturus* e *D. supparis* apresentaram o estado “0”.

Caráter 88. Forma da margem póstero-ventral do Pré-opérculo

(Lucena, 1993: 65 modificado; Mirande, 2009: 174)

0 – aguda;

1 – arredondada.

Lucena (1993) estabeleceu que a forma do contorno da margem posterior do pré-opérculo poderia assumir dois estados, que mais tarde foram assumidos, sem modificação, por Mirande (2009). Em nossa análise, apenas três espécies de *Deuterodon* – *D. iguape*, *D. langei* e *D. stigmaturus* apresentaram o estado "0", juntamente com *Bryconops alburnoides*, *Glandulocauda melanogenys* e *Jupiaba poranga*. Os demais táxons analisados apresentaram o estado "1".

3.4. Maxilas e estruturas associadas

Caráter 89. Posição da boca

(Oyakawa, 1998: 72 modificado; Netto-Ferreira, 2006: 73 modificado e Moreira, 2007: 0 modificado)

0 – terminal;

1 – superior.

A posição da boca em teleósteos está intimamente relacionada com os nichos ecológicos. No presente estudo foram codificados apenas dois tipos de morfologia da boca. Dentro os táxons analisados, a grande maioria apresentou o estado "0", exceto *Gnathocharax steindachnerii*, que apresentou o estado "1".

Caráter 90. Focinho proeminente em vista lateral

(Ferreira, 2007: 32)

0 – ausente (Fig. 18A) ;

1 – presente (Fig. 18B).

Diferentemente do que foi codificado para *Deuterodon iguape* por Ferreira (2007), o focinho da espécie-tipo do gênero, bem como das demais espécies do gênero em questão *sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentam uma proeminência ligeira em vista lateral. Outro táxon que apresentou o estado "1" foi *Oligosarcus pintoi*. Os demais táxons analisados apresentaram o estado "0".

Caráter 91. Atrofia do lábio superior

(Lucena & Lucena, 1992 & Lucena e Lucena, 2002)

0 – sem atrofia (Fig. 18A);

1 – com atrofia (Fig. 18B).

Segundo Lucena & Lucena (2002) um dos caracteres que diferencia *Deuterodon* dos demais gêneros de Characidae é a presença da atrofia dos lábios superiores, deixando os dentes do pré-maxilar expostos. Esse caráter é necessário para estabelecer os limites genéricos, juntamente com as demais sinapomorfias do gênero. Na presente análise, a maioria das espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram algum grau de atrofia labial (estado "1"), exceto "*Deuterodon*" *parahybae*. O restante dos táxons analisados apresentou o estado "0".

Caráter 92. Processo ascendente do pré-maxilar

(Zanata & Vari, 2005: 54)

0 – ausente;

1 – presente.

Segundo Vari (1979), um processo ascendente distinto do pré-maxilar que se estende póstero-dorsalmente sobre o mesetmóide é comum numa diversidade de táxons dentro de Characiformes, diferentemente do que em outros grupos mais basais. Na minha análise, todos os táxons apresentaram o estado “1”.

Caráter 93. Comprimento do processo do ascendente do pré-maxilar

(Lucena, 1992: 35, modificado; Buckup, 1998: 31, modificado; Zanata, 2000: 39, modificado; Moreira, 2002: 1, modificado; Zanata & Vari, 2005: 54, modificado; Moreira, 2007: 1, modificado)

0 – curto quase não distinto;

1 – relativamente longo e bem distinto.

Como mencionado no caráter anterior, a presença de um processo ascendente do pré-maxilar é comum na diversidade de Characiformes. Todos os táxons analisados apresentaram o estado “1”.

Caráter 94. Comprimento do processo ascendente em relação ao osso nasal

0 – processo ascendente mais longo que o nasal;

1 – processo ascendente de comprimento igual ao nasal;

2 – processo ascendente mais curto que o osso nasal.

O comprimento do processo ascendente, quando comparado com o do osso nasal, parece apresentar três estados distintos. Apenas *Salminus hilarii* apresentou o estado “0”. O estado “1” foi codificado para seis das nove espécies de *Deuterodon* analisadas – *D. iguape*, *D. langei*, *D. longirostris*, “*Deuterodon*” *parahybae*, *D. rosae* e *D. supparis*, as outras espécies apresentaram o estado “2”.

Caráter 95. Processo (margem) descendente do pré-maxilar

0 – formando uma projeção protuberante indistinta, pouco convexa;

1 – formando uma projeção protuberante bem distinta, muito convexa.

A porção posterior do processo ascendente foi denominada por mim como “processo descendente”, apesar de não se caracterizar muito bem comum processo e sim como uma margem, essa com duas formas relativamente distintas. Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* examinadas apresentaram o estado “1”. O estado “0” foi encontrado nos seguintes táxons: *Aphyocharax pusillus*, *Bryconamericus exodon*, *Brycon pesu*, *Gnathocharax steindachnerii*, *Gymnocorymbus ternetzi*, *Hollandichthys multifasciatus*,

Oligosarcus pintoi, *Phenacogaster tegatus*, *Probolodus heterostomus* e *Salminus hilarii*.

Caráter 96. Face ântero-dorsal do pré-maxilar

(Vari, 1979: 7 e Moreira, 2007: 4 modificado)

0 – lisa;

1 – com fossa articular.

Vari (1979) estabeleceu como sinapomórfico para Citharinidae e Distichodontidae a presença de uma fossa articular no Pré-maxilar. Moreira (2007), em sua tese de Doutoramento sobre as prováveis relações filogenéticas de Characiformes, analisou a distribuição desse caráter em Characiformes. Na minha análise, todos os táxons analisados apresentaram o estado “0”, ou seja, sem nenhuma fossa articular.

Caráter 97. Extremidade posterior do osso maxilar

0 – lobada (Fig. 19A);

1 – reta (Fig. 19B).

A extremidade posterior do osso maxilar apresentou duas formas nos táxons examinados. As espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* examinados

apresentaram o estado “0”. Apenas *Brycon pesu* e *Bryconops alburnoides* apresentaram o estado “1”.

Caráter 98. Ângulo da porção posterior do processo ascendente do pré-maxilar

0 – menor que 90°;

1 – maior que 90°.

Os terminais examinados apresentaram uma diferença significante na angulação na margem posterior do processo ascendente do pré-maxilar. Das espécies de *Deuterodon*, nominais ou não, apenas *D. rosae* e *D. singularis* apresentaram o estado “0”.

Caráter 99. Posição do pré-maxilar em relação ao mesetmóide

(Moreira, 2007: 5, modificado)

0 – ventral;

1 – dorsal;

2 – lateral.

O pré-maxilar encontra-se ligado anteriormente por tecido conjuntivo ao mesetmóide. Moreira (2007) descreveu o caráter com apenas dois estados, sendo o estado mais derivado denominado de “dorsal ou lateral”. Contudo, na presente análise preferi adotar um terceiro estado, separando assim o segundo estado estabelecido pelo autor acima citado. Acredito que, há uma diferença

evidente sustentando a modificação do caráter. Na presente análise, nenhum dos táxons analisados apresentou o estado “0”. As espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “1”.

Caráter 100. Morfologia dos dentes da fileira interna do Pré-maxilar

0 – cúspides do mesmo tamanho e dentes mais comprimidos;

1 – cúspides medianas maiores e dentes mais robustos.

Inaplicável.

A morfologia dos dentes Characiformes é bastante variável. Eigenmann (1917-1927) baseou seu sistema de classificação dos gêneros de caracídeos, basicamente na morfologia dentária. Zanata (1997), na descrição do gênero *Jupiaba* observou que os dentes dentro do pré-maxilar possuíam uma diferença morfológica dentre as espécies do gênero, Mais tarde, Netto-Ferreira *et al*., (2009), apresentaram uma chave de identificação para as espécies de *Jupiaba*, que a diagnose entre dois grupos distintos de *Jupiaba* é a morfologia dos dentes do pré-maxilar e do dentário; além de espécies de o gênero *Jupiaba* terem sido originalmente descritas em *Deuterodon*. Charcanski (2006) descreveu, com muitos detalhes, a morfologia dos dentes do pré-maxilar e dentário de alguns representantes de Characidae, entre eles *Deuterodon stigmaturus*. Assim, resolvi adicionar o caráter a minha análise, pois acredito que a morfologia dentária pode contribuir para a elucidação das relações do gênero.

E ainda, segundo Weitzman & Malabarba (1998), a forma e certos tipos de arranjos ou posições dos dentes, especialmente no pré-maxilar, tem-se demonstrado eficiente nas análises filogenéticas de Characidae.

Das espécies de *Deuterodon* examinadas, nominais ou não, apenas *D. longirostris* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "0". Em alguns táxons foram impossível estabelecer tal critério de codificação devido a morfologia dos dentes, tais como: *Gnathocharax steindachnerii* e *Salminus hilarii*.

Caráter 101. Séries de dentes do pré-maxilar

(Lucena, 1993: 38 e 39, modificado; Buckup, 1998: 32, modificado; Oyakawa, 1998: 60 modificado; Zanata, 2000: 42; Zanata & Vari, 2005: 57; Netto-Ferreira, 2006: 83; Moreira, 2007; 6 e; Ferreira, 2007: 36)

0 – uma série;

1 – duas séries;

2 – três séries.

Weitzman & Malabarba (1998) comentam que a forma e o número de dentes têm sido utilizados para a definição de grupos de espécies (como mencionado no caráter anterior), bem como para definição de subfamílias e a diagnose de diferentes espécies. Dessa maneira, os mesmos autores, ainda, continuam dizendo que, apesar do uso prioritário de fileiras de dentes nos pré-maxilares e às vezes nos dentários serem utilizados para o diagnostico de famílias, subfamílias e gêneros, seu uso ainda permanece reconhecendo uma natureza parafilética para os gêneros de caracídeos. Contudo Weitzman &

Malabarba (1998) acreditam que, apesar desses problemas notórios, esse tipo de caráter não deva ser excluído das análises filogenéticas, mas sim corroborado com o acréscimo de outros, que auxiliem na elucidação das relações filogenéticas.

Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "1", ou seja, duas séries de dentes no pré-maxilar.

Caráter 102. Número de dentes na fileira interna do pré-maxilar

(Benine, 2004: 29 modificado; Zanata & Vari, 2005: 61 modificado e Ferreira, 2007: 37, modificado)

Minimamente conectado

0 – três dentes;

1 – quatro dentes;

2 – cinco dentes;

3 – oito dentes;

4 – nove dentes

Inaplicável.

Malabarba & Weitzman (2003) comentam que o número de dentes na fileira interna do pré-maxilar tem sido utilizado desde os tempos de Eigenmann para diagnosticar muitos gêneros de Characidae. A criação do **Clado A**, diagnosticado pela posse de quatro dentes na série interna e oito raios ramificados na nadadeira dorsal, coloca *Deuterodon* fora dos limites do

denominado Clado A. Na presente análise, os representantes de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* apresentaram, na sua maioria, cinco dentes na fileira interna do pré-maxilar, exceto por "*Deuterodon*" *pedri* que apresentou o estado "1".

Caráter 103. Diferença de tamanho dos dentes da fileira externa do pré-maxilar

(Ferreira, 2007: 38, modificado)

Minimamente conectado

0 – dentes da fileira externa menores do que os dentes da fileira interna;

1 – dentes da fileira externa maiores do que os dentes da fileira interna;

Inaplicável.

Ferreira (2007) observou que o tamanho dos dentes das fileiras interna e externa são variáveis. Segundo a mesma autora, em sua Tese de Doutoramento, todas as espécies do gênero *Knodus*, principal alvo de sua filogenia, apresentaram o estado "0". Em minha análise, todos os táxons examinados apresentaram os dentes da fileira externa menores do que os dentes da fileira interna.

Caráter 104. Forma dos dentes da série interna do pré-maxilar

(Ferreira, 2007: 41, modificado)

0 – base dos dentes menores do que as coroas;

1 – bases e coroas do mesmo tamanho;

2 – bases dos dentes maiores que as coroas.

Adotei outro modo de codificar esse caráter criado por Ferreira (2007). Adicionalmente aos estados estabelecidos pela autora, o estado “2” foi criado pela necessidade de polarizar os dentes de alguns caracídeos analisados no presente estudo. Todas as espécies do gênero *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena apresentaram o estado “0”. “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* foram codificadas como apresentando o estado “1”. *Gnathocharax steindachnerii*, *Hollandichthys multifasciatus*, *Oligosarcus pintoi*, *Probolodus heterostomus* e *Salminus hilarii* apresentaram o estado “2”.

Caráter 105. Número de dentes na série externa do pré-maxilar

(Zanata e Vari, 2005: 59, Moreira, 2007, modificado)

0 – dois ou um;

1 – três

2 – quatro;

3 – cinco;

4 – seis ou mais.

Inaplicável

Zanata & Vari (2005) observaram uma variação no número de dentes da fileira externa do pré-maxilar dentro da família Alestidae. No gênero *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae*, o

número de dentes mostrou-se bastante invariável, apresentando o estado “1”, exceto por “*Deuterodon*” *pedri* que apresentou o estado “0”.

Caráter 106. Forma da maxila

(Bertaco, 2003: 1, modificado; Quevedo, 2006: 1)

0 – porção posterior mais estreita que a porção mediana;

1 – porção posterior mais larga que a porção mediana;

2 – porção posterior da mesma largura que a porção mediana.

O estado “1” ocorreu em todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri*. No grupo externo, o estado “0” ocorreu em *Brycon pesu* e *Bryconops alburnoides*. O estado “2” ocorreu apenas em *Bryconamericus exodon*, *Gymnocorymbus ternetzi* e *Jupiaba poranga*.

Caráter 107. Margem ventral da porção com dentes do maxilar em relação à sua margem dorsal

(Lucena & Lucena, 2002:1)

Minimamente conectado

0 – margem ventral divergindo em sentido anterior da dorsal e com a margem anterior mais larga que a posterior (Fig. 5A);

1 – margem ventral não divergindo em sentido anterior e com às margens ventral e dorsal paralelas (Fig. 5B).

As sete espécies válidas em *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) compartilharam o estado “0”. Contudo, observou-se que isso pode não ser exclusivo do gênero, pois alguns dos táxons analisados, tais como *Aphyocharax pusillus* e *Bryconops alburnoides* apresentaram a mesma condição. “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “1”. O restante do grupo externo analisado apresentou o estado “1”.

Caráter 108. Forma da margem ventral do maxilar com dentes

(Lucena & Lucena, 2002:1)

Minimamente conectado

0 – margem da porção com dentes reta, sem arquear em direção à margem ventral do pré-maxilar (Fig. 5B).

1 – margem da porção com dentes arqueando-se em direção á margem ventral do pré-maxilar, formando um eixo contínuo (Fig. 5A);

A segunda sinapomorfia descrita por Lucena & Lucena (2002) para as sete espécies válidas do gênero *Deuterodon* parece ser realmente apomórfica como estabelecida pelos autores. Contudo, ainda, segundo os autores essa condição é muito variável dentro do gênero. Em nossa análise, as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) apresentaram o estado “1”. Os demais táxons analisados apresentaram o estado “0”, exceto por *Hollandichthys multifasciatus* apresentou a mesma condição de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002), indicando uma possível homoplasia.

Caráter 109. Comprimento da região edêntula do osso maxilar

(Lucena & Lucena, 2002:1)

0 – curto (comprimento no máximo, duas vezes a da região com dentes) (Fig. 5A);

1 – longa (comprimento, no mínimo, três vezes o da região com dentes) (Fig. 5B).

O comprimento da região edêntula do osso maxilar curto, no máximo, duas vezes a região com dentes apareceu nas sete espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002). Essa condição também foi observada em outros táxons, tais como: *Glandulocauda melanogenys*, *Gnathocharax steindachnerii*, *Jupiaba poranga*, Oligosarcus pintoi, *Probolodus heterostomus* entre outros. O estado "1" foi observado em 06 táxons do grupo externo mais as duas espécies, "*Deuterodon*" parahybae e "*Deuterodon*" pedri em *incertae sedis*.

Caráter 110. Concavidade da região posterior da maxila

0 – sem nenhuma concavidade na margem ventral da maxila (Fig. 5B);

1 – leve concavidade na margem ventral posterior lobada da maxila (Fig. 5A).

Uma suave concavidade na margem ventral posterior do osso maxilar foi observada nas espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002). Esse caráter não parece ser exclusivo, todavia não foi encontrada nas espécies

nominais do gênero, “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri,* ditas como *incertae sedis* em Characidae.

Caráter 111. Dentição do maxilar

(Lucena, 1993: 44, modificado; Zanata, 2000: 52 e 53 fusionados; Zanata & Vari, 2005: 78, modificado; Netto-Ferreira, 2006: 92 e 93 modificado; Moreira, 2002; 6, modificado e Moreira, 2007: 28, modificado)

0 – ausente;

1 – presente.

O osso maxilar é localizado póstero-lateralmente ao processo lateral do mesetmóide, não articulando-se com o mesetmóide (Fink & Fink, 1981). Em Characiformes a dentição na maxila pode ter surgido várias vezes independentemente ao longo do tempo (Buckup, 1993) e ainda pode variar muito, sendo um grande problema na otimização dos caracteres em Ostariophysi (Grande & De Pinna, 1998).

Apenas *Gymnocorymbus ternetzi* não apresentou dentes no osso maxilar.

Caráter 112. Dentes do maxilar

(Lucena, 1993: 46, modificado; Moreira, 2002: 7, modificado)

Minimamente conectado

0 – cônicos;

1 – tricuspidados;

2 – multicuspidados.

Inaplicável

Lucena (1993), na primeira análise filogenética feita para a família Characidae, denominou esse caráter como ambíguo para os Lebiasinidae. Moreira (2002), em sua Dissertação de Mestrado, discute que segundo Roberts (1967) a dentição multicúspide aparenta ser de origem composta, formada por vários dentes cônicos independentes que se unem pela base óssea ao longo da ontogenia. Nesse cenário, a cúspide central maior em dentes multicúspides e tricúspides poderia ser homóloga a um dente cônico (Buckup, 1998). Na presente análise todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram dentes multicúspides.

Caráter 113. Número de dentes no maxilar em adultos

(Weitzman & Menezes, 1998: 42, modificado; Vari & Harold, 2001: 7, modificado; Bertaco, 2008: 8, modificado)

0 – um a quatro;

1 – cinco a sete;

2 – oito ou mais;

Weitzman & Menezes (1998) estabeleceram três estados para o caráter número de dentes maxilares em Characidae e a subfamília Glandulocaudinae:

quatro dentes (estado “0”); cinco a sete dentes (estado “1”) e 18 a 30 dentes (estado “2”). Contudo, Bertaco (2008), em sua Tese de Doutoramento, discute o fato de que, fora desses grupos citados, a variação do número de dentes excede o número total de sete dentes no maxilar. No presente trabalho, como por terem sido incluídos representantes de outras subfamílias de Characidae, tais como Bryconinae, Characinae e Tetragonopterinae, preferi adotar os estados como expostos acima. Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “0”.

Caráter 114. Número de cúspides no primeiro dente do osso maxilar

(Buhrnheim & Malabarba, 2006: 173; Bertaco, 2008: 9)

0 – tricuspidado;

1 – pentacuspidado;

2 – multicuspidado;

3 – cônico.

Entre os representantes específicos do gênero *Deuterodon*, as espécies *sensu* Lucena & Lucena (2002) observou-se o estado ”2”. “*Deuterodon*” *pedri* apresentou o primeiro dente do maxilar com o estado “1” e “*Deuterodon*” *parahybae* apresentou o estado “0”.

Caráter 115. Tamanho das cúspides do dentes do osso maxilar

(Ferreira, 2007: 49)

0 – dentes cônicos;

1 – cúspides de tamanho semelhantes;

2 – cúspide mediana maior que as demais;

Ferreira (2007) afirma que o estado “0” é sinapomórfico para os seus clados 15 e 16 e o estado “1” é sinapomórfico para os seus clados 20 e 24, de sua filogenia para do gênero *Knodus*. Seu clado 15 contém *Gymnocorymbus ternetzi* e *Poptela longipinnis*, sendo primeiro faz parte do presente estudo, muito embora não tenha apresentado dentes sobre o osso maxilar em meu estudo. Todavia, Benine (2000) observou que existe uma variação individual de 0 a 2 dentes no osso maxilar. *Probolodus heterostomus* apresentou o estado “0”, diferentemente daquele estado codificado por Ferreira (2007). *Deuterodon longirostris*, “*Deuterodon*” *pedri*, *D. rosae* e *D. supparis* apresentaram o estado “2”. Nas demais espécies do gênero, observei o estado “1”.

Caráter 116. Comprimento da maxila em relação a cartilagem de Meckel (Mirande, 2009: 100)

0 – maxila alcançando a porção posterior da cartilagem de Meckel (Fig. 20A);

1 – maxila não alcançando a porção posterior da cartilagem de Meckel (Fig. 20B).

Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “0”. Em

Jupiaba poranga, *Moenkhausia xinguensis*, *Gnathocharax steindachnerii* e *Aphyocharax pusillus* observei o estado “1”.

Caráter 117. Comprimento do processo anterior do osso maxilar em relação ao processo posterior

(Ferreira, 2007: 45)

0 – processo posterior do mesmo tamanho ou um pouco maior que o processo anterior;

1 – processo posterior tendo duas vezes ou mais o tamanho do processo anterior;

2 – processo posterior menor que o processo anterior.

Segundo Ferreira (2007), as regiões anterior e posterior do osso maxilar são desprovidas de dentição. Ainda segundo a autora, a região anterior pode apresentar-se desenvolvida ou não; quando desenvolvida pode ter um ponto de contato com o processo ascendente do pré-maxilar. As espécies do gênero *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* , em sua maioria, apresentaram o estado “0”, exceto por “*Deuterodon*” *pedri*, que apresentou o estado “1”.

Caráter 118. Forma do osso nasal

(Toledo-Piza, 2007: 10; Ferreira, 2007; 7 modificado; Bertaco, 2008: 28, modificado)

0 – tubular, sem expansões lamelares;

1 – tubular, com expansões lamelares laterais;

2 – tubular, com lamelas bem desenvolvidas ventral e/ou dorsalmente.

Roberts (1969) afirma que na maioria dos caracóides, tais como *Agoniates*, *Acestrorhynchus* e *Brycon*, o osso nasal é representado apenas por um canal confinado na porção nasal do canal lateral cefálico. Porém, em alguns casos, como em *Salminus* e *Alestes*, ocorre uma grande lamela óssea em que o osso nasal é reduzido a um simples canal ósseo. Na minha análise, "*Deuterodon*" *pedri*, mesmo que nominal e em *incertae sedis*, foi a única espécie do gênero foco dessa filogenia que apresentou o estado "1". As demais espécies do gênero, ou seja *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* apresentaram o estado "2". O estado "0" foi observado em *Bryconamericus exodon*, *Bryconops alburnoides*, *Glandulocauda melanogenys*, *Gnathocharax steindachnerii*, *Gymnocorymbus ternetzi*, *Jupiaba poranga* e *Moenkhausia xinguensis*.

Caráter 119. Forma do osso nasal

0 – formando um arco, levemente côncavo em vista lateral;

1 – formando um arco, côncavo em vista lateral;

2 – plano em vista lateral.

Apesar de osso nasal ser uma estrutura semi oca, e em alguns caracóides apresentar lamelas laterais, ventrais ou dorsais, Sua morfologia

geral pode assumir três estados. Estado “0” arqueando-se, formando um arco suavemente côncavo; estado “1”, arqueando-se, formando um arco côncavo e; estado “2”, sem arquear-se, totalmente reto em vista lateral.

“*Deuterodon*” *pedri* e “*Deuterodon*” *parahybae*, espécies nominais no gênero e *D. supparis sensu* Lucena & Lucena (2002) apresentaram o estado “1”. As demais espécies do gênero *sensu* Lucena & Lucena (2002) apresentaram o estado “0”.

Caráter 120. Sínfise dos dentários

(Zanata & Vari, 2005: 82 modificado; Ferreira, 2007: 50)

0 – formada por três interdigitações;

1 – formada por quatro interdigitações;

2 – formada por cinco interdigitações;

3 – formada por seis interdigitações;

4 – formada por sete interdigitações.

Segundo Zanata & Vari (2005), em muitos Characiformes os dentários contralaterais são unidos por uma sínfise, onde estão localizados interdigitações, envolvidas no processo de movimentação lateral mandibular. Ausência dessas interdigitações é relatada pelos autores em algumas famílias de Characiformes, tais como Prochilodontidae (ver Castro & Vari, 2004: figs. 12 e 15), Chilodontidae, Anostomidae e alguns Characiformes derivados, sendo tal ausência vista como plesiomórfica.

O gênero *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) apresentou o estado “1”. “*Deuterodon*” *pedri* e “*Deuterodon*” *parahybae* apresentaram o estado “0”. *Probolodus heterostomus* apresentou o estado “2” e em *Moenkhausia xinguensis* apresentou o estado “4”.

Caráter 121. Tamanho relativo das porções anterior (com dentes) e posterior (sem dentes) do dentário

(Moreira, 2002: 11 modificado; Ferreira, 2007: 51, modificado)

0 – região anterior mais longa que a posterior;

1 – região anterior aproximadamente do mesmo tamanho que a posterior;

2 – região anterior mais curta que a posterior.

Segundo Moreira (2002) a ausência ou presença de dentes sobre a extensão da região dorsal do osso dentário é muito variável em Characiformes. Na minha análise optei por adicionar um estado “região anterior mais curta que a posterior” à codificação de Moreira (2002). A condição plesiomórfica (estado “0”) ocorreu nas espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002), em exceção as espécies nominais no gênero “*Deuterodon*” *pedri* e “*Deuterodon*” *parahybae* que apresentaram o estado “1”. O estado “2” ocorreu em *Bryconops alburnoides*, *Phenacogaster tegatus* e *Gymnocorymbus ternetzi*. Este último apresentou condição diferente daquela codificada por Ferreira (2007).

Caráter 122. Quatro dentes anteriores do dentário

(Malabarba, 1998: 56 modificado; Moreira, 2002: 13 modificado; Ferreira, 2007: 52)

0 – com bases do mesmo tamanho que as coroas;

1 – com bases mais estreitas que as coroas;

2 – com bases maiores que as coroas.

Segui a proposta feita por Ferreira (2007), diferentemente daquela hipotetizada por Moreira (2002), que analisou apenas os dois dentes mais medianos do dentário. A morfologia dos quatro primeiros dentes geralmente é muito similar, por isso optei por seguir Ferreira (2007). "*Deuterodon*" *pedri*, "*Deuterodon*" *parahybae* e *D*, *singularis* apresentaram o estado "0", as demais espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) possuem os 04 primeiros dentes do dentário com a base mais estreita que a coroa (estado "1").

Caráter 123. Forma das cúspides dos quatros dentes anteriores do dentário

(Ferreira, 2007: 54)

0 – dentes cônicos;

1 – cúspides de tamanho semelhantes;

2 – cúspide mediana maior que as demais.

Exceto *Gnathocharax steindachnerii* e *Phenacogaster tegatus* (estado "0"), os demais táxons examinados nessa filogenia apresentaram o estado "2".

Caráter 124. Forma de implantação dos quatros dentes anteriores no dentário, em vista lateral

(Ferreira, 2007: 56)

0 – elíptica;

1 – arredondada;

2 – reta.

Ferreira (2007) estabeleceu três estados para a implantação dos dentes no dentário. Em nossa análise, todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "0". *Glandulocauda melanogenys* apresentou-se polimórfico (estados "0" e "2").

Caráter 125. Número de dentes grandes no dentário em adultos

(Bertaco, 2008: 18)

0 – 4 a 5;

1 – 3;

2 – 2;

3 – quase todos os dentes do mesmo tamanho.

As espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram "quatro ou cinco" dentes (observações pessoais) do dentário com aproximadamente o mesmo tamanho.

Caráter 126. Disposição dos dentes do dentário

(Zanata & Vari, 2005: 85; Bertaco, 2008: 21)

0 – dentes divididos em dois grupos, dentes maiores anteriormente e pequenos posteriormente;

1 – todos os dentes do mesmo tamanho.

Os dentes do dentário podem decrescer de duas maneiras: (1) dentes do dentário decrescendo gradualmente em sentido ântero-posterior e, (2) dentes do dentário decrescendo abruptamente em sentido ântero-posterior (Zanata & Vari, 2005). Dessa maneira, podem ser dividido nos dois estados acima. No presente estudo, todas as espécies apresentaram o estado "0".

Caráter 127. Morfologia dos dentes do dentário em relação ao seu tamanho

(Zanata, 1997)

0 – dentes do dentário decrescendo gradualmente da porção anterior para a posterior (Fig. 14);

1 – dentes do dentário decrescendo abruptamente da porção anterior para a posterior (Fig. 16).

Como dito anteriormente, no caráter acima, existem duas formulas de disposição dos dentes sobre o dentário considerando o decréscimo de tamanho dos mesmos. Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "0".

3.5. Aparelho branquial

Caráter 128. Porção anterior do uro-hial

(Zanata, 2000: 106; Moreira, 2002: 53; Netto-Ferreira, 2006: 151 modificado; Moreira, 2007: 196)

0 – bifurcada (Fig. 24B);

1 – com forame;

2 – lisa.

Segundo Weitzman (1962), em sua descrição osteológica de *Brycon meeki*, o uro-hial apresenta-se claramente alongado, sendo em forma de "Y" invertido, ou seja, bifurcado anteriormente. Zanata (2000) observou, em sua análise do gênero *Brycon*, três formas possíveis para a porção anterior do uro-hial, mas não as transformou formalmente em um caráter. Apenas Moreira

(2002) estabeleceu formalmente a observação feita pela autora em um caráter formal.

Em nossa análise, a maioria dos representantes genéricos de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* apresentou o estado "0", exceto por "*Deuterodon*" *pedri*, onde foi observado o estado "2". Nenhum táxon analisado do grupo externo apresentou o estado "1".

Caráter 129. Asas laterais do uro-hial

(Zanata, 2000: 74; Zanata & Vari, 2005: 113; Netto-Ferreira, 2006: 152; Moreira, 2007: 197)

0 – ausentes ou pequenas;

1 – grandes (Fig. 24B).

Zanata (2000) codificou para alguns táxons dos analisados em seu trabalho, tais como: *Charax*, *Hemibrycon*, *Agoniates* e os tetragonopteríneos, a ausência ou a redução de abas laterais do uro-hial. Zanata & Vari (2005) observaram as abas laterais do uro-hial reduzidas em *Charax*, *Astyanax* e *Tetragonopterus*. No presente estudo, utilizei representantes genéricos desses dois últimos táxons, observando a mesma condição relatada por Zanata & Vari (2005)..

Lima (2006) apresentou cinco estado possíveis para esse caráter em sua análise do gênero *Salminus*, discutindo ainda a falta de informações relevantes sobre a conformação morfológica do uro-hial, possivelmente devido à sua grande variabilidade. Entretanto, optei pela codificação feita por Zanata & Vari (2005) e Moreira (2007).

As espécies do grupo interno examinadas apresentaram o estado “1”.

Caráter 130. Superfície ventral do osso uro-hial

(Lima, 2006: 41 modificado; Moreira, 2007: 199 modificado)

0 – côncavo;

1 – plano.

A superfície ventral do uro-hial nos táxons analisados no presente estudo apresentou duas possíveis condições. A maioria das espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* apresentou o estado “0”. As exceções dentro do gênero delimitado pelas sinapomorfias de Lucena & Lucena (2002) foram *D. rosae*, *D. singularis* e *D. stigmaturus* que apresentaram o estado “1”.

Caráter 131. Forma do basi-hial

(Benine, 2004: 54; Ferreira, 2007: 82)

0 – margem anterior não muito mais larga do que a posterior (Fig. 22);

1 – basi-hial expandido anteriormente (Fig. 23).

Roberts (1969) afirma que o basi-hial em muitos dos Characiformes é um osso alongado e estreito. O mesmo autor observou em *Hoplias* que a margem anterior é expandida, formando uma lamela óssea. Contudo, Benine

(2004) e Ferreira (2007) observaram a mesma expansão da margem anterior, porém sem lamela óssea.

Das espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002), *D*, *rosae* apresentou o estado “0”. Esse mesmo estado foi observado na espécie nominal “*Deuterodon*” *parahybae*. As demais espécies do gênero *sensu estrito* Lucena & Lucena + “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “1”.

Caráter 132. Comprimento do basi-hial

(Oyakawa, 1998: 50; Netto-Ferreira, 2006: 140; Moreira, 2007: 184 modificado)

(Minimamente conectado)

0 – curto;

1 – longo.

Hollandichthys multifasciatus apresentou o estado “0”. Os demais táxons apresentaram o estado “1”.

Caráter 133. Contato entre o primeiro e segundo brasi-branquais

(Mirande, 2009: 183)

0 – ausente;

1 – presente, na lamela dorsal.

O contato entre os dois primeiros basi-branquiais na porção dorsal foi observado por Mirande (2009) em alguns caracídeos examinados. Na presente

análise apenas *Astyanax fasciatus*, *Moenkhausia xinguensis* e *Salminus hilarii* apresentaram o estado “1”.

Caráter 134. Quarto basi-branquial

(Lucena, 1993: 74; Zanata, 2000: 78; Vari & Harold, 2001; 32 modificado; Moreira, 2002: 56; Benine, 2004: 53; Ferreira, 2007: 80; Mirande, 2009: 186 modificado)

0 – totalmente cartilaginoso (Fig. 22);

1 – com algumas ossificações (Fig. 23).

Segundo Vari & Harold (2001) o quarto basi-branquial localiza-se imediatamente após o totalmente ossificado terceiro basi-branquial e sua ossificação é muito variável. Na presente análise, preferimos codificar as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) e as nominais no gênero com a condição “1”. Por entender que, as espécies apresentaram praticamente toda a extensão do basi-branquial não ossificada, em detrimento de táxons como, *Hollandichthys multifasciatus* e *Moenkhausia xinguensis* que apresentaram o estado “0”, por exemplo.

Caráter 135. Faringobranquial 2

(Lucena, 1993: 72; Netto-Ferreira, 2006: 155; Moreira, 2007: 207)

0 – com dentes;

1 – sem dentes.

Todos os táxons examinados não apresentaram dentes sobre o segundo faringo-branquial (estado “1”). De acordo com Roberts (1969), pelo menos em caracóides e ciprinídeos a presença de dentes sobre o faringo-branquial é a provável condição plesiomórfica desses grupos de Ostariophysi.

Caráter 136. Forâme no osso cerato-hial anterior

(Castro, 1984: 98; Buckup, 1998: 25 modificado; Zanata, 2000: 71; Benine, 2004: 50; Zanata & Vari, 2005: 111)

0 – ausente (Fig. 21B);

1 – presente (Fig. 21A).

Castro (1984) observou nos táxons da família Characidae uma abertura do canal sensorial na porção dorsal do cerato-hial anterior, semelhante a aquela encontrada em Beryciformes “Beryciform foramen” (McAllister (1968). Segundo Zanata & Vari (2005) essa abertura é o limite anterior de um canal que continua posteriormente como uma passagem para o cerato-hial posterior onde existe uma abertura proeminente. No presente estudo, *Brycon pesu*, *Bryconops alburnoides*, *Gnathocharax steindachnerii* e *Salminus hilarii* não apresentaram o forame na porção dorsal, apesar de apresentar o canal sensorial em toda a extensão do osso.

Caráter 137. Abertura do canal do cerato-hial anterior

(Zanata, 2000:71; Moreira, 2007: 189)

0 – na porção anterior do cerato-hial;

1 – na porção póstero-dorsal do cerato-hial.

As espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "1".

Caráter 138. Número de raios branquiostégios (Fig. 21)

(Lucena, 1993: 70; Vari, 1995: 61; Buckup, 1998: 30; Oyakawa, 1998: 48; Zanata & Vari, 2005: 112; Lima, 2006: 39; Mirande, 2009: 212 e 213)

0 – três;

1 – quatro ou cinco.

Roberts (1969) afirma que a redução do número de raios branquiostégios é uma tendência geral na evolução de caracóides. McAllister (1968) afirma que a condição plesiomórfica provavelmente é um número alto de raios.

No presente estudo, a maioria dos caracídeos apresentou quatro raios branquiostégios, que segundo Roberts (1969) é a condição mais comum dentro da família Characidae. Apenas *Tetragonopterus chalceus* apresentou cinco raios branquiostégios.

Caráter 139. Forma da inserção dos raios branquiostégios 1 e 2 no cerato-hial anterior

0 – sem uma projeção;

1 – com uma projeção.

A inserção dos dois primeiros raios branquiostégios sobre o cerato-hial anterior assumiu duas condições nos táxons examinados. O estado “0”, onde a extremidade anterior não afila-se e, o estado “1”, com a extremidade anterior afilando e projetando-se sobre o osso.

3.6. Nadadeira peitoral e estruturas associadas

Segundo Roberts (1969), a maioria dos caracóides possui a cintura peitoral formada pelos seguintes ossos: escapular, pós-temporal, suplacleitro, cleitro, pós-cleitros 1, 2 e 3, mesocoracóide, escapula e, coracóide.

Caráter 140. Número de raios na nadadeira peitoral

(Bertaco, 2008: 72)

0 – 12 a 16;

1 – 10 a 11.

O número de raios da nadadeira peitoral é variável em Characiformes. Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena e as nominais no gênero apresentaram o estado “0”, ou seja possuem entre 12 a 16 raios na nadadeira peitoral.

Caráter 141. Número raios indivisos da peitoral (Fig. 25)

(Buckup, 1998: 61; Campanario, 2002: 68; Netto-Ferreira, 2006: 180)

0 – apenas um;

1 – dois ou mais.

Todos os táxons examinados no presente estudo apresentaram o estado "0".

Caráter 142. Disposição dos raios da peitoral

(Moreira, 2007: 246)

0 – dispostos em arco suave;

1 – dispostos em linha reta.

A margem distal da nadadeira peitoral pode assumir dois estados. Todas as espécies do gênero *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena e as nominais no gênero apresentaram o estado "0". Apenas *Moenkhausia xinguensis* apresentou o estado "1".

Caráter 143. Forma da disposição dos raios da peitoral

0 – formando um arco convexo;

1 – formando um arco côncavo.

Como dito no caráter anterior, a conformação em arco suave da margem da nadadeira peitoral pode ser uma condição sinapomórfica para muitos caracídeos analisados aqui. Esse arco suave pode ser côncavo ou convexo. *D. longirostris* e *D. supparis* apresentaram o estado “1”.

Caráter 144. Forma da margem póstero-inferior do cleitro

(Lucena, 1993: 88; Buckup, 1998: 57 modificado; Moreira, 2002: 65 modificado; Benine, 2004: 68 modificado; Ferreira, 2007: 83 modificado)

Minimamente conectado

0 – margem póstero-inferior sinuosa;

1 – margem póstero-inferior côncava;

2 – margem póstero-inferior marcadamente côncava, formando uma projeção distinta na região.

Segundo Roberts (1969), o cleitro é um osso que se conecta ao centro do occipital por um ligamento muito forte. Em Siluriformes, esse ligamento é geralmente ósseo; todavia, em caracóides esse ligamento nunca é ossificado. Segundo Weitzman (1962), o cleitro é um osso bastante desenvolvido, com a porção látero-posterior exposta e situada atrás do subopérculo e do opérculo.

Preferi adicionar mais um estado ao caráter, pois acredito que a condição definida por Ferreira (2007) como sendo “margem póstero-inferior sinuosa ou levemente côncava” pode vir a revelar um terceiro estado, auxiliando na compreensão da diversidade de formas desse osso em Characidae. No meu estudo, todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena &

Lucena (2002) apresentaram o estado “1”. *Aphyocharax pusillus* e *Bryconamericus exodon* apresentaram o estado “2”.

Caráter 145. Prolongamento ântero-dorsal do cleitro

0 – não formando um prolongamento bem distinto;

1 – formando um prolongamento bem distinto.

Todas as espécies do gênero *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “1”. Apenas *Aphyocharax pusillus*, *Bryconops alburnoides*, *Gnathocharax steindachnerii*, *Phenacogaster tegatus* e *Salminus hilarii* apresentaram o estado “0”.

Caráter 146. Pós-cleitro 1

(Moreira, 2002; 59; Ferreira, 2007: 84)

0 – do mesmo tamanho ou maior que uma escama;

1 – menor que uma escama.

Segundo Weitzman (1962), existem três pós-cleitros. Na margem superior do cleitro existem dois deles, achatados e pressionados contra a superfície mediana. O mais dorsal ou primeiro, situa-se na junção posterior do cleitro e supracleitro. Segundo Moreira (2002), em Characiformes, o tamanho

do pós cleitro 1 é variável. Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) e as espécies nominais no gênero apresentaram o estado “1”.

Caráter 147. Margem anterior do pós cleitro 1

(Oyakawa, 1998: 87; Netto-Ferreira, 2006: 167; Moreira, 2007: 224)

0 – reta;

1 – com processo anterior.

Oyakawa (1998) afirma que dentre todos os táxons examinados em sua análise, apenas os Erythrinidae apresentaram um processo espiniforme na região superior do pós cleitro 1, sendo tal condição espiniforme sinapomórfica para o grupo. Contudo, Moreira (2007) modificou o caráter utilizado por Oyakawa (1998) de modo a aplicar-se aos demais Characiformes.

Em nosso estudo, o gênero *Deuterodon* se mostrou bastante variável para as duas condições estabelecidas.

Caráter 148. Sobreposição do pós cleitro 3 em relação ao pós cleitro 2

0 – sobrepondo-se mais da metade da altura do pós cleitro 2;

1 – sobrepondo-se até a metade ou menos da metade da altura do pós cleitro 2.

A sobreposição do pós cleitro 3 em relação ao pós cleitro 2 pode assumir duas condições (ver estados acima). Na presente análise, apenas

"*Deuterodon*" *pedri* apresentou o estado "1". As demais espécies do gênero *sensu* Lucena & Lucena (2002) + *Deuterodon parahybae* apresentaram o estado "0".

Caráter 149. Pós cleitro 3

(Benine, 2004: 69; Zanata & Vari, 2005: 135; Ferreira, 2007: 86)

0 – com aba óssea ausente;

1 – com aba óssea presente.

O pós cleitro 3 apresenta-se como um osso espiniforme (Weitzman, 1962). Benine (2004), em sua análise do gênero *Moenkhausia*, observou em alguns dos táxons examinados uma expansão óssea lateral no pós cleitro 3, formando uma aba. *Brycon pesu*, *Bryconops alburnoides*, *Bryconamericus exodon* e *Gnathocharax steindachnerii* apresentaram o estado "0". Os demais táxons examinados apresentaram o estado "1".

Caráter 150. Canal sensorial no pós-temporal

(Oyakawa, 1998: 79; Moreira, 2002: 62 modificado; Moreira, 2007: 231 modificado)

0 – presente, na forma de um orifício (Fig. 27);

1 – presente, na forma de um canal (Fig. 26).

Segundo Oyakawa (1998), um canal látero-sensorial estende-se até a porção mais posterior do corpo, trespassando os ossos extra-escapular, pós-temporal e suplacleitro. Esse canal sobre o pós-temporal, pode assumir a forma de canal aberto ou então de um simples orifício. Na presente análise, todas as espécies de *Deuterodon* apresentaram o estado “1”. *Aphyocharax pusillus*, *Bryconamericus exodon*, *Glandulocauda melanogenys*, *Hollandichthys multifasciatus* e *Phenacogaster tegatus* possuem o estado “0”.

Caráter 151. Canal sensorial do extra-escapular

(Vari, 1983: 67; Moreira, 2007: 234)

0 – com três ramos (Fig. 27);

1 – com quatro ramos (Fig. 25).

O canal do sistema látero-sensorial na porção posterior do pós-temporal comunica-se anteriormente com o canal da extra-escapular. Em Characiformes, o típico sistema látero-sensorial sobre o extra-escapular é tripartido (Vari, 1983).

Duas condições para esse canal sensorial são mencionadas por Moreira (2007), com três ou quatro ramos ascendentes.

Todas as espécies de *Deuterodon* examinadas apresentaram três ramos sobre o extra-escapular (estado “0”).

Caráter 152. Forma do coracóide

Lucena, 1993: 84; Buckup, 1998: 55; Malabarba, 1998: 21; Toledo-Piza, 2000:56; Zanata, 2000: 106; Moreira, 2002: 53; Ferreira, 2007: 87; Moreira, 2007: 235)

0 – não expandido;

1 – expandido ventralmente, de maneira a formar uma quilha.

Segundo Weitzman (1962), cada osso coracóide é um osso largo, achatado, que se contata com o do outro lado pela sua porção ânteromedial.

Apenas *Gnathocharax steindachnerii* apresentou o coracóide expandido ventralmente de maneira a formar uma quilha (estado "1"). Zanata (2000) observou esse estado para os seguintes táxons, *Triportheus*, *Agoniates* e *Lignobrycon* e, segundo a autora, está é uma condição também encontrada em Cynodontinae, Gastelopelecidae, *Gnathocharax*, *Pseudocorynopoma* e *Clupeacharax*. A autora ainda afirma que em *Triportheus* e *Gnathocharax*, a expansão do coracóide ocorre na região posterior da ossificação.

Caráter 153. Forame do coracóide

(Lucena, 1993: 83 e 85 modificados; Lucena e Menezes, 1998: 13 C3; Toledo-Piza, 2000: 57; Netto-Ferreira, 2006: 175 modificado; Moreira, 2007: 242 modificado)

Minimamente conectado

0 – ausente (Fig. 27);

1 – presente (Fig. 26).

