

UNIVERSIDADE DO ESTADO AMAZONAS
ESCOLA NORMAL SUPERIOR
LICENCIATURA EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PALOMA ANDRADE CAVALCANTE

**ANÁLISE COMPARATIVA DA MUSCULATURA DORSOLATERAL CEFÁLICA
DAS ESPÉCIES DO GRUPO *Calophysus* (STEWART, 1986) (SILURIFORMES:
PIMELODIDAE)**

MANAUS – AM

2022

PALOMA ANDRADE CAVALCANTE

**ANÁLISE COMPARATIVA DA MUSCULATURA DORSOLATERAL CEFÁLICA
DAS ESPÉCIES DO GRUPO *Calophysus* (STEWART, 1986) (SILURIFORMES:
PIMELODIDAE)**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado a Universidade do Estado do
Amazonas, como requisito parcial para a
obtenção de título de graduado em
Licenciatura em Ciências Biológicas

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Salles Rocha

Co-orientador: Dr. Alessandro Gasparetto Bifi

MANAUS – AM

2022

PALOMA ANDRADE CAVALCANTE

**ANÁLISE COMPARATIVA DA MUSCULATURA DORSOLATERAL CEFÁLICA
DAS ESPÉCIES DO GRUPO *Calophysus* (STEWART, 1986) (SILURIFORMES:
PIMELODIDAE)**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado a Universidade do Estado do
Amazonas, como requisito parcial para a
obtenção de título de graduado em
Licenciatura em Ciências Biológicas

Aprovado em 06/05/2022

Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).
Sistema Integrado de Bibliotecas da Universidade do Estado do Amazonas.

A553aa Cavalcante, Paloma Andrade

Análise comparativa da musculatura dorsolateral
cefálica das espécies do grupo Calophysus (Stewart:
1986) (Siluriformes: Pimelodidae) / Paloma Andrade
Cavalcante. Manaus : [s.n], 2022.
57 f.: color.; 29 cm.

TCC - Graduação em Ciências Biológicas - Licenciatura
- Universidade do Estado do Amazonas, Manaus, 2022.

Inclui bibliografia

Orientador: Dr. Marcelo Salles Rocha

Coorientador: Dr. Alessandro Gasparetto Bifi

1. Anatomia comparada. 2. Bagres. 3. Filogenia.
4. Miologia . 5. Musculatura. I. Dr. Marcelo Salles
Rocha (Orient.). II. Dr. Alessandro Gasparetto Bifi
(Coorient.). III. Universidade do Estado do Amazonas. IV.
Análise comparativa da musculatura dorsolateral
cefálica das espécies do grupo Calophysus (Stewart:
1986) (Siluriformes: Pimelodidae)

Dedico este trabalho a minha família que sempre me apoiou, apesar das desavenças. A minha mãe por ser minha maior heroína em todos os momentos da minha vida, ao meu pai por sempre está ao meu lado e me aconselhar em tudo, à minha tia por sempre me aconselhar e brigar comigo quando necessário. Meus tios em geral por todas as piadinhas chatas que eu tive que ouvir, mas eu sei que eles me amam e me apoiam em tudo. Meus orientadores que nunca me abandonaram mesmo quando a pandemia nos afastava fisicamente. E por último e não menos importante a um casal que está me olhando lá do céu nesse momento, Tio Jurinha e Tia Elcyane, que o covid levou de mim mas sei que estão orgulhosos me vendo, saudades de vocês.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por ter permitido que eu chegasse até na graduação, apesar de todas as dificuldades ao longo do caminho. Agradeço a minha mãe, Maria Andrade, e meu pai, Jaime Cavalcante, por terem abdicado de tanto na vida deles para que pudessem me proporcionar uma excelente educação na minha vida. A meus tios que sempre me colocavam para cima quando eu precisava, sempre me aconselhavam e sempre foram muito presentes em tudo.

Aos meus amigos da faculdade por estarem comigo desde o começo, nunca foi fácil para gente mas chegamos muito longe nessa caminhada. Ao meu parceiro de graduação que me ajudou em TODOS OS MOMENTOS POSSÍVEIS E IMPOSSÍVEIS, meu amigo Wesley Roberth, obrigada pelas conversas e planos de aula. Aos meus colegas da Coleção de peixes do INPA, por sempre me ouvirem quando eu achava algo interessante e também por ensinarem um pouco de cada área que eles trabalham.

Ao meu orientador Marcelo Salles Rocha que nunca me abandonou nesse percurso e sempre esteve me guiando nos momentos que eu não sabia para onde ir, me ensinando tudo que ele podia e de fato sendo o melhor orientador do mundo. Ao meu Co-orientador Alessandro Gasparetto Bifi que me deu a primeira oportunidade de bolsa de PIBIC na área da musculatura e que me apresentou a esse mundo incrível da pesquisa e me fez dar os primeiros passos nessa área, apesar da distância sempre esteve me ajudando em tudo.

Por último e não menos importante agradeço a Coleção de Peixes do INPA e seus pesquisadores incríveis, Dr. Lúcia Helena Rapp-Py Daniel e sua imensa gentileza, por ter me cedido espaço e material na coleção e também me orientar em uma de minhas bolsas de pesquisas com musculatura. E todos os momentos, conversas e horários de cafezinho que passei nessa coleção.

RESUMO

Pimelodidae possui cerca de 110 espécies válidas, amplamente distribuídas na região Neotropical em praticamente todos os ambientes aquáticos continentais. O grupo *Calophysus* foi descrito por Stewart em 1986, abrigando os gêneros: *Calophysus*, *Pinirampus*, *Pimelodina*, *Aguarunichthys* e *Luciopimelodus*. Posteriores análises moleculares sustentaram o monofiletismo do grupo *Calophysus* e propuseram o grupo com *Megalonema* e *Cheirocerus* como seu grupo irmão. O grupo *Calophysus* apresenta como sinapomorfia o encapsulamento parcial ou total de uma extensão da bexiga natatória dentro dos processos transversais da quarta vértebra. No presente trabalho foi analisado a musculatura de *Calophysus macropterus*, *Pinirampus pirinampu*, *Megalonema platycephalum*, *Cheirocerus goeldii*, *Luciopimelodus pati*, *Pimelodina flavipinnis*; o grupo externo foram compostos por *Propimelodus eigenmanni*, *Pimelodus blochii*, *Pimelodus ornatus* e como raiz *Pseudopimelodus aff buffonius*. Para realizar o estudo sobre a musculatura dorsolateral cefálica das espécies dos gêneros do grupo *Calophysus*, seguiu-se o protocolo fazendo uso de Alizarina, Alcian Blue, álcool etílico e ácido acético glacial, para a coloração de ossos e cartilagens, em seguida, retirou-se a pele para a observação e descrição dos músculos. A organização dos caracteres foi feita no Mesquite e a análise no TNT. Observou-se cinco músculos externos principais que compõem a musculatura cefálica dorsolateral. Músculo *extensor tentaculi* com formato retangular e possui duas ou três subseções, as quais se responsabilizam pela movimentação do barbilhão maxilar, sendo presente exclusivamente em bagres. *Adductor mandibulae*, *segmentum facialis* não apresentando diferenciações claras em *adductor mandibulae*, *pars rictalis*, *pars malaris*. Músculo *levator arcus palatini* apresenta formato trapezoidal, promovendo a conexão do neurocrânio ao suspensório. Responsáveis pela movimentação do opérculo, destacam-se dois músculos: *levator operculi* em formato triangular, e o *dilatator Operculi* com disposição mais retangular apresentando suas secções. Os resultados foram feitos com base em 13 caracteres selecionados a partir das análises descritivas das espécies do grupo *Calophysus*, sugerindo assim que o músculo *adductor mandibulae* e *extensor tentaculi* se mostram como os músculos que mais apresentaram variações dentre as espécies vistas no presente trabalho, se tornando mais informativo filogeneticamente. A maior quantidade de caracteres que apontam plesiomorfias para a espécie do grupo raiz foram nos músculos *levator arcus palatini* e *adductor mandibulae*, enquanto os outros músculos descritos diferem em tamanhos, inserções e formatos dentre as próprias espécies do grupo *Calophysus*, acentuada pelas diferenças anatômicas entre os tamanhos e formatos da cabeça.

Palavras-chave: Anatomia comparada; Bagres; Filogenia; Miologia; Musculatura

ABSTRACT

Pimelodidae have about 110 valid species, distributed in the Neotropical region in all continental environmental environments. The *Calophysus* group was described by Stewart in 1986, comprising the genera: *Calophysus*, *Pinirampus*, *Pimelodina*, *Aguarunichthys* and *Luciopimelodus*. Later molecular studies supported the monophyly of the *Calophysus* group and proposed the group with *Megalonema* and *Cheirocerus* as your sister group. The *Calophysus* group presents as a synapomorphies the partial or total encapsulation of an extension of the swim bladder within the transverse processes of the fourth vertebra. In the present work, the musculature of *Calophysus macropterus*, *Pinirampus pirinampu*, *Megalonema platycephalum*, *Cheirocerus goeldii*, *Luciopimelodus pati*, *Pimelodina flavipinnis*; the outgroup was composed by *Propimelodus eigenmanni*, *Pimelodus blochii*, *Pimelodus ornatus* and as root *Pseudopimelodus aff buffonius*. To carry out the study on the dorsolateral cephalic musculature of the species of the genera of the *Calophysus* group, the protocol was followed using Alizarin, Alcian Blue, ethyl alcohol and glacial acetic acid, for the staining of bones and cartilage, then removed. if the skin for the observation and description of the muscles. The organization of the characters was done in Mesquite and the analysis in TNT. Five main external muscles that make up the dorsolateral cephalic musculature were observed. *Extensor tentaculi* muscle with rectangular shape and has two or three subsections, which are responsible for the movement of the maxillary barbel, being exclusively present in catfish. *Adductor mandibulae*, *segmentum facialis* not showing clear differentiations in *adductor mandibulae*, *pars rictalis*, *pars malaris*. The *levator arcus palatini* muscle has a trapezoidal shape, promoting the connection of the neurocranium to the suspensory. Two muscles are responsible for moving the operculum: the triangular-shaped *levator operculi*, and the *dilatator operculi* with a more rectangular arrangement, presenting its sections. The results were based on 13 characters selected from descriptive analyzes of the species of the *Calophysus* group, thus suggesting that the adductor mandibulae and extensor tentaculi muscles are the muscles that most varied among the species seen in the present work, becoming phylogenetically more informative. The largest number of characters that point to plesiomorphies for the species of the root group were in the *levator arcus palatini* and *adductor mandibulae* muscles, while the other muscles described differ in sizes, insertions and shapes among the species of the *Calophysus* group, accentuated by the anatomical differences between the head sizes and shapes.

Keywords: Comparative anatomy; Catfish; Phylogeny; Myology; Musculature

LISTA DE FIGURAS

Figura 01 – Cladograma do grupo *Calophysus*, Pimelodidae

Figura 02 – *Calophysus macropterus*

Figura 03 – *Cheirocerus goeldi*

Figura 04 – *Luciopimelodus pati*

Figura 05 – *Megalonema platycephalum*

Figura 06 – *Pimelodina flavipinnis*

Figura 07 – *Pinirampus pirinampu*

Figura 08 – Região dorsolateral cefálica de um *Calophysus macropterus*

Figura 09 – Localização da área de estudo, INPA

Figura 10 – Illustrator

Figura 11 – Photoshop

Figura 12 – Dados coletados e organizados no Mesquite

Figura 13 – Mesquite

Figura 14 – Filtros utilizados no TNT

Figura 15 – TNT

Figura 16 – Vista lateral dos músculos dorsolaterais da cabeça de *Calophysus macropterus* (Pimelodidae), INPA 1200, 195.01 mm CP. Legendas: AM = *adductor mandibulae*; DO = *dilator operculi*; ET = *extensor tentaculi*. Escala 1 cm.

Figura 17 – Vista lateral dos músculos dorsolaterais da cabeça de *Pinirampus pirinampu* (Pimelodidae), INPA 28637, 163.76 mm CP. Legendas: AM = *adductor mandibulae*; DO = *dilator operculi*; ET = *extensor tentaculi*. Escala 1 cm.

Figura 18 – Vista lateral dos músculos dorsolaterais da cabeça de *Megalonema platycephalum* (Pimelodidae), INPA não catalogado rio Aripuanã, 172.67 mm CP. Legendas: AM = *adductor mandibulae*; DO = *dilator operculi*; ET = *extensor tentaculi*. Escala 1 cm.

Figura 19 – Vista lateral dos músculos dorsolaterais da cabeça de *Luciopimelodus pati* (Pimelodidae), MCP 46634, 124.60 mm CP. Legendas: AM = *adductor mandibulae*; DO = *dilator operculi*; ET = *extensor tentaculi*. Escala 1 cm.

Figura 20 - Vista lateral dos músculos dorsolaterais da cabeça de *Cheirocerus goeldi* (Pimelodidae), INPA não catalogado rio Madeira, 106.37 mm CP. Legendas: AM = *adductor mandibulae*; DO = *dilator operculi*; ET = *extensor tentaculi*. Escala 1 cm.

Figura 21 - Vista lateral dos músculos dorsolaterais da cabeça de *Pimelodina flavipinnis* (Pimelodidae), INPA 26908, 144.42 mm CP. Legendas: AM = *adductor mandibulae*; DO = *dilator operculi*; ET = *extensor tentaculi*. Escala 1 cm.

Figura 22 - Filogenia gerada do consenso estrito dos 13 caracteres gerados no presente trabalho

LISTA DE TABELA

Tabela 1 – Lista das espécies analisadas no presente trabalho.

Tabela 2 - Matriz de caracteres para a análise filogenética de espécies do grupo *Calophysus* com base na musculatura dorsolateral cefálica

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AM – *adductor mandibulae*

DO – *dilatator operculi*

ET – *extensor tentaculi*

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	14
2.	JUSTIFICATIVA	16
3.	OBJETIVOS.....	16
3.1.	Objetivo Geral	16
3.2.	Objetivos específicos	16
4.	REFERENCIAL TEÓRICO	17
4.1.	Grupo <i>Calophysus</i>	17
4.2.	<i>Calophysus</i> Muller & Troschel, 1843.....	17
4.3.	<i>Cheirocerus</i> Eigenmann, 1917	18
4.4.	<i>Luciopimelodus</i> Eigenmann & Eigenmann, 1888.....	18
4.5.	<i>Megalonema</i> Eigenmann, 1912.....	19
4.6.	<i>Pimelodina</i> Steindachner, 1877	19
4.7.	<i>Pinirampus</i> Bleeker, 1858	20
4.8.	Musculatura	20
4.9.	Região dorsolateral cefálica.....	20
4.10.	Análise da musculatura	22
5.	MATÉRIAS E MÉTODOS.....	22
5.1.	Metodologia.....	22
5.2.	Material analisado.....	23
5.3.	Área de estudo	23
5.4.	Evisceração	24
5.5.	Desidratação	24
5.6.	Coloração das cartilagens.....	24
5.7.	Neutralização	24
5.8.	Coloração dos ossos.....	25
5.9.	Preservação final	25
5.10.	Conservação final	25
5.11.	Dissecação	25
5.12.	Análise da musculatura	25
5.14.	Preparação das fotos e esquemas.....	26
5.15.	Organização dos caracteres.....	26
5.16.	Análise dos caracteres.....	27
6.	RESULTADOS E DISCUSSÕES.....	28
6.1.	Descrições da musculatura	28

6.1.1	<i>Calophysus macropterus</i>	28
6.1.2.	<i>Pinirampus pirinampu</i>	30
6.1.3.	<i>Megalonema platycephalum</i>	32
6.1.4.	<i>Luciopimelodus pati</i>	34
6.1.5.	<i>Cheirocerus goeldii</i>	36
6.1.6.	<i>Pimelodina flavipinnis</i>	38
6.2.	Análise filogenética.....	40
6.3	Descrição dos caracteres	40
6.4	Reconstrução filogenética	46
7.	CONCLUSÃO	52
8.	REFERÊNCIAS.....	53
9.	ANEXO.....	57

1. INTRODUÇÃO

O Brasil é considerado um dos países de maior diversidade biológica por abrigar cerca de 10% das formas viventes no planeta (MYERS et al., 2000). O ecossistema Amazônico possui uma importância e destaque fundamentais no mundo. Devido sua extensa biodiversidade, esta região é formada por 53 ecossistemas com diferentes características e funções (SAYRES et al., 2007). Grupos de animais como borboletas, primatas e peixes de água doce são mais diversos na Amazônia do que em qualquer outro lugar do mundo.

