



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Câmpus de São José do Rio Preto

Douglas de Castro Ribeiro

**Um novo crenuquídeo miniatura (Teleostei, Characiformes):
descrição, posicionamento filogenético e conjecturas sobre a
evolução do tamanho corporal e disparidade morfológica em
Crenuchidae.**

São José do Rio Preto
2023

Douglas de Castro Ribeiro

**Um novo crenuquídeo miniatura (Teleostei, Characiformes):
descrição, posicionamento filogenético e conjecturas sobre a
evolução do tamanho corporal e disparidade morfológica em
Crenuchidae.**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biodiversidade, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, *Campus* de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Orientador: Prof. Dr. Francisco Langeani

São José do Rio Preto
2023

R484n	Ribeiro, Douglas de Castro Um novo crenuquídeo miniatura (Teleostei, Characiformes): descrição, posicionamento filogenético e conjecturas sobre a evolução do tamanho corporal e disparidade morfológica em Crenuchidae / Douglas de Castro Ribeiro. -- São José do Rio Preto, 2024 296 p. Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto Orientador: Francisco Langeani 1. Análise Cladística. 2. Morfologia. 3. Evolução. 4. Zoologia Nomenclatura. 5. Ictiologia. I. Título.
-------	---

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Douglas de Castro Ribeiro

**Um novo crenuquídeo miniatura (Teleostei, Characiformes):
descrição, posicionamento filogenético e conjecturas sobre a
evolução do tamanho corporal e disparidade morfológica em
Crenuchidae.**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biodiversidade, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, *Campus* de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Francisco Langeani
Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas - Câmpus
de São José do Rio Preto, Ibilce, UNESP. (Orientador)

Prof. Dr. Felipe Chinaglia Montefeltro
Faculdade de Engenharia - Câmpus de Ilha Solteira FEIS,
UNESP.

Prof. Dr. George Tagliaferro Mattox
Universidade Federal de São Carlos - Câmpus Sorocaba,
UFSCar.

Prof. Dr. Gabriel de Souza Ferreira
Senckenberg Centre for Human Evolution and
Palaeoenvironment (SHEP), Alemanha.

Prof. Dr. Mário Bronzati Filho
University of Tübingen, Alemanha.

São José do Rio Preto
01 de dezembro de 2023

DEDICO

Dedico esta tese a todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para o meu desenvolvimento pessoal.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Francisco Langeani (Kiko), pelos valiosos ensinamentos e por acreditar no meu potencial em momentos difíceis.

Agradeço eternamente à minha família pelo apoio, em especial minha tia Nília (Tá), minha mãe Solange (Preta), meu pai Nilton (Banana) e meus irmãos Elisa, Cheyenne, Neto, Isabela e Mario Cesar (sim, os primos são irmãos também!).

Agradeço de coração à minha companheira de vida Jumma Chagas, que sofreu junto comigo nos momentos difíceis e estava ao meu lado quando colhemos alguns frutos bons dessa jornada.

Sou imensamente grato por algumas pessoas boas aparecerem na minha vida, Felipe Montefeltro, Cristiële Ribeiro, sem vocês meu caminho até aqui teria sido muito difícil. As minhas amigas Cris Bashiyo e as irmãs Cristiane e Simony. Ao amigo Mário, uma das pessoas que me incentivou a cursar ciências biológicas.

Às boas conversas com Pedro Godoy, Mario Bronzatti, Murilo Queiroz, Gabriel Ferreira, Nathália Cury, Melody Bomon, Wafa Alhalabi e Bianca Rangel.

Aos amigos do Ibilce Arturo, Ariele, Alaina, Ana Claudia, Breno, Mariana, Rose, Fernando, Fernanda, Wellington. Também a Paulinha, o Carlos e a Cibele Favoreto. Também às profas. Lilian Casatti e Eliana Freitas pelas valiosas considerações durante minha qualificação.

Ao Emanuel Neuhaus (gente finíssima), ao “nego véio” Luiz Tencatt e ao “cumpadi” Auro pelas boas prosas, sobre qualquer coisa, geralmente uma conversa sobre peixes ou heavy metal.

Aos colegas do Museu Nacional Paulo Buckup, Marcelo Britto, Cristiano Moreira, Cecilia Gomes, Evandro Malanski, Sergio Santos, Igor Santos e ao Victor Brito, que durante minha visita ao museu, por meio da boa convivência, fizeram com que eu esquecesse que andar pelo Rio de Janeiro é tão estressante.

Aos colegas do Museu de Zoologia da Usp, Aléssio Datovo, Osvaldo Oyakawa, Wilian Ohara, Manoela Marinho, Michel, Mario de Pinna, Naércio Menezes, Heraldo Britski, Murilo Pastana pela receptibilidade durante minha visita à coleção de peixes, com direito a um almoço de recepção.

À Cibele, a Mirian e o Renato, do IGc da Usp pela adorável (e cansativa) experiência proporcionada de coletar peixes fósseis (com a logística e o apoio do Montefeltro e do Anelli por trás).

Agradeço a Profa. Lucia Py-Daniel (INPA), Flavio Lima (Unicamp) pela gentileza em ceder o material para análise. Também agradeço ao George Mattox (UFSCar), Carla Pavanelli e Claudio Zawadzki (nupelia), Lucíola Lanes e Andreia (Feis-Unesp), Bruno Melo, Marcelo

Melo, André Netto-Ferreira juntamente a vários outros ictiólogos com quem eu tive ao menos uma breve conversa, porém com segurança contribuiu para meu crescimento intelectual.

Agradeço ao Prof. Luciano Anjos pelo uso do laboratório durante todo meu doutorado. Sou grato também ao prof. Alexandre Ninhaus com quem eu trabalhei durante o mestrado, também aos colegas que fiz durante essa pequena parte de minha vida acadêmica, Raphael Costa, Diógenes Silva, Amanda Silva, Geovanna Coelho, Fabrício Marçal, Patrícia Postingel, Laíza Silva, José Senhorini, George Yasui, Aline Zonatto. Não podendo esquecer da Meiri Nishida e do Junior Torrogrosa da secretaria do DBZ, também ao Thiago que mantém nosso ambiente de trabalho sempre limpo e a Luzinete, sem aquele café, seria difícil.

Peço desculpa se me esqueci de alguém. Porém, certamente essas pessoas que não foram citadas têm meus profundos agradecimentos.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento N° 88882.330418/2019-01.

"É junto dos bão que a gente fica mió."

Guimarães Rosa

RESUMO

Crenuchidae constitui um subgrupo bem estabelecido de Characiformes, amplamente distribuídos na região Neotropical, mas são taxonomicamente e morfológicamente mais diversos nas drenagens do norte da América do Sul. Um novo táxon morfológicamente relacionado à Crenuchidae foi recentemente coletado em um tributário do rio Grande, em Minas Gerais. Com base no novo material, um novo táxon é descrito e uma hipótese de posicionamento filogenético é fornecida. Durante a descrição do novo táxon, uma série de novas condições morfológicas foram reconhecidas. Esses novos atributos foram compilados em uma matriz de dados morfológicos com 225 caracteres, avaliados em 53 terminais, incorporando boa parte da diversidade morfológica reconhecida de Crenuchidae, além de vários táxons de grupos externos putativamente relacionados. Buscas heurísticas almejando as árvores mais parcimoniosas foram realizadas por meio do software TNT (RAS + TBR 5000 *random seed* 0, e *hold* 20). Abordagens complementares foram realizadas na quantificação da diversidade morfológica e questões associadas a miniaturização corporal para investigar a estabilidade dos clados recuperados. A análise de parcimônia recuperou quatro árvores mais parcimoniosas (1161 passos, IC= 0.21, IR= 0.57 e IH= 0.78), que foram sumarizadas em uma árvore de consenso estrito relativamente bem resolvida, apresentando somente duas politomias. Na topologia obtida, vários pontos congruentes com hipóteses anteriores foram recuperados. Entretanto, uma série de novas relações são propostas. *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. é proposto para a nova forma, sendo este recuperado como proximamente relacionado a *Characidium mirim*, por sua vez, relação fortemente sustentada como grupo irmão de *Odontocharacidium aphanes* + *Skiocharax meizon*, dentro de um grupo maior que circunscreve os gêneros *Microcharacidium*, *Elachocharax*, e nove espécies de *Characidium* com corpo mais curto e alto. A dicotomia basal de Crenuchidae sugerida previamente foi recuperada, juntamente com as duas principais linhagens conhecidas, Crenuchinae e Characidiinae. As inter-relações de Characidiinae, entretanto, são contrastantes com hipóteses anteriores, tendo recuperado pela primeira vez os gêneros *Microcharacidium*, *Elachocharax* como grupos parafiléticos, e *Characidium* polifilético. Vários pontos da topologia se mostraram instáveis após algumas análises exploratórias subsidiadas com informações com dados contínuos, que aparentemente apresentam um forte sinal filogenético na evolução do grupo. Modelos macroevolutivos foram avaliados e evidenciaram múltiplos picos evolutivos durante a evolução morfológica de Crenuchidae. Uma putativa relação entre o tamanho corporal e o formato do corpo foi analisada comparando diferentes hábitos de vida e a estrutura filogenética. As decisões nomenclaturais tomadas no trabalho são pontualmente associadas a aspectos filogenéticos da nova espécie e relações próximas. As implicações taxonômicas resultante da nova topologia são discutidas tanto sob o regimento do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica quanto na vertente mais atual da nomenclatura filogenética (*Phylocode*). Adicionalmente, alguns padrões de disparidade morfológica e aspectos da miniaturização corporal dos crenuquídeos são abordados. De forma complementar, uma definição filogenética é fornecida para a utilização dos nomes das linhagens Crenuchidae, Crenuchinae e Characidiinae.

Palavras-chave: Ostariophysi; Miniaturização; Alto rio Paraná; Disparidade morfológica e Nomenclatura filogenética

ABSTRACT

Crenuchidae is a well-established subgroup of Characiformes, with a broad distribution in the neotropical region, however the group is taxonomically and morphologically more diverse in the drainages of Northern South America. A new taxon morphologically related to Crenuchidae was recently collected in a tributary of the Rio Grande, in Minas Gerais State, Brazil. Based on this new material, a new taxon is described, and a phylogenetic hypothesis is provided. Along the description of the new taxon, several new morphological conditions were recognized. These new attributes were compiled in a morphological data matrix with 225 characters, scored for 53 terminals, encompassing much of the morphological diversity within Crenuchidae. In addition, several taxa putatively associated to the Crenuchidae were included as outgroups. Heuristic searches were performed to retrieve the most parsimonious trees (MPTs) with the TNT software (RAS + TBR 5000 random seed 0 and hold 20). Complementary approaches were employed in the quantification of morphological diversity, and issues associated with the miniaturization, to investigate the stability of the clades. The retrieved four MPTs (1161 steps, IC = 0.21, IR = 0.57 and IH = 0.78) were summarized in a strict consensus tree, which is relatively resolved, presenting only two polytomic relationships. Several points congruent with previous hypotheses were recovered in the MPTs. However, several new relationships are also proposed. *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., is proposed for the new taxon, and it is recovered as closely related to *Characidium mirim*, and both taxa are which strongly supported as a sister group of *Odontocharacidium aphanes* + *Skiotocharax meizon*, within a larger group that includes the genera *Microcharacidium*, *Elachocharax* and nine species of *Characidium* with shorter and taller bodies. The basal dichotomy of Crenuchidae previously suggested has been recovered, along with the two main known strains, Crenuchinae and Characidiinae. The interrelationships of Characidiinae, however, are contrasting with previous hypotheses, and recovered for the first time *Microcharacidium*, *Elachocharax* as paraphyletic groups, and *Characidium* polyphyletic. Several relationships in the MPTs proved to be unstable after some exploratory analysis including continuous data that apparently have strong phylogenetic signal in the evolution of the group. Macroevolutionary models were evaluated and showed multiple evolutionary peaks during the morphological evolution of Crenuchidae. A putative relationship between body size and body shape was analyzed by comparing different ecological habitats and the phylogenetic structure. The nomenclatural decisions taken in this work are majorly associated with the new species and its closer relationships. The taxonomic implications resulting from the new results are discussed both under the rules of the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN), and under the current aspects of the phylogenetic nomenclature (*Phylocode*). In addition, some patterns of morphological disparity and aspects of body miniaturization of Crenuchidae are addressed. A phylogenetic definition is provided for the use of the names of the lineages Crenuchidae, Crenuchinae and Characidiinae.

Keywords: Ostariophysi; Miniaturization; upper Paraná River; Morphological Disparity e Phylogenetic Nomenclature.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Relações filogenéticas em Crenuchidae. Hipótese de inter-relações de Characidiinae, proposta por Buckup (1993) (A), relações filogenéticas em Crenuchinae proposta por Campanário (2000) (B), e posicionamento de *Skiotocharax meizon* dentro de Characidiinae proposto por Presswel et al. (2002) (C) 31

Figura 2. Mapa de distribuição das espécies de *Tijuichthys*, na América do Sul. Sistemas do Paraná-Paraguai (rosa), Araguaia-Tocantins (azul) e Amazonas (verde). Localidade tipo de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (triângulo). Distribuição de *Tijuichthys mirim* comb. nov. (círculos), localidade tipo (vermelho) e demais registros (amarelo). 80

Figura 3. *Tijuichthys testaceus* sp. nov., holótipo, DZSJRP 15806, 21,24 mm CP, fêmea (presumidamente), cabeceira do rio Uberaba, Ponte Alta, Minas Gerais, Brasil. Barra de escala 5 mm. 81

Figura 4. *Tijuichthys testaceus* sp. nov., parátipos, recém fixados, (A) DZSJRP 21046, 21.56 mm CP, (B) DZSJRP 21046, 19.81 mm CP, (C) DZSJRP 21046, 14.84 mm CP, juvenil. Barra de escala 5 mm. 83

Figura 5. *Tijuichthys testaceus* sp. nov., parátipos, conservados em álcool, (A) DZSJRP 21046, 22.55 mm CP, (B) DZSJRP 15806, 20.87 mm CP, (C) DZSJRP 21046, 9.09 mm CP, jovem. Barra de escala 5 mm. 84

Figura 6. Morfologia das escamas da série lateromedial de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (A). Morfologia externa e campos de orientação (B), e atributos microestruturais (C, D e E). Abreviações: AC = campo anterior; Fc = focus circulus; On = ornamentos; LC = campo lateral; PC = campo posterior; Rd2 = radius secundário; Rd3 = radius terciário Escala 500 µm (A e B) e destaques microfotografias em aumento de 40x. 91

Figura 7. Canais laterosensorial cefálico de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. em vista lateral (A), dorsal (B) e ventral (C). Abreviações: ab = abertura branquial; IoSn = neuromastos superficiais infraorbitais; LCS = canal sensorial lateral (linha lateral); Max = maxilar; na =

narina anterior; NSn = neuromastos superficiais nasais; pn = narina posterior; PoC = canal sensorial preopercular; SocC = canal sensorial supraorbital. Escala 500 µm. 92

Figura 8. Variação morfológica do pseudotimpano de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. Abreviações: h1-h3 = hiatos 1-3; LaSCN = nervo do canal sensorial lateral; LsEpaM = músculo epaxial *lateralis superficialis*; OiM = músculo *obliquus inferioris*; OsM = músculo *obliquus superioris*; V5R-V6R = costela pleural da vertebra 5-6. Escala 500 µm. 92

Figura 9. Neurocrânio de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Posição relativa e morfologia geral em vista lateral (A). Vista lateral em exemplar diafanizado (B), desenho esquemático correspondente (C), foraminas laterofrontais (E) e escleróticos (E). Abreviações: Boc = basioccipital; EpB = barra epifisial; Epo = epoccipital; Epob = barra horizontal do epoccipital; Exoc = exoccipital; Fron = frontal; LagC = cápsula lagenar; LEt = etmoide lateral; Mes = mesetmoide; Osph = órbitoesfenoide; Par = parietal; Pro = proótico; Psph = paresfenoide; Pto = pterótico; Sco = supraoccipital; SocC = canal sensorial supraorbital; Sph = esfenótico; Vom = vômer. Escala 500 µm. 99

Figura 10. Neurocrânio de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Vista dorsal em exemplar diafanizado (A), desenho esquemático correspondente (B) e ossos nasais (C). Abreviações: EpiB = barra epifisial; Epo = epoccipital; Fro = frontal; LEt = etmoide lateral; Mes = mesetmoide; Na = nasal; Par = parietal; PFon = fontanela parietal (fontanela posterior); Pto = pterótico; ScO = canal sensorial supraoccipital; Soci = supraoccipital. Escala 500 µm. 100

Figura 11. Neurocrânio de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Vista ventral em exemplar diafanizado (A) e desenho esquemático correspondente (B). Abreviações: Boc = basioccipital; ExocF = forame do exoccipital; Fro = frontal; LEt = etmoide lateral; Mes = mesetmoide; Osph = órbitoesfenoide; Pro = proótico; ProAF = forame do proótico; Psph = paresfenoide; Pto = pterótico; Ptsph = pteroesfenoide; PtsphF = forame do pteroesfenoide; Scl = escleróticos; Sph = esfenótico; Vom = vômer; Escala 500 µm. 101

Figura 12. Face caudal do neurocrânio de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Exemplar diafanizado (A) e desenho esquemático correspondente (B). Abreviações: Boc = basioccipital; CSI = *cavum sinus imparis*; Epo = epoccipital; Exo = exoccipital; LaC =

capsula lagenar; LOF = forame occipital lateral; MF = forame Magnum; PtF = fossa posttemporal; Pto = pterótico; Soc = supraoccipital; SocC = crista supraoccipital. Escala 500 μm . 102

Figura 13. Região ótica de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. em vista lateral direita (A) e desenho esquemático (B). Abreviações: Epo = epoccipital; EpoB = barra horizontal do epoccipital; Par = parietal; Post = posttemporal; Pto = pterótico; Soc = supraoccipital; Suc = supracleito. Escala 500 μm . 103

Figura 14. Série orbital de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado esquerdo), DZSJRP 21046. Morfologia geral e posição relativa dos elementos da série orbital (A e B). Em destaque, elementos da série orbital em exemplar diafanizado (D) e desenho esquemático (C). Abreviações: Ant = antorbital; Io1-2 = infraorbital 1-2. Escala 500 μm . 112

Figura 15. Arco hiopalatino de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado direito), DZSJRP 21046. Morfologia geral e posição relativa dos elementos do hiopalatino (A e B), representação do hiopalatino isolado da série opercular (C). Em destaque, o ectopterigoide e dentes associados (D), quadro e simplético (E), e prémaxilar, em vista lateral e anterior (F). Abreviações: Anar = anguloarticular; Apal = autopalatino; Com = coronomeckeliano; Den = dentário; Ect = ectopterigoide; EctTh = dente do ectopterigoide; End = endopterigoide; Hyo = hiomandibular; HyoC = côndilo articular do hiomandibular; Max = maxilar; Mc = cartilagem de Meckel; Met = metapterigoide; Pre = prémaxilar; Qua = quadrado; Ret = retroarticular; Sym = simplético; Escala 500 μm (A, B, C, E e F) e 200 μm (D). 113

Figura 16. Morfologia do dentário, maxilar e inserção dos dentes de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado direito), DZSJRP 21046. Posição relativa do dentário dentre os elementos do arco hioide (A), dentário de exemplar diafanizado (C) e esquema correspondente (B), morfologia dos dentes do dentário (D), posição relativa do maxilar (E) e maxilar isolado (F). Abreviações: DEN = dentário; EC = camada enamelóide; Max = maxilar; Mc = cartilagem de Meckel; ReTH = dentes replascentes; Th = dente. Escala 500 μm (A, B e C) e 200 μm (D). 114

Figura 17. Esqueleto branquial e arco hioide de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Morfologia geral do cesto branquial (A) em vista mesial (direita) e ventral (esquerda),

urohial com destaque na bifurcação anterior (B) em vista ventral (direita) e lateral (esquerda), porção inferior do esqueleto branquial (C), arco hioide em vista dorsal (D), elementos dorsais do esqueleto branquial (E). Abreviações: AC = cópula anterior; ACh = ceratohial anterior; Bb1-3 = basibranquial 1-4; Bh = basial; BR1-3 = branquiostegais 1-3; Cb1-5 = ceratobranquial 1-5; DHh = hipial dorsal; Ep1-4 = epibranquial 1-4; Ep5C = cartilagem do epibranquial 5; “GhE” = “elemento glossial”; Hb1-4 = hipobranquial 1-4; Ih = interhial; Pb1-3 = faringobranquial 1-3; PbPc = cartilagem posterior ao faringobranquial; PC = cópula principal; PCh = ceratohial posterior; PChF = forame do ceratohial posterior; TPCb = placa dentígera do ceratobranquial 5; TPPb3 = placa dentígera do faringobranquial 3; VHh = hipial ventral; Escala 500 µm.

115

Figura 18. Série opercular de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado direito), DZSJRP 21046, desenho esquemático (A e C) e exemplar diafanizado (B). Abreviações: Iop = interopérculo; Op = opérculo; OpAf = fossa articular do opérculo; Pop = preopérculo; PoSc = canal sensorial do preopérculo; e Sop = subopérculo. Escala 500 µm.

116

Figura 19. Aparelho de Weber de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado esquerdo), de exemplar jovem (A), DZSJRP 21046, 9,57 mm CP e exemplar adulto, DZSJRP 21046, 16,00 mm CP, em vista (B) lateral, (C) ventral e (D) dorsal. Abreviações: Cl = claustrum; In = intercalarium; NA = arco neural; NSv4-5 = espinho neural da vértebra 4-5; Os = os suspensorium; PRv5 = costela pleural da vértebra 5; Sc = scaphium; Sn1-3 = supra neurais 1-3; V5-7 vértebras 5-7. Escala 500 µm.

121

Figura 20. Aparelho de Weber isolado de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado esquerdo), DZSJRP 21046, 20,94 mm CP. Abreviações: Cl = claustrum; In = intercalarium; NA4 = arco neural da vértebra 4; NP3 = processo neural da vértebra 3; OsIA = os suspensorium ramo interno; OsOA = os suspensorium ramo externo; Sc = scaphium; Sn2-4 = supra neurais 2-4; TPV2 = processo transversal da vértebra 2; Tr = tripus; VC1-4 centro vertebral 1-4; Escala 500 µm.

122

Figura 21. Desenho esquemático dos componentes vertebrais e elementos associados de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (A) vértebras de transição, (B) ossos intramusculares, (C) vértebras pré-caudais, e (D) vértebras caudais. Abreviações: HA = arco hemal; HepB = osso epipleural; HB = osso hemal; HypB = osso hipopleural; IP = processo laminar; NA = arco

neural; NS = espinho neural; PoZpH = pós-zigapófise hemal; Pp = parapófise; PR = costela pleural; PrZpN = pré-zigapófise neural; VC = centro vertebral; Escala 500 μ m. 123

Figura 22. Supraneurais em *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado esquerdo), DZSJRP 21046. Exemplar diafanizado (A e B), reconstrução 3d de um exemplar microtomografado (C). Escala 500 μ m. 124

Figura 23. Cintura peitoral de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., posição relativa e desenho esquemático em vista lateral (A e E), vista caudal (B), poscleitro 2 e 3 isolados (C), vista mesial (D), com destaque da morfologia do supracleitro em corte transversal. Abreviações: Cle = cleitro; CleLl = lamela lateral do cleitro; Cor = coracoide; Mec = mesocoracoide; Poc2-3 = poscleitro 2-3; Post = posttemporal; Ptg = pterigióforos; Radp = radiais proximais; Sca = escapular; ScaF = forame do escapular; Suc = supracleitro. Escala 500 μ m. 130

Figura 24. Nadadeira dorsal de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral esquerda), DZSJRP 21046. Vista lateral e posição relativa em exemplar diafanizado (A). Desenhos esquemáticos dos elementos da nadadeira dorsal (C) com destaque da articulação dos elementos radiais (B), morfologia do radial distal (E) e peça final (F). Abreviações: DfR = raios da nadadeira dorsal; Ep = peça final; Ptg = pterigióforos; Rd = distais radiais; RE = elementos radiais; Rm = mediais radiais; Rp = proximais radiais; SEP = elemento supranumerário. Escala 1 mm (A e C) e 500 μ m (B, D e E). 131

Figura 25. Cintura pélvica de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. DZSJRP 21046 em vista ventral (A), posição relativa da inserção da cintura pélvica em vista lateral (B), desenho esquemático em vista dorsal (C), e vista lateral (D). Abreviações: Bat = basipterigio; BatAdP = processo anterodistal do basipterigio; BatLP = processo lateral do basipterigio; BatPl = lâmina proximal do basipterigio; Esp = esquirola pélvica; Ptg = pterigióforos; Psq = processo isquiático; Seta indica a costela pleural 8 (vértebra 12). Escala 500 μ m 132

Figura 26. Nadadeira anal de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral esquerda), DZSJRP-21046. Vista lateral e posição relativa em exemplar diafanizado (A). Desenhos esquemáticos dos elementos da nadadeira anal (B) com destaque da articulação dos elementos radiais (C), morfologia do radial distal (D), e peça final (E). Abreviações: AfR = raio anterior da nadadeira anal; Ep = peça final; Ptg = pterigióforos, seta indica a vertebra 21, que

corresponde a primeira vertebra caudal; RE = elementos radiais; Rd = distais radiais; Rm = mediais radiais; Rp = proximais radiais; Escala 1 mm (A e B) e 500 μ m (C, D e E). 133

Figura 27. Esqueleto caudal e elementos associados de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. DZSJRP 28733-C, 22,22 mm CP (A) e desenho esquemático (raios caudais procorrentes e principais suprimidos) (B). Abreviações: Ep = epural; Hd = diastema hipural; HS2-3 = espinho hemal 2-3; H1-4 = hipurais 1-4; IHc1-3 = cartilagem inter-hemal 1-3; INc2 = cartilagem inter-neural; NPU1-2 = processo neural do centro ural 1-2; NSU1-2 = espinho neural 1-2; OpC = cartilagem opistural; PH = parahipural; PL = pleuróstilo; PU1-5 = centro pré-ural 1-5; U1-3 = centro ural 1-3. Escala 500 μ m. 134

Figura 28. Mudanças ontogenéticas da nadadeira peitoral e elementos associados em *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046, 9.57 mm CP (A), 6.64 mm CP (B), 10.5 mm CP (C), 10.14 mm CP (D), 10.16 mm CP (E), 10.36 mm CP (F), 12.18 mm CP (G), e 13.18 mm CP (H). Abreviações: Cle = cleitro; Cor = coracoide; Ra = radiais; Sca = escapular. Escala 500 μ m. 137

Figura 29. Mudanças ontogenéticas no esqueleto caudal e elementos associados em *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. Exemplares DZSJRP21046-18, 10,07 mm CP (A) e DZSJRP21046-19, 12,50 mm CP (B). Abreviações: Ep = epural; Hd = diastema hipural; HS2-3 = espinho hemal 2-3; H1-4 = hipurais 1-4; IHc1-3 = cartilagem inter-hemal 1-3; INc2 = cartilagem inter-neural; NPU1-2 = processo neural do centro ural 1-2; NSU1-2 = espinho neural 1-2; OpC = cartilagem opistural; PH = parahipural; PL = pleuróstilo; PU1-5 = centro preural 1-5; U1-3 = centro ural 1-3. Escala 500 μ m. 138

Figura 30. Variação cromática em vida de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., observada em aquário, cerca de 60 dias após coletados. 142

Figura 31. Mapa com a localidade tipo de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., cabeceira do rio Uberaba, drenagem do rio Grande, sistema do Alto rio Paraná, Ponte Alta, Minas Gerais, Brasil. 143

Figura 32. Localidade tipo de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., cabeceira do rio Uberaba, drenagem do rio Grande, sistema do Alto rio Paraná, Ponte Alta, MG, Brasil. Visão geral do

campo hidromórfico (A). Fitofisionomia e aspecto hídrico do ambiente durante a estação chuvosa, entre dezembro e fevereiro (B, D e F) e durante o período mais seco, entre julho e setembro (C, E e G). 144

Figura 33. Espécies sintópicas com *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. na localidade tipo, cabeceira do rio Uberaba, Ponte Alta, MG, Brasil. *Hasemanía uberaba* (A), *Hyphessobrycon uaiso* (B) e *Melanorivulus giarettai* (macho, C1 e fêmea C2). Escala 10 mm. 145

Figura 34. Distribuição vertical das espécies sintópicas (*Hasemanía uberaba*, *Hyphessobrycon uaiso* e *Melanorivulus giarettai*) associadas a *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., na localidade tipo, cabeceira do rio Uberaba, Ponte Alta, MG, Brasil. 145

Figura 35. Árvore de consenso estrito resultante da análise de parcimônia. IC= 0.21, IR= 0.56 e IH= 0.78. Os índices utilizados como suporte de clados são fornecidos no Apêndice 2. 151

Figura 36. *Tijuichthys mirim* comb. nov., MZUSP 118683, macho, 17.18 mm CP, rio da Mortes, Paranatinga, Mato Grosso, Brasil. 152

Figura 37. Mapa de distribuição de *Tijuichthys mirim* comb. nov. na América do sul, localidade tipo (vermelho) e demais registros (amarelo). 154

Figura 38. Morfoespaço e filomorfoespaço reconstruídos com os eixos mais representativos resultante da PCoA. Combinações dos eixos 1 e 2 (A e B), 1 e 3 (C e D), e eixos 2 e 3 (E e F). Os morfogrupos são representados por cores. 158

Figura 39. Morfoespaço 3d reconstruído com os eixos mais representativos resultante da PCoA. Os morfogrupos são representados por cores e o tamanho da esfera é proporcional ao tamanho corporal das espécies. 159

Figura 40. Morfoespaço e filomorfoespaço utilizando elementos craniais (A e B) e atributos do esqueleto apendicular (C e D). Os morfogrupos são representados por cores. 160

Figura 41. Morfoespaço e filomorfoespaço utilizando atributos do esqueleto axial (A e B) e atributos morfológicos das escamas (C e D). Os morfogrupos são representados por cores.

161

Figura 42. Reconstrução do estado ancestral do tamanho corporal (logaritmizado) em Crenuchidae. Reconstrução baseada na topologia de consenso estrito e máxima verossimilhança, por meio da função *fastAnc* do pacote *phytools*, (Revell, 2012). Correlação entre valores simulados vs. observados gerados por simulação sob regime de movimento browniano (Revell, 2012).

162

Figura 43. Otimização do comprimento padrão sobre a topologia de consenso estrito (grupos externos suprimidos), utilizando otimização de parcimônia não ponderada. Acompanhe texto para mais detalhes.

163

Figura 44. Reconstrução dos eventos de miniaturização em Crenuchidae com base na árvore de consenso estrito (grupos externos suprimidos). As espécies miniaturas (*sensu* Weitzman e Vari, 1988) são representadas em preto, não miniaturizadas em vermelho.

164

Figura 45. Relação entre o número de perdas ósseas e tamanho corporal em Crenuchidae, com porcentagem de acumulação por compartimento. Abreviações: (1) *Mi. weitzmani*, (2) *E. mitopterus*, (3) *O. aphanes*, (4) *A. minutus*, (5) *T. mirim*, (6) *Mi. eleotrioides*, (7) *T. testaceus*, (8) *Ch. nana*, (9) *Microcharacidium* sp. nov.2, (10) *E. pulcher*, (11) *Microcharacidium* sp. nov. 1, (12) *Ch. laterale*, (13) *Ch. bahiense*, (14) *E. junki*, (15) *G. sterbai*, (16) *Ch. bimaculatum*, (17) *S. meizon*, (18) *P. weitzmani*, (19) *Ch. lagosantense*, (20) *Ch. lanei*, (21) *Ch. stigmosum*, (22) *Me. auroradiatum*, (23) *Ch. rachovii*, (24) *Me. pectorale*, (25) *P. bovalliorum*, (26) *Ch. xanthopterus*, (27) *Ch. zebra*, (28) *Me. dispilomma*, (29) *Ch. schubarti*, (30) *A. elegans*, (31) *Cr. spilurus*, (32) *Me. nigrum*, (33) *Ch. crandellii*, (34) *Ch. gomesi*, (35) *Ch. fasciatum*, (36) *Ch. oiticicai*, (37) *L. omospilus*, (38) *Ch. pterostictum*, (39) *Ch. declivirostre*. Estados de caráter correspondentes no Apêndice 3. Acompanhe texto para mais detalhes.

165

Figura 46. Relação entre o número de simplificações estruturais e tamanho corporal em Crenuchidae, com porcentagem de acumulação por compartimento. Abreviações: (1) *Mi. weitzmani*, (2) *E. mitopterus*, (3) *O. aphanes*, (4) *A. minutus*, (5) *T. mirim*, (6) *Mi. eleotrioides*, (7) *T. testaceus*, (8) *Ch. nana*, (9) *Microcharacidium* sp. nov.2, (10) *E. pulcher*, (11)

Microcharacidium sp. nov. 1, (12) *Ch. laterale*, (13) *Ch. bahiense*, (14) *E. junki*, (15) *G. sterbai*, (16) *Ch. bimaculatum*, (17) *S. meizon*, (18) *P. weitzmani*, (19) *Ch. lagosantense*, (20) *Ch. lanei*, (21) *Ch. stigmosum*, (22) *Me. auroradiatum*, (23) *Ch. rachovii*, (24) *Me. pectorale*, (25) *P. bovalliorum*, (26) *Ch. xanthopterum*, (27) *Ch. zebra*, (28) *Me. dispilomma*, (29) *Ch. schubarti*, (30) *A. elegans*, (31) *Cr. spilurus*, (32) *Me. nigrum*, (33) *Ch. crandellii*, (34) *Ch. gomesi*, (35) *Ch. fasciatum*, (36) *Ch. oiticicai*, (37) *L. omospilus*, (38) *Ch. pterostictum*, (39) *Ch. declivirostre*. Estados de caráter correspondentes no Apêndice 3. Acompanhe texto para mais detalhes.

166

Figura 47. Acumulação quantitativa do número de simplificações estruturais e perdas ósseas disponíveis nas Figuras 45 e 46. Diâmetro do círculo corresponde proporcionalmente ao tamanho corporal das espécies analisadas.

167

Figura 48. Otimização do hábito de vida (pelágico e bentopelágico) sobre a topologia de consenso estrito (grupos externos suprimidos) em Crenuchidae. Reconstrução dos filomorfoespaços utilizando os dados empíricos do fenótipo, compostos pelos três primeiros eixos da PcoA. Clados mais relevantes são enumerados.

170

Figura 49. *Boxplots* com os valores simulados e ajustados de AICc à filogenia (utilizando 13 árvores subótimas) de Crenuchidae e os dados de tamanho corporal e fenótipo. Os resultados mostram a comparação entre os valores simulados e ajustados (White Noise – WN) e dados empíricos (EP) em diferentes clados, sendo: tamanho corporal (A-C) em Crenuchidae (clado 55) (A), espécies bentopelágicas (clado 71) (B), espécies bentônicas (clado 77) (C); e fenótipo (D-F) em Crenuchidae (clado 55) (D), espécies bentopelágicas (clado 71) (E), e espécies bentônicas (clado 77) (F).

171

Figura 50. *Boxplots* com os valores simulados e ajustados de AICc à filogenia (utilizando 13 árvores subótimas) de Crenuchidae e os dados de tamanho corporal e fenótipo. Os resultados mostram a comparação entre os valores dos atributos simulados sob o regime de Movimento Browniano (*Simulated*), simulados com valores restritos observados sob o regime de Movimento Browniano (*Constraint*) e dados empíricos (EP) em diferentes clados, sendo: tamanho corporal (A-C) em Crenuchidae (clado 55) (A), espécies bentopelágicas (clado 71) (B), espécies bentônicas (clado 77) (C); e fenótipo (D-F) em Crenuchidae (clado 55) (D), espécies bentopelágicas (clado 71) (E), e espécies bentônicas (clado 77) (F).

172

Figura 51. *Boxplots* com os valores simulados e ajustados de AICc à filogenia (utilizando 13 árvores subótimas) de Crenuchidae e os dados de tamanho corporal e fenótipo. Os resultados mostram a comparação entre diferentes modelos macroevolutivos em diferentes clados, sendo: tamanho corporal (A-B) em Crenuchidae (clado 55) (A) e espécies bentônicas (clado 77) (B); e fenótipo (C-E) em Crenuchidae (clado 55) (C), espécies bentopelágicas (clado 71) (D), e espécies bentônicas (clado 77) (E). Abreviações: BM = Movimento Browniano, OU = Ornstein-Uhlenbeck, EB = “early burst” e DF = Drift.

173

Figura 52. Reconstrução das taxas de disparidade morfológica (PcoA) ao longo do tempo relativo em Crenuchidae. Reconstrução baseada na topologia de consenso estrito e máxima verossimilhança, por meio da função *fastAnc* do pacote *phytools*, (Revell, 2012). Disparidade ao longo do tempo relativo (i. e. da raiz aos terminais) foi realizada com a função *dtl* do pacote *geiger* (Harmon et al., 2008).

174

Figura 53. Árvore de consenso estrito obtida conjuntamente entre dados discretos e contínuos. As linhagens recuperadas e congruentes com a topologia principal são destacadas em vermelho, grupos externos suprimidos. Parâmetros utilizados e lista de caracteres utilizados disponíveis na secção “Metodologia” e Apêndice 6 respectivamente.

199

Figura 54. Morfoespaço com os presumidos morfogrupos do gênero “*Characidium*”. A deflexão evidenciada pelos eixos 1 e 2 (A) e 1, 2 e 3 (B) da PCoA, juntamente com a variação entre grupos da ANOSIN (C). Morfogrupos representados por cores. Tamanho da esfera é proporcional ao tamanho da espécie. Valores do ANOSIM e *scores* estão nos Apêndice 5.

200

Figura 55. Esquemas de classificação de Crenuchidae baseado na topologia da Figura 35. À esquerda, classificação dispondo de categorias taxonômicas contidas no ICZN. À direita, modelo de classificação livre de *ranks* taxonômicos baseado no *Phylocode*, com a designação de clados hipotéticos para melhor contextualização. Acompanhe o texto para mais detalhes.

216

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	21
1.1 HISTÓRICO TAXONÔMICO E SISTEMÁTICA DE CRENUCHIDAE	24
1.2 INTER-RELAÇÕES DE CRENUCHINAE	26
1.3 INTER-RELAÇÕES DE CHARACIDIINAE.....	27
1.4 MINIATURIZAÇÃO EM CRENUCHIDAE	29
2 OBJETIVO	32
3 METODOLOGIA.....	33
3.1 AQUISIÇÃO E PREPARAÇÃO DO MATERIAL COMPARATIVO	33
3.2 CARACTERES MORFOMÉTRICOS E MERÍSTICOS	36
3.3 NOMENCLATURA TAXONÔMICA.....	37
3.4 TERMINOLOGIA ANATÔMICA	38
3.5 ESCOLHA DAS UNIDADES TAXONÔMICAS OPERACIONAIS	39
3.6 LEVANTAMENTO DOS CARACTERES E CONSTRUÇÃO DA MATRIZ DE DADOS MORFOLÓGICOS	46
3.7 LISTA DE CARACTERES ANALISADOS	47
3.8 ANÁLISE CLADÍSTICA.....	70
3.9 DISPARIDADE MORFOLÓGICA E RECONSTRUÇÃO DO MORFOESPAÇO	71
3.10 EVOLUÇÃO DO TAMANHO CORPORAL	72
3.11 CORRELAÇÃO ENTRE HABITAT ECOLÓGICO E EVOLUÇÃO FENOTÍPICA	73
3.12 MODELOS MACROEVOLUTIVOS	74
4 RESULTADOS	77
4.1 <i>TIJUICHTHYS</i> , NOVO GÊNERO	77
4.2 <i>TIJUICHTHYS TESTACEUS</i> SP. NOV.	81
4.3 DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA.....	86
4.3.1 <i>Generalidades morfológicas</i>	86
4.3.2 <i>Elementos craniais</i>	93
4.3.3 <i>Pós-crânio</i>	117
4.4 PADRÕES DE COLORAÇÃO	139
4.5 BIOLOGIA E ECOLOGIA	140
4.6 ANÁLISE CLADÍSTICA.....	145
4.6.1 <i>Monofiletismo de Crenuchidae e topologia dos grupos externos</i>	146
4.6.2 <i>Monofiletismo de Crenuchinae e Characidiinae</i>	146
4.6.3 <i>Inter-relações de Characidiinae</i>	147

4.6.4 Relações filogenéticas de <i>Tijuichthys testaceus</i>	149
4.7 <i>TIJUICHTHYS MIRIM</i> , NOVA COMBINAÇÃO PARA “ <i>CHARACIDIUM</i> ” <i>MIRIM</i>	152
4.8 DISPARIDADE MORFOLÓGICA EM CRENUCHIDAE	154
4.9 EVOLUÇÃO DO TAMANHO CORPORAL E MINIATURIZAÇÃO	155
4.10 RELAÇÃO ENTRE HABITAT ECOLÓGICO E EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA	168
4.11 MODELOS MACROEVOLUTIVOS	168
5 DISCUSSÃO	175
5.1 MONOFLETISMO DE CRENUCHIDAE	175
5.2 MONOFLETISMO DE CRENUCHINAE E CHARACIDIINAE	178
5.3 MONOFLETISMO DE <i>TIJUICHTHYS</i>	183
5.4 RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE <i>TIJUICHTHYS</i> E DEMAIS CHARACIDIINAE	189
5.5 DISPARIDADE MORFOLÓGICA EM <i>TIJUICHTHYS</i> E OUTROS PADRÕES EM CRENUCHIDAE..	195
5.6 MINIATURIZAÇÃO EM CRENUCHIDAE	201
5.7 CENÁRIOS MACROEVOLUTIVOS E A RELAÇÃO ENTRE TAMANHO, HABITAT ECOLÓGICO E EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA.....	206
5.8 TOPOLOGIA DE CRENUCHIDAE, CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS E A UTILIZAÇÃO DE NOMES NO CONTEXTO FILOGENÉTICO	207
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	217
REFERÊNCIAS	219
ANEXO I.....	237
ANEXO II	244
ANEXO III	259
ANEXO IV	262
ANEXO V	271
ANEXO VI.....	288
ANEXO VII.....	290

1 INTRODUÇÃO

Characiformes é um dos mais diversos grupos de peixes de água doce do mundo. Membros viventes desse grupo são registrados na América do Norte, América Central, América do Sul e África subsaariana (NELSON, 2006). Sua maior diversidade está alocada na região Neotropical, sendo estimada em mais de 2.200 espécies (FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2023). Alguns fósseis encontrados no Oriente médio e Europa são atribuídos ao grupo, entretanto a inclusão desses táxons em Characiformes é contestada por alguns autores (e.g. FINK; GREENWOOD; FINK, 1984). Adicionalmente, as relações filogenéticas dentro de Characiformes são instáveis, principalmente quanto ao número de famílias elegidas, bem como a delimitação desses grupos taxonômicos. Como exemplo disso, 14 famílias são propostas em Gèry (1977), 16 em Greenwood et al. (1966), 18 em Buckup (1998) e 24 são reconhecidas em Eschmeyer (2018). Isso se deve, em primeira instância, aos vários trabalhos realizados nos últimos anos, alterando a posição filogenética de alguns grupos consensuais (i. e., unidades monofiléticas *sensu* Hennig, 1966), principalmente da família Characidae, para famílias a parte, por exemplo Alestidae (ZANATA; VARI, 2005), Cynodontidae (LUCENA; MENEZES, 1998) e Crenuchidae (GÉRY, 1963), que compreende o grupo alvo da presente tese.

A família Crenuchidae como a conhecemos hoje, foi estabelecida em uma série de trabalhos (GÉRY, 1963; BUCKUP, 1993a, 1993b, 1998, ZARSKE, 1997). Dentro de Crenuchidae, dois clados (subfamílias) são propostos, são eles: Crenuchinae e Characidiinae. As mais significativas proposições filogenéticas de Crenuchinae foram abordadas em tempos pré-cladísticos por Géry (1977), Weitzman & Géry (1980), dentre outros autores. Após o desenvolvimento da sistemática filogenética (HENNIG, 1966) que culminou na concepção atual de reconhecimento de agrupamentos monofiléticos como base na delimitação de grupos válidos e a redução de critérios tipológicos utilizados na taxonomia, eis que começam a surgir os primeiros trabalhos que contemplam as grandes relações de Characiformes, e os primeiros acerca das inter-relações de crenuquídeos. Buckup (1998) discorre sobre as relações evolutivas dos Crenuchidae juntamente com algumas características morfológicas que sustentam seu monofiletismo. Mais recentemente, Campanário (2002) em sua dissertação não publicada e Ohara, Pastana e Camelier (2022) fornecem uma posição filogenética para as cinco únicas espécies do grupo (i. e., *Crenuchus spilurus* Günther 1863, *Poecilocharax bovaliorum* Eigenmann,

1909, *Poecilocharax weitzmani* Géry, 1965, *Poecilocharax rhizophilus* Ohara, Pastana e Camelier, 2022 e *Poecilocharax callipterus* Ohara, Pastana e Camelier, 2022) e corroboram a hipótese pré-estabelecida de Crenuchinae como grupo monofilético. O monofiletismo dos Characidiinae e suas inter-relações foi proposta e discutida por Paulo Buckup em uma série de trabalhos (BUCKUP, 1993a, 1993b; BUCKUP, 1998). Até o recente trabalho de Ohara; Pastana; Camelier (2022) mais de cinco décadas se passaram e nenhuma espécie de Crenuchinae havia sido descrita. Em contraste, a diversidade dentro do grupo Characidiinae ainda é pouco conhecida, com diversas espécies apresentando um *status* taxonômico incerto, principalmente em espécies alocadas no gênero *Characidium* Reinhardt 1867 (BUCKUP, 2003, 2018; BUCKUP; HAHN, 2000; GRAÇA; PAVANELLI, 2008; MELO; BUCKUP, 2002; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013b).

Crenuchidae engloba peixes relativamente pequenos, a maioria não ultrapassando 10 cm de comprimento total (BUCKUP, 2003, 2018), com uma parcela significativa de espécies miniaturizadas (BUCKUP, 2003, 1993c, 2018; TOLEDO-PIZA; MATTOX; BRITZ, 2014; WEITZMAN; VARI, 1988), que não ultrapassam os 26 mm de comprimento padrão quando adultos (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988). Morfologicamente, a maioria das espécies possuem corpo alongado quase cilíndrico, ligeiramente comprimido lateralmente, boca pequena subterminal (ou mais raramente terminal), com dentes cônicos ou tricúspides, presença de dentes no ectopterigoide (ausentes em alguns táxons) e a presença de forames emparelhados nos ossos frontais, localizados posterodorsalmente às órbitas (BUCKUP, 1993a, 1993c, 2018; GÉRY, 1963). Adicionalmente, os membros de Crenuchidae podem ser diferenciados dos demais Characiformes por apresentarem um conjunto de características não exclusivas, como: menos de 14 raios da nadadeira anal (caráter considerado primitivo dentro de Characidae), uma única fileira de dentes na região lateral da maxila superior e geralmente duas fileiras no dentário, podendo estar ausentes em algumas espécies (BUCKUP, 1998).

A distribuição da família é ampla dentro da região Neotropical, podendo ser encontrados desde o leste do Panamá até o sul da Argentina. A maior diversidade está nas drenagens do norte da América do Sul, principalmente nas cabeceiras andinas que drenam para os rios Amazonas e Orinoco (BUCKUP, 2003, 2018; GRAÇA; PAVANELLI, 2008). Em geral, os crenuquídeos possuem uma distribuição cisandina, com exceção de algumas espécies do gênero *Characidium*, que habitam cursos d'água que drenam para o Pacífico, na Colômbia e Panamá (BUCKUP, 2003, 2018). De um modo geral, os

crenuquídeos são animais onívoros, com tendência a insetivoria (BUCKUP, 2003, 2018; ZUANON; CARVALHO; SAZIMA, 2006), que habitam, em sua maioria, ambientes com ligeira correnteza em pequenos corpos d'água, geralmente associados ao fundo, entre as rochas, sedimento, troncos e plantas aquáticas (BUCKUP, 2018; ZUANON; CARVALHO; SAZIMA, 2006). Adicionalmente, algumas espécies apresentam adaptações morfológicas para a vida em ambientes com correnteza mais acentuada, geralmente ambientes torrenciais (BUCKUP, 1993c, 2018; LUJAN et al., 2013), sendo capazes de até mesmo realizar subidas verticais de rochas em pequenas quedas d'água (BUCKUP et al., 2000).

Coletas recentes (2006 e 2011) realizadas em cabeceiras de rios da drenagem do rio Grande, revelaram um novo táxon morfológicamente relacionado com Crenuchidae, devido a sua morfologia geral, ao número reduzido de raios na nadadeira dorsal (i. e., menos 14 raios) e a presença de um *cluster* de foraminas posterolaterais nos ossos frontais, características tipicamente encontradas neste grupo. Contudo, apesar de claramente representar uma nova espécie, não pode ser alocado satisfatoriamente em nenhum grupo previamente descrito dentro de Crenuchidae. Adicionalmente, a nova espécie apresenta uma série de atributos morfológicos que são observados em espécies de crenuquídeos não diretamente relacionadas. A primeiro momento, essas condições morfológicas foram hipotetizadas como uma mescla de condições plesiomórficas e apomórficas que sugerem uma possível evolução morfológica em mosaico (BRONZATI, 2015; FELICE; GOSWAMI, 2018). O novo táxon também apresenta algumas características redutivas, geralmente associadas ao processo de miniaturização (MYERS, 1958; WEITZMAN; VARI, 1988), como a redução dos canais sensoriais cefálico e lateral e a totalidade de raios indivisos na nadadeira peitoral, além de algumas perdas de elementos ósseos. Tais características associadas ao tamanho corporal reduzido do novo táxon, sugerem que tais modificações possam ser de origem pedomórfica. Com base na descoberta dessa nova espécie e de uma profunda revisão da literatura disponível para Characiformes, principalmente sobre os trabalhos que tange a família Crenuchidae, algumas questões foram levantadas: (1) qual seria a afinidade taxonômica do novo táxon? (2) As particularidades morfológicas observadas no novo táxon correspondem a uma morfologia mais conservada ou representam estados morfológicos mais modificados dentre os crenuquídeos? (3) Qual o impacto da injeção das novas condições que são observadas no novo táxon sobre as relações filogenéticas de Crenuchidae? Diante disso, este trabalho consiste em uma análise cladística de cunho morfológico, que por meio da

descrição do novo morfótipo e levantamento de novos atributos morfológicos, juntamente com outros caracteres previamente descritos na literatura, foram contextualizados e discutidos à luz dos preceitos da sistemática filogenética. Como coproduto das análises, foi testado a hipótese inicial do monofiletismo da família Crenuchidae e seus clados internos, visando contribuir para o avanço dos estudos sobre a sistemática de Characiformes Neotropicais em especial para os Crenuchidae e na compreensão da evolução de atributos morfológicos e tamanho corporal do grupo.

1.1 Histórico taxonômico e sistemática de Crenuchidae

A família Crenuchidae foi criada por Géry (1963) para acomodar *Crenuchus spilurus* descrito por Günther em dois trabalhos subsequentes (GÜNTHER, 1863, 1864). O nome do grupo foi baseado em *Cr. spilurus* Günther 1863, primeira espécie descrita do clado, que foi previamente inserida no grupo Crenuchina, dentro da família Characinidae, atualmente ordem Characiformes. Posteriormente à descrição de *Cr. spilurus*, Eigenmann descreve *Poecilocharax bovalii* (atualmente *Poecilocharax bovaliorum* Eigenmann 1909) (EIGENMANN, 1909) e propõe a inclusão dos Crenuchinae em Characidae, baseado em similaridades superficiais e abstratas com alguns Aphyocharacinae. Mais tarde, junto com a descrição de *Elachocharax pulcher* Myers 1927, Myers sugere que, apesar da inclusão do gênero *Elachocharax* em Crenuchinae, este gênero provavelmente estaria mais relacionado a algumas espécies de *Characidium* do que com os demais Crenuchinae (MYERS, 1927). A primeira tentativa de circunscrição formal de um grupo de crenuquídeo foi feita por Géry em 1963. Apesar dos critérios de circunscrição de grupos corresponderem à realidade ortodoxa da época, ainda durante os primórdios da sistemática filogenética, Géry (1963) sugere a retirada de *Elachocharax* de Crenuchidae e propõe que os gêneros *Crenuchus* e *Poecilocharax* formariam um grupo distinto, sustentado pela presença do peculiar e exclusivo órgão sensorial frontal, posteriormente descrito em detalhes por Bossy et al. (1965), elevando, naquele momento, Crenuchinae ao *status* de família.

Subsequentemente, *Poecilocharax weitzmani* Géry 1965 é descrito e corresponde a uma das últimas espécies de crenuquídeo a ser descrita. Mais recentemente, Ohara; Pastana; Camelier (2022) descrevem mais duas espécies de crenuquídeos para a drenagem amazônica, *Poecilocharax callipterus* e *Poecilocharax rhizophilus*. Estas espécies são aparentemente endêmicas do rio Juma, drenagem do rio Madeira no estado do Amazonas.

Characidiinae Fowler 1932 foi tradicionalmente utilizado para abrigar algumas espécies nominais do gênero *Characidium*, incluindo espécies dos gêneros *Chorimycterus* Cope 1909, *Nanognathus* Boulenger 1895 e *Poecilosomatops* Fowler 1906, atualmente sinônimos de *Characidium* Reinhardt 1867. Entretanto, até o começo da década de 1990, nenhum tipo de delimitação do grupo tinha sido apresentado além de algumas poucas características morfológicas acrescidas de decisões arbitrárias que geraram uma série de sinonímias e mudanças nomenclaturais (BUCKUP, 1993b). Buckup (1993a) apresenta o primeiro trabalho utilizando explicitamente preceitos cladísticos na delimitação de uma série de grupos nominais de Characidiinae, concomitantemente fornecendo a primeira hipótese de relações filogenéticas internas de Crenuchidae (Figura 1-A). O clado Characidiinae, como já mencionado anteriormente, teve sua consolidação em uma série de trabalhos que resultaram no arranjo evolutivo e taxonômico visto atualmente (BUCKUP, 1993a, 1993b, 1993c). Characidiinae engloba os gêneros *Ammocryptocharax* Weitzman & Kanazawa 1976, *Characidium* Reinhardt 1867, *Elachocharax* Myers 1927: *Geryichthys* Zarske 1997 (sugerido como sinônimo de *Characidium* Reinhardt 1867, por FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2023), *Klausewitzia* Géry 1965, *Leptocharacidium* Buckup 1993, *Melanocharacidium* Buckup 1993, *Microcharacidium* Buckup 1993, *Odontocharacidium* Buckup 1993 e *Skiocharax* Presswell, Weitzman & Bergquist 2000. Em Characidiinae são registradas cerca de 116 espécies válidas, sendo 31 descritas nos últimos 10 anos (FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2023). Curiosamente, com exceção de *Melanocharacidium auroradiatum* Costa & Vicente 1994 e *Microcharacidium bombioides* Vieira & Netto-Ferreira 2021, todas alocadas no gênero *Characidium*.

A posição relativa de Crenuchidae dentro de Characiformes foi bastante discutida ao longo dos anos. Topologias morfológicas e moleculares foram realizadas para investigar a posição filogenética da família Crenuchidae. Contudo, várias incongruências foram observadas. Géry (1963) discursa sobre a posição incerta de Crenuchidae dentro de Characiformes, e baseado na semelhança de algumas estruturas, (e.g. forma do *tripus*) sugere uma proximidade entre Crenuchidae e Erythrinidae. Ortí e Meyer (1997) recuperam Crenuchidae como clado mais relacionado aos Chilodontidae como produto de uma topologia proposta com genes mitocondriais. Buckup (1998) apresenta uma hipótese filogenética que abrange as principais linhagens de Characiformes Neotropicais e alguns grupos africanos. Neste trabalho, o autor rejeita as hipóteses anteriores e propõe Crenuchidae como grupo irmão dos demais Characiformes, com exceção de

Parodontidae, Anostomoidea (*sensu* BUCKUP, 1998) e clados africanos. A relação próxima entre Characidiinae e Crenuchinae também é recuperada no trabalho de Buckup (1998). Algum tempo depois, outra topologia molecular foi apresentada por Calcagnotto et al. (2005) baseada desta vez em genes nucleares e mitocondriais. A topologia de Calcagnotto et al. (2005) recupera Crenuchidae como grupo irmão de Erythrinidae, ambos relacionados com um grupo formado por (Ctenolucidae + Lebiasinidae), juntamente com as famílias africanas Alestidae e Hepsetidae.

Moreira (2007) em sua tese não publicada, recupera Crenuchidae como grupo irmão de um clado composto por (“Distichodontidae” (Citharinidae (Parodontidae (Hemiodontidae (Prochilodontidae Curimatidae (Anostomidae + Chilodontidae)))))). O grupo descrito acima foi chamado temporariamente de clado A e é sustentado por nove sinapomorfias não ambíguas. A topologia de Moreira (2007) apresenta certa similaridade com a proposta de Buckup (1998), recuperando a proximidade entre Crenuchidae, Parodontidae e Anostomoidea (*sensu* BUCKUP, 1998). Arcila et al. (2017) e Betancur et al. (2019) também recuperam Crenuchidae como grupo irmão dos demais Characiformes com exceção de Citharinoidei. Melo et al., 2021 também recupera Crenuchidae como clado irmão dos demais Characiformes, com exceção de Distichodontidae. Em suma, apesar das diferentes perspectivas, a recorrente posição de Crenuchidae como grupo irmão dos demais Characiformes neotropicais em diferentes topologias, pode indicar que o clado representa de fato uma linhagem que surgiu no começo da irradiação de Characiformes neotropicais.

1.2 Inter-relações de Crenuchinae

Crenuchinae é a menos diversa linhagem de Crenuchidae, possuindo somente dois gêneros e cinco espécies. O gênero *Crenuchus* Günther 1863, possui apenas a espécie tipo *Cr. spilurus*, descrito para o rio Essequibo na Guiana. O segundo gênero, *Poecilocharax* Eigenmann 1909, possui quatro espécies válidas, *Poecilocharax weitzmani* Géry 1965, amplamente distribuída no alto rio Amazonas, principalmente nos rios Solimões, Negro e porção alta do rio Orinoco e *Poecilocharax bovaliorum* Eigenmann 1909, descrita para as quedas Kaieteur no rio Potaro na Guiana, *Poecilocharax callipterus* Ohara, Pastana & Camelier, 2022 e *Poecilocharax rhizophilus* Ohara, Pastana & Camelier, 2022, ambas da porção alta do rio Madeira.

As relações de parentesco dentro de Crenuchinae foram abordadas primeiramente por Campanário (2002) juntamente com uma descrição detalhada da osteologia de *Cr. spilurus* (dados não publicados). A autora corrobora o monofiletismo do clado (Figura 1-B), sustentado por 14 sinapomorfias, além de propor seis sinapomorfias para *Poecilocharax*. Mais recentemente, Ohara; Pastana; Camelier (2022) corroboram a hipótese do monofiletismo de Crenuchinae com evidências moleculares e sugerindo alguns dados morfológicos que também podem corroborar o monofiletismo do grupo. Atualmente existe um consenso sobre a posição filogenética de Crenuchinae ser grupo irmão de todas as demais espécies de crenuquídeos (ARCILA et al., 2017; BETANCUR et al., 2019; BUCKUP, 1998, 1993c; CAMPANÁRIO, 2002).

1.3 Inter-relações de Characidiinae

Hoedeman (1974) foi o primeiro a sugerir uma proximidade filogenética entre Characidiinae e Crenuchinae. As relações filogenéticas e algumas questões taxonômicas de Characidiinae foram abordadas de forma mais ampla por Buckup (1993a, 1993b, 1993c, 1998) e com interesses mais pontuais por outros autores (e.g. (MENDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013b; PRESSWELL; WEITZMAN; BERGQUIST, 2000). O monofiletismo do grupo nunca foi contestado sendo relativamente bem suportado por pelo menos 13 sinapomorfias morfológicas propostas por Buckup (1993a, 1993b, 1993c). De acordo com Buckup (1993b, 1993c), as características que suportam o monofiletismo de Characidiinae são: lâmina dorsal do mesetmoide muito fina; mesetmoide separado do vômer por uma grande cartilagem; aberturas nasais (anterior e posterior) bem separadas entre si; porção dorsal do infraorbital 1 verticalmente expandida; espaço entre o ângulo-articular e o dentário; porção lamelar dos infraorbitais 3-6 reduzida ou ausente; conexão entre o paresfenoide e o pteroesfenoide; canal látero-sensorial adentrando o esfenoide; forame auditivo do proótico reduzido; processo medial do pós-temporal ausente; três ou mais raios indivisos na nadadeira peitoral; processo medial presente na quinta vértebra e; *circuli* na região apical das escamas ausente (mais detalhes ver BUCKUP, 1993b, 1993c).

As inter-relações em Characidiinae foram apresentadas formalmente pela primeira vez por Buckup (1993c) após o advento da sistemática filogenética de Hennig. Buckup (1993c) apresenta uma hipótese filogenética que incluía todos os gêneros descritos até aquele momento (Figura 1-A). Neste mesmo trabalho, concomitantemente à

proposta das relações filogenéticas, quatro novos gêneros são propostos: *Melanocharacidium*, *Leptocharacidium*, *Odontocharacidium* e *Microcharacidium*, descritos com mais detalhes em Buckup (1993a). *Melanocharacidium* é recuperado como grupo irmão de um clado formado por (*Leptocharacidium* + *Ammocryptocharax*) dentro do clado 3 daquele autor. *Klausewitzia*, *Odontocharacidium*, *Microcharacidium* e *Elachocharax* são aninhados em um grupo chamado de clado 5, tendo *Klausewitzia ritae* como táxon irmão dos demais membros do clado. As relações entre os gêneros *Odontocharacidium*, *Microcharacidium* e *Elachocharax* se mostraram mal resolvidas. O gênero *Characidium* foi recuperado como grupo irmão dos demais caracidiíneos. Internamente, três clados principais foram reconhecidos para *Characidium*. O primeiro, chamado C1, engloba a espécie tipo do gênero, *Characidium fasciatum* Reinhardt 1867, juntamente com outras espécies morfologicamente similares. Esse clado (i. e., clado C1) é sustentado pela perda das escamas na região do istmo e pela redução ou ausência do pós-cleito 1. O segundo clado, chamado de C4, é o mais icônico dentre os demais grupos, abrangendo somente espécies miniaturas em senso estrito (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988). O clado C4 é sustentado pela ausência do ramo parietal do canal sensorial supraorbital. Por fim, o clado C5 engloba algumas espécies exclusivas de drenagens amazônicas, incluindo *Characidium pteroides* Eigenmann 1909, a única espécie miniatura do gênero *Characidium* fora do clado C4. *Characidium hasemani* Steindachner 1915 e *Characidium zebra* Eigenmann 1909 foram recobrados em posição incerta.

Posteriormente ao trabalho de Buckup (1993c), Zarske (1997) descreve duas novas espécies de caracidiíneos para drenagens peruanas, *Microcharacidium geryi* Zarske 1997 e *Geryichthys sterbai* Zarske 1997, sendo este o último descrito em um novo gênero. Zarske (1997) sugere *G. sterbai* proximalmente relacionado ao gênero *Microcharacidium*, porém o autor não deixa claro se sua hipótese é justificada por uma análise cladística ou simplesmente especulativa. Presswell e colaboradores (2000) descrevem *Skiocharax meizon* Presswell, Weitzman & Bergquist 2000, coletado em quatro localidades diferentes em drenagens da Guiana. O novo táxon foi examinado e sua posição filogenética foi apresentada utilizando como base a matriz morfológica proposta por Buckup (1993c), reavaliada e com adição de quatro novos caracteres, naquela ocasião tidos como apomórficos e compartilhados pelos gêneros *Skiocharax* e *Odontocharacidium*. Os autores sugerem *S. meizon* como táxon irmão de *Odontocharacidium* (Figura 1-C), contudo os autores não comentam sobre a tricotomia recuperada no clado 5 de Buckup (1993c) entre *Odontocharacidium*, *Microcharacidium* e *Elachocharax*, ou qualquer outra

implicação resultante da inclusão do novo táxon nas relações filogenéticas de Characidiinae.

1.4 Miniaturização em Crenuchidae

Ao longo dos mais de 25 anos do trabalho de Weitzman e Vari (1988), tido como o primeiro grande trabalho sobre a miniaturização de peixes neotropicais, várias novas espécies dentro de Characiformes foram descritas e incorporadas ao leque de espécies miniaturas (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988). Recentemente, Toledo-Piza; Mattox; Britz (2014) apresentam uma lista atualizada das espécies miniaturas registradas para a região Neotropical. De acordo com Toledo-Piza; Mattox; Britz (2014) um total de 213 espécies podem ser consideradas como miniaturas (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988), onde cerca de 40% são Characiformes, sendo que 15 espécies pertencem à família Crenuchidae.

Buckup (1993a) descreve 3 novas espécies com características pedomórficas e reavalia o *status* taxonômico de várias outras entidades de Characidiinae. Ainda no mesmo ano, Buckup (1993c) reavalia os eventos de miniaturização com base em sua nova topologia, com a adição dos novos táxons descritos anteriormente. *Jobertina* (subgênero) Pellegrin 1909 é considerado sinônimo de *Characidium* Reinhardt 1867. Adicionalmente *Jobertina eleotrioides* Géry 1960 e *Klausewitzia aphanes* Weitzman & Kanazawa 1977 são transferidas para os gêneros *Microcharacidium* e *Odontocharacidium* respectivamente. A luz das novas evidências, a interpretação dos eventos de miniaturização corporal sugerida por Weitzman e Vari (1988) não seria mais suportada. Com base na topologia apresentada por Buckup (1993c), somente um evento de miniaturização seria necessário para o clado que inclui os gêneros *Klausewitzia*, *Odontocharacidium*, *Microcharacidium* e *Elachocharax*, ocorrendo no ancestral comum mais recente entre esses táxons. Um evento secundário não relacionado é registrado em *Ammocryptocharax minutus* Buckup 1993. Um terceiro evento de miniaturização também teria ocorrido no gênero *Characidium*. O gênero *Characidium* apresenta várias espécies miniaturas (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988), são elas: *Characidium mirim* Netto-Ferreira, et al., 2013, *Characidium nana* Mendonça et al., 2015, *Characidium heinianum* Zarske & Géry, 2001, *Characidium pteroides* Eigenmann, 1909, *Characidium chicoi* Graça, Ota & Domingues, 2019 e *Characidium bahiense* Almeida, 1971. *Characidium mirim* e *Ch. bahiense* são incluídos em um grupo sugerido como monofilético, que inclui

ainda outras espécies não miniaturas (em senso estrito) como *Characidium interruptum* Pellegrin 1909, *Characidium lagosantense* Travassos 1947, *Characidium nupelia* da Graça, Pavanelli & Buckup 2008, *Characidium lanei* Travassos 1967, *Characidium laterale* (Boulenger 1895), *Characidium occidentale* Buckup & Reis 1997, *Characidium orientale* Buckup & Reis 1997, *Characidium rachovii* Regan 1913, *Characidium stigmosum* Melo & Buckup 2002, *Characidium vestigipinne* Buckup & Hahn 2000, *Ch. nana* e *Characidium xavante* da Graça, Pavanelli & Buckup 2008 (MENDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015).

Buckup (1993c) discute a importância dos caracteres redutivos na evolução dos Characidiinae. Grande parte dos caracteres diagnósticos dentro de Characidiinae em nível supra genérico são atributos redutivos, geralmente relacionados a eventos de miniaturização (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988) (e.g. redução dos sistemas látero-sensoriais cefálico e lateral, redução do número de escamas e raios nas nadadeiras), sendo observadas em praticamente todas as 11 espécies miniaturas avaliadas pelo autor. Nesse sentido, a inclusão de novos táxons (miniaturas ou não) em um contexto mais amplo pode auxiliar na dissolução de inconsistências filogenéticas. Outra vertente a ser considerada para a resolução destas inconsistências é a revisão dos caracteres já propostos na literatura juntamente com a proposição de novos estados de caráter, oriundos do estudo morfológico detalhado das espécies não abordadas nos trabalhos anteriores.

Figura 1. Relações filogenéticas em Crenuchidae. Hipótese de inter-relações de Characidiinae, proposta por Buckup (1993) (A), relações filogenéticas em Crenuchinae proposta por Campanário (2000) (B), e posicionamento de *Skiocharax meizon* dentro de Characidiinae proposto por Presswel et al. (2002) (C).



Fonte: Compilado de Buckup (1993); Campanário (2000) e Presswel et al. (2002)

2 OBJETIVO

Acerca das questões levantadas durante a explanação acima, a presente tese possui como objetivo central descrever morfologicamente o novo táxon e propor uma posição filogenética para ele. De forma conjunta, uma nova matriz morfológica táxon/caracteres foi construída, visando a formulação de uma hipótese filogenética mais robusta, que elucida questões além daquelas firmadas sobre o objetivo central do trabalho. Como subprodutos da compilação dos novos dados e a obtenção de uma nova topologia, o monofiletismo dos clados mais inclusivos de Crenuchidae foi testado e uma definição filogenética foi fornecida para os clados mais representativos. Uma abordagem complementar foi realizada para a quantificação da diversidade morfológica dos Crenuchidae, investigando padrões evolutivos, ecológicos e a evolução do tamanho corporal.

3 METODOLOGIA

Almejando a resolução dos objetivos, diferentes frentes de trabalho foram empregadas. Primeiramente, uma descrição morfológica detalhada da nova espécie foi realizada, objetivando quantificar os atributos morfológicos já esperados e reconhecendo novas variações e/ou potenciais homologias. Por sequência, o novo táxon foi comparado com vários integrantes de Characiformes, visando contextualizar as diferentes condições morfológicas encontradas e de forma concomitante delimitar as unidades taxonômicas operacionais (OTUs) empregadas na análise cladística. Por fim, foi realizada a escolha dos métodos comparativos utilizados durante a investigação da afinidade taxonômica e evolução morfológica da nova espécie e demais espécies de Crenuchidae.

3.1 Aquisição e preparação do material comparativo

A quantificação dos atributos morfológicos foi realizada basicamente em espécimes conservados em álcool 70% (alc.), previamente fixados em solução de formalina, depositados em diferentes coleções biológicas. Os acrônimos das coleções científicas utilizadas nesta tese, segue o compilado de Sabaj (2016), são eles: **DZSJRP**, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (UNESP), Campus de São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil; **INPA**, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil; **MCP**, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; **MNRJ**, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; **MZUEL**, Museu de Zoologia, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, Brasil; **MZUSP**, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil; **NUP**, Coleção Ictiológica do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia), Universidade Estadual de Maringá, Maringá, Brasil; **UFRGS**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Zoologia, Brasil e; **ZUEC**, Coleção de Peixes do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.

A preparação do material biológico para análise osteológica seguiu basicamente o protocolo de diafanização com coloração de ossos e cartilagem (c&s) proposto por Taylor e van Dyke (1985) com algumas modificações, com posterior desarticulação dos espécimes seguindo, na medida do possível, a técnica proposta por Weitzman (1974). Uma vez que alguns exemplares possuíam um tamanho diminuto, protocolos de

diafanização e coloração diferenciados proporcionaram uma melhor observação de determinadas estruturas e suas delimitações. Outro motivo para alterar o procedimento de diafanização, foi a obtenção de exemplares jovens, que forneceram informações ontogenéticas importantes. Contudo, exemplares de uma série ontogenética são delicados e possuem estruturas com baixa taxa de ossificação, como consequência as etapas que envolvem substâncias ácidas prejudicam a fixação dos corantes em elementos ósseos, principalmente pela perda do carbonato de cálcio, essencial na impregnação do corante Vermelho de Alizarina e, em alguns casos, resultados “falsos negativos” de ossificação podem surgir. Apesar das técnicas de diafanização e coloração de elementos esqueléticos serem amplamente utilizadas e difundidas, as alterações realizadas merecem certo destaque, pois podem vir a sanar alguns problemas da técnica que permeiam no universo das análises osteológicas além da ictiologia, particularmente no que tange o estudo de espécies miniaturas e séries ontogenéticas.

A primeira modificação realizada, foi a alteração do tipo de enzima utilizada na digestão do tecido muscular durante a maceração. Durante a preparação de todos os exemplares diafanizados (com exceção dos espécimes que já se encontravam diafanizados nas coleções) foi empregada pancreatina no lugar de tripsina, como originalmente sugerida no protocolo base (cf. TAYLOR; VAN DYKE, 1985). Outra modificação que foi aplicada a todos os exemplares diafanizados, foi a substituição do hidróxido de potássio na solução do corante Vermelho de Alizarina, confeccionando a solução corante somente em base alcoólica, em etanol 75%, como sugerido por Springer e Johnson (2000). Adicionalmente, o hidróxido de potássio utilizado para a remoção residual da guanina e melanina foi incorporado somente na série gradual de incorporação de glicerina, anteriormente à última etapa de incorporação e conservação em glicerina pura.

Em alguns exemplares, somente a coloração dos ossos foi realizada, suprimindo a coloração de cartilagem com Azul de Alcian. Para alguns exemplares, entretanto, a modificação foi realizada na preparação do corante utilizado na coloração dos elementos cartilaginosos, o Azul de Alcian. Basicamente o corante foi diluído em uma solução aquosa livre de substâncias ácidas, contendo cloreto de magnésio no lugar do ácido acético (ver. WALKER; KIMMEL, 2007). A solução contendo ácido acético na preparação da solução de azul de Alcian, descrita na maioria dos protocolos de diafanização, possui papel importante na fixação do corante nas estruturas, uma vez o Azul de Alcian é um corante carregado positivamente e se liga às estruturas

mucopolissacarídeos negativamente carregados por interação eletrostática (SCOTT, 1996). Devido às características eletrostáticas dos íons magnésio, a utilização do cloreto de magnésio, de acordo com o princípio da concentração crítica de eletrólitos, pode ser empregada com resultados satisfatórios nos protocolos de coloração em diferentes modelos biológicos (WALKER; KIMMEL, 2007). O procedimento descrito acima, com um protocolo livre de substâncias ácidas, foi adotado somente para exemplares jovens. Em contrapartida, apesar dos benefícios deste protocolo, uma instabilidade na coloração é observada após a constante exposição do material a luz, onde a coloração azul vai perdendo a intensidade sucessivamente após o tempo de exposição (alguns meses). Esse problema pode ser contornado hidratando os exemplares em banhos de água destilada para a remoção da glicerina e corando novamente estes exemplares, posteriormente a esse procedimento, uma nova inclusão de glicerina é feita, porém, com a ausência do hidróxido de potássio. O mesmo pode ser feito caso coloração da matriz óssea perca sua intensidade vermelha típica, ou quando o corante Vermelho de Alizarina não se ligou fortemente a matriz óssea pela descalcificação resultante da perda de hidroxiapatita por algum motivo (e.g. fixação por longos períodos em formalina não tamponada, ou longo tempo de exposição ao ácido acético presente na solução de Azul de Alcian). Apesar dos esforços destinados a uma correta preparação dos exemplares, o número reduzido de indivíduos da série ontogenética não foi suficiente para uma comparação robusta entre os diferentes protocolos empregados. Consequentemente, os efeitos inerentes dos distintos procedimentos não são apresentados neste momento.

Para a descrição dos padrões morfológicos das escamas e posterior obtenção dos caracteres (e seus estados), utilizados durante a construção da matriz de caracteres da análise cladística, algumas escamas foram retiradas da região lateral situada entre a linha lateral e origem da nadadeira dorsal. Posteriormente, essas escamas foram preparadas seguindo a metodologia proposta por Lippitsh (1998), com algumas modificações. Tais modificações se deram não no protocolo em si, mas na ordenação dos procedimentos. O protocolo originalmente descrito por Lippisch (1998) consiste, de forma resumida, em remoção da escama, clareamento, maceração da camada da epiderme superficial (caso exista uma camada em cima da escama) e coloração da escama, com posterior montagem em lâmina e lamínula. Esses procedimentos são basicamente os mesmos procedimentos presentes durante o processo de coloração e diafanização para análises osteológicas, assim sendo, é possível aproveitar os procedimentos de diafanização *in toto* para preparar, retirar e montar as escamas em lâmina e lamínula. De forma opcional, a montagem das

escamas em lâmina e lamínula pode ser de caráter temporário, isto é, confeccionada com somente com glicerina pura (ou glicerina/álcool, como em Lippisch, 1998) ou a produção de lâminas permanentes, confeccionadas com algum tipo de resina histológica, específica para montagem de lâminas (e.g. Permout (*Permout Mounting Medium*), Bálsamo do Canadá ou mesmo verniz vitral incolor). Durante o desenvolvimento dessa tese somente lâminas temporárias foram confeccionadas.

Apesar desse trabalho não focar em características miológicas, alguns exemplares foram preparados para observação da musculatura, principalmente da região do pseudotimpano. O procedimento de preparação se deu por meio da coloração dupla de cartilagens e ossos, constituído pelas etapas 2, 4 e 5 do protocolo de Taylor e van Dyke (1985) com as mesmas modificações acerca da preparação do corante Vermelho de Alizarina, sendo este, em base alcoólica sem a adição de hidróxido de potássio descritas anteriormente. O hidróxido de potássio é muito agressivo para a musculatura e sua presença não é desejável para esse tipo de análise. Os exemplares coloridos foram conservados em etanol ~95-100% que proporcionou certa seguridade durante a manipulação e dissecação dos exemplares, principalmente para espécimes de tamanho reduzido, devido ao grau de enrijecimento gerado pela desidratação do etanol. Adicionalmente, alguns exemplares foram preparados para a observação de tecido nervoso e tendões, por meio do protocolo de tripla coloração sugerido por (SONG; PARENTI, 1995).

3.2 Caracteres morfométricos e merísticos

Vinte e seis medidas e 33 contagens foram realizadas seguindo os trabalhos de Fink & Weitzman (1974) e Buckup (1993a). Os atributos morfométricos analisados foram: comprimento total, comprimento padrão, comprimento da cabeça, distancias pré-peitoral, pré-dorsal, pré-pélvica, pré-anal, focinho até a extremidade posterior do maxilar, focinho até a primeira e segunda abertura nasal, interorbital, focinho até a abertura urogenital, altura do corpo no eixo vertical das nadadeiras dorsal e anal, altura do pedúnculo caudal, comprimento do focinho, diâmetro orbital vertical e horizontal, largura do corpo, largura da região opercular. Adicionalmente, foram incluídas mais três medidas citadas em Melo e Oyakawa (2015), são elas: distância peitoral-dorsal, dorsal-anal e dorsal-caudal. As medidas foram tomadas por meio de paquímetro digital com acurácia de 0,1mm e por meio do software *Image J* (RUEDEN et al., 2017), sempre quando

possível do lado esquerdo do corpo. As informações morfométricas referentes às proporções do corpo são relativizadas ao comprimento padrão e as subunidades referentes às proporções da cabeça são relativizadas ao comprimento dela. Para todas as medidas avaliadas são apresentadas a amplitude com os valores mínimos e máximos, média, desvio padrão, bem como o número de indivíduos analisados.

Dentre às características merísticas avaliadas estão: número de dentes no prémaxilar, maxilar, dentário, ectopterigóide e mesopterigóide, número total de raios nas nadadeiras dorsal, peitorais, ventrais, anal e caudal, número de raios indivisos nas nadadeiras peitorais, ventrais, anal e dorsal, número de raios sobre o primeiro e último pterigióforo das nadadeiras dorsal e anal, número de raios totais e procorrentes dorsais e ventrais da nadadeira caudal, número total de vértebras e suas subunidades (elementos pré-caudais, de transição e caudais), número de elementos supranumerários dos pterigióforos da nadadeira dorsal, números de supraneurais, número de hipurais, epurais e uroneurais (BUCKUP, 1993a). Adicionalmente, foi quantificado o número de centros pleurais que participam do complexo caudal e inserção das nadadeiras pélvicas, dorsal e anal. Os dados merísticos avaliados são apresentados entre parêntesis durante a descrição morfológica de cada estrutura em particular, juntamente com a frequência de ocorrência em número de exemplares observados, indicando o holótipo pelo símbolo (*). As contagens de vértebras, supraneurais, raios branquiostégios, raios procorrentes da nadadeira caudal, formato e número total de dentes foram realizadas a partir de exemplares c&s. As vértebras modificadas do aparelho de Webber foram contadas como quatro centros vertebrais e incluídos dentre os elementos vertebrais pré-caudais, somados na contagem total de vértebras. A fusão PU1 + U1 da região caudal foi quantificada como um único elemento. A contagem de raios procorrentes peitorais foi realizada somente em exemplares c&s. As contagens do número de raios das nadadeiras dorsal, anal, pélvicas e caudal foi realizada em exemplares c&s e em exemplares conservados em álcool.

3.3 Nomenclatura taxonômica

Em clados supra genéricos, a nomenclatura utilizada segue a proposta de Van der Laan; Eschmeyer; Fricke (2014). A nomenclatura genérica e específica segue as atualizações disponíveis na versão online do *Catalog of fishes* (FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2022). Para fins de discussão, foi considerado como integrantes dos clados Teleostei (Muller, 1845) e Characiformes aqueles propostos nos trabalhos de Arratia

(1999) e Van der Laan; Eschmeyer; Frick (2014) respectivamente. A circunscrição taxonômica dos clados Characidiinae e Crenuchinae segue inicialmente as propostas de Buckup, (1993a; 1993b) e Ohara; Pastana; Camelier (2022) respectivamente.

Nesta tese, as novas propostas de nomenclatura e circunscrição dos clados seguem os princípios da nomenclatura filogenética proposta inicialmente por de Queiroz e Gauthier (1990, 1992, 1994) e posteriormente aprimorada por outros autores (e.g. de QUEIROZ, 1992; LANGER, 2001; SERENO, 2007). O código de nomenclatura filogenética (*Phylocode*) está atualmente disponível em sua 6ª versão *online* (CANTINO; QUEIROZ, 2020) e em sua primeira edição impressa (CANTINO; QUEIROZ, 2020), publicada juntamente com o *Phylonyms* que apresenta uma série de novas definições filogenéticas para vários clados (QUEIROZ; CANTINO; GAUTHIER, 2020). A proposta nomenclatural a nível de espécie, bem como as regras de homônímias e sinonímias seguem os regimentos do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica-ICZN (ICZN, 1999). Adicionalmente, apesar da carência de regras e recomendações acerca da utilização de nomes para espécies no *Phylocode*, uma discussão e algumas comparações entre as diferentes propostas contidas no ICZN e na perspectiva da nomenclatura filogenética (no contexto do *Phylocode*) é fornecida.

3.4 Terminologia anatômica

A terminologia osteológica dos elementos craniais, foi baseada primariamente na proposta de Weitzman (1962) exceto: mesetmoide no lugar de etmoide, pré-vômer substituído por vômer, intercalar ao invés de opistótico, mesopterigoide substituído por endopterigoide, ceratohiais anterior e posterior ao invés de ceratohial e epihial respectivamente. Essas modificações nomenclaturais foram subsequentemente propostas elaboradas por diversos autores (e.g. CONWAY; BRITZ, 2007; FINK; FINK, 1981; VARI, 1979; ZANATA; VARI, 2005). Para os elementos do aparelho de Weber foi utilizado a terminologia proposta inicialmente por Chranilov (1972) e posteriormente discutida por Dahdul et al. (2010). A terminologia para tecido muscular segue a proposta de Winterbottom (1973). A identificação das artérias branquiais foi baseada no trabalho de Aanker (1978). A terminologia para os canais látero-sensoriais estão de acordo com Northcutt (1989). A nomenclatura do complexo de sistemas de canais sensoriais supraorbital e infraorbital são aquelas apresentadas no trabalho de Arratia e Huaquin (1995). Para os elementos que compõem o esqueleto caudal, a terminologia utilizada para

os componentes cartilaginosos segue a proposta de Fugita, (1990). Ainda percorrendo sobre os ossos do esqueleto caudal, os elementos ossificados foram nomeados dispondo das terminologias apresentadas e discutidas nos trabalhos de Arratia; Schultze (1992) e Schultze; Arratia (1989, 2013). Para a coluna vertebral e seus diferentes componentes, a terminologia empregada segue o trabalho de Arratia; Schutz; Cassiotta (2001). Devido a presença de pseudotimpano nos crenuquídeos, a terminologia geral e os estados de caráter propostos foram embasadas em diferentes trabalhos, em um contexto mais amplo, englobando tanto a literatura específica para Characiformes (e. g. MALABARBA, 1998; WEITZMAN; MALABARBA, 1999) e para outros grupos (e. g. de PINNA; ZUANON, 2013; DUTRA et al., 2015; SHIBATTA; MURIEL-CUNHA; PINNA, 2007). A terminologia das características morfológicas das escamas segue Bräger e Moritz (2016).

Os termos parapófise e processo transversal foram tratados como elementos distintos devido às origens independentes dessas estruturas ao longo da ontogenia (o histórico e uma discussão mais profunda deste tema pode ser obtida em Bensimon-Brito et al., 2012; Bird; Mabee, 2003; Fink; Fink, 1981; Patterson, 1984). Os nomes dos ossículos relacionados ao aparelho de Weber foram mantidos em latim (i. e., *claustrum*, *scaphium*, *intercalarium*, *tripus* e *os suspensorium*), seguindo a sugestão de Britto (2003). De forma similar, os nomes das estruturas musculares e septos também foram mantidos em latim. A tradução da nomenclatura anatômica para o português seguiu, na medida do possível, aquela proposta por Castro e Castro (1987) para Characiformes, com algumas modificações propostas por Britto (2003). O osso *kinethmoid* presente em Cypriniformes aparentemente não possui tradução para a língua portuguesa, assim sendo, o termo foi mantido em inglês. Uma estrutura situada anteriormente ao basial, no esqueleto branquial, tradicionalmente chamada na literatura de “cartilagem anterior do basial”, apresenta-se em condição ossificada em várias espécies de Crenuchidae. Uma vez que tal estrutura apresenta correspondência topológica com o osso glossohial presente em alguns Teleostei (ARRATIA; QUEZADA-ROMEGIALLI, 2017) e outros vertebrados (LIEM et al., 2012), nesta tese esta estrutura foi chamada temporariamente de “elemento glossohial”, até que uma identificação segura de sua identidade seja proposta. Todos os nomes das estruturas citadas no texto seguem o novo acordo ortográfico da língua portuguesa, em vigor desde 1º de janeiro de 2009.

3.5 Escolha das Unidades Taxonômicas Operacionais

A escolha dos táxons terminais, também chamados de Unidades Taxonômicas Operacionais (em inglês, *Operational Taxonomic Unit* - OTU), foi realizada levando em consideração alguns fatores. O primeiro passo foi selecionar, dentro do universo de táxons disponível, táxons que refletissem a diversidade morfológica conhecida, até o momento, para Crenuchidae, fomentando a elaboração de uma hipótese acerca do posicionamento filogenético do novo táxon e robustez nas análises de evolução morfológica, concomitante, testando a hipótese de consistência de clados previamente propostos para Crenuchidae. Neste momento, uma atenção maior foi dada para espécies que são categorizadas como miniaturas ou apresentam características peculiares atribuídas ao processo de miniaturização. Este zelo foi tomado pois é sabido que eventos heterocrônicos podem gerar artefatos em topologias morfológicas (BONETT; STEFFEN; ROBISON, 2014), principalmente quando atributos pedomórficos (reducionais) estão sobrepostos a estados de caráter neomórficos, podendo resultar na atração de ramos não relacionados (BERGSTEN, 2005). Posteriormente, os limites dos grupos externo e interno (NIXON; CARPENTER, 1993) foram definidos, sempre privilegiando uma ampla amostragem taxonômica.

O grupo externo foi delimitado com base em trabalhos prévios sobre Characiformes (e.g. BUCKUP, 1993a, 1993c; 1998; FINK; FINK, 1981; MIRANDE, 2010; MOREIRA, 2007; ZANATA; VARI, 2005). Aparentemente, há fortes evidências sobre o grupo africano Citharinoidei (i. e., Citharinidae + Distichodontidae) corresponder como grupo irmão dos demais Characiformes (BUCKUP, 1998; MIRANDE, 2010; MOREIRA, 2007). Em contrapartida, as interrelações dos Characiformes neotropicais ainda possuem questões controversas, com incongruências acerca das topologias obtidas com dados moleculares (ARCILA et al., 2017; BETANCUR et al., 2019; CALCAGNOTTO; SCHAEFER; DESALLE, 2005; OLIVEIRA et al., 2011) e morfológicos (BUCKUP, 1998; DE PINNA et al., 2018; MOREIRA, 2007). Adicionalmente, a posição relativa de Crenuchidae e demais Characiformes também é cercada de controvérsias, refletindo em uma significativa instabilidade filogenética (ARCILA et al., 2017; BUCKUP, 1998; CALCAGNOTTO; SCHAEFER; DESALLE, 2005; CAMPANÁRIO, 2002; MOREIRA, 2007; OLIVEIRA et al., 2011). Diante disso, os grupos externos escolhidos são compostos de 13 espécies, compreendendo 10 das 24 famílias (excluindo Crenuchidae) atualmente válidas dentro de Characiformes (FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2023). A espécie *Puntius titteya* Deraniyagala 1929

(Cypriniformes, Cyprinidae) foi utilizado, na falta de representantes disponíveis para análise do grupo Citharinoidei, como grupo externo primário (BARRIEL; TASSY, 1998).

O grupo interno foi delimitado com base nos trabalhos de Buckup (1993), Campanário (2002) e Ohara; Pastana; Camelier (2022) que juntos, correspondem à concepção mais recente acerca dos limites que circunscrevem (do ponto de vista taxonômico) a família Crenuchidae. Com o intuito de recuperar as variações intraespecíficas (quando existentes) e quantificar o máximo de homologias primárias (de PINNA, 1991) existentes no grupo, aproximadamente dois mil espécimes atribuídos ao grupo interno foram analisados de forma mais superficial e cerca de 500 exemplares somam o montante analisado de forma mais profunda, isto é, dissecados, diafanizados e corados ou com morfologia digitalmente recuperada. Representantes de todos os gêneros atualmente válidos, com exceção da monotípica *Klausewitzia ritae*, foram incluídos na análise. Devido à grande diversidade atualmente alocada no gênero *Characidium*, várias espécies não formalmente identificadas foram avaliadas. Contudo, a maioria desses indivíduos correspondem a entidades possivelmente já descritas, não identificadas a nível específico ou a morfótipos com baixa ou nenhuma discrepância morfológica aparente quando comparadas aos demais táxons incluídos no grupo interno. Assim sendo, estes táxons foram utilizados para complementar a construção das características diagnósticas da nova espécie e demais clados, mas não foram incluídos na análise de filogenética.

Grupo interno: Crenuchidae sp. nov. (*Tijuichthys testaceus* sp. nov.), todos da mesma localidade, DZSJRP 8733, 10 ex., 18,83-25,05mm CP, 3 c&s 22,22-23,23mm CP, nascente do rio Uberaba, BR-262, Ponte Alta, Drenagem do rio Grande Minas Gerais, Brasil. DZSJRP 15806, 10 ex., 20,15-26,0mm CP; DZSJRP 21046, 206 ex., 22,52-25,49mm CP, 20 c&s 9,42-23,23mm CP.; ***Ammocryptocharax elegans***, INPA 025247, 5 ex., 2 c&s, Igarapé, rio Amazonas, Manaus, Amazonas, Brasil.; ***Ammocryptocharax minutus***, INPA 009224, 3 ex., 1 c&s, Igarapé Lazinho, São Gabriel-Cucuí, São Gabriel da cachoeira, Amazonas, Brasil; ***Crenuchus spilurus***, DZSJRP 011232, 12 ex., Igarapé sem nome, drenagem do rio Pacajá, rio Pará, Bagre, Pará, Brasil; DZSJRP , não catalogado, 3 ex. 2 c&s, Rio Amazonas, Manaus, Amazonas, Brasil; ***Elachocharax junki***, INPA 046607, 5 ex., 2 c&s, rio Preto do Igapó Açu, Beruri, Amazonas, Brasil; ZUEC 8850, 6 ex., 2 c&s, rio Mentaí, Comunidade de Cachoeirinha, Santarém, Pará, Brasil; ***Elachocharax mitopterus***, INPA 026268, 2 ex., 1 c&s, Tacumã-Mirim, rio Negro, Manaus, Amazonas, Brasil; ***Elachocharax pulcher***, DZSJRP 016598, 29 ex., 1 c&s rio

Machado, drenagem do rio Madeira, Vale do Anari, Rondônia, Brasil; MZUSP 118819, 15 ex., 2 c&s, Jarú, Igarapé Tarumã, afluente do rio Machado, na REBIO Jarú, Rondônia, Brasil; ***Geryichthys sterbai***, MZUSP 121043, (topótipos), 10 ex., 1 c&s, Oxapampa, Palcazu, Gallinazo, Oda Hormiga, Cortijo, Pasco, Peru; MZUSP 121050 (topótipos), 10 ex., rio Aguaytia, afluente do rio Negro, Ucayali, Padra Abad, Aguaytia, Peru; ***Leptocharacidium omospilus***, INPA 015088, 2 ex., 1 c&s, Cachoeira asfremea, Presidente Figueiredo, Amazonas, Brasil; ***Melanocharacidium auroradiatum***, MZUSP 096999, 12 ex., 1 c&s, rio Curuá, bacia do Iriri, Altamira, Pará, Brasil; ***Melanocharacidium depressum***, INPA 026156, 2 ex., 1 c&s, Cachoeira Juruna, rio Sucunduri, Amazonas, Brasil; ***Melanocharacidium nigrum***, INPA 011658, 2 ex., 1 c&s, Ilha de Maracá, rio Uraricoera, Boa Vista, Roraima, Brasil; ***Melanocharacidium pectorale***, INPA 001783, 2 ex., 1 c&s, rio Uatumã, Balbina, Presidente Figueiredo, Amazonas, Brasil; DZSJRP 016678, 1 ex., bacia do rio Machado, drenagem do rio Madeira, Vale do Anari, Rondônia, Brasil; ZUEC 10531, 2 ex., 1c &s, Rio Aripuanã, jusante do Salto de Dardanelos, Aripuanã, Mato Grosso, Brasil; ***Melanocharacidium dispilomma***, DZSJRP 13197, 10 ex., 1 c&s, rio Formiga, afluente do rio Juruena, campos de Júlio, Mato Grosso, Brasil; DZSJRP 017205, 1 ex., bacia do rio Machado, drenagem do rio Madeira, Cacoal, Rondônia, Brasil; MZUSP 115699, 26 ex., 1 c&s, rio Mutum, entre Comodoro e Vilhena, Mato Grosso, Brasil; ***Microcharacidium sp. nov. 1***, INPA 028975, 4 ex., 1c&s, Uacari, Carauari, Amazonas, Brasil; ***Microcharacidium sp. nov. 2***, INPA 009204, 2 ex., 1 c&s, Igarapé Lazinho, São Gabriel da Cachoeira, Amazonas, Brasil; ***Microcharacidium eleotrioides***, INPA 032815, 5 ex., 2 c&s, Parque Nacional do Jau, novo Airão, Amazonas, Brasil; ***Microcharacidium weitzmani***, DZSJRP 14986, 10 ex., Bacia do rio Machado, drenagem do rio Madeira, Vale Do Anari, Rondônia, Brasil; DZSJRP 011194, 11 ex., 2 c&s, rio Jacundá, drenagem do Rio de Santana de Maria (não Rio Pará, correção posterior), Baião, Pará, Brasil; ***Odontocharacidium aphanes***, INPA 027340, 5 ex., 1 c&s, Igarapé Munduca, Coari, Amazonas, Brasil; MZUSP 113665, 10 ex., 2 c&s, Igarapé Pretinho, afluente do Igarapé Caicubi, afluente do rio Jufari, Vila Velha de Caicubi, Caracai, Roraima, Brasil; ***Poecilocharax weitzmani***, INPA 029419, 5 ex., 1 c&s, Igarapé Tiaracá, Novo Airão, Amazonas, Brasil; INPA 03377, 5 ex, 1 c&s, gruta do Defunto, rio Anuá, Caracaraí, Amazonas, Brasil; ***Poecilocharax bovaliorum***, ZUEC 6601, 5 ex., 2 c&s, Guiana, Igarapé afluente do rio Amaila, perto do acampamento do topo da montanha Potaro-Siparuni; ***Skiotharax meizon***, MNRJ 19524 e MNRJ 16231 (parátipos), ambos da mesma localidade, riacho Spiney, tributário do rio Mazaruni, montante de Aruwai

falls, drenagem do rio Essequibo, Guiana; ***Characidium fasciatum***, ZUEC 7014 (topotipos), 3 ex., 1 c&s, córrego da Pinguela afluente do rio Paraopeba, Rio Manso, Minas Gerais, Brasil; MCP 36683, 1 c&s, Córrego Sumidouro, Francisco Dumont, na estrada para Jequitaiá, Francisco Dumont, Minas Gerais, Brasil; MCP 36681, 1 c&s, Córrego Diamante, na estrada que vai de Buriti Grande a BR-135, Francisco Dumont, Minas Gerais, Brasil; MCP 34276, 10 ex., Rio Peruaçu, divisa Januária/São João das Missões, distrito de Várzea Grande., Januária, Minas Gerais, Brasil; DZSJRP 13824, 1 ex., Córrego Cachoeirinha, São Roque de Minas, Minas Gerais, Brasil; DZSJRP 013831, 5 ex., 1 c&s, Córrego, Luciano, entorno do PARNA Serra da Canastra, São Roque de Minas, Minas Gerais, Brasil; DZSJRP 000712, 1c&s, Represa municipal de São Jose do Rio Preto, rio Grande, São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil; ***Characidium crandellii***, ZUEC 9151, 10 ex., 3 c&s, Rio Aripuanã, Cachoeira de Andorinhas (Ensecadeira Tomada d'água), Aripuanã, Mato Grosso, Brasil; ***Characidium oiticicai***, DZSJRP 002874, 24 ex., 1 c&s, ribeirão Venerando, afluente do rio Claro, rio Tietê, Salesópolis, São Paulo, Brasil. DZSJRP 008329, 10 ex., 1 c&s, rio Claro, acima da barragem do Ribeirão do Campo, Est. Biol. Boracéia (Tietê), Salesópolis, São Paulo, Brasil; ***Characidium gomesi***, DZSJRP 16167, 12 ex., rio Carandaí, Carandaí, Minas Gerais, Brasil; DZSJRP 008726, 50 ex., 1 c&s, Riacho na rod Mario Rodrigues de Paiva, vicinal (terra) BR262, antes de Araxá, Ibiá, Minas Gerais, Brasil; ***Characidium xanthopterum***, DZSJRP 010497, 12 ex., 2 c&s, Córrego na Faz Rocinha, GO 406 (Ipameri -Corumbaíba), Senador Modestino Gonçalves, Goiás, Brasil; NUP 4415 (parátipo), 1 c&s, Córrego Gameleira, Corumbaiba, Goiás, Brasil; ***Characidium bahiense*** MZUSP 51372, 1 c&s, Rio Salitre, na estrada para Lage, Poços de Doce, Campo Formoso, Bahia, Brasil; MNRJ 23754, 6 ex., rio Santo Antônio, Remanso, Lençóis, Bahia, Brasil; MNRJ 29155, 9 ex., rio Vaza Barris, APA da Serra Branca/Raso da Catarina, Jeremoabo, Bahia, Brasil; NUP 3237, 1 ex., Lagoa do Bilunga, Taquarussu, Mato Grosso do Sul, Brasil; ***Characidium bimaculatum***, DZSJRP 015272, 40 ex., 2 c&s, Rio Ceará Mirim. Distrito de Umari, Taipu, Rio Grande do Norte, Brasil; ***Characidium rachovii***, MNRJ 21037, 1 c&s, dados não recuperados; c&s; MZUSP 049165, 4 ex., 2 c&s, South América, Brasil, Rio Grande do Sul, Arroio Bolacha, cerca de 0,5 km SE da intersecção da estrada do Rio Grande, Cassino; MCP 35152, 16 ex., Arroio Garupá, afluente do rio Quaraí, Quaraí, Rio Grande do Sul, Brasil; MCP 35219, 17 ex., Arroio Garupá, afluente do rio Quaraí, Quaraí, Rio Grande do Sul, Brasil; MCP 35181, 5 ex., Sanga do Acampamento, afluente do rio Negro, na BR-293, Bagé, Rio Grande do Sul, Brasil; ***Characidium stigmatosum***, MZUSP 113939, 15 ex., 2 c&s, Riacho

afluente do rio das Almas, na estrada entre Cavalcante e a comunidade Kalunga, Goiás, Brasil; ***Characidium lagosantense***, MNRJ 18108, 1 c&s; DZSJRP 0712, 1 c&s, Lagoa Perta-Pé, bacia do rio São Francisco, Palmital, Minas Gerais, Brasil; MZUSP 51363, 1 ex., 1 c&s, Lagoa em Lagoa da Prata., Lagoa da Prata, Minas Gerais, Brasil; MZUSP 51346, 6 ex., Rio Mogi Guaçu, lagoa do Jacaré., Pádua Sales, São Paulo, Brasil; ***Characidium lanei***, MZUSP 114844, 5 ex. 2 c&s, Itanhaém, Primeira ponte na Av. Coronel Joaquim Branco, 2,5 Km do aeroporto, São Paulo, Brasil; MZUSP 63126, Riachos no Km 208 da Rod. Rio/Santos, próximo da entrada da Riviera São Lourenço, Bertioxa, São Paulo, Brasil; MZUSP 63126 12 ex., Riachos no Km 208 da Rod. Rio/Santos, próximo da entrada da Riviera São Lourenço, Bertioxa, São Paulo, Brasil; MZUSP 87604, 1 c&s, Córrego sem nome, afluente do rio Vermelho, Bertioxa, São Paulo, Brasil; ***Characidium laterale***, NUP 3320, 2 ex., Baía Sinhá Mariana, Barão De Melgaço, Mato Grosso, Brasil; MCP 38743, 2 ex., Estrada MT-060 em direção a Poconé., Poconé, Mato Grosso, Brasil; MCP 16147, 20 ex., 1 c&s, Rio Paraguai em Cáceres e arredores, Cáceres, Mato Grosso, Brasil; MCP 38743, 1 ex., Estrada MT-060 em direção a Poconé, Poconé, Mato Grosso, Brasil; ***Characidium mirim***, MZUSP 118683, 15 ex., 2 c&s, Paragatinga, riacho afluente do rio das Mortes, Mato Grosso, Brasil; ***Characidium nana***, MZUSP 119265, 2 c&s, dados não recuperados; MZUSP 119140 10 ex., América do Sul, Brasil, Para, Altamira, Igarapé afluente do rio Traze de Maio, próximo ao povoado de Cachoeira da Serra, cerca de 3.6 Km do centro; ***Characidium interruptum***, MNRJ 32086, 3 ex., afluente do córrego palmares, sub drenagem Cahy, Prado, Bahia, brasil; MNRJ 25295, 2 ex., 1 c&s, lago do Camorim, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; ***Characidium pterostictum***, DZSJRP 2319, 1 c&s, dados não recuperados; MNRJ 20099, 6 ex., rio Betari, Parque Estadual turístico do Alto Ribeira (Petar), Iporanga, São Paulo, Brasil; ***Characidium schubarti*** MZUSP 85934 18 ex., 1 c&s, Rio Cilada, bacia do Rio Paranapanema, Jaguariaíva, Paraná, Brasil; MZUSP 85933 2 ex., Rio Cinco Réis, bacia do Rio Paranapanema, Jaguariaíva, Paraná, Brasil; ***Characidium aff. zebra***, DZSJRP 17484, 2 ex., 1 c&s, riacho sem nome, afluente do rio Uberaba, drenagem do rio Grande, Conceição das Alagoas, Minas Gerais, Brasil; MNRJ 26094, 12 ex., Rio Periaçu, Minas Gerais, Brasil; DZSJRP, não catalogado, 10 ex., 2 c&s, rio Dois Córregos, distrito de Véstia, Selvíria, Mato Grosso do Sul, Brasil; DZSJRP 013824, 1 ex., Córrego Cachoerinha, entorno do PARNA da Serrada Canastra, São Roque de Minas, Minas Gerais, Brasil.

