



**UFRGS**

**JULIANA MARIANI WINGERT**

**SISTEMÁTICA DO GÊNERO *ODONTESTHES* EVERMANN &  
KENDALL, 1906 (ATHERINOMORPHA: ATHERINOPSIDAE)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Área de Concentração: Biologia Comparada  
Orientador: Prof. Dr. Luiz Roberto Malabarba

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
PORTO ALEGRE  
2015**

Sistemática do gênero *Odontesthes* Evermann & Kendall, 1906  
(Atherinomorpha: Atherinopsidae)

Juliana Mariani Wingert

Aprovada em 05 de Novembro de 2015.

---

Bryan Dyer (Universidad de los Andes)

---

Vivianne Sant'Anna  
(Moravian Museum-MZM )

---

Vinícius de Araújo Bertaco  
(Fundação Zoobotânica-MCN)

*...don't be afraid to walk away from projects that just don't seem to work... perseverance is a valuable trait but it is not the only measure of a powerful being...*

À minha família, sempre.

## **Aviso**

Este trabalho é parte integrante dos requerimentos necessários à obtenção do título de doutor em Biologia Animal, e como tal, não deve ser vista como uma publicação no senso do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (artigo 9) (apesar de disponível publicamente sem restrições) e, portanto, quaisquer atos nomenclaturais nela contidos tornam-se sem efeito para os princípios de prioridade e homonímia. Desta forma, quaisquer informações inéditas, opiniões e hipóteses, bem como nomes novos, não estão disponíveis na literatura zoológica. Pessoas interessadas devem estar cientes de que referências públicas ao conteúdo deste estudo, na sua presente forma, somente devem ser feitas com aprovação prévia do autor.

## **Notice**

This work is a partial requirement for the PhD degree in Animal Biology and, as such, should not be considered as a publication in the sense of the International Code of Zoological Nomenclature (article 9) (although it is available without restrictions) therefore, any nomenclatural acts herein proposed are considered void for the principles of priority and homonymy. Therefore, any new information, opinions, and hypotheses, as well as new names, are not available in the zoological literature. Interested people are advised that any public reference to this study, in its current form, should only be done after previous acceptance of the author.

## Agradecimentos

Agradeço ao meu orientador, por me aceitar como aluna, pelo projeto, pelas ideias...que muitas vezes parecia sem sentido, mas que depois com o passar dos dias até que a "coisa" fazia todo sentido!

Aos meus colegas e amigos de laboratório, e que são amigos fora dele também...obrigada gente, pelas cervejas, festas, comidas e papos sem fim na bancada, especialmente para as gurias, Carol, que com seu jeito "ljuizense" de ser conquista qualquer um...! A mineirinha do meu coração, Pri, com seu jeitinho e sorriso encantador, que às vezes mostrava que de mineirinha...calminha... não tinha nada! Às gurias de outra época da vida, Clarice, pelas risadas contagiantes! Claudia, que por pouco tempo de convivência já parecemos melhores amigas! Júlia, pelas conversas, saídas e churrascos em outra *vibe*...Fernando Carvalho de Vitória Brasil (esse é o sobrenome dele), aquela amizade que tu sabe que é pra sempre! Enfim, obrigada à todos esses e os que passaram rapidamente pela minha trajetória, mas que fizeram uma pequena-grande diferença...obrigada pelo apoio no trabalho e na vida.

À Capes que, além de financiar meu doutorado, proporcionou a melhor viagem da minha vida, depois de Barra do Guarita claro né pai! Viajar é sempre bom e quando se viaja para ter a chance de conhecer outros Museus e laboratórios é inexplicável a sensação de realização profissional e pessoal. Ainda nesse tópico, tenho que dar um agradecimento especial para minha amiga Alice, que além de uma ótima colega de sala ainda se tornou uma ótima companheira de viagem e da vida! Claro, não posso deixar de agradecer também à Karine nesse tópico, que nos proporcionou o prazer de sua visita por 20 dias em Washington DC e Nova Iorque! Thanks a lot girls! Espero outras dessas mais além, com as outras "bests". Um agradecimento mais que especial ao Richard Vari, Smithsonian, que me recebeu de braços abertos, sempre muito simpático e acolhedor..junto desse..ao David Santana que como um bom brasileiro sabe muito bem recepcionar os que chegam!

Ao curadores, técnicos e afins dos Museus e Universidades que visitei, que sempre me receberam tão bem, aí vai um muito obrigada especial: Carlos Alberto Lucena, Zilda Margarete Lucena, e Roberto Reis (MCP); Oswaldo Oyakawa e Alécio Datovo (MZUSP); Marcelo Loureiro (ZVCP; MHNM; Montevideú, Uruguai); Ricardo Ferriz (MACN; Buenos Aires, Argentina); Sandra Raredon e Jeff Cleyton (Smithsonian, Washington DC, EUA); Nelson Doug (UMMZ, Ann Arbor, Michigan, EUA); Lacey Knowls (University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, EUA); Mark Sabaj (ANSP, Filadélfia, EUA); e aos que emprestaram tantos peixes-rei no exterior, muito grata!

Ao casal 20 que tanto me proporcionam admiração..Déa e Thiaguin...muito obrigada pelo apoio aqui e lá fora, Dea por toda ajuda no nosso novo projeto, no qual não sei bulhufas, mas espero apresnder, obrigada de antemão pela paciência...e Tiaguin pelo sofá cama e passeios turísticos na Filadélfia, sem isso essa viagem não teria sido a mesma.

Ao amigos, de fora do trabalho...da PUC, da UFRGS, do MCN, de Porto Alegre, do Brasil...muito obrigada! Betaaaaaaaaaaaaa sua paulista enrustida, saudades eternas! Obrigada por, mesmo de longe, continua sendo essa minha amiga "Beta loca".

À minha banca examinadora de defesa de doutorado, que foi muito bem escolhida, Bryan Dyer, obrigada pelo conhecimento em peixes-rei, muito bem transmitido através dos seus artigos e sempre muito solícito quando procurado..à Vivi que conheço de outros carnavais, agora com a profissão mais linda do mundo...mais do que merecido...e ao Bertaco, que primeiro foi amigo/colega de PUCRS, depois amigo/colega de UFRGS, e sempre ali, me perguntando dos peixes-rei, ta cerrrto!

Por último e mais importante, pois quem leu até aqui só pode ser gente da família! Primeiro minha família emprestada...José e Regina, Dartá e Sandra, só posso dizer o quanto é gratificante quando a gente pode escolher uma família, e ainda ter a sorte de ser como vocês, obrigada pela base, mas principalmente pelos rangos deliciosos!

Aos meus pais e irmãs, juntamente com seus anexos, que mesmo longe ou perto, a distância física jamais abalará o alicerce que foi construído, com muito amor e carinho! Sem vocês jamais conseguiria! Ahhh e aos meus gatos, Salém e Logan, que me proporcionam muitas alegrias entre arranhadas e lambidas!

Juliano, amor que parece não ter fim...obrigada pelos xingões esporádicos e cotidianos, eu sei que por trás dessa armadura de "São Grabrielense" tem uma pessoa muito amorosa e carinhosa! Obrigada mesmo pelas horas intermináveis trabalhando, principalmente agora no final dessa minha, e por que não nossa, etapa...sabes o quanto te admiro e amo, pois o amor quando vem acompanhado de muita amizade e companheirismo vai longe...e já se foram 7 anos...acho que tu chegou pra ficar...aqui é teu lugar! Love u!

## Sumário

Lista das tabelas .....	xvii
Lista das figuras .....	xviii
Resumo .....	xxvii
Abstract .....	xxvii
Apresentação .....	xxviii
Introdução geral .....	1
Objetivos .....	8
Referências Bibliográficas .....	9

<b>Capítulo 1</b> - Redescription of <i>Odontesthes perugiae</i> Evermann & Kendall, type species of the genus, and description of a new species (Atherinomorpha: Atherinopsidae).....	14
<b>Abstract</b> .....	14
<b>Resumo</b> .....	14
<b>Key words</b> .....	15
<b>Introduction</b> .....	15
<b>Material and Methods</b> .....	17
Morphological data .....	17
<b>Results</b> .....	19
Redescription of <i>Odontesthes perugiae</i> Evermann & Kendall, 1906 .....	19
Material examined .....	20
Diagnosis .....	21
Description .....	22
Osteological Description .....	23
Distribution .....	26

Common names .....	27
Remarks.....	27
Description of <i>Odontesthes</i> sp. n. ....	28
Diagnosis .....	29
Description .....	30
Osteological Description .....	31
Distribution .....	34
Common names .....	35
Remarks.....	35
<b>Discussion</b> .....	35
<b>Intragenetic comparisons</b> .....	36
<b>Comments on <i>Odontesthes perugiae</i> type locality and distribution</b> .....	37
<b>Additional material examined</b> .....	39
<b>Literature Cited</b> .....	42
<b>Capítulo 2 - Análise filogenética do gênero <i>Odontesthes</i> Evermann &amp; Kendall, 1906</b> (Atherinomorpha: Atherinopsidae).....	65
<b>Abstract</b> .....	65
<b>Resumo</b> .....	65
<b>Introdução</b> .....	66
<b>Material e Métodos</b> .....	68
Análise morfológica: preparação e nomenclatura .....	68
Análise filogenética morfológica .....	69
Dados moleculares .....	70
Análise filogenética molecular .....	71
Material examinado e Instituições de origem .....	72



---

<b>Resultados</b> .....	79
Descrição dos caracteres .....	79
Análise Filogenética .....	90
Diagnose dos clados .....	91
<b>Discussão</b> .....	100
<b>Bibliografia</b> .....	105
Conclusões gerais .....	169

**Lista das Tabelas**

**CAPÍTULO 1** - Redescription of *Odontesthes perugiae* Evermann & Kendall, type species of the genus, and description of a new species (Atherinomorpha: Atherinopsidae)

**Tabela 1.** Morphometric data for *Odontesthes* sp. n. (holotype and 18 paratypes) and *Odontesthes perugiae* (holotype and 118 specimens). SD = standard deviation.....49

**Tabela 2.** Meristic data for *Odontesthes* sp. n. (holotype and 18 paratypes) and *Odontesthes perugiae* (holotype and 118 specimens). SD = standard deviation.....50

**CAPÍTULO 2** - Análise filogenética do gênero *Odontesthes* Evermann & Kendall, 1906 (Atherinomorpha: Atherinopsidae)

**Tabela 1.** Espécies válidas e novas do gênero *Odontesthes* e sua respectiva distribuição geográfica de acordo com Dyer (2003) e observação pessoal incluídas na análise filogenética do grupo.....110

**Tabela 2.** Caracteres contínuos mostrando a variação observada (primeira linha) e sua respectiva transformação (segunda linha) para o estado mínimo (0) e máximo (1). Os números correspondem aos caracteres mencionados nos resultados.....111

**Tabela 3.** Caracteres não contínuos (14-123; continua nas próximas páginas).....114

**Tabela 4.** Táxons e números de acessos extraídos do GenBank para dois dos marcadores utilizados nesse estudo.....118

**Lista das Figuras**

**CAPÍTULO 1** - Redescription of *Odontesthes perugiae* Evermann & Kendall, type species of the genus, and description of a new species (Atherinomorpha: Atherinopsidae) .....14

**Figura 1.** Holotype of *Odontesthes perugiae* from dorsal, lateral and ventral views, USNM 55572, 110.3 mm SL (Photo by Sandra Raredon; USNM).....51

**Figura 2.** Drawings of the original descriptions illustrated in Evermann & Kendall (1906) and de Buen (1950): (a) *Odontesthes perugiae* and (b) *O. orientalis*.....51

**Figura 3.** Specimen in life of *Odontesthes perugiae*, UFRGS 7733, 125.4 mm SL mm, rio Uruguay at Salto reservoir, Salto, Uruguay. ....52

**Figura 4.** Dermosphenotic, medial view; (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 10304; (b) *O. perugiae*, MCP 43030. Arrows indicate the medial flange. Scale bar = 1 mm. ....52

**Figura 5.** Lateral view of the head of (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 11671, 156.6 mm SL, and (b) *O. perugiae*, MCP 43030, 148.5 mm SL [showing the remarkable difference in the snout size].  
.....53

**Figura 6.** Vomer from ventral view of *Odontesthes perugiae*, holotype, USNM 55572, 110.3 mm SL. Arrows indicate the lateral condyles of vomer. ....53

**Figura 7.** Vomer from ventral view of (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 10304 and (b) *O. perugiae*, MCP 43030, 148.5 mm SL. Scale bar = 1 mm. ....54

**Figura 8.** Neurocranium elements (ple = pleurosphenoid, pro = prootic, sph = sphenotic, tgf = trigeminal foramen), anterior to left, of (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, ventral view, UFRGS 10304 and (b) *O. perugiae*, lateral view, MCP 43030. Scale bar = 2 mm. ....54

- Figura 9.** Extrascapular bones (es), posttemporal (pt) and supracleithrum (slc) from lateral view, anterior to left, of (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 10304 and (b) *O. perugiae*, MCP 43030. Scale bar = 1 mm. ....55
- Figura 10.** Second dorsal from lateral view (pg1 = first pterygiophore), anterior to left, of (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 10304 (scale bar = 5 mm) and (b) *O. perugiae*, MCP 43030 (scale bar = 2 mm). ....56
- Figura 11.** Caudal complex from lateral view (ep1 = epural, ep2 = epural 2), anterior to left, of (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 10304 (scale bar = 5 mm) and (b) *O. perugiae*, MCP 43030 (scale bar = 2 mm). ....57
- Figura 12.** Geographic distribution of *Odontesthes* sp. n. (red symbols; star represents the type locality, n = nontype), *O. perugiae* (yellow circles) and *O. orientalis* (white circle). Numbers represent: 1 = upper rio Uruguay, 2 = lower rio Uruguay, 3 = rio Ibicuí, 4 = rio Negro, 5 = rio Paraná, 6 = río Carcarañá, 7 = western mountains in the Córdoba Province, 8 = La Plata estuary. Black bar over the Salto do Yucumã, limit between upper and lower rio Uruguay ecoregions according to Abell *et al.* (2008) and white bar over the Rincón del Bonete dam. ....58
- Figura 13.** Holotype of *Odontesthes* sp. n., UFRGS 19389, 168.7 mm, rio Uruguay at reservoir of the Itá Hydroelectric Power Plant, Itá, Santa Catarina State, Brazil. ....59
- Figura 14.** Detail of teeth on dentary and premaxilla of *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 17840, 114.2 mm SL from (a) medial view and (b) lateral view. Black and white arrows indicate the outer and inner rows of teeth, respectively. Scale bar = 1 mm.....59
- Figura 15.** Box-plots comparing the number of gill rakers in the first arch between *Odontesthes* sp. n. and congeners included in the “*O. perugiae* species-group”: (a) lower branch gill rakers, (b) total branch gill rakers. ....60
- Figura 16.** Jaws (aar = anguloarticular coronoid, cm = coronomeckelian bone, d = dentary, dco = dentary coronoid process, m = maxilla, pm = premaxilla, rar =

retroarticular), suspensorium (pa = palatine, ect = ectopterygoid, enp = endopterygoid, q = quadrate, mpt = metapterygoid, sym = symplectic, h = hyomandibula) and opercular series (pop = preopercle, iop = interopercle, sop = subopercle, op = opercle) from lateral view, anterior to left, of *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 10304. Scale bar = 2 mm. ....61

**Figura 17.** Holotype of *Odontesthes* sp. n. just after fixation, UFRGS 19389, 168.7 mm, rio Uruguay at reservoir of the Itá Hydroelectric Power Plant, Itá, Santa Catarina State, Brazil. ....62

**Figura 18.** Box-plots comparing lateral line scale counts between *Odontesthes* sp. n. and congeners included in the “*O. perugiae* species-group”: (a) lateral line series of scales over lateral band and (b) pored lateral line scales before first dorsal fin. ....62

**Figura 19.** Scatter plots of scores from principal component analysis of 38 morphometric variables for *Odontesthes* sp. n. (red crosses) and *O. perugiae* (blue open squares). ....62

**Figura 20.** Multiple regression comparing the distance between snout tip and posterior angle of labial ligament as a function of head length of *Odontesthes* sp. n. (black symbols) and *O. perugiae* (empty symbols). Measurements in millimeters. ....63

**CAPÍTULO 2 - Análise filogenética do gênero *Odontesthes* Evermann & Kendall, 1906 (Atherinomorpha: Atherinopsidae).....65**

**Figura 1.** Neurocrânio de *Chirostoma jordani*, UMMZ 248432, vista lateral. Abreviaturas: Bas - basesfenoide. ....119

**Figura 2.** Vômer de *Odontesthes argentinensis*, UFRGS sem número, vista lateral. Escala: 1 mm. ....119

**Figura 3.** Vômer de: A - *Odontesthes perugiae*, MCP 43030; B - *Odontesthes* sp. N, UFRGS, ambos em vista ventral. Escala: 1 mm. ....120

- Figura 4.** Vômer de: A - *Odontesthes orientalis*, ZVC-P 12187; B - *Odontesthes* sp. A, UFRGS 18192, ambos em vista ventral. Escala: 1 mm. ....121
- Figura 5.** Neurocrânio de: A - *Odontesthes retropinnis*, UMMZ 218796; B - *Basilichthys* sp., UMMZ 215520, ambos em vista dorsal. Imagem editada a partir de Dyer, 1997, figuras 4 e 5. ....122
- Figura 6.** Infraorbitais anteriores e nasal de *Odontesthes* sp. A, UFRGS 17838, vista lateral. Escala: 1 mm. ....123
- Figura 7.** Dermoestenótipo de: A - *Odontesthes* sp. N, UFRGS 10304; B - *Odontesthes perugiae*, MCP 43030; C - *Odontesthes mirinensis*, UFRGS 6328, todos em vista medial. Detalhe da flange medial. Escala: 1 mm. ....124
- Figura 8.** Neurocrânio de *Odontesthes* sp. A, UFRGS 18192, vista ventral. Abreviações: Ple - pleuroesfenoide; Esf - esfénótico; Pro - proótico; Bas - basesfenoide. Pontilhados: cinza - divisa entre os ossos; preto - forame trigeminofacial; lilás - ligamento de Baudelot; azul - projeções adicionais no basesfenoide; verde - arco trigeminofacial secundário. Escala: 2 mm. ....125
- Figura 9.** Neurocrânio de *Basilichthys semotilus*, UMMZ 216074, vista ventral. Abreviações: Abreviações: Ple - pleuroesfenoide; Esf - esfénótico; Pro - proótico. Pontilhados: cinza - divisa entre os ossos; preto - forame trigeminofacial. ....126
- Figura 10.** Neurocrânio de *Odontesthes bonariensis*, UFRGS sem número, vista lateroventral. Abreviações: Ple - pleuroesfenoide; Esf - esfénótico; Pro - proótico; Bas - basesfenoide. Pontilhados: cinza - divisa entre os ossos; preto - forame trigeminofacial; azul - projeção principal no basesfenoide. Escala: 2 mm. ....127
- Figura 11.** Neurocrânio de *Odontesthes argentinensis*, UFRGS sem número, vista lateroventral. Abreviações: Abreviações: Ple - pleuroesfenoide; Esf - esfénótico; Pro - proótico; Bas - basesfenoide. Pontilhados: cinza - divisa entre os ossos; preto - forame trigeminofacial; lilás - ligamento de Baudelot. Escala: 1 mm. ....128

- Figura 12.** Neurocrânio de *Odontesthes* sp. N, UFRGS 17840, vista lateroventral. Abreviações: Ple - pleuroesfenoide; Esf - esfenótico; Pro - prootico. Pontilhados: cinza - divisa entre os ossos; preto - forame trigeminofacial. Escala: 1 mm. ....129
- Figura 13.** Neurocrânio com detalhes do prootico e região occipital de *Membras gilberti*, UMMZ 202405, em vista lateroventral. Imagem editada a partir de Dyer, 1997, figura 13. ....130
- Figura 14.** Neurocrânio de *Odontesthes ledae*, UFRGS 5038, vista lateroventral. Abreviações: Bas - basesfenoide. Pontilhados: azul - projeção principal no basesfenoide. Escala: 1 mm. ....131
- Figura 15.** Neurocrânio de *Odontesthes humensis*, UFRGS 4130, porção posterior em vista dorsal. Abreviações: Sup - supraoccipital; detalhe para crista na sua porção posterior. Escala: 2 mm. ....132
- Figura 16.** Neurocrânio de *Odontesthes mirinensis*, UFRGS 6328, em vista dorsal. Abreviações: Sup - supraoccipital; detalhe para crista na sua porção posterior. Escala: 2 mm. ....133
- Figura 17.** Neurocrânio de *Odontesthes retropinnis*, MCP 14230, em vista dorsal. Abreviações: Sup - supraoccipital; detalhe para crista na sua porção posterior. Escala: 1 mm. ....134
- Figura 18.** Neurocrânio de *Odontesthes* sp. N, UFRGS 10304, em vista dorsal. Abreviações: Sup - supraoccipital; detalhe para crista na sua porção posterior.....134
- Figura 19.** Neurocrânio de *Odontesthes* sp. N, UFRGS 17840, vista lateroventral. Pontilhado: preto - ligamento de Baudelot. Escala: 1 mm. ....135
- Figura 20.** Cintura peitoral de *Odontesthes ledae*, UFRGS 5038, em vista lateral. Abreviações: Pos - pós-temporal; Ext - extraescapulares; Sup - supracleitro; Esc - esc; Cor - coracóide. Escala: 2 mm. ....136
- Figura 21.** Pós-temporal de: A - *Menidia*; B - *Odontesthes brevianalis*, UMMZ 215459; C - *Basilichthys australis*, UMMZ 215508, em vista dorsal e ventral. Imagem editada a partir de Dyer, 1997, figura 15. ....137

- Figura 22.** Crânio de *Chirostoma jordani*, UMMZ 248432, em vista lateral direita. Detalhe para a ausência de extraescapulares. ....138
- Figura 23.** Cintura peitoral de *Odontesthes bonariensis*, UFRGS sem número, em vista lateral. Abreviações: Pos - pós-temporal; Ext - extraescapulares; Sup - supracleitro; Esc - esc; Cor - coracóide. Escala: 2 mm. ....139
- Figura 24.** Pós-temporal e supracleitro de *Odontesthes* sp. N, UFRGS 10304, em vista lateral. Abreviações: Pos - pós-temporal; Ext - extraescapulares; Sup - supracleitro. Detalhe para os processos dorsal e ventral do pós-cleitro Escala: 1 mm. ....140
- Figura 25.** Suspensório de *Odontesthes retropinnis*, UMMZ 218796, em vista lateral. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Preop - pré-opérculo; Hio - hiomandíbula; Sim - simplético; Met - metapterigóide; Der - dermoesfenótico; End - endopterigóide; Qua - quadrado; Inf - infraorbitais; Pal - palatino; Ret - retroarticular; Den - dentário; Pre - pré-maxilar; Max - maxilar. ....141
- Figura 26.** Suspensório de *Basilichthys semotilus*, UMMZ 216074, em vista lateral. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Hio - hiomandíbula; Sim - simplético; Met - metapterigóide; Der - dermoesfenótico; Qua - quadrado; Inf - infraorbitais; Ret - retroarticular; Den - dentário; Pre - pré-maxilar; Max - maxilar. ....141
- Figura 27.** Suspensório mandibular de *Odontesthes argentinensis*, UFRGS sem número, em vista lateral. Abreviações: End - endopterigóide; Qua - quadrado; Inf2 - infraorbital 2; Lac - lacrimal; Ret - retroarticular; Den - dentário; Pre - pré-maxilar; Max - maxilar. Escala: 1 mm. ....142
- Figura 28.** Diagrama dos ligamentos do maxilar, *Odontesthes retropinnis*, UMMZ 231950, vista lateral. Imagem editada a partir de Dyer, 1997, figura 22. ....143
- Figura 29.** Suspensório de *Atherinops affinis*, UMMZ 72212, em vista lateral. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Hio - hiomandíbula; Sim - simplético; Met - metapterigóide; End - endopterigóide; Qua -



- quadrado; Inf - infraorbitais; Ret - retroarticular; Den - dentário; Pre - pré-maxilar; Max - maxilar. ....144
- Figura 30.** Detalhe do maxilar de *Odontesthes* sp. N, UFRGS 17840, vista medial. Abreviações: Pre - pré-maxilar; Dent - dentário. Escala: 1 mm. ....145
- Figura 31.** Detalhe do maxilar de *Odontesthes bicudo*, UFRGS 5029, vista medial. Abreviações: End - endopterigóide; Pal - palatino; Qua - quadrado; Ret - retroarticular; Dent - dentário; Pre - pré-maxilar; Max - maxilar. Escala: 1 mm. ....146
- Figura 32.** Suspensório de *Odontesthes retropinnis*, UMMZ 218796, em vista medial. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Preop - pré-opérculo; Hio - hiomandíbula; Sim - simplético; Met - metapterigóide; Der - dermoesfenótico; End - endopterigóide; Qua - quadrado; Inf - infraorbitais; Pal - palatino; Ret - retroarticular; Den - dentário; Pre - pré-maxilar; Max - maxilar. ....147
- Figura 33.** Detalhe do dentário, *Odontesthes humensis*, UFRGS 4130, em vista medial. Abreviações: Den - dentário; Ang - anguloarticular; Ret - retroarticular; Cor - coronomeckeliano. Escala: 1 mm. ....148
- Figura 34.** Hiomandibular de: A - *Leptatherina presbyteroides*; B - *Atherinomorus ogilbyi*, vista lateral. Figura editada de Dyer & Chernoff, 1996, figura 17. ....149
- Figura 35.** Detalhe do infraorbital de: A - *Odontesthes bicudo*, UFRGS 5029; B - *Odontesthes ledae*, UFRGS 5038, ambos em vista lateral. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Preop - pré-opérculo; Hio - hiomandíbula; Sim - simplético; Met - metapterigóide; Der - dermoesfenótico; End - endopterigóide; Qua - quadrado. ....150
- Figura 36.** Detalhe do infraorbital de *Odontesthes argentinensis*, UFRGS sem número, em vista lateral. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Preop - pré-opérculo; Hio - hiomandíbula; Sim - simplético; Met - metapterigóide; Der - dermoesfenótico. ....151

- Figura 37.** Detalhe do infraorbital de *Odontesthes orientalis*, ZVC-P 12187, em vista lateral. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Preop - pré-opérculo; Hio - hiomandíbula. Escala: 2mm. ....152
- Figura 38.** Detalhe do arco branquial de *Odontesthes bonariensis*, UFRGS sem número, em vista medial. Abreviação: infrafaringo 1 - faringobranquial 1. Escala: 1mm. ....153
- Figura 39.** Detalhe do arco branquial de *Odontesthes mirinensis*, UFRGS 6328, em vista medial. Abreviação: infrafaringo 1 - faringobranquial 1. Escala: 1mm. ....154
- Figura 40.** Urohial de: A - *Odontesthes ledae*, UFRGS 5038; B - *Odontesthes argentinensis*, UFRGS sem número; ambos em vista lateral. Detalhe do processo dorsal. Escala: 1 mm. ....155
- Figura 41.** Peitoral de : A - *Odontesthes* sp. N, UFRGS 10304; B - *Odontesthes perugiae*, MCP 43030; C - *Odontesthes orientalis*, ZVC-P 12187; todos em vista medial. Abreviações: Esc - escapular; Cor - coracóide; For - forame escapular. Escala: 2 mm. ....156
- Figura 42.** Cintura pélvica de: A - *Odontesthes* sp. B, UFRGS sem número; B - *Odontesthes perugiae*, MCP 43030; ambos em vista lateral. Abreviações: Pdl - processo dorsolateral; Abl - aba lateral. Escala 2mm. ....157
- Figura 43.** Cintura axial de *Odontesthes retropinnis*, UMMZ 218796, em vista lateral. Detalhe mostra pterigióforos interdorsais. ....158
- Figura 44.** Cintura axial de *Odontesthes* sp. N, UFRGS 10304, em vista lateral. Detalhe mostra pterigióforos interdorsais. ....159
- Figura 45.** Cintura axial de *Basilichthys semotilus*, UMMZ 216074, em vista lateral. Detalhe mostra arcos hemais modificados. ....159
- Figura 46.** Cintura axial de *Odontesthes nigricans*, UMMZ 218798, em vista lateral. Detalhe mostra primeiras vértebras caudais sem arcos hemais. ....160

- Figura 47.** Cintura axial de *Odontesthes perugiae*, MCP 43030, em vista lateral. Detalhe mostra arcos hemais modificados. ....161
- Figura 48.** Cintura axial de *Odontesthes regia*, UMMZ 215521, em vista lateral. Detalhe mostra arcos hemais modificados. ....162
- Figura 49.** Cintura axial de *Odontesthes hatcheri*, USNM 339161, em vista lateral. Detalhe mostra arcos hemais modificados sem expansão lateral. ....162
- Figura 50.** Cintura axial de *Atherinops affinis*, UMMZ 72212, em vista lateral. Detalhe mostra arcos hemais modificados em hipófises. ....163
- Figura 51.** Árvore mais parcimoniosa obtida através de 110 caracteres discretos e 13 caracteres contínuos (349,861 passos; CI=0,42; CR=0,65). Números abaixo dos nodos representam o suporte de Bremer. ....164
- Figura 52.** Árvore de consenso obtida através de 16 árvores igualmente parcimoniosas e 110 caracteres discretos (326 passos; CI=0,42; CR=0,66). Números abaixo dos nodos representam o suporte de Bremer. ....165
- Figura 53.** Árvore de espécies calibrada com espécies representantes do fóssil (Campanella *et al.*, 2015) e todos os representantes do gênero *Odontesthes*. Numero abaixo dos clados representam probabilidade posterior superior a 0,5 as barras roxas representam barras de erro através da estimativa do relógio molecular. ....166
- Figura 54.** Árvore de espécies calibrada com espécies representantes do fóssil (Campanella *et al.*, 2015) e a maior parte do complexo “*grupo perugiae*” . Numero abaixo dos clados representam probabilidade posterior superior a 0,5 as barras azuis representam barras de erro através da estimativa do relógio molecular. ....167

**Resumo**

O gênero *Odontesthes* é composto por 19 espécies válidas que se encontram em ambientes marinhos, estuarinos e de água doce. A primeira hipótese filogenética sugerindo o monofiletismo de *Odontesthes* foi realizada em 1985. Desde então, outros trabalhos, principalmente envolvendo caracteres morfológicos, corroboraram essa hipótese, porém não abrangeram a totalidade de táxons descritos para o gênero como as espécies descritas recentemente ocorrentes nas drenagens do sul do Brasil. Desse modo, o monofiletismo de *Odontesthes* e as relações filogenéticas entre suas espécies são aqui investigadas com base em dados morfológicos e moleculares. Além disso, com base na intensa revisão realizada, *Odontesthes perugiae* (espécie-tipo, conhecida por uma descrição antiga e proveniente de uma localidade incerta) é redescrita e sua distribuição é definida para as porções baixas das bacias do rio Uruguai e rio Paraná. Ainda é proposta e descrita uma nova espécie do gênero, endêmica da bacia do alto rio Uruguai, e reconhecida através de uma comparação detalhada com seus congêneres, principalmente, aqueles incluídos no “grupo *perugiae*”.