A Amazônia não possui apenas uma grande área florestal, também é composta por complexos ecossistêmicos aquáticos que em conjunto com a floresta sustentam a vida humana e selvagem local. Além do Brasil, a bacia hidrográfica do Amazonas compreende partes da Bolívia, Colômbia, Equador, Guianas, Peru, Suriname e Venezuela. A riqueza biológica da Amazônia é tão grande que incorpora, total ou parcialmente, elementos de 49 das 200 ecorregiões mundiais (OLSON e DINERSTEIN, 2000). Nas águas amazônicas existem cerca de três mil espécies de peixes conhecidas e é possível que muitas espécies estejam ainda por serem descritas pela ciência (LUIS VAL, 2019).

Siluriformes, popularmente conhecidos como bagres, são encontrados na América do Norte, Central, Sul, Ásia, Austrália e África constituem um grupo cosmopolita altamente diversificado, sendo uma das ordens mais diversas dos vertebrados (TEUGELS, 2003). Pimelodidae é a oitava maior família de Siluriformes com 114 espécies válidas (FRICKE *et al.*, 2019). Os peixes desta família são amplamente distribuídos e encontrados em quase todos os ambientes aquáticos neotropicais.

O grupo *Calophysus* foi definido por Stewart (1986), onde agrega 5 gêneros. *Calophysus*, distribuído pelas bacias dos rios Amazonas e Orinoco possuindo uma espécie representante: *Calophysus macropterus* (Lichtenstein, 1819) conhecido popularmente no Brasil como piracatinga. *Pimelodina*, distribuída pelas bacias dos rios Amazonas e Orinoco, possuindo uma espécie representante: *Pimelodina flavipinnis* Steindachner, 1877, conhecido popularmente como mandi. *Aguarunichthys*, distribuídos pela bacia do rio Amazonas possuindo três espécies representantes: *Aguarunichthys inpai* Zuanon, Rapp Py-Daniel, Jégu, 1993, *Aguarunichthys tocantinsensis* Zuanon, Rapp Py-Daniel, Jégu, 1993 e *Aguarunichthys torosus* Stewart, 1986. *Pinirampus*, sendo distribuídos pelas bacias dos rios Amazonas, Essequibo, Orinoco e Paraná possuindo um representante: *Pinirampus pinirampu* (Spix & Agassiz, 1829), conhecido

popularmente como piranambu. *Luciopimelodus*, tem distribuição na bacia dos rios La Plata e Uruguiaia possuindo um representante: *Luciopimelodus pati* (Valenciennes, 1836).

Lundberg *et al.* (2011) por meio de análises moleculares corroboram o monofiletismo do grupo *Calophysus* proposto por Stewart (1986), e encontram relações de proximidades entre *Cheirocerus* e *Megalonema* e os classificam como grupo irmão do grupo *Calophysus*. *Cheirocerus* é distribuído em grande parte pela bacia do rio Amazonas possuindo três representantes: *Cheirocerus abuelo* (Schultz, 1944), *Cheirocerus eques* Eigenmann, 1917 e *Cheirocerus goeldii* (Steindachner, 1908). *Megalonema* é encontrada nas bacias dos rios Amazonas, Essequibo e Orinoco possuindo um total de seis representantes: *Megalonema amaxanthum* Lundberg & Dahdul, 2008, *Megalonema orixanthum* Lundberg & Dahdul, 2008, *Megalonema platanum* (Gunther, 1880), *Megalonema platycephalum* Eigenmann, 1912, *Megalonema psammium* Schultz, 1944 e *Megalonema xanthum* Eigenmann, 1912.

O grupo *Calophysus* é distinguível dos outros grupos pimelodídeos por apresentar uma bexiga natatória com forma diferenciada, em formato de dedo na sua margem posterolateral e extensões tubulares anteriores, além de uma boca subterminal e ambos os pré-maxilares terminando em extensões póstero-laterais (ZUANON, 1993).

Historicamente, estudos anatômicos em bagres, sejam para descrição ou até mesmo para complementar informações sobre a sua cladística, sempre dependiam da forma de seu esqueleto, principalmente pelo fácil acesso, manuseio e extensa literatura. Estudos anatômicos de sistemas secundários dos bagres, quando feitos, nem sempre seguem de uma forma organizada. Sendo a musculatura o segundo complexo morfológico mais investigado em peixes (WINTERBOTTOM, 1974; YABE, 1985; STIASSNY, 1990; HERTWING, 2008).

A musculatura dorsolateral cefálica é um complexo miológico que inclui músculos externos, os quais estão envolvidos em atividades de importância vital como: captura de alimento e respiração. Apesar da musculatura facial ser observada nas principais linhagens de peixes, o conhecimento sobre este complexo anatômico é extremamente deficiente (DATOVO e RIZZATO, 2018). Mesmo reconhecido como filogeneticamente informativo, (WINTERBOTTOM, 1974; YABE, 1985; STIASSNY, 1990; HERTWING, 2008) podendo fazer mudanças mais notáveis que outros sistemas morfológicos, a miologia ainda é pouco explorada (WINTERBOTTOM, 1974).

A falta de um amplo acervo em pesquisas de musculatura, ocorre pela dificuldade metodológica que o estudo apresenta. O processo de dissecação requer a remoção total da pele

do espécime e todos os tecidos conectivos. Quando não feito de maneira correta pode gerar o rompimento das fibras musculares dos espécimes levando assim a impossibilidade de uma análise futura.

2. JUSTIFICATIVA

Os peixes da família Pimelodidae são amplamente distribuídos nos rios da América do Sul e Panamá, sendo comuns em praticamente todos os ambientes aquáticos continentais. O grupo *Calophysus* compreende espécies que possuem sinapomorfias como: encapsulamento parcial ou total de uma extensão da bexiga natatória dentro dos processos transversais da quarta vértebra e apresentam extensões tubulares da bexiga natatória que se projetam ventralmente até a superfície ventral do crânio (ROCHA, 2012).

Trabalhos com descrições miológicas não são muito comuns em comparação com trabalhos de descrições ósseas, as análises miológicas de Siluriformes Neotropicais são mais escassas, poucos deles tem como objetivo uma descrição funcional. Especialmente devido ao fato da dificuldade em trabalhar com o material, pois o mesmo é frágil e quando mal manuseado pode ocorrer a destruição das fibras musculares impossibilitando uma análise posterior deste material.

Dado a essa lacuna existente nas pesquisas de musculatura de bagres, o presente trabalho fará uma descrição e análise comparativa entre as espécies existentes no grupo *Calophysus* Siluriformes, Pimelodidae buscando um maior conhecimento sobre a musculatura da região dorsolateral cefálica das espécies, apontando as possíveis semelhanças e diferenças existentes entre eles.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo Geral

- Realizar estudo de anatomia comparativa da musculatura dorsolateral cefálica de espécies do grupo *Calophysus*.

3.2. Objetivos específicos

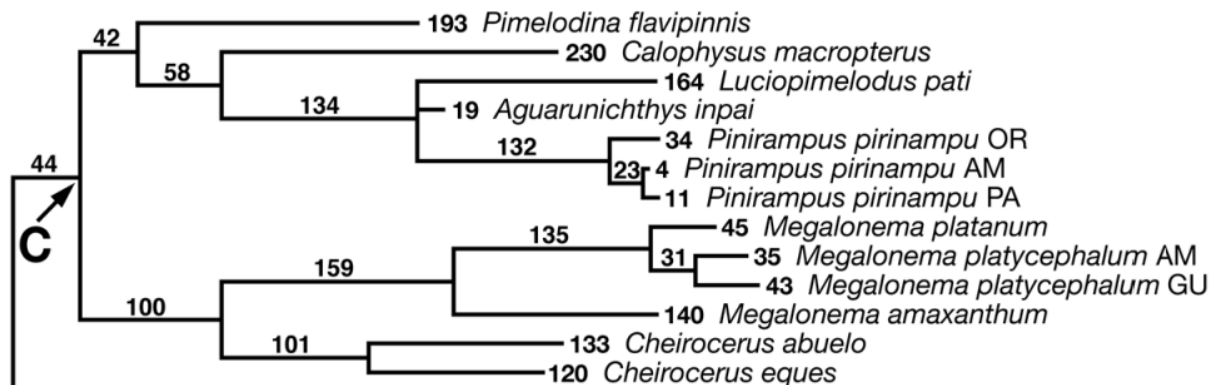
- Descrever as camadas musculares presentes na região dorsolateral
- Ilustrar por meio de fotos e esquemas dos músculos observados
- Determinar diferenças e semelhanças na musculatura dorsolateral cefálica das espécies do grupo *Calophysus*, *Megalonema* e *Cheirocerus*.

4. REFERENCIAL TEÓRICO

4.1. Grupo *Calophysus*

O grupo *Calophysus* foi definido por Stewart (1986), onde abriga os gêneros: *Calophysus*, *Pimelodina*, *Aguarunichthys*, *Pinirampus*, *Luciopimelodus*. Stewart (1986) não considera *Megalonema* e *Cheirocerus* como parte do grupo *Calophysus*, porém o mesmo observou que esses dois gêneros compartilham caracteres derivados com o este grupo. No cladograma de Lundberg *et al.* (2011), *Megalonema* aparece como grupo irmão de *Cheirocerus* (ROCHA, 2012).

Figura 01. Cladograma do grupo *Calophysus*, Pimelodidae.



Fonte: Adaptado de Lundberg *et al.*

4.2. *Calophysus* Muller & Troschel, 1843

Este gênero apresenta apenas uma espécie: *Calophysus macropterus* (Lichtenstein, 1819), conhecida como piracatinga, pintadinho ou urubu d'água. Possui porte grande podendo chegar até 40 centímetros e 1 kg. Atualmente esta espécie tem sido pescada com uso de iscas feitas com carcaças de grandes animais abatidos para este fim, os quais incluem jacarés, botos-vermelhos e botos-tucuxis (ROCHA e ZUANON, 2013). Distribuída pela bacia do Rio Amazonas e Orinoco.

Figura 02. *Calophysus macropterus*



Fonte: Queiroz *et al.* 2013

4.3. *Cheirocerus* Eigenmann, 1917

Gênero revisado por Stewart & Pavlik (1985), apresentando 3 espécies sendo duas delas com distribuição na bacia do Amazonas (*Cheirocerus eques* Eigenmann, 1917 e *Cheirocerus goeldii* (Steindachner, 1908)) e outra endêmica do Lago Maracaibo (*Cheirocerus abuelo* (Schultz, 1944)). As espécies apresentam boca estreita e em posição claramente ventral (ROCHA e ZUANON, 2013).

Figura 03. *Cheirocerus goeldii*.



Fonte: Queiroz *et al.* 2013

4.4. *Luciopimelodus* Eigenmann & Eigenmann, 1888

Gênero apresenta apenas uma espécie, *Luciopimelodus pati* (Valenciennes, 1836), que ocorre no Rio La Plata, médio Rio Paraná e baixo e médio Rio Uruguai (ROCHA, 2012). Possui uma cabeça grande e levemente deprimida no focinho, o perfil dorsal aumenta regularmente até o início da nadadeira dorsal. Possuem olhos pequenos, apresentam barbilhões maxilares que vão até a metade da nadadeira adiposa (RINGUELET *et al.*, 1967).

Figura 04. *Luciopimelodus pati*



Fonte: CatFish database, 2009

4.5. *Megalonema* Eigenmann, 1912

O gênero possui 8 espécies: *Megalonema argentina* (MacDonagh, 1939), *M. pauciradiatum* (Eigenmann, 1919), *M. platanum* (Gunther, 1880), *M. psammium* (Schultz, 1944), *M. xanthum* (Eigenmann, 1912), *M. platycephalum* (Eigenmann, 1912), *M. amaxanthum* (Lundberg & Dahdul, 2008), *M. orixanthum* pela proporção dos olhos em relação à cabeça e pelo formato do processo supraoccipital (ROCHA e ZUANON, 2013). Encontrados nas bacias Amazônica, Essequibo e do Orinoco.

Figura 05. *Megalonema platycephalum*



Fonte: Guide to all Catfishes, 2018

4.6. *Pimelodina* Steindachner, 1877

O gênero possui apenas uma espécie: *Pimelodina flavipinnis* (Steindachner, 1877) também conhecido como fura-calça no Pará. Apresenta focinho estreito e com a boca totalmente ventral, guarnecida por lábios grossos. O estômago desta espécie é muito muscular e pequeno, e aparentemente serve para triturar alimentos, o que rendeu à espécie o nome popular de mandi-moela (ROCHA e ZUANON, 2013). Distribuídos pelo Brasil, Peru, Colômbia e Venezuela. No Brasil é encontrado nas bacias dos rios Amazonas e Orinoco.

Figura 06. *Pimelodina flavipinnis*



Fonte: CatFish database, 2006

4.7. *Pinirampus* Bleeker, 1858

O gênero possui apenas uma espécie: *Pinirampus pirinampu* (Spix & Agassiz, 1829) também conhecido como barba-chata, barbado e mota. É uma das espécies de pimelodídeo de mais ampla distribuição na América do Sul. Ocorre em diversos tipos de ambientes e tipos de água, onde consome uma ampla variedade de alimentos. Possui porte grande, corpo roliço e ligeiramente elevado. Suas nadadeiras não possuem espinhos e apresentam adiposas longas. Encontrada na bacia dos rios Amazonas, Essequibo, Orinoco e Paraná.

Figura 07. *Pinirampus pirinampu*



Fonte: Peixes da Bolívia, 2007

4.8. Musculatura

O músculo do peixe é estruturalmente semelhante ao de outros vertebrados, e os peixes possuem os mesmos três tipos de músculos, mas diferem na medida em que uma proporção maior (40-60%) da massa do músculo de um peixe é composto de músculo locomotor (HELFMAN *et al.*, 2007). Entre os três tipos, o músculo esquelético é estriado e compreende a maior parte da massa de um peixe, exceto pelo seu esqueleto. Os músculos localizados atrás da cabeça são uniformemente segmentados formando miômeros no formato de um “W”. Em peixes com mandíbula, duas grandes massas de músculo esquelético estão de cada lado do peixe, dividido pelo septo horizontal do tecido conjuntivo. Os músculos epaxiais são o par superior, e os hipaxiais são o par inferior.