Grupos externos: Anostomidae: *Leporinus amblyrhynchus*, DZSJRP 15809, 5 ex., 1 c&s, rio Uberaba, afluyente do rio Grande, Conceição Das Alagoas, Minas Gerais, Brasil; ***Leporinus striatus***, DZSJRP 21396, 2 ex., 1 c&s, rio Uberaba, afluyente do rio Grande, Conceição das Alagoas, Minas Gerais, Brasil; **Prochilodontidae: *Prochilodus lineatus***, DZSJRP 21385, 2 ex., 1 c&s, rio Uberaba, jusante PCH Monjolo, afluyente do rio Grande, Verissimo, Minas Gerais, Brasil; **Curimatidae: *Cyphocharax sp.***, DZSJRP 20142, 3 ex., 2 c&s, rio Miranda, afluyente do rio Paraguai, Passo do Lontra, Mato Grosso do Sul, Brasil; ***Potamorhina sp.***, DZSJRP 20141, 5 ex., 2 c&s, rio Miranda, afluyente do rio Paraguai, Passo do Lontra, Mato Grosso do Sul, Brasil; **Characidae: *Oligosarcus pinto***, DZSJRP 22845, 10 ex., 2 c&s, rio Mogi Guaçu, Cachoeira de Emas, Pirassununga, São Paulo, Brasil; **Bryconidae: *Brycon nattereri***, DZSJRP 17489, 5 ex., 1 c&s, rio Uberaba, jusante PCH Monjolo, afluyente do rio Grande, Verissimo, Minas Gerais, Brasil; **Erythrinidae: *Hoplias sp.***, DZSJRP, não catalogado, 2 ex., 1 c&s, 2 crânios, Córrego da Vestia, drenagem do Alto Paraná, Selvíria, Mato Grosso do Sul, Brasil; ***Hoplerethyrus unitaeniatus***, DZSJRP 21402, 2 ex., 1 c&s, Córrego das Alagoas, Conceição Das Alagoas, Minas Gerais, Brasil; **Chilodontidae: *Chilodus punctatus***, DZSJRP, não catalogado, 4 ex., 2 c&s, Cativo, oriundo da RC Aquários Ltda., Uberlândia, Minas Gerais, Brasil; **Hemiodontidae: *Hemiodus gracilis***, DZSJRP não catalogado, 4 ex., 2 c&s, cativos, oriundo da RC Aquários Ltda., Uberlândia, Minas Gerais, Brasil; **Parodontidae: *Apareiodon piracicabae***, DZSJRP 16100, 10 ex., 2 c&s, rio Uberaba, afluyente do rio Grande, Conceição Das Alagoas, Minas Gerais, Brasil; **Lebiasinidae: *Pyrhulina australis*** DZSJRP 15302, 10 ex., 2 c&s, Córrego da Véstia, drenagem do Alto Paraná, Selvíria, Mato Grosso do Sul, Brasil; **Cypriniformes: *Puntius titteya***, DZSJRP, não catalogado, 4 ex., 2 c&s, cativos, oriundo da RC Aquários Ltda., Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.

Material adicional não incluído na análise cladística: Lotes: ***Characidium sp.***, NUP 3450; MNRJ 20262; MNRJ 18186; MNRJ 21164; DZSJRP 010997; DZSJRP 008742; DZSJRP 002319; DZSJRP 013197; DZSJRP 01631z; DZSJRP 019582; MNRJ 43224; MNRJ 43225; MNRJ 43223; MNRJ 43221; MNRJ 36838; MNRJ 43222; MNRJ 37201; MNRJ 25162; MNRJ 27858; MNRJ 37860; MNRJ 32856; MNRJ 47644; MNRJ 21481; MNRJ 27858; MNRJ 27858; NUP 3450; MNRJ 20339; MNRJ 20339; MNRJ 51372; MNRJ 25295; ***Characidium aff. bahiense***, MNRJ 29155; MNRJ 23754; MNRJ 23756; ***Characidium aff. lagoonense***, DZSJRP 0712; MNRJ 18108; MNRJ 13453;

Characidium aff. zebra, MNRJ 26094; *Ammocryptocharax sp.*, MNRJ 96505; MNRJ 113365; MNRJ 109119; *Klausewitzia ritae* (identificação errada), INPA 026265; *Melanocharacidium sp.*, MNRJ 49832; *Microcharacidium gnomus*, INPA 051792, e; *Microcharacidium sp.*, DZSJRP 16653.

3.6 Levantamento dos caracteres e construção da matriz de dados morfológicos

Uma matriz táxon-caracteres foi elaborada tendo como pilar principal de sua construção a compilação de caracteres apresentados e discutidos em trabalhos anteriores sobre Characiformes (BUCKUP, 1998, 1993c; CAMPANÁRIO, 2002; FINK; FINK, 1981; LUCENA, 1993; MALABARBA, 1998; MENDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015; MOREIRA, 2007; NETTO-FERREIRA, 2006; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013b; OHARA; PASTANA; CAMELIER, 2022; OYAKAWA, 1998; VARI, 1983, 1989; WEITZMAN, 1964; ZANATA, 2000; ZANATA; VARI, 2005). Apesar da vasta literatura disponível para Characiformes, somente os trabalhos de Buckup (1993c) e Campanário (2002) discorrem sobre o grupo dos crenuquídeos em contexto cladístico.

A nova matriz foi constituída, em sua maioria, de caracteres osteológicos (178 caracteres, 79%), além de 47 (21%) caracteres de natureza diversa, que abarca condições morfológicas acerca de tecido mole (17 caracteres), escamas (21 caracteres) e coloração (9 caracteres). Para fins estritamente operacionais, os caracteres compilados na nova matriz foram subdivididos em complexos anatômicos, resultando em 43 elementos do neurocrânio, 28 do arco hiopalatino, 13 do esqueleto branquial e 21 elementos da série opercular, totalizando 105 caracteres craniais. Setenta e três atributos pós-craniais foram avaliados e subdivididos em 28 caracteres do esqueleto axial e 45 atributos do esqueleto apendicular. Esse tipo de divisão é de grande valia durante as análises exploratórias de disparidade morfológica por apresentarem em vários casos independência evolutiva e modularidade (BARDUA et al., 2019; FELICE; GOSWAMI, 2018; GOSWAMI; POLLY, 2010; HALLIDAY; GOSWAMI, 2016).

A compilação de diferentes bancos de dados oriundos de diferentes autores gerou, como resultado, um significativo número de caracteres redundantes (BRAZEAU, 2011; SERENO, 2007; SIMÕES et al., 2017). Para a resolução deste problema, todos os caracteres compilados foram criticamente avaliados e modificações foram realizadas quando necessário. Posteriormente, todos os caracteres foram submetidos a uma

codificação contingencial, seguindo a metodologia proposta por Sereno (2007). Caracteres originalmente com estados múltiplos foram reavaliados e submetidos a codificação contingencial sempre que homologias hierárquicas fossem reconhecidas, optando pela disjunção entre estados de caráter de natureza neomórfica e transformacional (SERENO, 2007). Somente caracteres cujos estados são baseados em características merísticas, ou que, claramente representavam morfoclinas, foram categorizados como caracteres de estados múltiplos (7,1%). Graficamente, para estados de caráter cuja informação foi perdida ou não pode ser quantificada foi empregado o símbolo (?). Quando determinado estado de caráter foi diagnosticado como não aplicável, o símbolo (-) foi atribuído ao mesmo. Caracteres que apresentavam estados polimórficos são apresentados separados por (&).

A aquisição das características morfológicas foi realizada majoritariamente por observação direta dos espécimes obtidos. Contudo, alguns atributos foram quantificados e/ou complementados por informações contidas na literatura. Devido à escassez de exemplares de *Skiothcharax meizon* disponíveis para análise, um parátipo (MNRJ16231) foi microtomografado e radiografado. A codificação dessa espécie (referente a morfologia interna) na matriz táxon-caracteres se deu exclusivamente por meio desse material, sendo complementado com dados contidos na descrição original (PRESSWELL; WEITZMAN; BERGQUIST, 2000). Da mesma forma, dois exemplares da nova espécie, aqui descrita, foram microtomografados e sua morfologia foi reconstruída digitalmente. Para isso, posteriormente a aquisição dos *slices*, as imagens originalmente em extensão “.bmp” foram transformadas em arquivos “.jpeg” para a reconstrução tridimensional da arquitetura do esqueleto, por meio da renderização do volume, utilizando os softwares Amira (v6.0; FEI Company, Hillsboro, OR) e Fiji (Fiji: an open-source platform for biological-image analysis, Schindelin et al., 2012).

3.7 Lista de caracteres analisados

A seguir, estão discriminados os caracteres utilizados na matriz morfológica e posteriormente empregados na análise cladística. A descrição dos caracteres e seus estados são apresentados na seguinte lógica: localizador, variável, qualificador da variável: estados de caráter. Entre colchetes são fornecidos os índices de: consistência (IC), retenção (IR) e homoplasia (IH). As referências utilizadas na elaboração dos caracteres são fornecidas pelo nome do autor, ano da publicação e número do caráter

correspondente e expressas de forma abreviada, sendo elas: (Ba) = Buckup, 1993c; (Bb) = Buckup, 1998; (L) = Lucena, 1993; (Za) = ZANATA, 2000; (Ma) = Moreira, 2002; (Mb) = Moreira, 2007; (ZV) = ZANATA e Vari, 2005; (Na) = Netto-Ferreira, 2006; (Nb) = Netto-Ferreira, 2010b; (P) = de Pinna et al., 2018; (V) = Vari, 1989; (C) = Campanario, 2002; (W) = Weitzman, 1964; (O) = Oyakawa, 1998; (FF) = Fink e Fink, 1981; (PWB) = Presswell; Weitzman; Bergquist, 2000; (T) = Toledo-Piza, 2000; (Mi) = Mirande, 2010 e; (LA) = Langeani, 1998. Todos os caracteres utilizados foram reescritos com o intuito de adequá-los a proposta de Sereno (2007), como citado anteriormente. Dessa forma, quando comparados aos trabalhos originais de referência, todos os caracteres aqui utilizados são modificados. A matriz compilada está disponível no Apêndice 1.

Car.1: Neurocrânio, mesetmoide, lâmina laterodorsal, porção anterior: reduzida (0); bem desenvolvida (1). [IC = 0.3; IR = 0.7; IH = 0.6]

Bb2, L3, Za11, Mb86, ZV23, Na31

Car.2: Neurocrânio, mesetmoide, lâmina laterodorsal, porção anterior, grau de redução: pouco reduzida (0); margens côncavas, totalmente reduzida, margem quase paralelas (1). [IC = 0.5; IR = 0.6; IH = 0.5] - C1, Ba1

Car.3: Neurocrânio, mesetmoide, lâmina laterodorsal, porção posterior: reduzida (0); bem desenvolvida (1). [IC = 0.2; IR = 0.8; IH = 0.8] - P2

Car.4: Neurocrânio, mesetmoide, lâmina laterodorsal, entalhe imediatamente aos processos anterolaterais: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.6; IH = 0.6] - C1

Car.5: Neurocrânio, mesetmoide, processos anterolaterais articulares: rudimentar/ausente (0); desenvolvidos/trifurcado (1). [IC = 0.3; IR = 0.8; IH = 0.6] - L3, Bb2, Za11, ZV23, Na31, Mb86, P1

Car.6: Neurocrânio, mesetmoide, contato mesetmoide-vômer: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Bb4, Mb89, C2

Car.7: Neurocrânio, "*kinethmoid*": ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - FF1

Car.8: Neurocrânio, nasal: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - ZV17, Mi33

Car.9: Neurocrânio, nasal, canal sensorial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.0; IH = 0.6]

Car.10: Neurocrânio, frontal, depressão na porção anterior: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - C4

Car.11: Neurocrânio, frontal, forame anteromedial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.5; IR = 0.9; IH = 0.5] - C5, Bb10

Car.12: Neurocrânio, frontal, forame medial, diâmetro em relação a abertura do canal sensorial supraorbital: subigual (0); conspicuamente maior (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - C6

Car.13: Neurocrânio, frontal, foraminas laterais supraoccipitais: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.00] - Bb10, C5

Car.14: Neurocrânio, barra epifisial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8]

Car.15: Neurocrânio, barra epifisial, desenvolvimento: rudimentar (0); bem desenvolvida (1). [IC = 0.3; IR = 0.8; IH = 0.6]

Car.16: Neurocrânio, frontais, fontanela anterior: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.7; IH = 0.6] - Bb9, C7, Ba8

Car.17: Neurocrânio, frontais-parietais, fontanela posterior: ausente (0); presente (1). [IC = 0.5; IR = 0.5; IH = 0.5] - Z49, Bb128, C8, Ba8

Car.18: Neurocrânio, fontanela posterior, delimitação anterior: frontal (0); parietal (1). [IC = 0.1; IR = 0.2; IH = 0.8] - Z49, Bb128, C8, Ba8

Car.19: Neurocrânio, parietal, canal supratemporal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.4; IH = 0.7] - C3

Car.20: Neurocrânio, pterótico-frontal, contato: ausente (0); presente (1). [IC = 0.07; IR = 0.3; IH = 0.9] - W11, Bb12, C9

Car.21: Neurocrânio, contato pteroesfenoide-paresfenoide ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Zb18, C17

Car.22: Neurocrânio, órbito-esfenoide, processo espiniforme ventreposterior: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.4; IH = 0.8] - L9, C18

Car.23: Neurocrânio, órbito-esfenoide, ramos anteriores, fusão: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.3; IH = 0.8] - C19

Car.24: Neurocrânio, rinoesfenoide, forames (anterodorsal e anteroventral): ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.0; IH = 0.8] - C21

Car.25: Neurocrânio, pteroesfenoide, forame do nervo óptico, diâmetro em relação aos canais sensoriais: subigual (0); conspicuamente largo (1). [IC = 0.3; IR = 0.3; IH = 0.6] - Ba3, C15

Car.26: Neurocrânio, esfenótico, canal látero-sensorial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.4; IH = 0.8] - Ba5

Car.27: Neurocrânio, esfenótico, processo espiniforme lateroposterior: ausente (0); conspícuo (1). [IC = 0.2; IR = 0.6; IH = 0.8] - Nb32, V23 e 25, O11

Car.28: Neurocrânio, abertura frontal - órbito-esfenoide - pteroesfenoide: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.3; IH = 0.8]

Car.29: Neurocrânio, proótico, forame auditório: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Ba9, C14

Car.30: Neurocrânio, proótico, forame auditivo, diâmetro em relação ao forame posterior: subigual (0); 2x ou mais (1). [IC = 0.1; IR = 0.6; IH = 0.8] - Ba6, Ba9, C14

Car.31: Neurocrânio, proótico, forames dos nervos mandibulares, canal ósseo anteroposterior: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.9]

Car.32: Neurocrânio, proótico, forames dos nervos mandibulares, canal ósseo diagonal medial (até o forame auditório): ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.8; IH = 0.6]

Car.33: Neurocrânio, epiótico, barra transversal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.3; IH = 0.6] – PWB, Ba *Obs.: Presswell; Weitzman; Bergquist (2000) propuseram a perda da barra horizontal do epiótico como sinapomorfia do clado formado por (*S. meizon* + *O. aphanes*). Essa condição, entretanto, já havia sido relatada em por Buckup (1993a, 1993c) em *O. aphanes*.

Car.34: Neurocrânio, epiótico, barra transversal, forma: estreita/assimétrica (0); larga/simétrica (1). [IC = 0.2; IR = 0.4; IH = 0.8]

Car.35: Neurocrânio, epiótico, canal horizontal, processo mediodorsal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.5; IR = 0.5; IH = 0.5]

Car.36: Neurocrânio, epiótico, fossa pós-orbital, lamela anterodorsal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.5; IR = 0.5; IH = 0.5]

Car.37: Neurocrânio, fossa pós-orbital, abertura laterodorsal: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - FF12

Car.38: Neurocrânio, canal látero-sensorial supra orbital, ramo frontal-parietal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.7; IH = 0.8] - Ba7, Mb118

Car.39: Neurocrânio, canal látero-sensorial supra orbital, ramo parietal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.5; IH = 0.6] - Ba7, Mb118

Car.40: Neurocrânio, canal látero-sensorial supra orbital, ramo epifisial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.6; IH = 0.7] - Mi84

Car.41: Neurocrânio, canal látero-sensorial supra orbital, conexão com o canal do esfenótico: sem conexão (0); interligados (1). [IC = 0.09; IR = 0.5; IH = 0.9] - Ba11, C11

Car.42: Neurocrânio, paresfenoide, curvatura longitudinal: anteriormente curvado (0); retilíneo (1). [IC = 0.1; IR = 0.6; IH = 0.8] - Za27, ZV41, Na39, Mb95

Car.43: Neurocrânio, intercalar: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0]

Car.44: Arco mandibular, pré-maxilar, posição relativa ao mesetmoide: em linha (0); ventral (1). [IC = 0.2; IR = 0.8; IH = 0.8] - Mb5

Car.45: Arco mandibular, pré-maxilar, dentes: ausentes (0); presentes (1). [IC = 0.3; IR = 0.6; IH = 0.6]

Car.46: Arco mandibular, pré-maxilar, série de dentes funcionais, número: uma (0); duas (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - L38, Bb32, Va42, ZV57, Na8, Mb6, O60

Car.47: Arco mandibular, pré-maxilar, dentes sinfisiais e parasinfisiais, cúspides: uma (0); duas (1); ou três. [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8] - FF44, L53, Bb7, Za36, ZV49, Na74, Mb10

Car.48: Arco mandibular, pré-maxilar, ramo dorsal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.1; IH = 0.8] - L35, Bb31, Za39, Ma1, ZV54, Na78, Mb1

Car.49: Arco mandibular, dentário, dentes: ausentes (0); presentes (1). [IC = 0.3; IR = 0.6; IH = 0.6]

Car.50: Arco mandibular, dentário, fossa articular, série interna de dentes: ausente (0); presente (1). [IC = 0.5; IR = 0.0; IH = 0.5] - Bb36, L49, Za55-56, Mb3, Nc3, O61, MN3

Car.51: Arco mandibular, dentário, dentes, inserção: anteroventral (0); ventral (1). [IC = 0.2; IR = 0.3; IH = 0.7] - Mb37

Car.52: Arco mandibular, dentário, dentes, ancoragem: superficial (0); em fossa óssea (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Mb37

Car.53: Arco mandibular, dentário, dentes reduzidos: ausente (0); presente (1). [IC = 0.08; IR = 0.4; IH = 0.9] - Za56, C31

Car.54: Arco mandibular, dentário, série de dentes não funcionais, disposição: lateralmente (0); toda a extensão do dentário (1). [IC = 0.3; IR = 0.3; IH = 0.6] - Za56, C31

Car.55: Arco mandibular, dentário, dentes sinfisiais e parasinfisiais, cúspides: uma (0); duas ou mais (1). [IC = 0.1; IR = 0.6; IH = 0.8] - Ba38

Car.56: Arco mandibular, dentário, processo coronóide, composição: ângulo-articular - dentário (0); dentário (1). [IC = 0.05; IR = 0.6; IH = 0.5] - Bb38, P38

Car.57: Arco mandibular, dentário, sínfise, tipo de junção: lisa (0); interdigitada (1). [IC = 0.2; IR = 0.5; IH = 0.8] - L48, Bb35, O68, ZV82, Na95, Mb31, Li11, P35

Car.58: Arco mandibular, dentário-ângulo articular, junção: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Ba13, C33

Car.59: Arco mandibular, dentário, canal sensorial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.2; IH = 0.8] - Mi79

Car.60: Arco mandibular, dentário, fossa de articulação, abertura medial ventral: ausente (0); presente (1). [IC = 0.5; IR = 0.8; IH = 0.5] - C32

Car.61: Arco mandibular, maxilar, dentes: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.3; IH = 0.8] - L44, Za52, ZV78, Na92, Mb28

Car.62: Arco mandibular, ângulo-articular, canal sensorial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.5; IR = 0.6; IH = 0.5] - Mi79

Car.63: Arco mandibular, ectopterigoide, tamanho em relação ao palatino: subigual (0); conspicuamente maior (1). [IC = 0.2; IR = 0.2; IH = 0.7] - Na115, Nb51

Car.64: Arco mandibular, ectopterigoide, contato com o quadrado: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.4; IH = 0.8] - T31, Za59, Na123, Mb53

Car.65: Arco mandibular, ectopterigoide, dentes: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.7; IH = 0.6] - L56, Bb22, C36, Na117, Mb55

Car.66: Arco mandibular, quadrado, ramo posteroventral, articulação com o metapterigoide: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8]

Car.67: Arco mandibular, fenestra metapterigoide - quadrado, forma: reduzida verticalmente (0); conspicuamente larga (1). [IC = 0.2; IR = 0.3; IH = 0.8] - L60-61, Bb24, LM26, O44-45, Za66, Ma28, Na124-125, Mb69

Car.68: Arco mandibular, simplético, forma: tubular (0); lamelar (1). [IC = 0.2; IR = 0.7; IH = 0.8] - O46, Na131, Mb70

Car.69: Arco mandibular, boca, posição: terminal (0); subterminal (1); ventral (2). [IC = 0.4; IR = 0.4; IH = 0.5] - Ba37, Mb0, Na73, O72

Car.70: Arco mandibular, mesopterigoide, dentes: ausente (0); presente (1). [IC = 1.0; IR = 1.0; IH = 0.0] - L55, V54, Ba12, Bb23, O40, T29, Na121, Mb58, LM24

Car.71: Arco mandibular, metapterigoide, forame posterior: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.0; IH = 0.8] - C35

Car.72: Esqueleto branquial, raios branquiostégios, número: três (0); quatro (1); cinco (2). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.8] - Bb30, L70, Za73, ZV112, V61, C40, T35, Mi212-213

Car.73: Esqueleto branquial, urohial, porção laminar ventral: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Mb199

Car.74: Esqueleto branquial, urohial, porção laminar ventral, forma: triangular (0); elipsóide (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8] - Mb199

Car.75: Esqueleto branquial, urohial, bifurcação anterior: ausente (0); presente (1). [IC = 0.09; IR = 0.4; IH = 0.9] - Ma52, Mb196, Na151

Car.76: Esqueleto branquial, ceratohial, abertura anterodorsal, forma: semicircular (0); alongada medialmente (1). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.9] - Z71, Mb189

Car.77: Esqueleto branquial, “elemento glossohial”: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.6; IH = 0.7] - ZV109, Na142, O52, Mi188-189

Car.78: Esqueleto branquial, “elemento glossohial”, ossificação: ausente (0); ossificado (1). [IC = 0.2; IR = 0.3; IH = 0.8]

Car.79: Esqueleto branquial, faringobranquial 1, ossificação: ausente (0); ossificado (1). [IC = 0.1; IR = 0.6; IH = 0.8]

Car.80: Esqueleto branquial, faringobranquial 2, placa dentígera: ausente (0); presente (1). [IC = 0.07; IR = 0.3; IH = 0.9]

Car.81: Esqueleto branquial, faringobranquial 3, placa dentígera: ausente (0); presente (1). [IC = 0.08; IR = 0.3; IH = 0.9]

Car.82: Esqueleto branquial, faringobranquial 3, forma da porção posterior: cilíndrico (0); deprimido dorsoventralmente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0]

Car.83: Esqueleto branquial, arcos branquiais posteriores, especialização: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.0; IH = 0.6] - P40, Bb40 *Obs.: Esse caráter corresponde a várias condições apomórficas exclusivas de Prochilodontidae e Curimatidae, propostas por Vari (1989). A dissolução desses caracteres se torna irrelevante no contexto dessa tese, desta forma, os 12 caracteres (car. 1-8, 12-15) propostos originalmente pelo autor, são aqui sumarizados de forma similar ao realizado por Buckup (1998) e de Pinna et al. (2018).

Car.84: Esqueleto branquial, aparato bucofaringeal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.5; IR = 0.0; IH = 0.5] - P76, Bb76 *Obs.: Esse caráter corresponde a várias condições apomórficas exclusivas de Anostomidae e Chilodontidae, propostas por Vari (1989). A dissolução desses caracteres se torna irrelevante no contexto dessa tese, desta forma, os caracteres (car. 44-58) propostos originalmente pelo autor, são aqui sumarizados de forma similar ao realizado por Buckup (1998) e de Pinna et al. (2018).

Car.85: Série opercular, antorbital: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.3; IH = 0.6] - Bb20, L25, ZV1, Na1, V1, O28, Mi55

Car.86: Série opercular, antorbital, forma: triangular (0); alongado diagonalmente (1). [IC = 0.2; IR = 0.0; IH = 0.8] - C24, Mi56

Car.87: Série opercular, supraorbital: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.9] - Ba11, Bb21, C25, Mb198, PWB *Obs.: Presswell; Weitzman; Bergquist (2000) recuperam que a ausência dos supraorbitais é uma sinapomorfia não exclusiva do clado formado por (*O. aphanes* + *S. meizon*). Essa mesma condição é observada em outros Crenuchidae não proximamente relacionados.

Car.88: Série opercular, supraorbital, forma: rudimentar (0); bem desenvolvido (1). [IC = 0.1; IR = 0.2; IH = 0.8] - Mb126

Car.89: Série opercular, infraorbital 1, processo ascendente dorsoposterior: ausente (0); presente (1). [IC = 0.5; IR = 0.9; IH = 0.5] - Ba9

Car.90: Série opercular, infraorbital 1, canal látero-sensorial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.0; IH = 0.7] - ZV151, C3

Car.91: Série opercular, infraorbital 2, porção laminar: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.3; IH = 0.8] - Ba10, ZV9, Mi58

Car.92: Série opercular, infraorbital 3, porção laminar: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.7; IH = 0.8] - Ba10

Car.93: Série opercular, infraorbital 4, porção laminar: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.8; IH = 0.7] - Ba10, Mi68

Car.94: Série opercular, infraorbital 5, porção laminar: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8] - Ba10

Car.95: Série opercular, infraorbital 6, porção laminar: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.4; IH = 0.8] - Ba10

Car.96: Série opercular, infraorbital 2, canal látero-sensorial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.7; IH = 0.6] - ZV151, C3

Car.97: Série opercular, infraorbital 3, canal látero-sensorial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.7; IH = 0.7] - ZV151, C3

Car.98: Série opercular, infraorbital 4, canal látero-sensorial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.7; IH = 0.7] - ZV151, C3

Car.99: Série opercular, infraorbital 5, canal látero-sensorial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.7; IH = 0.7] - ZV152, C3

Car.100: Série opercular, infraorbital 6, canal látero-sensorial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.6; IH = 0.8] - C3

Car.101: Série opercular, preopérculo, canal sensorial cefálico, ramo dorsal: não acima do canto opercular (0); ultrapassando o espinho opercular (1). [IC = 0.5; IR = 0.8; IH = 0.5] - Bb26, P26

Car.102: Série opercular, pré-opérculo superior: reduzido/ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.5; IH = 0.6] - P27, Bb128, C39 *Obs.: a condição reduzido/ausente corresponde a um caráter não informativo para o grupo interno. Dessa forma, sua segmentação em condições neomórfica e transformacional se torna irrelevante dentro dos objetivos desta tese.

Car.103: Série opercular, opérculo, superfície lateral, flange: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.0; IH = 0.6] - P29, Bb29

Car.104: Série opercular, opérculo, margem posterior, forma: ligeiramente convexa (0); côncava (1). [IC = 0.2; IR = 0.6; IH = 0.7] - Mb77

Car.105: Série opercular, sistema látero-sensorial, canal pré-maxilar, ramo ventreposterior: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.5; IH = 0.8]

Car.106: Esqueleto axial, aparelho de Weber, orientação: posterodorsal (0); posterior (1). [IC = 0.2; IR = 0.6; IH = 0.8]

Car.107: Esqueleto axial, aparelho de Weber, processo transversal do centro vertebral 2, orientação: cranial (0); posterior (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.9] - Ba16

Car.108: Esqueleto axial, primeira costela pleural (centro vertebral 5), processo medial ventral: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.8; IH = 0.6] - Ba17, L81, Bb51, O76, T52, Za88, ZV115, Na217

Car.109: Esqueleto axial, primeira costela pleural (centro vertebral 5), processo medial ventral, forma: laminar (0); laminar-tubular (1); tubular (2). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.8]

Car.110: Esqueleto axial, primeira costela pleural (centro vertebral 5), processo medial ventral, expansão parasagital: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.4; IH = 0.7]

Car.111: Esqueleto axial, costelas anteriores (1-3, raramente entre 1-5), processo lamelar posterior na região proximal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.2; IH = 0.8]

Car.112: Esqueleto axial, quinta costela pleural, orientação transversal: anterolateral (0); lateral (1); posterolateral (2). [IC = 0.1; IR = 0.1; IH = 0.8]

Car.113: Esqueleto axial, supraneurais, número: três (0); quatro (1); cinco (2); seis (3); sete ou mais (4). [IC = 0.1; IR = 0.2; IH = 0.8] - Ba18, L96, Ma76, Mb340, ZV122, C56, Mi279

Car.114: Esqueleto axial, vértebras pré-caudais, alinhamento em relação ao alinhamento das caudais: conspicuamente arqueadas dorsalmente (0); retilínea (1). [IC = 0.1; IR = 0.7; IH = 0.8]

Car.115: Esqueleto axial, vértebras pré caudais, centro vertebral, porção anterior e posterior: assimétricas (0); simétricas (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8]

Car.116: Esqueleto axial, pré-zigapófise neural pré-caudal, tamanho relativo a pós-zigapófise: subigual (0); conspicuamente maior (1). [IC = 0.1; IR = 0.7; IH = 0.8] - Mb343

Car.117: Esqueleto axial, pós-zigapófise neural pré-caudal, conexão com a lâmina medial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.6; IH = 0.8] - Mb341

Car.118: Esqueleto axial, espinho neural da vértebra 5, lâmina posterior: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.0; IH = 0.8]

Car.119: Esqueleto axial, vértebras de transição, pré-zigapófises hemais: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.8]

Car.120: Esqueleto axial, pós-zigapófise neural caudal, conexão com a lâmina medial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.0; IH = 0.6] - Mb343

Car.121: Esqueleto axial, uroneurais: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.6; IH = 0.7] - Ba35, Bb70, L108, Za116, Mb301, ZV149, Na258, C50, O89, Mi306

Car.122: Esqueleto axial, epurais, número: um (0); dois (1); três (2). [IC = 0.2; IR = 0.6; IH = 0.8] - Bb68-69, L106, Za115, ZV150, Na256, C53, Mi296-297, O88

Car.123: Esqueleto axial, hipural 1 e 2, fusão: ausente (0); presente (1). [IC = 0.5; IR = 0.6; IH = 0.5] - Bb71, Za117, Mi305

Car.124: Esqueleto axial, hipural 1, fusão com o centro pleural: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Mi303, FF113

Car.125: Esqueleto axial, diastema hipural, extensão: totalmente aberta (0); até a metade dos hipurais (1); ausente (2). [IC = 0.1; IR = 0.3; IH = 0.8]

Car.126: Esqueleto axial, centro pleural, número: dois (0); três (1); quatro (2). [IC = 0.2; IR = 0.2; IH = 0.7]

Car.127: Esqueleto axial, nadadeira caudal, hipural 6: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Na262, Nb163

Car.128: Esqueleto axial, nadadeira caudal, hipural 5 e 6, fusão: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.4; IH = 0.7] - C51

Car.129: Esqueleto axial, nadadeira dorsal, número de raios sobre o primeiro pterigióforo: um (0); dois (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8] - L98, Za100, ZV126, Na235, C62, Mi272

Car.130: Esqueleto axial, nadadeira dorsal, número de raios totais: 14 ou menos (0); 15 ou mais (1). [IC = 0.2; IR = 0.5; IH = 0.7] - Ba32, L97, Za99, ZV125, Na233, C59-60-61, Mi270 *Obs.: Apesar da subjetividade em fragmentar estados de caráter contínuo sem um *gap* evidente, esse caráter foi proposto com base nas frequências de distribuição nas OTUs analisadas. Usualmente, os Crenuchinae apresentam mais de 15 raios na nadadeira dorsal, com exceção de um exemplar de *P. weitzmani* (14 raios) citado por Campanário (2002). Em Characidiinae o número elevado de raios é observado somente nas espécies do gênero *Elachocharax* (17-21 raios). Demais crenuquídeos geralmente apresentam 13 ou menos raios, com exceção de *G. sterbai* e alguns exemplares de *Ch. mirim*, ambos com 14 raios. Implicações desse tipo de codificação são apresentadas na discussão.

Car.131: Esqueleto axial, nadadeira anal, primeiro pterigióforo, posição relativa ao final da base da nadadeira dorsal: anterior, 3 ou mais vértebras (0); em linha na mesma vertebra (1); posterior, 2 ou mais vértebras (2). [IC = 0.5; IR = 0.7; IH = 0.5]

Car.132: Esqueleto axial, nadadeira anal, número de raios sobre o primeiro pterigióforo: um (0); dois (1). [IC = 0.2; IR = 0.3; IH = 0.8] - C73

Car.133: Esqueleto axial, lepidotríquias, relação comprimento x largura das hemitríquias: subigual (0); 2x ou mais (1). [IC = 0.2; IR = 0.7; IH = 0.7]

Car.134: Esqueleto apendicular, pós-temporal: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - PWB *Obs.: a ausência do osso após-temporal foi considerado como possível autapomorfia de *O. aphanes* por Buckup (1993a). Posteriormente, Presswell; Weitzman; Bergquist (2000) recuperam essa condição como sinapomorfia do clado formado por (*O. aphanes* + *S. meizon*).

Car.135: Esqueleto apendicular, pós-temporal, processo medial proximal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.7; IH = 0.7] - Ba20, L92, Bb53, Ma64, ZV130- 131, Na164, Mb237

Car.136: Esqueleto apendicular, pós-temporal, posição relativa à barra horizontal do epiótico: anterior (0); em cima (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0]

Car.137: Esqueleto apendicular, pós-temporal, expansão laminar parasagital: ausente (0); presente (1). [IC = 0.07; IR = 0.4; IH = 0.9]

Car.138: Esqueleto apendicular, extra-escapular: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.4; IH = 0.7] - Mb233, Bb52, C63

Car.139: Esqueleto apendicular, extra-escapular, porção laminar: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.9]

Car.140: Esqueleto apendicular, supracleito, canal sensorial lateral: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.2; IH = 0.8] - L91, Bb54, O80, Mb239

Car.141: Esqueleto apendicular, supracleito, curvatura: retilíneo (0); curvado posteriormente (1). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.8] - Ba21

Car.142: Esqueleto apendicular, supracleito, forma: plano/lamelar (0); tridimensional (1). [IC = 0.5; IR = 0.0; IH = 0.5]

Car.143: Esqueleto apendicular, supracleito, orientação em relação ao ramo dorsal do cleito: acompanhando o cleito (0); inclinado (1). [IC = 0.2; IR = 0.2; IH = 0.8] - Ba21

Car.144: Esqueleto apendicular, supracleito, tamanho em relação ao ramo dorsal do cleito: curto, 1/3 ou > (0); alongado, 1/2 ou < (1). [IC = 0.2; IR = 0.2; IH = 0.7] - Ba21-22

Car.145: Esqueleto apendicular, cleitro, lâmina lateroposterior, relação entre a porção vertical e horizontal: vertical conspicuamente mais alta (0); subigual (1); horizontal conspicuamente mais longa (2). [IC = 0.1; IR = 0.6; IH = 0.8] - Mi232 L88 P77

Car.146: Esqueleto apendicular, cleitro, ramo dorsal, alongamento em relação ao canal horizontal do ouvido interno: conspicuamente abaixo (0); atinge ou ultrapassa a barra (1). [IC = 0.2; IR = 0.5; IH = 0.7]

Car.147: Esqueleto apendicular, cleitro, porção apical, contato com supracleitro: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.2; IH = 0.8]

Car.148: Esqueleto apendicular, pós-cleitro 1: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.2; IH = 0.8] - Mi247, ZV132, Mb222, LA67, Ba23

Car.149: Esqueleto apendicular, pós-cleitro 1, grau de desenvolvimento: rudimentar (0); bem desenvolvido (1). [IC = 0.2; IR = 0.6; IH = 0.7] - Ba23

Car.150: Esqueleto apendicular, pós-cleitro 2: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Mi248, L89, T55, ZV133

Car.151: Esqueleto apendicular, pós-cleitro 3: ausente (0); presente (1). [IC = 0.5; IR = 0.0; IH = 0.5] - Mi249, Bb59, L90, T75, ZV134

Car.152: Esqueleto apendicular, coracoide, processo espiniforme medioposterior: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8] - Ba27

Car.153: Esqueleto apendicular, coracoide, processo espiniforme medioposterior, orientação: caudal (0); ventral (1). [IC = 0.3; IR = 0.0; IH = 0.6] - Ba27

Car.154: Esqueleto apendicular, coracoide, porção laminar medial ventral, forame: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.8] - Mi240, L84, Bb55

Car.155: Esqueleto apendicular, coracoide, grau de desenvolvimento em relação ao cleitro: reduzido (0); bem desenvolvido (1). [IC = 0.3; IR = 0.5; IH = 0.6] - Mi238, Mb63

Car.156: Esqueleto apendicular, coracoides, contato medial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.7; IH = 0.8] - Ba26

Car.157: Esqueleto apendicular, contato medial entre os coracoides, extensão em relação a margem proximal: até a metade (0); toda a extensão (1). [IC = 0.2; IR = 0.7; IH = 0.7]

Car.158: Esqueleto apendicular, mesocoracoide: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - C64

Car.159: Esqueleto apendicular, escapular, ramo anterodorsal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.3; IH = 0.8]

Car.160: Esqueleto apendicular, escapular, ramo anterodorsal, orientação: dorsal (0); posterior (1). [IC = 0.2; IR = 0.7; IH = 0.8]

Car.161: Esqueleto apendicular, escapular, forame, diâmetro em relação ao comprimento do osso: reduzido, 1/3 ou menos (0); conspicuamente largo, 1/2 ou mais (1). [IC = 0.1; IR = 0.1; IH = 0.8] - Mi 244

Car.162: Esqueleto apendicular, cintura peitoral, cleitro - coracoide, espaço entre os ossos: ausente (0); presente (1). [IC = 0.5; IR = 0.9; IH = 0.5] - Mi239, Bb56, Mb248, L82, O83, Na176

Car.163: Esqueleto apendicular, nadadeiras peitorais, proximais radiais posteriores, tamanho em relação aos primeiros: longos, mais que o dobro (0); curtos, subigual (1). [IC = 0.08; IR = 0.4; IH = 0.9]

Car.164: Esqueleto apendicular, nadadeiras peitorais, radiais proximais, número: quatro (0); três (1). [IC = 0.2; IR = 0.5; IH = 0.7]

Car.165: Esqueleto apendicular, nadadeiras peitorais, radiais proximais em vista lateral: todos expostos lateralmente (0); apenas o mais posterior exposto (1); não exposto (2). [IC = 0.2; IR = 0.4; IH = 0.7] - Mb246

Car.166: Esqueleto apendicular, nadadeira peitoral, número de raios indivisos anteriores: um (0); dois (1); três (2); quatro (3). [IC = 0.3; IR = 0.8; IH = 0.6] - Ba28, C68

Car.167: Esqueleto apendicular, nadadeira peitoral, *unculi*: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.6; IH = 0.8]

Car.168: Esqueleto apendicular, nadadeiras pélvicas, número raios indivisos anteriores: um (0); dois (1); três (2). [IC = 0.5; IR = 0.0; IH = 0.5] - Ba31, Mi256

Car.169: Esqueleto apendicular, lepidotríquias, relação comprimento x largura das hemitríquias: subigual (0); 2x ou mais (1). [IC = 0.2; IR = 0.8; IH = 0.7]

Car.170: Esqueleto apendicular, osso pélvico, margem distal do processo anterodistal, porção laminar: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.4; IH = 0.8] - Mi262, ZV140

Car.171: Esqueleto apendicular, osso pélvico, porção laminar do processo anterodistal, grau de desenvolvimento: reduzida (0); bem desenvolvida (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Mi262, ZV140

Car.172: Esqueleto apendicular, osso pélvico, superfície ventral, cristas (processos) ósseas diagonais: ausentes (0); presentes (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Mi264

Car.173: Esqueleto apendicular, osso pélvico, margem proximal, lamela posterior: ausente, fechada (0); presente, aberta (1). [IC = 0.2; IR = 0.0; IH = 0.8] - Ba30

Car.174: Esqueleto apendicular, osso pélvico, processo anterior, orientação: paralelos (0); convergentes (1). [IC = 0.3; IR = 0.0; IH = 0.6]

Car.175: Esqueleto apendicular, nadadeiras pélvicas, *unculi*: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.8]

Car.176: Esqueleto apendicular, esquirola pélvica: ausente (0); presente (1). [IC = 0.5; IR = 0.0; IH = 0.5]

Car.177: Esqueleto apendicular, processo isquiático, orientação horizontal em relação ao osso pélvico: dorsal (0); em linha (1). [IC = 0.1; IR = 0.6; IH = 0.9]

Car.178: Esqueleto apendicular, processo isquiático, porção posterior, forma: cônico/sub cilíndrico (0); deprimido dorsoventralmente (1). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.9]

Car.179: Musculatura, abertura pseudotimpânica: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Za121, ZV199, Mb396

Car.180: Musculatura, pseudotimpano, grau de desenvolvimento: rudimentar (0); bem desenvolvida (1). [IC = 0.5; IR = 0.0; IH = 0.5]

Car.181: Musculatura, pseudotimpano, forma: semicircular horizontal (0); diagonalmente alongada (1). [IC = 0.5; IR = 0.9; IH = 0.5]

Car.182: Tecido mole, nadadeira dorsal, bainha carnosa lateroposterior sobre as lepidotríquias: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8]

Car.183: Tecido mole, nadadeiras peitorais, bainha carnosa lateroposterior sobre as lepidotríquias: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.6; IH = 0.7]

Car.184: Tecido mole, nadadeira anal, bainha carnosa lateroposterior sobre as lepidotríquias: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.7; IH = 0.8]

Car.185: Tecido mole, nadadeiras pélvicas, bainha carnosa lateroposterior sobre as lepidotríquias: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.7; IH = 0.7]

Car.186: Tecido mole, nadadeira adiposa: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8] - Na240, Mb399, Mi356, C78

Car.187: Tecido mole, raios branquiostegais, união medial: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.5; IH = 0.7] - Mi349, Mb91, Ba42

Car.188: Tecido mole, abertura nasal, separação: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.7; IH = 0.7] - Ba39, C79, Mi351

Car.189: Tecido mole, abertura nasal, abas dérmicas nasais: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8] - Mi351, Ba40

Car.190: Tecido mole, abertura nasal, abas dérmicas nasais, contato: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.3; IH = 0.6] - Ba40

Car.191: Tecido mole, nadadeira pélvica, escama axial modificada: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.6; IH = 0.8]

Car.192: Sistema látero-sensorial, linha sensorial lateral: incompleta/parcialmente perfurada (0); completa/totalmente perfurada (1). [IC = 0.2; IR = 0.7; IH = 0.8] - O95, Mb351, Za125, ZV163, Ba44, C80, Mi91, W16

Car.193: Poro urogenital, disposição no espaço entre as nadadeiras pélvicas e anal: próximo a anal (0); no meio (1). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.8]

Car.194: Cabeça, globo ocular, pupila, forma: circular (0); semicircular (1); conspicuamente oval diagonal (2). [IC = 0.3; IR = 0.6; IH = 0.6]

Car.195: Abertura bucal, alinhamento horizontal em relação à órbita: na porção ventral da órbita (0); abaixo da linha da órbita (1). [IC = 0.2; IR = 0.8; IH = 0.7]

Car.196: Escamas, escamas no istmo: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.6; IH = 0.7] - Ba43, C81

Car.197: Escamas, escamas entre as nadadeiras peitorais: ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.3; IH = 0.6] - Ba43

Car.198: Escamas, escamas na região medial do ventre: ausente (0); presente (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Ba43

Car.199: Escama, tipo: circular (0); intermediaria (1); quadrilateral (2). [IC = 0.5; IR = 0.5; IH = 0.5]

Car.200: Escama circular, forma: cordata (0); discoidal (1). [IC = 0.3; IR = 0.6; IH = 0.6]

Car.201: Escama, *cteni*: ausentes (0); presentes (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0]

Car.202: Escama, campo anterior, *circuli*: ausentes (0); presentes (1). [IC = 0.1; IR = 0.6; IH = 0.8] - Ba48, Mb363

Car.203: Escama, *radii* primários: ausentes (0); presentes (1). [IC = 0.2; IR = 0.2; IH = 0.7] - Mb365-367

Car.204: Escama, *radii* totais, número: 10 ou > (0); 14 ou < (1). [IC = 0.3; IR = 0.8; IH = 0.6]

Car.205: Escama, *radii* secundários: ausentes (0); presentes (1). [IC = 0.2; IR = 0.5; IH = 0.8] - Mb367

Car.206: Escama, *radii* terciários: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.0; IH = 0.8]

Car.207: Escama, *focus*, posição: anterior (0); anteromedial (1); central (2). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.8] - Mb369

Car.208: Escama, *focus*: indistinto (0); conspícuo (1). [IC = 0.2; IR = 0.5; IH = 0.7]

Car.209: Escama, campo anterior: convexo (0); retilíneo (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0]

Car.210: Escama, campo anterior, margem: lisa (0); ondulada (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8]

Car.211: Escama, campo lateral, margem: convexa (0); retilínea (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8]

Car.212: Escama, campo posterior, margem: convexa/arredondada (0); irregular/sinusoidal (1). [IC = 0.06; IR = 0.3; IH = 0.9]

Car.213: Escama, porção central, reticulado: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.7; IH = 0.8]

Car.214: Escama, porção central, reticulado, extensão: mediano (0); medial-periférico (1). [IC = 0.5; IR = 0.0; IH = 0.5]

Car.215: Escama, porção posterior, *radii* primários: ausentes (0); presentes (1). [IC = 1,0; IR = 1,0; IH = 0.0] - Za134, Mb366

Car.216: Escama, *circuli*, orientação: radiais/convergentes (0); horizontais (1); divergentes (2). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.8] - Za132, Mb364

Car.217: Coloração, nadadeira caudal, mancha basicaudal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.7; IH = 0.8] - Ba63, C86

Car.218: Coloração, pedúnculo caudal, mancha: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.2; IH = 0.8] - Mi348

Car.219: Coloração, nadadeira anal, '*eggs spots*': ausente (0); presente (1). [IC = 0.3; IR = 0.0; IH = 0.6]

Car.220: Coloração, cabeça, faixa anterorbital: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.6; IH = 0.8]

Car.221: Coloração, cabeça, faixa posterorbital diagonal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.9] - Ba51

Car.222: Coloração, cabeça, faixa suborbital diagonal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.2; IR = 0.2; IH = 0.8] - Ba50

Car.223: Coloração, cabeça, faixa suborbital vertical: ausente (0); presente (1). [IC = 0.1; IR = 0.5; IH = 0.8] - Ba49, C83

Car.224: Coloração, flanco, faixa longitudinal: ausente (0); presente (1). [IC = 0.09; IR = 0.5; IH = 0.9] - Nb184-185-186

Car.225: Coloração, flanco, faixa longitudinal, intensidade: difusa (0); conspícua (1). [IC = 0.1; IR = 0.4; IH = 0.8] - Nb185

3.8 Análise cladística

A investigação da afinidade taxonômica da nova espécie, bem como os limites que circunscrevem os diferentes táxons, foi realizada com base nos preceitos da sistemática filogenética, originalmente proposta por Hennig (1966), posteriormente elaborada e discutida por outros autores (e.g. de PINNA, 1991; FARRIS, 1983, 1976; HENNIG, 1975; HESSE; POPPER, 1965; HULL, 2001; KLUGE, 1997; NELSON; PLATNICK, 1981; RIEPPEL, 2005; WILEY et al., 1991; WILEY, 1981).

A matriz táxon-caracteres foi construída utilizando o software Mesquite v 3.0 (MADDISON; MADDISON, 2010). Após a compilação e incorporação de novas características, a matriz final dispõe de 53 terminais e 225 caracteres, sendo os caracteres 68, 71, 108, 111, 112, 121, 124, 125, 130, 144, 164, 165, 167, 193, 198, 206, e 215 tratados como ordenados. Buscas heurísticas almejando as árvores mais parcimoniosas foram realizadas por meio do software TnT v. 3.0 (GOLOBOFF; FARRIS; NIXON, 2008, 2003), utilizando o algoritmo *tree bisection and reconnection* (TBR) para o *branch swapping*, 5.000 réplicas randômicas de táxons (*mult* 5000) com *random seed* 0 e

salvando 20 árvores por réplica (*hold* 20).. O cálculo da árvore de consenso foi obtido por meio do *script* de rotina presente no próprio TNT. Os cálculos de suporte estatístico acerca dos índices de otimização (índice de retenção, índice de consistência e índice de homoplasia) foram realizados dispondo do *script* “*statsall.run*” (desenvolvido por Peterson L. Lopes), incrementado no TNT. O índice de decaimento de Bremer (BREMER, 1994), bem como as proporções de *Jackknife* e *bootstrap* (frequência absoluta e GC, (FELSENSTEIN, 1985b; GOLOBOFF; FARRIS; NIXON, 2008) contaram com 1000 pseudoréplicas e foram realizadas no TNT. Para fins de discussão, análises exploratórias foram realizadas por meio de *constraints* positivos em alguns clados e com um banco de dados dispondo conjuntamente de informações com dados discretos e contínuos (merísticos). Devido a inconsistência acerca das relações filogenéticas em níveis mais inclusivos dentro de Characiformes, a topologia obtida foi enraizada em diferentes pontos. Isto se deu alterando o grupo externo primário, explorando assim, a estabilidade dos agrupamentos dentro do grupo interno e a influência das diferentes condições na polarização dos caracteres durante a análise de parcimônia (WILBERG, 2015). Todas as análises exploratórias realizadas, dispõe dos mesmos parâmetros da análise principal durante a busca das árvores mais parcimoniosas.

3.9 Disparidade morfológica e reconstrução do morfoespaço

A reconstrução do morfoespaço foi realizada utilizando como base de dados a matriz de dados morfológicos binários/multiestados empregada na análise cladística. A quantificação morfológica empregada nesta tese refere-se apenas ao senso de disparidade morfológica no sentido convencional, sem implicações ecológicas profundas ou funcionais (ANDERSON; FRIEDMAN, 2012; RUTA et al., 2013). A matriz de caracteres foi transformada em uma matriz de distância métrica euclidiana (ANDERSON, 2001; CLARKE, 1993). Posteriormente, a ocupação do morfoespaço foi quantificada por meio do *scatterplot* a partir dos resultados da análise de coordenadas principais (PCoA).

A disparidade morfológica dos táxons foi realizada sob a ótica de complexos anatômicos, perfazendo diferentes níveis de compartimentalização. No primeiro momento, uma análise mais ampla foi realizada utilizando todos os atributos morfológicos levantados (exceto aos relacionados a coloração) quantificados e discutidos a partir dos três primeiros eixos da PCoA. Demais investigações acerca da ocupação do morfoespaço foram realizadas separadamente, com independência das características dos

elementos cranianos e atributos pós-craniais, subdivididos em esqueleto axial e esqueleto apendicular e morfologia das escamas. Para não enviesar o suporte estatístico das análises, estados de caráter não informativos no grupo interno foram suprimidos da análise de PCoA.

Suporte estatístico foi realizado submetendo as diferentes matrizes de distância ao teste (*a priori*) de análise de variância com permutação não paramétrico-PERMANOVA (ANDERSON, 2001), com 1000 pseudoréplicas e análise de similaridades-ANOSIN. Posteriormente, as diferenças significantes foram obtidas por meio do teste post hoc de comparação par-a-par com correção de Bonferroni relativizado em “p-valor”, com níveis de significância de $\alpha \leq 0,05$ (RUTA et al., 2013). Todas as análises estatísticas utilizadas na quantificação da disparidade morfológica foram realizadas utilizando o software Past versão 4.0 (HAMMER; HARPER; RYAN, 2001). Adicionalmente, foram construídos no R versão 4.1.2 (R CORE TEAM, 2022) gráficos de disparidade acrescidos com a informação filogenética recuperada na árvore de consenso estrito, por meio da função *phylomorphospace* (SIDLAUSKAS, 2008) do pacote *phytools* (REVELL, 2012). O plote com a quantificação da disparidade ao longo do tempo (relativo) foi realizada com a função *dtl* do pacote *geiger*.

3.10 Evolução do tamanho corporal

A função *fastAnc* do pacote *phytools* (REVELL, 2012) foi utilizada na reconstrução da estimativa do estado ancestral do tamanho corporal. Esta função estima, por máxima verossimilhança (*maximum likelihood*), os valores esperados para os nós da filogenia com base no Movimento Browniano. O valor do comprimento padrão máximo de cada espécie foi retirado da literatura e incrementado com as medições realizadas neste trabalho. Buscando evitar vieses vinculados à heterocedasticidade durante a comparação das diferentes linhagens, os valores do tamanho padrão foram logaritimizados ($\log_{10}$) (STOCKDALE; BENTON, 2021). A reconstrução da estimativa do estado ancestral do tamanho corporal foi realizada no R Studio versão 4.1.2 (R CORE TEAM, 2022).

A otimização da condição ancestral (i. e. miniatura – não miniatura) foi baseada no modelo de evolução de parcimônia não ponderada, utilizando os algoritmos incrementados no software Mesquite (MADDISON; MADDISON, 2010). Tanto a análise de evolução do tamanho corporal quanto a otimização do estado ancestral foram realizados com base na topologia de consenso estrito suprimindo as OTUs dos grupos

externos. A definição das espécies miniaturas segue a proposta de Weitzman e Vari (1988), posteriormente discutida por Toledo-Piza, Mattox e Britz (2014).

Para uma contextualização mais ampla, durante a quantificação e discussão sobre perdas de elementos ósseos e simplificações estruturais, a composição e número de elementos do esqueleto foi baseado em trabalhos prévios, abrangendo espécies miniaturas e não miniaturas de diferentes níveis filogenéticos (e.g. CAMPANÁRIO, 2002; DARLIM; MARINHO, 2018; MATTOX; BRITZ; TOLEDO-PIZA, 2014; TOLEDO-PIZA; MATTOX; BRITZ, 2014; WEITZMAN, 1962). A síntese teórica acerca de simplificações estruturais empregada nesta tese foi baseada no proposto por Sidor (2001) e abrange somente em características não hierárquicas de complexidade, isto é, contemplando somente o número de partes do sistema (MCSHEA, 1996).

3.11 Correlação entre habitat ecológico e evolução fenotípica

Para investigar se transições no hábito de vida estão correlacionadas aos padrões de diversificação fenotípica, foi utilizado a metodologia descrita por Revell e Collar (2009), que consiste em ajuste de modelos de matrizes de variância/covariância sobre as reconstruções de hábito de vida e filogenia nas linhagens inferidas. Foram delimitadas duas categorias relacionadas ao hábito de vida das espécies estudadas, consistindo em espécies bentônicas e bentopelágicas. É estimado uma complexidade do uso de ambientes em Crenuchidae, com adaptações que podem ir além das divisões categorizadas aqui, como, a exemplo, as adaptações observadas em *A. elegans* (ZUANON; CARVALHO; SAZIMA, 2006). Contudo, as definições adotadas são pragmáticas e baseadas nos padrões observados na maioria dos crenuquídeos. Informações sobre o hábito de vida foi retirado da literatura, com exceção do novo táxon, oriunda de observações *in situ*.

Para avaliar a presença de sinal filogenético (senso BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003) nos dados de tamanho corporal e fenótipo foi utilizado a função *phylosig* do pacote *phytools* (REVELL, 2012). A investigação do sinal filogenético foi realizada de forma independente para Crenuchidae e para alguns subclados mais significativos. O valor do sinal filogenético foi interpretado utilizando o valor de K de Blomberg (BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003).

A função *evol.vcv* do pacote *phytools* (REVELL, 2012) foi utilizada para ajustar as matrizes de variância/covariância e comparação dos diferentes modelos por verossimilhança (*likelihood ratio test*). Foi comparado tanto o ajuste de modelo com

matriz única (i. e., não incorporando o hábito de vida) quanto modelos que incorporam múltiplas matrizes, (uma matriz para cada categoria de hábito de vida). Foi utilizado os scores primários resultantes da PCoA e o tamanho padrão máximo (valores logaritmizados) como variáveis fenotípicas e tamanho corporal respectivamente.

Para investigar se espécies com hábitos diferentes apresentam diferenças significativas na disparidade fenotípica e no tamanho corporal foi utilizado o teste de análise de variância filogenética por meio da função *phylANOVA* do pacote *phytools* (REVELL, 2012).

Todos os testes foram realizados no R Studio versão 4.1.2 (R CORE TEAM, 2022). Análises adicionais para inferir o poder e tamanho de efeito dos testes foram realizados no software *G power* (FAUL et al., 2007, 2009).

3.12 Modelos macroevolutivos

Para investigar os padrões de diversificação do fenótipo e tamanho corporal foram utilizados cinco diferentes modelos evolutivos. O *White-noise* (WN), o primeiro modelo, foi realizado *a priori* para testar a significância da estrutura filogenética sobre as variáveis de interesse, uma vez que este modelo assume uma distribuição normal dos atributos sem a variância/covariância da estrutura filogenética (HARMON et al., 2008).

O segundo modelo utilizado foi o *Brownian Motion* (BM). O padrão gerado pelo modelo de Movimento Browniano pode ser interpretado como o resultado da diversificação por deriva genética ou irradiação adaptativa. Esse modelo assume uma taxa única da variância que aumenta da raiz para os ramos terminais da árvore, com direção aleatória ao longo da filogenia, sem tendências de mudança evolutivas em linhagens específicas que podem estar associadas a estrutura filogenética. O BM apresenta somente dois parâmetros, a taxa evolutiva da variável expressa pelo sigma quadrado (σ^2) e o valor do atributo inicial no tempo zero, $X(0)$ (BUTLER; KING, 2004; FELSENSTEIN, 1985a; GODOY et al., 2019).

O terceiro modelo escolhido foi o *Ornstein-Uhlenbeck* (OU). Esse modelo apresenta força de atração das médias das variáveis para valores médios “ótimos” ao longo da filogenia. Em outras palavras, os modelos baseados em OU representam o resultado de eventos estocásticos próximos aos valores “ótimos”, análogos a picos adaptativos (representado pelo valor de teta, θ), com força de atração dos atributos determinados pelo valor de alfa (α), gerando resultados que podem ser interpretados como

padrões de evolução estabilizadora (BUTLER; KING, 2004; GODOY et al., 2019; HANSEN, 1997).

O modelo baseado em *Early Burst* (EB), o quarto modelo, representa um rápido aumento dos valores dos atributos seguidos por um decréscimo exponencial ao longo do tempo relativo (representado pelo parâmetro r). Os modelos baseados em EB podem representar eventos macroevolutivos de seleção, incorporando a ideia de irradiação adaptativa (HARMON et al., 2008).

O quinto modelo utilizado foi o *Drift* (Df) (também chamado de *mean-trend*). Este modelo consiste em traços evolutivos com componente de tendência ou desvio direcional, com os valores dos atributos podendo aumentar ou diminuir ao longo da filogenia (HARMON et al., 2008). Da perspectiva de evolução do tamanho corporal, por exemplo, os modelos baseados em tendências podem ser interpretados como resultado de gigantismo (*sensu* COPE, 1896) ou miniaturização, sendo por vezes utilizado para inferir a aplicação da Regra de Cope (ou Lei de Cope) em padrões fenotípicos (CHURCHILL; CLEMENTZ; KOHNO, 2015; HARMON et al., 2008; HEIM et al., 2015; HONE; BENTON, 2007).

O ajuste dos modelos macroevolutivos foi realizado para Crenuchidae e de forma mais pontual em alguns subclados mais significantes, sendo segmentado em duas grandes linhagens dentro de Characidiinae (ver resultados para mais detalhes). Em suma, o clado com espécies de corpo mais baixo e longo, com hábito predominantemente bentônico e o clado com as linhagens de corpo mais alto e curto, onde se encontram as espécies bentopelágicas em sua maioria. Para cada atributo o ajuste dos modelos foi realizado em todos os cenários filogenéticos alternativos para a resolução das politomias resultantes da análise de parcimônia (13 árvores no total). Isso é realizado para evitar possíveis ruídos oriundo das diferentes resoluções no parentesco entre espécies em cenários distintos.

Os atributos de interesse dos modelos, por sua vez, foram o tamanho corporal e o fenótipo. Para investigar a evolução do tamanho corporal foi utilizado os máximos valores do comprimento padrão (CP), avaliados diretamente nos espécimes analisados e com dados retirados da literatura. Os valores do CP foram logaritmizados ($\log 10$) para evitar vieses de magnitude de grandeza (STOCKDALE; BENTON, 2021). Para testar o ajuste de modelos de evolução fenotípica foi utilizado como índice fenotípico o primeiro eixo resultante da PCoA.

A escolha do “melhor” modelo evolutivo foi realizada pelo *Akaike Information Criteria* corrigido para pequenas amostras (AICc) (AKAIKE, 1974). Os diferentes

regimes evolutivos foram gerados por meio do pacote *geiger* (HARMON et al., 2008) pela função *fitContinuous* no R Studio versão 4.1.2 (R CORE TEAM, 2022). Devido às particularidades das análises realizadas, o comprimento de ramos nas filogenias se faz necessário. Para contornar esse problema, foi atribuído aos ramos das topologias 0,001 Ma de tamanho. Esse valor baixo não gera vieses nas análises uma vez que a interpretação dos resultados não abarca cenários de tempo absoluto. Adicionalmente, é apresentado os valores empíricos de AICCc dos ajustes dos modelos em contraste a modelos simulados tanto com parâmetros livres quanto restringidos pelos valores mínimos e máximos dos dados empíricos.

4 RESULTADOS

Os resultados obtidos proporcionaram um cenário que permite explicações além das questões circundadas pelos objetivos centrais do trabalho. Porém, vale ressaltar que a abordagem utilizada aqui, foi cunhada na proposição de uma hipótese filogenética para a nova espécie que está sendo descrita, buscando o melhor poder explanatório acerca das relações de parentesco da nova espécie e demais táxons alienados. Diante de alguns limites, principalmente a composição das OTUs, a topologia aqui apresentada é considerada uma abordagem preliminar e não possui o objetivo fornecer um novo arranjo filogenético Crenuchidae. Entretanto, a soma de evidências independentes levou a elaboração de algumas novas hipóteses que infelizmente não puderam ser testadas com a robustez particularmente desejada, devido às limitações do próprio trabalho. Dessa forma, os resultados descritos nesta secção, estão, primariamente, em confluência com os objetivos centrais da proposta. Porém, vários pontos são merecedores de atenção, uma vez que corroboram hipóteses pretéritas e ajudam na construção de novas conjecturas. Neste contexto, vários aspectos sobre atributos morfológicos e sua significância evolutiva dentro de Crenuchidae são abordados na discussão. Adicionalmente, alguns aspectos adjacentes a estas questões também são discutidos, sempre que possível acrescidos de análises exploratórias durante sua elaboração.

4.1 *Tijuichthys*, novo gênero

Sistemática ictiológica:

Teleostei Müller 1845 [J. A. Moore and T. J. Near 2020]

Characiformes Regan 1911 [T. J. Near and C.E. Thacker]

Crenuchidae Günther, 1864

Characidiinae Fowler, 1932

Tijuichthys gen. nov.

Espécie tipo: *Tijuichthys testaceus* sp. nov.

Diagnose: Os integrantes de *Tijuichthys* podem ser diferenciados dos demais Crenuchidae pelas seguinte sinapomorfia não ambígua: osso intercalar ausente (#42:0) hipural 6 ausente (#126:0). Também são diferenciados dos demais Crenuchidae pela

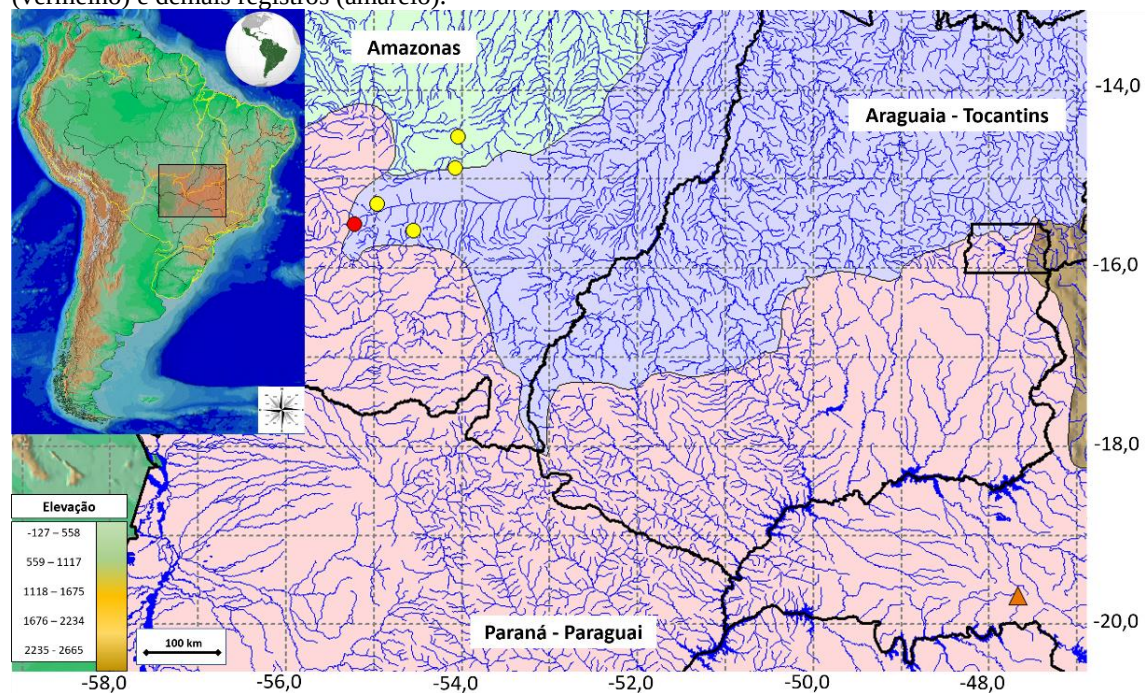
combinação única de sinapomorfias: fusão dos ramos anteriores do órbitoesfenoide (#22:1); ausência da fileira de dentes reduzidos localizados sobre a porção posterior da fossa articular do dentário (#52:0); redução da fenestra entre o metapterigoide e o quadrado (#66:0); somente três raios branquiostégios (#71:0); processo lateral do centro vertebral 2 no aparelho de Weber posteriormente orientado (#106:1); processo medial ventral da costela pleural do quinto centro vertebral constituído somente por porção lamelar (#108:); primeira costela pleural anteroventralmente orientada (#111:0); porção laminar lateroposterior do cleitro com porção vertical conspicuamente mais desenvolvida que a porção horizontal (#144:0). Adicionalmente, os integrantes do gênero *Tijuichthys* podem ser diferenciados dos demais táxons analisados com exceção de *Microcharacidium eleotrioides* por apresentarem somente 16 raios principais na nadadeira caudal (vs. 17 ou mais nos demais Crenuchidae, excepcionalmente um espécime de *Tijuichthys mirim* comb. nov. apresentou 17 raios, cf. Netto-Ferreira, 2013); de *Crenuchus spilurus*, *Poecilocharax bovaliorum*, *Poecilocharax weitzmani*, *Elachocharax* spp., *Geryichthys sterbai* e *Skiocharax meizon* por apresentar de 11 a 14 raios na nadadeira dorsal (vs. 15 ou mais raios); da maioria dos Crenuchidae exceto Crenuchinae, *Elachocharax* spp., *Microcharacidium* spp. e *Characidium bahiense* pela posição do primeiro pterigióforo da nadadeira anal inserido entre os centros vertebrais das v17 e v19 (vs. na v10 em *Skiocharax meizon* e entre a v20 e v24 nos demais Crenuchidae).

Etimologia: *Tijuichthys* deriva das palavras ‘Tiyug’ do Tupi-Guarani (lê-se Tijuca em português), que significa do brejo, do alagado ou do charco, em alusão ao ambiente de ocorrência da espécie tipo, um alagado de cabeceira na drenagem do Alto rio Paraná e ‘ichthys’ (derivado do grego antigo ἰχθύς), uma designação para peixes em geral, peixe do brejo/alagado. Gênero masculino.

Distribuição: As espécies do gênero *Tijuichthys* estão distribuídas em cursos d’água de cabeceira no planalto central brasileiro, composto pelos biomas Cerrado e fragmentos de Mata Atlântica em altitude média. Até o momento, integrantes do novo gênero somente foram registrados nas bacias do rio das Mortes, drenagem do Tocantins-Araguaia, Mato Grosso; cabeceira do rio Culuene, bacia do rio Xingu (*Tijuichthys mirim* comb. nov.), Mato Grosso e bacia do rio Uberaba, drenagem do Alto rio Paraná, Minas Gerais (*Tijuichthys testaceus* sp. nov.) (Figura 2). O padrão biogeográfico observado, apesar de

disjunto, é composto por drenagens adjacentes que compartilham uma íntima relação histórica (ALBERT; REIS, 2011). A proximidade filogenética entre as espécies de *Tijuichthys*, pode ser uma evidência da conexão histórica entre as bacias dos rios Amazonas, Tocantins-Araguaia e Paraná-Paraguai, sugerido por alguns autores (e.g. ALBERT; REIS, 2011; ASSINE, 2004; DAGOSTA; PINNA, 2017; MENEZES et al., 2008). O rio das Mortes, localidade tipo de *T. mirim*, um dos principais afluentes do rio Araguaia, está relativamente próximo à cabeceira do rio Xingu, no Mato Grosso, o que torna plausível a presença da espécie em ambas as localidades. Adicionalmente, a presença de *T. testaceus* no alto rio Paraná, somado a distribuição de *T. mirim* sugere, de forma especulativa, que a linhagem ancestral do clado *Tijuichthys* possa ter se originado nessa região, provavelmente na transição cretáceo/cenozoico, em um momento que evidências mostram que o limite oeste da drenagem do Alto rio Paraná estava substancialmente mais deslocada para oeste e sudoeste do continente sul-americano (ASSINE, 2004; MENEZES et al., 2008), na paleodrenagem que corresponde, geograficamente, à atual divisa entre as cabeceiras dos rios Paraguai, Araguaia e Paraná, e também provavelmente a região que corresponde a alguns tributários do rio Amazonas, como os rios Xingu e Teles-Pires.

Figura 2. Mapa de distribuição das espécies de *Tijuichthys*, na América do Sul. Sistemas do Paraná-Paraguai (rosa), Araguaia-Tocantins (azul) e Amazonas (verde). Localidade tipo de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (triângulo). Distribuição de *Tijuichthys mirim* comb. nov. (círculos), localidade tipo (vermelho) e demais registros (amarelo).



Fonte: Dados do próprio autor.

4.2 *Tijuichthys testaceus* sp. nov.

Tijuichthys testaceus sp. nov.

(Figuras 3, 4 e 5)

Figura 3. *Tijuichthys testaceus* sp. nov., holótipo, DZSJRP 15806, 21,24 mm CP, fêmea (presumidamente), cabeceira do rio Uberaba, Ponte Alta, Minas Gerais, Brasil. Barra de escala 5 mm.



Fonte: Dados do próprio autor.

Jobertina sp., non Pellegrin, 1909 (= *Microcharacidium*), in: Uieda et al., 1987, rio Claro, bacia do rio Paranaíba; p.101: fig. 2D; p.102: referência; p.107: tab. IV, p.108: tab. V, p.110: fig. 4-n.19 e p.111: fig.4-n.23, conteúdo estomacal e análise de teias tróficas.

Microcharacidium sp. Buckup, 1993, in: Langeani et al., 2007, referência, distribuição geográfica de *Hasemanian crenuchoides*.

Crenuchidae sp. nov., in: Carvalho & Langeani, 2013, notas ecológicas, descrição original de *Hyphessobrycon uaiso*.

Crenuchidae gen. nov., in: Serra & Langeani, 2015, notas ecológicas, descrição original de *Hasemanian uberaba*.

Crenuchidae gen. et sp. não descritos, in: Ribeiro et al., 2019, referência, inventário taxonômico do rio Uberaba.

Holótipo: (Figura 3) DZSJRP 15806, 21,24 mm CP, nascente do rio Uberaba, às margens da BR-262, distrito de Ponte Alta, drenagem do rio Grande, sistema do Alto rio Paraná, Uberaba, Minas Gerais, Brasil. (lat:-19.682472, long:-47.668475), Langeani, F.; Carvalho, F.R. & Martins, F.O., 11/iii/2012.

Parátipos: (Figura 4 e 5): DZSJRP 15806 (coletados juntamente com o holótipo), 10 ex., 20,15-26,0 mm CP, nascente do rio Uberaba, às margens da BR-262, distrito de Ponte Alta, drenagem do rio Grande, sistema do Alto rio Paraná, Uberaba, Minas Gerais, Brasil. (lat:-19.682472, long:-47.668475), Langeani, F.; Carvalho, F.R. & Martins, F.O., 11/iii/2012. DZSJRP 8733, 10 ex., 15,88 - 20.48 mm CP, 3 c&s 22,22-23,23 mm CP, nascente do rio Uberaba, às margens da BR-262, distrito de Ponte Alta, drenagem do rio Grande, sistema do Alto rio Paraná, Uberaba, Minas Gerais, Brasil. (lat:-19.682472, long:-47.668475), Equipe do Laboratório de Ictiologia, 08/ix/2006.

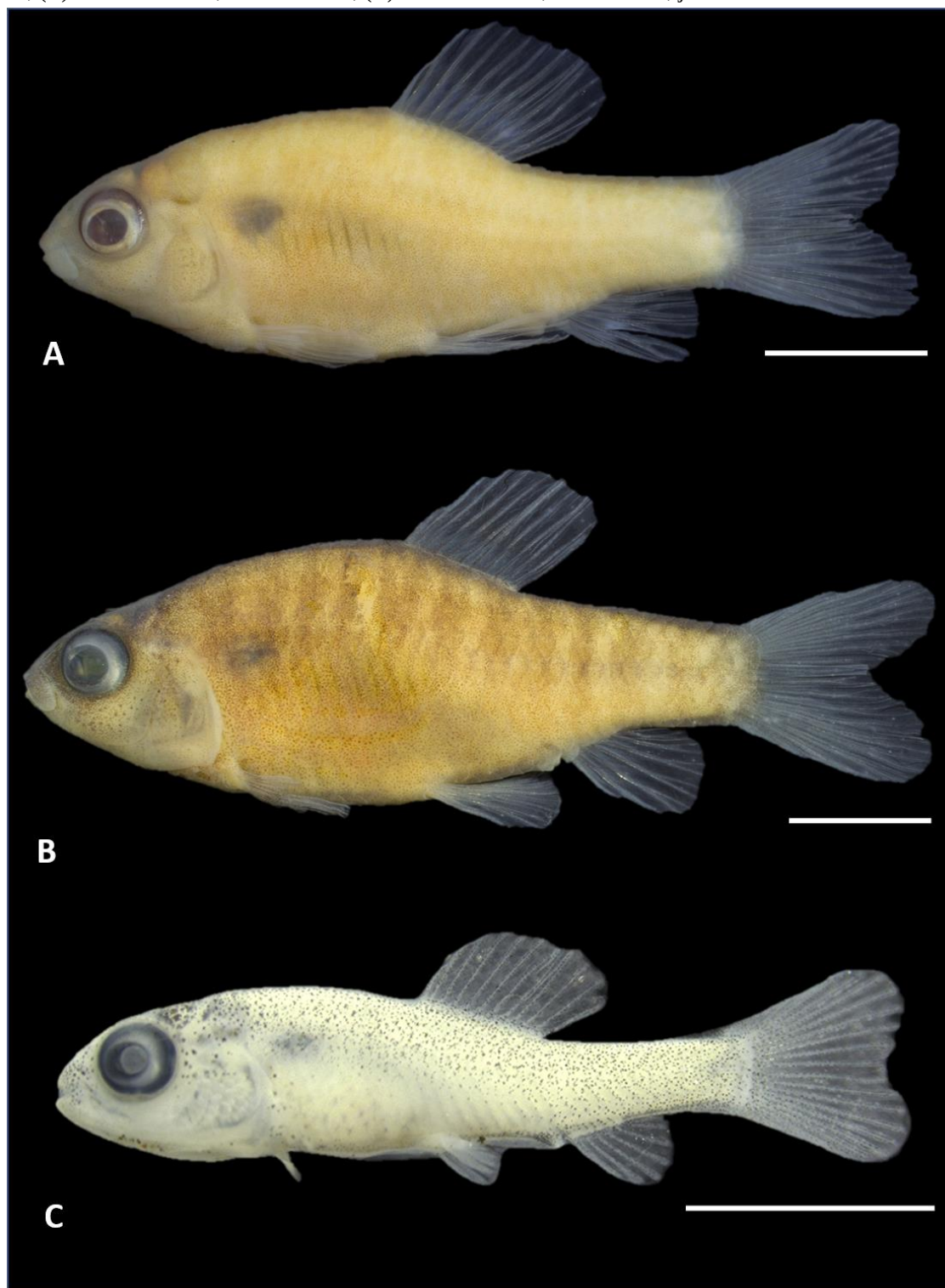
Material adicional: DZSJRP 21046, 206 ex., 22,52-25,49mm CP, 20 c&s 9,42-23,23mm CP, nascente do rio Uberaba, às margens da BR-262, distrito de Ponte Alta, drenagem do rio Grande, sistema do Alto rio Paraná, Uberaba, Minas Gerais, Brasil. (lat:-19.682472, long:-47.668475), Ribeiro, D.C., Chagas, J.M.A., Santos, C.M. & Santos, S.M., 11/ix/2016.

Figura 4. *Tijuichthys testaceus* sp. nov., parátipos, recém fixados, (A) DZSJRP 21046, 21.56 mm CP, (B) DZSJRP 21046, 19.81 mm CP, (C) DZSJRP 21046, 14.84 mm CP, juvenil. Barra de escala 5 mm.



Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 5. *Tijuichthys testaceus* sp. nov., parátipos, conservados em álcool, (A) DZSJRP 21046, 22.55 mm CP, (B) DZSJRP 15806, 20.87 mm CP, (C) DZSJRP 21046, 9.09 mm CP, jovem. Barra de escala 5 mm.



Fonte: Dados do próprio autor

Diagnose: *Tijuichthys testaceus* sp. nov. (Figuras 3, 4 e 5) difere dos demais Crenuchidae pela seguinte combinação de autapomorfias: postemporal localizado anteriormente à barra horizontal do epoccipital, com margem anterior apoiada sobre a porção posterior do pterótico ventralmente e o parietal na porção apical (#135:0) (vs. postemporal apoiado na região medial da barra horizontal do epoccipital); canal sensorial do osso nasal ausente (#8:0) (vs. presente, exceto em *Pe. weitzmani*); abertura localizada entre o frontal, órbitoesfenoide e pteroesfenoide ausente (#27:0) (vs. presente, exceto em *Ch. xanthopterus*, *Me. dispilomma* e *Me. pectorale*); processos anteriores do urohial que sustentam o tecido fibroso que perfaz a ligação com os hipiais ventrais curtos e fundidos, não formando bifurcação conspícua (#74:0) (vs. presença de bifurcação conspícua, exceto em *Ch. zebra*, *Ch. oiticica*, *Ch. gomesi*, *Ch. pterostictum*, *L. omospilus*, *A. minutus*, *Ch. crandellii*, *Me. auroradiatum*, *Me. pectorale* e *Me. nigrum*); canal laterosensorial do infraorbital 1 ausente (#89:0) (vs. presente, exceto em *Pe. weitzmani* e *S. meizon*); supracleito com porção laminar anterior e posterior muito reduzida, lâmina lateromedial levemente curvada anteriormente, gerando uma morfologia relativamente simétrica em três eixos transversalmente (#141:1) (vs. porção laminar plana, não curvada anteriormente, exceto em *Pe. weitzmani*); supracleito com mesmo o plano de orientação do ramo dorsal do cleito, sobrepondo e obstando a observação deste em vista lateral (#142:0) (vs. supracleito conspícua inclinado em relação ao ramo dorsal do cleito); ramo dorsal do cleito com ápice conspícua abaixo do canal horizontal do ouvido interno (#145:0) (vs. atingindo ou ultrapassando o canal horizontal do ouvido interno, exceto em Crenuchinae); poscleito 1 usualmente ausente (#147:0) (vs. poscleito presente, exceto em dois exemplares, ambos em condição de desenvolvimento vestigial e em *G. sterbai*, *Mi. eleotrioides*, *Mi. weitzmani*, *O. aphanes*, *Ch. fasciatum*, *A. elegans*, *A. minutus* e *Me. dispilomma*); lâmina óssea na margem distal do processo anterodistal do osso pélvico ausente (#169:0) (vs. presente, exceto em *Pe. weitzmani*, *Pe. bovaliorum*, *Ch. stigmosum*, *G. sterbai*, *Mi. eleotrioides*, *Mi. weitzmani*, *E. junki*); porção medioposterior do processo isquiático com forma cônica ou subcilíndrica (#177:0) (vs. deprimido dorsoventralmente, exceto em Crenuchinae, *Mi. weitzmani*, *L. omospilus*, *Ch. declivirostre*, *Me. dispilomma*, e *Me. auroradiatum*); raios branquiostégios unidos medialmente na altura do istmo por uma fina membrana de tecido conjuntivo (#186:1) (vs. união medial ausente, exceto em *E. junki* e integrantes do clado 85, exceto em *Ch. schubarti*); *radii* terciários nas escamas da porção média da lateral do corpo presentes (#205:1) (vs. *radii* terciários ausentes, exceto em *Ch. stigmosum*, *Ch. zebra*, *Ch.*

fasciatum, e *Me. auroradiatum*) e; faixa anteorbital escura na região abaixo das narinas ausente (#219:0) (vs. presente, exceto em *Cr. spilurus*, *Pe. weitzmani*, e *S. meizon*). Adicionalmente, a nova espécie difere prontamente de seu congênere, *Tijuichthys mirim* comb. nov., pela coloração aparentemente única e incomum marrom-amarelada em vida (ver descrição das variações de coloração para mais detalhes); ausência da faixa escura longitudinal sobre o flanco (vs. presença); pela largura do corpo 12.3% a 19.4% do comprimento padrão (vs. 9.4% a 13.2% do CP); primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal alojado entre o centro vertebral da v10 ou v11 (vs. no centro vertebral da v9); primeiro pterigióforo da nadadeira anal alojado sobre o centro vertebral da v19 (vs. alojado sob o centro vertebral da v17); côndilo lateral do osso pélvico disposto entre as costelas pleurais 12 e 13, correspondentes às vértebras v8 e v9 (vs. entre as costelas 10 e 11 das vértebras v6 ev7) e; pela posse de 19 a 21 vértebras precaudais (vs. 17 vértebras precaudais).

4.3 Descrição morfológica

4.3.1 Generalidades morfológicas

(Figuras 6 a 8)

Os dados morfométricos estão sumarizados na Tabela 1. Porte pequeno, menores que 26,09 mm de comprimento total. Boca subterminal, abertura bucal horizontalmente alinhada à porção ventral da órbita. Mandíbulas com tamanho aproximadamente iguais, superior levemente projetada anteriormente. Maxilar relativamente curto e largo, menor que a altura da órbita. Perfil dorsal da cabeça na altura das órbitas ligeiramente convexo, retilíneo até a porção final do supraoccipital. Perfil dorsal do corpo até o fim da base da nadadeira dorsal convexo; pedúnculo caudal retilíneo, descendente do final da base da nadadeira dorsal até os raios procorrentes do lobo superior da nadadeira caudal. Perfil ventral do corpo da região do istmo até o final da base da nadadeira ventral convexo; pedúnculo caudal retilíneo, ascendente do final da base da nadadeira ventral até os raios procorrentes do lobo inferior da nadadeira caudal.

Cabeça relativamente pequena, triangular em vista lateral. Aberturas nasais anterior e posterior separadas entre si; abertura nasal anterior circular, na região média da cápsula nasal; abertura nasal posterior ligeiramente maior, lateroposteriormente ovalada, disposta logo antes da margem anterior da órbita. Membranas nasais ausentes. Olho proporcionalmente grande. Globo ocular circular, ligeiramente menor verticalmente; íris

com formato elipsoide, anteroventralmente disposta, inclinada em linha diagonal que passa pela região medial do globo ocular, entre o prémaxilar e origem da nadadeira dorsal; pupila circular, medialmente disposta. Distância interorbital estreita, menor que o diâmetro ocular. Corpo proporcionalmente alto, comprimido lateralmente; maior altura corporal no início da base da nadadeira dorsal; ventre ligeiramente abaulado em vista ventral; pedúnculo caudal proporcionalmente alto anteriormente, aproximadamente da mesma altura da cabeça, igual a um trapézio isósceles alto em vista lateral, ligeiramente deformado ventralmente pela inclinação na base da nadadeira anal. Abertura urogenital posteroventralmente orientada, próxima a nadadeira anal.

Nadadeira peitoral lateralmente dispostas no corpo. Perfil distal arredondado, raios mediais ligeiramente mais longos; base proporcionalmente curta, cerca de 4 vezes no comprimento, inseridas quase na altura vertical passando pela origem do pseudotimpano; hemitríquias cerca de 3 a 4 vezes o diâmetro; bainha carnosa lateralmente disposta na base dos raios anteriores ausente. Nadadeira pélvica horizontalmente inseridas na lateral do corpo, quase ventralmente, verticalmente alinhadas entre o segundo ou terceiro raio da nadadeira dorsal; base muito curta, cabendo cerca de 7 vezes no comprimento da nadadeira; bainha carnosa disposta lateroposteriormente nos raios anteriores ausente. Nadadeira dorsal com base ligeiramente menor que a altura; primeiro raio reduzido à metade do tamanho dos demais; raios mais anteriores ligeiramente curvados posteriormente na região distal; perfil dorsal ligeiramente convexo; margem posterior arredondada; bainha carnosa disposta posterolateralmente nos raios anteriores ausente; hemitríquias com comprimento cerca de 2 vezes o diâmetro. Nadadeira anal com base curta, 1 a 1,5 vezes no comprimento; primeiro raio reduzido à metade do tamanho dos demais; margem anterior ligeiramente convexa; perfil distal levemente arredondado; margem posterior reta; último raio paralelo ao pedúnculo caudal; bainha carnosa disposta posterolateralmente nos raios anteriores ausente. Nadadeira caudal de tamanho moderado; moderadamente furcada; lobos superior e inferior de mesmo tamanho, bordas distais arredondadas; hemitríquias assimétricas com comprimento crescente, proximais mais longas (cerca de 4 vezes vs. 2 a 3 vezes o diâmetro respectivamente). Nadadeira adiposa ausente.

Escamas tipo cicloide verdadeira, circular discoidal com baixa variação morfológica nas distintas partes do corpo (Figura 6-B). Margem anterior côncava; margem lateral convexa; margem posterior lisa, medialmente convexa (Figura 6B). Usualmente dois pares de *radii* primário, mediais retilíneos, não atingindo o *focus*

circulus; *radius* distais inclinados distalmente na porção anterior (Figura 6-B e 6-D). Dois ou três pares de *radius* secundário, com comprimento decrescente distalmente (Figura 6-C). *Focus circulus* muito reduzido, ovalado horizontalmente, disposto na porção anteromedial do campo posterior da escama (Figura 6-D). *Circuli* concêntricos, interrompidos (i. e., ausentes no campo anterior) e numerosos (cerca de 20). *Circuli* periféricos tênues e menos evidentes (Figura 6-E). Porção central da escama com padrão reticulado, não estendendo aos campos laterais (Figura 6-D). Escamação completa, ausentes na cabeça e região opercular. Escamas de tamanho moderado, equivalente à metade da altura da órbita; istmo e ventre totalmente cobertos por escamas; escamas axilares ausentes. Nadadeira anal sem escamas na base. Nadadeira caudal com escamas cobrindo somente a base, de tamanho similar às demais. Escamas na série longitudinal lateromedial 30 (9), 31 (15*) ou 32 (6); escamas perfuradas sobre a linha sensorial lateral 4 (15) ou 5 (12*); escamas da série transversal 5 (30*) acima e 4 (21*), 4½ (6) ou 5 (3) abaixo da linha lateromedial; escamas circumpedunculares 11 (27*) ou 12 (3); escamas da série longitudinal anterodorsal 9 (9), 10 (12) ou 11 (9*); escamas da série posterodorsal 10 (9), 11 (15*) 12 (6); série anteroanal 18 (3), 19 (6), 20 (3), 21 (6), 22 (6), 23 (6*) ou 24 (3); série pós-anal com 5 (15*), 6 (9) ou 7 (6). Uma escama entre a abertura urogenital e a nadadeira anal.

Linha lateral perfurada apenas parcialmente. Canal do sistema sensorial lateral delimitado anteriormente pelo supracleito, não ultrapassando a margem posterior do pseudotimpano, com 4 ou 5 escamas de comprimento. Sistema sensorial cefálico reduzido ao canal supraorbital e canal lateroventral preopercular (Figura 7). Neuromastos superficiais reduzidos em quantidade, 3 a 7 neuromastos medialmente adjacentes às aberturas nasais (Figura 7-B). Uma fileira de neuromastos superficiais acompanhando a margem ventral da órbita (Figura 7-A).

Pseudotimpano de tamanho moderado, aproximadamente do mesmo tamanho do maxilar, horizontalmente ovalada, localizada na musculatura hipaxial, na altura da margem dorsal do osso opercular, recoberta por tecido adiposo (Figura 8). Nervo do sistema sensorial lateral visível, fracamente inserido na musculatura, usualmente acompanhando o septo horizontal ou medialmente disposto no pseudotimpano em alguns exemplares (Figura 8-B). Abertura pseudotimpânica constituída por dois (h1-h2) ou três (h1-h3) hiatos assimétricos (Figura 8); porção anterior da abertura pseudotimpânica (h1) delimitada por musculatura hipaxial anteriormente e margem anterior da costela da quinta vértebra posteriormente (Figura 8-A); h2 de maior diâmetro, medialmente disposto entre

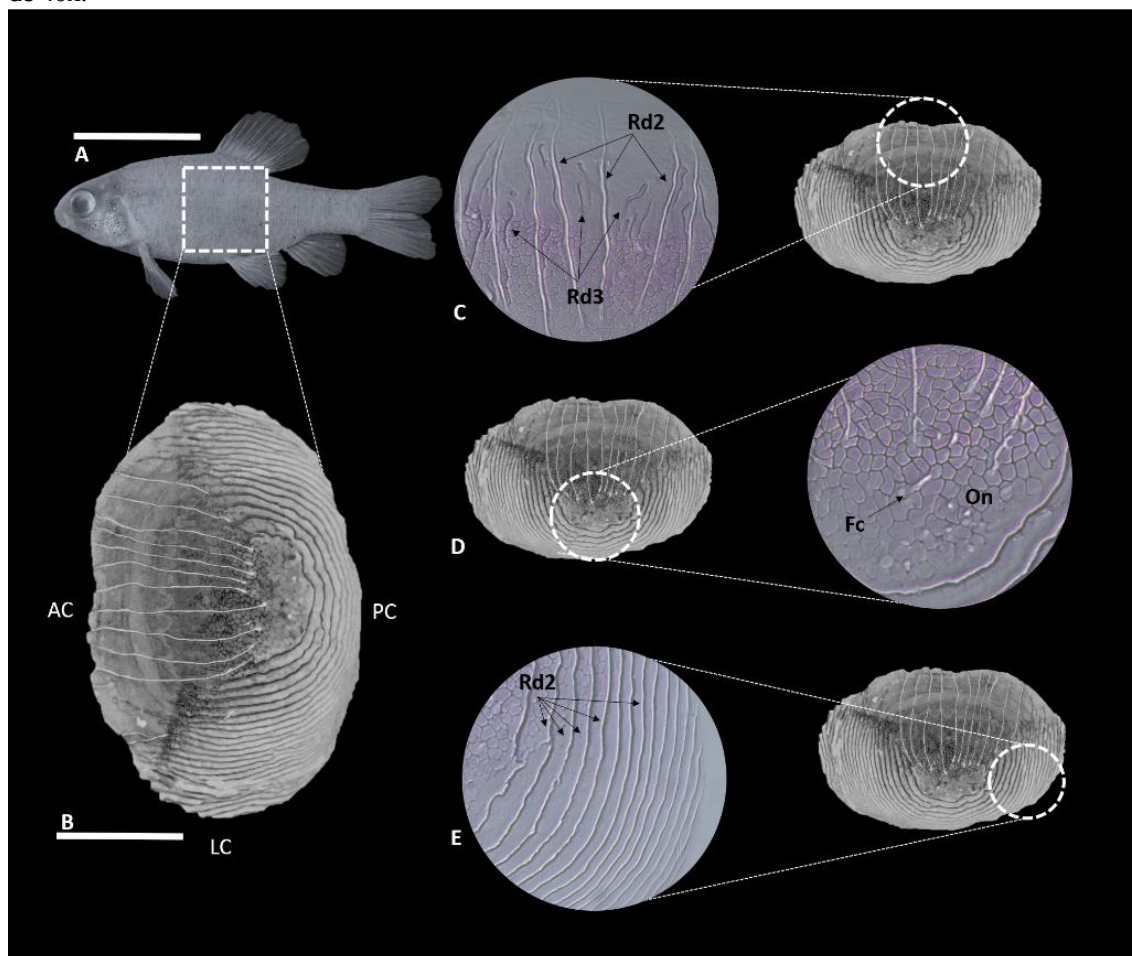
a primeira e a segunda costela pleural (quinta e sexta vértebra respectivamente) (Figura 8-A); hiato 3 (h3), quando presente, delimitado anteriormente pela margem posterior da segunda costela e posteriormente por musculatura, não atingindo a terceira costela (sétima vértebra) (Figura 8-C e 8-D).

Tabela 1. Atributos morfométricos de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (N = 30). Legenda: (DP) = desvio padrão; (Max.) = valor máximo; (Min.) = valor mínimo.

Medidas	holótipo	Mín.	Max.	Média	DP
Comprimento total	25,35	18,83	26,09	23,14	1,78
Porcentagem relativo ao comprimento padrão					
Comprimento padrão	21,24	15,88	21,24	18,84	1,37
Distância pré-peitoral	30,04	29,64	53,14	32,19	4,10
Distância pré-dorsal	53,15	51,72	56,44	54,13	0,89
Distância pré-pélvica	57,44	55,26	72,72	57,67	2,97
Distância pré-anal	74,29	73,54	76,45	74,88	0,77
Altura do corpo (dorsal)	34,79	30,23	36,14	33,59	1,46
Altura do corpo (anal)	21,61	18,89	22,12	20,33	0,83
Altura do pedúnculo	14,17	12,95	15,10	14,03	0,54
Dorsal-anal	32,49	30,10	38,17	33,56	2,43
Peitoral-dorsal	35,69	33,91	38,68	36,12	1,10
Dorsal-caudal	52,12	49,57	52,73	51,35	0,84
Largura do corpo	18,03	12,30	19,49	16,92	1,40
Distância pré-urogenital	76,55	67,36	83,79	75,12	2,95
Comprimento da cabeça	4,73	3,86	5,97	4,81	0,51
Porcentagem relativo ao comprimento da cabeça					
Comprimento da cabeça	22,27	22,27	32,84	25,52	2,01
Comprimento do focinho	24,10	17,25	25,66	22,40	2,08
Narina-maxilar	5,19	4,28	12,91	6,86	2,38
Diâmetro horizontal da órbita	41,01	27,30	46,03	38,85	3,24
Diâmetro vertical da órbita	36,79	26,30	41,50	34,61	2,66
Distância interorbital	38,27	26,13	46,73	37,99	5,09
Largura opercular	68,29	46,93	68,48	61,03	5,90
Focinho-narina anterior	17,12	13,14	22,08	16,86	2,14
Focinho-narina posterior	24,74	23,44	33,76	26,88	3,18

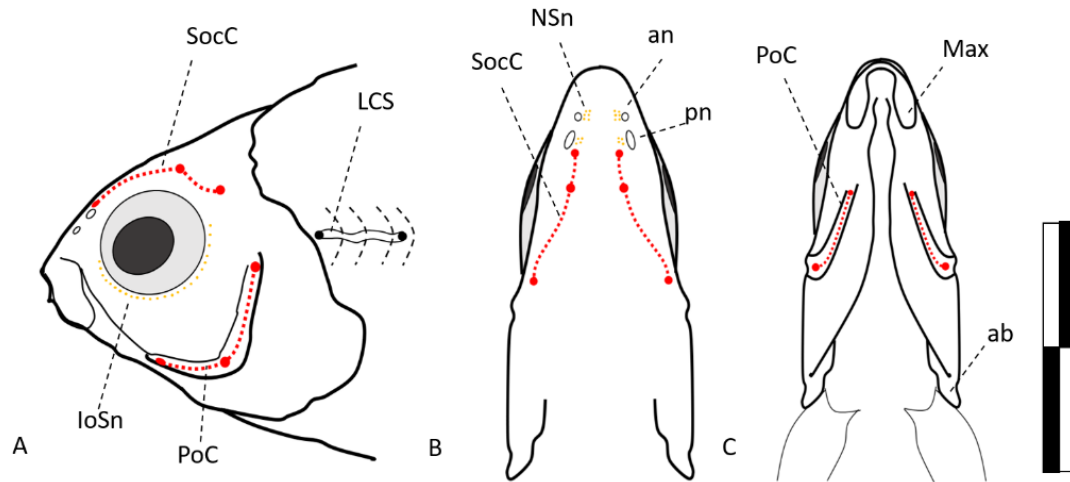
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 6. Morfologia das escamas da série lateromedial de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (A). Morfologia externa e campos de orientação (B), e atributos microestruturais (C, D e E). Abreviações: AC = campo anterior; Fc = focus circulus; On = ornamentos; LC = campo lateral; PC = campo posterior; Rd2 = radius secundário; Rd3 = radius terciário. Escala 500 μ m (A e B) e destaques microfotografias em aumento de 40x.