**Abstract**

*Odontesthes* is currently composed of 19 valid species inhabiting freshwater, oceans and estuaries. The first phylogenetic hypothesis suggesting the monofiletism of *Odontesthes* was done in 1985. Posteriorly, other studies (mainly based on morphological characters) corroborated this hypothesis, although the southern Brazil species, recently described, one not included. In view of these facts, the phylogenetic relationships of the genus *Odontesthes* and its species are presented based on morphological and molecular data. In addition, *Odontesthes perugiae*, type species on genus, known by an old description and uncertain type-locality, is described and inhabits the lower portions of the rio Paraná and Uruguay. Also, a new species on genus endemic to the upper rio Uruguay is recognized based on a detailed comparison with its congeners, mainly, those included in the “*O. perugiae* species group”

**Apresentação**

A presente tese está estruturada da seguinte forma: o primeiro capítulo em formato de artigo científico, formatado de acordo com as normas da revista *Neotropical Ichthyology*, para o qual será submetido, e o segundo capítulo está em formato tradicional, sendo ambos como prescrito na resolução Nº 23/2009 do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

A tese está assim organizada: uma introdução geral sobre os Atheriniformes, Atherinidae, com ênfase em *Odontesthes*, fazendo um histórico sobre a taxonomia e propostas filogenéticas apresentadas para o gênero. O capítulo I corresponde à descrição de uma nova espécie do gênero *Odontesthes* para o Sul do Brasil e a redescricao da espécie-tipo do gênero, com base no material tipo, que compreende somente de um exemplar, e de espécimes oriundos das drenagens dos rios Uruguai, da Prata, Paraná e sistema hidrográfico da laguna dos Patos, e sua distribuição é discutida. No capítulo II, uma abordagem filogenética pro gênero *Odontesthes* é apresentada, baseada em dados morfológicos e moleculares dando ênfase para as espécies do "grupo *perugiae*", onde sua taxonomia é pouco conhecida.

Ao final é apresentado uma conclusão geral sobre o trabalho.

## Introdução Geral

Os peixes da ordem Atheriniformes Rosen podem ser encontrados em rios e lagos de água doce, marinho e, até mesmo em estuários, habitando desde baixas altitudes até áreas muito altas como no lago Titicaca. Na América do Sul ocorrem no Brasil, Argentina, Uruguai, Chile e Peru sendo, comumente, chamados de peixes-rei ou pejerrey. As espécies da ordem ainda se distribuem na América do Norte (sendo chamados, principalmente, de “silversides”), além da Oceania e Sudeste Asiático onde são apreciados por aquarofilistas devido ao colorido exibido, motivo de serem chamados de “rainbowfish”. Os peixes-rei de grande porte são muito apreciados na pesca esportiva e são um importante recurso pesqueiro em diversas regiões onde se distribuem (Nelson, 2006).

Na sua fase adulta, os peixes da ordem Atheriniformes podem alcançar de 25 mm até 500 mm de comprimento padrão. Sua coloração em vida varia de translúcida, colorido ou prateado intenso e muitas espécies apresentam uma faixa lateral prateada e brilhosa (Dyer & Chernoff, 1996). Os peixes-rei se locomovem em cardumes e muitos mudam sua alimentação ao longo do crescimento, sendo comum os jovens filtrarem o alimento e quando adultos comerem desde invertebrados até peixes.

Os Atheriniformes são, normalmente, alongados e possuem duas nadadeiras dorsais separadas. A primeira nadadeira, quando presente, é constituída de espinhos flexíveis e em muitas espécies, a segunda nadadeira contém um único espinho flexível (Nelson, 2006). Outras espécies possuem dois espinhos flexíveis seguidos de raios ramificados na segunda nadadeira dorsal. Segundo Parenti (1993), a segunda nadadeira dorsal dos Atheriniformes é homóloga à única nadadeira dorsal presente no seu grupo-irmão, os Cyprinodontiformes + Beloniformes.

Os “silversides” ainda apresentam uma nadadeira anal com um ou mais espinhos flexíveis seguidos de raios ramificados, nadadeiras peitorais inseridas em posição lateroposterior do corpo e as nadadeiras pélvicas inseridas na sua região abdominal, subabdominal ou torácica (Nelson, 2006). Algumas espécies da ordem ainda apresentam uma conspícua característica onde os arcos hemais das vértebras caudais são modificados através do alargamento de suas paredes e que podem abrigar um prolongamento da bexiga natatória e outros órgãos, dependendo da espécie em questão. Essa modificação é uma característica dos peixes-rei da América do Sul, contrastando com os daqueles da América

do Norte, cujo funil hemal se desenvolve através da bifurcação do espinho hemal (Bemvenuti, 2005).

Tratando exclusivamente de sua forma larval, os Atheriniformes possuem duas características derivadas, a seguir: comprimento pré-anal da larva entre o nascimento e a flexão menor que 40% do comprimento do corpo e a presença de uma linha de melanóforos na porção dorsal do corpo em oposição a outros Atheriniformes, os quais possuem duas ou mais linhas. Além disso, na sua fase larval os Atheriniformes possuem as nadadeiras não tão evidentes como em Beloniformes Berg e Cyprinodontiformes Berg (Parenti, 2005; Nelson, 2006).

Espécies da família Atherinidae Günther, Melanotaeniidae Gill e Phalostethidae Regan, possuem características incomuns de reprodução onde o testículo é único, do tipo lobular restrito e as espermatogônias são restritas aos terminais distais dos lóbulos (Parenti & Grier, 2004).

#### *Histórico Taxonômico*

A primeira revisão de Atheriniformes foi realizada por Jordan & Hubbs (1919). Segundo Rosen & Parenti (1981), a ordem Atheriniformes é grupo-irmão das ordens Beloniformes e Cyprinodontiformes e de acordo com Dyer & Chernoff (1996) é filogeneticamente diagnosticada por dez caracteres morfológicos. Embora a sua monofilia não tenha sido suportada por uma análise de parcimônia combinando morfologia e dados de genes mitocondriais e nucleares (Sparks & Smith, 2004), recentemente diversos trabalhos utilizando dados moleculares investigaram e corroboraram essa hipótese, como nos seguintes exemplos: Setiamarga *et al.* (2008) utilizando sequências metagenômicas embora com poucos táxons; Bloom *et al.* (2012) através de genes mitocondriais e nucleares em 50 táxons; Betancur *et al.* (2013) em uma abrangente e representativa filogenia molecular de peixes ósseos, e Campanella *et al.* (2015) em análise molecular de interesse exclusivo na ordem e datação através de um fóssil.

A composição dos gêneros dentro da ordem varia de acordo com o autor, Rosen & Parenti (1981) reconheceram seis famílias dentro da ordem, sendo tratadas como um grupo parafilético de “atherinoides” o qual chamaram de Divisão I. Já Dyer & Chernoff (1996) citam que a ordem é composta por seis famílias e 49 gêneros e Nelson (2006) cita o mesmo número de famílias, porém com 48 gêneros.

A família Atherinopsidae Fowler é diagnosticada por 20 caracteres, seis deles exclusivos, sendo grupo-irmão dos demais Atheriniformes. A família é composta de duas subfamílias, Menidiinae Schultz e Atherinopsinae Fowler, abrangendo 13 gêneros e 104 espécies (Dyer, 2003).

A subfamília Atherinopsinae foi criada por Fowler (1903) para todos os atherinídeos sem protrusão pré-maxilar. Posteriormente, Jordan & Hubbs (1919) incluíram na subfamília Atherinopsinae quase todos os peixes-rei americanos. Schultz (1948) redefiniu essa subfamília para incluir as espécies com pré-maxilares dilatados distalmente e com funil hemal, separando-os dos então membros da subfamília Menidiinae, que não apresentavam essas características. As relações filogenéticas entre essas duas subfamílias, evidenciando a monofilia de Atherinopsidae, foi proposta por White (1985) e a primeira revisão sistemática das subfamílias foi realizada por Chernoff (1986) e corroborada mais adiante por Dyer & Chernoff (1996).

Atualmente, a subfamília Atherinopsinae é definida por um conjunto de oito caracteres (Dyer, 1997, 1998, 2006) sendo composta de seis gêneros em duas tribos: Atherinopsini Fowler na América do Norte (*Atherinops* Steindachner, *Atherinopsis* Girard, *Colpichthys* Hubbs e *Leuresthes* Jordan & Gilbert) e Sorgentinini Pianta de Risso & Risso na América do Sul (*Basilichthys* Girard e *Odontesthes* Evermann & Kendall). Crabtree (1987) testou a hipótese de White (1985) utilizando evidências de eletroforese, mas obteve resultados ambíguos de acordo com os métodos de codificação dos dados. No entanto, Dyer (1997, 1998) ressalta que ambos não apresentaram uma amostragem adequada das espécies da tribo Sorgentinini, justamente os membros que representam 80% de atherinopsídeos (aproximadamente 30 espécies).

Dyer (1997, 1998) analisou evidências morfológicas em conjunto com as evidências enzimáticas corroborando a monofilia das tribos Sorgentinini e Atherinopsini. Segundo o autor, Atherinopsini é diagnosticada por sete caracteres: duas lâminas dorsais no vômer; dermosfenótico com três poros sensoriais; ponta posterior do supraoccipital trífida; infrafaríngeobrânquial 1 cartilagenoso; processo cranial do infrafaríngeobrânquial 2 pontudo e perpendicular com o infrafaríngeobrânquial 3; processo posterior do epibrânquial 3 longo e em posição lateral e presença de um funil hemal com hipófises. Em contrapartida, Dyer (1997, 1998) diagnostica a tribo Sorgentinini baseada no compartilhamento de oito caracteres: ligamento etmo-maxilar ligado à cartilagem do osso



etmoide; presença de uma fenestra no basioccipital; ligamento do palato-rostral presente; ausência de dente no endopterigoide; mais de 50% de vértebras pré-caudais do total das vértebras; presença do funil hemal sem hipófises; juntamente com mais dois caracteres moleculares propostos por Crabtree (1987: *Adenylate kinase* e *Amino-peptidase*), e composta pelos gêneros *Basilichthys* e *Odontesthes*.

As recentes revisões sistemáticas que compreendeu todos os Atheriniformes da América do Sul foi realizada por Nelson (2006) e Dyer (2006). O primeiro autor em sua obra clássica abrangendo assuntos gerais como taxonomia, ecologia e biologia dos peixes do mundo, comenta sobre Atherinomorpha em geral. O trabalho de Dyer em 2006 foi uma compilação dos seguintes trabalhos publicados: Dyer, 1993, 1997, 1998, 2000, 2003; Dyer & Gosztonyi, 1999; Malabarba & Dyer, 2002, adicionando alguns caracteres diagnósticos para as famílias, subfamílias, tribos e gêneros, também propõe uma chave de identificação e atenta para os maiores problemas taxonômicos a serem resolvidos no grupo.

O gênero *Basilichthys*, considerado grupo-irmão de *Odontesthes*, é restrito para drenagens de água doce ocidentais do Chile e Peru e, atualmente, contém cinco espécies divididas em dois grupos: grupo *microlepidotus* (*B. microlepidotus* Jenyns e *B. australis* Eigenmann) e grupo *semotilus* (*B. semotilus* Cope e *B. archaeus* Cope) (Dyer, 2006). O gênero foi proposto por Girard (1854) e, posteriormente, Thompson (1916) e Eigenmann (1927) revisaram o gênero citando uma característica até hoje utilizada para diagnosticá-lo: presença de um frênulo entre a mandíbula superior e a parte anterior da cabeça.

O gênero *Odontesthes* foi proposto por Evermann & Kendall (1906) como monotípico ao descreverem *O. perugiae*. Nessa ocasião, os autores mencionaram que o gênero diferia de seu grupo-irmão (*Basilichthys*) por possuir duas fileiras de dentes cônicos no dentário e dentes conspícuos no vômer vs. muitas séries de dentes no dentário e vômer sem dentes.

Atualmente, a monofilia do gênero é suportada por sete sinapomorfias segundo Dyer (1998): mesetmoide ausente, forame trigeminofacial em contato com proótico, esfenótico e pleuroesfenóide, processo ventral da maxila do mesmo tamanho que o processo dorsal, opérculo fenestrado com uma lâmina medial entre suas hastes anterior e posterior, ramo mandibular do músculo A1 anterior ao ramo lacrimal e espinhos hemais curtos.

É o gênero mais abundante da família, com 19 espécies válidas (Dyer, 2006) e a distribuição geográfica mais abrangente, ocorrendo em ambientes de água doce e marinho, além de estuários. Sua distribuição na costa oeste da América do Sul abrange a sua região mais austral (Terra do Fogo, Chile) até Piura no Peru, incluindo o arquipélago de Juan Fernandez, situado no sudeste do Oceano Pacífico (Dyer, 2006). Na costa leste da América do Sul, as espécies do gênero ocorrem desde a Terra do Fogo até o litoral do sudeste do Brasil, incluindo as ilhas Malvinas (também chamadas Falkland) no sul do Oceano Atlântico Sul (Dyer, 2006).

Segundo Eschmeyer (2015), o gênero possui 11 sinônimos, mas dois deles atualmente são reconhecidos como subgêneros válidos: *Austromenidia* Hubbs e *Cauque* Eigenmann, além do próprio subgênero *Odontesthes* de acordo com Dyer (2006). Além de *O. perugiae*, conhecida apenas do holótipo e provindo de uma localidade-tipo incerta na Argentina, o subgênero *Odontesthes* inclui *O. orientalis* de Buen com registros apenas para o rio Negro (Uruguay); três espécies descritas para o sistema do rio Tramandaí: *O. bicudo* Malabarba & Dyer, *O. ledae* Malabarba & Dyer e *O. piquava* Malabarba & Dyer (Rio Grande do Sul, Brasil), e uma espécie descrita para o sistema da laguna dos Patos (Brasil e Uruguay): *O. mirinensis* Bemvenuti. De acordo com Dyer (2006), o sistema da Laguna dos Patos conta ainda com espécies não descritas sendo necessária uma análise filogenética do subgênero.

O subgênero *Austromenidia* é diagnosticado por cinco caracteres e inclui três espécies marinhas: *O. regia* Humboldt (Oceano Pacífico de Piura até Aysen no Peru), *O. gracilis* Steindachner (arquipélago de Juan Fernandez) e *O. smitti* Lahille (Oceano Atlântico do Mar da Prata na Argentina até Puerto Natales, incluindo as ilhas de Falkland ou Malvinas). O subgênero *Cauque* é diagnosticado por sete caracteres e inclui apenas duas espécies válidas: *O. brevianalis* Günther (em rios e estuários do sul ao centro do Chile, de La Serena até Chiloé) e *O. mauleanum* Steindachner (lagos e rios profundos de Rio Maule até o lago Llanquihue).

Dyer (2006) enfatiza que a identidade e relação entre essas espécies necessita de uma exaustiva revisão. Segundo o autor, as espécies do subgênero *Cauque* poderiam ser incluídas no subgênero *Austromenidia* juntamente com a espécie *O. nigricans* Richardson. Os caracteres suportando as relações entre esses subgêneros junto com as espécies *O. nigricans*, *O. platensis* Berg e *O. incisa* Jenyns são pouco precisos e é necessário mais

estudos para propor novas hipóteses de relações. O autor ainda afirma que as espécies incluídas em *Austromenidia* são as únicas bem suportadas podendo aferir um monofiletismo (veja fig. 3 de Dyer, 2006) sendo possível que outras espécies sejam incluídas nesse subgênero.

De acordo com Dyer (2006) o gênero *Odontesthes* ainda conta com mais oito espécies formando um grupo parafilético dentro do gênero: *O. hatcheri* Eigenmann, ocorrendo em lagos e rios de água doce do extremo sul da América do Sul, na Argentina e Chile e tem como características principais escamas pequenas com a borda posterior pigmentada de preto e funil hemal sem expansões; *O. humensis* de Buen, ocorre na bacia do rio da Prata e sistema da laguna dos Patos, tendo como característica boca ventral e poucos rastros branquiais inferiores (20-24) no primeiro arco; *O. retropinnis* de Buen possui mesma distribuição de *O. humensis* e tem como característica a presença de um grande número de rastros branquiais inferiores no primeiro arco (45-60) e dentes muito pequenos no dentário.

*Odontesthes bonariensis* Valenciennes tem sua origem em lagos e lagoas da Argentina e sul do Brasil, não tem registro de que essa espécie seja nativa do Uruguai, então se presume que seja nativa da lagoa dos Quadros e laguna dos Patos, Brasil, pois não há registro de que seja introduzida e tem como características escamas pequenas em todo corpo, muitos rastros branquiais inferiores (30-40) no primeiro arco e dentário inferior prognata em espécimes grandes.

*Odontesthes argentinensis* Valenciennes é amplamente distribuído na costa do Oceano Atlântico de São Paulo (Brasil) até o sul de Chubut (Argentina) e se distingue por possuir escamas crenuladas na região pré-dorsal do corpo e escamas diminutas. *Odontesthes incisa* ocorre no Oceano Atlântico desde o Rio Grande do Sul (Brasil) até Santa Cruz (Argentina) e se distingue por possuir escamas crenadas por todo corpo e dentes caninos em todo dentário. *Odontesthes nigricans* habita no Atlântico Sul, mas reproduz em estuários, se distinguindo por possuir pequenas escamas crenadas, menos de 20 rastros branquiais inferiores no primeiro arco e a primeira nadadeira dorsal inserida bem anterior à origem da nadadeira anal. Por fim, *Odontesthes platensis* Berg também ocorre no Atlântico Sul, na bacia do rio Rio da Prata até o sul de Chubut (Argentina) sendo pouco conhecida entre os especialistas do grupo e se distingue por possuir mais de 12 fileiras de escamas transversais entre as bandas laterais (Dyer, 2006).

## Objetivos

Diante das relações filogenéticas não resolvidas que conta o gênero *Odontesthes*, mais precisamente o subgênero *Odontesthes*, o presente trabalho tem como objetivo geral propor a análise sistemática do gênero, com enfoque nas espécies do sul do Brasil, visando à definição de grupos monofiléticos e a inclusão de novos táxons.

Além disso, os seguintes objetivos específicos foram definidos ao longo do desenvolvimento do estudo procurando elucidar problemas críticos na taxonomia do grupo:

- 1 - redescrever a espécie-tipo do gênero, *O. perugiae*, através de uma detalhada descrição da morfologia externa e osteológica e em comparação a uma nova espécie nova proposta;
- 2 - filogenia do gênero *Odontesthes*;
- 3 - adquirir sequências de DNA para uma melhor elucidação das relações incertas e não testadas entre as espécies do grupo *Odontesthes* "*perugiae*".

**Referências bibliográficas**

- Bemvenuti, M. A. 1995. *Odontesthes mirinensis*, sp. n. um novo peixe-rei (Pisces, Atherinidae, Atherinopsinae) para o extremo sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12: 881-903.
- Betancur, R., R., Broughton, R. E., Wiley, E. O., Carpenter, K., Lopez, J. A., Li, C., Holcroft, N. I., Arcila, D., Sanciangco, M., Cureton Ii, J. C., Zhang, F., Buser, T., Campbell, M. A., Ballesteros, J. A., Roa-Varon, A., Willis, S., Borden, W. C., Rowley, T., Reneau, P. C., Hough, D. J., Lu, G., Grande, T., Arratia, G., Orti, G., 2013. The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS currents*.
- Bloom, D. D. & N. R. Lovejoy. 2012. Molecular phylogenetics reveals a pattern of biome conservatism in New World anchovies (family Engraulidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 701-715.
- Campanella, D., Hughes, L. C., Unmack, P. J., Bloom, D. D., Piller, K. R., Ortí, G. 2015. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny of Atheriniformes (Teleostei, Ovalentaria). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 86: 8-23.
- Chernoff, B. 1986. Phylogenetic relationships and reclassification of menidiine silverside fishes with emphasis on the tribe Membradini. *Proceedings Academy Natural Sciences Philadelphia*, 138: 189-249.
- Dyer, B. S. & B. Chernoff. 1996. Phylogenetic relationships among atheriniform fishes (Teleostei: Atherinomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 117: 1-69.
- Crabtree, C. B. 1987. Allozyme evidence for the phylogenetic relationships within the silverside subfamily Atherinopsinae. *Copeia*, 1987: 860-867.
- Dyer, B. S. 1993. A phylogenetic study of atheriniform fishes with a systematic revision of the South American silversides (Atherinomorpha, Atherinopsinae, Sorgentinini). Ph.D. Dissertation, University of Michigan, Ann Arbor: 596p.
- Dyer, B. S. 1997. Phylogenetic revision of Atherinopsinae (Teleostei, Atheriniformes, Atherinopsidae), with comments on the systematics of the South American freshwater fish

genus *Basilichthys* Girard. Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan, 185: 1-64.

Dyer, B. S. 1998. Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical silverside family Atherinopsidae (Teleostei, Atheriniformes). Pp. 519-536. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Porto Alegre, Edipucrs.

Dyer, B. S. 2000. Revisión sistemática de los pejerreyes de Chile (Teleostei, Atheriniformes). Estudios Oceanológicos, 19: 99-127.

Dyer, B. S. 2003. Family Atherinopsidae (Neotropical Silversides). Pp. 515-525. In: Reis, R. E., S. O. Kullander, C. J. Ferraris (Org.). Check list of the Freshwater Fishes of South and Central America. Porto Alegre, Edipucrs.

Dyer, B. S. 2006. Systematic revision of the South American silversides (Teleostei, Atheriniformes). Pp. 69-88. In: Symposium: Biology and Culture of Silversides (Pejerreyes). Universidad del Mar. Biocell, 30.

Eigenmann, C. L. 1927. The fresh-water fishes of Chile. Memoirs of the National Academy of Sciences, 22, 1-80.

Eigenmann, C. L. 1928. The fresh-water fishes of Chile. Memoirs of the National Academy of Sciences, 22, 1-80.

Evermann, B. W. & W. C. Kendall. 1906. Notes on a collection of fishes from Argentina, South America, with descriptions of three new species. Proceedings of the United States National Museum, 31: 67-108.

Fowler, H. W. 1903. Descriptions of new, little known and typical Atherinidae. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 55: 727-742.

Girard, C. 1855. Abstract of a report to Lieut. Jas. M. Gilliss, U.S.N., upon the fishes collected during the U.S.N. Astronomical Expedition to Chili. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 7: 197-199.

- Hubbs, C. L. 1918. *Colpichthys*, *Thyrinops*, and *Austromenidia*. New genera of atherinoid fishes from the New World. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 67: 305-308.
- Jordan, D. S. & C. L. Hubbs. 1919. Studies in Ichthyology: a monographic review of the family of Atherinidae or silversides. Leland Stanford Junior University, University Series, 40: 1-87.
- Malabarba, L. R. & B. S. Dyer. 2002. Description of three new species of the genus *Odontesthes* from the rio Tramandaí drainage, Brazil (Atheriniformes: Atherinopsidae). Ichthyological Exploration of Freshwaters, 13: 257-272.
- Nelson, J. S. 2006. Fishes of the World, fourth ed. John Wiley & Sons Inc., Hoboken, New Jersey.
- Parenti, L. R. 1993. Relationships of Atherinomorph fishes (Teleostei). Bulletin of Marine Science, 52: 170-196.
- Parenti, L. R. & Grier, H. J. 2004. Evolution and phylogeny of gonad morphology in bony fishes. Integrative Comparative Biology, 44: 333-348.
- Rosen, D. E. & Parenti, L. R. 1981. Relationships of *Oryzias*, and the groups of atherinomorph fishes. American Museum Novitates, 2719: 1-25.
- Setiamarga, D. H., Miya, M., Yamanoue, Y., Mabuchi, K., Satoh, T. P., Inoue, J. G., Nishida, M. 2008. Interrelationships of Atherinomorpha (medakas, flyingfishes, killifishes, silversides, and their relatives): the first evidence based on whole mitogenome sequences. Molecular Phylogenetic Evolution, 49: 598-605.
- Sparks, J. S. & Smith, W. L. 2004. Phylogeny and biogeography of the Malagasy and Australasian rainbowfishes (Teleostei: Melanotaenioidei): Gondwanan vicariance and evolution in freshwater. Molecular Phylogenetic Evolution, 33: 719-734.
- Schultz, L. P. 1948. A revision of six subfamilies of atherine fishes, with descriptions of new genera and species. Proceedings of the United States National Museum, 98: 1-48.
- Thompson, W. F. 1916. Fishes collected by the United States Bureau of Fisheries steamer "Albatross" during 1888, between Montevideo, Uruguay and Tomé, Chile, on the voyage

through the Straits of Magellan. Proceedings of the United States National Museum , 50: 401-476.

White, B. N. 1985. Evolutionary relationships of the Atherinopsinae (Pisces: Atherinidae). Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles, 368: 1-20.



# **CAPÍTULO 1**

## **Redescription of *Odontesthes perugiae* Evermann & Kendall, type species of the genus, and description of a new species (Atherinomorpha: Atherinopsidae)**

Juliana Wingert, Juliano Ferrer and Luiz R. Malabarba

Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia,  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970  
Porto Alegre, RS, Brazil; juwingert@yahoo.com.br; julianoferrer@bol.com.br;  
malabarba@ufrgs.br

### **Abstract**

*Odontesthes perugiae*, type species of the genus, known by an old description and uncertain type-locality, is redescribed based on the examination of a large number of specimens of silversides from southern Brazil, Uruguay and Argentina. A detailed comparison with a new closely related species is furnished. Both species shares with the taxa included in the “*O. perugiae* species-group” (*O. bicudo*, *O. ledae*, *O. mirinensis*, *O. orientalis* and *O. piquava*) the possession of the outer row of teeth on dentary and premaxilla shorter than those in the inner row, being distinguished from them by number of scales, gill rakers, body measurements and osteology. *Odontesthes perugiae* inhabits the lower rio Paraná and lower rio Uruguay basins while the new species is endemic to the upper portion of rio Uruguay.

### **Resumo**

*Odontesthes perugiae*, espécie-tipo do gênero, conhecida por uma descrição antiga e pela localidade tipo incerta, é redescrita com base na análise de um grande número de peixes-rei do sul do Brasil, Uruguai e Argentina. É fornecida ainda uma comparação detalhada com uma nova espécie de peixe-rei intimamente relacionada à *O. perugiae*. Ambas espécies compartilham com os táxons pertencentes ao grupo de espécies

“*Odontesthes perugiae*” (*O. bicudo*, *O. ledae*, *O. mirinensis*, *O. orientalis* e *O. piquava*) a presença de dentes da fileira externa do dentário e pré-maxilar menores que os dentes da fileira interna, distinguindo-se destes pelo número de escamas, rastros branquiais, medidas corporais e osteologia. *Odontesthes perugiae* distribui-se nas bacias do baixo rio Paraná e baixo rio Uruguay enquanto que a nova espécie é endêmica da porção alta do rio Uruguai.

**Key words:** *Odontesthes orientalis*, Silverside, Systematics, Upper Uruguay.

## Introduction

Atherinopsidae includes the American silversides currently composed by 188 valid species (Eschmeyer & Fong, 2015) and split in three monophyletic subfamilies: Atherinopsinae, Menidiinae (Patten, 1978; White, 1985; Chernoff, 1986), and Notocheirinae (Campanella *et al.*, 2015). As presently defined, the atherinopsine genus *Odontesthes* Evermann & Kendall consists of 19 valid species (Dyer, 2006; Eschmeyer, 2015) widespread in freshwater drainages and coastal marine waters from southern temperate South America (Dyer, 1998).