Segundo Lucena (1993) o forame coracoidal é o mesmo denominado por Nelson (1949) "*infra-scapular foramen*", por onde atravessa umas das seções da musculatura elevadora da nadadeira peitoral. O forame coracoidal está localizado na região dorsal do coracóide, abaixo ou ligeiramente anterior a área aonde se localiza o mesocoracóide (Lucena & Menezes, 1998).

Em minha análise, nenhuma das espécies de *Deuterodon* não apresentaram o forame coracoidal.

Caráter 154. Tamanho do forame coracoidal

(Lucena, 1993: 83 e 85 modificados; Lucena e Menezes, 1998: 27; Toledo-Piza, 2000: 57; Netto-Ferreira, 2006: 175 modificado; Moreira, 2007: 242 modificado)

0 – pequeno;

1 – grande.

O tamanho do forame coracoidal é variável em Characiformes. *Astyanax fasciatus*, *Bryconops alburnoides*, *Brycon pesu* e *Hollandichthys multifasciatus* apresentaram o forame coracoidal relativamente grande. Em *Gnathocharax steindachnerii*, *Jupiaba poranga*, *Probolodus heterostomus* e *Salminus hilarii* ocorreu o estado "0".

Caráter 155. Porção póstero-ventral do caracóide

(Netto-Ferreira, 2006: 174)

0 – apresentando um distinto processo direcionado posteriormente;

1 – arredondada, sem processo distinto direcionado posteriormente.

Todas as espécies genéricos de *Deuterodon* e nominais examinadas apresentaram o estado “0”.

Caráter 156. Radial proximal 1

(Netto-Ferreira, 2006: 178)

0 – em contato com o coracóide;

1 – sem contato com o coracóide.

Em caracóides, geralmente o primeiro raio da nadadeira peitoral articula-se diretamente com a escapula. Os demais articulam-se, em sua maioria, com os radiais. Os radiais geralmente são quatro proximais e, em menor número, os distais (Roberts, 1969; Weitzman, 1962). Weitzman (1962), comenta sobre a morfologia dos radiais, relatando que o primeiro divide-se em três secções e os demais possuem formas irregulares.

Netto-Feirreira (2006) observou em seu grupo externo a ausência de contato dos radiais proximais com o coracóide em *Acestrorynchus*, *Brycon*, *Ctenoluciidae*, *Erythrinidae*, *Hemiodus* e *Hepsetus*.

No presente estudo, essa condição apresentou-se bastante variável em *Deuterodon*, encontrando-se os dois estados nas espécies do gênero examinadas. "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "1", tais como, *D. iguape*, *D. langei*, *D*, *singularis*, *D. stigmaturus* e *D. supparis*.

3.7. Nadadeira pélvica e estruturas associadas

Caráter 157. Número de raios da nadadeira pélvica

(Lucena, 1993: 95 modificado; Buckup, 1998: 63 modificado; Malabarba, 1998: 14 modificado; Zanata, 2000:108 modificado; Moreira, 2002: 66 modificado; Benine, 2004: 70; Zanata & Vari, 2005: 138 modificado; Moreira, 2007: 254 modificado; Ferreira, 2007: 88)

0 – oito;

1 – sete;

Segundo Zanata & Vari (2005), o número de raios da nadadeira pélvica de Characiformes varia muito. Contudo, a maioria dos táxons da ordem possui oito raios na nadadeira pélvica (Weitzman, 1962; Menezes, 1976).

Cyanocharax, um gênero de Characidae descrito por Malabarba & Weitzman (2003), é diagnosticado pelos autores por possui sete raios na nadadeira pélvica. Esse caráter separa-o de 12 gêneros inclusos no Clado A. No presente estudo, observei que *Hollandichthys multifasciatus* e

Gymnocorymbus ternetzi apresentam a mesma condição encontrada em *Cyanocharax*. Todas as espécies do gênero *Deuterodon*, nominais ou não, apresentaram o estado “0”.

Caráter 158. Osso pélvico

(Fink & Fink, 1981: 102 modificado; Buckup, 1998: 62 modificado; Zanata, 2000: 109 modificado; Zanata & Vari, 2005: 139 modificado; Netto-Ferreira, 2006: 227 modificado; Moreira, 2007: 255 modificado)

0 – triangular;

1 – quase bifurcado, formando uma meia-lua entre as duas pontas.

Em muitos Otophysi, o osso pélvico é bifurcado anteriormente. Em alguns Characiformes, o osso pélvico apresenta-se como um ramo simples anteriormente, exceto, por exemplo, em jovens de *Hepsetus*, que apresentam uma bifurcação (Fink & Fink, 1981).

No presente análise, apenas *Bryconops alburnoides* apresentou o estado “1”. Em todos os demais táxons analisados ocorreu o estado “0”.

Caráter 159. Posição da crista longitudinal dorsal do osso pélvico

(Benine, 2004: 71; Ferreira, 2007: 89)

0 – junto à margem lateral (Fig. 28A);

1 – posicionada mais internamente em relação à margem lateral (Fig. 28B);

2 – posicionada medianamente no osso pélvico (Fig. 28C).

Benine (2004) associa essa crista longitudinal, provavelmente ao suporte do osso para inserções musculares; contudo, o mesmo afirma ainda que Winterbotton (1974) refere-se a tal crista longitudinal dorsal apenas como ponto de inserção do músculo *adductor suppercialis pelvicus*, mas isso em alguns gêneros de Sternopygidae.

Benine (2004), define ainda a crista longitudinal dorsal do osso pélvico e estabelece três estados: estado "0" – crista longitudinal junto a porção mais externa; estado "1", posicionada um pouco mais internamente, ou seja, localizada mais próxima do eixo central do osso pélvico formando uma pequena aba e; estado "2", aproximadamente no eixo central, dividindo o osso em duas abas, aproximadamente do mesmo tamanho.

Todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "0". Apenas *Gymnocorymbus ternetzi* apresentou o estado "2".

Caráter 160. Angulação das porções anteriores dos ossos pélvicos

(Moreira, 2007: 257)

0 – formando um ângulo obtuso;

1 – formando um ângulo agudo.

As porções anteriores do ossos pélvicos podem assumir duas condições segundo Moreira (2007). Uma angulação maior ou igual a 90º (estado "0") foi observado em todas as espécies do gênero *Deuterodon sensu* Lucena &

Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri*. Apenas seis dos 25 táxons terminais examinados apresentaram o estado "1".

Caráter 161. Extremidade anterior do osso pélvico;

(Zanata, 1997, modificado)

0 – extremidade anterior afilada;

1 – extremidade anterior arredondada;

2 – extremidade anterior terminando truncada.

Segundo Zanata (1997), a extremidade anterior do osso pélvico afilada em forma de espinho é diagnostico para o gênero *Jupiaba*. Outras duas condições podem ocorrer nos gêneros de Characidae examinados neste trabalho (ver estados acima).

Em nossa análise, todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "2". Apenas três táxons examinados apresentaram o estado "0". Todavia, a codificação utilizada nessa análise, não leva em consideração o osso pélvico afilado em forma de espinho (sinapomorfia de *Jupiaba*) e sim, a maneira afilada da extremidade anterior do osso pélvico afilada. Acredito que o osso pélvico pode assumir uma forma afilada na sua porção anterior em alguns gêneros e espécies de Characidae, como observado em *Hyphessobrycon monoliger*, por exemplo.

Caráter 162. Forma do processo isquiático

Minimamente conectado

0 – processo isquiático reto em contato com os raios da pélvica;

1 – processo isquiático curvado em contato com os raios da pélvica;

2 – processo isquiático curvado/reto sem contato com os raios da pélvica.

O processo isquiático assumiu três estados diferentes na presente análise. O estado “2” é um estado intermediário entre os estados “0” e “1”. Sua codificação foi necessária, pois as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram a condição intermediária.

Caráter 163. Projeção óssea anterior do processo isquiático

(Bertaco, 2008: 88)

0 – ausente;

1 – presente.

“*Deuterodon*” *parahybae* e *D. stigmaturus* apresentaram o estado “1”.

Caráter 164. Tamanho da esquírola pélvica

(Moreira, 2007: 260)

0 – pequeno (seu comprimento menor que a metade da porção não segmentada do primeiro raio) (Fig. 29);

1 – médio (seu comprimento aproximadamente a metade da porção não segmentada do primeiro raio);

2 – grande (seu comprimento maior que a metade da porção não segmentada do primeiro raio).

O tamanho da esquírola pélvica pode assumir três estados segundo Moreira (2007). A maioria das espécies do gênero *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* examinadas apresentaram o estado "0", exceto por *D. iguape* e *D. rosae* (estado "1"). Apenas *Oligosarcus pintoi* apresentou o estado "2".

3.8. Vértebras, supraneurais e esqueleto de sustentação

Caráter 165. Número de supraneurais

(Moreira, 2002: 76; Benine, 2004: 61 modificado; Lima, 2006: 46 modificado; Moreira, 2007: 340 modificado)

Minimamente conectado

0 – três ou menos;

1 – quatro;

2 – cinco;

3 – seis;

4 – sete;

5 – oito;

6 – dez.

Os supraneurais estão inseridos na musculatura epaxial anterior à nadadeira dorsal (Weitzman, 1962). Benine (2004) havia criado o caráter estabelecendo apenas três estados. Moreira (2007) propôs nove estados para o seu número total e os tratou como diferentes e maximamente conectado. Contudo, Em minha análise observei apenas, seis estados distintos. Como Benine (2004) preferi tratar-los como minimamente conectados, com o intuito de manter as hipóteses de homologia primária.

Em nossa análise as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram-se variáveis quanto a esse caráter, tendo sido observados de quatro a seis supraneurais.

Caráter 166. Posição do primeiro supraneural

(Bertaco, 2003: 91; Zanata & Vari, 2005: 122; Bertaco, 2008: 104)

0 – anterior ao espinho neural da quarta vértebra;

1 – posterior ao espinho neural da quarta vértebra.

Em muitos Characiformes, o primeiro supraneural, de maneira geral, pode localiza-se anterior ou posteriormente ao complexo neural do Aparelho de Weber (Zanata & Vari, 2005). Na minha análise, apenas quatro táxons

apresentaram o estado “0”: *Brycon pesu*, *Bryconops alburnoides*, *Probolodus heterostomus* e *Salminus hilarii*.

Caráter 167. Formato dos supraneurais

(Zanata, 2000: 95; Moreira, 2002: 75; Benine, 2004: 62; Netto-Ferreira, 2006: 219 modificado; Lima, 2006: 44; Moreira, 2007: 338 modificado)

0 – alargados na porção dorsal (Fig. 30A);

1 – aproximadamente da mesma largura em toda a sua extensão (Fig. 30B).

Os supraneurais da maioria dos táxons examinados nesse estudo apresentam-se alargados na sua porção dorsal (estado “0”). Os supraneurais de representantes de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri* assumem uma forma aproximada de losango ou quadrado na sua porção dorsal.

Caráter 168. Vértebras

(Lucena, 1993: 80: Zanata, 2000: 87; Moreira, 2002, 87: Moreira, 2007: 334)

0 – número de vértebras pré-caudais maior que o número de vértebras caudais;

1 – número de vértebras pré-caudais menor ou igual que o número de vértebras caudais.

Segundo Weitzman (1962), vértebras pré-caudais são aquelas que não possuem os espinhos hemais. Segundo Zanata (2000), o número de vértebras pré-caudais é variável nos diversos níveis de classificação em Characiformes. Porém, a relação desse número com o número de vértebras caudais aparentemente possui valor filogenético.

A maioria dos representantes de caracídeos dessa filogenia apresentou o estado “1”. Contudo, *Brycon pesu* e *Salminus hilarii* apresentaram o estado “0”.

Caráter 169. Número total de vértebras

(Vari & Harold, 2001: 56; Benine, 2004: 57; Ferreira, 2007: 100; Bertaco, 2008: 102 modificado)

Minimamente conectado

0 – até 33;

1 – 34 a 38;

2 – mais de 39.

Optei por seguir mesma lógica proposta por Ferreira (2007), pois acredito que nenhum intervalo discreto possa ser proposto para a distribuição das vértebras em Characidae. A maioria do gênero *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *parahybae* e “*Deuterodon*” *pedri*, apresentou o estado “0”, exceto *D. singularis* (estado “1”).

Caráter 170. Número de vértebras antes do primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal (incluindo Aparelho Weber)

(Benine, 2004: 58; Ferreira, 2007: 102; Bertaco, 2008: 103 modificado)

Minimamente conectado

0 – sete;

1 – oito;

2 – nove;

3 – dez;

4 – onze

5 – doze;

6 – treze;

7 – catorze ou mais.

Benine (2004) afirma que o caráter demonstrou-se bastante sólido, pois tal característica parece estar intimamente relacionada ao número total de vértebras. Todavia, nesse mesmo contexto, o autor discute que "o número total de vértebras pode variar de individuo para individuo e, em alguns casos, à relação entre o número total de vértebras e o numero de vértebras a frente do primeiro pterigióforo da dorsal não fica bem clara".

No presente estudo, as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram de 9 a 10 vértebras antes do primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal, estados "2" e "3", respectivamente.

Caráter 171. Número de vértebras intermediárias

(Zanata & Vari, 2005: 121 modificado; Ferreira, 2007: 103)

0 – vértebras intermediárias ausentes;

1 – uma;

2 – duas.

Segundo Zanata & Vari (2005), vértebras de transição ou vértebras intermediarias são aquelas que não possuem o espinho hemal, e sim apenas o canal hemal. Em seu estudo da família Alestidae, os autores estabeleceram dois estados para o caráter: presença de menos que dez vértebras de transição, ou presença de mais que dez vértebras de transição. No presente estudo, corroboramos com a análise efetuada por Ferreira (2007), que observou o máximo de duas vértebras de transição. Todas as espécies do gênero *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri*, apresentaram o estado "1". Nenhum táxon apresentou a condição de vértebras intermediarias ausentes.

Caráter 172. Contato entre as zigapófises neurais

(Zanata, 2000: 92; Moreira, 2002: 86 modificado; Ferreira, 2007: 105)

0 – pós-zigapófise não se articula com a pré-zigapófise da vértebra posterior;

1 – pós-zigapófise articulando-se com a pré-zigapófise da vértebra posterior.

Weitzman (1962) afirma que a pós-zigapófise de uma vértebra não se articula com a pré-zigapófise de outra. Segundo Zanata (2000), em sua análise a condição mais comum nos caracídeos examinados foi as pré e pós-zigapófises serem aproximadamente paralelas. A autora ainda afirma que nesse caso, as zigapófises são semelhantes ou então as pré-zigapófises são maiores que as pós-zigapófises. Na presente análise, a maioria dos táxons examinados não apresentou o contato entre as pré e pós-zigapófises neurais, exceto por *Aphyocharax pusillus*.

Caráter 173. Pré e pós-zigapófises neurais com elaborações

(Ferreira, 2007: 104)

Maximamente conectado

0 – ausentes

1 – presentes

Myxiops Zanata & Akama (2004) difere-se dos demais gêneros de Characidae, principalmente pela posse de elaborações (projeções) sobre as pré-pós-zigapófises. A presença do caráter foi observada em menor grau de elaboração em *Astyanax parahybae*, *A. scabripinnis*, and *Cheirodon interruptus* e também relatada a sua presença, em *Agoniates*, *Bryconops,* e *Serrasalmus* pelos autores.

Nas espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002), esse caráter também foi observado em grau variável. Sendo mais evidente nas

primeiras vértebras pré-caudais. Em *D. langei* e *D. stigmaturus* essa elaborações são mais evidentes.

Caráter 174. Contato entre os espinhos hemais e os raios procurrentes caudais

(Malabarba, 1998: 32; Malabarba & Weitzman, 1999: 09; Bührnheim, 2006: 116 modificado)

0 – terceiro ou quarto espinhos hemais posteriores articulando-se com os raios procurrentes caudais ventrais;

1 – sem articulação entre os espinhos e os raios procurrentes caudais.

A maioria dos táxons examinados apresentaram o estado "0", exceto *Aphyocharax pusillus*, "*Deuterodon*" *parahybae* e *Hollandichthys multifasciatus*.

Caráter 175. Contato entre os espinhos neurais e os raios procurrentes

0 – segundo, terceiro e quarto espinhos neurais posteriores com articulando-se com os raios procurrentes caudais dorsais;

1 – sem nenhuma articulação entre os espinhos neurais e os raios procurrentes caudais dorsais.

No presente trabalho, *Brycon pesu*, *Hollandichthys multifasciatus* e *Moenkhausia xinguensis* apresentaram o estado "1". Os demais táxons apresentaram o estado "0".

Caráter 176. Base dos espinhos hemais posteriores com uma cavidade e/ou perfuração

0 – com uma cavidade e/ou perfuração na origem dos segundo e terceiro espinhos hemais posteriores;
1 – sem cavidade e/ou perfuração na origem dos segundo e terceiro espinhos hemais posteriores.

Os representantes do gênero *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) apresentaram uma cavidade/perfuração na base dos últimos espinhos hemais. Em "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* não ocorreu tal estado.

Caráter 177. Largura da terceira vértebra posterior

0 – terceira vértebra posterior mais achatada lateralmente do que as demais;
1 – terceira vértebra posterior da mesma largura que as demais vértebras.

Nos exemplares de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) foi observado uma expansão horizontal na terceira vértebra posterior. No presente estudo, resolvi estabelecer dois estados para o caráter: terceira vértebra posterior mais achatada que as demais (estado "0") e; terceira vértebra posterior da mesma largura das demais (estado "1").

3.9. Nadadeira dorsal e estruturas associadas (Fig. 31)

Caráter 178. Nadadeira dorsal

(Zanata, 2000: 98, modificado e Netto-Ferreira, 2006: 239, modificado)

0 – base da nadadeira dorsal à frente da vertical que passa pela origem da nadadeira anal (Fig. 33A).

1 – origem da anal com vertical passando em algum ponto da base nadadeira dorsal (Fig. 33B).

2 – base da nadadeira dorsal posterior a vertical que passa pela origem da nadadeira anal (Fig. 33C).

Em Characiformes existe uma ampla diferença entre os táxons quanto à posição da nadadeira dorsal em relação à nadadeira anal. Na sua grande maioria, os membros da ordem possuem a inserção da nadadeira dorsal inserida diretamente acima da vertical que passa na nadadeira pélvica e disposta anteriormente à nadadeira anal (estado “0”; Vari, 1995) (Moreira, 2002). Algumas transformações desse estado plesiomórfico estabelecido por Vari (1995) podem estar relacionados à estratégias de predação, como por exemplo, o inequívoco estado sinapomórfico onde a nadadeira dorsal situa-se posteriormente a nadadeira anal. Na presente análise, a maioria dos táxons analisados apresentou o estado “0”.

Caráter 179. Números de raios ramificados da nadadeira dorsal

(Zanata, 2000: 102; Netto-Ferreira, 2006: 232)

Minimamente conectado

0 – 8 ou menos.

1 – 9.

2 – 10.

3 – mais de 10.

O número de raios ramificados da nadadeira dorsal em Characiformes varia muito pouco. Mais especificamente em Characidae, a variação é menos conservativa, não ultrapassando nove raios ramificados (Malabarba & Weitzman, 2003). O total de raios da nadadeira dorsal (ii+9) estabelece uma "condição primitiva" para os caracídeos. Malabarba & Weitzman (2003) dizem que a condição (ii+8) é uma sinapormorfia para cerca de 20 táxons *incertae sedis* em Characidae e mais algumas espécies das subfamílias Grandulocaudinae e Stervadinae, diagnosticando assim, o denominado Clado A.

Benine (2004) citando Lima & Moreira (2003) diz que "a presença de ii+8 ou ii+10 raios na nadadeira dorsal é muito baixa entre os caracídeos" e continua dizendo "isso talvez indique simples anomalia sem qualquer sinal filogenético". Contudo, Ferreira (2007) concorda com Lima & Moreira (2003), pois dos 88 gêneros de Characidae sem status filogenético definido, a condição mais comum é a posse de (ii+9), porém discorda plenamente da afirmação de Benine (2004), no qual a autora acredita que isso não seja uma anomalia e tão pouco nenhum sinal filogenético.

Caráter 180. Último pterigióforo da nadadeira dorsal

(Lucena, 1993: 100; Buckup, 1998: 64; Zanata, 2000: 101; Zanata & Vari, 2005: 126; Netto-Ferreira, 2006: 236)

0 – sustentando dois raios.

1 – sustentando apenas um raio.

A maioria dos Characiformes analisados neste trabalho possui a condição relatada por Weitzman (1962), na sua descrição osteológica de *Brycon meeki*, o último pterigióforo da nadadeira dorsal sustenta apenas um raio, sendo esta considerada uma condição derivada para Characiformes.

Das sete espécies válidas do gênero *Deuterodon*, apenas *Deuterodon iguape* não apresentou o estado “0”. Netto-Ferreira (2006) observou o “estado 0”, o que o autor denomina de “raio adnato” em alguns alestídeos, tais como *Brycinus* e *Hydrocynus*, além de em *Apareidon*, *Chalceus* e *Cyphocharax*, *Hemiodus* e *Xenocharax*.

Caráter 181. Primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal

(Lucena, 1993: 98; Zanata, 2000: 100; Zanata & Vari, 2005, 126 modificado e Neto-Ferreira, 2006: 235)

0 - sustentando mais de dois raios.

1 - sustentando dois raios.

O estado “0” em Characiformes parece ser plesiomórfico. Contudo, esse caráter, ainda parece ser um pouco indefinido em análises filogenéticas. Das espécies do gênero *Deuterodon*, *D. Iguape* apresentou o estado “0”, o qual segundo Lucena & Lucena (2002) é uma de suas características autapomórficas. O estado “0” está presente também em *Salminus hilarii*, *Astyanax fasciatus* e *Moenkhausia xinguensis*. Os demais táxons analisados apresentaram o estado “1”.

Caráter 182. Número de pterigióforos da nadadeira dorsal

(Lucena, 1993: 97; modificado; Zanata, 2000: 99; modificado; Zanata & Vari, 2005: 125; e Netto-Ferreira, 2006: 233, modificado)

Minimamente conectado

0 - 12 ou mais.

1 – 11.

2 – 10.

3 – 9.

4 – 8 ou menos.

Castro (1984), com base em Géry (1972), afirma que o número de pterigióforos, bem como o número de raios da nadadeira dorsal na ordem Characiformes, é bastante variável. Em seu trabalho, feito a várias décadas atrás, sugere que um estudo mais detalhado e comparativo deveria ser realizado, com fins de compreensão da natureza ampla desses caracteres, em especial o número de pterigióforos. Na presente análise, as espécies do gênero

Deuterodon sensu Lucena & Lucena (2002) + *Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram os estados "2" e "3".

Caráter 183. Peça terminal ou suporte da nadadeira dorsal

(Netto-Ferreira, 2006: 237)

0 – presente.

1 – fusionada ao último raio ou ausente.

O caráter em questão demonstra certa incoerência quanto ao seu estado derivado, pois a peça terminal de suporte da nadadeira dorsal fusionada e bem visível e o seu estado ausente deveriam ser elevados a outros estados de transformação, sendo distintos. Na presente análise, apenas *Astyanax fasciatus* e *Bryconamericus exodon* apresentaram o estado "1". Em ambos os casos, a peça se encontra fusionada ao último raio.

Caráter 184. Porção proximal do primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal

(Moreira, 2007: 283)

0 – simples;

1 – bífida.

Moreira (2007) não apresenta uma discussão sobre o caráter e também não fez qualquer comentário sobre a sua importância filogenética. Na minha análise, os táxons analisados, em sua maioria, apresentaram a condição

considerada como plesiomórfica por Moreira (2007) (estado “0”). A maioria dos táxons analisados apresentou o primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal bífido; ou seja, com uma projeção bifurcada em alguma parte de sua extensão. A presença desse caráter em sua condição “1” parece estar associada, em alguns casos, a animais que possuem altura do corpo maior.

Caráter 185. Pequena ossificação associada com o primeiro radial da nadadeira dorsal

(Zanata & Vari, 2005, 124 modificado e Moreira, 2007: 276)

0 – presente.

1 – ausente.

Em muitos casos existe uma estrutura ossificada pequena e geralmente espiniforme associada ao primeiro raio não ramificado da nadadeira dorsal de Characiformes. Segundo Zanata e Vari (2005) a presença dessa estrutura é comum entre os Characiformes neotropicais e ausente em Alestidae (família africana da ordem). Em meu trabalho, *Aphyocharax pusillus*, *Bryconamericus exodon* e *Bryconops albunoides* apresentaram o estado “1”. No mesmo trabalho Zanata & Vari (2005) ainda consideram a apomorfia (ausência da estrutura) para os táxons representantes de seu grupo-externo *Charax*, *Bryconops*, *Serrasalmus* e *Triportheus*.

Caráter 186. Formato da pequena ossificação associada com o primeiro radial da nadadeira dorsal

0 – extremidade arredondada;

1 – projeção afilada e distinta.

A pequena ossificação que geralmente apresenta-se em forma de espinho e, em alguns táxons analisados foi observada uma extremidade arredondada, não espiniforme - *Astyanax fasciatus*, *Deuterodon iguape*, *Deuterodon longirostris*, *Gymnocorymbus ternetzi* e *Oligosarcus pintoi*.

3.10. <u>Nadadeira anal e estruturas associadas</u> (Fig. 32)

Caráter 187. Primeiro pterigióforo da nadadeira anal

(Lucena, 1993: 102; Moreira, 2002: 79 e Ferreira, 2007: 94)

0 – dirigido para cima ou para frente;

1 – dirigido para cima e para trás.

Moreira (2002) diz que, em grande parte dos Characiformes examinados em sua análise, o primeiro pterigióforo da nadadeira anal, ou seja, é uma estrutura composta por: radial proximal, radial mediano e radial distal, direcionada dorsalmente ou ântero-dorsalmente. Ferreira (2007) corrobora essa afirmação em sua Tese de Doutoramento, restringindo a “condição 1”

apenas para dois táxons que apresentam a maior altura do corpo em sua análise. Os terminais analisados por mim, em sua grande maioria, apresentaram estado “0”. E os que apresentaram a estado “1”, também, em sua maior parte possuem altura do corpo mais elevada ou pronunciada, como observado por Ferreira (2007).

Caráter 188. Lamina óssea do primeiro pterigióforo da nadadeira anal (Moreira, 2002: 82; Ferreira, 2007: 96)

0 – pequena;

1 – grande, formando uma projeção distinta anteriormente.

Segundo Moreira (2002), esse caráter é uma das modificações sofrida pelos Iguanodectinae e discutida em Vari (1997:5-6) como compondo a morfologia exclusiva da subfamília. Contudo, essa projeção óssea laminar pode ou não estar presente e, quando presente, pode ser reduzido e/ou desenvolvida. Como Moreira (2002) relatou, essa lâmina óssea em Iguanodectinae é pronunciada, porém, em outros Characiformes essa lâmina não é tão pronunciada, mas não deixando de ser evidente. Por isso, preferi estabelecer dois graus de desenvolvimento distintos da mesma, considerando a lâmina óssea grande e com projeção distinta anteriormente ou pequena, sem essa projeção distinta anteriormente. Dos táxons analisados, a maioria apresentou o estado “1”.

Caráter 189. Primeiro pterigióforo da anal

(Moreira, 2007:

0 – simples;

1 – bífido.

Moreira (2007) considerou o estado “0” como plesiomórfico em sua analise para Characiformes e a grande maioria dos representantes da ordem por ele analisada apresentou esse estado. Na minha análise, todos os táxons analisados apresentaram a mesma condição plesiomórfica relatada por Moreira (2007).

Caráter 190. Radial distal da nadadeira anal

(Moreira 2002: 84; Moreira, 2007: 290)

0 – sem processo pareado ventralmente;

1 – com processo pareado ventral.

O radial distal da nadadeira anal, quando presente, apresenta sua margem ventral arredondada, podendo apresentar um par de processos em forma de espinhos direcionados ântero-ventralmente (Moreira, 2002). Na minha análise apenas três táxons analisados apresentaram o estado “1” *Astyanax fasciatus*, *Moenkhausia xinguensis* e *Oligosarcus pintoi*.

Caráter 191. Número de raios ramificados na nadadeira anal

(Lucena, 1993: 103 e 104 modificado, Buckup, 1998: 65 e 66 modificado, Zanata, 2000: 112 modificado e Netto-Ferreira, 2006: 247 modificado)

Minimamente conectado

0 – 9 ou menos;

1 – 10 a 19;

2 – 20 a 30;

3 – mais de 30;

Weitzman (1962) considerou como primitivo para Characiformes o baixo número de raios ramificados na nadadeira anal e afirma que a distribuição desse caráter parece ser um mosaico dentro da ordem. Buckup (1998) em seu estudo filogenético da ordem Characiformes corrobora a afirmação do primeiro autor, definindo assim, o padrão plesiomórfico do números de raios na nadadeira anal de Characiformes como 13 ou menos e ainda estabeleceu intervalos que seriam facilmente reconhecíveis, variando de 14 a 18 raios. Os táxons relacionados nesta análise apresentaram em sua maioria, os raios ramificados variando entre o intervalo de 20 a 30 raios ramificados da nadadeira anal. "*Deuterodon pedri*" foi o único a apresentar o estado "1".

Caráter 192. Peça terminal ou suporte da nadadeira anal

(Netto-Ferreira, 2006: 246)

0 – presente.

1 – fusionada ao último pterigióforo ou ausente.

A grande maioria dos representantes de Characiformes observados possui a peça terminal ou suporte da nadadeira anal, como descrita por Weitzman (1962). Quando não foi possível a observação direta de uma peça terminal separada e evidente, os terminais foram codificados como o estado "1".

Caráter 193. Número de raios não ramificados da nadadeira anal

(Weitzman, 1962; Roberts, 1969)

0 – dois;

1 – três;

2 – quatro;

3 – cinco.

O número de raios não ramificados da nadadeira anal é pouco reportado em análises filogenéticas. Aparentemente, esse caráter é relativamente variável em Characiformes. No presente estudo, codifiquei quatro estados observados nos representantes de Characidae analisados.

As espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri*, em sua maioria, apresentaram o estado "2", exceto *D. iguape*, que apresentou o estado "1".

Caráter 194. Perfil da nadadeira anal

(Netto-Ferreira, 2006: 241)

0 – raios anteriores mais desenvolvidos que os medianos (ZANATA & VARI, 2005: fig 39A);

1 – raios medianos mais desenvolvidos que os raios anteriores.

De forma geral, os táxons de Characiformes analisados apresentaram o estado “0”. A única exceção, *Gymnocorymbus ternetzi*, apresentou o estado “1”. Segundo Netto-Ferreira (2006), o estado “1” está intrinsecamente relacionado às famílias de Characiformes, Crenuchidae, Erythrinidae e Lebisianidae.

Caráter 195. Formato do radial medial da nadadeira anal

(Benine, 2004: 83 modificado e Ferreira, 2007: 97 modificado)

0 – quadrangular ou retangular (Fig. 33B)

1 – em forma de halteres (Fig. 33A)

2 – ausente

Os representantes do gênero *Deuterodon* possuem o radial medial da nadadeira anal com uma forma peculiar, forma de halteres. Outros táxons apresentaram o estado “0”, tais como: *Astyanax fasciatus*, *Bryconamericus exodon*, *Oligosarcus pintoi*, *Salminus hilarii* e *Tetragonopterus chalceus*. A ausência do radial medial só foi observada em *Gymnocorymbus ternetzi*. Ausência essa que Benine (2000) estabeleceu como sinapomorfia para o gênero.

Caráter 196. Perfil posterior da nadadeira dorsal

(Bertaco, 2003:35)

0 – não arredondado (Fig.38A);

1 – arredondado, com a extremidade distal dos raios formando um semicírculo (Fig. 38B).

As extremidades distais dos raios posteriores da nadadeira anal formando um semicírculo é uma das sinapomorfias do gênero *Hollandichthys* (Bertaco, 2003). Este gênero habita sistemas costeiros independentes da Mata Atlântica, com distribuição semelhante a distribuição das espécies validas do gênero *Deuterodon*. Em minha análise, as espécies de *Deuterodon* apresentaram a estado "0" não arredondado, com os primeiros raios da nadadeira dorsal mais longo que os posteriores.

3.11. Nadadeira caudal e estruturas associadas

Caráter 197. Forma da nadadeira caudal

(Bertaco, 2008: 67 modificado)

0 – extremidades distais dos lóbulos caudais agudas (Fig. 34A);

1 – extremidades distais dos lóbulos caudais arredondadas (Fig. 34B).

A extremidade dos lobos da nadadeira caudal nos táxons examinados assumiu duas diferentes conformações. A grande maioria das espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *pedri* apresentaram o estado "1". Com exceção *D. rosae* e *D. singularis* e "*Deuterodon*" *parahybae* que apresentaram o estado "0".

Caráter 198. Número de epurais

(Lucena, 1993: 106 e 107 modificados; Buckup, 1998: 68 e 69 modificados; Oyakawa, 1998: 88; Zanata, 2000: 115; Vari & Harold, 2001: 55 modificado; Moreira, 2002: 88; Benine, 2004: 85; Zanata & Vari, 2005: 148; Netto-Ferreira, 2006: 256; Ferreira, 2007: 112 modificado; Moreira, 2007: 298 modificado)

Minimamente conectado

0 – um;

1 – dois (Fig. 35);

Segundo Ferreira (2007), os epurais são ossos laminares que se localizam na parte dorsal do esqueleto caudal, entre o último espinho neural e o uróstilo. Roberts (1969) afirma que o número de epurais varia de um a três em caracóides. Afirma ainda que a condição de apenas um epural é menos freqüente em Characiformes, como observado em *Agoniates* e *Hoplias*. A autora continua afirmando que, aparentemente, a condição plesiomórfica é a de três ossos, sendo o curso da evolução a condição mais derivada a de redução desse número. No presente trabalho todos os táxons examinados apresentaram o estado "1", diferentemente do que foi observado por Ferreira

(2007) para *Gymnocorymbus ternetzi*, que apresentou como autapomorfia o estado “0”. No presente trabalho, essa dita autapomorfia não foi observada.

Caráter 199. Comprimento do maior epural

(Moreira, 2007: 300)

0 – menor ou igual à metade do uróstilo;

1 – maior que a metade do uróstilo.

O comprimento do maior epural pode assumir duas condições em relação ao comprimento do uróstilo. Menor ou igual à metade do comprimento uróstilo (estado “0”), e maior que a metade do comprimento uróstilo (estado “1”). Na presente análise, a maioria das espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + “*Deuterodon*” *pedri* apresentaram o estado “1”, *D. langei* e “*Deuterodon*” *parahybae* que apresentaram o estado “0”.

Caráter 200. Número de uroneurais

(Lucena, 1993: 108; Buckup, 1998: 70; Zanata, 2000: 116; Moreira, 2002: 89; Benine, 2004: 86; Zanata & Vari, 2005: 149; Ferreira, 2007: 113)

Maximamente conectado

0 – dois pares;

1 – um par.

Segundo Weitzman (1962), os ossos uroneurais estão localizados lateral e ligeiramente posteriores ao uróstilo. Todos os táxons examinados apresentaram dois pares de uroneurais (estado “0”).

Caráter 201. Margem dorsal do processo neural especializado dorsal

0 – retilínea;

1 – serrilhada.

O processo neural especializado localiza-se dorsal anterior ao uróstilo. Nos táxons analisados, observamos uma diferença morfológica quanto a margem desse osso, podendo assumir duas formas: retilínea, estado “0” e serrilhada, estado “1”. Todas as espécies de *Deuterodon*, nominais ou não, analisadas apresentam o estado “1”.

Caráter 202. Grau de desenvolvimento do processo neural especializado (Fig. 35)

0 – pouco desenvolvido, não alcançando os ossos epurais;

1 – desenvolvido, quase em contato com o espinho neural e os ossos epurais.

Como dito no caráter anterior, o processo neural especializado está muitas das vezes em contato com uróstilo na sua porção ventral. Entretanto, esse processo pode ser desenvolvido, apresentando contato com o espinho neural e os ossos epurais, ou pouco desenvolvido, não alcançando os ossos

epurais. Esse caráter parece ser bastante variável nas espécies do gênero *Deuterodon* examinadas.

Caráter 203. Forma dos dois antepenúltimos espinhos neurais

0 – espiniformes;

1 - com abas ao longo da sua extensão.

Foi observado que a morfologia dos antepenúltimos espinhos neurais de alguns dos táxons examinados apresenta uma expansão óssea lateral, como uma aba. A maioria das espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *pedri* não apresentou essa aba óssea sobre os antepenúltimos espinhos neurais (estado "0"), exceto "*Deuterodon*" *parahybae* (estado "1").

Caráter 204. Margem da aba óssea dos dois antepenúltimos espinhos neurais

0 – lisa;

1 – serrilhada.

A margem dessa aba óssea pode assumir os dois estados listados acima. "*Deuterodon*" *parahybae* possui a margem serrilhada (estado "1").

Caráter 205. Escamas cobrindo os lóbulos da nadadeira caudal

(Eigenmann, 1917; Benine, 2004:93 e 94 modificados; Ferreira, 2007: 114 Mirande, 2009: 324 modificado)

0 – ausentes;

1 – presentes, porém, estendendo-se pouco além do pedúnculo caudal, dispostas em aproximadamente três fileiras;

2 – presentes, estendendo-se bastante sobre a nadadeira caudal, dispostas com mais de quatro fileiras de escamas.

As escamas sobre os lóbulos da nadadeira caudal foram utilizadas por Carl Eigenmann no primeiro volume de sua valiosa obra ictiológica "The American Characidae) como caráter para diferenciar vários gêneros de caracídeos, entre eles *Moenkhausia*, *Knodus* e *Bryconamericus*. Segundo Ferreira (2007) o número de fileiras de escamas sobre o lóbulos da caudal podem variar muito dependendo do táxon.

As espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) + "*Deuterodon*" *pedri* e "*Deuterodon*" *parahybae* não apresentaram escamas sobre os lóbulos da caudal. *Aphyocharax pusillus*, *Bryconamericus exodon*, *Probolodus heterostomus* e *Tetragonopterus chalceus* apresentaram o estado "1". O estado "2" foi observado apenas em *Glandulocauda melanogenys*, *Gnathocharax steindachnerii* e *Moenkhausia xinguensis*.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O presente estudo constitui-se na mais ampla análise feita do gênero *Deuterodon* Eigenmann (1907), nele estando inclusos, além das sete espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002), duas das três espécies nominais de *Deuterodon* não inclusas no gênero sensu Lucena & Lucena (2002) e atualmente (Reis et al., 2003) consideradas espécies *incertae sedis* em Characidae: "*Deuterodon*" *parahybae* e "*Deuterodon*" *pedri*.

A partir dos 25 terminais examinados e dos 205 caracteres discutidos na seção anterior, obtive um único cladograma de consenso estrito, com 833 passos, índice de consistência (IC) de 0,3107 e índice de retenção (IR) de 0,4284. O cladograma de consenso estrito (Fig. 45) mostrou-se bastante bem resolvido, sem nenhuma politomia em sua conformação. A matriz de táxons e caracteres está apresentada no Anexo !.O índice de Bremer para os ramos foi calculado, apresentando sempre valores relativamente altos de sustentação (Fig.47).

A natureza e posição filogenética do gênero *Deuterodon* já foi abordada de alguma forma em diversas dissertações e teses ictiológicas, muitas das quais encontraram algum grau parentesco evolutivo entre o gênero em questão e os gêneros *Astyanax*, *Jupiaba*, *Moenkhausia* e *Probolodus*, dentre os demais gêneros de Characidae.

Não obstante, a única tese efetivamente publicada até o momento foi a de Mirande (2009), uma análise filogenética – com bases morfoesqueléticas – da família Characidae. No estudo em questão, Mirande (2009) incluiu como terminais as espécies *Deuterodon iguape* e *Deuterodon langei*, que fazem

parte do seu **clado 275,** juntamente com *Probolodus*, *Moenkhausia*, *Hemigrammus*, *Hyphessobrycon* e *Thayeria* - entre outros - compartilhando um processo ósseo dorsal no rinosfenóide separando-o da porção anterior do nervo oftálmico. Contudo esse caráter, além de ter-se mostrado homoplástico na análise de Mirande (2009), não foi incorporado na minha análise, uma vez que é de entendimento quase impossível em razão de não ter sido nem descrito nem ilustrado no trabalho de Mirande (2009).

4.1. Comentários sobre os clados

A lista de caracteres que sustentam o monofiletismo dos clados, bem como as autapomorfias dos terminais táxons encontra-se na **seção 5 (LISTA DE TRANSCRIÇÕES DOS CARACTERES E TÁXONS)**. Na próxima seção irei comentar os principais clados dessa filogenia (Fig. 48), seguindo uma ordem decrescente de inclusividade dos mesmos

Clado 25

Inclui todos os táxons examinados na análise filogenética.

Clado 30

Inclui a maioria dos táxons examinados na análise filogenética, exceto *Brycon pesu*.

Comentários:

O clado 30 não apresentou nenhum caráter sustentando seu monofiletismo.

Clado 29

Inclui a maioria dos táxons examinados na análise filogenética, exceto *Brycon pesu* e *Bryconops alburnoides*.

Comentários:

O clado 29 é sustentado por doze caracteres não homoplásticos e cinco homoplásticos. Segundo Moreira (2007), o gênero *Brycon* está excluso dos limites da família Characidae. Na presente análise, os limites da família Characidae também não incluem *Bryconops alburnoides*, que compartilha vários caracteres com *Brycon*. Assim, no meu estudo, a família Characidae também não inclui *Bryconops*. O ramo que representa a família Characidae como reconhecida por mim (clado 29) apresenta um suporte de Bremer de 6, bastante consistente portanto.

Clado 28

Inclui a maioria dos táxons analisados, exceto *Brycon pesu*, *Bryconops alburnoides* e *Salminus hilarii*.

Comentários:

Nove caracteres não homoplásticos suportam o monofiletismo desse clado, que é composto por representantes das subfamílias Characinae,

Aphyocharacinae, Glandulocaudinae e Tetragonopterinae e dos gêneros *incertae sedis* em Characidae. O caráter 21 no clado 28 aparece em seu estado derivado. Houve reversão do caráter em questão em *Hollandichthys multifasciatus*, *Bryconamericus exodon*, *Probolodus heterostomus*, *Tetragonopterus chalceus* e *Astyanax fasciatus*. Já o caráter 5 sofreu reversão no clado 26.

Clado 27

Inclui *Phenacogaster*, *Aphyocharax*, *Hollandichthys*, *Bryconamericus*, *Glandulocauda*, *Oligosarcus*, *Probolodus*, *Gymnocorymbus*, *Tetragonopterus*, *Jupiaba*, *Moenkhausia*, *Astyanax* e *Deuterodon*.

Comentários:

Dentre os quinze caracteres que sustentam o clado 27, oito aparecem exclusivamente neste clado. Os estados encontrados nos caracteres 70 (estado “1”), 136 (estado “1”) e 150 (estado “0”) são exclusivos do clado. Os caracteres 67 e 71 sofreram reversão em *Glandulocauda melanogenys*. O caráter 71 também sofreu reversão em *Oligosarcus pintoi* e *Astyanax fasciatus*. O estado 73 sofreu reversão em *Hollandichthys multifasciatus* e *Jupiaba poranga*. Os caracteres 55 e 137 sofreram reversão nos clados 37 e 46, respectivamente.

Clado 26

Inclui *Aphyocharax*, *Hollandichthys*, *Bryconamericus*, *Glandulocauda*, *Oligosarcus*, *Probolodus*, *Gymnocorymbus*, *Tetragonopterus*, *Jupiaba*, *Moenkhausia*, *Astyanax* e *Deuterodon*.

Comentários:

Oito caracteres sustentam o clado formado pelos gêneros mencionados anteriormente. Os estados incluídos nos caracteres 34, 40, 94 e 128 são exclusivos do clado. Dentro desse clado, *Aphyocharax pusillus* é grupo-irmão dos demais caracídeos *incertae sedis*. Em *Aphyocharax pusillus*, os estados incluídos nos caracteres 84 e 118 são exclusivos.

Clado 36

Inclui *Hollandichthys multifasciatus*, *Bryconamericus exodon*, *Glandulocauda melanogenys*, *Oligosarcus pintoi*, *Probolodus heterostomus*, *Gymnocorymbus ternetzi*, *Tetragonopterus chalceus*, *Jupiaba poranga*, *Moenkhausia xinguensis*, *Astyanax fasciatus*, *Deuterodon parahybae*, *Deuterodon pedri*, *Deuterodon longirostris*, *Deuterodon supparis*, *Deuterodon iguape*, *Deuterodon langei*, *Deuterodon stigmaturus*, *Deuterodon rosae* e *Deuterodon singularis*.

Comentários:

Nesse clado, *Hollandichthys multifasciatus* aparece como sendo o mais basal dentro do grupo conhecido vulgarmente como lambaris. O estado “1” (a presença de uma ramificação anterior do canal sensorial do infra-orbital 6) do caráter 57 é exclusivo para esse clado. *Hollandichthys multifasciatus*, como mencionado anteriormente, possui características exclusivas. Os estados encontrados nos caracteres 132 e 170 dos exemplares examinados do gênero em questão são exclusivos.

Clado 35

Inclui *Bryconamericus exodon*, *Glandulocauda melanogenys*, *Oligosarcus pintoi*, *Probolodus heterostomus*, *Gymnocorymbus ternetzi*, *Tetragonopterus chalceus*, *Jupiaba poranga*, *Moenkhausia xinguensis*, *Astyanax fasciatus*, *Deuterodon parahybae*, *Deuterodon pedri*, *Deuterodon longirostris*, *Deuterodon supparis*, *Deuterodon iguape*, *Deuterodon langei*, *Deuterodon stigmaturus*, *Deuterodon rosae* e *Deuterodon singularis*.