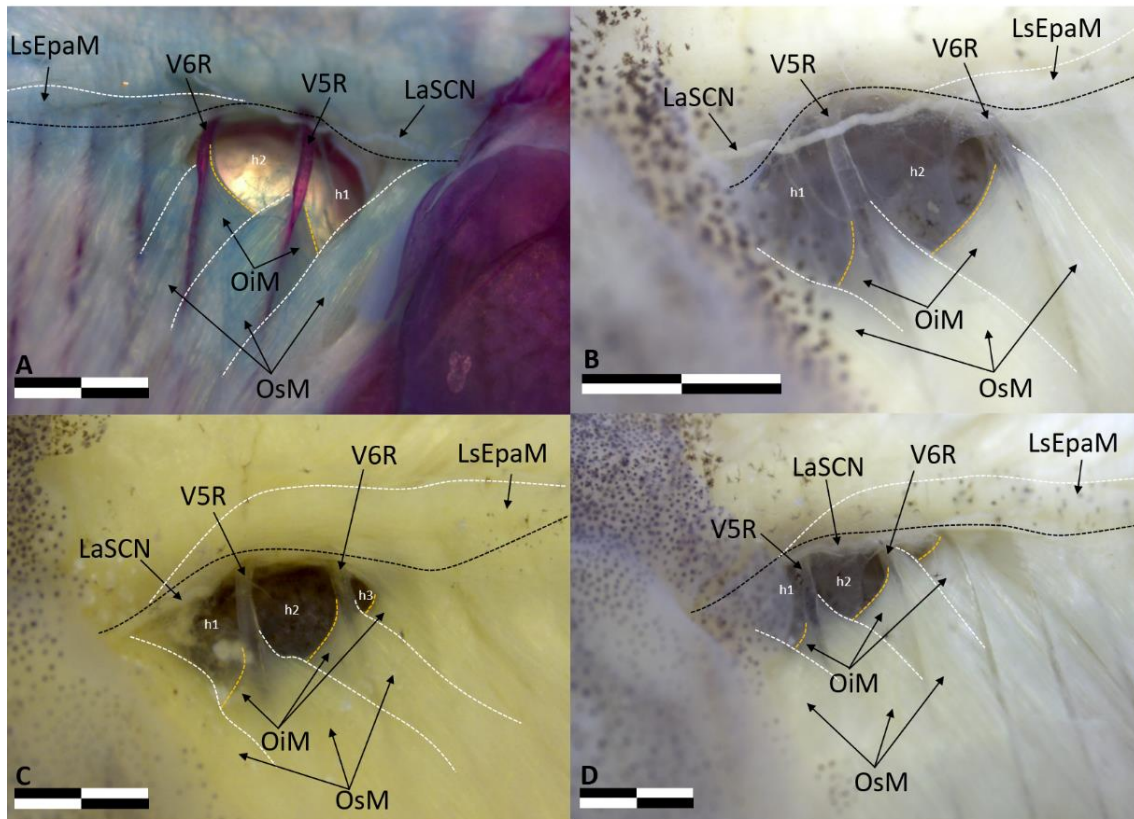
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 7. Canais laterosensorial cefálico de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. em vista lateral (A), dorsal (B) e ventral (C). Abreviações: ab = abertura branquial; IoSn = neuromastos superficiais infraorbitais; LCS = canal sensorial lateral (linha lateral); Max = maxilar; na = narina anterior; NSn = neuromastos superficiais nasais; pn = narina posterior; PoC = canal sensorial preopercular; SocC = canal sensorial supraorbital. Escala 500 µm.



Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 8. Variação morfológica do pseudotimpano de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. Abreviações: h1-h3 = hiatos 1-3; LaSCN = nervo do canal sensorial lateral; LsEpaM = músculo epaxial *lateralis superficialis*; OiM = músculo *obliquus inferioris*; OsM = músculo *obliquus superioris*; V5R-V6R = costela pleural da vertebra 5-6. Escala 500 µm.



Fonte: Dados do próprio autor.

4.3.2 Elementos craniais

(Figuras de 9 a 18)

Descrição geral do neurocrânio: Neurocrânio com proporções retangulares; região anterior (região olfatória e orbital) triangular, face anteroventral ligeiramente maior; porção posterior (região ótica e occipital) globoide, tão alta quanto larga. Fossa posttemporal larga e alta, quase um quarto da porção posterior de neurocrânio, direcionada lateralmente na porção medioposterior. Fossa posttemporal aparente em vista dorsal, não visível em vista ventral. *Processus postorbitalis* presente, anterolateralmente direcionado. *Septum interorbitale* raso, platibásico. Otólito *sagitta* visível dentro da cápsula sacular em vista ventral (em exemplares diafanizados), lateralmente disposto ao forame auditivo. Cápsula lagenar formada pelo basioccipital ventralmente e exoccipital dorsalmente, otólito *astericus* visível em vista ventral (em exemplares diafanizados). *Sagitta* e *astericus* semicirculares e porção central comprimida. *Lapillus* não visível.

Região olfatória: Mesetmoide de tamanho mediano, cerca de 1/3 do tamanho total do neurocrânio. Perfil levemente convexo em vista lateral (Figura 9), com angulação marcante no terço anterior, posteriormente aos processos ósseos anterolaterais. Extremidade anterior do mesetmoide com um processo medial e dois laterais, anteroventralmente direcionados (Figura 9). Processo medial deprimido dorsoventralmente; porção anterior lateralmente expandida, conectado à fossa articular dos prémaxilares. Processos anterolaterais comprimidos lateralmente, com pequeno processo ascendente dorsomedial. Lâmina óssea dorsal lateralmente expandida, restrita ao terço posterior, triangular ou ligeiramente convexa em vista dorsal, sobreposta aos ossos frontais medialmente (Figura 9). Margens lateroposteriores com bordas em ângulo. Mesetmoide anteroventralmente conectado ao prémaxilar e posteriormente ao frontal. Superfície ventral do mesetmoide separada do vômer e etmoide lateral por duas cartilagens. Cartilagem anterior mais alongada, cilíndrica e robusta, anteriormente curvada em plano transversal em contato com o vômer. Cartilagem posterior delgada e triangular, conectada ao etmoide lateral (Figura 9).

Teto craniano formado em maior parte pelos frontais. Frontal com superfície dorsal lisa, sem ornamentos; margem lateral constricta (Figura 9 e 10), estreita na porção anterior e mais larga na porção posterior; porção posterior lateroventralmente curvada, visível em vista lateral. Frontais conectados ventralmente à porção dorsal do etmoide

lateral por cartilagem e diretamente conectados ao órbitoesfenoide, pteroesfenoide e esfenoide; posteroventralmente, em contato como o pterótico e posteriormente com os parietais; medialmente sobrepostos no terço anterior e posterior, usualmente frontal direito acima do esquerdo (Figura 9). Cada frontal possui um canal supraorbital com 3 forames. Forame anterior acima do etmoide lateral, segundo dorsalmente direcionado na altura do órbitoesfenoide e posterior com abertura direcionada posteriormente, na altura do contato entre o pteroesfenoide e esfenoide (Figuras 9 e 10). Margem posterior do frontal sobreposta à porção anterior dos parietais (Figura 9). Região medioposterior delimita a porção anterior da fontanela posterior. Barra epifisial reduzida, composta por cartilagem lateralmente alongada, anteriormente à fontanela posterior, visível em espécimes diafanizados (Figura 10).

Região orbital: Supraorbital ausente em todos os exemplares analisados. Nasais heteromórficos, subcilíndricos ou levemente expandido lateralmente, localizados lateralmente ao mesetmoide, na altura do etmoide lateral e inclinados transversalmente; lâmina lateral e canal sensorial ausentes (Figuras 10-B e 10-C). Parietais lamelares, retangulares e lateralmente alongado em vista dorsal; margem anterior irregular, porção proximal mais larga e sub direcionada à margem posterior do frontal; margem dorsal delimitando a porção média da fontanela posterior; margem ventral em contato com a porção laminar ascendente do pterótico; margem posterior reta e porção ventral livre, delimitando a margem anterior mais dorsal da fossa posttemporal; margem posterior dorsal em contato com porção medioanterior do supraoccipital (Figuras 9 e 10). Supraoccipital com aspecto globular; porção ventral com quatro colunas cilíndricas, duas anterolaterais, conectas os respectivos pteróticos e duas lateroposteriores conectadas aos epoccipitais; projeção lamelar anteromedial na superfície dorsal, circundando a margem posterior da fontanela posterior, formando uma crista laminar mediosagital posteriormente direcionada, quase em contato com o complexo neural do aparelho de Weber (Figuras 9, 10 e 12). Vômer delgado, quase laminar, curvado lateroventralmente, separado do mesetmoide por cartilagem; margens laterais lisas, aproximadamente retas em vista ventral, seguindo o contorno das margens laterais do paraesfenoide; margem posterior com recorte, extremidade lateroposterior alongada, encaixando sobre a superfície dorsal da porção anterior do paraesfenoide (Figuras 9 e 11). Etmoide lateral com duas porções principais, anteromedial delgada e distal laminar; ramo dorsal conectado a extremidade distal mais anterior do frontal; anteroventralmente conectado a

porção distal do vômer pelo ramo inferior da porção mesial anterior; porção laminar laterodistal curvada, acompanhando a margem da órbita; porção medial formando uma abertura semicircular, por onde passa o ramo do nervo nasal; porção proximal anteromedialmente direcionada, disposta à frente do rinoesfenoide; ramo anterior conectado ao vômer (Figuras 9, 10 e 11). *Septum internasale* formado por cartilagem alongada em plano sagital, delimitado anterodorsalmente pelos frontais, anteriormente pelos etmoides laterais e ventralmente pelo vômer. Rinoesfenoide lamelar, em forma de “Y” em vista lateral, com três ramos disposto em plano sagital, conectados aos demais elementos por cartilagem; anteriormente conectado ao etmoide lateral; posteriormente ligado ao órbitoesfenoide pelo ramo posterior; dorsalmente conectado ao frontal pelo ramo dorsal (Figura 9). Ramos dorsal e posterior formando abertura triangular, de tamanho mediano, na junção entre o rinoesfenoide, frontais e o órbitoesfenoide (Figura 9).

Região óptica: Órbitoesfenoide lamelar, em forma de “V” em vista frontal, localizado na região média do *septum interorbitale*, separando as órbitas medialmente (Figura 9); margem dorsal conectada diretamente ao frontal pela margem dorsal posterior; superfície lateral ventralmente direcionada, até a altura da linha horizontal que passa pela extremidade anterior do mesetmoide; porção ventral com extensão laminar, anteroventralmente direcionada em plano sagital, ligada ao processo posterior medial do rinoesfenoide por cartilagem; margem ventral, em vista lateral, com curva ascendente em direção a caixa craniana; porção medial da margem posteroventral com recorte transversal, acompanhando a margem do osso pterótico, delimitando a margem dorsal da abertura por onde passa os nervos ópticos (Figuras 9 e 11). Pteroesfenoide laminar, ligeiramente curvados anteriormente, superfície anterior direcionadas anterolateralmente em leve concavidade; anteriormente conectado ao órbitoesfenoide; lateralmente conectado à porção dorsal da margem distal do frontal; porção ventral em contato com a margem distal do pterótico por cartilagem; porção posterior conectado ao esfenótico; superfície anterior com forame medioventral por onde passa o nervo troclear. Margens proximais separadas entre si por tecido mole, com recorte medial que acompanha a margem posterior do órbitoesfenoide, por onde passam os nervos ópticos (Figuras 9 e 11). Esfenóticos de tamanho mediano, superfície externa de proporções quadrada; *processus postorbitales* lateroventralmente direcionado, localizados na região média da superfície externa, conectado ao músculo *levator arcus palatini*; margem lateral constrita,

acompanhando a margem posterior do *septum orbitale*; porção anterior unida ao pteroesfenoide por cartilagem pela margem proximal da face anterior, na altura do *septum interorbitale*; porção dorsal em contato com o frontal, com porção dorsal adentrando a esse osso; porção posterior conectado a margem anterior do canal horizontal do pterótico por ligação sincondral, na altura do ramo horizontal do ouvido interno; porção ventral conectado a porção anterior da margem dorsal do proótico (Figuras 9 e 11). Canal do nervo oftálmico circular e reduzido, localizado na região lateroposterior do esfenótico (Figura 11). Pterótico relativamente curto, ligeiramente inclinado em vista lateral; porção interna tubular; porção externa anterior lamelar; porção anterior da face ventral com fossa articular, na qual o hiomandibular está articulado; porção anterior com superfície lamelar, verticalmente alongada, em contato dorsal com a margem ventral do parietal; margem anterior conectada com a porção posterior do esfenótico por ligação sincondral; margem ventral conectado anteriormente com a porção posterior da margem dorsal do proótico por ligação sincondral; porção posterior ligado, por ligação sincondral, a porção posterior da margem ventral do exoccipital, por quase toda margem posterior, com porção dorsal da margem posterior e parte da margem dorsal conectada ao osso epoccipital por ligação sincondral (Figuras 9, 11 e 12). Porção lateral do pterótico com ossificação tubular por onde, internamente, está inserido o canal horizontal do ouvido interno (Figura 11). Fossa subtemporal com canal que conecta a fossa temporal a porção ventral do neurocrânio (Figura 11).

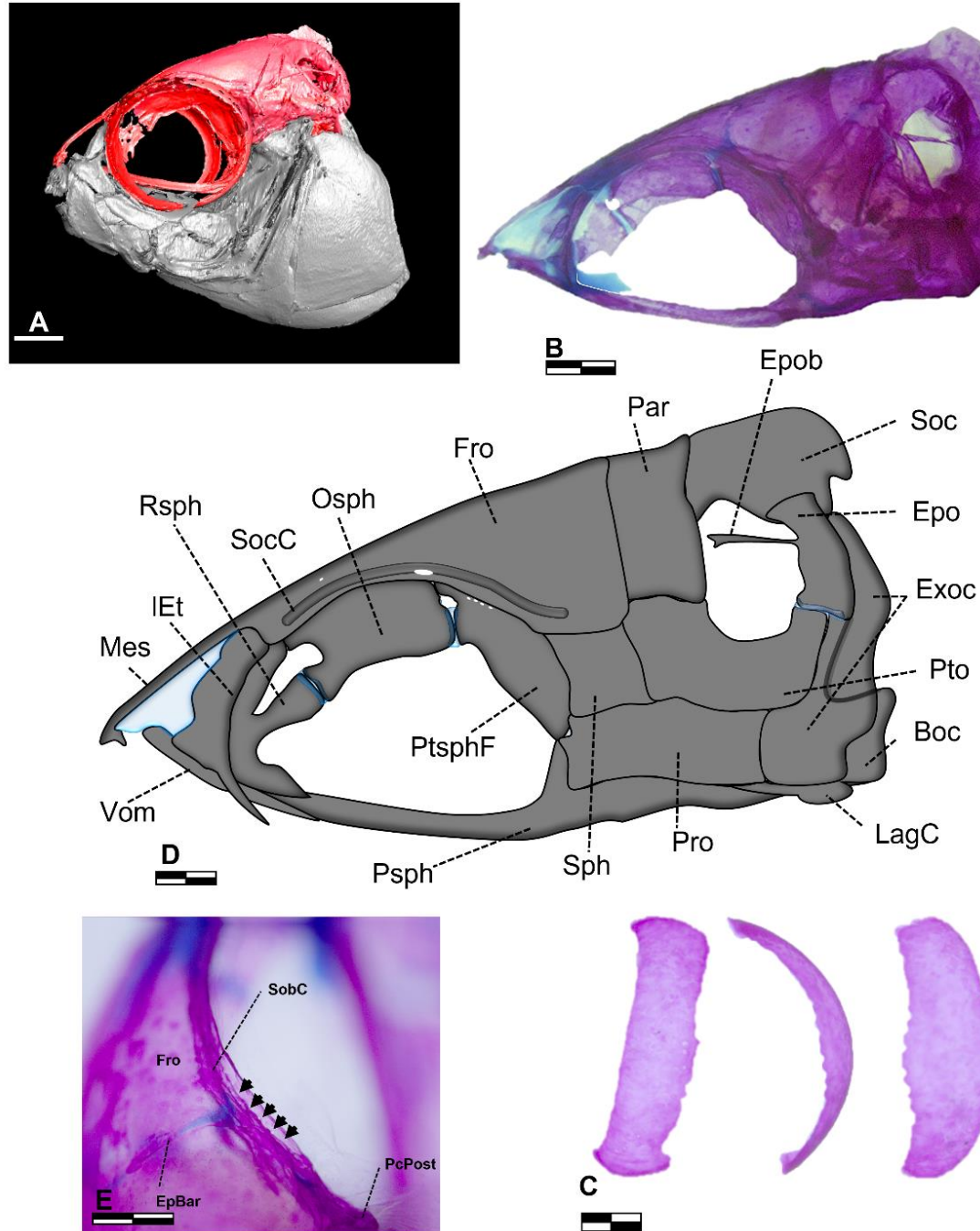
Região occipital: Epoccipitais tubulares com extremidades ligeiramente mais largas que a porção central; porção dorsal conectada ao ramo lateroposterior do supraoccipital por ligação sincondral; porção anteroventral conectada à margem dorsoposterior do pterótico e ao exoccipital; processo medial delgado, algo tubular, levemente inclinado anteriormente, constricto na porção média e alargado anteriormente; porção anterior com forma variável, geralmente em forma de pá ou bifurcado, com ramo proximal ligeiramente mais longo (Figuras 9, 10, 11 e 12). Processo medial sem contato com os elementos cranianos mais anteriores, com espaço por onde se acomoda a porção apical do postemporal (Figuras 9, 10, 12 e 13). Fossa postemporal dividida porção superior e inferior pelo processo medial e delimitando internamente as margens dos canais semicirculares do ouvido interno; margem posterior delimitada pelo epoccipital; margem anterior delimitada pelo parietal e pterótico; margem dorsal delimitada pelo supraoccipital; assoalho ventral formado pelo pterótico (Figuras 9, 10, 12 e 13).

Exoccipitais são os elementos mais posteriores do neurocrânio, ultrapassando o basioccipital. Exoccipitais conectados os demais elementos circundantes por ligação sincondral; anteriormente conectados a margem posterior do proótico e ventralmente ao basioccipital; superfície externa anteroventral disposta paralelamente em plano sagital; porção posterior corresponde a maior parte da cápsula lagenar; ramo dorsal conectado ao pterótico anteriormente e epioccipital pela margem dorsoposterior; margem ventral conectada ao basioccipital, até a altura da cápsula saccular (Figuras 9, 11 e 12). Região média da superfície ventral com forame semicircular, por onde passa o nervo vago, na região central do osso, lateralmente a cápsula lagenar (Figura 11). Forame do nervo glossofaríngeo diminuto, anteromedialmente ao forame do nervo vago, com difícil visualização em exemplares maiores de 20 mm (Figura 11).

Mais ventralmente, o basioccipital compõe a maior parte da porção ventral da cápsula lagenar e parte da porção posterior da cápsula saccular (Figuras 9, 11 e 12). Basioccipital com porção posterior mais larga, anteriormente conectado ao proótico e lateralmente ao exoccipital por ligação sincondral; superfície sobreposta pelos ramos posteriores do paraesfenoide por toda extensão mesial, fortemente conectados por projeções lamelares laterais; porção posterior com côndilo articular que se conecta com o centro vertebral da primeira vértebra (Figuras 9, 11 e 12). Paresfenoide alongado, quase do tamanho total do neurocrânio, dorsalmente inclinado anteriormente, trifurcado na porção anterior e lamelar na porção posterior; porção anterior com duas abas lateroventralmente orientadas, do vômer até a altura da metade do *septum interorbitale*; ramos dorsais finos e dorsalmente direcionados, ligeiramente inclinadas posteriormente, atingindo a altura do contato entre o proótico e esfenótico; margem ventral da abertura por onde passa o nervo nasal delimitada pela superfície dorsal dos ramos dorsais; anteriormente conectado por sobreposição com vômer; porção medial robusta, suportando os ramos dorsais; porção posterior formada por dois ramos lamelares bifurcados, da altura dos ramos dorsais até a cápsula lagenar, onde se fundem medialmente (Figuras 9 e 11). Dois forames adjacentes ao centro angular, entre a margem posterior do ramo dorsal e margem dos ramos posteriores, delimitados internamente por lâmina óssea. Proóticos relativamente grandes, correspondendo aos maiores elementos da região ventral do neurocrânio. Proóticos medialmente conectados entre si; posteriormente em contato ao exoccipital e basioccipital; dorsalmente, quase em plano transversal, conectado ao pteroesfenoide anteriormente, ao esfenótico pela região anteromedial da margem dorsal e epioccipital posterodorsalmente; superfície externa do proótico irregular,

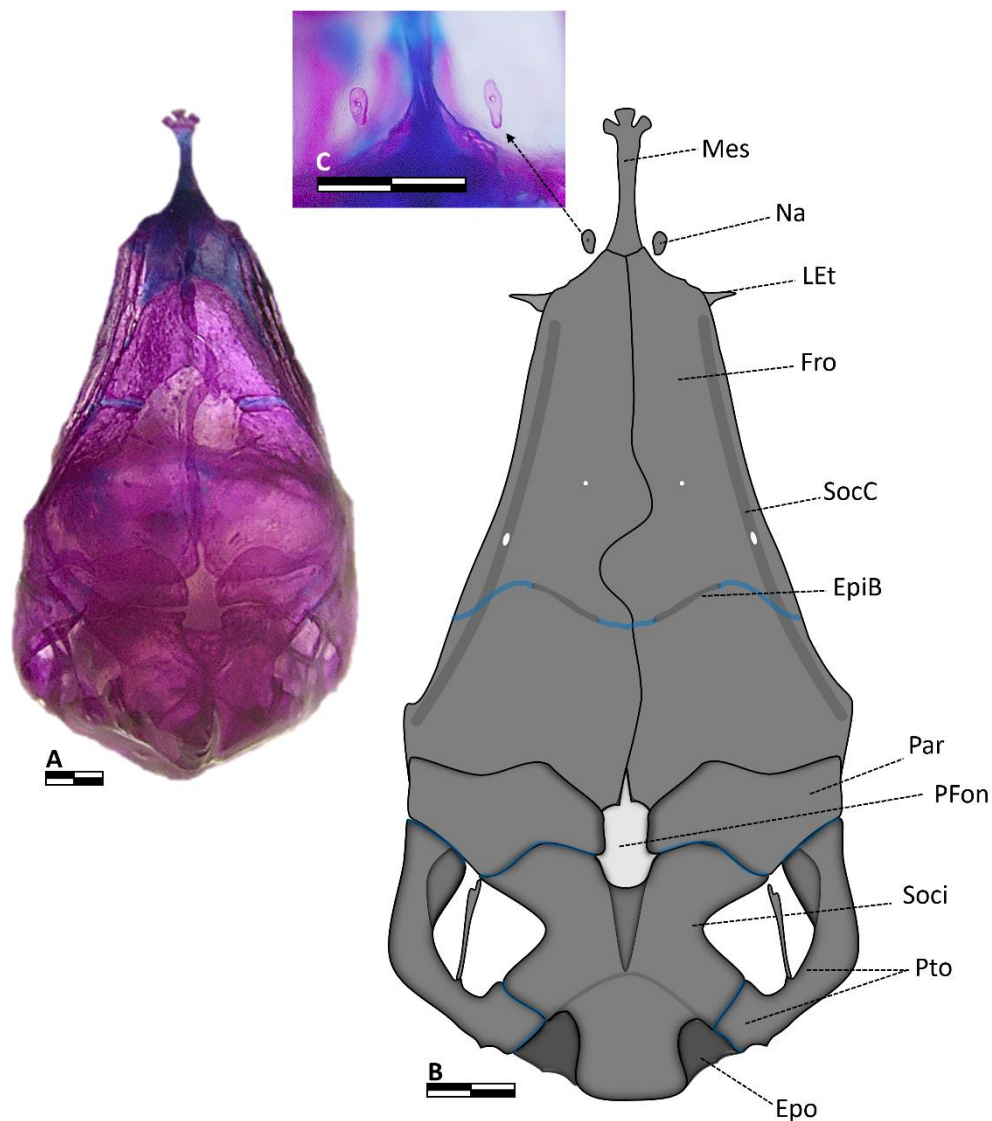
com cristas diminutas em exemplares maiores (Figuras 9 e 11). Forame auditivo, em vista ventral, circular e relativamente reduzido, com abertura direcionada ventralmente, algo posterior, na região medioposterior, próximo à junção entre o exoccipital e basioccipital (Figura 11). Forame por onde passa o ramo hiomandibular do nervo facial localizado na região anterolateral, próximo ao esfenótico, horizontalmente alongado com abertura lateralmente direcionada, aparentemente conectado internamente com o forame auditivo por tubo ósseo lamelar, claramente dividido e separado da cápsula saccular em exemplares menores que 15 mm de comprimento padrão (Figura 11). Intercalar ausente em todos os animais.

Figura 9. Neurocrânio de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Posição relativa e morfologia geral em vista lateral (A). Vista lateral em exemplar diafanizado (B), desenho esquemático correspondente (C), foraminas laterofrontais (E) e escleróticos (E). Abreviações: Boc = basioccipital; EpB = barra epifisial; Epo = epoccipital; Epob = barra horizontal do epoccipital; Exoc = exoccipital; Fron = frontal; LagC = cápsula lagenar; LEt = etmoide lateral; Mes = mesetmoide; Osph = órbitoesfenoide; Par = parietal; Pro = proótico; Psph = paresfenoide; Pto = pterótico; Soc = supraoccipital; SocC = canal sensorial supraorbital; Sph = esfenótico; Vom = vômer. Escala 500 µm.



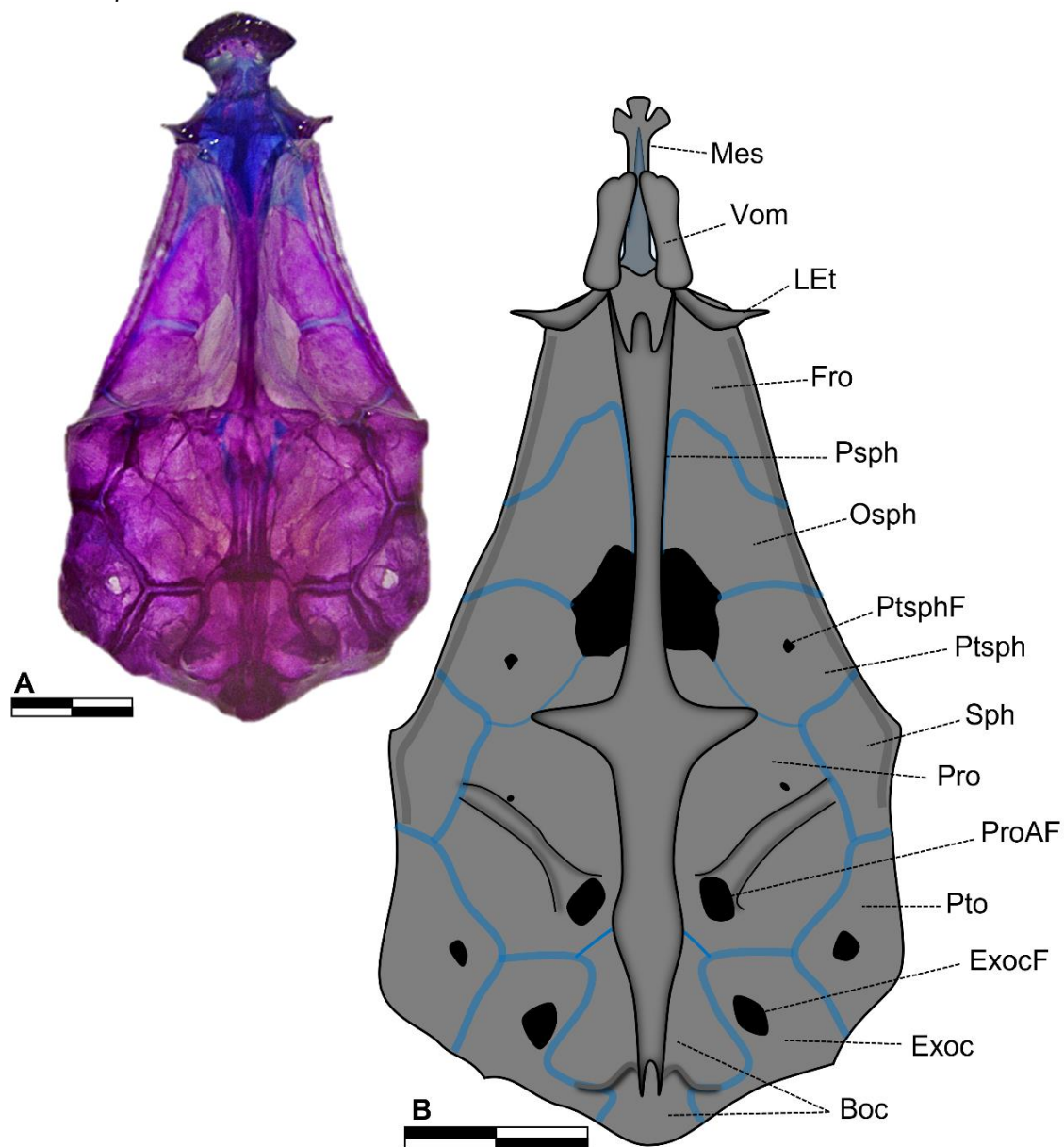
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 10. Neurocrânio de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Vista dorsal em exemplar diafanizado (A), desenho esquemático correspondente (B) e ossos nasais (C). Abreviações: EpiB = barra epifisial; Epo = epoccipital; Fro = frontal; LEt = etmoide lateral; Mes = mesetmoide; Na = nasal; Par = parietal; PFon = fontanela parietal (fontanela posterior); Pto = pterótico; SocC = canal sensorial supraoccipital; Soci = supraoccipital. Escala 500 μ m.



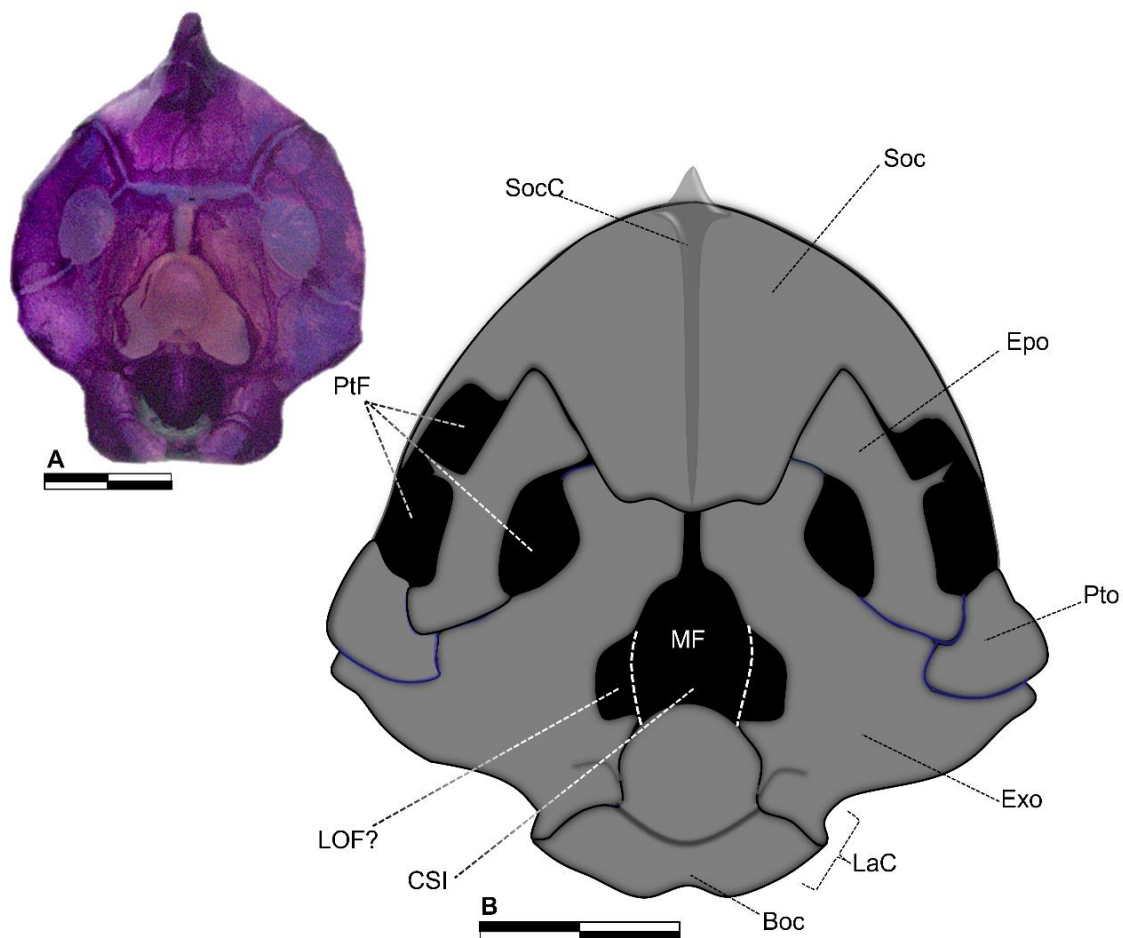
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 11. Neurocrânio de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Vista ventral em exemplar diafanizado (A) e desenho esquemático correspondente (B). Abreviações: Boc = basioccipital; ExocF = forame do exoccipital; Fro = frontal; LEt = etmoide lateral; Mes = mesetmoide; Osph = órbitoesfenoide; Pro = proótico; ProAF = forame do proótico; Psph = paresfenoide; Pto = pterótico; Ptsph = pteroesfenoide; PtsphF = forame do pteroesfenoide; Scl = escleróticos; Sph = esfenoítico; Vom = vômer; Escala 500 µm.



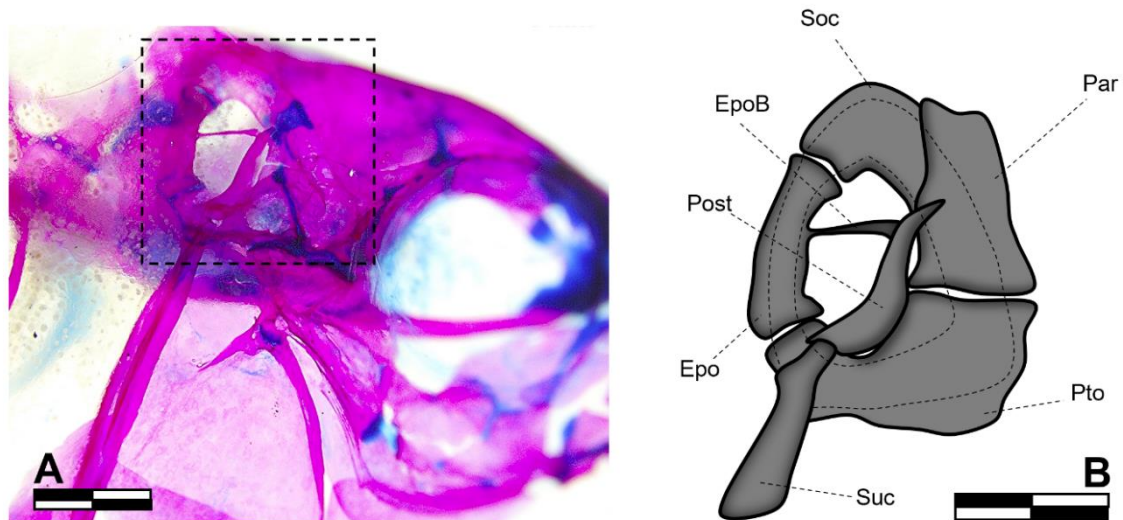
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 12. Face caudal do neurocrânio de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Exemplar diafanizado (A) e desenho esquemático correspondente (B). Abreviações: Boc = basioccipital; CSI = *cavum sinus imparis*; Epo = epoccipital; Exo = exoccipital; LaC = cápsula lagenar; LOF = forame occipital lateral; MF = forame Magnum; PtF = fossa posttemporal; Pto = pterótico; Soc = supraoccipital; SocC = crista supraoccipital. Escala 500 μ m.



Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 13. Região ótica de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. em vista lateral (A) e desenho esquemático (B). Abreviações: Epo = epoccipital; EpoB = barra horizontal do epoccipital; Par = parietal; Post = posttemporal; Pto = pterótico; Soc = supraoccipital; Suc = supracleito. Escala 500 μ m.



Fonte: Dados do próprio autor.

Série orbital: Série orbital constituída por escleróticos, antorbital e infraorbital 1 e 2 (Figura 14). Demais infraorbitais ausentes. Antorbital laminar, alongado em plano sagital, posicionado logo à frente da aba lateral do etmoide lateral; margem posterior côncava, acompanhando a margem anterior da órbita; margem ventral levemente convexa, projetada anteriormente, na altura da aba lateral do mesetmoide; margem anterodorsal com borda sinuosa, inclinada anterodorsalmente (Figura 14). Infraorbital 1 lamelar, algo triangular em vista lateral, ponta anterior curvada medialmente; margem dorsal com porção posterior em contato com a margem ventral do antorbital, eventualmente se sobrepondo internamente; porção anterior levemente inclinada, acompanhando a margem anterodorsal do antorbital; margem anteroventral côncava; margem ventral retilínea, equiparando com a margem dorsal do infraorbital 2; canal infraorbital do sistema sensorial lateral cefálico ausente (Figura 14). Infraorbital 2 formado somente por lâmina óssea, relativamente bem desenvolvida; margens anterior e posterior acompanhando a margem anteroventral e posterior do infraorbital 1; margem dorsal reta, alinhada com a margem ventral de seu antecessor; margem ventral arredondada, curvada posteriormente na altura do contato quadrado-metapterigoide (Figura 14); canal infraorbital do sistema sensorial lateral cefálico ausente. Dois ossos ótico-esclerótico em cada órbita. Ótico esclerótico lamelar, com largura equivalente à altura dos infraorbitais e comprimento aproximadamente a metade do globo ocular; em vista lateral, orientados diagonalmente, mais anterior disposto anteroventralmente e posterior posterodorsalmente; superfícies internas e externas sem ornamentos aparentes; margem proximal lisa; margem distal irregular (Figura 9-E).

Arco hioide: Hiomandibular delgado e transversalmente alongado; porção proximal lamelar, disposta paralelamente em plano sagital; porção distal curvada anterolateralmente; margem dorsal convexa; margem posterior retilínea; superfície externa com três lamelas servindo como base ao côndilo lateroposterior que articula ao opérculo; borda dorsal anteriormente articulada ao pterótico por superfície articular e posteriormente ao epioccipital por meio de um côndilo, menor que o côndilo lateroposterior; porção anteroventral conectado ao ramo dorsal do metapterigoide por junção sincondral na superfície externa e ventralmente ao simplético e ramo ventral do metapterigoide por uma grande cartilagem (Figura 15). Prémaxilar relativamente pequeno, com forma triangular, disposto na altura da linha horizontal da porção afilada do infraorbital 1, adjacente ao mesetmoide, perfazendo o elemento mais anterior da região

cranial; processo dorsal lateralmente comprimido presente na região proximal, seguida de fossa óssea imediatamente, articulado às projeções laterais do mesetmoide; margem ventral ligeiramente côncava em vista frontal; borda posterior retilínea; região sinfisial reta (Figura 15). Prémaxilar dentado, uma fileira alinhada, decrescentes em tamanho distalmente (heterodontia heterométrica), variando entre 5(4) 6(11) ou 7(1) dentes (Figura 15). Dentes cônicos, alongados, levemente inclinados anteriormente, com porção apical curvada lingualmente, inseridos diretamente na superfície anteroventral do prémaxilar (Figura 15). Dentes replascentes inseridos diretamente no osso, logo atrás do respectivo dente na fileira funcional (Figura 15). Todos os dentes, inclusive os replascentes, com camada enamelóide amarelada, com cerca de um quarto do tamanho total do dente.

Metapterigoide delgado, maior parte superficial disposta em plano parasagital, com margem dorsal e posterior constricta; margem posterior com recorte côncavo, perfazendo a ligação entre o metapterigoide, hiomandibular e simplético; margem anteroventral com recorte, que delimita a margem dorsal da abertura entre o metapterigoide, simplético e quadrado; lamela óssea horizontalmente disposta na região mais dorsal; superfície interna sobreposta a porção posterior do endopterigoide (Figura 15). Cada metapterigoide se conecta posteriormente, por ligação sincondral, ao hiomandibular pelo ramo dorsal e posteroventralmente à cartilagem que liga o hiomandibular ao simplético pelo ramo ventral; porção anterior conectado ao endopterigoide dorsalmente e ao quadrado ventralmente, ambas as ligações pela margem anterior e junção sincondral (Figura 15). Simplético relativamente grande, lamelar e alongado no sentido anteroposterior, com proporções similares ao metapterigoide, quadrado e endopterigoide (Figura 15). Simplético com porção média robusta; porção dorsal estreita e laminar, com borda lisa e porção ventral mais constricta; margem anterodorsal côncava; margem dorsal e ventral retilínea, ventral levemente inclinada posteriormente; porção posterior conectada ao hiomandibular por cartilagem pela margem anterodorsal (Figura 15). Simplético é circundado dorsalmente pelo metapterigoide e quadrado, posteriormente pelo preopérculo e medialmente pelo subopérculo (Figura 15-A e 15-B). Quadrado, em vista lateral, com forma trapezoidal invertido; porção dorsal laminar expandida em plano sagital; porção ventral curvada lateralmente; margem anterior reta ou levemente côncava; margem dorsal e ventral irregulares; margem posterior com reentrância que acomoda a porção anterior afilada do simplético, em uma fossa rasa, medialmente direcionada; dorsalmente conectado ao endopterigoide e posterodorsalmente com o metapterigoide, ambos por junção

sincondral; anteriormente articulado ao ângulo articular por côndilo articular medialmente na porção ventral (Figura 15). Endopterigoide laminar, lateralmente curvados ventralmente; margens lisas e um pequeno forame semicircular na porção anterodorsal; margem anterior alinhada ao início do *septum orbitale*, em contato com o quadrado e metapterigoide por junção sincondral, margem ventral parcialmente sobrepondo o quadrado e metapterigoide: porção anterior conectada ao ectopterigóide e ao palatino por cartilagem, estreita na base e mais larga dorsalmente, perfazendo uma longa ligação entre o endopterigóides e o palatino (Figura 15).

Ectopterigoide lamelar, alongado diagonalmente e levemente curvado; margem lateral distal levemente curvada dorsalmente na região medioposterior; porção posterior posteriormente curvada, permitindo a articulação com o endopterigoide; margem dorsal em contato com cartilagem que faz a ligação com o autopalatino; porção mais anterior da margem dorsal em contato direto entre os ectopterigóides, na região medioventral do autopalatino correspondente (Figura 15). Ectopterigóide com diminutos dentes e configuração dentária variável, com 1(1), 2(4), 3(10), 4(5), 5(1) ou 6(4) dentes em cada elemento (Figura 15-D). Autopalatino relativamente pequeno, alongado, algo tubular; extremidades largas e porção média constricta, localizado logo abaixo da cápsula nasal (Figura 15). Palatino com cartilagem na região anterior, relativamente grande, circular ou oval, transversalmente orientada em visão frontal, sem contato com demais elementos próximos (Figura 15). Em alguns exemplares maiores que 20 mm, o ramo posterior da cartilagem do palatino se liga ao ramo anterior da cartilagem que faz a ligação entre o palatino, ectopterigoide e mesopterigoide, resultando em uma grande ligação cartilaginosa que passa medialmente ao palatino (Figura 15). Retroarticular pequeno, delgado, de formato quadrado, ligeiramente arredondado na borda posterior, disposto em plano horizontal, internamente ao anguloarticular; margem proximal levemente curvada ventralmente; porção anterior separada do dentário por espaço; porção posterior distal, com fossa articular, acomodando o processo condilar do osso quadrado (Figura 15 e 16).

Anguloarticular localizado anteriormente ao quadrado, posteriormente ao dentário e lateralmente ao retroarticular (Figura 15 e 16). Cada anguloarticular é constituído de uma grande porção laminar que compreende as porções anterior e lateral e uma fossa articular na parte posterior, onde se articula com o côndilo do quadrado; margem medial retilíneas em vista ventral, paralelas entre si; margem posterior convexa, projetada posteriormente na porção lateral; forma triangular invertida, mais horizontal em vista medial, com cristas ósseas dispostas radialmente sustentando a fossa articular em vista

lateral ou medial (Figura 15 e 16). Uma cartilagem verticalmente alongada pode estar presente na borda posterior, da fossa articular até quase ao final oposto da margem. Cartilagem de Meckel alongada anteroposteriormente, inserida na superfície dorsomedial do anguloarticular, sustentando a ligação do anguloarticular com o dentário pela região média da superfície posterior, em fossa projetada ventralmente logo abaixo da fossa de dentes replascentes; porção posterior ligada a porção anterior da fossa articular anguloarticular (Figura 16). Coronomeckeliano laminar, eventualmente ossificado ou parcialmente ossificado, dorsalmente arqueado, contornando a região medioposterior da cartilagem de Meckel (Figura 16).

Dentário com 6(1), 7(5), 8(4), 9(4) ou 10(2) dentes cônicos, alongados e levemente inclinados anteriormente, com porção apical curvada lingualmente, dispostos em uma única fileira, decrescente distalmente em tamanho (heterodontia heterométrica), inseridos pela base de forma anteroventral dentro de uma fossa óssea rasa (Figura 16). Dentes replascentes se desenvolvem dentro de uma fossa óssea, mais profunda que as dos dentes da fileira funcional (Figura 16). Todos os dentes, inclusive os replascentes, apresentam uma camada enamelóide amarelada, com cerca de um quarto do tamanho total do dente (Figura 16). Dentário com superfície dorsal lisa; dois ramos principais, laminares e posteriormente direcionados, um em posição laterodorsal e outro ventral; ramos ventrais com região sinfisial irregular, quase retilínea, não sinusoidal, fracamente ligando as duas hemiséries; margens mediais retas e paralelas entre si, com uma reentrância côncava logo posteriormente às fossas de inserção dos dentes; margem posterior arredondada, com dois pequenos forames adjacentes na porção média anterior; ramo lateral com margem dorsal convexa, curvada na porção anterior, originando-se logo após o dente mais distal de cada hemisérie; margem ventral convexa, com curvatura mais suave que a dorsal. Dentes isolados da cavidade bucal por lamela óssea anteriormente a fossa de dentes replascentes, inclinada anteriormente, com altura aproximada da metade dos dentes da fileira funcional, ocupa cerca da metade de toda superfície lingual do dentário (em vista lingual), ventralmente conecta pela região média a cartilagem de Meckel (Figura 16). Dentário separado do anguloarticular por espaço, com ligação constituída estritamente pela cartilagem de Meckel e tecido conjuntivo (Figura 16).

Maxilar lamelar, diagonalmente alongado e proporcionalmente largo, cerca de 3 vezes seu comprimento; porção dorsal afilada, curvada medialmente e horizontalmente orientada (Figura 16); margem anterior convexa, com porção anteroventral abaulada; margem posterior côncava; margem ventral arredondada; porção dorsal da margem

anterior possui uma reentrância que acompanha a margem posterior (em vista lateral). Um pequeno forame na porção dorsal de cada maxilar está presente, logo abaixo da projeção medial. Dentes maxilares ausentes (Figura 16).

Arco branquial: Urohial com porção anterior constricta, duas projeções (eventualmente fusionadas medialmente) anteriormente conectados aos respectivos hipiais por tecido mole; porção mesiodorsal lamelar, alongada anteroposteriormente em plano sagital; margem dorsal e posterior ascendentes e retilíneas; porção ventral com abas laterais lamelares bem desenvolvidas, horizontalmente projetadas, mais larga no sentido posterior, curvando-se medialmente no terço final em vista ventral (Figura 17-B). Interhiais curtos e tubulares, cônico em vista frontal, dispostos lateralmente com extremidade proximal mais robusta; porção distal com grande cartilagem unindo o hiomandibular ao metapterigoide e simplético; extremidade proximal, em contato com o ceratohial posterior por meio de um côndilo (Figura 17-D). Hipiais dorsais curtos, lateralmente comprimidos, mais largos posteriormente, unidos ventralmente com os homônimos ventrais e ligados entre si medialmente e ao urohial por tecido mole; forame reduzido atravessando dorsoventralmente a superfície média (Figura 17-D). Hipial ventral tubular, levemente comprimido lateralmente, conectado anteroventralmente ao hipial dorsal e posteriormente ligado ao ceratohial anterior, ambos por junção sincondral; curvatura transversal acentuada, formando canal transversal originado pela sua junção com o hipial ventral servindo como assoalho desse orifício (Figura 17-D). Ceratohial anterior robusto, comprimido lateralmente, mais largo posteriormente, com porção mediana constricta, correspondendo ao maior osso do arco hioide; superfícies laterais irregulares, com processo lateral curto, anterolateralmente orientado na porção lateral anterior, próximo a junção desse osso com o hipial ventral; borda dorsal com recorte, eventualmente ossificado na região média, que se estende por quase toda superfície, permitindo o acesso a parte interna de um conspícuo canal da porção dorsal; forame circular presente na região mais anterior, associados a um ou dois (raramente três) forames menores, dispostos adjacentes ao forame anterior (Figura 17-D). Ceratohial posterior comprimido lateralmente; superfícies proximal e distal irregulares, com cartilagem na borda ventral; lamela medialmente direcionada na porção dorsal; um forame na região média anterior (Figura 17-D). Cada ceratohial está conectado anteriormente ao seu homônimo por junção sincondral. Interhiais pequenos, alongados anteroposteriormente, quase retangulares e levemente deprimidos dorsoventralmente;

extremidade posterior não ossificada; porção anterior conectadas na borda dorsal dos ceratohiais por tecido mole (Figura 17-D). Três raios branquiostégios presentes (Figura 17-D). Branquiostégios ventroposterior curvados (em vista lateral) e extensão laminar anteromedial; crescentes em tamanho, primeiro raio com a metade do tamanho do segundo e terceiro um terço maior que o segundo; dois primeiros raios dispostos sobre o ceratohial anterior, terceiro raio sobre o ceratohial posterior (Figura 17-D). Todos os raios branquiostégios estão conectados aos elementos ceratohiais por tecido mole; primeiro raio alojado sobre a borda dorsal do ceratohial, demais raios sobre a superfície distal desses elementos.

Esqueleto branquial: “Elemento glossohial” ósseo e relativamente pequeno, triangular, na porção mais anterior do esqueleto branquial (Figura 17-C). Em várias espécies de Characiformes, essa estrutura é uma pequena peça cartilaginosa. Entretanto, na maioria dos crenuquídeos analisados este se encontra totalmente ossificado. Basihial alongado anteroposteriormente; porção anterior deprimida dorsoventralmente, curvada ventralmente na porção média; extremidade posterior com borda arredondada, adentrando o primeiro basibranquial (Figura 17-C). Quatro basibranquiais presentes na região medial do cesto branquial. Os três primeiros basibranquiais são curtos, triangulares em vista dorsal. Primeiro basibranquial totalmente ossificado, com duas projeções laterais na extremidade anterior, medialmente disposto entre os hipiais dorsais, acomodando a extremidade posterior do basihial (Figura 17-C). Basibranquiais 2 e 3 similares ao primeiro elemento basibranquial em forma; segundo basibranquial não totalmente ossificado, com grande porção cartilaginosa internamente. Basibranquiais 2 e 3 lateralmente articulados aos hipobranquiais 1 e 2 respectivamente. Contudo, somente a porção anterior do hipobranquial 2 se articula com o basibranquial 3 (Figura 17-C). Basibranquial 4 mais alongado, com projeção posterior afilada, acomoda medialmente entre os hipobranquiais 3; não totalmente ossificado, com ossificação somente na porção medioventral; porção lateral articulada na porção posterior do hipobranquial 2 (Figura 17-C). Cópula posterior cartilaginosa, alongada, curvada anteriormente em direção dorsal, localizada posteriormente ao basibranquial 4; porção posterior mais larga que a anterior, ambas com extremidades arredondadas; projeção ventral afilada presente, curvada posteriormente em vista lateral, atingindo a metade da placa dentígera do ceratobranquial 5 (Figura 17-C). Três elementos hipobranquiais presentes, decrescente em tamanho posteriormente. Hipobranquiais com forma triangular em vista dorsal,

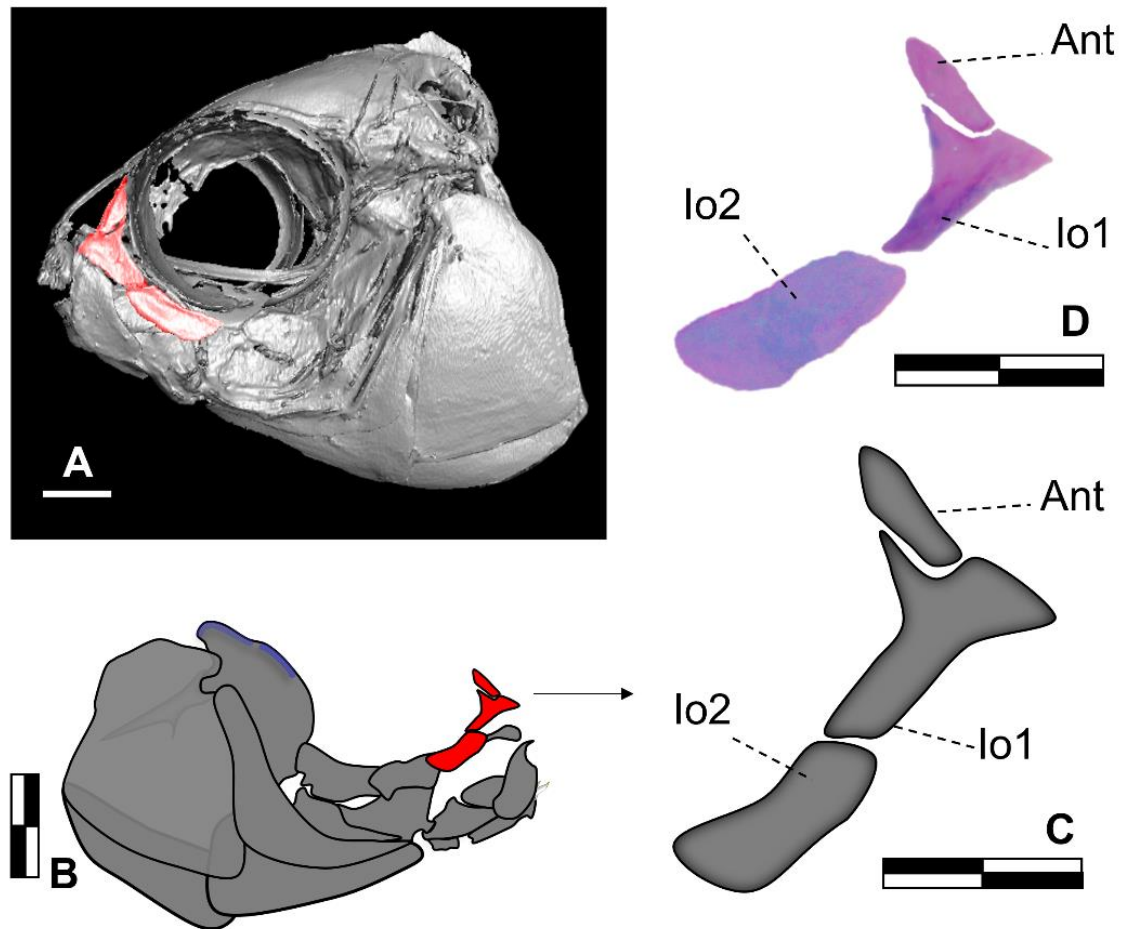
medialmente articulados aos elementos basibranquiais; porção medial com conexão entre hipobranquiais e basibranquiais, dividida por reentrância na porção média dos hipobranquiais (Figura 17-C). Hipobranquiais 3 menos desenvolvidos dentre seus homônimos, medialmente conectados entre si por ligação sincondral na porção posterior (Figura 17-C). Cinco ceratobranquiais presentes no cesto branquial. Ceratobranquiais bastante alongados, deprimidos dorsoventralmente e articulados distalmente aos elementos epibranquiais (Figura 17-C). Ceratobranquiais 1 a 3 articulados pela extremidade proximal aos elementos basibranquiais (Figura 17-C). Ceratobranquiais 4 e 5 articulados a cópula posterior, ceratobranquial 4 lateralmente e ceratobranquial 5 lateroposteriormente (Figura 17-C). Todos os ceratobranquiais, com exceção do ceratobranquial 5, sustentam filamentos branquiais em sua superfície distal. Ceratobranquiais 1 e 2 com pequenos rastros branquiais na porção anterior da superfície proximal, mais desenvolvidos no primeiro ceratobranquial, reduzidos no ceratobranquial adjacente; dentes na porção anterior da superfície proximal dos ceratobranquiais 3 a 5 ausentes (Figura 17-C). Ceratobranquial 5 muito modificado; forame na porção anterior presente, próximo a articulação com a cópula posterior; placa dentígera com cerca de 30 diminutos dentes cônicos (não foi possível quantificar em todos os exemplares), similares aos dentes do prémaxilar e dentário. Quatro epibranquiais de morfologia similar aos elementos ceratobranquiais fazem parte do cesto branquial. Epibranquiais articulados aos elementos faringobranquiais; epibranquiais de 1 a 3 com extremidade distal em dois ramos, anterior mais robusto e posterior mais cilíndrico e menor dimensão; epibranquiais 1 e 2 com ramos que permitem um encaixe com protuberância lateral presente nos faringobranquiais; epibranquial 3 com ramos mais alongados, não articulando com os faringobranquiais; epibranquiais 4 modificados, com lamela posterior triangular em vista dorsal ou ventral, unidos medialmente por tecido mole, suportando uma placa de dentes cônicos, com quantidade e morfologia similar aos dentes dos ceratobranquiais 5 (Figura 17-C).

Faringobranquiais e elementos epibranquiais correspondem aos elementos mais dorsais do esqueleto branquial. Faringobranquiais heteromorfos; faringobranquial 1 curto, com proporções quadrada, usualmente ossificado, localizado anteromedialmente ao epibranquial 1 (Figura 17-E). Em alguns exemplares (DZSJRP 8733) uma cartilagem tubular dorsalmente curvada pode estar fusionada na porção anterior. Faringobranquial 2 curto, ligeiramente deprimido dorsoventralmente, mais largo na porção anterior, ossificado apenas na porção medioventral na maioria dos exemplares analisados, porém

totalmente ossificados em animais maiores que 25 mm de comprimento padrão; porção anterior articulado ao ramo posterior do epibrânquial 1 e posteriormente ao epibrânquial 2. Faringobrânquial 3 alongado com extremidades não totalmente ossificadas; porção anterior mais afilada que a posterior; porção posterior deprimida dorsoventralmente; não articulado lateralmente a nenhum elemento epibrânquial, apenas ao seu homônimo adjacente, pela borda posterior; porção medioventral ossificada; porção anterior ligeiramente mais larga que a posterior, alongado anteroposteriormente e deprimido dorsoventralmente; posteriormente, conectado a superfície do epibrânquial 4, logo acima da placa de dentes desse osso (Figura 17-E).

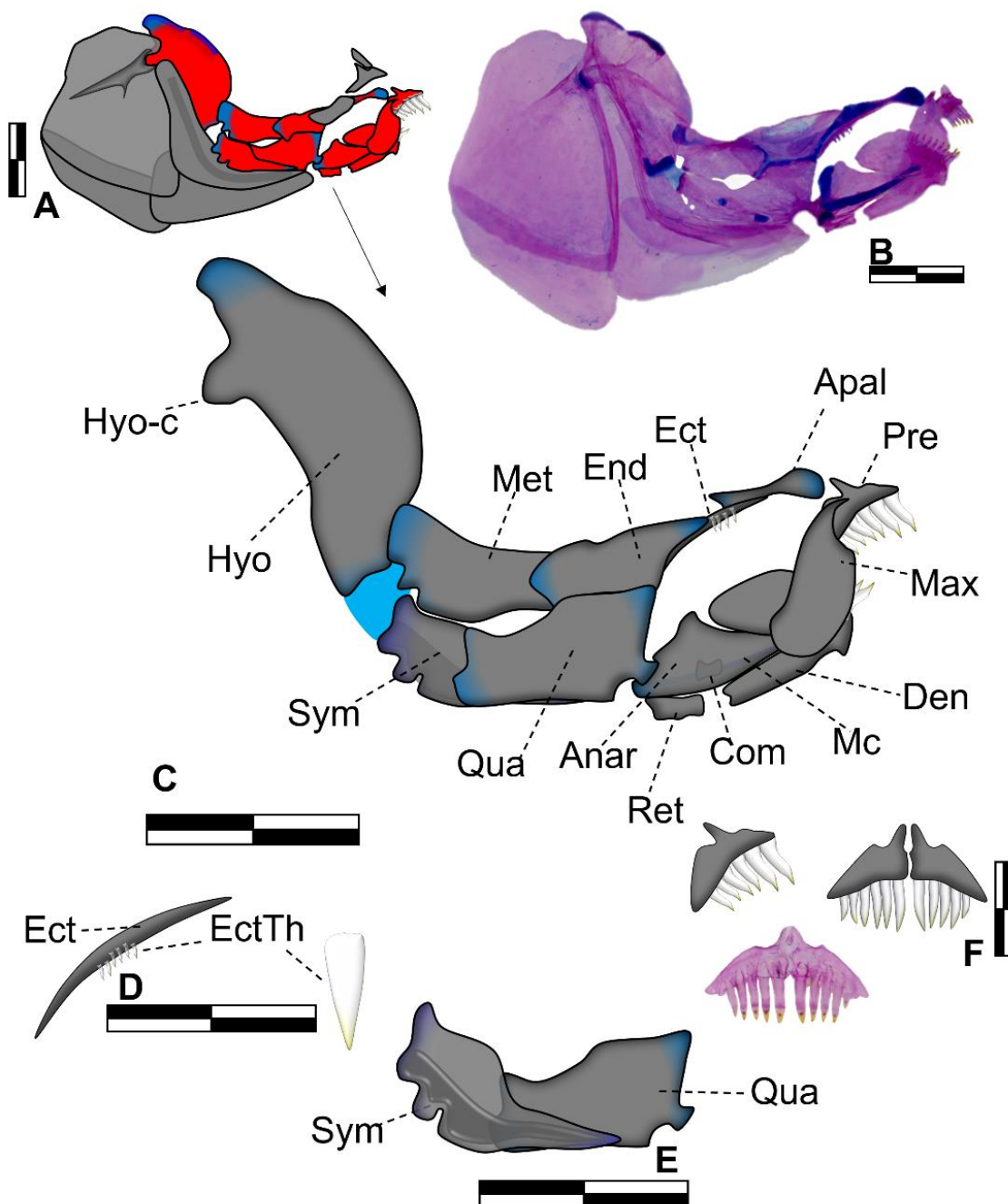
Série opercular: Série opercular formada pelo opérculo, preopérculo, interopérculo e subopérculo (Figura 18). Opérculo relativamente grande, maior dos elementos da série opercular; anteriormente articulado ao hiomandibular por meio de articulação robusta, com extensão lateromedial; margem anterior constricta, levemente dobrada medialmente, anteroventralmente inclinada; margem dorsal convexa; margem dorsal posterior retilínea; margem posteroventral reta, levemente inclinada dorsalmente, terminando na altura do poscleitro 2 (Figura 18), não ultrapassando os ossos da cintura peitoral. Interoopérculo em triângulo escaleno, bordas angulares levemente arredondadas, margem dorsal levemente côncava, localizado na região anterior ventral da série opercular (Figura 18). Subopérculo laminar, alongado horizontalmente, localizado ventralmente ao opérculo; porção anterior arredondada; porção posterior afilada; margem ventral curvada posteriormente, direcionada a extremidade posteroventral do opérculo; porção dorsal se contrapondo a margem ventral do mesmo (Figura 18). Preopérculo com formato de bumerangue, curvado na posição anterodorsal; extremidade dorsal na altura do côndilo do posterior dorsal do hiomandibular; extremidade anterior quase atinge a fossa ventral do côndilo do osso quadrado; metade anterior do preopérculo sobreposta a porção dorsal do interopérculo em vista lateral; canal preopercular do sistema sensorial lateral cefálico presente, percorrendo quase toda a extensão laminar do preopérculo, exceto suas extremidades (Figura 18).

Figura 14. Série orbital de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado esquerdo), DZSJRP 21046. Morfologia geral e posição relativa dos elementos da série orbital (A e B). Em destaque, elementos da série orbital em exemplar diafanizado (D) e desenho esquemático (C). Abreviações: Ant = antorbital; Io1-2 = infraorbital 1-2. Escala 500 μ m.



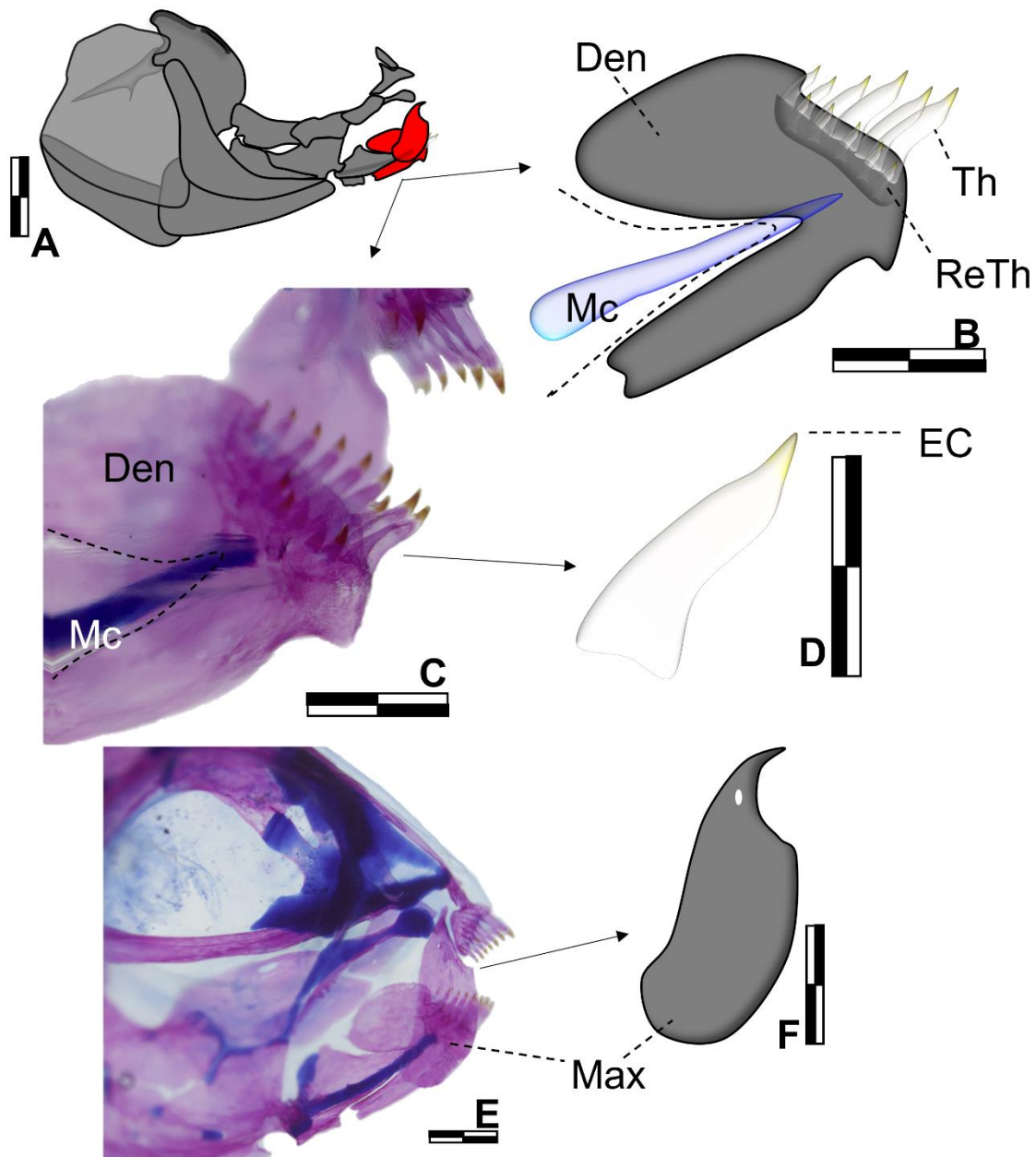
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 15. Arco hiopalatino de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado direito), DZSJRP 21046. Morfologia geral e posição relativa dos elementos do hiopalatino (A e B), representação do hiopalatino isolado da série opercular (C). Em destaque, o ectopterigoide e dentes associados (vista mesial) (D), quadro e simplético (vista mesial) (E), e prémaxilar, em vista lateral e anterior (F). Abreviações: Anar = anguloarticular; Apal = autopalatino; Com = coronomeckeliano; Den = dentário; Ect = ectopterigoide; EctTh = dente do ectopterigoide; End = endopterigoide; Hyo = hiomandibular; HyoC = côndilo articular do hiomandibular; Max = maxilar; Mc = cartilagem de Meckel; Met = metapterigoide; Pre = prémaxilar; Qua = quadrado; Ret = retroarticular; Sym = simplético; Escala 500 μ m (A, B, C, E e F) e 200 μ m (D).



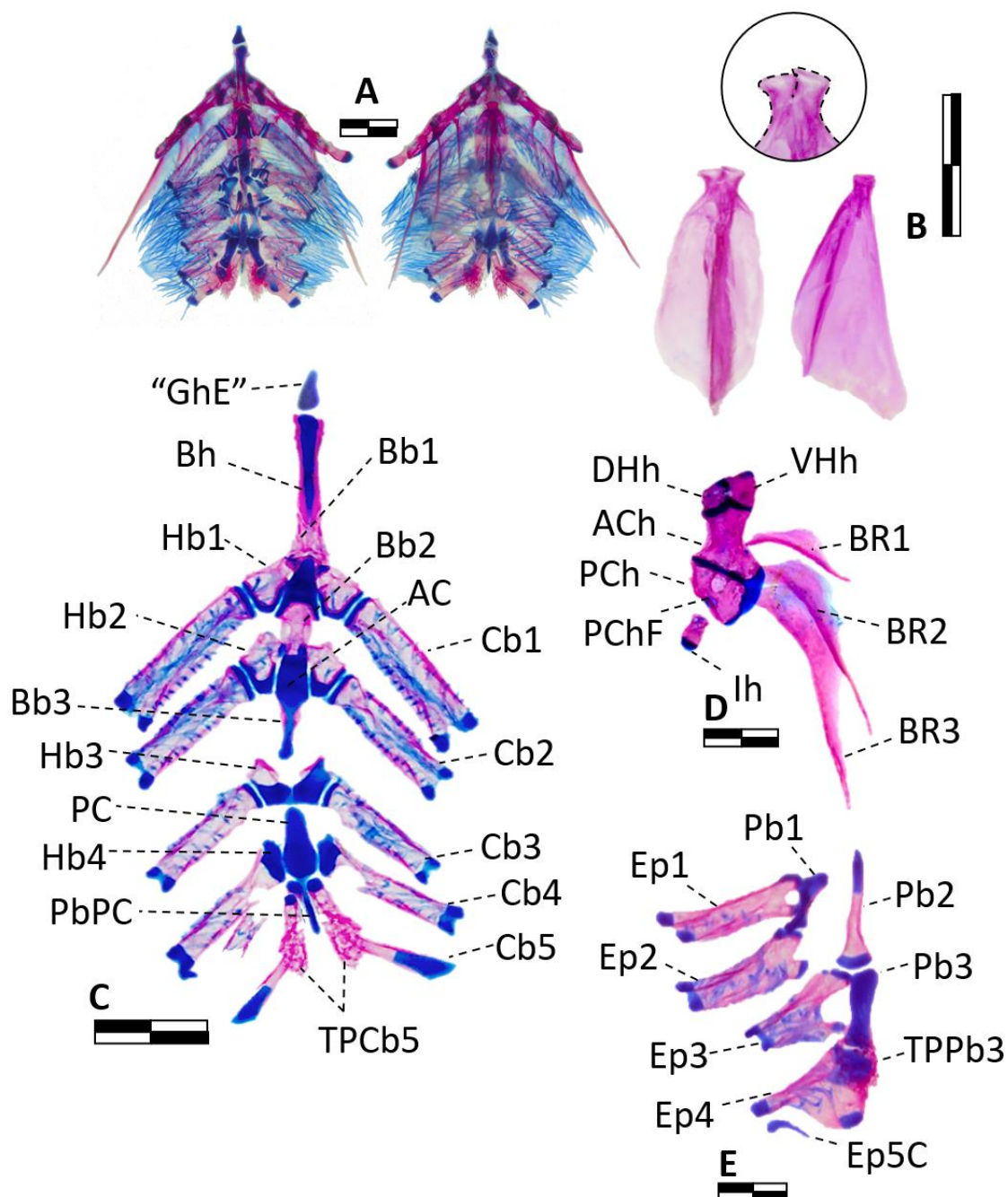
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 16. Morfologia do dentário, maxilar e inserção dos dentes de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado direito), DZSJRP 21046. Posição relativa do dentário dentre os elementos do arco hioide (A), dentário de exemplar diafanizado (C) e esquema correspondente (B), morfologia dos dentes do dentário (D), posição relativa do maxilar (E) e maxilar isolado (F). Abreviações: DEN = dentário; EC = camada enamelóide; Max = maxilar; Mc = cartilagem de Meckel; ReTH = dentes replascentes; Th = dente. Escala 500 μ m (A, B e C) e 200 μ m (D).



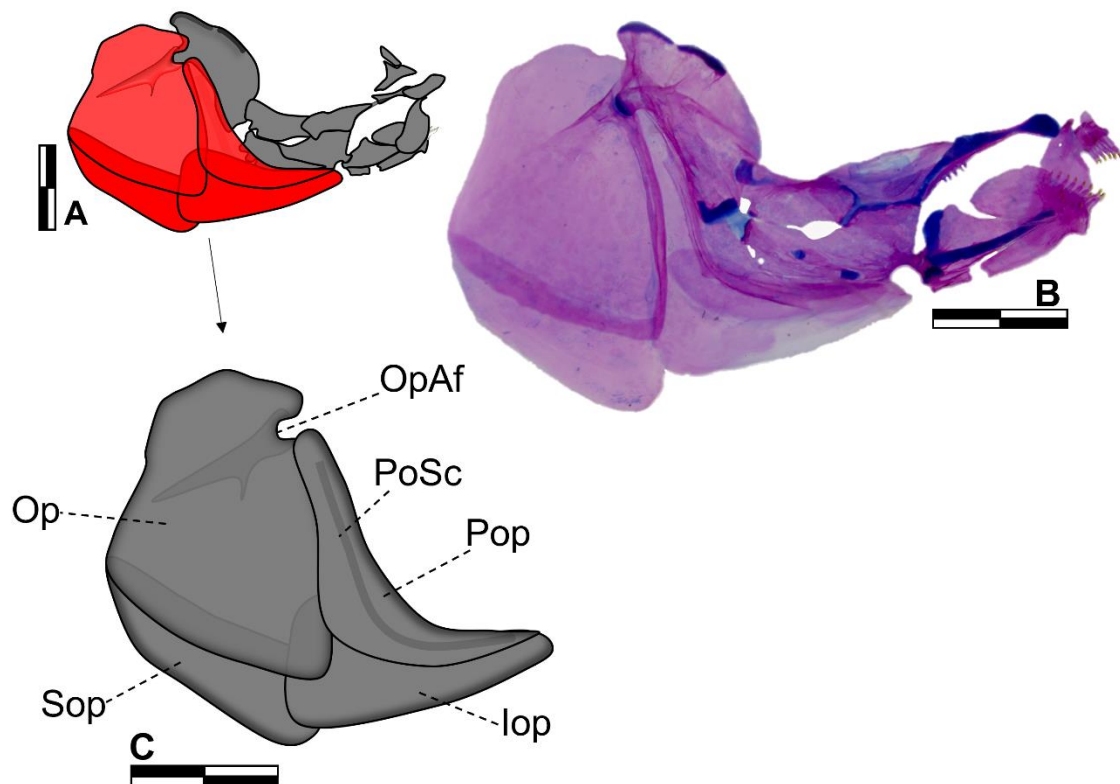
Fonte: Dados do próprio auto

Figura 17. Esqueleto branquial e arco hioide de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Morfologia geral do cesto branquial (A) em vista mesial (direita) e ventral (esquerda), urohial com destaque na bifurcação anterior (B) em vista ventral (direita) e lateral (esquerda), porção inferior do esqueleto branquial (C), arco hioide em vista dorsal (D), elementos dorsais do esqueleto branquial (E). Abreviações: AC = cópula anterior; ACh = ceratohial anterior; Bb1-3 = basibranquial 1-4; Bh = basal; BR1-3 = branquiostegais 1-3; Cb1-5 = ceratobranquial 1-5; DHh = hipial dorsal; Ep1-4 = epibranquial 1-4; Ep5C = cartilagem do epibranquial 5; “GhE” = “elemento glossial”; Hb1-4 = hipobranquial 1-4; Ih = interhial; Pb1-3 = faringobranquial 1-3; PbPc = cartilagem posterior ao faringobranquial; PC = cópula principal; PCh = ceratohial posterior; PChF = forame do ceratohial posterior; TPCb = placa dentígera do ceratobranquial 5; TPPb3 = placa dentígera do faringobranquial 3; VHh = hipial ventral; Escala 500 µm.



Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 18. Série opercular de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado direito), DZSJRP 21046, desenho esquemático (A e C) e exemplar diafanizado (B). Abreviações: Iop = interopérculo; Op = opérculo; OpAf = fossa articular do opérculo; Pop = preopérculo; PoSc = canal sensorial do preopérculo; e Sop = subopérculo. Escala 500 μ m.



Fonte: Dados do próprio autor.

4.3.3 Pós-crânio

(Figuras de 19 a 29)

Aparelho de Weber: Assim como nos demais ostariofisários, o aparelho de Weber é formado por modificações nas quatro primeiras vértebras precaudais, crescentes em tamanho em sentido anteroposterior. Em vista lateral, o aparelho de Weber é inclinado posterodorsalmente em direção ao início da base da nadadeira dorsal (Figura 19). Complexo neural de proporção triangular em vista lateral e mais dorsal do aparelho de Weber; margem anterior em forma de “s” esticado, constricta e lateralmente expandida, em contato com o exoccipital medialmente e ao supraoccipital dorsalmente; margem dorsoposterior côncava; margem posteroventral com um entalhe profundo; extremidade do ramo posterior com margem posterior retilínea, inclinada diagonalmente, quase em contato com o processo laminar anteromedial do espinho neural da quarta vértebra e um pequeno processo na face ventral; porção anterior ventral do complexo neural lateralmente expandida, sobreposta na porção posterior do *claustrum*; porção ventral apoiada sobre a porção dorsal do arco neural da terceira vértebra, com maior parte da face ventral ligada ao arco neural modificado da quarta vértebra pela margem anterodorsal por junção sincondral (Figura 20).

Primeira vértebra sem processos ventrais ou laterais, limitada a somente um centro vertebral curto, eventualmente fundido com o centro vertebral da vértebra adjacente (Figura 20). Segunda vértebra com processo lateral tubular, robusto e curvado em plano transversal, posterodorsalmente orientado em visão lateral (Figura 20); centro vertebral da segunda vértebra não fundido ao centro vertebral subsequente, apoiando dorsalmente o *intercalarium* (Figura 20). Centro vertebral da terceira vértebra não fundido ao centro vertebral subsequente; processo ventral com ramo anterior presente, atingindo a porção posterior do centro vertebral que o precede; ramo ventral afilado, direcionado anteroventralmente, com margem posterior acompanhado a superfície anterodorsal da bexiga gasosa; arco neural da terceira vértebra levemente inclinado anteriormente, sustentando o complexo neural e o espinho neural da quarta vértebra, formando uma peça única juntamente com o processo transversal do mesmo centro vertebral (Figura 20). Quarta vértebra com arco neural expandido em plano mesial, anteriormente delimitado pelo arco neural da terceira vértebra, dorsalmente pelo complexo neural e ventralmente fundido ao *os suspensorium*; espinho neural da quarta vértebra ligeiramente menor que os demais, expandido em plano mesial e posteriormente inclinado (Figura 20). *Claustrum*

reduzido, lamelar, curvado ventralmente, acompanhando a borda interna do *foramen magnum*, parcialmente sobreposto e limitado anteriormente pelo exoccipital; posteriormente, alojado na face ventral do complexo neural e ventralmente acompanha o desenho da margem dorsal do *scaphium* (Figura 20). *Scaphium* laminar, ovalado em vista lateral, localizado acima do primeiro centro vertebral; processo ascendente posterodorsal afilado presente, atingindo a face ventral mais anterior do complexo neural (Figura 20). Aproximadamente, cerca da metade da superfície de cada *scaphium* está disposta acima do basioccipital, adentrando parcialmente o *foramen magnum*.

Intercalarium delgados com dois ramos principais; ramo anterior orientado diagonalmente, entre o *foramen magnum* e o *cavus sinus impares*; ramo posterior com 3 eixos, entre o processo transversal e o arco neural da terceira vértebra, posterodorsalmente direcionado, atingindo a face ventral média do complexo neural (Figura 20). *Tripus* laminar, lateralmente expandido, com ramo anterior algo triangular, não estendendo ao processo transversal da segunda vértebra; ramo posterior afilado, curvado na porção distal em direção ao centro vertebral da quarta vértebra e anteriormente inclinado em direção ao *foramen magnum*; porção posterior horizontalmente paralela ao centro vertebral da quarta vértebra em vista lateral (Figura 20). Os *suspensorium* são elementos delgados, lateralmente expandidos, não ultrapassando lateralmente a linha distal do processo transversal da segunda vértebra em vista dorsal; margem anterior convexa; margem posterior retilínea ou sinusoidal, ambas lisas; porção anterior quase que verticalmente disposta sobre a porção mais anterior do centro vertebral da quarta vértebra, com origem na metade da altura do espinho neural da mesma vértebra; porção posterior curvada horizontalmente, não atingindo a porção anterior da quinta vértebra em vista lateral (Figura 20).

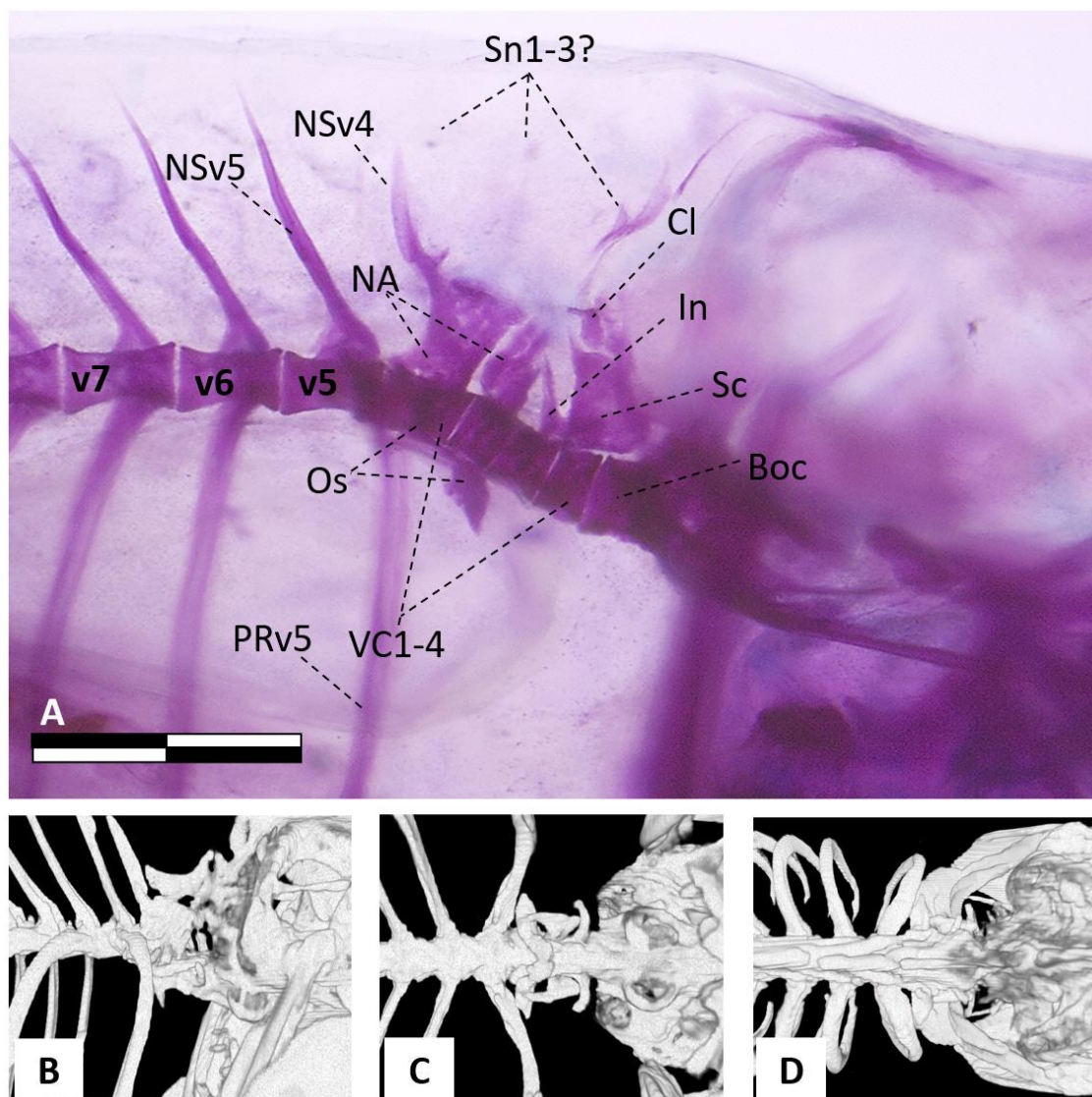
Coluna vertebral e elementos associados: Vértebras totais 30(5), 31(4), 32(14), 33(1) ou 34(1). Com exceção das quatro primeiras vértebras que compõe o aparelho de Weber e da última que corresponde ao centro composto caudal, todas as vértebras apresentam constrição medial em seus respectivos centros vertebrais, com proporções simétricas a todas as vértebras e lâmina óssea parasagital bem desenvolvida ligando o arco neural as pós-zigapófises (Figura 21). Vértebras pré-caudais (incluindo as de transição) 18(3), 19(7), ou 20(15). Pré e pós-zigapófises neurais presentes, pouco desenvolvidas, subiguais em altura. Pós-zigapófises hemais ausentes em todas as vértebras pré-caudais, com exceção das vértebras de transição (Figura 21). Espinhos neurais bem desenvolvidos,

ultrapassando a metade do espaço entre o dorso e a linha da coluna (Figura 21). Arcos neurais com cerca de um terço do comprimento dos espinhos neurais (Figura 21). Espinhos neurais abaixo dos pterigióforos da nadadeira dorsal ligeiramente menores que os demais. Vértabras de transição perfazem as duas vértebras pré-caudais mais posteriores. Primeira vértebra de transição com pré-zigapófise bem desenvolvida e uma costela rudimentar (Figura 21). Segunda vértebra de transição similar à primeira, exceto pela ausência da costela rudimentar e a presença de um forame na porção proximal do espinho hemal, provavelmente canal hemal rudimentar (Figura 21). Ambas as vértebras de transição apresentam espinhos e canais neurais de forma similar às demais vértebras pré-caudais e caudais. Costelas pleurais lateralmente ou lateroposteriormente arqueadas, articulando ao centro vertebral em suas respectivas parapófises, e expansão lateral em plano coronal no terço proximal (Figura 21). Primeira costela pleural anteroventralmente arqueada, processo medial laminar presente, direcionado para a cavidade celomática, processo laminar dorsal posteriormente direcionado na região proximal presente.

Vértabras caudais 11(6), 12(13), 13(5) ou 14(1). Pré-zigapófises neurais anterodorsalmente direcionadas, localizadas na base de cada lado do arco neural, não ultrapassando a linha entre o centro vertebral correspondente; pré-zigapófises neurais ligeiramente menores que as pré-zigapófises hemais; pré-zigapófises hemais bem evidentes, anteroventralmente direcionadas; região anterior conectada ao centro vertebral correspondente; porção distal ultrapassando os limites do centro vertebral predecessor; pós-zigapófises neurais de tamanho similar as hemais; porção apical de ambas pós-zigapófises não ultrapassam o centro vertebral correspondente (Figura 21). Lâmina óssea bem desenvolvida conectando as pré e pós-zigapófises neurais. Espinhos neurais e hemais com tamanho decrescente anteroposteriormente; canal neural presente até no último espinho neural da última vértebra, correspondente ao centro pleural 2; canal hemal estende-se até o parahipural. Ossos intramusculares epicentrales ausentes. Epineurais e epipleurais presentes, proporcionalmente longos e delgados (Figura 21-B). Epineurais inseridos na musculatura epaxial da região caudal, dispostos até o pedúnculo, ausentes na porção mais anterior do corpo até vértebra pré-caudal 18-20. Epineurais bifurcados anteriormente, posterodorsalmente inclinados, formando um arco em plano coronal na altura do eixo vertebral entre o centro vertebral de origem e o centro da segunda vértebra subsequente. Epipleurais presentes desde as vértebras de transição até o complexo caudal, inclinados posteroventralmente, formando um arco na altura do centro vertebral de origem, com distância de duas vértebras. Seis (4) ou sete (9) supraneurais verticalmente

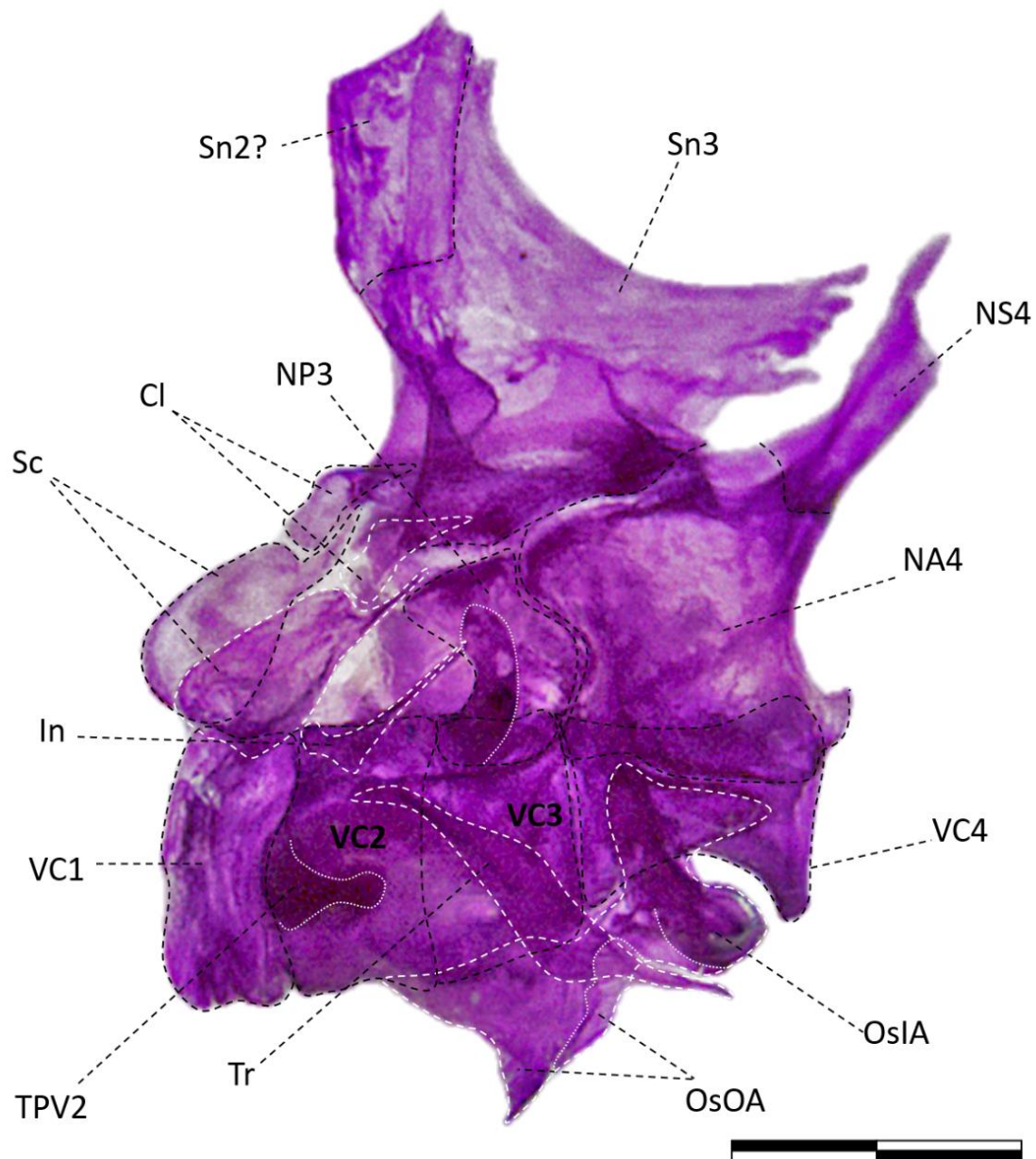
tubulares, retilíneo ou levemente curvados, com aparência de “s” muito esticado, crescentes em tamanho em sentido craniocaudal, dispostos entre os espinhos neurais da quarta e décima primeira vértebras; extremidades não ossificadas; primeiro supraneural entre o espinho neural da quarta ou quinta vértebra (Figura 22).

Figura 19. Aparelho de Weber de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral esquerda), de exemplar jovem (A), DZSJRP 21046, 9,57 mm CP e exemplar adulto, DZSJRP 21046, 16.00 mm, em vista (B) lateral, (C) ventral e (D) dorsal. Abreviações: Cl = claustrum; In = intercalarium; NA = arco neural; NSv4-5= espinho neural da vértebra 4-5; Os = os suspensorium; PRv5 = costela pleural da vértebra 5; Sc = scaphium; Sn1-3 = supra neurais 1-3; V5-7 vértebras 5-7. Escala 500 µm.



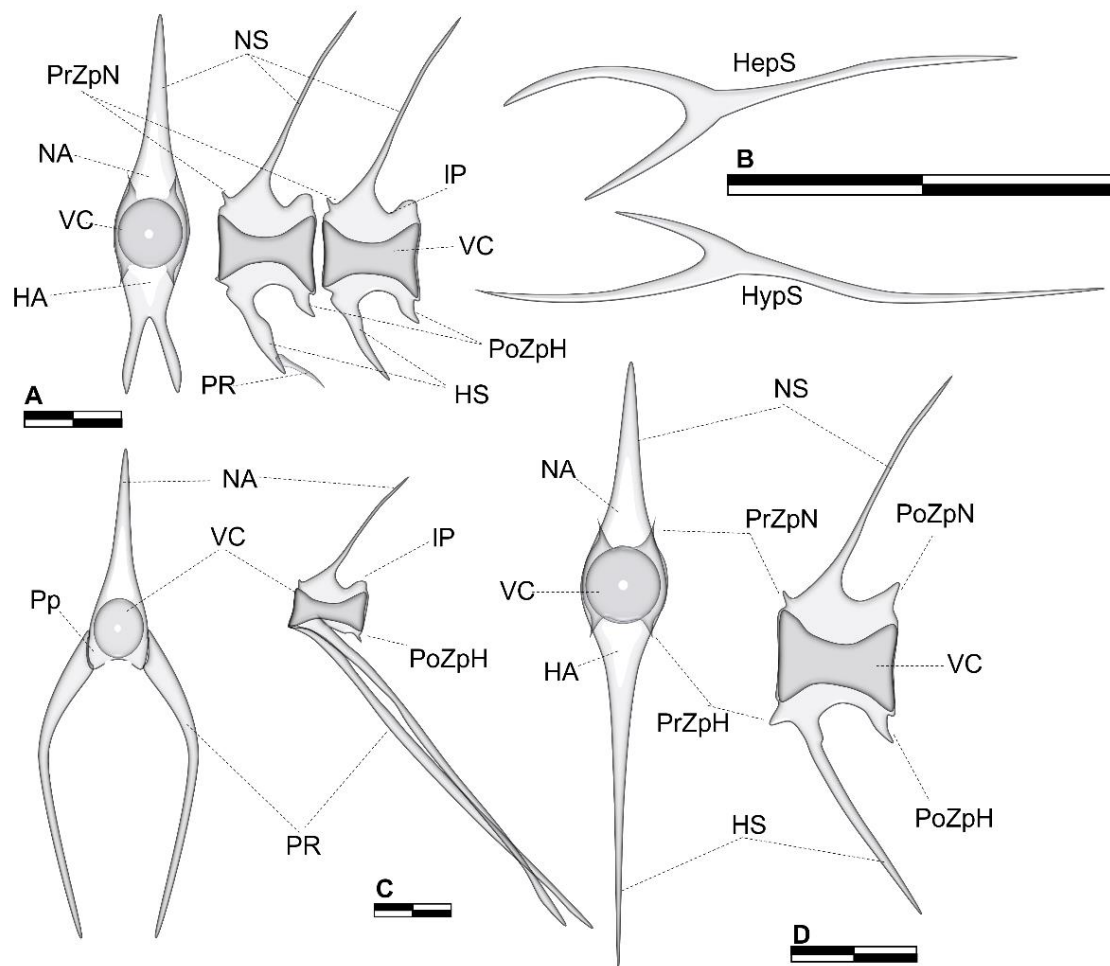
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 20. Aparelho de Weber isolado de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral esquerda), DZSJRP 21046, 20,94 mm CP. Abreviações: Cl = claustrum; In = intercalarium; NA4 = arco neural da vértebra 4; NP3 = processo neural da vértebra 3; OsIA = os suspensorium ramo interno; OsOA = os suspensorium ramo externo; Sc = scaphium; Sn2-4 = supra neurais 2-4; TPV2 = processo transverso da vértebra 2; Tr = tripus; VC1-4 centro vertebral 1-4; Escala 500 µm.



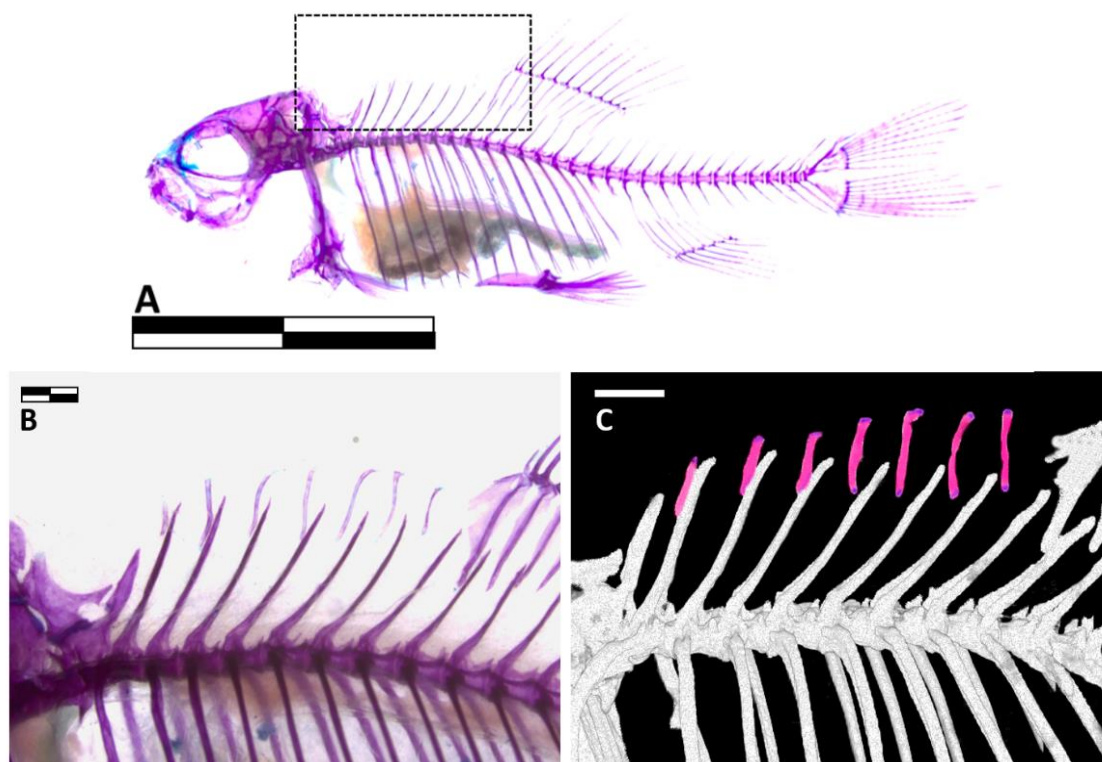
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 21. Desenho esquemático dos componentes vertebrais e elementos associados de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (A) vértebras de transição, (B) ossos intramusculares, (C) vértebras pré-caudais, e (D) vértebras caudais. Abreviações: HA = arco hemal; HepS = espinho epipleural; HS = espinho hemal; HypS = espinho hipopleural; IP = processo laminar; NA = arco neural; NS = espinho neural; PoZpH = pós-zigapófise hemal; Pp parapófise; PR = costela pleural; PrZpN = pré-zigapófise neural; VC = centro vertebral; Escala 500 μ m.



Fonte: Dados do próprio autor

Figura 22. Supraneurais em *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral esquerda), DZSJRP 21046. Exemplar diafanizado (A e B), reconstrução 3d de um exemplar microtomografado (C). Escala 500 μ m.



Fonte: Dados do próprio autor.

Cintura peitoral: Cada hemisérie da cintura peitoral é constituída pelo postemporal, supracleitro, cleitro, poscleitro¹ usualmente ausente (vestigial em alguns exemplares), poscleitro 2 e 3, escapular, mesocoracoide, coracoide e pterigióforos associados da nadadeira peitoral (Figura 23). Extraescapular sempre ausente. Postemporal alongado, levemente curvado anteriormente; porção ventral robusta e dorsal afilada; margem anterior circundante à margem anterior da fossa postemporal, em contato com o parietal e o pterótico, disposto anteriormente à barra horizontal do epioccipital (Figura 13); articulado ventralmente com o supracleitro, na altura da articulação neurocrânio-hiomandibular; região apical em forma de aresta, na linha horizontal entre a margem dorsal da órbita (Figura 23). Supracleitro bastante alongado, retilíneo, situado anterolateralmente a porção dorsal do cleitro; região ventral em contato com a porção média da extensão laminar do cleitro; região apical ligeiramente curvada em forma de concha, articulando totalmente com a porção posterior do postemporal (Figura 23). Cleitro, em plano coronal, com extensão apical pontiaguda, não ultrapassando o supracleitro dorsalmente em sentido a musculatura epaxial; porção ventral curvada anteriormente, confluyente entre si, com fraca ligação entre as cinturas por tecido mole; porção média com extensão laminar, algo triangular, com bordas arredondadas posteriormente direcionadas (Figura 23).