4.9. Região dorsolateral cefálica

O presente trabalho traz uma descrição dos principais músculos que compreendem a região dorsolateral cefálica, na sua camada mais externa. Esta região conta com um aglomerado de 5 músculos principais nos quais estão responsáveis pelos movimentos básicos de barbilhões e

alimentação, além de estarem compreendidos em ossos essenciais para o peixe como opérculos, autopalatino, suspensórios e movimentação na abertura e fechamento das mandíbulas.

Os principais músculos são *oadductor mandibulae*, grandes músculos com uma ou várias seções que inserem na superfície interna do maxilar superior e inferior e se originam na face externa do suspensório, a cadeia de ossos que suspendem as mandíbulas do neurocrânio. A função do *adductor mandibulae* é para fechar as mandíbulas. O *levator arcus palatini* ocupa o espaço pós-orbital, parte da bochecha. O *dilatator operculi* e o *levator operculi* se insere no opérculo (HELFMAN *et al*, 2007). O *extensor tentaculi*, pode ter várias subceções dependendo das espécies, podendo ter apenas uma ou chegar até três subceções, tem origem nos ossos do neurocrânio como etmóide lateral e frontal com inserção no autopalatino.

A musculatura facial é uma região anatômico complexa, no qual envolve atividades vitais dos peixes como a captura de alimentos, ventilação branquial (DATOVO e RIZATTO 2018) e movimento dos barbilhões para a percepção do ambiente. Inclui músculos mais superficiais e de fácil acesso da bochecha. Uma notável variação na musculatura fácil é observada nas principais linhagens de peixes, mas o conhecimento atual sobre a evolução deste complexo anatômico é extremamente deficiente (DATOVO e RIZATTO 2018). Sendo uma região que ocupa boa parte da cabeça dos espécimes e tendo uma alta concentração de variados músculos que podem apresentar semelhanças ou diferenças decisivas nas caracterizações de determinados grupos de peixes.

Figura 08. Região dorsolateral cefálica de um *Calophysus macropterus*.



4.10. Análise da musculatura

A musculatura esquelética exibe uma grande diversificação em várias linhagens de peixes e constitui em uma rica fonte de informações filogenéticas (WINTTERBOTON, 1973). No entanto este sistema anatômico tem sido negligenciado na maioria dos estudos evolutivos (DATOVO e VARI, 2014). A maior parte das contribuições das pesquisas miológicas são focadas em aspectos funcionais de algumas espécies, tendo quase nenhuma preocupação nas homologias e suas aplicações filogenéticas (DATOVO e RIZATTO, 2018).

Esta carência se dá muito provável aos obstáculos intrínsecos à investigação deste sistema corporal, como: as dissecações que são trabalhosas e muitas vezes destrutivas impossibilitando uma verificação futura, as observações são difíceis e carece de uma estrutura padronizada para a comparação (DATOVO e BOCKMANN, 2010).

A miologia, no entanto, possui trabalhos de descrição muscular juntamente com a descrição óssea dos espécimes, como por exemplo, o trabalho de Rui Diogo (2007) que descreve as estruturas ósseas da região cefálica e da cintura peitoral de *Heptapterina mustelinus* (Valenciennes, 1836) e compara as estruturas com as de dois representantes de outros grupos mais plesiomórficos de Heptapteridae, *Goeldiella eques* (Muller & Troschel, 1948) e *Rhamdia guatemalensis* (Gunther, 1864), além de outros bagres que não são Heptapterina focando em uma discussão em relação a suas sinapomorfias e relações filogenéticas.

Datovo e Rizzato (2018) fazem uma análise quanto a evolução da musculatura facial de oito famílias de Actinoptérígios onde as principais mudanças na conformação muscular da região facial é analisada e assim são propostas novas sinapomorfias para os principais clados de Actinoptérígios.

5. MATERIAIS E MÉTODOS

5.1. Metodologia

No ponto de vista da natureza, a presente pesquisa bem se encaixar em uma pesquisa básica, objetiva gerar conhecimentos novos úteis para o avanço da ciência sem aplicação prática prevista (PRODANOV, 2013). Envolve verdades e interesses universais. Em relação aos objetivos, ela se caracteriza como uma pesquisa descritiva, apenas registra e descreve os fatos observados sem interferir neles (PRODANOV, 2013), sendo o trabalho principal a descrição

do sistema muscular dos espécimes: nomenclatura, formatos, localizações, no entanto, este trabalho possui características que se encaixam em pesquisas exploratórias, pois irá gerar novos conhecimentos para a área de análises miológica.

Os procedimentos serão caracterizados como estudo de casos, quando envolve o estudo profundo e exaustivo de um ou poucos objetos de maneira que permita o seu amplo e detalhado conhecimento (YIN, 2001). O passo a passo do processo de preparo do material não pode ter falhas, caso houver, poderá acabar comprometendo as análises futuras. Sendo por fim trabalho qualitativo, onde há a interpretação dos fenômenos e a atribuição de significados (PRODANOV, 2013), pois ele busca explicar a complexidade dos sistemas musculares e descreve-lo além ilustra-lo em imagens exatas ao que se é observado nos espécimes, por meio de fotos ou desenhos.

5.2. Material analisado

Tabela 1. Lista das espécies analisadas no presente trabalho.

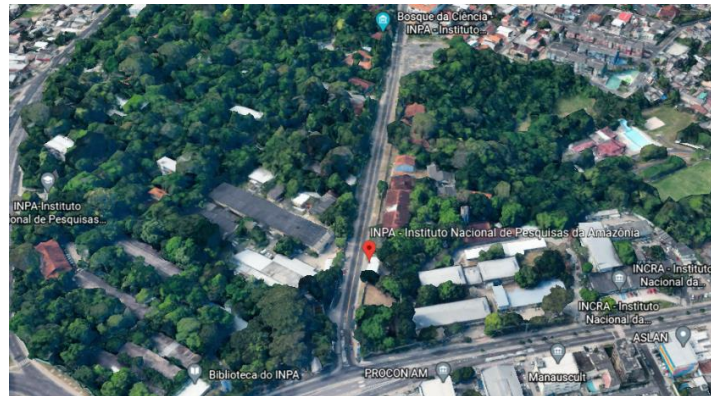
Grupo interno	Lote	CP	N° de espécies analisadas
<i>Calophysus macropterus</i>	INPA 12001	195.01 mm	2
	INPA não catalogado	190.14 mm	
<i>Megalonema platycephalum</i>	INPA não catalogado - Rio Aripuanã	172.57 mm	1
<i>Pinirampus pinirampu</i>	INPA 28637	163.76 mm	1
<i>Luciopimelodus pati</i>	MCP 46634	124.60 mm	1
<i>Pimelodina flavipinnis</i>	INPA 26908	144.42 mm	2
	INPA 41732	189.63 mm	
<i>Cheirocerus goeldii</i>	INPA não catalogado - Rio Madeira	106.37 mm	1
Grupo externo	Lote	CP	N° de espécies analisadas
<i>Pseudopimelodus aff buffonius</i> - Raiz	INPA 33858	96.30 mm	1
<i>Propimelodus eigenmanni</i>	MZUSP 91554 mm	90.8 mm	1
<i>Pimelodus ornatus</i>	INPA 053115	190.41 mm	1
<i>Pimelodus blochii</i>	INPA não catalogado	92.76 mm	1

5.3. Área de estudo

Os espécimes foram provenientes da Coleção Ictiológica do INPA, onde mantiveram-se previamente preservados em álcool/formol. Os espécimes passaram por um processo de dupla coloração de seus ossos e cartilagens para uma posterior dissecação da região que foi analisada. Foi seguido o protocolo de Datovo e Bockman (2010), baseado em modificações

principalmente dos protocolos para estudos osteológicos proposto por Taylor e Van Dyke (1985).

Figura 09. Localização da área de estudo, INPA



Fonte: Google Earth, 2020

5.4. Evisceração

Após a conservação inicial em álcool 70%, foi feita a retirada dos olhos e vísceras dos espécimes coletados na coleção para o presente estudo.

5.5. Desidratação

O espécime foi mantido em álcool comercial 96% por uma média 3 ou 4 dias para que o processo de desidratação seja realizado. Exemplares de menor porte deve, passaram mais tempo em desidratação para que seus músculos fiquem mais rígidos, facilitando a dissecação. Caso ocorra uma desidratação muito intensa de exemplares de portes maiores, seu músculos podem ficar rígidos a ponto de danificar o material utilizado na dissecação.

5.6. Coloração das cartilagens

O primeiro processo de coloração foi com as cartilagens, onde os espécimes serão mantidos de 6 a 24 horas em solução:

- 80% álcool comercial;
- 20% ácido acético glacial;
- Alcian Blue, até a solução atingir a coloração azul;

5.7. Neutralização

Após a coloração das cartilagens do espécime, foram mantidos em solução saturada de sódio tetraborato. Devem ser feitas várias trocas sempre que possível.

5.8. Coloração dos ossos

A segunda coloração que foi feita nos espécimes será a dos ossos onde ficarão de 2 a 6 horas em solução de:

- 75% etanol;
- Alizarina, o suficiente para a solução adquirir a cor laranja escura;

Esta etapa poderá ser repetida quantas vezes forem precisas, pois caso ao final de 6 horas o material não adquirir a coloração necessária, o processo será refeito até atingir o resultado desejado. Alguns exemplares maiores podem ficar até mais de 12 horas nesta solução com corante.

5.9. Preservação final

Uso de etanol 50% a 96% dependendo do grau de desidratação ideal de cada exemplar para a posterior dissecação. Levando em consideração o tempo de desidratação em relação ao tamanho do espécime.

5.10. Conservação final

Após o processo de dissecação, o exemplar foi posto novamente em conservação no álcool 70% e retirado apenas dissecação e análise.

5.11. Dissecação

A dissecação foi feita com o uso de bisturi e pinça com observações feitas no microscópio estereoscópio. Será realizada a retirada da pele, de cada espécime, da região onde ocorrerá a descrição com o auxílio do bisturi e pinça tomando cuidado para que as fibras musculares não sejam rompidas dificultando as análises posteriores.

5.12. Análise da musculatura

As análises foram feitas utilizando um microscópio estereoscópio, pinça e bisturi para separação dos músculos. A nomenclatura muscular utilizada será de acordo com Winterbottom (1974), Nelson (1969) e Datovo e Vari (2013).

5.13. Nomenclatura

A nomenclatura muscular utilizada será de acordo com Winterbottom (1974), Nelson (1969), Peixoto (2018) para o *adductor mandibulae* e *dilator operculi* foram utilizados Datovo e Vari (2013). A terminologia osteológica segue Rocha (2012), Datovo e Vari (2013) e Datovo e

Bockman (2010). No músculo *adductor mandibulae* em Siluriformes normalmente não apresentam subseções, tendo assim, uma única parte que segue até a região do ângulo-articular e dentário onde as fibras se tornam levemente diferenciáveis em *pars rictalis* e *pars malaris* assim a nomenclatura destes músculos foram feitas de acordo com Peixoto (2018), Datovo e Vari (2013) e Datovo e Vari (2014).

5.14. Preparação das fotos e esquemas

Foram retiradas fotos das camadas musculares conforme for feita a identificação dos músculos e editadas no aplicativo Illustrator e Photoshop onde também foi feito desenhos esquemáticos.

Figura 10. Illustrator



Fonte: Adobe

Figura 11. Photoshop



Fonte: Adobe

5.15. Organização dos caracteres

Para a organização dos caracteres foi utilizado o aplicativo Mesquite, que é um software modular e extensível para biologia evolutiva, projetado para ajudar os biólogos a organizar e analisar dados comparativos sobre organismos. Sua ênfase está na análise filogenética e análises multivariadas não filogenéticas. Por ser modular, as análises disponíveis dependem dos módulos instalados. Após a descrição dos caracteres os mesmos foram colocados no Mesquite.

Figura 12. Dados coletados e organizados no Mesquite

Taxon \ Character	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1 Pseudopimelodus bufi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2 Pimelodus ornatus	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1
3 Pimelodus blochii	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1
4 Propimelodus	1	1	1	1	2	0	0	0	1	1	1	1	1
5 Calophrys macroptera	1	1	2	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1
6 Cheirocerus	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1
7 Luciopimelodus pati	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1
8 Megalomena platyce	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1
9 Pimelampus pimiramp	1	1	2	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1
10 Pimelodina flavipinnis	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1

Fonte: Acervo pessoal, 2022

Figura 13. Mesquite



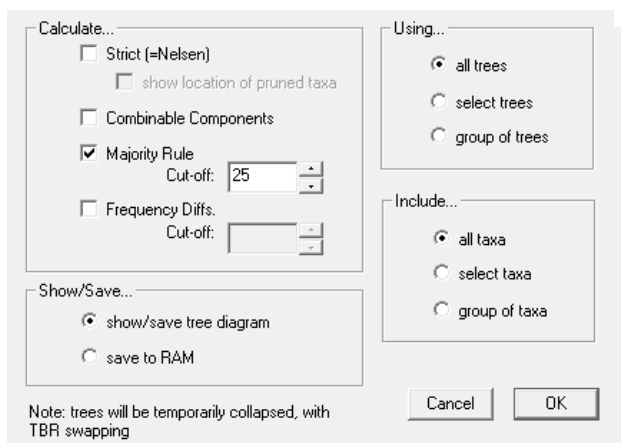
Fonte: QUBES

5.16. Análise dos caracteres

Por último os dados organizados no Mesquite, foram analisados no TNT. TNT significa "Análise de árvore usando a nova tecnologia". É um programa para análise filogenética sob parcimônia, bem como amplos recursos de manipulação e diagnóstico de árvores .

É um projeto conjunto de Pablo Goloboff, James Farris e Kevin Nixon. Neste aplicativo foi utilizado as análises tradicionais, tree bisection reconnection (TBR) e utilizada a árvore de consenso de maioria.

Figura 14. Filtros utilizados no TNT



Fonte: Acervo pessoal, 2022

Figura 15. TNT



Fonte: Transmitting science

6. RESULTADOS E DISCUSSÕES

6.1. Descrições da musculatura

6.1.1 *Calophysus macropterus*

EXTENSOR TENTACULI

Dividido externamente em três músculos menores com formatos retangulares: na região ântero-medial, *extensor tentaculi, pars medialis rostralis*, possui sua origem passando pelo etmóide lateral, vômer e mesetmóide e inserção na superfície posterodorsal do auto-palatino; na região ânterolateral, *extensor tentaculi, pars lateralis* de origem no etmóide lateral e inserção na superfície mediano-dorsal do auto-palatino, ou seja, anteriormente ao *extensor tentaculi, pars medialis rostralis*; e na região póstero-mesial, *extensor tentaculi, pars caudalis* com origem no órbita esfenóide, e inserção na face póstero-dorso-mesial do auto-palatino.