White (1985) provided the first phylogenetic hypothesis of Atherinopsinae recognizing *Odontesthes* as monophyletic (sharing the absence of the mesethmoid, mouth protractile and the anterodorsal corner of opercle fenestrated) and sister group of *Basilichthys* Girard both belonging to the tribe Sorgentinini (White, 1989). Posteriorly, Crabtree (1987) corroborated the White’s hypothesis based on allozyme data. However, the lack of representative samples of sorgentinin species was highlighted by Dyer (1998) for both studies.

Two comprehensive phylogenetic analyses of the subfamily Atherinopsinae were provided by Dyer (1997, 1998), both supporting the monophyly of *Odontesthes* based in the same seven synapomorphies related to the osteology and musculature: mesethmoid absent; opercle fenestrated and with a medial lamina between anterior and posterior struts; trigeminal foramen enlarged and enclosed by prootic, sphenotic, and pterosphenoid; ventral and dorsal processes of maxillary head of about equal length;

mandibular branch of A1 muscle tendon present anterior to lacrimal branch; presence of fenestrated medial lamina between posterior and ventral struts; and anterior haemal spines short.

Summarizing the phylogenetic relationships within *Odontesthes* obtained by Dyer (1998), three species groups are recognized in addition to the other eight species on genus: two subgenera currently in use – *Austromenidia* Hubbs and *Cauque* Eigenmann, with three and two species, respectively – and the “*perugiae* species-group” (Dyer, 1998) including *O. perugiae* Evermann & Kendall, *O. orientalis* de Buen and *O. mirinensis* Bemvenuti. However, no character was provided to justify this latter group.

A molecular study investigating the patterns of population divergence and evolutionary relationships in the populations of the *Odontesthes perugiae* complex was done utilizing microsatellite markers and mitochondrial DNA (Beheregaray *et al.*, 2001). In their results, the populations of *O. perugiae* from the rio Uruguay basin were found genetically divergent and not involved in the diversification of the other species from coastal drainages.

In the next year, Malabarba & Dyer (2002) described three *Odontesthes* species from the coastal plain endemic to the Tramandaí system – *O. bicudo* Malabarba & Dyer, *O. ledae* Malabarba & Dyer and *O. piquava* Malabarba & Dyer – and included them in the “*O. perugiae* species-group” due the “presence of teeth of the anterior or external row shorter than those of the internal row”. The authors also reported that the diversity of group remains unresolved due the overall similarity among the species and few representative samples in collections.

Most recently, in addition to the subgenera *Austromenidia* and *Cauque* the subgenus *Odontesthes* was proposed by Dyer (2006) to include the six species already cited as belonging to the “*O. perugiae* species-group”. Three characters grouping these species were provided by Dyer (2006) in an identification key: “teeth on jaws of normal size and with inner row of same size or larger than outer row, vomer with three tooth patches or none, less than 40 gill rakers on lower branch”.

The complexity and misinformation on “*O. perugiae* species-group” is still increased due to the scarcity of information about the species *O. perugiae*, described over a century with uncertain type-locality and based on a single specimen. Thereby, *O.*

*perugiae sensu stricto* have been used erroneously in several papers on Atherinospidae when cited to coastal drainages from southern Brazil (Bemvenuti, 1995, 1998; Campanella *et al.*, 2015).

In view of these facts, the analysis of a large amount of *Odontesthes* specimens allowed us to redescribe *O. perugiae* as well as to describe a closely related new species from the upper rio Uruguay.

## **Material and Methods**

Examined specimens belong to the following institutions: Argentina, MACN – Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires. Brazil, MCP – Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre; MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo; UFRGS – Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Uruguay, MHNM – Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, Montevideo; ZVC-P – Facultad de Ciencias de Montevideo, Montevideo. United States, ANSP – Academy of Natural Sciences, Philadelphia; CAS – California Academy of Sciences, San Francisco; FMNH – Field Museum of Natural History, Chicago; KU – University of Kansas Natural History Museum and Biodiversity Research Center, Lawrence; MCZ – Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge; UMMZ – University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor; USNM – Smithsonian Institution National Museum of Natural History, Washington D.C.

## **Morphological data**

Measurements were taken through landmarks on the left side of the specimens using a digital camera. Anatomical landmarks were obtained with the software TpsDig by F. James Rohlf (version 2.12). Points were scanned per specimen from three views: lateral of body and head, detailed lateral of head and detailed dorsal of head.

Measurements are presented as percentages of standard length (SL) or head length (HL). Measurements of body and head taken from lateral view: distance between snout tip and margin of opercle (head length), distance between snout tip and first dorsal-fin origin, distance between snout tip and second dorsal-fin origin, distance between snout tip and anal-fin origin, distance between snout tip and pelvic-fin origin, first dorsal-fin base length, second dorsal-fin base length, anal-fin base length, pectoral-fin base length, pelvic-fin length, pectoral-fin length, distance between pectoral-fin origin and opercle margin, distance between origin of first dorsal fin and origin of anal fin, distance between origin of second dorsal fin and origin of anal fin, distance between origin of second dorsal fin and insertion of last anal-fin ray, caudal peduncle length, caudal peduncle depth (measured at the point of least depth), distance between snout tip and pectoral-fin origin, distance between pectoral-fin origin and margin of opercle, snout length, lower mandible length, orbit diameter, head depth in the anterior margin of eye, head depth in the posterior margin of eye and distance between snout tip and mouth corner. Measurements of head taken from lateral view and mouth closed: distance between snout tip and posterior angle of labial ligament, distance between snout tip and posterior tip of maxilla, distance between posterior margin of eye and uppermost slit of opercle, distance between posterior margin of eye and lowermost slit of opercle. Measurements of body and head taken from dorsal view: distance between snout tip and upper jaw frenum, distance between snout tip and anteriormost head scale, distance between anteriormost and posteriormost head scales, interorbital width, distance between anterior nostrils, distance between snout tip and left anterior nostril, snout width and distance between pectoral-fin insertions. Counts of scales: lateral line series of scales over the lateral band, pored lateral line scales before the first dorsal fin, rows of scales between origin of first dorsal fin and origin of anal fin, rows of scales between origin of first dorsal fin and posterior insertion of anal fin, dorsal scales between posterior insertion of first dorsal fin and origin of second dorsal fin, longitudinal scale rows above left and right lateral band, predorsal scales, rows of longitudinal scales in the opercle, rows of longitudinal scales below eye, rows of longitudinal scales around caudal peduncle.

All measurements were included in a Principal Component Analysis (PCA) to check overall variation in the samples and morphometric differences among species in the program Past version 1.99 2010 (Ryan *et al.*, 1995), being an input to multiple

regressions. The first principal component was partitioned out due it mostly accounts for size variation (Strauss, 1985). Multiple linear regressions and Tukey box plot were applied to describe morphometric and meristic differences among species using the Sigma Plot version 10.0 2006 (Brannan *et al.*, 2000).

Osteological nomenclature follows Dyer & Chernoff (1996) and Dyer (1997). Unbranched and branched rays of fins are represented by lower case Roman and Arabic numerals, respectively. Analysis of the internal osteology was based on specimens x-rayed (xr), dried skeleton (sk) or cleared and stained (c&s), the latter process according to Taylor & Van Dyke (1985) protocol. In the descriptions, values in parentheses represent the values of the holotype. Compound caudal centrum was counted as one caudal vertebrae; number of gill rakers in the lower branch includes the raker at angle between the lower and upper branches. Images were done based in photographs taken in a stereomicroscope with a Nikon AZ100M camera attached. Geographic distribution map was performed in the Quantum GIS version 1.8.0 software (Sherman *et al.*, 2013).

In the text, the geographic units “río Uruguay” and “río Paraná” (from Uruguayan and Argentine languages) and “rio Uruguai” and “rio Paraná” (from Brazilian language) are standardized as “río Uruguay” and “río Paraná” independent of their country of origin (except in the material examined section).

## Results

### ***Odontesthes perugiae* Evermann & Kendall, 1906**

Figs. 1, 2a, 3, 4b, 5b, 6, 7b, 8b, 9b, 10b, 11b

*Odontesthes perugiae* Evermann & Kendall, 1906: 94, fig. 3 [original description, type species by original designation, type locality: Argentina, probably from freshwater] (fig. 3 of original description reprinted in Fig. 2a this paper). Fowler, 1943: 326 [material examined, notes on geographic distribution]. Schultz, 1948: 44 [few data on holotype of *O. perugiae*]. De Buen, 1950: 147 [comparison with *O. orientalis*]. De Buen, 1953: 22 [few data on holotype of *O. perugiae*], 47 [comparison with *O. orientalis*]. Bemvenuti,

1995: 885 [comparison with *O. mirinensis*]. Bemvenuti, 1997: 116-128 [comparison with *O. mirinensis*]. Sverlij *et al.*, 1998: 74 [listed, notes on geographic distribution]. Dyer, 1998: 525 [phylogenetic relationships]; 535 [notes on type locality, senior synonym of *Basilichthys microather*]. Dyer & Gosztonyi, 1999: 214 [phylogenetic relationships]. Bemvenuti, 2002: 276 [material examined]. Malabarba & Dyer, 2002: 268, 270, 271 [morphometric and osteological data of the holotype]. Dyer, 2003: 522 [listed, notes on geographic distribution, senior synonym of *Basilichthys microather*]. Nion *et al.*, 2002: 26 [listed]. López *et al.*, 2003: 68 [listed, notes on geographic distribution]. Menezes *et al.*, 2003: 66 [listed, notes on geographic distribution]. Liotta, 2006: 554 [listed, notes on geographic distribution]. Dyer, 2006: 73 [phylogenetic relationships]; 81 [identification key]; 84 [senior synonym of *Basilichthys microather*]. Cuello *et al.*, 2010: 309, 310 [notes on geographic distribution]. Loureiro *et al.*, 2013: 102 [listed as priority to conservation in Uruguay], 110 [listed as threatened in Uruguay], 112 [listed for sustainable use in Uruguay]. Litz & Koerber, 2014: 29 [listed, notes on geographic distribution, senior synonym of *Basilichthys microather*]. Mirande & Kroeber, 2015: 50 [listed, notes on geographic distribution, senior synonym of *Basilichthys microather*].

*Basilichthys microather* Marrero, 1950: 75. Type locality: Río de la Plata and Paraná River delta [no types known]. *Basilichthys perugiae* Ringuelet *et al.*, 1967: 475 [material examined, brief description, notes on geographic distribution].

**Material examined. Argentina.** USNM 55572, **holotype** (xr), 110.3 mm SL, J. W. Titicomb col., probably from freshwater. CAS 69625, 1 (xr), 120.1 mm SL, Buenos Aires, 34°40'18"S 58°18'08"W. MACN 5091, 14, 86.9-125.8 mm SL, río Paraná, Santa Fé, Rosário. MACN 6922, 19, 92.1-122.2 mm SL, río Colastiné, Santa Fé. MACN 8801, 16, 87.2-137.5 mm SL, río Uruguay at Embalse La Península, Entre Ríos, Concordia. MCP 33627, 3, 146.1-154.7 mm SL, río Paraná, Misiones, Posadas, 27°27'01"S 55°50"W. UMMZ 218473, 1 (xr), 91 mm SL, playa La Balandra, Buenos Aires, La Plata, 34°55'43"S 57°43'01"W. UMMZ 231982, 2 (xr), 114.8-131 mm SL, río Gualeguaycito at Salto Grande dam, Entre Ríos, 31°06'34"S 58°04'13"W. **Brazil.** **All from Rio Grande do Sul State.** FMNH 88228, 1, 79.7 mm SL, rio Uruguai, Uruguaiana. MCP 16198, 16 (1 c&s), 43.8-55.2 mm SL, rio Santa Maria tributary to rio Uruguai, Rosário do Sul, 30°15'S 54°55'14"W. MCP 23662, 7 (1 c&s), 42.3-91.4 mm SL, Sanchuri reservoir, Uruguaiana. MZUSP 47689, 4, 128.6-156.0 mm SL, rio



Uruguai, Uruguiana, 29°46'45"S 57° 07'57"W. MZUSP 100265, 5, 103.9-169.6 mm SL, rio Uruguai, Itaqui. UFRGS 5205, 1, 103 mm SL, rio Ibicuí Mirim, Cacequi, 29°50'17"S 54°47'54"W. UFRGS 8701, 12, 50.3-74.0 mm SL, rio Uruguai, Uruguiana, 29°30'31"S 56°50'45" W. UFRGS 9348, 1, 182.1 mm SL, arroio Tacuarembó, Lavras do Sul, 30°46'47"S 54°38'15" W. UFRGS 10444, 3 (1 xr, ts), 53.5-76.3 mm SL, rio Uruguai, Uruguiana. 29°30'31"S 56°50'45" W. **Uruguay.** ANSP 54097, 3, 76.2-109.9 mm SL, río Uruguay, Paysandú. MCP 43030, 5 (1 c&s), 94.04-148.5 mm SL, río Uruguay at Salto dam, Salto, Constitución, 31°04'14"S 57°51'24"W. MZUSP 15452, 7, 100.1-110 mm SL, río Uruguay, Salto. UFRGS 7733, 3, 28.2-125.4 mm SL, río Uruguay at Salto reservoir, Salto, 30°47'20" 57°47'14"W. UFRGS 10443, 1 (1 xr, ts), 106.1 mm SL, río Uruguay, Paysandú, 32°18'48"S 58°06'01" W. UMMZ 231979, 6 (xr), 46.7-116.7 mm SL, río Uruguay at Salto Grande dam, Salto, 31°15'58"S 57°54'46"W. ZVC-P 5701, 1, 123.2 mm SL, río Uruguay, Río Negro, 33°06'30"S 58°18'14"W. ZVC-P 8419, 7, 102 mm SL, río Arapey, Salto, 30°57'16"S 57°45'09"W. ZVC-P 8476, 1, 120.8 mm SL, río Uruguay, Artigas, Bella Unión, 30°15'35"S 57°36'50"W. **Exact locality unknown.** MCZ 147920, 1, 141.3 mm SL, rio Uruguay. MACN 4048, 5, 65.1-133.0 mm SL, rio Uruguay.

**Diagnosis.** *Odontesthes perugiae* is distinguished from congeners with the exception of the species included in the "*O. perugiae* species-group" (*O. bicudo*, *O. ledae*, *O. mirinensis*, *O. orientalis*, *O. piquava* and *Odontesthes* sp. n.) by the possession of the outer row of teeth on dentary and premaxilla shorter than those in the inner row (Fig. 14, vs. teeth of outer row larger than those of inner row or teeth of outer and inner rows of equal size). *Odontesthes perugiae* is readily distinguished from *O. bicudo*, *O. ledae* and *O. piquava* by the number of longitudinal scale rows above the lateral bands (9-11 vs. 6-7). *Odontesthes perugiae* is distinguished from *O. mirinensis* and *Odontesthes* sp. n. by the dermosphenotic with medial flange large covering all its extension (Fig. 4; vs. dermosphenotic with medial flange covering only its dorsal portion in *O. mirinensis* and readily narrow in *Odontesthes* sp. n.). *Odontesthes perugiae* is further distinguished from *O. mirinensis* by the first pleural rib long, attached to ventral postcleithrum (vs. first pleural rib short, not attached to ventral postcleithrum). *Odontesthes perugiae* is further distinguished from *Odontesthes* sp. n. by the shorter snout length (Figs. 5; 26.1-35.5 vs. 35.8-39.5% of HL), the lateral condyles of vomer distinctly rounded and anterior margin slightly pointed (Figs. 6, 7; vs. lateral condyles of vomer slightly

rounded and anterior margin pointed), the trigeminal foramen enclosed by prootic, sphenotic, and pterospheoid (Fig. 8; vs. the trigeminal foramen enclosed only by prootic and sphenotic), the palatine with a small dorsal process rounded (vs. palatine with a distinct dorsal process rounded), the supracleithrum wide curved medially (Fig. 9; vs. supracleithrum narrow), three to five interdorsal pterygiophores (vs. two interdorsal pterygiophores), the first pterygiophore of second dorsal in two narrow processes (Fig. 10; vs. the first pterygiophore of second dorsal divided in two wide processes), and epural 1 narrow basally (Fig. 11; vs. epural 1 with an anterior process basally). *Odontesthes perugiae* is readily distinguishable of *O. orientalis* in the discrete number of longitudinal scale rows above left and right lateral bands (9-11 vs. 8).

In addition to those discrete characters, other overlapping in some degree can be useful to diagnose *O. perugiae* of some congeners. *Odontesthes perugiae* can be distinguished from *O. mirinensis* in the rows of longitudinal scales around caudal peduncle (16-20 vs. 14-16), the distance between origin of first dorsal fin and origin of anal fin (14.1-18.8 vs. 18.4-22.8% of SL), distance between origin of second dorsal fin and origin of anal fin (16.3-21.4 vs. 20.0-24.1% of SL), the head depth in the posterior margin of eye (38.2-52.7 vs. 48.0-62.0% of HL).

**Description.** Morphometric and meristic data in Tables 1-2. Body elongate and slender; dorsal profile straight from snout tip to caudal peduncle. Ventral body profile slightly convex from tip of snout to origin of anal fin; straight and ascending along anal fin and convex near end of caudal peduncle. Caudal peduncle longer than deep.

Head relatively large (16.2-25.1% of SL); dorsal profile straight from snout to posterior tip of supraoccipital bone; ventral profile of head straight or slightly concave from snout through region below anterior portion of eye. Snout pointed from dorsal view and slightly depressed from and lateral view (Fig. 5b). Mouth terminal; protractile with large gape horizontal from lateral view and positioned in horizontal line crossing center of eye. Eyes rounded and well developed from lateral view, diameter smaller than snout length.

Pectoral-fin rays i+11-13 (i+11); unbranched and 1st to 4th branched rays longer, not reaching posterior to vertical through pelvic-fin origin. Pelvic-fin rays i+5 (i+5); unbranched and branched rays of same length, not reaching anal-fin origin. Pelvic

fin insertion closely each other with interpelvic membrane uniting them at base or half-length of rays. First dorsal-fin rays iii-vi (iv) with origin at same line or slightly posterior to anus and anterior to anal-fin origin. Second dorsal-fin rays ii+7-9 (ii+7); origin in second half of anal-fin base. Anal-fin rays ii+12-16 (ii+15) with origin in final insertion of first dorsal fin, distal border usually concave. Caudal-fin rays i+15+i (i+15+i), with scales at least up to half of its length.

Scales large and cycloid with posterior margin smooth; striae forming complete circles. Scales in lateral line series over lateral band 45-56 (45). Pored lateral line scales before the first dorsal fin 21-29 (22). Rows of scales between origin of first dorsal fin and origin of anal fin 9-10 (9). Rows of scales between origin of first dorsal fin and posterior insertion of anal fin 8-10 (9). Dorsal scales between posterior insertion of first dorsal fin and origin of second dorsal fin 6-9 (7). Longitudinal scale rows above left and right lateral bands 9-11 (9). Predorsal scales 22-28. Rows of longitudinal scales in the opercle 6-10. Rows of longitudinal scales below eye 2 (2). Rows of longitudinal scales around caudal peduncle 16-20 (16).

**Osteological description. Neurocranium.** Vomer strongly concave from ventrolateral view; with lateral condyles distinctly rounded (Fig. 6, 7b), anterior margin slightly pointed and three pointed posterior processes; two lateral and one central more elongate and extending to parasphenoid. Vomer with three tooth patches with several teeth in some specimens connected by single row of smaller similar teeth. Parasphenoid elongate and narrow with anterior portion wider; posterior portion with narrow lateral wings extending to basioccipital. Basioccipital rectangular, rough and covered dorsally by exoccipital. Exoccipital usually with two foramens and laterally expanded (exoccipital wing); connected dorsally with basioccipital and anteriorly with pterotic. Supraoccipital with forked laminar projection contacting epioccipital dorsally and parietal ventrally. Epioccipital elongate, flattened and with lateral extension; contacting supraoccipital ventrolaterally. Prootic large, trigeminofacial foramen large in contact with prootic, sphenotic and pterosphenoid (Fig. 8b). Sphenotic rectangular with anterodorsal process contacting frontal. Dermosphenotic slender with two pores connected dorsally to frontal and medial flange large covering all its extension (Fig. 4b). Frontals rectangular with anterior portion rounded and covering more than half skull length. Lateral ethmoid broad not contacted with parasphenoid. Nasal sensory canal

detached anteriorly with ventral process pointed and contacting lacrimal subnasal shelf. Lacrimal expanded ventrally almost contacting infraorbital 2.

**Suspensorium.** Hyomandibula with dorsal head wide and robust and ventral portion narrow; three articulating surfaces and foramen to allocate hyomandibular nerve. Symplectic rectangular and narrow with anterior portion thinner and posterior portion "v" shaped. Palatine without teeth with small dorsal process rounded; anterior portion almost contacting quadrate. Ectopterygoid thin, stake-shaped located between anterior portion of palatine and posterior portion of quadrate. Quadrate contacting anguloarticular anteriorly and endopterygoid dorsally. Endopterygoid well developed with dorsal margin convex contacting quadrate. Metapterygoid elongate and narrow.

**Jaws.** Maxilla curved, elongate with groove anteriorly and process with protrusion posteriorly. Premaxilla with two rows of pointed teeth; teeth of outer row shorter than teeth of inner row; inner row with teeth curved inward; dorsal margin of premaxilla with process ascending into maxilla groove; anterior process smaller than dorsal process. Rostral cartilage long almost contacting interpremaxillary ligament. Interpremaxillary ligament narrow making premaxilla close each other. Dentary with two rows of pointed; teeth of outer row shorter than teeth of inner row; inner row with teeth curved inward; ventral margin slightly convex. Dentary coronoid process broad, taller than anguloarticular coronoid. Meckel' cartilage elongate and narrow. Anguloarticular coronoid pointed dorsoposteriorly and connected with retroarticular ventroposteriorly. Retroarticular with dorsoposterior portion pointed and connected to quadrate. Coronomeckelian arrow-shaped located over anguloarticular coronoid from lateral view.

**Opercular series.** Preopercle curved with anterior and posterior portions elongated and pointed. Preopercular sensory canal with eight pores; pores 1 and 2 open and pores 3, 4, 5, 6, 7 and 8 enclosed by bone. Interopercle elongated with anterior portion pointed and posterior broad. Subopercle comma-shaped. Opercle broad with pointed process in superior margin and ventral margin over subopercle.

**Branchial basket.** Urohyal with broad posterior portion and two separate expansions in anterior portion. Lower branch gill rakers lower 19-25; total gill rakers 24- 31. Hyoid arch with six branchiostegals rays; four connected in anterior ceratohyal and two

connected in posterior ceratohyal. Last three branchiostegal rays widest. Posterior ceratohyal and anterior ceratohyal separated by cartilage, with bone connection in medial portion. Interhyal rectangular and completely ossified connected through cartilage with ceratohyal. Ventral hypohyal rectangular, connected to ceratohyal by bone projections. Basihyal elongate wider posteriorly. Ceratobranchials 1-4 narrow and long; fifth ceratobranchial enlarged in mid-length with several teeth of different sizes; teeth of outer row longer. Four epibranchials elongated and straight with cartilage at tips; epibranchials 1, 2 and 3 with pointed processes in anterior margin; longer in epibranchial 3; epibranchial 4 trapezoidal. pharyngobranchial 1 small and ossified, pharyngobranchials 2 rectangular longer than wide with several teeth; pharyngobranchial 3 large and wide with several teeth; pharyngobranchial tooth plate well developed triangular with several teeth.

**Pectoral girdle.** Supracleithrum wide curved medially (Fig. 9b). Posttemporal connected ventrally to supracleithrum with two narrow and pointed processes; dorsal process largest. Cleithrum with dorsomedial wing large extending beyond to scapular foramen and ventral portion connected with coracoid. Coracoid partially separated from scapula by cartilage; scapula with elliptical scapular foramen. Radials with ventral and dorsal borders cartilaginous; radial 1 and 2 largest. Extrascapular bone divided in two elements over to posttemporal.

**Pelvic girdle.** Pelvic girdle with three pointed processes; dorsal plate well developed, dorsolateral process forming an angle less than 90 degrees with dorsal plate; median process smaller; medial plate reaching anterior tip of dorsal plate.

**Medians fins.** First dorsal fin with four pterygiophores; first one flat and wider than long. Three to five interdorsal pterygiophores. Second dorsal fin with eight pterygiophores, first one divided in two narrow processes (Fig. 10b). Anal fin with 16 pterygiophores, first one widest.

**Axial skeleton.** Precaudal vertebrae 23-27 (25); caudal vertebrae 21-23 (22); total vertebrae 44-49 (47). Neural and hemal spines inserted anteriorly to vertebrae centrum. First to eighth neural spines extended laterally; fifth to eighth neural spines longer, remaining neural spines elongate and narrow. First haemal spine short and modified to

form haemal-arch funnel; haemal-arch funnel begins between fourth and fifth pterygiophores of anal fin; haemal-arch funnel with lateral expansion.

**Caudal complex.** Two narrow autogenous epurals (Fig. 11b); parhypural near to first hypural. Lower caudal plate with hypurals 1 and 2 fused. Upper caudal plate with uroneural; hypural 3, 4 and 5 autogenous. Hypurapophysis elongate and pointed. Procurrent caudal fin rays 11 (11) dorsally and 12 (12) ventrally.

**Color in alcohol** (see Fig. 1). Lateral surface of body light yellow with conspicuous silver band in most of specimens extend to pectoral-origin to caudal-fin base and wider below dorsal fins; silver band with thin border black dorsally. Few specimens with silver band darker or completely black. Lateral surface of body above band with small black chromatophores on scales border. Dorsal surface of body yellow with small black chromatophores in predorsal region, more concentrate on scales border. Ventral surface of body yellow. Dorsal surface of head and temporal region with dark brown blotches larger than eye size from snout to nape region and two smaller near each nostril. Small black chromatophores on snout, upper and lower lips, anteriormost portion of maxilla, and anteriormost portion of dentary. Background of fins transparent; pelvic and anal fin without marks. Second dorsal and anal fins with black chromatophores basally becoming inconspicuous towards tips. Caudal fin with black chromatophores at base and along middle portion of lobes.

**Color in life.** Specimens in life with overall color brighter than in those fixed (Fig. 3). Lateral surface of body with lateral band silver bright; light yellow above and white below band.

**Size.** Maximum length observed 182.2 mm SL. Total length 25 cm according to Sverlij *et al.* (1998).

**Sexual dimorphism.** No clear sexual dimorphism could be observed in specimens examined.

**Distribution.** *Odontesthes perugiae* distributes in the La Plata basin occurring only in the lower portions of the rio Uruguay and rio Paraná (Fig. 12; corresponding to the lower Paraná and lower Uruguay ecoregions *sensu* Abell *et al.* (2008)). Most of the material examined were collected directly in these two mainly rivers (Paraná and

Uruguay) while other few samples collected from tributaries of the rio Uruguay: rio Ibicuí in Brazil and rio Arapey in Uruguay.

Although *Odontesthes perugiae* has been cited to rio Negro (Cuello *et al.*, 2010; Serra *et al.*, 2014), no record was confirmed herein and the large amount of material identified as such to the reservoir Rincón del Bonete are actually *O. orientalis* (see remarks below).

**Common names.** *Odontesthes perugiae* is commonly known as “peixe-rei” (Brazil), “flecha de plata”, “matungo”, “juncalero”, “pejerrey”, “pejerrey-juncalero”, “pejerrey-picudo” “pejerrey de verano”, “pejerrey pigmeo” (Argentina and Uruguay) and “silverside” in English language.

**Remarks.** Among the already cited synonyms to *O. perugiae*, the most doubtful seems to be *O. orientalis*. Ringuelet *et al.* (1967) cited *O. orientalis* as junior synonym of *Basilichthys perugiai* and Bemvenuti (2002) synonymized to *O. perugiae*. However, Malabarba & Dyer (2002) refuted this hypothesis based on analysis of their holotypes. Although *O. orientalis* being currently considered a valid species (Dyer, 2003; Eschmeyer, 2015), some catalogues from Uruguay did not cite the species (Nion *et al.*, 2002, Teixeira de Mello, 2011) and another put doubts about its validity (Serra *et al.*, 2014).

*Odontesthes orientalis* was described based on 21 specimens collected in the rio Negro (rio Uruguay basin), more precisely in a swamp adjacent to the reservoir recognized as Rincón del Bonete (de Buen, 1950). The types were firstly deposited in the Fernando de Buen private collection (under the number V/T/1054) and, nowadays, only the holotype is housed in the MNHM (Olazarri *et al.*, 1970).

In the original description, only the holotype is illustrated (Fig. 2b) and de Buen (1950) reported the similarity between *O. orientalis* and *O. perugiae* but provided some diagnostic characters as the number of rays in the second dorsal and anal fins, the difference in size of mandibular teeth and the absence of teeth in the vomer. Nevertheless, these characters are variable in the samples of *Odontesthes perugiae* analyzed being not useful to diagnose both species. Besides, in contrast to de Buen's assertion, the holotype of *O. orientalis* also presents teeth on vomer.

Three year later, in a revision of silversides from Uruguay de Buen (1950) redescribed *O. orientalis* and again made a comparison with *O. perugiae* reporting new differences, as such the wider lips and more posterior position of dorsal fins in *O. orientalis* whose is notable in the drawings of the holotypes (see Fig. 2).