Escapular bem desenvolvido, trapezoide, com proporções maiores que o coracoide; margem anterior articulada com o cleitro, lateroventralmente conectado ao coracoide por cartilagem; pequena projeção membranosa unindo a porção laterodorsal da escápula e a extensão laminar lateroposterior do cleitro; forame bem definido na região medioanterior; porção medial da margem posterior com fossa óssea, articulado ao primeiro raio da nadadeira peitoral e um elemento radial vestigial (Figura 23). Coracoide delgado e triangular; anteriormente em contato com o cleitro, lateralmente articulado com o escapular pela face dorsal; mesocoracoide fortemente ligado por toda extensão ventral do cleitro; espaços interósseos ausente; margem proximal levemente curvada ventralmente; processo espiniforme relativamente curto, na margem mesial posterior; não medialmente conectados, ligados entre si por musculatura; margem mesial formando retas divergentes entre si, em direção caudal (Figura 23). Mesocoracoide subcilíndrico, curvado medialmente com porção medial constrita; porção ventral lamelar, fortemente conectado ao coracoide, com o dobro da largura da porção dorsal; porção dorsal conectada na porção mais posterodorsal da escápula, na altura do primeiro raio da nadadeira dorsal (Figura 23). Poscleitro 1 usualmente ausente, rudimentar em dois

espécimes (DZSJRP 21046), localizado na altura da ponta ventral do supracleito. Poscleito 2 delgado e ovalado, com bordas lisas, dispostas internamente a extensão laminar lateroposterior do cleito, quase totalmente sobreposto pela mesma em vista lateral (Figura 23-C). Poscleito 3 alongado e fino, medialmente curvado e fusionado ao poscleito 2 pela margem anterior; porção apical posterior ultrapassando ventralmente os elementos da nadadeira peitoral, claramente observados em vista ventral (Figura 23-C). Quatro radiais proximais na nadadeira peitoral. Radial proximal quando presente mais anterior e rudimentar, associado ao primeiro raio da nadadeira peitoral; segundo radial proximal nitidamente mais curto e largo, cerca da metade do tamanho dos demais, alinhado horizontalmente logo abaixo do forame escapular. Demais radiais proximais crescentes em tamanho, maior radial proximal quase o dobro do tamanho do primeiro, com comprimento equivalente a largura da escápula, articulado distalmente aos dois últimos raios da nadadeira peitoral (Figura 23). Radiais mediais desalinhados e não totalmente ossificados, geralmente em número correspondente aos raios peitorais 9(1), 10(8), 11(1) ou 12(1).

Nadadeira dorsal: Nadadeira dorsal com 11(9), 12(41*) ou 13(5) raios totais. Pouca ramificação dos raios dorsais e configuração altamente variável, ii2i1vi, iii2vi, iii7i, iv1vii (2), iv3vi, v1i1v, v1vi, xi (2), xii (19*) e xiii (1), ramificação somente na porção mais distal dos raios. Onze ou doze radiais médioproximais, pospositivo a 12 ou 13 radiais distais. Radiais distais coniformes, não totalmente ossificados, com pequena ossificação na região médiadorsal; radiais distais mais anteriores totalmente ossificados em exemplares maiores que 20 mm (Figura 24). Radiais médioproximais alongados, cerca de 3x no comprimento dos raios da nadadeira dorsal; primeiro radial médioproximal com extensão laminar anterior em plano sagital; extensão laminar anterior e sagital ausente ou muito reduzida no demais radiais médioproximais (Figura 24). Três raios indivisos sobre o primeiro médioproximal radial, mais anterior em condição supranumerária (Figura 24). Primeiro radial médioproximal inserido entre os espinhos neurais das vértebras 10-11(2) ou 11-12(23). Peça terminal da nadadeira dorsal totalmente ossificada, comprimida lateralmente; morfologia variável, similar em forma a porção dorsal dos médioproximais mais anteriores (Figura 24).

Cintura pélvica: Cintura pélvica constituída por um par de basipterigios localizados entre as costelas pleurais 9-13(4), 10-13(5) ou 10-14(3). Basipterigios deprimidos

dorsoventralmente, alongados horizontalmente com porção posterior mais larga que a anterior, algo triangular em vista ventral; processo lateroposterior distal formando côndilo, articulado ao primeiro raio indiviso da nadadeira pélvica; porção anterior com processo anteromedial, não tão marcante quanto em outros teleósteos, porém distinguível pela porção lateral contrita; anteriormente confluentes, lâmina óssea presente somente na porção proximal, estendendo posteriormente em direção ao processo isquiático; porção laminar médioproximal orientadas dorsalmente, em direção as vértebras pré-caudais, com inclinação em forma de “v” invertido em plano sagital; margem mesial da lâmina óssea em forma de “s” esticado, em contato medialmente e divergentes anteriormente; cristas ósseas sobre a lâmina mesial ausentes (Figura 25). Processo isquiático totalmente ossificado e bem desenvolvido, levemente deprimido em plano dorsoventral; porção medial lateralmente orientada, aresta posterior posteriormente direcionada e paralelas entre si; margens mesiais em contato na porção anterior, na altura do côndilo lateral do basipterigio (Figura 25). Sete raios na nadadeira pélvica i5i (25*). Raios da nadadeira pélvica articulando anteriormente com três elementos radiais, posterior ligeiramente maior e mais ossificado que os demais (Figura 25). Esquírola pélvica presente, tubular e lateroventralmente paralela ao raio indiviso mais anterior, na altura do côndilo lateral distal do basipterigio (Figura 25).

Nadadeira anal: Nadadeira anal com configuração de raios variável, i5i (1), ii4i (3), ii5 (4), ii5i (20*), ii6i (1), iii4 (1). Seis radiais médioproximais associados a seis respectivos radiais distais. Radiais médioproximais alongados, cerca de 3x no comprimento dos raios da nadadeira anal; primeiro radial médioproximal com extensão laminar anterior em plano sagital (Figura 26), articulado aos dois ou três primeiros raios indivisos da nadadeira anal, mais anterior em posição supranumerária, inserido no centro vertebral da 19(2), 20(19) ou 21(4) vertebra, geralmente a segunda vertebra de transição (Figura 26). Demais radiais médioproximais aproximadamente do mesmo tamanho, alongados dorsalmente; porção ventral estendida posteriormente com porção posteroventral em confluência com os radiais distais; extensão laminar sagital ausente ou muito reduzida (Figura 26). Primeiro e segundo elementos supranumerários de tamanho reduzido, crescente em tamanho posteriormente; primeiro elemento supranumerários muito reduzido, do mesmo tamanho que os elementos distais radiais; segundo cerca da metade do primeiro raio indiviso. Distais radiais em forma de cone, posteriormente projetados e não ossificados na maioria dos exemplares, com porção anteroventral ossificada em

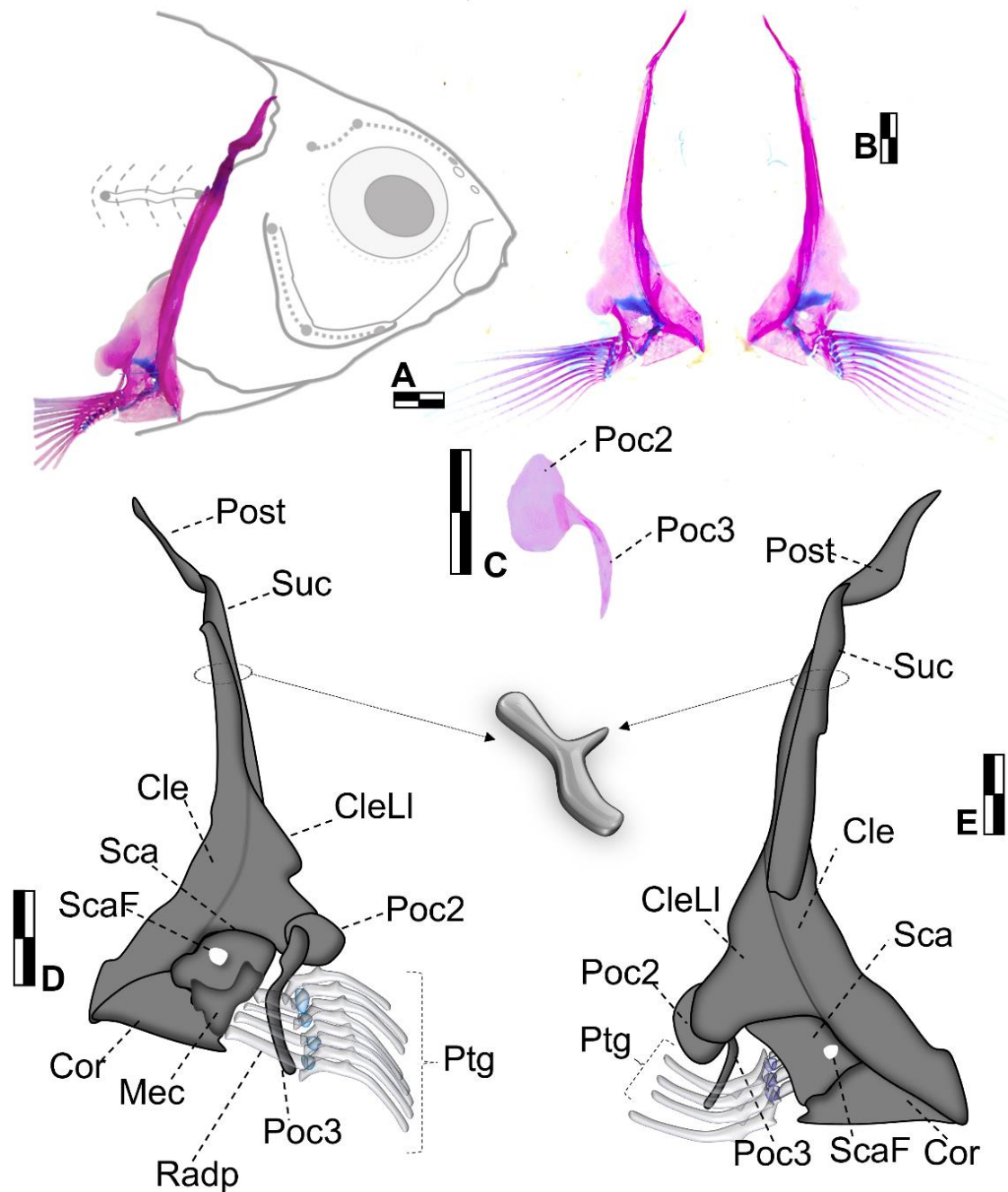
exemplares maiores que 20 mm (Figura 26). Peça terminal constituída por cartilagem, algo triangular em vista lateral, comprimida lateralmente, eventualmente formando uma aresta posteroventral (Figura 26). Distal radial posterior articulado aos dois últimos raios da nadadeira anal, mais anterior bífido, posterior indiviso em posição supranumerária, praticamente acomodado sobre a peça terminal (Figura 26).

Nadadeira caudal e esqueleto caudal: Nadadeira caudal composta por 16 (37*) raios caudais principais, na configuração i7-6ii (2), i7-7i (21), ii5-6i (1), iii5-7i (1), ii6-5ii (1), ii6-6ii (2) ou ii6-7i (10*); cinco (3), seis (15) ou sete (7) raios procorrentes superiores; 4 (1), 5 (17), 6 (6) ou 7 (1) raios procorrentes no lobo inferior. Suporte da nadadeira caudal por um espinho neural, dois (14) ou três (6) epurais, uróstilo, cinco hipurais, um parahipural e dois espinhos hemais (Figura 27). Uroneurais ausentes. Raios procorrentes com tamanho crescente posteriormente, geralmente com segmentação ausente (uma única hemitríquias). Raio procorrente mais anterior do lobo superior imediatamente após a porção distal do espinho neural do centro pleural 2; raio procorrente mais posterior sobre o epural 2. Raios procorrentes do lobo inferior simétricos aos seus respectivos homônimos dorsais; raio mais anterior posteriormente a porção distal do penúltimo espinho hemal ou no centro pleural 2 ou 3 (condição descrita detalhadamente a seguir); raio mais posterior acomodado entre o espinho hemal do centro pleural 2 e o parahipural. Parahipural laminar, bifurcado anteriormente na região do arco hemal e seus homólogos mais anteriores, articulado aos dois raios caudais principais mais ventrais (Figura 27). Cinco hipurais presentes (1-5). Hipurais com proporção triangular (menos marcante no hipural 2), com porção anterior mais estreita que a porção posterior, totalmente ossificados e sem forames (alguns exemplares, e.g. DZSJRP 21046-18, DZSJRP 8733-a e DZSJRP 8733-b, possuem um formato pouco definido nos hipurais 1 e 2) (Figura 27). Diastema hipural presente entre os hipural 2 e 3, com dimensões equivalentes ao hipural 4 (Figura 27).

Hipural 1 proporcionalmente grande, lamelar lateralmente comprimido, triangular em vista lateral, separado do pleuróstilo por espaço (condição considerada como sinapomórfica para Characiformes, ver Fink e Fink, 1981); porção posterior articulada a cinco raios principais médioventrais do lobo inferior da nadadeira caudal, com exceção dos dois primeiros e o último raios (Figura 27). Hipural 2 alongado e estreito, lateralmente comprimido, retangular ou ligeiramente triangular em vista lateral, cerca da metade da largura do hipural 1, unido a extremidade posterior do centro ural; porção distal articulada a um ou dois raios principais caudais mediais do lobo caudal inferior (Figura 27). Hipural

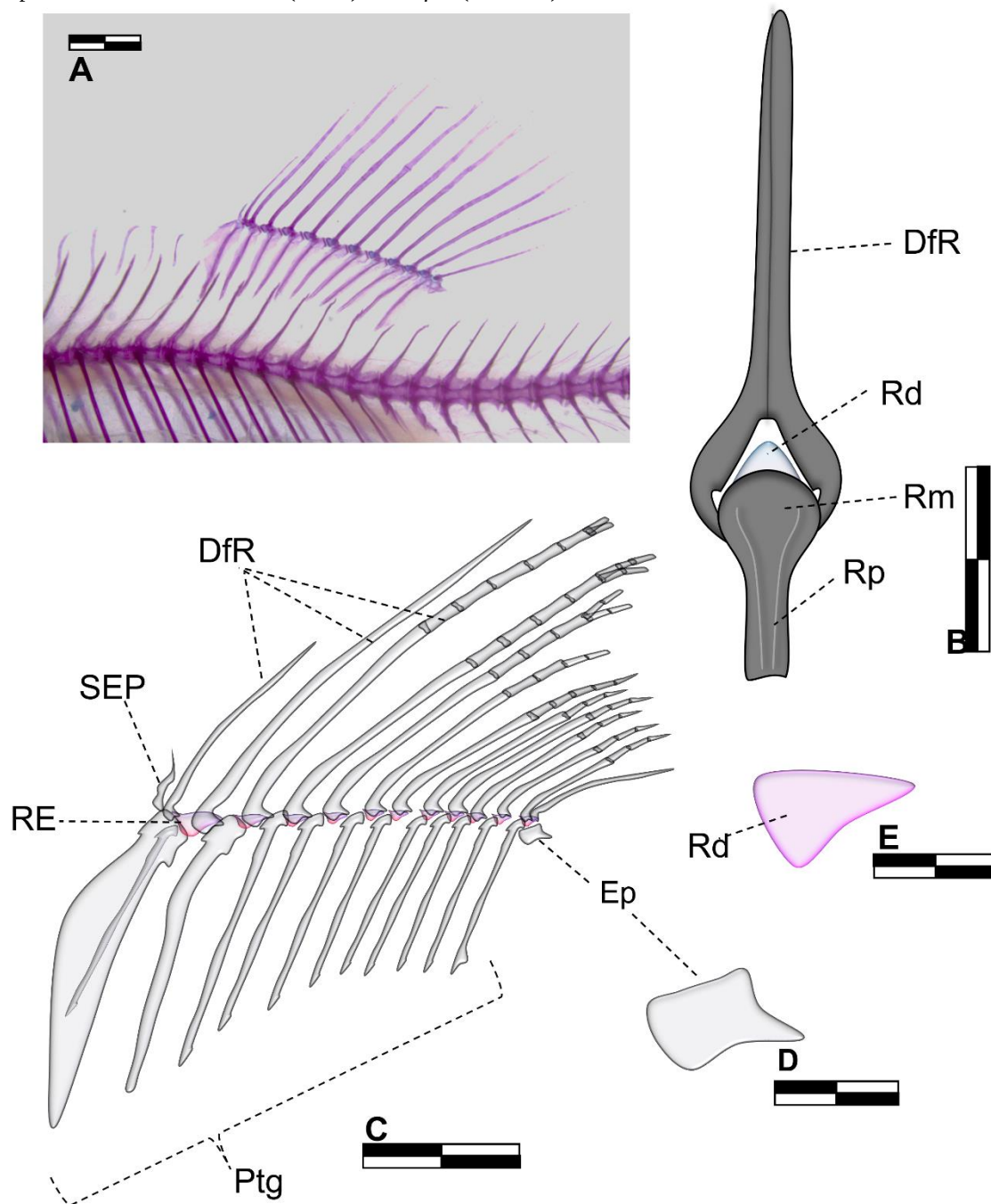
3 lamelar, triangular em vista lateral, ligeiramente maior que o hipural 4; superfície lateral bem definida; porção posterior articulada a dois ou três raios principais caudais mediais do lobo caudal superior (Figura 27). Os hipurais 4 e 5 são similares morfologicamente ao hipural 3. Hipural 4 lamelar, triangular em vista lateral, ligeiramente menor que o hipural 3; superfície lateral bem definida; porção posterior articulada a três ou quatro raios principais caudais do lobo caudal superior (Figura 27). Hipural 5 lamelar, retangular ou ligeiramente triangular em vista lateral, ligeiramente menor que o hipural 4; superfície lateral bem definida; porção posterior articulada a dois ou três raios principais caudais do lobo caudal superior (Figura 27). Hipural 6 ausente em exemplares adultos, acima de 19 mm (Figura 27). Uróstilo alongado com laterais ventralmente direcionadas, diagonalmente inserido em ângulo de 45°, articulado ao raio procorrente mais posterior da série superior, formado pela fusão do uropleural 1 e o centro pleural, ao longo do desenvolvimento ontogenético (Figura 27). Dois epurais, distalmente afilados, laminar na porção proximal, eventualmente em contato com a porção laminar do espinho neural do centro ural ventralmente e entre o segundo e quinto raio procorrente do lobo superior caudal (Figura 27). Uma ou duas cartilagens pós-hemais do espinho hemal na penúltima vértebra; cartilagens pós-hemais do espinho hemal 1 + pós-hipural 1 fusionadas (Figura 27). Cartilagem opistural alongada, localizada entre o último raio procorrente e o primeiro raio principal caudal (Figura 27). Cartilagem interneural do espinho neural 3 muito reduzida ou ausente (Figura 27). Cartilagens médio-caudais ausentes (Figura 27). Junção sincondral entre os raios principais caudais e hipurais presentes em todos os elementos (Figura 27).

Figura 23. Cintura peitoral de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., posição relativa e desenho esquemático em vista lateral (A e E), vista caudal (B), poscleito 2 e 3 isolados (C), vista mesial (D), vista cranial (E), com destaque da morfologia do supracleito em corte transversal. Abreviações: Cle = cleitro; CleLI = lamela lateral do cleitro; Cor = coracoide; Mec = mesocoracoide; Poc2-3 = poscleito 2-3; Post = posttemporal; Ptg = pterigiófaros; Radp = radiais proximais; Sca = escapular; ScaF = forame do escapular; Suc = supracleito. Escala 500 µm.



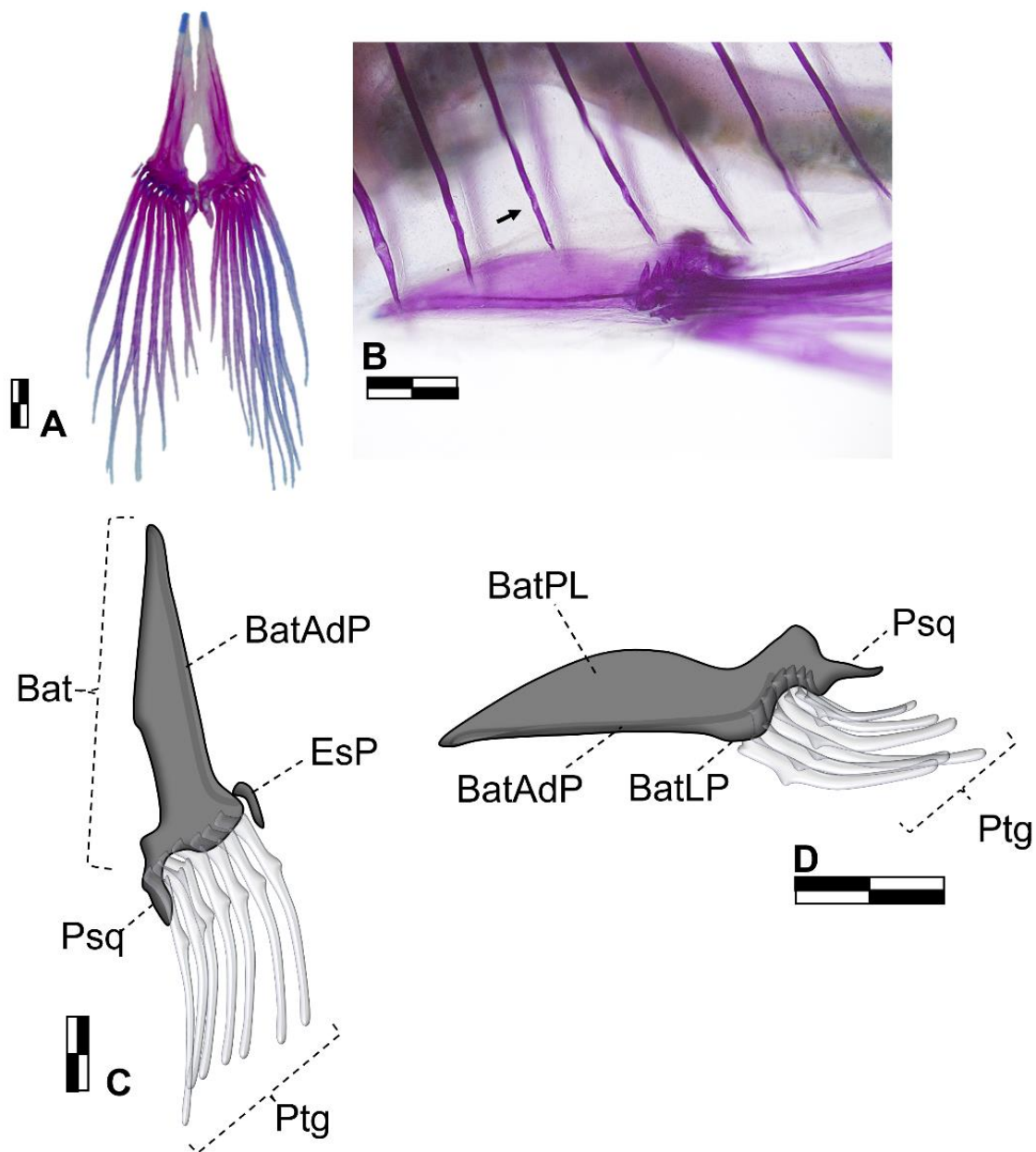
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 24. Nadadeira dorsal de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral esquerda), DZSJRP 21046. Vista lateral e posição relativa em exemplar diafanizado (A). Desenhos esquemáticos dos elementos da nadadeira dorsal (C) com destaque da articulação dos elementos radiais (B), morfologia do radial distal (E) e peça final (F). Abreviações: DfR = raios da nadadeira dorsal; Ep = peça final; Ptg = pterigiófaros; Rd = distais radiais; RE = elementos radiais; Rm = radiais mediais; Rp = radiais proximais; SEP = elemento supranumerário. Escala 1 mm (A e C) e 500 μ m (B, D e E).



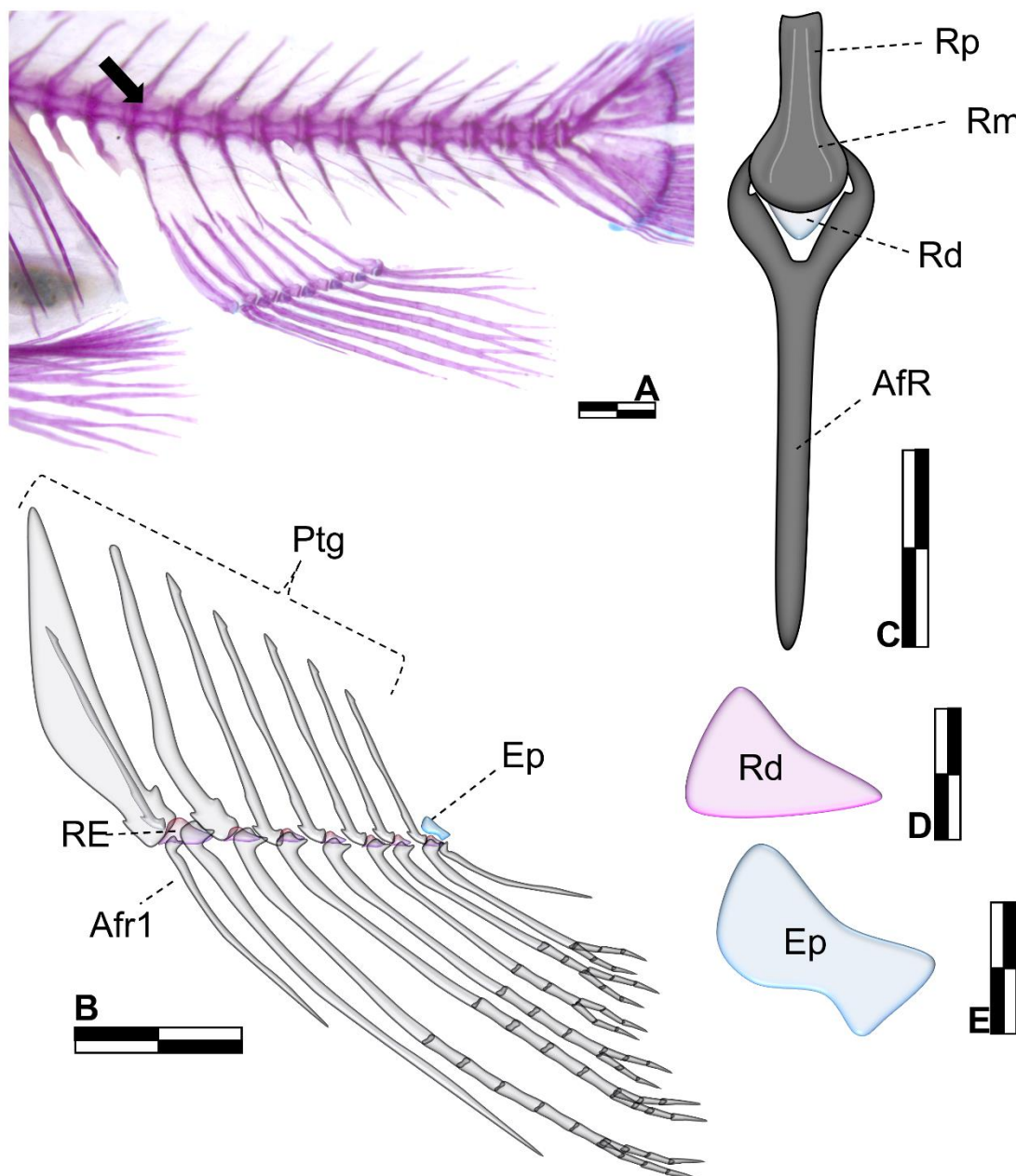
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 25. Cintura pélvica de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. DZSJRP 21046 em vista ventral (A), posição relativa da inserção da cintura pélvica em vista lateral (B), desenho esquemático em vista dorsal (C), e vista lateral (D). Abreviações: Bat = basipterigio; BatAdP = processo anterodistal do basipterigio; BatLP = processo lateral do basipterigio; BatPL = lâmina proximal do basipterigio; Esp = esquirola pélvica; Ptg = pterigiófaros; Psq = processo isquiático; Seta indica a costela pleural 8 (vértebra 12). Escala 500 μ m



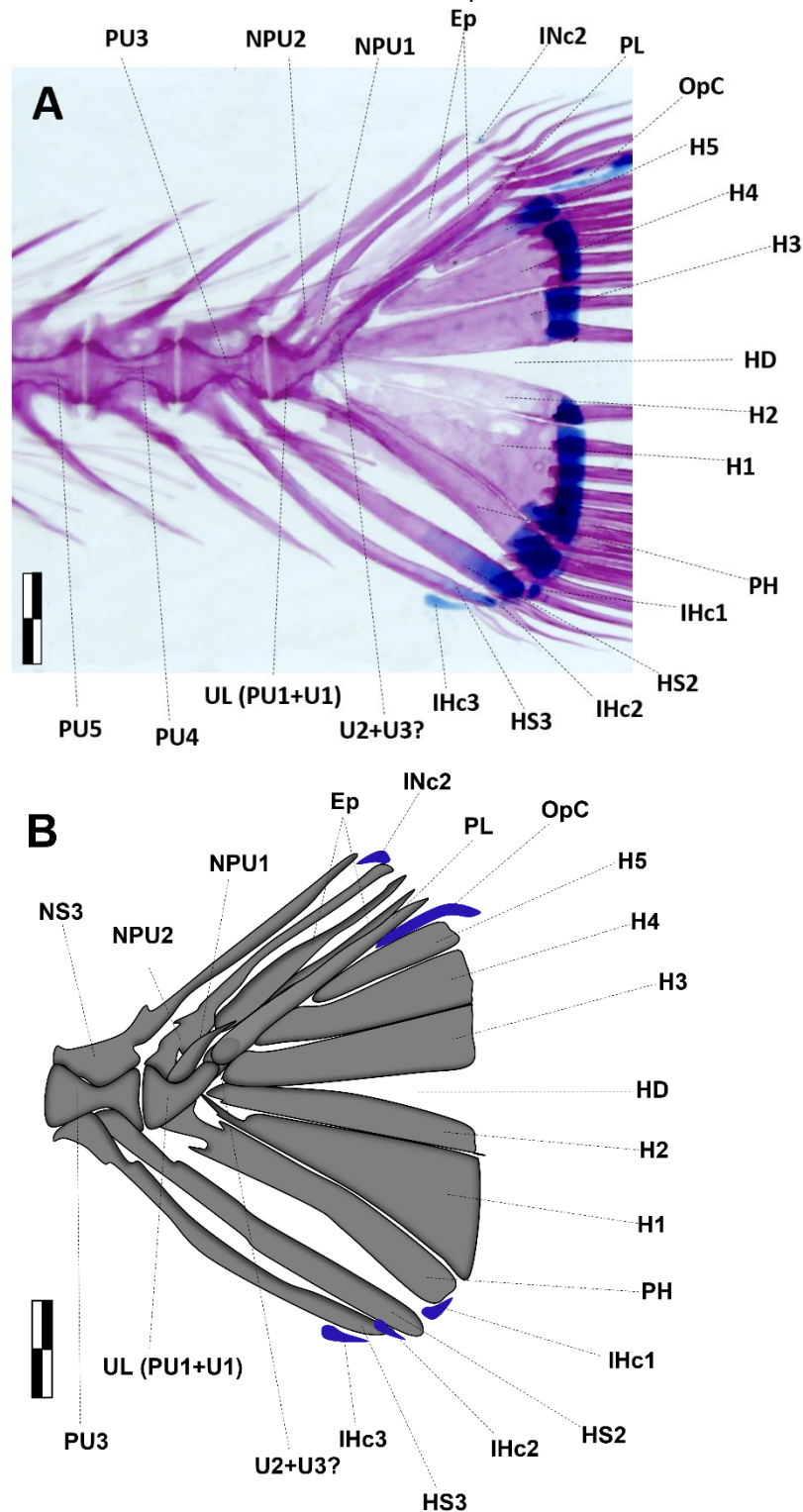
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 26. Nadadeira anal de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral esquerda), DZSJRP-21046. Vista lateral e posição relativa em exemplar diafanizado (A). Desenhos esquemáticos dos elementos da nadadeira anal (B) com destaque da articulação dos elementos radiais (C), morfologia do radial distal (D), e peça final (E). Abreviações: AfR = raio anterior da nadadeira anal; Ep = peça final; Ptg = pterigiófaros, seta indica a vertebra 21, que corresponde a primeira vertebra caudal; RE = elementos radiais; Rd = radiais distais; Rm = radiais mediais; Rp = radiais proximais; Escala 1 mm (A e B) e 500 μ m (C, D e E).



Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 27. Esqueleto caudal e elementos associados de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. DZSJRP 28733-C, 22,22 mm CP (A) e desenho esquemático (raios caudais procorrentes e principais suprimidos) (B). Abreviações: Ep = epural; Hd = diastema hipural; HS2-3 = espinho hemal 2-3; H1-4 = hipurais 1-4; IHc1-3 = cartilagem inter-hemal 1-3; INc2 = cartilagem inter-neural; NPU1-2 = processo neural do centro ural 1-2; NSU1-2 = espinho neural 1-2; OpC = cartilagem opistural; PH = parahipural; PL = pleuróstilo; PU1-5 = centro preural 1-5; U1-3 = centro ural 1-3. Escala 500 μ m.



Fonte: Dados do próprio autor.

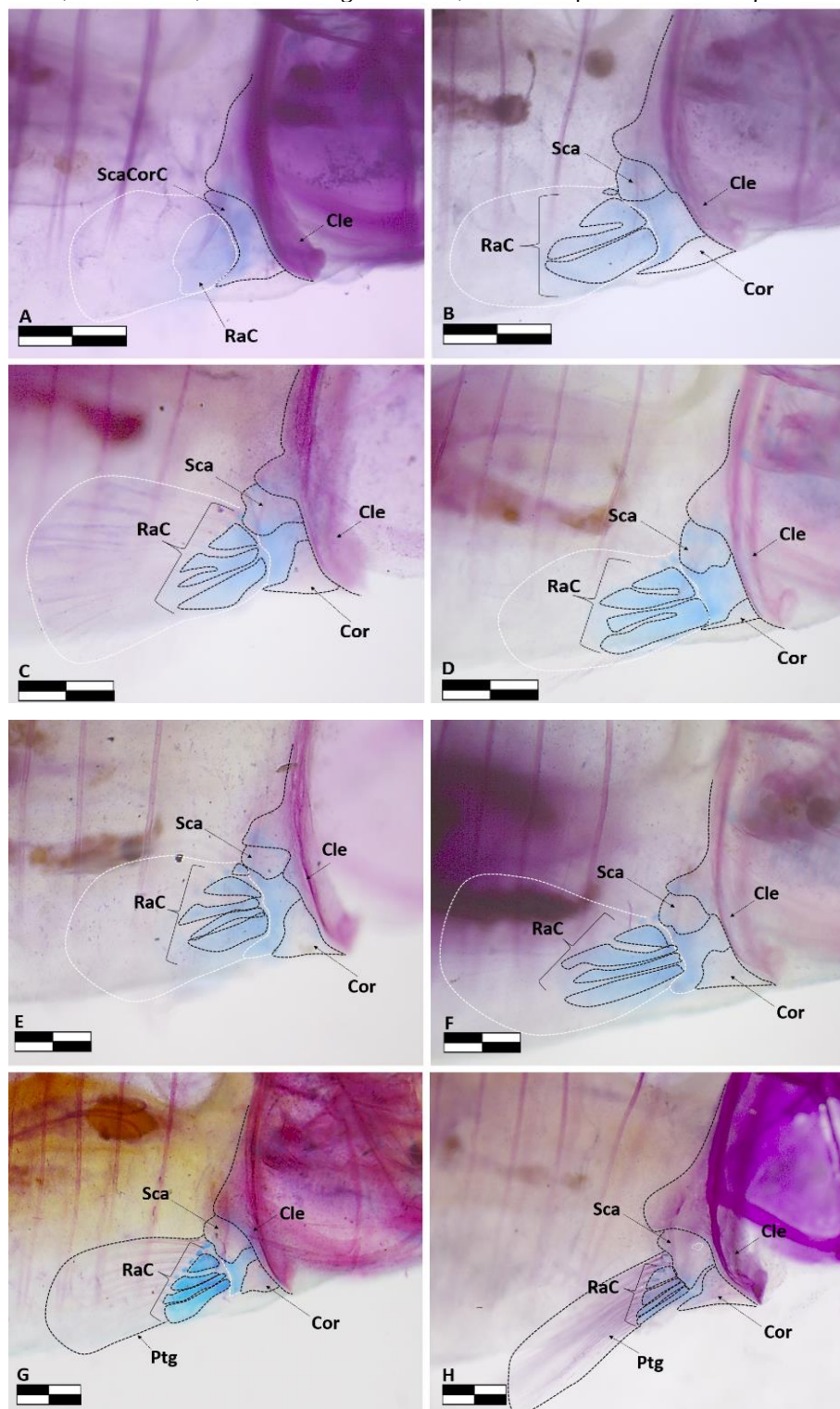
Mudanças ontogenéticas: Alguns aspectos ontogenéticos foram quantificados e analisados por meio de uma série de exemplares, todos coletados na natureza, com tamanho superior a 9 mm de comprimento padrão (CP). De uma forma geral, todos os elementos do esqueleto cranial já se encontram ossificados e morfologicamente similares a formas mais tardias de desenvolvimento em exemplares acima de 9 mm CP. Entretanto, alguns eventos relacionados principalmente ao esqueleto apendicular e axial de ossificação foram diagnosticados.

Dentre os elementos do esqueleto apendicular (Figura 28), o cleitro, supracleitro e supratemporal são os primeiros a se tornarem ossificados, estando totalmente formados e consolidados em exemplares acima de 9 mm de CP. A ossificação do poscleitro 2 e 3 aparenta ocorrer concomitantemente com o cleitro, supracleitro e supratemporal, porém de forma ligeiramente mais lenta que nestes últimos elementos. A consolidação óssea da porção mais distal do poscleitro 3, entretanto, somente é observada em exemplares com cerca de 12,1 mm de CP (Figura 28-H). Em exemplares menores que 10 mm de CP, a nadadeira peitoral e seus elementos de suporte (i. e. elementos radiais) são restritos a cartilagem radial peitoral e cartilagem escapulocoracoide (Figura 28-A). Os elementos radiais e as lepidotríquias se modificam primeiro, seguido do coracoide e escapular. Lepidotríquias com padrão de ossificação anteroposterior, com hemitríquias bem evidenciadas e totalmente ossificadas em espécimes com tamanho superior a 12,5 mm de CP (Figura 28-H). Radiais proximais com consolidação total em exemplares entre 14 e 19 mm de CP (Figura 28-G e 28-H). Cartilagem escapulocoracoide apresenta, em fases mais iniciais, algo retangular, orientada diagonalmente, dorsoventralmente inclinada, sem distinções de ramos, com dois grandes forames, um mais dorsal e outro medioventral (Figura 28-A). Em exemplares com tamanho superior a 10 mm de CP, o forame dorsal da cartilagem escapulocoracoide se divide, definindo os limites do ramo dorsal da escápula e o contorno onde se articula os elementos radiais. A ossificação total da escápula, coracoide e mesocoracoide ocorre em algum momento em indivíduos com tamanho entre 14 e 19 mm de CP (Figura 28-H).

No esqueleto axial ocorre um evento que merece destaque. Este evento é bastante curioso e se refere a perda do centro pleural 2, com alteração topológica dos espinhos neural e hemal. Os dois últimos centros vertebrais são relativamente menores que os demais centros pleurais (Figura 29-A). Em espécimes com tamanho corporal variando de 10 a 13 mm de CP, o centro pleural 2 é gradativamente “absorvido” e seus elementos associados (i. e., espinho neural e hemal) são deslocados para os centros pleurais

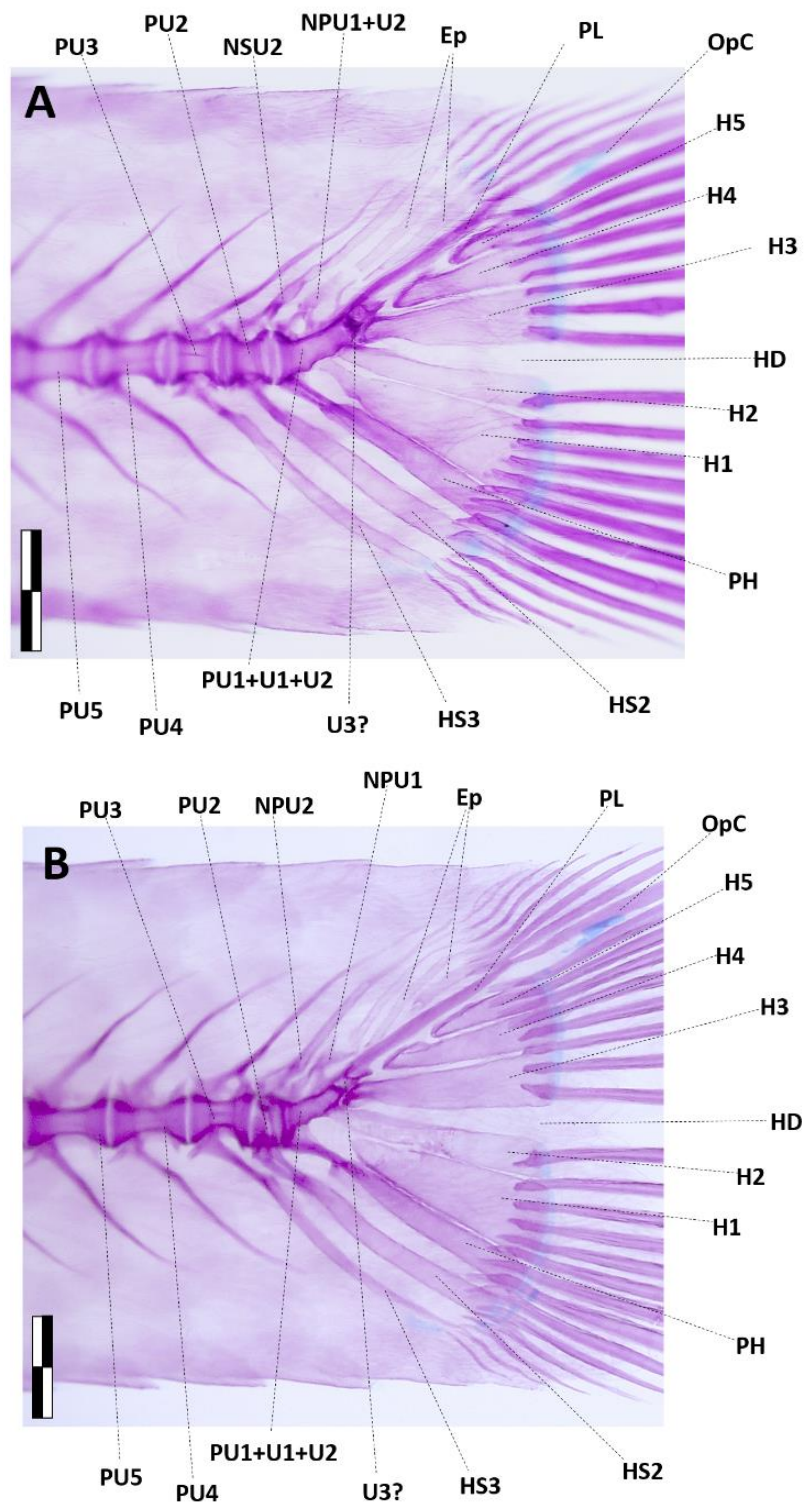
relacionados. O espinho neural do pleural 1 (nesse momento já fundido ao centro ural 1) é um osso laminar e pouco desenvolvido. Durante a redução do centro pleural 2 (Figura 29-B), o espinho neural correspondente se funde na porção anterior do espinho neural do pleural 1 (Figura 27-A). Ao mesmo tempo, após a redução do centro pleural 2 (Figura 29-B), o espinho hemal correspondente se funde ao centro pleural precedente (Figura 27-A e 27-B). Em exemplares adultos (i. e., acima de 19 mm de CP) somente dois pleurais são observados na composição do complexo caudal, sendo que o atual pleural 2 é na verdade o pleural 3 dispondo de dois espinhos hemais (Figura 27).

Figura 28. Mudanças ontogenéticas da nadadeira peitoral e elementos associados em *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046, 9.57 mm CP (A), 6.64 mm CP (B), 10.5 mm CP (C), 10.14 mm CP (D), 10.16 mm CP (E), 10.36 mm CP (F), 12.18 mm CP (G), e 13.18 mm CP (H). Abreviações: Cle = cleitro; Cor = coracoide; Ra = radiais; RaC = cartilagens radiais; Sca = escapular. Escala 500 μ m.



Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 29. Mudanças ontogenéticas no esqueleto caudal e elementos associados em *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. Exemplares DZSJRP21046-18, 10,07 mm CP (A) e DZSJRP21046-19, 12,50 mm CP (B). Abreviações: Ep = epural; Hd = diastema hipural; HS2-3 = espinho hemal 2-3; H1-4 = hipurais 1-4; IHc1-3 = cartilagem inter-hemal 1-3; INc2 = cartilagem inter-neural; NPU1-2 = processo neural do centro ural 1-2; NSU1-2 = espinho neural 1-2; OpC = cartilagem opistural; PH = parahipural; PL = pleuróstilo; PU1-5 = centro preural 1-5; U1-3 = centro ural 1-3. Escala 500 μ m.



Fonte: Dados do próprio autor.

4.4 Padrões de coloração

Coloração em vida ou recém fixado: A coloração em vida variável. Exemplares vivos (Figura 30) ou recém fixados (Figura 4) com região médio-dorsal e dorsal do flanco da região umeral até a base da nadadeira caudal amarelo intenso, dourado escuro, marrom claro ou ocre. Porção médio-ventral e ventral do flanco variando de bege acinzentado ao vermelho arroxeado, sempre de aspecto opaco. Terço proximal da nadadeira dorsal e lobos da nadadeira caudal amarelo intenso, nadadeiras peitorais, ventrais e anal hialinas. Cromatóforos concentrados na região médio-dorsal da cabeça, dispersos na região gular, suborbital e opercular. Uma área prateada que se estende do preopérculo ao opérculo com uma pequena mancha iridescente azul esverdeada na região médio-dorsal do opérculo, logo abaixo da linha inferior do olho. Onze a treze barras verticais inconspícuas dispostas do dorso a região mediana do flanco, eventualmente atingindo a região ventral no pedúnculo caudal, com cerca de 2 escamas de largura cada barra (mais evidentes em animais jovens ou fixados). Primeira barra localizada logo acima da margem dorsal do opérculo, última barra atravessa verticalmente o pedúnculo caudal, atingindo a base da nadadeira caudal. Olho marrom amarelado, porção anterior e posterior mais claras, íris negra. Nervo do sistema sensorial lateral visível, gerando aparência da linha lateral completamente perfurada em vida.

Em aquário foi possível observar com mais detalhes a variação cromática que a espécie apresenta (Figura 30). A coloração do corpo varia do amarelo intenso ao marrom amarelado, com miômeros de aspecto translúcidos a amarelo-pálido, com ou sem barras horizontais escuras ou porções escuras no corpo, semelhante a coloração descrita acima. Barras verticais escuras e coloração marrom-arroxeada do abdômen parecem estar relacionadas com o período de atividade (e.g. alimentação e reprodução), estresse ou desenvolvimento ontogenético, com coloração mais intensa presente em animais maiores.

Coloração em álcool: Flanco uniformemente marrom-amarelado a bege (Figura 3 e 5). Escamas com cromatóforos dendríticos puntiformes, diminutos na superfície externa e levemente maiores em forma de asterisco na superfície abaxial. Onze a treze barras transversais inconspícuas, quando visíveis, não estendendo a porção ventral do flanco, com exceção das 3 ou 4 últimas faixas do pedúnculo caudal, eventualmente atingindo região ventral. Cromatóforos heterométricos, dispersos na região suborbital e opercular, concentrados na região dorsal da cabeça, maxilar e circum-orbital, formando áreas com

aspecto mais escurecido. Nadadeiras peitorais, ventrais, anal e caudal hialinas, com diminutos cromatóforos lateralmente dispostos sobre os raios e membranas. Terço proximal da nadadeira dorsal com cromatóforos muito reduzidos ou ausentes, perfazendo uma faixa hialina nesta área. Globo ocular com íris negra transversalmente ovalada.

4.5 Biologia e Ecologia

Dimorfismo sexual: Dimorfismo sexual secundário não evidente. Fêmeas com ventre mais abaulado em visão lateral, porção distal das nadadeiras pélvicas não atingindo a nadadeira anal em estágios reprodutivos mais avançados. Em contraste, machos apresentam a região ventral mais reta (em visão lateral), abdômen com coloração ligeiramente mais intensa quando maduros sexualmente e, quando adpressa, a porção distal das nadadeiras pélvicas atingem a nadadeira anal.

Distribuição: Exclusivamente da localidade tipo. Cabeceira do rio Uberaba, afluenta da margem direita do rio Grande, bacia do Alto rio Paraná, Minas Gerais, Brasil (Figura 31 e 32). Uieda et al. (1987, p.101: fig. 2D; p.102) relatam a ocorrência da espécie em um pequeno corpo d'água cerca de 10 km a leste da localidade tipo, na cabeceira do rio Claro, afluenta da margem esquerda do rio Araguari, bacia do Alto rio Paraná. Apesar da localidade citada por Uieda et al. (1987) ser relativamente próxima, com ocorrência plausível, intensas coletas foram realizadas na localidade citada, todas sem sucesso.

Notas ecológicas: A cabeceira do rio Uberaba é um campo hidromórfico situado a 1013 metros de altitude e cerca de 4,34 km² de área (Figura 32). A porção alagada consiste em pequenos charcos variando de 30 a 100 cm de profundidade, eventualmente interligados durante a estação chuvosa, com águas claras e relativamente quentes (30° a 35°C). O entorno do campo hidromórfico é altamente perturbado, cercado por plantações de milho, cana de açúcar e áreas habitáveis, com queimadas e incêndios recorrentes. A vegetação aquática é constituída basicamente por Cyperaceae (*Cyperus* spp. *Eleocharis vivipara*, *E. interstinca* *E. acutangula*), Menyathaceae (*Nymphoides indica* ssp.), Mayacaceae (*Mayaca* cf. *fluviatilis*), Saviniaceae (*Salvinia* sp.), Pontederiaceae (*Eichhornia diversifolia*). Adicionalmente, Uieda et al. (1987) relatam a presença de algas (*Hapalosiphon* sp., *Stigonema* sp., *Phormidium* sp., *Merismopedia* sp., *Aphanotece* sp.,

and *Scytonema* sp.) e cianobactérias (*Spirogyra* sp., *Oedogonium* sp., *Microspora* sp., *Scenedesmus* sp., *Closterium* sp., *Mougeotia* sp.).

Tijuichthys testaceus sp. nov. ocorre sintopicamente com *Hasemania uberaba* Serra & Langeani 2015, *Hyphessobrycon uaiso* Carvalho & Langeani 2013 e *Melanorivulus giarettai* (Costa 2008) (Figura 33). Foram registradas fêmeas com oócitos vitelogênicos no início da estação chuvosa, entre o inverno e primavera (junho/setembro). Pós-larvas foram coletadas durante a primavera e verão (setembro/março). Análise do conteúdo estomacal de alguns exemplares (n=5) revelou a ingestão majoritariamente de larvas de dípteros e cladóceros (*Daphnia* sp.). Adicionalmente, Uieda et al. (1987) relatam a ingestão de vários táxons de invertebrados de origem autóctone e alóctone (e.g. Acari, Crustacea, Ephemeroptera, Trichoptera e Diptera).

Tijuichthys testaceus sp. nov. mostra preferência pelas regiões mais rasas e quentes (Figura 34), majoritariamente com *Eleocharis acutangula*, região que também apresenta maior ocorrência de *Melanorivulus giarettai*. Em cativeiro, a espécie apresenta um comportamento peculiar durante a alimentação em que, durante a captura de alimento, os indivíduos ficam inclinados, em ângulo de aproximadamente 45°, próximos ao substrato, com o corpo praticamente imóvel, com movimentos frenéticos das nadadeiras peitorais e movimentos ondulatórios da nadadeira dorsal. Machos apresentam comportamento agonístico de defesa de território. Durante a corte, os machos circundam as fêmeas com movimentos rápidos, seguidos de uma investida na lateral do corpo. Estes comportamentos, apesar de observados repetidamente em cativeiro, não resultaram em desovas.

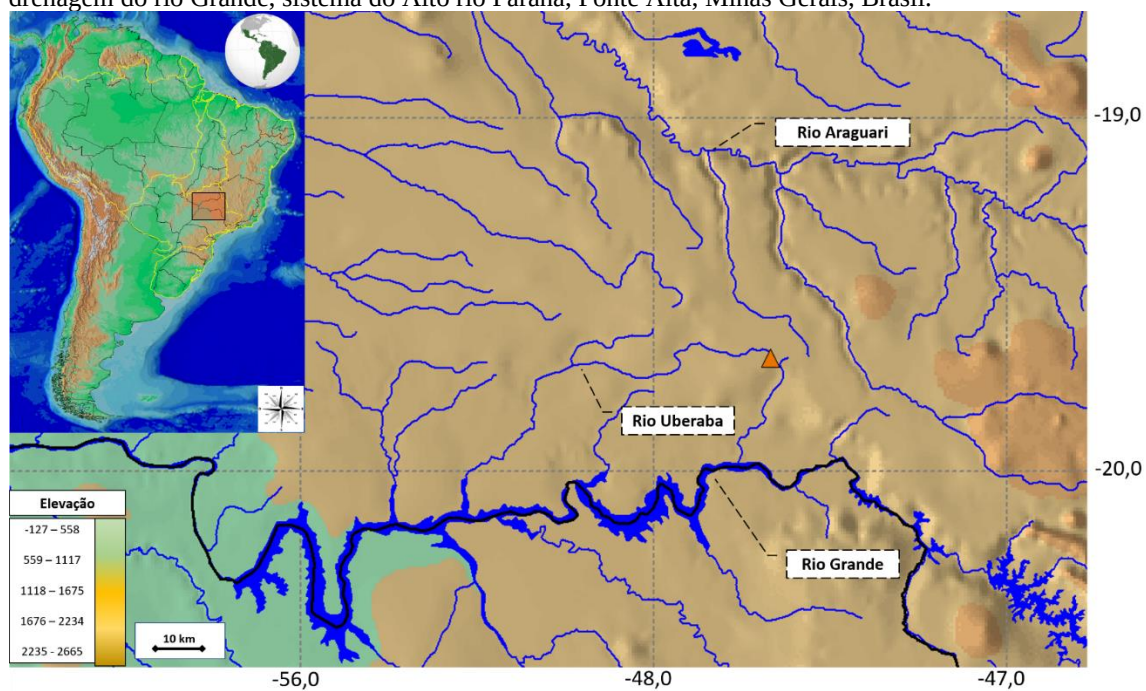
Status de Conservação: *Tijuichthys testaceus* sp. nov. é conhecido apenas da localidade tipo (Figura 30). Como relatado, essa região apresenta uma área total de aproximadamente 4,34 km² e altamente impactada por atividades agropecuárias nas áreas circunvizinhas. Neste sentido, baseado nas diretrizes da *International Union for Conservation of Nature* IUCN (IUCN, 2012), a nova espécie apresenta características ecológicas e biogeográficas que se enquadram na categoria D (População muito pequena ou distribuição muito restrita), mais especificamente na subcategoria D2 (Área de Ocupação (AOO) < 20 km² ou Número de localizações ≤ 5). Desta forma, é sugerido que a nova espécie receba o status “Vulnerável”.

Figura 30. Variação cromática em vida de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., observada em aquário, cerca de 60 dias após coletados.



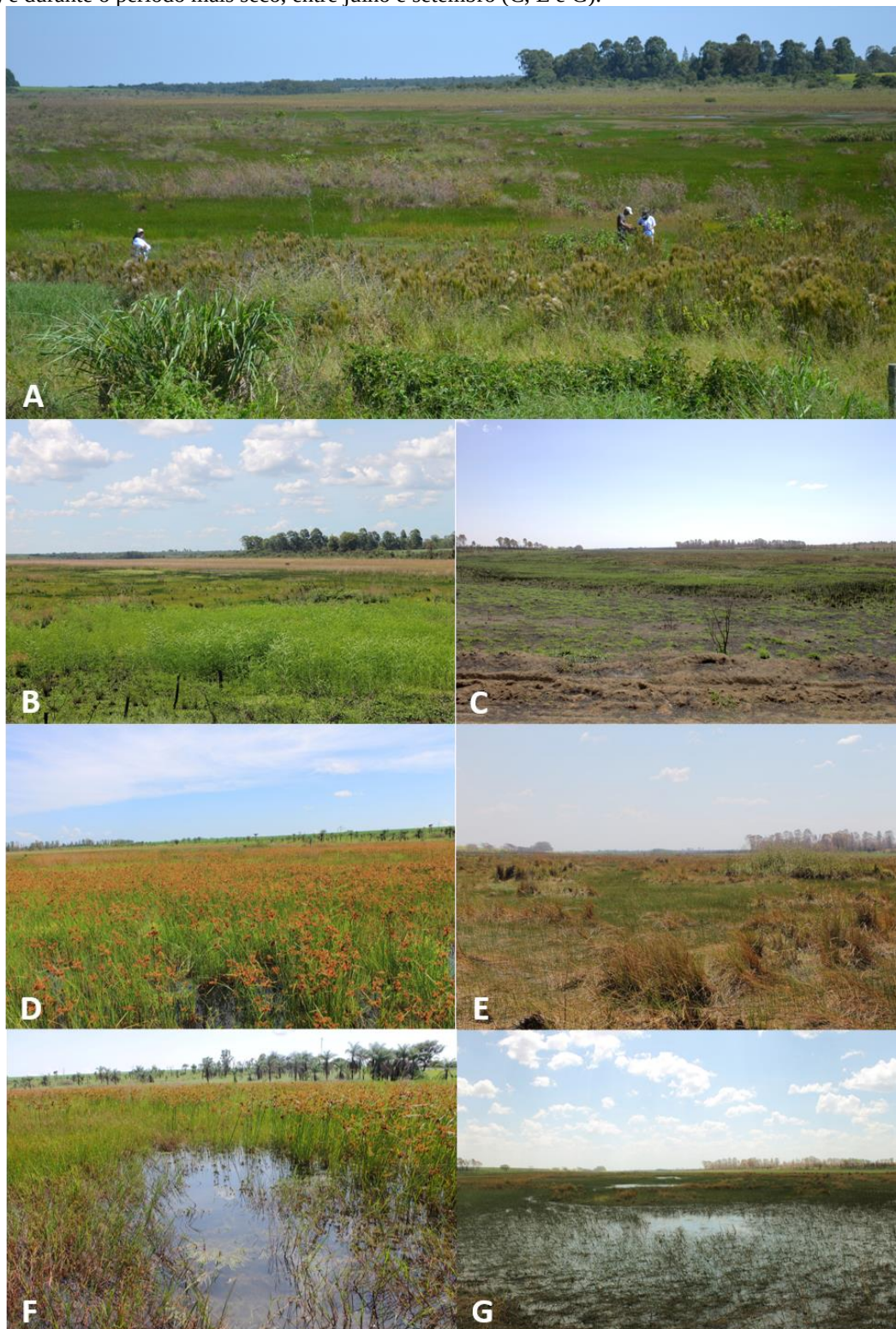
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 31. Mapa com a localidade tipo de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., cabeceira do rio Uberaba, drenagem do rio Grande, sistema do Alto rio Paraná, Ponte Alta, Minas Gerais, Brasil.



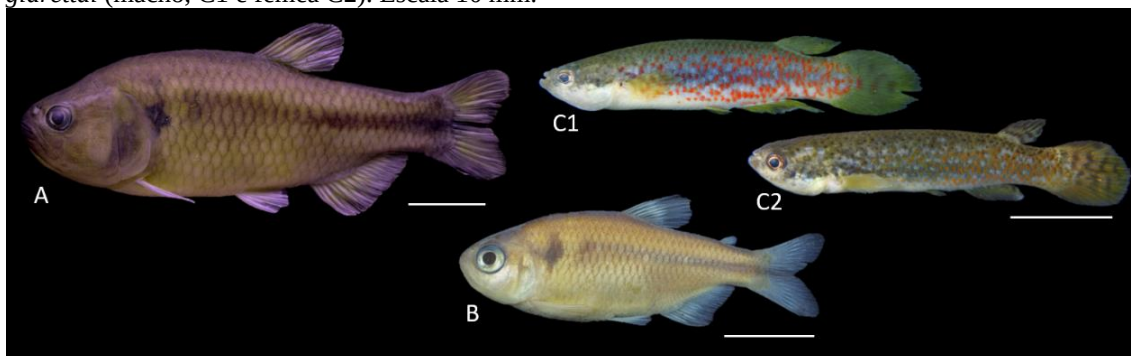
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 32. Localidade tipo de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., cabeceira do rio Uberaba, drenagem do rio Grande, sistema do Alto rio Paraná, Ponte Alta, MG, Brasil. Visão geral do campo hidromórfico (A). Fitofisionomia e aspecto hídrico do ambiente durante a estação chuvosa, entre dezembro e fevereiro (B, D e F) e durante o período mais seco, entre julho e setembro (C, E e G).



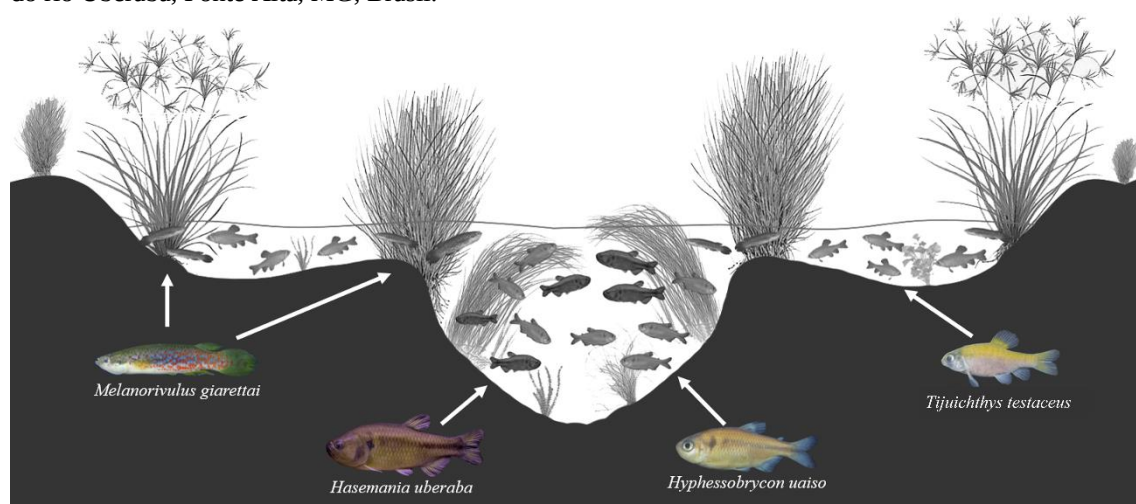
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 33. Espécies sintópicas com *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. na localidade tipo, cabeceira do rio Uberaba, Ponte Alta, MG, Brasil. *Hasemanina uberaba* (A), *Hyphessobrycon uaiso* (B) e *Melanorivulus giarettai* (macho, C1 e fêmea C2). Escala 10 mm.



Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 34. Distribuição vertical das espécies sintópicas (*Hasemanina uberaba*, *Hyphessobrycon uaiso* e *Melanorivulus giarettai*) associadas a *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., na localidade tipo, cabeceira do rio Uberaba, Ponte Alta, MG, Brasil.



Fonte: Dados do próprio autor.

4.6 Análise cladística

A análise de parcimônia resultou em 4 árvores igualmente parcimoniosas com 1161 passos, IC= 0.21, IR= 0.57 e IH= 0.78, sumarizadas em uma árvore de consenso estrito (Figura 35) relativamente bem resolvida, apresentando somente duas politomias, com IC= 0.21, IR= 0.56 e IH= 0.78. Os índices utilizados como suporte de clados (i. e., Bremer, *Jackknife* e *bootstrap* absoluto e GC) são fornecidos no Apêndice 2, plotados juntamente à lista de sinapomorfias comuns dos agrupamentos resultantes da topologia obtida por consenso estrito.

4.6.1 Monofiletismo de Crenuchidae e topologia dos grupos externos

De uma forma geral, a maioria das linhagens avaliadas previamente tidas como monofiléticas foram recuperadas no novo arranjo filogenético, tanto nos grupos externos quanto no grupo interno. Na topologia obtida, Lebiasinidae aparece na posição basal de Characoidei (clado 58). Mais internamente, Erythrinidae é recuperado como clado irmão do grupo que engloba Characoidea (clado 94) + Curimatoidea (clado 99) e Crenuchidae (clado 55). A monofilia de Crenuchidae (clado 55) é recuperada e sustentada por oito sinapomorfias: lâmina laterodorsal do mesetmoide reduzida na porção anterior (#0:0); presença de um forame anteromedial no osso frontal (#10:1); presença de foraminas superficiais oftálmicas nos supraoccipitais (#12:1); vértebras pré-caudais com centro vertebral com porção anterior e posterior de proporções assimétricas (#112:0); ausência de porção laminar no extraescapular (#137:0); ausência de espaço entre o cleitro e o coracoide (#160:0) e; escamas da porção medial do corpo com *focus* inconspícuo (#206:0). Os principais subgrupos de Crenuchidae também foram recuperados e são apresentados a seguir.

4.6.2 Monofiletismo de Crenuchinae e Characidiinae

A linhagem correspondente aos Crenuchinae (*sensu* BUCKUP, 1998) é recuperada no clado 54. A monofilia desse grupo é suportada por 15 sinapomorfias: depressão na porção anterior medial do osso frontal (#9:1); forame anteromedial do osso frontal com diâmetro significativamente maior que abertura do canal sensorial supraorbital (#11:1); presença de um processo espiniforme ventroposterior no órbitoesfenoide (#21:1); hipural 1 e 2 fusionados (#122:1); cinco raios branquiostégios dentre os elementos branquiais (#71:2); urohial sem porção laminar ventral (#72:0); ausência do canal laterosensorial do infraorbital 5 (#98:0); nadadeira dorsal com 15 ou mais raios (#129:1); processo ventral do centro vertebral 2 do aparelho de Weber posterodorsalmente orientado (#106:0); pós-zigapófises neurais precaudais ligadas a uma lâmina óssea parasagital (#116:0); primeiro pterigióforo da nadadeira anal disposto no terceiro ou mais posterior centro vertebral subsequente ao final da base da nadadeira dorsal (#130:1); ausência da expansão laminar parasagital no osso posttemporal (#136:0); presença do ramo anterodorsal do escapular (#158:1); nadadeira peitoral com radiais proximais totalmente expostos em vista lateral (#164:0) e; linha sensorial lateral do

sistema laterosensorial perfurada apenas parcialmente (#191:0). Na topologia principal, *Cr. spilurus* é recuperado como táxon irmão do gênero *Poecilocharax*. Um número considerável de estados derivados de caráter corrobora a monofilia de *Poecilocharax* (#34:1 #97:0 #99:0 #127:1 #151:0 #154:0 #157:0 #169:0 #181:0 #183:0 #185:0 #211:0 #215:1 #220:1).

O clado 74 corresponde a linhagem dos Characidiinae (*sensu* BUCKUP, 1998), também recuperada. Vinte e uma sinapomorfias suportam a monofilia de Characidiinae: vômer separado do mesetmoide por uma grande cartilagem (#5:0); pteroesfenoide e paraesfenoide em contato na face superficial (#20:1); ausência do processo espiniforme lateroposterior do esfenótico (#26:0); forame auditivo do proótico com diâmetro subigual ao forame do nervo hiomandibular (#29:0); presença de um canal ósseo diagonal com origem no forame auditório, na superfície ventral do proótico, pelo qual passa os nervos mandibulares (#31:1); dentário com sínfise lisa (#56:0); dentário e anguloarticular separados por espaço (#57:0); dentário sem abertura medioventral na região da fossa de articulação dental (#59:0); porção laminar do infraorbital 1 se estendendo em direção dorsoposterior, acompanhando a forma da lâmina lateral do etmoide lateral (#88:1); presença de um processo medioventral na primeira costela pleural do centro vertebral 5 (#107:1); pré-zigapófises neurais precaudais de tamanho relativamente maior que as pós-zigapófises (#115:1); ausência do processo médioproximal do posttemporal (#134:0); ramo dorsal cleitro atingindo ou ultrapassando o canal horizontal do ouvido interno (#145:1); ramos anteriores dos coracoides em contato medialmente (#155:1); processo isquiático com porção posterior deprimido dorsoventralmente (#177:1); aberturas nasais separadas, com distância maior que o diâmetro da maior das aberturas (#187:1); eixo médio da abertura bucal com alinhamento horizontal abaixo da linha da órbita (#194:1); ausência de *circuli* no campo anterior das escamas da região média do corpo (#201:0); escamas com margem ondulada no campo anterior (#209:1), presença de uma mancha escura basicaudal (216:1) e; presença de uma faixa anterorbital escura (#219:1).

Com exceção de *Ch. xanthopterum* e *Ch. bimaculatum*, todos os characidiíneos estão dispostos em dois grandes grupos, os clados 71 e 77. As principais linhagens desses agrupamentos recuperados são descritas a seguir.

4.6.3 Inter-relações de Characidiinae

Em Characidiinae (clado 74), *Ch. xanthopterus* é recuperado como táxon mais basal do grupo. *Characidium bimaculatum*, por sua vez, consiste no táxon irmão dos demais characidiíneos (clado 73), com exceção de *Ch. xanthopterus*. A posição basal de *Ch. bimaculatum* é fracamente suportada, por apenas quatro sinapomorfias (#40:1 #92:0 #118:1 #215:2). Demais Characidiinae estão agrupados em um clado (clado 72) com uma dicotomia basal entre o clado 71 e 77.

O clado 77 engloba parte das espécies do gênero nominal *Characidium* (i. e., *Ch. schubarti*, *Ch. zebra*, *Ch. oiticica*, *Ch. fasciatum*, *Ch. gomesi*, *Ch. crandellii*, *Ch. declivirostre* e *Ch. pterostictum*), juntamente com *L. omospilus* e os gêneros *Ammocryptocharax* e *Melanocharacidium*. A monofilia do clado 77 é sustentada por seis sinapomorfias: presença de um canal ósseo anteroposterior no proótico por onde passam nervos mandibulares (#30:1); prémaxilar disposto ventralmente em relação ao eixo médio do mesetmoide (#43:1); hemitríquias do esqueleto apendicular com comprimento conspicuamente menor que sua largura (#168:0); abertura pseudotimpânica com forma alongada diagonalmente (#180:1); ausência de escamas na região do istmo (#195:0) e; 14 ou mais *radii* primários nas escamas (#203:1). *Characidium schubarti*, *Ch. zebra*, *Ch. oiticica*, (*Ch. fasciatum* + *Ch. gomesi*) e *Ch. pterostictum* foram recuperadas como OTUs irmãs sucessivas do clado 81. *Characidium fasciatum* está intimamente relacionado com *Ch. gomesi* (clado 100). Essa relação é suportada por seis sinapomorfias (#44:0; #47:0; #48:0; #6:0; #80:0; #124:0).

O clado 81 engloba *L. omospilus*, *Ammocryptocharax* spp., *Melanocharacidium* spp., juntamente com *Ch. crandellii* e *Ch. declivirostre*. A monofilia do clado 81 é suportada por seis sinapomorfias (#105:1; #112:1; #121:1; #165:3; #212:0; #216:0). A proximidade filogenética entre *L. omospilus* e *Ammocryptocharax* spp. é sustentada por nove sinapomorfias (#54:0; #73:1; #75:1; #78:0; #138:0; #166:0; #188:0; #195:1; #215:1). *Characidium crandellii* e *Ch. declivirostre* (clado 79) foram recuperados como intimamente relacionados (clado 79) com suporte de sete sinapomorfias (#87:1; #108:2; #124:2; #143:0; #182:1; #196:0; #220:0). No novo arranjo obtido, o clado 79 (i. e. *Ch. crandellii* + *Ch. declivirostre*) corresponde ao grupo mais proximamente relacionado às espécies do gênero *Melanocharacidium*. O gênero *Melanocharacidium* (clado 90) tem sua monofilia suportada por quatro sinapomorfias (#46:1; #153:1; #190:0; #222:1).

Na outra parte do cladograma, o clado 71 engloba as demais espécies analisadas do gênero nominal *Characidium* (i. e., *Ch. interruptum*, *Ch. lanei*, *Ch. lagosantense*, *Ch. bahiense*, *Ch. laterale*, *Ch. rachovii* e *Ch. stigmosum* e *Ch. mirim*), juntamente com *G.*

sterbai, *Microcharacidium* spp., *Elachocharax* spp., *T. testaceus* sp. nov., *O. aphanes* e *S. meizon*. O clado 71 é suportado por somente 3 sinapomorfias: ausência do ramo frontal-parietal do canal laterosensorial supra orbital (#37:0); diastema hipural totalmente aberta, com extensão até próximo ao centro pleural 1 (#124:0) e; eixo médio da abertura bucal alinhado horizontal com a porção ventral da órbita (#194:0). Este agrupamento (clado 71), circunscreve as espécies mais diretamente relacionadas *T. testaceus*, a espécie alvo deste trabalho. Dessa forma, as relações internas desse lado são apresentadas mais detalhadamente no tópico a seguir.

4.6.4 Relações filogenéticas de *Tijuichthys testaceus*

Dentro do clado 71, a porção mais basal do grupo é ocupada por *Ch. interruptum*, *Ch. lanei* e *Ch. lagsantense* como táxons irmãos sucessivamente mais inclusivos (clados 71, 70 e 69 respectivamente). Por sequência, *Ch. bahiense* é mais proximamente relacionado com *Ch. laterale* (clado 78) com seis sinapomorfias sustentando essa relação (#79:1; #108:0; #111:0; #183:1; #204:0; #212:0). Subsequentemente, o clado 67 apresenta relações mal resolvidas em sua base. A monofilia do clado 67 é suportada por apenas duas sinapomorfias na árvore de consenso estrito (#78:0 e #112:1). *Characidium rachovii* está ambigualmente relacionado com o clado formado por *G. sterbai* + *Ch. stigmosum*, e o clado 66. A proximidade entre *G. sterbai* e *Ch. stigmosum* é sustentada por cinco sinapomorfias (#144:0; #162:1; #169:0; #185:0; #190:0). *Characidium nana* é recuperado como táxon irmão do clado 65, que engloba os gêneros *Microcharacidium*, *Elachocharax*, *Skiocharax*, *Odontocharacidium*, juntamente com *T. testaceus* e *Ch. mirim*. O clado 66 é sustentado por quatro sinapomorfias na topologia recuperada (#96:0; #97:0; #98:0; #99:0). O clado 65, por sua vez, apresenta relações incertas entre os grupos formados por *Microcharacidium* sp. nov. 1 + *Microcharacidium* sp. nov. 2 (clado 91), *Mi. eleotrioides* + *Mi. weitzmani* (clado 93) e clado 64. Apesar da ambiguidade acerca das relações internas mais basais do clado 65, um número considerável de sinapomorfias sustenta sua monofilia (na árvore de consenso estrito: #19:0; #50:1; #52:1; #115:0; #162:1; #163:1; #190:0; #216:0; #222:1; em algumas árvores: #90:0; #120:0).

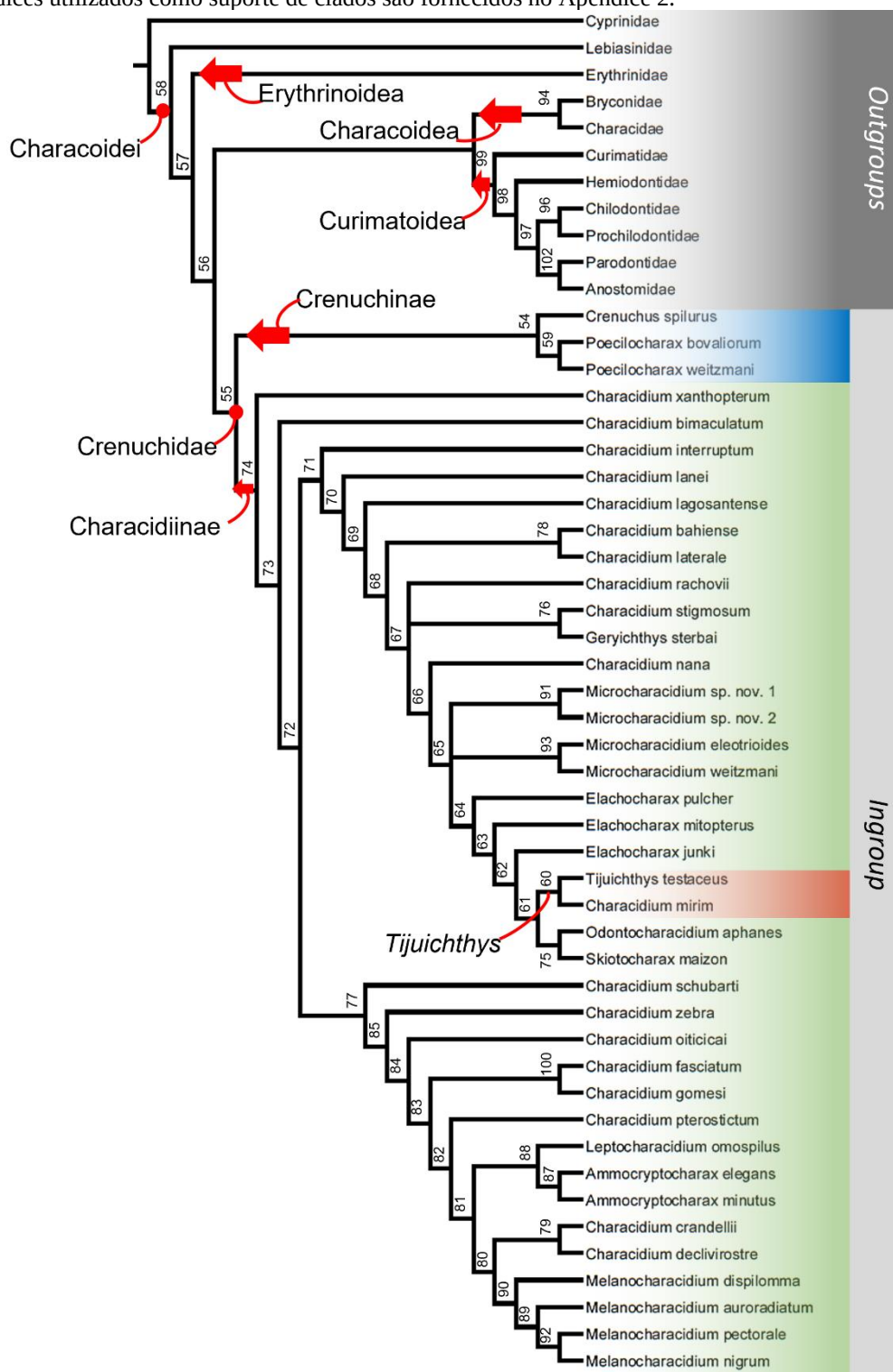
Na topologia obtida, apesar da parafilia do gênero *Microcharacidium*, dois agrupamentos foram recuperados. Seis sinapomorfias sustentam a íntima relação entre *Microcharacidium* sp. nov. 1 e *Microcharacidium* sp. nov. 2 (clado 91): (#109:1; #146:1; #153:1; #176:1; #188:1; #191:1). *Microcharacidium eleotrioides* e *Mi. weitzmani* (clado

93) são recuperados como espécies intimamente relacionadas, sustentadas por sete sinapomorfias (#95:0; #113:1; #121:2; #140:1; #147:0; #169:0; #211:0).

O clado 64 é sustentado por oito sinapomorfias (#13:1; #29:1; #86:0; #106:0; #129:1; #130:1; #181:0; #223:10) e engloba os gêneros *Elachocharax*, *Skiotocharax*, *Odontocharacidium*, *Tijuichthys* e *Ch. mirim*. As espécies nominalmente alocadas no gênero *Elachocharax* (i. e., *E. pulcher*, *E. mitopterus* e *E. junki*) foram recuperadas como OTUs irmãs sucessivas, proximamente relacionadas ao clado 61, formado por *S. meizon*, *O. aphanes*, *Ch. mirim* e *T. testaceus*. *Elachocharax junki*, é recuperado como táxon mais basal do clado 64, suportado pelas apomorfias mencionadas acima (para o clado 64). De forma menos inclusiva, o clado 63 recupera *E. mitopterus* como táxon irmão de *E. pulcher* e demais táxons do clado 61, com cinco sinapomorfias como suporte desse arranjo (#25:0; #95:0; #155:0; #185:0; #215:1). Somente duas sinapomorfias (#104:0 e #210:0) sustentam a monofilia do clado 62 com *E. pulcher* como táxon irmão do clado 61. *Skiotocharax meizon* é recobrado como táxon irmão de *O. aphanes* (clado 75). A proximidade entre *S. meizon* e *O. aphanes* é sustentada por oito sinapomorfias (#21:1; #32:0; #35:0; #124:1; #133:0; #185:1; #202:0; #212:0). O clado formado por *S. meizon* + *O. aphanes* corresponde ao grupo irmão do clado 60, que contém *T. testaceus* e *Ch. mirim*.

Tijuichthys testaceus sp. nov. é mais proximamente relacionado a *Ch. mirim*, no clado 60, sustentado por duas sinapomorfias exclusivas (#42:0 e #126:0), juntamente com oito sinapomorfias (#22:1; #52:0; #66:0; #71:0; #106:1; #108:0; #111:0; #127:1 e; #144:0) parcimoniosamente interpretadas como homoplásticas. A proximidade entre *T. testaceus* sp. nov. e *Ch. mirim* fundamentada no conjunto de evidências empíricas recuperadas, juntamente com a distante relação filogenética e morfológica de *Ch. mirim* com as demais espécies do gênero “*Characidium*” (daqui em diante citado entre aspas), levaram a proposição de um novo clado para abrigar *T. testaceus* sp. nov. descrita nesta tese e uma nova combinação para “*Characidium*” *mirim*. O desdobramento de eventuais mudanças nomenclaturais com a proposição de um novo gênero é discutido mais profundamente na seção 5.8 da discussão.

Figura 35. Árvore de consenso estrito resultante da análise de parcimônia. IC= 0.21, IR= 0.56 e IH= 0.78. Os índices utilizados como suporte de clados são fornecidos no Apêndice 2.



Fonte: Dados do próprio autor.

4.7 *Tijuichthys mirim*, nova combinação para “*Characidium*” *mirim*

Tijuichthys mirim (Netto-Ferreira, Birindelli & Buckup, 2013), nova combinação.

(Figura 36)

Figura 36. *Tijuichthys mirim* comb. nov., MZUSP 118683, macho, 17.18 mm CP, rio da Mortes, Paranatinga, Mato Grosso, Brasil.



Fonte: Dados do próprio autor.

Characidium mirim Netto-Ferreira, Birindelli & Buckup, 2013, descrição original e hipótese filogenética, localidade tipo: holótipo, MZUSP 111123 rio das Mortes, Mato Grosso, Brasil; parátipos, MZUSP 101393 coletados juntamente com o holótipo; ANSP193193, MNRJ 40135 e MZUSP 97705, Santo Antônio do Leste, Mato Grosso, Brasil; MZUSP 97724, Vereda de Buriti, Mato Grosso, Brasil.

Diagnose: *Tijuichthys mirim* comb. nov., pode ser diferenciado de seu congênere e dos demais Crenuchidae pela combinação única de autapomorfias: presença do canal laterosensorial no esfenótico (#25:1); supraorbital presente (#86:1) e pouco desenvolvido (#87:0); presença de lamela óssea na porção posterior do espinho neural da 5 vertebra (#117:1); pré-zigapófises hemais ausentes nas vértebras de transição (#118:0); ornamentação reticulada da porção central das escamas estendendo ao campo lateral (#213:1); *circuli* com orientação radial nas escamas da porção lateromedial do corpo (#215:0); mancha caudal difusa presente sobre os raios medianos da nadadeira caudal (#216:1) e; presença de uma faixa longitudinal no flanco (#223:1). Adicionalmente, *Tijuichthys mirim* comb. nov. difere de *Tijuichthys testaceus* sp. nov. pela largura do corpo variando de 9.4% a 13.2% do comprimento padrão (vs. 12.3% a 19.4% do CP); pelo primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal alojado entre o centro vertebral da v9 (vs.

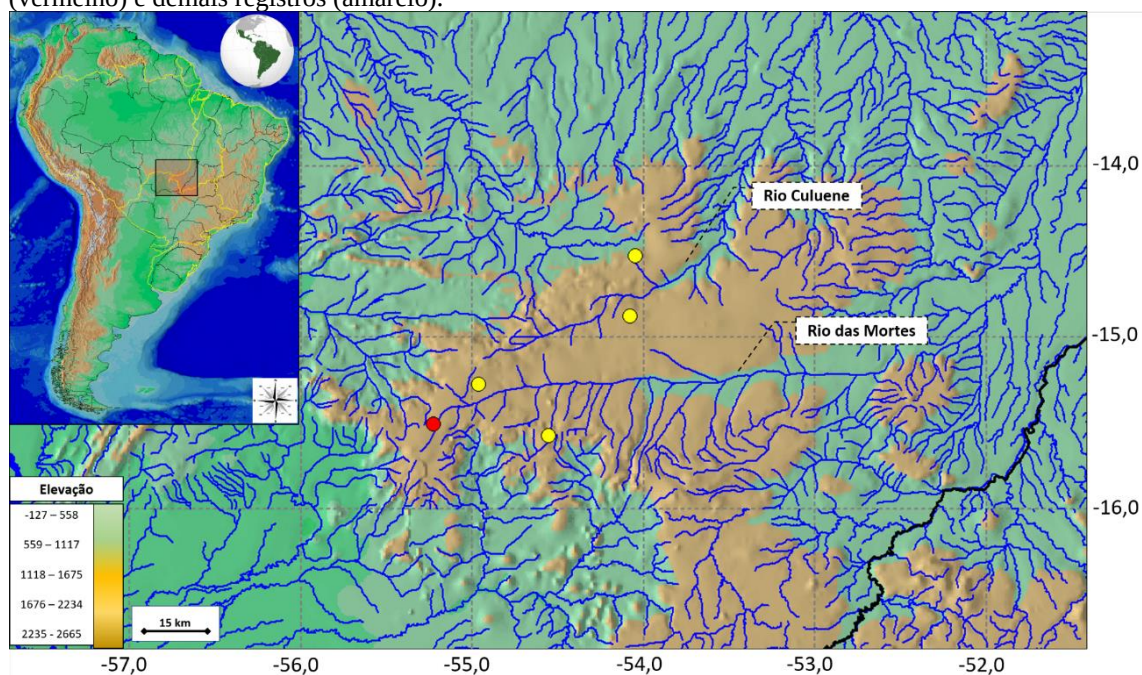
no centro vertebral da v10 ou v11); primeiro pterigióforo da nadadeira anal alojado sob o centro vertebral da v17 (vs. alojado sobre o centro vertebral da v19); côndilo lateral do basipterígio disposto entre as costelas pleurais 10 e 11, correspondentes às vértebras v6 e v7 (vs. entre as costelas 12 e 13 das vértebras v8 e v9) e; pela posse de 17 vértebras pré-caudais (vs. presença de 19 a 21 vértebras).

Descrição: para mais detalhes, ver a descrição completa em Netto-Ferreira, Birindelli e Buckup (2013).

Distribuição: Distribuição restrita ao Brasil, em tributários do Rio das Mortes, estado de Mato Grosso (NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013a). Adicionalmente, um lote (MZUSP 118683) é georreferenciado para um tributário na cabeceira do Rio Culuene, afluente do Rio Xingu, Mato Grosso, Brasil (Figura 37).

Comentários: A decisão de transferir *Ch. mirim* para o gênero *Tijuichthys* foi tomada com base nas evidências morfológicas que sustentam essa ação. A íntima relação filogenética entre *T. mirim* comb. nov. e *T. testaceus* sp. nov. é fortemente sustentada, tanto pelo número de sinapomorfias quanto pelos índices de suporte dos clados. Adicionalmente, a proximidade evolutiva entre o clado *Tijuichthys* com *Elachocharax* spp., *O. aphanes* e *S. meizon* (clado 64) foi recuperada de forma recorrente durante todas as análises exploratórias realizadas. A incorporação de dados contínuos durante as análises exploratórias, apesar de algumas limitações e arranjos diferentes do apresentado na topologia de consenso estrito, também fortalece a hipótese de parentesco entre esses táxons e a monofilia do clado *Tijuichthys*.

Figura 37. Mapa de distribuição de *Tijuichthys mirim* comb. nov. na América do sul, localidade tipo (vermelho) e demais registros (amarelo).



Fonte: Dados do próprio autor.

4.8 Disparidade morfológica em Crenuchidae

A análise quantitativa de morfoespaço baseada em todos os caracteres morfológicos sugere que cerca de 53,0% de toda a variação morfológica observada em Crenuchidae é concentrada nos 5 primeiros eixos. Para realizar uma análise mais tangível, a reconstrução do espaço morfológico foi limitada aos três primeiros eixos da PCoA, que reúnem aproximadamente 45,12% da variação morfológica das espécies analisadas. Os resultados do suporte estatístico da PERMANOVA e do teste *post doc* bem como os scores obtidos na PCoA estão disponíveis no Apêndice 5.

Em vias gerais, a combinação dos dois eixos 1 e 2 (Figura 38-A e B), 1 e 3 (Figura 38-C e D) e 2 e 3 (Figura 38-E e F) apontam forte discrepância entre *Tijuichthys* e os demais morfogrupos dentro de Crenuchidae. Ao analisar a combinação dos três primeiros eixos simultaneamente (Figura 39), *Tijuichthys* está mais relacionado, do ponto de vista morfológico, com *O. aphanes*, *S. meizon* e *G. sterbai*, *Elachocharax* spp. e algumas espécies miniaturas do gênero “*Characidium*”. Entretanto, apesar da distribuição heterogênea dos morfoespaços, diferenças estatisticamente significantes somente foram observadas entre “*Characidium*” e Crenuchinae ($p=0.04$), “*Characidium*” e *Elachocharax* ($p=0.04$) e “*Characidium*” e *Melanocharacidium* ($p=0.02$).

Ao reconstruir o morfoespaço com informações derivadas dos elementos cranianos (Figura 40-A e B), *T. testaceus* é recuperado com morfologia mais relacionada a *O. aphanes*, *S. meizon* e *T. mirim*. Crenuchinae ocupa uma região totalmente isolada dos demais grupos. Grande parte do espaço morfológico é ocupado pela sobreposição dos gêneros “*Characidium*” e *Melanocharacidium*.

O morfoespaço resultante da quantificação do esqueleto axial (Figura 40-C e D), aponta *T. mirim* e *T. testaceus* ocupando áreas isoladas do dentro do universo morfológico analisado, com alto grau de disparidade entre si, sendo *T. mirim* morfológicamente mais relacionado com Crenuchinae, *Elachocharax* e *S. meizon*.

A quantificação dos elementos do esqueleto apendicular recupera duas áreas distintas de ocupação do morfoespaço (Figura 41-A e B), uma menos ampla com *Tijuichthys*, Crenuchinae, *S. meizon* e *O. aphanes* mais relacionados, outra com demais táxons aninhados, apresentando uma relativa amplitude de variação. *Tijuichthys* é mais relacionado a *O. aphanes* e ao morfoespaço formado pelo clado Crenuchinae. *Tijuichthys testaceus* está morfológicamente mais relacionado a *O. aphanes* e aos Crenuchinae do que seu congênere *T. mirim*.

A disparidade e a amplitude morfológica observadas nos diferentes módulos osteológicos também é recuperado quando o morfoespaço é reconstruído com base nas características morfológicas das escamas (Figura 41-C e D). *Tijuichthys* ocupa uma área horizontalmente sobreposta ao clado Crenuchinae, com *T. mirim* mais relacionado a *Cr. spilurus*. *Tijuichthys testaceus* ocupa uma região intermediária entre Crenuchinae, *Elachocharax* (parcialmente sobreposto por *Ammocryptocharax*) e *Ch. xanthopterum*.

4.9 Evolução do tamanho corporal e miniaturização

O resultado da reconstrução do tamanho ancestral é apresentado na Figura 42. Os valores de CP otimizados na árvore de consenso estrito são apresentados na Figura 43. Os resultados da reconstrução do tamanho corporal sugerem um tamanho mediano entre 39.0 e 45.8 mm para o ancestral de Crenuchidae (clado 55). Um aumento no tamanho corporal (52.6 - 59.3 mm) é observado no início da diversificação do clado 77, com vários picos heterométricos a partir do clado 81, com acentuada redução automórfica em *A. minutus* (abaixo de 25.0mm). De maneira inversamente proporcional, as linhagens do clado 71 apresentam uma redução gradual do tamanho corporal, com acentuada redução do tamanho corporal (abaixo de 25.5 mm) nas linhagens derivadas do clado 65.

A reconstrução do estado ancestral hipotético indica que a miniaturização (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988) ocorreu em três eventos independentes dentro de Crenuchidae (Figura 44). Na reconstrução obtida, o primeiro evento reducional é observado no clado 78, composto por *Ch. bahiense* e *Ch. laterale*. O segundo evento, por sequência, ocorre no clado 65, grupo que abriga a maioria das espécies tidas como miniaturas (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988) (i. e., *Microcharacidium* sp. nov. 1, *Microcharacidium* sp. nov. 2, *Mi. eleotrioides*, *Mi. weitzmani*, *E. pulcher*, *E. mitopterus*, *E. junki*, *T. testaceus*, *T. mirim*, *O. aphanes*), juntamente com *S. meizon*, táxon não miniatura. Finalmente, um terceiro evento de miniaturização corporal, relativamente distante na topologia, é observado em *A. minutus*, dentro do clado 87.

Perdas de elementos ósseos e simplificações estruturais foram observadas em praticamente todos os crenuquídeos (Apêndice 3). As perdas estruturais mais frequentes correspondem a ausência de elementos da série infraorbital (infraorbitais e supraorbital). Em um cenário quantitativo, não há evidência indicando um correlato significativo entre o número de perdas e simplificações estruturais com o tamanho corporal das OTUs (Figuras 45, 46 e 47). Os resultados sugerem que eventos reducionais ocorrem em proporções diferentes e em distintos compartimentos anatômicos (Figuras 45 e 46). Entretanto, características redutivas são observadas de forma mais frequente em espécies com tamanho corporal inferior a 30 mm de CP (Figura 47).

Skiotharax meizon e *P. weitzmani* apresentam um número elevado de perdas (9 e 7 respectivamente) e simplificações (7 e 20 respectivamente) quando comparados às demais espécies de crenuquídeos com tamanhos superiores aos 30 mm de CP. Dentre as espécies analisadas, cerca de 85% do total das perdas estruturais corresponde a elementos do esqueleto cranial, 10% no esqueleto apendicular e 5% no esqueleto axial (Figura 45).

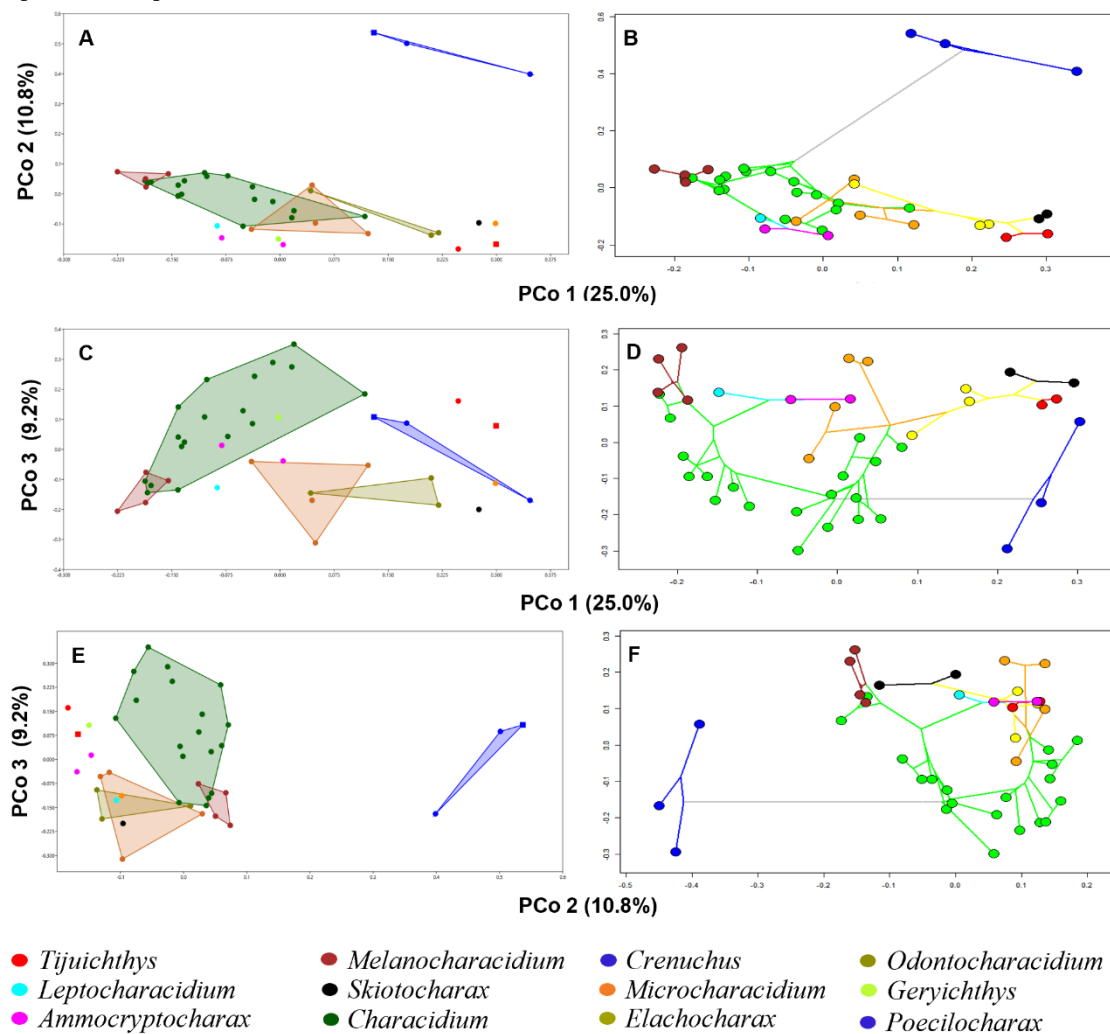
O número de simplificações estruturais também é mais significativo na região cranial (71%) (Figura 46). O esqueleto apendicular apresenta aproximadamente 14% de estruturas simplificadas (Figura 46). As escamas apresentam cerca de 15% de todas as simplificações analisadas (Figura 46). Não foram observadas simplificações marcantes no esqueleto axial, porém há uma notória evidência na redução do número de vértebras, pterigióforos e elementos associados em várias espécies (ver otimização desses atributos no Apêndice 4).

Em *Ch. interruptum*, a qualidade do material analisado não proporcionou uma quantificação segura de alguns aspectos esqueléticos, portanto esse táxon foi excluído da construção das Figuras 45, 46 e 47.

Em *T. testaceus* sp. nov., espécie alvo da tese, foi observado a perda de 10 elementos ósseos (i. e., extraescapular, poscleitro 1, hipural 6, uroneurais, intercalar, infraorbitais 3-6, e supraorbital). Uma série de simplificações/reduções também foram registradas (Figura 45 e 46). As principais reduções correspondem a ausência dos canais do sistema sensorial cefálico (i. e., anguloarticular, dentário, supra orbital, ramo epifisial, nasal, supratemporal, esfenótico, prémaxilar, infraorbitais 1-6, ramo dorsal preopercular, ramo ventreposterior mandibular) e laterosensorial (lateral e supracleitro). Adicionalmente, a nova espécie não apresenta dentes sobre a fossa articular do dentário e dentes no maxilar, placas dentígeras dos faringobranquiais 2-3, e *unculi* nas nadadeiras peitorais e pélvicas, presentes em várias linhagens de Crenuchidae.

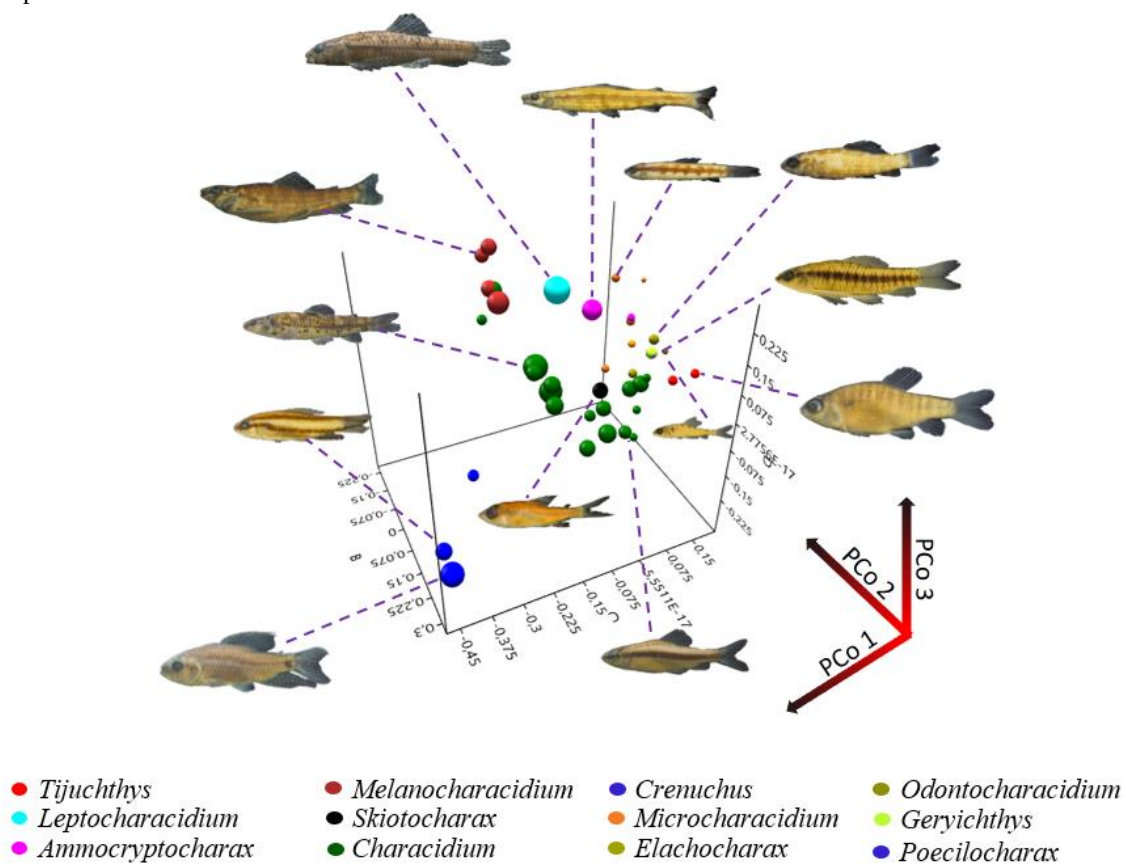
Durante a ontogenia de *T. testaceus* sp. nov., foram observados alguns eventos de perda e fusão entre elementos do esqueleto axial, sugerindo uma evidência direta de heterocronia. *Tijuichthys testaceus*, exibe em fases mais tardias do desenvolvimento ontogenético, a perda do centro pleural 2 do complexo caudal, com a translocação do espinho hemal desse centro vertebral (HS2) para a vértebra precedente (i. e. centro pleural 3) (Figuras 27 e 29). Alguns pontos de ossificação foram presumidamente associados, por critérios topológicos, aos precursores dos supraneurais 1-3 (Figura 19). Dentre esses elementos, o mais anterior (presumidamente o Sn1) possui uma existência efêmera, visto somente em exemplares com 9.7 mm de CP. Infelizmente, devido a série ontogenética fragmentada somada ao rápido desenvolvimento do complexo neural durante a ontogenia de *T. testaceus*, não foi possível diagnosticar se os pontos de ossificação correspondem de fato aos presumidos supraneurais 1-3. Como hipótese alternativa, pode-se supor que um único supraneural (provavelmente Sn3) possa apresentar distintos pontos de ossificação inicial. Adicionalmente, em espécimes adultos (>19 mm de CP), um elemento ósseo, visivelmente distinto, encontra-se fusionado ao Sn3 (Figura 20), sugerindo a existência e retenção do Sn2 ao longo da ontogenia.