ADDUCTOR MANDIBULAE

Possui um formato triangular com região posterior mais abaulada, formado pelo *adductor mandibulae, segmentum facialis* com origem nos ossos pterótico, hiomandibular e pré-opérculo. Sendo parcialmente diferenciado na inserção em: *adductor mandibulae, pars rictalis* tendo inserção na região dorsolateral do ângulo-articular; e *adductor mandibulae, pars malaris*, ocorre mesialmente ao *adductor mandibulae, pars rictalis* e parcialmente visível lateralmente, com origem no pterótico e no hiomandibular e inserção na parte dorsal do ângulo-articular.

LEVATOR ARCUS PALATINI

O músculo *levator arcus palatini* está sob o *adductor mandibulae* e apenas uma pequena parte triangular, em vista lateral, com origem na região láteroventral do esfenóide e inserção no hiomandibular.

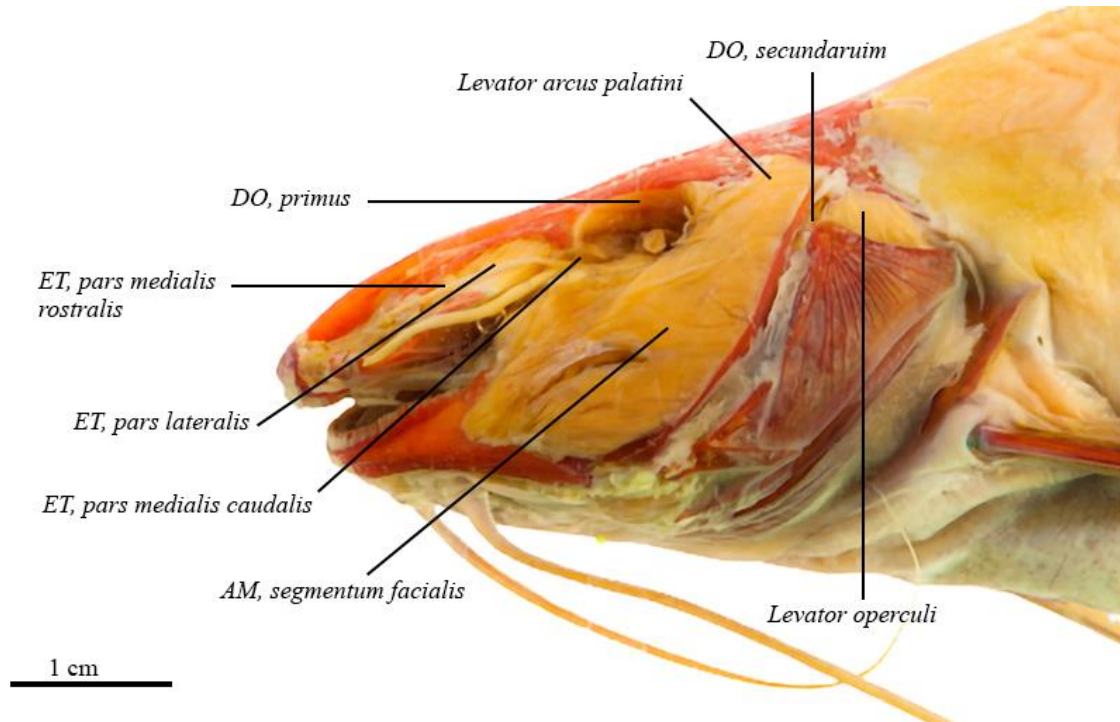
DILATATOR OPERCULI

Apresenta um formato mais triangular localizado anteriormente ao *levator operculi*. O músculo *dilatator operculi* origina-se na região póstero-laterodorsal do hiomandibular e lateroventral do esfenóide, e sua inserção na superfície dorsolateral do côndilo opercular. Pode apresentar duas subseções, sendo estas o *dilatator operculi primus*, apresentando origem no frontal e esfenótico; *dilatator operculi secundário*, com origem no esfenótico e hiomandibular; ambos seguem juntos até a inserção na parte dorsal do opérculo.

LEVATOR OPERCULI

O *levator operculi* tem origem na região ventrolateral do pterótico e se insere mesialmente na parte posterodorsal do opérculo (Figura 16).

Figura 16. Vista lateral dos músculos dorsolaterais da cabeça de *Calophysus macropterus* (Pimelodidae), INPA 1200, 195.01 mm CP. Legendas: AM = *adductor mandibulae*; DO = *dilator operculi*; ET = *extensor tentaculi*. Escala 1 cm.



6.1.2. *Pinirampus pirinampu*

EXTENSOR TENTACULI

Este músculo se apresenta dividido em três músculos menores: na região ântero-medial tem o *extensor tentaculi, pars medialis rostralis*, com sua origem passando pelo etmóide lateral, vômer e mesetmóide e inserção na superfície posterodorsal do auto-palatino; na região anterolateral, o *extensor tentaculi, pars lateralis* de origem no etmóide lateral e inserção na superfície mediano-dorsal do auto-palatino, ou seja, anteriormente ao *extensor tentaculi, pars medialis rostralis*; e na região pósteromedial, *extensor tentaculi, pars caudalis* com origem no órbita esfenóide, e inserção na face pósterodorso-mesial do auto-palatino.

ADDUCTOR MANDIBULAE

O *adductor mandibulae, segmentum facialis* é o maior músculo visto no sistema dorsolateral cefálico de *Pinirampus pirinampu*, possui um formato triangular com uma extremidade abaulada. Tem origem no osso hiomandibular, metapterigóide e pré-opérculo, *adductor mandibulae, pars rictalis* com inserção na região dorsolateral do ângulo-articular; e *adductor mandibulae, pars malaris*, ocorre mesialmente ao *adductor mandibulae, pars rictalis* e parcialmente visível lateralmente, com origem no pterótico e no hiomandibular e inserção na parte dorsal do ângulo-articular.

LEVATOR ARCUS PALATINI

O músculo *levator arcus palatini* está parcialmente abaixo do músculo *adductor mandibulae* e apenas uma pequena parte pode ser vista. Possui origem na região lateroventral do osso esfenóide e inserção no hiomandibular, sendo esta inserção atrás do *adductor mandibulae*.

LEVATOR OPERCULI

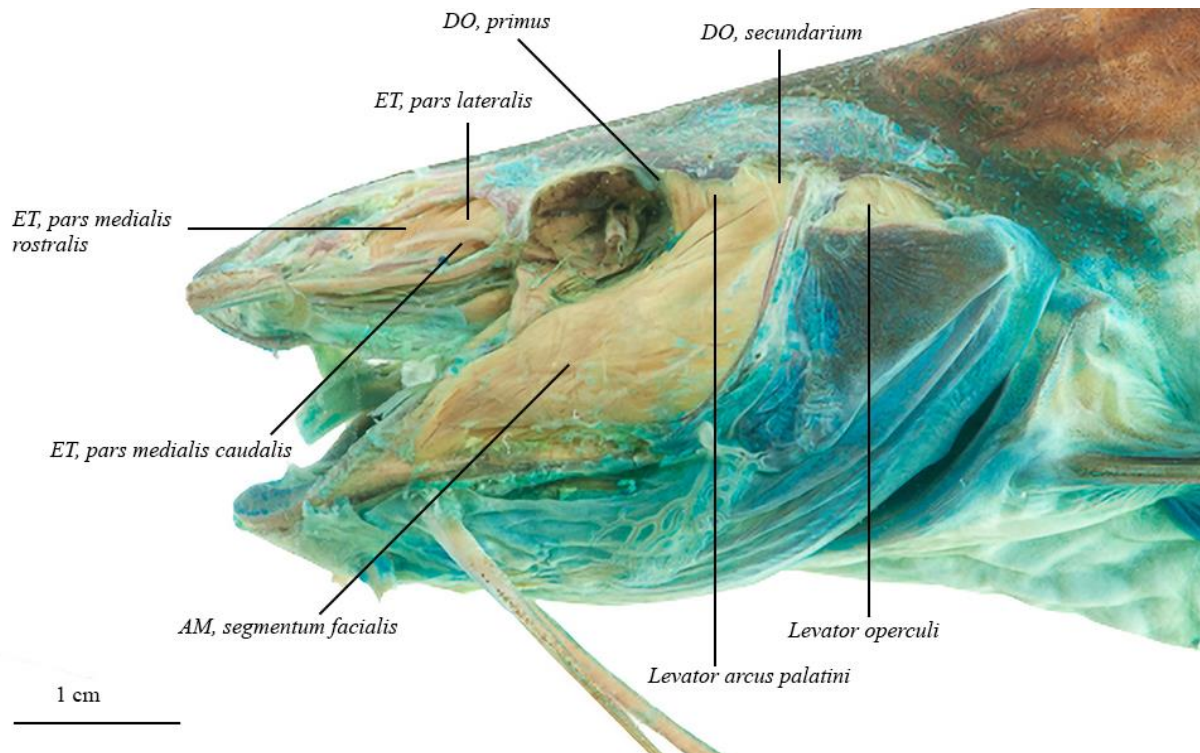
O músculo *levator operculi* possui sua origem na região ventrolateral do osso pterótico e pósterodorsolateral do hiomandibular, metapterigóide e sua inserção na superfície dorsal do opérculo.

DILATATOR OPERCULI

O *dilatator operculi* apresenta um formato mais triangular, e está posicionado anteriormente ao *levator operculi*. Tem origem na região pósterodorsolateral do hiomandibular e lateroventral do osso esfenótico e sua inserção na margem ântero dorsal do opérculo. Pode apresentar duas

subseções, sendo estas o *dilatator operculi primus*, apresentando origem no frontal e esfenótico; *dilatator operculi secundário*, com origem no esfenótico e hiomandibular; ambos seguem juntos até a inserção na parte dorsal do opérculo (Figura 17).

Figura 17. Vista lateral dos músculos dorsolaterais da cabeça de *Pinirampus pirinampu* (Pimelodidae), INPA 28637, 163.76 mm CP. Legendas: AM = *adductor mandibulae*; DO = *dilatator operculi*; ET = *extensor tentaculi*. Escala 1 cm.



6.1.3. *Megalonema platycephalum*

EXTENSOR TENTACULI

Este músculo se apresenta dividido em três músculos menores: *extensor tentaculi, pars medialis rostralis*, com sua origem passando pelo etmóide lateral, mesetmóide e inserção na superfície posterodorsal do auto-palatino; e *extensor tentaculi, pars lateralis* de origem no etmóide lateral e inserção na superfície mediano-dorsal do auto-palatino, ou seja, anteriormente ao *extensor tentaculi, pars medialis rostralis*; *extensor tentaculi, pars medialis caudalis* com origem no etmóide lateral, frontal e inserção na região posterodorsal do auto-palatino, sendo este o mais interno das três subseções.

ADDUCTOR MANDIBULAE

O *adductor mandibulae, segmentum facialis* é o maior músculo visto no sistema dorsolateral cefálico de *Megalonema platycephalum*, possui um formato triangular com uma extremidade abaulada e mais fino em comparação a outros *segmentum facialis*, como o de *Calophysus* e *Pinirampus*. Tem origem no osso hiomandibular, metapterigóide e pré-opérculo, sendo parcialmente diferenciados na inserção em: *adductor mandibular, pars rictalis* com inserção na região dorsolateral do ângulo-articular; e *adductor mandibulae, pars malaris*, ocorrendo mesialmente ao *adductor mandibulae, pars rictalis* e parcialmente visível lateralmente, com origem no pterótico e no hiomandibular e inserção na parte dorsal do ângulo-articular.

LEVATOR ARCUS PALATINI

O músculo *levator arcus palatini* está abaixo do músculo *adductor mandibulae* e apenas uma pequena parte pode ser vista, tem uma forma trapezoidal. Possui origem na região anteroventral do osso esfenótico e inserção na região dorsal do hiomandibular, atrás do *adductor mandibulae*.

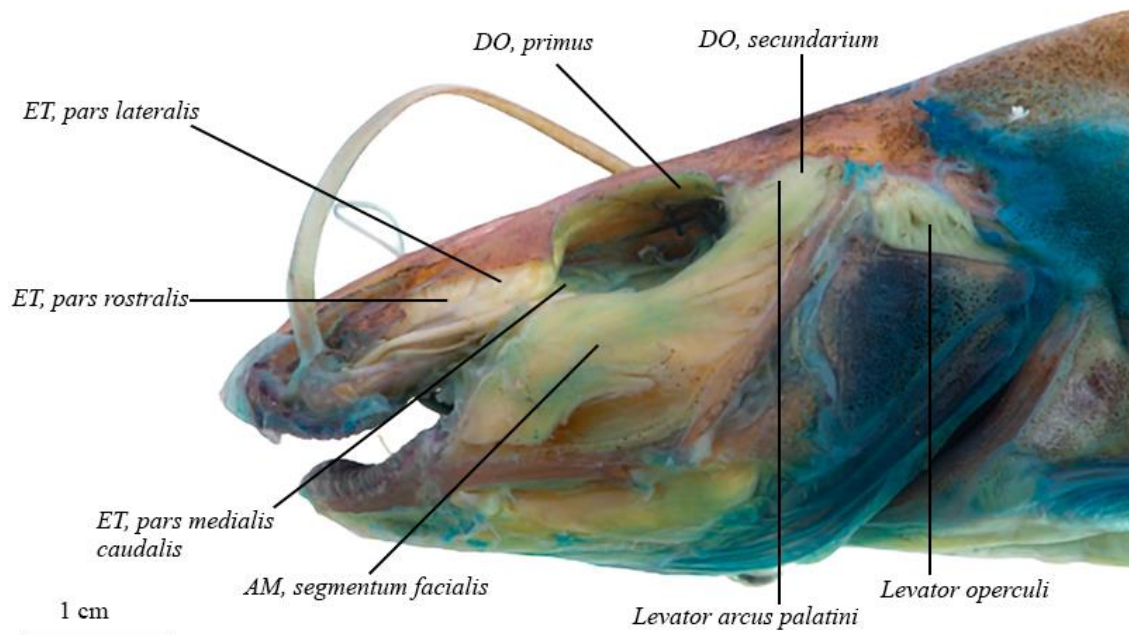
DILATATOR OPERCULI

Apresenta formato retangular com origem no esfenótico e hiomandibular e inserção em um processo da porção dorsal do opérculo. Pode apresentar duas subseções, sendo estas o *dilatator operculi primus*, apresentando origem no frontal e esfenótico; *dilatator operculi secundário*, com origem no esfenótico e hiomandibular; ambos seguem juntos até a inserção na parte dorsal do opérculo.

LEVATOR OPERCULI

O *levator operculi* tem origem na região ventrolateral do pterótico e se insere mesialmente na parte posterodorsal do opérculo (Figura 18).

Figura 18. Vista lateral dos músculos dorsolaterais da cabeça de *Megalonema platycephalum* (Pimelodidae), INPA não catalogado, rio Aripuanã, 172.67 mm CP. Legendas: AM = *adductor mandibulae*; DO = *dilator operculi*; ET = *extensor tentaculi*. Escala 1 cm.