Comentários:

Três caracteres homoplásticos sustentam esse clado. Apesar de ser sustentado por caracteres dessa natureza, existe coerência filogenética nos clados nele contidos, conforme discuto a seguir.

Clado 37

Inclui *Bryconamericus exodon* e *Glandulocauda melanogenys*.

Comentários:

Os estados encontrados nos caracteres 26 e 28, estados “1” e “0”, respectivamente, são exclusivos desse clado. Na filogenia de Ferreira (2007), os gêneros contidos no meu clado 37 estão relativamente próximos, havendo apenas a inserção de *Pseudocorynopoma* e *Cyanocharax* entre os gêneros *Bryconamericus* e *Glandulocauda*. Mirande (2009) afirma que Glandulocaudinae - representada somente por alguns gêneros da subfamília – é proximamente relacionada com as espécies de *Bryconamericus* incluídas no seu **clado 233**, com elas formando o clado dos Stervadiinae (ver Mirande, 2009

pp. 8), juntamente com outros gêneros, incluindo os gêneros *Pseudocorynopoma* e *Cyanocharax*.

Clado 34

Inclui *Oligosarcus pintoi*, *Probolodus heterostomus*, *Gymnocorymbus ternetzi*, *Tetragonopterus chalceus*, *Jupiaba poranga*, *Moenkhausia xinguensis*, *Astyanax fasciatus*, *Deuterodon parahybae*, *Deuterodon pedri*, *Deuterodon longirostris*, *Deuterodon supparis*, *Deuterodon iguape*, *Deuterodon langei*, *Deuterodon stigmaturus*, *Deuterodon rosae* e *Deuterodon singularis*.

Comentários:

O clado 34 não possui nenhum caráter não homoplástico sustentando-o. Contudo seu índice de Bremer é 3 e os caracteres em questão ocorrem em clados relativamente distantes do clado 34.

Clado 48

Inclui *Oligosarcus pintoi* e *Probolodus heterostomus*.

Comentários::

Seis caracteres sustentam esse clado, sendo quatro homoplásticos e dois não homoplásticos. Os estados não homoplásticos encontrados nos caracteres 64 e 102 são exclusivos para o clado. Segundo Ferreira (2007), *Probolodus* e *Oligosarcus* são grupo-irmão e pertencentes ao seu **clado 8**, compartilhando nove caracteres. O estado “1” do caráter 64 do presente estudo

é o mesmo observado por Ferreira (2007) e por ela denominado estado 2 do caráter 63.

Clado 33

Inclui *Gymnocorymbus ternetzi*, *Tetragonopterus chalceus*, *Jupiaba poranga*, *Moenkhausia xinguensis*, *Astyanax fasciatus*, *Deuterodon parahybae*, *Deuterodon pedri*, *Deuterodon longirostris*, *Deuterodon supparis*, *Deuterodon iguape*, *Deuterodon langei*, *Deuterodon stigmaturus*, *Deuterodon rosae* e *Deuterodon singularis*.

Comentários:

O clado 33 é sustentado por quatro características homoplásticas e apenas uma não homoplástica. O estado encontrado no caráter 25 é exclusivo desse clado. No **clado 31**, há uma reversão desse caráter para a sua condição plesiomórfica. Esse clado é formado por alguns dos antigos membros da subfamília Tetragonopterinae *sensu* Géry (1977).

Clado 32

Inclui *Tetragonopterus chalceus*, *Jupiaba poranga*, *Moenkhausia xinguensis*, *Astyanax fasciatus*, *Deuterodon parahybae*, *Deuterodon pedri*, *Deuterodon longirostris*, *Deuterodon supparis*, *Deuterodon iguape*, *Deuterodon langei*, *Deuterodon stigmaturus*, *Deuterodon rosae* e *Deuterodon singularis*.

Comentários:

Sete caracteres sustentam o clado 32; contudo, apenas o estado “0” encontrado no caráter 134 - quarto basibranquial totalmente cartilaginoso - é exclusivo desse clado. Esse caráter apresenta-se em sua forma derivada em todas as espécies de *Deuterodon* analisadas. Contudo, tal caráter aparece em sua forma plesiomórfica em *Hollandichthys* e *Moenkhausia*.

Clado 47

Inclui *Tetragonopterus chalceus*, *Jupiaba poranga* e *Moenkhausia xinguensis*.

Comentários:

Quatro caracteres sustentam o clado 47. Três caracteres são homoplásticos e apenas um não homoplástico - o estado “3” do caráter 105. Segundo Ferreira (2007), *Tetragonopterus* e *Moenkhausia* fazem parte do seu **clado 11**, compartilhando cinco caracteres. Mirande (2009: 9) posiciona o gênero *Tetragonopterus* como grupo-irmão da subfamília Stethaprioninae, tendo o gênero *Moenkhausia* como seu grupo-irmão.

Clado 31

Inclui *Astyanax fasciatus*, “*Deuterodon*” *parahybae*, “*Deuterodon*” *pedri*, *Deuterodon longirostris*, *Deuterodon supparis*, *Deuterodon iguape*, *Deuterodon* langei, *Deuterodon stigmaturus*, *Deuterodon rosae* e *Deuterodon singularis*.

Comentários:

Esse clado possui duas características homoplásticas sustentando-o, um índice de Bremer igual a 3 e *Astyanax* como grupo irmão de todas as espécies de *Deuterodon* analisadas. Como já foi dito na seção “Introdução”, o gênero *Deuterodon* possui uma historia taxonômica intrinsecamente relacionada ao gênero *Astyanax*. Além disso, não é incomum encontrar representantes do gênero *Deuterodon* co-existindo com representantes do gênero *Astyanax*, muita das vezes no mesmo cardume (observação pessoal), apesar de relatos diferentes feitos por Menezes *et al*, 2007. Parece-me também que os dois gêneros possuem uma biologia bastante similar, como constatado por Sabino & Castro (1990) e Virtule *et al*., (2008) para *D*. *iguape* e *D*. *langei*, respectivamente. De um modo geral, as espécies *de Astyanax* e *Deuterodon* parecem ser caracteristicamente oportunistas, alimentando-se dos recursos mais abundantes nos ambientes ocupados em cada momento.

Nesse clado, o caráter 25 (processos espiniformes laterais na porção anterior do paresfenóide são presentes, porém reduzidos) é uma reversão do estado “2” para “1”, e a base dos primeiros quatro dentes do dentário com a base e a coroa com o mesmo tamanho (caráter 122) é um reversão do estado “2” para o “0”. Moreira (2007) analisou *Astyanax mexicanus* e *Deuterodon iguape* e os dois gêneros foram considerados pelo autor em questão como grupo-irmãos, fazendo parte do seu **clado 167**. Já na analise de Ferreira (2007), *Deuterodon* e *Astyanax* fazem parte do seu **clado 13,** compartilhando sete caracteres.

As evidências filogenéticas indicam que, provavelmente, pelo menos parte do gênero *Astyanax* compartilha um ancestral comum com todas as

espécies de *Deuterodon* aqui analisadas, espécies estas restritas e extremamente bem adaptadas aos rios costeiros das costas sudeste e sul do Brasil.

Clado 46

Inclui *Jupiaba poranga* e *Moenkhausia xinguensis*

Comentários:

Dez caracteres homoplásticos sustentam o presente clado. Mirande (2009) relatou o não monofiletismo do gênero *Jupiaba*, não obstante a hipótese contrária de Zanata (1997). Lima & Zanata dividiram as espécies de *Jupiaba*, com base na morfologia dentária diferencial dos ossos pré-maxilar e dentário, em dois grupos. Assim sendo, acredito que, provavelmente, o resultado encontrado por Mirande (2009), reflita essa condição dentária não homogênea do gênero *Jupiaba*. Como diz o próprio Mirande (2009) “as relações do gênero permanecem obscuras e sua posição filogenética mantém uma instabilidade em diferentes análises”. Em minha análise, *Jupiaba* é grupo-irmão de *Moenkhausia*. Indubitavelmente, as relações internas e externas do gênero, ainda encontram-se num estado não muito claro, e precisam ser investigadas. Ambas as espécies apresentaram autapomorfias, sendo que *Jupiaba poranga* apresentou o estado “1” do caráter 125 e *Moenkhausia xinguensis* apresentou os estados “4” e “1” dos caracteres 120 e 142, como exclusivos.

Clado 40

Inclui *Deuterodon parahybae*, *Deuterodon pedri*, *Deuterodon longirostris*, *Deuterodon supparis*, *Deuterodon iguape*, *Deuterodon langei*, *Deuterodon stigmaturus*, *Deuterodon rosae* e *Deuterodon singularis*.

Comentários:

No clado 40 estão todas as espécies nominais de *Deuterodon*, compartilhando uma única característica exclusiva - o estado “0” do caráter 169, que corresponde à posse de até 33 vértebras. Apesar de ser sustentado por 10 caracteres não exclusivos adicionais, estes, bem como todos os seus estados pertinentes ao clado 40, ocorrem independentemente em poucos clados poucos táxons da presente análise, sendo o índice de Bremer do clado 40 igual a 5.

Assim sendo, acredito que *Deuterodon parahybae* e *Deuterodon pedri* possam façam parte, juntamente com as sete espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) de um grupo realmente monofilético, com existência evolutiva real, portanto. Além das evidências morfológicas indicando seu parentesco próximo com as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002), é importante apontar que *Deuterodon parahybae* e *Deuterodon pedri* não somente compartilham atributos ecológicos similares, como também habitam ambientes com características físico-químicas e biogeográficas similares àquelas dos ambientes ocupados pelas demais espécies de *Deuterodon*.

Clado 43

Inclui *Deuterodon parahybae* e *Deuterodon pedri*

Comentários:

O clado 43 é sustentado por onze caracteres homoplásticos. *Deuterodon parahybae* e *Deuterodon pedri* distribuem-se nas bacias dos rios Itapemirim (ES) e Doce (MG e ES), respectivamente. Ambas espécies possuem o padrão de distribuição e suas imediações muito similares a vários caracídeos, tais como, *Astyanax parahybae*, *Brycon insignis*, *Brycon opalinus*, *Piabina argentea*, *Oligosarcus acutirostris* entre outros. Segundo Ribeiro (2006) baseado em Cobbold *et al*., (2001) ao contrário da visão tradicional da passividade da costa brasileira, quanto aos abalos sísmicos, o contorno da costa sudeste do Brasil é marcada por diversos eventos dessa natureza. Dessa maneira, um grande número desses eventos são relatados nessa região, todavia, os mesmos provenientes de sismos de regiões vizinhas, o qual, conseqüentemente, alterou a topografia do relevo, isto é, o padrão dessa topografia e a conformação atual da drenagens produziram evidências do soerguimento recentes, deslocamento de blocos e da captura de rios na costa sudeste. Esses eventos propiciaram um alto grau de sobreposição de espécies dessa bacias, remontando a uma alta taxa de endemismo.

Clado 39

Inclui *Deuterodon longirostris*, *Deuterodon supparis*, *Deuterodon iguape*, *Deuterodon langei*, *Deuterodon stigmaturus*, *Deuterodon rosae* e *Deuterodon singularis*.

Comentários:

Esse clado – contendo todas as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) -, é sustentado por oito caracteres, sendo sete deles homoplásticos e apenas um exclusivo: o estado “2” do caráter 114 - primeiro dente do osso maxilar multicuspidado. Apesar do clado 39 ser definido majoritariamente por caracteres homoplásticos, os mesmos ocorrem independentemente em táxons não proximamente relacionados aqueles do clado 39. A sustentação do clado em questão é relativamente alta, indicada por um índice de Bremer igual 5.

Clado 42

Inclui *Deuterodon longirostris* e *Deuterodon supparis*.

Comentários:

O estado “1” do caráter 143 (margem posterior da nadadeira peitoral formando uma concavidade) sustenta o clado 42. Seus componentes, *Deuterodon supparis* e *Deuterodon longirostris*, distribuem-se pelas bacias dos rios Itajaí e Cubatão (SC) respectivamente. Essas espécies possuem distribuições similares àquelas de *Oligosarcus hepsetus* e *Hollandichthys multifasciatus*.

Clado 38

Inclui *Deuterodon iguape*, *Deuterodon langei*, *Deuterodon stigmaturus*, *Deuterodon rosae* e *Deuterodon singularis*.

Comentários:

O clado 38 é sustentado por três caracteres homoplásticos, sendo seu índice de Bremer é igual a 2. *D. iguape* e *D. langei* são espécies-irmãs, condição esta talvez diretamente derivada dos eventos vicariantes resultantes da origem das bacias dos rios Ribeira do Iguape (SP) e Nhundiaquara (PR) (Fig. 48) durante o terciário superior em função da formação do sistema das bacias do baixo Paraná/Paraguai. Ambas as espécies possuem distribuições geográficas semelhantes ou idênticas a outras espécies de caracídeos de pequeno porte pertencentes aos gêneros *Hollandichthys*, *Mimagoniates* e *Spintherobolus*, todos associados às drenagens costeiras da Mata Atlântica (Menezes et al., 2007). *Deuterodon iguape* co-habita com *Spintherobolus leptoura* e *Hollandichthys perstriatus* ambientes aquáticos de alta taxa de endemismo na bacia do Ribeira do Iguape e imediações. Já *Deuterodon langei e Deuterodon rosae* apresentam distribuição geográfica bastante similar a àquelas de *Spintherobolus ankoseion* e *Hollandichthys affinis* (está ultima apenas com Deuterodon *langei*) (Menezes et al., 2007). *Deuterodon stigmaturus* e *Deuterodon singularis* distribuem-se pelas bacias dos rios Maquine (RS) e Mampituba (SC), respectivamente; uma região onde ocorre uma alta taxa de endemismo para a família Characidae (Bertaco, 2003). Segundo Ribeiro (2006), a abrangência filogenética desses padrões de distribuição sugerem que eventos cladogenéticos envolvendo as drenagens costeiras e as terras altas do Escudo Cristalino Brasileiro estiveram em curso durante um longo período de tempo, numa repetição de eventos que deram origem a padrões similares de distribuição de grupo-irmãos. Essas diferenças quanto ao grau de inclusividade entre espécie-irmãs, provavelmente, refletem

uma seqüência contínua de eventos vicariantes. De uma maneira geral, os padrões envolvendo espécies devem-se a eventos mais recentes, enquanto, em níveis taxonômicos elevados os padrões podem ser mais antigos.

Clado 41

Inclui *Deuterodon langei*, *Deuterodon stigmaturus*, *Deuterodon rosae* e *Deuterodon singularis*.

Comentários:

Três caracteres não homoplásticos sustentam o clado 41. Esses caracteres são: 45 (estado “2”), 72 (estado “1”) e 147 (estado “0).

Clado 45

Inclui *Deuterodon stigmaturus*, *Deuterodon rosae* e *Deuterodon singularis*.

Comentários:

Três caracteres homoplásticos sustentam o clado. As espécies que se distribuem mais austrais do sistema da Mata Atlântica, *Deuterodon rosae* (rio Itapocú, SC), *Deuterodon singularis* (rio Tubarão, SC) e *Deuterodon stigmaturus* (rio Maquiné, RS), fazem parte desses clado. Os rios costeiros do leste do Brasil abrigam uma ictiofauna bastante rica e endêmica (Bezerril, 1994; Bertaco, 2003).

Clado 44

Inclui *Deuterodon rosae* e *Deuterodon singularis***.**

Comentários:

Três caracteres homólogos sustentam o clado. As afinidades entre as duas espécies são dadas pelos caracteres 88 (estado “1”), 98 (estado “0”) e 197 (estado “0”). Essas duas espécies habitam em riachos aonde também ocorre *Spintherobolus ankosein*. A afinidade entre as espécies nunca foi relatada na literatura, entretanto, uma possível maior afinidade entre *Deuterodon rosae* e *Deuterodon langei* foi proposta por Lucena & Lucena (2002) e da mesma maneira entre *Deuterodon stigmaturus* e *Deuterodon*. *singularis*, essas afinidades, sem nenhum arcabouço filogenético foi sustentado pelas sinapomorfias indicadas pelos autores mencionados anteriormente, para o grupo de espécies ditas como *sensu strictu* em *Deuterodon.*

5. CONCLUSÃO

Além de uma hipótese robusta e completamente resolvida das interrelações das sete espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) – objetivo primordial do meu projeto de mestrado – minha análise revelou uma relação de grupos-irmãos entre as espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) e duas das três espécies nominais de *Deuterodon* consideradas incertae sedis em Characidae por Reis et al. (2003) – *Deuterodon parahybae* e *Deuterodon pedri*.

Conseqüentemente (ver Amorin, 2002 e Forey et al., 1992), ou o Gênero *Deuterodon* é expandido para incluir *Deuterodon parahybae* e *Deuterodon pedri* ou um novo gênero é criado para o grupo monofilético formado por *Deuterodon parahybae* e *Deuterodon pedri*.

Embora o clado 40, que contém todas as espécies de *Deuterodon*, seja sustendo por apenas uma sinapomorfia exclusiva (número de vértebras), de codificação difícil, esclareço que, paralela e independentemente da análise filogenética com base morfológica, colaboradores e eu estamos desenvolvendo também uma análise das relações internas de *Deuterodon* – incluindo todas os táxons estudados morfologicamente, por mim, além de muitos outros – com base em caracteres moleculares. Nossos resultados preliminares (Claudio Oliveira, com. pessoal) são literalmente idênticos aqueles apresentados aqui. Somando-se a tal congruência de topologias das partes pertinentes de ambos o cladogramas, existe também o fato de que *Deuterodon parahybae* e *Deuterodon pedri* também ocorrem exclusivamente em cursos de água associados ao bioma da Floresta Costeira Atlântica do Brasil, com perfis

ecológicos aparentemente muito similares aqueles das espécies de *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002). Finalmente, deve ser levado em conta também a importância de se manter –sempre que possível – a estabilidade nomenclatural zoológica (ver International Code of Zooological Nomenclature, 2000).

Por todas as razões expostas anteriormente, prefiro, pelo menos como hipótese trabalho, adotar a opção de expandir o gênero *Deuterodon sensu* Lucena & Lucena (2002) para incluir *Deuterodon parahybae* e *Deuterodon pedri*, e aguardar até ter material de *Deuterodon potaroensis* Eigenmann, 1908, do sistema do rio Potaro, Guiana, para decidir se o mesmo deve ou não ser incluído no gênero Deuterodon com redefinido aqui por mim.

6. LISTA DE TRANCRIÇÕES DOS CARACTERES E TÁXONS

Clado 26

Caráter. 34: 2 > 1 (moderadamente côncavo)

Caráter. 40: 0 > 2 (porção anterior do infra-orbital 1 posterior ao antorbital)

Caráter. 94: 2 > 1 (processo ascendente igual ao nasal)

Caráter. 99: 2 > 1 (dorsal)

Caráter. 128: 2 > 0 (bifurcada)

Caráter. 151: 1 > 0 (com três ramos)

Caráter. 179: 1 > 2 (dez raios ramificados na nadadeira dorsal)

Caráter. 196: 0 > 1 (arredondado extremidade distal dos raios da nadadeira anal formando um semi-circulo)

Clado 27

Caráter. 18: 0 > 1 (sem interdigitação na metade da barra)

Caráter. 38: 0 > 1 (não em contato com o primeiro infra-orbital)

Caráter. 39: 1 > 0 (sem sobreposição)

Caráter. 55: 0 > 2 (no primeiro terço do comprimento do segundo infra-orbital)

Caráter. 67: 0 > 1 (margem posterior com frenestra)

Caráter. 70: 0 > 1 (presente)

Caráter. 71: 0 > 1 (horizontalmente alongada)

Caráter. 73: 2 > 1 (larga e curta)

Caráter. 117: 2 > 0 (processo posterior do mesmo tamanho ou um pouco maior que o processo anterior)

Caráter. 136: 0 > 1 (presente)

Caráter. 137: 0 > 1 (na porção dorsal do cerato-hial)

Caráter. 143: 1 > 0 (formando um arco convexo)

Caráter. 150: 1 > 0 (presente como um orifício)

Caráter. 153: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 199: 1 > 0 (menor ou igual à metade do uróstilo)

Clado 28

Caráter. 5: 1 > 0 (pré-maxilar articulando-se com a porção ântero-superior do mesetmóide)

Caráter. 9: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 21: 0 > 1 (projetando-se verticalmente sobre essa articulação)

Caráter. 33: 1 > 0 (ventral menor do que a posterior)

Caráter. 56: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 75: 0 > 1 (igual ou maior que o metapterigóide)

Caráter. 116: 0 > 1 (maxila não alcançando a porção posterior da cartilagem de Meckel)

Caráter. 155: 0 > 1 (arredondada)

Caráter. 166: 0 > 1 (posterior ao espinho neural da quarta vértebra)

Caráter. 171: 2 > 1 (uma vértebra intermediária)

Caráter. 192: 0 > 1 (fusionada ao último pterigóforo ou ausente)

Clado 29

Caráter. 23: 0 > 1 (posterior não alcançando a articulação com vômer)

Caráter. 30: 1 > 0 (relativamente reto, origem do dilatator operculi situada sob a margem lateral do frontal)

Caráter. 34: 0 > 2 (convexo)

Caráter. 46: 1 > 0 (triangular altura variando ao longo do seu comprimento)

Caráter. 53: 1 > 0 (canal sensorial passa próximo a região anterior da órbita aba óssea anterior ausente ou reduzida)

Caráter. 55: 1 > 0 (entre a metade posterior e o término do primeiro infra-orbital)

Caráter. 63: 0 > 1 (ectopterigóide que não ultrapassa a margem superior do quadrado)

Caráter. 76: 1 > 0 (lisa ou com projeções ósseas curtas)

Caráter. 79: 0 > 1 (com processo)

Caráter. 85: 1 > 0 (agudo menor de que 90°)

Caráter. 97: 1 > 0 (lobada)

Caráter. 104: 0 > 2 (base do dente maior que a coroa)

Caráter. 106: 0 > 1 (porção posterior mais larga que a porção mediana)

Caráter. 112: 1 > 0 (cônicos)

Caráter. 114: 0 > 3 (multicuspidado)

Caráter. 115: 2 > 0 (dentes cônicos)

Caráter. 154: 1 > 0 (pequeno)

Clado 30

Sem sinapomorfia

Clado 31

Caráter. 25: 2 > 1(presente porem reduzido)

Caráter. 122: 2 > 0 (com base do mesmo tamanho que a coroa)

Clado 32

Caráter. 51: 0 > 1(com ramo posterior estendendo nunca mais que a metade do osso)

Caráter. 77: 0 > 1 (em contato com o mesopterigóide mas não sobe ele)

Caráter. 80: 1 > 0 (reduzido e posicionado lateralmente e ou dorsalmente)

Caráter. 87: 0 > 1 (em forma de S parte inferior côncava)

Caráter. 95: 0 > 1 (formando uma projeção protuberante bem distinta)

Caráter. 134: 1 > 0 (totalmente cartilaginoso)

Caráter. 178: 1 > 0 (base da nadadeira dorsal a frente da vertical que passa pela origem da nadadeira anal)

Clado 33

Caráter. 25: 0 > 2 (presente)

Caráter. 117: 0 > 1 (processo posterior tendo duas vezes ou mais o tamanho do processo anterior)

Caráter. 160: 0 > 1 (formando um ângulo agudo)

Caráter. 179: 02 > 1 (nove raios ramificados na nadadeira dorsal)

Caráter. 203: 1 > 0 (espiniformes)

Clado 34

Caráter. 48: 1 > 0 (pouco sobreposto na porção dorsal)

Caráter. 150: 0 > 1 (presente como um canal)

Caráter. 151: 0 > 1 (com quatro ramos)

Caráter. 167: 1 > 0 (alargados na porção dorsal)

Caráter. 185: 1 > 0 (presente)

Clado 35

Caráter. 44: 2 > 1 (alongado porção anterior ampla e posterior mais fina)

Caráter. 113: 2 > 0 (um a quatro dentes no osso maxilar de adultos)

Caráter. 125: 3 > 0 (quatro a cinco dentes grandes no dentário de adultos)

Clado 36

Caráter. 2: 1 > 0 (medianos ou reduzidos)

Caráter. 5: 0 > 1 (pré-maxilar articulando-se com a porção póstero-superior lateral do mesetmóide, por meio de um processo distinto do ramo ascendente do pré-maxilar)

Caráter. 53: 0 > 1 (aba óssea anterior aproximadamente da mesma largura que o canal sensorial)

Caráter. 57: 0 > 1 (presente)

Caráter. 112: 0 > 1 (tricuspidados)

Caráter. 114: 3 > 0 (tricúspidado

Caráter. 115: 0 > 2 (cúspide mediana maior que as demais)

Caráter. 116: 1 > 0 (maxila alcançando a porção posterior da cartilagem de Meckel)

Caráter. 129: 1 > 0 (ausentes ou pequenas)

Caráter. 145: 0 > 1 (formando um prolongamento bem distinto)

Caráter. 148: 1 > 0 (sobrepondo se mais da metade que do pós cleitro 2)

Caráter. 155: 1 > 0 (apresentando um distinto processo direcionado posteriormente)

Caráter. 192: 1 > 0 (presente)

Clado 37

Caráter. 24: 1 > 0 (porção que se articula com o pró-ótico não se estendendo mais que na metade do osso)

Caráter. 26: 0 > 1 (situado na porção mediana do osso epoccipital)

Caráter. 29: 1 > 0 (sem processo posterior)

Caráter. 55: 2 > 0 (entre a metade posterior e o término do primeiro infra-orbital)

Caráter. 59: 0 > 1 (menos ou igual a duas vezes o tamanho do palatino)

Caráter. 60: 1 > 0 (osso largo afilando-se abruptamente no sentindo posterior)

Caráter. 63: 1 > 2 (ectopterigóide alinhado com a margem superior do quadrado)

Caráter. 86: 1 > 0 (suave arredondado)

Caráter. 102: 2 > 1 (quatro dentes)

Caráter. 140: 1 > 0 (10 a 11 raios da peitoral)

Caráter. 147: 1 > 0 (lisa)

Caráter. 182: 2 > 3 (nove pterigióforos da nadadeira dorsal)

Caráter. 201: 0 > 1 (serrilhada)

Caráter. 202: 1 > 0 (pouco desenvolvido não alcançando os ossos epurais)

Clado 39

Caráter. 8: 0 > 1 (alcançando mais da metade do osso frontal)

Caráter. 104: 1 > 0 (base do dente menor que a coroa)

Caráter. 107: 1 > 0 (margem ventral divergindo em sentido anterior da dorsal e com a margem anterior mais larga que a posterior)

Caráter. 108: 0 > 1 (margem da porção com dentes arqueando-se em direção á margem ventral do pré-maxilar, formando um eixo contínuo)

Caráter. 109: 1 > 0 (curto comprimento no máximo, duas vezes a da região com dentes)

Caráter. 114: 1 > 2 (multicuspidado)

Caráter. 117: 1 > 0 (processo posterior do mesmo tamanho ou um pouco maior que o processo anterior)

Caráter. 122: 0 > 1(com a base mais estreita que a coroa)

Clado 40

Caráter. 60: 1 > 2 (osso estreito com a sua porção posterior não afilando-se)

Caráter. 62: 0 > 1 (margem anterior do ectopterigóide pareada com a margem anterior do mesopterigóide)

Caráter. 79: 1 > 0 (sem processo)

Caráter. 90: 0 > 1 (presente)

Caráter. 127: 0 > 1 (dentes do dentário decrescendo gradualmente da porção anterior para a posterior)

Caráter. 129: 0 > 1 (grandes)

Caráter. 151: 1 > 0 (com três ramos)

Caráter. 156: 0 > 1 (sem contato com o coracóide)

Caráter. 160: 1 > 0 (formando um ângulo obtuso)

Caráter. 169: 1 > 0 (até 33 vértebras)

Caráter. 180: 1 > 0 (sustentando dois raios)

Clado 41

Caráter. 45: 1 > 2 (margem com projeção afilada)

Caráter. 72: 2 > 1 (larga e curta)

Caráter. 147: 1 > 0 (lisa)

Clado 42

Caráter. 143: 0 > 1 (formando um arco côncavo)

Clado 43

Caráter. 18: 1 > 0 (com interdigitação na metade da barra)

Caráter. 23: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 25: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 51: 1 > 0 (sem poro posterior)

Caráter. 57: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 75: 1 > 0 (distintamente menor que o Metapterigóide)

Caráter. 82: 0 > 1 (margem posterior da lâmina do metapterigóide ladeando a porção ínfero-anterior do hiomandibular)

Caráter. 86: 1 > 0 (suave arredondado)

Caráter. 120: 1 > 0 (formada por três interdigitações)

Caráter. 121: 0 > 1 (região anterior aproximadamente do mesmo tamanho que a posterior)

Caráter. 179: 1 > 2 (dez raios ramificados na nadadeira dorsal)

Clado 44

Caráter. 88: 0 > 1 (arredondado)

Caráter. 98: 1 > 0 (menor que 90°)

Caráter. 197: 1 > 0 (extremidade distal dos lóbulos caudais agudos)

Clado 45

Caráter. 3: 2 > 1 (ocupa metade ou um pouco mais a distância entre a barra e o mesetmóide)

Caráter. 4: 2 > 1 (porção anterior a frente da barra epifiseana e porção posterior aproximadamente do mesmo tamanho)

Caráter. 86: 1 > 0 (suave arredondado)

Caráter. 130: 0 > 1 (plano)

Clado 46

Caráter. 8: 0 > 1 (alcançando mais da metade do osso frontal)

Caráter. 79: 1 > 0 (sem processo)

Caráter. 116: 0 > 1 (maxila não alcançando a porção posterior da cartilagem de Meckel)

Caráter. 121: 0 > 1 (região anterior aproximadamente do mesmo tamanho que a posterior)

Caráter. 128: 0 > 2 (lisa)

Caráter. 137: 1 > 0 (na porção anterior do cerato-hial)

Caráter. 147: 1 > 0 (lisa)

Caráter. 151: 1 > 0 (com três ramos)

Caráter. 163: 0 > 1 (presente)

Caráter. 195: 0 > 1 (forma de halteres)

Clado 47

Caráter. 57: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 105: 1 > 3 (cinco dentes da série externa do pré-maxilar)

Caráter. 159: 0 > 1 (posicionada mais internamente em relação à margem externa)

Caráter. 197: 1 > 0 (extremidade distal dos lóbulos caudais agudos)

Clado 48

Caráter. 60: 1 > 2 (osso estreito com a sua porção posterior não afilando-se)

Caráter. 62: 0 > 1 (margem anterior do ectopterigóide pareada com a margem anterior do mesopterigóide)

Caráter. 101: 1 > 0 (uma série de dentes no pré-maxilar)

Caráter. 103: 0 > 1 (dentes da fileira externa maiores do que os dentes da fileira interna)

Caráter. 124: 0 > 1 (arredondada)

Caráter. 128: 0 > 2 (lisa)

Aphyocharax pusillus

Caráter. 9: 0 > 1 (presente)

Caráter. 15: 1 > 2 (massivo, porém não em contato com o paresfenóide)

Caráter. 20: 0 > 1 (desenvolvida, quase atingindo a porção ventral do mesetmóide)

Caráter. 23: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 41: 1 > 0 (presente em toda a extensão do infra-orbital 1)

Caráter. 42: 1 > 0 (lisa)

Caráter. 45: 0 > 1 (margem com projeção moderadamente afilada)

Caráter. 48: 1 > 0 (pouco sobreposto na porção dorsal)

Caráter. 59: 0 > 1 (ausente)

Caráter. 63: 1 > 2 (ectopterigóide alinhado com a margem superior do quadrado)

Caráter. 82: 0 > 1 (margem posterior da lâmina do metapterigóide ladeando a porção ínfero-anterior do hiomandibular)

Caráter. 84: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 86: 1 > 0 (suavemente arredondado)

Caráter. 87: 0 > 1 (em forma de S na porção inferior ou côncava)

Caráter. 101: 1 > 0 (uma série de dentes no pré-maxilar)

Caráter. 107: 1 > 0 (margem ventral divergindo em sentido anterior da dorsal e com a margem anterior mais larga que a posterior)

Caráter. 121: 0 > 1 (região anterior aproximadamente do mesmo tamanho que a posterior)

Caráter. 124: 0 > 2 (implantação dos dentes no dentário reta)

Caráter. 140: 1 > 0 (10 a 11 raios na nadadeira peitoral)

Caráter. 162: 2 > 1 (osso isquiático curvado em contato com os raios da pélvica)

Caráter. 172: 0 > 1 (pós-zigapófise articulando-se com o pré-zigapófise da vértebra posterior)

Caráter. 184: 1 > 0 (simples)

Caráter. 191: 2 > 1 (10 a 19 raios na nadadeira anal)

Caráter. 193: 2 > 0 (dois raios não ramificados na nadadeira anal)

Caráter. 205: 0 > 1 (presentes porém estendendo-se pouco além do pedúnculo caudal aproximadamente três fileiras)

Astyanax fasciatus

Caráter. 2: 0 > 1 (grandes)

Caráter. 3: 2 > 1 (ocupa metade ou um pouco mais a distância entre a barra e o mesetmóide)

Caráter. 12: 1 > 0 (extremidade ventral do etmóide lateral quase que na metade do arco palatino)

Caráter. 15: 1 > 0 (delgado e relativamente pequeno)

Caráter. 16: 1 > 0 (delgado e relativamente pequeno)

Caráter. 21: 1 > 0 (não projetando-se ventralmente e sim horizontalmente através da articulação entre o basioccipital)

Caráter. 22: 2 > 1 (reto apenas na região da órbita)

Caráter. 34: 1 > 0 (côncavo)

Caráter. 49: 1 > 0 (liso e reto)

Caráter. 65: 0 > 1 (presença de calha somente na porção posterior)

Caráter. 66: 0 > 1 (margem posterior com fenestra)

Caráter. 71: 1 > 0 (redonda ou verticalmente alongada)

Caráter. 78: 1 > 2 (osso com forma triangular)

Caráter. 83: 1 > 0 (borda dorsal do opérculo mais elevada do que a do hiomandibular)

Caráter. 105: 1 > 2 (quatro dentes na série externa do pré-maxilar)

Caráter. 133: 0 > 1 (presente na lamela dorsal)

Caráter. 148: 0 > 1 (sobrepondo se até a metade ou menos da metade do pós cleitro-2)

Caráter. 153: 0 > 1 (presente)

Caráter. 181: 1 > 0 (sustentando mais de dois raios)

Caráter. 182: 2 > 1 (onze pterigióforos da nadadeira dorsal)

Caráter. 183: 0 > 1 (fusionada ao último raio ou ausente)

Caráter. 203: 0 > 1 (com abas ao longo da sua extensão)

Bryconamericus exodon

Caráter. 10: 2 > 0 (com a parte superior quase do tamanho da parte inferior e bem visível lateralmente)

Caráter. 21: 1 > 0 (não projetando-se ventralmente e sim horizontalmente através da articulação entre o basioccipital)

Caráter. 23: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 52: 0 > 2 (osso estreito)

Caráter. 53: 1 > 2 (canal sensorial passa no meio do osso gerando duas grandes abas ósseas)

Caráter. 62: 0 > 2 (margem anterior do mesopterigóide mais anterior que a do ectopterigóide)

Caráter. 78: 1 > 2 (osso com forma triangular)

Caráter. 85: 0 > 1 (ângulo obtuso, maior do que 90°)

Caráter. 87: 0 > 1 (em forma de S parte inferior côncava)

Caráter. 91: 0 > 1 (com atrofia no lábio superior)

Caráter. 94: 1 > 2 (processo ascendente menor que o osso nasal)

Caráter. 99: 1 > 2 (lateral)

Caráter. 105: 1 > 2 (quatro dentes na série externa do pré-maxilar)

Caráter. 106: 1 > 2 (porção posterior da mesma largura que a porção mediana)

Caráter. 117: 0 > 1 (processo posterior tendo duas vezes ou mais o tamanho do processo anterior)

Caráter. 119: 0 > 1 (formando um arco côncavo)

Caráter. 122: 2 > 1 (com a base mais estreita que a coroa)

Caráter. 128: 0 > 2 (lisa)

Caráter. 144: 0 > 2 (margem póstero-inferior marcadamente côncava, configurando uma projeção distinta nessa região)

Caráter. 149: 1 > 0 (aba óssea ausente)

Caráter. 176: 1 > 0 (com uma cavidade e/ou perfuração)

Caráter. 183: 0 > 1 (fusionada ao último raio ou ausente)

Caráter. 184: 1 > 0 (simples)

Caráter. 199: 0 > 1 (maior que a metade do uróstilo)

Bryconops alburnoides

Caráter. 12: 0 > 1 (extremidade ventral do etmóide lateral alcançando mais que a metade do arco palatino)

Caráter. 19: 0 > 1 (porção anterior não muito mais larga que a porção posterior)

Caráter. 24: 1 > 0 (porção que se articula com o pró-ótico não se estendendo mais que na metade do osso)

Caráter. 50: 0 > 1 (osso alongado seu comprimento maior que sua largura)

Caráter. 51: 2 > 1 (com ramo posterior estendendo nunca mais que a metade do osso)

Caráter. 52: 0 > 2 (osso estreito)

Caráter. 68: 0 > 1 (presente)

Caráter. 77: 0 > 1 (em contato com o mesopterigóide mas não sobe ele)

Caráter. 83: 1 > 0 (borda dorsal do opérculo mais elevada do que a do hiomandibular)

Caráter. 88: 1 > 0 (agudo)

Caráter. 95: 0 > 1 (formando uma projeção protuberante bem distinta)

Caráter. 98: 1 > 0 (menor que 90°)

Caráter. 107: 1 > 0 (margem ventral divergindo em sentido anterior da dorsal e com a margem anterior mais larga que a posterior)

Caráter. 109: 0 > 1 (região longa, no mínimo, três vezes o da região com dentes)

Caráter. 113: 2 > 0 (1 a 4 dentes no osso maxilar)

Caráter. 117: 2 > 1 (processo posterior tendo duas vezes ou mais o tamanho do processo anterior)

Caráter. 118: 1 > 0 (tubular sem expansões lamelares)

Caráter. 120: 0 > 1 (formada por quatro interdigitações)

Caráter. 121: 0 > 2 (região anterior mais curta que a posterior)

Caráter. 124: 0 > 1 (arredondada)

Caráter. 143: 1 > 0 (formando um arco convexo)

Caráter. 148: 1 > 0 (sobrepondo se mais da metade que do pós cleitro 2)

Caráter. 153: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 158: 0 > 1 (quase bifurcado formando uma meia-lua entre as duas)

Caráter. 161: 2 > 1 (extremidade anterior arredondada)

Caráter. 163: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 164: 1 > 0 (pequeno menor que a metade da porção não segmentada do raio)

Caráter. 193: 2 > 1 (três raios não ramificados da nadadeira anal)

Caráter. 197: 1 > 0 (extremidade distal dos lóbulos caudais agudos)

Brycon pesu

Sem autapomorfia

Deuterodon iguape

Caráter. 38: 1 > 0 (tocando o primeiro infra-orbital)

Caráter. 39: 0 > 1 (com sobreposição)

Caráter. 164: 0 > 1 (médio aproximadamente a metade da porção não segmentada do raio)

Caráter. 165: 2 > 1 (cinco supraneurais)

Caráter. 180: 0 > 1 (sustentando um raio)

Caráter. 181: 1 > 0 (sustentando dois raios)

Caráter. 193: 2 > 1(três raios não ramificados na nadadeira anal)

Deuterodon langei

Caráter. 59: 0 > 1 (ausente)

Caráter. 191: 2 > 1 (10 a 19 raios ramificados na nadadeira anal)

Caráter. 199: 1 > 0 (menor ou igual à metade do uróstilo)

Caráter. 202: 1 > 0 (pouco desenvolvido não alcançando os ossos epurais)

Deuterodon longirostris

Caráter. 2: 0 > 1 (grandes)

Caráter. 45: 1 > 2 (margem com projeção afilada)

Caráter. 100: 1 > 0 (cúspides do mesmo tamanho e dentes mais compactados)

Caráter. 147: 1 > 0 (lisa)

Caráter. 156: 1 > 0 (em contato com o coracóide)

Caráter. 182: 2 > 3 (nove pterigióforos da nadadeira dorsal)

Caráter. 186: 1 > 0 (extremidade arrendondada)

Caráter. 191: 2 > 1 (10 a 19 raios ramificados da nadadeira anal)

Deuterodon parahybae

Caráter. 6: 1 > 0 (pequena não separando totalmente os pré-maxilares)

Caráter. 41: 1 > 0 (presente em toda a extensão do infra-orbital 1)

Caráter. 60: 2 > 0 (osso largo afilando-se abruptamente no sentindo posterior)

Caráter. 78: 1 > 2 (osso com forma triangular)

Caráter. 87: 1 > 0 (entre reto e levemente convexo)

Caráter. 102: 2 > 1 (quatro dentes na fileira interna do pré-maxilar)

Caráter. 114: 1 > 0 (tricúspidado)

Caráter. 115: 2 > 1 (cúspides de tamanho semelhante)

Caráter. 131: 1 > 0 (margem anterior não muito mais larga do que a sua posterior)

Caráter. 163: 0 > 1 (presente)

Caráter. 164: 0 > 1 (médio aproximadamente a metade da porção não segmentada do raio)

Caráter. 170: 3 > 2 (nove vértebras antes do primeiro pterigióforo da dorsal)

Caráter. 174: 0 > 1 (sem articulação entre os espinhos e os raios procurrentes caudais)

Caráter. 197: 1 > 0 (extremidade distal dos lóbulos caudais agudos)

Caráter. 203: 0 > 1(com abas ao longo da sua extensão)

Deuterodon pedri

Caráter. 2: 0 > 1 (grandes)

Caráter. 47: 1 > 0 (sem sobreposição)

Caráter. 49: 1 > 0 (liso e reto)

Caráter. 94: 1 > 2 (processo ascendente menor que o osso nasal)

Caráter. 100: 1 > 0 (cúspides do mesmo tamanho e dentes mais compactados)

Caráter. 105: 1 > 0 (dois ou um dentes na série externa do pré-maxilar)

Caráter. 147: 1 > 0 (lisa)

Caráter. 148: 0 > 1 (sobrepondo se até a metade ou menos da metade do pós cleitro 2)

Caráter. 177: 0 > 1 (terceira vértebra posterior da mesma largura das demais vértebras)

Caráter. 178: 0 > 1 (origem da anal com vertical em algum ponto da nadadeira dorsal)

Caráter. 182: 2 > 3 (nove pterigióforos da nadadeira dorsal)

Caráter. 191: 2 > 1 (10 a 19 raios ramificados da nadadeira anal)

Caráter. 202: 1 > 0 (pouco desenvolvido não alcançando os ossos epurais)

Deuterodon rosae

Caráter. 3: 1 > 0 (ocupa aproximadamente 1/3 da distância entre a barra epifiseana e o mesetmóide)

Caráter. 4: 1 > 0 (porção anterior a frente da barra epifiseana menor que a posterior)

Caráter. 9: 0 > 1 (presente)

Caráter. 34: 1 > 0 (côncavo)

Caráter. 51: 1 > 0 (sem poro posterior)

Caráter. 59: 0 > 1 (ausente)

Caráter. 63: 1 > 2 (ectopterigóide alinhado com a margem superior do quadrado)

Caráter. 99: 1 > 2 (lateral)

Caráter. 115: 1 > 2 (cúspide mediana maior que as demais)

Caráter. 131: 1 > 0 (margem anterior não muito mais larga do que a sua posterior)

Caráter. 144: 1 > 0 (margem póstero-inferior sinuosa)

Caráter. 156: 1 > 0 (em contato com o coracóide)

Caráter. 165: 2 > 1 (quatro)

Deuterodon singularis

Caráter. 24: 0 > 1 (porção que se articula com o pró-ótico estendendo-se mais que a metade do osso)

Caráter. 45: 2 > 0 (margem com projeção arredondada)

Caráter. 72: 1 > 2 (larga e longa)

Caráter. 122: 1 > 0 (com base do mesmo tamanho que a coroa)

Caráter. 147: 0 > 1 (com processo anterior)

Caráter. 169: 0 > 1 (34 a 38 vértebras)

Deuterodon stigmaturus

Caráter. 33: 0 > 1 (ventral do mesmo tamanho ou maior que a posterior)

Caráter. 87: 1 > 0 (entre reto e levemente convexo)

Caráter. 163: 0 > 1 (presente)

Caráter. 170: 2 > 3 (dez vértebras anteriores ao primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal)

Deuterodon supparis

Caráter. 3: 2 > 1 (ocupa metade ou um pouco mais a distância entre a barra e o mesetmóide)

Caráter. 9: 0 > 1 (presente)

Caráter. 59: 0 > 1 (ausente)

Caráter. 87: 1 > 0 (entre reto e levemente convexo)

Caráter. 162: 2 > 1 (osso isquiático curvado em contato com os raios da pélvica)

Caráter. 201: 1 > 0 (lisa)

Glandulocauda melanogenys

Caráter. 2: 0 > 1(grandes)

Caráter. 3: 2 > 0 (ocupa aproximadamente 1/3 da distância entre a barra epifiseana e o mesetmóide)

Caráter. 9: 0 > 1 (presente)

Caráter. 13: 0 > 1 (ausente)

Caráter. 15: 1 > 0 (delgado e relativamente pequeno)