Figura 38. Morfoespaço e filomorfoespaço reconstruídos com os eixos mais representativos resultante da PCoA. Combinações dos eixos 1 e 2 (A e B), 1 e 3 (C e D), e eixos 2 e 3 (E e F). Os morfogrups são representados por cores.



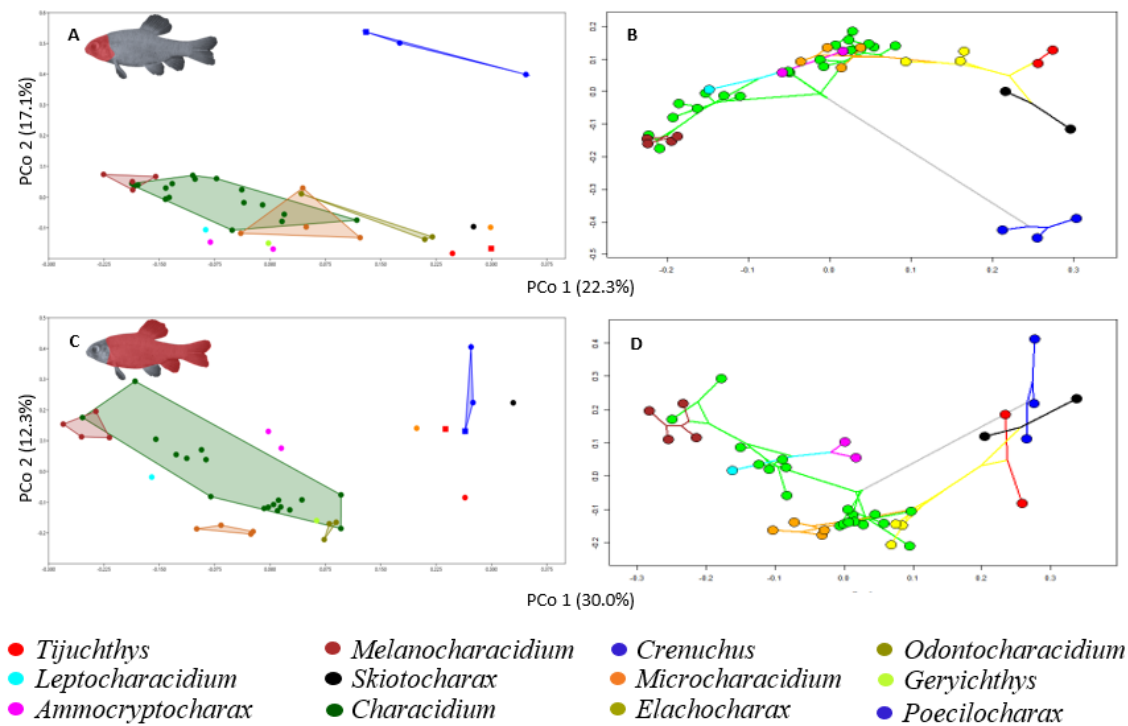
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 39. Morfoespaço 3d reconstruído com os eixos mais representativos resultante da PCoA. Os morfogrupos são representados por cores e o tamanho da esfera é proporcional ao tamanho corporal das espécies.



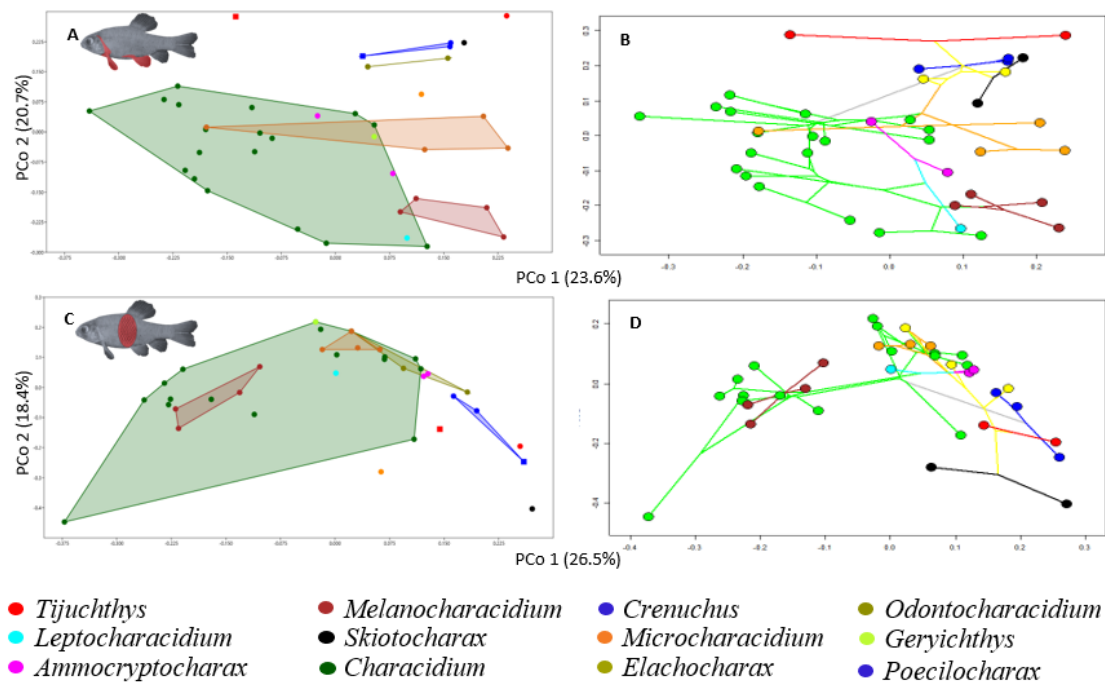
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 40. Morfoespaço e filomorfoespaço utilizando elementos craniais (A e B) e atributos do esqueleto apendicular (C e D). Os morfogrupos são representados por cores.



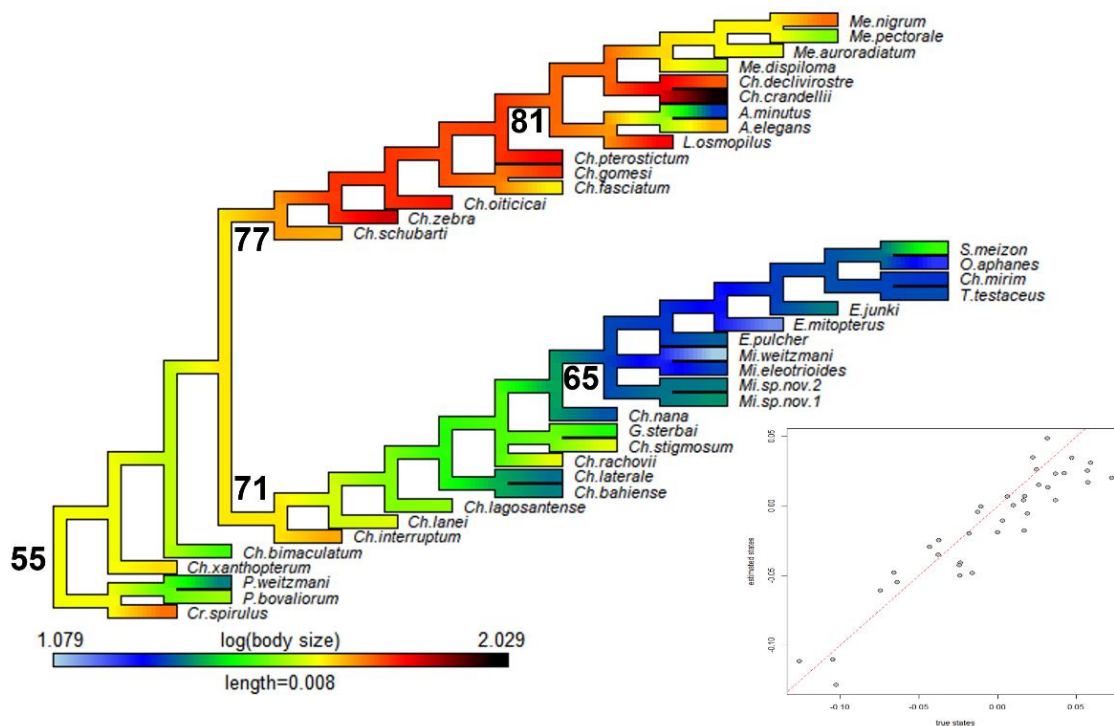
Fonte: Dados do próprio autor

Figura 41. Morfoespaço e filomorfoespaço utilizando atributos do esqueleto axial (A e B) e atributos morfológicos das escamas (C e D). Os morfogrupos são representados por cores.



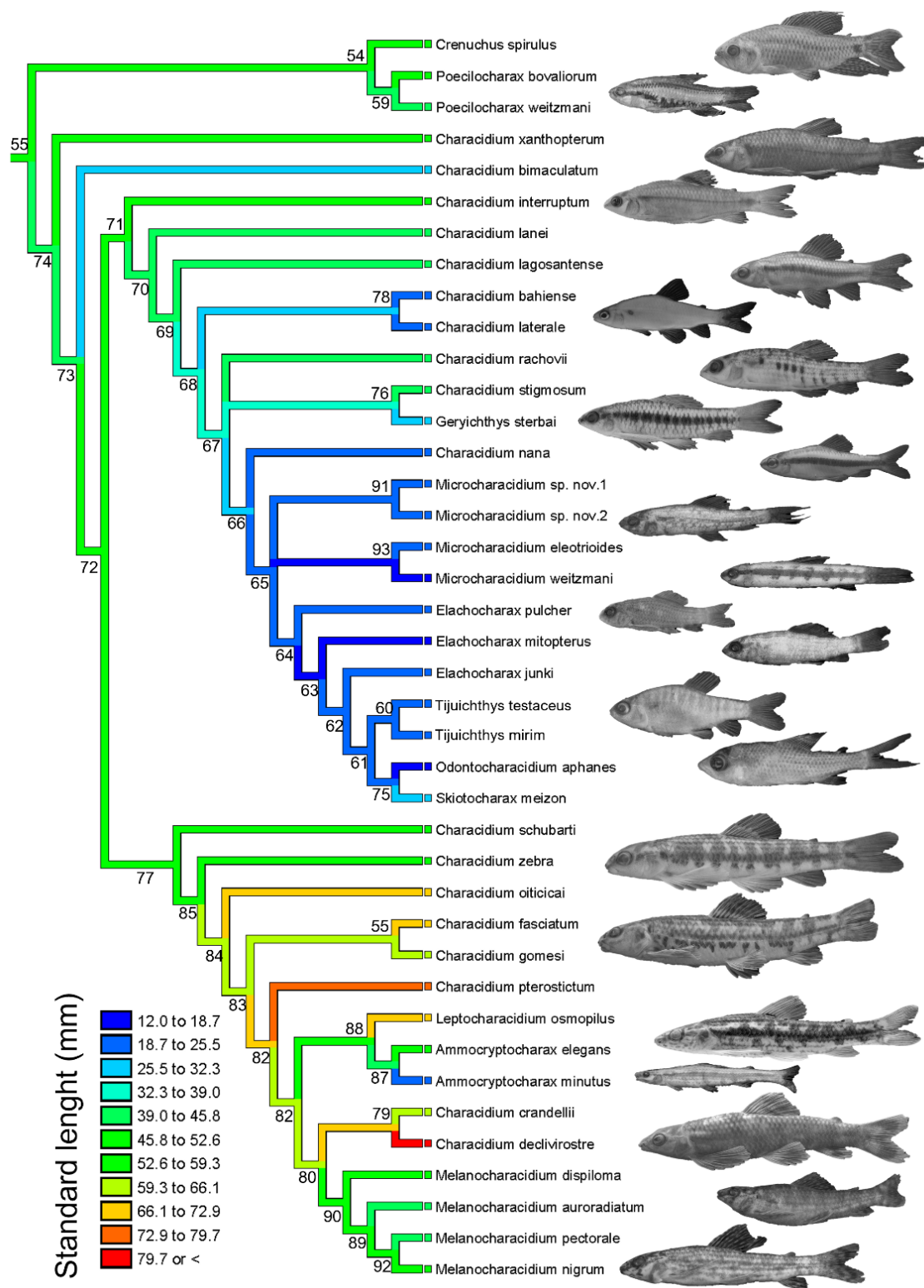
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 42. Reconstrução do estado ancestral do tamanho corporal (logaritimizado) em Crenuchidae. Reconstrução baseada na topologia de consenso estrito e máxima verossimilhança, por meio da função *fastAnc* do pacote *phytools*, (Revell, 2012). Correlação entre valores simulados vs. observados gerados por simulação sob regime de movimento browniano (Revell, 2012).



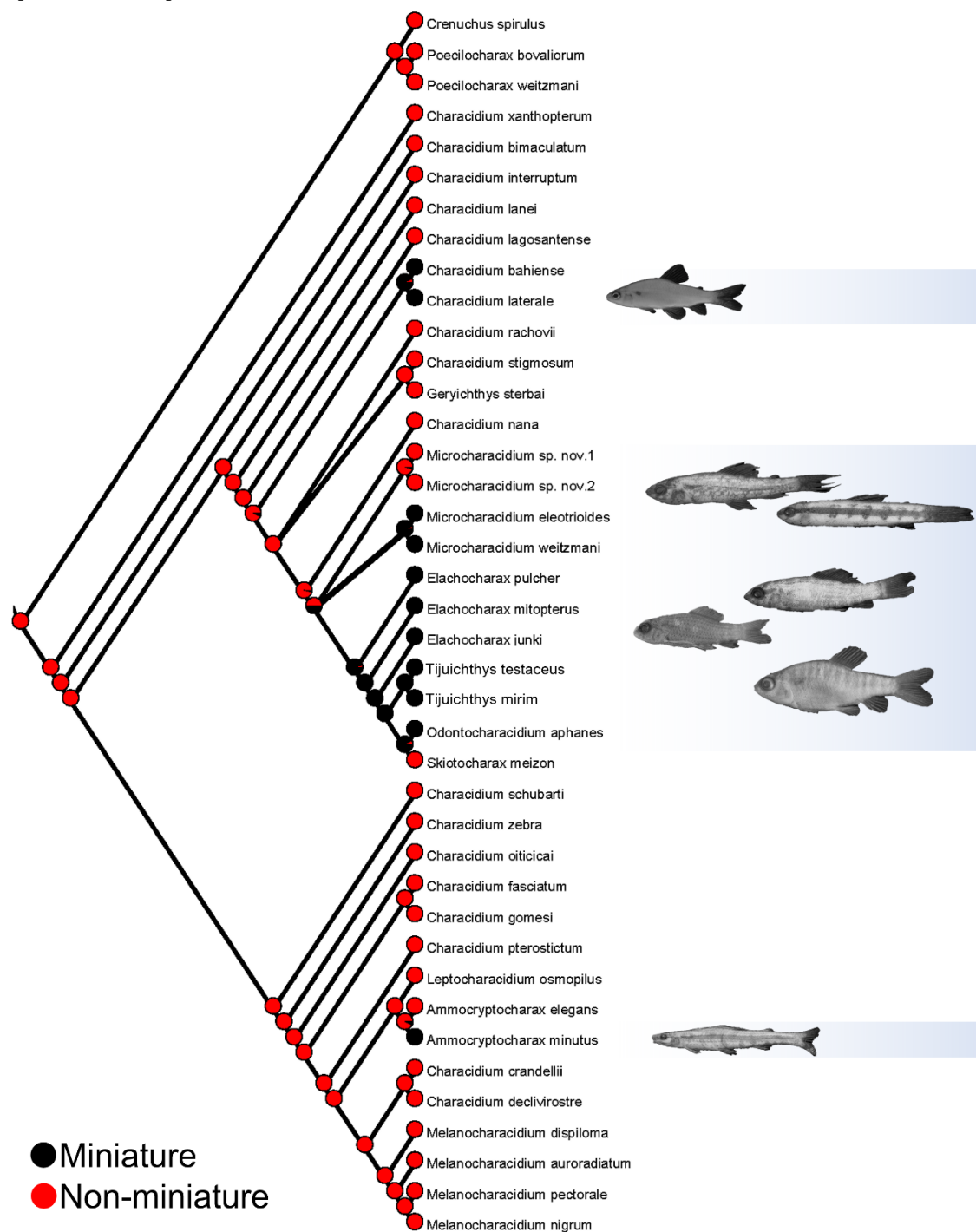
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 43. Otimização do comprimento padrão sobre a topologia de consenso estrito (grupos externos suprimidos), utilizando otimização de parcimônia não ponderada. Acompanhe texto para mais detalhes.



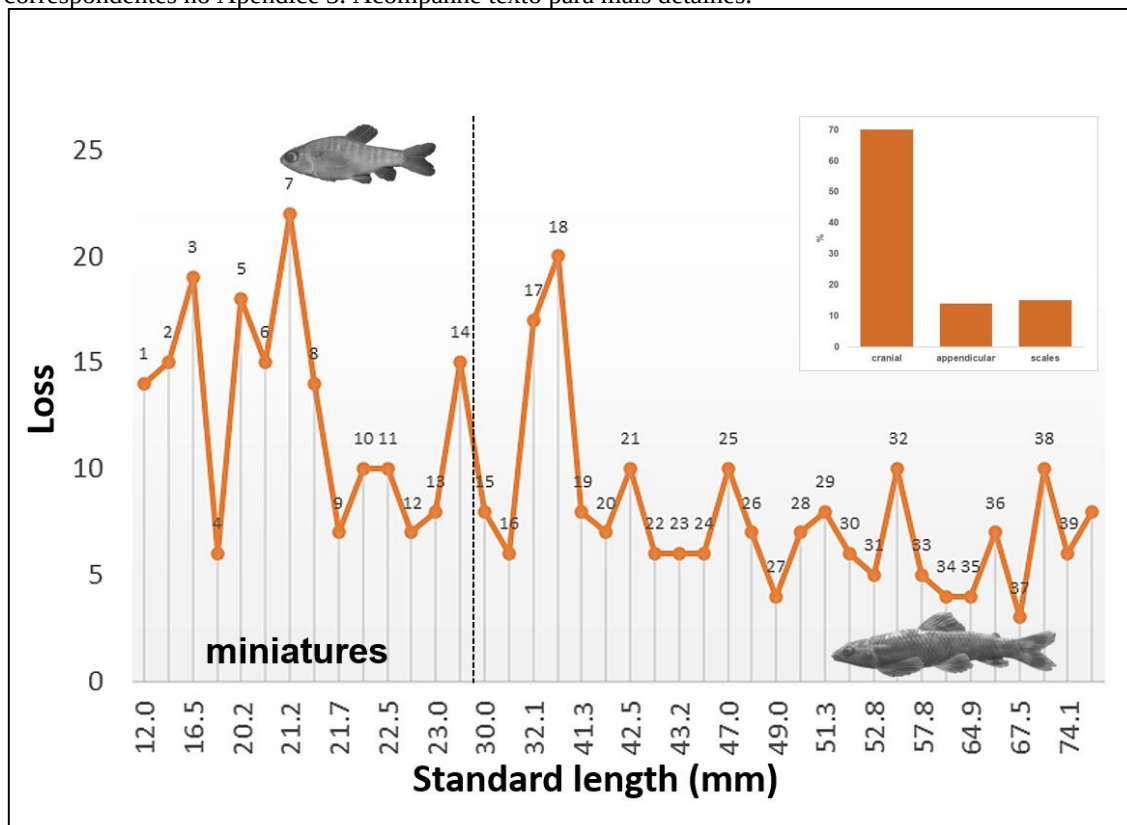
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 44. Reconstrução dos eventos de miniaturização em Crenuchidae com base na árvore de consenso estrito (grupos externos suprimidos). As espécies miniaturas (*sensu* Weitzman e Vari, 1988) são representadas em preto, não miniaturizadas em vermelho.



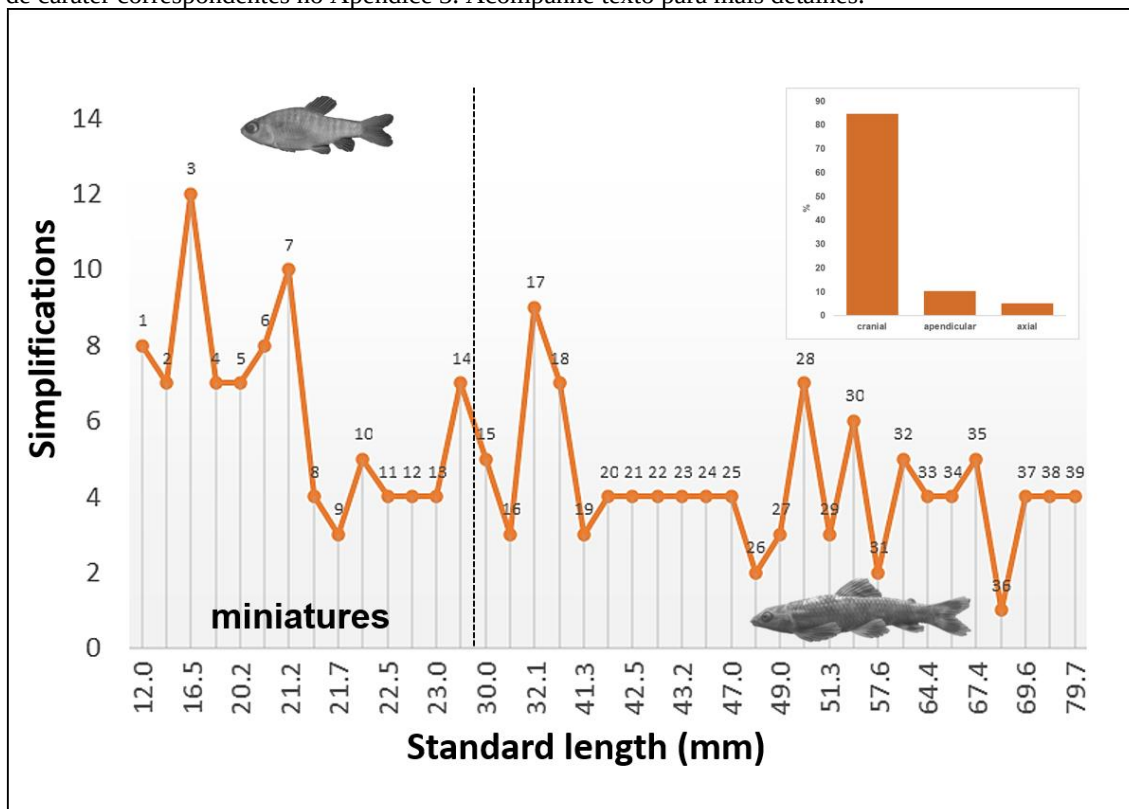
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 45. Relação entre o número de perdas ósseas e tamanho corporal em Crenuchidae, com porcentagem de acumulação por compartimento. Abreviações: (1) *Mi. weitzmani*, (2) *E. mitopterus*, (3) *O. aphanes*, (4) *A. minutus*, (5) *T. mirim*, (6) *Mi. eleotrioides*, (7) *T. testaceus*, (8) *Ch. nana*, (9) *Microcharacidium* sp. nov.2, (10) *E. pulcher*, (11) *Microcharacidium* sp. nov. 1, (12) *Ch. laterale*, (13) *Ch. bahiense*, (14) *E. junki*, (15) *G. sterbai*, (16) *Ch. bimaculatum*, (17) *S. meizon*, (18) *P. weitzmani*, (19) *Ch. lagosantense*, (20) *Ch. lanei*, (21) *Ch. stigmatosum*, (22) *Me. auroradiatum*, (23) *Ch. rachovii*, (24) *Me. pectorale*, (25) *P. bovalliorum*, (26) *Ch. xanthopteron*, (27) *Ch. zebra*, (28) *Me. dispilomma*, (29) *Ch. schubarti*, (30) *A. elegans*, (31) *Cr. spilurus*, (32) *Me. nigrum*, (33) *Ch. crandellii*, (34) *Ch. gomesi*, (35) *Ch. fasciatum*, (36) *Ch. oiticicai*, (37) *L. omospilus*, (38) *Ch. pterostictum*, (39) *Ch. declivirostre*. Estados de caráter correspondentes no Apêndice 3. Acompanhe texto para mais detalhes.



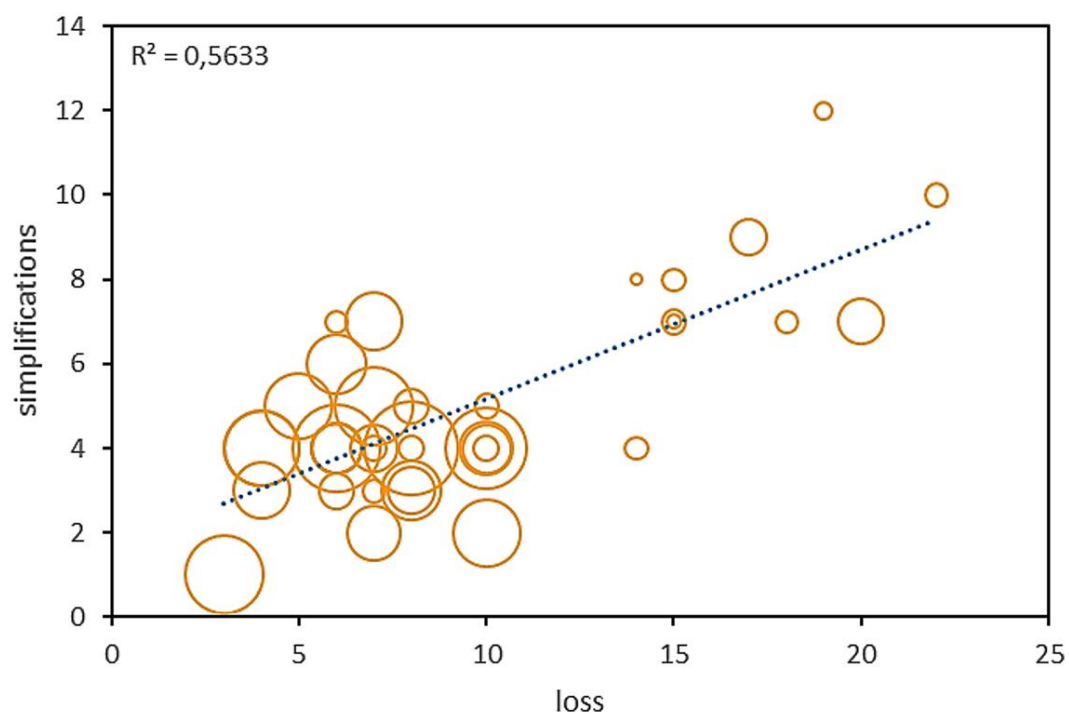
Fonte: Dados do próprio autor

Figura 46. Relação entre o número de simplificações estruturais e tamanho corporal em Crenuchidae, com porcentagem de acumulação por compartimento. Abreviações: (1) *Mi. weitzmani*, (2) *E. mitopterus*, (3) *O. aphanes*, (4) *A. minutus*, (5) *T. mirim*, (6) *Mi. eleotrioides*, (7) *T. testaceus*, (8) *Ch. nana*, (9) *Microcharacidium* sp. nov.2, (10) *E. pulcher*, (11) *Microcharacidium* sp. nov. 1, (12) *Ch. laterale*, (13) *Ch. bahiense*, (14) *E. junki*, (15) *G. sterbai*, (16) *Ch. bimaculatum*, (17) *S. meizon*, (18) *P. weitzmani*, (19) *Ch. lagoonantense*, (20) *Ch. lanei*, (21) *Ch. stigmatosum*, (22) *Me. auroradiatum*, (23) *Ch. rachovii*, (24) *Me. pectorale*, (25) *P. bovalliorum*, (26) *Ch. xanthopteron*, (27) *Ch. zebra*, (28) *Me. dispilomma*, (29) *Ch. schubarti*, (30) *A. elegans*, (31) *Cr. spilurus*, (32) *Me. nigrum*, (33) *Ch. crandellii*, (34) *Ch. gomesi*, (35) *Ch. fasciatum*, (36) *Ch. oiticicai*, (37) *L. omospilus*, (38) *Ch. pterostictum*, (39) *Ch. declivirostre*. Estados de caráter correspondentes no Apêndice 3. Acompanhe texto para mais detalhes.



Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 47. Acumulação quantitativa do número de simplificações estruturais e perdas ósseas disponíveis nas Figuras 45 e 46. Diâmetro do círculo corresponde proporcionalmente ao tamanho corporal das espécies analisadas.



Fonte: Dados do próprio autor.

4.10 Relação entre habitat ecológico e evolução morfológica

O resultado da análise de variância filogenética não encontrou diferenças estatisticamente significativas no tamanho corporal entre espécies bentônicas e bentopelágicas ($f = 7.74$, $p = 0.40$). Em contrapartida, os resultados sugerem uma diferença estatisticamente significativa ($f = 53.90$, $p = 0.001$) no fenótipo entre espécies com hábitos de vida diferentes.

Em Crenuchidae, os resultados do *phyloSignal* recuperam um forte sinal filogenético para a disparidade fenotípica ($K = 2.08$) e um fraco sinal e não significativo para o tamanho corporal ($K = 0.49$). Nas linhagens bentopelágicas de Characidiinae os resultados apontam um sinal muito forte na disparidade fenotípica ($K = 2.55$) e moderado, porém significativo ($K = 1.34$) para o tamanho corporal. Para as linhagens bentônicas, tanto o tamanho corporal quanto a disparidade fenotípica não apresentam valores significativos de K ($K = 0.27$ e 0.83 respectivamente).

O ajuste de diferentes matrizes de variância/covariância sugere que o modelo com duas matrizes independentes (i. e., uma para categoria de hábito de vida) de adequa melhor aos dados analisados, apresentando um valor marginalmente significativo ($p = 0.06$). Dentre os atributos investigados, as espécies bentônicas apresentam uma correlação negativamente moderada ($r^2 = -0.61$), com alto tamanho de efeito ($d = 0.78$, poder do teste = 1.0) entre o tamanho corporal e o fenótipo. Para as espécies bentopelágicas a relação entre o tamanho corporal e o fenótipo foi negativamente fraca ($r^2 = -0.10$). A otimização dos hábitos de vida na filogenia e representação dos filomorfoespaços correspondentes é apresentada na figura 48.

4.11 Modelos macroevolutivos

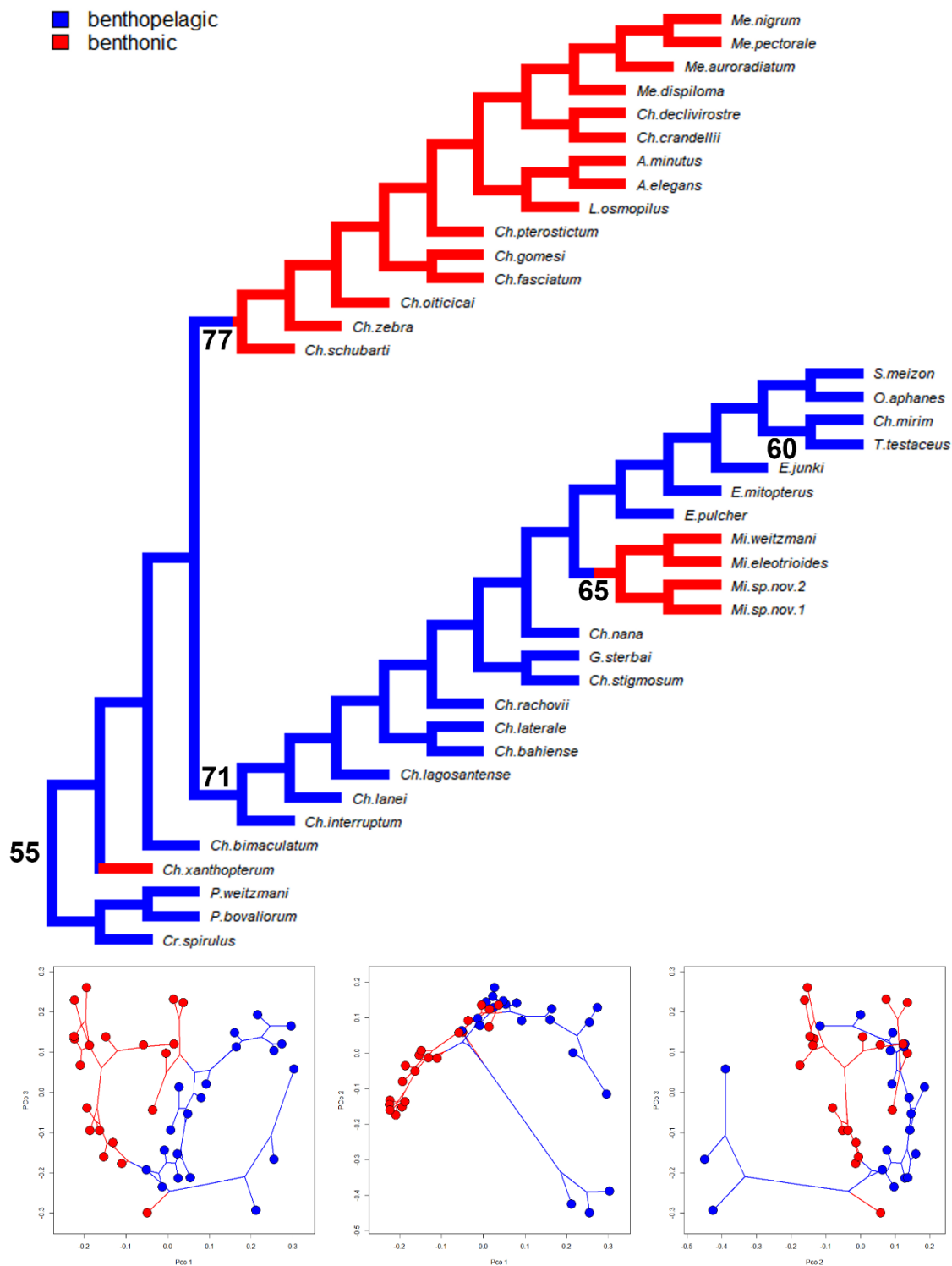
Nos testes iniciais, a comparação dos valores de AICc com os dados de tamanho e fenótipo para Crenuchidae e subclados analisados apontam fortemente (i. e., baixos valores de AICc) o modelo WN como regime mais adequado ao cenário da evolução do tamanho corporal para o clado 77 com espécies bentônicas (Figura 49). A comparação entre os dados empíricos e simulados sugere uma maior acurácia sobre os modelos de evolução do fenótipo para as espécies bentopelágicas (clado 71) (Figura 50).

Em Crenuchidae, os valores de AICc sugerem fortemente o BM como modelo mais adequado para o atributo tamanho corporal (Figura 51). Para o fenótipo, os resultados apontam o EB como “melhor” modelo, porém com certa sobreposição de valores de AICc

com o BM (Figura 51). Para as linhagens bentônicas Characidiinae (clado 77) os valores de AICc apontam fortemente para o BM (Figura 51). Para o clado com espécies bentopelágicas de Characidiinae (clado 71), os valores de AICc sugerem o BM como regime mais adequado para o atributo tamanho corporal. Por fim, os resultados apontam para o DF como “melhor” regime de modelo macroevolutivo na evolução do fenótipo no clado 71 (Figura 51).

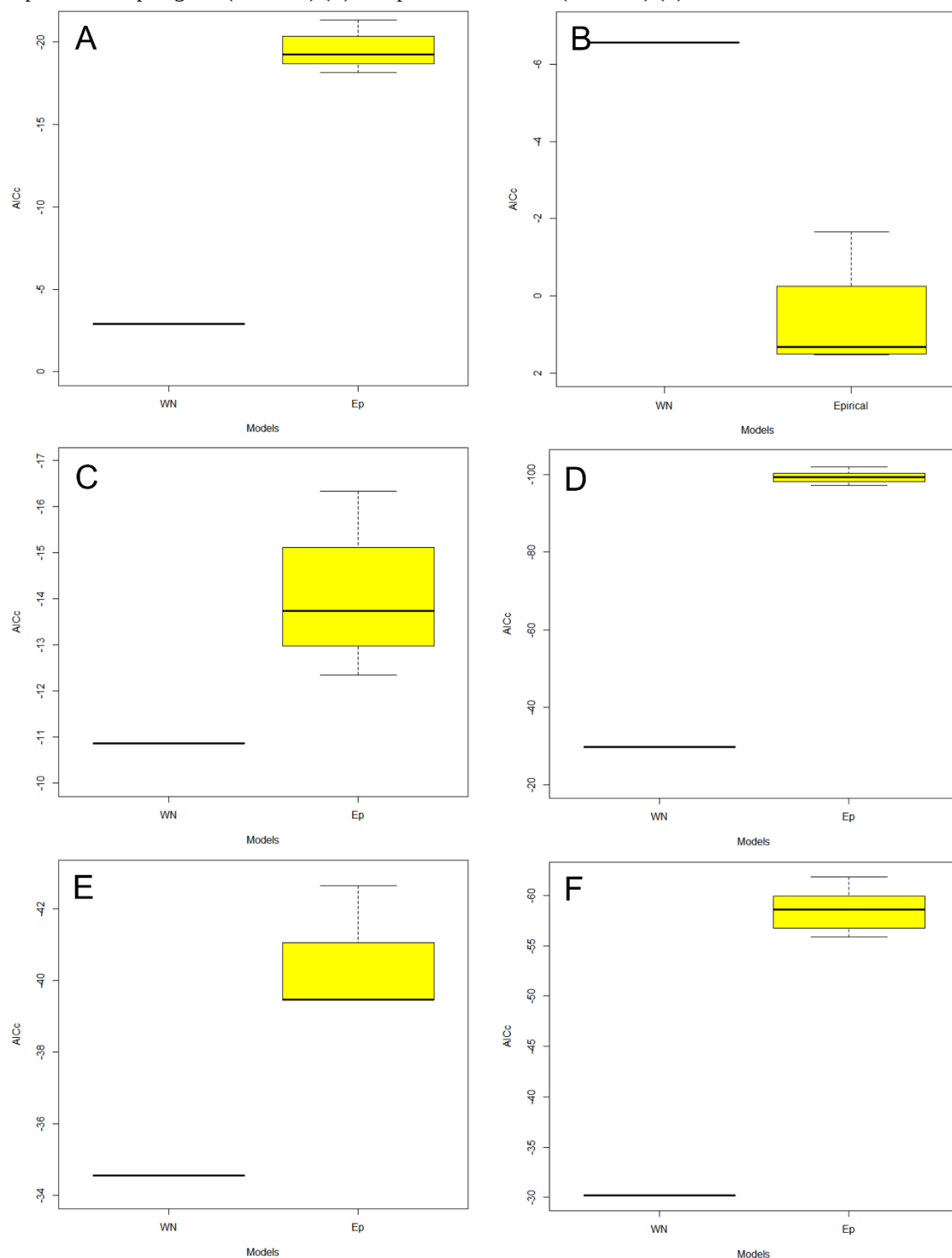
A otimização da forma do corpo na filogenia e a disparidade ao longo do tempo (relativo) é apresentado na Figura 52.

Figura 48. Otimização do hábito de vida (pelágico e bentopelágico) sobre a topologia de consenso estrito (grupos externos suprimidos) em Crenuchidae. Reconstrução dos filomorfoespaços utilizando os dados empíricos do fenótipo, compostos pelos três primeiros eixos da PcoA. Clados mais relevantes são enumerados.



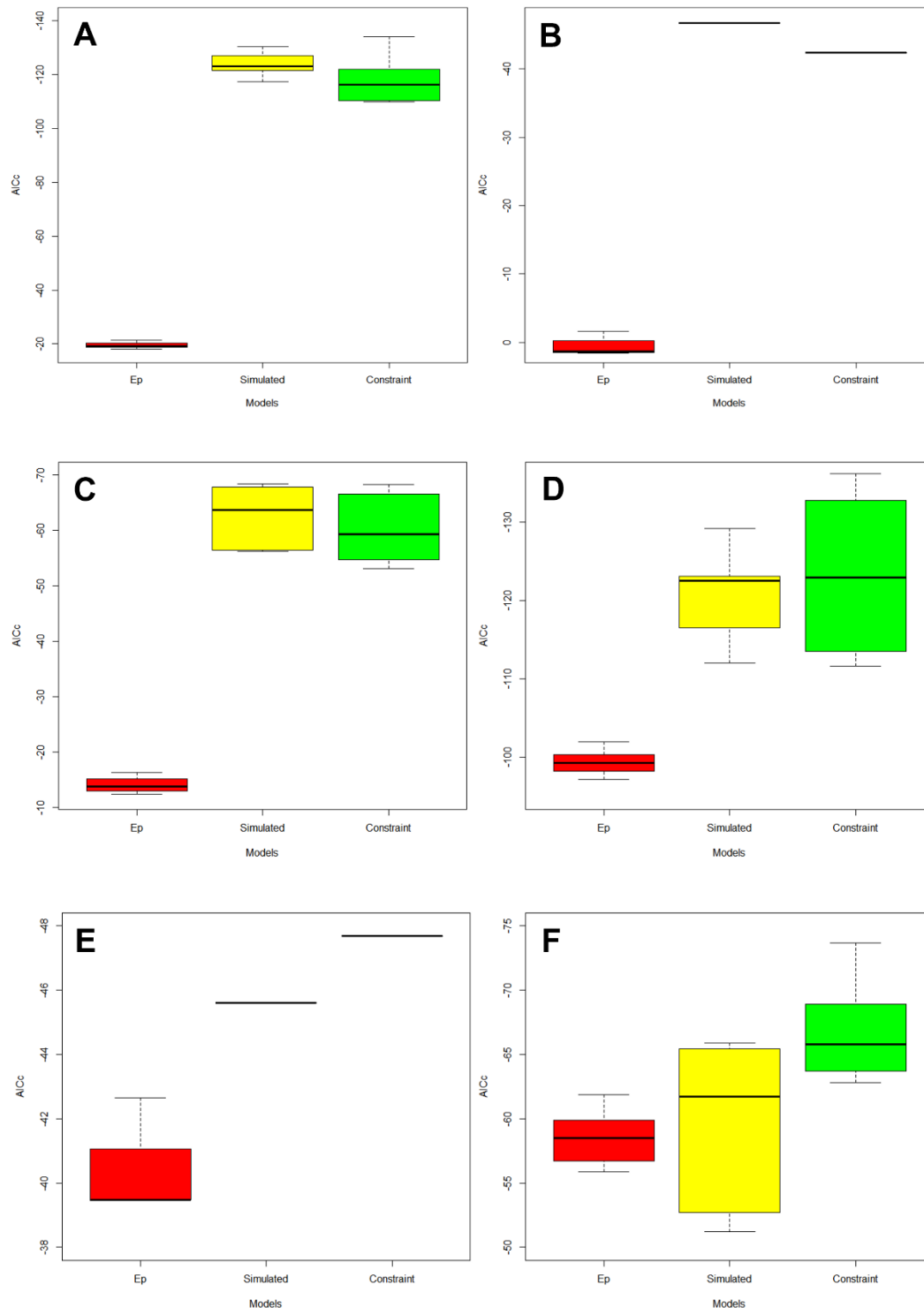
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 49. *Boxplots* com os valores simulados e ajustados de AICc à filogenia (utilizando 13 árvores subótimas) de Crenuchidae e os dados de tamanho corporal e fenótipo. Os resultados mostram a comparação entre os valores simulados e ajustados (White Noise – WN) e dados empíricos (EP) em diferentes clados, sendo: tamanho corporal (A-C) em Crenuchidae (clado 55) (A), espécies bentopelágicas (clado 71) (B), espécies bentônicas (clado 77) (C); e fenótipo (D-F) em Crenuchidae (clado 55) (D), espécies bentopelágicas (clado 71) (E), e espécies bentônicas (clado 77) (F).



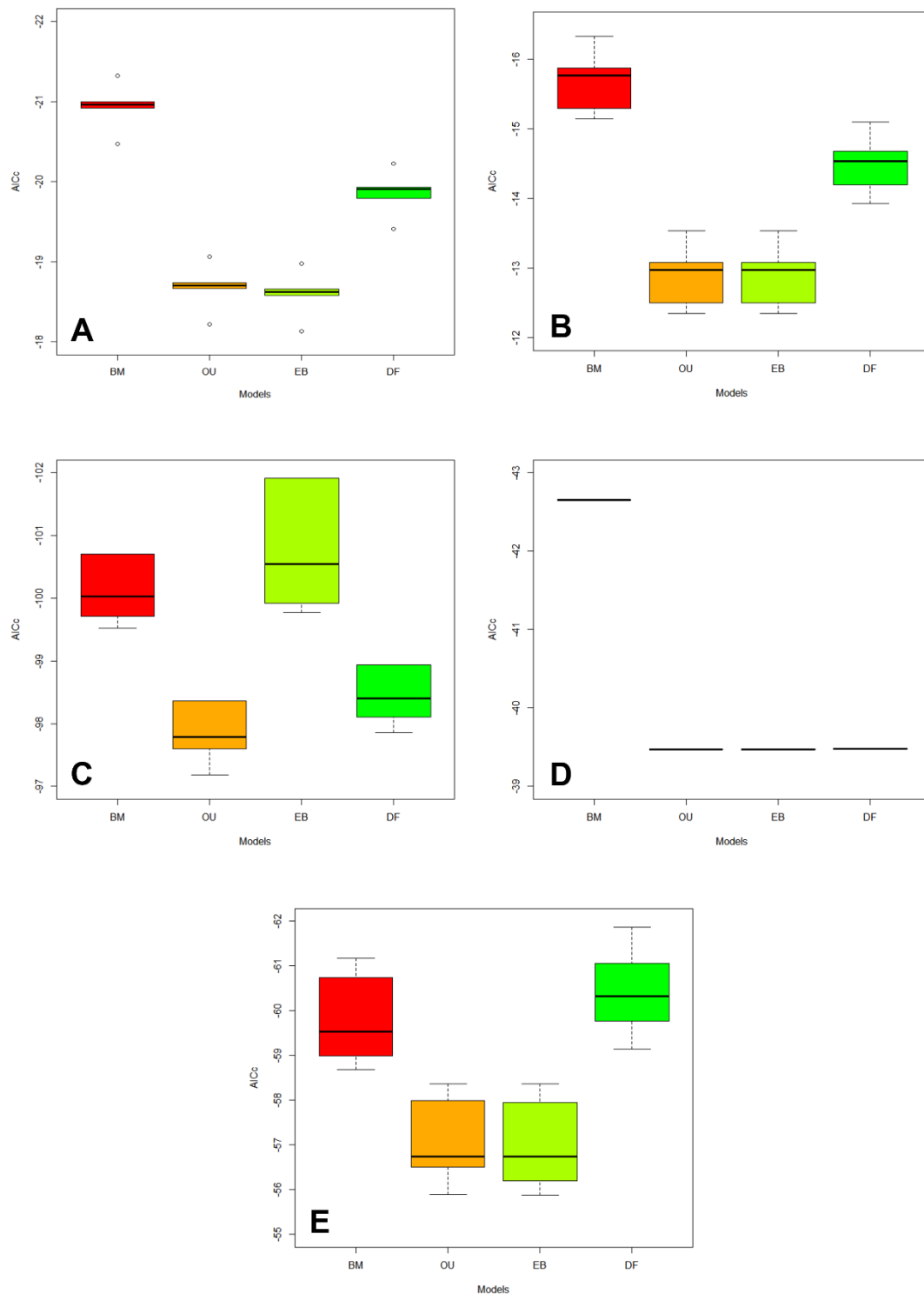
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 50. Boxplots com os valores simulados e ajustados de AICc à filogenia (utilizando 13 árvores subótimas) de Crenuchidae e os dados de tamanho corporal e fenótipo. Os resultados mostram a comparação entre os valores dos atributos simulados sob o regime de Movimento Browniano (*Simulated*), simulados com valores restritos observados sob o regime de Movimento Browniano (*Constraint*) e dados empíricos (EP) em diferentes clados, sendo: tamanho corporal (A-C) em Crenuchidae (clado 55) (A), espécies bentopelágicas (clado 71) (B), espécies bentônicas (clado 77) (C); e fenótipo (D-F) em Crenuchidae (clado 55) (D), espécies bentopelágicas (clado 71) (E), e espécies bentônicas (clado 77) (F).



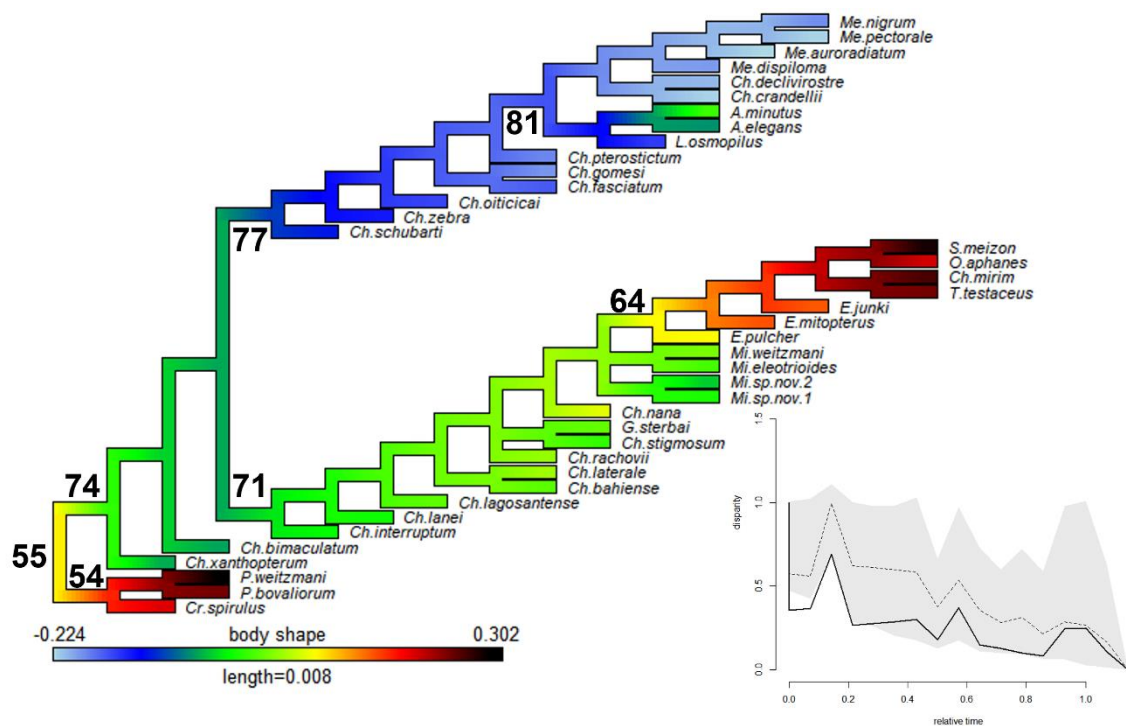
Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 51. *Boxplots* com os valores simulados e ajustados de AICc à filogenia (utilizando 13 árvores subótimas) de Crenuchidae e os dados de tamanho corporal e fenótipo. Os resultados mostram a comparação entre diferentes modelos macroevolutivos em diferentes clados, sendo: tamanho corporal (A-B) em Crenuchidae (clado 55) (A) e espécies bentônicas (clado 77) (B); e fenótipo (C-E) em Crenuchidae (clado 55) (C), espécies bentopelágicas (clado 71) (D), e espécies bentônicas (clado 77) (E). Abreviações: BM = Movimento Browniano, OU = *Ornstein-Uhlenbeck*, EB = “early burst” e DF = *Drift*.



Fonte: Dados do próprio autor.

Figura 52. Reconstrução das taxas de disparidade morfológica (PcoA) ao longo do tempo relativo em Crenuchidae. Reconstrução baseada na topologia de consenso estrito e máxima verossimilhança, por meio da função *fastAnc* do pacote *phytools*, (Revell, 2012). Disparidade ao longo do tempo relativo (i. e. da raiz aos terminais) foi realizada com a função *dtl* do pacote *geiger* (Harmon et al., 2008).



Fonte: Dados do próprio autor.

5 DISCUSSÃO

5.1 Monofiletismo de Crenuchidae

Indo ao encontro a hipóteses anteriores, os resultados corroboram a monofilia de Crenuchidae (*sensu* BUCKUP, 1998), (e.g. ARCILA et al., 2017; BUCKUP, 1998; CALCAGNOTTO; SCHAEFER; DESALLE, 2005; CAMPANARIO, 2002; DE PINNA et al., 2018; OLIVEIRA et al., 2011). Apesar de poucos trabalhos possibilitarem efetivamente testar o monofiletismo de Crenuchidae devido à baixa amostragem perante a diversidade de Characiformes, a monofilia do grupo é pouco contestada na literatura, sendo recuperada forma recorrente tanto por evidências morfológicas (e.g. BUCKUP, 1998; CAMPANARIO, 2002; e na presente tese) quanto informações moleculares (e.g. ARCILA et al., 2017; CALCAGNOTTO; SCHAEFER; DESALLE, 2005; OLIVEIRA et al., 2011; OHARA; PASTANA; CAMELIER, 2022). A monofilia de Crenuchidae é sustentada por oito sinapomorfias na árvore de consenso estrito. Dentre as sinapomorfias recuperadas, somente duas podem ser consideradas parcimoniosamente como exclusivas para Crenuchidae dentro de Characiformes, são elas: a presença de foraminas superficiais oftálmicas nos supraoccipitais (#12:1) e a ausência de espaço entre o cleitro e o coracoide (#160:0), ambas já mencionadas em trabalhos anteriores (BUCKUP, 1998; CAMPANARIO, 2002). Nos crenuquídeos, os aspectos morfológicos e significância filogenética acerca da presença de foraminas laterais supraoccipitais foi apresentado e detalhado inicialmente por Buckup (1998). Mesmo apresentando algumas variações inter e intraespecíficas quanto ao número e posição relativa dessas foraminas, os resultados sugerem que a presença de foraminas supraoccipitais em todos os Crenuchidae representa uma condição homóloga no grupo.

A presença de espaço interósseo entre o cleitro e o coracoide é relatada em vários Characiformes não diretamente relacionados (BUCKUP, 1998; CAMPANARIO, 2002; LUCENA, 1993; MOREIRA, 2007; NETTO-FERREIRA, 2006, 2010b). A construção desse caráter foi baseada no trabalho de Starks (1930), sendo posteriormente tratado por alguns autores (e.g. BUCKUP, 1998; DE PINNA et al., 2018; LUCENA, 1993; NETTO-FERREIRA, 2006, 2010b) como o espaço situado na região anterior da articulação entre o mesocoracoide e coracoide, limitado dorsalmente pelo cleitro e ventralmente pelo coracoide (MIRANDE, 2010). Na maioria dos Characiformes analisados, a porção lamelar anterior do coracoide se liga ao cleitro por dois ramos independentes, gerando

uma fenestra de proporções variáveis entre a porção anterior do coracoide e a face posterior do cleitro. O ramo mais distal se conecta dorso-medialmente à lamela posterior da face posterior do cleitro, com a porção distal do coracoide delimitando a margem ventral do “forame escapular”. O ramo proximal do coracoide, quando em contato com a face posterior do cleitro, se conecta a porção mais ventral desse osso. Em vias gerais, com exceção do ramo dorsal no qual se aloja o mesocoracoide, ambos os ramos do coracoide possuem proporções similares. Em todos os Erythrinidae analisados, o ramo proximal ventral do coracoide é bem desenvolvido lateralmente e está em contato com a lamela posterior mais dorsal da face posterior do cleitro. Em Erythrinidae, a ausência do ramo dorsal do coracoide gera um espaço delimitado pelas margens lateral distal do coracoide e a face lateral proximal do escapular. Em Crenuchidae, entretanto, é observado uma condição substancialmente diferente dos demais Characiformes. Em Crenuchinae, o coracoide consiste em uma única lâmina óssea totalmente conectada na face posterior do cleitro, ligada ao escapular por articulação sincondral e uma fenestra bem delimitada na porção anteromedial do escapular. Nas espécies de *Poecilocharax* analisadas o coracoide é extremamente reduzido, de forma similar ao observado em Tarumaniidae (DE PINNA et al., 2018) e *Gymnocharacinus bergi* (MIQUELARENA; ARAMBURU, 1983). Nos demais Crenuchidae, a mesma condição é observada em várias espécies do clado 71 (e.g. *Ch. bahiense*, *Ch. laterale*, *Ch. rachovii*, *Ch. stigmatosum*, *G. sterbai*, *Microcharacidium* spp., *Elachocharax* spp., *Tijuichthys* spp., *O. aphanes* e *S. meizon*). As espécies de corpo mais alongado, entretanto, (e.g. *Ch. schubarti*, *Ch. zebra*, *Ch. oiticicaei*, *Ch. fasciatum*, *Ch. gomesi*, *Ch. pterostictum*, *Ch. crandellii*, *Ch. declivirostre*, *L. omospilus*, *Melanocharacidium* spp. e *Ammocryptocharax* spp.) apresentam os coracoides proporcionalmente mais desenvolvidos nos eixos anteroposterior e mesiodistal, mais mantém a configuração supracitada.

Todos os Crenuchidae analisados apresentam um forame reduzido localizado na porção médio-anterior dos ossos frontais, associados a ramificações do nervo oftálmico. Adicionalmente, todos os Crenuchidae também apresentam uma abertura pseudotimpânica entre as costelas pleurais 4-6. Ambas as características foram recuperadas como sinapomorfias para as linhagens dos crenuquídeos. Porém, essas características são observadas de forma mais ou menos frequente em outros Characiformes. Apesar dessa ambiguidade, algumas considerações devem ser feitas, principalmente pelo fato do número proporcionalmente reduzido de táxons amostrados

no grupo externo e a ausência de representantes de algumas linhagens, principalmente referente a Characiformes africanos.

A presença do pseudotimpano (#178:1) foi observada em todos os Crenuchidae analisados, sendo parcimoniosamente interpretada como apomorfia exclusiva do grupo. Entretanto, a interpretação dessa condição como apomórfica em Crenuchidae pode ser afetada pela composição dos grupos externos. A presença do pseudotimpano em Ostariophysi é observada em diversos grupos não diretamente relacionados (e.g. BUCKUP, 1998; DE PINNA et al., 2018; DUTRA et al., 2015; MALABARBA, 1998; SHIBATTA; MURIEL-CUNHA; PINNA, 2007; WEITZMAN; MALABARBA, 1999), com evidências sugerindo origem múltipla dentro de Characiformes (DUTRA et al., 2015; MOREIRA, 2007, Moreira, C. comunicação pessoal). Entretanto, a presença da abertura pseudotimpânica não foi observada em nenhum outro caraciforme analisado.

Por outro lado, Crenuchidae é filogeneticamente recuperado em diferentes posições, tanto como clado basal dentre os Characiformes neotropicais (e.g. ARCILA et al., 2017; BUCKUP, 1998; DE PINNA et al., 2018) como proximamente relacionado a clados com Characiformes sul-africanos e neotropicais em algumas topologias (e.g. CALCAGNOTTO; SCHAEFER; DESALLE, 2005; MIRANDE, 2019; MOREIRA, 2007). A divergência acerca da posição filogenética de Crenuchidae, é reflexo dos diferentes critérios de otimização e amostragem taxonômica nas diferentes propostas, porém todas as proposições sugeridas até o momento são plausíveis. Um ponto importante é a presença de hiatos pseudotimpânicos em vários Characiformes africanos (e.g. Citharinoidei, *sensu* ARCILA et al., 2017), sugerindo que essa condição pode ser plesiomórfica, dependendo da posição de Crenuchidae. Contudo, a presença de abertura pseudotimpânica em todas as espécies analisadas, indica a condição homóloga desse caráter dentro do grupo dos crenuquídeos.

Ainda nessa vertente, a presença do forame na porção médio-anterior dos ossos frontais, foi sugerida por diversos autores como estrutura homóloga e exclusiva de Crenuchidae (BUCKUP, 1998; CAMPANARIO, 2002; GÉRY, 1963; OHARA; PASTANA; CAMELIER, 2022). Entretanto, essa condição também foi observada em Parodontidae. Nos espécimes de *Apareiodon piracicabae* Eigenmann 1907 analisados, todos apresentavam um forame relativamente menor com correspondência topológica, similar aos observados em Crenuchidae. As foraminas frontais presentes nos crenuquídeos correspondem a uma característica ainda mal compreendida e complexa rede de inervações, descrita com certos detalhes microestruturais por (BOSSY;

DELAGE; GÉRY, 1965) e estruturais com implicações macroevolutivas por (BUCKUP, 1998). A falta de uma análise mais profunda incorporando evidências de tecido mole e inervações, dificulta a confirmação da hipótese de homologia dessa condição entre Parodontidae e Crenuchidae. Apesar disso, com exceção da topologia apresentada por de Pinna et al (2018), os resultados dessa tese sugerem, assim como em outras topologias (e.g. ARCILA et al., 2017; MIRANDE, 2019; MOREIRA, 2002) assumir homologia desse estado de caráter em ambos os grupos (i. e., Parodontidae e Crenuchidae) implicaria em assumir uma série de eventos homoplásticos de perda.

A monofilia de Crenuchidae também foi corroborada com a inclusão de caracteres merísticos (Figura 53). Nesta topologia, entretanto, os estados de caráter derivados que indicam a monofilia do grupo são substancialmente diferentes, como uma série de potenciais novas sinapomorfias (e. g. caracteres #4:1; #5:0; #20:1; #29:0; #31:1; #57:0; #92:0; #107:1; #114:0; #165:2; #177:1; #187:1; #193:2; #201:0; #206:0; #212:1; #216:1). Somente lâmina laterodorsal do mesetmoide reduzida na porção anterior (#0:0), presença de um forame anteromedial no osso frontal (#10:1), presença de foraminas superficiais oftálmicas nos supraoccipitais (#12:1) e presença de abertura pseudotimpânica (#178:1) foram recuperadas como evidência de monofilia em ambas as topologias. Adicionalmente, nesta topologia, a circunscrição entre Crenuchidae e Characidiinae (*sensu* BUCKUP, 1998) são equivalentes.

5.2 Monofiletismo de Crenuchinae e Characidiinae

Na presente tese, a monofilia dos Crenuchinae (*sensu* BUCKUP, 1998) é sustentada tanto na topologia principal quanto nas análises exploratórias com informações merísticas. Apesar de algumas similaridades, as relações filogenéticas são substancialmente diferentes entre a topologia principal e demais análises. Na árvore de consenso estrito principal (Figura 35), a linhagem dos Crenuchinae é sustentada por 15 sinapomorfias. Dentre as sinapomorfias atribuídas a Crenuchinae, somente a depressão na porção anterior medial do osso frontal (#9:1); forame anteromedial do osso frontal com diâmetro significativamente maior que abertura do canal sensorial supraorbital (#11:1); urohial sem porção laminar ventral (#72:0); hipural 1 e 2 fusionados (#122:1) foram recuperadas em ambas as hipóteses (i. e., com e sem informações de dados contínuos). Todas essas sinapomorfias já haviam sido assinaladas por outros autores (e.g. BUCKUP, 1998, 2018; CAMPANARIO, 2002) e foram aqui corroboradas. Adicionalmente, Buckup

(1998) propõe uma série de estados de caráter como características diagnósticas ambíguas adicionais para Crenuchinae. Dentre essas características estão a ausência de supraorbitais, a junção do canal supraorbital com o canal do esfenótico (=canal ótico), presença de dentes no ectopterigóide e sínfise dos dentários com junção interdigitada [sic] (=sinusoidal). Posteriormente, Campanario (2002) propõe mais algumas sinapomorfias para o grupo, dentre elas a porção anterior do mesetmoide com lâmina dorsal reduzida, fusão dos ramos anteriores do órbitoesfenoide, dois forames na lâmina medial do rinoesfenoide e dentário com abertura medioventral na fossa de articulação. Todas essas características supracitadas foram incluídas na presente tese, no entanto, não foram recobradas como sinapomorfias para Crenuchinae.

A incorporação de dados merísticos (Figura 53) sugere um arranjo totalmente diferente do proposto na literatura até então (e. g. BUCKUP, 1998, 2003, 2018; CAMPANARIO, 2002; OHARA; PASTANA; CAMELIER, 2022). Nessa topologia, o gênero *Poecilocharax* é parafilético, sendo *P. weitzmani* táxon irmão de *Cr. spilurus* + *P. bovalliorum*. Entretanto, esse novo arranjo para Crenuchinae é fortemente suportado por um número considerável de sinapomorfias, sendo pelo menos 22 estados de caráter apomórficos compartilhados (#1:0; #5:1; #9:1; #11:1; #20:0; #26:1; #30:0; #31:0; #56:1; #57:1; #59:1; #71:2; #72:0; #76:1; #78:0; #107:0; #120:1; #122:1; #145:0; #158:0; #162:0; #177:0), além de três dependentes de otimização (#46:1; #54:1; #65:1). Nessa topologia, entretanto, Crenuchinae (*sensu* BUCKUP, 1998) está profundamente inserido no clado Characidiinae (*sensu* BUCKUP, 1998). Adicionalmente, os gêneros *Tijuichthys*, *Odontocharacidium*, *Elachocharax* e *Skiocharax* estão mais relacionados aos Crenuchinae (*sensu* BUCKUP, 1998) do que os demais crenuquídeos. Apesar desse arranjo ser plausível, ao menos a posição basal *P. weitzmani* dentre os demais Crenuchinae (*sensu* BUCKUP, 1998) pode ser um artefato de atração de ramos longos, devido ao compartilhamento de uma série de estados de caráter ausente, atribuído ao processo de miniaturização nesse táxon e os táxons relacionados (i. e., *Tijuichthys*, *Odontocharacidium*, *Elachocharax* e *Skiocharax*) nessa topologia.

Crenuchinae (*sensu* BUCKUP, 1998) consiste em um grupo pouco diverso, com morfologia de certa forma bem conservada filogeneticamente e com baixo grau de deflexão morfológica quando comparado os demais Crenuchidae (ver mais detalhes em “Disparidade morfológica”). Até o momento, todas as evidências disponíveis sugerem o monofiletismo de Crenuchinae (*sensu* BUCKUP, 1998) (OHARA; PASTANA; CAMELIER, 2022). Entretanto, sua posição relativa como grupo irmão de Characidiinae

(*sensu* BUCKUP, 1998), na dicotomia basal de Crenuchidae, sugerido em hipóteses anteriores (e.g. BUCKUP, 1993b, 1993c; 1998; CAMPANARIO, 2002; DE PINNA et al., 2018; OLIVEIRA et al., 2011; OHARA; PASTANA; CAMELIER, 2022) precisa de mais evidências, principalmente com a inclusão de mais táxons, para ser testada de forma satisfatória.

Characidiinae (*sensu* BUCKUP, 1998) também é recuperado como monofilético na topologia obtida. Entretanto, as interrelações são substancialmente diferentes daquelas anteriormente propostas (ver BUCKUP, 1993c). Na topologia principal, o monofiletismo de Characidiinae é sustentado por um considerável número de sinapomorfias, sendo recuperados quatro estados de caráter exclusivos (#5:0; #20:1; #57:0; #88:1) e compartilhados por todos os characidiíneos (*sensu* BUCKUP, 1998) e 17 sinapomorfias ambíguas.

Dentre as apomorfias compartilhadas reportadas para Characidiinae (ver BUCKUP, 1993b), os resultados obtidos na topologia principal recuperam somente parte dessas evidências. Apenas a presença do vômer separado do mesetmoide por uma grande cartilagem (#5:0); pteroesfenoide e paraesfenoide em contato na face superficial (#20:1); dentário e anguloarticular separados por espaço (#57:0) e porção laminar do infraorbital 1, estendendo em direção dorsoposterior, acompanhando a forma da lâmina lateral do etmoide lateral (#88:1) são recuperadas. Algumas das sinapomorfias recuperadas, inicialmente sugeridas como estados de caráter exclusivos de Characidiinae por outros autores (e.g. BUCKUP, 1993b, 1993c), foram aqui refutadas, provavelmente pela diferente sobreposição de OTUs entre as topologias anteriores e contidas nesta tese. Dentre estas sinapomorfias, estão a presença de um processo medioventral na primeira costela pleural do centro vertebral 5 e aberturas nasais separadas, com distância maior que o diâmetro da maior das aberturas.

A presença de um processo medioventral na primeira costela pleural do centro vertebral 5 (#107:1) é observada em vários Characiformes (MIRANDE, 2010) e sua homologia é contestada na literatura (e.g. BUCKUP, 1993b; MIRANDE, 2010; ZANATA; VARI, 2005), principalmente pela plasticidade morfológica e de posição relativa dessa condição. Em Characidiinae, todas as espécies analisadas apresentam um processo lamelar ou tubular associado a uma lamela, sempre ancorando tecido conjuntivo fibroso. Em alguns táxons, entretanto, como *Ammocryptocharax* spp., *Me. pectorale* e algumas espécies de *Microcharacidium*, o processo é expandido em plano parasagital.

Dentre os táxons analisados, condição similar ao descrito em Characidiinae foi observado somente em *Chilodus punctatus* Müller & Troschel 1844 (Chilodontidae).

Outra sinapomorfia exclusiva previamente relatada e descartada pelos resultados obtidos nesta tese é a presença do processo médioproximal do postemporal (#134:0). O processo médioproximal do postemporal é considerado por alguns autores como condição plesiomórfica em Characiformes (BUCKUP, 1993b, 1998). Este processo está conectado, na maioria dos Characiformes, com o osso intercalar via ligamento fibroso, perfazendo a ligação entre a porção dorsal da cintura peitoral e a porção posterior do crânio (BUCKUP, 1993b; MOREIRA, 2007). A perda do processo médio proximal do postemporal é observado em vários Ostariophysi (MOREIRA, 2007), porém alguns autores sugerem que algumas variações existentes não devem ser consideradas como condições homólogas (e.g. BUCKUP, 1993b). A perda do processo médio proximal do postemporal, em Crenuchidae, é compartilhada por todos os Characidiinae (*sensu* BUCKUP, 1998), sendo observada também em *P. weitzmani* e alguns táxons do grupo externo (e.g. Chilodontidae e Lebiasinidae).

Em todos os characidiíneos (*sensu* BUCKUP, 1998), as aberturas nasais são bem separadas entre si, com espaçamento mais reduzido em espécies miniaturas (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988), porém geralmente com distância bem maior ou subigual ao diâmetro da maior das aberturas. Nos Characiformes não crenuquídeos analisados, essa condição foi observada em Erythrinidae e Anostomidae. Com base nos resultados obtidos, aberturas nasais adjacentes correspondem a uma condição plesiomórfica, consequentemente, a hipótese mais parcimoniosa sugere o distanciamento das aberturas nasais tenham surgido homoplásticamente nos táxons supracitados, assim como levantado por alguns autores (e.g. BUCKUP, 1993b). Adicionalmente, *P. weitzmani* também apresenta aberturas nasais bem separadas, sendo o único Crenuchidae não Characidiinae que apresenta tal condição. A posição relativa na filogenia de *P. weitzmani*, pode alterar a proposição desse estado de caráter como sinapomorfia para Characidiinae, como observado nas análises exploratórias (Figura 53).

Na topologia principal, grande parte dos estados de caráter sinapomórficos do clado Characidiinae são homoplásticos nos grupos externos ou apresentam reversão em diferentes níveis de inclusividade dentro de grupo interno (i. e., #29:0, reversão em *Elachocharax* spp., *Me. nigrum*, Chilodontidae e Anostomidae; #31:1, homoplástico em Anostomidae secundariamente perdido em *Ch. lanei*; #56:0, com reversão em *L. omospilus*, *Me. nigrum* e todos os Curimatoidea; #115:1, reversão no clado 65 e em

Parodontidae; #145:1, reversão em *T. testaceus*, Chilodontidae, Anostomidae e Parodontidae; #155:1, reversão na maioria das espécies do clado 63 e Parodontidae, homoplástico em Lebiasinidae; #177:1, reversão em várias espécies do grupo interno e homoplástico em Prochilodontidae, Erythrinidae e Curimatidae; #194:1, modificada no clado 71 e homoplástico em Anostomidae; #201:0, homoplástico em Characidae e *P. weitzmani* com reversão em *E. mitopterus*, *E. junki* e *S. meizon*; #209:1, reversão em várias espécies do grupo interno e homoplástico em Lebiasinidae; #216:1, secundariamente perdida em alguns clados e espécies não relacionadas do grupo interno e homoplástico em Bryconidae e; #219:1, reversão em *T. testaceus* e *S. meizon* e homoplástico em Lebiasinidae Parodontidae e *P. bovalliorum*). A polarização desses estados de caráter se mostrou instável, na maioria dos casos não apresentando congruência após a incorporação de informações merísticas, sendo fortemente dependentes do tipo de otimização utilizada, e impactando significativamente a posição de vários Characidiinae (*sensu* BUCKUP, 1998) e, por extensão, a diagnose desses clados.

Dentre as sinapomorfias recuperadas para Characidiinae, somente duas foram observadas, de forma homoplástica, em Characiformes não crenuquídeos. A primeira, a ausência do processo espiniforme lateroposterior do esfenótico (#26:0), é observada também em integrantes de Erythrinidae, Chilodontidae, Parodontidae e Lebiasinidae. Como relatado por alguns autores (e.g. DE PINNA et al., 2018; NETTO-FERREIRA, 2010b) o espinho lateroposterior do esfenótico apresenta distintas condições transformacionais, tanto nos grupos supracitados quanto em outros grupos dentro de Characiformes. Em Erythrinidae e Lebiasinidae, entretanto, a ausência dessa condição é registrada somente em alguns táxons (DE PINNA et al., 2018; NETTO-FERREIRA, 2010b). Com base na topologia apresentada aqui, o dentário sem abertura medioventral na região da fossa de articulação dental (#59:0) é uma condição adquirida em eventos independentes entre o clado Bryconidae + Characidae e Characidiinae. Esse estado de caráter é tido como condição plesiomórfica para Characiformes, sendo também observado em vários outros táxons não diretamente relacionados como *Xenocharax spilurus* Günther 1867 (Distichodontidae), *Hepsetus odoe* (Bloch 1794) (Hepsetidae) e *Micralestes acutidens* (Peters 1852) (Alestidae) (CAMPANARIO, 2002) e Characidiinae.

Durante as análises exploratórias, com a inclusão de atributos merísticos os resultados apontam uma equivalência na circunscrição entre os clados Characidiinae e Crenuchidae (*sensu* BUCKUP, 1998). Do ponto de vista morfológico, dos 22 estados

apomórficos compartilhados recuperados durante a análise exploratória (#0:0; #4:1; #5:0; #10:1; #12:1; #20:1; #29:0; #31:1; #57:0; #92:0; #107:1; #114:0; #165:2; #177:1; #178:1; #187:1; #193:2; #201:0; #206:0; #212:1; #216:1), somente quatro sinapomorfias são congruentes entre a topologia principal e as análises exploratórias. Os estados de caráter comuns entre ambas as topologias (#0:0, lâmina laterodorsal do mesetmoide reduzida na porção anterior; #10:1, presença de um forame anteromedial no osso frontal; #12:1, presença de foraminas superficiais oftálmicas nos supraoccipitais e; #178:1, presença de abertura pseudotimpânica), correspondem integralmente às sinapomorfias não-ambíguas compartilhadas por todos os crenuquídeos.

5.3 Monofiletismo de *Tijuichthys*

O monofiletismo do clado *Tijuichthys* é bem suportado do ponto de vista morfológico e apresenta moderado suporte estatístico (Apêndice 2). As duas apomorfias não-ambíguas observadas no clado correspondem a perda de estruturas (i.e., perda do osso intercalar e do hipural 6). Esse tipo de condição redutiva (como reversão) é geralmente atribuída ao processo de miniaturização, porém não exclusivo desse fenômeno (BRITZ; CONWAY, 2009; CONWAY; BRITZ, 2007; HANKEN; WAKE, 1993; MATTOX; BRITZ; TOLEDO-PIZA, 2014; ROSA; MARTINS; LANGEANI, 2014; TOLEDO-PIZA; MATTOX; BRITZ, 2014; WEITZMAN; VARI, 1988).

Na maioria dos Crenuchidae o osso intercalar se localiza sobre a articulação dos ossos proótico, pteroesfenoide e exoccipital, eventualmente podendo estar mais deslocado posteriormente. Em alguns Characiformes, entretanto, esse elemento pode ser observado em diferentes posições. Em Characidae, por exemplo, a condição mais frequente se refere ao intercalar sobre a articulação entre o exoccipital e o pterótico (MIRANDE, 2010). Diferentemente dos demais Characidae, o intercalar em *Gymnocharacinus bergii* Steindachner 1903 se aloja totalmente sobre o exoccipital (MIQUELARENA; ARAMBURU, 1983). Em algumas espécies miniaturas, como *Priocharax nanus* Toledo-Piza et al. (2014), o intercalar é extremamente reduzido. Em *Moenkhausia lepidura* (Kner, 1858), por outro lado, o osso intercalar está aparentemente ausente (DARLIM; MARINHO, 2018). Contudo, nenhum trabalho relata a ausência desse osso em Crenuchidae. Essas evidências sugerem que apesar da plasticidade topológica existente, a ausência desse osso em Characiformes é aparentemente muito rara.

A perda do hipural 6 em *Tijuichthys* corresponde, potencialmente, a uma condição singular dentro de Characiformes. Netto-Ferreira (2010) relata a ausência do hipural 6 nos gêneros *Copella* Myers, *Copeina* Fowler e *Pyrrhulina* Valenciennes. A verificação dessa condição nos dois primeiros gêneros citados não foi realizada diretamente, entretanto em *Pyrrhulina* Valenciennes, o hipural 6 está fusionado ao hipural precedente. O hipural 5 em *Pyrrhulina* é reduzido na porção proximal e está posteroventralmente direcionado ao hipural 4. Aparentemente, a mesma condição pode ser atribuída a *Copeina* Fowler e *Copella* Myers (cf. NETTO-FERREIRA, 2010, p. 394, fig. 59 e p. 395, fig. 60 respectivamente). Campanário (2002) e Ohara; Pastana; Camelier, (2022) relatam a fusão dos hipurais 5 e 6 no gênero *Poecilocharax*. Em *Poecilocharax* é possível observar em alguns exemplares a fusão parcial desses ossos e a ausência de espaços entre os elementos hipurais, claramente evidenciando a fusão entre os hipurais 5 e 6 e não uma possível perda de estrutura, ao qual poderia ser confundida. À primeira vista, tais condições podem refletir em equívocos durante a codificação ao se basear na configuração numérica de elementos hipurais no complexo caudal. Contudo, por meio de uma análise mais detalhada é possível diagnosticar o espaço equivalente ao hipural 6 em *T. testaceus*, mesmo em indivíduos jovens. Adicionalmente, os demais hipurais (1-5) em *Tijuichthys* são bem desenvolvidos e facilmente delimitados, sugerindo de forma segura uma condição de perda do sexto elemento.

Parte do conjunto de apomorfias compartilhadas recuperadas para *Tijuichthys*, já foram reconhecidas por outros autores como sinapomorfias em diferentes níveis dentro de Crenuchidae. Algumas dessas características recuperadas para *Tijuichthys* correspondiam a sinapomorfias ambíguas para alguns clados em níveis menos inclusivos de Crenuchidae. Como exemplo disso, a fusão dos ramos anteriores do órbitoesfenoide foi proposta por Campanário (2000) como sinapomorfia exclusiva de Crenuchinae. Porém, essa característica é recuperada como homoplástica, sendo observada, além do clado mencionado, em *Ch. xanthopterum*, *Ch. nana*, *Ch. bahiense*, e *Ch. stigmosum*. Outro exemplo é o número reduzido de raios branquiostégios. Em *Tijuichthys*, são observados somente 3 raios branquiostégios, em geral, um número reduzido quando comparado aos demais Crenuchidae, que apresentam geralmente quatro ou cinco raios. A condição redutiva do número de raios branquiostégios ocorre, dentre os crenuquídeos, somente em integrantes de *Ammocryptocharax* (i. e., *A. elegans* e *A. minutus*). Esta condição em particular, também está presente em integrantes de Parodontidae, sugerindo eventos independentes.

De maneira semelhante, a redução da fenestra metapterigoide-quadrado também consiste em uma condição que apareceu pelo menos três vezes em Characiformes (baseado nos resultados obtidos nesta tese e corroborando o trabalho de Pinna et al. 2018), sendo observada em Lebiasinidae e Chilodontidae que perfazem parte dos grupos externos. Em Crenuchidae essa característica é observada em *G. sterbai* e *Ch. nana*, além do clado *Tijuichthys*.

Outro ponto que merece destaque são os atributos morfológicos da composição estrutural dos dentes do dentário, especificamente, as características acerca da fileira de dentes reduzidos, dispostos sobre a porção dorsal da fossa articular. A presença da fileira de dentes na fossa articular do dentário vem sendo tratada na literatura de várias maneiras e, na maioria das vezes, codificada com estados de caráter que não refletem as diferentes condições morfológicas que tal caráter possui. Em Crenuchidae a presença de dentes na fossa articular é considerada apomórfica, sendo discutida por Buckup (1993c) e posteriormente citada por vários autores (e.g. BUCKUP, 1998; BUCKUP; REIS, 1997; CAMPANARIO, 2002; MELO; BUCKUP, 2002; MELO; OYAKAWA, 2015). Campanário (2002) relata que os dentes da fileira interna do dentário em Crenuchinae são restritos às porções laterais da crista óssea da fossa articular, propondo um novo caráter, porém sem menção acerca da ausência da fileira de dentes observadas em vários integrantes de Crenuchidae e outros Characiformes. Em suma, os autores supracitados não se atentaram ao fato que esse caráter corresponde a condições distintas, devendo ser codificado como tal, uma condição neomórfica e outra transformacional (*sensu* SERENO, 2007). Na presente tese, a presença de dentes sobre a porção dorsal da fossa dentária foi recuperada como caráter apomórfico para Crenuchidae e compartilhado pela maioria dos táxons terminais, porém secundariamente ausente (reversão) em várias espécies não relacionadas, caracterizando múltiplos eventos homoplásticos de perda.

Algumas condições morfológicas, como a orientação do processo lateral do centro vertebral 2 no aparelho de Weber, orientação da primeira costela pleural e a relação entre a porção laminar horizontal e vertical do cleitro (caracteres #106, #111 e #144 respectivamente) são propostos pela primeira vez para Crenuchidae. Em contraste, a composição estrutural do processo medioventral da primeira costela pleural do quinto centro vertebral (caráter #108), corresponde a uma recodificação de condições previamente levantadas para Characiformes (e.g. BUCKUP, 1993c; 1998, CAMPANARIO, 2002; PRESSWELL; WEITZMAN; BERGQUIST, 2000).

Alguns atributos diagnósticos auxiliares utilizados na diagnose de *Tijuichthys* não foram incluídos na matriz morfológica empregada na análise de parcimônia. Tais atributos, como a redução do número de raios caudais principais e a posição relativa dos pterigióforos do esqueleto axial e elementos do esqueleto apendicular já foram citados por outros autores (e.g. MELO; BUCKUP; OYAKAWA, 2016; MELO; OYAKAWA, 2015) como potenciais fontes de evidência para a monofilia de grupos dentro de Crenuchidae. Entretanto, a natureza dos dados reflete na impraticável tarefa de submeter tais atributos contínuos a uma codificação contingencial (BRAZEAU, 2011; SERENO, 2007; SIMÕES et al., 2017), sem recorrer ao subjetivismo ou a testes *post hoc* (GOLOBOFF; MATTONI; QUINTEROS, 2006). Essas condições, fomentam uma fonte importante de evidências diretas para o suporte de clados em diferentes níveis em Crenuchidae. Contudo, vale ressaltar que dados contínuos são *per se* de natureza ordenada e inevitavelmente durante a análise de parcimônia os algoritmos os tratam como tal, sem possibilidade de mudança (GOLOBOFF; FARRIS; NIXON, 2008, 2003; GOLOBOFF; MATTONI; QUINTEROS, 2006; SIMÕES et al., 2017).

Evidências empíricas mostram que dados contínuos carregam informações filogenéticas valiosas, principalmente quando combinados a caracteres discretos, aumentando o suporte de clados e, em alguns casos, gerando resultados semelhantes aos gerados por dados discretos quando estes são analisados separadamente (GOLOBOFF; MATTONI; QUINTEROS, 2006). Devido ao grande número de táxons que não foram incluídos na análise de parcimônia na presente tese, o incremento de informações oriundas de dados contínuos resulta em artefatos indesejáveis, como *long-brach attraction* (BERGSTEN, 2005) além de falsas medidas de suporte, devido a descontinuidade de informação que possa existir pela ausência de muitas espécies não analisadas. Neste sentido, os caracteres merísticos levantados nesta tese foram analisados de forma exploratória, não incluídos na análise filogenética principal, somente utilizados na diagnose das OTUs.

Vale ressaltar, adicionalmente, que com a inclusão dos dados contínuos, a monofilia de *Tijuichthys* e afinidades filogenéticas próximas ao clado são recobradas, dispondo basicamente das mesmas evidências morfológicas. Dentre as sinapomorfias que sustentam a monofilia de *Tijuichthys* na topologia principal, oito estados de caráter são recuperados durante as análises exploratórias (#42:0; #52:0; #56:0; #71:0; #106:1; #108:0; #111:0; #126:0). Adicionalmente, três potenciais sinapomorfias são recuperadas: lâmina lateroposterior do cleitro com porção vertical conspicuamente mais alta que a

porção horizontal (#144:0); nadadeiras peitorais com radiais proximais apenas com a porção mais posterior exposta em vista lateral (#164:1); contato pterótico-frontal (#19:1), sendo esta última, recuperada em apenas algumas árvores.

Tijuichthys apresenta uma série de características anatômicas redutivas geralmente associadas à miniaturização corporal (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988). Dentre essas características, a mais conspícua é a redução dos elementos infraorbitais e canais sensoriais, cefálico e lateral. Em *T. testaceus* os ramos nasal, epifisial e frontoparietal estão totalmente ausentes no canal sensorial supraorbital. Adicionalmente, há também a redução dos canais mais ventrais e posteriores do crânio. Os canais infraorbital, supratemporal, ótico e pós-orbital estão totalmente ausentes e o canal sensorial preopercular não apresenta nenhum tipo de anastomose medioventral. Essa configuração reducional do sistema lateral cefálico não é observada em nenhum outro Crenuchidae, com exceção de *P. weitzmani*, que apresenta uma profunda redução dos canais sensoriais cefálicos, sendo este, limitado somente ao canal prémaxilar.

Entretanto, alguns outros Crenuchidae apresentam uma redução significativa dos canais sensoriais cefálicos, mas não tão marcante. Por exemplo, a ausência da porção parietal do ramo frontoparietal do canal supraorbital, como já citado anteriormente, pode ser observada em várias espécies, como *Ch. lanei*, *Ch. bahiense*, *Ch. interruptum*, *Ch. laterale*, *Ch. nupelia*, *Ch. xavante*, *Ch. stigmosum*, *Ch. rachovii*, *Ch. occidentale*, *Ch. orientale*, *Ch. vestigipinne* (MEDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015), *Ch. jabuhybense*, *Ch. oiticicai*, *Ch. lauroi* e *Ch. schubarti* (MELO; OYAKAWA, 2015). Contudo, em *Ch. lagosantense*, o ramo frontoparietal do canal supraorbital é extremamente reduzido, limitado ao osso frontal com abertura dérmica não adjacente à porção posterior do canal supraorbital, e não ausente como sugere alguns autores (e.g. MEDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015). Em *Tijuichthys* a perda do ramo frontoparietal é caracterizada como caráter plesiomórfico, herdado do ancestral do clado 71, perdido em eventos independentes em *Ch. oiticicai* e *A. minutus*.

Tijuichthys mirim foi descrito por Netto-Ferreira; Birindelli; Buckup (2013a) e neste mesmo trabalho recobrado como táxon irmão de um clado contendo (*Ch. rachovii*, *Ch. stigmosum*, *Ch. vestigipinne*, (*Ch. occidentale* + *Ch. orientale*)), dentro do clado C4 previamente proposto por Buckup (1993c). A proximidade filogenética de *T. mirim* (*Characidium mirim* naquele momento) com o clado C4 supracitado foi sustentada pela ausência do ramo parietal (nesta tese = ramo frontoparietal) do canal supraorbital e pela ausência da fileira interna de dentes no dentário (NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI;

BUCKUP, 2013a). A ausência do ramo frontoparietal do canal supraorbital (caráter #38:0) é recuperada como condição apomórfica para o clado 69 e observado como perdas evolutivamente independentes em *Ch. oiticicai* e *A. minutus* no clado 77. Vale ressaltar, entretanto, que alguns crenuquídeos apresentam a porção distal do canal frontoparietal restrita ao osso frontal (BUCKUP, 1993c, car. 7:1), sugerindo uma distinta condição morfológica nestes táxons. A perda da porção parietal do ramo frontoparietal é observada em *Microcharacidium* sp. 1., *E. pulcher*, *Ch. lagosantense* (clado 69), *Ch. schubarti* e *L. omspilus* (clado 77). Adicionalmente, a fileira interna de dentes no dentário (e desconsiderando os problemas de codificação mencionados alguns parágrafos acima), é observada em várias OTUs não relacionadas do grupo interno (i. e., *P. weitzmani*, *Ch. xanthopteron*, *Ch. lagosantense*, *Ch. bahiense*, *Ch. stigmatosum*, *Ch. nana*, *Ch. zebra* e *Tijuichthys* spp.) e grupos externos (e.g. Characidae, Anostomidae, Lebiasinidae, Curimatidae, Parodontidae, Chilodontidae, Prochilodontidae e Hemiodontidae). Em outras palavras, a atribuição apomórfica da presença ou não de dentes reduzidos no dentário é muito dependente da composição de OTUs e da polarização dos caracteres durante a análise de parcimônia, e sua utilização como fonte direta de monofiletismo de clados tem que ser vista com cautela, juntamente com uma boa amostragem de terminais e não simplesmente por critérios fenotípicos (WILBERG, 2015).

A diagnose de *T. mirim* em sua descrição original foi baseada exclusivamente na combinação de atributos externos, mais especificamente pela posse de linha lateral incompleta (i. e., perfurada parcialmente), ausência da nadadeira adiposa, pela presença de uma faixa lateromedial negra sobre o corpo, 11 barras verticais dorsolaterais no flanco, além do número de escamas na série cincupeduncular e outros atributos de coloração do corpo e nadadeiras (NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013a). Adicionalmente, são apresentadas aqui novas condições morfológicas, principalmente osteológicas, com suporte de cunho cladístico, incrementando as informações diagnósticas de *T. mirim* (ver diagnose de *T. mirim*).

Tijuichthys testaceus representa a primeira espécie de um novo gênero formalmente proposto, além de “*Characidium*” fora da drenagem amazônica (BUCKUP, 1993a, 1998, 2003, 2018). *Tijuichthys testaceus* representa uma espécie morfológicamente intrigante, com vários atributos que justificam essa proposição. A nova espécie apresenta um colorido relativamente raro e aparentemente único dentre os Crenuchidae. Padrão de coloração similar é observado em *Ha. uberaba* e *Hy. uaiso*, ambas espécies sintópicas a *T. testaceus*, levando a inferir que o padrão de coloração pode

estar relacionado ao ambiente no qual essas espécies se encontram, trazendo algum tipo de vantagem ecológica para essas populações.

Os limites propostos para *T. testaceus* como uma nova espécie são totalmente baseados em preceitos cladísticos/evolutivo, aprimorados ao longo das últimas décadas e que culminaram na elaboração dos mais recentes tratados sobre definições de espécie e suas delimitações (em atributos teóricos e operacionais). Mais especificamente, os limites interespecíficos propostos são ancorados sobre o Conceito Filético Geral de Espécie (tradução livre para *General Lineage Species Concept*) proposto por de Queiroz (1998), posteriormente utilizado como base na elaboração do Conceito Unificado de Espécie (de QUEIROZ, 2005). Esse conceito prega que espécies constituem, por critério primário, linhagens (ou metapopulações) evolutivamente independentes e, por critério secundário, diagnosticáveis entre si por qualquer atributo fixado que subentenda divergência dessas linhagens, assim sendo, passíveis de serem testadas empiricamente (ALEIXO, 2007; DE QUEIROZ, 1998, 2005, 2007). Dito isso, a combinação de autapomorfias resultante da análise filogenética gerou uma gama de características que condizem e satisfazem o conceito supracitado e, adicionalmente, também alguns outros critérios de circunscrição de espécies propostos e comumente utilizados, como o de Análise de Agregação da População (DAVIS; NIXON, 1992), por exemplo. Em suma, as evidências recuperadas sugerem que *T. testaceus* representa claramente uma linhagem evolutivamente distinta de crenuquídeo, feneticamente diagnosticável, morfologicamente distinta, com diferenças ecológicas e geográficas relevantes (ver mais detalhes sobre essas propriedades em de QUEIROZ, 2005).

5.4 Relações filogenéticas entre *Tijuichthys* e demais Characidiinae

Na topologia obtida, *Tijuichthys* está inserido em um grupo (clado 71) que abrange quase todas as espécies com tamanho corporal reduzido de Crenuchidae e, com exceção de *A. minutus*, todas as espécies analisadas miniaturas em senso estrito (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988) listadas em Toledo-Piza; Mattox; Britz (2014).

A proximidade de *Tijuichthys* (clado 61) com *S. meizon* e *O. aphanes* (clado 75) é suportada por oito sinapomorfias. Dentre as sinapomorfias recuperadas para *Tijuichthys* (clado 61), sete são ambíguas (#29:0, #39:0, #50:0, #61:0, #116:0, #163:0, #222:0) e uma exclusiva (#199:1). A presença de escama circular com formato discoidal (#199:1), única apomorfia não-ambígua recuperada, está presente em várias espécies de Characidae

(MIRANDE, 2010). Baseado nos resultados obtidos, essa condição é única dentre os Crenuchidae, sendo compartilhada exclusivamente pelas OTUs do clado 61. Acerca dos demais estados de caráter compartilhados, a maioria corresponde a condições homoplásticas em Crenuchidae (#29:0, #50:0, #163:0, #222:0). Algumas outras condições, entretanto, foram observadas somente em alguns táxons. A ausência do ramo epifisial no canal laterosensorial supra orbital (#39:0) também é observada em *Ch. stigmosum*. A ausência do canal sensorial do anguloarticular (#61:0) é observada somente em Crenuchinae. A pós-zigapófise neural pré-caudal conectada a lâmina medial (#116:0) é observada em Crenuchinae e *Ch. schubarti*. Adicionalmente, durante as análises exploratórias, as relações filogenéticas entre *Tijuichthys* com o clado contendo *S. meizon* + *O. aphanes* (clado 75) foram recobradas na topologia com informações merísticas e demais análises realizadas. Na topologia subsidiada por dados merísticos, três sinapomorfias observadas na topologia principal foram recuperadas (#29:0, #39:0 e #199:1). Adicionalmente, duas potenciais novas apomorfias compartilhadas foram registradas, são elas: a posse entre 13 e 15 raios na nadadeira dorsal e somente um raio indiviso anterior na nadadeira peitoral (#165:0).

Por sua vez, a proximidade entre *S. meizon* e *O. aphanes* (clado 75) foi sugerida por Presswell et al. (2000), sendo corroborada pelos resultados obtidos. A monofilia do clado formado por *S. meizon* e *O. aphanes* é suportado por oito sinapomorfias (#21:1, #32:0, #35:0, #124:1, #133:0, #185:1, #202:0, #212:0), sendo três apomorfias exclusivas (#32:0, #35:0, #133:0). Todas as sinapomorfias não-ambíguas que sustentam a monofilia do clado 75 são observadas no esqueleto apendicular. A ausência da barra transversal do epoccipital e ausência do osso posttemporal foram reportadas e discutidas por Presswell; Weitzman; Bergquist (2000). Adicionalmente, a redução da lamela anterodorsal do epoccipital na região da fossa pós-orbital é apresentada pela primeira vez como evidência de monofiletismo para o clado. Essa redução dentre os elementos do esqueleto apendicular e posterior do neurocrânio, pode estar relacionado com adaptações ao ambiente lântico, como apresentado por S. L. Weitzman e citado por Presswell; Weitzman; Bergquist (2000). O hábito de vida relatado por esses autores para *S. meizon* e *O. aphanes* é muito similar ao observado para *T. testaceus* e outras espécies mais relacionadas recuperadas no clado 71, como por exemplo *Microcharacidium* spp., *Elachocharax* spp. e algumas espécies do gênero “*Characidium*” (e.g. *Ch. nana*, *Ch. rachovii* e *Ch. stigmosum*).

Dentre as características ambíguas diagnosticas do clado 75, a ausência de *radii* primários nas escamas da série medial (#202:0) é descrita pela primeira vez em crenuquídeos e está presente de forma homoplástica em *Cr. spilurus*. A presença de um processo espiniforme ventreposterior no órbitoesfenoide (#21:1) também é recuperada como sinapomorfia do clado Crenuchinae, como sugerido por Campanário (2002), porém não exclusiva deste grupo, como citado pela autora, sendo observada também em *Microcharacidium* sp. nov. 2, além do clado 75.

A monofilia de *Tijuichthys* e sua proximidade com *S. meizon* + *O. aphanes* na dicotomia do clado 75, apesar de apresentar baixos valores de suporte (ver Apêndice 2), são bastante estáveis a perturbações na polarização de caracteres durante as análises de parcimônia. Uma série de análises exploratórias com diferentes pontos de enraizamento sempre recupera *Tijuichthys* como clado irmão de *S. meizon* + *O. aphanes* (clado 75), dentro do mais inclusivo clado 71, em árvores igualmente parcimoniosas com 1161 passos (Apêndice 7). Uma segunda análise exploratória baseado nas hipóteses de monofilia de “*Characidium*” e seus subgrupos proposta por alguns autores (e. g. BUCKUP, 1993a, 1993c; MEDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013b) foi realizada. O *constraint* positivo forçando a monofilia das demais espécies do gênero “*Characidium*” recupera árvores com 23 passos extras e mesmo assim, o monofiletismo de *Tijuichthys* é corroborado e suportado pelas mesmas 11 sinapomorfias (#22:1, #42:0, #52:0, #66:0, #71:0, #106:1, #108:0, #111:0, #126:0, #127:1 e #144:0). Nesta mesma topologia, apesar do maior número de passos extras, as interrelações do clado 65 ((*Mi. weitzmani* + *Mi. eleotrioides*), (*Microcharacidium* sp. nov. 1 + *Microcharacidium* sp. nov. 2) (*E. pulcher*, (*E. mitopterus*, (*E. junki*, ((*S. meizon* + *O. aphanes*) (*T. mirim* + *T. testaceus*)))))) são idênticas, evidenciando que esse clado é aparentemente bastante estável, mesmo em árvores subótimas.

Em um nível mais inclusivo, no clado 64 o gênero *Elachocharax* é recuperado como parafilético, com *E. pulcher*, *E. mitopterus* e *E. junki* sucessivamente mais derivados, sendo *E. junki* táxon irmão do clado ((*S. meizon* + *O. aphanes*), (*T. testaceus* + *T. mirim*)). Nenhuma das sinapomorfias que sustentam o clado 66 é exclusiva (#13:1, #29:1, #86:0, #106:0, #129:1, #130:1, #181:0 e #223:0), entretanto a maioria dessas condições morfológicas são observadas nos Crenuchinae (i. e., #29:1, #86:0, #106:0, #130:1, #181:0 e #223:0). *Characidium nana* é recuperado como táxon irmão das demais OTUs do clado 66, que inclui *Microcharacidium* spp. *Elachocharax* spp. *O. aphanes*, *S.*

meizon e *Tijuichthys* spp. A hipótese inicialmente sugerida por Medonça e Netto-Ferreira (2015) propõe *Ch. nana* como táxon irmão do clado formado por *Ch. nupelia*, *Ch. xavante*, *Ch. mirim*, *Ch. stigmosum*, *Ch. rachovii*, *Ch. occidentale*, *Ch. orientale* e *Ch. vestigipinne*. Na proposta desses autores, o agrupamento supracitado é sustentado apenas pela ausência da nadadeira adiposa. Infelizmente, a falta de sobreposições taxonômicas entre as diferentes topologias, resultam apenas em conclusões especulativas.