6.1.4. *Luciopimelodus pati*

EXTENSOR TENTACULI

Este músculo se apresenta dividido em três músculos menores: *extensor tentaculi, pars medialis rostralis*, com sua origem passando pelo etmóide lateral e mesetmóide e inserção na superfície posterodorsal do auto-palatino; *extensor tentaculi, pars lateralis* de origem no etmóide lateral e inserção na superfície mediano-dorsal do auto-palatino, ou seja, anteriormente ao *extensor tentaculi, pars medialis rostralis*; *extensor tentaculi, pars medialis caudalis* com origem no etmóide lateral, frontal e orbitoesfenóide tendo a inserção na região posterodorsal do auto-palatino, sendo este o mais interno das três subseções.

ADDUCTOR MANDIBULAE

O *adductor mandibulae, segmentum facialis* é o músculo mais extenso visto no sistema dorsolateral cefálico de *Luciopimelodus pati*, possui um formato triangular com uma extremidade abaulada e mais fino em comparação a outros *segmentum facialis*, como o de *Calophysus, Pinirampus e Megalonema*, tem origem no osso hiomandibular, metapterigóide e pré-opérculo. O *adductor mandibulae, pars malaris* possui inserção na região superior do ângulo articular na membrana bucopalatal, enquanto o *adductor mandibulae, pars rictalis* segue mais adiante, passando da inserção do *pars malaris* e se inserindo na face lateral do dentário.

Esse músculo possui uma aparência mais estreita em comparação ao mesmo músculo visto em *Calophysus, Pinirampus e Megalonema*. No entanto, ele se apresenta mais longo com a inserção do músculo *adductor mandibulae, pars rictalis* mais distante dentre os 4. Este músculo apresenta uma semelhança em formato e tamanho mais próximo do *adductor mandibulae* visto em *Cheirocerus goeldii*.

LEVATOR ARCUS PALATINI

O músculo *levator arcus palatini* está abaixo do músculo *adductor mandibulae* e apenas uma pequena parte pode ser vista, tem formato mais quadrado e a parte superior aparenta ter o mesmo tamanho da parte inferior (que aparece antes de entrar na parte de trás do *adductor mandibulae*). Possui origem na região anteroventral do osso esfenótico e inserção na região dorsal do hiomandibular, atrás no *adductor mandibulae*.

Em comparação ao mesmo músculo observado em *Megalonema platycephalum* e *Cheirocerus goeldii*, o mesmo aparenta ter formato e tamanho diferentes, se tornando mais próximo do mesmo músculo visto em *Calophysus*.

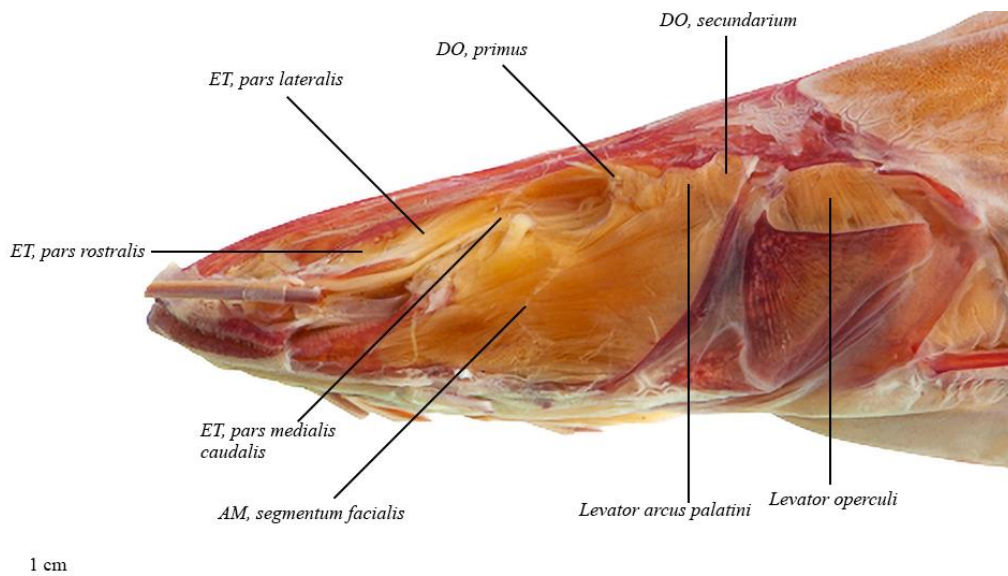
LEVATOR OPERCULI

O *levator operculi* tem origem na região ventrolateral do pterótico e se insere mesialmente na parte posterodorsal do opérculo. Este músculo apresenta semelhança de inserção e origem em todas as espécies até então analisadas. As diferenças notadas até o presente momento se aplicam em seu tamanho e formato, onde em *Luciopimelodus pati* tem-se um formato mais arredondado enquanto que em *Pinirampus pirinampu* é visto um formato mais retangular. Também é notado que o opérculo em algumas espécies está mais perto do osso pterótico do que em outras, assim, alterando no tamanho do músculo.

DILATATOR OPERCULI

Apresenta formato retangular com origem no esfenótico e hiomandibular e inserção em um processo da porção dorsal do opérculo. Pode apresentar duas subseções, sendo estas o *dilatator operculi primus*, apresentando origem no frontal e esfenótico; *dilatator operculi secundário*, com origem no esfenótico e hiomandibular; ambos seguem juntos até a inserção na parte dorsal do opérculo. Em alguns espécimes, como *Cheirocerus goeldii*, observados não foi possível localizar o encontro do *dilatator operculi primus* e *secundário*, assim o *dilatator operculi primus* em *Luciopimelodus pati* aparenta ter inserção ainda no osso esfenótico (Figura 19).

Figura 19. Vista lateral dos músculos dorsolaterais da cabeça de *Luciopimelodus pati* (Pimelodidae), MCP 46634, 124.60 mm CP. Legendas: AM = *adductor mandibulae*; DO = *dilatator operculi*; ET = *extensor tentaculi*. Escala 1 cm.



6.1.5. *Cheirocerus goeldii*

EXTENSOR TENTACULI

Este músculo se apresenta dividido em três músculos menores: *extensor tentaculi, pars medialis rostralis*, com sua origem no etmóide lateral, mesetmóide e inserção na superfície posterodorsal do auto-palatino; e *extensor tentaculi, pars lateralis* de origem no etmóide lateral e inserção na superfície mediano-dorsal do auto-palatino, ou seja, anteriormente ao *extensor tentaculi, pars medialis rostralis*; *extensor tentaculi, pars medialis caudalis* com origem no etmóide lateral e frontal e inserção na região posterodorsal do auto-palatino, sendo este o mais interno das três subseções.

ADDUCTOR MANDIBULAE

O *adductor mandibulae, segmentum facialis* é o maior músculo visto no sistema dorsolateral cefálico do *Cheirocerus goeldii*, possui um formato de vírgula com uma extremidade de inserção mais abaulada e sua origem mais fina, quase ausente, em comparação a outros *segmentum facialis*, como o de *Calophysus*, *Pinirampus* e *Megalonema*, tendo origem no osso hiomandibular, metapterigóide e pré-opérculo. O *adductor mandibulae, pars rictalis* tem inserção na região dorsolateral do ângulo-articular.

Um dos menores *adductor mandibulae*, juntamente com o mesmo músculo encontrado em *Luciopimelodus pati*, seu formato de vírgula é muito mais expressivo neste representante. A parte superior do músculo, onde se encontra sua inserção no hiomandibular possui poucas fibras musculares e todas muito finas e não chegam até o final do pré opérculo como visto em outros espécimes como *Megalonema platycephalum*. Na parte mais inferior do músculo onde se encontra suas inserções no ângulo-articular, o mesmo não possui divisões tão aparentes entre *pars rictalis* e *pars malaris*.

LEVATOR ARCUS PALATINI

O músculo *levator arcus palatini* está abaixo do músculo *adductor mandibulae* e muito do músculo está exposto na parte superior do mesmo, tem formato mais retangular. Possui origem na região anteroventral do osso esfenótico e inserção na região dorsal do hiomandibular, atrás no *adductor mandibulae*.

Quando comparado com o mesmo músculo visto em *Megalonema platycephalum*, o mesmo aparenta ter um tamanho maior, no entanto o *adductor mandibulae* de *Megalonema* tem origem no final do osso pré-opérculo, o que faz com que o *levator arcus palatini* apareça menos; já em

Cheirocerus goeldi, o *adductor* não possui origem no final do osso pré-opérculo, o mesmo apresenta origem a partir da metade do osso, deixando assim o *levator arcus palatini* mais exposto.

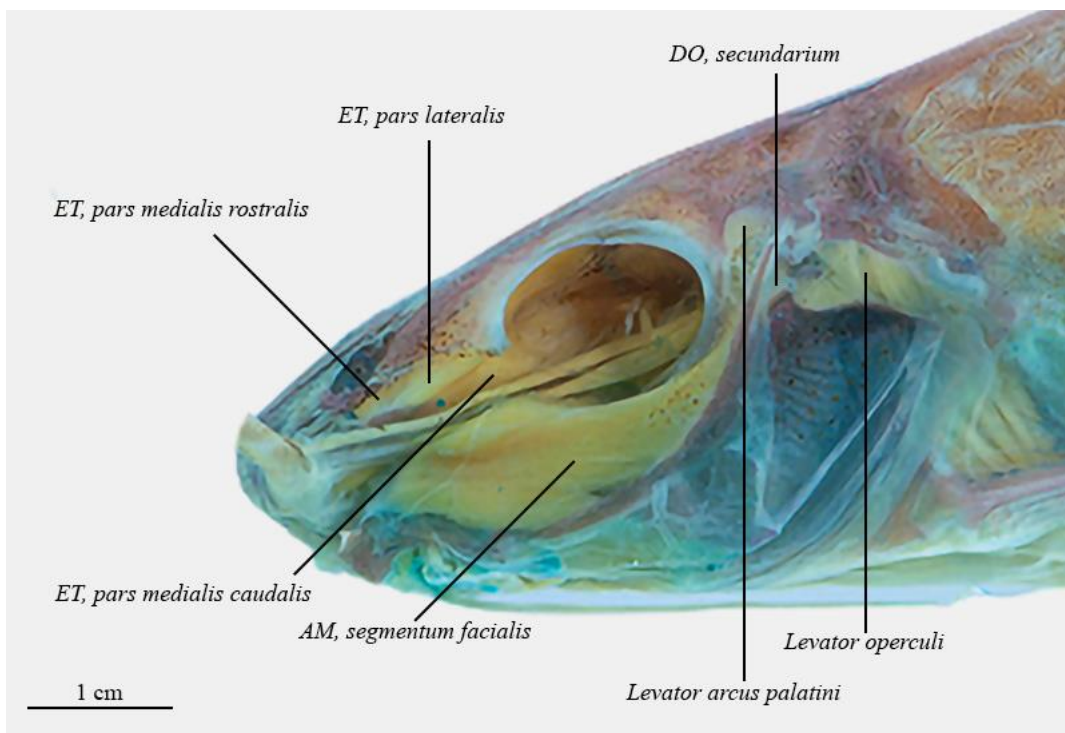
DILATATOR OPERCULI

Apresenta formato retangular com origem no esfenótico e hiomandibular e inserção em um processo da porção dorsal do opérculo. Pode apresentar duas subseções, sendo estas o *dilatator operculi primus*, apresentando origem no frontal e esfenótico; *dilatator operculi secundário*, com origem no esfenótico e hiomandibular; ambos seguem juntos até a inserção na parte dorsal do opérculo

LEVATOR OPERCULI

O *levator operculi* tem origem na região ventrolateral do pterótico e se insere mesialmente na parte posterodorsal do opérculo (Figura 20).

Figura 20. Vista lateral dos músculos dorsolaterais da cabeça de *Cheirocerus goeldii* (Pimelodidae), INPA não catalogado rio Madeira, 106.37 mm CP. Legendas: AM = *adductor mandibulae*; DO = *dilatator operculi*; ET = *extensor tentaculi*. Escala 1 cm.



6.1.6. *Pimelodina flavipinnis*

EXTENSOR TENTACULI

Este músculo se apresenta dividido em três músculos menores. *Extensor tentaculi, pars medialis rastralis*, com sua origem passando no etmóide lateral, mesetmóide tendo inserção na superfície posterodorsal do auto-palatino; e *extensor tentaculi, pars lateralis* de origem no etmóide lateral e inserção na superfície mediano-dorsal do auto-palatino, ou seja, anteriormente ao *extensor tentaculi, pars medialis rastralis*; *extensor tentaculi, pars medialis caudalis* com origem no etmóide lateral e osso frontal e inserção na região posterodorsal do auto-palatino, sendo este o mais interno das três subseções.

ADDUCTOR MANDIBULAE

Possui um formato quadrado com região posterior mais abaulada, dividido em duas subseções distinguíveis: *adductor mandibulae, segmentum facialis* com origem nos ossos pterótico, hiomandibular e pré-opérculo; *adductor mandibulae, pars rictalis* tem inserção na região dorsolateral do ângulo-articular; e *adductor mandibulae, pars malaris*, ocorre mesialmente ao *adductor mandibulae, pars rictalis* e parcialmente visível lateralmente, com origem no pterótico e no hiomandibular e inserção na parte dorsal do ângulo-articular.

Este músculo apresenta um aspecto diferente, tendo um formato mais quadrado e apresentando uma nítida divisão que começa no meio do músculo e segue curvilíneo até a cartilagem de meckel no ângulo articular. A região acima dessa divisão possui sua inserção no dentário; enquanto a região abaixo dessa divisão possui sua inserção ao longo da região lateroventral do ângulo articular. No entanto as origens permanecem as mesmas para ambos os segmentos vistos (hiomandibular, pré-opérculo e quadrado). Uma observação importante é que assim como em *Cheirocerus goeldii*, a inserção do músculo também não chega até o final do osso pré-opérculo.

LEVATOR ARCUS PALATINI

O músculo *levator arcus palatini* tem sua inserção abaixo do músculo *adductor mandibulae* e muito do músculo está exposto na parte superior do mesmo, incluindo sua origem, tem formato mais retangular, porém sua inserção aparenta ser maior que sua origem. Possui origem na região anteroventral do osso esfenótico e inserção na região dorsal do hiomandibular, atrás no *adductor mandibulae*, perto do pré-opérculo.

O músculo não é muito destacado em *Pimelodina flavipinnis*, se confunde muito com o músculo *dilatator operculi* que fica por detrás do mesmo. No entanto ainda assim possui um

tamanho bem avantajado e bem exposto quando em comparação com *Calophysus macropterus*, *Pinirampus pinirampu* e *Megalonema platycephalum*.