The holotype analysis of *Odontesthes orientalis* allows to observe at least one discrete count diagnosing it from *O. perugiae* and *Odontesthes* sp. n. – the lower number of longitudinal scale rows above left and right lateral bands (8 vs. 9-11). Furthermore, through of an ongoing phylogenetic analysis with molecular and morphological data and including specimens from Rincón del Bonete, it was possible to identify other differences in the osteology of the three species which lead us to assume *O. orientalis* as a valid taxon and not a junior synonym of *O. perugiae*.

### ***Odontesthes* sp. n.**

Figs. 4a, 5a, 7a, 8a, 9a, 10a, 11a, 13, 14, 16, 17

**Holotype.** UFRGS 19389, 168.7 mm SL (xr, ts), Brazil, rio Uruguay at reservoir of the Itá Hydroelectric Power Plant, Itá, Santa Catarina State, 27°16'59"S 52°22'50"W, 12 May 2014, collected by staff of the Laboratório de Biologia e Cultivo de Peixes de Água Doce of the Universidade Federal de Santa Catarina.

**Paratypes. All from Brazil.** UFRGS 17840, 12 (1 xr, 1 sk, ts), 118.2-161 mm SL, Rio Grande do Sul State, Nonoai, rio Passo Fundo, downstream of the Monjolinho Hydroelectric Power Plant, 27°20'44"S 52°43'52"W, 1 Sep 2010, R. Angrizani. UFRGS 20536, 1, 153.1 mm SL, Santa Catarina, Itá, rio Uruguay at reservoir of the Itá Hydroelectric Power Plant, 27°17'10"S 52°20'26"W, 10 May 2015, R. Guereschi. UFRGS 20537, 1, 147.2 mm SL, Santa Catarina, Concórdia, rio Uruguay at reservoir of the Itá Hydroelectric Power Plant, 27°18'32"S 52°06'05"W, 20 May 2015, R. Guereschi. UFRGS 20538, 1, 162.7 mm SL, Santa Catarina, Maximiliano de Almeida, rio Uruguay downstream of the Machadinho Hydroelectric Power Plant, 27°31'37"S 51°47'06"W, 22 May 2015, R. Guereschi. Following two lots collected in the rio Passo Fundo by a staff during an ichthyofauna rescue at Monjolinho Hydroelectric Power Plant, Rio Grande do Sul State, Nonoai, 27°20'44"S 52°43'52"W: UFRGS 10304, 2 (1



c&s), 99.8-129 mm SL, 11 Jul 2008. UFRGS 11671, 1 (ts), 156.6 mm SL, 14 May 2009.

**Nontype specimens.** MCP 40026, 3, 41.7-76.8 mm SL, Santa Catarina, Mondaí, locality of Capela, rio Uruguay, 27°11'52"S 53°38'42"W, 26 Jan 2006, C. A. S. Lucena, E. H. L. Pereira, J. P. Silva & V. A. Bertaco.

**Diagnosis.** *Odontesthes* sp. n. is distinguished from congeners with the exception of the species included in the “*O. perugiae* species-group” (*O. bicudo*, *O. ledae*, *O. mirinensis*, *O. orientalis*, *O. perugiae* and *O. piquava*) by the possession of the outer row of teeth on dentary and premaxilla shorter than those in the inner row (Fig. 14; vs. teeth of outer row larger than those of inner row or teeth of outer and inner rows of equal size).

*Odontesthes* sp. n. is distinguished from *O. bicudo*, *O. ledae* and *O. piquava* by three discrete counts: the number of scales between second dorsal and anal fins (9-10 vs. 8), the number of lower branch gill rakers (Fig. 15a, 19-25 vs. more than 26) and the number of total gill rakers (Fig. 15b, 24-31 vs. more than 32). *Odontesthes* sp. n. is distinguished from *O. mirinensis* by the first pleural rib long, attached to ventral postcleithrum (vs. first pleural rib short, not attached to ventral postcleithrum) and the following discrete measurements: the distance between origin of first dorsal fin and origin of anal fin (13.8-17.7 vs. 18.4-22.8 % of SL), the distance between origins of second dorsal and anal fins (16.5-19.7 vs. 20.0-24.1% of SL), the caudal peduncle depth (6.5-7.6 vs. 7.9-9.6 % of SL), the head depth in the posterior margin of eye (36.1-39.4 vs. 48.0-62.0 % HL), the distance between snout tip and posterior corner of labial ligament (31.9-37.0 vs. 21.1-31.4 % of HL) and the orbit diameter (19.5-22.9 vs. 27.3-36.6 % of HL). *Odontesthes* sp. n. is distinguished from *O. perugiae* by differences in the snout length (Fig. 5, 35.8-39.5 vs. 26.1-35.5 mm of HL), the lateral condyles of vomer slightly rounded and anterior margin pointed (Fig. 7; vs lateral condyles of vomer distinctly rounded and anterior margin slightly pointed), the dermosphenotic with medial flange readily narrow (Fig. 4; vs. dermosphenotic with medial flange large covering all its extension), the trigeminal foramen enclosed only by prootic and sphenotic (Fig. 8; vs. trigeminal foramen enclosed by prootic, sphenotic, and pterosphenoid), the palatine with a distinct rounded dorsal process (vs. palatine with a small rounded dorsal process), the supracleithrum narrow (Fig. 9; vs. supracleithrum wide curved medially), two interdorsal pterygiophores (vs. three to five interdorsal pterygiophores), the first pterygiophore of second dorsal divided in two wide processes

(Fig. 10; vs. first pterygiophore of second dorsal in two narrow processes, and the epural 1 with an anterior process basally (Fig. 11; vs. epural 1 narrow basally). *Odontesthes* sp. n. is readily distinguishable of *O. orientalis* in the discrete number of longitudinal scale rows above left and right lateral bands (9-10 vs. 8).

**Description.** Morphometric and meristic data in Tables 1-2. Body elongate and slender; dorsal profile straight from snout tip to caudal peduncle. Ventral body profile slightly convex from tip of snout to origin of anal fin; straight and ascending along anal fin and convex near end of caudal peduncle. Caudal peduncle longer than deep.

Head relatively large (22.1-24.8% of SL); dorsal profile straight from snout to posterior tip of supraoccipital bone; ventral profile of head straight or slightly concave from snout through region below anterior portion of eye. Snout relatively long (Fig. 5a; 35.8-39.5 % of HL), pointed from dorsal view and slightly depressed from dorsal lateral view. Mouth terminal; protractile with large gape horizontal from lateral view and positioned in horizontal line crossing center of eye. Eyes rounded and well developed from lateral view, diameter plainly smaller than snout length.

Pectoral-fin rays  $i+11-12$  ( $i+12$ ); unbranched and 1st to 4th branched rays longer, not reaching posterior to vertical through pelvic-fin origin. Pelvic-fin rays  $i+5$  ( $i+5$ ); unbranched and branched rays of same length, not reaching anal-fin origin. Pelvic fin insertion closely each other with interpelvic membrane uniting them at base or half-length of rays. First dorsal-fin rays  $iv-v$  ( $iv$ ) with origin at same line or slightly posterior to anus and anterior to anal-fin origin. Second dorsal-fin rays  $ii+7-8$  ( $ii+7$ ); origin in second half of anal-fin base. Anal-fin rays  $ii+13-15$  ( $ii+13$ ) with origin in final insertion of first dorsal fin, distal border usually concave. Principal caudal-fin rays  $i+15+i$  ( $i+15+i$ ), with scales at least up to half of its length.

Scales large and cycloid with posterior margin smooth; striae forming complete circles. Scales in lateral line series over lateral band 49-53 (49). Pored lateral line scales before the first dorsal fin 22-26 (22). Rows of scales between origin of first dorsal fin and origin of anal fin 9-10 (9). Rows of scales between origin of first dorsal fin and posterior insertion of anal fin 8-9 (9). Dorsal scales between posterior insertion of first dorsal fin and origin of second dorsal fin 7-9 (8). Longitudinal scale rows above left and right lateral bands 9-10 (10). Predorsal scales 21-26 (23). Rows of longitudinal scales in

the opercle 6-10 (7). Rows of longitudinal scales below eye 2 (2). Rows of longitudinal scales around caudal peduncle 16-18 (16).

**Osteological description. Neurocranium.** Vomer strongly concave from ventrolateral view; with lateral condyles slightly rounded, anterior margin pointed and three pointed posterior processes; two lateral and one central more elongate and extending to parasphenoid (Fig. 7a). Vomer with three tooth patches with several teeth in some specimens connected by single row of smaller similar teeth. Parasphenoid elongate and narrow with anterior portion wider; posterior portion with narrow lateral wings extending to basioccipital. Basioccipital rectangular, rough and covered dorsally by exoccipital. Exoccipital usually with two foramens and laterally expanded (exoccipital wing); connected dorsally with basioccipital and anteriorly with pterotic. Supraoccipital with forked laminar projection contacting epioccipital dorsally and parietal ventrally. Epioccipital elongate, flattened and with lateral extension; contacting supraoccipital ventrolaterally. Prootic large, trigeminofacial foramen large in contact with prootic and sphenotic (Fig. 8a). Sphenotic rectangular with anterodorsal process contacting frontal. Dermosphenotic slender with two pores connected dorsally to frontal and medial flange narrow covering all its extension (Fig. 4a). Frontals rectangular with anterior portion rounded and covering more than half skull length. Lateral ethmoid broad not contacted with parasphenoid. Nasal sensory canal detached anteriorly with ventral process pointed and contacting lacrimal subnasal shelf. Lacrimal expanded ventrally almost contacting infraorbital 2.

**Suspensorium.** (see Fig. 16) Hyomandibula with dorsal head wide and robust and ventral portion narrow; three articulating surfaces and foramen to allocate hyomandibular nerve. Symplectic rectangular and narrow with anterior portion thinner and posterior portion "v" shaped. Palatine without teeth with distinct dorsal process rounded; anterior portion almost contacting quadrate. Ectopterygoid drop-shaped located between anterior portion of palatine and posterior portion of quadrate. Quadrate contacting anguloarticular anteriorly and endopterygoid dorsally. Endopterygoid well developed with dorsal margin convex; contacting with palatine and quadrate. Metapterygoid rectangular and wide.

**Jaws** (see Fig. 16). Maxilla curved, elongate with groove anteriorly and process with protrusion posteriorly. Premaxilla with two rows of pointed teeth; teeth of outer row

with half length of teeth of inner row; inner row with teeth curved inward; dorsal margin of premaxilla with process ascending into maxilla groove; anterior process longer than dorsal process. Rostral cartilage long almost contacting interpremaxillary ligament. Interpremaxillary ligament narrow making premaxilla close each other. Dentary with two rows of pointed; teeth of outer row with half length of teeth of inner row; inner row with teeth curved inward; ventral margin concave. Dentary coronoid process broad and rounded, taller than anguloarticular coronoid. Meckel' cartilage elongate and narrow. Anguloarticular coronoid pointed dorsoposteriorly and connected with retroarticular ventroposteriorly. Retroarticular with dorsoposterior portion pointed and connected to quadrate. Coronomeckelian elongate located over anguloarticular coronoid from lateral view.

**Opercular series** (see Fig. 16). Preopercle curved with anterior and posterior portions elongated and pointed. Preopercular sensory canal with eight pores; pores 1, 2, 7 and 8 open and pores 3, 4, 5 and 6 enclosed by bone Interopercle elongated with anterior portion pointed and posterior broad. Subopercle comma-shaped. Opercle broad with pointed process in superior margin and ventral margin over subopercle.

**Branchial basket.** Urohyal with broad posterior portion and two separate expansions in anterior portion. Lower branch gill rakers lower 19-25 (22); upper branch gill rakers 3-6 (5); total gill rakers 24-31 (27). Hyoid arch with six branchiostegals rays; four connected in anterior ceratohyal and two connected in posterior ceratohyal. Last three branchiostegal rays widest. Posterior ceratohyal and anterior ceratohyal separated by cartilage, with bone connection in medial portion. Interhyal rectangular and completely ossified connected through cartilage with ceratohyal. Ventral hypohyal rectangular, connected to ceratohyal by bone projections. Basihyal elongate wider posteriorly. Ceratobranchials 1-4 narrow and long; fifth ceratobranchial enlarged in mid-length with several teeth of different sizes; teeth of outer row longer. Four epibranchials (elongated and straight with cartilage at tips; epibranchials 1, 2 and 3 with pointed processes in anterior margin; longer in epibranchial 3; epibranchial 4 trapezoidal. Pharyngobranchial 1 long and ossified, pharyngobranchials 2 rectangular wider than long with several teeth; pharyngobranchial 3 large and wide with several teeth; pharyngobranchial tooth plate well developed triangular with several teeth.

**Pectoral girdle.** Supracleithrum narrow, posttemporal connected ventrally to supracleithrum with two narrow and pointed processes; dorsal process largest (Fig. 9a). Cleithrum with dorsomedial wing narrow not reaching scapular foramen and anterior portion connected with coracoid. Coracoid partially separated from scapula by cartilage; scapula with rounded scapular foramen. Radials with ventral and dorsal borders cartilaginous; radial 1 and 2 largest. Extrascapular bone divided in two elements over to posttemporal (Fig. 9a).

**Pelvic girdle.** Pelvic girdle with three pointed processes; dorsal plate well developed, dorsolateral process forming an angle less than 90 degrees with dorsal plate; median process smaller; medial plate small not reaching anterior tip of dorsal plate.

**Medians fins.** First dorsal fin with four pterygiophores; first one flat and longer than wide. Two interdorsal pterygiophores. Second dorsal fin with nine pterygiophores, first divided in two wide processes and last one rudimentary (Fig. 10a). Anal fin with 16 pterygiophores, first one widest.

**Axial skeleton.** Precaudal vertebrae 24-27 (24); caudal vertebrae 22-23 (22); total vertebrae 46-49 (46). Neural and hemal spines inserted anteriorly to vertebrae centrum. First to ninth neural spines extended laterally; seventh to ninth neural spines longer, remaining neural spines elongate and narrow. First haemal spine short and modified to form haemal-arch funnel; haemal-arch funnel begins between second-fourth and third-five pterygiophores of anal fin; haemal-arch funnel with lateral expansion.

**Caudal complex.** (see Fig. 11a) Two narrow autogenous epurals, epural 1 with anterior process basally; parhypural near to first hypural. Lower caudal plate with hypurals 1 and 2 fused. Upper caudal plate with uroneural; hypural 3, 4 and 5 autogenous. Hypurapophysis narrow and pointed. Procurrent caudal fin rays 11 (11) dorsally and 12 (12) ventrally.

**Color in alcohol.** (see Fig. 13) Lateral surface of body light yellow with conspicuous silver band in most of specimens extend to pectoral-origin to caudal-fin base and wider below dorsal fins; silver band with thin dorsal border black. Few specimens with silver band darker or completely black. Lateral surface of body above band with small black chromatophores on scales border. Dorsal surface of body yellow with small black chromatophores in predorsal region, more concentrate on scales border. Ventral surface

of body yellow. Dorsal surface of head and temporal region with dark brown blotches larger than eye size from snout to nape region and two smaller near each nostril. Small black chromatophores on snout, upper and lower lips, anteriormost portion of maxilla, and anteriormost portion of dentary. Background of fins transparent; pelvic and anal fin without marks. Second dorsal and anal fins with black chromatophores basally becoming inconspicuous towards tips. Caudal fin with black chromatophores at base and along middle portion of lobes.

**Color in life.** Although none specimen could be analyzed in life, a photo taken just after fixation shows overall color brighter than in those in alcohol, the margins of second dorsal and anal fins reddish and laterodorsal region of body reticulated due to conspicuous presence of black chromatophores in scale borders (Fig. 17).

**Size.** Maximum length observed in types 168.7 mm SL.

**Sexual dimorphism.** No clear sexual dimorphism could be observed in the specimens examined.

**Distribution.** *Odontesthes* sp. n. is known to the upper rio Uruguay and the rio Passo Fundo (Fig. 12); corresponding to the upper rio Uruguay ecoregion *sensu* Abell *et al.* (2008). All types were sampled on reservoir or just downstream of three Hydroelectric Power Plants of the rio Uruguay basin (Itá, Machadinho and Monjolino). Until now, just in one locality without influence of dams, three specimens of *Odontesthes* sp. n. were sampled (see remarks). Other congeners occurring sympatrically in the upper rio Uruguay with *Odontesthes* sp. n. are *O. bonariensis* (Valenciennes) and *O. humensis* de Buen.

A catalogue of fishes from upper rio Uruguay presents a silverside photo that seems to be *Odontesthes* sp. n. (Zaniboni *et al.*, 2004: pg. 13). The catalogue is based on collections made along seven year (1995-2002) in a stretch of upper rio Uruguay and some of its tributaries. Unfortunately, the sampled fishes were not preserved or catalogued in collections precluding the examination of the *Odontesthes* illustrated. In the catalog, the silverside was called "*Odontesthes* aff. *perugiae*" and the other ten specimens sampled ranged from 69-207 mm of total length. Considering the present results, the possibility of all these specimens sampled and cited in this catalogue being *Odontesthes* sp. n. is quite acceptable.

**Common names.** *Odontesthes* sp. n. is commonly known as “peixe-rei” in Brazil.

**Remarks.** Three small specimens (MCP 40026, 41.7-48.8 mm SL) were fixed with open mouth and could not be measured and analyzed in detail. However, some diagnostic features were confirmed (such as large head, long snout and nine rows of scales between origin of first dorsal fin and origin of anal fin) leading us to refer them as nontypes (Fig. 12).

## Discussion

*Odontesthes perugiae* and *Odontesthes* sp. n. present all diagnostic characters reported for the genus according to Dyer (1997, 1998): mesethmoid absent; opercle fenestrated and with a medial lamina between anterior and posterior struts; trigeminal foramen enlarged and enclosed by prootic, sphenotic, and pterosphenoid (Fig. 8b); ventral and dorsal processes of maxillary head of about equal length (Fig. 16); mandibular branch of A1 muscle tendon present anterior to lacrimal branch; and anterior haemal spines short. The only exception is in the trigeminal foramen enclosed only by the prootic and sphenotic in *Odontesthes* sp. n. (Fig. 8a) in contrast to Dyer (1997, 1998). This character state is also confirmed to other *Odontesthes* species from laguna dos Patos system and for now being interpreted as intermediate between a completely enclosing by the prootic (plesiomorphic state) and by the prootic, sphenotic and pterosphenoid (derived state).

*Odontesthes perugiae* and *Odontesthes* sp. n. also present the outer row of teeth on dentary and premaxilla shorter than those in the inner row (Fig. 14) – character mentioned by Malabarba & Dyer (2002) as shared by the species included in the “*O. perugiae* species-group” – and confirmed herein as being invariable and unique to this species complex on the genus.

**Intragenetic comparisons.** As reported by Malabarba & Dyer (2002), the overall similarity among the species belonging to the “*O. perugiae* species-group” and the few samples available in the collections have been obstacles to elucidated taxonomic issues within the complex. Another aspect that increases the complexity and misinformation on “*O. perugiae* species-group” is the mistakenly identification of a large amount of

*Odontesthes* populations distributed in the costal drainages from southern Brazil and Uruguay as *Odontesthes perugiae*, a species originally described from freshwater in Argentina.

Externally, *Odontesthes perugiae* and *Odontesthes* sp. n. are readily more elongate than other species included in the “*O. perugiae* species-group,” sharing the largest number of lateral line scales and number of pored lateral line of scales before first dorsal fin (Fig 18). *Odontesthes perugiae* and *Odontesthes* sp. n. are distinguishable from the species distributed in rio Tramandaí system (*O. bicudo*, *O. ledae* and *O. piquava*) by the number of longitudinal scale rows above left and right lateral bands (9-11 vs. 6-7) and by the large number of scales between second dorsal and anal fins (9-10 vs. 8), respectively.

*Odontesthes* sp. n. distinguishes from *O. mirinensis* by several measures related to the head depth and body depth (such as distances between origins of first and second dorsal fins to origin of anal fin). Even though with some slightly overlapping, these measures also differ between *O. perugiae* and *O. mirinensis* (see diagnosis), being the latter the deepest *Odontesthes* species within the group.

Besides *Odontesthes perugiae* and *Odontesthes* sp. n., *O. orientalis* is another member of the “*O. perugiae* species-group” occurring in the La Plata basin and presenting similar external morphology. For now, we provide just one discrete count observed in the holotype of *O. orientalis* to diagnose it from *O. perugiae* and *Odontesthes* sp. n.: the lower number of longitudinal scale rows above left and right lateral bands (8 vs. 9-11). However, an ongoing phylogenetic analysis identified other conspicuous differences in the osteology among these three species being scope of another paper.

In a specific comparison between *Odontesthes perugiae* and *Odontesthes* sp. n., it is possible to recognized two distinct groups with a small overlapping area in a PCA analysis (Fig. 19) and a clear the difference in their snout lengths (Fig. 5). In addition to those characters, the following counts and measurements (even though overlapping in some degree) can be useful to diagnose *Odontesthes* sp. n. from *O. perugiae*: the modal number of longitudinal rows of scales between second dorsal and anal fins (9-10; modally 9 vs. 9-10; modally 10), the distance between snout tip and posterior angle of



labial ligament (Fig. 20, 31.9-37.0 vs. 23.1-33.0% of HL) and the head depth in the posterior margin of eye (36.1-39.4 vs. 38.2-52.7% of HL).

**Comments on *Odontesthes perugiae* type locality and distribution.** *Odontesthes perugiae* was described with a single specimen (USNM 55572) collected by Mr. John W. Titcomb in an expedition in Argentina between 1903 and 1904. Evermann & Kendall (1906) when described *O. perugiae* mentioned the type-locality as “Argentina, locality label lost, probably from fresh water”.

In a general context of the paper, Evermann & Kendall (1906) reported that the freshwater fishes came from “(...) Rio Primero in the Province of Cordoba, and from the headwaters of the Rio Negro, chiefly Lakes Nahuel Huapi and Traful and tributary or neighboring waters (...)” and “(...) unfortunately when received some of the labels had become partly effaced, making some of the localities uncertain (...)”. Unfortunately, the last example applies to *O. perugiae* and put its type locality as a question until now without resolution.

Some notes of Titcomb cited in Evermann & Kendall (1906) provided valuable information about the freshwater environments explored in his expedition classifying them in three classes:

- (1) the cold clear waters of the Cordilleras and rivers having their sources in the Andes from the Limay south;
- (2) the clear water streams connected to ponds with constant inflow and outflow and not having high temperatures in the summer, as example of this environments are cited the “streams flowing south from the Sierras in the Province of Buenos Aires” and for same region the “Lago de Bravos and Lago de los Padres”. It is also commented that the waters in the northern provinces of the Rio Primero and the Dique San Roque are classified in this class. In the final sentence of this class, Mr. Titcomb commented that “all of them are practically unproductive, containing only small fishes”;
- (3) and the “streams which are sluggish and more or less muddy, and have an excessive high temperature in the summer; pounds and lakes which are natural basins

for catching surface water, which never go dry, and which have no regular supply or discharge of water”.

Reviewing the three classes of Titicomb, the most probable region where the holotype was collected is described in the item (2) and related to this passage: “streams flowing south from the Sierras in the Province of Buenos Aires”. These “Sierras” commented by Titicomb could be the western mountains in the Córdoba Province and their south streams probably are those draining to the río Carcarañá (lower Paraná basin; Fig. 12).

*Odontesthes perugiae* has been cited in several catalogues all of them congruent at least in a large scale that the species distributes in the La Plata basin (Fowler, 1943; Ringuelet, 1967; Sverlij *et al.*, 2008; Dyer, 2003; López *et al.*, 2003; Liotta, 2006). Menezes *et al.* (2003) erroneously cited the species in a checklist of marine fishes from Brazil as occurring in the Occidental South Atlantic from Brazil to Argentina.

A more refined and recent distribution data of *O. perugiae* is available in Cuello *et al.* (2010). The authors corroborated the most data include in those catalogues (lower Paraná and lower Uruguay basins) and added two records from Corrientes Province in Argentina referring mistakenly as from the upper Paraná basin.

Based on data presented, *O. perugiae sensu stricto* inhabits the lower portions of rio Paraná and rio Uruguay basins (Fig. 12). Interestingly, this distribution is not congruent with the other two *Odontesthes* species included in the “*O. perugiae* species group” from La Plata basin: *Odontesthes* sp. n. so far known to the upper rio Uruguay; *O. orientalis*, even though present in the rio Negro, have its records restricted to reservoir Rincón del Bonete, upstream to Rio Negro dam.

Some papers have discussed the fish endemism in the upper rio Uruguay basin (Miquelarena & López, 2004; Rican & Kullander, 2008; Carvalho & Reis, 2009) and several others cited species recognized only for this section of the drainage (Lucena & Kullander, 1992; Pereira & Reis, 2002; Ghazzi, 2008; Malabarba *et al.*, 2009; Menezes & Weitzman, 2011). Abell *et al.* (2008) divided the Uruguay basin in the upper and lower portions – divided by the “Salto do Yucumã” (Brazil) or “Saltos del Moconá” (Argentina) falls – as different ecoregions for freshwater fishes (Fig. 12). Our results

presenting *Odontesthes* sp. n. endemic to the upper rio Uruguay further reinforces this area of endemism hypothesis.