Mais internamente no clado 66, os agrupamentos formados por (*Mi. weitzmani* + *Mi. eleotrioides*), (*Microcharacidium* sp. nov.1 + *Microcharacidium* sp. nov.2) e clado 64 são recuperados em uma politomia. Apesar do número considerável de sinapomorfias sustentando a monofilia do clado (#19:0, #50:1, #52:1, #115:0, #162:1, #163:1, #190:0, #216:0, #222:1), todos os estados de caráter recuperados são ambíguos e apresentam reversão internamente. Não monofilia do gênero *Microcharacidium* e as relações mal resolvidas apresentadas neste ponto da filogenia, podem estar relacionadas a alguns caracteres específicos. Dependendo da resolução mais parcimoniosa para os estados de caráter #90:0 (ausência da porção laminar do infraorbital 2) e #120:0 (ausência de uroneurais), obtidos em algumas árvores primordiais, as relações nesse nível da filogenia são totalmente resolvidas e a monofilia de *Microcharacidium* é recuperada. A ausência da porção laminar do infraorbital 2 é observada em todos os integrantes do clado exceto em *Tijuichthys*, *S. meizon*, *Microcharacidium* sp. nov.1 e *Microcharacidium* sp. nov.2. A presença de uroneurais, por outro lado, só é observada em *Microcharacidium* sp. nov.1 e *Microcharacidium* sp. nov.2., com estado indefinido em *S. meizon*. *Microcharacidium* sp. nov.1 e *Microcharacidium* sp. nov.2 possuem alguns aspectos morfológicos destoantes das demais espécies de *Microcharacidium* (*sensu* BUCKUP, 1993a), como a exemplo, mais de 17 raios na nadadeira caudal, faixa médio-lateral fina e fragmentada, poscleitro 1-2 não fusionado, dentre outras características. Com a inclusão de merísticos, durante as análises exploratórias, *Microcharacidium* sp. nov.1 e *Microcharacidium* sp. nov.2 são recuperados topologicamente distante dos demais *Microcharacidium* (Figura 53), que pode estar relacionado a essa disparidade. A diversidade atribuída ao gênero *Microcharacidium* é subestimada, vários novos morfotipos já foram reconhecidos, porém ainda carecem de uma descrição formal. O monofiletismo *Microcharacidium* precisa ser mais bem investigado por meio de uma melhor amostragem taxonômica.

Dentre os demais táxons incluídos no clado 71, o arranjo observado no clado 67 entre *Ch. rachovii*, (*G. sterbai* + *Ch. stigmosum*, clado 76), clado 66), apesar das relações incertas, é condizente com algumas hipóteses previamente levantadas na literatura. A

proximidade entre *G. sterbai* e algumas linhagens alocadas no gênero “*Characidium*” foi sugerida por Graça e Pavanelli (2008). Esses autores sugerem a proximidade evolutiva entre *G. sterbai*, *Ch. xavante* e *Ch. nupelia*, por compartilharem algumas condições, tais como a redução da linha lateral e ausência de nadadeira adiposa. Adicionalmente, a proximidade entre *Ch. rachovii* e *Ch. stigmosum* com as espécies citadas por Graça e Pavanelli (2008) (i. e., *G. sterbai*, *Ch. xavante* e *Ch. nupelia*,) foram recuperadas em trabalhos subsequentes (MEDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013a). Os resultados dessa tese corroboram a proximidade filogenética entre as espécies supracitadas, contudo, não foram observadas evidências sugerindo que as inter-relações recuperadas no grupo, principalmente entre os táxons mais basais, são condizentes. A monofilia do clado 67 é fracamente suportada. Somente duas sinapomorfias ambíguas apoiam o monofiletismo do clado (#78:0, #112:1). Adicionalmente, outras oito condições apomórficas são observadas nas árvores primordiais e correspondem à putativas sinapomorfias para o clado, dependendo da resolução acerca das condições ambíguas (#96:0, #97:0, #98:0, #99:0, #13:0, #215:2, #209:0, e #224:1) recuperadas no ancestral hipotético do grupo.

Por sua vez, o clado 71 é suportado por 3 sinapomorfias ambíguas: ausência do ramo frontal-parietal do canal laterosensorial supra orbital (#37:0); diastema hipural totalmente aberta, com extensão até próximo ao centro pleural 1 (#124:0) e; eixo médio da abertura bucal alinhado horizontal com a porção ventral da órbita (#194:0). Na base desse clado, foi recuperado *Ch. interruptum*, *Ch. lanei* e *Ch. lagosantense* como táxons sucessivamente mais derivados. Em posição menos inclusiva, o clado (*Ch. laterale* + *Ch. bahiense*) é recuperado como grupo irmão de um grupo mal resolvido entre (*Ch. rachovii*, (*G. sterbai* + *Ch. stigmosum*), clado 66). A proximidade evolutiva entre *Ch. interruptum*, *Ch. lanei*, *Ch. lagosantense*, *Ch. laterale* e *Ch. bahiense* já foi sugerida por alguns autores (e.g. MEDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013a). Estes táxons são recorrentemente alocados no clado C4, proposto por Buckup (1993c), entretanto a posição filogenética proposta para os táxons supracitados foi sugerida por meio de uma análise cladística com baixa amostragem taxonômica e poucas informações morfológicas (ver MEDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013a), limitando fortemente o poder de resolução dessas inferências filogenéticas.

Demais Characidiinae, com exceção de *Ch. xanthopterum* e *Ch. bimaculatum*, estão inseridos no clado 77 e suas relações são discutidas a seguir. Como grupos-irmão

do clado 71, recuperou-se *Ch. xanthopteron* como grupo irmão da dicotomia entre *Ch. bimaculatum* e os demais Characidiinae do clado 77. A posição relativa desses táxons é sustentada por uma combinação de poucas sinapomorfias não exclusivas (i. e., ramo frontal-parietal do canal laterosensorial ausente (#38:0); diastema hipural totalmente aberta (#125:0); abertura bucal horizontalmente alinhada a porção ventral da órbita (#195:0) (clado 72); porção posterior da lâmina laterodorsal do mesetmoide reduzida (#03:0) e; supra orbital reduzido (#88:0) (clado 73)). A posição de *Ch. xanthopteron* como táxon mais basal de Characidiinae corrobora algumas hipóteses recentes que sugerem o sistema do Alto rio Paraná como berço de várias linhagens basais de diferentes grupos de Ostariophysi neotropicais (F. Langeani, comunicação pessoal). *Characidium bimaculatum*, por outro lado, é registrado nas drenagens litorâneas do nordeste brasileiro e na bacia do São Francisco (MELO; BUCKUP; OYAKAWA, 2016). Várias espécies que habitam a diagonal formada pelas drenagens do Alto rio Paraguai, Alto rio Paraná e São Francisco, como *Ch. bahiense*, *Ch. laterale*, *Ch. nana*, *Ch. clistenesi*, *C. nupelia*, *C. xavante* (algumas não avaliadas nesta tese), apresentam características morfológicas similares às observadas em *Ch. bimaculatum* sugerindo, de forma especulativa, que a distribuição de *Ch. bimaculatum* pode ser o reflexo de eventos de dispersão das linhagens ancestrais entre essa espécie e demais Characidiinae, para a bacia sedimentar do Meio-norte. A posição filogenética de *Ch. xanthopteron* e *Ch. bimaculatum* observada na topologia principal, apesar de plausível, é fracamente suportada, sendo corroborada por um conjunto de estados de caráter plesiomórficos e apomórficos, pouco congruentes entre os diferentes arranjos obtidos.

O clado 77 engloba algumas espécies do gênero “*Characidium*”, (i. e., *Ch. schubarti*, *Ch. zebra*, *Ch. oiticicai*, *Ch. gomesi*, *Ch. pterostictum*, *Ch. crandellii* e *Ch. declivirostre*) juntamente com a espécie tipo do grupo, *Ch. fasciatum* Reinhardt, 1867. Adicionalmente, também estão inseridos nesse clado *Melanocharacidium* spp., *L. omospilus* e *Ammocryptocharax* spp. Esse grupo é suportado por seis sinapomorfias (#30:1, #43:1, #168:0, #180:1, #195:0 e #203:1), porém somente uma não-ambígua, a presença da abertura pseudotimpânica diagonalmente alongada (#180:1), com reversão em *Me. nigrum*. Este clado também foi recuperado nas análises exploratórias, entretanto com arranjo interno ligeiramente diferente e somente parte das sinapomorfias observadas na topologia principal (i. e., #51:1, #176:0, #188:1, #203:0). Potenciais sinapomorfias para o clado foram recuperadas durante as análises exploratórias (#10:0, #83:0, #132:1, #182:1 e #196:1). Internamente, algumas das relações filogenéticas recuperadas no clado

77 já foram relatadas por outros autores. A proximidade entre *Ch. crandellii* e *Ch. declivirostre* foi sugerida por Buckup (1993c). Entretanto, diferentemente do proposto por esse autor, os resultados sugerem que o clado formado por *Ch. crandellii* e *Ch. declivirostre* é mais proximamente relacionado às espécies de *Melanocharacidium* do que com os demais “*Characidium*” (*sensu* BUCKUP, 1993c). A proximidade entre *Ch. crandellii* e *Ch. declivirostre* com *Melanocharacidium* é suportada por três sinapomorfias na topologia principal (#151:0#184:1#223:0) e quatro (#138:1, #151:0, #170:1, #223:0) nas análises adicionais, todas não exclusivas, com dois estados de caráter presentes em ambas as topologias (#151:0, #223:0).

Buckup (1993c) propõe a íntima relação entre *L. omspilus* com *Ammocryptocharax*, ambos como grupo irmão de *Melanocharacidium*. Esse arranjo foi recuperado tanto na topologia principal quanto nas análises exploratórias. O ponto discrepante, entretanto, é a proximidade entre o clado formado ((*L. omspilus* + *Ammocryptocharax*) + *Melanocharacidium*) com os demais caracidiíneos. Com base nos resultados obtidos, o clado ((*L. omspilus* + *Ammocryptocharax*) + *Melanocharacidium*) e adicionalmente *Ch. crandellii* e *Ch. declivirostre*, está mais relacionado às espécies de corpo alongado alocadas no gênero “*Characidium*” (e.g. *Ch. schubarti*, *Ch. zebra*, *Ch. oiticicai*, *Ch. gomesi*, *Ch. fasciatum* e *Ch. pterostictum*) do que com os gêneros *Elachocharax*, *Odontocharacidium* e *Microcharacidium*, como sugerido por esse autor. Armbruster, Lujan e Bloom (2021) discutem sobre forte semelhança entre *Ch. crandellii*, *Ch. declivirostre* e *Melanocharacidium* spp. e sugerem uma gama de características compartilhadas entre essas espécies, que também são observadas em *Ch. duplicatum* Armbruster, Lujan e Bloom (2021) e *Ch. wangyapoik* Armbruster, Lujan e Bloom (2021), ambas as espécies descritas do entorno do escudo da Guiana. Adicionalmente, *Ch. iaquira* Zanata et al. (2020) também apresenta várias características em comum com *Ch. crandellii*, *Ch. declivirostre* (ZANATA et al., 2020), *Ch. duplicatum*, *Ch. wangyapoik* e algumas espécies de *Melanocharacidium*.

5.5 Disparidade morfológica em *Tijuichthys* e outros padrões em Crenuchidae

Do ponto de vista morfológico, a deflexão de *T. testaceus* é marcante. A ocupação de diferentes putativos morfoespaços recuperada pode ser entendida como uma possível evolução em mosaico e independência modular (*sensu* FELICE; GOSWAMI, 2018). Esse mesmo padrão foi observado também em diferentes níveis de generalidades dentro de

Crenuchidae (Figura 38 a 41). Segundo Larouche e colaboradores (2018) a modularidade é bastante comum e pode ser sugerida como quase um pré-requisito para que os sistemas biológicos evoluam. A independência entre módulos distintos pode refletir ao longo da trajetória evolutiva que um compartimento evolua em taxas diferentes de outros em um mesmo organismo, gerando disparidade (LAROCHE; ZELDITCH; CLOUTIER, 2018; WAGNER, 1996; WINTHER, 2001).

Baseado na morfologia dos elementos cranianos, *T. testaceus* apresenta mais similaridades com *O. aphanes* e *S. meizon* que ao seu congênere *T. mirim*. De modo similar, a recuperação do morfoespaço dos elementos do esqueleto apendicular e atributos observados nas escamas em *T. testaceus* apontam para uma morfologia mais relacionada aos Crenuchinae. Finalmente, uma clara e curiosa deflexão durante a quantificação dos atributos do esqueleto axial foi observada, sugerindo que a diversificação de formas em Crenuchidae, pode ser conspicuamente afetada pela colonização de diferentes nichos.

A proximidade morfológica de *Tijuichthys* com algumas espécies não filogeneticamente relacionadas, como *P. weitzmani* por exemplo, é interpretada como o resultado de convergências adaptativas devido à distância filogenética que há entre estes grupos. Entretanto, a similaridade morfológica entre *O. aphanes*, *S. meizon* e *Tijuichthys* spp. são recobradas conjuntamente pelos dados empíricos da análise de disparidade, quanto pela hipótese filogenética apresentada, inferindo que suas semelhanças podem corresponder de fato a características herdadas de um ancestral comum mais recente e não correspondendo à atributos adquiridos independentemente por pressões ecológicas similares.

A oposição entre o morfoespaço observado para os animais de corpo fusiforme, geralmente atribuídos a ambientes lóticos e torrenciais (e.g. *Me. depressum*, *Me. pectorale*, *Ch. declivirostre*, *Ch. crandellii* e *Characidium amaila* Lujan et al. 2013 (BUCKUP, 1993c; LUJAN et al., 2013)) e espécies de corpo mais alto e menos alongados, geralmente relacionados a ambientes lênticos (e.g. *Ch. rachovii* (BUCKUP, 2003), *O. aphanes*, *S. meizon* (PRESSWELL; WEITZMAN; BERGQUIST, 2000) e *T. testaceus*), reforçam a ideia que o alongamento ou não do corpo pode ser uma solução adaptativa frente aos desafios ambientais inerentes de cada ambiente (CLAVERIE; WAINWRIGHT, 2014). Porém, de acordo com os resultados obtidos, as relações filogenéticas sugerem que a disparidade morfológica desses grupos reflete a evolução das linhagens e não convergências adaptativas. Essas hipóteses, entretanto, precisam ser

testadas por meio de uma análise conjunta, envolvendo simultaneamente informações ecológicas e filogenéticas, acrescidos de uma maior amostragem taxonômica.

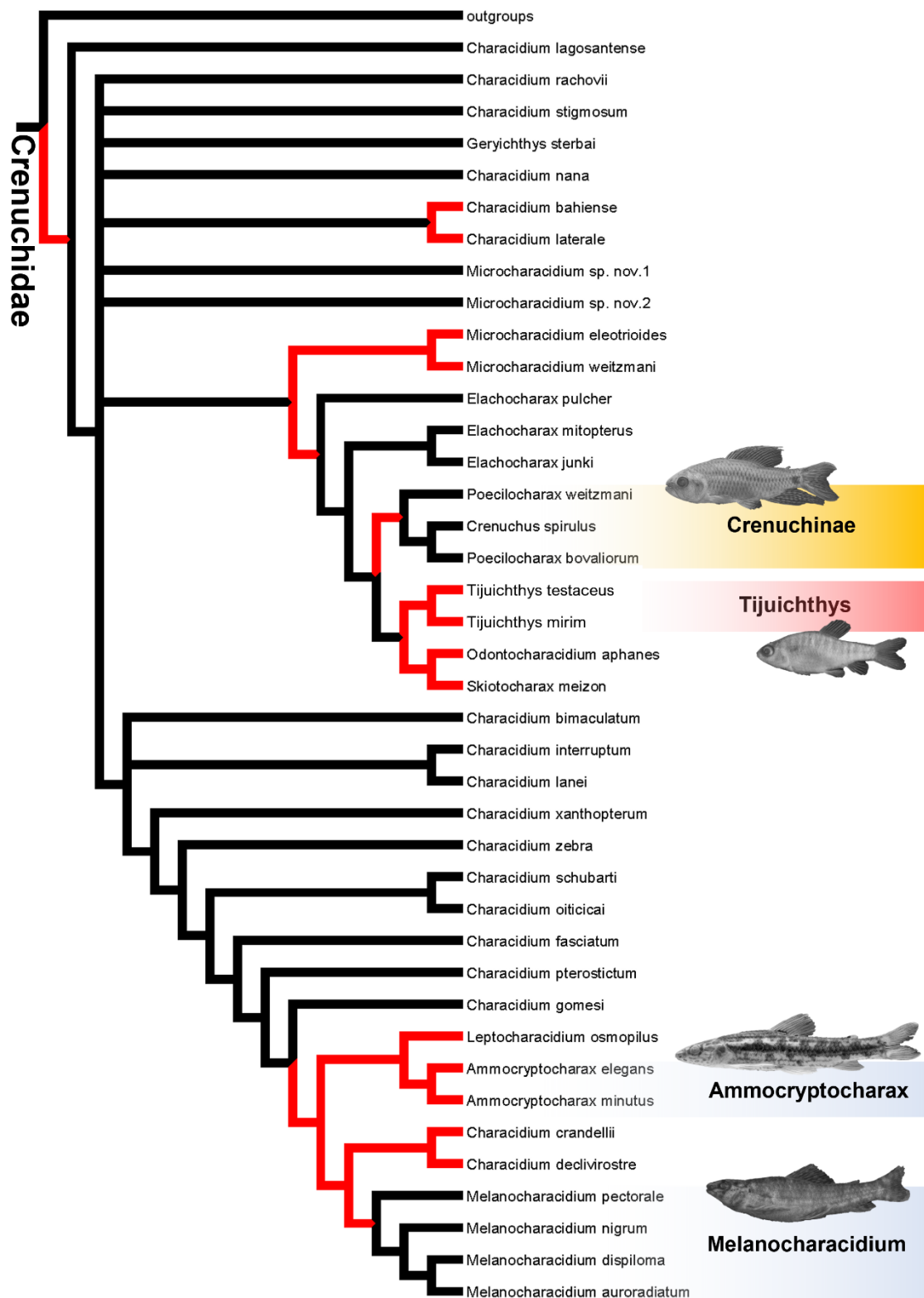
Ao analisar separadamente as diferentes regiões anatômicas, sob a ótica de modularidade, é possível observar a singularidade morfológica do clado *Tijuichthys*. As diferentes posições recuperadas para *T. testaceus* reforçam a hipótese de ocorrência de uma evolução em mosaico, durante o processo macroevolutivo do grupo. Padrões morfológicos em mosaico são o reflexo de distintas influências que moldam aspectos da morfologia que culminam na combinação de características ancestrais e derivadas (FELICE; GOSWAMI, 2018). Padrões de disparidade morfológica são atribuídos a possíveis mecanismos evolutivos adjacentes, que podem ser de direta relação ancestral-descendente, plasticidade fenotípica e/ou modularidade (BARDUA et al., 2019; FELICE; GOSWAMI, 2018; GOSWAMI; POLLY, 2010; HALLIDAY; GOSWAMI, 2016; WILBERG, 2015). De uma forma geral, o sucesso evolutivo de uma determinada linhagem pode ser quantificado por meio de dois fatores fundamentais, sua diversidade taxonômica e diversidade morfológica, em outras palavras, pelo número de espécies de uma determinada linhagem e do morfoespaço que ela ocupa (MINELLI, 2016). Porém, esses dois atributos não são necessariamente correlatos, uma vez que determinada linhagem com sucesso evolutivo e grande disparidade de formas não precisa apresentar uma grande diversidade (MINELLI, 2016). Por exemplo, *T. testaceus* e *T. mirim* são recuperados tanto de forma mais agrupada (em análise *in toto*) quanto em configurações díspares (por modularidade). Outro exemplo é Crenuchinae, apresentando uma área de ocupação do morfoespaço relativamente pequena, quando comparada a outros clados, sempre isolada dos demais morfogrupos e apresentando baixa diversidade.

Por outro lado, um resultado curioso merece destaque e necessita de algumas reflexões mais profundas. Neste resultado, o gênero “*Characidium*” (*sensu* BUCKUP, 1993c) apresenta a maior amplitude de ocupação de morfoespaço dentre os crenuquídeos, na maioria das vezes, sobreposto a outros morfoespaços, parcialmente ou totalmente. Sob outra perspectiva, ao analisar o clado “*Characidium*” separadamente dos demais grupos e em condições mais específicas, é possível observar claramente dois grandes *clusters* de espécies, com forte suporte estatístico apoiando essa separação (Figura 54). Esse padrão, é de certa forma similar em composição taxonômica, aos clados C1 e C4 propostos na literatura (e.g. BUCKUP, 1993c; MEDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015; MELO; BUCKUP; OYAKAWA, 2016; MELO; OYAKAWA, 2015; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013b). O primeiro *cluster* é formado por espécies atribuídas

ao clado C1 de Buckup (1993c), englobando espécies de corpo alongado, com especializações para ambientes reofílicos (BUCKUP, 1993c; LUJAN et al., 2013; MELO; OYAKAWA, 2015) com *Ch. crandellii* e *Ch. declivirostre* verticalmente bastante deslocadas. No segundo *cluster* são aninhadas as espécies tidas como miniaturas (*sensu* TOLEDO-PIZA; MATTOX; BRITZ, 2014; WEITZMAN; VARI, 1988) alocadas no clado C4 de Buckup (1993c) (*sensu* MEDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015), de forma horizontalmente distante dos demais integrantes de “*Characidium*”.

Vale ressaltar a deflexão morfológica de *Ch. declivirostre* e *Ch. crandellii*. Essas duas espécies, provavelmente fazem parte de um grupo peculiar de espécies com especializações para ambientes torrenciais, junto a outras espécies não incluídas aqui, como *Ch. amaila* Lujan et al 2013, *Ch. duplicatum* e *Ch. wangyapoik*. Adicionalmente, *Ch. stigmatosum* é morfológicamente o mais dispare dentre as espécies do clado ao qual está inserido (clado 71) e o morfoespaço correspondente. A deflexão de *Ch. stigmatosum* pode estar relacionada a taxa de evolução dessa linhagem, eventualmente mais rápida comparada os demais crenuquídeos (inferência especulativa), ou devido artefato da amostragem taxonômica analisada, não permitindo recuperar táxons intermediários entre *Ch. stigmatosum* e os demais morfogrupos.

Figura 53. Árvore de consenso estrito obtida conjuntamente entre dados discretos e contínuos. As linhagens recuperadas e congruentes com a topologia principal são destacadas em vermelho, grupos externos suprimidos. Parâmetros utilizados e lista de caracteres utilizados disponíveis na seção “Metodologia” e Apêndice 6 respectivamente.



Fonte: Dados do próprio autor.

5.6 Miniaturização em Crenuchidae

Miniaturização pode ser entendida como o fenômeno evolutivo que implica na redução extrema das proporções corporais em uma determinada linhagem (descendente-ancestral) de tamanho corporal maior (HANKEN; WAKE, 1993). Como consequência da redução do tamanho corporal, vários outros aspectos da biologia do organismo (e/ou linhagens) são afetados, como fisiologia, anatomia, ecologia, comportamento, dentre outros (HANKEN; WAKE, 1993; TOLEDO-PIZA; MATTOX; BRITZ, 2014; WEITZMAN; VARI, 1988). Para peixes sul-americanos, a base para discussão sobre a evolução da miniaturização é o trabalho de Weitzman e Vari (1988), posteriormente discutido por outros autores (e.g. COSTA; LE BAIL, 1999; MATTOX; BRITZ; TOLEDO-PIZA, 2014; TOLEDO-PIZA; MATTOX; BRITZ, 2014). Neste contexto, espécies miniaturas são definidas pelo seu tamanho corporal, onde a maioria dos táxons atingem a maturação sexual por volta de 20 mm de comprimento padrão e não ultrapassam cerca de 25~26 mm quando adultos (WEITZMAN; VARI, 1988). Apesar do caráter arbitrário do ponto de corte métrico na determinação de espécies miniaturas, a proposta de estipular um tamanho relativo para tal, fornece uma direção preliminar para estudos que envolvem táxons caracterizados como espécies miniaturas (BRITZ; CONWAY, 2009; TOLEDO-PIZA; MATTOX; BRITZ, 2014).

A evolução da miniaturização em Crenuchidae, sob a luz dos resultados obtidos, pode ser discutida sob diferentes perspectivas, dependendo dos critérios ou definições adotados. Sob a ótica do tamanho corporal (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988), ao menos três eventos independentes de miniaturização são observados em Crenuchidae. O primeiro no clado 91, outro dentro do clado 65, podendo corresponder a um ou dois eventos, dependendo da resolução oferecida para as inter-relações do grupo, e por último, outro evento de miniaturização em *A. minutus* (clado 87). Um problema relacionado com a categorização de espécies miniaturas regidas apenas pelo tamanho corporal é visto quando uma espécie em particular apresenta características redutivas (i. e., perdas e/ou simplificações estruturais) e concomitantemente exibe um tamanho corporal além dos limites de ponto de corte proposto na literatura (e.g. TOLEDO-PIZA; MATTOX; BRITZ, 2014; WEITZMAN; VARI, 1988), aparentemente o caso de vários Crenuchidae. Entretanto, vale ressaltar a distinção (em termos de definição) entre espécies miniaturas proporcionais (GOULD, 1977) e miniaturas por truncamento durante o desenvolvimento ontogenético (BRITZ; CONWAY, 2009). Miniaturas proporcionais são basicamente

linhagens proporcionalmente menores, porém “idênticas” a sua linhagem ancestral imediata (GOULD, 1977). Espécies miniaturas por truncamento, por outro lado, existem como resultado de múltiplas perturbações durante o desenvolvimento ontogenético das linhagens ancestrais, como reflexo de mudanças correlatas entre idade, tamanho e forma, geradas em mudanças de caráter heterocrônico (HANKEN; WAKE, 1993).

A ausência de informações ontogenéticas e osteológicas mais detalhadas para a maioria das espécies de Crenuchidae, torna difícil construir uma comparação direta e conseqüentemente uma discussão mais profunda acerca de perdas osteológicas, reduções estruturais ou novidades morfológicas. Entretanto, uma comparação entre a osteologia dos Crenuchidae e grupos relacionados, permite iniciar uma discussão sobre o fenômeno de miniaturização em crenuquídeos.

Comparando a composição esquelética das espécies do grupo externo, tanto por atributos morfológicos quanto quantitativos, pode-se considerar que Crenuchidae apresentam uma considerável perda de elementos ósseos e simplificações estruturais. Com base nas espécies analisadas do grupo externo e adicionalmente informações da literatura (e.g. MATTOX; BRITZ; TOLEDO-PIZA, 2014; TOLEDO-PIZA; MATTOX; BRITZ, 2014; WEITZMAN, 1962, 1964), Characiformes não crenuquídeos apresentam cerca de 145 elementos ósseos. Em Crenuchidae, entretanto, parte dessas perdas e simplificações ocorreram durante a diversificação inicial do grupo e são observadas em vários táxons. A perda de elementos da série infraorbital e simplificações do sistema laterosensorial cefálico é observada em praticamente todos os Crenuchidae. Em casos mais extremos, como em *P. weitzmani*, por exemplo, todos os canais do sistema laterosensorial cefálico estão ausentes. Adicionalmente, quase todas as espécies do clado 65 apresentam uma drástica redução no número de infraorbitais, além de várias simplificações no sistema laterosensorial cefálico.

Os resultados obtidos, sugerem que a maior concentração de estados de caráter referentes a ausências e atributos cuja codificação são correlatas a simplificações, estão concentrados de forma massiva (>70%) dentre os elementos do esqueleto cranial (Figuras 45 e 46). O padrão observado na análise de disparidade morfológica, somado à acumulação de perdas ósseas e simplificações estruturais no esqueleto cranial, sugere fortemente a existência de módulos mais específicos e compartimentalizados no esqueleto cranial. Ainda vinculando miniaturização e disparidade, estudos prévios (e.g. BARDUA et al., 2019; FELICE; GOSWAMI, 2018; HANKEN; WAKE, 1993; LAUTENSCHLAGER et al., 2018) sugerem a existência de restrições físicas e

fisiológicas durante a diversificação de formas morfológicas, principalmente vinculados a redução do tamanho corporal. A relação alométrica negativa observada entre o tamanho do corpo e cabeça em alguns vertebrados, por exemplo (HANKEN; WAKE, 1993; LAUTENSCHLAGER et al., 2018; MORAN; SOFTLEY; WARRANT, 2015), mostra que para a continuidade dos aspectos funcionais de estruturas sensoriais, como ouvido interno e visão, mudanças nas estruturas esqueléticas adjacentes a esses órgãos devem ocorrer para a acomodação desses órgãos sem graves consequências fisiológicas durante a redução do tamanho corporal (HANKEN; WAKE, 1993). A regra de Haller, por exemplo, postula que animais de tamanho corporal reduzido, apresentam encéfalos proporcionalmente maiores que espécies de maior tamanho corporal (RENCH, 1948; VAN DER WOUDE et al., 2013; VAN DER WOUDE; SMID, 2016). Em peixes, a relação entre tamanho corporal e encefálico foi observada em alguns grupos de Ostariophysi (e.g. MORAN; SOFTLEY; WARRANT, 2015; ROSA; MARTINS; LANGEANI, 2014). Moran e colaboradores (2015) relatam uma relação direta entre o tamanho do globo ocular e o volume encefálico de *Astyanax mexicanus* Baird & Girard 1854, principalmente relacionado ao aumento do teto ótico (*tectum mesencephali*) no mesencéfalo. Em crenuquídeos, as proporções volumétricas encefálicas ainda não foram quantificadas. Porém, uma associação entre as proporções cranianas e o globo ocular é vista nesse grupo. Todas as linhagens recuperadas no clado 64 (i. e., *Tijuichthys*, *Elachocharax*, *O. aphanes* e *S. meizon*) apresentam o globo ocular proporcionalmente maior, com porção rostral e lateroposterior do neurocrânio proporcionalmente menores que as demais espécies analisadas de Crenuchidae, principalmente quando comparados às linhagens com corpo mais alongado, contidas no clado 77 (*Ammocryptocharax*, *Melanocharacidium*, *L. omospilus* e algumas espécies de “*Characidium*”). Este padrão pode estar relacionado com a quantidade de simplificações e reduções ósseas vistas na maioria das espécies de tamanho reduzido de Crenuchidae. Tais alterações morfológicas podem ser o resultado do rearranjo dos elementos cranianos, privilegiando a não redução do globo ocular, que poderia afetar a capacidade visual desses táxons e trazer possíveis desvantagens evolutivas.

Alguns padrões observados em Crenuchidae são bem interessantes. Os resultados sugerem que há uma tendência no aumento de perdas ósseas e simplificações estruturais em espécies com tamanho corporal reduzido (Figuras 45 a 47). Apesar dos resultados obtidos irem de encontro a várias propostas (e.g. COSTA; LE BAIL, 1999; TOLEDO-PIZA; MATTOX; BRITZ, 2014; WEITZMAN; VARI, 1988), a distribuição heterogênea

de atributos reducionais ao longo da filogenia em espécies com classes de tamanho bem diferentes, gera um conflito com as definições de espécies miniaturas que utilizam um padrão métrico como principal parâmetro de categorização. Em vias evolutivas por truncamento ontogenético e miniaturização proporcional, alguns aspectos relevantes foram observados. *Ammocryptocharax elegans* e *A. minutus* apresentam um número e tipo de perda de elementos ósseos bem similar. A quantidade de simplificações é igual e do mesmo tipo em ambas as espécies. Apesar do número de perdas e simplificações, relativamente alto quando comparado a espécies do grupo externo, as espécies supracitadas estão em categorias de tamanho bem distintas. Essas características estão fortemente associadas às propostas de categorização de miniaturas proporcionais (*sensu* GOULD, 1977). Dentre os crenuquídeos analisados, *A. minutus* é a única espécie, até o momento, que claramente se enquadra nesse contexto. Um exemplo distinto é visto em *P. weitzmani* e *S. meizon*. Essas espécies, apesar de apresentarem tamanho superior a 30 mm de comprimento padrão, apresentam mais perdas de elementos ósseos e simplificações estruturais do que diversas outras espécies miniaturas em senso estrito (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988), como *Elachocharax* spp., *Microcharacidium* spp., *Ch. nana*, e *Ch. bahiense*.

Com base na topologia principal, *T. testaceus* é proximamente relacionado com outras espécies miniaturas (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988). A posição filogenética de *T. testaceus* sugere que o processo de miniaturização nesse táxon não corresponde a um evento independente, mais entendido de forma parcimoniosa, como um táxon derivado de um processo gradual e mais antigo, envolvendo toda a linhagem do clado 66, ou ainda mais externo, que provavelmente abarque todo o clado 68, em uma grande linhagem com tendência à miniaturização, nitidamente observado na Figura 42. Esse padrão também é recuperado parcialmente nas análises exploratórias. Entretanto, a incorporação de informações merísticas sugere uma proximidade entre as espécies do clado 64 com os Crenuchinae (*sensu* BUCKUP, 1998). Dentre os Crenuchidae analisados, *T. testaceus* apresenta o maior número de simplificações estruturais e, com exceção de *O. aphanes*, o maior número de estados de caráter correspondentes a características redutivas (Figura 45 e 46). Os aspectos morfológicos reducionais observados em *Tijuichthys* juntamente com o tamanho corporal reduzido de suas espécies, seguramente permitem incorporá-las ao *hall* de espécies miniaturas tradicionalmente propostas para peixes neotropicais (COSTA; LE BAIL, 1999; MATTOX; BRITZ; TOLEDO-PIZA, 2014; TOLEDO-PIZA; MATTOX; BRITZ, 2014; WEITZMAN; VARI, 1988).

Do ponto de vista filogenético, um problema relacionado com o processo de miniaturização e que durante a evolução reducional do tamanho corporal várias condições redutivas e simplificações podem aparecer de forma homoplástica (BRITZ; CONWAY, 2009; COSTA; LE BAIL, 1999; HANKEN; WAKE, 1993). Em Crenuchidae a maioria das características apomórficas recuperadas no suporte de clados são correspondentes a reduções e/ou simplificação de estruturas morfológicas (ver também BUCKUP, 1993b, 1993c). Na tentativa de contornar esse tipo de problema em análises morfológicas, a construção de grandes matrizes com um cuidadoso critério de codificação de caracteres, evitando alguns tipos de codificação, como a exemplo a codificação de estados de caracteres compostos, codificação com estados de caráter variável (SERENO, 2005; SIMÕES et al., 2017) ou codificação de localizador composto não justificado (WILKINSON, 1995) pode corresponder a abordagem que melhor contribua para a estabilização de homologias primárias (de PINNA, 1991) e sua posterior aceitação ou refutação, aumentando o poder exploratório da análise filogenética. Alguns autores, entretanto, (e.g. BONETT; STEFFEN; ROBISON, 2014; BRITZ; CONWAY; RÜBER, 2014; WIENS et al., 2005) avaliam a utilização de diferentes bancos de dados durante a busca de árvores mais parcimoniosas, analisando o impacto de atributos pedomórficos/redutivos em topologias morfológicas, sugerindo eventualmente a exclusão desses caracteres (WIENS et al., 2005) para reduzir artefatos ou arranjos filogenéticos espúrios causados por esses atributos. No contexto da cladística, a exclusão de informações não congruentes, referente a estado de caráter ou táxons são difíceis de se justificar (BRITZ; CONWAY; RÜBER, 2014; PREVOSTI; CHEMISQUY, 2009; SERENO, 2005; SIMÕES et al., 2017; WIENS, 2005; WIENS; TIU, 2012). Diferentemente do observado em outros Ostariophysi (e.g. BRITZ; CONWAY, 2009; BRITZ; CONWAY; RÜBER, 2014; CONWAY; BRITZ, 2007; TOLEDO-PIZA; MATTOX; BRITZ, 2014), nenhum Crenuchidae analisado apresenta evidências de pedomorfose. Adicionalmente, os resultados obtidos mostram espécies miniaturas presentes em diferentes posições nas árvores mais parcimoniosas recuperadas, e não agrupadas em um mesmo clado, sugerindo o contrário do alegado por alguns autores supracitados (e.g. BONETT; STEFFEN; ROBISON, 2014; BRITZ; CONWAY; RÜBER, 2014; WIENS et al., 2005). Por fim, os resultados sugerem que a posição filogenética de *Tijuichthys* e vários outros táxons são consistentes em vários aspectos com algumas hipóteses anteriores. A principal fonte de inconsistência observada entre a topologia principal e demais análises realizadas, pode estar mais relacionada à falta de

informação, devido à amostragem taxonômica, do que por influência dos atributos redutivos presentes.

5.7 Cenários macroevolutivos e a relação entre tamanho, habitat ecológico e evolução morfológica

Os resultados apresentados nesta tese são os primeiros dados empiricamente analisados sobre padrões macroevolutivos de tamanho corporal e disparidade fenotípica com putativa correlação com o hábito de vida em Crenuchidae.

Sobre a disparidade fenotípica, as análises sugerem evidências para um cenário evolutivo com diferentes regimes ao longo da evolução de Crenuchidae, com taxas evolutivas mais altas no início da evolução do grupo, evidenciada pelo melhor ajuste do modelo EB. Os resultados da *PhylANOVA* apontam uma diferença estatisticamente significativa entre o fenótipo das linhagens bentônicas e bentopelágicas, com putativa relação com a estrutura filogenética do grupo, também recuperada pelos resultados do *phyloSignal*. Cenários evolutivos com modelos baseados em EB são aparentemente raros de serem recuperados (HARMON et al., 2010). Os modelos de evolução morfológica baseados em EB são utilizados para testar radiação adaptativa (em seu padrão mais clássico) (BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003; SCHLUTER, 2000) onde um evento mais rápido de evolução é seguido de uma estase relativa (GODOY et al., 2019; HARMON et al., 2010). Apesar de alguns trabalhos sugerirem que o padrão clássico de radiação adaptativa não ser, de fato, pré-requisitos desse tipo de evolução morfológica (e.g. HARMON et al., 2010), os diferentes modelos “ótimos” observados em Characidiinae reforçam a hipótese de que eventos adaptativos com regimes diferentes podem ter ocorrido ao longo da história evolutiva de Crenuchidae.

Para os Characidiinae bentopelágicos (clado 71), os resultados evidenciam que a evolução morfológica do grupo é fortemente sustentada por uma tendência de disparidade fenotípica, potencialmente explicada pelo modelo DF e pelo forte sinal filogenético recuperado nos resultados. Em contrapartida, não foi registrada nenhuma evidência significativa (baseando-se no fraco sinal filogenético e pelo ajuste do modelo BM) indicando que os padrões morfológicos observados em Characidiinae bentônicos (clado 77) possam ser explicados por outro motivo além da hipótese de deriva genética.

Diferentemente dos padrões macroevolutivos do fenótipo, o tamanho corporal em Crenuchidae apresenta uma fraca relação com a estrutura filogenética. Os resultados do

phyloSignal indicam um fraco sinal filogenético para todas as linhagens analisadas. Adicionalmente, o cenário baseado em BM apresentou o melhor ajuste aos dados empíricos para Crenuchidae e no subclado Characidiinae com maior concentração de espécies bentopelágicas (clado 71). Os resultados indicam uma homogeneidade na distribuição das médias de tamanho corporal na linhagem de caracidiíneos bentônicos, refutando a hipótese de uma putativa relação entre a diversificação do tamanho corporal e a estrutura filogenética neste grupo.

Os resultados da análise de variância/covariância juntamente com os resultados da *phylANOVA* utilizados comparação entre espécies bentônicas e bentopelágicas em Crenuchidae não sustentam a hipótese de uma forte ligação entre o tamanho do corpo e a disparidade observada nas espécies bentopelágicas, em especial no clado 71. Por outro lado, uma forte e intrigante evidência é recuperada na relação entre o tamanho corporal e a evolução morfológica das espécies de crenuquídeos de hábitos bentônicos. A distribuição do tamanho corporal e sua relação com a disparidade morfológica acumulada em linhagens pontuais de Crenuchidae pode ser eventualmente explicada por restrições evolutivas (e. g. ecológicas, genéticas ou funcionais) (WELLBORN; BROUGHTON, 2008), entretanto a limitação dos métodos utilizados aqui não permite tais explicações. De forma a instigar novas pesquisas, os dados recuperados são merecedores de uma análise mais profunda na tentativa de elucidar de forma mais clara os padrões macroevolutivos observados Crenuchidae até o momento.

5.8 Topologia de Crenuchidae, considerações taxonômicas e a utilização de nomes no contexto filogenético

A carência de trabalhos sobre relações filogenéticas para Crenuchidae afeta uma discussão mais profunda dos resultados obtidos. A maior e mais bem representada (i. e., do ponto de vista taxonômico) proposta filogenética de interrelações de Crenuchidae foi elaborada a mais de duas décadas (i. e., BUCKUP, 1993c). A falta de sobreposições taxonômicas entre as poucas hipóteses que já foram realizadas (e.g. BUCKUP, 1993c; CAMPANARIO, 2002; MEDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013b; PRESSWELL; WEITZMAN; BERGQUIST, 2000) e a hipótese apresentada aqui, dificulta uma comparação mais tangível entre essas diferentes perspectivas. Na hipótese sobre interrelações de Crenuchidae proposta por Buckup (1993c) o autor claramente estava interessado na delimitação de grupos nominais

não inclusos no gênero “*Characidium*” e como reflexo, uma baixa amostragem desse grupo em particular foi observada naquele trabalho. Posteriormente, muitas novas espécies de crenuquídeos foram descritas (e.g. BUCKUP; HAHN, 2000; BUCKUP; REIS, 1997; GRAÇA; PAVANELLI, 2008; MEDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015; MELO; BUCKUP, 2002; MELO; BUCKUP; OYAKAWA, 2016; MELO; OYAKAWA, 2015; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013b), porém poucas tiveram, ao menos de forma preliminar, uma posição filogenética proposta (MEDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013b; PRESSWELL; WEITZMAN; BERGQUIST, 2000). A maioria quase total das novas espécies descritas posteriormente ao trabalho de Buckup (1993a) (cerca de 31 espécies, *sensu* FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2023), foram atribuídas ao gênero “*Characidium*” Reinhardt 1867. Entretanto, a atual delimitação (diagnose) de “*Characidium*” corresponde a presença de uma mancha negra basicaudal (BUCKUP, 1993a, 1993c; BUCKUP; REIS, 1997) que por sinal é ausente em várias espécies do mesmo gênero (BUCKUP, 1993a, 1993c; BUCKUP; HAHN, 2000; BUCKUP; REIS, 1997; MEDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015; MELO; BUCKUP, 2002; MELO; BUCKUP; OYAKAWA, 2016; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013b).

Com base na topologia apresentada e escolhendo o regimento do ICZN para a atribuição de nomes supra específicos, várias OTUs são passíveis de alterações nomenclaturais. Apesar da parafilia de *Elachocharax* e *Microcharacidium*, o ponto mais controverso a ser abordado é a questão da polifilia de “*Characidium*” e eventuais mudanças nomenclaturais resultantes desse fato. A recuperação de diferentes espécies alocadas atualmente no gênero “*Characidium*” em clados não diretamente relacionados, implicaria em profundas mudanças nomenclaturais, que resultaria na sinonímia de vários gêneros previamente estabelecidos. Restrito aos resultados obtidos, as mudanças necessárias para atender a vinculação de nomes exclusivamente para agrupamentos monofiléticos, podem ser observadas em diferentes níveis de generalidades, podendo ser resumidas em três questões principais. A primeira questão, refere-se à posição de *Ch. xanthopterus* e *Ch. bimaculatum* recuperados como táxons irmãos sucessivos dos demais caracídeos. Outro ponto a ser resolvido, refere-se à posição de *Ch. fasciatum*, espécie tipo do gênero “*Characidium*”, recuperado no clado 77. Por fim, mais diretamente relacionado aos objetivos desta tese, a distribuição das demais espécies previamente inseridas no gênero “*Characidium*” que foram recuperadas no clado 71. As propostas nomenclaturais que acompanham a resolução desses problemas são discutidas e

exemplificadas a seguir, tanto sob a ótica do código zoológico tradicional (i. e. IZCN, 1999) e com propostas ancoradas na nomenclatura filogenética (i. e. *Phylocode*). Neste momento, as diagnoses e atributos morfológicos correspondentes aos gêneros nominais não serão abordadas.

O nome *Characidium* foi proposto com base em *Characidium fasciatum* Reinhardt 1867, espécie tipo do gênero em questão. Nessa vertente, é plausível uma restrição do nome *Characidium* às espécies contidas no clado 77 (i. e. *Ch. schubarti*, *Ch. zebra*, *Ch. oiticicai*, *Ch. fasciatum*, *Ch. gomesi*, *Ch. pterostictum*, *Ch. crandellii* e *Ch. declivirostre*), consequentemente *Melanocharacidium*, *Leptocharacidium* e *Ammocryptocharax* devem ser considerados sinônimos júnior de *Characidium*. A restrição do nome *Characidium* às espécies do clado 77 resultaria na proposta de um novo nome para as demais espécies contidas no clado 71. De acordo com o princípio de prioridade do ICZN art. 23.3.5, a revalidação de *Jobertina* concomitantemente com sua elevação ao *status* de gênero, seria a solução mais adequada disponível neste momento. O subgênero *Jobertina* Pellegrin, 1909 foi proposto para abrigar *Characidium (Jobertina) interruptum* (atualmente *Ch. interruptum*) e outras espécies que apresentavam linha lateral incompleta (i. e. *Ch. rachovii*, *Ch. bahiense* e *Ch. eleotrioides* (= *Mi. eleotrioides*)). Nesse sentido, uma nova combinação seria necessária para acomodar estas espécies e adicionalmente *Ch. lanei*, *Ch. lagosantense*, *Ch. laterale*, *Ch. stigmosum*, *G. sterbai*, *Microcharacidium* sp. nov. 1, *Microcharacidium* sp. nov. 2, *Mi. weitzmani*, *E. pulcher*, *E. mitopterus*, *E. junki*, *T. testaceus*, *T. mirim*, *O. aphanes* e *S. meizon* no gênero *Jobertina*. Adicionalmente, mesmo que tais alterações sejam realizadas, a posição relativa de *Ch. xanthopterus* e *Ch. bimaculatum* geram um problema adicional, que se resume na criação de dois novos nomes de categorias de gênero, que seriam fracamente suportados por evidências morfológicas. De forma alternativa e mais dramática, há uma possibilidade da transferência de todos os integrantes de Characidiinae (clado 74) para um mesmo gênero, neste caso *Characidium*. Essas abordagens, esbarram em várias questões que vão além de delimitações operacionais e circunscrição dos gêneros. Uma alteração dessa magnitude, apesar de plausível sob alguns aspectos, acarreta o agrupamento de várias espécies morfológicamente bem díspares em uma mesma categoria, com pouco significado biológico, apenas para atender questões nomenclaturais.

De Queiroz e Gauthier propuseram, em uma série de trabalhos (DE QUEIROZ; GAUTHIER, 1990, 1994), mudanças substanciais na forma de nomear os organismos. Essas novas ideias, culminaram na elaboração do Código de Nomenclatura Filogenética,

o *Phylocode* (CANTINO; QUEIROZ, 2020). Com o surgimento do Código de Nomenclatura Filogenética (*Phylocode*, DE QUEIROZ; GAUTHIER, 1990, 1992, 1994), atualmente no sexto volume e primeira edição impressa (CANTINO; QUEIROZ, 2020), os sistematas ganharam uma ferramenta para classificar e nomear táxons explicitamente em um contexto evolutivo (LANGER, 2001; LANGER et al., 2010). Essa abordagem possui a vantagem de reunir informações taxonômicas com mais conteúdo com uma maior estabilidade sobre os nomes adotados, uma vez que a nomenclatura de clados é livre de *ranks* (categorias) taxonômicos (DE QUEIROZ; GAUTHIER, 1990; LANGER, 2001; LANGER et al., 2010; POE et al., 2017). Como atributo negativo, essa nova mudança poderia acarretar uma possível inflação de nomes e definições filogenéticas que devem ser consideradas (LANGER et al., 2010). Porém, esses problemas de forma alguma são exclusivos desse tipo de classificação. Outros pontos de vista e uma discussão mais profunda sobre a classificação filogenética e algumas críticas podem ser obtidas em Cantino e de Queiroz, (2010), de Queiroz (1992; 2007; 2013), de Queiroz e Donoghue (2013), de Queiroz e Gauthier (1990; 1992; 1994), Joyce; Parham; Gauthier (2004) e Langer, 2001; críticas: Benton (2007), Berry (2002), Dominguez e Wheeler (1997), Dubois (2007), Gao e Sun (2003), Moran; Softley; Warrant (2015), Nixon (2000), Rensch (1948) e Rieppel (2006).

Ademais, a maior questão que está sendo discutida nesse momento, no contexto da nomenclatura filogenética, fica restrita a composição e utilização dos nomes utilizados para espécies (BRYANT, 1994; CELLINESE; BAUM; MISHLER, 2012; DAYRAT et al., 2008; DAYRAT; SCHANDER; ANGIELCZYK, 2004; DE QUEIROZ, 1992; DE QUEIROZ; GAUTHIER, 1990, 1994; DOMINGUEZ, 1997; NIXON, 2000; SCHANDER; THOLLESSON, 1995; SUNDBERG; PLEIJEL, 1994). A atual versão do *Phylocode* ainda carece de regras e recomendações para o tratamento dos nomes a nível equivalente a espécie, sendo recomendada a utilização das regras contidas nos códigos tradicionais (i.e., ICZN, ICNB, ICNP e equivalentes) na utilização e aplicação dos nomes de espécies (CANTINO; DE QUEIROZ, 2010). Alguns autores, entretanto (e.g. CELLINESE; BAUM; MISHLER, 2012; DAYRAT, 2005; DAYRAT et al., 2008; DAYRAT; SCHANDER; ANGIELCZYK, 2004; DE QUEIROZ; GAUTHIER, 1992; SCHANDER; THOLLESSON, 1995; SUNDBERG; PLEIJEL, 1994), fornecem uma profunda discussão sobre a utilização de nomes e critérios de aplicação de nomes de espécies no contexto da nomenclatura filogenética. Esse tópico não faz parte do esboço dessa tese e não será discutido aqui. Contudo, o principal problema da utilização da

nomenclatura binomial contidas nos códigos tradicionais na vertente da nomenclatura filogenética, está relacionado com a utilização de categoria de gênero na composição dos nomes das espécies, que quando utilizado, implica potencialmente na existência desses agrupamentos (CELLINESE; BAUM; MISHLER, 2012), além dos problemas associados com a utilização de tipos nomenclaturais.

Nos códigos tradicionais, a definição dos nomes dos táxons é ancorada em princípios pré-darwinianos, como categorias taxonômicas e tipos nomenclaturais. A utilização desses princípios no contexto explícito de um arranjo filogenético gera instabilidade e ambiguidade nomenclatural (CANTINO; OLMSTEAD; WAGSTAFF, 1997). Como discutido e exemplificado por Cantino e colaboradores (1997), a forma atual de designação de nomes dos códigos tradicionais falham de certa forma na tarefa de apresentar explicitidade no contexto evolutivo, além da instabilidade nomenclatural citada anteriormente (CANTINO; OLMSTEAD; WAGSTAFF, 1997).

Apesar da evidente incompatibilidade epistemológica do uso da nomenclatura binomial disposta nos códigos tradicionais e as propostas do *Phylocode*, o pilar da nomenclatura filogenética é ancorado em sistemas de classificação livres de *ranks* taxonômicos (e.g. gênero, tribo, família, etc.), assim sendo, a utilização da nomenclatura binomial regida pelos códigos tradicionais, utilizada de forma facultativa pelo *Phylocode*, é tratada não sob a ótica da existência de categoria de gênero somado a categoria de espécie, mais sim, como uma nomenclatura composta por dois nomes, um prenome e um nome específico, juntos referindo a uma determinada espécie (SUNDBERG; PLEIJEL, 1994). Essa proposta, retêm o legado histórico do nome, proporcionando maior estabilidade nomenclatural, evitando mudanças desnecessárias e inexpressivas (CELLINESE; BAUM; MISHLER, 2012). Alguns autores, entretanto, defendem que apesar da existência de alguns contrapontos e incongruências, uma utilização conjunta dessas propostas pode ser empregada sem grandes problemas e com bons resultados (e.g. CANTINO; OLMSTEAD; WAGSTAFF, 1997; DAYRAT; GOSLINER, 2005). A nomenclatura filogenética gera como subproduto nomes de táxons mais estáveis, baixa ocorrência de sinônimos e passível utilização de nomes preexistentes na designação de clado recuperados (JOYCE; PARHAM; GAUTHIER, 2004), resultando em problemas mais pontuais e menos impactantes.

As interrelações de Crenuchidae obtidas aqui, proporcionam um cenário interessante na ilustração da utilização da nomenclatura filogenética e alguns aspectos empregados na transição entre ambas as vertentes. Um exemplo disso, é a utilização de

nomes preestabelecidos no contexto do ICZN sendo aplicados no contexto da nomenclatura filogenética, buscando uma conexão entre essa nova vertente e a utilização histórica dos nomes preexistentes. O exemplo dessa aplicação é dado na nova proposta de circunscrição e utilização dos nomes dos clados Crenuchidae, Crenuchinae e Characidiinae (ver abaixo), onde somente uma definição filogenética formal é fornecida. Ainda sobre essa lógica, vários clados recuperados podem receber nomes de forma equivalente ao discutido e proposto sob as regras do ICZN (ICZN, 1999). Ao invés da sinonimização de vários gêneros, os clados em seus níveis equivalentes podem ser distintamente nomeados, fornecendo uma delimitação explícita para o uso dos nomes em clados mutuamente exclusivos, similar às categorias de gênero na maioria dos casos, mantendo os nomes que estão atualmente em uso, contudo com aplicação e delimitação explícita com base em suas relações filogenéticas.

Analizando a topologia obtida, a revalidação do gênero *Jobertina* e sua aplicação para as espécies do clado 71 (ou clado 74, no exemplo mais drástico), pode ser tratada de forma a atribuir o nome *Jobertina* (ou qualquer outro nome) ao clado 71 (ver exemplos hipotéticos na figura 55, clado *A-hipoteticus*), sem a necessidade de alterações mais profundas em níveis taxonômicos mais baixos. Da forma similar, a restrição do nome *Characidium* para as linhagens contidas no clado 77, poderia ser substituída pela nomeação do clado 77 (no exemplo clado *F-hipoteticus*), também sem o custo de novas combinações e várias sinonimizações. O mesmo princípio pode ser empregado a qualquer outro clado dentro de Crenuchidae (ou fora dele).

Neste momento, entretanto, independente dos preceitos a serem seguidos na designação de nomes (i.e., código tradicional ou nomenclatura filogenética), é seguro dizer que propor mudanças nomenclaturais mais profundas para os grupos subjacentes a Characidiinae seria prematuro e estaria sujeito a potenciais alterações. A diversidade de Characidiinae é relativamente alta e nesta obra a composição taxonômica analisada foi ancorada no objetivo principal de fornecer uma posição filogenética para a nova espécie descrita. Nesse sentido, a escolha das OTUs abarca sem dúvida uma boa representatividade morfológica conhecida até o momento em Crenuchidae. Contudo, olhando para questões nomenclaturais, vale ressaltar que algumas espécies não incluídas na presente análise, estão ligadas a nomes previamente propostos e devem ser levados em consideração antes de novas propostas. Ilustrando essa questão, há alguns gêneros nominais e espécies tipo não foram analisados nesta tese, dentre estes estão: *Chorimycterus* Cope1894 (baseado em *Chorimycterus tenuis* = *Ch. tenue*), *Nanognathus*

Boulenger 1895 (baseado em *Nanognathus borellii* = *Ch. borellii*) e *Poecilosomatops* Fowler 1906 (subgênero de *Characidium*, baseado em *Ch. etheostoma*). Estes nomes, apesar de serem de certa forma pouco significativos dentro do contexto da nomenclatura filogenética, apresentam um contexto histórico relevante e devem ser privilegiados no momento que decisões nomenclaturais e proposição de novos nomes de clados fossem realizadas.

Comparado a outros grupos de vertebrados (e.g. BRONZATI; MONTEFELTRO; LANGER, 2012; BUTLER; UPCHURCH; NORMAN, 2008; FERREIRA et al., 2018; LANGER et al., 2010; MÜLLER et al., 2018; PRUM et al., 2015), fica claro o estado incipiente de propostas ancoradas na nomenclatura filogenética, não apenas dos clados de Characiformes ou Crenuchidae, mais de actinoptérgeos de uma forma geral. Nos clados Crenuchidae, Crenuchinae e Characidiinae, entretanto, o monofiletismo é praticamente consensual em todos os trabalhos apresentados até agora, dispondo tanto de evidências morfológicas (BUCKUP, 1998; CAMPANARIO, 2002) quanto molecular (ARCILA et al., 2017; CALCAGNOTTO; SCHAEFER; DESALLE, 2005; MELO et al., 2021; OLIVEIRA et al., 201; OHARA; PASTANA; CAMELIER, 2022). Dessa forma, uma definição filogenética para esses clados se torna uma realidade atraente, correspondendo ao primeiro passo dentre as mudanças necessárias no cenário taxonômico atual, com a vantagem de fornecer uma circunscrição mais tangível e menos subjetiva desses clados dentro de um contexto evolutivo (DE QUEIROZ; GAUTHIER, 1990, 1992; LANGER, 2001). Dispondo dos argumentos de Joyce; Parham; Gauthier (2004) e no regimento do *Phylocode* (CANTINO; QUEIROZ, 2020), para clados como Crenuchidae, Crenuchinae e Characidiinae cujo os nomes já foram propostos na literatura no contexto do ICZN (ver BUCKUP, 1993c; 1998,) e apresentam certa familiaridade histórica e significado biológico de suas principais linhagens, esses nomes são preferencialmente mantidos, consequentemente a adequação dos nomes dos clados para o contexto do *Phylocode* fica restrito a apenas uma definição filogenética.

Diante disso, uma proposta de conversão dos nomes dos principais grupos (i. e. Crenuchidae, Crenuchinae e Characidiinae) é aqui fornecida. Para as demais linhagens, entretanto, sugerir mudanças mais profundas e impactantes na nomenclatura seria uma decisão prematura. É particularmente desejável esperar a aquisição de mais evidências para realizar uma análise filogenética com maior poder explanatório dispondo de uma maior amostragem taxonômica, evitando mudanças rasas e instáveis. As definições filogenéticas propostas para Crenuchidae, Crenuchinae e Characidiinae são:

Crenuchidae Gunter (1864)

(Nomen cladi conversum)

O clado Crenuchidae [P] refere-se ao menor clado coroa que contenha *Crenuchus spilurus* Günther 1863 e *Characidium fasciatum* Reinhardt 1867, onde todos os especificadores são internos e viventes (nova definição). Esta é uma definição de mínimo-clado-coroa.

Definição abreviada: min crown ∇ (*Crenuchus spilurus* Günther 1863 & *Characidium fasciatum* Reinhardt 1867).

Etimologia: Baseado em *Crenuchus spilurus* Günther 1863, espécie tipo do gênero *Crenuchus* Günther 1863, primeira espécie descrita de Crenuchinae.

Filogenia de referência: A referência primária segue a topologia de Buckup (1998) fig. 6, p. 134.

Comentários: O objetivo central dessa definição é preservar o nome preexistente da linhagem dos crenuquídeos, tradicionalmente utilizada como categoria de Família no contexto da nomenclatura baseada em *ranks*. Entretanto, fornecendo uma circunscrição desagregada da dependência de apomorfias em sua definição primária, fornecendo um contexto filogenético explícito para a utilização do nome Crenuchidae. A escolha dos especificadores foi baseada nos táxons mais representativos de seus respectivos clados, ambos correspondentes a gêneros tipo, empregados na designação dos nomes das subfamílias Crenuchinae e Characidiinae no contexto do ICZN.

Crenuchinae Gunter (1864)

(Nomen cladi conversum)

O clado Crenuchinae [P] refere-se ao maior clado coroa que inclui *Crenuchus spilurus* Günther 1863, mas não *Characidium fasciatum* Reinhardt 1867 (nova definição). Esta é uma definição de máximo-clado-coroa.

Definição abreviada: max crown ∇ (*Crenuchus spilurus* Günther 1863 ~ *Characidium fasciatum* Reinhardt 1867).

Etimologia: Baseado em *Crenuchus spilurus* Günther 1863, espécie tipo de *Crenuchus* por monotipia, gênero tipo da subfamília Crenuchinae proposta por Gunter (1864).

Filogenia de referência: A referência primária segue a topologia de Buckup (1998), fig. 6, p. 134.

Comentários: Essa definição tem como objetivo preservar o nome preexistente da linhagem dos crenuquíneos, tradicionalmente utilizada como categoria de Subfamília no

contexto do ICZN. A circunscrição do clado, em um contexto filogenético, abarca todas as linhagens preexistentes e potencialmente de novas espécies de crenuquídeos não caracidiíneos, recentes e/ou extintas. A utilização de *Characidium fasciatum* Reinhardt 1867 como especificador externo fornece maior objetividade e estabilidade na circunscrição e utilização do nome. De forma alternativa, porém particularmente não desejável, a utilização do nome Crenuchinae poderia ser aplicado a um clado de base apomórfica, com base na presença da peculiar estrutura disposta sobre o osso frontal (órgão frontal), presente em todos os Crenuchinae. Entretanto, esse tipo de definição se torna instável caso formas com estados de caráter intermediários fossem reconhecidas.

Characidiinae Fowler (1932)

(*Nomen cladi conversum*)

O clado Characidiinae [P] refere-se ao maior clado coroa que inclui *Characidium fasciatum* Reinhardt 1867, mas não *Crenuchus spilurus* Günther 1863. Esta é uma definição de máximo-clado-coroa.

Definição abreviada: max crown ∇ (*Characidium fasciatum* Reinhardt 1867 ~ *Crenuchus spilurus* Günther 1863).

Filogenia de referência: A referência primária segue a topologia de Buckup (1998), fig. 6, p. 134.

Etimologia: Baseado em *Characidium fasciatum* Reinhardt 1867, espécie tipo do gênero *Characidium*, e gênero tipo designado para a subfamília Characidiinae utilizado pela primeira vez por Fowler (1932).

Comentários: Essa definição tem como objetivo preservar o nome preexistente da linhagem dos caracidiíneos, amplamente utilizada no contexto do ICZN como categoria de Subfamília. A circunscrição do clado, assim como na definição anterior, abarca todas as linhagens preexistentes e potencialmente de novas espécies recentes e/ou extintas de crenuquídeos não crenuquíneos. A escolha dos especificadores foi baseada no contexto histórico, privilegiando os táxons mais relevantes, correspondendo à gêneros tipo preexistentes no grupo, no contexto do ICZN. A utilização de *Crenuchus spilurus* Günther 1863 como especificador externo fornece maior objetividade e estabilidade na circunscrição e utilização do nome.

Figura 55. Esquemas de classificação de Crenuchidae baseado na topologia da Figura 35. À esquerda, classificação dispondo de categorias taxonômicas contidas no ICZN. À direita, modelo de classificação livre de *ranks* taxonômicos baseado no *Phylocode*, com a designação de clados hipotéticos para melhor contextualização. Acompanhe o texto para mais detalhes.

Família Crenuchidae

Subfamília Crenuchinae

Gênero *Crenuchus*

Cr. spilurus

Gênero *Poecilocharax*

P. weitzmani

P. bovalliorum

Subfamília Characidiinae

Gen. nov. 1 *xanthopterum*

Gen. nov. 2 *bimaculatum*

Gênero *Jobertina*

J. interruptum

J. lanei

J. lagosantense

J. bahiense

J. laterale

J. rachovii

J. stigmatosum

J. sterbai

Jobertina sp. nov. 1

Jobertina sp. nov. 2

J. eleotrioides

J. weitzmani

J. pulcher

J. mitopterus

J. junki

J. testaceus

J. mirim

J. aphanes

J. meizon

Gênero *Characidium*

Ch. schubarti

Ch. zebra

Ch. oiticica

Ch. fasciatum

Ch. gomesi

Ch. pterostictum

Ch. omospilus

Ch. elegans

Ch. minutus

Ch. crandellii

Ch. declivirostre

Ch. dispilomma

Ch. auroradiatum

Ch. pectorale

Ch. nigrum

Crenuchidae (clado mínimo)

Crenuchinae (clado máximo)

Cr. spilurus

P. weitzmani

P. bovalliorum

Characidiinae (clado máximo)

Ch. xanthopterum

Ch. bimaculatum

Clado A-hipoteticus

Ch. interruptum

Ch. lanei

Ch. lagosantense

Ch. bahiense

Ch. laterale

Ch. rachovii

Ch. stigmatosum

G. sterbai

Clado B-hipoteticus

Microcharacidium sp. nov. 1

Microcharacidium sp. nov. 2

Mi. eleotrioides

Mi. weitzmani

Clado C-hipoteticus

E. pulcher

E. mitopterus

E. junki

Clado Tijuichthys

T. testaceus

T. mirim

Clado D-hipoteticus

O. aphanes

S. meizon

Clado E-hipoteticus

Ch. schubarti

Ch. zebra

Ch. oiticica

Ch. fasciatum

Ch. gomesi

Ch. pterostictum

Clado F-hipoteticus

L. omospilus

Clado G-hipoteticus

A. elegans

A. minutus

Clado H-hipoteticus

Ch. crandellii

Ch. declivirostre

Me. dispilomma

Me. auroradiatum

Me. pectorale

Me. nigrum

Fonte: Dados do próprio autor.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A descrição morfológica de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., juntamente com os resultados das diferentes análises realizadas, permitiu a elaboração de uma hipótese filogenética para a nova espécie, concomitantemente testando algumas hipóteses previamente levantadas na literatura e a elaboração de novas conjecturas. Com base nos resultados obtidos, algumas conclusões podem ser inferidas:

- 1) a descrição morfológica de *T. testaceus* resultou no reconhecimento de novas variações morfológicas até então desconhecidas, gerando novas putativas sinapomorfias;
- 2) o resultado da análise filogenética sustenta a criação de um novo clado, *Tijuichthys*, para agrupar *T. testaceus* gen. et sp. nov. e *T. mirim* em nova combinação;
- 3) a monofilia de *Tijuichthys* é suportada por um número razoável de sinapomorfias, sendo estável a alterações na composição dos grupos externos (i. e., polarização dos caracteres) e *constraints* no grupo interno;
- 4) todas as hipóteses filogenéticas obtidas (i. e., topologia principal e análises exploratórias) recupera *Tijuichthys* proximamente relacionado ao clado que engloba *Odontocharacidium aphanes* e *Skiocharax meizon*;
- 5) a nova topologia apresenta certa discrepância quando comparada a propostas anteriores, recuperando *Elachocharax* e *Microcharacidium* como grupos parafiléticos e “*Characidium*” com grupo polifilético;
- 6) três eventos independentes de miniaturização foram observados tendo como base de investigação a definição de espécies miniaturas de Weitzman & Vari (1988);
- 7) as evidências sugerem que *Tijuichthys* não deriva de um evento independente de miniaturização, mas de uma linhagem com tendência a miniaturização;
- 8) *Tijuichthys testaceus* e *T. mirim* ocupam uma região no morfoespaço distinta dos demais crenuquídeos na análise *in toto*, porém são discrepantes entre si no contexto de compartimentalização;
- 9) diferenças na ocupação do morfoespaço entre as diferentes linhagens de Crenuchidae mostra uma discrepante deflexão morfológica, estatisticamente significativa em alguns casos, sugerindo a hipótese de compartimentalização;
- 10) a monofilia de Crenuchidae foi corroborada, mas as evidências morfológicas que sustentam o clado foram reconsideradas;

- 11) a monofilia de Crenuchinae e Characidiinae foram corroboradas apesar da instabilidade na diagnose desses clados em diferentes bancos de dados;
- 12) foram encontradas evidências de múltiplos regimes evolutivos durante a evolução morfológica de Crenuchidae;
- 13) os modelos macroevolutivos ajustados apontam uma tendência na disparidade morfológica do clado relacionado à nova espécie (clado 71), onde também se encontram a maioria das espécies bentopelágicas;
- 14) evidências não sugerem uma forte relação entre o tamanho corporal e os diferentes habitats ecológicos;
- 15) a disparidade morfológica acumulada parece aumentar em espécies com maior tamanho corporal;
- 16) não foram encontradas evidências fortes mostrando que a evolução do tamanho corporal na linhagem do clado 77, majoritariamente com espécies bentônicas, tenha relação com a estrutura filogenética;
- 17) as análises de disparidade sugerem uma distinção morfológica clara de três morfogrupos dos táxons atualmente inseridos no gênero “*Characidium*”;
- 18) em Crenuchidae a maioria das sinapomorfias em níveis menos inclusivos correspondem a estados de caráter de perda ou simplificação estrutural;
- 19) não há evidência forte da correlação entre tamanho corporal e presença de atributos redutivos, porém a acumulação desses atributos é observada de forma mais frequente em espécies menores que 30 mm de comprimento padrão;
- 20) os dados sugerem de forma especulativa que somente *Ammocryptocharax minutus* pode ser considerado como uma espécie miniatura proporcional;
- 21) a utilização de diferentes fontes de informação (dados discretos e contínuos) geraram instabilidade em alguns pontos da topologia de Crenuchidae;
- 22) a posição filogenética de várias espécies do gênero “*Characidium*” precisa ser mais bem avaliada;
- 23) uma maior amostragem taxonômica é necessária para resolver algumas incongruências filogenéticas e uma possível existência de atração de grandes ramos pelo grande número de espécies miniaturizadas, também uma maior amostragem fornece mais elementos para eventuais mudanças nomenclaturais.

REFERÊNCIAS

- AKAIKE, H. A new look at the statistical model identification. **IEEE Transactions on Automatic Control**, v. 19, n. 6, p. 716–723, dez. 1974.
- ALBERT, J. S.; REIS, R. E. **Historical biogeography of neotropical freshwater fishes**. [s.l.] University of California Press, 2011.
- ALEIXO, A. Conceitos de espécie e o eterno conflito entre continuidade e operacionalidade: uma proposta de normatização de critérios para o reconhecimento de espécies pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. **Revista Brasileira de Ornitologia**, v. 15, n. 2, p. 297–310, 2007.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, n. 1, p. 32–46, fev. 2001.
- ANDERSON, P. S. L.; FRIEDMAN, M. Using cladistic characters to predict functional variety: experiments using early gnathostomes. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 32, n. 6, p. 1254–1270, nov. 2012.
- ANKER, G. The morphology of the head-muscles of a generalized Haplochromis species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae). **Neth J Zool**, v. 28, p. 234–271, 1978.
- ARCILA, D. et al. Genome-wide interrogation advances resolution of recalcitrant groups in the tree of life. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, n. 2, p. 0020, 13 fev. 2017.
- ARMBRUSTER, J. W.; LUJAN, N. K.; BLOOM, D. D. Redescription of the Guiana Shield Darter Species *Characidium crandellii* and *C. declivirostre* (Crenuchidae) with Descriptions of Two New Species. **Ichthyology & Herpetology**, v. 109, n. 1, 29 mar. 2021.
- ARRATIA, G. The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P. (Eds.). **Mesozoic Fishes 2**. Munchen: [s.n.]. p. 265–334.
- ARRATIA, G.; HUAQUIN, L. Morphology of the lateral line system and of the skin of diplomystid and certain primitive loricarioid catfishes and systematic and ecological considerations. **Bonn Zool Monogr**, v. 36, n. 1–110, 1995.
- ARRATIA, G.; QUEZADA-ROMEGIALLI, C. Understanding morphological variability in a taxonomic context in Chilean diplomystids (Teleostei: Siluriformes), including the description of a new species. **PeerJ**, v. 5, p. e2991, 16 fev. 2017.
- ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P. Reevaluation of the Caudal Skeleton of Certain Actinopterygian Fishes: 111. Salmonidae. Homologization of Caudal Skeletal Structures. **Journal of Morphology**, v. 214, p. 187–249, 1992.

- ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P.; CASSIOTTA, J. Vertebral Column and Associated Elements in Dipnoans and Comparison With Other Fishes: Development and Homology. **Journal of Morphology**, v. 250, p. 101–172, 2001.
- ASSINE, M. L. A bacia sedimentar do Pantanal MatoGrossense. In: MANTESSO NETO, V.; BARTORELLI, A.; CARNEIRO, M. A. (Eds.). **Geologia do Continente sul-americano: evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida**. São Paulo, SP: Beca, 2004. p. 61–74.
- BARDUA, C. et al. Morphological evolution and modularity of the caecilian skull. **BMC Evolutionary Biology**, v. 19, n. 1, p. 30, 22 dez. 2019.
- BARRIEL, V.; TASSY, P. Forum. Rooting with Multiple Outgroups: Consensus Versus Parsimony. **Cladistics**, v. 14, n. 2, p. 193–200, jun. 1998.
- BENSIMON-BRITO, A. et al. **Distinct patterns of notochord mineralization in zebrafish coincide with the localization of Osteocalcin isoform 1 during early vertebral centra formation** **BMC Developmental Biology**, 2012.
- BENTON, M. J. Stems, nodes, crown clades, and rank-free lists: is Linnaeus dead? **Biological Reviews**, v. 75, n. 4, p. 633–648, 11 jan. 2007.
- BERGSTEN, J. A review of long-branch attraction. **Cladistics**, v. 21, p. 163–193, 2005.
- BERRY, P. E. Biological inventories and the PhyloCode. **TAXON**, v. 51, n. 1, p. 27–29, fev. 2002.
- BETANCUR, R. et al. Phylogenomic incongruence, hypothesis testing, and taxonomic sampling: The monophyly of characiform fishes. **Evolution**, v. 73, n. 2, p. 329–345, 4 fev. 2019.
- BIRD, N. C.; MABEE, P. M. **Developmental Morphology of the Axial Skeleton of the Zebrafish, Danio rerio (Ostariophysi: Cyprinidae)** **Developmental Dynamics**, 2003.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. TESTING FOR PHYLOGENETIC SIGNAL IN COMPARATIVE DATA: BEHAVIORAL TRAITS ARE MORE LABILE. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717–745, abr. 2003.
- BONETT, R. M.; STEFFEN, M. A.; ROBISON, G. A. Heterochrony repolarized: a phylogenetic analysis of developmental timing in plethodontid salamanders. **EvoDevo**, v. 5, n. 1, p. 27, 2014.
- BOSSY, J.; DELAGE, J.; GÉRY, J. Interprétation histo-morphologique de l'organe frontal des Crenuchidae. **Compt. Rend. l'Acad. Sci.**, v. 261, p. 4837–4840, 1965.
- BRÄGER, Z.; MORITZ, T. A scale atlas for common Mediterranean teleost fishes. **Vertebrate zoology**, v. 66, n. 3, p. 275 – 386, 2016.

- BRAZEAU, M. D. Problematic character coding methods in morphology and their effects. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 104, n. 3, p. 489–498, nov. 2011.
- BREMER, K. BRANCH SUPPORT AND TREE STABILITY. **Cladistics**, v. 10, n. 3, p. 295–304, set. 1994.
- BRITTO, M. **Análise filogenética da ordem Siluriformes com ênfase nas relações da superfamília Loricarioidea (Teleostei: Ostariophysi)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2003.
- BRITZ, R.; CONWAY, K. W. Osteology of Paedocypris, a miniature and highly developmentally truncated fish (Teleostei: Ostariophysi: Cyprinidae). **Journal of Morphology**, v. 270, n. 4, p. 389–412, abr. 2009.
- BRITZ, R.; CONWAY, K. W.; RÜBER, L. Miniatures, morphology and molecules: Paedocypris and its phylogenetic position (Teleostei, Cypriniformes). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 172, n. 3, p. 556–615, nov. 2014.
- BRONZATI, M. Should the terms “basal taxon” and “transitional taxon” be extinguished from cladistic studies with extinct organisms? **Palaeontologia Electronica**, 2015.
- BRONZATI, M.; MONTEFELTRO, F. C.; LANGER, M. C. A species-level supertree of Crocodyliformes. **Historical Biology**, v. 24, n. 6, p. 598–606, dez. 2012.
- BRYANT, H. N. Comments on the Phylogenetic Definition of Taxon Names and Conventions Regarding the Naming of Crown Clades. **Systematic Biology**, v. 43, n. 1, p. 124, mar. 1994.
- BUCKUP, P. A. Review of the characidiin fishes (Teleostei: Characiformes), with descriptions of four new genera and ten new species. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 4, n. 2, p. 97–154, 1993a.
- BUCKUP, P. A. The monophyly of the Characidiinae, a Neotropical groups of characiforms fishes (Teleostei: Ostariophysi). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 108, p. 225–245, 1993b.
- BUCKUP, P. A. Relationships of the Characidiinae and Phylogeny of Characiform Fishes (Teleostei: Ostariophysi). An overview. In: MALABARBA, L. R. et al. (Eds.). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Porto Alegre: EDIPUCRS, 1998. p. 603.
- BUCKUP, P. A. et al. Waterfall climbing in Characidium (Crenuchidae: Characidiinae) from eastern Brazil. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 11, n. 3, p. 273–278, 2000.
- BUCKUP, P. A. Family Crenuchidae. In: REIS, R. E.; KULLANDER, S. O.;

- FERRARIS, C. J. J. (Eds.). **Check list of the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre: EDIPUCRS, 2003. p. 603.
- BUCKUP, P. A. Phylogenetic interrelationships and reductive evolution in neotropical characidiin fishes (Characiformes: Ostariophysi). **Cladistics**, v. 9, p. 305–341, 1993c.
- BUCKUP, P. A. Family Crenuchidae - South American Darters. In: **Field Guide to the fishes of the Amazon, Orinoco and guianas**. New Jersey: Princeton University Press, 2018. p. 464.
- BUCKUP, P. A.; HAHN, L. Characidium vestigipinne: A New Species of Characidiinae (Teleostei, Characiformes) from Southern Brazil. **Copeia**, v. 2000, n. 1, p. 150–155, jan. 2000.
- BUCKUP, P. A.; REIS, R. E. Characidiin Genus Characidium (Teleostei, Characiformes) in Southern Brazil, with Description of Three New Species. **Copeia**, v. 1997, n. 3, p. 531–548, 1997.
- BUTLER, M. A.; KING, A. A. Phylogenetic Comparative Analysis: A Modeling Approach for Adaptive Evolution. **The American Naturalist**, v. 164, n. 6, p. 683–695, dez. 2004.
- BUTLER, R. J.; UPCHURCH, P.; NORMAN, D. B. The phylogeny of the ornithischian dinosaurs. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 6, n. 1, p. 1–40, jan. 2008.
- CALCAGNOTTO, D.; SCHAEFER, S. A.; DESALLE, R. Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 36, n. 1, p. 135–153, jul. 2005.
- CAMPANARIO, C. M. **Revisão taxonômica do gênero Crenuchus Günther (1863), com uma hipótese sobre a filogenia de Crenuchinae. (Characiformes - Ostariophysi)**. [s.l.: s.n.].
- CANTINO, P. D.; DE QUEIROZ, K. **international code of phylogenetic nomenclature**, 2010.
- CANTINO, P. D.; OLMSTEAD, R. G.; WAGSTAFF, S. J. A Comparison of Phylogenetic Nomenclature with the Current System: A Botanical Case Study. **Systematic Biology**, v. 46, n. 2, p. 313, jun. 1997.
- CANTINO, P. D.; QUEIROZ, K. DE. **International Code of Phylogenetic Nomenclature (PhyloCode)**. Version 6. | Boca Raton: CRC Press, 2020. | Ratified on January 20, 2019, by the Committee on Phylogenetic Nomenclature, of the International Society for Phylogenetic Nomenclature: CRC Press, 2020.
- CASTRO, R. M. C.; CASTRO, M. C. Proposta de uma nomenclatura osteológica para

- Characiformes (Pisces, Ostariophysi). **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Série Zoologia**, v. 3, n. 1, p. 25–32, 1987.
- CELLINESE, N.; BAUM, D. A.; MISHLER, B. D. Species and Phylogenetic Nomenclature. **Systematic Biology**, v. 61, n. 5, p. 885–891, 1 out. 2012.
- CHRANILOV, N. Beiträge zur Kenntnis des Weber'schen Apparates der Ostariophysi. 1. Vergleichend-anatomische € Übersicht der Knochenelemente des Weber'schen Apparates bei Cypriniformes. **Zool Jahrb Anat**, v. 49, p. 501–597, 1972.
- CHURCHILL, M.; CLEMENTZ, M. T.; KOHNO, N. Cope's rule and the evolution of body size in Pinnipedimorpha (Mammalia: Carnivora). **Evolution**, v. 69, n. 1, p. 201–215, jan. 2015.
- CLARKE, K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. **Austral Ecology**, v. 18, n. 1, p. 117–143, mar. 1993.
- CLAVERIE, T.; WAINWRIGHT, P. C. A Morphospace for Reef Fishes: Elongation Is the Dominant Axis of Body Shape Evolution. **PLoS ONE**, v. 9, n. 11, p. e112732, 19 nov. 2014.
- CONWAY, K. W.; BRITZ, R. Sexual dimorphism of the Weberian apparatus and pectoral girdle in *Sundadanio axelrodi* (Ostariophysi: Cyprinidae). **Journal of Fish Biology**, v. 71, n. 5, p. 1562–1570, nov. 2007.
- COPE, E. D. **The primary factors of organic evolution**. [s.l.] Open Court Publishing Company, 1896.
- COSTA, W. J. E. M.; LE BAIL, P.-Y. Fluviphylax palikur: A New Poeciliid from the Rio Oiapoque Basin, Northern Brazil (Cyprinodontiformes: Cyprinodontoidei), with Comments on Miniaturization in Fluviphylax and Other Neotropical Freshwater Fishes. **Copeia**, v. 4, p. 1027–1034, 1999.
- DAGOSTA, F. C. P.; PINNA, M. DE. Biogeography of Amazonian fishes: deconstructing river basins as biogeographic units. **Neotropical Ichthyology**, v. 15, n. 3, 28 set. 2017.
- DAHDUL, W. M. et al. The Teleost Anatomy Ontology: Anatomical Representation for the Genomics Age. **Systematic Biology**, v. 59, n. 4, p. 369–383, 1 jul. 2010.
- DARLIM, G.; MARINHO, M. M. F. *Moenkhausia lepidura* (Kner, 1858) (Characiformes, Characidae): osteology and relationships. **Biota Neotropica**, v. 18, n. 4, 9 ago. 2018.
- DAVIS, J. I.; NIXON, K. C. Populations, Genetic variation, and the delimitation of Phylogenetic Species. **Sysf. Biol.**, v. 41, n. 4, p. 421–435, 1992.

- DAYRAT, B. Advantages of naming species under the PhyloCode: An example of how a new species of Discodorididae (Mollusca, Gastropoda , Euthyneura , Nudibranchia , Doridina) may be named. **Marine Biology Research**, v. 1, n. 3, p. 216–232, jul. 2005.
- DAYRAT, B. et al. Species Names in the PhyloCode: The Approach Adopted by the International Society for Phylogenetic Nomenclature. **Systematic Biology**, v. 57, n. 3, p. 507–514, 1 jun. 2008.
- DAYRAT, B.; GOSLINER, T. M. Species names and metaphyly: a case study in Discodorididae (Mollusca, Gastropoda, Euthyneura, Nudibranchia, Doridina). **Zoologica Scripta**, v. 34, n. 2, p. 199–224, mar. 2005.
- DAYRAT, B.; SCHANDER, C.; ANGIELCZYK, K. D. Suggestions for a new species nomenclature. **TAXON**, v. 53, n. 2, p. 485–491, maio 2004.
- DE PINNA, M. et al. A new family of neotropical freshwater fishes from deep fossorial Amazonian habitat, with a reappraisal of morphological characiform phylogeny (Teleostei: Ostariophysi). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 182, n. 1, p. 76–106, 1 jan. 2018.
- DE PINNA, M. C. C.; ZUANON, J. The Genus Typhlobelus: Monophyly and Taxonomy, with Description of a New Species with a Unique Pseudotympanic Structure (Teleostei: Trichomycteridae). **Copeia**, v. 2013, n. 3, p. 441–453, 27 set. 2013.
- DE PINNA, M. G. G. Concepts and test of Homolgy in the Cladistic paradigm. **Cladistics**, v. 7, p. 367–394, 1991.
- DE QUEIROZ, K. Phylogenetic definition and taxonomic philosophy. **Biology and Philosophy**, v. 7, p. 295–313, 1992.
- DE QUEIROZ, K. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. In: D. J. HOWARD, S. H. B. (Ed.). **Endless forms: Species and speciation**. New York: Oxford University Press, 1998. p. 57–75.
- DE QUEIROZ, K. A Unified Concept of Species and Its Consequences for the Future of Taxonomy. **Proceedings of the California Academy of Sciences**, v. 56, n. 18, p. 196–215, 2005.
- DE QUEIROZ, K. Species Concepts and Species Delimitation. **Systematic Biology**, v. 56, n. 6, p. 879–886, 1 dez. 2007.
- DE QUEIROZ, K. Nodes, Branches, and Phylogenetic Definitions. **Systematic Biology**, v. 62, n. 4, p. 625–632, 1 jul. 2013.
- DE QUEIROZ, K.; DONOGHUE, M. J. Phylogenetic Nomenclature, Hierarchical

- Information, and Testability. **Systematic Biology**, v. 62, n. 1, p. 167–174, 1 jan. 2013.
- DE QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. Phylogeny as a central principal in taxonomy. **Systematic Zoology**, v. 39, n. 4, p. 307–322, 1990.
- DE QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. Phylogenetic taxonomy. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 23, p. 449–480, 1992.
- DE QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 9, n. 1, p. 27–31, 1994.
- DOMINGUEZ, E. Forum – Taxonomic Stability is Ignorance. **Cladistics**, v. 13, n. 4, p. 367–372, dez. 1997.
- DOMINGUEZ, E.; WHEELER, Q. D. Forum - Taxonomic Stability is Ignorance. **Cladistics**, v. 13, n. 4, p. 367–372, dez. 1997.
- DUBOIS, A. Naming taxa from cladograms: A cautionary tale. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 42, n. 2, p. 317–330, fev. 2007.
- DUTRA, G. M. et al. The pseudotympanum in the Gymnotiformes (Teleostei, Ostariophysi, Otophysi): homology and evolution of a previously unexplored system in Neotropical electric fishes. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 174, n. 1, p. 114–129, maio 2015.
- EIGENMANN, C. H. Reports on the expedition to British Guiana of the Indiana University and the Carnegie Museum, 1908. Report no. 1. Some new genera and species of fishes from British Guiana. **Annals of the Carnegie Museum**, v. 6, n. 1, p. 4–54, 1909.
- ESCHMEYER, W. N. **The catalog of fishes**. Disponível em: <<http://researcharchive.calacademy.org>>. Acesso em: 3 ago. 2016.
- FARRIS, J. Phylogenetic classification of fossils with recent species. **Systematic Biology**, 1976.
- FARRIS, J. S. The logical basis of phylogenetic analysis. In: PLATNICK, N. I.; FUNK, V. A. (Eds.). **Advances in Cladistics**. New York: Columbia University Press, 1983. p. 1–36.
- FAUL, F. et al. G*Power 3: A flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. **Behavior Research Methods**, v. 39, n. 2, p. 175–191, maio 2007.
- FAUL, F. et al. Statistical power analyses using G*Power 3.1: Tests for correlation and regression analyses. **Behavior Research Methods**, v. 41, n. 4, p. 1149–1160, nov. 2009.
- FELICE, R. N.; GOSWAMI, A. Developmental origins of mosaic evolution in the avian cranium. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 3, p. 555–560,

16 jan. 2018.

FELSENSTEIN, J. Phylogenies and the Comparative Method. **The American Naturalist**, v. 125, n. 1, p. 1–15, 1985a.

FELSENSTEIN, J. Confidence Limits on Phylogenies: An Approach Using the Bootstrap. **Evolution**, v. 39, n. 4, p. 783, jul. 1985b.

FERREIRA, G. S. et al. Phylogeny, biogeography and diversification patterns of side-necked turtles (Testudines: Pleurodira). **Royal Society Open Science**, v. 5, n. 3, p. 171773, 28 mar. 2018.

FINK, S. V.; FINK, W. L. Interrelationships of the Ostariophysan fishes. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 72, p. 297–353, 1981.

FINK, S. V.; GREENWOOD, P. H.; FINK, W. L. A Critique of Recent Work on Fossil Ostariophysan Fishes. **Copeia**, v. 1984, n. 4, p. 1033, 18 dez. 1984.

FINK, W. L.; WEITZMAN, S. The so-called cheirodontin fishes of Central America with a description of two new species (Pisces: Characidae). **Smithson. Contr. Zool.**, v. 172, p. 1–46, 1974.

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N.; FONG, J. D. **ESCHMEYER'S CATALOG OF FISHES: SPECIES BY FAMILY/SUBFAMILY**. Disponível em: <<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>>.

FUGITA, K. **The caudal skeleton of teleostean fishes**. Tokyo: Tokai University Press, 1990.

GAO, K.; SUN, Y. Is the PhyloCode better than Linnaean system? **Chinese Science Bulletin**, v. 48, n. 3, p. 308–312, fev. 2003.

GÉRY, J. **Characoids of the world**. [s.l.] Neptune City, N.J. (USA) T.F.H. Publications, 1977.

GÉRY, J. R.. Paired Frontal Foramina in Living Teleosts: Definition of a New Family of Characoid Fishes, the Crenuchidae. **Nature**, v. 198, n. 4879, p. 502–503, 4 maio 1963.

GODOY, P. L. et al. The multi-peak adaptive landscape of crocodylomorph body size evolution. **BMC Evolutionary Biology**, v. 19, n. 1, p. 167, 7 dez. 2019.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, n. 5, p. 774–786, out. 2008.

GOLOBOFF, P. A.; MATTONI, C. I.; QUINTEROS, A. S. Continuous characters analyzed as such. **Cladistics**, v. 22, n. 6, p. 589–601, dez. 2006.

GOLOBOFF, P.; FARRIS, J.; NIXON, K. C. **T.N.T.: Tree Analysis Using New**

Technology, 2003.

GOSWAMI, A.; POLLY, P. D. The Influence of Modularity on Cranial Morphological Disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). **PLoS ONE**, v. 5, n. 3, p. e9517, 3 mar. 2010.

GOULD. **Ontogeny and Phylogeny**. Cambridge: Harvard University Press, 1977.

GRAÇA, W. J.; PAVANELLI, C. S. Characidium heirmostigmata, a new characidiin fish (Characiformes: Crenuchidae) from the upper rio Paraná basin, Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 6, n. 1, p. 53–56, 2008.

GREENWOOD, P. H. et al. Phyletic studies of Teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. **Bull Am Mus Nat Hist**, v. 131, p. 339–456, 1966.

GÜNTHER, A. On new species of fishes from the Essequibo. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 12, n. 72, p. 441–443, 1863.

GÜNTHER, A. Catalogue of the fishes in the British Museum. **London, British Museum**, v. 5, n. 365, 1864.

HALLIDAY, T. J. D.; GOSWAMI, A. Eutherian morphological disparity across the end-Cretaceous mass extinction. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 118, n. 1, p. 152–168, maio 2016.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, n. 1, p. 9p., 2001.

HANKEN, J.; WAKE, D. B. Miniaturization of Body Size: Organismal Consequences and Evolutionary Significance. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 24, p. 501–519, 1993.

HANSEN, T. F. STABILIZING SELECTION AND THE COMPARATIVE ANALYSIS OF ADAPTATION. **Evolution**, v. 51, n. 5, p. 1341–1351, 31 out. 1997.

HARMON, L. J. et al. GEIGER: investigating evolutionary radiations. **Bioinformatics**, v. 24, n. 1, p. 129–131, 1 jan. 2008.

HEIM, N. A. et al. Cope's rule in the evolution of marine animals. **Science**, v. 347, n. 6224, p. 867–870, 20 fev. 2015.

HENNIG, W. **Phylogenetics Systematics**. [s.l.] Urbana, 1966.

HENNIG, W. Cladistic Analysis or Cladistic Classification? A Reply to Ernst Mayr. **Systematic Zoology**, 1975.

HESSE, M.; POPPER, K. R. Conjectures and Refutations: The Growth of Scientific Knowledge. **The Philosophical Quarterly**, v. 15, n. 61, p. 372, out. 1965.

HOEDEMAN, J. J. **Naturalist' guide to fresh-water aquarium fish**. New York:

Sterling Publishing Co, 1974.

HONE, D. W. E.; BENTON, M. J. Cope's Rule in the Pterosauria, and differing perceptions of Cope's Rule at different taxonomic levels. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 20, n. 3, p. 1164–1170, maio 2007.

HULL, D. L. The role of theories in biological systematics. **Studies in History and Philosophy of Biomedical Sciences**, v. 32, n. 2, p. 221–238, 2001.

ICZN. **International Code of Zoological Nomenclature** London, UK International Code Trust for Zoological Nomenclature, 1999.

IUCN. **IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1**. Second ed. Gland, UK: Switzerland and Cambridge, 2012.

JOYCE, W. G.; PARHAM, J. F.; GAUTHIER, J. A. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxons names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. **Journal of Paleontology**, v. 78, n. 5, p. 989–1013, 2004.

KLUGE, A. Testability and the Refutation and Corroboration of Cladistic Hypotheses. **Cladistics**, v. 13, n. 1–2, p. 81–96, mar. 1997.

LANGEANI, F. Phylogenetic Study of the Hemiodontidae (Ostariophysi: Characiformes). In: MALABARBA, L. R. et al. (Eds.). **Phylogeny and classification of neotropical fishes**. Porto Alegre, PR: EDIPUCRS, 1998. p. 145–160.

LANGER, M. C. Linnaeus and the Phylocode: where are the differences? **Taxon**, v. 50, p. 1091–1096, 2001.

LANGER, M. C. et al. The origin and early evolution of dinosaurs. **Biological Reviews**, v. 85, n. 1, p. 55–110, fev. 2010.

LAROCHE, O.; ZELDITCH, M. L.; CLOUTIER, R. Modularity promotes morphological divergence in ray-finned fishes. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 7278, 8 dez. 2018.

LAUTENSCHLAGER, S. et al. The role of miniaturization in the evolution of the mammalian jaw and middle ear. **Nature**, v. 561, n. 7724, p. 533–537, 17 set. 2018.

LIEM, K. et al. **Functional Anatomy of Vertebrates - An Evolutionary Perspective**. 3 ed. ed. [s.l.] Cengage Learning, 2012.

LIPPITSCH, E. Phylogenetic study of cichlid fishes in Lake Tanganyika: a lepidological approach. **Journal of Fish Biology**, v. 53, p. 752–766, 1998.

LUCENA, C. A.. CAS. 1993. **Estudo filogenético da família Characidae, com uma discussão dos grupos naturais propostos (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 1993.

- LUCENA, C. A.; MENEZES, N. A. A phylogenetic analysis of Roestes Günther and Gilbertolus Eigenmann, with a hypothesis on the relationships of the Cynodontidae and Acestrorhynchidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**, p. 261–278, 1998.
- LUJAN, N. K. et al. Description of a New, Narrowly Endemic South American Darter (Characiformes: Crenuchidae) from the Central Guiana Shield Highlands of Guyana. **Copeia**, v. 2013, n. 3, p. 454–463, 27 set. 2013.
- MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis**.
- MALABARBA, L. R. Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). In: MALABARBA, L. R. et al. (Eds.). **Phylogeny and classification of neotropical fishes**. Edipucrs ed. Porto Alegre, PR: [s.n.]. p. 193–234.
- MATTOX, G. M.; BRITZ, R.; TOLEDO-PIZA, M. Skeletal development and ossification sequence of the characiform *Salminus brasiliensis* (Ostariophysi: Characidae). **CHTHYOLOGICAL EXPLORATION OF FRESHWATERS**, v. 25, n. 2, p. 103–158, 2014.
- MYERS, G.S. Descriptions of new South American fresh-water fishes collected by Dr. Carl Ternetz. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 68, n. 3, p. 107–135, 1927.
- MYERS, G.S. Trends in the evolution of teleostean fishes. **Stanford Ichthyol. Bull.**, n. 7, p. 27–30, 1958.
- MCSHEA, D. W. Complexity and homoplasy. In: SANDERSON, J. M.; HUFFORD, L. (Eds.). **Homoplasy: the recurrence of similarity in evolution**. New York: Academic Press, 1996. p. 207–225.
- MEDONÇA, M.; NETTO-FERREIRA, A. New species of *Characidium* (Characiformes: Crenuchidae) from the Rio Tapajós and Rio Xingu drainages, Pará, Brazil. **Zootaxa**, v. 4021, n. 1, p. 187, 24 set. 2015.
- MELO, B. F. et al. Accelerated Diversification Explains the Exceptional Species Richness of Tropical Characoid Fishes. **Systematic Biology**, 7 jun. 2021.
- MELO, M. R. S.; BUCKUP, P. A. *Characidium stigmatosum* (Characiformes: Crenuchidae): A New Species of Characidiin Fish from Central Brazil. **Copeia**, v. 2002, n. 4, p. 988–993, dez. 2002.
- MELO, M. R. S.; BUCKUP, P. A.; OYAKAWA, O. T. A new species of *Characidium* Reinhardt, 1867 (Characiformes: Crenuchidae) endemic to the Atlantic Forest in Paraná

- State, southern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 14, n. 3, 2016.
- MELO, M. R. S.; OYAKAWA, O. T. A New Species of *Characidium* Reinhardt (Characiformes, Crenuchidae) with a Distinctively Dimorphic Male. **Copeia**, v. 103, n. 2, p. 281–289, jul. 2015.
- MENEZES, N. A. et al. Biogeography of Glandulocaudinae (Teleostei: Characiformes: Characidae) revisited: Phylogenetic patterns, historical geology and genetic connectivity. **Zootaxa**, v. 1726, p. 33–48, 2008.
- MINELLI, A. Species diversity vs. morphological disparity in the light of evolutionary developmental biology: Table 1. **Annals of Botany**, v. 117, n. 5, p. 781–794, abr. 2016.
- MIQUELARENA, A.; ARAMBURU, R. Osteología y lepidología de *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characidae). **Limnobiós**, v. 2, n. 7, p. 491–512, 1983.
- MIRANDE, J. M. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. **Neotropical Ichthyology**, v. 8, n. 3, p. 385–568, 2010.
- MIRANDE, J. M. Morphology, molecules and the phylogeny of Characidae (Teleostei, Characiformes). **Cladistics**, v. 35, n. 3, p. 282–300, 29 jun. 2019.
- MORAN, D.; SOFTLEY, R.; WARRANT, E. J. The energetic cost of vision and the evolution of eyeless Mexican cavefish. **Science Advances**, v. 1, n. 8, p. e1500363, 11 set. 2015.
- MOREIRA, C. R. **Relações filogenéticas em Iguanodectinae (Characidae: Characiformes: Teleostei)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2002.
- MOREIRA, C. R. **Relações filogenéticas na ordem Characiformes (Teleostei: Ostariophysi)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2007.
- MÜLLER, R. T. et al. Early evolution of sauropodomorphs: anatomy and phylogenetic relationships of a remarkably well-preserved dinosaur from the Upper Triassic of southern Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 15 maio 2018.
- NELSON, G.; PLATNICK, N. I. **Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance**. New York: Columbia University Press, 1981.
- NELSON, J. S. **Fishes of the World**. [s.l.] John Wiley & Sons, 2006.
- NETTO-FERREIRA, A. **Relações filogenéticas dos gêneros de Lebiasinidae (Ostariophysi, Characiformes)**. [s.l.] Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2006.
- NETTO-FERREIRA, A. **Osteología y lepidología de *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characidae)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2010a.
- NETTO-FERREIRA, A.; BIRINDELLI, J.; BUCKUP, P. A new miniature species of *Characidium* Reinhardt (Ostariophysi: Characiformes: Crenuchidae) from the headwaters

of the rio Araguaia, Brazil. **Zootaxa**, v. 3664, n. 3, p. 361, 27 maio 2013a.

NETTO-FERREIRA, A. L. **Revisão taxonômica e relações interspecíficas de Lebiasininae (Ostariophysi: Characiformes: Lebiasinidae)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2010b.

NETTO-FERREIRA, A. L.; BIRINDELLI, J. L. O.; BUCKUP, A. P. A new miniature species of Characidium Reinhardt (Ostariophysi: Characiformes: Crenuchidae) from the headwaters of the rio Araguaia, Brazil. **Zootaxa**, v. 3664, n. 3, p. 361, 27 maio 2013b.

NIXON, K. On the Other “Phylogenetic Systematics”. **Cladistics**, v. 16, n. 3, p. 298–318, set. 2000.

NIXON, K. C.; CARPENTER, J. M. On Outgroups. **Cladistics**, v. 9, n. 4, p. 413–426, dez. 1993.

NORTHCUTT, G. The phylogenetic distribution and innervation of craniata mechanoreceptive lateral lines. In: SP, C.; P., G.; H, M. (Eds.). **The mechanosensory lateral line**. [s.l: s.n.]. p. 17–78.

OHARA, W. M.; PASTANA, M.; CAMELIER, P. The monophyly of Crenuchinae and description of two new species of Poecilocharax (Teleostei: Crenuchidae) based on phenotypic and genotypic evidence. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 16 maio 2022.

OLIVEIRA, C. et al. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. **BMC Evolutionary Biology**, v. 11, n. 1, p. 275, 26 dez. 2011.

ORTÍ, G.; MEYER, A. The radiation of characiform fishes and the limits of resolution of mitochondrial ribosomal DNA sequences. **Systematic Biology**, 1997.

OYAKAWA, O. T. **Relações filogenéticas das famílias Pyrrhulinidae, Lebiasinidae e Erythrinidae (Osteichthyes: Characiformes)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 1998.

PATTERSON, C. Chanoides, a marine Eocene otophysan fish (Teleostei: Ostariophysi). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 4, n. 3, p. 430–456, 1984.