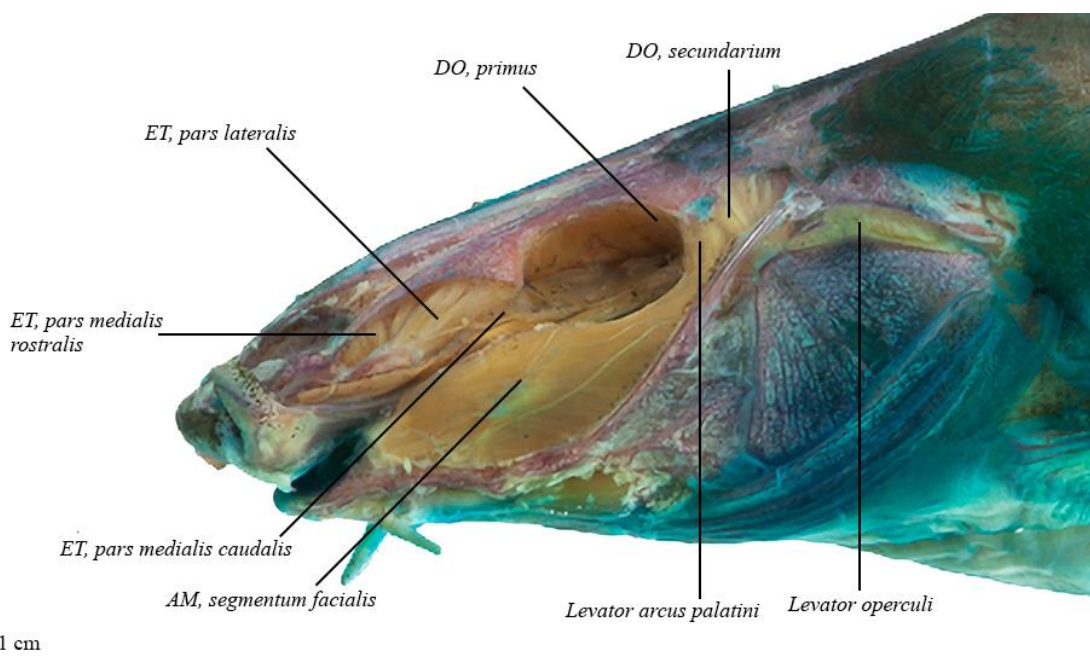
DILATATOR OPERCULI

Apresenta formato retangular com origem no esfenótico e hiomandibular e inserção em um processo da porção dorsal do opérculo. Pode apresentar duas subseções, sendo estas o *dilatator operculi primus*, apresentando origem no frontal e esfenótico, este aparece muito próximo do *levator arcus palatini*, o que acaba por em alguns momentos confunde os dois músculos; *dilatator operculi secundário*, com origem no esfenótico e hiomandibular; ambos seguem juntos até a inserção na parte dorsal do opérculo, sendo esta inserção mais visível em *Pimelodina flavipinnis* do que em *Luciopimelodus pati* e *Cheirocerus goeldii*.

LEVATOR OPERCULI

O *levator operculi* tem origem na região ventrolateral do pterótico e se insere mesialmente na parte posterodorsal do opérculo. O músculo somente apresenta diferença em tamanhos e formatos em comparação aos outros espécimes, sempre apresentando as mesmas origens e inserções. Sendo em *Pimelodina flavipinnis* de formato trapezoidal e pouco menor que o músculo *levator arcus palatini* (Figura 21).

Figura 21. Vista lateral dos músculos dorsolaterais da cabeça de *Pimelodina flavipinnis* (Pimelodidae), INPA 26908, 144.42 mm CP. Legendas: AM = *adductor mandibulae*; DO = *dilatator operculi*; ET = *extensor tentaculi*. Escala 1 cm.



6.2. Análise filogenética

Aqui é apresentada uma análise filogenética envolvendo as espécies do grupo *Calophysus* sensu Stewart 1986. Os táxons incluídos são aqueles primeiramente citados por Stewart 1986 e posteriormente corroborado por Lundberg *et al.* (1991). Lundberg *et al.* (2021) encontraram o grupo *Calophysus* como grupo irmão de *Megalonema* + *Cheirocerus*, e propuseram o nome *Calophysines* para esse grupo. Assim, foram incluídos *Megalonema* e *Cheirocerus*, além do grupo externo informado na metodologia.

Na sequência encontram-se descritos os caracteres utilizados, numerados sequencialmente e agrupados por posição, iniciando pelos encontrados na região anterior do crânio indo até os posteriores. Todos os caracteres multi-estados foram tratados como não ordenados, com as exceções sendo devidamente especificadas. Os caracteres multi-estados foram ordenados quando foi observada a série de transformação nos estágios ontogenéticos da espécie. Na descrição de cada caráter, são apresentados os índices de consistência (CI) e de retenção (RI).

6.3 Descrição dos caracteres

1. Número de *extensor tentaculi*: [CI: 0,680; IR: 0,579]

Peixoto, 2018:459, #46 (modificado)

(0) Presença de 2 subdivisões de *extensor tentaculi*;

(1) Presença de 3 subdivisões de *extensor tentaculi*.

Peixoto (2018) encontrou a condição 0 em *Pseudopimelodus* sp. sendo estes *pars lateralis* e *pars medialis caudalis*. Em *Pimelodus blochii* e *Propimelodus eigenmanni* o músculo apresenta-se seccionado em 3 partes sendo o *pars lateralis*, *pars medialis caudalis* e *pars rostralis*, o mesmo estado está presente nas espécies do grupo *Calophysus*, sendo encontrado neles as mesmas características de 3 subseções no músculo, apresentando assim a condição descrita no estado 1.

2. Músculo *extensor tentaculi, pars rostralis*: [CI: 0,680; IR: 0,579]

(0) Ausente

(1) Presente

Como mencionado no carácter #1, Peixoto (2018) descreve a presença de 2 *extensores tentaculi* em *Pseudopimelodus* sp., sendo estes o *extensor tentaculi, pars lateralis* e *pars medialis caudalis*, ocorrendo a ausência do terceiro músculo *extensor tentaculi, pars rostralis*,

caracterizando, assim, o estado 0. Este músculo é observado em *Propimelodus eigenmanni*, *Pimelodus blochii* e todas as espécies representantes do grupo *Calophysus*, sendo assim caracterizando o estado 1 descrito. *Extensor tentaculi, pars rostralis* se caracteriza como uma subseção na região ântero-mesial tendo sua origem passando pelo etmóide lateral, mesetmóide e vômer nas espécies do grupo *Calophysus*, se inserindo na região pósterodorsal do osso autopalatino.

3. Origem do *extensor tentaculi, pars medialis caudalis*: [CI: 0,680; IR: 0,579]

- (0) etmóide lateral e endopterigóide
- (1) etmóide lateral, orbitoesfenóide e frontal
- (2) Restrito a apenas orbitoesfenóide
- (3) etmóide lateral e frontal

O músculo *extensor tentaculi, pars medialis caudalis* foi o que mais apresentou divergências em sua origem tanto entre as espécies analisadas do grupo externo quanto nas espécies vistas dentro do próprio grupo *Calophysus*. O estado descrito em 0 foi observado por Peixoto (2018) onde a origem do músculo em *Pseudopimelodus* sp. se encontra no etmóide lateral e endopterigóide. O estado descrito em 1 foi visto em *Propimelodus eigenmanni*, *Pimelodus blochii*, sendo estes do grupo externo e no grupo *Calophysus*, o estado 1 foi visto em *Luciopimelodus pati*.

O estado 2 restrito a origem apenas ao orbitoesfenóide foi visto em *Calophysus macropterus* e em *Pinirampus pirinampu* onde o músculo passa perto ao osso etmóide lateral e frontal, porém não possui nenhum tipo de contato com essas regiões, sendo sua origem diretamente no orbitoesfenóide.

No estado 3, o *extensor tentaculi, pars medialis caudalis* possui um tamanho mais curto que o mesmo músculo observado nas outras espécies do grupo *Calophysus*, e tem sua origem restrita ao etmóide lateral e frontal sendo esta condição vista em *Megalonema platycephalum*, *Cheirocerus goeldii* e *Pimelodina flavipinnis*

4. Origem do músculo *adductor mandibulae*: [CI: 0,680; IR: 0,579]

- (0) Composto pelos elementos do suspenso e do neurocrânio
- (1) Restrito a apenas o suspensório

A condição plesiomórfica é encontrada em *Pseudopimelodus* aff. *buffonius* onde sua origem acaba por incluir os ossos pterótico e esfenótico nos quais fazem parte de elementos do neurocrânio e não apenas no suspensório. *Calophysus macropterus* e *Pinirampus pirinampu*

apresentam origem incluindo o osso pterótico, sendo este um elemento do neurocrânio descrito no estado 1. Outras espécies do grupo *Calophysus* apresentam o início de sua origem abaixo do final do osso pré-opérculo delimitando o *adductor mandibulae* a apenas os elementos do suspensório caracterizando o estado 1.

5. Origem do *adductor mandibulae* no pré opérculo: [CI: 0,680; IR: 0,579]

(0) Ultrapassando o final do pré-opérculo e chegando nos elementos do neurocrânio

(1) Restrito ao final do pré opérculo

(2) Abaixo do final do pré opérculo

O carácter #4 se apresenta como uma extensão do carácter #3 onde o músculo *adductor mandibulae* pode ou não ultrapassar os limites do pré-opérculo e hiomandibular e se juntar a elementos no neurocrânio. O estado 0 se apresenta com o *adductor mandibulae* estando bem acima do limite final do pré-opérculo sendo essa característica vista em *Pseudopimelodus aff buffonius*, *Calophysus macropterus* e *Pimelodina flavipinnis* que possuem também inserção no pterótico e esfenótico. *Pimelodus blochii*, *Megalonema platycephalum* e *Pinirampus pirinampu* apresentam estado 1 onde suas devidas inserções terminam no limite do osso pré-opérculo e hiomandibular. O terceiro estado identificado (2), é o músculo abaixo do limite final do osso pré-opérculo, sendo este visto em *Cheirocerus goeldii*, *Luciopimelodus pati*, *Propimelodus eigenmanni*.

6. Inserção do *adductor mandibulae*: [CI: 0,680; IR: 0,579]

(0) Anterior a sutura do dentário com o ângulo-articular

(1) Na sutura do dentário com o ângulo-articular

A condição 0 é encontrada em *Pseudopimelodus aff. buffonius* e em *Propimelodus*, onde a inserção do músculo não atinge a sutura de divisão dos ossos dentário e ângulo-articular, desta forma, sua inserção se limita apenas ao dentário. *Calophysus macropterus*, *Pimelodina flavipinnis*, *Cheirocerus goeldi*, sendo o grupo interno e *Pimelodus blochii* e *Pimelodus ornatus* como o grupo externo, todos apresentando a inserção do músculo *adductor mandibulae* em cima da sutura que divide o osso dentário e ângulo-articular. Algumas espécies apresentam formas de suturas diferentes, porém suas inserções estão em cima da sutura caracterizando o estado 1.

7. Aspecto do *adductor mandibulae, segmentum facialis* póstero-dorsalmente em relação ao globo ocular: [CI: 0,654; IR: 0,526]

Peixoto, 2018:447, #10 (modificado)

(0) Largo

(1) Estreito

As condições descritas no carácter #7 depende diretamente das disposições e tamanhos dos globos oculares encontrados nos espécimes analisados. No presente trabalho foram vistos dois estados em relação ao *adductor mandibulae, segmentum facialis* que se localiza nesta região póstero-dorsal do globo ocular.

A condição 0 vistas em *Pseudopimelodus aff. buffonius* mostra um *adductor mandibulae, segmentum facialis* composto por uma quantidade grande de fibras musculares. O mesmo é observado em *Propimelodus eigenmanni* e espécies do grupo *Calophysus* como *Calophysus macropterus*, *Pinirampus pirinampu*, *Megalonema platycephalum* e *Luciopimelodus pati*, apresentando uma abertura ocular que permite a presença maior de fibras musculares na região póstero-dorsal.

A condição 1 é vista em *Cheirocerus goeldii*, *Pimelodina flavipinnis* e *Pimelodus blochii*. A abertura ocular desses espécimes não permite que haja uma quantidade de fibras consideráveis na região póstero-dorsal, assim o *adductor mandibulae, segmentum facialis* é composto por um pequeno conjunto de fibras nesta região. Em *Cheirocerus goeldii*, o *adductor mandibulae, segmentum facialis* é formado por uma quantidade mínima de fibras musculares sendo difícil até mesmo ver outros músculos como *dilator operculi* e *levator arcus palatini*, mesmo assim, ainda é inferior em tamanho quando comparado com *Pimelodina flavipinnis* e *Pimelodus blochii*. Esta condição faz com que o *adductor mandibulae, segmentum facialis* seja mais visível na região inferior do globo ocular.

8. Origem do *levator operculi*: [CI: 0,680; IR: 0,579]

(0) No hiomandibular e pterótico

(1) Restrito a apenas o pterótico

A condição vista no estado 0 se encontra presente em *Pseudopimelodus aff. buffonius*, *Propimelodus eigenmanni* e *Pimelodus blochii* onde mostra a origem do músculo na margem ventrolateral do pterótico e superfície posterodorsal lateral do hiomandibular (PEIXOTO, 2018). *Pimelodus blochii*, possui a mesma origem anteriormente vista em *Pseudopimelodus aff. buffonius* e em *Pinirampus pirinampu* possuindo origem na região ventrolateral do pterótico e póstero dorsolateral do hiomandibular. A condição onde o *levator operculi* se encontra tendo

origem restrita aos elementos do neurocrânio na região do pterótico se encontra nas outras espécies do grupo *Calophysus*.

9. Tamanho do *levator operculi*: [CI: 0,654; IR: 0,526]

- (0) Pequeno e estreito
- (1) Largo e quadrado
- (2) Trapezoidal com a região superior mais abaulada

O carácter #8 é baseado em uma visão da camada mais externa dos músculos da região analisada. Desta forma, o estafo 0 é visto como um músculo pequeno e mais estreito na parte de cima do osso opérculo, com formato se assemelhando a uma pequena vírgula, visto em *Pseudopimelodus* aff. *buffonius*, *Pimelodus blochii* e em *Pimelodina flavipinnis* sendo este último pertencente ao grupo *Calophysus*.

O estado 1 apresenta um músculo *levator operculi* mais largo e com formato mais quadrado. O osso opérculo apresenta sua região superior mais côncava (em comparação ao mesmo osso visto em *Pseudopimelodus* aff. *buffonius*, *Pimelodus blochii* e *Pimelodina flavipinnis*), assim o músculo levator operculi é maior em *Pimelodus ornatus* e *Luciopimelodus pati*. O estado 2 é observado em *Calophysus macropterus*, *Cheirocerus goeldii*, *Megalonema platycephalum* e *Pinirampus pirinampu*, e é caracterizado por um formato mais trapezoidal com a região superior do músculo menor e mais abaulada.

10. Músculo *dilatator operculi*: [CI: 0,680; IR: 0,579]

Peixoto, 2018: 456, #37 (modificado)

- (0) Totalmente sobreposto pelo *adductor mandibulae*
- (1) Parcialmente sobreposto pelo *adductor mandibulae*

A condição descrita em 0 observada por Peixoto (2018) se aplica a *Pseudopimelodus* aff. *buffonius* onde o músculo *dilatator operculi* se encontra completamente sobreposto pelo músculo *adductor mandibulae*, sendo este o maior músculo da região dorsolateral cefálica, assim, o *dilatator operculi* em *Pseudopimelodus* aff. *buffonius* não pode ser visto nas camadas mais externas da região analisada, caracterizando o estado 0. Em *Propimelodus eigenmanni* e *Pimelodus blochii* é possível ver o músculo *dilatator operculi* ocupando as camadas mais externas da musculatura, a mesma característica é vista em todos os representantes do grupo *Calophysus*, sendo o músculo localizado por de trás do *levator arcus palatini* e parcialmente do *adductor mandibulae*, caracterizando o estado apontado em 1.