**Additional material examined.** *Atherinops affinis*. USA: UMMZ 72212, 35, 98-256 mm SL, Newport Beach, near mouth on Bay, California. *Atherinopsis californiensis*. USA: UMMZ 190946, 5, 18-75 mm SL, Brighton Beach, Terminal Island, California. *Basilichthys semotilus*. Peru: UMMZ 218074, 5 (xr), 69-128 mm SL, Quebrada Ucucha. *Basilichthys* sp. Peru: UMMZ 217954, 5, 10.5-111 mm SL, río Locumba, drainage, Tacna. *Chirostoma estor*. Mexico: UMMZ 248432, 5, 126-146 mm SL, Lake Patzcuaro, Michoacan. *Leuresthes tenuis*. USA: UMMZ 65910, 3, 120-143 mm SL, San Pedro, California. *Odontesthes argentinensis*. UFRGS 15721, 10, 34.4-151.8 mm SL, praia de Quintão, Quintão. *Odontesthes bicudo*. Brazil: MCP 26153, holotype, 164 mm SL, lagoa Emboaba, Osório. MCP 21398, 6, paratypes, 128.5-203.6 mm SL, lagoa Lessa, Tramandaí. MCP 21401, 1, paratype, 221.5 mm SL, lagoa Emboaba, Osório. MCP 21402, 4, paratypes, 151.3-173 mm SL, lagoa Emboaba, Osório. MCP 21404, 5, paratypes, 155-178.9 mm SL, lagoa Horácio, Osório. MCP 21593, 1, lagoa Emboaba, Osório. FMNH 103613, 4, 104.1-185.2 mm SL, lagoa Caconde, Osório. MCP 45883, 4, 126.6-147.5 mm SL, lagoa Caconde, Osório. MZUSP 40384, 7, 149-171.1 mm SL, lagoa Emboaba, Osório. UFRGS 5029, 13, 125.5-179.2 mm SL, UFRGS 5034, 4, 128.7-173.3 mm SL, UFRGS 5047, 1, 167.3 mm SL, lagoa Emboaba, Osório. UFRGS 5050, 15, 109-141.7 mm SL, lagoa Emboaba, Osório. UFRGS 5094, 4, 61.9-166.7 mm SL, lagoa Caconde, Tramandaí. UFRGS 5096, 2, 177.6-198.5 mm SL, lagoa Caconde, Tramandaí. UFRGS 5097, 9 (1 c&s), 119-171 mm SL, lagoa Custódias, Tramandaí. UFRGS 5234, 2, 152.6-160.4 mm SL, lagoa Caconde, Tramandaí. UFRGS 5322, 4, 121.5-132.4 mm SL, lagoa Caconde, Tramandaí. UFRGS 5338, 8, 124.2-160.6 mm SL, lagoa Emboaba, Osório. UFRGS 5656, 6, 79.3-141.8 mm SL, lagoa Caconde, Tramandaí. UFRGS 15114, 1, lagoa Prainha, Tramandaí. UMMZ 221328, 10 (1 c&s), 139-178 mm SL, lagoa Emboaba, Tramandaí. *Odontesthes bonariensis*. Argentina: NMHN 4407, holotype, 204.4 mm SL, Buenos Aires. UMMZ 218609, 12 (2 c&s), 42.5-146 mm SL, laguna Sauce Grande, Buenos Aires. UMMZ 218800, 5, 59.2-92.6 mm SL, laguna El Hinojo, Buenos Aires. Brazil: MCP 8367, 1, 283.8 mm SL, reservoir at Lomba do Sabão, Viamão. MCP 8368, 1, 269.1 mm SL, reservoir at Lomba do Sabão, Viamão. MCP 8543, 1, 218.1 mm SL, Farroupilha. MCP 10536, 2, 158.4-164.1 mm SL, Ilha Mauá, Jacuí, Porto Alegre. MCP 20818, 3, 134.8-162.6 mm SL, lagoa dos Quadros,

Maquiné. MCP 21407, 1, 132 mm SL, Praia da Alegria, Guaíba. UFRGS 16440, 1, lagoa Mangueira, Santa Vitória do Palmar. UFRGS 17131, 1, rio Passo Fundo on reservoir of the Monjolinho dam. UFRGS 17241, 2, 167.4-276.1 mm SL, Capiqui reservoir, Passo Fundo. Uruguay: UMMZ 233276, 5 (xr), 82-105.1 mm SL, exactly locality unknown. *Odontesthes gracilis*. Chile: USNM 163254, 16 (xr), 41.0-65.0 mm SL, Juan Fernandez' Island, Pacific Ocean, Buenos Aires. *Odontesthes hatcheri*. Argentina: USNM 339161, 16 (xr), laguna Traful. *Odontesthes humensis*. Brazil: MCP 46610, 1, 138.5 mm SL, rio Uruguai, Uruguiana. UFRGS 4130, 1, 128.6 mm SL, arroio Velhaco, Tapes. UFRGS 16214, 1 (c&s), lagoa Mangueira, Santa Vitória do Palmar. UFRGS 16205, 2, lagoa Mangueira, Santa Vitória do Palmar. UFRGS 16448, 2, lagoa Mangueira, Santa Vitória do Palmar. UFRGS 17585, 1, arroio Candiota, Jaguarão. UFRGS 17772, 1, lago Guaíba at Clube Jangadeiros, Porto Alegre. Uruguay. MHNM 1806, holotype, 150.9 mm SL, río Negro. MHNM 1807, 10, paratypes, 92.1-133.7 mm SL, río Negro, Durazno. ZVC-P 5668, 1, 198.2 mm SL, arroyo Yaguareté. *Odontesthes incisa*. Argentina: USNM 163254, 16 (xr), Atlantic ocean, Buenos Aires. *Odontesthes ledae*. Brazil: MCP 26151, holotype, 135.5 mm SL, lagoa Fortaleza, Cidreira, Brazil. MCP 13849, 5, paratypes, 145.8-202.5 mm SL, lagoa Solidão, Mostardas. MCP 21397, 6, paratypes, 60.6-106.7 mm SL, lagoa Fortaleza, Cidreira. ANSP 168864, 5, 157.5-190.9 mm SL, lagoa Tarumã, Palmares do Sul. FMNH 103612, 5, 82.5-171.9 mm SL, lagoa Rondinha, Cidreira. MCP 21348, 1, lagoa Fortaleza, Cidreira. MCP 21591, 1, lagoa Fortaleza, Cidreira. UFRGS 5038, 4 (1 c&s), lagoa da Rondinha, Cidreira. UFRGS 5101, 9, 107.3-142.9 mm SL, lagoa dos Barros, Osório. UFRGS 5363, 5, 69.2-174.1 mm SL, lagoa Palmital, Osório. UFRGS 14458, 1, 109.3 mm SL, lagoa Rondinha, Pinhal. UFRGS 14459, 1, 119.6 mm SL, lagoa dos Quadros, Osório. UFRGS 14460, 1, 177 mm SL, lagoa Palmital, Osório. UFRGS 15635, 3, 32.2-42.8 mm SL, lagoa Fortaleza, Cidreira. UFRGS 16866, 1, lagoa Cerquinha, Pinhal. UFRGS 16871, 1, lagoa Corvina, Mostardas. UFRGS 17262, 1, lagoa da Porteira, Quintão. UFRGS 15634, 55, lagoa da Corvina, Mostardas. *Odontesthes mauleanum*. Chile: UMMZ 215459, 5 (xr), 35-110 mm SL, Estero Catapilco at la Laguna, Valparaiso. *Odontesthes mirinensis*. Brazil: MCP 17696, holotype, 106.1 mm SL, lagoa Mirim, Rio Grande. MCP 21420, 3, paratypes, 121.3-127.7 mm SL, collected with holotype. MCP 21562, 5 (1 c&s), 71.6-83.7 mm SL, lagoa Mirim, Rio Grande. MCP 21587, 1, 116.8 mm SL, canal São Gonçalo, Pelotas. MZUSP 26639, 6, 61.3-116.8 mm SL, lagoa Mirim, Rio Grande. UFRGS 6375, 1 (c&s), lago Guaíba, Guaíba. UFRGS 19970, 1, 98.1 mm SL,

praia do Pontal, Arroio Grande. MZUSP 10353, 1, 148.4 mm SL, rio Guaíba, Ponta Grossa. Uruguay: MCP 43032, 2, 82.6-83.4 mm SL, lagoa Mirim, Cerro Largo, UMMZ 233277, 4, 106.1-126.5 mm SL, lagoa Mirim at río Cebollati mouth, Treinta y Tres. UMMZ 233281, 2, 86.1-88.5 mm SL, lagoa Mirim. *Odontesthes nigricans*. Chile: UMMZ 218798, 5 (1 c&s), 192.0-216.0 mm SL, Tierra del Fuego's island. *Odontesthes orientalis*. All from reservoir Rincón del Bonete or its tributaries, río Negro basin, Uruguay. MHNM 1808, holotype, 104.4 mm SL. ZVCP 6491, 2, 166.1-173.2 mm SL, Tacuarembó. ZVC-P 12081, 3, 172-205.7 mm SL, arroyo Sauce, Tacuarembó. ZVC-P 12087, 1, 172.5 mm SL, arroyo Las Cañas, Durazno. ZVC-P 12152, 7, 167.1-179 mm SL, arroyo Malo, Tacuarembó. ZVC-P 12169, 1, 150.7 mm SL, arroyo Las Cañas, Durazno. ZVC-P 12179, 1, 140.1 mm SL, arroyo Laureles, Tacuarembó. ZVC-P 12187, 1 (c&s), 156.1 mm SL, arroyo Tala, Durazno. *Odontesthes platensis*. Argentina: UMMZ 231952, 1 (c&s), 119.0 mm SL, rio Chubut. *Odontesthes piquava*. Brazil: MCP 26152, holotype, 135.7 mm SL, lagoa Pinguela, Osório. MCP 21403, 4, paratypes, 129.4-185.5 mm SL, lagoa Peixoto, Osório. MCP 21406, 5, paratypes, 127-176.2 mm SL, lagoa Palmital, Osório. MCP 21592, 1, lagoa da Pinguela, Osório. FMNH 103614, 2, 153.9-186.1 mm SL, lagoa Peixoto, Osório. UFRGS 4956, 11 (2 c&s), lagoa Palmital, Osório. UFRGS 10447, 1, 93.3 mm SL, lagoa dos Quadros, Tramandaí. UFRGS 16672 1, 130.1-135.8 mm SL, lagoa dos Quadros, Tramandaí. UFRGS 16673, 2, 115.2-130.1 mm SL, lagoa dos Quadros, Capão da Canoa. UFRGS 16674, 2, 124.7-133.0 mm SL, lagoa dos Quadros, Tramandaí. UFRGS 16869, 11, 31.9-136.9 mm SL, lagoa Itapeva, Arroio do Sal. UFRGS 17007, 1, 263.1 mm SL, lagoa dos Quadros, Tramandaí. *Odontesthes regia*. Chile: UMMZ 215521, 12 (1 c&s), 152-172 mm SL, río Valdivia drainage. *Odontesthes retropinnis*. Argentina: CAS 69624, 1, 121.7 mm SL, Buenos Aires. UMMZ 218796, 28 (1 c&s), artificial pond at Los Talas, Buenos Aires. Uruguay: MHNM 1809, holotype, 132.6 mm SL, Embalse del Río Negro, Durazno. ANSP 67823, 1, 120.1 mm SL, río Santa Lucia, Canelones. ANSP 54088, 1, 138.8 mm SL, Florida. FMNH 105435 (xr), 1, 116 mm SL, río Cebollati at Paso de Averias. ZVC-P 1159, 10, 86.2-178.3 mm SL, arroyo Cuaró Grande, Artigas. ZVC-P 1160, 11, 79-134.4 mm SL, arroyo Cuaró Grande, Artigas. ZVC-P 4052, 2, 193.5-203.1 mm SL, río Negro at reservoir Rincón del Bonete, Tacuarembó. ZVC-P 4494, 2, 117.5-117.9 mm SL, Estancia el Relincho, Puntas del arroyo La Boyada, San José. ZVC-P 5385, 3, 91.4-114.3 mm SL, río Santa Lucia, Arequita, Lavalleja. Country unknown: MCZ 147907, 1, 125.9 mm SL, rio Uruguay. MCZ 147921, 1, 182 mm SL, rio Uruguay. *Odontesthes*

*smitti*. Chile, UMMZ 218448, 16, 150.5-262 mm SL, fish market at Punta Arenas.

***Odontesthes* sp.** All from Brazil: MCP 21346, 6, lago Guaíba at Praia da Alegria, Guaíba. MCP 21347, 2, lago Guaíba at Praia da Alegria, Guaíba. MCP 21343, 19, lago Guaíba, Barra do Ribeiro. MCP 21382, 2, laguna dos Patos, São José do Norte. UFRGS 10445, 7, 80.1-103.7 mm SL, lago Guaíba, Porto Alegre. UFRGS 10446, 19, 76.7-110.6 mm SL, laguna dos Patos at Saco de Tapes, Tapes. UFRGS 11287, 1, lago Guaíba at Praia da Alegria, Guaíba. UFRGS 15820, 1, laguna dos Patos near Balneário Rebello, Tapes. UFRGS 15821, 23, lago Guaíba at Praia da Alegria, Guaíba. UFRGS 15822, 1, lago Guaíba at Celupa stream mouth, Guaíba. UFRGS 13609, 36, laguna dos Patos, São Lourenço do Sul. UFRGS 13821, 5, lago Guaíba at Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre. UFRGS 17104, 2, 118.4-122.9 mm SL, laguna dos Patos, Barra do Ribeiro. UFRGS 17605, 4, 27.6-97.0 mm SL, laguna dos Patos, Tapes. UFRGS 17833, 1, lagoa Mirim, Santa Vitória do Palmar. UFRGS 17836, 2, lagoa Mirim, Santa Vitória do Palmar. UFRGS 17838, 2, 58.0-131.9 mm SL, lagoa Mirim, Santa Vitória do Palmar. All following lots from lagoa Mangueira, Santa Vitória do Palmar: UFRGS 16406, 2, UFRGS 15710, 4, 131.3-140.5 mm SL. UFRGS 15711, 9, 31.9-167.9 mm SL. UFRGS 16680, 1, 180.0 mm SL. UFRGS 16681, 5, 143.1-198.5 mm SL. UFRGS 17604, 1, 166.8 mm SL.

## References

- Abell, R., M. L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandrak, S. L. Balderas, W. Bussing, M. L. J. Stiassny, P. Skelton, G. R. Allen, P. Unmack, A. Naseka, R. Ng, N. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J. Y. Higgins, T. J. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H. L. López, R. E. Reis, J. G. Lundberg, M. H. S. Pérez & R. Petry. 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *Bioscience*, 58: 403-414.
- Beheregaray, L. B., P. Sunnucks & D. A. Briscoe. 2002. A rapid radiation associated with the last sea-level changes in southern Brazil: the silverside *Odontesthes perugiae* complex. *Proceedings Royal Society London*, 269: 65-73.
- Bemvenuti, M. A. 1995. *Odontesthes mirinensis*, sp. n. um novo peixe-rei (Pisces, Atherinidae, Atherinopsinae) para o extremo sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12: 881-903.

- Bemvenuti, M. A. 1997. Relações morfológicas e osteológicas entre *Odontesthes perugiae* e *O. mirinensis* (Teleostei: Atherinidae, Atherinopsinae). *Atlântica*, 19: 113-131.
- Bemvenuti, M. A. 2002. Diferenciação morfológica das espécies de peixes-rei, *Odontesthes* Evermann & Kendall (Osteichthyes, Atherinopsidae) no extremo sul do Brasil: morfometria multivariada. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19: 251-287.
- de Buen, F. 1950. Una nueva especie de Atherinidae (*Odontesthes orientalis* de Buen). *Publicaciones Contribuciones a la Ictiología I*, 3: 145-152.
- de Buen, F. 1953. Los pejerreyes (Familia Atherinidae) en la fauna Uruguaya, con descripción de nuevas especies. *Boletim do Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo*, 4: 3-80.
- Brannan, T., B. Althof, L. J. Jacobs, J. Norby & S. Rubenstein. 2000. SigmaPlot. Exact Graphics For Exact Science. Version 6.1 for Windows. SPSS.INC.
- Campanella, D., L. C. Hughes, P. J. Unmack, D. D. Bloom, K. R. Piller & G. Ortí. 2015. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny of Atheriniformes (Teleostei, Ovalentaria). *Molecular phylogenetics and evolution*, 86: 8-23.
- Carvalho, T. P. & R. E. Reis. 2009. Four new species of *Hisonotus* (Siluriformes: Loricariidae) from the upper rio Uruguay, southeastern South America, with a review of the genus in the rio Uruguay basin. *Zootaxa*, 2112: 1-40.
- Chernoff, B. 1986. Phylogenetic relationships and reclassification of menidiine silverside fishes with emphasis on the tribe Membradini. *Proceedings Academy Natural Sciences Philadelphia*, 138: 189-249.
- Crabtree, C. B. 1987. Allozyme evidence for the phylogenetic relationships within the silverside subfamily Atherinopsinae. *Copeia*, 1987: 860-867.
- Cuello, M. V., A. Solari & M. L. García. 2010. Pisces, Atheriniformes, Atherinopsidae, *Odontesthes perugiae* Evermann and Kendall, 1906: Distribution extension, new records and geographic distribution map for the species. *Check List, Journal of species list and distribution*, 6: 309-310.

Dyer, B. S. & B. Chernoff. 1996. Phylogenetic relationships among atheriniform fishes (Teleostei: Atherinomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 117: 1-69.

Dyer, B. S. 1997. Phylogenetic revision of Atherinopsinae (Teleostei, Atheriniformes, Atherinopsidae), with comments on the systematics of the South American freshwater fish genus *Basilichthys* Girard. Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan, 185: 1-64.

Dyer, B. S. 1998. Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical silverside family Atherinopsidae (Teleostei, Atheriniformes). Pp. 519-536. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs.

Dyer, B. S. 2000. Revisión sistemática de los pejerreyes de Chile (Teleostei, Atheriniformes). *Estudios Oceanológicos*, 19: 99-127.

Dyer, B. S. 2003. Family Atherinopsidae (Neotropical Silversides). Pp. 515-525. In: Reis, R. E., S. O. Kullander, C. J. Ferraris (Org.). *Check list of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Edipucrs.

Dyer, B. S. 2006. Systematic revision of the South American silversides (Teleostei, Atheriniformes). Pp. 69-88. In: *Symposium: Biology and Culture of Silversides (Pejerreyes)*. Universidad del Mar. Biocell, 30.

Dyer, B. S. & A. Gosztanyi. 1999. Systematic revision of the South American subgenus *Austromenidia* (Teleostei, Atherinopsidae, Sorgentinini), and a study of meristic variation. *Revista Biología Marina y Oceanografía*, 34: 211-232.

Eschmeyer, W. N. & J. D. Fong. 2015. Species by Family/Subfamily. Available from: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>. (08 Oct 2015).

Eschmeyer, W. N. & R. Fricke (Eds). 2015. *Catalog of fishes: genera, species, references*. California, California Academy of Sciences. Available from: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. (08 Oct 2015).



- Evermann, B. W. & W. C. Kendall. 1906. Notes on a collection of fishes from Argentina, South America, with descriptions of three new species. Proceedings of the United States National Museum, 31: 67-108.
- Fowler, H. W. 1943. Notes and Descriptions of New or Little Known Fishes from Uruguay. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 95: 311-334
- Ghazzi, M. S. 2008. Nove espécies do gênero *Rineloricaria* (Siluriformes, Loricariidae) do rio Uruguai, do sul do Brasil. Iheringia, Série Zoologia, 98: 100-122.
- Loureiro, M., M. Zarucki, I. González, N. Vidal & G. Fabiano. 2013. Peces Continentales. Pp. 91-112. In: Soutullo A, C. Clavijo & J. A. Martínez-Lanfranco (Eds.). Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. Montevideo.
- Liotta, J. 2005. Distribución geográfica de los peces de aguas continentales de la República Argentina. ProBiota Serie Documentos 3, Buenos Aires, 701p.
- Litz, T. O. & S. Koerber. 2014. Check List of the Freshwater Fishes of Uruguay (CLOFF-UY). Ichthyological Contributions of PecesCriollos 28: 1-40.
- López, H. L., A. M. Miquelarena & R. C. Menni. 2003 Lista comentada de los peces continentales de la Argentina. ProBiota, Serie Técnica y Didáctica, 5: 1-85.
- Lucena, C. A. S. & S. O. Kullander. 1992. The *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae) species of the Uruguay River drainage in Brazil. Ichthyological Explorations Freshwaters, 3: 97-160.
- Malabarba, L. R. & B. S. Dyer. 2002. Description of three new species of the genus *Odontesthes* from the rio Tramandaí drainage, Brazil (Atheriniformes: Atherinopsidae). Ichthyological Exploration of Freshwaters, 13: 257-272.
- Malabarba, L. R., C. B. Fialho, J. A. Anza, J. F. Santos & G. N. M. Silva. 2009. Peixes. Pp. 131-156. In: Boldrini, I. L. (Org.). Biodiversidade dos Campos do Planalto das Araucárias. Brasília, Ministério do Meio Ambiente.
- Marrero, A. 1950. Flechas de Plata, atherínidos argentinos, pejerreyes y laterinos. Buenos Aires. 157p.

- Menezes, N. A., P. A. Buckup, J. L. Figueiredo & R. L. Moura (Eds.). 2003. Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil. São Paulo: Museu de Zoologia, 159p.
- Menezes, N. A. & S. H. Weitzman. 2011. A systematic review of *Diapoma* (Teleostei: Characiformes: Characidae: Stevardiinae: Diapomini) with descriptions of two new species from southern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 51: 59-82.
- Menni, R. C. 2004. Peces y ambientes en la Argentina continental. *Monografías del Museo Argentina Ciencias Natureles, Buenos Aires*, 5: 1-316.
- Miquelarena, A. M. & H. L. López. 2004. Considerations on the Ichthyofauna of the Uruguay River basin: *Hemiancistrus fuliginosus* Cardoso & Malabarba, 1999 (Loricariidae: Ancistrinae). *Journal of Applied Ichthyology*, 20: 238-240.
- Mirande, J. M. & S. Koerber. 2015. Checklist of the Freshwater Fishes of Argentina (CLOFFAR). *Ichthyological Contributions of PecesCriollos* 36: 1-68.
- Nion, H., C. Ríos & P. Meneses. 2002. Peces del Uruguay. Lista sistemática y nombres communes. Dinara – Infopesca, Montevideo. v+105p.
- Olazarri, J., A. Mones. A. Ximénez & M. E. Philippi. 1970. Lista de los ejemplares-tipo depositados en el Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, Uruguay. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 10: 1-12.
- Patten, J. M. 1978. Osteology, relationships and classifications of hardyheads of the subfamily Atherininae (Pisces: Atherinidae). Unpublished M.S. Thesis, Macquarie University, Sydney, Australia.
- Pereira, E. H. L. & R. E. Reis. 2002. Revision of the loricariid genera *Hemipsilichthys* and *Isbrueckerichthys* (Teleostei: Siluriformes), with description of five new species of *Hemipsilichthys*. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 13: 97-146.
- Řičan, O. & S. O. Kullander. 2008. The *Australoheros* (Teleostei: Cichlidae) species of the Uruguay and Paraná River drainages. *Zootaxa*, 1724: 1-51.
- Rohlf, F. J. 2008. TpsDig 2.12. Ecology & Evolution, SUNY at Stony Brook.

- Ringuelet, R. A., R. H. Arámburu & A. Alonso de Arámburu. 1967. Los peces argentinos de agua dulce. Comisión de investigación científica, La Plata. 602p.
- Ryan, P. D., D. A. T. Harper & J. S. Whalley. 1995. PALSTAT, Statistics for paleontologists. Chapman & Hall, (now Kluwer Academic Publishers).
- Schultz, L. P. 1948. A revision of six subfamilies of Atherine fishes, with descriptions of new genera and species. Proceedings of the United States National Museum, 98: 1-48.
- Serra, S., J. Bessonart, F. T. de Melo, A. Duarte, L. R. Malabarba & M. Loureiro. 2014. Peces del Río Negro. Montevideo, MGAP-DINARA: 208p.
- Sherman, G. E., T. Sutton, R. Blazek, L. Luthman. 2005. Quantum GIS User Guide. Version 1.8.0. Software. Available from: <http://docs.qgis.org/1.8/pdf/>.
- Strauss, R. E. 1985. Evolutionary allometry and variation in body form in the South American catfish genus *Corydoras* (Callichthyidae). Systematic Zoology, 34: 381-396.
- Sverlij, S. B., R. L. D. Schenke, H. L. López & A. E. Ros. 1998. Peces del Río Uruguay. Comisión Administradora del Río Uruguay, Rolypel Ltda, Paysandú. 89p.
- Taylor, W. R. & G. C. Van Dyke. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. Cybium, 9: 107-119.
- Teixeira de Mello, F., I. González-Bergonzoni & M. Loureiro. 2011. Peces de agua dulce del Uruguay. PPR-MGAP. 188p
- White, B. N. 1985. Evolutionary relationships of the Atherinopsinae (Pisces: Atherinidae). Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles, 368: 1-20.
- White, B. N. 1989. Sorgentininae Risso & Risso, 1953: a family group name senior to Basilichthyini White, 1985 (Pisces: Atherinidae). Copeia, 1989: 744.
- Zaniboni Filho, E., S. Meurer, O. A. Shibatta & A. P. de O. Nuñer. 2004. Catálogo ilustrado de peixes do alto rio Uruguai. Florianópolis, Editora da UFSC, Tractebel Energia, 128p.

**Table 1.** Morphometric data for *Odontesthes* sp. n. (holotype and 18 paratypes) and *Odontesthes perugiae* (holotype and 118 specimens). SD = standard deviation.

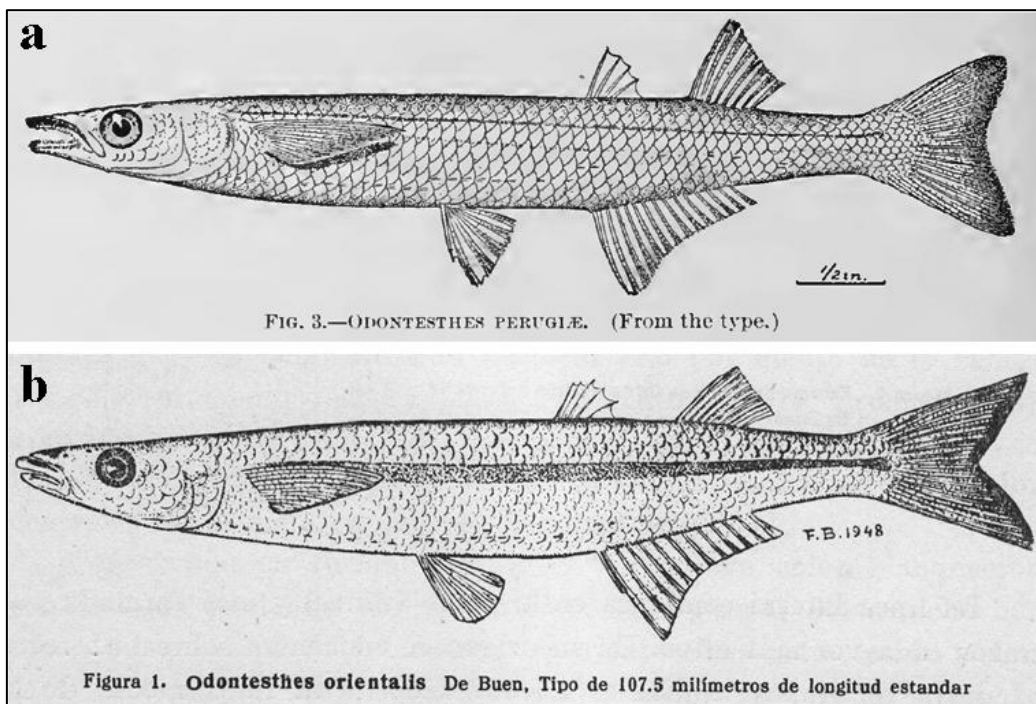
	<i>Odontesthes</i> sp. n.					<i>Odontesthes perugiae</i>				
	Holotype	Min	Max	Mean	SD	Holotype	Min	Max	Mean	SD
Standard length (mm)	168.7	99.8	161	140.6	-	110.3	42.28	182.12	104.27	-
Percent of standard length from lateral view										
Head length	24.4	22.1	24.8	23.4	0.9	23.4	16.2	25.1	20.8	1.29
Distance between snout tip and first dorsal-fin origin	62.8	60.5	64.5	62.5	1.1	64.0	58.5	66.7	62.9	1.57
Distance between snout tip and second dorsal-fin origin	75.7	74.9	78.3	76.4	1	78.6	73.4	79.8	76.8	1.17
Distance between snout tip and anal-fin origin	66	66	70.4	68	1.4	72.8	62	71.1	67	1.73
Distance between snout tip and pelvic-fin origin	41.5	41.5	50.9	48	2.2	51.2	42	49.7	46.1	1.71
First dorsal-fin base length	3	1.9	3.9	3	0.6	4.3	1.8	5.5	3.5	0.72
Second dorsal-fin base length	8	5.9	8.2	7.4	0.6	8.0	4.3	10.7	7.6	0.94
Anal-fin base length	15.6	14.2	16.8	15.6	0.7	15.6	13.8	20.2	16.9	1.31
Pectoral-fin base length	4.8	3.6	5.2	4.4	0.6	4.3	3.5	6.9	4.7	0.5
Pelvic-fin length	12.1	9.5	12.8	10.4	0.9	12.1	9.7	15.3	11.7	0.95
Pectoral-fin length	16.9	15.8	20.6	17.5	1.4	20.3	15.4	21.9	18.3	1.24
Distance between pectoral-fin origin and margin of opercle	8.1	6.3	9.8	7.6	0.8	8.2	6.5	9.8	8	0.68
Distance between origin of first dorsal fin and origin of anal fin	14.2	13.8	17.7	15.9	1	14.7	14.1	18.8	16.2	0.93
Distance between origin of second dorsal fin and origin of anal fin	17	16.5	19.7	18	0.8	18.0	16.3	21.4	18.8	1.02
Distance between origin of second dorsal fin and insertion of last anal-fin ray	12.6	11.4	14.2	12.5	0.7	11.8	10.9	14.9	12.9	0.84
Caudal peduncle length	19.5	17.5	20.7	19.2	1	16.6	15.2	21.7	18.5	1.29
Caudal peduncle depth	7.5	6.5	7.6	7.1	0.4	7.3	7	9.1	7.8	0.38
Percent of head length from lateral view										
Distance between snout tip and pectoral-fin origin	116.4	108.1	119.4	113	2.8	119.3	110.3	123.6	116.3	2.78
Distance between pectoral-fin origin and opercle margin	16.9	9.1	21.5	14.3	3	21.3	11.8	24.1	17.6	2.63
Snout length	39.5	35.8	39.5	37.8	1.3	35.6	26.1	35.5	31.3	1.89
Lower mandible length	43.4	37.8	44.1	40.7	1.8	31.7	23.1	33	27.5	1.78
Orbit diameter	21.1	19.5	22.9	21.2	1	39.8	31.2	42.2	36.7	1.77
Head depth in the posterior margin of eye	36.4	36.1	39.4	37.3	1	41.3	31.1	41.8	36.6	1.9
Head depth in the anterior margin of eye	30.4	28.5	33.6	30.9	1.3	24.7	22.1	33.8	26.7	2.31
Distance between snout tip and mouth corner	31.7	26.4	31.7	28.3	1.5	44.7	38.2	52.7	44.2	2.82
Distance between snout tip and posterior angle of labial ligament	37	31.9	37	34.2	1.4	34.8	28.9	40.7	34.4	1.73
Distance between snout tip and posterior tip of maxilla	43.7	40.3	43.7	42.1	1.2	41.6	38.7	48	43.2	1.98
Distance between posterior margin of eye and uppermost slit of opercle	40.7	39.8	45	42	1.5	47.1	40.9	50.7	44.9	2.17
Distance between posterior margin of eye and lowermost slit of opercle	42.9	38.9	45.3	42.8	1.8	27.3	15.7	27.4	21.2	1.93
Percent of head length from dorsal view										
Distance between snout tip and upper jaw frenum	12.1	11	14.1	12.4	1	10.8	4.7	11.2	7.8	1.43
Distance between snout tip and anteriormost scale	38.8	34.2	39.4	37.5	1.6	33.7	19.8	41.6	30.7	3.51
Distance between anteriormost and posteriormost scales	61.3	60.6	65.8	62.5	1.6	66.3	58.5	80.2	69.4	3.51
Interorbital width	33.4	30	34.3	32.4	1.2	31.8	30.3	44.1	37.6	2.79
Distance between anterior nostrils	25.9	25.9	30.3	28.4	1.2	29.1	23.8	34.6	30.7	2.26
Distance between snout tip and left anterior nostril	36.7	35.1	40.9	37.8	1.6	36.6	22.9	39	31.1	2.89
Snout width	29.1	26.7	35.9	29.4	2.3	29.5	24.2	37.2	30.9	2.78
Distance between pectoral fins insertions	46.1	43.8	52.1	47.6	2.2	40.4	41	68.7	56.4	5.58

**Table 2.** Meristic data for *Odontesthes* sp. n. (holotype and 18 paratypes) and *Odontesthes perugiae* (holotype and 118 specimens). SD = standard deviation.