POE, S. et al. A Phylogenetic, Biogeographic, and Taxonomic study of all Extant Species of Anolis (Squamata; Iguanidae). **Systematic Biology**, v. 66, n. 5, p. 663–697, set. 2017.

PRESSWELL, B.; WEITZMAN, S. H.; BERGQUIST, T. Skiocharax meizon, a new genus and species of fish from Guyana with a discussion of its relationships (Characiformes: Crenuchidae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 11, n. 2, p. 175–192, 2000.

PREVOSTI, F. J.; CHEMISQUY, M. A. The impact of missing data on real

- morphological phylogenies: influence of the number and distribution of missing entries. **Cladistics**, v. 26, n. 3, p. 326–339, 19 out. 2009.
- PRUM, R. O. et al. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. **Nature**, v. 526, n. 7574, p. 569–573, 7 out. 2015.
- QUEIROZ, DE K.; CANTINO, P. D.; GAUTHIER, J. A. **Phylonyms: A Companion to the PhyloCode**. [s.l.] CRC Press, 2020.
- R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. ViennaR Foundation for Statistical Computing, 2022.
- RENCH, B. Histological change with evolutionary changes of body size. **Evolution**, v. 2, p. 218–230, 1948.
- REVELL, L. J. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 217–223, abr. 2012.
- REVELL, L. J.; COLLAR, D. C. PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE EVOLUTIONARY CORRELATION USING LIKELIHOOD. **Evolution**, v. 63, n. 4, p. 1090–1100, abr. 2009.
- RIEPPPEL, O. Monophyly, Paraphyly, and Natural Kinds. **Biology & Philosophy**, v. 20, n. 2–3, p. 465–487, mar. 2005.
- RIEPPPEL, O. The PhyloCode: a critical discussion of its theoretical foundation. **Cladistics**, v. 22, n. 2, p. 186–197, abr. 2006.
- ROSA, A. C.; MARTINS, F. D. O.; LANGEANI, F. Miniaturization in Otothyris Myers, 1927 (Loricariidae : Hypoptopomatinae). v. 12, n. 1, p. 53–60, 2014.
- RUEDEN, C. T. et al. ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data. **BMC Bioinformatics**, v. 18, n. 1, p. 529, 29 dez. 2017.
- RUTA, M. et al. Decoupling of morphological disparity and taxic diversity during the adaptive radiation of anomodont therapsids. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1768, p. 20131071–20131071, 14 ago. 2013.
- SCHANDER, C.; THOLLESSON, M. Phylogenetic taxonomy-some comments. **Zoologica Scripta**, v. 24, n. 3, p. 263–268, jul. 1995.
- SCHULTZE, H. P.; ARRATIA, G. The composition of the caudal skeleton of Teleosts (Actinopterygii: Osteichthyes). **Zoo. J.Linn. Soc.**, v. 97, p. 189–231, 1989.
- SCHULTZE, H. P.; ARRATIA, G. The caudal skeleton of basal teleosts, its conventions, and some of its major evolutionary novelties in a temporal dimension. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P.; WILSON, M. V. H. (Eds.). **Mesozoic Fishes 5 - Global Diversity and Evolution**. [s.l.: s.n.]. p. 187–246.

- SCOTT, J.. Alcian blue. Now you see it, now you don't. **Eur. J. Oral Sci.**, v. 104, p. 2–9, 1996.
- SERENO, P. C. The Logical Basis of Phylogenetic Taxonomy. **Systematic Biology**, v. 54, n. 4, p. 595–619, 2005.
- SERENO, P. C. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, p. 070907095847001-???, 4 set. 2007.
- SHIBATTA, O. A.; MURIEL-CUNHA, J.; PINNA, M. C. C. DE. A new subterranean species of Phreatobius Goeldi, 1905 (Siluriformes, Incertae sedis) from the Southwestern Amazon basin. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 47, n. 17, p. 191–201, 2007.
- SIDLAUSKAS, B. CONTINUOUS AND ARRESTED MORPHOLOGICAL DIVERSIFICATION IN SISTER CLADES OF CHARACIFORM FISHES: A PHYLOMORPHOSPACE APPROACH. **Evolution**, v. 62, n. 12, p. 3135–3156, dez. 2008.
- SIDOR, C. A. SIMPLIFICATION AS A TREND IN SYNAPSID CRANIAL EVOLUTION. **Evolution**, v. 55, n. 7, p. 1419–1442, jul. 2001.
- SIMÕES, T. R. et al. Giant taxon-character matrices: quality of character constructions remains critical regardless of size. **Cladistics**, v. 33, n. 2, p. 198–219, abr. 2017.
- SONG, J.; PARENTI, L. R. Clearing and Staining Whole Fish Specimens for Simultaneous Demonstration of Bone, Cartilage, and Nerves. **Copeia**, v. 1995, n. 1, p. 114, 15 fev. 1995.
- SPRINGER, V. G.; JOHNSON, G. D. Use and advantages of ethanol solution of alizarin red S dye for staining bone in fishes. **Copeia**, p. 300–301, 2000.
- STARKS, E. C. **The primary shoulder girdle of the bony fishes**. University ed. [s.l.: s.n.].
- STOCKDALE, M. T.; BENTON, M. J. Environmental drivers of body size evolution in crocodile-line archosaurs. **Communications Biology**, v. 4, n. 1, p. 38, 7 jan. 2021.
- SUNDBERG, P.; PLEIJEL, F. Phylogenetic classification and the definition of taxon names. **Zoologica Scripta**, v. 23, n. 1, p. 19–25, jan. 1994.
- TAYLOR, W.; VAN DYKE, G. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium**, n. 9, p. 107–119, 1985.
- TOLEDO-PIZA, M. The Neotropical Fish Subfamily Cynodontinae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): A Phylogenetic Study and a Revision of Cynodon and Rhaphiodon. **American Museum Novitates**, n. 3286, p. 1–88, 2000.
- TOLEDO-PIZA, M.; MATTOX, G. M. T.; BRITZ, R. Priocharax nanus, a new miniature

- characid from the rio Negro, Amazon basin (Ostariophysi: Characiformes), with an updated list of miniature Neotropical freshwater fishes. **Neotropical Ichthyology**, v. 12, n. 2, p. 229–246, abr. 2014.
- UIEDA, V. et al. Rede alimentar em duas comunidades de um riacho de água doce. **An. Semin. Fiube**, v. 1, p. 97–113, 1987.
- VAN DER LAAN, R.; ESCHMEYER, W. N.; FRICKE, R. Family-group names of Recent fishes. **Zootaxa**, v. 3882, n. 1, p. 1, 11 nov. 2014.
- VAN DER WOUDE, E. et al. Breaking Haller's Rule: Brain-Body Size Isometry in a Minute Parasitic Wasp. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 81, n. 2, p. 86–92, 2013.
- VAN DER WOUDE, E.; SMID, H. M. How to escape from haller's rule: Olfactory system complexity in small and large *Trichogramma evanescens* parasitic wasps. **Journal of Comparative Neurology**, v. 524, n. 9, p. 1876–1891, 15 jun. 2016.
- VARI, R. P. Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pices, Characoidea). **Bull Brit Mus**, v. 36, p. 261–344, 1979.
- VARI, R. P. Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae, and Chilodontidae (Pisces: Characiformes). **Smithson. Contr. Zool.**, v. 378, p. 1–60, 1983.
- VARI, R. P. A phylogenetic study of the Neotropical characiform family Curimatidae (Pisces: Ostariophysi). **Smithson. Contr. Zool.**, v. 471, p. 1–71, 1989.
- WAGNER, G. P. Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity. **American Zoologist**, v. 36, n. 1, p. 36–43, 1 fev. 1996.
- WALKER, M. B.; KIMMEL, C. B. A two-color acid-free cartilage and bone stain for zebrafish larvae. **Biotechnic & histochemistry: official publication of the Biological Stain Commission**, v. 82, n. 1, p. 23–28, 2007.
- WEITZMAN, S.. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. **Stanford Ichthyol.**, v. 8, n. 1, p. 1–77, 1962.
- WEITZMAN, S.. Osteology and relationships of South American characid fishes of subfamilies Lebiasinidae and Erythrinidae with special reference to subtribe Nannostomina. **Proceedings of the United States National Museum**, v. 116, p. 127–170, 1964.
- WEITZMAN, S.; MALABARBA, L. R. Systematics of *Spintherobolus* (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae) from eastern Brazil. **Ichthyol. Explor. Freshw.**, v. 10, n. 1, p. 1–43, 1999.
- WEITZMAN, S. H.; GÉRY, J. The relationships of the South American pygmy Characoid

- fishes of the genus *Elachocharax*, with a redescription of *Elachocharax junki* (Teleostei: Characidae). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 93, n. 4, p. 887–913, 1980.
- WEITZMAN, S. H.; VARI, R. P. Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 10, n. 12, p. 444–465, 1988.
- WIENS, J. J. et al. Ontogeny Discombobulates Phylogeny: Paedomorphosis and Higher-Level Salamander Relationships. **Systematic Biology**, v. 54, n. 1, p. 91–110, 1 fev. 2005.
- WIENS, J. J. Can Incomplete Taxa Rescue Phylogenetic Analyses from Long-Branch Attraction? **Systematic Biology**, v. 54, n. 5, p. 731–742, 1 out. 2005.
- WIENS, J. J.; TIU, J. Highly Incomplete Taxa Can Rescue Phylogenetic Analyses from the Negative Impacts of Limited Taxon Sampling. **PLoS ONE**, v. 7, n. 8, p. e42925, 10 ago. 2012.
- WILBERG, E. W. What's in an Outgroup? The Impact of Outgroup Choice on the Phylogenetic Position of *Thalattosuchia* (Crocodylomorpha) and the Origin of Crocodyliformes. **Systematic Biology**, v. 64, n. 4, p. 621–637, 1 jul. 2015.
- WILEY, E. O. **Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics** John Wiley & Sons, Inc., 1981.
- WILEY, E. O. et al. **The Compleat Cladist. A primer of phylogenetic procedures**. Lawrence: University of Kansas, 1991.
- WILKINSON, M. Coping with Abundant Missing Entries in Phylogenetic Inference Using Parsimony. **Systematic Biology**, v. 44, n. 4, p. 501–514, 1995.
- WINTERBOTTOM, R. A Descriptive Synonymy of the Striated Muscles of the Teleostei. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 125, p. 225–317, 1973.
- WINTHER, R. G. Varieties of modules: Kinds, levels, origins, and behaviors. **Journal of Experimental Zoology**, v. 291, n. 2, p. 116–129, 15 ago. 2001.
- ZANATA, A. M. et al. A new rheophilic South American darter (Crenuchidae: Characium) from the rio Juruena basin, Brazil, with comments on morphological adaptations to life in fast-flowing waters. **Journal of Fish Biology**, v. 97, n. 5, p. 1343–1353, 28 nov. 2020.
- ZANATA, A. M. **Estudo das relações filogenéticas do gênero *Brycon* Müller and Troschel, 1844 (Characidae; Characiformes)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2000.
- ZANATA, A. M.; VARI, R. P. The family Alestidae (Ostariophysi, Characiformes): a

phylogenetic analysis of a trans-Atlantic clade. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 145, n. 1, p. 1–144, set. 2005.

ZARSKÉ, A. *Geryichthys sterbai* gen. et spec. nov. und *Microcharacidium geryi* spec. nov.: Beschreibung einer neuen Gattung und zweier neuer Arten von Bodensalmlern aus dem Einzugsgebiet des Rio Ucayali in Peru (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes: Characidiidae). **Zoologische Abhandlungen**, v. 9, n. 49, 1997.

ZUANON, J.; CARVALHO, L. N. .; SAZIMA, I. A chamaleon Characiin. The plnt-clinging and colours-chaging ammocryptocharax elegans (Characidiinae: Crenuchidae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 17, n. 3, p. 225–232, 2006.

ANEXO I

MATRIX MORFOLÓGICA RESULTANTE DA CODIFICAÇÃO DE TODAS AS OTUs E TODOS OS CARACTERES ANALISADOS. ESTADOS DE CARÁTER POLIMÓRFICOS SÃO SEPARADOS POR (&), CODIFICAÇÃO NÃO APLICÁVEL É REPRESENTADA POR (-), E *MISSING DATA* É REPRESENTADO POR (?).

	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		
<i>Grenuchus spirulus</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	
<i>Poecilocharax bovaliorum</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Poecilocharax weitzmani</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	-	-	-	
<i>Tiyugichthys testaceus</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	-	0	
<i>Tiyugichthys mirin</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	-	0	
<i>Odontocharacidium aphanes</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	0	0	1	0	-	0		
<i>Skiocharax meizon</i>	0	1	1	0	1	0	0	-	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	?	?	?	?	0	-	?	0	1	0	-	0
<i>Characidium stigmosum</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	-	0		
<i>Characidium xanthopteron</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	
<i>Characidium bimaculatum</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1		
<i>Characidium schubarti</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	
<i>Characidium interruptum</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	-	1	
<i>Characidium bahiense</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	-	1
<i>Characidium laterale</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	-	1	
<i>Characidium crandellii</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	-	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
<i>Characidium fasciatum</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	?	0	1	1	1	1	1	
<i>Characidium gomesi</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	
<i>Characidium jagosantense</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	
<i>Characidium lanei</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	-	1	
<i>Characidium nana</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	-	1	1	1	1	0	0	1	1	0	-	1
<i>Characidium oiticica</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	-	1	
<i>Characidium rachovii</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	-	1	
<i>Characidium pterostictum</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>Characidium zebra</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	
<i>Elachocharax junki</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	-	1	
<i>Elachocharax mitopterus</i>	0	1	1	0	1	0	0	?	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	-	1	
<i>Elachocharax pulcher</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	?	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	
<i>Gerychthys sterbai</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	1	1	0	0	0	?	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	-	1		
<i>Ammocryptocharax elegans</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
<i>Ammocryptocharax minutus</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	-	1	1	1	1	0	1	1	0	-	1	
<i>Leptocharacidium omospilus</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1
<i>Melanocharacidium auroradiatum</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	-	?	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
<i>Melanocharacidium blennioides</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	-	1	
<i>Melanocharacidium depressum</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
<i>Melanocharacidium dispilomma</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	?	0	1	1	1	1	1	
<i>Melanocharacidium pectorale</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	
<i>Melanocharacidium melanopteron</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	
<i>Melanocharacidium nigrum</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	
<i>Microcharacidium eleotrioides</i>	0	1	0	0	0	0	0	?	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	-	1	
<i>Microcharacidium weitzmani</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	-	1	
<i>Brycon nattereri</i>	1	-	1	1	0	1	0	1	1	0	0	-	0	1	1	1	1	1	-	1	1	0	0	0	0	?	1	1	0	1	1	0	0	1	?	0	1	1	1	1	1	
<i>Oligosarcus pinto</i>	1	-	1	1	0	1	0	1	1	0	0	-	0	1	1	1	1	-	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1		
<i>Chilodus punctatus</i>	?	?	?	?	0	1	0	1	1	0	0	-	0	1	1	1	1	-	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	-	0	1	1	1	1	1	
<i>Hemiodus gracilis</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	-	0	1	1	1	1	-	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	
<i>Hoplerhynchus unitaeniatus</i>	1	-	1	1	0	1	0	1	1	0	0	-	0	1	0	1	1	-	1	1	0	0	0	-	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	
<i>Hoplias sp</i>	1	-	1	1	0	1	0	1	1																																	

Continuação...

	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	
<i>Grenuchus spirulus</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	0	-	1	0	1	0	1	1	
<i>Poecilocharax bovaliorum</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	0	-	1	1	1	0	1	1	
<i>Poecilocharax weitzmani</i>	-	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	-	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	2	0	-	1	0	1	0	1	0	
<i>Tiyugichthys testaceus</i>	-	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	-	0	-	0	0	0	?	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	
<i>Tiyugichthys mirin</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	-	0	-	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	
<i>Odontocharacidium aphanes</i>	-	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	-	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	
<i>Skiocharax meizon</i>	-	0	?	1	1	0	0	1	1	0	?	1	1	1	0	-	?	0	1	0	0	?	1	1	1	0	1	?	1	0	0	1	?	?	?	?	?	1	0	?	?
<i>Characidium stigosum</i>	1	?	1	1	1	0	0	?	1	0	0	1	0	-	0	-	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	
<i>Characidium xanthopteron</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	-	1	-	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	
<i>Characidium bimaculatum</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	?	?	1	1	
<i>Characidium schubarti</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	1	0	1	1	1	0	1	1	
<i>Characidium interruptum</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	?	1	0	1	1	1	0	1	1	
<i>Characidium bahiense</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	-	0	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	
<i>Characidium laterale</i>	?	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	-	0	0	1	?	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	
<i>Characidium crandellii</i>	0	1	1	1	1	0	0&1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1
<i>Characidium fasciatum</i>	1	1	1	1	1	0	0&1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	0	1	0	1	0	?	0	
<i>Characidium gomesi</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1	0&1	
<i>Characidium jagosantense</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	-	0	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	
<i>Characidium lanei</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	1	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Characidium nana</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	-	0	-	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	
<i>Characidium oiticica</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	1	0	0	0	1	0	?	1	
<i>Characidium rachovii</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	-	0	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	
<i>Characidium pterostictum</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Characidium zebra</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	-	1	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	?	0	0	1	0	1	1	
<i>Elachocharax junki</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	
<i>Elachocharax mitopterus</i>	-	0	?	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	?	?	0	0	
<i>Elachocharax pulcher</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	0	0	0	
<i>Geryichthys sterbai</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	
<i>Ammocryptocharax elegans</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	-	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Ammocryptocharax minutus</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	-	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	
<i>Leptocharacidium omospilus</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	-	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Melanocharacidium auroradiatum</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	2	1	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Melanocharacidium blennioides</i>	1	?	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	
<i>Melanocharacidium depressum</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	1	0	1	0	1	1	0	0	
<i>Melanocharacidium dispilomma</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	1	0	1	0	1	0	1	0	
<i>Melanocharacidium pectorale</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	-	1	-	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	
<i>Melanocharacidium melanopteron</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	0	0&1		
<i>Melanocharacidium nigrum</i>	1	0	?	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	
<i>Microcharacidium eleotrioides</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Microcharacidium weitzmani</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	-	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	-	1	1
<i>Brycon nattereri</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	-	1	-	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	-	0	-	1	0
<i>Oligosarcus pinto</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	-	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	-	0	-	1	1	
<i>Chilodus punctatus</i>	1	0	1	1	0	-	-	1	0	0	-	-	0	-	-	-	1	0	1	1	?	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	-	0	-	1	0	
<i>Hemiodus gracilis</i>	0	0	1	1	0	-	-	0	0	0	-	-	0	-	-	1	0	1	1	?	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	
<i>Hoplerthrinus unitaeniatus</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	-	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	-	1	0	1	1	
<i>Hoplias sp</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	3	0	0	2	1	?	0	0	1	0	1	1

Continuação...	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	116	117	118	119	120	
<i>Crenuchus_spirulus</i>	1	1	0	0	1	?	0	-	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	-	-	0	1	0&1	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Poecilocharax_bovaliorum</i>	1	1	0	0	1	?	0	-	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	-	-	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Poecilocharax_weitzmani</i>	1	1	0	0	1	0	0	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	-	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	
<i>Tyngichthys_testaceus</i>	0	1	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	1	1	
<i>Tyngichthys_mirin</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	
<i>Odontocharacidium_aphanes</i>	1	1	0	0	0	-	0	-	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>Skiothocharax_meizon</i>	?	?	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Characidium_stigmosum</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	3	0	1	1	1	0	1	1
<i>Characidium_xanthopteron</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	4	0	0	1	1	0	0	1	
<i>Characidium_bimaculatum</i>	1	1	0	0	1	?	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0	1	1	
<i>Characidium_schubarti</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	3	1	0	1	0	0	1	1	
<i>Characidium_interruptum</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	3	0	0	1	?	0	0	1	
<i>Characidium_bahiense</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0	1	1	
<i>Characidium_laterale</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	3	0	0	?	1	0	1	1		
<i>Characidium_crandellii</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	
<i>Characidium_fasciatum</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	3	1	0	1	1	0	1	1
<i>Characidium_gomesi</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	2	2	1	0	1	1	1	1	1	
<i>Characidium_lagosantense</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	2	3	0	0	1	0&1	0	1	1	
<i>Characidium_lanei</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	2	0	0	1	1	0	1	1	
<i>Characidium_nana</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1
<i>Characidium_oiticica</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	3	1	0	1	1	1	1	1	
<i>Characidium_rachovii</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	
<i>Characidium_pterostictum</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	?	1	1	0	0	1	3	1	0	1	1	0	1	1	1
<i>Characidium_zebra</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0	1	1	
<i>Elachocharax_junki</i>	0	1	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	0	0	0&1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	-	1	0	1	1	
<i>Elachocharax_mitopterus</i>	0	1	0	0	1	0	0	-	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	?	0	0	0	1	0	1	1	
<i>Elachocharax_pulcher</i>	0	1	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	?	?	1	1	1	?	?	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0&1	0	0	0	1	0	1	1	
<i>Gerychthys_sterbai</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Ammocryptocharax_elegans</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	
<i>Ammocryptocharax_minutus</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	-	1	1	0	1	0	1	1	
<i>Leptocharacidium_omospilus</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1	1	0	1	1	0	1	1	
<i>Melanocharacidium_auroradiatum</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Melanocharacidium_blenioides</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	?	1	1	1	1	?	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	
<i>Melanocharacidium_depressum</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	2	2	1	0	1	1	0	1	1	1	
<i>Melanocharacidium_dispolomma</i>	1	1	0	0	1	0	0	-	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Melanocharacidium_pectorale</i>	1	1	0	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1	0	1	1	
<i>Melanocharacidium_melanopteron</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	3	0	0	1	1	0	1	1	
<i>Melanocharacidium_nigrum</i>	1	1	0	0	1	1	0	-	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1
<i>Microcharacidium_eleotrioides</i>	0	1	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1
<i>Microcharacidium_weitzmani</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>Brycon_nattereri</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	-	-	0	1	4	1	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>Oligosarcus_pintoi</i>	1	1	0	0	1	1	0	-	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	-	-	0	0	2	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Chilodus_punctatus</i>	0	1	0	1	?	?	1	1	0	1	1	1	?	0	0	1	1	1	?	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	?	0	1	1	1	1
<i>Hemiodus_gracilis</i>	1	1	0	0	1	1	0	-	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	-	-	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Hoplerthrinus_unitaeniatus</i>	1	1	0	0	0	-	0	-	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	-	-	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	
<i>Hoplias_sp</i>	1	1	0	0	0	-	0	-	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	1	0	1	1	0	1
<i>Apareiodon_piracicabae</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1</																															

Continuação...

	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	
<i>Grenuchus spirulus</i>	1	2	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	-	1	0	-		
<i>Poecilocharax bovalliorum</i>	1	2	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	-	0	0	0	-	0	0	-		
<i>Poecilocharax weitzmani</i>	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	-	0	0	-	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	-	0	0	0	-	0	0	-		
<i>Tiyugichthys testaceus</i>	0	1	0	0	0	0	0	-	1	0	1	1	1	1	0	0	0	-	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	-	1	1	1	0	0	1	0	-	1	1	1	
<i>Tiyugichthys mirin</i>	0	1	0	0	0	0&1	0	-	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	-	1	1	1		
<i>Odontocharacidium aphanes</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	1	0	-	-	-	0	-	0	0	?	1	1	1	1	0	0	-	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	
<i>Skiocharax meizon</i>	?	1	?	0	1	1	?	0	1	1	1	1	0	-	-	-	0	-	0	0	?	1	1	1	1	1	0	0	-	1	1	1	0	0	1	1	0	1	?	?	
<i>Characidium stigosum</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	-	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	-	1	0	
<i>Characidium xanthopteron</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	?	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	
<i>Characidium bimaculatum</i>	1	1&2	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	
<i>Characidium schubarti</i>	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0&1	1	1	1	0	1	1	0	
<i>Characidium interruptum</i>	1	2	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	
<i>Characidium bahiense</i>	1	2	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	
<i>Characidium laterale</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	
<i>Characidium crandellii</i>	1	1	0	0	2	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	?	0	2	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	
<i>Characidium fasciatum</i>	1	2	0	0	1	1	1	1	0	2	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	-	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Characidium gomesi</i>	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Characidium lagosantense</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	
<i>Characidium lanei</i>	1	2	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	
<i>Characidium nana</i>	1	1	0	0	1	1	0&1	1	0	2	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	
<i>Characidium oiticai</i>	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	
<i>Characidium rachovii</i>	1	?	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	
<i>Characidium pterostictum</i>	1	2	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	
<i>Characidium zebra</i>	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	
<i>Elachocharax junki</i>	0	1	0	0	0	0&1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	?	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	-	1	1	1		
<i>Elachocharax mitopterus</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	-	1	1	1	
<i>Elachocharax pulcher</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	
<i>Geryichthys sterbai</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	-	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	
<i>Ammocryptocharax elegans</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	0	?	1	0	1	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	
<i>Ammocryptocharax minutus</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	2	1	0	0	-	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	-	
<i>Leptocharacidium omospilus</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	
<i>Melanocharacidium auroradiatum</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	1	1	0	-	1	1	1	0	1	1	0
<i>Melanocharacidium blennioides</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	
<i>Melanocharacidium depressum</i>	1	2	0	0	2	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	2	1	0	0	-	1	1	0	-	0	1	1	1	1	1	0	
<i>Melanocharacidium dispilomma</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	2	1	0	0	-	1	1	0	-	1	1	1	1	1	0	-	
<i>Melanocharacidium pectorale</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1	0	
<i>Melanocharacidium melanopteron</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	
<i>Melanocharacidium nigrum</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	?	2	1	1	1	0	1	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1	0	
<i>Microcharacidium eleotrioides</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	-	
<i>Microcharacidium weitzmani</i>	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	-	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	
<i>Brycon nattereri</i>	1	1	0	0	1	2	1	0	1	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	-	0	1	0	-	1	1	1	
<i>Oligosarcus pinto</i>	1	1	0	0	1	2	1	0	1	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	?	0	1	1	1	1	0	-	0	1	-	-	1	1	1	
<i>Chilodus punctatus</i>	1	2	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	0	-	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-	0	1	0	-	0	1	0	-	1	1	1		
<i>Hemiodus gracilis</i>	1	2	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	1	0	1	?	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	?	1	0	-	1	1	?		
<i>Hoplerethrinus unitaeniatus</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	-	-	0	0	-	1	1	0	
<i>Hoplias sp</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	0	?	1	0	?	?	?	1	1	1	1	0	-	0	0	-	1	1	0		
<i>Apareiodon piracicabae</i>																																									

Continuação...

	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170	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	
<i>Grenuchus spirulus</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	-	1	0	1	0	1	0	0	1	-	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	
<i>Poecilocharax bovaliorum</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-	-	1	0	0	2	0	1	1	1	0	0	
<i>Poecilocharax weitzmani</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	-	0	1	1	0	1	0	0	1	1	?	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	2	0	1	1	1	0	0	
<i>Tiyugichthys testaceus</i>	0	0	1	0	1	-	0	0	1	0	-	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	-	0	0	0	2	0	1	1	1	0	1
<i>Tiyugichthys mirin</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0&1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	2	0	1	1	1	0	1
<i>Odontocharacidium aphanes</i>	0	0	0	0	0	-	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	-	?	0	0	2	0	0	1	1	0	1
<i>Skiocharax meizon</i>	0	0	1	0	0	0	?	0&1	1	?	?	?	1	1	?	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	-	0	0	0	2	0	1	1	1	0	1	
<i>Characidium stigmosum</i>	1	0	1	0	2	2	0	0	0	0	-	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	
<i>Characidium xanthopteron</i>	1	0	0	0	2	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	-	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	
<i>Characidium bimaculatum</i>	1	0	0	0	2	2	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	-	1	1	0	2	1	1	1	1	0	0	
<i>Characidium schubarti</i>	1	0	1	0	2	2	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	2	1	0	1	1	0	0	
<i>Characidium interruptum</i>	1	0	0	?	2	2	?	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	2	0	1	1	1	0	0	
<i>Characidium bahiense</i>	1	0	0	0	2	2	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	-	1	0	1	2	0	1	1	1	0	0	
<i>Characidium laterale</i>	?	0	0	0	?	2	?	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	-	1	0	0	2	0	1	1	1	0	0	
<i>Characidium crandellii</i>	1	0	0	0	2	3	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	0	0		
<i>Characidium fasciatum</i>	1	0	0	1	2	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	
<i>Characidium gomesi</i>	1	0	0	0	2	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	2	1	0	0	1	?	?	
<i>Characidium jagosantense</i>	1	0	0	0	2	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	-	1	1	0	2	0	1	1	1	0	0	
<i>Characidium lanei</i>	1	0	0	0	2	?	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	-	1	1	0	2	0	1	1	1	0	0	
<i>Characidium nana</i>	1	0	0	0	2	1&2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	-	1	0	0	2	0	1	1	1	0	0	
<i>Characidium oiticica</i>	1	0	0	0	2	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	?	1	?	1	?	1	?	?	?	1	0	2	1	?	?	1	0	0	
<i>Characidium rachovii</i>	1	0	0	0	2	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	-	1	0	0	2	0	1	1	1	0	0
<i>Characidium pterostictum</i>	1	0	0	0	2	2	1	0	0	?	-	0	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	1	?	1	?	?	?	1	?	2	1	?	?	1	0	0	
<i>Characidium zebra</i>	1	0	0	0	2	2	0	0	0	?	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	2	1	0	1	1	0	0	
<i>Elachocharax junki</i>	1	0	1	1	2	2	0	0	1	0	-	-	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	?	?	0	1	1	?	?	?	0	0	2	0	1	1	1	0	0	
<i>Elachocharax mitopterus</i>	1	0	1	1	2	?	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	2	0	1	1	1	0	0	
<i>Elachocharax pulcher</i>	1	0	1	1	2	?	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	-	0	0	0	2	0	1	1	1	0	0	
<i>Gerychthys sterbai</i>	1	0	1	0	2	2	1	0	1	0	-	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	1	2	0	1	1	1	0	0
<i>Ammocryptocharax elegans</i>	1	0	0	0	?	1	0	0	0&1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	-	1	1	0	2	1	1	1	1	0	0	
<i>Ammocryptocharax minutus</i>	0	0	0	0	2	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	?	1	0	-	?	1	0	2	1	1	1	0	0	
<i>Leptocharacidium omspilus</i>	1	0	1	0	2	3	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	-	1	1	2	1	1	1	1	0	0	
<i>Melanocharacidium auroradiatum</i>	1	0	0	0	2	3	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	2	1	0	1	1	1	0	0	
<i>Melanocharacidium blennioides</i>	1	0	1	1	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	?	1	1	1	1	1	0	?	0	?	?	0	1	0	1	1	0	?	1	0	2	0	1	1	1	0	0
<i>Melanocharacidium depressum</i>	0	0	0	0	2	2	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	
<i>Melanocharacidium dispilomma</i>	1	0	0	1	2	3	1	2	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	2	1	0	1	1	0	0	
<i>Melanocharacidium pectorale</i>	1	0	1	0	2	3	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	?	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	2	1	0	0	1	0	0	
<i>Melanocharacidium melanopteron</i>	0	0	1	1	2	3	?	?	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	?	0	1	?	1	1	0	?	1	1	2	0	1	1	1	0	0	
<i>Melanocharacidium nigrum</i>	1	0	0	0	2	3	?	?	0	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	?	1	1	0	0	1	1	2	1	1	1	1	0	0	
<i>Microcharacidium eleotrioides</i>	1	0	1	?	2	3	0	0	1	0	-	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	-	0	0	0	2	0	1	1	1	0	0
<i>Microcharacidium weitzmani</i>	1	0	1	1	2	3	0	0	1	0	-	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	?	?	?	?	1	?	1	?	?	?	0	?	2	0	?	1	1	0	0	
<i>Brycon nattereri</i>	1	1	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	-	-	1	1	1	1	1	0	0	0	-	1	1	0	0	0	1	1	1	?	?	
<i>Oligosarcus pinto</i>	1	1	1	0	2	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	-	-	1	0	1	1	1	0	0	0	-	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	
<i>Chilodus punctatus</i>	?	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	-	-	1	1	1	1	1	1	0	1	-	1	1	0	0	0	1	1	1	2	-	
<i>Hemiodus gracilis</i>	1	1	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	-	-	1	1	1	1	1	0	0	1	-	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	
<i>Hoplerethrinus unitaeniatus</i>	0	1	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	-	-	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	
<i>Hoplias sp</i>	-	1	0	0	2	?	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	-	-	1	1	1	1	0	0	1	1	-	1	1	0	1	-	1	1	1	0	0	
<i>Apare</i>																																									

Continuação...

	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220	221	222	223	224	225
<i>Grenuchus spirulus</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	-
<i>Poecilocharax bovalliorum</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Poecilocharax weitzmani</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	-	0	1&2	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Tiyugichthys testaceus</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Tiyugichthys mirin</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Odontocharacidium aphanes</i>	0	0	0	-	1	0	?	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Skiocharax meizon</i>	0	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Characidium stigmosum</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-
<i>Characidium xanthopteron</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Characidium bimaculatum</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>Characidium schubarti</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	?	0	0	0	?	?
<i>Characidium interruptum</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Characidium bahiense</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	-	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0
<i>Characidium laterale</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	-	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0
<i>Characidium crandellii</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	?	?	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-
<i>Characidium fasciatum</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Characidium gomesi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1	1	0	0	1	1
<i>Characidium lagosantense</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	?	0	0	1	0
<i>Characidium lanei</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>Characidium nana</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1
<i>Characidium oiticicai</i>	0	0	1	1	1	?	0	0	0	1	1	1	?	?	0	?	1	0	0	1	1	0	0	1	1
<i>Characidium rachovii</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1
<i>Characidium pterostictum</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	1	1
<i>Characidium zebra</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>Elachocharax junki</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	-
<i>Elachocharax mitopterus</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	?	?	1	0	-
<i>Elachocharax pulcher</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	-
<i>Geryichthys sterbai</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>Ammocryptocharax elegans</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1
<i>Ammocryptocharax minutus</i>	0	0	1	0	0&1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1
<i>Leptocharacidium omospilus</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Melanocharacidium auroradiatum</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	-	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	-
<i>Melanocharacidium blennioides</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	?	?	1	1
<i>Melanocharacidium depressum</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	-	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-
<i>Melanocharacidium dispilomma</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	-
<i>Melanocharacidium pectorale</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	?	1	0	1	0	-
<i>Melanocharacidium melanopteron</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	0	-
<i>Melanocharacidium nigrum</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	-	0	2	?	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>Microcharacidium eleotrioides</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Microcharacidium weitzmani</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	1	1	0	?	1	1
<i>Brycon nattereri</i>	0	1	1	0	1	0	2	1	?	0	1	1	0	-	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	-
<i>Oligosarcus pinto</i>	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	-	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Chilodus punctatus</i>	0	?	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	-	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Hemiodus gracilis</i>	0	1	0	-	0	0	1	1	0	0	1	1	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Hoplerethrinus unitaeniatus</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Hoplias sp</i>	0	1	1	0	0	0	1	?	0	0	1	1	0	-	1	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Apareiodon piracicabae</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Prochilodus lineatus</i>	0	1	1	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	-	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Pyrrhulina australis</i>	0	1	1	0	1	0	2	0	0	1	1	1	0	-	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	-
<i>Potamorhina sp</i>	0	1	0	-	0	1	2	1	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Cyphocharax sp</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	-
<i>Leporinus amblyrhynchus</i>	0	1	1	0	1	0	2	0	0	?	1	1	0	-	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Puntius titteya</i>	0	1	1	0	1	1	2	1	?	1	1	0	0	-	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0

Fonte: Dados do próprio autor.

ANEXO II

SINAPOMORFIAS RECUPERADAS NAS QUATRO ÁRVORES MAIS PARCIMONIOSAS OBTIDAS NESTA TESE. OS NÚMEROS DOS NÓS REFERE-SE À ÁRVORE DE CONSENSO ESTRITO. OS VALORES ACERCA DO SUPORTE DE GRUPOS SÃO APRESENTADOS POR SEUS VALORES INTEGRAIS AO LADO DO RESPECTIVO NÚMERO DE CADA NÓ. A ORDEM DE APRESENTAÇÃO É DADA POR: SUPORTE DE BREMER, *BOOTSTRAP*, GC E *JACKKNIFE*.

Crenuchus spilurus:

Car. 47: 1 > 0

Car. 188: 0 > 1

Car. 202: 1 > 0

Car. 217: 0 > 1

Poecilocharax bovaliorum:

Car. 128: 1 > 0

Car. 131: 1 > 0

Car. 219: 0 > 1

Poecilocharax weitzmani:

Car. 8: 1 > 0

Car. 18: 1 > 0

Car. 19: 1 > 0

Car. 24: 0 > 1

Car. 58: 1 > 0

Car. 60: 0 > 1

Car. 61: 1 > 0

Car. 79: 1 > 0

Car. 89: 1 > 0

Car. 91: 1 > 0

Car. 92: 1 > 0

Car. 95: 1 > 0

Car. 96: 1 > 0

Car. 104: 1 > 0

Car. 118: 0 > 1

Car. 121: 2 > 1

Car. 124: 1 > 0

Car. 134: 1 > 0

Car. 137: 1 > 0

Car. 139: 1 > 0

Car. 141: 0 > 1

Car. 144: 0 > 1

Car. 160: 1 > 0

Car. 167: 0 > 1

Car. 187: 0 > 1

Car. 201: 1 > 0

Car. 222: 0 > 1

Tijuichthys testaceus gen. et sp. nov.:

Car. 8: 1 > 0

Car. 27: 1 > 0

Car. 74: 1 > 0

Car. 89: 1 > 0

Car. 135: 1 > 0

Car. 141: 0 > 1

Car. 142: 1 > 0

Car. 145: 1 > 0

Car. 147: 1 > 0

Car. 169: 1 > 0

Car. 177: 1 > 0

Car. 186: 0 > 1

Car. 205: 0 > 1

Car. 219: 1 > 0

Tijuichthys mirin comb. nov.:

Car. 25: 0 > 1

Car. 86: 0 > 1

Car. 117: 0 > 1

Car. 118: 1 > 0

Car. 213: 0 > 1

Car. 215: 1 > 0

Car. 216: 0 > 1

Car. 223: 0 > 1

Odontocharacidium aphanes:

Car. 23: 0 > 1

Car. 60: 0 > 1

Car. 84: 1 > 0

Car. 119: 1 > 0

Car. 130: 1 > 2

Car. 147: 1 > 0

Car. 155: 0 > 1

Car. 162: 1 > 0

Car. 195: 1 > 0

Skiocharax meizon:

Car. 7: 1 > 0

Car. 43: 0 > 1

Car. 89: 1 > 0

Car. 118: 1 > 0

Car. 128: 1 > 0

Car. 215: 1 > 0

Car. 219: 1 > 0

Characidium stigmosum:

Car. 2: 1 > 0

Car. 22: 0 > 1

Car. 39: 1 > 0

Car. 43: 0 > 1

Car. 63: 1 > 0

Car. 75: 1 > 0

Car. 104: 1 > 0

Car. 108: 1 > 0

Car. 112: 1 > 3

Car. 114: 0 > 1

Car. 136: 0 > 1

Car. 159: 1 > 0

Car. 168: 1 > 0

Car. 172: 1 > 0

Car. 176: 0 > 1

Car. 181: 1 > 0

Car. 194: 0 > 1

Car. 205: 0 > 1

Car. 210: 1 > 0

Car. 211: 1 > 0

Car. 216: 1 > 0

Car. 220: 1 > 0

Car. 223: 1 > 0

Characidium xanthopterum:

Car. 19: 1 > 0

Car. 27: 1 > 0

Car. 30: 0 > 1

Car. 41: 0 > 1

Car. 62: 1 > 0

Car. 63: 1 > 0

Car. 121: 2 > 1

Car. 124: 1 > 0

Car. 132: 1 > 0

Car. 192: 0 > 1

Car. 203: 0 > 1

Characidium bimaculatum:

Car. 138: 0 > 1

Car. 217: 0 > 1

Characidium schubarti:

Car. 104: 1 > 0

Car. 108: 0 > 1

Car. 116: 1 > 0

Car. 153: 0 > 1

Car. 162: 0 > 1

Car. 190: 1 > 0

Car. 206: 0 > 1

Car. 215: 2 > 1

Characidium interruptum:

Car. 118: 1 > 0

Car. 174: 0 > 1

Car. 191: 1 > 0

Car. 224: 0 > 1

Characidium bahiense:

Car. 22: 0 > 1

Car. 112: 3 > 2

Car. 121: 1 > 2

Car. 125: 1 > 0

Car. 176: 0 > 1

Car. 192: 0 > 1

Characidium laterale:

Car. 34: 0 > 1

Car. 52: 0 > 1

Car. 73: 1 > 0

Characidium crandellii:

Car. 13: 0 > 1

Car. 40: 1 > 0

Car. 62: 1 > 0

Car. 71: 2 > 1

Car. 73: 0 > 1

Car. 79: 0 > 1

Car. 140: 0 > 1

Characidium fasciatum:

Car. 17: 0 > 1

Car. 23: 0 > 1

Car. 74: 0 > 1

Car. 80: 1 > 0

Car. 87: 0 > 1

Car. 127: 0 > 1

Car. 139: 1 > 0

Car. 143: 1 > 0

Car. 144: 2 > 1

Car. 147: 1 > 0

Car. 163: 0 > 1

Car. 186: 1 > 0

Car. 220: 1 > 0

Car. 224: 1 > 0

Characidium gomesi:

Car. 105: 0 > 1

Car. 111: 1 > 2

Car. 112: 3 > 2

Car. 117: 0 > 1

Car. 125: 1 > 0

Car. 196: 1 > 0

Characidium lagosantense:

Car. 17: 0 > 1

Car. 23: 0 > 1

Car. 37: 0 > 1

Car. 106: 1 > 0

Car. 111: 1 > 2

Car. 144: 1 > 0

Characidium lanei:

Car. 31: 1 > 0

Car. 112: 3 > 2

Car. 176: 0 > 1

Characidium nana:

Car. 22: 0 > 1

Car. 58: 1 > 0

Car. 66: 1 > 0

Car. 75: 1 > 0

Car. 78: 0 > 1

Car. 108: 1 > 0

Car. 111: 1 > 0

Car. 124: 0 > 1

Car. 138: 0 > 1

Car. 185: 1 > 0

Car. 217: 0 > 1

Characidium oiticica:

Car. 17: 0 > 1

Car. 37: 1 > 0

Car. 54: 1 > 0

Car. 92: 0 > 1

Car. 93: 0 > 1

Car. 106: 1 > 0

Car. 117: 0 > 1

Characidium rachovii:

Car. 67: 1 > 0

Car. 79: 0 > 1

Car. 106: 1 > 0

Car. 114: 0 > 1

Car. 144: 1 > 2

Car. 174: 0 > 1

Car. 181: 1 > 0

Car. 218: 0 > 1

Characidium pterostictum:

Car. 40: 1 > 0

Car. 46: 0 > 1

Car. 146: 0 > 1

Characidium zebra:

Car. 14: 0 > 1

Car. 52: 1 > 0

Car. 87: 0 > 1

Car. 112: 3 > 2

Car. 146: 0 > 1

Elachocharax junki:

Car. 130: 1 > 0

Car. 152: 0 > 1

Car. 154: 1 > 0

Car. 169: 1 > 0

Car. 173: 1 > 0

Car. 181: 0 > 1

Car. 186: 0 > 1

Car. 221: 0 > 1

Elachocharax mitopterus:

Car. 30: 1 > 0

Car. 85: 1 > 0

Car. 209: 0 > 1

Elachocharax pulcher:

Car. 37: 0 > 1

Car. 46: 0 > 1

Car. 54: 0 > 1

Car. 71: 1 > 2

Car. 96: 0 > 1

Car. 97: 0 > 1

Car. 173: 1 > 0

Geryichthys sterbai:

Car. 50: 0 > 1

Car. 52: 0 > 1

Car. 66: 1 > 0

Car. 80: 1 > 0

Car. 125: 1 > 0

Car. 147: 1 > 0

Car. 166: 0 > 1

Car. 174: 0 > 1

Car. 192: 0 > 1

Ammocryptocharax elegans:

Car. 17: 0 > 1

Car. 74: 0 > 1

Car. 140: 0 > 1

Car. 146: 0 > 1

Car. 176: 1 > 0

Ammocryptocharax minutus:

Car. 13: 0 > 1

Car. 37: 1 > 0

Car. 50: 0 > 1

Car. 67: 1 > 0

Car. 99: 1 > 0

Car. 105: 1 > 0

Car. 110: 1 > 0

Car. 114: 0 > 1

Car. 115: 1 > 0

Car. 136: 1 > 0

Car. 158: 1 > 0

Car. 160: 1 > 0

Car. 172: 1 > 0

Car. 175: 1 > 0

Car. 181: 1 > 0

Car. 183: 1 > 0

Leptocharacidium omospilus:

Car. 38: 1 > 0

Car. 56: 0 > 1

Car. 80: 1 > 0

Car. 85: 1 > 0

Car. 111: 1 > 2

Car. 124: 0 > 1

Car. 125: 1 > 0

Car. 153: 0 > 1

Car. 156: 1 > 0

Car. 162: 0 > 1

Car. 211: 0 > 1

Car. 221: 0 > 1

Car. 222: 0 > 1

Car. 224: 1 > 0

Melanocharacidium auroradiatum:

Car. 117: 0 > 1

Car. 148: 0 > 1

Car. 156: 1 > 0

Car. 205: 0 > 1

Melanocharacidium blennioides:

Car. 40: 0 > 1

Car. 78: 0 > 1

Car. 87: 1 > 0

Car. 96: 0 > 1

Car. 97: 0 > 1

Car. 98: 0 > 1

Car. 108: 1 > 0

Car. 110: 0 > 1

Car. 140: 0 > 1

Car. 152: 0 > 1

Car. 173: 1 > 0

Car. 209: 0 > 1

Car. 215: 2 > 1

Melanocharacidium depressum:

Car. 24: 0 > 1

Car. 30: 1 > 0

Car. 54: 1 > 0

Car. 74: 0 > 1

Car. 78: 1 > 0

Car. 80: 1 > 0

Car. 91: 0 > 1

Car. 92: 0 > 1

Car. 99: 1 > 0

Car. 106: 1 > 0

Car. 110: 1 > 0

Car. 111: 1 > 2

Car. 112: 1 > 2

Car. 121: 1 > 2

Car. 147: 1 > 0

Car. 160: 1 > 0

Car. 165: 3 > 2

Car. 175: 1 > 0

Car. 197: 1 > 0

Car. 211: 0 > 1

Melanocharacidium dispilomma:

Car. 27: 1 > 0

Car. 74: 0 > 1

Car. 85: 1 > 0

Car. 90: 1 > 0

Car. 112: 1 > 0

Car. 147: 1 > 0

Car. 158: 1 > 0

Car. 163: 0 > 1

Car. 167: 0 > 2

Car. 172: 1 > 0

Car. 209: 1 > 0

Melanocharacidium pectorale:

Car. 27: 1 > 0

Car. 52: 1 > 0

Car. 73: 0 > 1

Car. 91: 0 > 1

Car. 109: 0 > 1

Car. 111: 1 > 2

Car. 112: 1 > 0

Car. 124: 0 > 1

Car. 162: 0 > 1

Car. 172: 1 > 0

Car. 196: 1 > 0

Car. 209: 1 > 0

Car. 212: 0 > 1

Melanocharacidium melanopteron:

Car. 21: 0 > 1

Car. 30: 1 > 0

Car. 37: 0 > 1

Car. 46: 0 > 1

Car. 50: 1 > 0

Car. 54: 0 > 1

Car. 60: 0 > 1

Car. 71: 1 > 2

Car. 77: 0 > 1

Car. 115: 0 > 1

Car. 144: 1 > 2

Car. 160: 1 > 0

Car. 192: 0 > 1

Car. 223: 1 > 0

Melanocharacidium nigrum:

Car. 29: 0 > 1

Car. 33: 1 > 0

Car. 41: 1 > 0

Car. 56: 0 > 1

Car. 79: 0 > 1

Car. 106: 1 > 0

Car. 108: 1 > 2

Car. 110: 1 > 0

Car. 136: 1 > 0

Car. 138: 1 > 0

Car. 146: 0 > 1

Car. 180: 1 > 0

Car. 195: 0 > 1

Car. 211: 0 > 1

Microcharacidium eleotrioides:

Car. 4: 1 > 0

Car. 19: 0 > 1

Car. 40: 0 > 1

Car. 41: 0 > 1

Car. 43: 0 > 1

Car. 46: 0 > 1

Car. 54: 0 > 1

Car. 86: 1 > 0

Car. 108: 1 > 2

Car. 117: 0 > 1

Car. 125: 1 > 0

Car. 152: 0 > 1

Car. 158: 1 > 0

Car. 172: 1 > 0

Car. 176: 0 > 1

Car. 212: 1 > 0

Car. 221: 0 > 1

Microcharacidium weitzmani:

Car. 30: 1 > 0

Car. 76: 1 > 0

Car. 78: 0 > 1

Car. 79: 0 > 1

Car. 104: 1 > 0

Car. 109: 0 > 1

Car. 110: 0 > 1

Car. 112: 1 > 0

Car. 177: 1 > 0

Brycon nattereri:

Car. 27: 1 > 0

Car. 49: 0 > 1

Car. 52: 0 > 1

Car. 64: 1 > 0

Car. 112: 2 > 4

Car. 113: 0 > 1

Car. 119: 1 > 0

Car. 142: 1 > 0

Car. 182: 0 > 1

Car. 216: 0 > 1

Oligosarcus pintoi:

Car. 21: 0 > 1

Car. 70: 0 > 1

Car. 111: 1 > 0

Car. 201: 1 > 0

Car. 207: 1 > 0

Car. 211: 1 > 0

Chilodus punctatus:

Car. 19: 1 > 0

Car. 26: 1 > 0

Car. 32: 1 > 0

Car. 68: 2 > 0

Car. 73: 0 > 1

Car. 83: 0 > 1

Car. 93: 1 > 0

Car. 99: 1 > 0

Car. 107: 0 > 1

Car. 113: 1 > 0

Car. 117: 0 > 1

Car. 134: 1 > 0

Car. 147: 1 > 0

Car. 149: 1 > 0

Car. 151: 1 > 0

Car. 164: 2 > 0

Car. 176: 1 > 0

Car. 206: 2 > 1

Hemiodus gracilis:

Car. 0: 1 > 0

Car. 76: 0 > 1

Car. 79: 0 > 1

Car. 80: 0 > 1

Car. 86: 1 > 0

Car. 99: 1 > 0

Car. 100: 1 > 0

Car. 111: 1 > 0

Car. 118: 1 > 0

Car. 119: 1 > 0

Car. 122: 0 > 1

Car. 206: 2 > 1

Hoplerythrinus unitaeniatus:

Car. 15: 0 > 1

Car. 26: 1 > 0

Car. 33: 0 > 1

Car. 47: 1 > 0

Car. 70: 0 > 1

Car. 120: 1 > 0

Car. 131: 1 > 0

Car. 150: 1 > 0

Car. 151: 1 > 0

Car. 177: 0 > 1

Car. 200: 0 > 1

Car. 208: 0 > 1

Car. 209: 0 > 2

Car. 211: 1 > 0

Hoplías sp:

Car. 21: 0 > 1

Car. 52: 0 > 1

Car. 107: 0 > 1

Car. 113: 0 > 1

Car. 117: 0 > 1

Car. 124: 1 > 0

Car. 182: 0 > 1

Car. 184: 0 > 1

Car. 188: 0 > 1

Car. 215: 0 > 2

Car. 222: 0 > 1

Apareiodon piracicabae:

Car. 10: 0 > 1

Car. 15: 1 > 0

Car. 16: 1 > 0

Car. 19: 1 > 0

Car. 26: 1 > 0

Car. 60: 0 > 1

Car. 71: 1 > 0

Car. 74: 0 > 1

Car. 80: 0 > 1

Car. 115: 0 > 1

Car. 138: 0 > 1

Car. 148: 1 > 0

Car. 155: 0 > 1

Car. 193: 1 > 2

Car. 219: 0 > 1

Prochilodus lineatus:

Car. 29: 1 > 0

Car. 82: 0 > 1

Car. 102: 0 > 1

Car. 105: 0 > 1

Car. 111: 1 > 2

Car. 138: 0 > 1

Car. 144: 1 > 0

Car. 177: 0 > 1

Pyrrhulina australis:

Car. 25: 1 > 0

Car. 26: 1 > 0

Car. 47: 1 > 0

Car. 70: 0 > 1

Car. 71: 1 > 0

Car. 127: 0 > 1

Car. 150: 1 > 0

Car. 151: 1 > 0

Car. 164: 2 > 1

Car. 188: 0 > 1

Car. 191: 1 > 0

Car. 207: 1 > 0

Potamorrina sp:

Car. 136: 1 > 0

Car. 142: 1 > 0

Car. 164: 2 > 1

Car. 205: 0 > 1

Cyphocharax sp:

Car. 19: 1 > 0

Car. 65: 1 > 0

Car. 89: 1 > 0

Car. 93: 1 > 0

Car. 101: 0 > 1

Car. 153: 0 > 1

Car. 177: 0 > 1

Car. 217: 0 > 1

Leporinus amblyrhynchus:

Car. 0: 1 > 0

Car. 29: 1 > 0

Car. 31: 0 > 1

Car. 33: 0 > 1

Car. 46: 1 > 0

Car. 83: 0 > 1

Car. 103: 0 > 1

Car. 105: 0 > 1

Car. 116: 0 > 1

Car. 124: 0 > 1

Car. 131: 0 > 1

Car. 132: 1 > 0

Car. 153: 0 > 1

Car. 164: 2 > 1

Car. 186: 1 > 2

Car. 187: 0 > 1

Cyprinidae:

No autapomorphies

Nó 54 (4/59/62/61):

Car. 9: 0 > 1

Car. 11: 0 > 1

Car. 21: 0 > 1

Car. 71: 1 > 2

Car. 72: 1 > 0

Car. 98: 1 > 0

Car. 106: 1 > 0

Car. 116: 1 > 0

Car. 122: 0 > 1

Car. 129: 0 > 1

Car. 130: 2 > 1

Car. 136: 1 > 0

Car. 158: 1 > 0

Car. 164: 2 > 0

Car. 191: 1 > 0

Nó 55 (2/44/-/-):

Car. 0: 1 > 0

Car. 10: 0 > 1

Car. 12: 0 > 1

Car. 114: 1 > 0

Car. 138: 1 > 0

Car. 161: 1 > 0

Car. 178: 0 > 1

Car. 207: 1 > 0

Nó 56 (2/-/-/-):

Car. 46: 0 > 1

Car. 54: 0 > 1

Car. 121: 0 > 2

Car. 185: 0 > 1

Car. 214: 1 > 0

Nó 57 (10/39/100):

Car. 16: 0 > 1

Car. 18: 0 > 1

Car. 37: 0 > 1

Car. 39: 0 > 1

Car. 64: 0 > 1

Car. 66: 0 > 1

Car. 134: 0 > 1

Car. 136: 0 > 1

Car. 137: 0 > 1

Car. 155: 1 > 0

Car. 181: 0 > 1

Car. 183: 0 > 1

Car. 209: 1 > 0

Car. 215: 1 > 0

Car. 219: 1 > 0

Nó 58 (10/100/-/100):

No synapomorphies

Nó 59: (4/-/-)

Car. 34: 0 > 1

Car. 97: 1 > 0

Car. 99: 1 > 0

Car. 127: 0 > 1

Car. 151: 1 > 0

Car. 154: 1 > 0

Car. 157: 1 > 0

Car. 169: 1 > 0

Car. 181: 1 > 0

Car. 183: 1 > 0

Car. 185: 1 > 0

Car. 211: 1 > 0

Car. 215: 0 > 1

Car. 220: 0 > 1

Nó 60 (5/54/57/51):

Car. 22: 0 > 1

Car. 42: 1 > 0

Car. 52: 1 > 0

Car. 66: 1 > 0

Car. 71: 1 > 0

Car. 106: 0 > 1

Car. 108: 1 > 0

Car. 111: 1 > 0

Car. 126: 1 > 0

Car. 127: 0 > 1

Car. 144: 1 > 0

Nó 61 (4/27/-/-):

Car. 29: 1 > 0

Car. 39: 1 > 0

Car. 50: 1 > 0

Car. 61: 1 > 0

Car. 116: 1 > 0

Car. 163: 1 > 0

Car. 199: 0 > 1

Car. 222: 1 > 0

Nó 62 (1/-/-/-):

Car. 104: 1 > 0

Car. 210: 1 > 0

Nó 63 (2/-/-/-):

Car. 25: 1 > 0

Car. 95: 1 > 0

Car. 155: 1 > 0

Car. 185: 1 > 0

Car. 215: 2 > 1

Nó 64 (2/-/-/-):

Car. 13: 0 > 1

Car. 29: 0 > 1

Car. 86: 1 > 0

Car. 106: 1 > 0

Car. 129: 0 > 1

Car. 130: 2 > 1

Car. 181: 1 > 0

Car. 223: 1 > 0

Nó 65 (2/-/-/-):

Car. 19: 1 > 0

Car. 50: 0 > 1

Car. 52: 0 > 1

Car. 115: 1 > 0

Car. 162: 0 > 1

Car. 163: 0 > 1

Car. 190: 1 > 0

Car. 216: 1 > 0

Car. 222: 0 > 1

Car. 90: 1 --> 0 (em algumas árvores)

Car. 120: $1 \rightarrow 0$ (em algumas árvores)

Nó 66 (1/-/-/-):

Car. 96: $1 > 0$

Car. 97: $1 > 0$

Car. 98: $1 > 0$

Car. 99: $1 > 0$

Nó 67 (-/-/-/-):

Car. 78: $1 > 0$

Car. 112: $3 > 1$

Car. 96: $1 \rightarrow 0$ (em algumas árvores)

Car. 97: $1 \rightarrow 0$ (em algumas árvores)

Car. 98: $1 \rightarrow 0$ (em algumas árvores)

Car. 99: $1 \rightarrow 0$ (em algumas árvores)

Car. 13: $1 \rightarrow 0$ (em algumas árvores)

Car. 215: $1 \rightarrow$ (em algumas árvores)

Car. 209: $1 \rightarrow$ (em algumas árvores)

Car. 224: $0 \rightarrow$ (em algumas árvores)

Nó 68 (-/-/-/-):

Car. 2: $0 > 1$

Car. 30: $0 > 1$

Car. 191: $1 > 0$

Nó 69 (1/-/-/-):

Car. 46: $1 > 0$

Car. 52: $1 > 0$

Car. 54: $1 > 0$

Car. 73: $0 > 1$

Car. 87: $0 > 1$

Car. 121: $2 > 1$

Car. 136: $1 > 0$

Nó 70 (1/-/-/-):

Car. 79: $1 > 0$

Car. 108: $0 > 1$

Car. 183: $1 > 0$

Car. 215: $2 > 1$

Car. 220: $0 > 1$

Nó 71: (1/-/-/-):

Car. 37: $1 > 0$

Car. 124: $1 > 0$

Car. 194: $1 > 0$

Nó 72 (1/-/-/-):

Car. 2: $1 > 0$

Car. 87: $1 > 0$

Nó 73 (1/-/-/-):

Car. 40: $0 > 1$

Car. 92: $1 > 0$

Car. 118: $0 > 1$

Car. 215: $0 > 2$

Nó 74 (8/42/-/-):

Car. 5: $1 > 0$

Car. 20: $0 > 1$

Car. 26: $1 > 0$

Car. 29: $1 > 0$

Car. 31: $0 > 1$

Car. 56: $1 > 0$

Car. 57: $1 > 0$

Car. 59: $1 > 0$

Car. 88: $0 > 1$

Car. 107: $0 > 1$

Car. 115: $0 > 1$

Car. 134: $1 > 0$

Car. 145: $0 > 1$

Car. 155: $0 > 1$

Car. 177: $0 > 1$

Car. 187: $0 > 1$

Car. 194: $0 > 1$

Car. 201: $1 > 0$

Car. 209: $0 > 1$

Car. 216: $0 > 1$

Car. 219: $0 > 1$

Nó 75 (4/82/81/78):

Car. 21: $0 > 1$

Car. 32: $1 > 0$

Car. 35: $1 > 0$

Car. 124: $0 > 1$

Car. 133: $1 > 0$

Car. 185: $0 > 1$

Car. 202: $1 > 0$

Car. 212: $1 > 0$

Nó 76 (-/6/-/-):

Car. 144: $1 > 0$

Car. 162: $0 > 1$

Car. 169: $1 > 0$

Car. 185: $1 > 0$

Car. 190: $1 > 0$

Nó 77 (5/8/-/-):

Car. 30: $0 > 1$

Car. 43: $0 > 1$

Car. 168: $1 > 0$

Car. 180: $0 > 1$

Car. 195: $1 > 0$

Car. 203: $0 > 1$

Nó 78 (3/53/52/-):

Car. 79: $0 > 1$

Car. 108: $1 > 0$

Car. 111: $1 > 0$

Car. 183: $0 > 1$

Car. 204: $1 > 0$

Car. 212: $1 > 0$

Nó 79 (5/30/-/-):

Car. 87: $0 > 1$

Car. 108: $1 > 2$

Car. 124: $0 > 2$

Car. 143: $1 > 0$

Car. 182: $0 > 1$

Car. 196: $1 > 0$

Car. 220: $1 > 0$

Nó 80 (2/12/-/-):

Car. 151: $1 > 0$

Car. 184: $0 > 1$

Car. 223: $1 > 0$

Nó 81 (4/-/-/-):

Car. 105: $0 > 1$

Car. 112: $3 > 1$

Car. 121: $2 > 1$

Car. 165: $2 > 3$

Car. 212: $1 > 0$

Car. 216: $1 > 0$

Nó 82 (1/-/-/-):

Car. 124: $1 > 0$

Car. 211: $1 > 0$

Nó 83 (2/-/-/-):

Car. 79: $1 > 0$

Car. 91: $1 > 0$

Car. 108: $0 > 1$

Nó 84 (1/-/-/-):

Car. 41: $0 > 1$

Car. 46: $1 > 0$

Car. 224: $0 > 1$

Nó 85 (1/-/-/-):

Car. 74: $1 > 0$

Car. 75: $1 > 0$

Car. 132: $1 > 0$

Car. 138: $0 > 1$

Car. 144: $1 > 2$

Car. 174: $0 > 1$

Car. 186: $0 > 1$

Car. 220: $0 > 1$

Nó 86 (1/7/-/-):

Car. 24: $0 > 1$

Car. 65: $0 > 1$

Car. 138: $1 > 0$

Car. 140: $0 > 1$

Nó 87 (10/89/90/87):

Car. 40: $1 > 0$

Car. 60: $0 > 1$

Car. 79: $0 > 1$

Car. 87: $0 > 1$

Car. 90: $1 > 0$

Car. 108: $1 > 0$

Car. 109: $0 > 1$

Car. 132: $0 > 1$

Car. 147: $1 > 0$

Car. 165: $3 > 1$

Car. 203: $1 > 0$

Car. 209: $1 > 0$

Nó 88 (7/-/-/-):

Car. 54: $1 > 0$

Car. 73: $0 > 1$

Car. 75: $0 > 1$

Car. 78: $1 > 0$

Car. 138: $1 > 0$

Car. 166: $1 > 0$

Car. 188: $1 > 0$

Car. 195: $0 > 1$

Car. 215: $2 > 1$

Nó 89 (1/-/-/-):

Car. 65: $0 > 1$

Car. 140: $0 > 1$

Car. 206: $0 > 1$

Nó 90 (3/-/-/-):

Car. 46: $0 > 1$

Car. 153: $0 > 1$

Car. 190: $1 > 0$

Car. 222: $0 > 1$

Nó 91 (3/15/-/-):

Car. 109: $0 > 1$

Car. 146: $0 > 1$

Car. 153: $0 > 1$

Car. 176: $0 > 1$

Car. 188: $0 > 1$

Car. 191: $0 > 1$

Nó 92 (1/-/-/-):

Car. 71: $2 > 1$

Car. 75: $0 > 1$

Car. 184: $1 > 0$

Nó 93 (2/51/-/-):

Car. 95: $1 > 0$

Car. 113: $0 > 1$

Car. 121: $1 > 2$

Car. 140: $0 > 1$

Car. 147: $1 > 0$

Car. 169: $1 > 0$

Car. 211: $1 > 0$

Nó 94 (7/73/73/70):

Car. 45: $0 > 1$

Car. 51: $1 > 0$

Car. 59: $1 > 0$

Car. 101: $0 > 1$

Car. 116: $1 > 0$

Car. 121: $2 > 1$

Car. 125: $1 > 2$

Car. 151: $1 > 0$

Car. 193: $1 > 0$

Car. 215: $0 > 2$

Car. 217: $0 > 1$

Nó 95 (2/12/-/-):

Car. 14: $0 > 1$

Car. 15: $0 > 1$

Car. 76: $1 > 0$

Car. 100: $0 > 1$

Car. 118: $0 > 1$

Car. 184: $0 > 1$

Nó 96 (2/2/-/-):

Car. 65: $1 > 0$

Car. 136: $1 > 0$

Car. 142: $1 > 0$

Car. 193: $1 > 0$

Car. 198: $0 > 2$

Nó 97 (2/-/-/-):

Car. 27: $1 > 0$

Car. 68: $1 > 2$

Car. 145: $0 > 1$

Car. 186: $0 > 1$

Car. 215: $0 > 1$

Nó 98 (2/-/-/-):

Car. 3: $1 > 0$

Car. 73: $1 > 0$

Car. 113: $0 > 1$

Car. 116: $1 > 0$

Car. 131: $1 > 0$

Nó 99 (2/1/-/-):

Car. 43: $0 > 1$

Car. 64: $1 > 0$

Car. 106: $1 > 0$

Car. 114: $1 > 0$

Car. 138: $1 > 0$

Car. 144: $0 > 1$

Car. 176: $0 > 1$

Car. 182: $0 > 1$

Nó 100 (2/2/-/-):

Car. 44: $1 > 0$

Car. 47: $1 > 0$

Car. 48: $1 > 0$

Car. 56: $1 > 0$

Car. 80: $1 > 0$

Car. 124: $1 > 0$

Nó 101 (5/86/87/84):

Car. 55: $1 > 0$

Car. 71: $1 > 2$

Car. 101: $0 > 1$

Car. 106: $1 > 0$

Car. 125: $1 > 0$

Car. 154: $1 > 0$

Car. 187: $0 > 1$

Car. 221: $0 > 1$

Car. 224: $0 > 1$

Nó 102 (5/37/-/-):

Car. 39: $1 > 0$

Car. 41: $0 > 1$

Car. 44: $0 > 1$

Car. 48: $0 > 1$

Car. 55: $1 > 0$

Car. 62: $1 > 0$

Car. 121: $2 > 1$

Car. 168: $1 > 0$

Car. 223: $0 > 1$

ANEXO III

ESTADOS DE CARÁTER REPRESENTANDO PERDAS ÓSSEAS E
SIMPLIFICAÇÕES ESTRUTURAIS.

Presença de estados de caráter correspondentes a perdas ósseas.

	<i>Mi. weizmani</i>	<i>Mi. electroides</i>	<i>Me. nigrum</i>	<i>Mi. sp. nov.1</i>	<i>Mel. pectorale</i>	<i>Me. diplomma</i>	<i>Ch. declivirostre</i>	<i>Mi. sp. nov.1</i>	<i>Me. auroradiatum</i>	<i>L. omospilus</i>	<i>A. minutus</i>	<i>A. elegans</i>	<i>G. sterbai</i>	<i>E. pulcher</i>	<i>E. mitopterus</i>	<i>E. junki</i>	<i>Ch. zebra</i>	<i>Ch. pierostictum</i>	<i>Ch. rachovii</i>	<i>Ch. oiticicaí</i>	<i>Ch. nana</i>	<i>Ch. lanei</i>	<i>Ch. lagosantense</i>	<i>Ch. gomesi</i>	<i>Ch. fasciatum</i>	<i>Ch. crandellii</i>	<i>Ch. laterale</i>	<i>Ch. bahiense</i>	<i>Ch. schubarti</i>	<i>Ch. bimaculatum</i>	<i>Ch. xanthoiperum</i>	<i>Ch. stigmosum</i>	<i>S. meizon</i>	<i>O. ophanes</i>	<i>T. mirim</i>	<i>T. testaceus</i>	<i>P. weizmani</i>	<i>P. bovelliorum</i>	<i>Cr. spilurus</i>		
esquirola pélvica							X			X																															
extraescapular																																		X	X						
mesocoracoide																																				X	X				
poscleitro 1							X				X	X	X													X															
postemporal																																		X	X						
hipural 6																																				X	X				
uroneurais														X	X	X																		X							
elemento "glossohial"																																									
barra transversal																																		X	X						
intercalar																																			X	X					
nasal																																			X						
antorbital																																		X							
infraorbital 2, porção laminar																X																		X							
infraorbital 3, porção laminar																X	X																	X	X						
infraorbital 4, porção laminar																X	X																	X	X						
infraorbital 5, porção laminar																X	X																	X	X						
infraorbital 6, porção laminar																X	X																	X	X						
supraorbital																X	X																	X	X						
Total	2	4	7	10	7	12	9	4	2	3	3	4	4	4	4	5	4	3	4	4	1	4	4	3	7	7	5	5	6	7	4	4	3	4	7	4	4	5	8	8	

Fonte: Dados do próprio autor.

ANEXO IV

OTIMIZAÇÃO DOS ESTADOS DE CARÁCTERES CONTÍNUOS UTILIZADOS
NAS ANÁLISES EXPLORATÓRIAS.

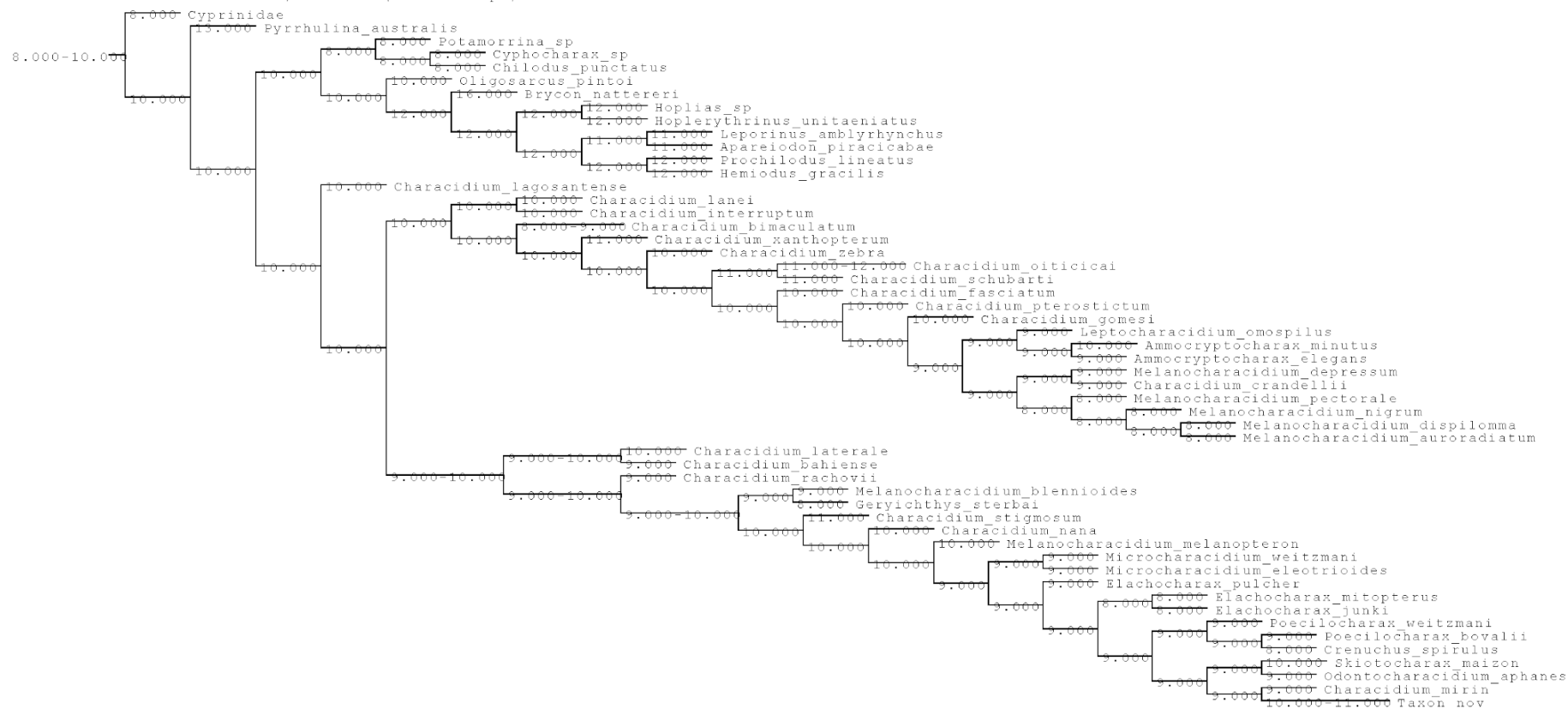
Caráter 1, número de raios na nadadeira dorsal.



Fonte: Dados do próprio autor.

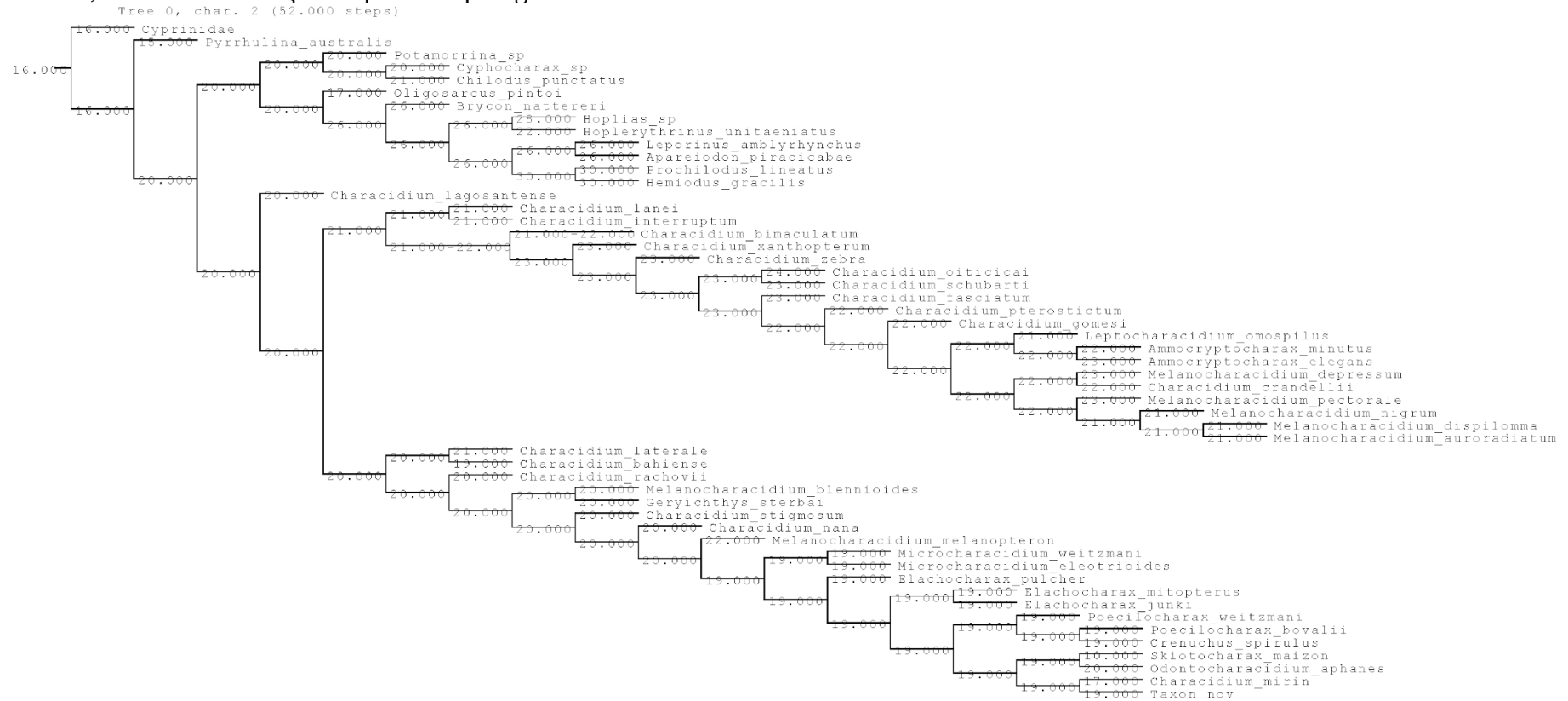
Caráter 2, vertebra de inserção do primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal.

Tree 0, char. 1 (30.000 steps)



Fonte: Dados do próprio autor.

Caráter 3, vertebra de inserção do primeiro pterigióforo da nadadeira anal.



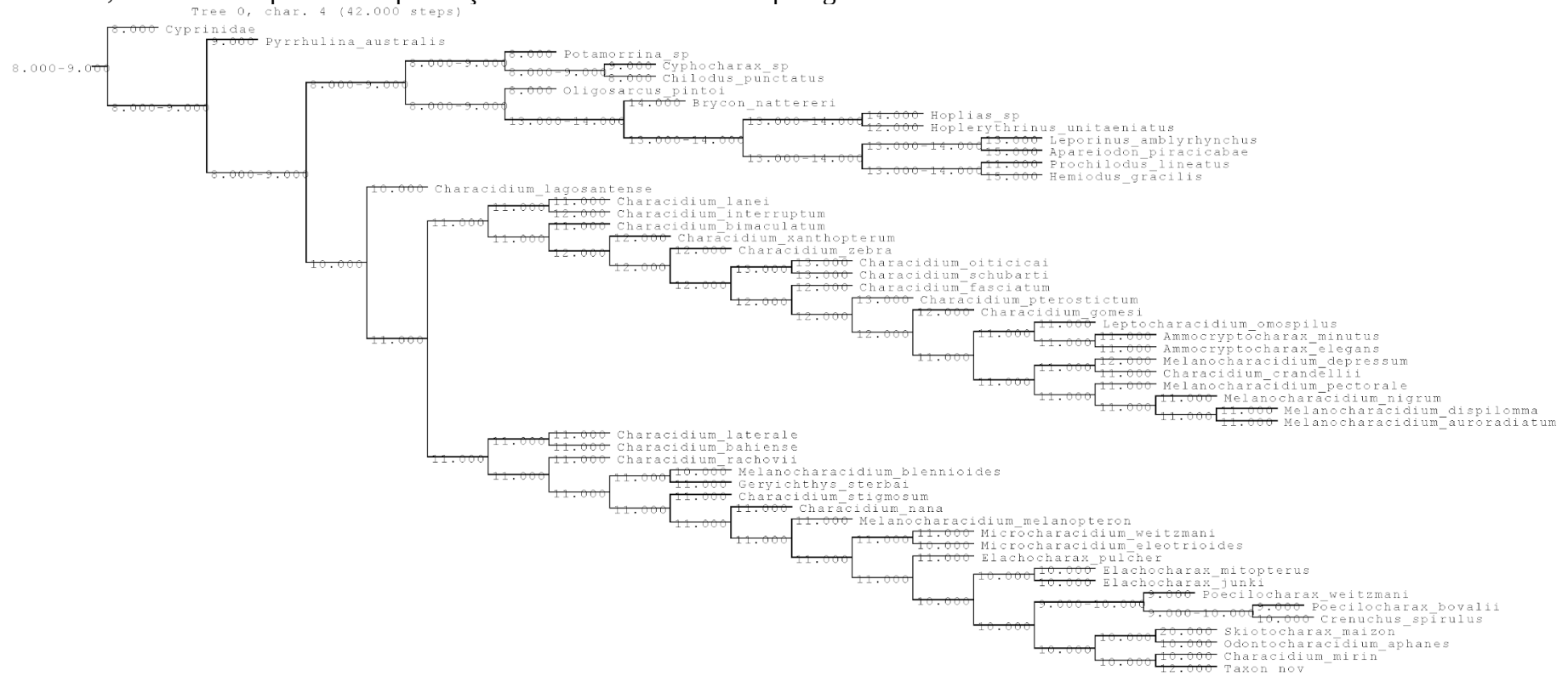
Fonte: Dados do próprio autor.

Caráter 4, número de raios totais na nadadeira peitoral.



Fonte: Dados do próprio autor.

Caráter 5, costela correspondente à presença do côndilo lateral do basipterigio



Fonte: Dados do próprio autor.

Caráter 6, número de vértebras precaudais.



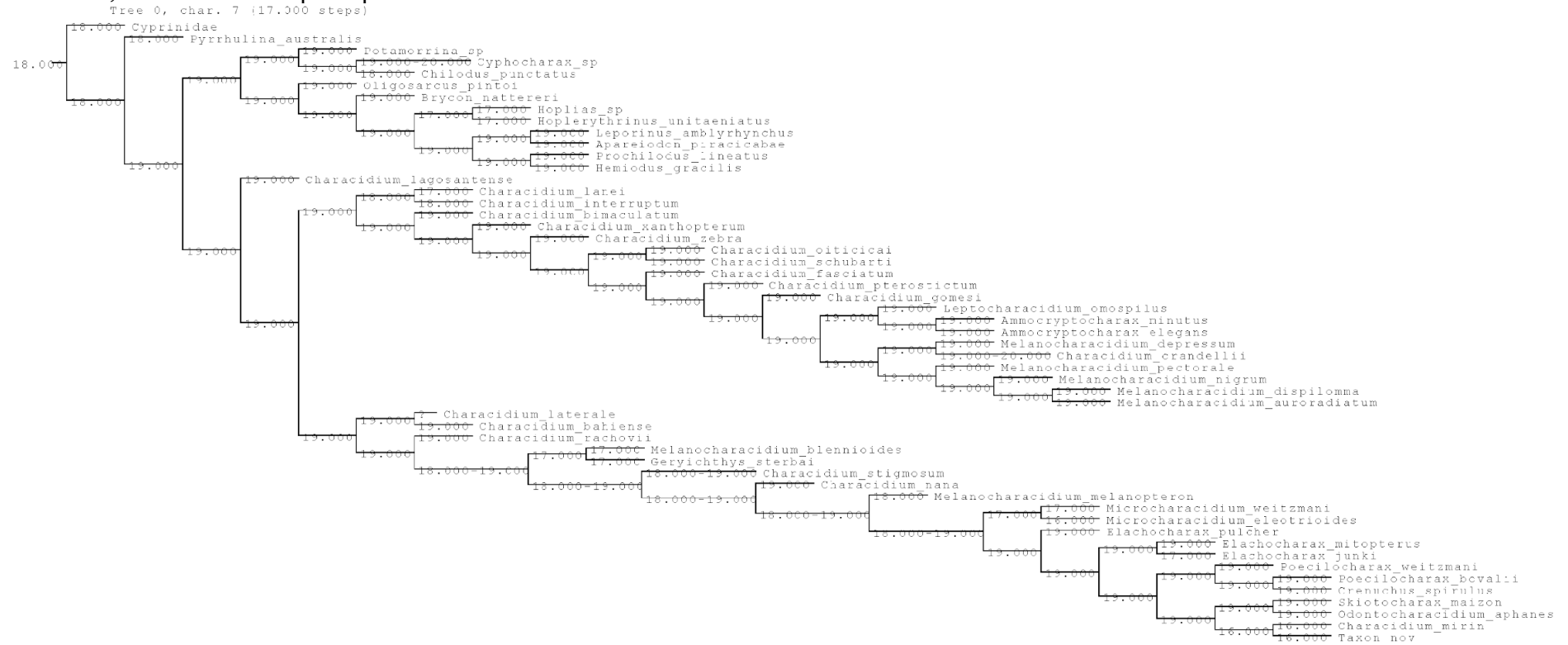
Fonte: Dados do próprio autor.

Caráter 7, número de vértebras caudais.



Fonte: Dados do próprio autor.

Caráter 8, número de raios principais na nadadeira caudal.



Fonte: Dados do próprio autor.

ANEXO V

RESULTADO DA PERMANOVA UTILIZADA COMO SUPORTE ESTATÍSTICO
NAS RECONSTRUÇÕES DO MORFOESPAÇO E SCORES RESULTANTES DA
QUANTIFICAÇÃO DA DISPARIDADE MORFOLÓGICA EM CRENUCHIDAE
UTILIZADOS NA RECONSTRUÇÃO DOS MORFOESPAÇOS.

Resultado da Permanova entre gêneros dentro de Crenuchidae ($f=3.42$, $p=0.0001$), com todos os caracteres morfológicos (car.1 ao 216). O símbolo (*) representa significância estatística ($p>0.05$) do teste *post hoc* de Pairwise associado a correção de Bonferroni relativizado.

	Crenuchinae	Tijuichthys	Odontocharacidium	Skiothcharax	Characidium	Elachocharax	Geryichthys	Ammocryptocharax	Leptocharacidium	Melanocharacidium	Microcharacidium
Crenuchinae		1	1	1	0.0495*	1	1	1	1	1	1
Tijuichthys	1		1	1	0.308	1	1	1	1	1	1
Odontocharacidium	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1
Skiothcharax	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1
Characidium	0.0495*	0.308	1	1		0.0495*	1	0.583	1	0.0275*	0.077
Elachocharax	1	1	1	1	0.0495*		1	1	1	1	1
Geryichthys	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1
Ammocryptocharax	1	1	1	1	0.583	1	1		1	1	1
Leptocharacidium	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1
Melanocharacidium	1	1	1	1	0.0275*	1	1	1	1		1
Microcharacidium	1	1	1	1	0.077	1	1	1	1	1	

Fonte: Dados do próprio autor.

Resultado da PERMANOVA entre gêneros dentro de Crenuchidae ($f=3.75$, $p=0.0001$), com os elementos craniais (car.1 ao 105). O símbolo (*) representa significância estatística ($p>0.05$) do teste *post doc* de Pairwise associado a correção de Bonferoni relativizado.

	Crenuchinae	Tijuichthys	Odontocharacidium	Skiothocharax	Characidium	Elachocharax	Geryichthys	Ammocryptocharax	Leptocharacidium	Melanocharacidium	Microcharacidium
Crenuchinae		1	1	1	0.0935	1	1	1	1	1	1
Tijuichthys	1		1	1	0.308	1	1	1	1	1	1
Odontocharacidium	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1
Skiothocharax	1	1	1		1	1	1	1	1	1,00	1
Characidium	0.0935	0.308	1	1		0.033*	1	0.2695	1	0.099	0.022*
Elachocharax	1	1	1	1	0.033*		1	1	1	1	1
Geryichthys	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1
Ammocryptocharax	1	1	1	1	0.2695	1	1		1	1	1
Leptocharacidium	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1
Melanocharacidium	1	1	1	1	0.099	1	1	1	1		1
Microcharacidium	1	1	1	1	0.022*	1	1	1	1	1	

Fonte: Dados do próprio autor.

Resultado da PERMANOVA entre gêneros dentro de Crenuchidae ($f=3.27$, $p=0.0001$), com os elementos do esqueleto axial (car.106 ao 133). O símbolo (*) representa significância estatística ($p>0.05$) do teste *post doc* de Pariwaise associado a correção de Bonferoni relativizado.

	Crenuchinae	Tijuichthys	Odontocharacidium	Skiothocharax	Characidium	Elachocharax	Geryichthys	Ammocryptocharax	Leptocharacidium	Melanocharacidium	Microcharacidium
Crenuchinae		1	1	1	0.0385*	1	1	1	1	1	1
Tijuichthys	1		1	1	0.286	1	1	1	1	1	1
Odontocharacidium	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1
Skiothocharax	1	1	1		1	1	1	1	1,00	1	1
Characidium	0.0385*	0.286	1	1		0.0495*	1	1	1	0.0275*	0.2035
Elachocharax	1	1	1	1	0.0495*		1	1	1	1	1
Geryichthys	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1
Ammocryptocharax	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1
Leptocharacidium	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1
Melanocharacidium	1	1	1	1	0.0275*	1	1	1	1		1
Microcharacidium	1	1	1	1	0.2035	1	1	1	1	1	

Fonte: Dados do próprio autor.

Resultado da PERMANOVA entre gêneros dentro de Crenuchidae ($f=3.83$, $p=0.0001$), com os elementos do esqueleto apendicular (car.134 ao 178). O símbolo (*) representa significância estatística ($p>0.05$) do teste *post doc* de Pariwise associado a correção de Bonferoni relativizado.

	Crenuchinae	Tijuichthys	Odontocharacidium	Skiothocharax	Characidium	Elachocharax	Geryichthys	Ammocryptocharax	Leptocharacidium	Melanocharacidium	Microcharacidium
Crenuchinae		1	1	1	0.0385*	1	1	1	1	1	1
Tijuichthys	1		1	1	0.319	1	1	1	1	1	1
Odontocharacidium	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1
Skiothocharax	1,00	1	1		1	1	1	1	1	1	1
Characidium	0.0385*	0.319	1	1		0.484	1	1	1	0.011*	0.165
Elachocharax	1	1	1	1	0.484		1	1	1	1	1
Geryichthys	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1
Ammocryptocharax	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1
Leptocharacidium	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1
Melanocharacidium	1	1	1	1	0.011*	1	1	1	1		1
Microcharacidium	1	1	1	1	0.165	1	1	1	1	1	

Fonte: Dados do próprio autor.

Resultado da PERMANOVA entre gêneros dentro de Crenuchidae ($f=2.29$, $p=0.0004$), com os atributos morfológicos das escamas (car.199 ao 216). O teste *post doc* de Pariwaise associado a correção de Bonferoni relativizado não recuperou grupos estatisticamente distintos.

	Crenuchinae	Tijuichthys	Odontocharacidium	Skiothcharax	Characidium	Elachocharax	Geryichthys	Ammocryptocharax	Leptocharacidium	Melanocharacidium	Microcharacidium
Crenuchinae		1	1	1	0.396	1	1	1	1	1	1
Tijuichthys	1		1	1	0.935	1	1	1	1	1	1
Odontocharacidium	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1
Skiothcharax	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1
Characidium	0.396	0.935	1	1		1	1	1	1	1	1
Elachocharax	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1
Geryichthys	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1
Ammocryptocharax	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1
Leptocharacidium	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1
Melanocharacidium	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1
Microcharacidium	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

Fonte: Dados do próprio autor.

Resultado da PERMANOVA entre os presumidos morfogrupos do gênero “*Characidium*” ($f=4.09$, $p=0.0001$), com os atributos da matriz morfológica. O símbolo (*) representa significância estatística ($p>0.05$) do teste *post doc* de Pariwise associado a correção de Bonferoni relativizado.

	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3
Grupo 1		0.0003*	0.0405*
Grupo 2	0.0003*		0.1098
Grupo 3	0.0405*	0.1098	

Fonte: Dados do próprio autor.

Resultado da ANOSIN entre os presumidos morfogrupos do gênero “*Characidium*” ($f=4.09$, $p=0.0001$), com os atributos da matriz morfológica. O símbolo (*) representa significância estatística ($p>0.05$) do teste *post doc* de Pariwise associado a correção de Bonferoni relativizado.

	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3
Grupo 1		0.0009*	0.0495*
Grupo 1	0.0009*		0.1125
Grupo 1	0.0495*	0.1125	

Fonte: Dados do próprio autor.

Scores da PCoA de todos os caracteres da matriz morfológica, com exceção dos atributos de coloração.

	Coord 1	Coord 2	Coord 3	Coord 4	Coord 5	Coord 6	Coord 7	Coord 8	Coord 9	Coord 10	Coord 11	Coord 12	Coord 13	Coord 14	Coord 15	Coord 16	Coord 17	Coord 18	Coord 19	Coord 20	Coord 21
<i>Crenuchus_spirulus</i>	0.21195	-0.42493	-0.29353	-0.14851	0.10871	-0.018956	-0.10732	0.19929	-0.033247	0.024823	-0.21396	-0.30515	-0.0084575	0.0078682	-0.063802	0.21066	-0.033322	-0.097237	0.072042	0.055424	0.015607
<i>Poecilocharax_bovaliorum</i>	0.25472	-0.44956	-0.16637	-0.23109	0.082429	-0.14751	-0.13539	-0.073255	-0.1752	-0.062397	-0.04002	0.017566	0.10074	-0.074014	0.011441	-0.16852	-0.034404	0.048049	-0.048916	-0.094041	0.15732
<i>Poecilocharax_weitzmani</i>	0.30249	-0.3889	0.057391	-0.021161	-0.1039	-0.099409	0.31172	-0.1628	-0.031186	-0.065069	0.35961	0.28345	-0.127	0.068708	0.11196	-0.032102	-0.003553	-0.13846	0.057456	0.13347	-0.25073
<i>Taxon_nov</i>	0.25498	0.086118	0.10386	0.36567	-0.42368	-0.21825	0.17066	0.034543	0.01348	-0.14018	-0.093459	-0.25954	-0.053918	0.070023	0.18678	-0.062539	-0.18692	0.2573	0.20491	0.076558	-0.09395
<i>Characidium_mirin</i>	0.27358	0.12806	0.12047	0.18315	-0.060902	-0.26791	-0.22017	0.2371	-0.03997	0.17245	-0.13982	0.044439	-0.26602	-0.14184	0.015133	-0.097191	0.29679	0.045614	0.042591	-0.16147	0.2466
<i>Odontocharacidium_aphanes</i>	0.21534	0.00032005	0.19302	0.27762	0.184	0.3026	0.099069	-0.29745	0.086546	0.25944	-0.0032245	-0.3163	0.12024	0.10704	-0.15139	0.18189	0.070106	-0.13233	0.012667	0.0066232	0.084342
<i>Skiocharax_meizon</i>	0.2955	-0.11595	0.16439	0.33922	0.1189	0.33496	-0.056163	0.09716	0.15113	0.19429	0.038707	0.20824	0.057583	-0.065526	-0.095927	-0.089812	-0.034968	0.062364	-0.20663	-0.02589	-0.099217
<i>Characidium_stigmosum</i>	0.0070634	0.14307	-0.093739	0.11738	-0.24669	-0.24124	0.11262	0.032618	-0.24601	-0.10173	0.14087	0.074608	0.22369	-0.061217	-0.4796	0.11291	-0.1418	-0.30057	-0.1543	0.089353	0.22539
<i>Characidium_xanthopterum</i>	-0.04898	0.058484	-0.29947	0.11831	0.081234	-0.073949	0.24557	0.18289	0.25417	-0.25733	-0.2138	-0.17601	0.019091	-0.10159	0.057471	0.08518	0.28564	-0.099479	-0.22723	-0.11941	-0.34435
<i>Characidium_bimaculatum</i>	-0.050754	0.062775	-0.19249	-0.077355	0.017328	-0.028414	0.021692	-0.18195	0.1011	0.15953	-0.043296	0.020423	-0.14213	0.032228	-0.08232	-0.021057	-0.069075	0.12417	-0.14671	-0.22352	-0.28318
<i>Characidium_schubarti</i>	-0.11018	-0.014172	-0.17656	0.061031	-0.11122	0.1862	0.093202	0.12843	-0.032616	0.22995	-0.033734	-0.16338	0.010961	-0.12681	-0.13513	-0.0096412	-0.17625	0.038979	0.0082227	-0.17812	0.21059
<i>Characidium_interruptum</i>	-0.012221	0.097276	-0.23525	-0.061961	-0.067736	0.099162	0.074854	-0.070172	-0.081296	0.13805	-0.18227	0.16674	-0.0088326	-0.13206	0.043283	-0.10395	-0.12056	0.24121	0.11444	-0.0061432	-0.0052695
<i>Characidium_bahiense</i>	0.0234	0.15981	-0.15323	-0.0086818	0.1115	-0.20823	-0.088006	-0.078523	0.089168	0.055799	0.13983	-0.066831	0.19927	-0.069305	0.341	0.10523	0.045925	0.071763	0.0080769	0.10398	0.12816
<i>Characidium_laterale</i>	0.053931	0.13694	-0.21195	0.02356	0.14603	-0.055275	0.021021	-0.084954	0.050515	0.04898	0.12843	0.015698	0.19747	0.072799	0.24768	0.19871	0.062135	0.22243	0.017921	0.11614	0.041703
<i>Characidium_crandellii</i>	-0.22264	-0.13388	0.13306	0.095241	0.025981	-0.086857	-0.20157	-0.20495	0.14122	-0.070658	-0.22437	0.069301	0.17299	-0.0082596	0.029157	-0.13038	0.20372	-0.076379	-0.04158	0.3598	0.11523
<i>Characidium_fasciatum</i>	-0.16259	-0.05128	-0.094808	0.10211	-0.18963	0.16721	-0.088831	0.071302	-0.33998	0.022839	0.058507	-0.08636	-0.21668	0.47024	0.11048	0.1498	0.083016	0.079049	-0.21525	0.16446	0.06071
<i>Characidium_gomesi</i>	-0.1927	-0.080379	-0.038988	0.12642	-0.05025	0.10948	-0.14853	0.14753	-0.14085	0.13461	0.020449	0.0045435	0.0060738	0.044241	0.31185	-0.1633	0.076716	-0.22593	0.0096068	-0.022989	-0.096041
<i>Characidium_lagosantense</i>	0.025758	0.12804	-0.21336	-0.046338	0.030113	0.024764	-0.077217	-0.066596	0.047732	-0.15194	0.16323	-0.19315	-0.041815	0.03275	-0.33726	-0.15789	-0.042549	0.20759	-0.055871	0.2545	0.05117
<i>Characidium_lanei</i>	-0.0074155	0.077025	-0.1442	-0.09831	-0.026441	0.066898	0.05301	-0.013976	-0.027648	0.22804	0.080754	0.16598	0.038611	-0.28484	-0.09042	-0.22366	0.08825	0.22628	-0.061407	0.07871	-0.040598
<i>Characidium_nana</i>	0.080544	0.1406	-0.013893	-0.035646	-0.06557	-0.23945	-0.077389	-0.297	0.11245	0.11365	-0.083282	0.14101	-0.19993	-0.027527	0.062868	0.11041	0.18036	-0.30994	-0.14608	-0.12534	0.17076
<i>Characidium_oiticica</i>	-0.15271	-0.0059031	-0.16031	0.20311	0.045175	0.18031	-0.12007	0.10265	-0.093928	-0.059976	-0.0080138	0.16149	-0.041252	-0.14596	0.056199	0.28556	-0.0746	-0.13355	0.40095	0.12635	-0.026906
<i>Characidium_rachovii</i>	0.048082	0.14686	-0.053704	-0.0258	0.17522	-0.044306	-0.15612	-0.11342	0.095245	0.026022	0.16447	0.039887	0.20312	0.14123	-0.11583	-0.050539	0.088503	-0.11296	0.35002	-0.036162	-0.10084
<i>Characidium_pterostictum</i>	-0.1856	-0.03613	-0.09472	0.10961	-0.1372	0.11734	0.149	0.093764	-0.010398	-0.04744	-0.09967	0.27484	0.11034	-0.0016406	0.0024817	-0.12913	0.096789	-0.16949	-0.090393	0.059602	-0.06136
<i>Characidium_zebra</i>	-0.13046	-0.012936	-0.12461	0.10581	-0.026886	-0.089098	-0.05353	-0.15043	0.16362	0.031461	-0.16805	0.22862	-0.0088038	0.23498	-0.021556	-0.019299	-0.43396	-0.13229	0.16543	-0.31438	-0.038283
<i>Elachocharax_junki</i>	0.16044	0.093501	0.14838	-0.17124	-0.13164	0.13673	-0.25066	0.1122	0.2251	-0.32581	-0.071312	0.10463	0.10074	0.071808	0.1522	0.095351	-0.26443	-0.027775	-0.090216	-0.12059	0.18992
<i>Elachocharax_mitopterus</i>	0.16437	0.1246	0.11247	-0.13462	-0.070891	0.22433	-0.068023	0.15865	0.13245	-0.25508	-0.089785	0.14374	-0.034436	-0.13562	-0.074258	-0.021475	-0.017769	0.086992	-0.078117	0.13096	-0.062268
<i>Elachocharax_pulcher</i>	0.092691	0.091189	0.019914	-0.24231	-0.05038	0.20927	0.012144	0.17671	0.13354	-0.15175	0.0090059	0.070059	0.01135	0.2189	-0.10661	0.10093	0.23749	-0.096711	0.052307	0.026104	0.0090242
<i>Geryichthys_sterbai</i>	0.0274	0.18466	0.012918	-0.10928	-0.14998	-0.09428	-0.26164	-0.06857	-0.066125	0.036014	0.29138	-0.109	0.041755	0.10966	-0.055115	0.011795	0.043264	0.005675	-0.13198	-0.07226	-0.34667
<i>Ammocryptocharax_elegans</i>	-0.058022	0.057594	0.11753	0.09852	0.4414	-0.15044	0.064414	0.031842	-0.18523	-0.070093	-0.13185	0.038783	-0.070175	0.16643	0.07568	-0.10335	-0.26829	0.029019	-0.45874	0.041163	0.02463
<i>Ammocryptocharax_minutus</i>	0.01562	0.12354	0.1196	0.1142	0.41924	-0.081788	0.22605	0.1145	-0.353	-0.28714	-0.0089892	0.12223	0.085675	0.038319	-0.055099	-0.076866	0.12037	0.11905	0.26974	-0.13932	0.045898
<i>Leptocharacidium_omospilus</i>	-0.14815	0.0060475	0.13774	0.024615	0.14119	-0.031319	-0.023023	0.12755	0.08593	-0.084151	0.3482	-0.29509	-0.13458	-0.44471	0.13883	-0.052807	-0.27597	-0.28805	-0.044058	0.0094098	-0.056586
<i>Melanocharacidium_auroradiatum</i>	-0.22411	-0.14489	0.13832	-0.022382	-0.13412	-0.10545	0.10192	0.06255	0.10298	0.15936	0.017466	0.083905	-0.0070989	-0.15999	0.013774	0.089811	0.052654	0.09225	-0.017564	0.26742	0.095728
<i>Melanocharacidium_blenioides</i>	-0.003445	0.13529	0.097506	-0.22692	0.15813	-0.037309	-0.083742	0.29022	-0.049462	0.24033	0.13036	0.059009	-0.37375	0.12725	-0.054548	0.015588	-0.052205	-0.042144	0.14105	0.087666	-0.068582
<i>Melanocharacidium_depressum</i>	-0.20861	-0.17397	0.06752	0.13867	-0.036358	0.17817	-0.29959	-0.36367	-0.13602	-0.36308	0.11468	-0.054566	-0.22956	-0.18809	-0.058011	0.014444	0.13132	0.22615	0.016867	-0.23203	0.015752
<i>Melanocharacidium_dispolomma</i>	-0.19437	-0.15275	0.26082	-0.11842	0.0041314	-0.13137	0.18916	0.054684	0.08318	0.061151	0.066797	0.11874	0.02551	-0.065674	-0.082013	0.57576	0.028351	0.30452	-0.074489	-0.20807	0.03885
<i>Melanocharacidium_pectorale</i>	-0.22324	-0.16063	0.22943	-0.024267	-0.014137	-0.2275	-0.019619	0.053592	0.14359	0.025758	-0.18492	-0.16913	-0.050445	0.12875	-0.30912	-0.1876	0.098397	0.011757	0.195	-0.020406	-0.19217
<i>Melanocharacidium_melanopteron</i>	-0.035757	0.091827	-0.044365	-0.20951	-0.012575	0.20247	0.44065	-0.19847	0.097308	-0.10195	0.028003	-0.1318	-0.31821	0.055943	0.11491	-0.18399	0.098133	-0.12741	0.086304	-0.065849	0.35679
<i>Melanocharacidium_nigrum</i>	-0.18718	-0.13664	0.11689	-0.077331	-0.014021	-0.021956	0.052519	0.16311	0.26486	0.073073	0.19697	-0.098733	0.26253	0.23629	0.092355	-0.2783	-0.062346	0.14472	0.020414	-0.070786	0.19936
<i>Microcharacidium_eleotrioides</i>	0.013917	0.074078	0.23096	-0.24576	-0.19922	0.12339	0.063739	-0.0063074	-0.38536	0.091423	-0.085361	-0.15153	0.38282	-0.095737	0.14499	-0.058986	0.1266	-0.10514	-0.024793	-0.29161	-0.1276
<i>Microcharacidium_weitzmani</i>	0.037385	0.13519	0.22334	-0.26737	0.032718	0.036997	0.033609	-0.24037	-0.14778	0.068742	-0.37853	-0.081335	-0.03749	-0.10505	0.047471	0.078332	-0.22157	-0.029069	0.068296	0.34069	-0.18892

Fonte: Dados do próprio autor.