11. Localização do levator arcus palatini: [CI: 0,680; IR: 0,579]

(0) Região anterior ao *adductor mandibulae*

(1) Região posterodorsal ao *adductor mandibulae*

O caráter visto na condição 0 se aplica ao músculo *levator arcus palatini* visto em *Pseudopimelodus aff. buffonius*, onde o mesmo se mostra com uma localização completamente diferente em comparação ao mesmo músculo visto nas espécies do grupo *Calophysus*, *Propimelodus* e *Pimelodus*. O estado 0 caracteriza o músculo localizado a frente do *adductor mandibulae* e a frente dos *extensores tentaculi*, localização essa que é contrária a localização do estado 1 onde o levator arcus palatini está restrito na região anteroventral do osso esfenótico, na parte posterodorsal do *adductor mandibulae*, sendo este estado visto nas espécies do grupo *Calophysus*, *Propimelodus* e *Pimelodus*.

12. Origem do levator arcus palatini: [CI: 0,680; IR: 0,579]

(0) Composto o esfenótico, etmóide lateral

(1) Restrito a apenas esfenótico

Como descrito anteriormente no caráter #9, o *levator arcus palatini*, apresenta localização e tamanho distinto em *Pseudopimelodus aff. buffonius*, desta forma, suas origens irão se restringir a elementos variados do neurocrânio, sendo esfenótico e etmóide lateral (PEIXOTO, 2018), caracterizando o estado 0. Em *Propimelodus* o estado se encontra restrito também ao osso esfenóide assim como em *Pimelodus blochii*. Nas espécies do grupo *Calophysus*, seus músculos possuem tamanhos menores em relação ao encontrado em *Pseudopimelodus aff. buffonius*, fazendo com que em todas as espécies sejam de origem restrita a apenas um elemento do neurocrânio, na região anteroventral do osso esfenótico.

13. Tamanho do levator arcus palatini: [CI: 0,654; IR: 0,526]

(0) Alongado

(1) Curto

O estado 0 visto em *Pseudopimelodus aff. buffonius*, tendo o *levator arcus palatini* como um músculo alongado começando no osso esfenótico e podendo incluir o etmóide lateral (PEIXOTO, 2018). Quando comparado com as espécies do grupo *Calophysus*, ele se mostra tendo quase que o dobro do tamanho.

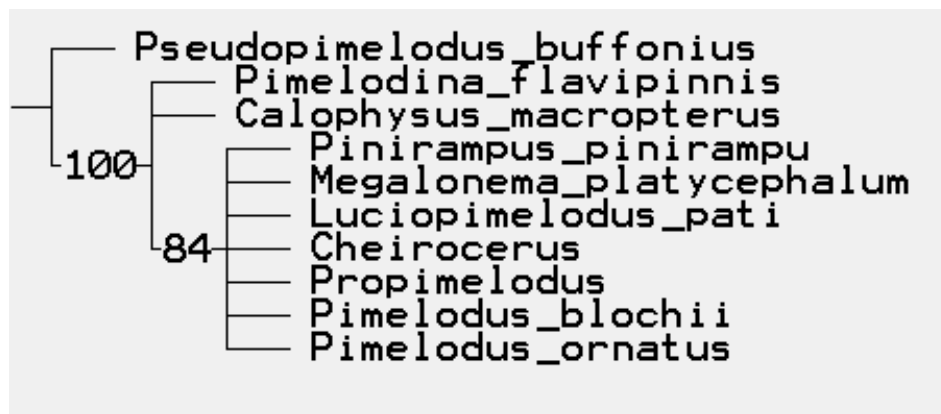
O *levator arcus palatini* dos representantes de Pimelodidae analisados possuem sua origem restrita a apenas o esfenótico, como apontada no caráter #11. Sendo um músculo mais

curto e se assemelhando com o mesmo músculo encontrado em *Nematogenys inernis* (DATOVO e BOCKMANN, 2010).

6.4 Reconstrução filogenética

Todos os caracteres foram reunidos em uma matriz (Anexo 1) e organizados no Mesquite e em seguida analisados no TNT para gerar a reconstrução filogenética (Figura 22) das espécies descritas no presente trabalho, quanto a musculatura da camada mais externa da região dorsolateral cefálica.

Figura 22. Filogenia gerada do consenso estrito dos 13 caracteres gerados no presente trabalho



Com o objetivo de propor uma reconstrução filogenética para o grupo *Calophysus*, por meio da análise da musculatura dorsolateral cefálica, foram determinados um total de 13 caracteres vistos ao longo das espécies pertencentes ao grupo *Calophysus* e espécies do grupo externo nos quais foram utilizadas a níveis de comparações.

Dentre os caracteres selecionados e analisados os estados, o mais informativo e que obteve diferenças tanto entre as espécies pertencentes do grupo *Calophysus* quanto no grupo externo, foi o músculo *adductor mandibulae* em relação às suas inserções e origens. O *adductor mandibulae* é o músculo mais complexo na região dorsolateral cefálica e também o que mais apresenta diferenças quando analisada em diferentes gêneros. As variações potencialmente filogeneticamente informativa em conjunto com a pronta acessibilidade do *adductor mandibulae* ao longo das regiões laterais da cabeça contribuiram para que este músculo seja de longe o mais estudado músculo esquelético (DATOVO e VARI, 2014).

Falta de informação sobre as homologias do *adductor mandibulae* é em grande parte uma consequência das limitações da terminologia alfanumérica (A1, A2, A3, e A ω) inicialmente proposto por Vetter (1878) para este complexo muscular e, posteriormente, amplamente

aplicado nas 13 décadas seguintes (DATOVO e VARI, 2014). Desta forma, foram utilizadas no presente trabalho as subdivisões e nomenclaturas propostas por Datovo e Vari (2014), os quais analisaram o *adductor mandibulae* de Teleostei realizando anatomia comparada entre estas espécies.

No presente trabalho o músculo *adductor mandibulae* apresenta nas espécies do grupo *Calophysus* um único segmento, não apresentando subdivisões na sua região de origem nos ossos pré-operculo, hiomandibular e quadrado, porém apresentando em sua inserção uma divisão parcial em *pars rictalis* e *pars malaris*. Datovo e Vari (2014) classificam como *adductor mandibulae, pars-rictalis* ou *adductor mandibulae, segmentum facialis*. O *segmentum mandibulares* não foi visto no presente trabalho.

Peixoto (2018) observou *Propimelodus eigenmanni* e classificou o músculo *adductor mandibulae* como “*adductor mandibulae, pars ricto-malaris*” não tendo subdivisões em sua origem, porém parcialmente dividido em seu ponto de inserção, sendo semelhantes com as características encontradas nas espécies do grupo *Calophysus* no presente trabalho, não apresentando uma parte formada pelo *segmentum mandibularis*.

Os membros dos Siluriformes costumam ter um grau considerável de continuidade entre o *rictalis* e o *malaris*. Essas seções podem ser diferenciadas entre si por uma separação parcial ao longo de suas porções laterais (DIOGO e CHARDON, 2000a) ou por diferentes padrões superficiais de orientação das fibras (ADRIAENS e VERRAES, 1996; SCHAEFER e PROVENZANO, 2008). Em alguns casos (por exemplo, Trichomycteridae), a diferenciação entre o *rictalis* e o *malaris* é sutil e limitado apenas para a região próxima às suas inserções (DATOVO e BOCKMAN, 2010), sendo este último o encontrado nas espécies analisadas no presente trabalho.

Este músculo completamente indiferenciado em *ricto-malaris* está presente em alguns táxons da família Loricariidae, Plotosidae, Siluridae e Trichomycteridae (TAKAHASI, 1925; BORNBUSCH, 1995; GEERINCKX *et al.*, 2007; GEERINCKX, HUYSENTRUYT e ADRIAENS, 2009; DATOVO e BOCKMANN, 2010). O *rictalis* é invariavelmente inserido na parte inferior da mandíbula, geralmente na região posterior do processo coronóide (TAKAHASI, 1925). No loricarídeo *Lithogenes*, o *rictalis* é parcialmente subdividido em um *endorictalis* e um *ectorictalis* (SCHAEFER e PROVENZANO, 2008).

Os caracteres #4, #5, #6 e #7, se referem ao *adductor mandibulae* e como ele é encontrado nas espécies do grupo *Calophysus*. Este músculo difere em questões de inserções, o que conseqüentemente difere no seu tamanho entre as espécies. No caracter #4 a origem vista na maioria das espécies do grupo *Calophysus* se limita a ossos encontrados no suspensório (pré-

opérculo, hiomandibular e quadrado) no entanto em *Calophysus macropterus* e *Pimelodina flavipinnis* foi encontrado o *adductor mandibulae* com um tamanho maior fazendo com que sua origem chegue em ossos do neurocrânio.

Peixoto (2018) descreveu a musculatura dorsolateral de *Pseudopimelodus* sp. no qual também possui parte de sua origem no suspensório e neurocrânio. No entanto *Propimelodus eigenmanni* e *Pimelodus ? espécie*, também descritos no mesmo trabalho, não possuem origem no neurocrânio, apenas nos ossos do suspensório, se assemelhando mais com a maior parte das espécies do grupo *Calophysus*. Em *Nematogenys inermis* o *adductor mandibulae* também limita sua origem nos elementos do suspensório nos ossos do pré-opérculo e hiomandibular (DATOVO e BOCKMAN, 2010).

Desta forma o caráter #5 se mostra como uma extensão do caráter descrito em #4, onde a extensão da origem do *adductor mandibulae*, podendo ou não ultrapassar o osso do pré-opérculo. Todas as espécies que apresentam origem compartilhada com os elementos do neurocrânio, ultrapassam o limite final do osso pré-opérculo. Em *Propimelodus eigenmanni* observado por Peixoto (2018), o músculo não ultrapassa o final do pré-opérculo, assim como *Luciopimelodus pati* e *Cheirocerus goeldii*. Já em *Pimelodus blochii*, *Megalonema platycephalum* e *Pinirampus pirinampu* a inserção do músculo ficou restrito ao final do osso o que se assemelha com o mesmo músculo visto em *Nematogenys inermis* por Datovo e Bockman (2010).

A inserção do músculo descrito em #6 foi agrupado em dois estados sendo estes: antes da sutura limite do ângulo-articular e o dentário e na sutura do ângulo-articular e dentário. As espécies analisadas no presente trabalho mostram que todas elas apresentam a inserção do músculo na região que se encontra a sutura entre o ângulo-articular e dentário. Sendo semelhante a inserção descritas em *Nematogenys inermis* e *Trichogenes longipinnis* vistas por Datovo e Bockman (2010).

O músculo *extensor tentaculi* apresenta diferentes caracteres que vão do #1 ao #3. Este músculo pode ser subdividido em 2, como visto em *Pseudopimelodus aff buffonius*, ou em 3 sendo esta característica vista em todas as espécies pertencentes ao grupo *Calophysus* e também nas outras espécies analisadas do grupo externo como *Propimelodus eigenmanni* visto por Peixoto (2018) e *Pimelodus blochii* e *Pimelodus ornatus*.

Em outros casos ele pode aparecer sem nenhuma subdivisão e juntamente com o músculo *levator arcus palatini* como visto por Datovo e Bockman (2010). O *extensor tentaculi* é um músculo encontrado exclusivamente em bagres e está associado ao movimento do barbilhão maxilar (WINTERBOTTOM, 1974a).

O caráter #1 se diz respeito ao número de subdivisões vistas nesse músculo indo do estado 1 sendo apenas dois músculos, e o estado 2 de três músculos observados sendo este último estado aplicado a todos os espécies do grupo *Calophysus*. Em *Nematogenys inermis* visto por Datovo e Bockman (2010) o espécime ou espécie? Porém vc já disse que é em *Nematogenys inermis* (espécie); então poe, ela apresenta, etc, apresenta apenas um *extensor tentaculi* e este se apresenta juntamente com o músculo *adductor arcus palatini*.

O *adductor arcus palatini* é indiviso em *Nematogenys* e insere-se no suspensório, incluindo o autopalatino. Na maioria dos outros bagres, o músculo anterior a porção ligada ao autopalatino é separado da massa muscular remanescente do *adductor arcus palatini* e, como consequência, é denominado *extensor tentaculi* (DATOVO e BOCKMAN, 2010). A condição encontrada em *Nematogenyidae*, portanto, pode ser vista como um primeiro passo evolutivo ao longo de uma série de transformações em direção da diferenciação total dos *extensor tentaculi* do *adductor arcus palatini* nos Siluriformes (DATOVO e BOCKMAN, 2010).

Datovo e Bockman, 2010 também afirmam que esta condição existente em *Nematogenys* não seria autapomórfica sob o esquema filogenético resultante de análises moleculares de Sullivan *et al.* (2006), no entanto esta condição seria apenas uma retenção de um estado plesiomórfico que aparece na base dos Siluriformes e, portanto, não é uma autapomorfia válida para *Nematogenyidae*.

A espécie analisadas do grupo *Calophysus* apresentam 3 divisões do músculo *extensor tentaculi*, a mesma característica também é vista pelas outras espécies do grupo externo, exceto *Pseudopimelodus aff. buffonius* que apresenta apenas 2 divisões no *extensor tentaculi*, tendo a ausência do *extensor tentaculi, pars rostralis* como demonstrado no caráter #2, sendo o *Pseudopimelodus aff. buffonius* o único representante do estado 0 ausente dentre as espécies analisadas no presente trabalho.

A origem do *extensor tentaculi, pars medialis caudalis* descrito no caráter #3 apresenta quatro estados observados neste trabalho. O estado visto em *Pseudopimelodus* possuindo origem no etmóide lateral. Nos representantes do grupo interno, este mesmo músculo apresenta sua origem dividida com outros ossos, como é o caso de *Cheirocerus goeldii*, *Pimelodina flavipinnis* e *Megalonema platycephalum*.

Outros representantes do grupo interno ficaram com as origens do *extensor tentaculi, pars caudalis* restritas a apenas o osso orbitoesfenóide como visto em *Pinirampus pirinampu* e em *Calophysus macropterus*. Diferente do grupo externo onde a maioria dos espécimes apresentaram inserções encontradas no etmoide lateral, orbitoesfenóide e frontal, sendo esta característica aplicada em *Propimelodus eigenmanni* e *Pimelodus blochii*.

O *dilatator operculi* é um músculo que possui dois conjunto de fibras musculares, caracterizando um músculo seccionado. As espécies vistas no presente estudo que compõem o grupo *Calophysus*, todas possuem duas seções sendo assim divididos em *dilatator operculi, primus* e *dilatator operculi, secundarium*. Peixoto (2018) observa o mesmo músculo seccionado em *Propimelodus eigenmanni* e *Pimelodus*, sendo estas secções bem definidas no músculo.

No entanto, o mesmo músculo observado em *Nematogenys inermis* por Datovo e Bockman (2010) não é classificado como *dilatator operculi, primus* e *dilatator operculi, secundarium*. Os autores o descrevem como sendo uma única seção do mesmo músculo originando-se da região dorsolateral do orbito esfenóide e da margem lateral do frontal, apesar do músculo visto nas espécies do presente do presente trabalho e por Peixoto (2018) serem semelhantes com o visto por Datovo e Bockman (2010) neste ultimo o músculo recebe uma classificação diferente.