Caráter. 16: 1 > 0 (ossos relativamente curtos)

Caráter. 20: 0 > 1 (desenvolvida quase atingindo a porção ventral do mesetmóide)

Caráter. 36: 0 > 1 (presente)

Caráter. 41: 1 > 0 (presente em toda a extensão do infra-orbital 1)

Caráter. 42: 1 > 0 (lisa)

Caráter. 44: 1 > 0 (curto, porções anterior e posterior similares)

Caráter. 67: 1 > 0 (margem posterior lisa ou concavidade)

Caráter. 71: 1 > 0 (redonda ou verticalmente alongada)

Caráter. 79: 1 > 0 (sem processo)

Caráter. 83: 1 > 2 (borda dorsal do opérculo abaixo da borda do hiomandibular)

Caráter. 88: 1 > 0 (agudo)

Caráter. 95: 0 > 1 (formando uma projeção protuberante bem distinta)

Caráter. 112: 1 > 2 (multicuspidados)

Caráter. 113: 0 > 1 (cinco a sete dentes no osso maxilar)

Caráter. 114: 0 > 1 (pentacuspidado)

Caráter. 129: 0 > 1 (grandes)

Caráter. 130: 0 > 1 (plano)

Caráter. 155: 0 > 1 (arredondada)

Caráter. 171: 1 > 2 (duas vértebras intermediárias)

Caráter. 204: 0 > 1 (serrilhada)

Gnathocharax steindachnerii

Caráter. 24: 1 > 0 (porção que se articula com o pró-ótico não se estendendo mais que na metade do osso)

Caráter. 37: 01 > 2 (quatro infra-orbitais, presença de um infra-orbital na posição relativa dos IO3 e IO4 e perda do IO 6)

Caráter. 42: 1 > 0 (lisa)

Caráter. 45: 0 > 2 (margem com projeção afilada)

Caráter. 83: 1 > 2 (borda dorsal do opérculo abaixo da borda do hiomandibular)

Caráter. 86: 1 > 0 (suave arredondado)

Caráter. 89: 0 > 1 (superior)

Caráter. 101: 1 > 0 (uma série de dentes no pré-maxilar)

Caráter. 113: 2 > 1 (cinco a sete dentes no osso maxilar em adultos)

Caráter. 118: 1 > 0 (tubular sem expansões lamelares)

Caráter. 124: 0 > 2 (reta)

Caráter. 125: 3 > 0 (quatro a cinco dentes grandes no dentário)

Caráter. 129: 1 > 0 (ausentes ou pequenas)

Caráter. 131: 1 > 0 (margem anterior não muito mais larga do que a sua posterior)

Caráter. 140: 1 > 0 (10 a 11 raios da nadadeira peitoral)

Caráter. 152: 0 > 1 (expandido ventralmente de maneira a formar uma quilha)

Caráter. 161: 2 > 0 (extremidade anterior afilada)

Caráter. 179: 1 > 0 (oito ou menos raios ramificados na nadadeira dorsal)

Caráter. 182: 2 > 4 (oito ou menos pterigióforos da nadadeira dorsal)

Caráter. 184: 1 > 0 (simples)

Caráter. 193: 2 > 1 (três raios não ramificados da nadadeira anal)

Caráter. 203: 1 > 0 (espiniformes)

Caráter. 205: 0 > 2 (presentes, estendendo-se bastante sobre a nadadeira caudal, com mais de quatro fileiras de escamas)

Gymnocorymbus ternetzi

Caráter. 3: 2 > 1 (ocupa metade ou um pouco mais a distância entre a barra e o mesetmóide)

Caráter. 6: 1 > 0 (pequena não separando totalmente os pré-maxilares)

Caráter. 7: 0 > 1 (estendendo entre os nasais, alcançando a metade do comprimento da abertura nasal)

Caráter. 10: 2 > 0 (com a parte superior quase do tamanho da parte inferior e bem visível lateralmente)

Caráter. 11: 0 > 1 (ultrapassando a vertical que cruza o aparelho de Weber passando entre a primeira e terceira vértebras)

Caráter. 20: 0 > 1 (desenvolvida quase atingindo a porção ventral do mesetmóide)

Caráter. 24: 1 > 0 (porção que se articula com o pró-ótico não se estendendo mais que na metade do osso)

Caráter. 41: 1 > 0 (presente em toda a extensão do infra-orbital 1)

Caráter. 47: 1 > 0 (sem sobreposição)

Caráter. 50: 0 > 1 (osso alongado seu comprimento maior que sua largura)

Caráter. 66: 0 > 1 (formando uma leve projeção posterior)

Caráter. 75: 1 > 0 (distintamente menor que o metapterigóide)

Caráter. 82: 0 > 1 (margem posterior da lâmina do metapterigóide ladeando a porção ínfero-anterior do hiomandibular)

Caráter. 99: 1 > 2 (lateral)

Caráter. 106: 1 > 2 (porção posterior da mesma largura que a porção mediana)

Caráter. 111: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 121: 0 > 2 (região anterior mais curta que a posterior)

Caráter. 147: 1 > 0 (lisa)

Caráter. 157: 0 > 1 (sete raios na nadadeira pélvica)

Caráter. 159: 0 > 2 (posicionada medianamente no osso pélvico)

Caráter. 170: 3 > 1 (oito vértebras antes do primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal)

Caráter. 184: 1 > 0 (simples)

Caráter. 187: 0 > 1 (dirigidos para cima e para trás)

Caráter. 191: 2 > 3 (mais de 30 raios ramificados na nadadeira anal)

Caráter. 193: 2 > 3 (cinco raios não ramificados na nadadeira anal)

Caráter. 194: 0 > 1 (raios mediais mais desenvolvidos que os raios anteriores)

Caráter. 195: 0 > 2 (ausente)

Hollandichthys multifasciatus

Caráter. 15: 1 > 0 (delgado e relativamente pequeno)

Caráter. 21: 1 > 0 (não projetando-se ventralmente e sim horizontalmente através da articulação entre o basioccipital)

Caráter. 22: 2 > 1 (reto apenas na região da órbita)

Caráter. 27: 0 > 1 (curto cerca de metade do comprimento da extensão vertical do epoccipital)

Caráter. 30: 0 > 1 (com concavidade posterior relacionada à presença da fossa do *dilatator operculi*)

Caráter. 56: 0 > 1 (presente)

Caráter. 62: 0 > 1 (margem anterior do ectopterigóide pareada com a margem anterior do mesopterigóide)

Caráter. 66: 0 > 1 (formando uma leve projeção posterior)

Caráter. 73: 1 > 0 (situada aproximadamente na vertical que passa no centro das órbitas)

Caráter. 75: 1 > 0 (distintamente menor que o metapterigóide)

Caráter. 77: 0 > 2 (separado do mesopterigóide por um espaço)

Caráter. 79: 1 > 0 (sem processo)

Caráter. 108: 0 > 1 (margem da porção com dentes arqueando-se em direção á margem ventral do pré-maxilar, formando um eixo contínuo)

Caráter. 130: 0 > 1 (plano)

Caráter. 132: 1 > 0 (curto)

Caráter. 139: 1 > 0 (sem uma projeção)

Caráter. 153: 0 > 1 (presente)

Caráter. 154: 0 > 1 (grande)

Caráter. 156: 0 > 1 (sem contato com o coracóide)

Caráter. 157: 0 > 1(sete raios na nadadeira pélvica)

Caráter. 160: 0 > 1 (formando um ângulo agudo)

Caráter. 170: 3/5 > 4 (onze vértebras anteriores ao primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal)

Caráter. 175: 0 > 1 (sem nenhuma articulação entre os entre os espinhos neurais e os raios procurrentes)

Caráter. 199: 0 > 1 (um par de uroneurais)

Caráter. 203: 1 > 0 (espiniformes)

Jupiaba poranga

Caráter. 20: 0 > 1 (desenvolvida quase atingindo a porção ventral do mesetmóide)

Caráter. 24: 1 > 0 (porção que se articula com o pró-ótico não se estendendo mais que na metade do osso)

Caráter. 38: 1 > 0 (tocando o primeiro infra-orbital)

Caráter. 39: 0 > 1 (com sobreposição)

Caráter. 44: 1 > 2 (alongada porções anterior e posterior similares)

Caráter. 49: 1 > 0 (liso e reto)

Caráter. 51: 1 > 2 (com ramo posterior estendendo até próximo a borda posterior do osso)

Caráter. 52: 2 > 1 (osso mediano)

Caráter. 73: 1 > 0 (situada aproximadamente na vertical que passa no centro das órbitas)

Caráter. 86: 1 > 0 (suave arredondado)

Caráter. 88: 1 > 0 (agudo)

Caráter. 106: 1 > 2 (porção posterior da mesma largura que a porção mediana)

Caráter. 109: 1 > 0 (curto comprimento no máximo, duas vezes a da região com dentes)

Caráter. 110: 0 > 1 (leve concavidade na margem ventral posterior lobada da maxila)

Caráter. 112: 2 > 1 (tricuspidados)

Caráter. 114: 1 > 0 (tricúspidado)

Caráter. 125: 0 > 1 (três dentes grandes no dentário em adultos)

Caráter. 153: 0 > 1 (presente)

Caráter. 160: 1 > 0 (formando um ângulo obtuso)

Caráter. 161: 2 > 0 (extremidade anterior afilada)

Caráter. 164: 0 > 1 (médio aproximadamente a metade da porção não segmentada do raio)

Caráter. 167: 0 > 1 (aproximadamente da mesma largura em toda a extensão)

Caráter. 199: 0 > 1 (maior que a metade do uróstilo)

Moenkhausia xinguensis

Caráter. 12: 1 > 0 (extremidade ventral do etmóide lateral quase que na metade do arco palatino)

Caráter. 25: 2 > 1 (presente porem reduzido)

Caráter. 40: 2 > 1 (porção anterior do infra-orbital 1 alinhado)

Caráter. 45: 1 > 0 (margem com projeção arredondada)

Caráter. 47: 1 > 0 (sem sobreposição)

Caráter. 50: 0 > 1 (osso alongado seu comprimento maior que sua largura)

Caráter. 60: 1 > 0 (osso largo afilando-se abruptamente no sentindo posterior)

Caráter. 63: 1 > 2 (ectopterigóide alinhado com a margem superior do quadrado)

Caráter. 77: 1 > 2 (separado do mesopterigóide por um espaço)

Caráter. 82: 0 > 1 (margem posterior da lâmina do metapterigóide ladeando a porção ínfero-anterior do hiomandibular)

Caráter. 85: 0 > 1 (obtuso maior do que 90°)

Caráter. 94: 1 > 2 (processo ascendente menor que o osso nasal)

Caráter. 99: 1 > 2 (lateral)

Caráter. 105: 3 > 2 (quatro dentes na série externa do pré-maxilar)

Caráter. 120: 1 > 4 (formada por sete interdigitações)

Caráter. 133: 0 > 1 (presente na lamela dorsal)

Caráter. 134: 0 > 1 (com algumas ossificações)

Caráter. 140: 1 > 0 (10 a 11 raios na nadadeira peitoral)

Caráter. 142: 0 > 1 (dispostos em uma linha reta)

Caráter. 155: 0 > 1 (arredondada)

Caráter. 170: 3 > 1 (oito vértebras anteriores ao primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal)

Caráter. 173: 0 > 1 (presentes)

Caráter. 175: 0 > 1 (sem nenhuma articulação entre os entre os espinhos neurais e os raios procurrentes)

Caráter. 181: 1 > 0 (sustentando mais de dois raios)

Caráter. 184: 1 > 0 (simples)

Caráter. 193: 2 > 1 (três raios não ramificados na nadadeira anal)

Caráter. 205: 0 > 2 (presentes, estendendo-se bastante sobre a nadadeira caudal, com mais de quatro fileiras de escamas)

Oligosarcus pintoi

Caráter. 8: 0 > 1 (alcançando mais da metade do osso frontal)

Caráter. 9: 0 > 1 (presente)

Caráter. 15: 1 > 0 (delgado e relativamente pequeno)

Caráter. 16: 1 > 0 (ossos relativamente curtos)

Caráter. 23: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 27: 0 > 2 (extremamente curto ¼ da extensão vertical do epoccipital)

Caráter. 42: 1 > 0 (lisa)

Caráter. 47: 1 > 0 (sem sobreposição)

Caráter. 50: 0 > 1 (osso alongado seu comprimento maior que sua largura)

Caráter. 55: 2 > 0 (entre a metade posterior e o término do primeiro infra-orbital)

Caráter. 57: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 61: 1 > 0 (presentes)

Caráter. 71: 1 > 0 (redonda ou verticalmente alongada)

Caráter. 79: 1 > 0 (sem processo)

Caráter. 90: 0 > 1 (presente)

Caráter. 108: 0 > 1 (margem da porção com dentes arqueando-se em direção á margem ventral do pré-maxilar, formando um eixo contínuo)

Caráter. 113: 0 > 2 (oito a mais dentes no osso maxilar em adultos)

Caráter. 116: 0 > 1 (maxila não alcançando a porção posterior da cartilagem de Meckel)

Caráter. 130: 0 > 1 (plano)

Caráter. 148: 0 > 1 (sobrepondo se até a metade ou menos da metade do pós cleitro 2)

Caráter. 155: 0 > 1 (arredondada)

Caráter. 164: 0 > 2 (grande (maior que a metade da porção não segmentada do raio))

Caráter. 188: 1 > 0 (pequena)

Phenacogaster tegatus

Caráter. 7: 0 > 1(estendendo entre os nasais, alcançando a metade do comprimento da abertura nasal)

Caráter. 19: 0 > 1 (porção anterior não muito mais larga que a porção posterior)

Caráter. 22: 2 > 1 (reto apenas na região da órbita)

Caráter. 27: 0 > 1 (curto cerca de metade do comprimento da extensão vertical do epoccipital)

Caráter. 46: 0 > 1 (retangular ou quadrado altura não variando ao longo do seu comprimento)

Caráter. 49: 0 > 1 (liso e com sinuosidade)

Caráter. 50: 0 > 1 (osso alongado seu comprimento maior que sua largura)

Caráter. 52: 0 > 2 (osso estreito)

Caráter. 60: 1 > 0 (osso largo afilando-se abruptamente no sentindo posterior)

Caráter. 66: 0 > 1 (formando uma leve projeção posterior)

Caráter. 77: 0 > 2 (separado do mesopterigóide por um espaço)

Caráter. 79: 1 > 0 (sem processo)

Caráter. 85: 0 > 1 (obtuso maior do que 90°)

Caráter. 102: 2 > 4 (nove dentes na fileira interna do pré-maxilar)

Caráter. 104: 2 > 1 (base e coroa do mesmo tamanho)

Caráter. 110: 0 > 1 (leve concavidade na margem ventral posterior lobada da maxila)

Caráter. 121: 0 > 2 (região anterior mais curta que a posterior)

Caráter. 122: 2 > 0 (com base do mesmo tamanho que a coroa)

Caráter. 130: 0 > 1 (plano)

Caráter. 139: 1 > 0 (sem uma projeção)

Caráter. 146: 1 > 0 (do mesmo tamanho ou maior que uma escama)

Caráter. 159: 0 > 1 (posicionada mais internamente em relação à margem externa)

Caráter. 161: 2 > 1 (extremidade anterior arredondada)

Caráter. 163: 1 > 0 (ausente)

Caráter. 165: 3 > 1 (quatro supraneurais)

Caráter. 167: 1 > 0 (alargados na porção dorsal)

Caráter. 176: 1 > 0 (com uma cavidade e/ou perfuração)

Caráter. 180: 1 > 0 (sustentando dois raios)

Caráter. 187: 0 > 1 (dirigidos para cima e para trás)

Caráter. 191: 2 > 3 (mais de 30 raios ramificados na nadadeira anal)

Probolodus heterostomus

Caráter. 2: 0 > 1 (grandes)

Caráter. 6: 1 > 0 (pequena não separando totalmente os pré-maxilares)

Caráter. 21: 1 > 0 (não projetando-se ventralmente e sim horizontalmente através da articulação entre o basioccipital)

Caráter. 40: 2 > 0 (porção anterior do infra-orbital 1 anterior ao antorbital)

Caráter. 46: 0 > 1 (retangular ou quadrado altura não variando ao longo do seu comprimento)

Caráter. 51: 0 > 1 (com ramo posterior estendendo nunca mais que a metade do osso)

Caráter. 52: 0 > 1 (osso mediano)

Caráter. 75: 1 > 0 (distintamente menor que o metapterigóide)

Caráter. 77: 0 > 1 (em contato com o mesopterigóide mas não sobe ele)

Caráter. 78: 1 > 0 (losango porção mediana estreita formando uma cintura no osso)

Caráter. 99: 1 > 2 (lateral)

Caráter. 100: 1 > 0 (cúspides do mesmo tamanho e dentes mais compactados)

Caráter. 112: 1 > 0 (cônicos)

Caráter. 114: 0 > 3 (cônico)

Caráter. 117: 0 > 2 (processo posterior menor que o processo anterior)

Caráter. 121: 0 > 1 (região anterior aproximadamente do mesmo tamanho que a posterior)

Caráter. 125: 0 > 3 (quase todos os dentes do mesmo tamanho)

Caráter. 139: 1 > 0 (sem uma projeção)

Caráter. 153: 0 > 1 (presente)

Caráter. 166: 1 > 0 (anterior ao espinho neural da quarta vértebra)

Caráter. 170: 3 > 2 (nove vértebras anteriores ao primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal)

Caráter. 173: 0 > 1 (presentes)

Caráter. 178: 1 > 0 (base da nadadeira dorsal a frente da vertical que passa pela origem da nadadeira anal)

Caráter. 193: 2 > 3 (cinco raios não ramificados da nadadeira anal)

Caráter. 197: 1 > 0 (extremidade distal dos lóbulos caudais agudos)

Caráter. 199: 0 > 1 (maior que a metade do uróstilo)

Caráter. 205: 0 > 1 (presentes porém estendendo-se pouco além do pedúnculo caudal aproximadamente três fileiras;)

Salminus hilarii

Caráter. 1: 2 > 1 (reduzido quase não distinto do restante do mesetmóide)

Caráter. 8: 0 > 1 (alcançando mais da metade do osso frontal)

Caráter. 10: 2 > 0 (com a parte superior quase do tamanho da parte inferior e bem visível lateralmente)

Caráter. 13: 0 > 1 (ausente)

Caráter. 14: 0 > 1 (contatando o paresfenóide)

Caráter. 15: 1 > 2 (massivo porém não em contato com o paresfenóide)

Caráter. 22: 2 > 0 (reto em toda a sua extensão)

Caráter. 28: 0 > 1 (aproximadamente horizontal não continuo com a superfície ventral do frontal)

Caráter. 29: 1 > 2 (processo posterior longo)

Caráter. 31: 0 > 1 (com estrias)

Caráter. 44: 02 > 1 (alongado porção anterior ampla e posterior mais fina)

Caráter. 45: 0 > 1 (margem com projeção moderadamente afilada)

Caráter. 60: 1 > 0 (osso largo afilando-se abruptamente no sentindo posterior)

Caráter. 66: 0 > 1 (formando uma leve projeção posterior)

Caráter. 78: 1 > 0 (losango porção mediana estreita formando uma cintura no osso)

Caráter. 94: 2 > 0 (processo ascendente maior que o nasal)

Caráter. 99: 2 > 1 (dorsal)

Caráter. 126: 0 > 1 (todos os dentes do mesmo tamanho)

Caráter. 130: 0 > 1 (plano)

Caráter. 133: 0 > 1 (presente na lamela dorsal)

Caráter. 162: 2 > 1 (osso isquiático curvado em contato com os raios da pélvica)

Caráter. 181: 1 > 0 (sustentando mais de dois raios)

Caráter. 185: 1 > 0 (presente)

Tetragonopterus chalceus

Caráter. 16: 1 > 0 (ossos relativamente curtos)

Caráter. 21: 1 > 0 (não projetando-se ventralmente e sim horizontalmente através da articulação entre o basioccipital)

Caráter. 27: 0 > 2 (extremamente curto ¼ da extensão vertical do epoccipital)

Caráter. 35: 1 > 0 (reta ou convexa)

Caráter. 48: 0 > 1 (quase que totalmente sobreposto)

Caráter. 56: 0 > 1 (presente)

Caráter. 60: 1 > 2 (osso estreito com a sua porção posterior não afilando-se)

Caráter. 62: 0 > 1 (margem anterior do ectopterigóide pareada com a margem anterior do mesopterigóide)

Caráter. 115: 2 > 1 (cúspides de tamanho semelhante)

Caráter. 120: 1 > 2 (formada por cinco interdigitações)

Caráter. 127: 0 > 1 (dentes do dentário decrescendo gradualmente da porção anterior para a posterior)

Caráter. 148: 0 > 1 (sobrepondo se até a metade ou menos da metade do pós cleitro 2)

Caráter. 156: 0 > 1 (sem contato com o coracóide)

Caráter. 165: 1/2 > 0 (três ou menos supraneurais)

Caráter. 170: 3 > 0 (sete vértebras anteriores ao primeiro pterigióforos da nadadeira dorsal)

Caráter. 187: 0 > 1 (dirigidos para cima e para trás)

Caráter. 193: 2 > 0 (dois raios não ramificados da nadadeira dorsal)

Caráter. 205: 0 > 1 (presentes porém estendendo-se pouco além do pedúnculo caudal aproximadamente três fileiras;)

7. Lista dos índices dos caracteres analisados nessa analise filogenética. IC = Índice de Consistência e IR = Índice de Retenção

Caracteres	IC	IR
Processo anterolaterais do mesetmóide (asa lateral do mesetmóide	1.0	0.0
Tamanho dos poros do canal sensorial do osso frontal	0.1	0.3
Tamanho da Fontanela Frontal	0.2	0.2
Relação de tamanho das duas metades da fontanela frontal	0.2	0.4
Articulação do pré-maxilar com o mesetmóide	0.5	0.5
Projeção ântero-mediana do mesetmóide	0.2	0.0
Extensão anterior do frontal	0.5	0.0
Ramificação do canal sensorial na porção posterior do osso frontal	0.2	0.7
Contato entre os ossos frontais anteriormente a fontanela frontal	0.1	0.2
Fossa pós-temporal	0.5	0.0
Extensão do espinho osso supra-occipital	1.0	0.0
Comprimento do espinho do etmóide	0.1	0.4
Rinosfenóide	0.5	0.0
Órbito-esfenóide	1.0	0.0
Forma do órbito-esfenóide	0.3	0.0
Parietais	0.1	0.0
Fontanela parietal	0.0	0.0
Barra epifiseana	0.2	0.5
Largura da porção anterior do vômer	0.5	0.0
Crista óssea longitudinal da face dorsal do vômer	0.1	0.0
Projeção ventral da cápsula lagenar	0.1	0.2
Paresfenóide	0.5	0.0
Crista óssea longitudinal medial na fase ventral do paresfenóide formando uma quilha	0.2	0.3
Região póstero-ventral do paresfenóide em vista ventral	0.1	0.2
Processos espiniformes laterais dirigidos anteriormente da porção anterior do paresfenóide	0.5	0.8
Posição do processo do osso epoccipital	1.0	1.0
Comprimento do processo do epoccipital	0.5	0.0
Espinho do esfenótico	1.0	0.0
Pterótico	1.0	1.0
Margem dorso lateral do crânio	0.5	0.5
Superfície dorsal do frontal e parietal	1.0	0.0
Osso antorbital	0.0	0.0
Relação altura/comprimento do antorbital	0.5	0.6
Margem posterior do antorbital	0.3	0.4
Margem anterior do antorbital	0.3	0.3
Canal sensorial no antorbital	0.3	0.0
Número de ossos da série infra-orbital	0.5	0.0
Posição do antorbital	0.2	0.2

Contato entre infra-orbital 1 e o antorbital	0.2	0.2
Posição relativa do infra-orbital 1 e o antorbital	0.4	0.4
Canal sensorial do infra-orbital 1	0.1	0.0
Borda ventral do infra-orbital 3	0.1	0.0
Presença do osso supra-orbital	0.5	0.0
Formato do osso antorbital	0.3	0.3
Margem ântero-ventral do infra-orbital 1	0.2	0.3
Formato do infra-orbital 2	0.3	0.3
Contato entre os infra-orbitais 2 e 3	0.1	0.0
Grau da sobreposição entre os infra-orbitais 2 e 3	0.3	0.6
Contato entre os infra-orbitais 3 e 4	0.1	0.5
Forma do infra-orbital 4	0.1	0.1
Canal sensorial do infra-orbital 4	0.2	0.4
Largura do infra-orbital 5	0.2	0.4
Abas ósseas do infra-orbital 5	0.3	0.3
Tamanho relativo do infra-orbital 6	0.0	0.0
Posição da extremidade ventral do etmóide lateral	0.5	0.6
Ramificação do canal sensorial no infra-orbital 6 voltado para a margem posterior	0.3	0.5
Ramificação do canal sensorial no infra-orbital 6 voltado para a margem anterior	0.2	0.7
Ectopterigóide	0.0	0.0
Contato ectopterigóide-quadrado	0.2	0.2
Formato do osso ectopterigóide	0.2	0.5
Dentes no ectopterigóide	1.0	0.0
Ectopterigóide-Mesopterigóide	0.2	0.4
Região postero-ventral do ectopterigóide e região postero-dorsal do quadrado	0.4	0.4
Presença de calha no Ectopterigóide	1.0	1.0
Calha do Ectopterigóide	1.0	0.0
Região posterior do mesopterigóide	0.2	0.0
Região posterior de metaptegóide	0.5	0.7
Contato entre as regiões póstero-inferior do metapterigóide e póstero-superior do quadrado	1.0	0.0
Contato entre regiões ântero-inferior do metapterigóide e ântero-superior do quadrado	0.0	0.0
Desnível na região dorso-posterior do osso metapterigóide	1.0	1.0
Fenestra Metapterigóide-quadrado	0.2	0.5
Forma da região anterior do osso quadrado	0.2	0.2
Junção Quadrado-artcular	0.6	0.7
Articulação Quadrado-mandibular	0.0	0.0
Comprimento do simplético	0.2	0.4
Forma geral do Simplético	0.5	0.5
Posição do osso palatino	0.3	0.5
Formato do osso palatino	0.3	0.0
Margem dorso-posterior do hiomandibular	0.1	0.1
Processo dorso-posterior do hiomandibular	0.5	0.5
Forma do hiomandibular	0.0	0.0
Hiomandibular	0.2	0.2
Bordas dorsais do hiomandibular e opérculo	0.5	0.0

Ângulo entre os ossos hiomandibular e opérculo	1.0	0.0
Amplitude do ângulo entre os ossos hiomandibular e opérculo	0.1	0.3
Formato do ângulo dorso-anterior do opérculo	0.1	0.4
Formato da borda entre os ângulos dorso-posterior e ventro-posterior do opérculo	0.1	0.5
Forma da margem póstero-ventral do pré-opérculoo	0.2	0.2
Posição da boca	1.0	0.0
Focinho proeminente em vista lateral	0.2	0.7
Atrofia do lábio superior	0.3	0.7
Processo ascendente do pré maxilar	0.0	0.0
Comprimento do processo do osso ascendente do pré-maxilar	0.0	0.0
Comprimento do processo ascendente em relação ao osso nasal	0.2	0.3
Processo descendente do pré-maxilar	0.3	0.7
Face ântero-dorsal do pré-maxilar	0.0	0.0
Extremidade posterior do osso maxilar	1.0	1.0
Ângulo da porção posterior do processo ascendente do pré-maxilar	0.5	0.5
Posição do pré-maxilar em relação ao mesetmóide	0.1	0.2
Morfologia dos dentes do pré-maxilar	0.3	0.0
Série de dentes do pré-maxilar	0.3	0.3
Número de dentes da fileira interna	0.7	0.5
Diferença de tamanho dos dentes da fileira externa do pré-maxilar	1.0	1.0
Forma dos dentes da série interna do pré-maxilar	0.4	0.7
Números de dentes na série externa do pré-maxilar	0.5	0.3
Forma da maxila	0.5	0.3
Margem ventral da porção com dentes do maxilar em relação a margem dorsal	0.3	0.7
Margem ventral do maxilar com dentes	0.3	0.7
Comprimento da região edêntula do osso maxilar	0.1	0.2
Concavidade da região posteriot da maxila	0.2	0.6
Dentição do maxilar	1.0	0.0
Dentes do maxilar	0.3	0.5
Número de dentes no maxilar em adultos	0.4	0.5
Número de cúspides do primeiro dente do maxilar	0.3	0.6
Tamanho das císpides dos dentes do maxilar	0.3	0.5
Comprimento da maxila em relação ao dentário	0.2	0.4
Comprimento do processo anterior do osso maxilar em relação ao processo posterior	0.3	0.6
Forma do osso nasal	0.2	0.5
Forma do osso Nasal	0.2	0.4
Sínfise dos Dentários	0.4	0.4
Tamanho relativo das porções anterior com dentes e posterior (sem dentes) do dentário	0.2	0.2
Primeiros quatro dentes anteriores do dentário	0.2	0.5
Forma das cúspides dos quatros dentes anteriores do dentário	0.5	0.0
Forma de implantação dos quatros dentes anteriores no dentário, em vista lateral	0.5	0.3
Número de dentes grandes no dentário em adultos	0.4	0.4
Disposição dos dentes do dentário	1.0	0.0
Morfologia dos dentes do dentário em relação ao tamanho	0.1	0.3
Porção anterior do Uro-hial	0.1	0.1

Asas laterais do Uro-hial	0.2	0.6
Superficie ventral do osso Uro hial	0.1	0.2
Forma do Basi-hial	0.1	0.0
Comprimento do Basi hial	1.0	0.0
Contato entre o primeiro e segundo branquibranquais	0.3	0.0
Quarto Basibranquial	0.5	0.9
Faringobranquial 2	0.0	0.0
Forame do osso Cerato hial anterior	1.0	1.0
Abertura do canal do Cerato hial anterior	0.5	0.8
Número de raios branquiostégios	0.0	0.0
Forma da inserção dos raios branquistégios 1 e 2 no Cereto-hial anterior	0.3	0.0
Número de raios da peitoral	0.2	0.2
Números de raios indivisos da peitoral	0.0	0.0
Disposição dos raios da peitoral	1.0	0.0
Forma da disposição dos raios da peitoral	0.3	0.5
Forma do cleitro	0.2	0.4
Prolongamento ântero-dorsal do cleitro	0.5	0.7
Pós cleitro 1	1.0	0.0
Margem anterior do pós cleitro 1	0.1	0.2
Sobreposição do pós cleitro 3 em relação ao pós cleitro 2	0.1	0.3
Pós cleitro 3	0.3	0.3
Canal sensorial no pós temporal	0.5	0.7
Canal sensorial do extra escapular	0.2	0.6
Forma do coracóide	1.0	0.0
Forame coracoidal	0.1	0.1
Tamanho do forame coracoidal	0.3	0.3
Porção póstero ventral do coracóide	0.2	0.2
Radial Proximal 1	0.1	0.4
Números de raios da nadadeira pélvica	0.5	0.0
Osso pélvico	1.0	0.0
Posição da crista longitudinal dorsal do osso pélvico	0.6	0.6
Orientação entre os ossos pélvicos	0.2	0.2
Porção anterior do osso pélvico	0.2	0.0
Forma do osso isquiático	0.2	0.0
Projeção óssea anterior do processo isquiático	0.1	0.3
Tamanho da esquírola pélvica	0.2	0.1
Número de supraneurais	0.3	0.2
Posição do primeiro supraneural	0.5	0.6
Formato dos supraneurais	0.3	0.7
Vértebras	0.5	0.0
Número total de vértebras	0.5	0.7
Número de vértebras antes do primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal (incluindo Aparelho Weberiano	0.5	0.2
Número de vértebras intermediárias	0.5	0.6
Contato entre os zigapófises neurais	1.0	0.0
Pré e pós-zigapófises neural com elaborações	0.2	0.6
Contato entre os espinhos hemais e os raios procurrentes	0.3	0.0

Contato entre os espinhos neurais e os raios procurrentes	0.3	0.0
Base dos espinhos hemais posteriores com uma cavidade e/ou perfuração	0.1	0.5
Largura da terceira vértebra posterior	0.2	0.7
Nadadeira dorsal	0.3	0.3
Números de raios ramificados da nadadeira dorsal	0.2	0.3
Último pterigióforo da nadadeira dorsal	0.3	0.7
Primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal	0.2	0.0
Número de pterigióforos da nadadeira dorsal	0.6	0.3
Peça terminal ou suporte da nadadeira dorsal	0.5	0.0
Porção proximal do primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal	0.2	0.0
Pequena ossificação associada com o primeiro radial da nadadeira dorsal	0.5	0.8
Formato da pequena ossificação associada com o primeiro radial da nadadeira dorsal	0.2	0.2
Primeiro pterigióforos da nadadeira anal	0.3	0.0
Lamina óssea do primeiro pterigióforo da nadadeira anal	0.2	0.4
Primeiro pterigióforo da anal	0.0	0.0
radial distal da nadadeira anal	0.1	0.2
Número de raios ramificados na nadadeira anal	0.3	0.0
Peça terminal ou suporte da nadadeira anal	0.5	0.5
Número de raios não ramificados da nadadeira anal	0.3	0.0
Forma da nadadeira anal	1.0	0.0
Formato do radial medial da nadadeira anal	0.2	0.4
Perfil posterior da nadadeira anal	0.3	0.5
Forma da nadadeira caudal	0.1	0.3
Número de epurais	0.0	0.0
Tamanho do maior epural	0.1	0.2
Número de uroneurais	0.0	0.0
Margem dorsal do processo neural especializado	0.2	0.7
Grau de desenvolvimento do processo neural especializado	0.3	0.3
Forma dos dois antepenúltimos dois espinhos neurais	0.2	0.6
Margem da aba óssea dos 2 últimos espinhos neurais	0.3	0.5
Escamas cobrindo os lóbulos da nadadeira caudal	0.2	0.0

8. LITERATURA CITADA

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

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

Benine, R. C. **Taxonomia e relações filogenéticas de *Gymnocorymbus* Eigenmann, 1908 (Characiformes: Characidae)**. Dissertação de Mestrado, Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da UNESP – Campus de Botucatu, 85 pp., 25 figs., 2000.

Benine, R. C. **Análise filogenética do gênero *Moenkhausia* Eigenmann, 1903 (Characiformes: Characidae) com uma revisão dos táxons do Alto Rio Paraná**. Tese de Doutorado, Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da UNESP – Campus de Botucatu, 317 pp., 69 figs., 2004.

Bertaco, V. A. **Taxonomia e Filogenia do gênero *Hollandichthys* Eigenmann, 1909 (Teleostei: Characidae) do sul e sudeste do Brasil.** Unpublished M.Sc. Dissertation. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. PortoAlegre, Brazil. 160 p, 2003.

Bertaco, V. A. **Taxonomy and Phylogeny of the Neotropical fish genus *Hemibrycon* Günther, 1864 (Ostariophysi: Characiformes: Characidae).** Unpublished. Tese de doutorado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brazil**,** 304p, 2008.

Bezerril, C. R. S. F. Análise taxonômica e biogeográfica da ictiofauna de água doce do leste brasileiro. **Acta. Biol. Leopold**., v.16; n.1. p.51-80, 1994.

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

Buckup, P. A., The monophyly of the Characidiinae, a Neotropical group of characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). **Zool. J. Linn. Soc**., 108: 225-245, 1993.

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

Bührnheim, C. M.; Malabarba, L. R. Redescription of the type species of Odontostilbe Cope, 1870 (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae), and description of three new species from the Amazon basin. **Neotrop. Ichthyol**., Porto Alegre, v. 4, n. 2, p. 167-196, 2006.

Campanario, C. M. **Revisão taxonômica do gênero *Crenuchus* Günther (1863), com uma hipótese sobre a filogenia de Crenuchinae. (Characiformes – Ostariophysi)**. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 205 p, 2002.

Carvalho, R. Q**.: Estudo Taxonômico e Filogenético da Subfamília Paragoniatinae Géry (Characiformes: Characidae).** Tese de Doutoramento, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 317p, 2006.

Castro, R. M. C. **Osteologia e relações filogenética de *Engraulisoma taeniatum* Castro, 1981 (Ostariophysi, Characiformes, Characidae)**. Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, 158 p., 1984.

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

Castro, R. M. C.; Vari, R. P. Detritivores of the South American Family Prochilodontidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): a phylogenetic and revisionary study. **Smithson. Misc. Collect. Zool.**, v. 622, p. 1-189, 2004.

Charcanski, A. **Estudo comparado da dentição em representantes da ordem Characiformes (Teleostei, Ostariophysi, Otophysi)**. Dissertação de Mestrado. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Brasil, 198p, 2006.

Eigenmann, C. H. The American Characidae. **Mem. Mus. Comp. Zool.**, v. 43, pt. 1, p. 1-102, 1917.

Eigenmann, C. H. The American Characidae. **Mem. Mus. Comp. Zool.**, v. 43, pt. 4, p. 311-428, 1927.

Eigenmann, C. H.; McAtee, W. L.; Ward, D. P. On further collections of fishes from Paraguay. Ann Carnegie Mus., v. 4 (7): 110-157, 1907.

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

Fink, S. V.; Fink, W. L. Interrelationships of Ostariophysan Fishes (Teleostei), pp. 209-249. In M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti, & G. D. Johnson. **Interrelationships of Fishes**. Academic Press, San Diego, 1996.

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

Géry, J. Corrected and supplemented descriptions of certain characoids fishes described by Henry, W. Fowler, with revision of several their genera studies on the Neotropical fauna, 7: 1-35, 1972a.

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

Goloboff, P., Farris, J., & Nixon, K. TNT: a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**. 24:774-786, 2000.

Grande, L.; De Pinna, M. C. C. Description of a second species of the catfish *Hypsidoris* and a reevaluation of the genus and the family †Hypsidoridae. **J. Vert. Paleont.**, 18(3): 451-474, 1998.

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

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

Lima, F.C. T. **Revisão taxonômica e relações filogenéticas do gênero *Salminus* (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes: Characidae)**. Tese de Doutorado. 263 p. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.

Lima, F. C. T.; Buckup, P. A.; Menezes, N. A.; Lucena, Z. M. S.; Lucena, C. A. S.; Toledo-Piza, M; Zanata, A. M. Familia Characidae: Gêneros *Incertae Sedis*. p. 44-62. In: Buckup, P. A.; Menezes, N. A.; Ghazzi, M. S. **Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil**. Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 195p., 2007.

Lima, F. C. T.; Malabarba, L. R.; Buckup, P. A.; Pezzi da Silva, J. F.; Vari, R. P.; Harold, A.; Benine, R.; Oyakawa, O. T.; Pavanelli, C. S.; Menezes, N. A.; Lucena, C. A. S.; Malabarba, M. C. S. L.; Lucena, Z. M. S.; Reis, R. E.;

Langeani, F.; Casatti, L.; Bertaco, V. A.; Moreira, C.; Lucinda, P. H. F. Genera incertae sedis in Characidae. p. 134-141. In: Reis, R. E.; Kullander, S. O.; Ferraris, C. J. (Eds.). **Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America**. Edipucrs, Porto Alegre, 729p., 2003.

Lima, F. C. T.; Moreira, C. R. Three new species of Hyphessobrycon (Characiformes: Characidae) from the upper rio Araguaia basin in Brazil. Neotrop. Ichthyol., Rio Grande do Sul, v. 1, n. 1, p. 21-33, 2003.

Lucena, C. A. S. **Estudo filogenético da família Characidae com uma discussão dos grupos naturais propostos (Teleostei, Ostariophysi, Chararaciformes)**. Tese de Doutorado, 158 p. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 1993.

Lucena, C. A. S.; Lucena, Z. M. S.. Redefinição do gênero *Deuterodon* Eigenmann (Ostariophysi: Characiformes: Characidae). **Comum. Mus. Ciênc. PUCRS Sér. Zool.**, Porto Alegre, v. 15, n. 1, p. 113-136, 2002.

Lucena, Z. M. S.; Lucena, C. A. S. Revisão das espécies do gênero *Deuterodon* Eingenmann, 1907 dos sistemas costeiros do sul do Brasil com a descrição de quatro espécies novas (Ostariophysi, Characiformes, Characidae). **Comum. Mus. Ciênc. PUCRS Sér. Zool.** v. 5, p. 123-168, 1992.

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

Maddison, W. P.; Maddison, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.72. http://mesquiteproject.org, 2009.

Malabarba, L. R. Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). Pp. 193-233. In.: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Porto Alegre, Edipucrs, 603p, 1998.

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

Menezes, N. A. Methods for assessing freshwater fish diversity. p. 289-295. In: Bicudo, C. E. M.; Menezes, N. A. **Biodiversity in Brazil: a first approach**. São Paulo, 326p., 1996.

Mirande, J. M. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes), **Cladistics** 25: 1-40, 2009.

Moreira, C. R. **Relações filogenéticas em Iguanodectinae (Characidae; Characiformes; Teleostei).** Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, xvi + 276 pp, 2002.

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

Netto-Ferreira, A. L. Relações filogenéticas dos gêneros de Lebiasinidae (Ostariophysi, Characiformes). Dissertação de Mestrado em Zoologia. Rio de Janeiro, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 374p, 2006.

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

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

Pelição, G.Z. **Taxonomia e relações filogenéticas de *Tetragonopterus* Cuvier, 1817 (Characiformes, Characidae)**. Dissertação de Mestrado, Departamento de Biologia da Faculdade de Fiolosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP. 76 pp., 16 figs, 2001.

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

Ribeiro, A. C. Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. **Neotrop. Ichthyol**, Porto Alegre, v. 4, n. 2, p. 225-246, 2006.

Roberts, T. R. Tooth formation and replacement in characoid fishes. **Stanford Ichthyol. Bull**., 8(4): 231-247, 1967.

Roberts, T. R. Osteology and relationships of characoid fishes, particulary the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucius*, and *Acestrorhynchus*. **Proc. Acad. Scienc.**, 36(15): 391-500, 1969.

Sabino, J.; Castro, R.M.C. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (sudeste do Brasil). **Rev. Brasil. Biol.**, v. 50, n. 1, p. 23-36, 1990.

Sagemehl, M. Beitrage zur vergleichenden Anatomie der Fische, III. Das Cranium der Characiniden nebst allgemein Bemerkungen iiber die mit einem Weber'schen Apparat versehenen Physostomen-familien. **Morphologische Jahrbiicher**, vol. 10, pp. 1-119, pis. 1-2, 1885

Serra, J. P. **Análise filogenética e revisão taxonômica de Hasemania Ellis, 1911 (Characiformes, Characidae)**. Dissertação de mestrado, Pós Graduação em Biologia Animal, IBILCE/UNESP, São José do Rio Preto, 2003.

Taylor, W. R.; Van Dike, G. C. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study, **Cybion**. 9, 107-119, 1985.

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

Toledo-Piza, Mônica . Phylogenetic relationships among *Acestrorhynchus* species (Ostariophysi: Characiformes: Acestrorhynchidae). **Zool. Journ. Linn Soc**., v. 2007, p. 691-757, 2007.

Vari, R.P. Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces: Characoidea). **Bull. Br. Mus. Nat. Hist.** (Zool), 36(2): 261-234, 1979.

Vari, R. P. Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae, and Chilodontidae (Pisces: Characiformes). **Smithson. Contr. Zool**., 378: 1-60, 1983.

Vari, R. P. The Neotropical fish family Ctenoluciidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): supra- and intrafamilial phylogenetic relationships, with a revisionary study. **Smith. Contr. to Zool.**, v. 564: 1–97, 1995.

Vari, R.P. Phylogenetic study of the neotropical fish genera *Creagrutus* Günther and *Piabina* Reinhardt (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), with a revision of the Cis-Andean species. **Smith. Contr. Zool.**, v. 613: 1-238, 2001.

Vari, R.P.; Harold, A.S. 1998. The Genus *Creagrutus* (Teleostei: Characiformes: Characidae): monophyly, relationships, and undetected diversity. Pp. 245-260. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Porto Alegre, Edipucrs, 603p, 1998.

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

Vitule, J. R. S.; Braga, M. R.; Aranha, J. M. R. Ontogenetic, spatial and temporal variations in the feeding ecology of *Deuterodon langei* Travassos, 1957 (Teleostei: Characidae) in a Neotropical stream from the Atlantic rainforest, southern Brazil. **Neotrop. Ichthyol**., Porto Alegre, v. 6, n. 2, p. 211-222, 2008.

Weitzman, S. H. Osteology and evolutionary relationally relationships of the Sternoptychidae, with a new classification of stomatoid families. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.**, 153 (3): 327-478, 1974.

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

Weitzman, S. H.; Fink, W. Relationships of the neon tetras, a group of south american freshwater fishes (Teleostei, Characidae), with comments on the phylogeny of new world characiforms. **Bull. Mus. Comp. Zool.**, Porto Alegre, v. 150, n. 6, p. 339-395, 1983.

Weitzman, S.H.; Malabarba, L.R. **Perspectives about the phylogeny and classification of the Characidae (Teleostei: Characiformes)**, p. 161-170. *In*: Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. L. R. Malabarba, R. E. Reis,

R. P. Vari, Z. M. Lucena and C. A. Lucena (eds.). Edipucrs, Porto Alegre, Brasil, 1998.

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

Wiley, E. O.; Siegel-Causey, D.; Brooks, D. R.; Funk, V. M. The Complet cladist. A primer of phylogenetic procedures. The University of Kansas. **Museum of Natural History. Special Publication**, (9): 1-158., 1991.

Winterbottom, R. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. Proc. **Acad. Nat. Sci**. Philadelphia, 125(12): 225-317, 1974.