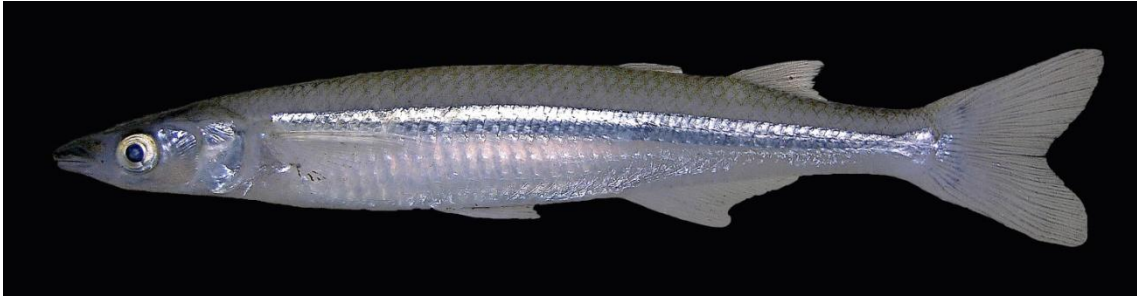
	<i>Odontesthes</i> sp. n.					<i>Odontesthes perugiae</i>				
	Holotype	Min	Max	Mean	SD	Holotype	Min	Max	Mean	SD
Lateral line series of scales over the lateral band	49	49	53	50.7	1.5	45	45	56	50.6	1.63
Pored lateral line scales before the first dorsal fin	22	22	26	23.7	1.4	22	21	29	24.9	1.42
Rows of scales between origin of first dorsal fin and origin of anal fin	9	9	10	9.1	0.3	9	9	10	9.8	0.42
Rows of scales between origin of first dorsal fin and posterior insertion of anal fin	9	8	9	8.9	0.3	9	8	10	9.1	0.34
Dorsal scales between posterior insertion of first dorsal fin and origin of second dorsal fin	8	7	9	8	0.6	7	6	9	7.3	0.79
Longitudinal scale rows above left and right lateral bands	10	9	10	9.8	0.4	9	9	11	10	0.28
Predorsal scales	23	21	26	23.5	1.4		22	28	25.3	1.3
Rows of longitudinal scales in the opercle	7	6	8	7.3	0.9		6	10	8.2	0.87
Rows of longitudinal scales below eye	2	2	2	2	0	2	2	2	2	0
Rows of longitudinal scales around caudal peduncle	16	16	18	16.7	0.8	16	16	20	18.3	1.31
Anal-fin rays	13	13	15	14	0.6	15	12	16	14.1	1
First dorsal-fin rays	4	4	5	4.1	0.3	4	3	6	4.3	0.58
Second dorsal-fin rays	7	7	8	7.3	0.5	7	7	9	7.5	0.62
Pelvic-fin rays	5	5	5	5	0	5	5	5	5	0
Pectoral-fin rays	12	11	12	11.1	0.3	11	11	13	11.5	0.57
Caudal-fin rays	15	15	15	15	0	15	15	15	15	0
Number of gill rakers in the lower branch	22	19	25	22.8	1.5	24	20	28	25.1	1.43
Number of gill rakers in the upper branch	5	3	6	4.8	0.8	6	4	7	5.7	0.73
Number of total gill rakers	27	24	31	27.6	1.7	30	24	35	30.9	1.85
Number of caudal vertebrae	22	22	23	22.6	0.5	22	21	23	21.9	0.88
Number of precaudal vertebrae	24	24	27	24.8	1.3	25	23	27	25.6	1.05
Number of total vertebrae	46	46	49	47.4	1.1	47	44	49	47.4	1.14



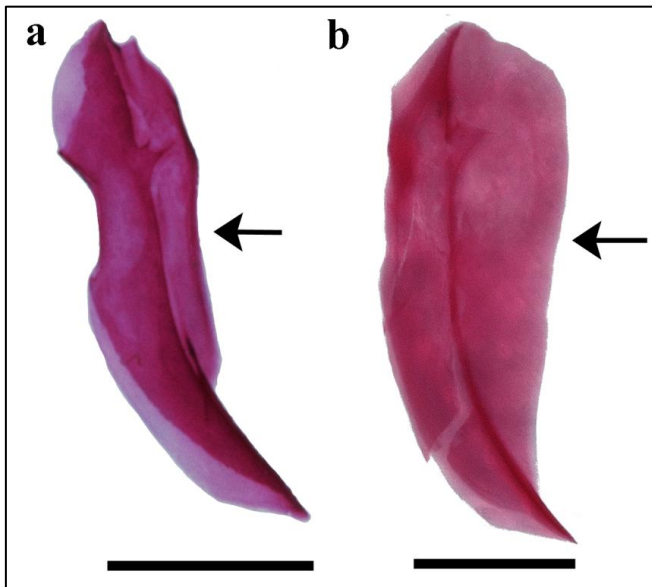
**Fig. 1.** Holotype of *Odontesthes perugiae* from dorsal, lateral and ventral views, USNM 55572, 110.3 mm SL (Photo by Sandra Raredon; USNM).



**Fig. 2.** Drawings of the original descriptions illustrated in Evermann & Kendall (1906) and de Buen (1950): (a) *Odontesthes perugiae* and (b) *O. orientalis*.



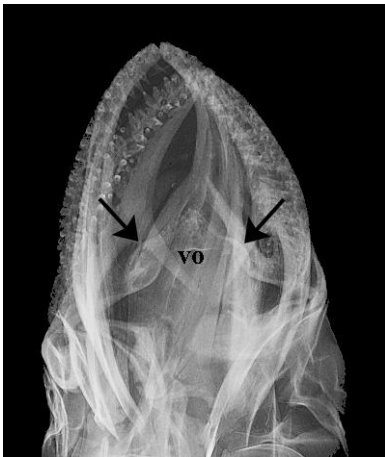
**Fig. 3.** Specimen in life of *Odontesthes perugiae*, UFRGS 7733, 125.4 mm SL mm, rio Uruguay at Salto reservoir, Salto, Uruguay.



**Fig. 4.** Dermosphenotic from medial view of (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 10304 and (b) *O. perugiae*, MCP 43030. Arrows indicate the medial flange. Scale bar = 1 mm.

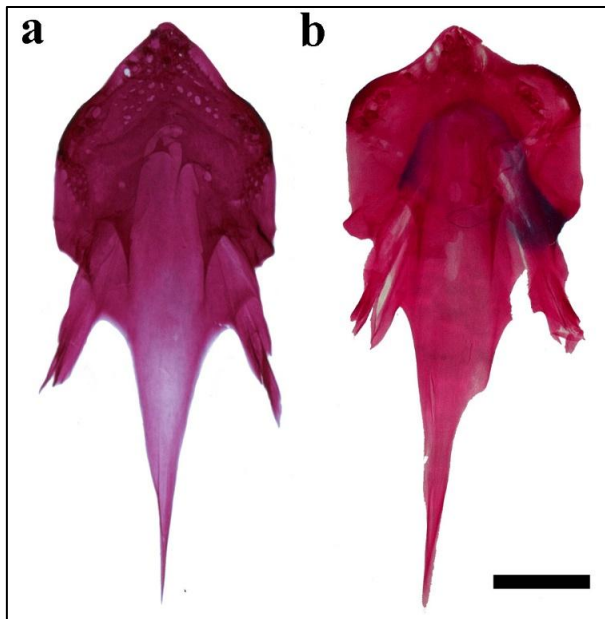


**Fig. 5.** Lateral view of head of (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 11671, 156.6 mm SL, and (b) *O. perugiae*, MCP 43030, 148.5 mm SL, showing the remarkable difference in the snout size.

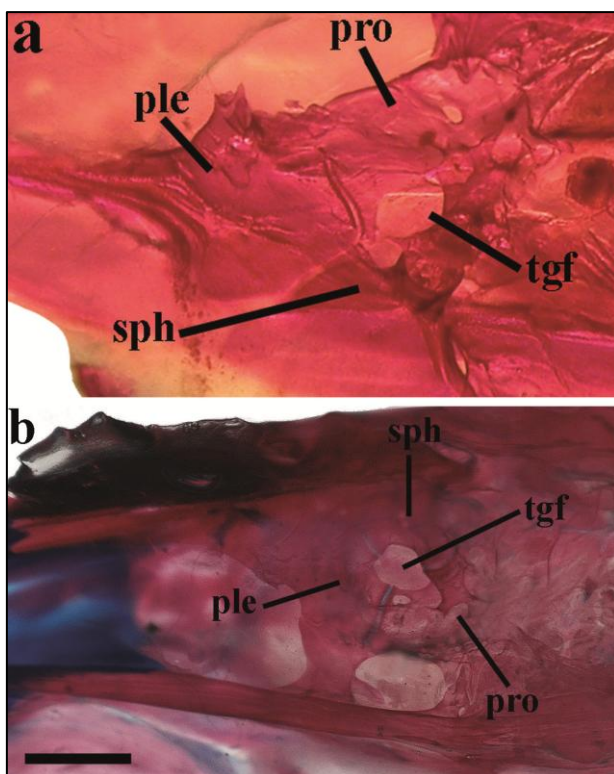


**Fig. 6.** Vomer from ventral view of *Odontesthes perugiae*, holotype, USNM 55572, 110.3 mm SL. Arrows indicate the lateral condyles of vomer.

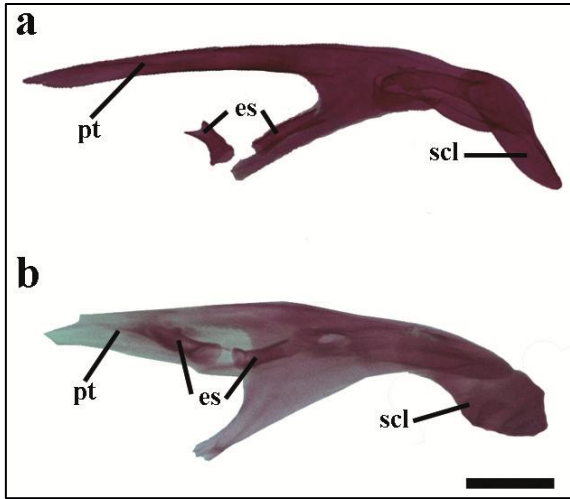




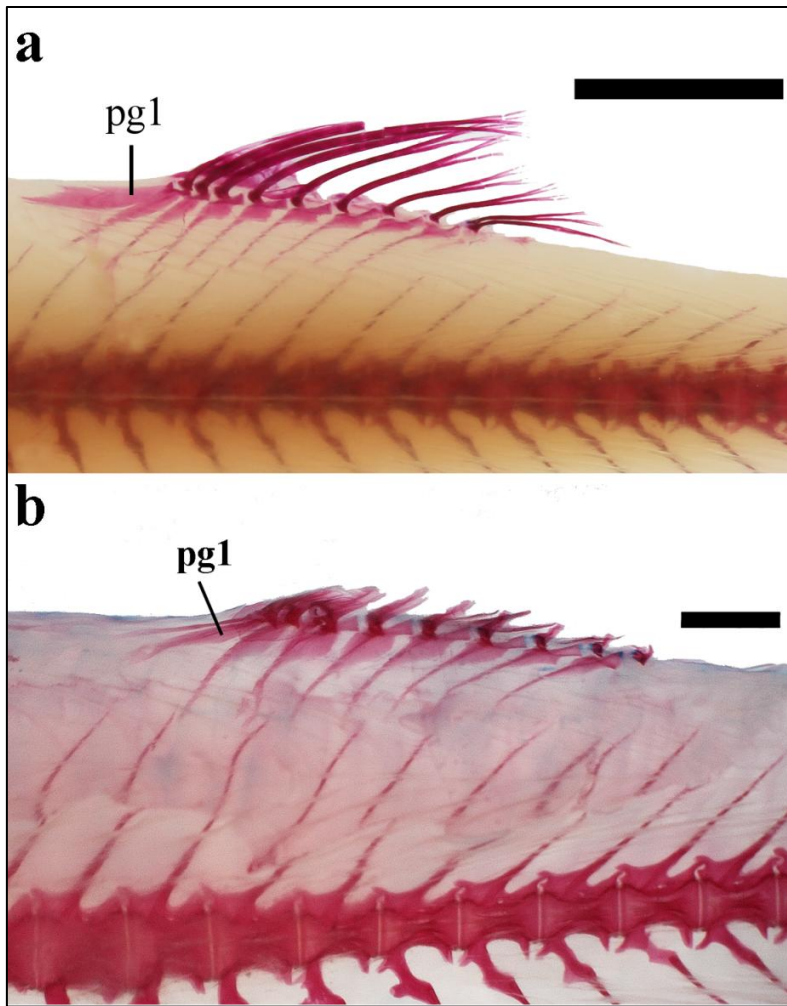
**Fig. 7.** Vomer from ventral view of (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 10304 and (b) *O. perugiae*, MCP 43030, 148.5 mm SL. Scale bar = 1 mm.



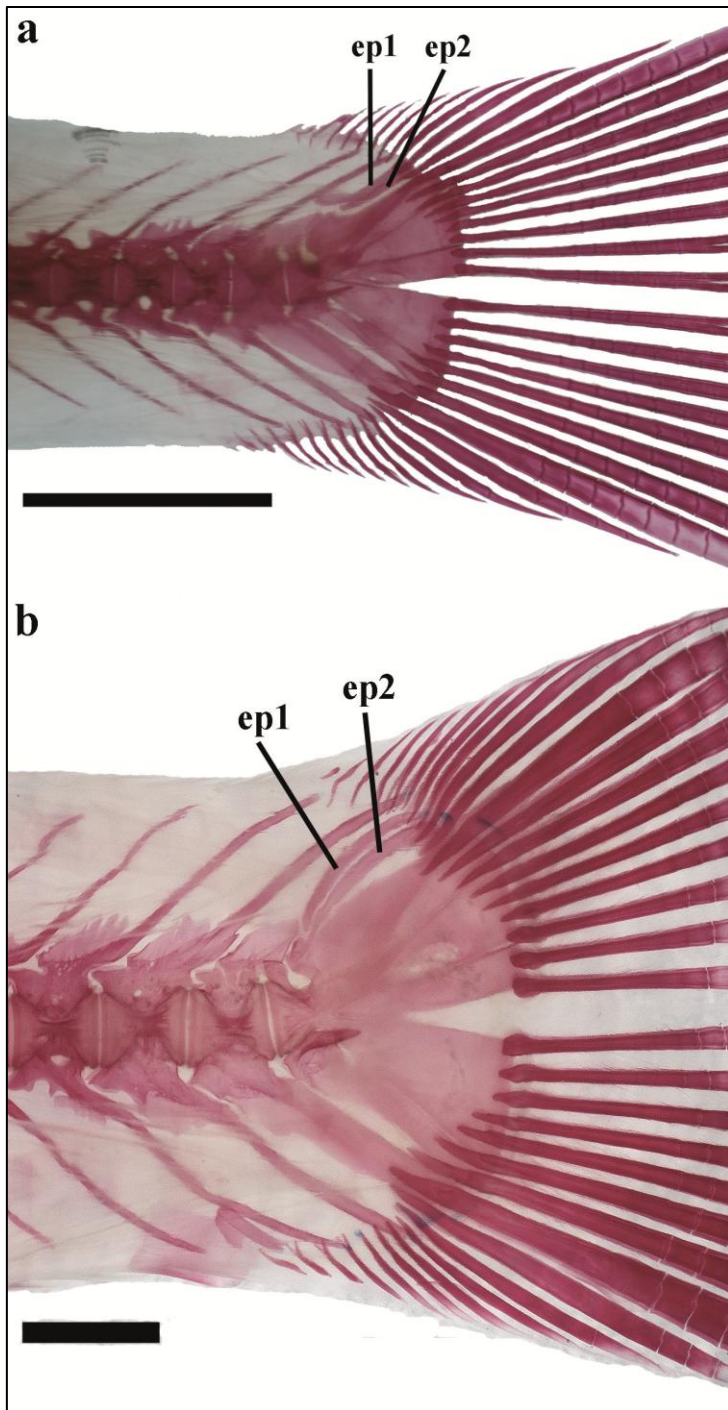
**Fig. 8.** Some neurocranium elements (ple = pterosphenoid, pro = prootic, sph = sphenotic, tgf = trigeminal foramen), anterior to left, of (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, ventral view, UFRGS 10304 and (b) *O. perugiae*, lateral view, MCP 43030. Scale bar = 2 mm.



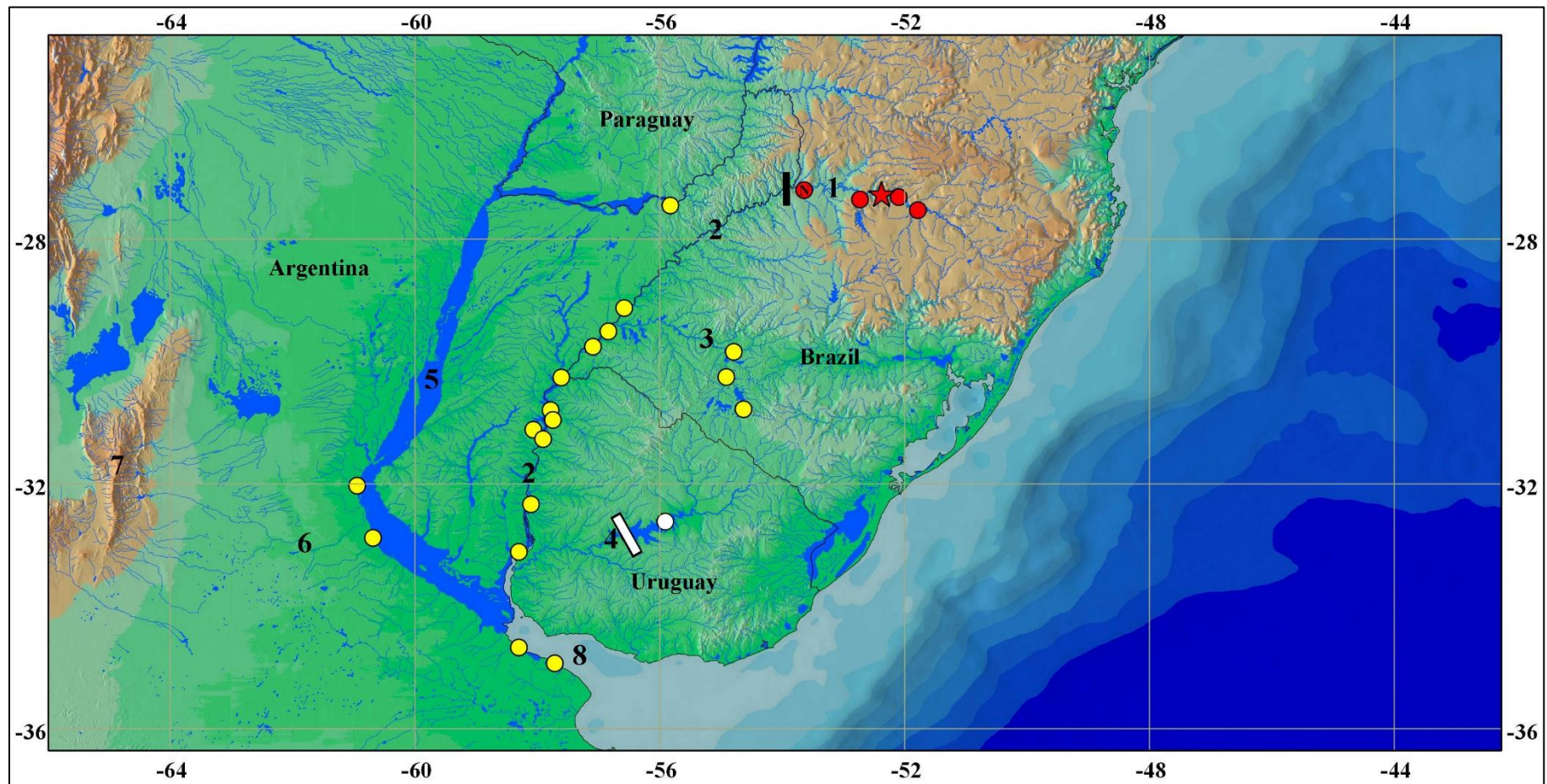
**Fig. 9.** Extrascapular bones (es), posttemporal (pt) and supracleithrum (scl) from lateral view, anterior to left, of (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 10304 and (b) *O. perugiae*, MCP 43030. Scale bar = 1 mm.



**Fig. 10.** Second dorsal from lateral view (pg1 = first pterygiophore), anterior to left, of (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 10304 (scale bar = 5 mm) and (b) *O. perugiae*, MCP 43030 (scale bar = 2 mm).



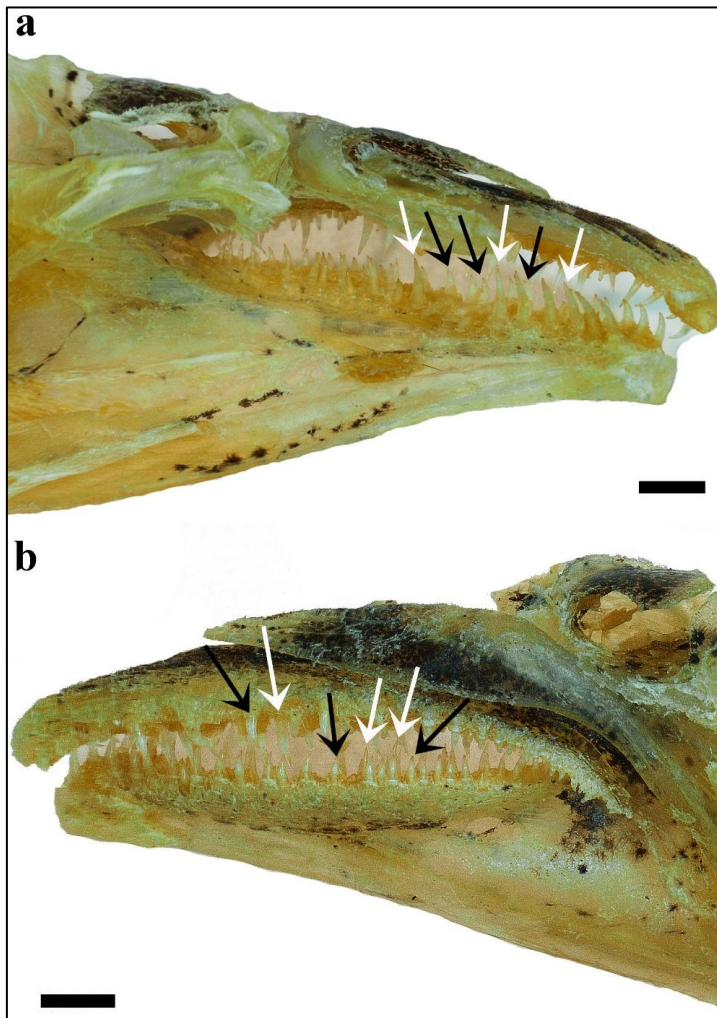
**Fig. 11.** Caudal complex from lateral view (ep1 = epural 1, ep2 = epural 2), anterior to left, of (a) *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 10304 (scale bar = 5 mm) and (b) *O. perugiae*, MCP 43030 (scale bar = 2 mm).



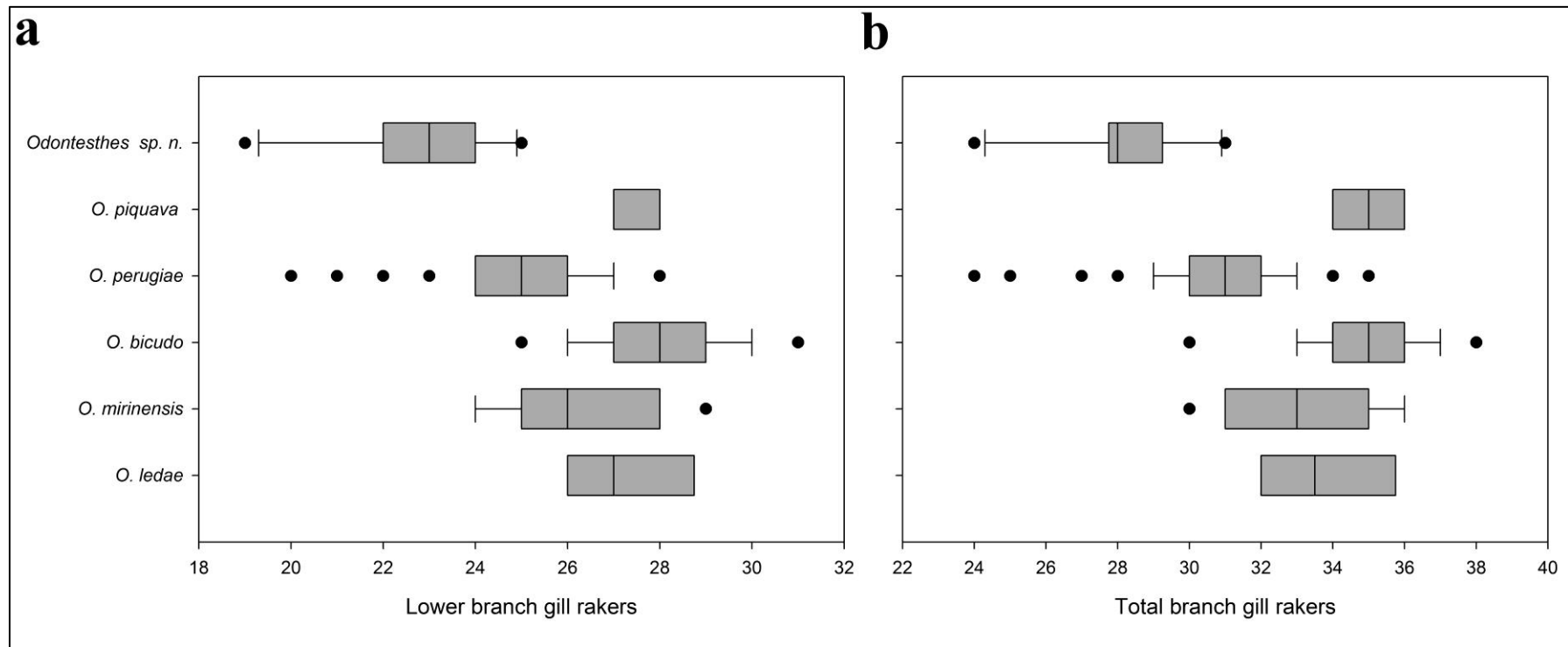
**Fig. 12.** Geographic distribution of *Odontesthes* sp. n. (red symbols; star represents the type locality, n = nontype), *O. perugiae* (yellow circles) and *O. orientalis* (white circle). Numbers represent: 1 = upper rio Uruguay, 2 = lower rio Uruguay, 3 = rio Ibicuí, 4 = rio Negro, 5 = rio Paraná, 6 = río Carcarañá, 7 = western mountains in the Córdoba Province, 8 = La Plata estuary. Black bar over the Salto do Yucumã, limit between upper and lower rio Uruguay ecoregions according to Abell *et al.* (2008) and white bar over the Rincón del Bonete dam.



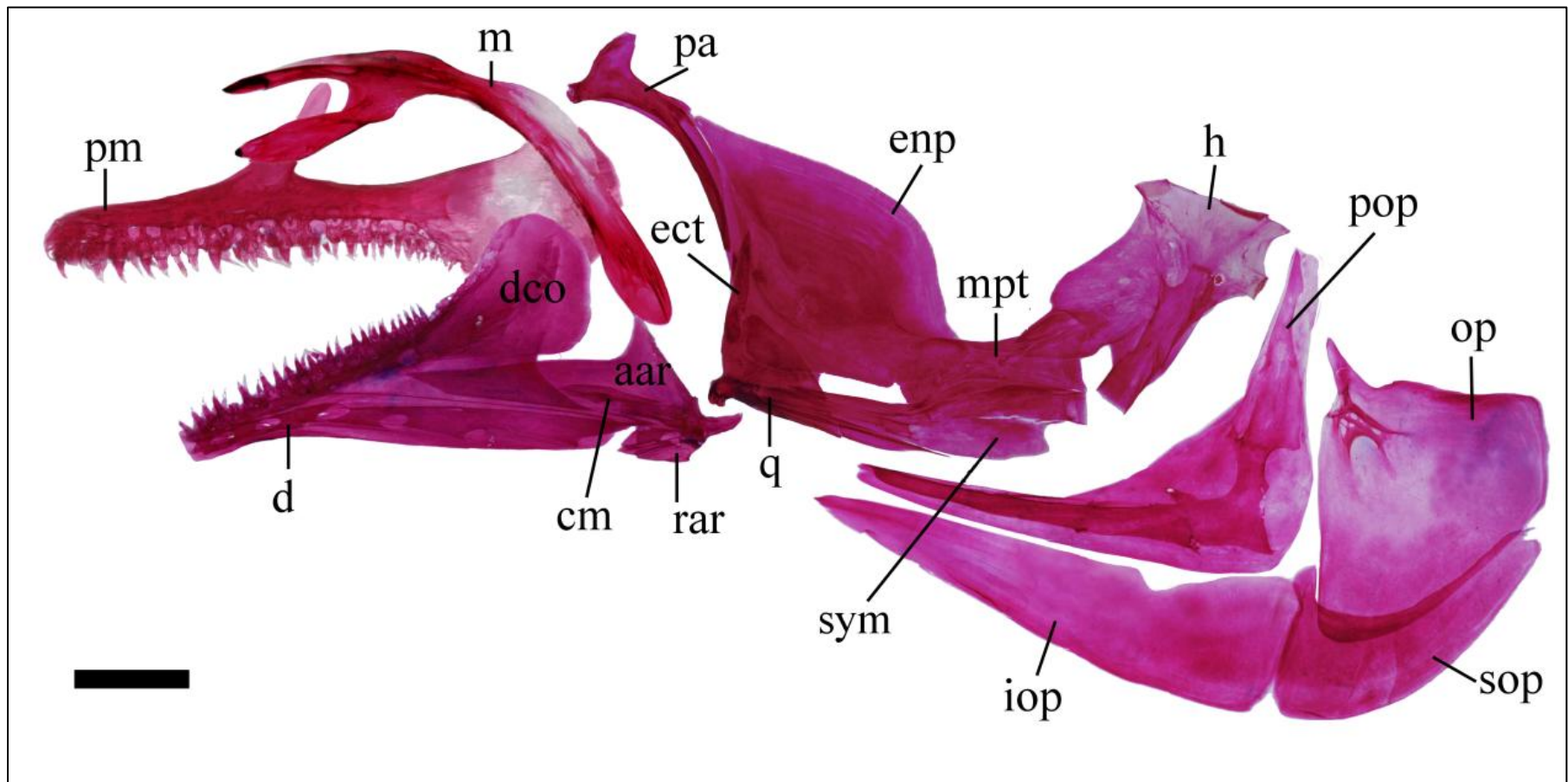
**Fig. 13.** Holotype of *Odontesthes* sp. n., UFRGS 19389, 168.7 mm, rio Uruguay at reservoir of the Itá Hydroelectric Power Plant, Itá, Santa Catarina State, Brazil.