Datovo e Bockman (2010) também observaram o mesmo músculo *dilatator operculi* em *Copionodon pecten* (Copionodontinae), e neste espécime o músculo se apresenta seccionado em duas partes, sendo que o *dilatator operculi, primus* em *Copionodon pecten* correspondente basicamente a secção única do *dilatator operculi* visto em *Nematogenys inermis*. A segunda secção do músculo (*dilatator operculi, secundarium*) é vista apenas em Trichomycteridae nos estudos de Datovo e Bockman (2010, car. 30, 32).

O *dilatator operculi* não foi observado em *Pseudopimelodus aff buffonius* na camada mais externa da região descrita no presente trabalho, sendo uma plesiomorfia para este grupo. Se encontrando completamente coberto pelo músculo *adductor mandibulae* o que faz com ele não seja visto pela camada mais externa da região dorsolateral cefálica, sendo esta uma característica vista apenas na raiz *Pseudopimelodus aff buffonius* como descrito no caráter #10, sendo este o estado 0.

Os caracteres #8 e #9 dizem respeito ao músculo *levator operculi*, mostraram diferenças entre as espécies do grupo *Calophysus* descritas no presente trabalho. No caráter #8 o músculo visto em *Pinirampus pirinampu* é o único dentro do grupo *Calophysus* que apresentou sua inserção compartilhada entre o pterótico e o hiomandibular se assemelhando mais com as encontradas nas espécies do grupo externo como *Pimelodus blochii*, *Propimelodus eigenmanni* e *Pseudopimelodus aff buffonius*.

O conjunto de ossos no neurocrânio em *Pinirampus pirinampu* apresenta o pterótico como tendo um tamanho mais avantajado em direção ao suspensório, quando posto em comparação ao mesmo osso encontrado em *Pimelodus blochii* onde o pterótico possui um tamanho bem inferior. A hipótese levantada seria de que esse tamanho mais avantajado em *Pinirampus*

pirinampu possa fazer com que o músculo *levator operculi* possua sua inserção compartilhada com ossos pertencentes ao suspensório e não estando restrito a apenas o neurocrânio como o encontrado em *Calophysus macropterus*, *Luciopimelodus pati*, *Megalonema platycephalum*, *Pimelodina flavipinnis* e *Cheirocerus goeldii*. O osso pterótico em *Pinirampus pirinampu* possui contato com outros ossos como esfenóide, frontal, extra-escapular e parieto-supra-occipital, enquanto que em *Pimelodus blochii* ele apresenta contato com todos esses ossos mais o osso pós-têmporo-supracleito.

Outro caráter #9 é que o osso opérculo observado em *Calophysus macropterus*, *Luciopimelodus pati*, *Megalonema platycephalum*, *Cheirocerus goeldii*, *Pinirampus pirinampu*, *Propimelodus eigenmanni* e *Pimelodus blochii* possui a parte superior mais reta ou com uma pequena concavidade, isso também influencia no formato visualizado do *levator operculi* na camada mais externa sendo mais quadrado e grosso caracterizando os estados 1 e 2. Diferente do osso opérculo que foi visto em *Pseudopimelodus aff buffonius* e *Pimelodina flavipinnis*, que o osso possui a parte superior bem mais abaulada fazendo com que o tamanho visto do músculo na camada mais externa seja mínimo, assim, caracterizando o estado 0.

Dentre os músculos visualizados no presente trabalho, além do *adductor mandibulae*, o que mostrou maior diferença entre o grupo raiz, grupo externo e as espécies do grupo *Calophysus* foi o músculo *levator arcus palatino*. O estado encontrado no grupo *Calophysus* possuindo origem no esfenótico e hiomandibular, se localizando pósterio dorsalmente à abertura do globo ocular e podendo ou não confundir suas fibras musculares com as do músculo *dilator operculi*. No entanto quando comparado este músculo visto nas espécies do grupo *Calophysus* e no grupo externo com o mesmo músculo nem *Pseudopimelodus aff buffonius* é visto uma grande diferença em localização, inserção e tamanhos, analisados nos caracteres #11, #12, #13 do presente trabalho.

O mesmo músculo visto por Peixoto (2018) em *Pseudopimelodus* sp. se encontra anteriormente ao músculo *adductor mandibulae*, possuindo parte dele visível na camada mais externa e sua inserção localizada atrás do *adductor mandibulae*, sendo uma característica plesiomórfica. Também possui um tamanho bem maior do que o encontrado nas espécies do grupo *Calophysus*.

Calophysus macropterus, *Pinirampus pirinampu*, *Megalonema platycephalum*, *Luciopimelodus pati*, *Cheirocerus goeldii*, *Pimelodina flavipinnis*, *Propimelodus eigenmanni* e *Pimelodus blochii* possuem um formato e tamanho de *levator arcus palatini* que se assemelha mais com o mesmo músculo visto por Datovo e Bockman (2010) em *Nematogenys inermis*. No mesmo trabalho *Copionodon pecten* também apresenta inserções semelhantes como as vistas

no grupo *Calophysus*, porém o tamanho no músculo em si estende-se mais que em *Nematogenys inermis*.

7. CONCLUSÃO

Conclui-se com o presente trabalho, que apesar das espécies analisadas estarem reunidas dentro do mesmo grupo, dada a características em comum e análises moleculares, a musculatura encontrada nas espécies do grupo *Calophysus* nem sempre seguem o mesmo padram seja de inserção, origem, tamanho e disposição na região dorsolateral cefálica. Ainda sim cada espécie possui características peculiares que vem a corroborar com suas diferenças ósseas na região da cabeça, anatômicas e também seu modo de vida.

Espécimes com tamanhos de suas cabeças diferentes como em comparação *Calophysus macropterus* e *Luciopimelodus pati*, apresentaram tamanhos e formas diferentes dos músculos se tornando assim características divergente entre eles. Tudo isso reunido em informações filogenéticas que podem vir a elucidar muitas questões que ainda existem dentro das espécies que pertencem ao grupo *Calophysus*.

Apesar de ser uma área ainda não muito explorada, a miologia se torna um ponto filogeneticamente informativo (dados os resultados obtidos no presente trabalho) para grupos que não possuem muitos trabalhos anatômicos disponíveis.

8. REFERÊNCIAS

- ADRIAENS, D; VERRAES, W. Ontogeny of cranial musculature in *Clarias gariepinus* (Siluroidei: Clariidae): the adductor mandibulae complex. **Journal of Morphology**, 229: 225–269, 1996.
- BORNBUSCH, AH. Phylogenetic relationships within the Eurasian catfish family Siluridae (Pisces: Siluriformes), with comments on generic validities and biogeography. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 115: 1–46, 1995.
- DAHDUL, Wasila M.; LUNDBERG, John G. Two new cis-Andean species of the South American catfish genus *Megalonema* allied to trans-Andean *Megalonema xanthum*, with description of a new subgenus (Siluriformes: Pimelodidae). **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 6, n. 3, p. 439-454, 2008.
- DATOVO, Aléssio.; BOCKMANN, Flávio Alicino. Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. **Neotropical Ichthyology**, Porto Alegre, v. 8, n. 2, p. 193-246, 2010.
- DATOVO, Aléssio.; RIZZATO, Pedro P. Evolution of the facial musculature in basal ray-finned fishes. **Frontiers in Zoology**, v. 15, n. 1, p. 40, 2018.
- DATOVO, Aléssio.; VARI, Richard P. The adductor muscle complex in lower teleostean fishes (Osteichthyes: Actinopterygii): comparative anatomy, synonymy, and phylogenetic implications. **Zoological Journal of the Linnean Society**, São Paulo, v. 171, n. 3, p. 554-622, 2014.
- DATOVO, Aléssio.; VARI, Richard P. The jaw adductor muscle complex in teleostean fishes: evolution, homologies and revised nomenclature (Osteichthyes: Actinopterygii). **PloS one**, São Paulo, v. 8, n. 4, p. e60846, 2013.
- DIOGO, R. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Heptapterus mustelinus*, comparison with other heptapterins, and discussion on the synapomorphies and phylogenetic relationships of the Heptapterinae and the Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes). **International Journal of Morphology**, v. 25, n. 4, p. 735-748, 2007.

- DIOGO, R.; CHARDON M. 2000a. Homologies among different adductor mandibulae sections of teleostean fishes, with special regard to catfishes (Teleostei: Siluriformes). **Journal of Morphology**. 243: 193–208.
- EIGENMANN, Carl H.; SMITH-EIGENMANN, R. Preliminary notes on South American nematognathi. **Proceedings of the California Academy of Sciences**, São Francisco, v. 02, n. 02, p. 28-56, 1889.
- ESCHMEYER, W. N.; FRICKE, R.; VAN DER LAAN, R. Catalog of fishes: Genera, Species, References. **California Academy of Science**, São Francisco, 2015.
- FONG, J. D.; FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N. Eschmeyer's Catalog of Fishes: Species by family/subfamily. **California Academy of Science**, São Francisco, 2019.
- GEERINCKX, T.; BRUNAIN, M.; HERREL, A.; AERTS, P.; ADRIAENS D. A head with a suckermouth: a functional-morphological study of the head of the suckermouth armoured catfish *Ancistrus cf. triradiatus* (Loricariidae, Siluriformes). **Belgian Journal of Zoology**, 137: 47–66, 2007.
- GEERINCKX, T.; HUYSENTRUYT, F.; ADRIAENS D. Ontogeny of the jaw and maxillary barbel musculature in the armoured catfish families Loricariidae and Callichthyidae (Loricarioidea, Siluriformes), with a discussion on muscle homologies. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 155: 76– 96, 2009.
- HELFMAN, Gene S.; COLLETE, Bruce. B.; FACEY, Douglas E.; BOWEN, Brian W. **The Diversity of fishes. Biology, Evolution and Ecology**. Soft anatomy. 2^o edição. Nova Jersey. John Wiley & Son, 2007. 15p.
- HERTWIG, Stefan T. Phylogeny of the Cyprinodontiformes (Teleostei, Atherinomorpha): the contribution of cranial soft tissue characters. **Zoologica Scripta**, Bernastrasse, v. 37, n. 2, p. 141-174, 2008.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B.; KENTS, J. Biodiversity hotspot for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, p. 853- 858, 2000.
- NELSON, Gareth J. Gill arches and the phylogeny of fishes: with notes on the classification of vertebrates. **Bulletin of the AMNH**, Nova York, v. 141, n. 4, p. 475-552, 1969.
- OLSON, David M.; DINERSTEIN, Eric. **The Global 200: a representation approach to conserving the Earth's distinctive ecoregions**. Washington: WWF-US, 2000.

PEIXOTO, Luiz Antônio Wanderley. Implicações filogenéticas e taxonômicas na miologia facial comparada de Gymnotiformes e Siluriformes (Teleostei: Ostariophysii). 2018. 618p. Tese de doutorado – Museu de Zoologia da USP, São Paulo, 2018.

PRODANOV, Cleber Cristiano. **Metodologia do trabalho científico [recurso eletrônico: métodos e técnicas da pesquisa e do trabalho acadêmico]** / Cleber Cristiano Prodanov, Ernani Cesar de Freitas. – 2. ed. – Novo Hamburgo: Feevale, 2013.

RINGUELET, Raúl Adolfo.; ARÁMBURU, Raúl Horacio.; ALONSO DE ARÁMBURU, Armonía Socorro. Los peces argentinos de agua dulce. **Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires**, Buenos Aires, 1967.

ROCHA, Marcelo Sales. Sistemática da família Pimelodidae Swainson, 1838 (Teleostei: Siluriformes). 2012. 325p. Tese de Doutorado – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Manaus, 2012.

ROCHA, S. M.; ZUANON, J. Pimelodidae. *In*: Queiroz, L. J.; Torrente-Vilara, G.; Ohara, W. M.; Pires, T.; Zuanon, J. A. S.; Doria, C. R. C. (org.). **Peixes do rio Madeira**, Dialeto, São Paulo: Santo Antônio Energia, 2013. p. 78-130.

SCHAEFER SA, PROVENZANO F. The Lithogeninae (Siluriformes, Loricariidae): anatomy, interrelationships, and description of a new species. **American Museum Novitates** 3637: 1–49. 2008.

SAYRE, Roger et al. Terrestrial ecosystems of south America. **North America Land Cover Summit: a special issue of the Association of American Geographers**, p. 131-152, 2008.

STEWART, Donald J. Revision of Pimelodina and description of a new genus and species from the Peruvian Amazon (Pisces: Pimelodidae). **American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Copeia**, v. 1986, n. 3, p. 653-672, 1986.

STEWART, Donald J.; PAVLIK, Michael J. Revision of Cheirocerus (Pisces: Pimelodidae) from tropical freshwaters of South America. **American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Copeia**, v. 1985, n. 2, p. 356-367, 1985.

STIASSNY, Melanie LJ. Notes on the anatomy and relationships of the bedotiid fishes of Madagascar: with a taxonomic revision of the genus Rheocles (Atherinomorpha, Bedotiidae).

American Museum of Natural History, Nova York, v. 1990, n. 2979, p. 30-33, 1990. DOI: <http://hdl.handle.net/2246/5063>.

TAKAHASI N. On the homology of the cranial muscles of the cypriniform fishes. **Journal of Morphology**. 40: 1–103. 1925.

TAYLOR, William R.; VAN DYKE, G. C. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Société française d'ichtyologie**, Paris, v. 9, n. 2, p. 107-119, 1985.

TEUGELS, Guy G. State of the art of recent siluriform systematics. *In*: G. Arratia, B. G.; Kapoor, M.; Chardon.; and R. Diogo. (org.). **Catfishes**. USA: Science Publishers, 2003. p. 317-352.

VAL, Adalberto Luis. Conservação da biota aquática da Amazônia. **Revista de estudos brasileiros**, São Paulo, v. 06, n. 11, p. 79 – 89. 2019.

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

YABE, Mamoru. Comparative osteology and myology of the superfamily Cottoidea (Pisces: Scorpaeniformes), and its phylogenetic classification. **Memoirs of the faculty of fisheries Hokkaido University**, Sapporo, v. 32, n. 1, p. 1-130. 1985.

YIN, Robert K. **Estudo de Caso: Planejamento e métodos**. 5. ed. São Paulo: Bookman, 2015.

ZUANON, J. A. S.; PY DANIEL, L. H. R.; JÉGU, Michel. Two new species of Aguarunichthys from the Amazon basin (Siluroidei: Pimelodidae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, Manaus, v. 4, n. 3, p. 251-260. 1993.

9. ANEXO

Tabela 2. Matriz de caracteres para a análise filogenética de espécies do grupo *Calophysus* com base na musculatura dorsolateral cefálica

Táxons	Caracteres												
	#1	#2	#3	#4	#5	#6	#7	#8	#9	#10	#11	#12	#13
<i>Pseudopimelodus aff. buffonius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pimelodus ornatus</i>	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Pimelodus blochii</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Propimelodus eigenmanni</i>	1	1	1	1	2	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Calophysus macropterus</i>	1	1	2	0	0	1	0	1	2	1	1	1	1
<i>Cheirocerus goeldii</i>	1	1	3	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1
<i>Luciopimelodus pati</i>	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Megalonema platycephalum</i>	1	1	3	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1
<i>Pinirampus pinirampu</i>	1	1	2	1	1	1	0	0	2	1	1	1	1
<i>Pimelodina flavipinnis</i>	1	1	3	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1