Zanata, A. M. *Jupiaba*, um novo gênero de Tetragonopterinae com osso pélvico em forma de espinho (Characidae, Characiformes). **Iheringia, Sér. Zool.**, n. 83, p. 99-136, 1997.

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

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

FIGURAS

Figura 01: A. *Deuterodon langei*, LIRP 0505. 45,4 mm CP; B. *Deuterodon longirostris*, MCP 16581. 88,7 mm CP; C. *Deuterodon rosae*, MZUSP 28718. 93, 9 mm CP (Fotos: Thiago N. A. Pereira)

.

Figura 02: D. *Deuterodon singularis*, LIRP 6391. 76,9 mm CP; E. *Deuterodon stigmaturus*, LIRP 6390. 47,3 mm CP e; F. *Deuterodon supparis*, MCP 16494. 79,3 mm CP; (Fotos: Thiago N. A. Pereira).

Figura 03: G. *Deuterodon iguape*, LIRP 1049. 66,6 mm CP; H. *Deuterodon pedri*, LIRP 7540. 64,2 mm CP e; I. *Deuterodon parahybae*, LBP 7706. 51,7 mm CP (Fotos: Thiago N. A. Pereira).

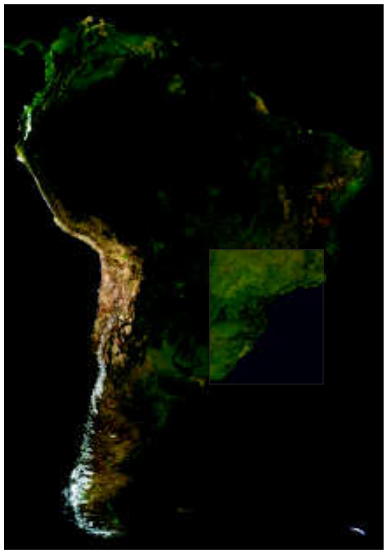


Figura 04: Localidades de coleta dos exemplares do gênero *Deuterodon* utilizados nesse trabalho. **1**. "*D*". *pedri* (Bacia do rio Doce, MG); **2**. *D. iguape* (Bacia do rio Ribeira do Iguape, SP); **3**. "*D*". *parahybae* (Bacia do Rio Paraíbuna, SP); **4**. *D. langei* (Bacia do Rio Nhundiaquara, PR); **5**. *D. rosae* (Bacia do Rio Itapocú, SC); **6**. *D. supparis* (Bacia do Rio Itajaí, SC); **7**. *D. longirostris* (Bacia do Rio Cubatão, SC); **8**. *D. singularis* (Bacia do Rio Tubarão) e; **9**. *D. stigmaturus* (Bacia do Rio Maquiné, RS).

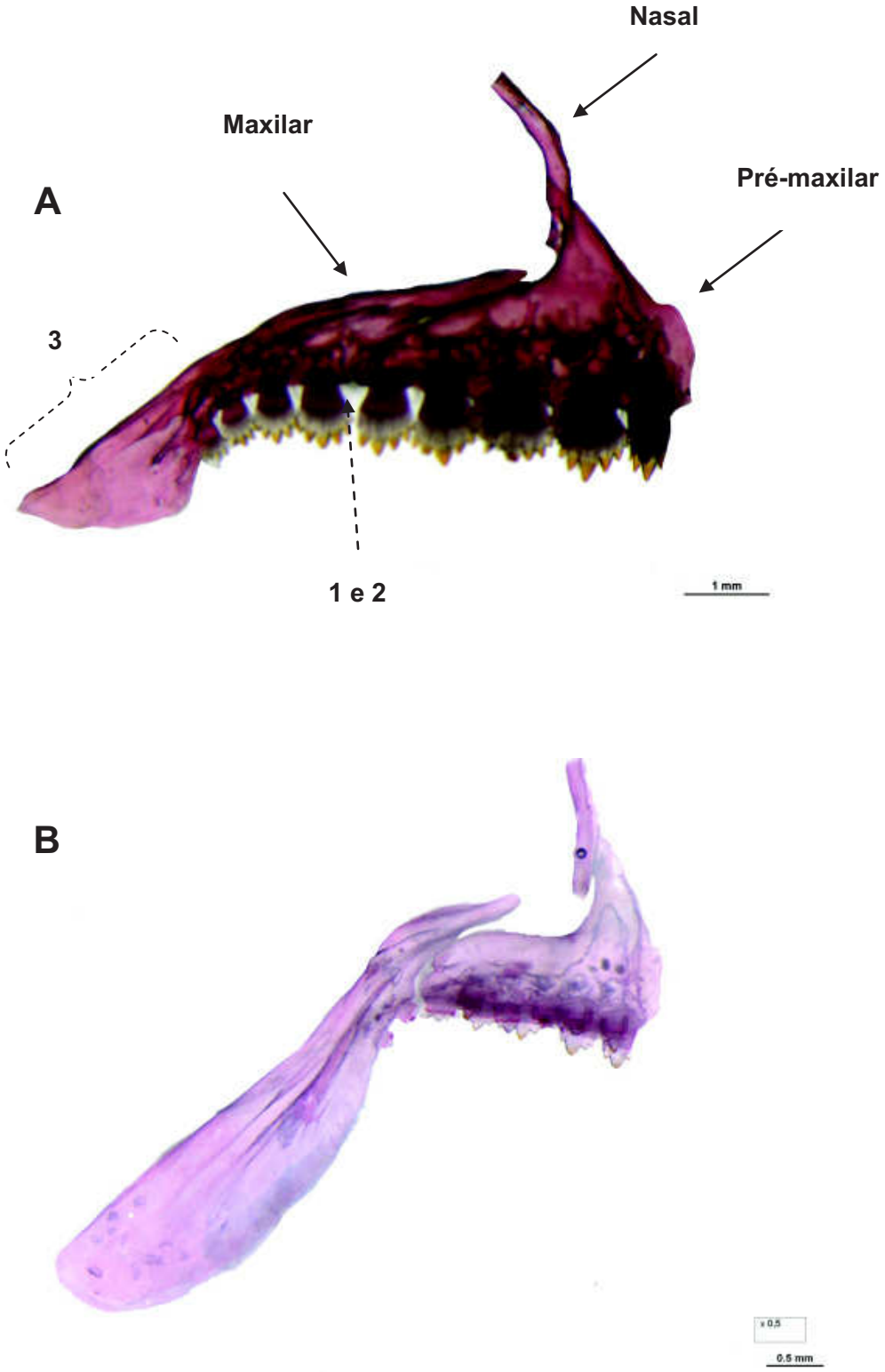


Figura 05: Vista lateral direita da pré-maxilar, maxilar e nasal. **A**. *Deuterodon supparis* MCP 16494 ; **B**. *Tetragonopterus chalceus* LIRP 5944. Números representam as sinapomorfias do genero propostas por Lucena & Lucena (2002). **1**. Margem ventral da porção com dentes do maxilar divergindo da margem dorsal em sentido anterior; **2**. Margem ventral da porção com dentes do maxilar arqueando-se em direção à margem ventral do pré-maxilar, de modo a formarem um eixo contínuo e; **3**. Região edêntula posterior do maxilar curta; comprimento, no máximo, duas vezes o comprimento da região com dentes desse osso.

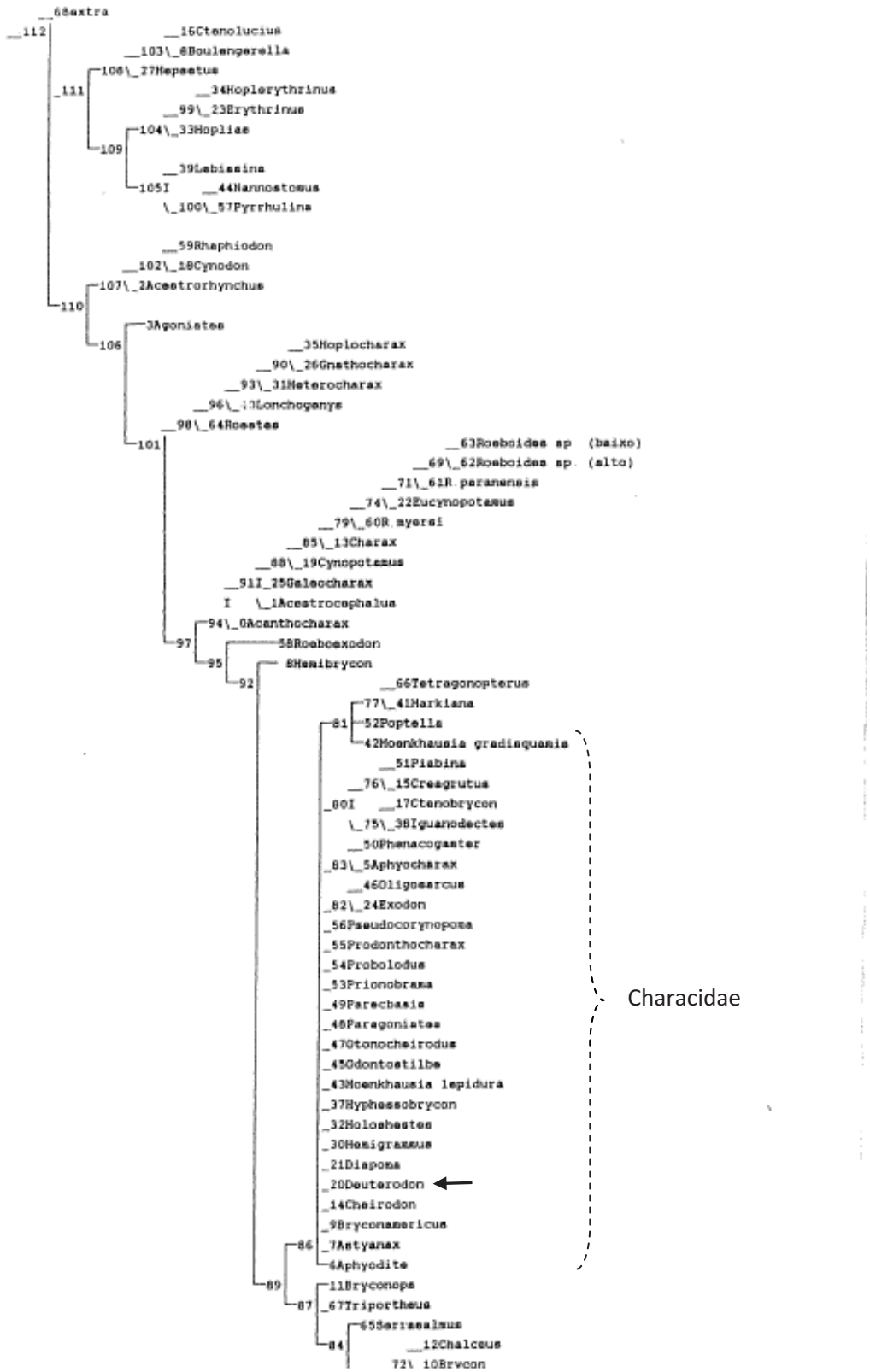


Figura 06: Cladograma de consenso estrito correspondente a análise de 2304 árvores de iguais parcimônia para hipótese das relações filogenéticas de Characidae, segundo de Lucena (1993).

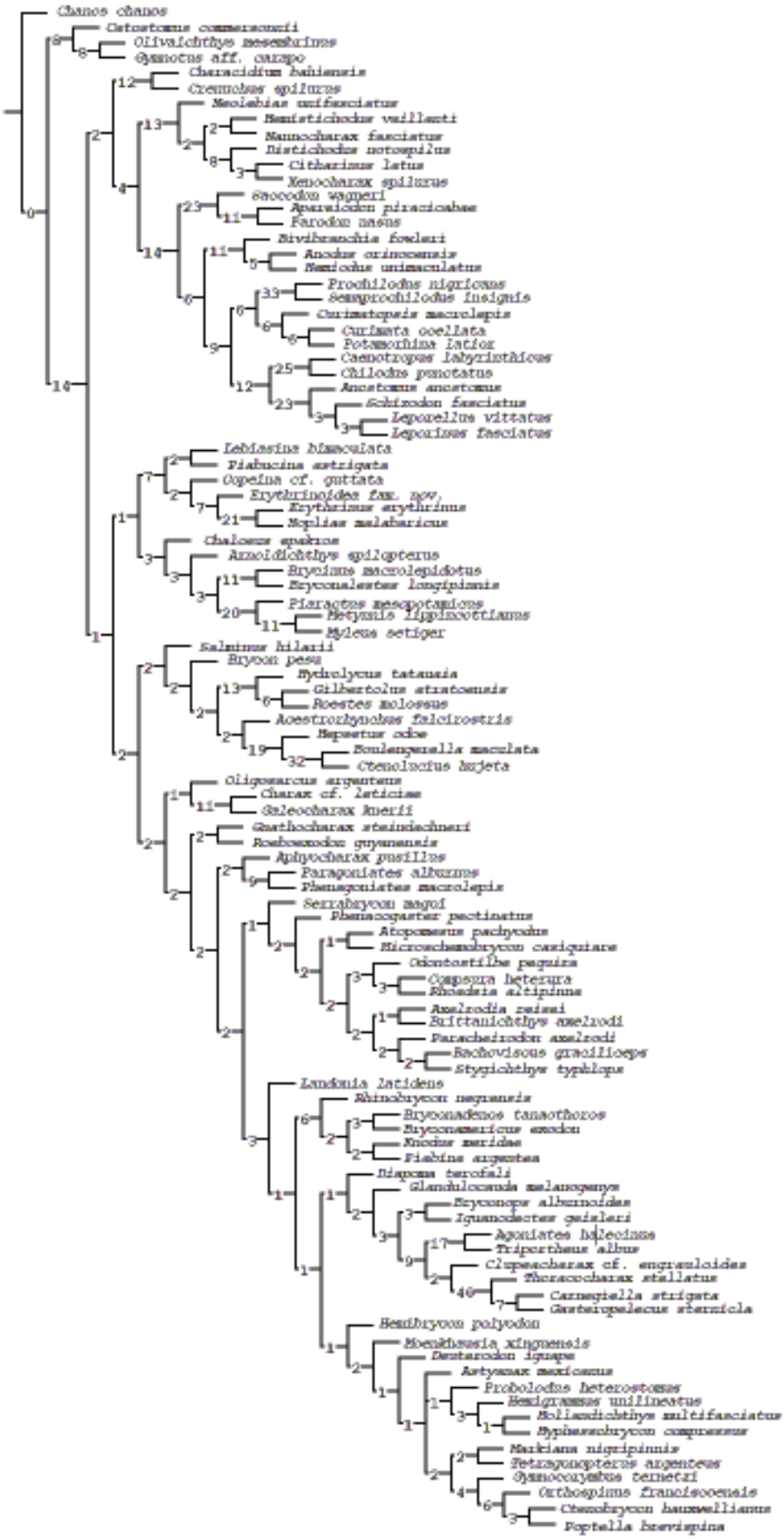


Figura 07: Cladograma consenso estrito da hipótese de relações filogenéticas de Characiformes, segundo Moreira (2007).

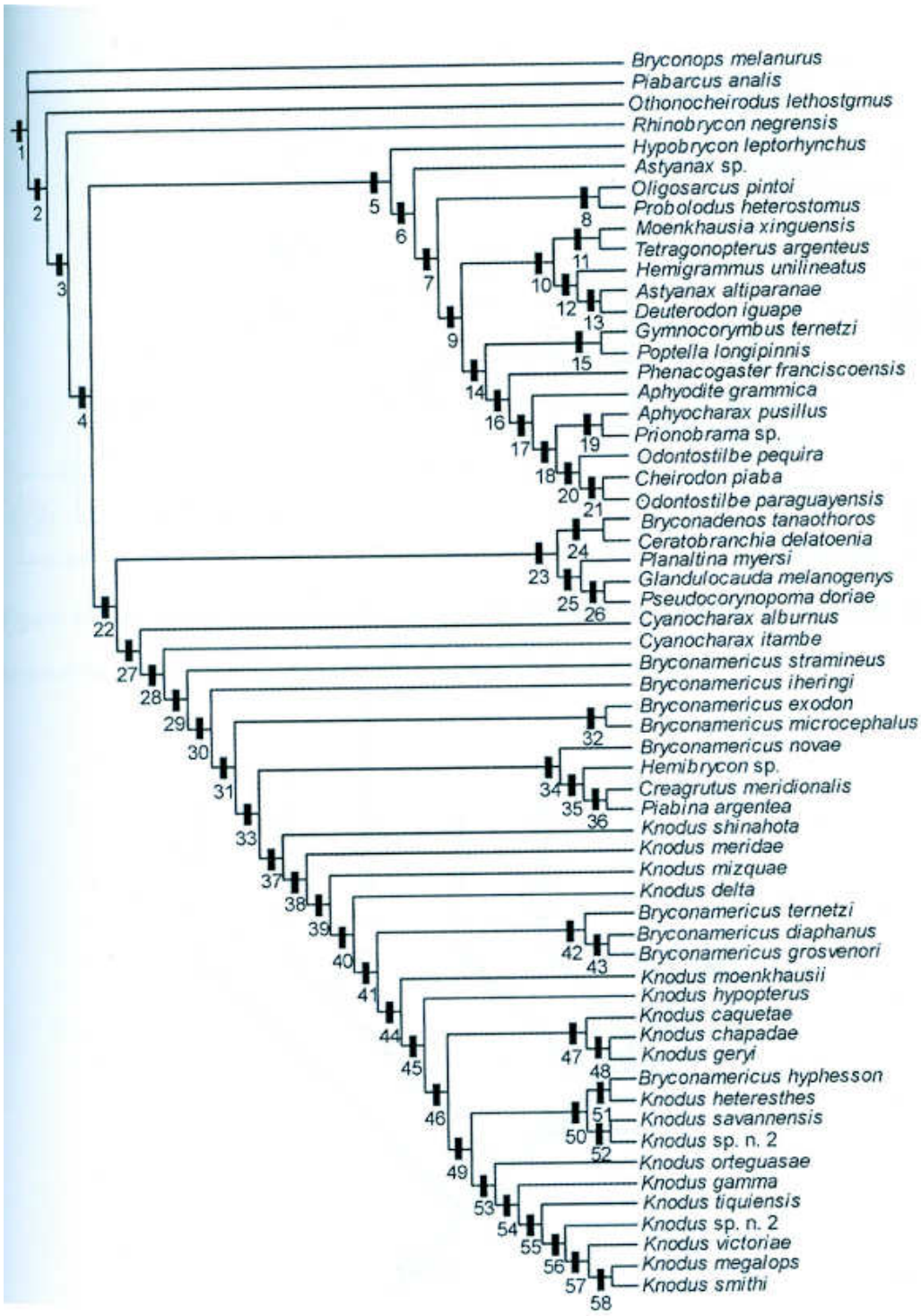


Figura 08: Cladograma de consenso estrito da hipótese das relações de Characidae com ênfase no gênero *Knodus*, segundo Ferreira (2007).

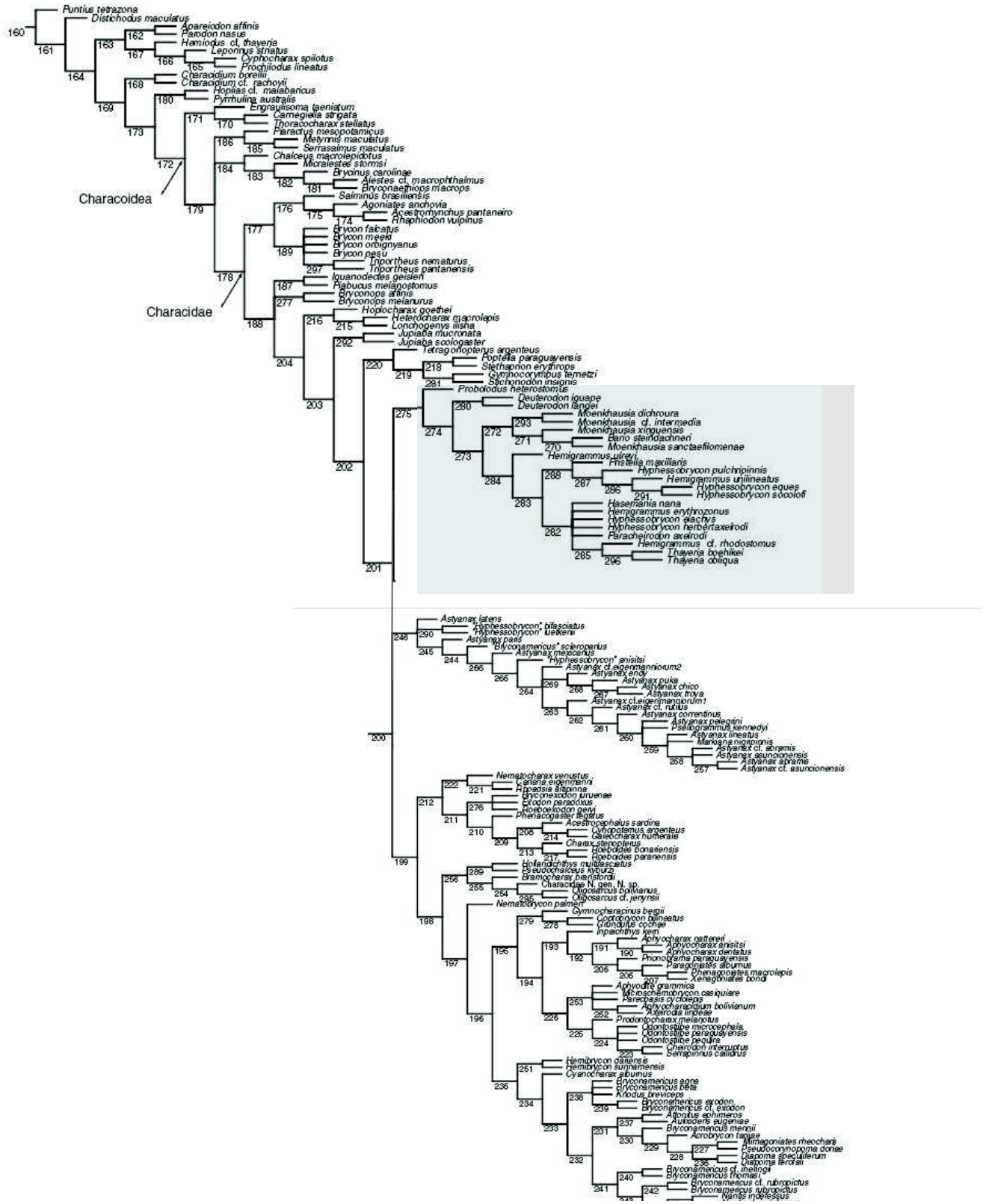


Figura 09: Cladograma de consenso estrito da hipótese das relações filogenéticas da família Characidae, segundo Mirande (2009).

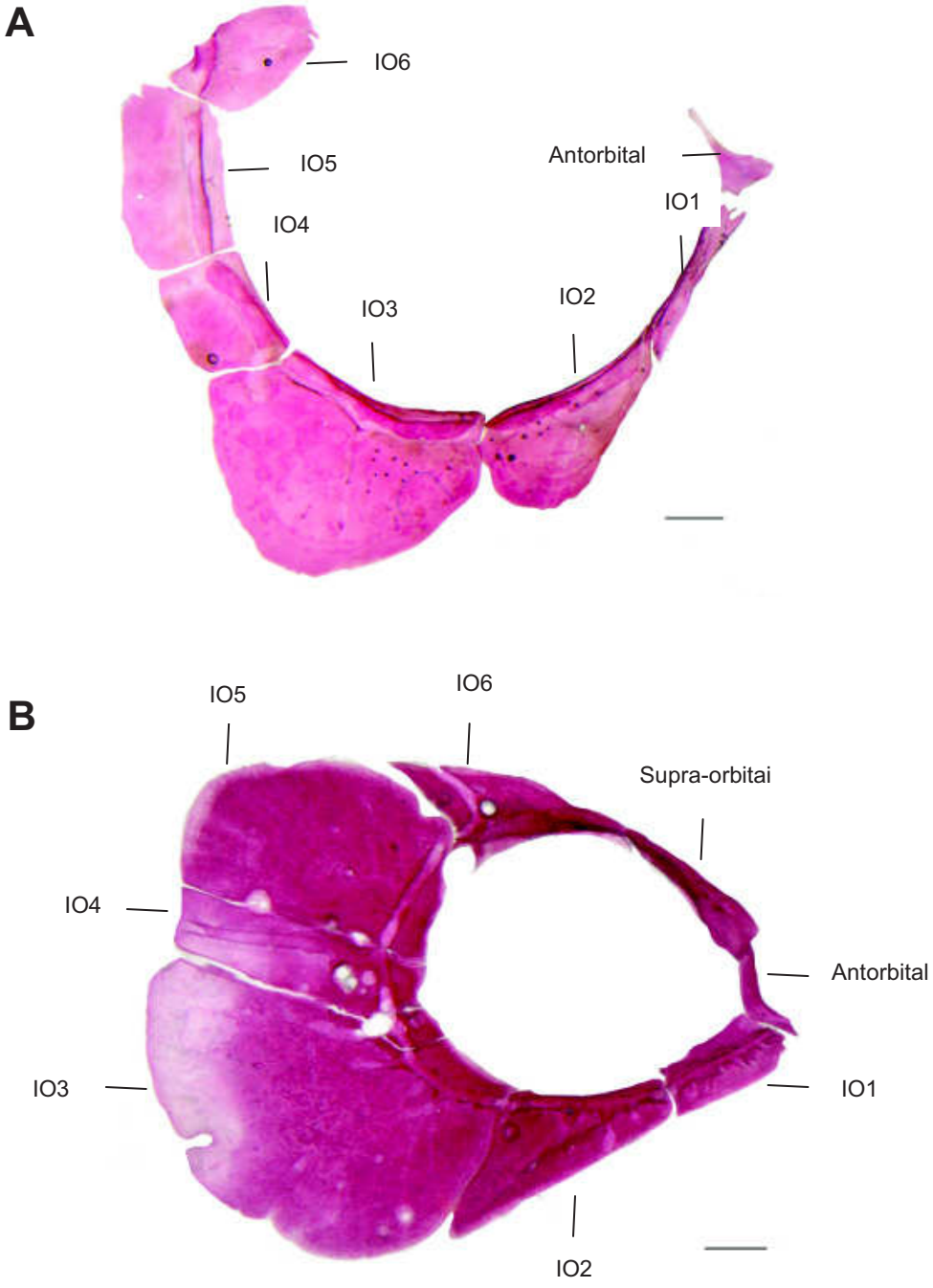


Figura 10: Vista lateral direita do anel orbital**. A**. *Deuterodon rosae* MZUSP 28718 e; **B**. *Salminus hilarii* LIRP 369. IO = infra-orbital; Barra = 1mm

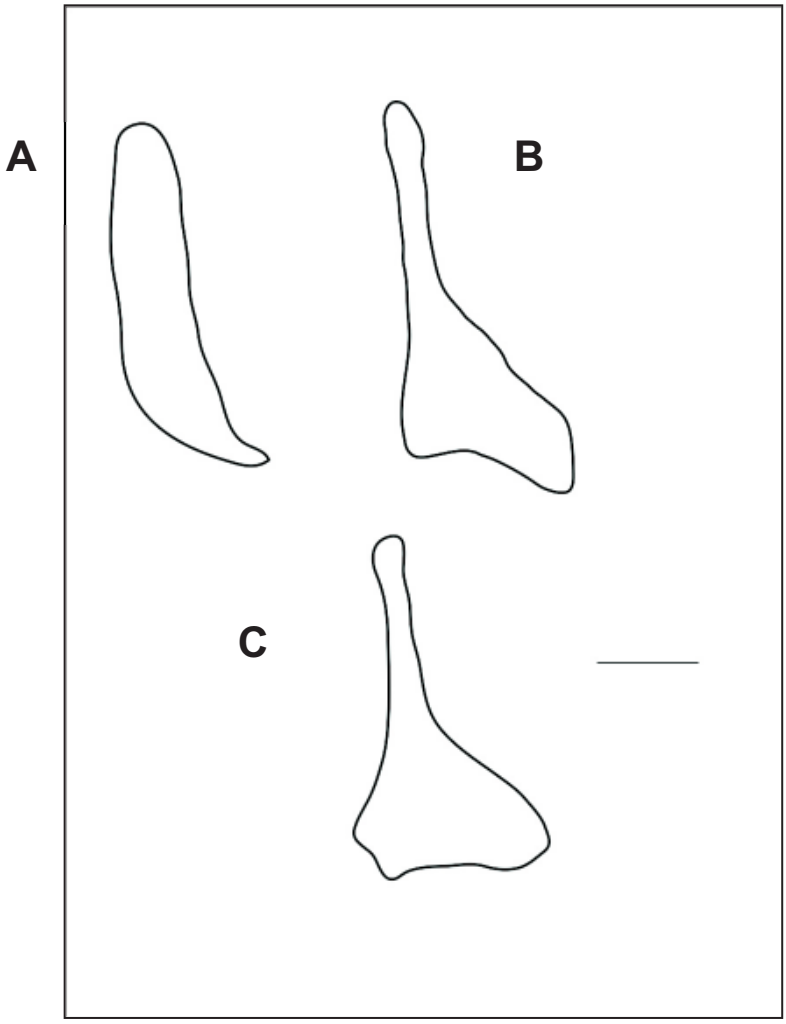


Figura 11: Vista lateral direita do osso antorbital. **A**. *Aphyocharax pusillus* LIRP 4559; **B**. Deuterodon supparis MCP 16494 e; **C**. *Deuterodon rosae* MZUSP 28718. Barra = 1mm

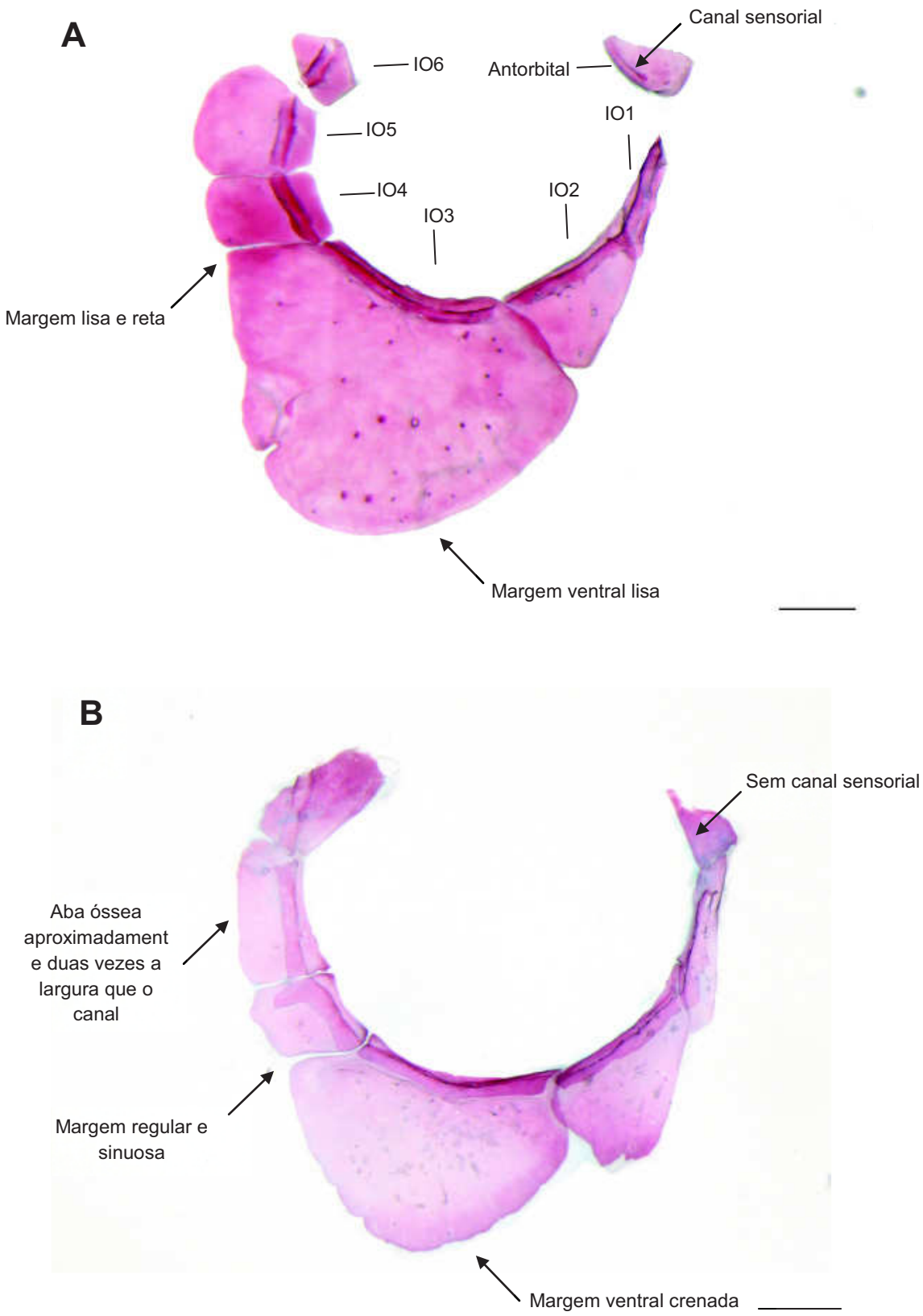


Figura 38: Vista lateral direita da série orbital. **A**. *Glandulocauda melanogenys* LIRP 7143. **B**. *Deuterodon iguape* LIRP 1049. Barra = 1mm.

Figura 13: Vista lateral direita do anel orbital de *Bryconamericus exodon* MZUSP 90275. Barra = o.5 mm

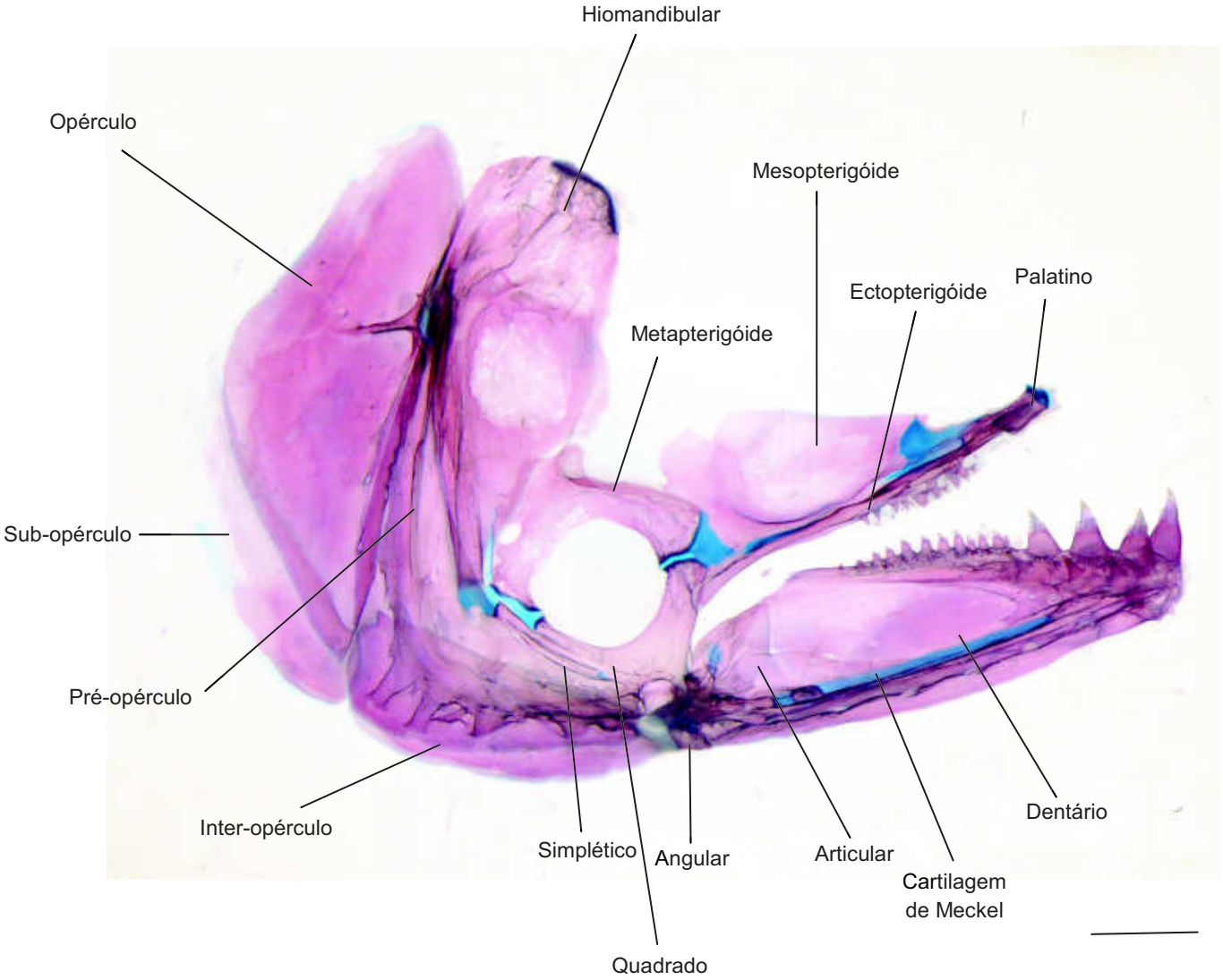


Figura 14: Vista lateral direita dos ossos faciais de *Oligosarcus pintoi* LIRP 300. Barra = 1 mm

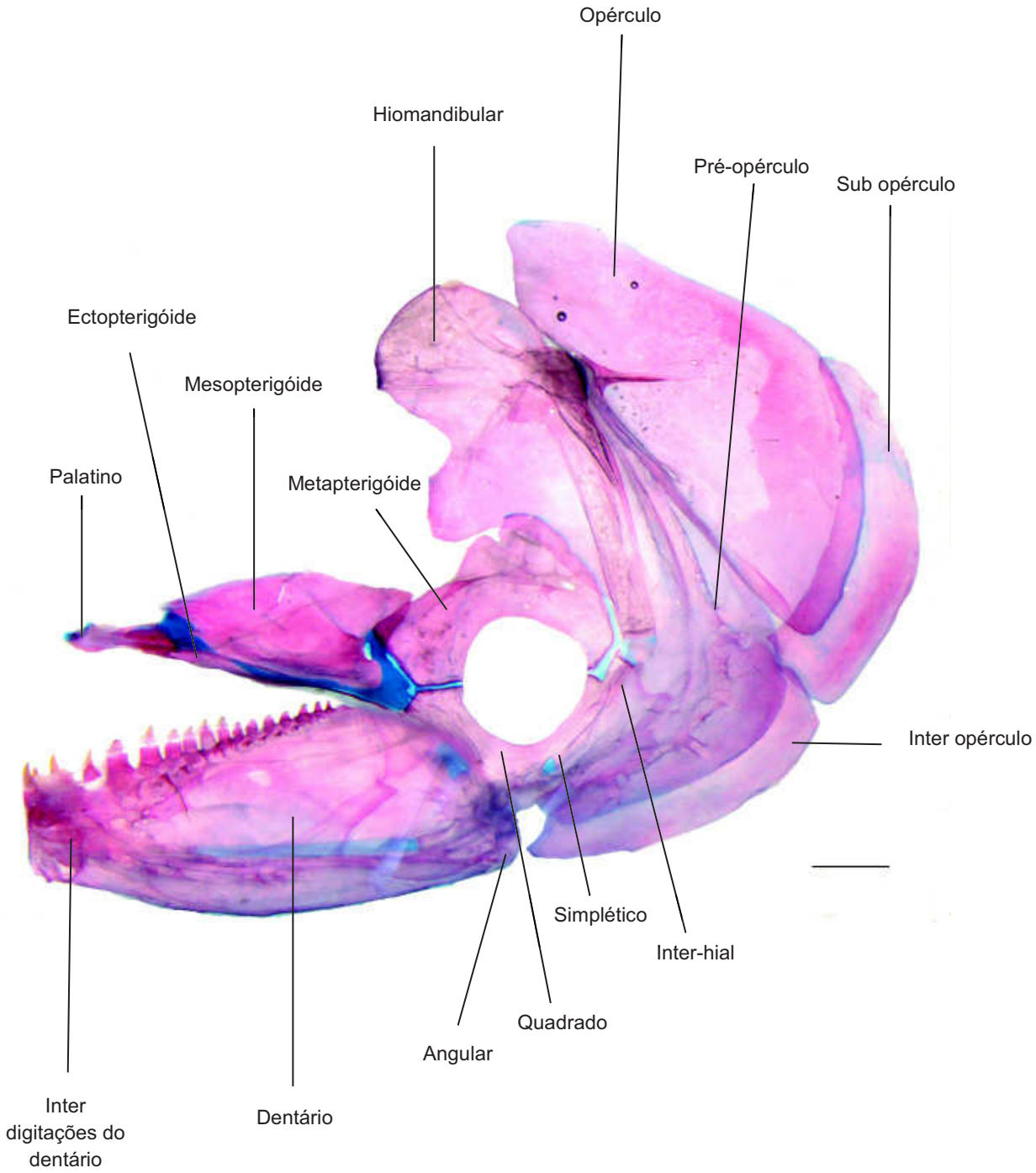


Figura 15: Vista esquerda dos ossos faciais de *Hollandichthys multifasciatus* LIRP 5744. Barra = 1 mm

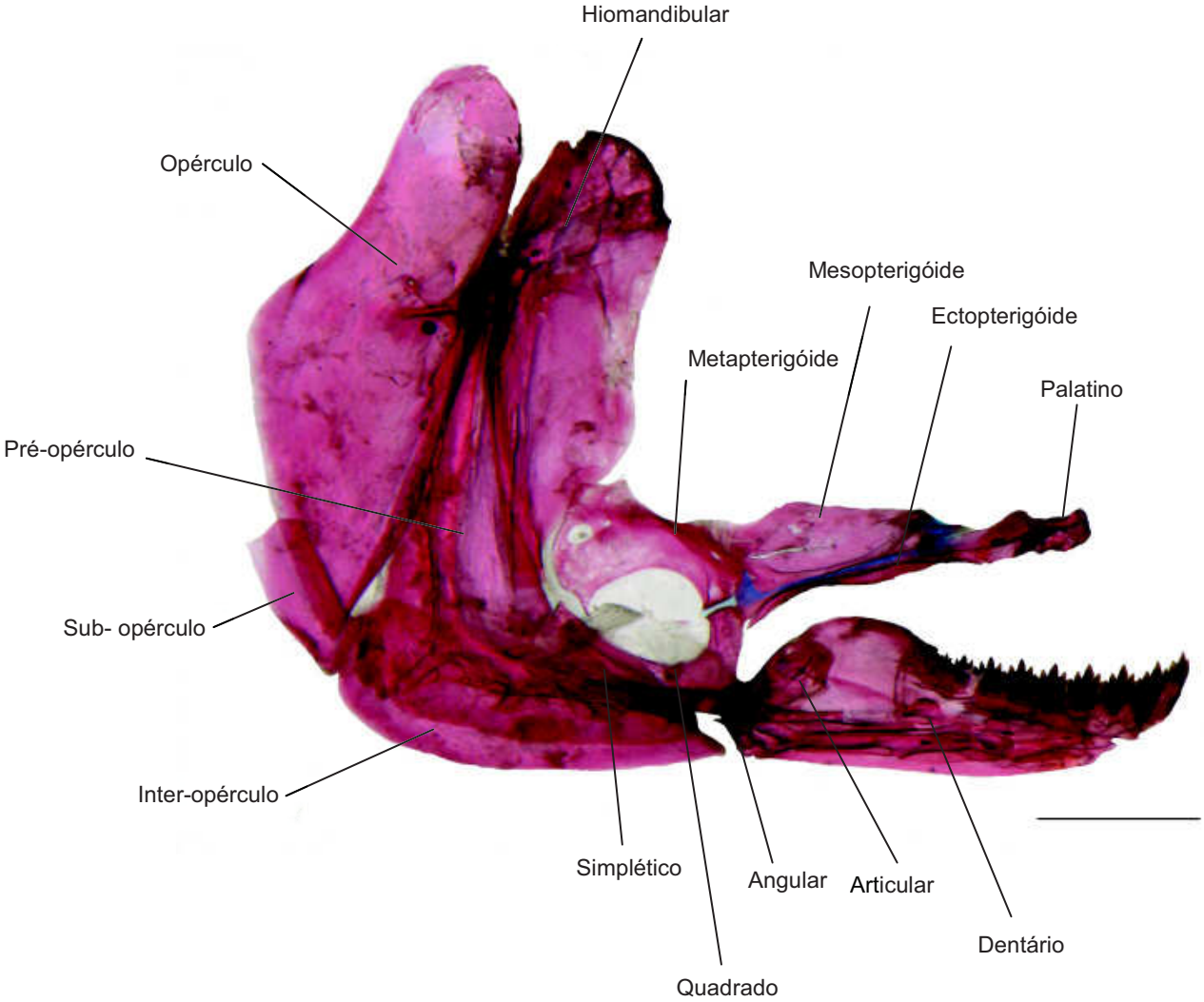


Figura 16: Vista lateral direita dos ossos faciais de *Deuterodon langei* LIRP 0505. Barra = 1 mm

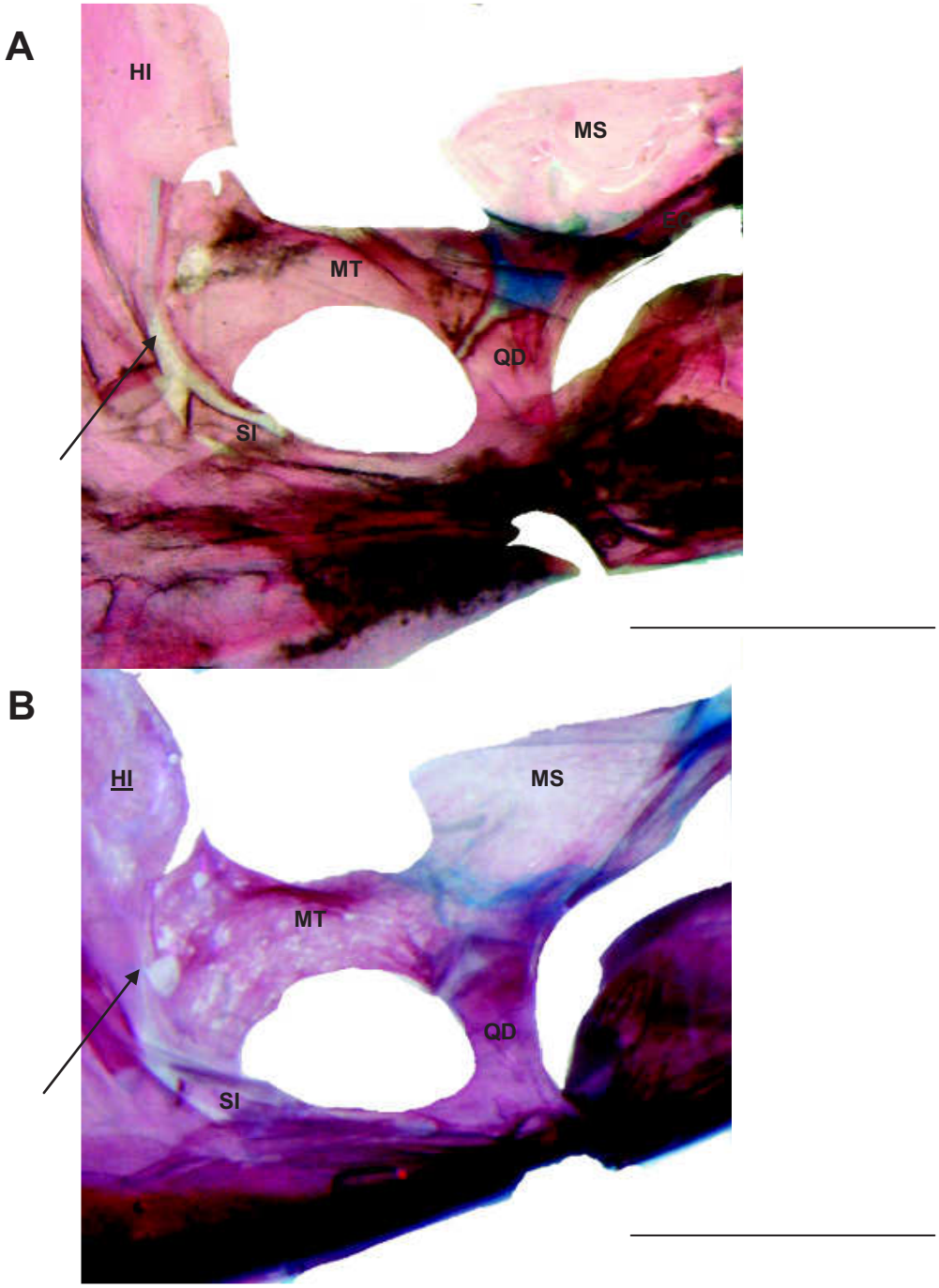


Figura 17: Detalhe do suspensório mandibular em vista lateral direita. **A**. *Deuterodon stigmaturus* LIRP 6390 e; **B**. *Deuterodon parahybae* LBP 7706. **HI** = hiomandibular; **MS** = mesopterigóide; **MT** = metapterigóide; **QD** = quadrado e; **SI** = simplético. Barra = 5 mm.