Continuação...

	Coord 22	Coord 23	Coord 24	Coord 25	Coord 21	Coord 22	Coord 23	Coord 24	Coord 25	Coord 26	Coord 27	Coord 28	Coord 29	Coord 30	Coord 31	Coord 32	Coord 33	Coord 34	Coord 35	Coord 36	Coord 37	Coord 38	Coord 39
<i>Cremuchus spirulus</i>	-0.18686	-0.28906	-0.12765	-0.14141	0.015607	-0.18686	-0.28906	-0.12765	-0.14141	-0.10538	0.22737	-0.02718	-0.098772	-0.12441	0.15086	0.26544	0.12837	0.1068	-0.0038223	0.043237	0.043858	-0.016983	-0.15811
<i>Poecilocharas bovuliorum</i>	0.037582	0.27431	0.1311	0.11985	0.15732	0.037582	0.27431	0.1311	0.11985	-0.21901	-0.31014	0.083466	0.053958	0.23171	-0.17904	-0.28314	-0.050109	-0.056521	-0.044818	-0.12293	-0.030891	0.042355	-0.15811
<i>Poecilocharas weitzmani</i>	0.12712	0.0010473	0.073602	-0.01884	-0.25073	0.12712	0.0010473	0.073602	-0.018849	0.37261	0.1485	-0.02258	0.01981	-0.15327	0.087868	-0.010567	-0.060225	0.017982	0.084462	0.061407	0.038317	-0.0086754	-0.15811
<i>Taxon nov</i>	-0.050809	-0.05916	0.015944	0.13205	-0.09395	-0.050809	-0.05916	0.015944	0.13205	-0.18771	0.012908	0.092284	-0.058212	0.023603	-0.091314	0.041579	0.12457	-0.12002	-0.11671	-0.17074	-0.072375	-0.039172	-0.15811
<i>Characidium mirin</i>	0.21144	0.051153	0.13335	-0.21383	0.2466	0.21144	0.051153	0.13335	-0.21383	0.09756	-0.105695	0.12289	-0.076833	-0.046987	0.15056	0.089544	-0.13096	0.026412	0.1318	-0.0048748	0.097765	0.12299	-0.15811
<i>Odontocharacidium aphanes</i>	0.11312	0.045769	0.041466	-0.07584	0.084342	0.11312	0.045769	0.041466	-0.075845	0.02396	-0.1528	0.12122	-0.080996	0.0046467	0.17042	-0.24382	-0.05687	0.10537	-0.16548	0.066222	0.21938	0.071115	-0.15811
<i>Skiocharax meizon</i>	-0.21644	-0.048248	-0.16031	0.12207	-0.099217	-0.21644	-0.048248	-0.16031	0.12207	-0.16251	0.016647	-0.2177	0.030748	0.078742	-0.1969	0.10035	-0.043553	-0.085385	0.046548	0.047112	-0.23982	-0.13758	-0.15811
<i>Characidium stigmosum</i>	-0.15929	0.031227	-0.15951	-0.09835	0.22539	-0.15929	0.031227	-0.15951	-0.098351	0.028675	-0.21128	-0.092627	0.019238	-0.1536	0.045928	0.089307	-0.12609	-0.17342	-0.10111	-0.011418	-0.032215	0.074353	-0.15811
<i>Characidium xanthopteryum</i>	0.073922	0.092168	0.038615	-0.11376	-0.34435	0.073922	0.092168	0.038615	-0.11376	0.13733	-0.17733	-0.15288	-0.12411	-0.046806	-0.097486	-0.25648	0.090603	-0.14708	0.030485	0.12031	-0.10858	0.0097214	-0.15811
<i>Characidium himaculatum</i>	5,94E-01	0.29938	-0.13017	0.15705	-0.28318	5,94E-01	0.29938	-0.13017	0.15705	0.026283	-0.096264	0.097138	0.11351	-0.073692	0.4184	0.26696	0.062398	0.10816	-0.26234	-0.36223	-0.058874	-0.046428	-0.15811
<i>Characidium schubarti</i>	-0.16391	0.17004	0.32069	0.18198	0.21059	-0.16391	0.17004	0.32069	0.18198	0.48248	0.16033	0.042906	0.069487	0.026473	-0.19467	0.032492	0.090617	0.061295	0.28168	-0.10058	-0.062549	-0.086101	-0.15811
<i>Characidium interruptum</i>	-0.039215	-0.018605	-0.003201	-0.12551	-0.0052695	-0.039215	-0.018605	-0.0032017	-0.12551	-0.11468	-0.0063606	0.17039	0.18878	-0.36274	0.016979	-0.18349	-0.16298	-0.12581	-0.096264	0.4013	0.17852	-0.41539	-0.15811
<i>Characidium bahiense</i>	-0.047214	-0.094198	-0.057125	0.050008	0.12816	-0.047214	-0.094198	-0.057125	0.050008	0.15235	-0.032049	-0.24638	-0.13758	-0.033333	-0.16622	0.020411	-0.4567	0.3888	-0.17039	-0.16093	-0.080859	-0.20629	-0.15811
<i>Characidium laterale</i>	-0.13703	0.12714	-0.15075	0.17478	0.041703	-0.13703	0.12714	-0.15075	0.17478	0.013907	0.0077476	0.0075476	0.14821	0.11802	-0.010776	0.19024	0.035546	-0.30664	0.25627	0.11611	0.41379	0.35509	-0.15811
<i>Characidium crandellii</i>	-0.11058	-0.034917	0.28907	0.34191	0.11523	-0.11058	-0.034917	0.28907	0.34191	-0.033263	-0.009854	-0.020388	-0.1104	-0.31922	0.27724	-0.014016	0.073892	-0.1328	0.14836	-0.057518	-0.10457	-0.062241	-0.15811
<i>Characidium fasciatum</i>	0.19735	0.060166	0.12001	0.032863	0.06071	0.19735	0.060166	0.12001	0.032863	-0.095432	-0.17549	-0.22166	0.17002	-0.13278	-0.12565	0.025665	0.15311	-0.022048	0.11688	-0.0040743	0.0088716	-0.15811	-0.15811
<i>Characidium gomesi</i>	-0.059255	-0.29412	-0.090782	-0.13436	-0.096041	-0.059255	-0.29412	-0.090782	-0.13436	0.16358	-0.24415	0.10105	0.29673	0.29753	0.2378	0.046222	-0.15824	-0.25234	-0.0039488	-0.048371	-0.14288	-0.047116	-0.15811
<i>Characidium lagoantense</i>	0.36624	-0.2032	-0.008449	0.062708	0.05117	0.36624	-0.2032	-0.0084492	0.062708	0.05115	0.24822	-0.073209	0.011834	0.39018	0.20406	-0.14088	-0.046994	-0.12968	0.061997	-0.0081168	-0.023034	-0.21074	-0.15811
<i>Characidium lanei</i>	0.16286	-0.33171	0.029968	0.071255	-0.040598	0.16286	-0.33171	0.029968	0.071255	-0.0085328	-0.078859	-0.0052837	-0.10765	-0.10464	-0.091282	0.050275	0.20322	-0.19687	0.12586	-0.17637	0.49857	-0.15811	-0.15811
<i>Characidium nana</i>	-0.012665	0.06442	-0.032188	0.036202	0.17076	-0.012665	0.06442	-0.032188	0.036202	-0.12389	0.3647	-0.16798	0.24462	0.18292	-0.121	-0.0083037	0.24969	-0.040738	-0.14161	0.16695	-0.070234	-0.1137	-0.15811
<i>Characidium oiticai</i>	0.13407	0.24343	-0.11784	0.012495	-0.026906	0.13407	0.24343	-0.11784	0.012495	-0.11584	0.30853	0.01076	0.042496	-0.046846	0.027533	-0.27523	-0.10038	-0.0002789	-0.079606	-0.13666	-0.27692	0.25841	-0.15811
<i>Characidium nachovii</i>	0.12937	-0.14559	0.037261	-0.24959	-0.10084	0.12937	-0.14559	0.037261	-0.24959	-0.0043741	-0.16137	0.11108	0.16269	-0.18534	-0.32069	0.070459	0.3745	-0.028155	0.1297	-0.31165	-0.0096862	-0.18804	-0.15811
<i>Characidium pterostictum</i>	-0.12214	-0.10485	0.21884	-0.07399	-0.06136	-0.12214	-0.10485	0.21884	-0.073996	-0.12117	0.17978	0.13757	-0.16935	0.27022	-0.10925	0.01212	0.021859	0.16256	-0.25025	-0.23427	0.5067	-0.025054	-0.15811
<i>Characidium zebra</i>	0.20811	-0.10419	0.045181	0.024099	-0.038283	0.20811	-0.10419	0.045181	0.024099	-0.12916	-0.14154	-0.19533	-0.30503	0.11219	0.064864	0.081057	-0.10725	0.086207	0.29704	0.18209	0.024559	0.083028	-0.15811
<i>Elachocharas junki</i>	-0.042205	-0.1592	-0.12702	0.12891	0.18992	-0.042205	-0.1592	-0.12702	0.12891	0.33768	-0.080555	0.14635	0.076016	-0.025779	0.084045	-0.21292	0.23974	0.098589	-0.22256	0.099609	0.039185	0.076301	-0.15811
<i>Elachocharas mitopterus</i>	0.0042164	0.13702	0.020659	-0.20415	-0.062268	0.0042164	0.13702	0.020659	-0.20415	-0.1499	-0.029783	-0.28522	0.25875	-0.077896	0.13266	0.0017481	-0.10756	0.19846	0.29623	-0.23202	0.17443	0.04477	-0.15811
<i>Elachocharas pulcher</i>	0.17161	0.14272	0.055604	0.21131	0.0090242	0.17161	0.14272	0.055604	0.21131	-0.051984	-0.026997	0.35782	-0.16635	0.028501	-0.17482	0.40117	-0.268	-0.11042	-0.082794	0.1656	-0.14896	-0.10031	-0.15811
<i>Geryichthys sterbai</i>	-0.42289	0.011253	0.16272	-0.11159	-0.34667	-0.42289	0.011253	0.16272	-0.11159	-0.15813	0.11934	0.27459	-0.11958	0.05367	0.076548	-0.22346	-0.062025	0.19961	0.22988	0.16941	-0.14122	0.0885	-0.15811
<i>Ammocryptocharas elegans</i>	0.11708	-0.052058	-0.14225	-0.08862	0.02463	0.11708	-0.052058	-0.14225	-0.088621	0.023871	0.22944	0.31796	-0.042722	-0.17581	-0.16916	-0.031375	-0.059993	-0.051491	0.098519	-0.1583	-0.036065	0.050377	-0.15811
<i>Ammocryptocharas minutus</i>	-0.18487	0.050127	0.081372	0.10229	0.045898	-0.18487	0.050127	0.081372	0.10229	0.027834	-0.029414	-0.087662	0.040604	0.17315	0.22961	0.083263	0.18324	0.24241	-0.064751	0.21891	-0.095147	-0.10827	-0.15811
<i>Leptocharacidium omospilus</i>	0.15759	0.043401	0.17333	0.14903	-0.056586	0.15759	0.043401	0.17333	0.14903	-0.23316	-0.088168	0.040987	0.1159	-0.068346	-0.014074	0.18747	0.04923	0.051358	-0.036722	0.17334	0.15933	-0.052571	-0.15811
<i>Melanocharacidium auroradiatum</i>	0.044747	0.19489	-0.46454	-0.1045	0.095728	0.044747	0.19489	-0.46454	-0.1045	0.019252	-0.17863	0.20568	-0.21049	0.20206	0.0098416	-0.029277	0.26794	0.23272	0.23273	0.088472	-0.023125	-0.23127	-0.15811
<i>Melanocharacidium blennioides</i>	-0.18014	0.014496	-0.037462	0.17225	-0.068582	-0.18014	0.014496	-0.037462	0.17225	0.046716	-0.090234	-0.25317	-0.33417	-0.063528	-0.009661	-0.25004	0.072782	-0.29133	-0.13877	-0.13036	0.18794	-0.081174	-0.15811
<i>Melanocharacidium depressum</i>	-0.10227	0.013016	-0.13723	-0.16312	0.015752	-0.10227	0.013016	-0.13723	-0.16312	0.14703	0.0072031	-0.068315	-0.23579	-0.051331	-0.15814	0.14846	-0.033389	-0.15654	-0.078968	-0.0028804	0.11485	-0.0098922	-0.15811
<i>Melanocharacidium dispilomma</i>	0.053137	-0.29803	0.25719	-0.03540	0.03885	0.053137	-0.29803	0.25719	-0.035405	-0.13282	-0.029945	0.024936	0.14022	0.053872	0.04405	-0.064377	-0.080522	-0.13393	-0.0023603	-0.13597	-0.077489	-0.04521	-0.15811
<i>Melanocharacidium pectorale</i>	-0.050406	-0.047803	-0.23461	0.20281	-0.19217	-0.050406	-0.047803	-0.23461	0.20281	0.10474	0.05455	-0.028842	0.35645	-0.020721	-0.23539	-0.08326	-0.25449	0.16635	-0.049497	0.10437	0.15216	0.18428	-0.15811
<i>Melanocharacidium melanopteron</i>	-0.21804	-0.16791	-0.12272	-0.02192	0.35679	-0.21804	-0.16791	-0.12272	-0.021924	-0.17876	-0.067339	0.048851	0.0072993	-0.053921	0.014861	-0.075769	-0.09239	0.023364	0.18227	-0.1505	-0.14287	0.12936	-0.15811
<i>Melanocharacidium nigrum</i>	-0.006564	0.29749	0.074843	-0.40841	0.19936	-0.0065645	0.29749	0.074843	-0.40841	-0.049601	0.21784	-0.17556	-0.038295	-0.057851	0.097449	0.049096	0.036161	-0.1488	-0.23107	0.093967	-0.11342	0.099275	-0.15811
<i>Microcharacidium eleotrioides</i>	0.26062	-0.012317	-0.21881	0.17154	-0.1276	0.26062	-0.012317	-0.21881	0.17154	-0.059434	0.20826	-0.16795	-0.13289	-0.094404	0.047762	-0.051783	0.025725	-0.07728	0.14	-0.085829	0.057964	-0.063094	-0.15811
<i>Microcharacidium weitzmani</i>	-0.057457	0.1005	0.2018	-0.27422	-0.18892	-0.057457	0.1005	0.2018	-0.27422	0.16773	-0.077109	-0.096567	-0.018165	0.22576	-0.1238								

Scores da PCoA dos elementos craniais.

	Coord 1	Coord 2	Coord 3	Coord 4	Coord 5	Coord 6	Coord 7	Coord 8	Coord 9	Coord 10	Coord 11	Coord 12	Coord 13	Coord 14	Coord 15	Coord 16	Coord 17	Coord 18	Coord 19	Coord 20
<i>Crenuchus_spirulus</i>	0.11771	0.53966	-0.10356	-0.09564	-0.12943	-0.13796	-0.17713	0.15331	0.022112	0.17163	0.05154	0.058496	0.19597	0.070597	-0.13557	0.18855	-0.032281	-0.042313	0.063381	0.11204
<i>Poecilocharax_boveldiorum</i>	0.16382	0.50531	-0.082897	-0.1494	-0.093393	-0.13193	-0.018213	0.019676	0.13442	0.030716	0.11327	0.093089	0.10877	-0.054771	0.032939	0.0014075	-0.17954	0.017616	-0.074933	-0.28036
<i>Poecilocharax_weitzmani</i>	0.34116	0.40799	0.16185	0.27886	0.032219	0.030571	-0.046427	-0.20026	-0.20139	-0.33232	-0.067315	-0.050193	-0.21643	-0.11249	-0.035	-0.33554	0.21974	0.045611	-0.068612	0.16346
<i>Taxon_nov</i>	0.3015	-0.15996	-0.091402	0.42041	0.14016	-0.12654	0.0683	0.1486	0.23134	-0.01039	0.11913	-0.1435	0.011399	0.034624	0.13627	-0.094929	0.06225	0.063905	-0.047142	0.077261
<i>Characidium_mirim</i>	0.24634	-0.17422	-0.17109	0.2054	0.18248	-0.13663	0.029901	-0.049088	0.091081	0.02858	0.19716	-0.053316	0.22934	0.20289	0.12918	-0.064586	-0.27347	-0.058728	-0.22788	-0.01979
<i>Odontocharacidium_aphanes</i>	0.30097	-0.091507	0.11329	0.07146	-0.2896	0.29455	0.05249	-0.082684	0.059543	0.072289	-0.47187	-0.13522	0.23472	0.11618	0.040713	0.12136	-0.25452	0.0048507	0.22156	0.014086
<i>Skiocharax_meizon</i>	0.29025	-0.10846	0.21251	0.17218	-0.097593	0.38521	-0.050859	0.14598	0.041075	0.03606	0.0055776	0.097525	-0.14392	-0.1636	0.032114	0.27098	0.14323	0.085482	-0.04847	-0.32366
<i>Characidium_stigmosum</i>	-0.051175	-0.10964	-0.13478	0.23937	0.025209	-0.086762	-0.15144	-0.10917	-0.18951	-0.01911	-0.10487	0.15218	0.11098	0.0059061	-0.45621	0.1752	0.13692	-0.34289	-0.04809	-0.2039
<i>Characidium_xanthopteron</i>	-0.10389	0.05754	-0.23391	0.060574	-0.065181	-0.11167	0.30465	-0.065687	-0.14305	0.22703	0.0075279	-0.48465	0.097606	-0.40286	0.15448	0.020969	0.14627	-0.035747	0.0018674	-0.19823
<i>Characidium_bimaculatum</i>	-0.10761	0.068495	-0.10559	-0.14406	0.12573	0.081027	0.21261	-0.039991	0.24887	-0.10018	-0.15625	0.021098	-0.046797	-0.2924	0.13343	0.055107	0.029961	-0.03658	-0.032738	0.15109
<i>Characidium_schubarti</i>	-0.13164	0.040435	-0.019576	-0.023757	0.14448	0.27605	0.086882	0.015707	0.068171	-0.02759	-0.051302	-0.069735	0.26545	0.024324	-0.19278	0.11803	0.11752	0.0049433	-0.35005	0.076543
<i>Characidium_interruptum</i>	-0.040088	0.021364	-0.083762	-0.13927	0.15612	0.30667	0.12418	0.0090641	0.16866	0.089099	0.1866	0.01491	0.09692	0.11733	0.06436	-0.2599	-0.054556	-0.14037	-0.009619	0.038156
<i>Characidium_bahiense</i>	0.019788	-0.053197	-0.34797	-0.044836	-0.021105	-0.0029151	0.0016373	0.042185	-0.15064	-0.051034	-0.056686	0.045401	-0.1002	0.0067283	-0.0023765	0.013441	-0.0057668	0.035541	0.099052	-0.037715
<i>Characidium_laterale</i>	-0.0089294	-0.025122	-0.28412	-0.091353	-0.0035178	0.16211	-0.066073	0.11495	-0.045904	-0.060018	-0.09728	0.12454	-0.12487	-0.19754	0.11064	-0.094424	-0.14517	0.036831	-0.0045644	-0.07536
<i>Characidium_crandellii</i>	-0.14011	-0.0088336	-0.039671	0.111563	-0.24014	-0.011823	0.12297	0.12107	-0.23918	0.14288	0.098269	0.20766	-0.15168	0.16533	0.18111	0.052485	0.063907	0.00081194	-0.21596	-0.18855
<i>Characidium_fasciatum</i>	-0.18576	0.030572	0.14308	0.057058	0.12833	-0.083612	-0.24772	-0.14815	0.017904	0.069864	-0.2389	0.11382	0.047599	0.050206	0.24236	-0.0067561	-0.030463	0.23952	-0.12884	-0.025033
<i>Characidium_gomesi</i>	-0.18633	0.039278	0.10645	0.11432	0.096338	0.11105	-0.13517	-0.011988	-0.14325	-0.082023	0.038033	0.18097	0.12912	-0.055579	0.2079	-0.0088932	-0.063856	0.23571	0.066032	0.12162
<i>Characidium_lagosantense</i>	-0.035512	-0.015982	-0.24193	-0.093686	-0.0077294	-0.031253	-0.06902	-0.1479	0.2034	0.018395	-0.076698	-0.13305	-0.31326	0.40001	-0.26815	0.044578	0.033289	0.4278	-0.076427	-0.09217
<i>Characidium_lanei</i>	-0.071335	0.058304	-0.037788	-0.11065	0.24868	0.28282	-0.014227	0.067604	-0.01526	-0.072222	0.011927	-0.053009	-0.10782	0.2043	-0.093569	-0.34868	-0.1052	-0.20525	-0.040314	-0.20956
<i>Characidium_nana</i>	0.1159	-0.071401	-0.19017	0.086383	0.1826	-0.16563	0.045817	-0.28019	-0.24881	0.119	0.11685	0.20563	-0.079647	0.030011	0.07218	0.15808	-0.19475	0.0017389	0.31532	0.26009
<i>Characidium_oiticicai</i>	-0.13397	-0.0050974	-0.0060463	0.035985	-0.13509	0.27626	-0.31169	0.062348	0.028015	0.19087	0.31537	-0.24251	0.13754	0.04763	-0.00026978	-0.0086868	0.081309	0.098417	0.36135	0.21822
<i>Characidium_rachovii</i>	0.017596	-0.0764	-0.27216	-0.069989	-0.056755	0.049261	-0.11789	0.10053	0.012656	-0.15676	-0.22251	0.077268	0.00046905	0.014463	0.016805	-0.039499	0.15498	-0.25768	0.22441	0.033154
<i>Characidium_pterostictum</i>	-0.177	0.035075	0.12075	0.11739	0.0051475	0.094518	0.06781	0.0053781	-0.38998	0.039288	0.17894	-0.15452	0.010861	0.050372	0.022105	0.07884	-0.1113	0.051088	-0.083161	-0.082761
<i>Characidium_zebra</i>	-0.13986	0.027704	-0.13978	0.11664	-0.017687	0.09569	0.11552	0.063372	0.060467	0.0019024	0.037173	0.18899	0.035422	0.078506	0.00080633	0.086375	0.46725	0.097475	-0.054638	0.33253
<i>Elachocharax_junki</i>	0.21086	-0.13099	0.094389	-0.15648	0.077372	-0.099229	-0.039839	0.20624	-0.068526	0.26184	-0.010581	0.091437	-0.12736	0.049614	-0.024945	0.08936	0.0072191	-0.0046561	-0.1352	0.029225
<i>Elachocharax_mitopterus</i>	0.22261	-0.12631	0.18632	-0.24608	0.054541	-0.076253	-0.036963	0.13352	0.038827	0.14444	0.11508	-0.10328	-0.32662	-0.12789	-0.093387	-0.00046872	-0.0053754	-0.11801	0.04374	0.18136
<i>Elachocharax_pulcher</i>	0.041503	0.014045	0.14624	-0.29848	0.10383	-0.16625	0.022483	0.27053	-0.25003	-0.022279	-0.15931	-0.27503	-0.060497	0.25161	0.20917	0.10795	0.1945	0.042568	-0.063997	0.070249
<i>Geryichthys_sterhai</i>	-0.0013314	-0.14828	-0.10847	-0.12498	0.17292	-0.15099	-0.23878	0.060365	-0.025633	-0.13492	-0.17129	0.0359	0.03326	-0.19045	0.10733	0.047797	0.013667	-0.089434	-0.04318	-0.0093633
<i>Ammocryptocharax_elegans</i>	-0.079141	-0.14461	-0.015254	-0.053837	-0.42272	-0.14302	0.018211	-0.15659	0.011888	-0.009839	-0.13623	-0.0079273	0.1057	-0.018689	-0.0094899	-0.20725	-0.16036	0.12864	-0.31431	0.17944
<i>Ammocryptocharax_minutus</i>	0.0066716	-0.16649	0.036236	-0.12332	-0.51784	-0.092178	-0.00066927	0.034779	-0.012452	-0.16024	0.18808	0.14007	0.0061991	0.074792	0.12677	-0.3124	0.11252	-0.17462	0.043445	-0.009475
<i>Leptocharacidium_omospilus</i>	-0.084899	-0.10591	0.12423	0.0083752	-0.082903	-0.11419	-0.21922	0.064365	0.049905	-0.41812	0.21802	-0.28564	0.086913	-0.071552	-0.20671	0.21307	-0.12603	-0.10612	-0.15235	0.12426
<i>Melanocharacidium_auroradiatum</i>	-0.22725	0.06657	0.20559	0.1335	0.055657	0.0072429	0.054682	0.0055675	-0.020863	-0.045578	0.08742	0.11266	-0.16071	0.084803	0.070684	0.022647	-0.19073	-0.14483	0.14892	-0.1328
<i>Melanocharacidium_blenioides</i>	-0.037069	-0.11577	0.039939	-0.1502	0.1233	-0.066647	-0.13854	0.047934	-0.097175	-0.26143	0.060249	-0.074068	0.13211	-0.17192	-0.074474	-0.10728	-0.080049	0.35427	0.21317	-0.25923
<i>Characidium_decrivirostre</i>	-0.14077	-0.0098877	0.13235	0.020895	-0.0038755	-0.070932	-0.38922	-0.36653	0.34881	0.25815	0.064013	-0.036324	-0.18346	-0.13036	0.19848	0.039683	0.1273	-0.21158	-0.09067	-0.10894
<i>Melanocharacidium_dispilomma</i>	-0.18606	0.045829	0.17743	0.13007	0.038656	-0.036689	0.059275	0.058245	-0.10724	0.29955	-0.28119	-0.12506	-0.12824	-0.063985	-0.27907	-0.25409	-0.21532	-0.15508	0.0046944	0.21679
<i>Melanocharacidium_pectorale</i>	-0.18575	0.020199	0.071402	0.21145	-0.055202	-0.26699	0.2406	0.093081	0.29637	-0.047108	-0.068552	-0.072906	-0.1108	0.087609	-0.15641	-0.053275	0.10016	0.11635	0.35674	-0.20813
<i>Melanocharacidium_melanopteron</i>	0.041846	0.031157	0.16951	-0.22933	0.044289	0.01249	0.2774	-0.45069	-0.010356	-0.23081	0.021259	-0.083609	0.036143	0.26944	0.15261	0.25271	0.090674	-0.21132	0.10922	-0.034849
<i>Melanocharacidium_nigrum</i>	-0.15484	0.062713	0.10698	0.08042	-0.034528	-0.034232	0.24187	0.27554	0.22561	-0.20005	0.019229	0.18676	-0.12794	-0.11022	0.0082429	0.25016	-0.29096	-0.023143	-0.027615	0.17115
<i>Microcharacidium_eleotrioides</i>	0.049677	-0.095678	0.30803	-0.0982	0.17216	-0.21243	0.1111	0.086024	0.051683	0.13813	-0.033251	0.25491	0.44142	-0.01051	-0.092147	-0.20908	0.2327	0.035017	0.10663	-0.10249
<i>Microcharacidium_weitzmani</i>	0.12214	-0.12849	0.05336	-0.23283	-0.035848	0.091789	0.21069	-0.29704	-0.051566	0.1023	0.21338	0.18024	-0.043662	-0.26246	-0.33011	-0.003043	-0.015663	0.23416	-0.040767	0.031631

Fonte: Dados do próprio autor.

Continuação...

	Coord 21	Coord 22	Coord 23	Coord 24	Coord 25	Coord 26	Coord 27	Coord 28	Coord 29	Coord 30	Coord 31	Coord 32	Coord 33	Coord 34	Coord 35	Coord 36	Coord 37
<i>Crenochus_spirulus</i>	-0.41288	-0.25583	-0.068679	0.17271	0.067437	-0.1319	-0.024208	0.16411	-0.13139	-0.074328	-0.032701	-0.13461	0.11609	0.046271	0.068807	0.13329	0.15811
<i>Poecilocharax_bovelflorum</i>	0.31419	0.34372	0.096953	-0.022833	-0.034735	0.20151	-0.10626	-0.19019	0.25157	0.18515	-0.02229	0.14005	-0.050043	-0.084091	-0.10146	-0.039765	0.15811
<i>Poecilocharax_weitzmani</i>	0.097044	-0.098705	0.0077464	-0.10801	-0.058583	-0.074587	0.12602	-0.060287	-0.10997	-0.15436	0.068209	-0.0012993	-0.062057	0.072333	-0.017009	-0.11081	0.15811
<i>Taxon_nov</i>	-0.086457	-0.083078	-0.082998	0.32805	0.35646	0.17711	-0.10184	0.066408	0.065059	0.20292	-0.0030847	0.079616	0.15449	-0.18632	-0.024876	-0.11007	0.15811
<i>Characidium_mirim</i>	-0.0071205	-0.086927	0.088867	-0.38669	-0.20263	-0.057474	-0.14888	-0.17302	-0.12531	-0.11322	-0.055475	-0.12491	0.017803	0.21659	0.044136	0.14774	0.15811
<i>Odontocharacidium_aphanes</i>	-0.12274	0.067862	0.26915	-0.083401	-0.038451	0.10818	0.057351	0.040543	-0.07795	0.052637	0.045231	-0.075852	-0.14049	-0.0065363	0.068907	-0.13899	0.15811
<i>Skiocharax_meizon</i>	-0.0019479	0.079502	-0.22815	0.13655	-0.19449	-0.14159	-0.013274	0.012611	0.051845	0.029084	-0.17583	0.10643	0.0843	0.005652	-0.0075293	0.2164	0.15811
<i>Characidium_stigmosum</i>	0.048311	-0.26332	-0.095872	-0.14609	-0.045723	0.017142	-0.16705	0.0019727	0.10825	0.2282	0.19346	0.19124	-0.14734	-0.065903	0.033784	0.015723	0.15811
<i>Characidium_xanthopteron</i>	-0.020706	-0.033501	-0.051062	-0.11765	-0.026444	0.087365	0.23399	0.19052	0.051433	-0.1015	0.13459	-0.0063845	-0.087108	-0.043367	0.048637	0.1432	0.15811
<i>Characidium_bimaculatum</i>	-0.29735	-0.068451	0.088007	-0.11656	-0.094472	-0.20039	-0.20447	-0.04124	-0.025955	0.097721	0.01219	0.38664	-0.054281	-0.10979	-0.079203	-0.31579	0.15811
<i>Characidium_schubarti</i>	0.31876	-0.037359	0.32445	0.15683	0.070014	-0.27192	0.17599	0.047074	-0.10382	-0.076938	-0.046734	0.09481	0.19962	0.051243	-0.13504	0.1994	0.15811
<i>Characidium_interruptum</i>	-0.054422	-0.038163	-0.089502	0.034026	-0.014281	-0.02804	0.065695	-0.0089463	0.074023	0.051525	0.1251	0.06786	0.091021	0.032548	-0.115	0.019334	0.15811
<i>Characidium_bahiense</i>	0.064336	-0.016308	-0.11788	0.15695	-0.21992	0.1618	0.12869	0.016286	0.33457	-0.47196	-0.1972	-0.082447	0.29934	-0.32919	-0.23361	0.15811	0.15811
<i>Characidium_laterale</i>	0.2231	0.15057	-0.20221	0.022254	0.17243	-0.13147	-0.42547	0.15251	-0.40294	-0.10637	0.25356	-0.17062	-0.078211	-0.029535	0.18044	0.098229	0.15811
<i>Characidium_crandellii</i>	-0.24992	0.13298	0.038605	-0.040229	0.17892	-0.04839	0.31493	-0.4305	-0.24772	0.038759	0.16182	0.054566	0.043802	-0.018438	0.057339	-0.087093	0.15811
<i>Characidium_fasciatum</i>	-0.038018	-0.045989	-0.14063	-0.16468	0.040003	0.20159	0.060774	0.14549	-0.031208	-0.00042797	0.060605	-0.12746	0.040485	-0.27494	-0.50444	0.236	0.15811
<i>Characidium_gomesi</i>	-0.073208	0.013673	0.12726	-0.1604	0.38313	-0.050524	-0.0048841	0.096985	0.37979	0.062062	-0.025045	0.20244	-0.16992	0.23773	0.37007	0.2208	0.15811
<i>Characidium_lagosantense</i>	-0.058203	0.072533	-0.065874	-0.057907	-0.047121	0.12888	0.057732	0.17389	-0.064403	-0.14022	0.097673	0.33654	0.026489	0.14198	0.10022	-0.065124	0.15811
<i>Characidium_lanei</i>	-0.17629	-0.01314	-0.038453	0.13279	-0.10242	0.096613	0.2075	0.098971	0.11458	0.032807	-0.14041	-0.18397	-0.31038	-0.2588	0.19614	0.060485	0.15811
<i>Characidium_nana</i>	0.1332	0.19885	0.066235	0.22895	-0.25297	-0.15302	0.21848	0.11399	-0.053321	0.0073003	-0.03751	0.16203	0.037139	-0.26681	0.079505	0.10989	0.15811
<i>Characidium_oiticicai</i>	0.23422	-0.15103	-0.18568	-0.047819	-0.0066932	0.041364	0.0059467	-0.28964	-0.096051	-0.046773	0.067226	0.11354	-0.19768	-0.041565	-0.14609	-0.11233	0.15811
<i>Characidium_rachovii</i>	0.032249	0.083057	-0.021755	-0.19239	0.13374	0.11737	0.06095	-0.16212	0.25964	-0.40837	-0.12127	-0.018404	0.49527	-0.14828	0.071085	-0.013232	0.15811
<i>Characidium_pterostictum</i>	-0.091882	0.092051	0.010072	0.12482	-0.16363	0.18218	-0.34954	0.19628	0.14536	-0.30431	-0.18992	-0.00606	0.15239	0.16726	-0.091795	-0.28392	0.15811
<i>Characidium_zebra</i>	-0.10115	0.2604	0.1171	-0.016923	-0.32119	0.1622	-0.1724	-0.010334	0.09605	0.17073	0.10612	-0.38373	-0.086727	-0.0033416	0.031139	0.0074555	0.15811
<i>Elachocharax_junki</i>	0.19178	-0.093412	0.18627	0.047824	0.15264	-0.17892	0.070504	0.14313	0.30338	-0.20359	0.37067	-0.19205	-0.16779	-0.035935	-0.093172	-0.34475	0.15811
<i>Elachocharax_mitopterus</i>	-0.21045	0.11543	-0.050273	-0.25036	-0.077882	-0.053919	-0.025449	-0.031695	0.15156	0.0202	0.071394	0.058444	0.00056897	0.14944	-0.15554	0.33685	0.15811
<i>Elachocharax_pulcher</i>	0.20684	-0.194	0.05826	-0.07833	-0.055872	0.029721	-0.16767	-0.090725	-0.13442	0.21297	-0.2421	0.090025	0.011218	-0.22851	0.25312	0.055758	0.15811
<i>Geryichthys_sterbai</i>	-0.10783	-0.024728	0.13751	0.44771	-0.074662	0.2631	0.042018	-0.28499	-0.1045	-0.2111	-0.068117	0.10245	-0.30014	0.3065	-0.13645	0.061706	0.15811
<i>Ammocryptocharax_elegans</i>	0.0062371	-0.11128	-0.32584	0.19361	-0.16536	-0.29621	-0.060154	-0.18141	0.3092	-0.065833	-0.10008	-0.025724	-0.059521	-0.14288	0.088264	0.010812	0.15811
<i>Ammocryptocharax_minutus</i>	0.070342	-0.095902	0.26634	0.066623	-0.057634	0.13337	-0.018475	0.3838	-0.11187	0.099461	0.046572	0.19204	0.043242	0.084743	-0.12655	0.14584	0.15811
<i>Leptocharacidium_omospilus</i>	-0.12275	0.42312	-0.0060033	-0.094147	0.16276	-0.074882	0.11536	0.094994	-0.11492	0.0067212	-0.016156	-0.068757	-0.097024	-0.22569	-0.013277	-0.06945	0.15811
<i>Melanocharacidium_auroradiatum</i>	-0.084097	-0.15562	0.15748	-0.071602	-0.024628	-0.1768	-0.16407	-0.013863	-0.073518	-0.091906	-0.012495	0.059181	0.030324	-0.20329	-0.18603	-0.070088	0.15811
<i>Melanocharacidium_blenioides</i>	-0.094474	-0.12954	0.10386	0.074169	-0.23094	-0.094239	0.088363	-0.11163	0.049148	0.27797	0.31067	-0.18798	0.37596	0.062504	0.071118	-0.092777	0.15811
<i>Characidium_decrivirostre</i>	0.089682	-0.028812	0.12053	0.007886	-0.042308	-0.044947	0.048227	0.071288	-0.068148	0.07817	-0.1557	-0.1746	0.12725	0.092647	0.30946	-0.19581	0.15811
<i>Melanocharacidium_dispilomma</i>	0.070386	0.20944	-0.029268	0.11528	0.091962	0.093957	-0.066636	-0.10391	-0.086027	0.25157	0.034856	0.017062	0.24045	0.20819	0.010792	0.046155	0.15811
<i>Melanocharacidium_pectorale</i>	0.081905	0.015066	0.17926	0.081384	0.063001	-0.23419	-0.11512	-0.12973	0.05174	-0.1711	-0.1114	-0.16187	-0.19174	0.017764	-0.040118	0.20832	0.15811
<i>Melanocharacidium_melanopteron</i>	0.035839	0.014449	-0.28909	0.15995	0.21582	0.0012102	-0.077975	-0.080413	0.049815	0.050672	0.20744	-0.1254	0.026341	0.20936	-0.050201	0.08071	0.15811
<i>Melanocharacidium_nigrum</i>	0.242	-0.27646	-0.22025	-0.078933	-0.15323	0.31161	0.29232	0.084714	-0.030816	-0.03083	0.017908	-0.067256	0.017557	0.12194	0.14479	-0.067861	0.15811
<i>Microcharacidium_eleotrioides</i>	-0.0039162	0.2212	-0.29263	-0.099751	-0.029013	-0.039299	0.098521	0.13473	-0.21083	-0.14212	-0.1091	0.13795	-0.05142	0.053849	0.092505	-0.21445	0.15811
<i>Microcharacidium_weitzmani</i>	-0.04461	-0.19234	0.15814	-0.058814	0.2701	0.29358	-0.088657	-0.14806	-0.12368	-0.055892	-0.24795	-0.15876	0.0025224	-0.20385	0.032646	0.034477	0.15811

Fonte: Dados do próprio autor.

Scores da PCoA dos elementos do esqueleto axial.

	Coord 1	Coord 2	Coord 3	Coord 4	Coord 5	Coord 6	Coord 7	Coord 8	Coord 9	Coord 10	Coord 11	Coord 12	Coord 13	Coord 14	Coord 15
<i>Crenuchus_spirulus</i>	0.03951	0.18979	-0.29957	0.22378	-0.16801	-0.14813	-0.1629	0.026831	-0.04423	-0.077443	-0.048874	0.24695	-0.16048	0.091001	-0.33578
<i>Poecilocharax_bovaliorum</i>	0.16078	0.21215	-0.36254	0.33979	-0.063722	0.027342	-0.16733	0.12689	-0.17925	0.010079	-0.012524	-0.088597	0.010934	-0.10792	0.26814
<i>Poecilocharax_weitzmani</i>	0.16167	0.22126	-0.15905	0.030024	-0.16413	0.025178	-0.0065793	0.14073	-0.31749	0.17526	-0.012361	-0.37951	-0.19239	0.18274	-0.018525
<i>Taxon_nov</i>	-0.13575	0.2879	0.10559	-0.017702	0.39623	-0.24224	0.24436	-0.076559	-0.17411	0.10188	0.21922	-0.22739	-0.11019	-0.20615	-0.12758
<i>Characidium_mirim</i>	0.23914	0.2867	0.20323	0.14577	0.38757	-0.16896	0.14315	0.0089324	-0.05302	-0.14276	-0.26638	0.20568	0.058529	-0.06124	0.052315
<i>Odontocharacidium_aphanes</i>	0.11968	0.092718	-0.064275	-0.060476	0.12911	0.12835	0.16346	-0.59604	0.13718	-0.0070733	-0.17653	-0.027867	0.021157	0.20808	-0.11709
<i>Skiocharax_meizon</i>	0.18092	0.22216	-0.28432	0.057512	-0.018222	0.046405	0.16247	0.0056572	0.036751	-0.064142	0.064648	0.134	0.39562	-0.01071	0.16213
<i>Characidium_stigosum</i>	-0.21623	0.06944	0.13436	-0.029144	-0.069033	0.056164	0.13647	-0.13806	-0.11221	-0.078489	-0.059495	-0.093739	-0.048781	-0.050678	0.069041
<i>Characidium_xanthopteron</i>	-0.33995	0.054817	0.014682	-0.031482	-0.18315	-0.2508	0.14868	0.11494	-0.028375	-0.13606	-0.063914	0.39471	-0.25061	0.061833	0.055303
<i>Characidium_bimaculatum</i>	-0.10465	-0.0019293	0.04691	0.17487	-0.024421	0.24639	0.044098	-0.032599	0.15888	-0.091384	0.1341	-0.0096876	0.041035	0.079007	0.010143
<i>Characidium_schubarti</i>	-0.18833	-0.049261	-0.1296	0.060161	0.1105	-0.02237	-0.13381	-0.21215	-0.043744	0.12348	0.15776	0.078928	0.33878	-0.03359	-0.3273
<i>Characidium_interruptum</i>	-0.23689	0.082842	0.020678	0.11708	-0.05301	0.033268	-0.15565	0.065497	-0.051447	-0.19716	-0.068467	0.22303	0.27332	-0.11823	-0.11641
<i>Characidium_bahiense</i>	-0.11519	0.061444	0.17432	0.10055	0.17339	-0.16767	0.25164	-0.16767	0.23203	0.038805	0.015959	0.057188	-0.031806	-0.14941	-0.070666
<i>Characidium_laterale</i>	-0.21771	0.11573	0.15959	0.0097018	-0.04409	0.060651	0.048913	0.060358	0.017089	0.24771	0.057581	0.060525	-0.060083	0.28652	-0.082316
<i>Characidium_crandellii</i>	0.12472	-0.28603	-0.14043	0.10208	0.083785	0.014094	0.24066	-0.073685	0.011609	0.3257	0.21378	0.23543	-0.064869	0.14797	-0.014248
<i>Characidium_fasciatum</i>	-0.17792	-0.1447	-0.095231	0.11214	0.11587	-0.20871	-0.0103	0.033842	0.11984	0.3146	0.12328	-0.10514	0.064623	-0.26929	0.45092
<i>Characidium_gomesi</i>	-0.054016	-0.24154	-0.092698	-0.0028015	0.26252	-0.045498	-0.043973	0.10616	-0.10097	-0.45304	0.040648	-0.091553	-0.081802	0.10114	-0.00083671
<i>Characidium_lagosantense</i>	-0.17961	0.0078103	-0.10855	-0.25706	-0.19987	0.089013	0.05601	-0.15681	-0.14532	-0.18546	-0.027403	-0.14081	0.20201	0.11626	0.13363
<i>Characidium_lanei</i>	-0.087651	-0.015032	0.036543	-0.059001	0.016597	0.23653	-0.2072	0.032228	-0.014126	0.02688	0.013702	0.084423	0.16006	-0.15286	0.12678
<i>Characidium_nana</i>	0.027655	0.045142	0.15539	0.24677	0.042416	0.31236	0.16178	0.045513	0.15315	0.22523	0.052867	0.091488	-0.066677	0.1	0.064018
<i>Characidium_oiticicai</i>	-0.19583	-0.11511	-0.080113	0.14525	0.050349	-0.23004	-0.006398	0.10224	0.36768	-0.024171	-0.30293	-0.36012	0.057826	0.3087	-0.0080285
<i>Characidium_rachovii</i>	0.053809	0.016785	0.051246	-0.12345	-0.033913	0.30711	-0.030397	-0.15861	-0.004482	-0.012272	-0.37963	-0.08686	-0.021165	-0.26606	0.098234
<i>Characidium_pterostictum</i>	-0.20892	-0.093961	-0.062064	-0.13993	0.012013	-0.079911	-0.15853	0.071752	0.017571	0.15492	-0.18572	-0.023839	-0.032202	-0.21262	-0.035711
<i>Characidium_zebra</i>	-0.11224	-0.048324	-0.033596	0.1858	-0.0022804	0.19036	0.033271	0.063826	0.28668	-0.10481	-0.14261	-0.078159	-0.20564	-0.10786	0.025635
<i>Elachocharax_junki</i>	0.15728	0.18277	-0.084137	-0.35545	-0.0077339	0.072548	0.10532	0.27706	0.27882	-0.093438	0.19468	-0.19247	-0.01009	-0.1511	-0.23878
<i>Elachocharax_mitopterus</i>	0.046112	0.16229	-0.044877	-0.29968	-0.11047	-0.13801	0.060515	0.053444	0.23852	0.023818	0.050677	0.086099	0.0033225	0.0095361	0.070909
<i>Elachocharax_pulcher</i>	0.046112	0.16229	-0.044877	-0.29968	-0.11047	-0.13801	0.060515	0.053444	0.23852	0.023818	0.050677	0.086099	0.0033225	0.0095361	0.070909
<i>Geryichthys_sterbai</i>	0.053429	-0.012333	0.13296	-0.1131	0.063814	0.29631	-0.017829	0.085667	-0.14336	-0.13082	0.16218	0.12031	-0.079166	0.019952	0.15503
<i>Ammocryptocharax_elegans</i>	0.078412	-0.10465	0.2355	0.13354	-0.19025	-0.062357	0.0090384	0.078152	-0.13618	0.010052	0.089411	-0.26458	0.33079	-0.0091359	-0.31741
<i>Ammocryptocharax_minutus</i>	-0.024751	0.039794	0.24999	0.077827	-0.14594	-0.24863	-0.062161	-0.29493	-0.18222	-0.032448	-0.075638	-0.071385	-0.14488	-0.12645	0.088469
<i>Leptocharacidium_omospilus</i>	0.096969	-0.26492	0.0069798	0.010327	0.062977	-0.039248	0.20677	0.065557	-0.076275	-0.28133	0.23409	-0.062993	-0.014773	-0.065268	0.049972
<i>Melanocharacidium_auroradiatum</i>	0.088103	-0.20003	0.1301	-0.03789	0.065633	-0.11032	0.10243	0.24052	-0.097457	0.059047	-0.23399	-0.0038184	0.32445	0.28597	0.10614
<i>Melanocharacidium_blennioides</i>	0.2047	0.036621	0.26308	0.13845	-0.27503	-0.020761	-0.11765	-0.067759	0.11685	-0.078869	0.08688	-0.065318	-0.15206	0.16829	0.13453
<i>Characidium_decrivirostre</i>	-0.014531	-0.27652	-0.37232	-0.013457	0.057477	0.061942	0.039108	-0.17645	0.014452	-0.022235	-0.0034756	-0.02455	-0.22299	-0.10903	-0.13027
<i>Melanocharacidium_dispilomma</i>	0.20766	-0.19073	0.15901	-0.029004	-0.079773	-0.063165	0.094452	0.16357	-0.016468	0.11575	-0.1661	0.18168	0.042859	-0.15938	-0.10699
<i>Melanocharacidium_pectorale</i>	0.2305	-0.2638	0.05115	0.084764	-0.20928	-0.12923	0.10032	-0.09615	0.0045368	-0.17401	0.12359	0.02522	-0.08869	-0.14923	-0.0267
<i>Melanocharacidium_melanopteron</i>	-0.17838	0.013213	0.059776	-0.1296	-0.17404	0.030479	-0.053775	-0.095856	-0.19467	0.087158	0.25079	0.028591	0.018467	0.12127	0.10802
<i>Melanocharacidium_nigrum</i>	0.1103	-0.16666	-0.081261	-0.23478	-0.034986	0.083079	0.057471	0.11599	-0.28083	0.26212	-0.32112	0.063798	-0.10733	-0.061088	-0.15111
<i>Microcharacidium_eleotrioides</i>	0.12303	-0.045296	-0.0071528	-0.23907	0.37256	-0.040215	-0.47207	-0.016376	-0.089022	-0.0157	0.064821	0.078262	-0.1089	0.34095	0.13446
<i>Microcharacidium_weitzmani</i>	0.23806	-0.042848	0.1556	-0.023425	-0.04097	-0.18259	-0.44504	-0.17879	0.24833	0.099658	0.10458	0.0049734	0.026071	-0.14021	-0.053065

Fonte: Dados do próprio autor.

Continuação...

	Coord 16	Coord 17	Coord 18	Coord 19	Coord 20	Coord 21	Coord 22	Coord 23	Coord 24	Coord 25	Coord 26
<i>Crenuchus_spirulus</i>	0.13569	0.25629	0.24354	-0.08076	0.076455	0.11535	-0.0059914	-0.1026	-0.037284	0.07438	-0.085736
<i>Poecilocharax_bovaliorum</i>	-0.087935	-0.45607	0.056302	-0.07652	-0.048453	-0.20491	-0.077597	0.21607	0.19938	-0.20267	0.04746
<i>Poecilocharax_weitzmani</i>	0.10312	0.36678	-0.18667	0.07667	-0.23398	0.13618	0.1639	0.0086909	-0.037261	0.12707	0.019696
<i>Taxon_nov</i>	0.15126	-0.037995	0.10982	0.1944	0.044977	-0.095976	-0.27711	-0.1364	0.16469	-0.005108	-0.075738
<i>Characidium_mirim</i>	-0.22269	0.28585	0.045227	0.082108	0.12932	-0.11677	0.11329	-0.035597	-0.04627	-0.10801	0.037345
<i>Odontocharacidium_aphanes</i>	0.24964	-0.25472	-0.0052037	0.19075	-0.11231	0.25443	0.20955	0.2779	-0.053998	-0.13357	-0.081924
<i>Skiotharax_meizon</i>	0.017837	-0.18272	-0.20278	-0.064225	0.17832	0.19997	-0.14465	-0.23888	-0.15038	0.31451	-0.10145
<i>Characidium_stigmatosum</i>	-0.14637	-0.022988	0.22966	-0.37258	-0.43182	-0.014067	-0.028291	0.040159	0.13759	0.27434	0.057713
<i>Characidium_xanthopteron</i>	0.034538	-0.15074	-0.013711	0.0035273	-0.035618	0.0035726	0.21454	0.014056	0.00372	-0.091079	0.10317
<i>Characidium_bimaculatum</i>	-0.13302	0.077651	-0.14838	0.028711	-0.19122	-0.05088	0.054811	-0.21136	0.1656	-0.078073	-0.10358
<i>Characidium_schubarti</i>	-0.032487	0.23985	-0.3238	-0.27246	0.057585	-0.037869	-0.16722	0.23329	0.067965	-0.061985	0.27066
<i>Characidium_interruptum</i>	0.12683	0.018368	0.12162	0.14826	-0.18795	0.062785	0.19418	-0.027378	-0.078174	-0.041735	0.033342
<i>Characidium_bahiense</i>	0.22697	-0.17676	0.094069	-0.017158	0.20488	-0.014447	-0.026965	0.38648	-0.02844	0.17567	0.19601
<i>Characidium_laterale</i>	-0.026303	-0.2042	-0.11743	-0.017443	-0.094343	-0.10364	-0.19777	-0.16292	-0.24021	0.047026	-0.027464
<i>Characidium_crandellii</i>	-0.032636	0.025137	0.32966	-0.17558	-0.058545	0.10072	-0.10015	-0.054104	0.061328	-0.0022565	-0.06898
<i>Characidium_fasciatum</i>	0.16973	0.19085	0.049536	0.046292	-0.035247	0.10299	0.29789	0.18522	-0.27056	0.040915	0.010648
<i>Characidium_gomesi</i>	-0.22408	-0.034477	-0.17323	0.11286	-0.084547	0.024461	-0.13031	0.17734	-0.35557	0.27968	-0.15426
<i>Characidium_lagosantense</i>	0.20194	0.21475	-0.032436	0.059384	0.14303	-0.34821	-0.018581	0.0016644	0.17326	-0.0084503	0.0087548
<i>Characidium_lanei</i>	-0.027594	0.14875	0.15331	0.21622	-0.20415	0.055324	-0.21966	-0.063837	0.048203	-0.3531	-0.27548
<i>Characidium_nana</i>	-0.19906	0.087626	-0.23474	-0.029715	0.081642	-0.21195	0.2577	-0.0061635	-0.029735	0.029971	0.035391
<i>Characidium_oiticicai</i>	0.022721	0.02119	0.13823	-0.21485	0.31412	-0.070283	0.0023325	-0.049352	0.13696	-0.080046	-0.22645
<i>Characidium_rachovii</i>	-0.034896	0.07416	0.29132	-0.24183	0.11853	-0.030537	-0.060603	-0.063876	-0.20717	0.21353	0.074438
<i>Characidium_pterostictum</i>	0.0048516	-0.081395	-0.25674	-0.031434	0.073859	0.23226	-0.05157	-0.13121	-0.069165	-0.15417	-0.097267
<i>Characidium_zebra</i>	0.012561	0.024235	-0.14659	0.29961	-0.049152	0.23264	-0.11595	-0.12344	0.34713	0.16173	0.074795
<i>Elachocharax_junki</i>	-0.24567	0.0064104	0.083872	-0.21145	-0.063165	0.27808	0.092367	0.03951	-0.056832	-0.28828	0.045983
<i>Elachocharax_mitopterus</i>	-0.0039407	-0.017827	-0.04103	0.067308	-0.048757	-0.20966	-0.0123	0.12228	0.0079496	0.076611	0.038059
<i>Elachocharax_pulcher</i>	-0.0039407	-0.017827	-0.04103	0.067308	-0.048757	-0.20966	-0.0123	0.12228	0.0079496	0.076611	0.038059
<i>Geryichthys_sterbai</i>	0.20525	0.059282	-0.043168	-0.18616	0.30549	0.01657	0.12269	-0.043397	0.065801	-0.15955	-0.048382
<i>Ammocryptocharax_elegans</i>	-0.086926	-0.20946	0.13733	0.11882	-0.0030267	-0.1636	0.33914	-0.072701	-0.13019	-0.029373	-0.16598
<i>Ammocryptocharax_minutus</i>	-0.1919	-0.11389	-0.27253	-0.26341	0.056284	0.17043	-0.015014	-0.07124	-0.024685	-0.17713	-0.012655
<i>Leptocharacidium_omospilus</i>	0.39228	-0.10597	-0.01724	-0.15487	-0.020633	0.033382	0.10314	-0.3023	0.0031999	-0.036793	0.1612
<i>Melanocharacidium_auroradiatum</i>	-0.060088	-0.0027919	0.11048	0.11962	-0.14135	0.19492	-0.18572	0.041126	0.09268	-0.073013	0.46974
<i>Melanocharacidium_blennioides</i>	0.1885	0.092931	0.035213	0.062406	0.038349	-0.0076824	-0.39118	0.043031	-0.35145	-0.24173	0.12117
<i>Characidium_decrivirostre</i>	-0.20408	0.0086877	0.071309	0.15594	-0.038399	-0.35553	-0.035805	-0.1375	-0.25932	-0.17079	0.15183
<i>Melanocharacidium_dispilomma</i>	0.19755	0.027501	-0.1366	-0.098645	-0.17401	-0.13279	-0.18262	0.22098	0.053521	0.11135	-0.50133
<i>Melanocharacidium_pectorale</i>	-0.14958	0.11921	-0.05235	0.090729	0.1171	0.057273	0.011509	0.28438	0.30138	0.03606	-0.0024419
<i>Melanocharacidium_melanopteron</i>	-0.33314	-0.018119	0.23983	0.24888	0.37599	0.24283	-0.015503	0.088811	0.043287	0.16319	-0.12047
<i>Melanocharacidium_nigrum</i>	0.0062407	-0.13626	-0.11708	0.15129	0.16159	-0.026585	0.06716	-0.12971	0.074286	-0.0061486	0.093541
<i>Microcharacidium_eleotrioides</i>	-0.026111	-0.041316	-0.010165	-0.13052	-0.13076	-0.027159	0.15802	-0.047853	0.15904	0.0075633	-0.134
<i>Microcharacidium_weitzmani</i>	0.024936	-0.079993	0.032578	0.098534	-0.041327	-0.081964	0.070642	-0.29146	0.11177	0.29286	0.19458

Fonte: Dados do próprio autor.

Scores da PCoA dos elementos do esqueleto apendicular.

	Coord 1	Coord 2	Coord 3	Coord 4	Coord 5	Coord 6	Coord 7	Coord 8	Coord 9	Coord 10	Coord 11	Coord 12	Coord 13	Coord 14	Coord 15
<i>Crenuchus_spirulus</i>	0.26486	0.11218	-0.067799	0.16103	0.16607	-0.11638	0.22428	-0.12678	-0.13872	-0.011977	-0.23899	-0.16397	0.31088	0.017702	-0.13373
<i>Poecilocharax_bovaliorum</i>	0.2759	0.21842	-0.25668	0.30054	0.23278	-0.22139	0.093005	0.023578	-0.16278	-0.082188	-0.020824	-0.22117	0.024899	0.047588	0.01492
<i>Poecilocharax_weitzmani</i>	0.277	0.41167	-0.22204	-0.071918	0.091999	-0.062122	-0.071999	0.092925	0.11906	-0.32571	0.21036	0.0057198	-0.20045	-0.082363	0.03563
<i>Taxon_nov</i>	0.23449	0.1847	-0.20952	0.036459	-0.38045	0.23594	-0.14359	-0.045493	0.18599	0.0062575	0.00099886	0.44717	0.14812	-0.052308	-0.19076
<i>Characidium_mirim</i>	0.25895	-0.081156	0.14826	0.087789	0.17041	-0.0027491	0.017621	-0.034026	0.062708	0.35942	-0.14844	0.21032	-0.021716	-0.12741	-0.12264
<i>Odontocharacidium_aphanes</i>	0.20409	0.12029	0.10721	-0.2924	-0.37259	0.1309	0.039327	-0.27438	-0.0703	-0.077191	-0.055569	-0.13746	-0.14742	0.19252	0.13324
<i>Skiotharax_meizon</i>	0.33763	0.23374	0.32225	-0.21575	-0.034519	0.0055889	-0.058641	-0.13024	0.083571	0.23588	0.19136	-0.048315	-0.061811	0.029647	0.0014244
<i>Characidium_stigosum</i>	0.005326	-0.10058	-0.09829	0.21873	-0.089779	0.0032588	0.34244	0.12669	-0.11373	0.20992	0.33192	0.24218	-0.053864	0.068051	0.12212
<i>Characidium_xanthopteron</i>	-0.0065231	-0.14931	0.08405	-0.13687	-0.063338	-0.15859	0.018582	0.11451	-0.12475	-0.21954	-0.061188	-0.0021091	-0.045172	-0.11574	-0.097087
<i>Characidium_bimaculatum</i>	0.013061	-0.11731	0.057704	-0.012419	-0.16509	-0.18812	0.043506	0.099326	0.1584	0.094689	0.025029	-0.24557	-0.00024265	-0.029954	-0.049617
<i>Characidium_schubarti</i>	-0.083641	-0.057508	0.038258	0.08181	0.016881	-0.022584	0.35889	-0.17972	0.1083	-0.022566	0.23919	0.075814	0.023284	-0.13796	0.18424
<i>Characidium_interruptum</i>	-0.0010044	-0.14435	0.099083	0.09018	-0.069061	-0.069214	0.041952	0.050797	0.020145	-0.046765	0.062623	-0.20656	0.11657	-0.19076	0.10525
<i>Characidium_bahiense</i>	0.01545	-0.13687	0.0092272	-0.015317	0.059314	-0.064472	0.043445	0.017816	0.0038031	-0.030507	-0.1989	0.24757	-0.14443	0.23074	0.23945
<i>Characidium_laterale</i>	0.097725	-0.10538	0.044266	-0.030776	-0.039592	-0.074115	0.038929	-0.044457	0.10289	-0.18312	-0.1273	-0.14396	-0.11135	0.20175	0.10664
<i>Characidium_crandellii</i>	-0.24996	0.1716	0.073674	0.16685	-0.13776	-0.068573	-0.14778	-0.080351	-0.0074974	0.074769	-0.16134	0.013197	-0.1847	0.0022544	-0.22988
<i>Characidium_fasciatum</i>	-0.084622	0.026791	0.11616	0.243	0.030143	0.47084	-0.080891	-0.18287	0.045508	0.0068057	-0.057893	-0.14234	0.12902	-0.18661	0.15935
<i>Characidium_gomesi</i>	-0.12345	0.035171	0.21612	0.17348	0.13408	0.17168	0.031571	-0.10836	-0.0010444	-0.26452	0.01496	0.013271	-0.026286	-0.049559	-0.2068
<i>Characidium_lagosantense</i>	0.095205	-0.21043	-0.041452	0.11746	-0.033283	-0.043879	0.05746	0.013833	0.075468	0.0025504	-0.17565	0.098666	0.037745	0.22585	0.085766
<i>Characidium_lanei</i>	0.027958	-0.14497	0.029527	-0.083449	-0.020101	-0.076432	0.16188	-0.0025864	-0.072458	0.14772	-0.0015716	0.091026	-0.15957	-0.046861	-0.054717
<i>Characidium_nana</i>	0.044744	-0.11429	0.052809	-0.095464	-0.12944	-0.20508	0.027722	0.076484	-0.024535	0.21058	-0.017669	-0.056104	-0.064209	-0.057103	-0.22196
<i>Characidium_oiticicai</i>	-0.10895	0.020727	0.21876	0.10866	0.0036316	-0.0041387	0.12705	0.013638	0.27267	-0.23579	0.094457	-0.039795	-0.039937	-0.053727	-0.16866
<i>Characidium_rachovii</i>	0.0064599	-0.1388	0.12783	-0.037521	0.027987	-0.076571	-0.12719	0.12386	0.047163	-0.30887	-0.16191	-0.055703	-0.058969	0.10968	-0.069387
<i>Characidium_pterosictum</i>	-0.15059	0.086847	0.23401	0.098507	-0.02362	-0.042549	0.0089774	0.1125	0.024949	-0.071671	0.40552	-0.014831	0.18423	-0.017385	-0.18172
<i>Characidium_zebra</i>	-0.089484	0.050883	0.15296	-0.024166	-0.056525	-0.25729	-0.32576	0.26934	-0.18025	0.089623	0.18277	0.11692	0.24296	0.2679	0.012828
<i>Elachocharax_junki</i>	0.074708	-0.14444	-0.19398	0.090221	0.19066	-0.047307	-0.41829	0.14878	0.035471	-0.087412	0.21109	0.14139	-0.16533	-0.20189	0.21185
<i>Elachocharax_mitopterus</i>	0.084965	-0.14761	-0.009016	-0.038366	0.13745	0.0017467	-0.16833	-0.010632	0.033204	0.079419	-0.13026	0.0654	0.089557	-0.19148	-0.23384
<i>Elachocharax_pulcher</i>	0.068032	-0.20552	-0.021423	-0.0663	0.12211	0.0013528	-0.15564	-0.047154	0.060188	0.063708	-0.096795	-0.018912	-0.023417	-0.14694	-0.013172
<i>Geryichthys_sterbai</i>	0.057859	-0.1428	-0.028639	0.28034	-0.17915	0.16668	-0.045566	0.12945	0.20241	0.010688	0.00071392	-0.11835	0.19703	0.38772	0.15207
<i>Ammocryptocharax_elegans</i>	0.00088125	0.10354	0.24788	-0.11534	0.065674	0.066931	-0.092205	-0.097761	-0.60627	0.016521	0.064816	-0.0017327	0.15962	-0.040683	0.20516
<i>Ammocryptocharax_minutus</i>	0.01743	0.056103	0.10593	-0.24677	0.26758	0.39308	0.23348	0.47157	-0.064409	-0.037008	-0.1747	0.078567	-0.15016	0.025366	-0.092036
<i>Leptocharacidium_omospilus</i>	-0.16267	0.016371	-0.11091	-0.19502	0.0006738	-0.12922	0.26518	-0.13744	-0.03523	-0.20512	-0.09615	0.37168	0.25732	-0.16622	0.078433
<i>Melanocharacidium_auroradiatum</i>	-0.21437	0.116	-0.15596	-0.018532	-0.078229	-0.28598	0.027132	-0.20227	0.032229	0.09759	-0.078943	-0.044395	-0.19371	-0.14345	0.15459
<i>Melanocharacidium_blennioides</i>	-0.031793	-0.17777	-0.083661	-0.09233	0.34723	0.13429	-0.15742	-0.31401	0.12215	0.20342	0.19758	-0.12757	-0.079984	0.078044	0.078439
<i>Characidium_decrivirostre</i>	-0.17856	0.2926	0.092752	0.067703	-0.10272	0.03685	-0.036512	0.32927	0.09665	0.16722	-0.27025	-0.060244	-0.060313	-0.24367	0.46859
<i>Melanocharacidium_disipolomma</i>	-0.23407	0.21847	-0.32016	-0.31991	0.16727	0.069431	0.08388	0.14891	0.1902	0.24778	0.0056263	-0.20022	0.32087	0.1645	-0.10194
<i>Melanocharacidium_pectorale</i>	-0.28255	0.1971	-0.043867	0.12815	-0.043827	-0.06784	-0.037433	-0.095351	-0.0014944	0.14663	-0.10357	-0.034861	-0.23714	0.043356	-0.20495
<i>Melanocharacidium_melanopteron</i>	-0.10383	-0.16291	-0.092304	-0.38232	-0.0048675	-0.0044942	-0.010603	-0.077784	0.17735	-0.12567	0.12419	-0.084017	0.12051	-0.032602	0.072838
<i>Melanocharacidium_nigrum</i>	-0.25504	0.10948	-0.033023	0.026019	0.20533	0.0046439	-0.14834	-0.24625	-0.079805	-0.085264	-0.069465	0.23429	0.0004425	0.3611	-0.0041104
<i>Microcharacidium_eleotrioides</i>	-0.072716	-0.13833	-0.30718	0.021234	-0.12634	0.27194	0.10439	0.081565	-0.33423	0.019185	0.18963	-0.15459	-0.35166	0.087493	-0.18081
<i>Microcharacidium_weitzmani</i>	-0.028872	-0.16237	-0.28281	-0.0072305	-0.28701	0.12393	-0.16452	-0.0069232	-0.24297	-0.0695	-0.10545	-0.1304	0.21876	-0.22658	-0.065017

Fonte: Dados do próprio autor.

Continuação...

	Coord 16	Coord 17	Coord 18	Coord 19	Coord 20	Coord 21	Coord 22	Coord 23	Coord 24	Coord 25	Coord 26	Coord 27	Coord 28	Coord 29	Coord 30	Coord 31
<i>Crenuchus_spirulus</i>	0.066038	0.15684	0.082068	0.28047	-0.23286	0.34215	0.074256	-0.10032	-0.16335	-0.03737	-0.086417	-0.12296	0.015124	0.11507	0.1613	-0.15811
<i>Poecilocharax_bovaliorum</i>	0.10738	0.10853	0.14913	-0.020029	0.11452	-0.25632	-0.0071379	0.13451	0.14357	0.026484	0.020154	0.2213	-0.11362	-0.20115	-0.26895	-0.15811
<i>Poecilocharax_weitzmani</i>	-0.080362	-0.014341	-0.33563	-0.2416	0.1062	0.0074203	-0.0067577	0.14766	-7,83E-03	0.0095685	0.084008	-0.10867	0.05312	0.11482	0.31302	-0.15811
<i>Taxon_nov</i>	0.22237	0.036922	-0.068692	0.013074	-0.070373	0.17999	0.099451	-0.12711	-0.12613	0.054028	-0.11085	0.16344	0.016776	-0.081947	-0.14814	-0.15811
<i>Characidium_mirim</i>	0.19938	-0.054685	0.017351	-0.10392	0.13545	-0.032449	-0.12285	0.12171	0.18626	0.0067849	-0.036197	-0.018324	0.010906	0.0054942	0.04077	-0.15811
<i>Odontocharacidium_aphanes</i>	-0.10149	-0.025485	0.26719	0.069099	0.0057203	-0.0018498	-0.18342	0.068898	0.10741	-0.0053029	0.044415	-0.064748	0.0096856	0.0021151	-0.067776	-0.15811
<i>Skiotharax_meizon</i>	-0.18487	-0.070588	0.048412	0.1501	0.067717	-0.11869	0.12273	-0.15261	-0.068388	-0.060948	-0.025551	-0.026845	0.038547	-0.019799	-0.077296	-0.15811
<i>Characidium_stigosum</i>	-0.32622	0.18281	-0.16584	0.13813	0.079246	-0.028397	-0.33229	-0.057849	-0.074278	-0.12348	-0.009408	0.07884	0.18247	-0.025839	-0.17459	-0.15811
<i>Characidium_xanthopteron</i>	0.0081093	-0.045322	0.082601	-0.24083	0.027632	0.096027	0.052418	0.0012009	0.045062	-0.16313	-0.3853	0.21512	0.33318	-0.0014274	0.0070069	-0.15811
<i>Characidium_bimaculatum</i>	0.04592	-0.11046	-0.10117	-0.30405	-0.38739	0.1222	0.064506	0.028815	-0.054355	-0.1807	0.12018	0.074419	-0.048421	0.26966	-0.26467	-0.15811
<i>Characidium_schubarti</i>	0.10797	-0.1052	0.29716	-0.30063	-0.018723	0.11416	0.0056206	-0.162	0.11686	0.020319	-0.24712	0.089048	-0.011581	-0.21241	0.28349	-0.15811
<i>Characidium_interruptum</i>	-0.2244	0.036716	-0.13764	-0.018197	0.36778	0.16317	0.24402	-0.17901	-0.34253	0.25383	0.15915	-0.067114	0.055565	-0.10595	0.082127	-0.15811
<i>Characidium_bahiense</i>	-0.045596	0.050455	-0.12182	0.17567	-0.30617	-0.10907	0.40125	0.10304	0.0083551	-0.039974	0.28855	0.25645	0.25356	-0.22819	0.081153	-0.15811
<i>Characidium_laterale</i>	-0.065144	0.095925	0.10545	-0.0087967	-0.090684	-0.059621	-0.18689	-0.093354	-0.0092021	-0.1453	0.014976	-0.16815	-0.018305	0.10284	0.051536	-0.15811
<i>Characidium_crandellii</i>	-0.13613	0.16205	0.10963	-0.086102	-0.020705	-0.10799	0.18543	0.22579	-0.35616	-0.0040846	-0.16127	-0.055945	-0.10592	-0.1232	0.11469	-0.15811
<i>Characidium_fasciatum</i>	-0.30226	0.18138	-0.26025	-0.066042	-0.1556	0.054406	0.061953	0.21925	0.34524	-0.031841	-0.16887	0.064396	-0.20706	0.05053	-0.041015	-0.15811
<i>Characidium_gomesi</i>	0.052992	-0.071144	-0.093753	0.015618	-0.052055	-0.15703	-0.065454	-0.26824	-0.13337	-0.47227	0.088787	-0.25963	-0.019405	-0.3275	-0.085411	-0.15811
<i>Characidium_lagosantense</i>	-0.056373	0.026882	-0.14934	-0.25061	-0.11038	0.13069	-0.19357	0.13465	-0.066461	0.22975	-0.010072	-0.37638	0.13211	0.055485	-0.036334	-0.15811
<i>Characidium_lanei</i>	0.078952	0.18286	-0.080206	0.0086255	0.17484	-0.28536	0.35684	0.1013	0.061276	-0.25316	-0.16158	-0.073481	-0.064988	0.36151	0.13273	-0.15811
<i>Characidium_nana</i>	0.0024005	-0.12262	-0.098791	-0.12734	-0.01616	-0.00043799	-0.0053321	0.18526	0.12934	0.18154	0.10558	-0.21181	-0.21925	-0.48921	-0.10437	-0.15811
<i>Characidium_oiticicai</i>	0.014664	-0.23192	0.028353	0.35492	-0.17298	-0.11756	-0.081744	0.20225	0.15844	0.34129	-0.0051345	0.10279	0.20385	-0.0026319	0.1982	-0.15811
<i>Characidium_rachovii</i>	-0.013394	-0.037812	-0.19937	0.18419	0.32718	0.19082	0.050362	-0.10842	0.1894	0.043992	-0.26084	0.12155	-0.006037	-0.0021082	-0.3794	-0.15811
<i>Characidium_pterostictum</i>	0.22879	0.13988	0.10598	0.025105	-0.077751	-0.11558	-0.014461	0.15279	-0.09499	0.10626	0.15945	-0.023615	0.067755	0.28653	-0.24011	-0.15811
<i>Characidium_zebra</i>	0.0040011	0.075069	-0.081519	0.18981	-0.037058	0.13975	-0.12199	-0.0048872	0.22151	-0.13754	-0.14928	-0.091226	-0.18405	-0.068917	0.36242	-0.15811
<i>Elachocharax_junki</i>	-0.15681	-0.11959	0.36	0.035908	-0.23525	0.11286	0.082706	-0.047343	-0.0042441	-0.099845	0.025708	-0.12402	-0.10131	-0.010936	-0.13681	-0.15811
<i>Elachocharax_mitopterus</i>	-0.2275	0.13126	0.11615	-0.066146	-0.035508	-0.24722	0.0045449	-0.45482	0.24996	0.25338	0.18578	-0.034484	0.095972	0.17246	0.080929	-0.15811
<i>Elachocharax_pulcher</i>	-0.16498	-0.090549	0.10815	0.14834	0.058382	-0.040103	-0.33979	0.24665	-0.43339	0.0012449	-0.12155	0.33443	-0.16658	0.077232	0.097059	-0.15811
<i>Geryichthys_sterbai</i>	0.12437	-0.26916	0.091635	-0.1005	0.22706	-0.168	0.13336	-0.11553	-0.035606	-0.046397	0.11838	0.16045	-0.25756	0.089315	0.16646	-0.15811
<i>Ammocryptocharax_elegans</i>	0.062617	-0.1686	-0.10098	-0.19556	-0.10414	0.03786	0.049622	-0.013764	-0.089662	0.15921	0.11038	0.18944	0.024781	0.01326	-0.032905	-0.15811
<i>Ammocryptocharax_minutus</i>	0.12064	-0.027936	-0.026767	-0.062853	-0.048388	0.054164	-0.15619	-0.066381	-0.12365	0.0078387	0.11473	0.080769	-0.2108	0.015159	0.06847	-0.15811
<i>Leptocharacidium_omospilus</i>	-0.12611	-0.23808	0.10487	0.14164	0.17794	0.054512	0.11802	0.20346	0.073355	-0.069521	0.18259	-0.19585	-0.29106	0.15507	-0.14079	-0.15811
<i>Melanocharacidium_auroradiatum</i>	0.17363	-0.16677	-0.37756	0.15099	-0.17741	-0.14768	-0.1745	-0.36375	-0.028392	0.096189	-0.10124	0.11336	-0.24815	0.093545	0.0023362	-0.15811
<i>Melanocharacidium_blennioides</i>	0.34233	-0.10905	-0.14194	0.13676	0.15014	0.2055	0.047835	0.12919	-0.044802	-0.083357	0.029198	-0.13454	0.20324	-0.0092288	-0.032552	-0.15811
<i>Characidium_decrivirostre</i>	0.22946	0.11608	0.17279	0.11169	0.10181	-0.018558	-0.018594	-0.014423	-0.0007377	0.056245	-0.069288	-0.22144	0.19428	-0.0010796	-0.097668	-0.15811
<i>Melanocharacidium_dispilomma</i>	-0.27438	-0.18482	0.016223	-0.039085	-0.065759	-0.085838	0.097724	-0.0094968	0.010273	-0.072101	-0.17657	0.01226	0.18326	-0.097402	-0.080569	-0.15811
<i>Melanocharacidium_pectorale</i>	-0.087773	0.039631	0.13692	-0.060588	0.20763	0.43418	-0.094352	-0.033764	0.20122	-0.16376	0.42586	0.24859	0.082924	0.095033	0.084339	-0.15811
<i>Melanocharacidium_melanopteron</i>	0.18791	0.62118	0.026407	-0.026524	-0.0026391	-0.004263	-0.053945	-0.0055035	0.0035262	0.055137	0.12104	0.13306	-0.16918	-0.19171	0.026058	-0.15811
<i>Melanocharacidium_nigrum</i>	0.0094884	0.054498	0.069496	-0.23068	0.080016	-0.1602	-0.089736	-0.06724	-0.0923	0.22998	-0.12384	-0.065483	0.085232	0.10401	-0.11166	-0.15811
<i>Microcharacidium_eleotrioides</i>	0.051101	-0.029629	0.10385	0.17377	-0.063971	0.078383	0.189	-0.065217	0.051636	0.24183	-0.13446	-0.15664	-0.10301	0.061904	0.016006	-0.15811
<i>Microcharacidium_weitzmani</i>	0.13329	-0.10522	-0.058528	0.046179	0.072712	-0.25603	-0.19265	0.10463	0.039329	-0.18484	0.14592	-0.05836	0.30393	-0.04039	0.1509	-0.15811

Fonte: Dados do próprio autor.

Scores da PCoA dos atributos morfológicos observados nas escamas.

.	Coord 1	Coord 2	Coord 3	Coord 4	Coord 5	Coord 6	Coord 7	Coord 8	Coord 9	Coord 10	Coord 11	Coord 12	Coord 13	Coord 14	Coord 15	Coord 16
Crenuchus_spirulus	0.25947	-0.2467	-0.22506	-0.13453	0.17979	0.075338	0.23046	-0.17592	0.16892	-0.027228	-0.12357	-0.20591	-0.080136	-0.40451	0.21261	-0.097405
Poecilocharax_bovaliorum	0.19473	-0.077444	0.20325	0.037952	-0.055417	-0.066787	0.053545	-0.39368	0.121	0.12603	-0.12733	0.14142	0.041021	0.28427	0.024629	-0.25161
Poecilocharax_weitzmani	0.16285	-0.029008	0.24332	0.033908	-0.095129	0.022398	-0.068483	-0.12144	-0.34113	-0.067541	-0.25122	-0.1266	-0.1767	-0.10606	0.2489	0.14049
Taxon_nov	0.14403	-0.13871	0.043385	-0.32813	-0.24293	0.25574	-0.13804	0.25495	0.056341	-0.18752	0.10384	0.39101	0.15473	0.001948	-0.27136	0.088203
Characidium_mirim	0.25437	-0.19543	0.063584	-0.046039	-0.0027154	-0.16345	-0.44491	0.24734	-0.27901	0.092608	-0.0065906	-0.11778	0.35109	0.19744	0.14304	0.11452
Odontocharacidium_aphanes	0.063219	-0.28024	0.02173	0.17331	0.15633	0.36141	-0.17062	-0.03119	-0.030366	-0.1826	0.51936	-0.090871	-0.27177	0.16875	0.060911	-0.18817
Skiotharax_meizon	0.27099	-0.40337	0.039304	0.073634	-0.14855	0.0028526	0.18255	-0.10831	0.034266	-0.078197	0.18368	-0.19402	0.14925	-0.17973	-0.24819	0.2659
Characidium_stigosum	0.0023503	0.10852	0.049347	-0.29173	-0.28152	0.028118	-0.32798	-0.24749	0.029129	-0.18772	-0.15357	0.090161	-0.26544	-0.074254	-0.036997	-0.17586
Characidium_xanthopteron	0.10862	-0.17203	-0.39342	-0.0086463	-0.14091	-0.081895	0.06632	0.083558	-0.37466	0.08264	-0.30706	0.18385	-0.28666	0.032675	0.048205	0.070004
Characidium_bimaculatum	-0.026606	0.2178	-0.10462	-0.063759	0.046162	0.018597	-0.021401	-0.086491	-0.048973	-0.18926	0.087234	-0.1599	0.023474	0.053205	0.021388	0.046057
Characidium_schubarti	-0.11098	-0.089663	-0.27373	-0.0040701	-0.015829	0.025235	0.19886	0.1941	0.014781	0.19756	0.19625	0.146	-0.16132	0.1889	0.31944	0.085863
Characidium_interruptum	-0.01979	0.19324	0.062418	-0.15781	-0.12557	-0.14486	0.038763	-0.021601	-0.059286	-0.12343	0.14971	-0.13674	-0.046169	-0.0011688	0.11709	0.19197
Characidium_bahiense	0.067927	0.093564	-0.095557	0.31497	0.0023906	-0.13406	-0.10808	0.095709	0.34114	-0.36003	-0.12645	0.027308	-0.11655	0.15016	0.10994	0.17538
Characidium_laterale	0.11795	0.061822	0.038576	0.29977	0.16857	0.047316	-0.041548	0.20945	0.31351	-0.15698	-0.27564	0.14262	-0.053087	0.061768	-0.015666	0.19947
Characidium_crandellii	-0.26236	-0.041658	0.14687	0.016255	0.047203	-0.28215	-0.067712	-0.096917	-0.077515	-0.079741	0.060122	-0.0022533	-0.00013162	0.13736	-0.040844	-0.14062
Characidium_fasciatum	-0.22618	-0.038972	-0.15697	-0.01588	-0.193	0.28132	-0.13731	0.060294	0.19521	0.17119	-0.15758	-0.18024	0.44275	0.086029	0.37451	-0.17457
Characidium_gomesi	-0.37193	-0.44691	0.088609	-0.090999	0.30526	-0.1801	-0.10685	0.013087	0.10748	-0.11212	-0.097476	-0.11297	-0.025344	0.018989	-0.072105	-0.042629
Characidium_lagosantense	0.061515	0.12604	-0.19906	-0.0084885	0.053629	-0.12842	-0.045171	0.065797	0.01643	-0.023692	0.14223	0.0053786	-0.010413	-0.047312	0.00061593	-0.20407
Characidium_lanei	0.068331	0.10148	-0.032022	-0.10254	-0.1181	-0.29188	0.014993	0.13069	0.0061168	0.042133	0.20471	0.028535	-0.080056	-0.10169	0.096315	-0.058159
Characidium_nana	0.022479	0.18689	0.026506	-0.078675	0.20575	0.19378	0.043821	0.024119	-0.073228	0.0092205	-0.05202	-0.055996	0.067757	-0.025195	-0.086557	0.062022
Characidium_oiticicai	-0.1701	-0.039505	-0.18093	0.12752	0.088081	-0.13575	-0.22468	-0.024862	-0.071994	0.092879	-0.19049	-0.24244	0.067537	-0.17109	-0.21641	0.026296
Characidium_rachovii	0.1106	0.09512	-0.067934	-0.023404	0.21322	0.046763	0.020051	0.17641	-0.0078252	0.17479	0.0029777	0.10928	0.03387	-0.12571	-0.10733	-0.1881
Characidium_pterostictum	-0.22886	-0.057191	0.012721	-0.19634	-0.061756	-0.15526	0.26637	0.10161	-0.045963	-0.24011	-0.067044	-0.069676	-0.045341	0.18638	-0.1249	-0.11019
Characidium_zebra	-0.20912	0.060489	-0.13996	-0.070432	-0.025275	0.13883	-0.28559	-0.1039	0.17115	0.29871	0.022237	3.64E-01	-0.20053	-0.13879	-0.28492	0.24445
Elachocharax_junki	0.1818	-0.015487	-0.068832	-0.13081	0.20744	0.07009	0.023028	-0.36221	0.094707	0.15376	-0.13155	0.20613	0.04533	0.36843	-0.043202	-0.044224
Elachocharax_mitopterus	0.094001	0.063482	-0.036225	-0.1425	-0.089323	-0.3405	0.15756	-0.18217	0.27309	0.17839	0.19365	-0.02488	0.21729	0.054514	-0.031969	0.28309
Elachocharax_pulcher	0.022479	0.18689	0.026506	-0.078675	0.20575	0.19378	0.043821	0.024119	-0.073228	0.0092205	-0.05202	-0.055996	0.067757	-0.025195	-0.086557	0.062022
Geryichthys_sterbai	-0.026606	0.2178	-0.10462	-0.063759	0.046162	0.018597	-0.021401	-0.086491	-0.048973	-0.18926	0.087234	-0.1599	0.023474	0.053205	0.021388	0.046057
Ammocryptocharax_elegans	0.12176	0.036881	0.20266	0.14	-0.04737	-0.089246	0.053391	0.16283	0.012311	0.14845	0.027122	0.032243	0.033792	-0.20751	-0.028684	-0.38658
Ammocryptocharax_minutus	0.12774	0.045529	0.21363	0.17693	-0.024296	-0.11304	0.034397	0.22429	0.14376	0.031898	-0.088391	0.074153	-0.061519	-0.063568	-0.0039552	-0.047901
Leptocharacidium_omospilus	0.0012042	0.047508	-0.1546	0.32712	-0.12778	-0.0681	0.022395	-0.037744	-0.16351	0.18062	0.061414	-0.00014888	-0.0032548	0.071676	-0.37687	-0.15837
Melanocharacidium_auroradiatum	-0.21919	-0.071461	0.078017	0.048064	-0.42513	0.14783	0.034717	0.028365	0.24618	0.087984	-0.038404	-0.017673	-0.094785	-0.17862	0.067841	-0.056417
Melanocharacidium_blennioides	0.061515	0.12604	-0.19906	-0.0084885	0.053629	-0.12842	-0.045171	0.065797	0.01643	-0.023692	0.14223	0.0053786	-0.010413	-0.047312	0.00061593	-0.20407
Characidium_decrivirostre	-0.23452	0.014319	-0.001797	0.28405	0.093133	-0.02604	-0.069474	-0.32899	-0.20327	-0.13342	0.17037	0.53232	0.27476	-0.36722	0.22902	0.13238
Melanocharacidium_disipolomma	-0.1311	-0.016791	0.28336	0.15073	-0.0090676	0.08666	0.048756	-0.0058003	-0.073923	0.37831	0.07318	-0.056823	-0.23784	0.13835	0.016168	0.25638
Melanocharacidium_pectorale	-0.21517	-0.13623	0.15479	-0.20232	0.15933	0.0068022	0.28997	0.17385	-0.083521	-0.040167	-0.13481	0.22802	0.07552	-0.046617	-0.039802	0.0045271
Melanocharacidium_melanopteron	0.022479	0.18689	0.026506	-0.078675	0.20575	0.19378	0.043821	0.024119	-0.073228	0.0092205	-0.05202	-0.055996	0.067757	-0.025195	-0.086557	0.062022
Melanocharacidium_nigrum	-0.10347	0.06892	-0.11202	0.21739	-0.25755	0.22214	0.33766	-0.043654	-0.19072	-0.17851	-0.065553	-0.11162	0.16781	0.19681	-0.093742	0.0026398
Microcharacidium_eleotrioides	0.031132	0.13162	0.3016	0.084198	-0.054486	0.064225	0.078795	0.0053241	-0.045753	-0.031572	-0.025275	-0.14962	0.065832	-0.099269	-0.041734	-0.11913
Microcharacidium_weitzmani	-0.017546	0.12596	0.21973	-0.17911	0.1041	0.028357	0.040411	0.093095	0.0041509	0.14718	0.096486	-0.015782	-0.14333	-0.014843	0.22573	0.088331

Fonte: Dados do próprio autor.

Scores da PCoA da análise somente com as espécies do gênero “*Characidium*”.

	Coord 1	Coord 2	Coord 3	Coord 4	Coord 5	Coord 6	Coord 7	Coord 8	Coord 9	Coord 10	Coord 11	Coord 12	Coord 13	Coord 14	Coord 15	Coord 16	Coord 17
<i>Characidium_stigmatosum</i>	0.14277	-0.021483	-0.86097	-0.20388	-0.042573	0.1595	0.066876	0.054116	-0.021944	0.12472	-0.049197	-0.21909	0.047052	-0.18312	-0.021643	0.042364	0.040389
<i>Characidium_xanthopterygum</i>	0.11143	0.35073	0.15436	-0.50848	0.55973	0.17592	0.0035099	-0.02798	0.00038027	-0.28679	-0.20523	4.64E-01	-0.084346	0.072442	0.14657	0.069446	0.13625
<i>Characidium_bimaculatum</i>	0.11912	0.043607	0.12565	0.091067	0.18966	-0.41461	-0.28365	0.10513	0.037589	0.070393	-0.19715	-0.10212	-0.024138	-0.54934	-0.28045	0.24433	-0.32942
<i>Characidium_schubarti</i>	-0.093373	0.37471	-0.15074	0.11446	-0.00074753	-0.21748	0.045932	-0.10698	0.19039	0.44606	-0.25232	0.58766	0.059961	0.21997	0.02901	-0.030707	0.02541
<i>Characidium_interruptum</i>	0.13351	0.20987	0.029862	0.15542	-0.12363	-0.33043	0.16647	0.056018	0.23824	-0.068811	0.020345	-0.38816	-0.31429	0.018886	0.38976	-0.48465	-0.060818
<i>Characidium_bahiense</i>	0.26838	-0.15946	0.19301	-0.054601	-0.0056099	0.28109	-0.094862	-0.22755	0.09661	0.35088	0.079788	-0.18154	0.30119	0.21513	0.30926	0.13502	-0.49426
<i>Characidium_laterale</i>	0.29094	-0.026597	0.2126	0.065176	0.022447	0.25015	-0.10899	-0.09808	0.19555	0.27757	0.087878	-0.15149	-0.026311	0.011196	-0.54818	-0.30348	0.43091
<i>Characidium_crandellii</i>	-0.37346	-0.42285	0.039631	-0.32694	0.067952	-0.17816	0.055964	-0.451	-0.062688	0.2053	0.19135	0.067352	-0.40459	-0.12907	0.057168	-0.01282	0.06162
<i>Characidium_fasciatum</i>	-0.25487	0.18146	-0.13536	0.34043	-0.059881	0.25678	-0.60155	-0.10361	-0.15604	-0.1712	0.017657	-0.08811	-0.36001	0.24944	-0.0089249	0.10896	-0.06859
<i>Characidium_gomesi</i>	-0.29472	0.10154	0.17009	0.012073	-0.36556	0.22838	-0.054252	-0.20114	-0.050425	-0.13662	-0.27298	-0.0023816	0.39303	-0.47012	0.22975	-0.14248	0.21141
<i>Characidium_lagosantense</i>	0.23078	0.00028207	-0.057917	0.33038	0.31015	0.057595	0.10403	-0.040379	-0.43522	-0.11672	0.45174	0.34937	0.10808	-0.22623	0.11995	-0.24216	-0.040666
<i>Characidium_lanei</i>	0.15188	0.085409	0.026764	0.21506	-0.11802	-0.30361	0.27925	-0.31349	-0.11599	-0.16856	0.091046	-0.22025	0.1431	0.20035	-0.027986	0.55833	0.33609
<i>Characidium_nana</i>	0.26782	-0.40113	-0.061874	-0.13051	-0.18534	-0.16394	-0.34238	0.14816	0.38493	-0.39294	0.078542	0.35848	0.084199	0.093874	0.12979	0.024517	0.14123
<i>Characidium_oiticaia</i>	-0.17406	0.1591	0.14726	0.014926	-0.14858	0.31365	0.27771	0.44016	0.29536	0.088102	0.37761	0.10118	-0.22996	-0.20094	0.042536	0.36413	-0.010902
<i>Characidium_rachovii</i>	0.22927	-0.27355	0.10967	0.074603	-0.22801	0.19498	0.34821	0.10483	-0.30295	-0.11161	-0.52565	0.16535	-0.33567	0.089926	-0.13297	-0.0943102	-0.1757
<i>Characidium_pterostictum</i>	-0.21851	0.19745	-0.021813	-0.27192	-0.20929	-0.097251	0.15063	-0.07725	-0.004282	-0.31811	0.23096	0.0057712	0.22494	0.19895	-0.48303	-0.21152	-0.42255
<i>Characidium_zebra</i>	-0.10158	-0.033651	0.13723	-0.24896	-0.12464	-0.23474	-0.19253	0.52605	-0.50163	0.28263	0.057134	-0.12009	0.15473	0.21293	0.089198	-0.046084	0.19798
<i>Characidium_decrivirostre</i>	-0.43533	-0.36543	-0.057444	0.33169	0.46194	0.022177	0.17962	0.213	0.21212	-0.074303	-0.18153	-0.16196	0.26304	0.17573	-0.039793	-0.068879	0.021631

Fonte: Dados do próprio autor.

ANEXO VI

MATRIZ DE CARACTERES CONTÍNUOS UTILIZADOS NAS ANÁLISES EXPLORATÓRIAS E DIAGNOSES.

Os caracteres utilizados foram: (1) número de raios na nadadeira dorsal, (2) vertebra de inserção do primeiro pterigióforo da dorsal, (3) vertebra de inserção do primeiro pterigióforo da nadadeira anal, (4) número de raios totais na nadadeira peitoral, (5) costela correspondente à presença do côndilo lateral do basipterigio, (6) número de vértebras precaudais, (7) número de vértebras caudais, e (8) número de raios principais na nadadeira caudal.

Matriz de dados contínuos.

	1	2	3	4	5	6	7	8
Crenuchus_spirulus	17.000-21.000	8.000	19.000	13.000-14.000	10.000	18.000-19.000	12.000-13.000	19.000
Poecilocharax_bovalii	16.000-17.000	9.000	19.000	11.000-12.000	9.000	19.000	12.000	19.000
Poecilocharax_weitzmani	14.000-16.000	9.000	19.000	10.000-11.000	9.000	18.000	12.000	19.000
Taxon_nov	11.000-13.000	10.000-11.000	19.000	10.000	12.000	19.000-21.000	11.000-13.000	16.000
Characidium_mirin	13.000-14.000	9.000	17.000	9.000-11.000	10.000	17.000	12.000	16.000
Odontocharacidium_aphanes	11.000	9.000	20.000	7.000	10.000	18.000	15.000	19.000
Skiocharax_meizon	15.000	10.000	10.000	10.000-11.000	20.000	20.000	14.000	19.000
Characidium_stigmosum	11.000	11.000	20.000	11.000	11.000	19.000	14.000	18.000-19.000
Characidium_xanthopteron	11.000	11.000	23.000	15.000	12.000	20.000	15.000	19.000
Characidium_bimaculatum	11.000	8.000-9.000	21.000-22.000	11.000-12.000	11.000	19.000	13.000	19.000
Characidium_schubarti	12.000	11.000	23.000	12.000	13.000	23.000	14.000	19.000
Characidium_interruptum	11.000	10.000	21.000	10.000	12.000	20.000	13.000	18.000
Characidium_bahiense	12.000	9.000	19.000	10.000	11.000	18.000	11.000	19.000
Characidium_laterale	11.000	10.000	21.000	?	11.000	19.000	14.000	?
Characidium_crandellii	11.000	9.000	22.000	16.000	11.000	18.000	17.000	19.000-20.000
Characidium_fasciatum	11.000	10.000	23.000	13.000	12.000	20.000	15.000	19.000
Characidium_gomesi	11.000	10.000	22.000	14.000	12.000	21.000	12.000	19.000
Characidium_lagosantense	11.000	10.000	20.000	11.000	10.000	19.000	12.000	19.000
Characidium_lanei	11.000	10.000	21.000	11.000	11.000	20.000	13.000	17.000
Characidium_nana	11.000-12.000	10.000	20.000	8.000-9.000	11.000	18.000-19.000	13.000-14.000	19.000
Characidium_oliticai	11.000	11.000-12.000	24.000	11.000	13.000	23.000	13.000	19.000
Characidium_rachovii	13.000	9.000	20.000	11.000	11.000	19.000	13.000	19.000
Characidium_pterostictum	10.000-11.000	10.000	22.000	12.000-13.000	13.000	19.000	15.000	19.000
Characidium_zebra	10.000	10.000	23.000	11.000	12.000	20.000	14.000	19.000
Elachocharax_junki	19.000-21.000	8.000	19.000	8.000	10.000	18.000-19.000	13.000	17.000
Elachocharax_mitopterus	17.000-18.000	8.000	19.000	6.000-7.000	10.000	18.000	11.000	19.000
Elachocharax_pulcher	18.000	9.000	19.000	8.000	11.000	18.000	12.000	19.000
Geryichthys_sterbai	14.000	8.000	20.000	11.000	11.000	17.000	14.000	17.000
Ammocryptocharax_elegans	11.000-12.000	9.000	23.000	11.000	11.000	21.000	16.000	19.000
Ammocryptocharax_minutus	11.000	10.000	22.000	9.000	11.000	21.000	14.000	19.000
Leptocharacidium_omospilus	11.000	9.000	21.000	12.000	11.000	18.000	15.000	19.000
Melanocharacidium_auroradiatum	11.000	8.000	21.000	13.000	11.000	14.000	14.000	19.000
Melanocharacidium_blenioides	12.000	9.000	20.000	?	10.000	17.000	14.000	17.000
Melanocharacidium_depressum	10.000	9.000	23.000	14.000	12.000	19.000	15.000	19.000
Melanocharacidium_dispilomma	10.000	8.000	21.000	12.000-13.000	11.000	17.000	15.000	19.000
Melanocharacidium_pectorale	11.000	8.000	23.000	14.000	11.000	18.000	16.000	19.000
Melanocharacidium_melanopteron	11.000	10.000	22.000	10.000	11.000	19.000	15.000	18.000
Melanocharacidium_nigrum	10.000	8.000	21.000	13.000-14.000	11.000	18.000	15.000	19.000
Microcharacidium_eleotrioides	11.000	9.000	19.000	7.000	10.000	17.000	14.000	16.000
Microcharacidium_weitzmani	11.000	9.000	19.000	7.000	11.000	17.000	14.000	17.000
Brycon_nattereri	11.000	16.000	26.000	14.000	14.000	26.000	20.000	19.000
Oligosarcus_pintoii	11.000	10.000	17.000	14.000	8.000	16.000	19.000	19.000
Chilodus_punctatus	12.000	8.000	21.000	12.000	8.000	18.000	14.000	18.000
Hemiodus_gracilis	11.000	12.000	30.000	15.000-16.000	15.000	31.000	11.000	19.000
Hoplerethrinus_unitaeniatus	11.000	12.000	22.000	13.000	12.000	22.000	12.000	17.000
Hoplias_sp	14.000	12.000	28.000	15.000	14.000	27.000	12.000	17.000
Apareiodon_piracicabae	13.000	11.000	26.000	13.000	15.000	21.000	17.000	19.000
Prochilodus_lineatus	11.000	12.000	30.000	17.000	11.000	23.000	20.000	19.000
Pyrrhulina_australis	10.000	13.000	15.000	13.000	9.000	19.000	15.000	18.000
Potamorhina_sp	12.000	8.000	20.000	?	8.000	15.000	15.000	19.000
Cyphocharax_sp	12.000	8.000	20.000	13.000	9.000	18.000	13.000	19.000-20.000
Leporinus_amblyrhynchus	13.000	11.000	26.000	16.000	13.000	20.000	19.000	19.000
Cyprinidae	10.000	8.000	16.000	11.000	8.000	16.000	13.000	18.000

Fonte: Dados do próprio autor.

ANEXO VII

**ÁRVORES RECUPERADAS UTILIZANDO DIFERENTES PONTOS DE
ENRAIZAMENTO ENTRE O GRUPO EXTERNO PRIMÁRIO E DEMAIS OTUs.**

Anostomidae (à esquerda) e Curimatidae (à direita)



Fonte: Dados do próprio autor.

Continuação... Hemiodontidae (à esquerda) e Prochilodontidae (à direita)



Fonte: Dados do próprio autor.

Continuação... Parodontidae (à esquerda) e Characidae (à direita)



Fonte: Dados do próprio autor.

Continuação... Chilodontidae (à esquerda) e Erythrinidae (à direita)



Fonte: Dados do próprio autor.

Continuação... Lebiasinidae

Strict consensus of 4 trees (0 taxa excluded)



Fonte: Dados do próprio autor.