**Fig 14.** Detail of teeth on dentary and premaxilla of *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 17840, 114.2 mm SL from (a) medial view and (b) lateral view. Black and white arrows indicate the outer and inner rows of teeth, respectively. Scale bar = 1 mm.



**Fig. 15.** Box-plots comparing the number of gill rakers in the first arch between *Odontesthes* sp. n. and congeners included in the “*O. perugiae* species-group”: (a) lower branch gill rakers, (b) total branch gill rakers.

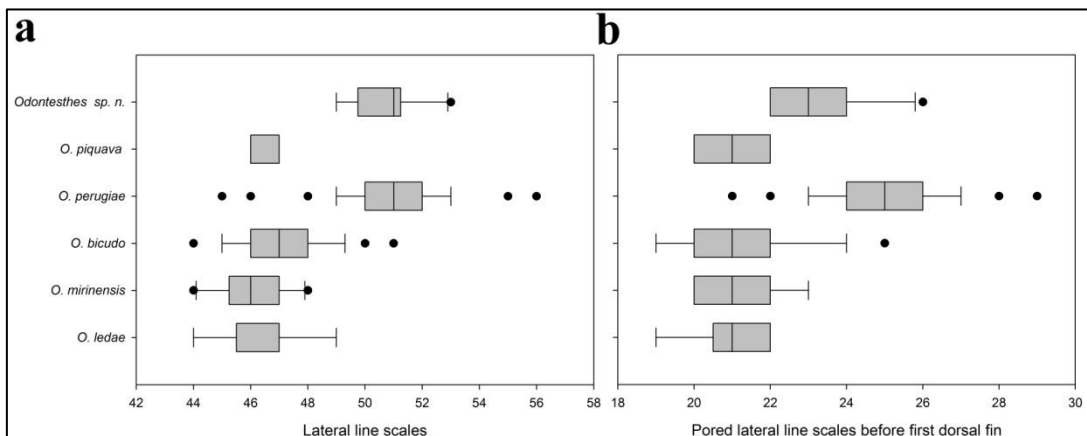


**Fig. 16.** Jaws (aar = anguloarticular coronoid, cm = coronomeckelian bone, d = dentary, dco = dentary coronoid process, m = maxilla, pm = premaxilla, rar = retroarticular), suspensorium (pa = palatine, ect = ectopterygoid, enp = endopterygoid, q = quadrate, mpt = metapterygoid, sym = symplectic, h = hyomandibula) and opercular series (pop = preopercle, iop = interopercle, sop = subopercle, op = opercle) from lateral view, anterior to left, of *Odontesthes* sp. n., paratype, UFRGS 10304. Scale bar = 2 mm.

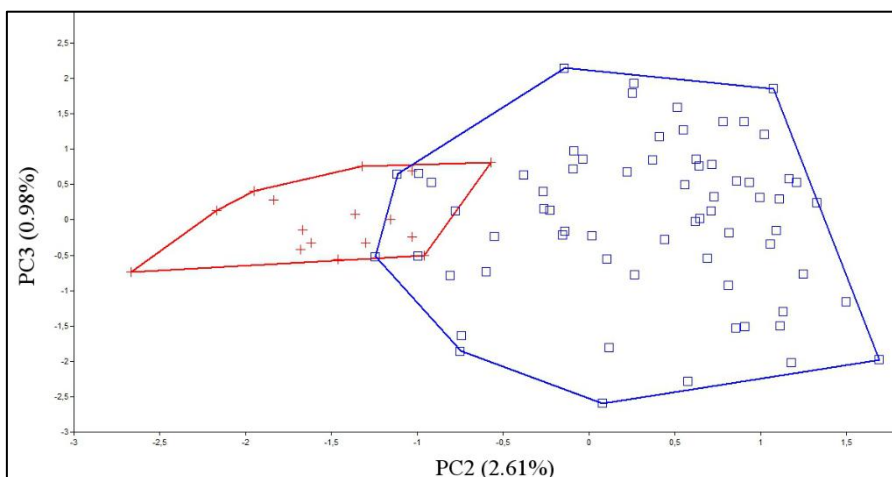




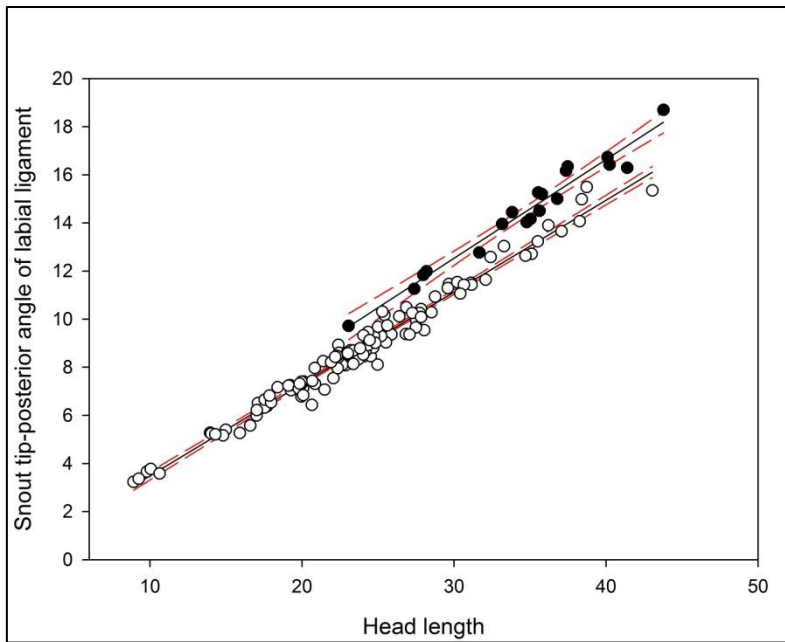
**Fig. 17.** Holotype of *Odontesthes* sp. n. just after fixation, UFRGS 19389, 168.7 mm SL, rio Uruguay at reservoir of the Itá Hydroelectric Power Plant, Itá, Santa Catarina State, Brazil.



**Fig. 18.** Box-plots comparing lateral line scale counts between *Odontesthes* sp. n. and congeners included in the “*O. perugiae* species-group”: (a) lateral line series of scales over lateral band and (b) pored lateral line scales before first dorsal fin.



**Fig. 19.** Scatter plots of scores from principal component analysis of 38 morphometric variables for *Odontesthes* sp. n. (red crosses) and *O. perugiae* (blue empty squares).



**Fig. 20.** Multiple regression comparing the distance between snout tip and posterior angle of labial ligament as a function of head length of *Odontesthes* sp. n. (black symbols) and *O. perugiae* (empty symbols). Note that 95% confidence intervals in lengths (red dashes) do not overlap with means of compared species indicating a statistically significant difference in these ranges. Measurements in millimeters.

# **CAPITULO 2**

**Análise filogenética do gênero *Odontesthes* Evermann & Kendall, 1906**  
**(Atherinomorpha: Atherinopsidae)**

Juliana Wingert & Luiz R. Malabarba

*Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Laboratório de Ictiologia, Departamento de Zoologia e Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, IB, UFRGS, Porto Alegre, RS. Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970.*

*juwingert@yahoo.com.br, malabarb@ufrgs.br*

**Abstract**

Phylogenetic relationships of the genus *Odontesthes* genus are presented based on morphological and molecular data. Two morphological hypotheses were proposed, one of them including 110 discrete characters and other with the addition of 13 continuous characters without discretization. The molecular data were analyzed through a tree of species using two mitochondrial (COI; D-loop) and one nuclear (SH3PX3) genes. Both analyses recovered the monophyly of *Odontesthes*, even though showing different topologies among its taxa. Clades and all the species of *Odontesthes* are diagnosed based on the fully resolved tree obtained in the morphological analysis with continuous characters. In addition, the incongruent results obtained of two different databases (morphological vs. molecular) are discussed.

**Resumo**

As relações filogenéticas do gênero *Odontesthes* são apresentadas baseadas em dados morfológicos e moleculares. Duas análises morfológicas foram propostas, a primeira incluindo 110 caracteres discretos e uma segunda com a adição de 13 caracteres contínuos sem discretização. Os dados moleculares foram analisados através de uma árvore de espécies feitas a partir de dois genes mitocondriais (COI; D-loop) e um nuclear (SH3PX3). Ambas as análises recuperaram monofilia de *Odontesthes*, mas apresentaram topologias distintas entre seus táxons. Os clados e todas as espécies do gênero são diagnosticadas baseado na árvore completamente resolvida obtida na análise morfológica utilizando caracteres contínuos. Além disso, os resultados incongruentes obtidos através de duas fontes de informações distintas (morfológico vs. molecular) são discutidos.

## Introdução

A família Atherinopsidae Fowler compõe a subordem Atherinopsoidei e é grupo-irmão do restante dos Atheriniformes (Campanella *et al.*, 2015). Atherinopsidae é diagnosticada por 20 caracteres, sendo seis desses únicos que a tornam monofilética (Dyer, 2003b). Atherinopsidae possui duas subfamílias, Menidiinae Schultz e Atherinopsinae Fowler, compondo 13 gêneros e 104 espécies (Dyer, 2003b). Mais recentemente, outra família presente em águas do hemisfério sul, Notocheiridae Schultz, considerada grupo-irmão sequencialmente do restante dos Atheriniformes por Dyer (2006), foi descoberta como grupo irmão de Menidiinae e considerada uma subfamília de Atherinopsidae (Campanella *et al.*, 2015).

A subfamília Atherinopsinae foi criada por Fowler (1903) para todos os atherinídeos sem protrusão pré-maxilar. A primeira revisão de Atheriniformes foi feita por Jordan & Hubbs (1919), onde ele inclui na subfamília Atherinopsinae quase todos os peixes-rei americanos. Schultz (1948) redefiniu essa subfamília para incluir as espécies com pré-maxilares dilatados distalmente e com funil hemal, separando da então subfamília Menidiinae que não apresenta essas características. A relação filogenética entre essas duas subfamílias, evidenciando a monofilia de Atherinidae, foi proposta por White (1985) e a primeira revisão sistemática dessas duas subfamílias foi feita por Chernoff (1986) e corroborada por Dyer & Chernoff (1996).

O gênero *Odontesthes* Evermann & Kendall compreende atualmente 19 espécies reconhecidas segundo Eschmeyer (2015), amplamente distribuídas ao longo de toda América do Sul em rios e lagos de água doce, marinhos e estuarinos (Tabela 1), e divididas em três subgêneros: *Odontesthes*, *Austromenidia* Hubbs e *Cauque* Eigenmann.

A sistemática do gênero neotropical *Odontesthes* do Sul do Brasil tem sido problemática. A primeira hipótese filogenética, incluindo o gênero *Odontesthes*, foi descrita por White (1985) propondo o gênero como monofilético e grupo irmão de *Basilichthys* Girard, sendo *Odontesthes* para a costa do Atlântico e parte do Pacífico Sul (Peru) e *Basilichthys* somente para a costa do Pacífico, ambos pertencentes à tribo Sorgentinini (White, 1989). Em 1998, Dyer propôs uma revisão filogenética e biogeográfica da família Atherinopsidae, onde *Odontesthes* é diagnosticado por sete caracteres e *Basilichthys*, grupo-irmão de *Odontesthes*, é diagnosticado por 22

caracteres. *Basilichthys* é restrito para as drenagens de água doce ocidentais do Chile e Peru e atualmente conta com cinco espécies divididas em dois grupos: grupo *microlepidotus* (*B. microlepidotus* Jenyns e *B. australis* Eigenmann) e grupo *semotilus* (*B. semotilus* Cope e *B. archaeus* Cope) (Dyer, 2006).

O subgênero tipo de *Odontesthes* Evermann & Kendall inclui *O. perugiae* Evermann & Kendall e *O. orientalis* de Buen, do rio Uruguai, rio da Prata e afluentes, uma espécie do sistema da laguna dos Patos (*O. mirinensis* Bemvenuti), e três do sistema do rio Tramandaí (*O. bicudo* Malabarba & Dyer; *O. ledae* Malabarba & Dyer; *O. piquava* Malabarba & Dyer). Beheregaray *et al.* (2002) propuseram uma filogenia molecular baseada em marcadores mitocondriais e microssatélites com peixes-rei do Sul do Brasil, no qual suporta que as espécies dos sistemas Patos-Mirim-Tramandaí formam um grupo monofilético, mas não que as três espécies do sistema do rio Tramandaí descritas no mesmo ano por Malabarba & Dyer (2002) formam um grupo monofilético.

O subgênero *Austromenidia* conta com três espécies marinhas: *O. regia* Humboldt (no oceano Pacífico de Piura até Aysen no Peru), *O. gracilis* Steindachner (arquipélago de Juan Fernandez) e *O. smitti* Lahille (no oceano Atlântico do Mar da Prata na Argentina até Puerto Natales, incluindo as ilhas de Falkland ou Malvinas). O subgênero *Cauque* possui somente duas espécies: *O. brevianalis* Günther (em rios e estuários do sul ao centro do Chile, de La Serena até Chiloé) e *O. mauleanum* Steindachner (lagos e rios profundos de Rio Maule até o lago Llanquihue).

As últimas revisões sistemáticas, com caracteres morfológicos, que compreenderam todos os Atheriniformes da América do Sul foram feitas por Nelson (2006) e Dyer (2006). O trabalho mais recente que engloba o gênero *Odontesthes* foi feito por Campanella *et al.* (2015), com dados moleculares. Estes autores fornecem uma nova hipótese filogenética abrangendo 2/3 dos gêneros e 103 espécies da ordem Atheriniformes. Porém, com um baixo suporte filogenético, *Odontesthes*, juntamente com outros gêneros da nova subordem proposta, Atherinopsoidei, necessita de um estudo taxonômico aprofundado para que suas relações filogenéticas fiquem fortemente apoiadas.

No presente trabalho é realizada uma análise filogenética das espécies do gênero *Odontesthes* com diagnose das espécies para o Sul do Brasil baseada em uma comparação osteológica com outros gêneros pertencentes da subfamília Atherinopsinae.

## **Material e Métodos**

A análise filogenética do gênero *Odontesthes* foi baseada em caracteres morfológicos e moleculares analisados separadamente. Dessa forma, primeiramente são mencionados os métodos morfológicos seguidos dos métodos moleculares, e ao final deste tópico é citado todo o material comparativo utilizado no estudo, além de suas instituições de origem.

### *Análise morfológica: preparação e nomenclatura*

Os caracteres morfológicos compreenderam principalmente caracteres osteológicos complementados com caracteres relacionados à morfologia externa. Para isso, foram utilizados espécimes de tamanhos variados preparados de acordo com os seguintes métodos:

- espécimes fixados em formalina e conservados em álcool 70%;
- espécimes fixados diretamente em álcool 95% e, posteriormente, preparados à seco com auxílio de coleópteros dermestídeos (método utilizados somente em exemplares de grande e médio porte e identificados como “sk” no material comparativo);
- espécimes fixados em formalina, conservados em álcool 70% e, posteriormente diafanizados seguindo a metodologia proposta por Taylor & Van Dyke (1985) onde os ossos e cartilagens são corados de vermelho e azul, respectivamente (identificados como “c&s” no material comparativo);
- espécimes conservados em álcool 70% e radiografados (identificados como “xr” no material comparativo).

A nomenclatura osteológica seguiu Dyer & Chernoff (1996) e Dyer (1997). Na contagem de vértebras, o centro caudal composto foi contado como um elemento e na contagem de rastros branquiais do ramo inferior é incluído o rastro situado no ângulo

entre os ramos inferior e posterior. As imagens da osteologia foram tomadas em um estereomicroscópio Nikon com uma máquina fotográfica Nikon AZ100M acoplada.

### *Análise filogenética morfológica*

O grupo interno foi representado por todas as 19 espécies válidas do gênero *Odontesthes*, além de três espécies ainda não descritas (Tabela 1). O grupo externo foi representado pelos seguintes táxons da família Atherinopsidae: *Chirostoma jordani*, *Atherinops affinis*, *Atherinopsis californiensis*, *Leuresthes tenuis*, *Basilichthys australis*, *B. microlepidotus*, *B. semotilus* e *Basilichthys* sp., e a raiz definida em *C. jordani*. Todos os dados foram tomados através da análise direta dos espécimes, com exceção de alguns poucos dados merísticos de táxons incluídos no grupo externo, os quais foram extraídos das descrições originais.

Os caracteres utilizados na análise seguiram os trabalhos de White (1985), Chernoff (1986), Dyer & Chernoff (1996), Dyer (1993, 1997). Em todos caracteres sua referência original é mencionada seguida do número do caráter, quando presente no trabalho original. Caracteres adaptados (divisão de caracteres, adição ou redução no número de estados) dos autores acima mencionados são apontados e, quando necessário, discutidos brevemente. Caracteres inéditos são identificados por um asterisco e foram formulados através da comparação direta de espécimes dos táxons terminais.

Os caracteres foram transcritos de acordo com Sereno (2007) e compostos pelos seguintes componentes sugeridos em seu trabalho: localizador ou localizadores, variável, estados. Ainda segundo Sereno (2007), os caracteres só podem assumir dois padrões: neomórficos; onde é assumido o surgimento ou perda de estruturas (presença-ausência), ou transformacionais, onde estruturas são modificadas ao longo de sua evolução (com exceção dos caracteres 18, 26, 83, 111 e 119).

Treze caracteres contínuos foram utilizados como sugerido por Goloboff *et al.* (2006) onde seus estados não são assumidos através de uma discretização *a priori*. Os estados destes caracteres são transcritos através de sua variação real (mínimo e máximo) observada nos táxons analisados (Tabela 2). Seguindo a sugestão de Ferrer *et al.* (2014), foi assumida uma variação entre 0 (menor valor observado) e 1 (maior valor observado) para todo caráter contínuo, com o intuito de evitar pesos excessivos em caracteres com



uma alta amplitude de variação entre os táxons. Dessa forma, o peso máximo para qualquer caráter contínuo é o mesmo de qualquer caráter binário. Da mesma forma, contagens não variáveis entre os táxons ou que a variação mínima observada sobrepõe a variação máxima não foram incluídos na análise (Ferrer *et al.*, 2014).

Na matriz de caracteres discretos (Tabela 3), os caracteres polimórficos foram adicionados com o símbolo “&” entre os seus estados. Os dados faltantes, quando não se pode observar o caráter ou não se teve acesso a pelo menos um exemplar do táxon, foram representados por interrogação (“?”).

Para os dados morfológicos, utilizou-se uma análise de parcimônia sem pesagem para os 123 caracteres propostos usando o software Tree New Technology (TNT) versão 1.1 (Goloboff *et al.*, 2003, 2008). No mesmo programa foram obtidos os índices de consistência e retenção, além do número de passos da árvore.

Os seguintes comandos foram aplicados na busca da árvore final: “New Technology Search” seguido de “Sectorial Search”, “Ratchet”, “Drift”, “Tree fusing”, “Driven Search”, “Find min. length 4” e “Collapse tree after search”, usando os “default” das demais opções. Com exceção dos caracteres contínuos, todos os demais foram tratados como não-aditivos. Para verificar o suporte dos ramos obtidos nos cladogramas foi utilizado o índice de Bremer (1994), o qual avalia o número de passos extras necessários para que ele colapse. Para isso, o índice foi calculado através de árvores “subótimas” com 30 passos adicionais, e a busca pelos cladogramas mais parcimoniosos utilizando o algoritmo Tree Bisection Reconnection (TBR), sendo 10.000 o número máximo de árvores contidas na memória.

#### *Dados moleculares*

Um total de 87 amostras de DNA de espécimes do gênero *Odontesthes* foram obtidos da coleção da UFRGS e MCP (lotes com *vouchers* incluídos na análise são identificados como “ts” no material comparativo), além de dados disponíveis no GenBank (Tabela 4). Como grupo externo, foram consideradas as espécies *Basilichthys australis*, *B. microlepidotus* e *B. semotilus*, devido a relação próxima do gênero *Basilichthys* com o gênero *Odontesthes*.

A extração do DNA seguiu o protocolo modificado de Medrano *et al.* (1990), no qual se extrai o DNA através da precipitação de sal. Usando a técnica de PCR, foram amplificados dois genes mitocondriais: COI-citocromo oxidase subunidade I (Hebert *et al.*, 2003), D-loop (Sivasundar *et al.*, 2001) e um gene nuclear: SH3PX3 (Li *et al.*, 2007).

No PCR se obteve um total de 20 µl, onde foi incluído 10-50 ng DNA, 0.2 µM de cada *primer*, 0.2 mM de cada dNTP, 1 x de solução tampão, 1.5 µM MgCl<sub>2</sub> e 1U Taq DNA polimerase Platinum (Invitrogen, São Paulo, Brasil). A amplificação do DNA foi feita através de técnicas próprias para cada gene, da seguinte maneira: COI, 94°C para desnaturação por 2 min, 35 ciclos de 58°C for 30 s, 72°C por 1 min 30 s, seguido de um ciclo final de 72°C por 5 min; D-LOOP, 94°C para desnaturação por 2 min, 35 ciclos de 63°C for 30 s, 72°C por 1 min 30 s, seguido de um ciclo final de 72°C por 5 min; SH3PX3, 94°C para desnaturação por, 30 ciclos de 55°C por 45 s (1° PCR), 30 ciclos de 62°C por 45 s (2° PCR), 72°C por 1 min 30 s, seguido de um ciclo final de 72°C por 5 min. O produto resultante do PCR foi checado pela técnica de eletroforese em 1% em gel de agarose, em seguida purificado usando EXOSAP (*Exonuclease I and Shrimp Alkaline Phosphatase-GE Healthcare*) e sequenciado em ambas as direções na MacroGen *Inc*, Coréia do Sul.

As sequências de DNA foram editadas no programa Geneious 5.5.6, após foi feito o consenso entre as fitas e os indivíduos alinhados utilizando o método de Clustal W (Thompson *et al.*, 1994) usando os parâmetros padrões no programa BioEdit 7.1.3.0 (Hall, 1999).

#### *Análise filogenética molecular*

Baseada na definição morfológica dos táxons terminais, foram realizadas duas análises usando o método de árvore de espécies sem concatenação. Na primeira análise, o grupo interno foi representado por todas as espécies do gênero *Odontesthes* e o grupo externo pelas três espécies do gênero *Basilichthys* mencionados acima. Na segunda análise, o gênero de *Odontesthes* foi representado apenas pelas espécies do “grupo *perugiae*” sem alterações no grupo externo. Para a análise com todos os representantes do gênero, seguiu-se o método de calibração proposta por Campanella *et al.* (2015)

onde se obteve a datação do clado com base em fósseis de espécies de *Odontesthes* e *Basilichthys*.

Para escolha dos modelos que melhor se ajustam nos dados foram definidos *a priori* 7 partições (por gene e posição do códon) e analisado no programa PartitionFinder 1.1.1 (Lanfear *et al.*, 2012), onde assumiu os seguintes modelos de substituição: COI - JC, F81 e HKY+G para cada posição do códon, respectivamente; D-loop - GTR+I+G; SH3PX3 -J C para o 1º códon, F81 para o 2º e F81+I para o 3º códon. Para estimar a árvore de espécie foi percorrido 300 milhões de MCMC para ambas as análises e a cada 1.000 passos as amostras foram retidas.

A análise foi realizada usando o programa Beast 2.3 (Drummond *et al.*, 2012) através da plataforma *online* CIPRES Science Gateway XSEDE (Miller *et al.*, 2010). Os parâmetros foram avaliados no programa Tracer 1.5 (Drummond & Rambaut, 2007) com *burn-in* de 10% das árvores amostradas. As árvores finais foram visualizadas no programa FigTree 1.3 e o suporte dos clados foi baseado na probabilidade posterior.

#### *Material examinado e Instituições de origem*

Os espécimes examinados pertencem às seguintes instituições:

- ANSP – Academy of Natural Sciences of Drexel University, Philadelphia, Estados Unidos da América;
- CAS – California Academy of Sciences, San Francisco; Estados Unidos da América;
- FMNH – Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos da América;
- KU – University of Kansas Natural History Museum and Biodiversity Research Center, Lawrence; Estados Unidos da América;
- MACN – Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina;
- MCP – Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil;

- MCZ – Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Estados Unidos da América;
- MHNM – Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, Montevideo; Uruguai;
- MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo; Brasil;
- UFRGS – Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil;
- UMMZ – University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor; Estados Unidos da América;
- USNM – Smithsonian Institution National Museum of Natural History, Washington D.C., Estados Unidos da América;
- ZVC-P – Facultad de Ciencias de Montevideo, Montevideo, Uruguay.

*Material examinado*

*Atherinops affinis*. USA: UMMZ 72212, 35, 98-256 mm SL, Newport Beach, near mouth on Bay, California.

*Atherinopsis californiensis*. USA: UMMZ 190946, 5, 18-75 mm SL, Brighton Beach, Terminal Island, California.

*Basilichthys microlepidotus*. USNM 84327, 3 (xr); USNM 077355, 1 (c&s); Chile: UMMZ 215502, 1, rio Quilimari, Choapa; UMMZ 215487, 1, Est. Catapilco, Petorca; UMMZ 215499, 1, rio Limari, Limari;

*Basilichthys semotilus*. Peru: UMMZ 218074, 5 (xr), 69-128 mm SL, Quebrada Ucucha. USNM 268908, 3 (xr).

*Basilichthys* sp. Peru: UMMZ 217954, 5, 10.5-111 mm SL, río Locumba, drainage, Tacna.

*Chirostoma estor*. México: UMMZ 248432, 5, 126-146 mm SL C, Lake Patzcuaro, Michoacan.

*Colpichyhs regia*: México: ANSP 90032, 2 (xr), Golfo da Califórnia.

*Leuresthes tenuis*. USA: UMMZ 65910, 3, 120-143 mm SL, San Pedro, California.

*Odontesthes argentinensis*. Brasil: UFRGS 15634, 55 (ts) lagoa da Corvina, Mostardas. UFRGS 15721, 54 (ts), praia de Quintão, Quintão.

*Odontesthes bicudo*. Brasil: MCP 26153, holótipo, lagoa Emboaba, Osório. MCP 21398, 6, parátipos, 128.5-203.6 mm SL, lagoa Lessa, Tramandaí. MCP 21401, 1, paratype, 221.5 mm SL, lagoa Emboaba, Osório. MCP 21402, 4, parátipos, 151.3-173 mm SL, lagoa Emboaba, Osório. MCP 21404, 5, parátipos, 155-178.9 mm SL, lagoa Horácio, Osório. MCP 21593 (ts), 1, lagoa Emboaba, Osório. FMNH 103613, 4, 104.1-185.2 mm SL, lagoa Caconde, Osório. MCP 45883, 4, 126.6-147.5 mm SL, lagoa Caconde, Osório. MZUSP 40384, 7, 149-171.1 mm SL, lagoa Emboaba, Osório. UFRGS 5029, 13, 125.5-179.2 mm SL, UFRGS 5034, 4, 128.7-173.3 mm SL, UFRGS 5047, 1, 167.3 mm SL, lagoa Emboaba, Osório. UFRGS 5050, 15, 109-141.7 mm SL, lagoa Emboaba, Osório. UFRGS 5094, 4, 61.9-166.7 mm SL, lagoa Caconde, Tramandaí. UFRGS 5096, 2, 177.6-198.5 mm SL, lagoa Caconde, Tramandaí. UFRGS 5097, 9 (1 c&s), 119-171 mm SL, lagoa Custódias, Tramandaí. UFRGS 5234, 2, 152.6-160.4 mm SL, lagoa Caconde, Tramandaí. UFRGS 5322, 4, 121.5-132.4 mm SL, lagoa Caconde, Tramandaí. UFRGS 5338, 8, 124.2-160.6 mm SL, lagoa Emboaba, Osório. UFRGS 5656, 6, 79.3-141.8 mm SL, lagoa Caconde, Tramandaí. UFRGS 15114, 1 (ts), lagoa Prainha, Tramandaí. UMMZ 221328, 10 (1 c&s), 139-178 mm SL, lagoa Emboaba, Tramandaí.