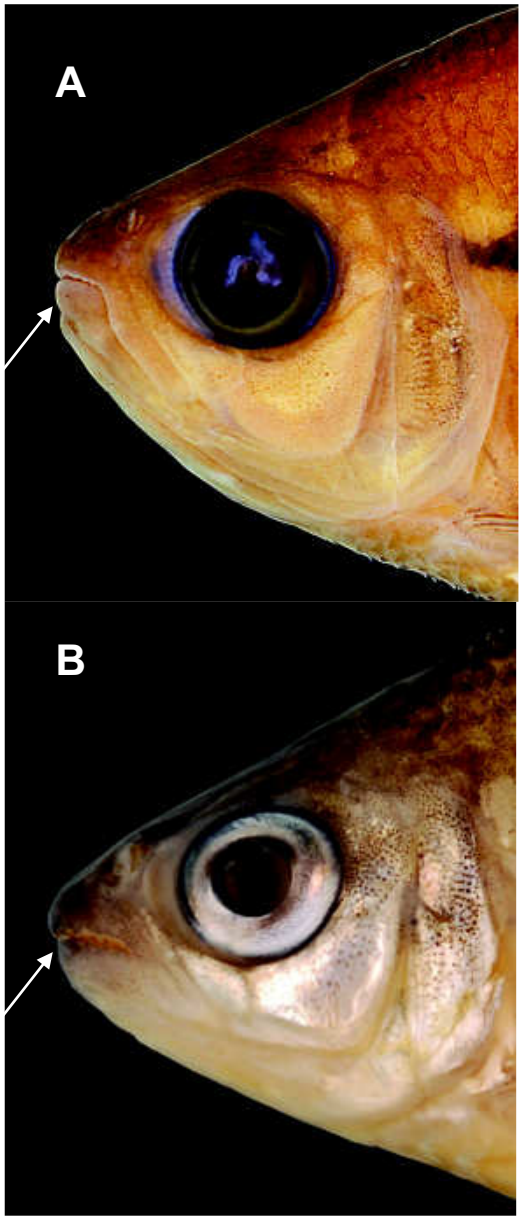


Figura 18: Vista lateral esquerda da cabeça. **A**. *Jupiaba poranga* MZUSP 17929 CC = 18,9 mm e; **B**. *Deuterodon singularis* LIRP 6391 CC = 20,4 mm. Seta indica a atrofia labial.

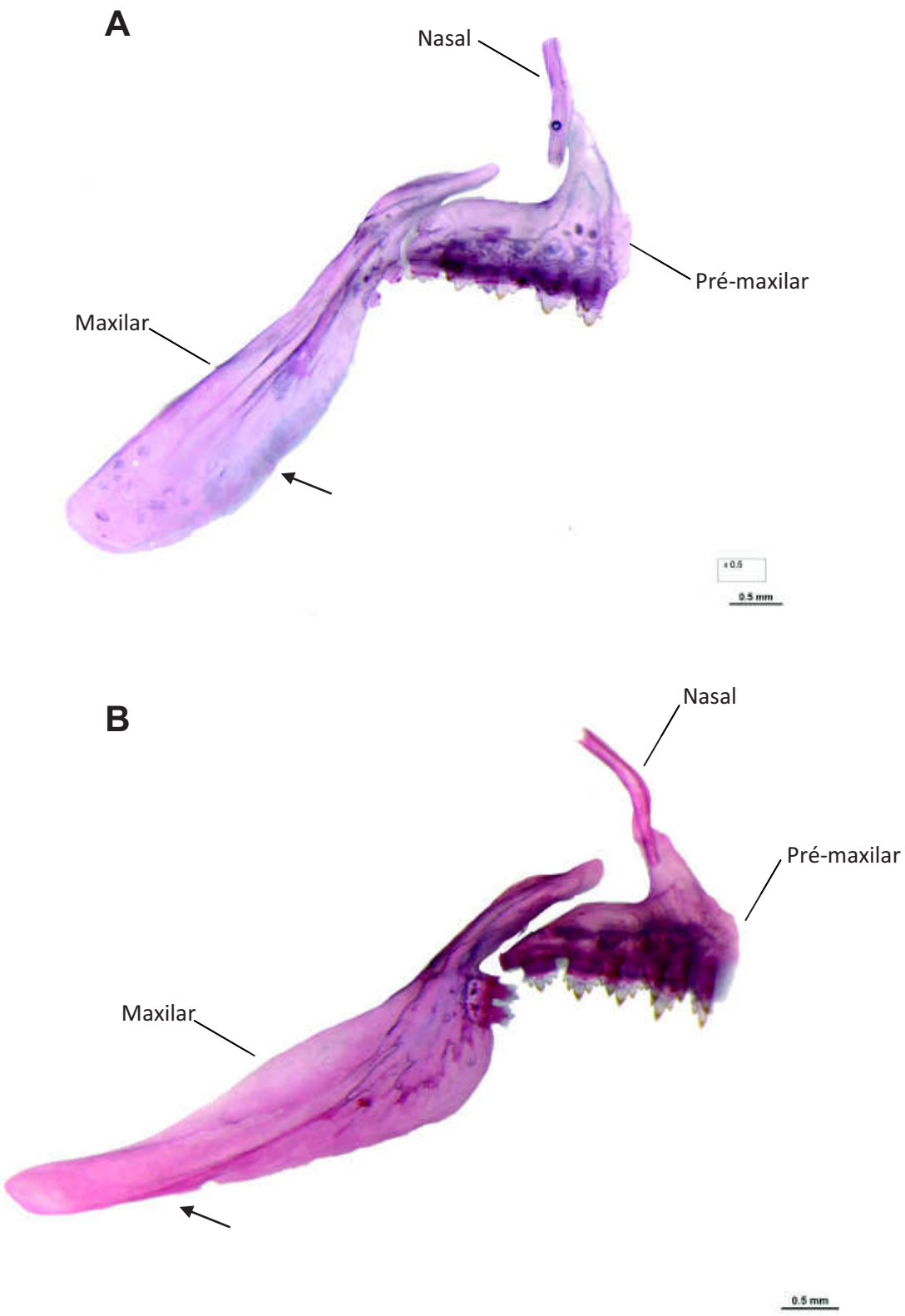


Figura 19: Vista lateral direita das maxilas. **A**. *Tetragonopterus chalceus* LIRP 5944 e; **B**. *Bryconops alburnoides* LIRP 5116. Seta indicam regiões posteriores lobada e reta, respectivamente.

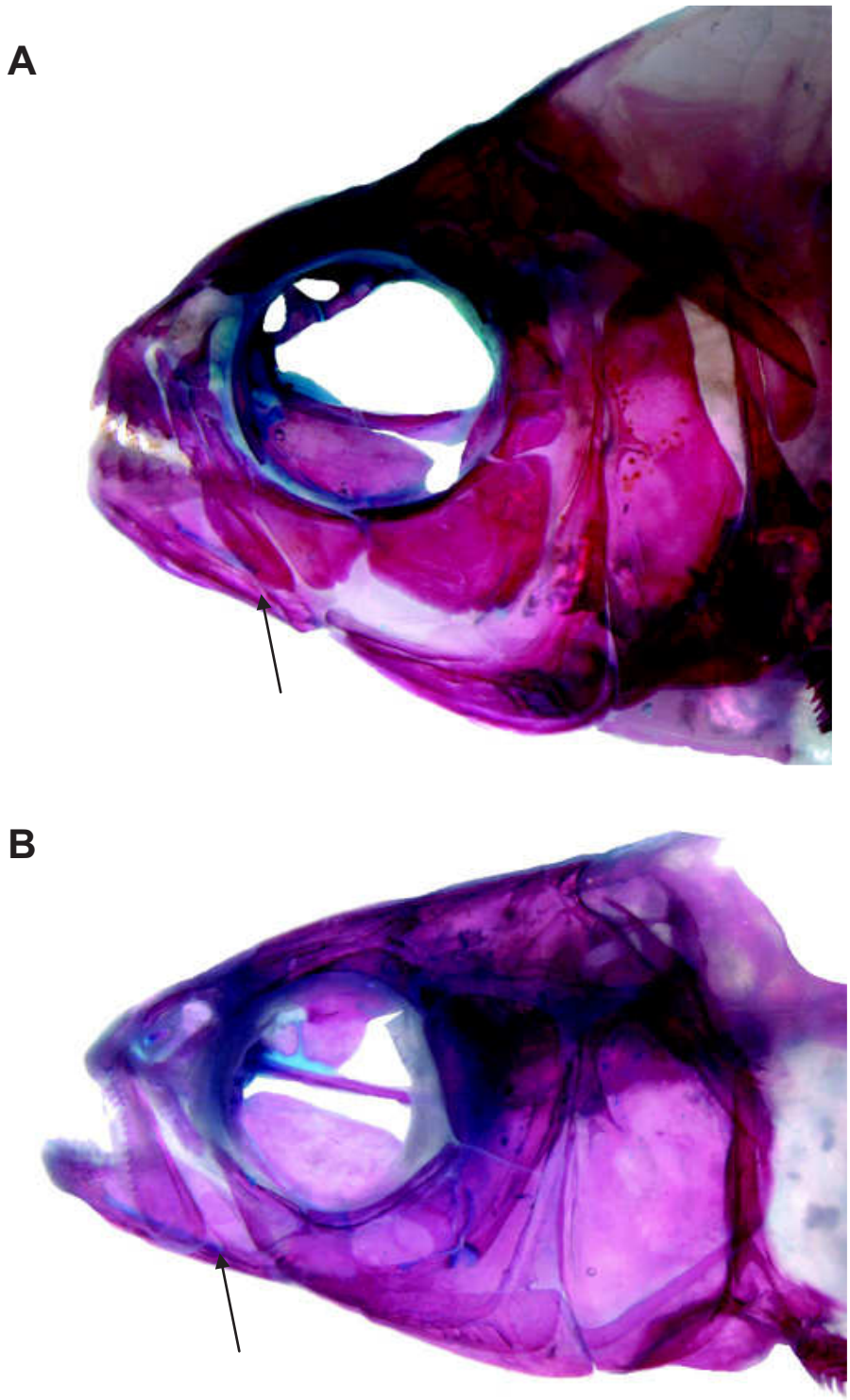
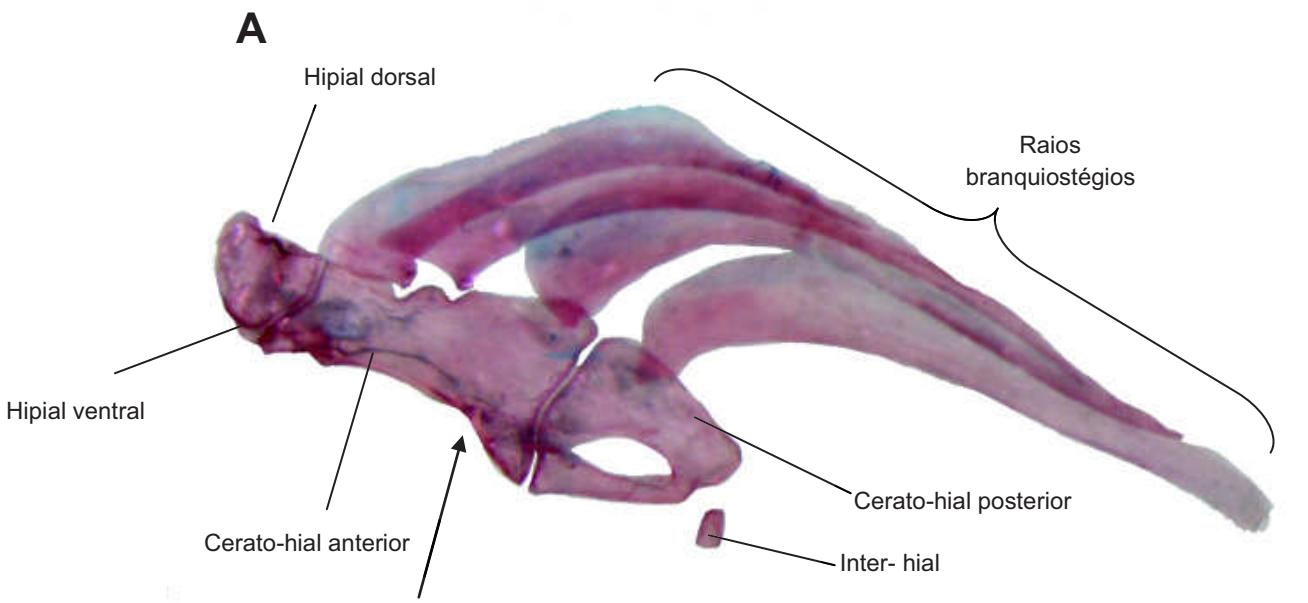


Figura 20: Vista lateral esquerda da cabeça de exemplares diafanizados. **A**. *Deuterodon iguape* LIRP 1049 66,7 mm de CP ; **B**. *Aphyocarax pusillus* LIRP 4559 41,8 mm de CP. Setas indicam a cartilagem de Meckel.



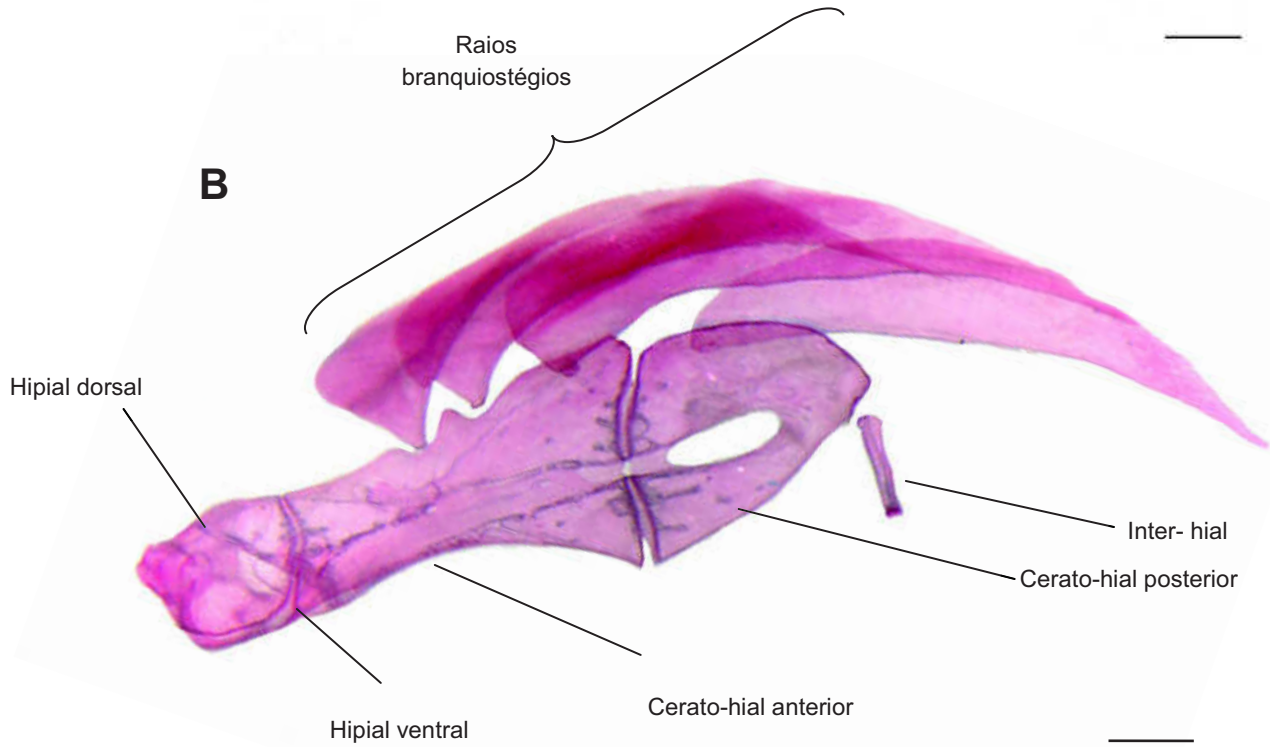


Figura 21: Vista lateral direita do arco hióde. **A**. *Deuterodon stigmaturus* LIRP 6390 e; **B**. *Bryconops alburnoides* LIRP 5116. Seta indica o forame do cerato hial anterior. Barras = 1,0 e 0,5 mm, respectivamente.

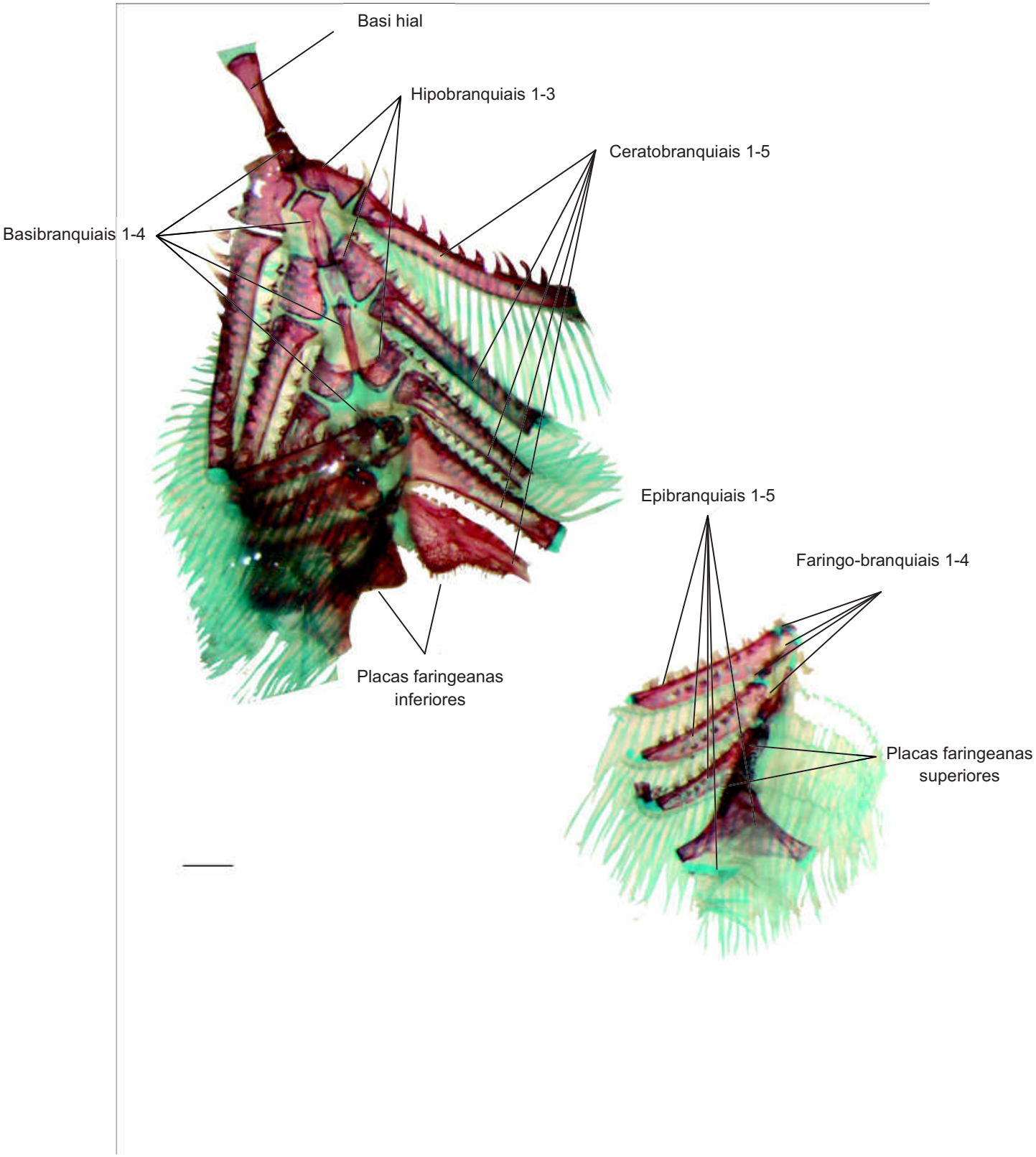


Figura 22: Vista ventral complexo hiobranquial de *Deuterodon rosae* MZUSP 17929. Barra = 1 mm.

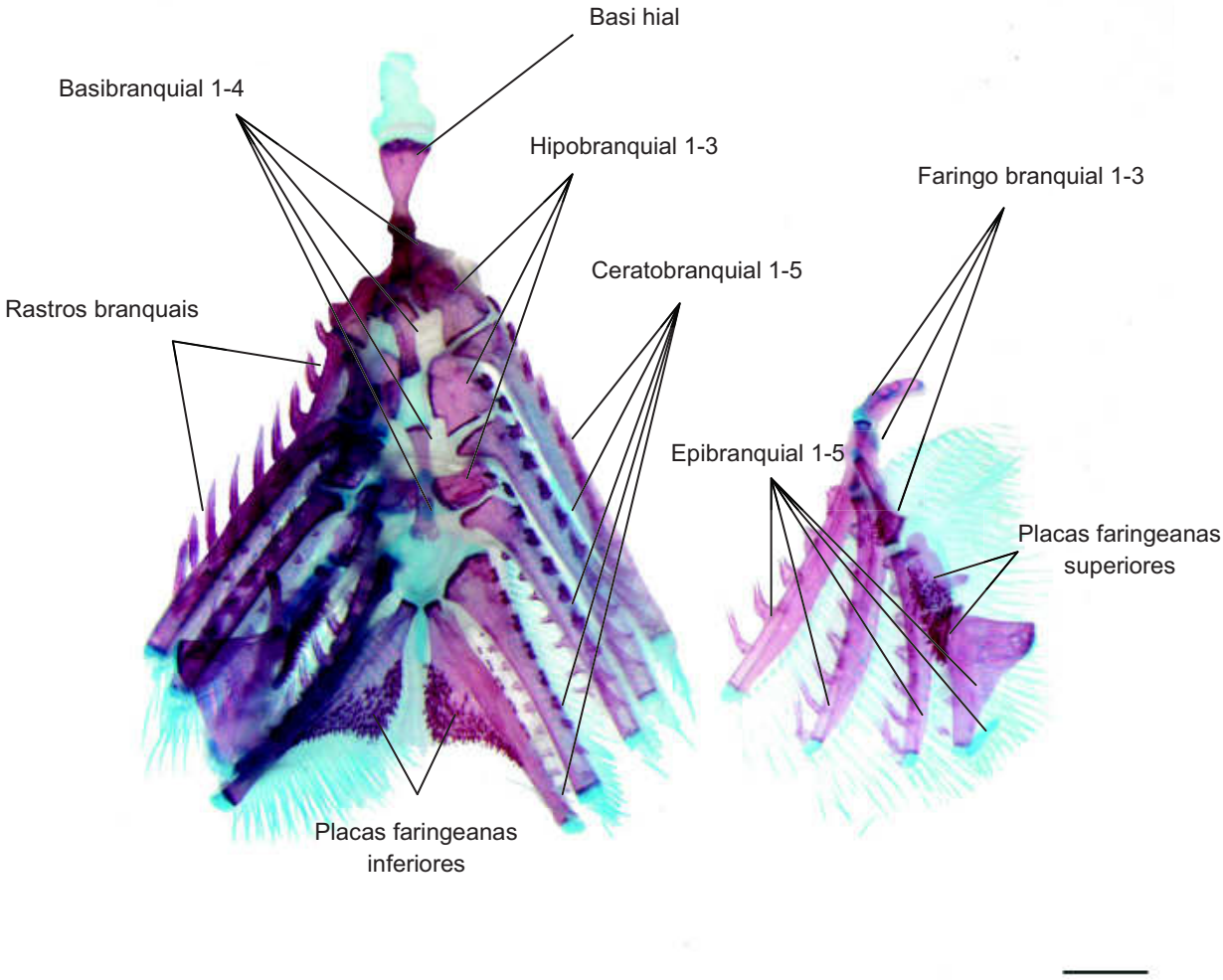


Figura 23: Vista ventral do complexo hiobranquial de *Hollandichthys multifasciatus* LIRP 5744. Barra = 0,5 mm

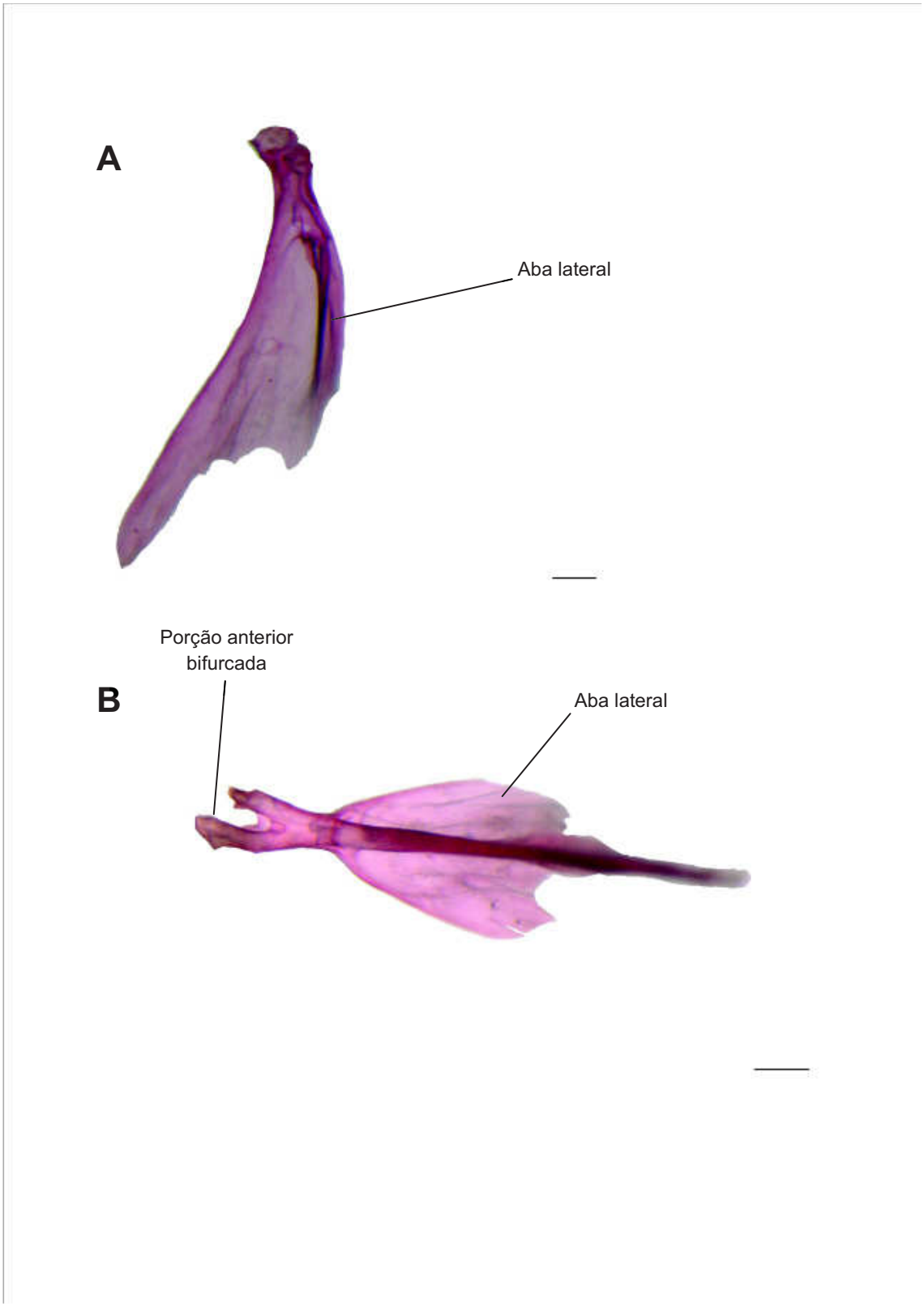


Figura 24: **A**. Vista lateral do uro-hial de *Deuterodon longirostris* MCP 16581 e; **B**. Vista dorsal do *Deuterodon supparis* MCP 16494.

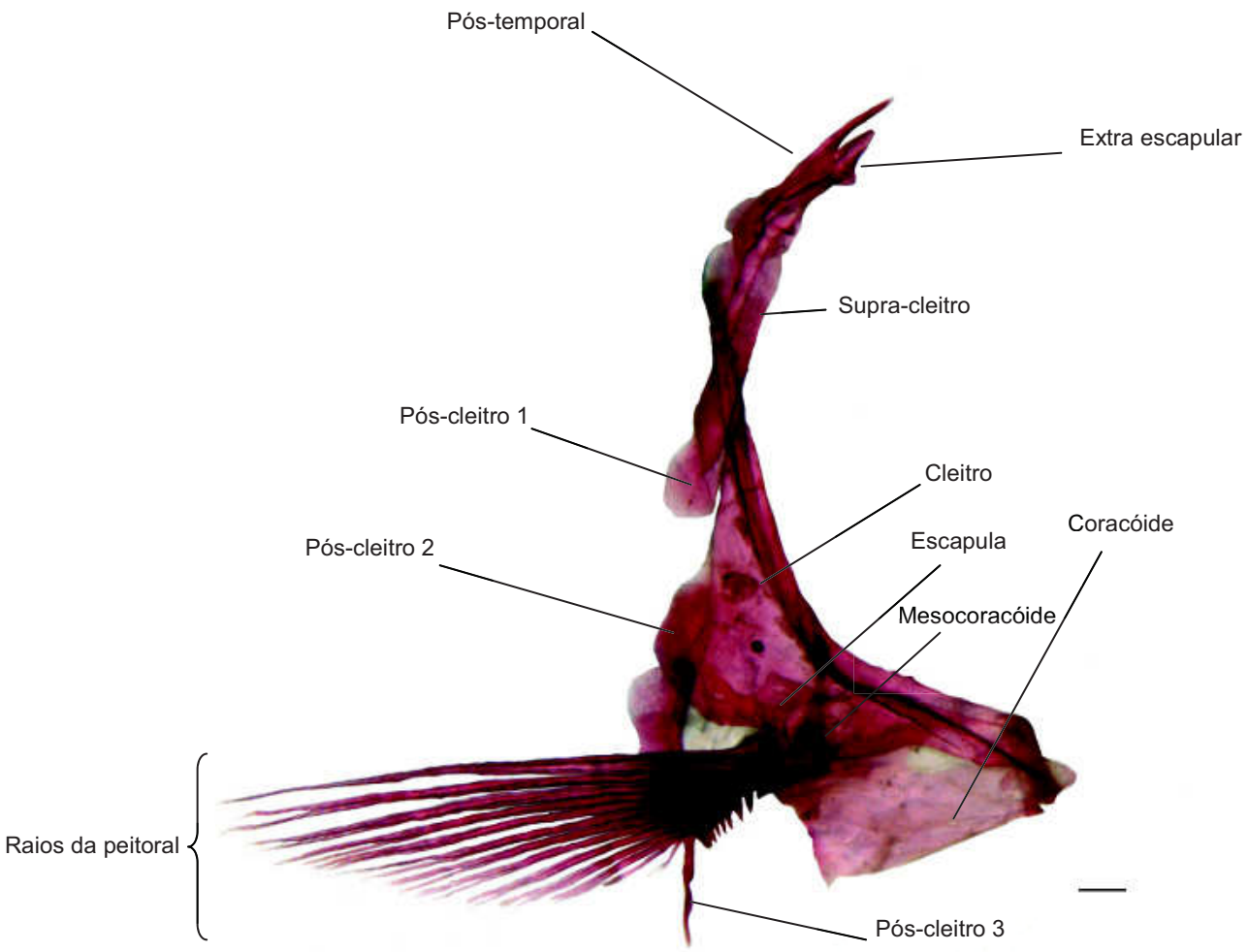


Figura 25: Vista lateral direita da nadadeira peitoral de *Deuterodon longirostris* MCP 16581. Barra = 1 mm

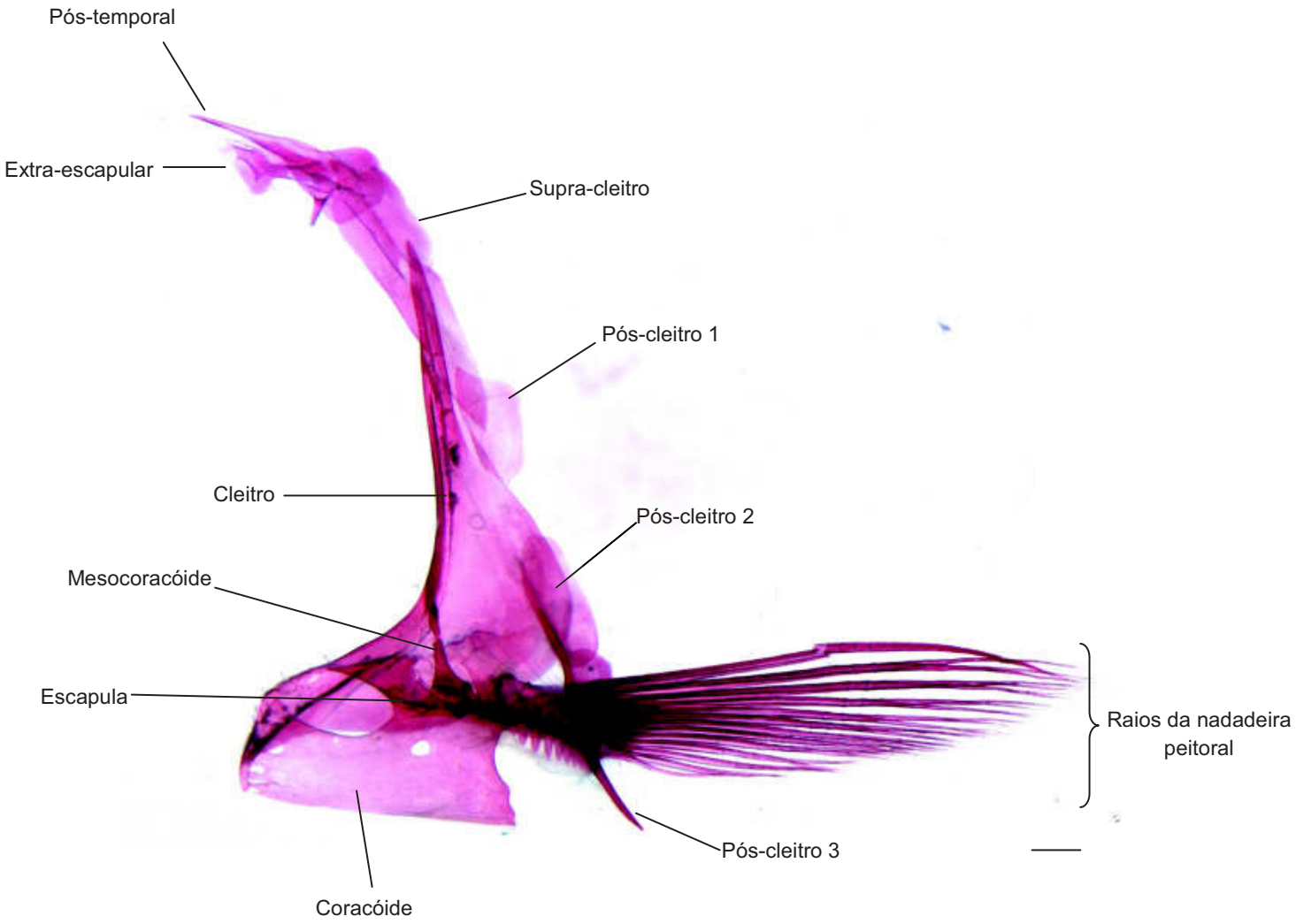


Figura 26: Vista medial direita da nadadeira peitoral de *Astyanax fasciatus* LIRP 132. Barra = 1 mm.

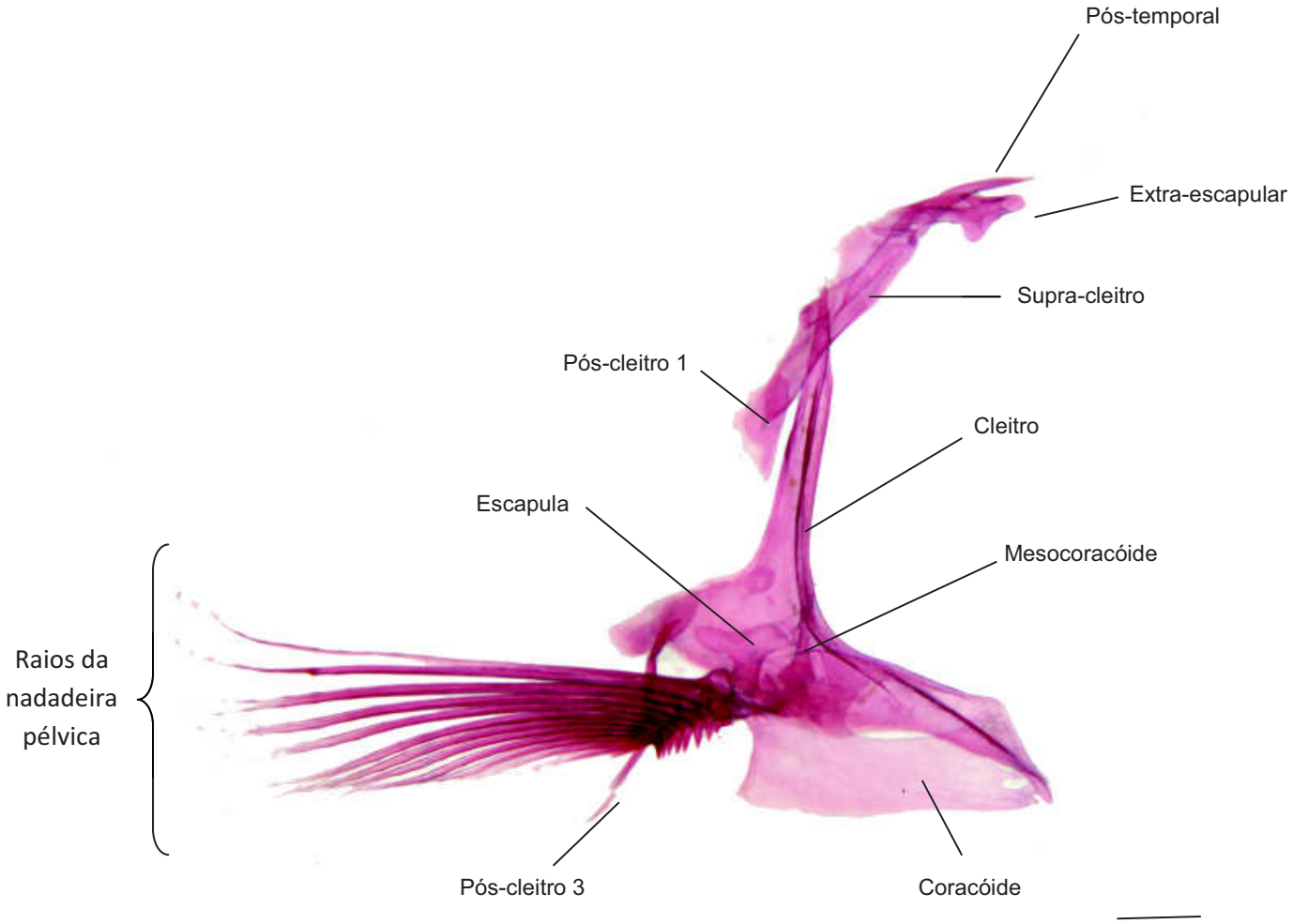


Figura 27: Vista medial direita da nadadeira peitoral de *Bryconamericus exodon* MZUSP 90275. Barra = 1 mm.

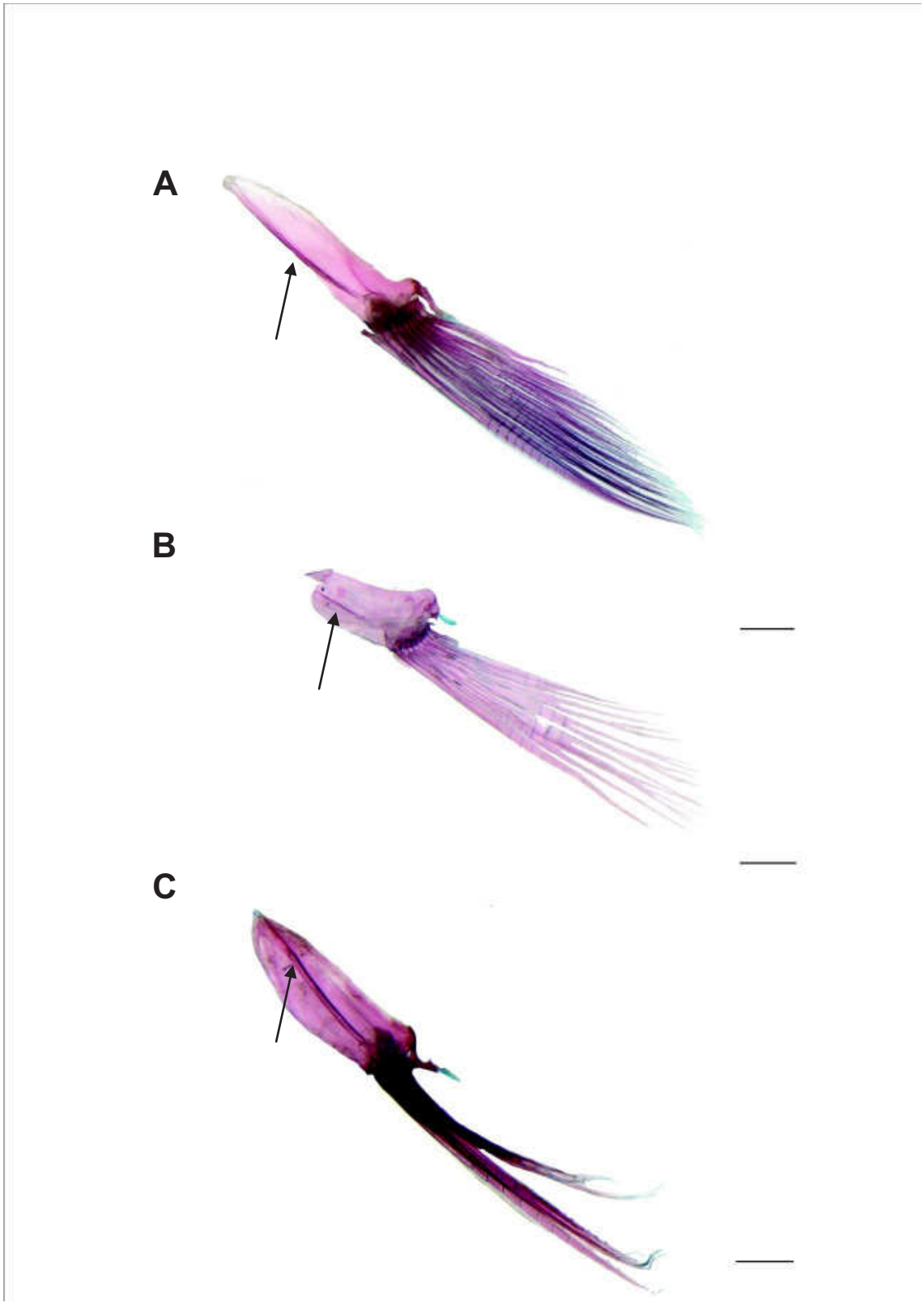


Figura 28: Vista dorsal direita da nadadeira pélvica. **A**. *Probolodus heterostomus* LIRP 6296; **B**. *Phenacogaster tegatus* LIRP 5370 e; **C**: *Gymnocorymbus ternetzi* LIRP 5650. Setas indicam a crista longitudinal. Barras = 1mm.

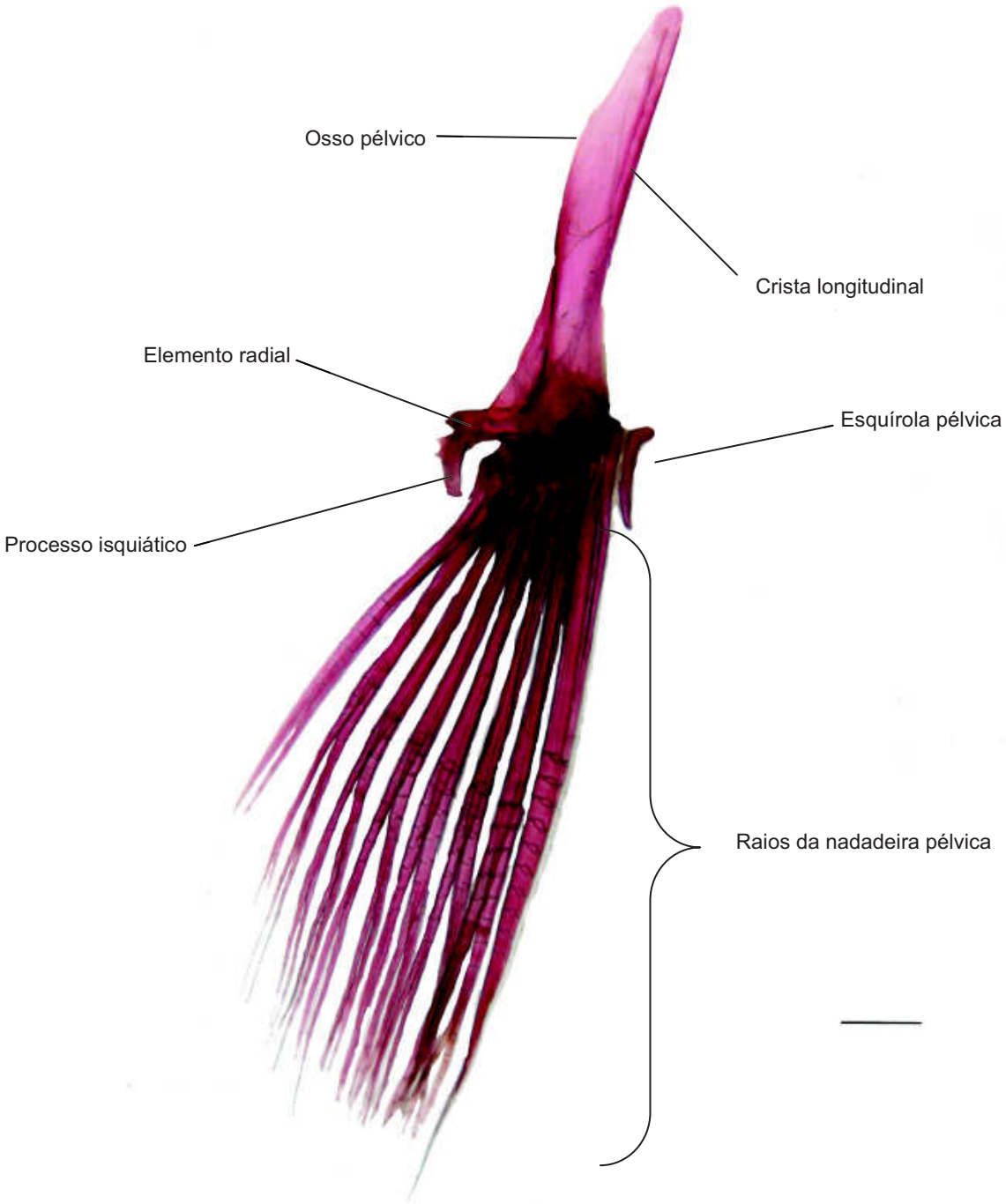


Figura 29: Vista dorsal direita da nadadeira pélvica de *Deuterodon langei* LIRP 0505. Barra = 1 mm.

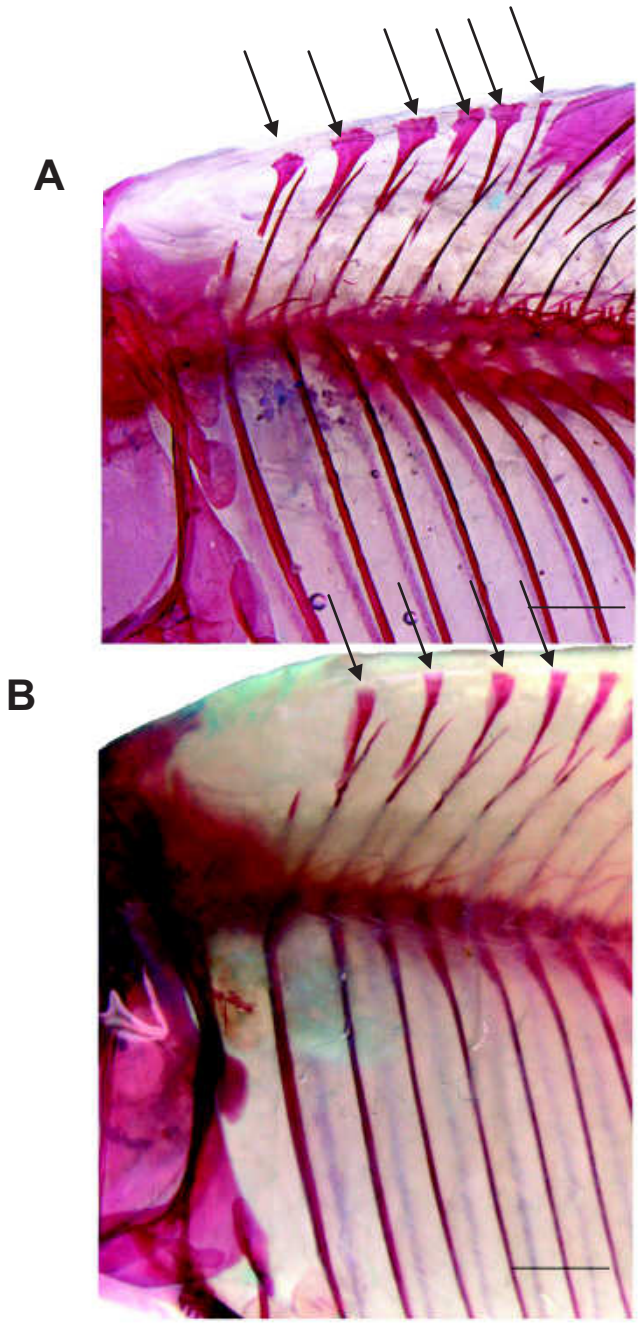


Figura 30: Vista lateral esquerda, detalhe dos ossos supraneurais. **A**. *Astyanax fasciatus* LIRP 132 e; **B**. *Jupiaba poranga* MZUSP 17929. Barra = 1 mm.

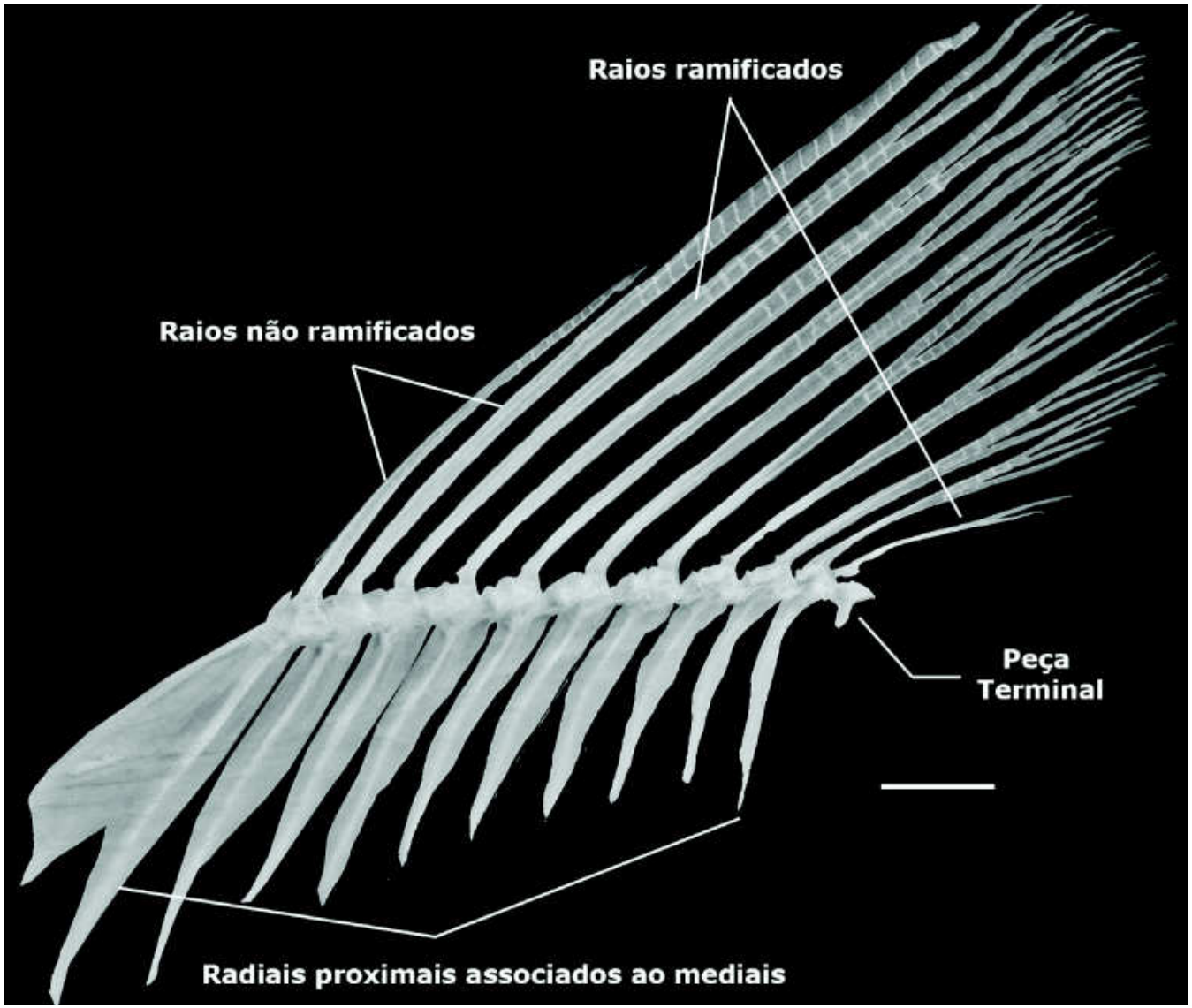


Figura 31: Vista lateral esquerda da nadadeira dorsal de *Deuterodon supparis*, MCP 16494. 82,0 mm CP Barra = 1 mm

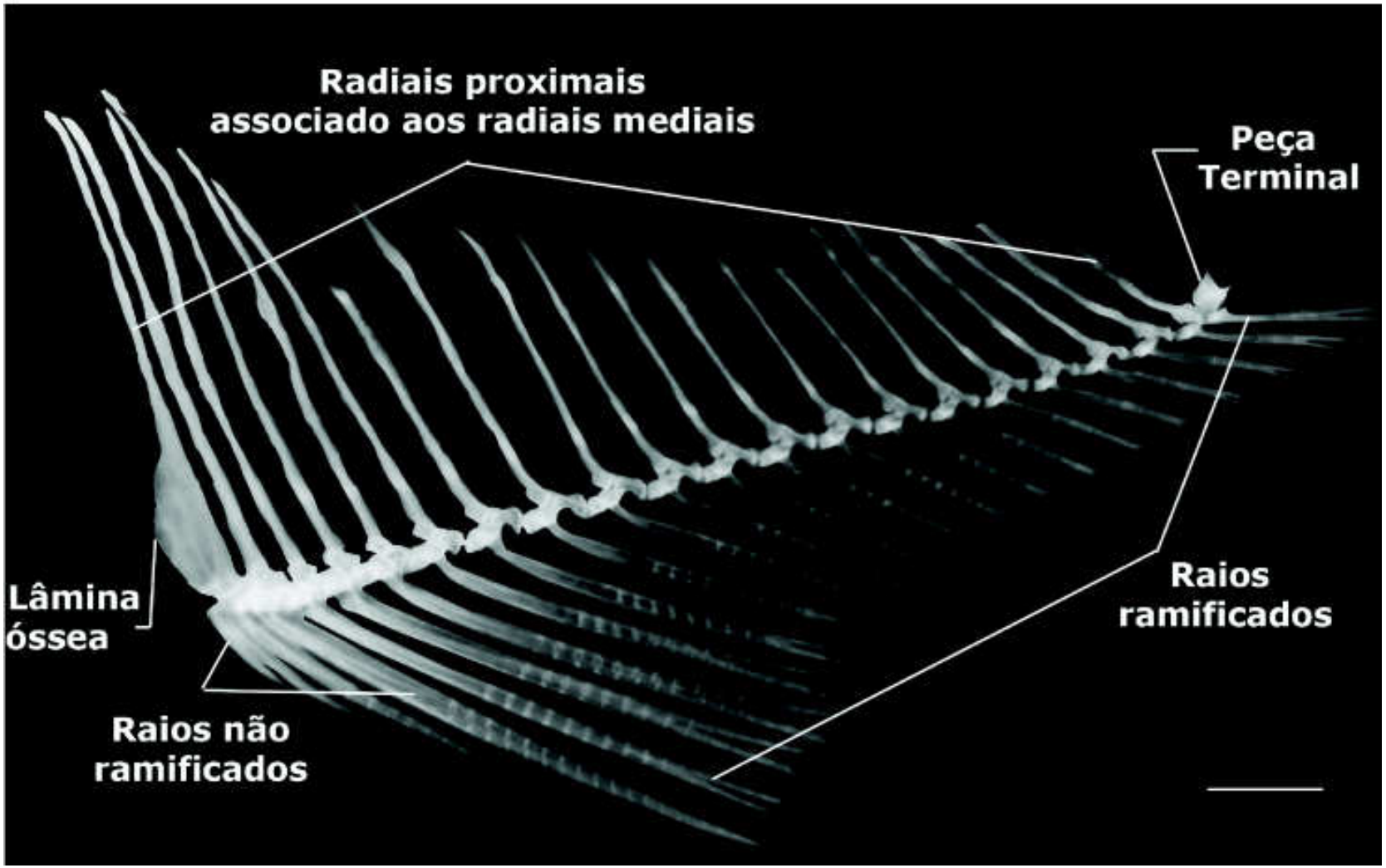


Figura 32: Vista lateral esquerda da nadadeira anal de *Deuterodon longirostris*, MCP 16581. 75,5 mm CP. Barra = 1 mm.

Figura 33: Posição da nadadeira dorsal (seta) em relação a nadadeira anal em vista lateral esquerda. A) *Salminus hilarii* LIRP 369; 99,0 mm CP, base da nadadeira dorsal a frente da vertical que passa pela origem da nadadeira anal. B) *Oligosarcus pintoi* LIRP 300; 82,6 mm CP, origem da anal com vertical em algum ponto da nadadeira dorsal. C) *Gnathocharax steindachnerii* LIRP 5966; 42,3 mm CP, base da nadadeira dorsal posterior a vertical que passa pela origem da anal.

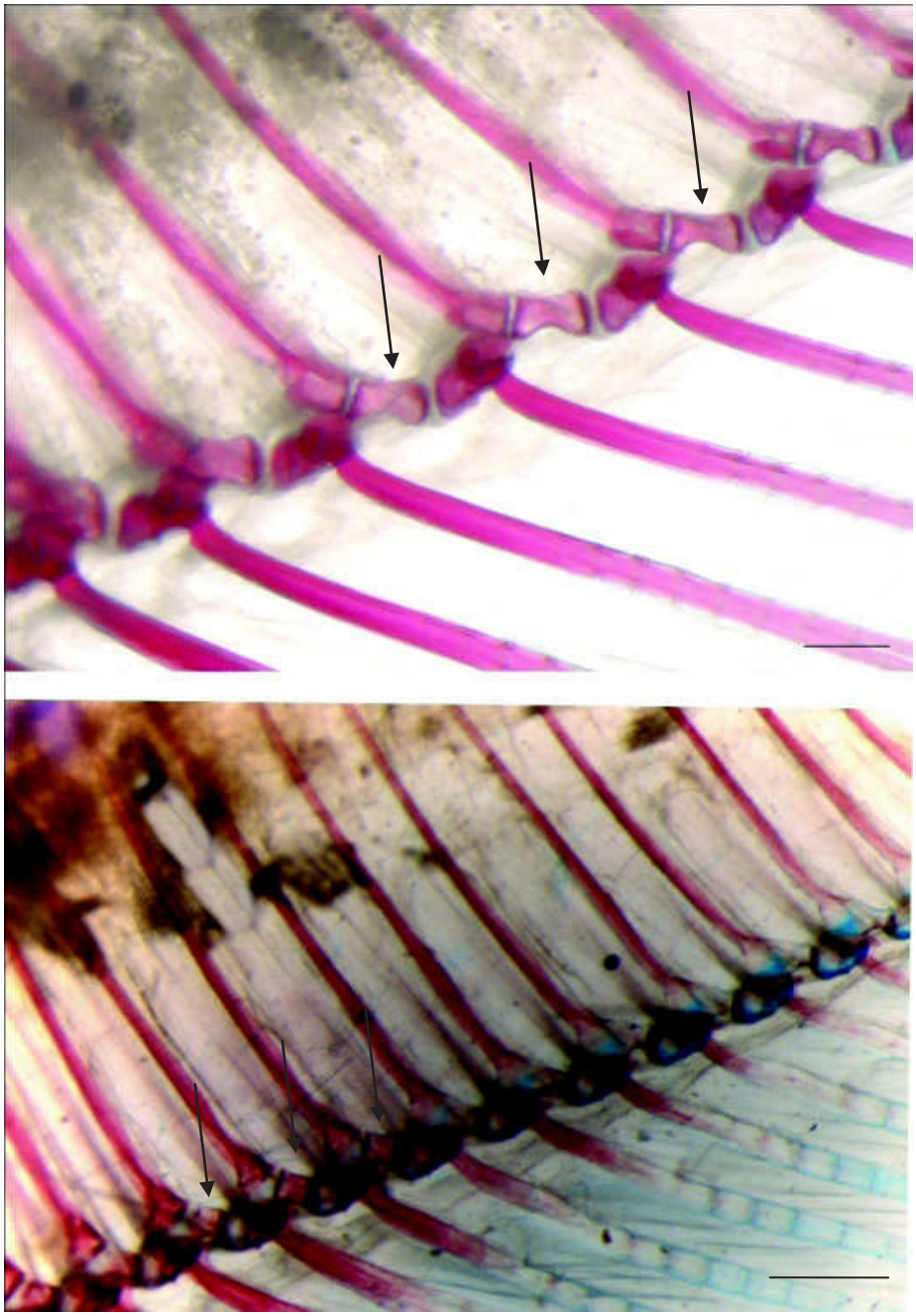


Figura 34: Vista lateral esquerda de detalhes dos radiais das nadadeiras anais. **A**. *Deuterodon langei* LIRP 0505 e **B**. *Deuterodon parahybae* LBP 7706. Barras = 0,5 e 1 mm, respectivamente. Setas indicam os radiais medias da nadadeira anal.

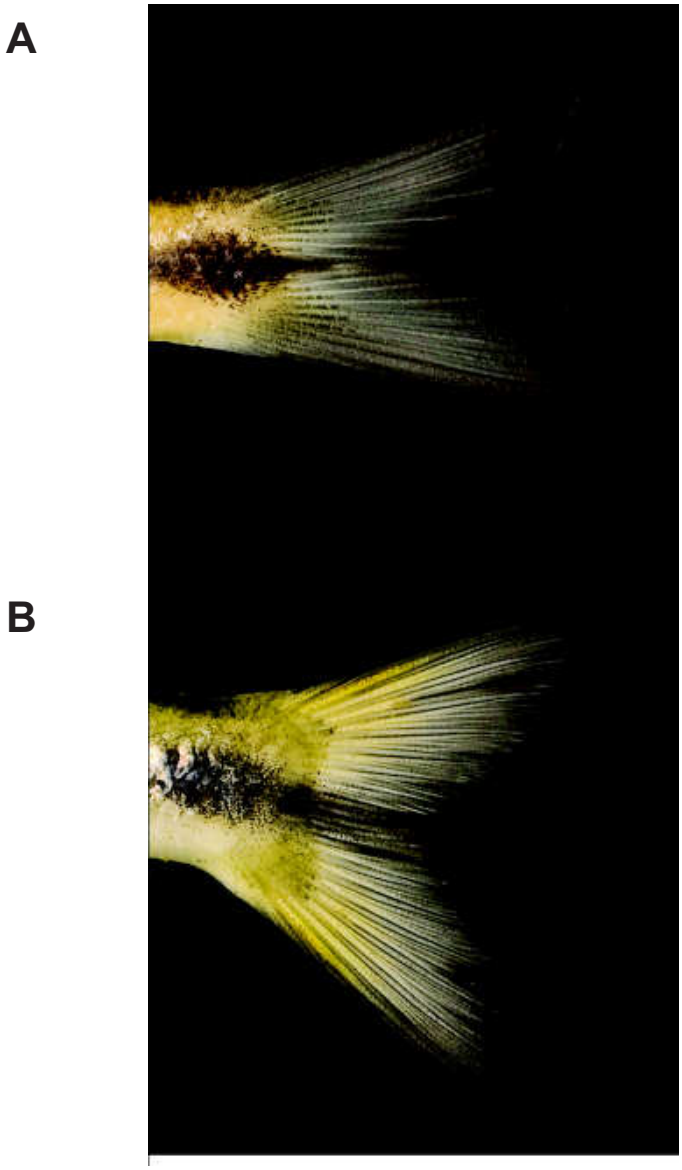


Figura 35: Vista lateral esquerda das nadadeiras caudais. **A**. *Deuterodon parahybae* LBP 7706, 51,7 mm de CP e; **B**. *Deuterodon pedri* LIRP 7540 64,2 mm de CP.

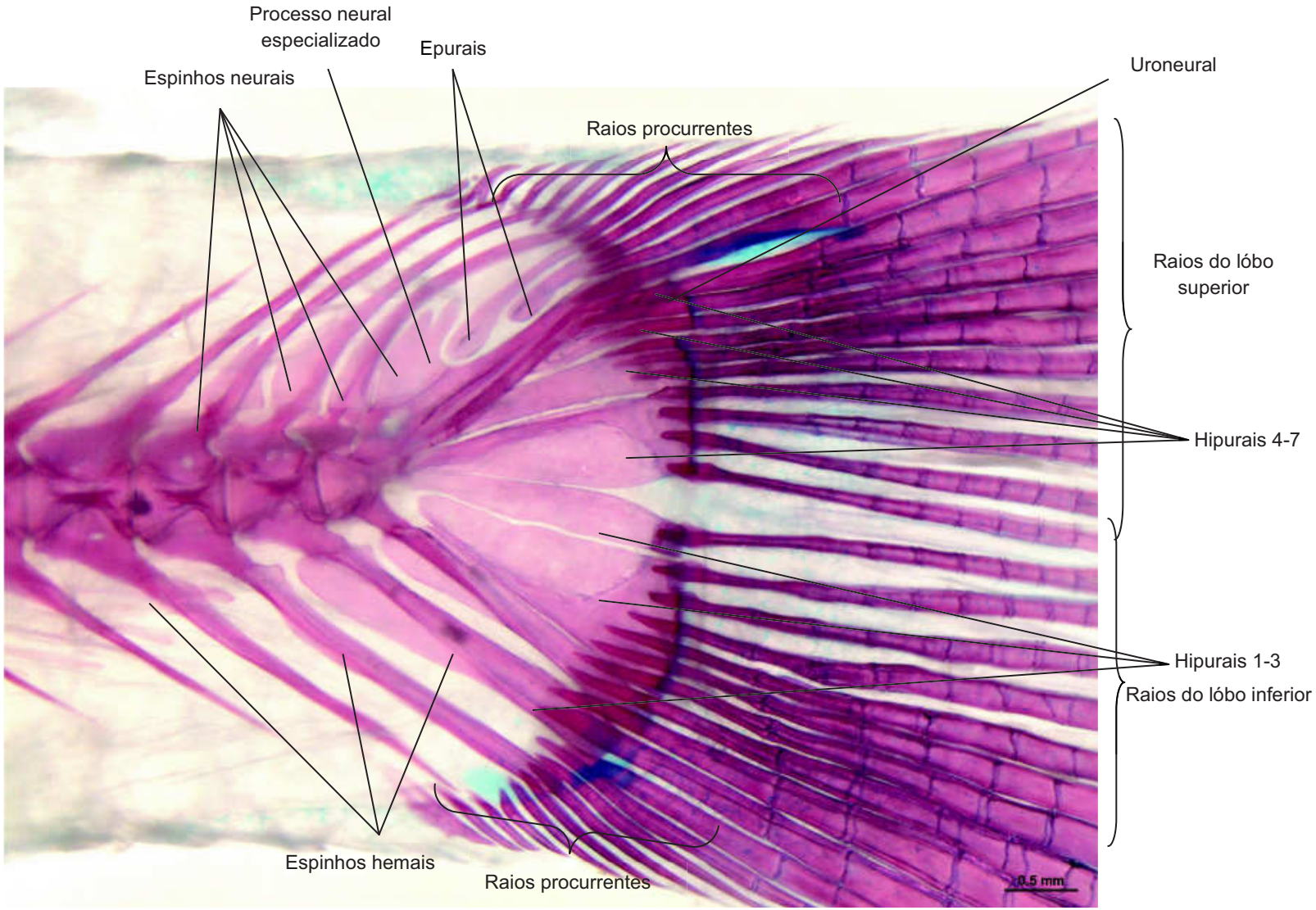


Figura 36: Vista lateral esquerda da nadadeira caudal de *Aphyocharax pusillus* LIRP 4559, 40,7 mm de CP. Barra = 0,5 mm.

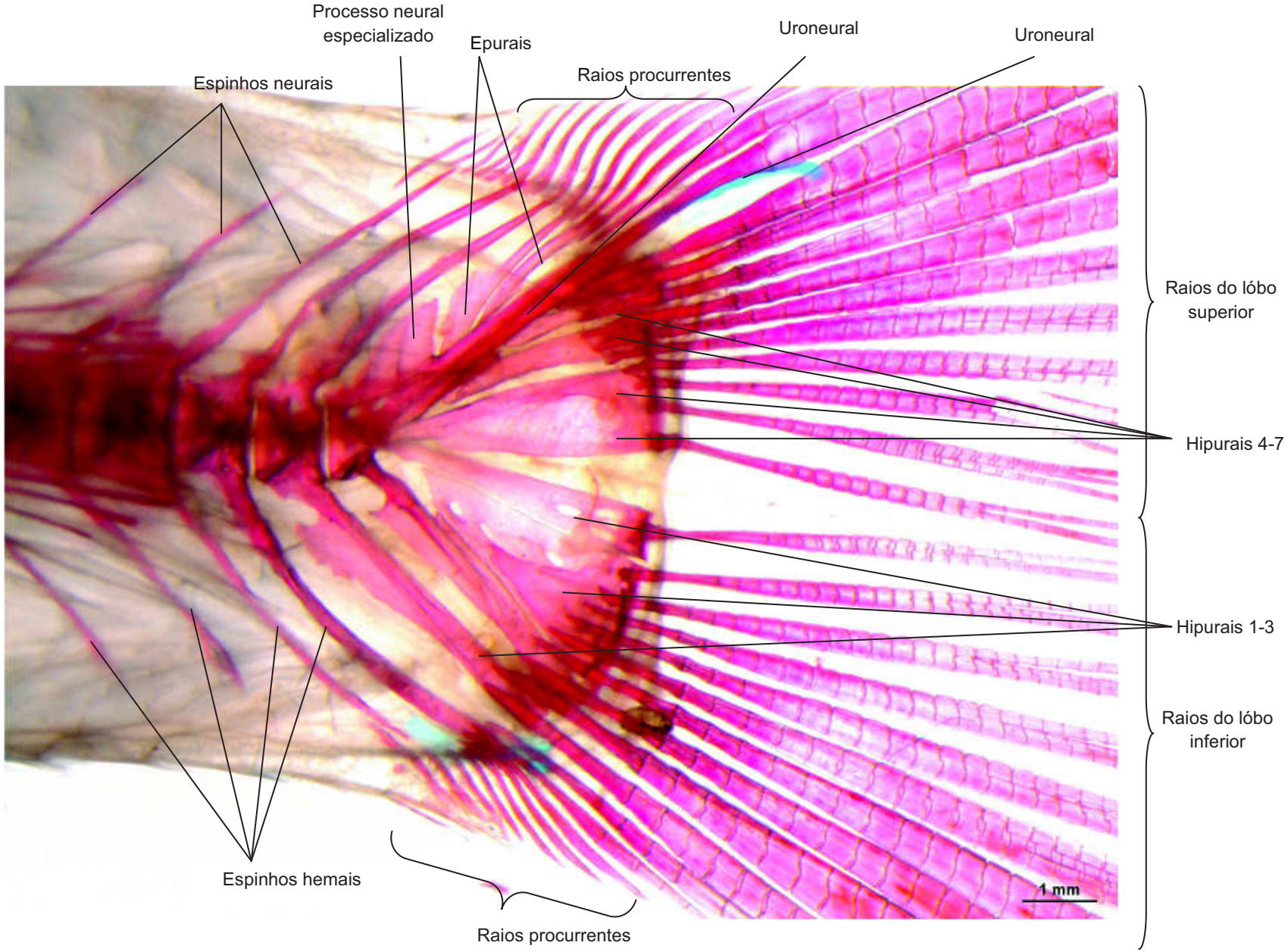


Figura 37: Vista lateral esquerda da nadadeira caudal de *Deuterodon longirostris* MCP 1658, 81,4 mm de CP. Barra = 1mm

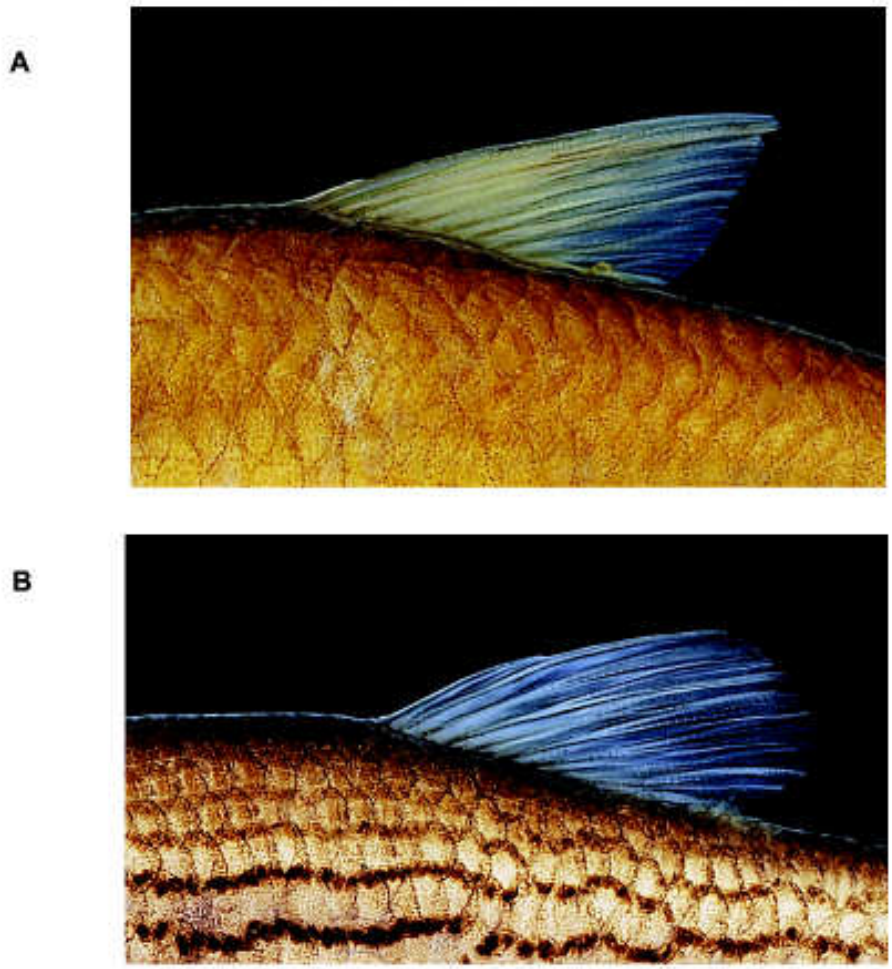


Figura 38: Detalhe da vista lateral esquerda da nadadeira dorsal. **A**. *Oligosarcus pintoi* CP 82,0 LIRP 300 e **B.** *Hollandichthys multifasciatus* CP 70,6 LIRP 5744.

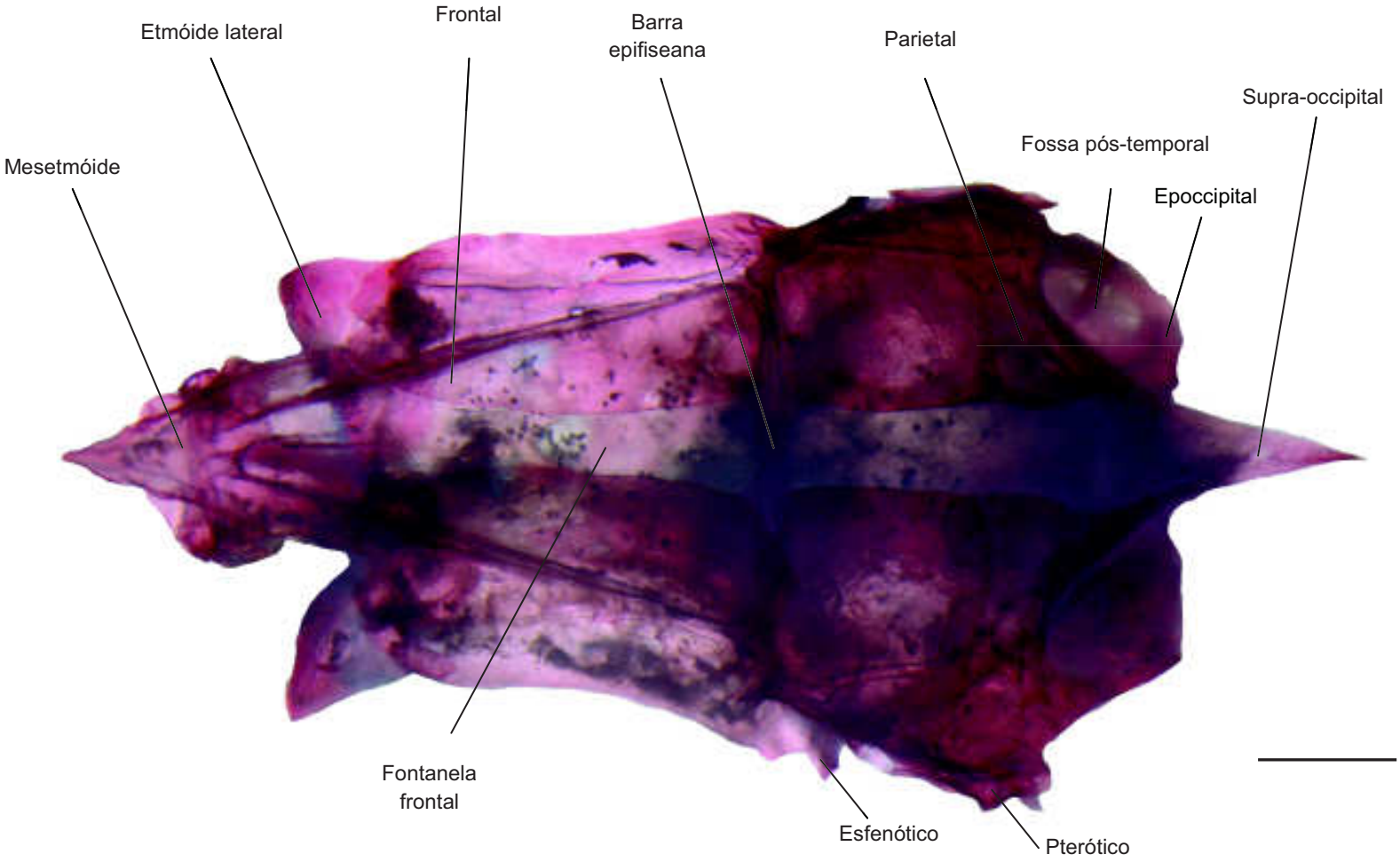


Figura 39: Vista dorsal do neurocrânio de *Deuterodon stigmaturus* LIRP 6390. Barra = 1 mm.

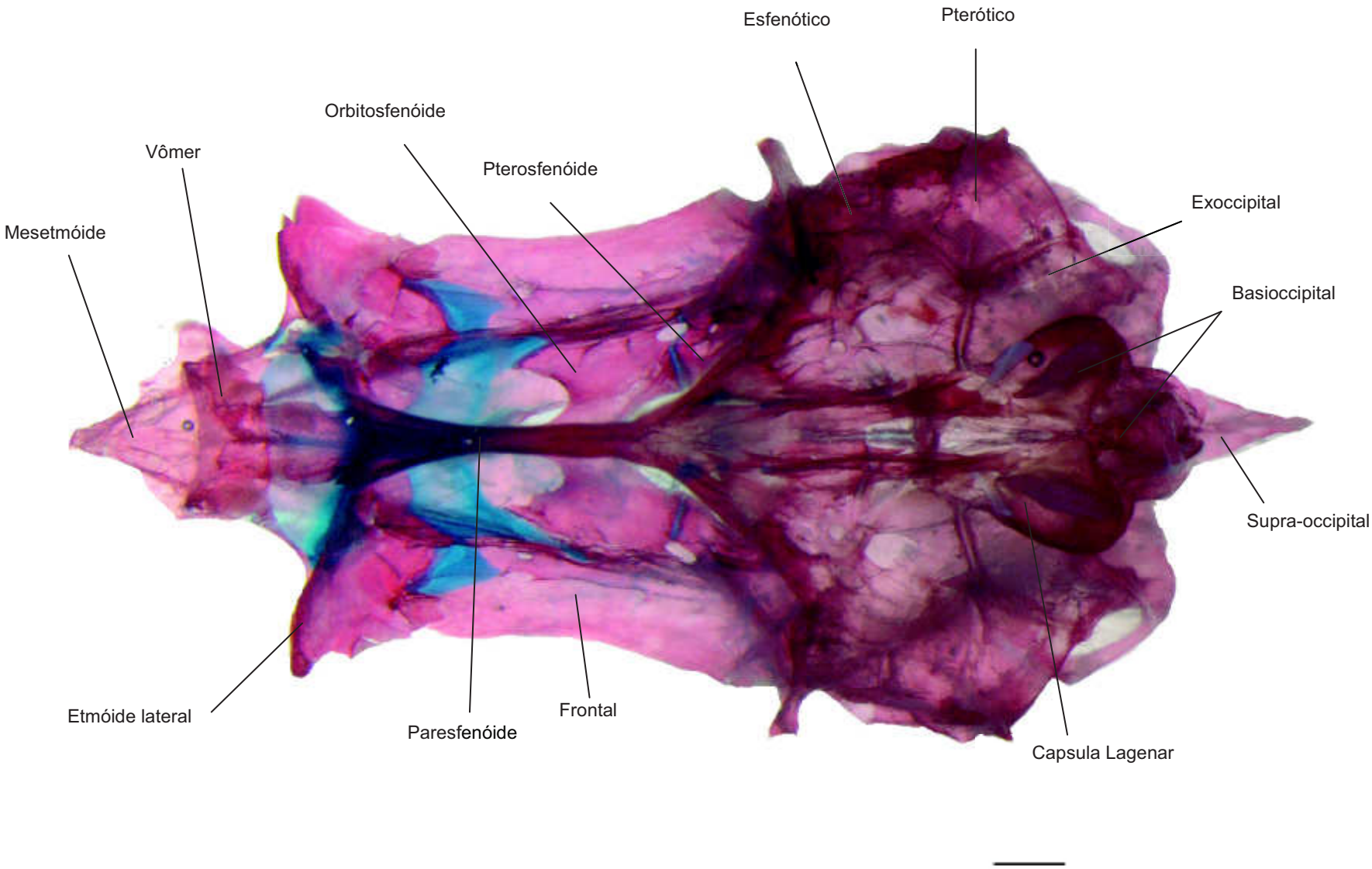


Figura 40: Vista ventral do neurocrânio de *Deuterodon longirostris* MCP 1658, 81,4 mm de CP. Barra = 1mm

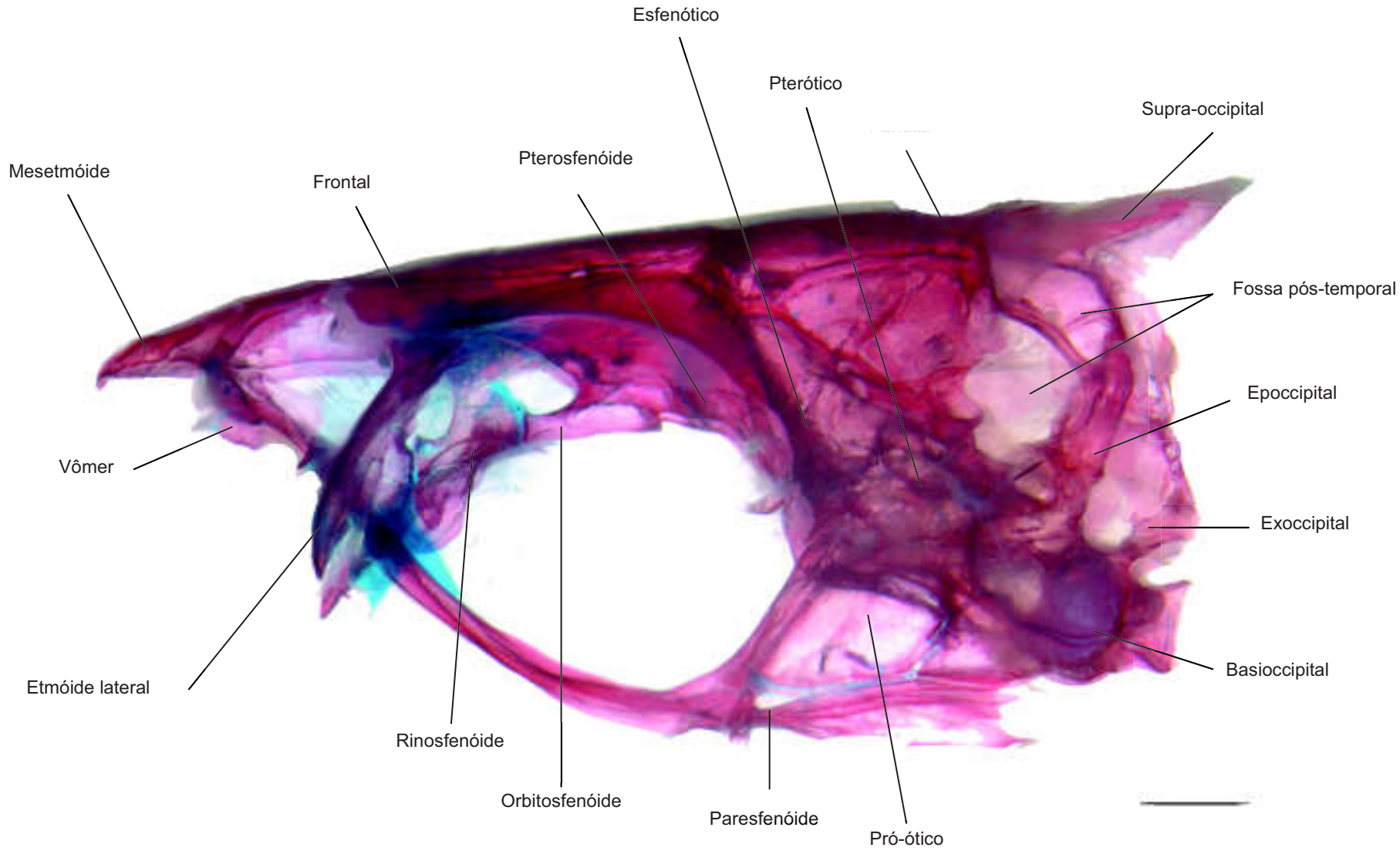


Figura 41: Vista lateral esquerda de *Deuterodon rosae* MZUSP 17929. Barra = 1 mm.

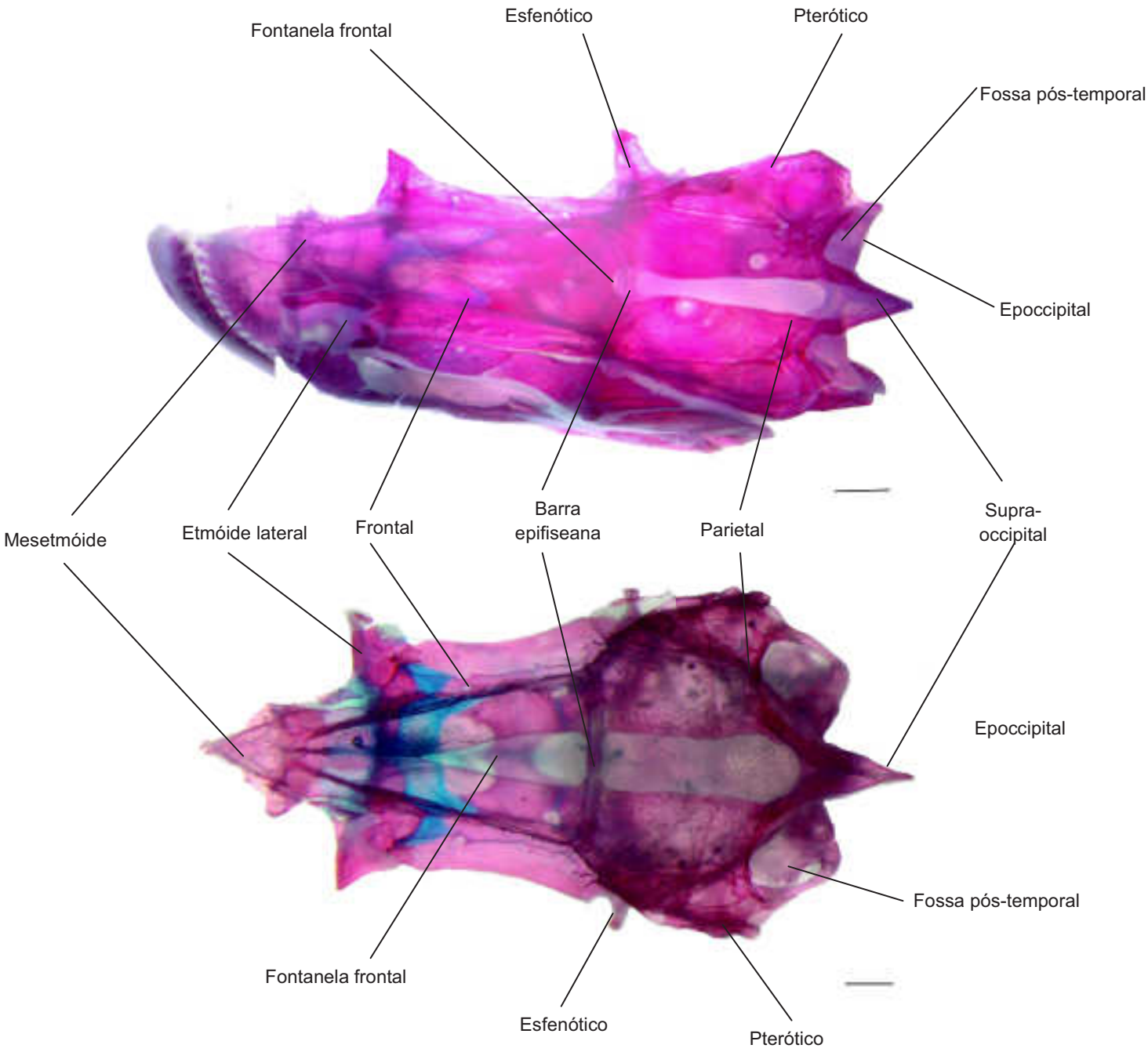


Figura 42: Vista dorsal do neurocrânio. **A**. *Salminus hilarii* LIRP 369; 99,0 mm CP; **B**. *Deuterodon longirostris* MCP 1658, 81,4 mm de CP. Barras = 1mm.

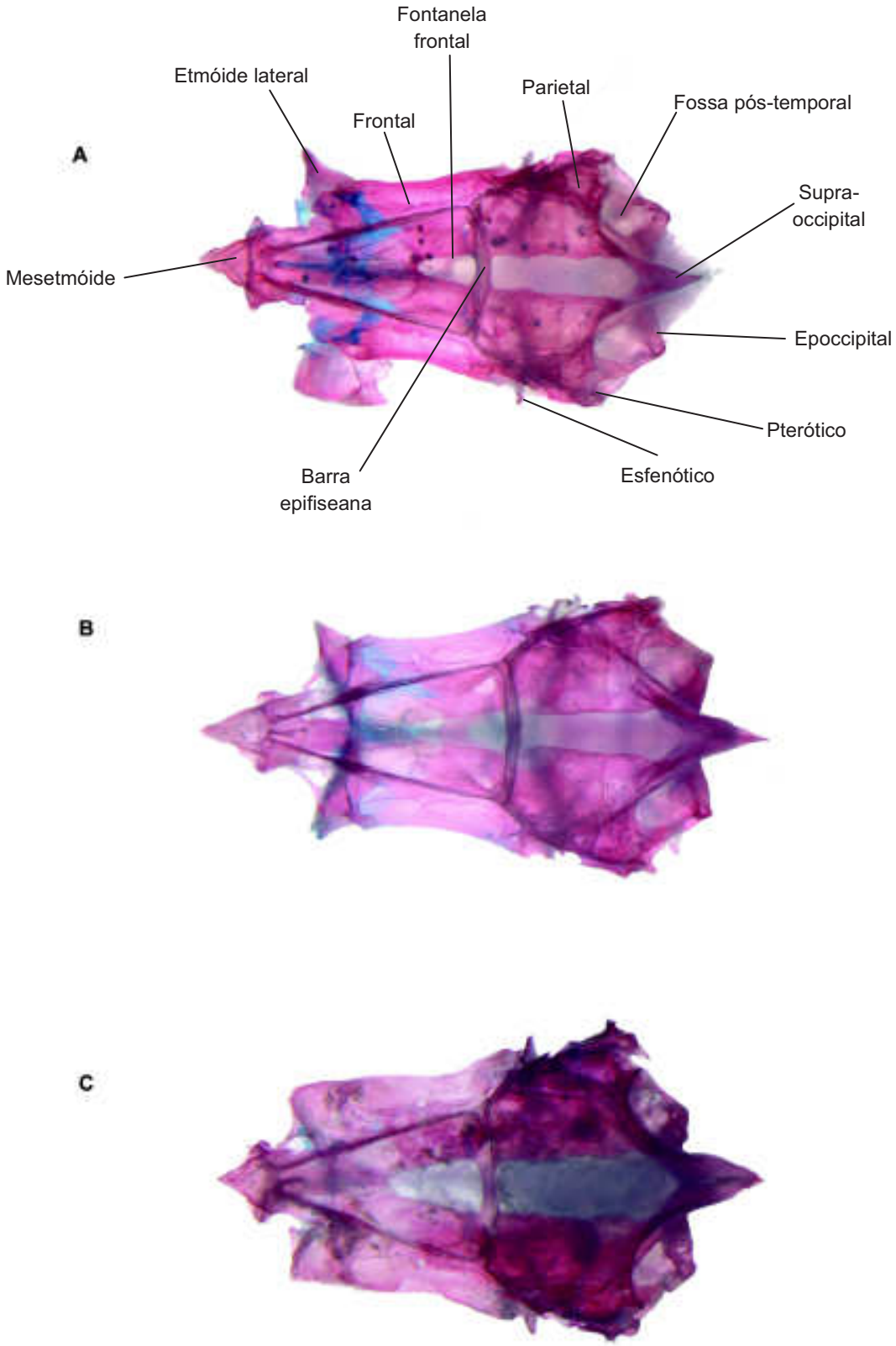


Figura 43: Vista dorsal do Neurocrânio. **A**. *Deuterodon rosae* MZUSP 17929; **B**. *Deuterodon singularis* LIRP 6391 e; **C**. *Deuterodon pedri* LIRP 7540. Barra = 1mm.

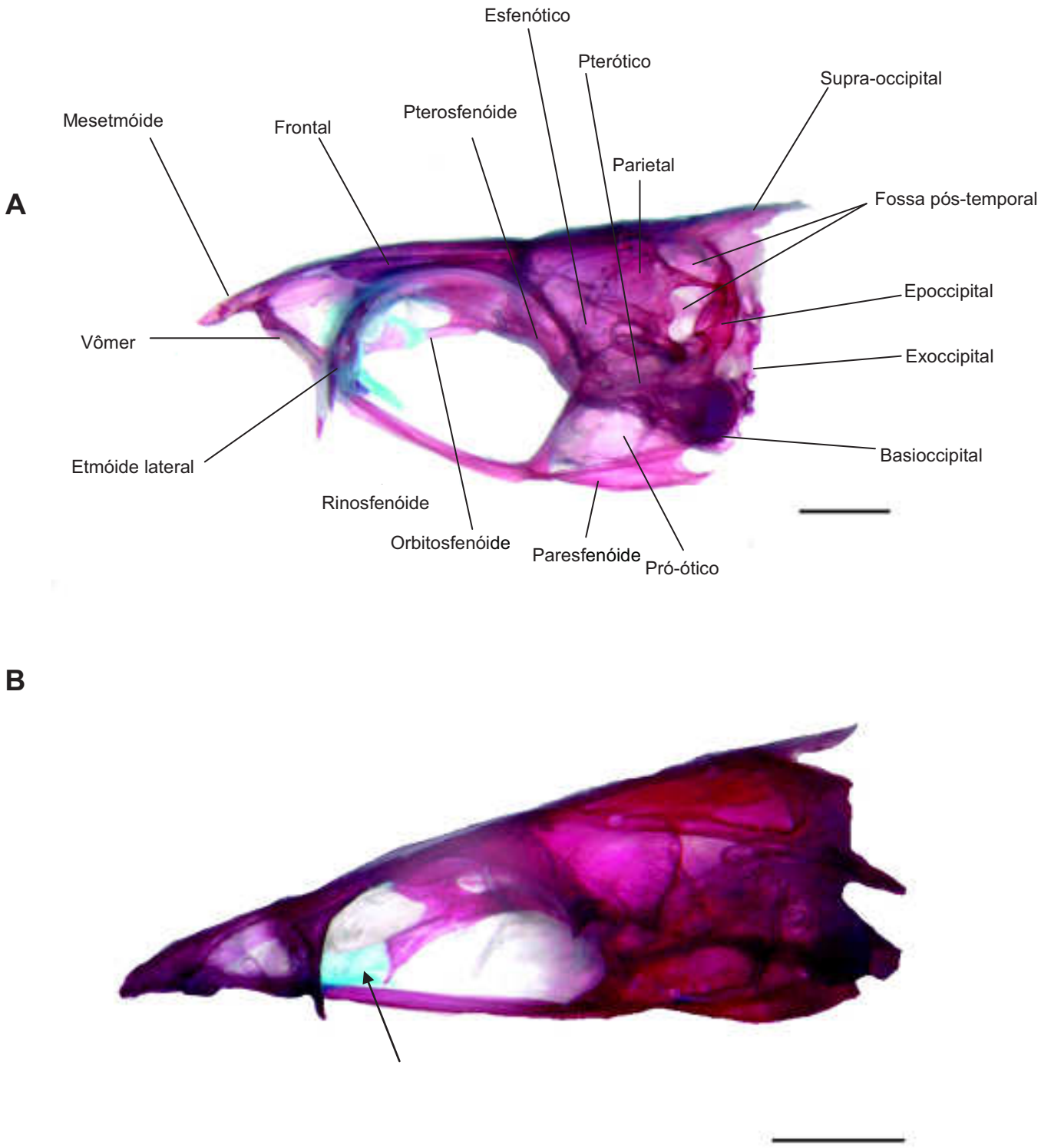


Figura 44: Vista lateral esquerda do Neurocrânio. **A**. *Deuterodon singularis* LIRP 6391 e **B**. Salminus hilarii LIRP 369. Barra = 1mm e 0,5 mm, respectivamente. Seta indica a ausência do osso rinosfenóide.

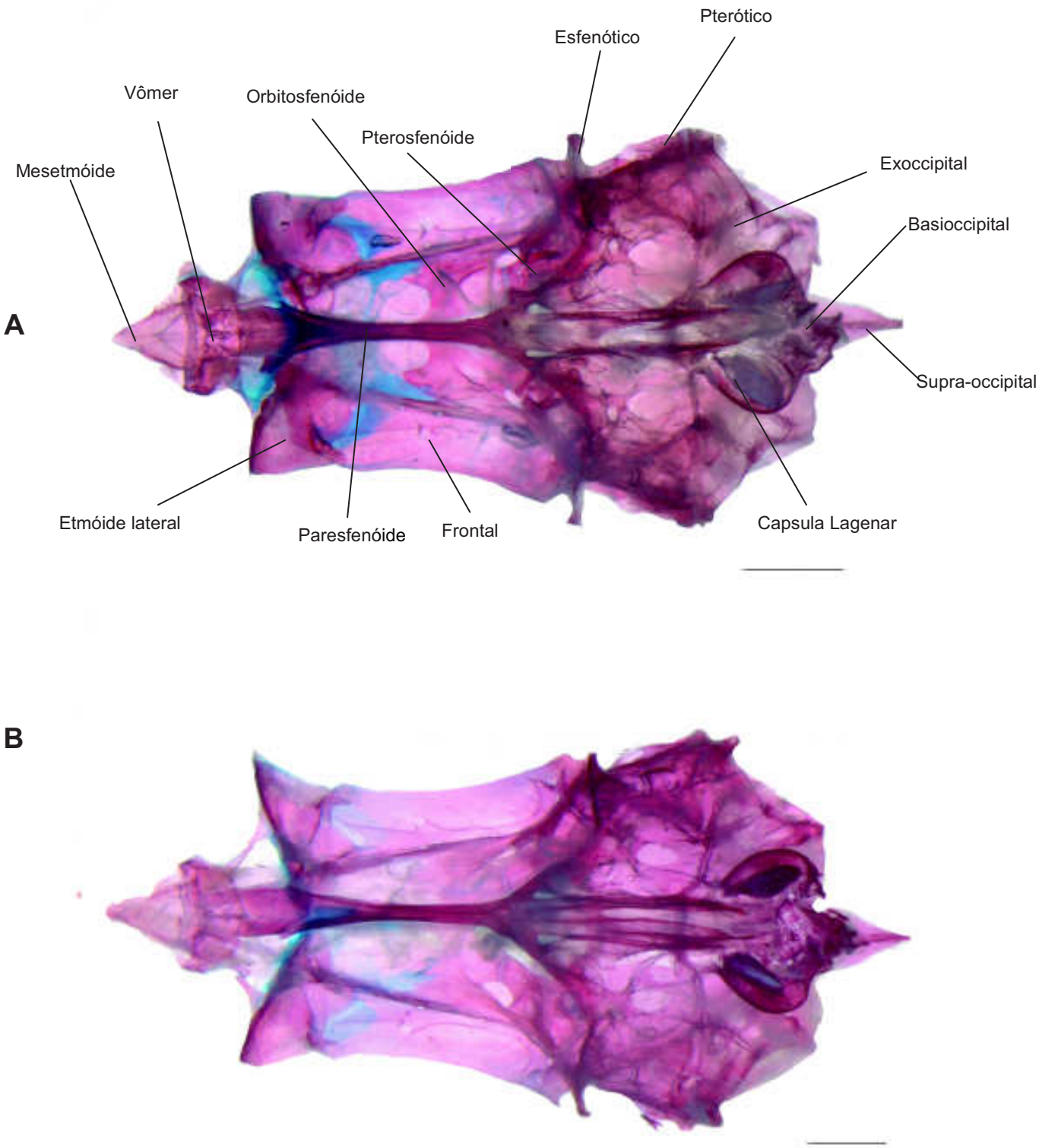


Figura 45: Vista ventral do Neurocrânio. **A**. *Deuterodon supparis* MCP 16494 e; **B**. *Deuterodon singularis* LIRP 6391. Barra = 1mm.

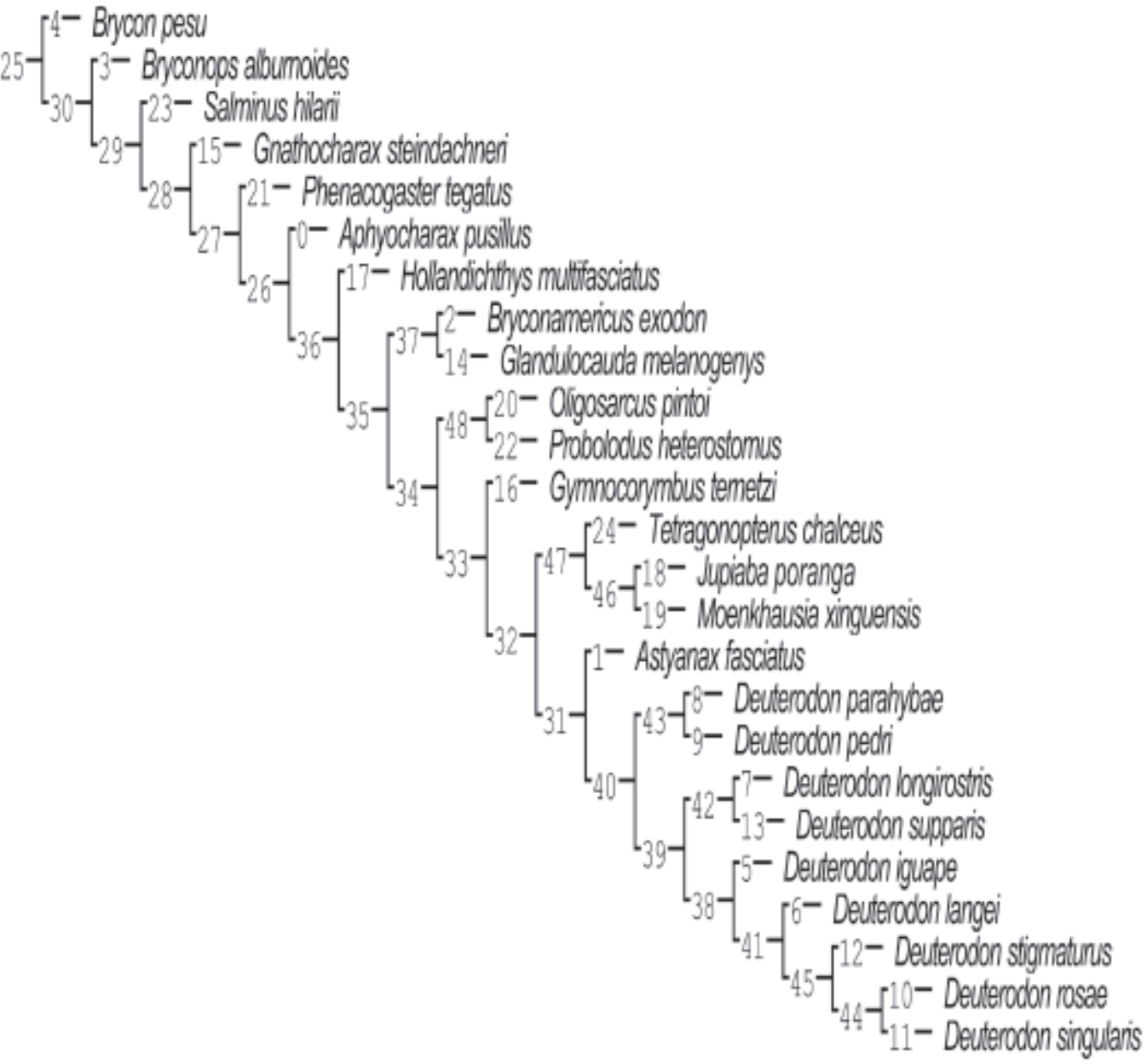


Figura 46: Cladograma de consenso estrito para as relações do gênero *Deuterodon* com os números dos clados.

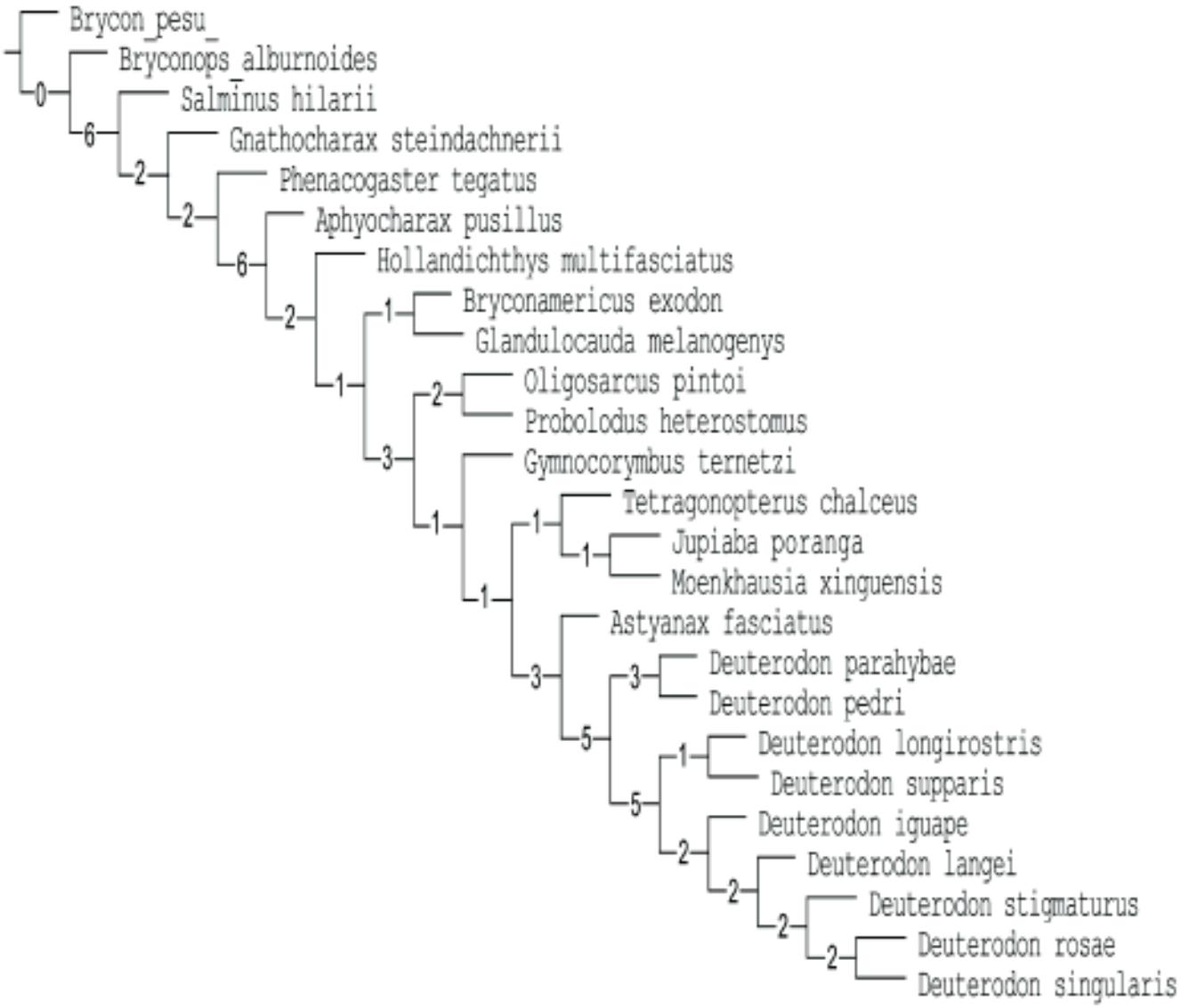


Figura 47: Cladograma de consenso estrito com o suporte de Bremer para os ramos.

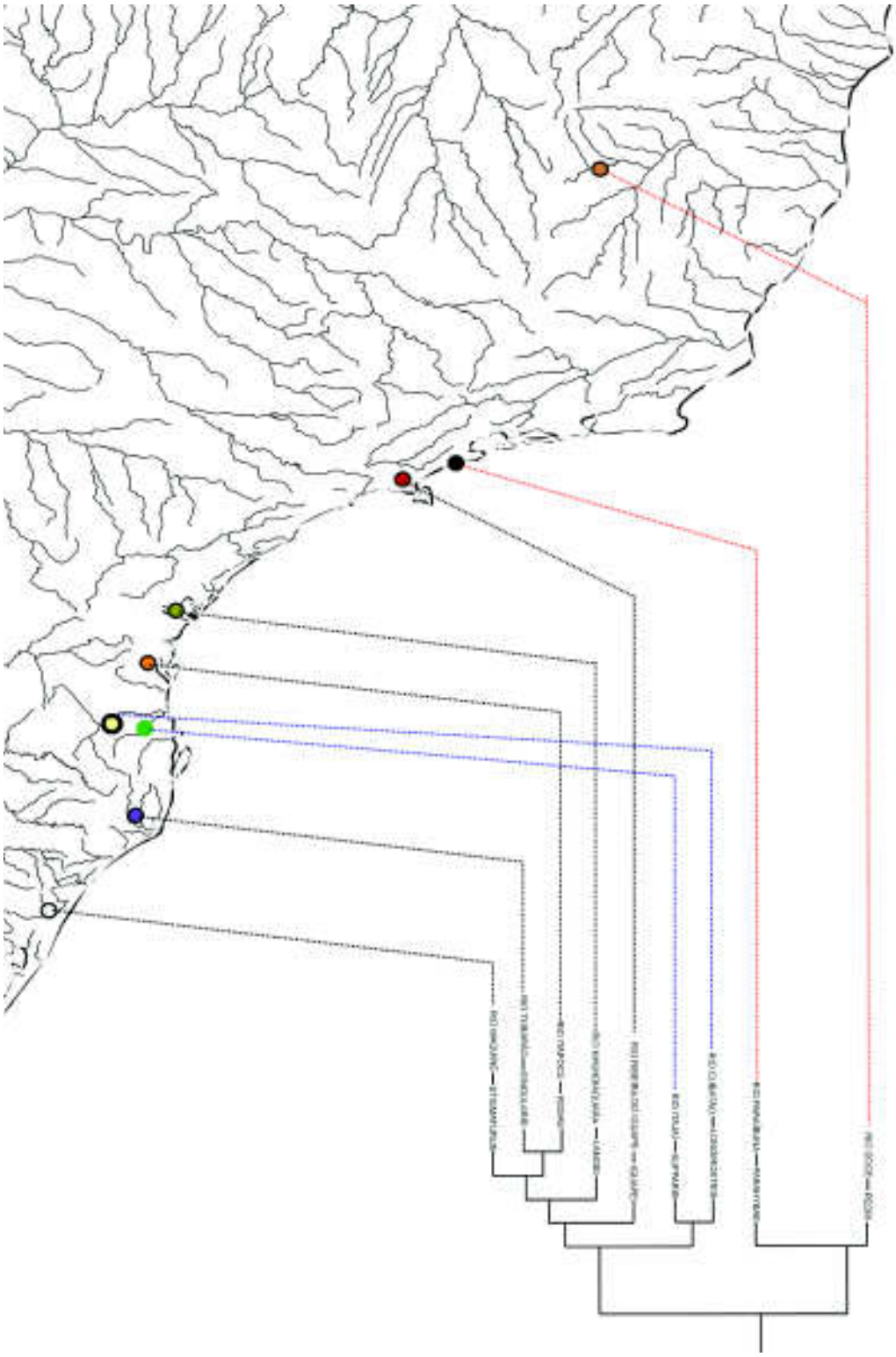


Figura 48: Relações filogenéticas do gênero *Deuterodon* sobrepondo-se no mapa, as regiões de endemismo das bacias do sudeste e sul brasileiro.

ANEXOS

Anexo I: Matriz de caracteres da análise filogenética do gênero *Deuterodon*, 25 táxons terminais e 205 caracteres.

Táxon/Caráter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Aphyocharax pusillus LIRP 4559	2	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	2	1	0	1	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2
Astyanax fasciatus LIRP 132	2	1	1	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2
Bryconamericus exodon MZUSP 90275	2	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2
Bryconops alburnoides LIRP 5116	2	1	1	0	1	1	0	0	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1
Brycon pesu LIRP 5962	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0
Deuterodon iguape LIRP 1049	2	0	2	2	1	1	0	1	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	2
Deuterodon langei LIRP 0505	2	0	2	2	1	1	0	1	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	2
Deuterodon longirostris MCP 16581	2	1	2	2	1	1	0	1	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	2
Deuterodon parahybae LBP 7706	2	0	2	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0/1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	2
Deuterodon pedri LIRP 7540	2	1	2	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	2
Deuterodon rosae MZUSP 28718	2	0	0	0	1	1	0	1	1	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2
Deuterodon singularis LIRP 6391	2	0	1	1	1	1	0	1	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	2
Deuterodon stigmaturus LIRP 6390	2	0	1	1	1	1	0	1	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	2
Deuterodon supparis MCP 16494	2	0	1	2	1	1	0	1	1	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	2
Glandulocauda melanogenys LIRP 7143	2	1	0	0	1	1	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	2	1	1	0	1	0	2
Gnathocharax steindachnerii LIRP 5966	2	1	1	2	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	2	0	1	0
Gymnocorymbus cf. ternetzi LIRP 5650	2	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	2
Hollandichthys multifasciatus LIRP 5744	2	0	2	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2
Jupiaba poranga MZUSP 17929	2	0	2	2	1	1	0	1	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	2
Moenkhausia xinguensis MZUSP 91690	2	0	2	2	1	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1
Oligosarcus pintoi LIRP 300	2	0	2	1	1	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	2	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	2
Phenacogaster tegatus LIRP 5370	2	1	1	2	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0/1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0
Probolodus heterostomus LIRP 6296	2	1	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0
Salminus hilarii LIRP 369	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	2	0	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1
Tetragonopterus chalceus LIRP 5944	2	0	2	2	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2	1	1	2	0	2	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2

Táxon/Caráter	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
Aphyocharax pusillus LIRP 4559	0	0	0	2	1	0	1	0	0	?	?	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1
Astyanax fasciatus LIRP 132	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	2	1	0	1	0	1	2	1	0
Bryconamericus exodon MZUSP 90275	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	2	2	0	0	0	1	0	1	0	1	2	2	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	2	1	1
Bryconops alburnoides LIRP 5116	1	1	0	2	0	1	1	1	0	1	1	2	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	2	0	0	1	1	1	0	?
Brycon pesu LIRP 5962	0	1	1	0	0	1	0	?	0	0	2	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	1	0	2	0	?
Deuterodon iguape LIRP 1049	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	2	0	1	0	0	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	0	?
Deuterodon langei LIRP 0505	1	1	0	1	2	0	1	0	1	1	1	1	1	0	2	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	?
Deuterodon longirostris MCP 16581	1	1	0	1	2	0	1	0	1	0	1	1	1	0	2	0	1	0	0	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	0	?
Deuterodon parahybae LBP 7706	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0/1	0	0	1	1	2	1	0	0	1	1	2	0	?
Deuterodon pedri LIRP 7540	1	1	0	1	1	0	0	?	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	0	?	1	1	0	?
Deuterodon rosae MZUSP 28718	1	1	0	1	2	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2	0	1	0	1	2	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	?
Deuterodon singularis LIRP 6391	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	2	0	1	0	0	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	0	?
Deuterodon stigmaturus LIRP 6390	1	1	0	1	2	0	1	0	1	0	1	1	1	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	?
Deuterodon supparis MCP 16494	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	2	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	0	?
Glandulocauda melanogenys LIRP 7143	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1	0	1	0	0	1	0	?
Gnathocharax steindachnerii LIRP 5966	1	0	0	0	2	0	1	1	0	?	?	?	0	?	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	1	0	0	1	1	1
Gymnocorymbus cf. ternetzi LIRP 5650	0	1	0	1	2	0	0	?	1	1	0	2	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	2	1	0	0	0	0	1	1	1
Hollandichthys multifasciatus LIRP 5744	1	1	0	2	0	0	1	1	0	?	?	?	1	?	2	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	2	1	0	?
Jupiaba poranga MZUSP 17929	1	1	?	2	1	0	1	0	0	0	2	1	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	1	0	1	1	0	?
Moenkhausia xinguensis MZUSP 91690	1	0	0	1	0	0	0	?	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	2	1	0	?
Oligosarcus pintoi LIRP 300	1	0	0	1	1	0	0	?	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	?	0	1	0	0	1	0	2	1	0	1	0	0	1	0	?
Phenacogaster tegatus LIRP 5370	1	1	0	2	0	1	0	?	1	1	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	?
Probolodus heterostomus LIRP 6296	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	1	?	0	1	0	0	1	1	2	1	0	0	0	1	0	1	1
Salminus hilarii LIRP 369	0	1	1	1	1	0	0	?	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	1	0
Tetragonopterus chalceus LIRP 5944	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	0	0	2	1	0	0	0	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	1	0

Táxon/Caráter	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115
Aphyocharax pusillus LIRP 4559	1	1	1	0	?	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	?	?	2	?	1	0	0	0	0	1	0	2	3	0
Astyanax fasciatus LIRP 132	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	0	1	2	1	1	0	1	1	1	2	0	1	2
Bryconamericus exodon MZUSP 90275	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0	1	2	2	1	0	1	0	1	1	0	0	2
Bryconops alburnoides LIRP 5116	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	2	1	1	2	0	0	4	0	0	0	1	0	1	1	0	0	2
Brycon pesu LIRP 5962	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	0	0	1	1	2	1	1	3	0	0	4	0	1	0	0	0	1	1	2	0	2
Deuterodon iguape LIRP 1049	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	2	1
Deuterodon langei LIRP 0505	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	2	1
Deuterodon longirostris MCP 16581	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	2	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	2	2
Deuterodon parahybae LBP 7706	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	?	0	0	1
Deuterodon pedri LIRP 7540	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	0	1	2	0	1	0	1	1	0	1	0	1	2	0	1	2
Deuterodon rosae MZUSP 28718	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2	1	1	2	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	2	2
Deuterodon singularis LIRP 6391	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	2	1	0	0	0	1	1	1	2	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	2	1
Deuterodon stigmaturus LIRP 6390	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	2	1
Deuterodon supparis MCP 16494	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	2	2
Glandulocauda melanogenys LIRP 7143	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	2	1	1	2
Gnathocharax steindachnerii LIRP 5966	1	0	2	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	0	0	0	1	2	?	0	?	?	2	?	1	1	0	0	0	1	0	1	3	0
Gymnocorymbus cf. ternetzi LIRP 5650	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	2	1	1	2	0	1	1	2	?	0	?	0	0	?	?	?	?
Hollandichthys multifasciatus LIRP 5744	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	2	0	2	1	1	1	1	1	0	1	1	2	0	2
Jupiaba poranga MZUSP 17929	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	0	1	3	2	1	0	0	1	1	1	0	0	2
Moenkhausia xinguensis MZUSP 91690	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	0	1	2	1	1	2	0	1	2	1	1	0	1	0	1	2	0	1	2
Oligosarcus pintoi LIRP 300	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	?	2	2	?	1	1	1	0	0	1	1	2	0	2
Phenacogaster tegatus LIRP 5370	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	2	1	1	4	0	1	2	1	1	0	0	1	1	0	2	3	0
Probolodus heterostomus LIRP 6296	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	2	0	0	?	2	2	?	1	1	0	0	0	1	0	0	3	?
Salminus hilarii LIRP 369	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	?	1	2	0	2	0	1	1	0	0	0	1	0	2	3	0
Tetragonopterus chalceus LIRP 5944	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	0	1	3	1	1	0	1	0	1	2	0	1	1

Táxon/Caráter	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140
Aphyocharax pusillus LIRP 4559	1	0	1	0	0	1	2	2	2	3	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
Astyanax fasciatus LIRP 132	0	1	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Bryconamericus exodon MZUSP 90275	0	1	0	1	2	0	1	2	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
Bryconops alburnoides LIRP 5116	0	1	0	1	1	2	1	2	1	3	0	0	2	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1
Brycon pesu LIRP 5962	0	2	1	1	0	0	2	2	0	0	0	0	2	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1
Deuterodon iguape LIRP 1049	0	0	2	0	1	0	1	2	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Deuterodon langei LIRP 0505	0	0	2	0	1	0	1	2	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Deuterodon longirostris MCP 16581	0	0	2	0	1	0	1	2	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Deuterodon parahybae LBP 7706	0	1	2	1	0	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Deuterodon pedri LIRP 7540	0	1	1	1	0	1	0	2	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Deuterodon rosae MZUSP 28718	0	0	2	0	1	0	1	2	0	0	0	1	2	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Deuterodon singularis LIRP 6391	0	0	2	0	1	0	0	2	0	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Deuterodon stigmaturus LIRP 6390	0	0	2	0	1	0	1	2	0	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Deuterodon supparis MCP 16494	0	0	2	1	1	0	1	2	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Glandulocauda melanogenys LIRP 7143	0	0	0	0	3	0	2	2	0/2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0
Gnathocharax steindachnerii LIRP 5966	1	2	0	1	0	0	2	0	2	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0
Gymnocorymbus cf. ternetzi LIRP 5650	0	1	0	1	1	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Hollandichthys multifasciatus LIRP 5744	0	0		0	1	0	2	2	0	3	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1
Jupiaba poranga MZUSP 17929	1	1	0	0	1	1	2	2	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1
Moenkhausia xinguensis MZUSP 91690	1	1	0	0	4	1	2	2	0	0	0	0	2	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0
Oligosarcus pintoi LIRP 300	1	0	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	2	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Phenacogaster tegatus LIRP 5370	1	0	1	2	0	2	0	0	0	3	0	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
Probolodus heterostomus LIRP 6296	0	2		0	2	1	2	2	1	3	?	?	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
Salminus hilarii LIRP 369	0	2	1	1	0	0	1	2	0	3	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
Tetragonopterus chalceus LIRP 5944	0	1	1	0	2	0	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1

Táxon/Caráter	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170
Aphyocharax pusillus LIRP 4559	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0	2	1	1	1	3	1	1	1	1	5
Astyanax fasciatus LIRP 132	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	2	1	0	1	1	3
Bryconamericus exodon MZUSP 90275	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	2	2	1	0	2	1	1	1	1	5
Bryconops alburnoides LIRP 5116	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	5	0	1	1	1	3
Brycon pesu LIRP 5962	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	2	0	1	1	5	0	1	0	2	7
Deuterodon iguape LIRP 1049	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	2	2	0	1	1	1	0	1	0	2
Deuterodon langei LIRP 0505	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	2	1	0	1	0	2
Deuterodon longirostris MCP 16581	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	3	1	0	1	0	3
Deuterodon parahybae LBP 7706	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	2	2	1	1	2	1	0	1	0	2
Deuterodon pedri LIRP 7540	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	2	1	0	1	0	3
Deuterodon rosae MZUSP 28718	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	1	1	0	1	0	2
Deuterodon singularis LIRP 6391	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	2	1	0	1	1	2
Deuterodon stigmaturus LIRP 6390	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	2	2	1	0	2	1	0	1	0	3
Deuterodon supparis MCP 16494	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	?	?	0	?	?	?
Glandulocauda melanogenys LIRP 7143	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0	2	2	0	0	5	1	1	1	1	6
Gnathocharax steindachnerii LIRP 5966	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	3	1	1	1	1	3
Gymnocorymbus ternetzi LIRP 5650	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	?	0	0	1	0	2	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
Hollandichthys multifasciatus LIRP 5744	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	2	2	1	0	3	1	1	1	1	4
Jupiaba poranga MZUSP 17929	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	2	1	1	1	1	3
Moenkhausia xinguensis MZUSP 91690	0	1	?	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	?	1	0	0	0	1	1	2	0	1	0	1	1	0	1	1	1
Oligosarcus pintoi LIRP 300	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?	1	0	0	0	0	?	0	2	1	2	3	1	0	1	1	3
Phenacogaster tegatus LIRP 5370	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	?	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	1	1	1
Probolodus heterostomus LIRP 6296	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0/1	1	1	2
Salminus hilarii LIRP 369	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	6	0	1	0	2	7
Tetragonopterus chalceus LIRP 5944	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?	0	1	0	0	1	1	2	2	0	0	0	1	0	1	1	0

Táxon/Caráter	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190	191	192	193	194	195	196	197	198	199	200
Aphyocharax pusillus LIRP 4559	1	1	0	1	0	1	1	0	2	1	1	2	0	0	1	?	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0
Astyanax fasciatus LIRP 132	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	2	0	2	0	0	0	1	1	0	0
Bryconamericus exodon MZUSP 90275	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	3	1	0	1	?	0	1	0	0	2	0	2	0	0	1	1	1	1	0
Bryconops alburnoides LIRP 5116	2	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	0	1	1	?	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0	1	1	0
Brycon pesu LIRP 5962	2	0	0	0	1	0	1	0	2	1	1	2	0	1	1	?	0	0	0	1	2	0	2	0	1	0	1	1	1	0
Deuterodon iguape LIRP 1049	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1	0	1	1	1	0
Deuterodon langei LIRP 0505	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	2	0	1	0	1	1	0	0
Deuterodon longirostris MCP 16581	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	3	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	0	1	1	1	0
Deuterodon parahybae LBP 7706	1	0	1	1	0	1	0	0	2	0	1	2	0	1	0	1	0	1	0	1	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0
Deuterodon pedri LIRP 7540	1	0	0	0	0	1	1	1	2	0	1	3	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	2	0	1	0	1	1	1	0
Deuterodon rosae MZUSP 28718	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	2	0	1	0	0	1	1	0
Deuterodon singularis LIRP 6391	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	2	0	1	0	0	1	1	0
Deuterodon stigmaturus LIRP 6390	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	2	0	1	0	1	1	1	0
Deuterodon supparis MCP 16494	?	?	?	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	2	0	1	0	1	1	1	0
Glandulocauda melanogenys LIRP 7143	2	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	3	0	1	1	?	0	1	0	1	2	0	2	0	0	1	1	1	0	0
Gnathocharax steindachnerii LIRP 5966	1	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	4	0	0	1	?	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0
Gymnocorymbus ternetzi LIRP 5650	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	3	0	3	1	2	1	1	1	0	0
Hollandichthys multifasciatus LIRP 5744	1	0	0	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	1	1	?	0	1	0	1	2	0	2	0	0	1	1	1	1	0
Jupiaba poranga MZUSP 17929	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	2	0	1	0	0	1	1	0
Moenkhausia xinguensis MZUSP 91690	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	1	0	1	0	0	1	0	0
Oligosarcus pintoi LIRP 300	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	1	2	0	2	0	0	0	1	1	0	0
Phenacogaster tegatus LIRP 5370	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	1	1	?	1	1	0	0	3	1	2	0	0	0	0	1	0	0
Probolodus heterostomus LIRP 6296	1	0	1	0	0	1	0	0	2	1	1	2	0	1	0	0	0	1	?	0	2	0	3	0	0	0	0	1	1	0
Salminus hilarii LIRP 369	2	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	1	1	1	0
Tetragonopterus chalceus LIRP 5944	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	0	1	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0

Táxon/Caráter	201	202	203	204	205
Aphyocharax pusillus LIRP 4559	0	1	1	0	1
Astyanax fasciatus LIRP 132	1	1	1	1	0
Bryconamericus exodon MZUSP 90275	1	0	1	0	1
Bryconops alburnoides LIRP 5116	0	1	1	1	0
Brycon pesu LIRP 5962	0	1	1	1	0
Deuterodon iguape LIRP 1049	1	1	0	?	0
Deuterodon langei LIRP 0505	1	0	0	?	0
Deuterodon longirostris MCP 16581	1	1	0	?	0
Deuterodon parahybae LBP 7706	1	1	1	1	0
Deuterodon pedri LIRP 7540	1	0	0	?	0
Deuterodon rosae MZUSP 28718	1	1	0	?	0
Deuterodon singularis LIRP 6391	1	1	0	?	0
Deuterodon stigmaturus LIRP 6390	1	1	0	?	0
Deuterodon supparis MCP 16494	0	1	0	?	0
Glandulocauda melanogenys LIRP 7143	1	0	1	1	2
Gnathocharax steindachnerii LIRP 5966	0	1	0	?	2
Gymnocorymbus ternetzi LIRP 5650	0	1	0	?	0
Hollandichthys multifasciatus LIRP 5744	0	1	0	?	0
Jupiaba poranga MZUSP 17929	1	1	0	?	0
Moenkhausia xinguensis MZUSP 91690	1	1	0	?	2
Oligosarcus pintoi LIRP 300	0	1	1	0	0
Phenacogaster tegatus LIRP 5370	0	1	1	0	0
Probolodus heterostomus LIRP 6296	0	1	1	0	1
Salminus hilarii LIRP 369	0	1	1	?	0
Tetragonopterus chalceus LIRP 5944	0	1	0	?	1