*Odontesthes bonariensis*. Argentina: NMHN 4407, holótipo, 204.4 mm SL, Buenos Aires. UMMZ 218609, 12 (2 c&s), 42.5-146 mm SL, laguna Sauce Grande, Buenos Aires. UMMZ 218800, 5, 5 (rx), 59.2-92.6 mm SL, laguna El Hinojo, Buenos Aires. UMMZ 233276, 5 (xr). Brasil: MCP 8367, 1, 283.8 mm SL, reservatório na Lomba do Sabão, Viamão. MCP 8368, 1, 269.1 mm SL, reservatório na Lomba do Sabão, Viamão. MCP 8543, 1, 218.1 mm SL, Farroupilha. MCP 10536, 2, 158.4-164.1 mm SL, Ilha Mauá, Jacuí, Porto Alegre. MCP 20818, 3, 134.8-162.6 mm SL, lagoa dos Quadros, Maquiné. MCP 21407, 1, 132 mm SL, Praia da Alegria, Guaíba. UFRGS 17131, 1 (ts), rio Passo Fundo no reservatório da barragem Monjolinho. UFRGS 17241, 2 (ts), 167.4-276.1 mm SL, reservatório Capiqui, Passo Fundo. Uruguai: UMMZ 233276, 5, 82-105.1 mm SL, localização exata desconhecida. Todos lotes a seguir provenientes da lagoa Mangueira, Santa Vitória do Palmar: UFRGS 16406, 2 (ts). UFRGS 16440, 1 (ts).

UFRGS 16680, 1 (ts), 180.0 mm SL. UFRGS 16681, 5 (ts), 143.1-198.5 mm SL.  
UFRGS 17604, 1 (ts), 166.8 mm SL.

*Odontesthes brevianalis*. USNM 84338, 1 (xr).

*Odontesthes gracilis*. Chile: USNM 88717, 4 (xr), Cumberland Bay, Juan Fernandez Isl.  
ANSP 131391, 2 (xr), Arica.

*Odontesthes hatcheri*. Argentina: USNM 339161, 16 (xr), laguna Traful.

*Odontesthes humensis*. Brasil: MCP 46610, 1, 138.5 mm SL, rio Uruguai, Uruguiana.  
UFRGS 4130, 1, 128.6 mm SL, arroio Velhaco, Tapes. UFRGS 16214, 1 (c&s), lagoa  
Mangueira, Santa Vitória do Palmar. UFRGS 16205, 2 (ts), lagoa Mangueira, Santa  
Vitória do Palmar. UFRGS 16448, 2 (ts), lagoa Mangueira, Santa Vitória do Palmar.  
UFRGS 17585, 1 (ts), arroio Candiota, Jaguarão. UFRGS 17772, 1 (ts), lago Guaíba no  
Clube Jangadeiros, Porto Alegre. Uruguai. MHNM 1806, holótipo, 150.9 mm SL, rio  
Negro. MHNM 1807, 10, parátipos, 92.1-133.7 mm SL, rio Negro, Durazno. ZVC-P  
5668, 1, 198.2 mm SL, arroio Yaguareté.

*Odontesthes incisa*. Argentina: USNM 163254, 16 (xr), Oceano Atlântico, Buenos  
Aires. Uruguai: ANSP 54078, 2 (xr), Montevideu.

*Odontesthes ledae*. Brasil: MCP 26151, holótipo, 135.5 mm SL, lagoa Fortaleza,  
Cidreira, Brasil. MCP 13849, 5, parátipos, 145.8-202.5 mm SL, lagoa Solidão,  
Mostardas. MCP 21397, 6, parátipos, 60.6-106.7 mm SL, lagoa Fortaleza, Cidreira.  
ANSP 168864, 5, 157.5-190.9 mm SL, lagoa Tarumã, Palmares do Sul. FMNH 103612,  
5, 82.5-171.9 mm SL, lagoa Rondinha, Cidreira. MCP 21348, 1 (ts), lagoa Fortaleza,  
Cidreira. MCP 21591, 1 (ts), lagoa Fortaleza, Cidreira. UFRGS 5038, 4 (1 c&s), lagoa  
da Rondinha, Cidreira. UFRGS 5101, 9, 107.3-142.9 mm SL, lagoa dos Barros, Osório.  
UFRGS 5363, 5, 69.2-174.1 mm SL, lagoa Palmital, Osório. UFRGS 14458, 1, 109.3  
mm SL, lagoa Rondinha, Pinhal. UFRGS 14459, 1, 119.6 mm SL, lagoa dos Quadros,  
Osório. UFRGS 14460, 1, 177 mm SL, lagoa Palmital, Osório. UFRGS 15635, 3 (ts),  
32.2-42.8 mm SL, lagoa Fortaleza, Cidreira. UFRGS 16866 (ts), 1, lagoa Cerquinha,  
Pinhal. UFRGS 16871, 1 (ts), lagoa Corvina, Mostardas. UFRGS 17262, 1 (ts), lagoa da  
Porteira, Quintão.

*Odontesthes mauleanum*. Chile: UMMZ 215459, 5 (xr), 35-110 mm SL, Estero Catapilco na la Laguna, Valparaiso. USNM 77295, 4 (xr), Lota.

*Odontesthes mirinensis*. Uruguai: UMMZ 233277, 4 (xr), rio Cebollati. UMMZ 233281, 2 (xr), laguna Merín. Brasil: MCP 17696, holótipo, 106.1 mm SL, lagoa Mirim, Rio Grande. MCP 21420, 3, parátipos, 121.3-127.7 mm SL, coletado com holótipo. MCP 21562 (1 c&s), 5, 71.6-83.7 mm SL, lagoa Mirim, Rio Grande. MCP 21587, 1, 116.8 mm SL, canal São Gonçalo, Pelotas. MZUSP 26639, 6, 61.3-116.8 mm SL, lagoa Mirim, Rio Grande. UFRGS 8484. 1 (c&s), laguna dos Patos, Viamão. UFRGS 19970, 1, 98.1 mm SL, praia do Pontal, Arroio Grande. MZUSP 10353, 1, 148.4 mm SL, rio Guaíba, Ponta Grossa. Uruguai: MCP 43032, 2, 82.6-83.4 mm SL, lagoa Mirim, Cerro Largo. UMMZ 233277, 4, 106.1-126.5 mm SL, lagoa Mirim na foz do rio Cebollati, Treinta y Tres. UMMZ 233281, 2, 86.1-88.5 mm SL, lagoa Mirim.

*Odontesthes nigricans*. Chile: UMMZ 218798, 5 (1 c&s), 192.0-216.0 mm SL, Ilha Tierra del Fuego.

*Odontesthes orientalis*. Todos do reservatório Rincón del Bonete ou seus afluentes, bacia do rio Negro, Uruguai. MHNM 1808, holótipo, 104.4 mm SL. ZVCP 6491, 2, 166.1-173.2 mm SL, Tacuarembó. ZVC-P 12081, 3, 172-205.7 mm SL, arroio Sauce, Tacuarembó. ZVC-P 12087, 1, 172.5 mm SL, arroio Las Cañas, Durazno. ZVC-P 12152, 7, 167.1-179 mm SL, arroio Malo, Tacuarembó. ZVC-P 12169, 1, 150.7 mm SL, arroio Las Cañas, Durazno. ZVC-P 12179, 1, 140.1 mm SL, arroio Laureles, Tacuarembó. ZVC-P 12187, 1 (c&s), 156.1 mm SL, arroio Tala, Durazno. ZVC-P não catalogado, 2 (ts).

*Odontesthes perugiae*. Argentina. USNM 55572, holótipo (xr), 110.3 mm SL, provavelmente de água doce. CAS 69625, 1 (xr), 120.1 mm SL, Buenos Aires. MACN 5091, 14, 86.9-125.8 mm SL, rio Paraná, Santa Fé, Rosário. MACN 6922, 19, 92.1-122.2 mm SL, rio Colastiné, Santa Fé. MACN 8801, 16, 87.2-137.5 mm SL, rio Uruguai no Embalse La Península, Entre Ríos, Concordia. MCP 33627, 3, 146.1-154.7 mm SL, rio Paraná, Misiones, Posadas. UMMZ 218473, 1 (xr), 91 mm SL, praia La Balandra, Buenos Aires, La Plata. UMMZ 231979, 6 (xr), Salto Grande dam. UMMZ 231982, 2 (xr), 114.8-131 mm SL, rio Gualaguaycito na barragem Salto Grande, Entre Ríos. Brasil. Todos do estado do Rio Grande do Sul. FMNH 88228, 1, 79.7 mm SL, rio

Uruguai, Uruguaiana. MCP 16198, 16 (1 c&s), 43.8-55.2 mm SL, rio Santa Maria afluente do rio Uruguai, Rosário do Sul. MCP 23662, 7 (1 c&s), 42.3-91.4 mm SL, reservatório Sanchuri, Uruguaiana. MZUSP 47689, 4, 128.6-156.0 mm SL, rio Uruguai, Uruguaiana. MZUSP 100265, 5, 103.9-169.6 mm SL, rio Uruguai, Itaqui. UFRGS 5205, 1, 103 mm SL, rio Ibicuí Mirim, Cacequi. UFRGS 8701, 12, 50.3-74.0 mm SL, rio Uruguai, Uruguaiana. UFRGS 9348, 1, 182.1 mm SL, arroio Tacuarembó, Lavras do Sul. UFRGS 10444, 3 (1 xr, ts), 53.5-76.3 mm SL, rio Uruguai, Uruguaiana. Uruguai. ANSP 54097, 3, 76.2-109.9 mm SL, rio Uruguai, Paysandú. MCP 43030, 5 (1 c&s), 94.04-148.5 mm SL, rio Uruguai na barragem Salto, Salto, Constituição. MZUSP 15452, 7, 100.1-110 mm SL, rio Uruguai, Salto. UFRGS 7733, 3, 28.2-125.4 mm SL, rio Uruguai no reservatório Salto, Salto. UFRGS 10443, 1 (1 xr, ts), 106.1 mm SL, rio Uruguai, Paysandú. UMMZ 231979, 6 (xr), 46.7-116.7 mm SL, rio Uruguai na barragem Salto Grande, Salto. ZVC-P 5701, 1, 123.2 mm SL, rio Uruguai, Rio Negro. ZVC-P 8419, 7, 102 mm SL, rio Arapey, Salto. ZVC-P 8476, 1, 120.8 mm SL, rio Uruguai, Artigas, Bella Unión. Localização desconhecida. MCZ 147920, 1, 141.3 mm SL, rio Uruguai. MACN 4048, 5, 65.1-133.0 mm SL, rio Uruguai.

*Odontesthes piquava*. Brasil: MCP 26152 (ts), holótipo, 135.7 mm SL, lagoa Pinguela, Osório. MCP 21403, 4, parátipos, 129.4-185.5 mm SL, lagoa Peixoto, Osório. MCP 21406, 5, parátipos, 127-176.2 mm SL, lagoa Palmital, Osório. MCP 21592, 1 (ts), lagoa da Pinguela, Osório. FMNH 103614, 2, 153.9-186.1 mm SL, lagoa Peixoto, Osório. UFRGS 4956, 11 (2 c&s), lagoa Palmital, Osório. UFRGS 10447, 1 (ts), 93.3 mm SL, lagoa dos Quadros, Tramandaí. UFRGS 16672 1 (ts), 130.1-135.8 mm SL, lagoa dos Quadros, Tramandaí. UFRGS 16673, 2 (ts), 115.2-130.1 mm SL, lagoa dos Quadros, Capão da Canoa. UFRGS 16674, 2 (ts), 124.7-133.0 mm SL, lagoa dos Quadros, Tramandaí. UFRGS 16869, 11 (ts), 31.9-136.9 mm SL, lagoa Itapeva, Arroio do Sal. UFRGS 17007, 1 (ts), 263.1 mm SL, lagoa dos Quadros, Tramandaí.

*Odontesthes regia*. Chile: UMMZ 215521, 12 (1 c&s), 152-172 mm SL, drenagem rio Valdivia. ANSP 69713, 2 (rx)

*Odontesthes retropinnis*. Argentina: CAS 69624, 1, 121.7 mm SL, Buenos Aires. UMMZ 218796, 28 (1 c&s, 5 xr), lagoa artificial no Los Talas, Buenos Aires. SU 69624, 1 (xr). Uruguai: MHNM 1809, holótipo, 132.6 mm SL, embalse do rio Negro, Durazno. ANSP 67823, 1, 120.1 mm SL, rio Santa Lucia, Canelones. ANSP 54088, 1,



138.8 mm SL, Florida. FMNH 105435 (xr), 1, 116 mm SL, rio Cebollati no Paso de Averias. ZVC-P 1159, 10, 86.2-178.3 mm SL, arroio Cuaró Grande, Artigas. ZVC-P 1160, 11, 79-134.4 mm SL, arroio Cuaró Grande, Artigas. ZVC-P 4052, 2, 193.5-203.1 mm SL, rio Negro no reservatório Rincón del Bonete, Tacuarembó. ZVC-P 4494, 2, 117.5-117.9 mm SL, arroio La Boyada na estância el Relincho, San José. ZVC-P 5385, 3, 91.4-114.3 mm SL, rio Santa Lucia, Arequita, Lavalleja. Localidade desconhecida: MCZ 147907, 1, 125.9 mm SL, rio Uruguai. MCZ 147921, 1, 182 mm SL, rio Uruguai. ANSP 54088, 1 (xr). ANSP 67823, 1 (xr). FMNH 105435, 1 (xr), rio Cebollati. UMMZ 231950, 3 (xr).

*Odontesthes smitti*. Chile, UMMZ 218448, 16, 150.5-262 mm SL, mercado de peixes na Punta Arenas.

*Odontesthes* sp. Todos do Brasil: MCP 21346, 6 (ts), lago Guaíba na Praia da Alegria, Guaíba. MCP 21347, 2 (ts), lago Guaíba na Praia da Alegria, Guaíba. MCP 21343, 19 (ts), lago Guaíba, Barra do Ribeiro. MCP 21382, 2 (ts), laguna dos Patos, São José do Norte. UFRGS 10445, 7 (ts), 80.1-103.7 mm SL, lago Guaíba, Porto Alegre. UFRGS 10446, 19 (ts), 76.7-110.6 mm SL, laguna dos Patos no Saco de Tapes, Tapes. UFRGS 11287, 1 (ts), lago Guaíba na Praia da Alegria, Guaíba. UFRGS 15820, 1 (ts), laguna dos Patos próximo a Balneário Rebello, Tapes. UFRGS 15821, 23 (ts), lago Guaíba na Praia da Alegria, Guaíba. UFRGS 15822, 1 (ts), lago Guaíba na foz do arroio Celupa, Guaíba. UFRGS 13609, 36 (ts), laguna dos Patos, São Lourenço do Sul. UFRGS 13821, 5 (ts), lago Guaíba na Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre. UFRGS 17104, 2 (ts), 118.4-122.9 mm SL, laguna dos Patos, Barra do Ribeiro. UFRGS 17605, 4 (ts), 27.6-97.0 mm SL, laguna dos Patos, Tapes.

*Odontesthes* sp. N. Brasil. UFRGS 19389, holótipo, 168.7 mm (xr, ts), rio Uruguai no reservatório da UHE Itá, Itá. Parátipos: UFRGS 17840, 12 (1 xr, 1 sk, ts), 118.2-161 mm SL, rio Passo Fundo, a jusante da UHE Monjolinho, Nonoai. UFRGS 20536, 1, 153.1 mm SL, rio Uruguai, reservatório UHE Itá, Itá. UFRGS 20537, 1, 147.2 mm SL, rio Uruguai, reservatório UHE Itá, Concórdia. UFRGS 20538, 1, 162.7 mm SL, rio Uruguai, a jusante UHE Machadinho, Maximiliano de Almeida. UFRGS 10304, 2 (1 c&s), 99.8-129 mm SL, rio Passo Fundo, a jusante da UHE Monjolinho, Nonoai. UFRGS 11671, 1 (ts), 156.6 mm SL, rio Passo Fundo, a jusante da UHE Monjolinho, Nonoai. MCP 40026, 3, 41.7-76.8 mm SL, rio Uruguai, Mondaí.

*Odontesthes* sp. A. Brasil. Todos do Rio Grande do Sul. UFRGS 18192, 7, 1 (c&s), praia de Itapuã, Viamão. UFRGS 17838, 7, 1 (c&s, ts), lagoa Mirim, Santa Vitória do Palmar. UFRGS 5252, 1, praia de Itapuã, Viamão. UFRGS 17836, 2, lagoa Mirim, Santa Vitória do Palmar. UFRGS 19971, 1 (ts), lagoa Mirim, Santa Vitória do Palmar. UFRGS 15710, 2 (ts), Lagoa Mangueira, Santa Vitória do Palmar. UFRGS 10445, 7 (ts), lago Guaíba, Porto Alegre.

*Odontesthes* sp. B. UFRGS 15710, 4 (ts), 131.3-140.5 mm SL. UFRGS 15711, 9 (ts), 31.9-167.9 mm SL. UFRGS 16681, 7 (ts), Lagoa Mangueira, Santa Vitória do Palmar. UFRGS 9741, 1, praia de Itapuã, Viamão.

## **Resultados**

### *Descrição dos caracteres*

A distribuição dos estados dos caracteres contínuos e não contínuos nos táxons terminais estão apresentados na Tabelas 2 e 3, respectivamente.

### *Caracteres contínuos (1-13)*

1. \*Primeiro arco branquial, ramo inferior, rastros branquiais, número: 0=13; 1=51.
2. \*Primeira nadadeira dorsal, raios ramificados, número: 0=3; 1=8.
3. \*Segunda nadadeira dorsal, raios ramificados, número: 0=7; 1=12.
4. \*Nadadeira anal, raios ramificados, número: 0=12; 1=22.
5. \*Escamas, série longitudinal acima da banda lateral, número: 0=44; 1=99.
6. \*Escamas, séries ao redor do pedúnculo caudal, número: 0=14; 1=34.
7. \*Escamas, série transversal entre origem da primeira nadadeira dorsal e origem da nadadeira anal, número: 0=7; 1=22.
8. \*Escamas, séries laterodorsais entre as bandas laterais, número: 0=7; 1=13.
9. \*Vértebras, pré-caudais, número: 0=21; 1=31.

10. \*Vértebras, caudais, número: 0=19; 1=29.
11. \*Vértebras, arcos hemais com expansão lateral, número: 0=7; 1=22.
12. Pterigióforos, interdorsais, número (adaptado de Dyer, 1997: car. 85): 0=1; 1=7.
13. Vértebras, costelas após origem da nadadeira anal, número (adaptado de Dyer, 1997: car. 88): 0=0; 1=10.

*Caracteres não contínuos (14-123)*

*Neurocrânio e ossos do canal sensorial*

14. Vômer, processo dorsomedial, forma: 0=arredondado; 1=em forma de quilha. [Figuras 1; 2] (Dyer, 1997: car. 1)
15. \*Vômer, côndilos laterais: 0=proeminentes; 1=não proeminentes. [Figura 3]
- O vômer possui duas projeções laterais arredondadas chamadas de côndilos laterais. Na condição plesiomórfica esses côndilos são bem proeminentes deixando o vômer largo em vista dorsal (estado 0). A condição derivada é encontrada em *Odontesthes* sp. N onde os côndilos não são proeminentes, deixando o vômer estreito em vista dorsal (estado 1).
16. \*Vômer, porção anterior, forma: 0=triangular; 1=arredondada. [Figura 4]
17. Vômer, espinho dorsal: 0=ausente; 1=presente. (Dyer, 1997: car. 2)
18. Vômer, porção anterior, aba dorsal: 0=ausente; 1=presente; aba simples e larga na porção mediana; 2=presente; duas abas estreitas e paralelas ao centro; 3=presente; duas abas bem desenvolvidas e paralelas ao centro. (White, 1985; Dyer, 1997: car. 3)
19. Vômer, porção anterior, forma: 0=estreito; 1=largo e laminar. (Dyer, 1997: car. 4)
20. Vômer, face ventral, perfil: 0=levemente côncavo; 1=fortemente côncavo. (adaptado de Dyer & Chernoff, 1996: car. 1; Dyer, 1997: car. 5)
21. Cartilagem do etmoide, contato com o vômer, posição: 0=dorsal; 1=ventral. (Dyer, 1997: car. 6)

- 22.** Vômer, dentes: 0=presente; 1=ausente. (Dyer, 1993: car. 7; Dyer, 1997: car. 7)
- 23.** Vômer, dentes, distribuição: 0=contínuos, dos côndilos até a sua porção mediana formando um “V”; 1=somente na sua porção mediana; 2=nos côndilos e na sua porção mediana, separados em três regiões. [Figura 4] (adaptado de Dyer, 1993: car. 8; Dyer, 1997: car. 8)
- 24.** Mesetmoide: 0=presente; 1=ausente. [Figura 5] (White, 1985; Chernoff, 1986; Dyer, 1993: car. 9; Dyer, 1997: car. 9)
- 25.** Etmoide, ligamento etmoide-maxilar, posição: 0=ligado ao mesetmoide; 1=ligado à cartilagem do mesetmoide. [Figura 5] (Dyer, 1997: car. 10)
- 26.** Nasal, processo ventral: 0=ausente; 1=arredondado, não sobrepondo a aba superior do lacrimal; 2=pontudo, sobrepondo a aba superior do lacrimal. [Figura 6] (White, 1985; Dyer, 1997: car. 11)
- 27.** Nasal, canal sensorial, posição: 0=totalmente aderido ao nasal; 1=ligeiramente separado na sua porção anterior do nasal; 2=distintamente separado na sua porção anterior do nasal (Dyer, 1997: car. 12)
- 28.** Etmoide lateral, côndilo lacrimal, posição: 0=ocupando todo espaço de sua aba pré-orbital; 1= ocupando somente a porção dorsal de sua aba pré-orbital. (Dyer, 1997: car. 13)
- 29.** Etmoide lateral, côndilo lacrimal, forma: 0=ovalado; 1=arredondado. (adaptado de Dyer, 1993: car. 14; Dyer, 1997: car. 14)
- 30.** Etmoide lateral, côndilo ventral, composição: 0=cartilaginoso; 1=ossificado. (White, 1985; Dyer, 1997: car. 15)
- 31.** Etmoide lateral-parasfenoide, contato: 0=ausente; 1=presente. (adaptado de White, 1985; Dyer, 1997: car. 16)
- 32.** Frontal, canal sensorial, poro 5, posição: 0=antero-medial; 1=postero-medial. (White, 1985; Dyer, 1997: car. 17)
- 33.** Dermoestenótico, canal sensorial: 0=aberto; 1=fechado. (Dyer, 1997: car. 20)

- 34.** Dermoesfenótico, poros, número: 0=2 poros; 1=3 poros. (Dyer, 1997: car. 21)
- 35.** Dermoesfenótico, flange medial: 0=presente; 1=ausente. [Figura 7] (Dyer, 1997: car. 22)
- 36.** Dermoesfenótico, flange medial, forma: 0=alargada em toda a sua extensão; 1=estreita em toda sua extensão; 2=alargada somente na região dorsal. [Figura 7] (adaptado de Dyer, 1993: car. 23; Dyer, 1997: car. 23)
- 37.** Forame trigeminofacial, posição: 0=totalmente dentro do proótico; 1=em contato com proótico e esfenótico; 2=em contato com proótico, esfenótico e pleuroesfenóide; [Figura 8, 9, 10, 11] (adaptado de Dyer, 1997: car. 24)
- 38.** Proótico, arco trigeminofacial, forma: 0=único, não cobrindo completamente seu forame; 1=com um pequeno arco lateral, não cobrindo completamente seu forame; 2=em forma de tubo ósseo encobrendo completamente seu forame. [Figuras 8, 9, 13] (adaptado de Dyer, 1997 car. 25)
- 39.** Basesfenoide, lâmina, forma: 0=delgada; 1=larga, de mesma largura em toda sua extensão; 2=larga, côncava na sua região medial. [Figuras 1, 10, 11] (adaptado de Dyer, 1997: car. 26)
- 40.** \*Basesfenoide, lâmina, projeções, número: 0=duas; 1=quatro. [Figuras 8, 10, 14]
- Cada uma das lâminas do basesfenoide contém uma projeção posterolateral que se conecta com o parasfenoide. Em geral, as espécies de *Odontesthes* possuem o estado plesiomórfico (uma projeção de cada lado). No entanto, *Odontesthes bicudo*, *O. mirinensis* e *O. sp. A* possuem o estado derivado do caráter onde quatro projeções do basesfenoide perpendiculares ao parasfenoide estão presentes.
- 41.** Paresfenoide, crista ventral, forma: 0=suavemente cônica; 1=arredondada. (Dyer, 1993: car. 27; Dyer, 1997: car. 27)
- 42.** Supraoccipital, crista, porção posterior: 0=única, em forma de espinho; 1=bífida, com pontas de mesmo tamanho; 2=trífida, com sua ponta mediana menor. [Figuras 15, 16, 17, 18] (White, 1985; Dyer, 1997: car. 28)

**43.** Pterótico, porção posterior, posição: 0=situada dorsalmente em relação a porção posterior do exoccipital; 1=situada na mesma altura que a porção posterior do exoccipital. (adaptado de Dyer, 1993: car. 31; Dyer, 1997: car. 31)

**44.** Epioccipital, porção posterior, posição: 0= situada dorsalmente em relação a porção posterior do pterótico; 1=situada na mesma altura que a porção posterior do pterótico. (adaptada de Dyer, 1997: car. 32)

**45.** Basioccipital, porção posterior, superfície: 0=lisa; 1=fenestrada. (White, 1985; Dyer, 1993: car. 33; Dyer, 1997 :car. 33)

**46.** Ligamento de Baudelot, composição: 0=não ossificado; 1=ossificado. [Figura 8] (White, 1985; Dyer, 1997: car. 34)

**47.** \*Ligamento de Baudelot, tamanho: 0=longo, ultrapassando o comprimento da 1ª vértebra; 1=curto, não alcançando a metade do comprimento da 1ª vértebra. [Figuras 8, 11, 19]

Quando ossificado, o ligamento de Baudelot é variável no seu tamanho entre as espécies de *Atherinopsinae*. A condição plesiomórfica ocorre nos membros da tribo *Atherinopsini* e *Basilichthys semotilus* (demais espécies do gênero não observado) quando o ligamento é longo, chegando ou em alguns casos ultrapassando o comprimento da 1ª vértebra (estado 0). A condição derivada ocorre em algumas espécies do gênero *Odontesthes* quando esse ligamento não alcança a metade do comprimento da 1ª vértebra (estado 1).

**48.** Pós-temporal, poros, número: 0=três; 1=dois. [Figuras 20, 21] (adaptado de White, 1985; Dyer, 1997: car. 35)

**49.** \*Canal sensorial, extraescapulares: 0=ausente; 1=presente. [Figuras 20, 22]

Dyer, 1997, considerou os poros do pós-temporal (car. 48) e os extraescapulares como homólogos segundo teste de similaridade de Patterson (1982). Aqui foi considerado o surgimento dos extraescapulares como não-homólogos, sendo os extraescapulares ossos adjacentes ao pós-temporal.

**50.** \*Canal sensorial, extraescapulares: 0=fusionados em um só osso e com 3 poros; 1=separados em dois ossos e com 4 poros. [Figuras 20, 23]

**51.** Pós-temporal, processo anterior: 0=ausente; 1=presente. [Figura 20, 24] (adaptado de Chernoff, 1986; Dyer, 1993: car 36; Dyer, 1997: car. 36)

**52.** Pós-temporal, processo anterior, forma: 0=largo; 1=estreito e pontiagudo. [Figuras 20, 21] (adaptado de Chernoff, 1986; Dyer, 1993: car 36; Dyer, 1997: car. 36)

#### *Maxilar e ligamentos associados*

**53.** Maxilar superior, frênulo: 0=ausente; 1=presente. (Dyer, 1997: car. 37)

**54.** Pré-maxila, processo ascendente: 0=largo, se estendendo até sua porção anterior; 1=longo e estreito, não se estendendo até sua porção anterior. [Figura 25, 26] (adaptado de "processo dorsal" em White, 1985; Dyer, 1993: car. 38; Dyer, 1997: car. 38)

**55.** \*Pré-maxila, processo anterior, tamanho: 0=menor que o processo ascendente; 1=maior que o processo ascendente. [Figuras 25, 27]

**56.** Maxila, porção anterior, processo dorsal, tamanho: 0=desenvolvido; 1=curto. [Figuras 25, 26] (adaptado de Dyer, 1997: car. 40)

**57.** Maxila, porção anterior, processo ventral, tamanho: 0=maior que processo dorsal; 1=do mesmo tamanho que o processo dorsal. (adaptado de Dyer, 1997: car. 41)

**58.** Maxila, processo ventral, côndilo: 0=ausente; 1=presente. ("processo arredondado" em White, 1985; Dyer, 1997: car. 42)

**59.** Maxila, ligamento entre coronoide do dentário, anguloarticular e maxila: 0=ausente; 1=presente. [Figura 28] (Dyer, 1997: car. 46)

**60.** Maxila, ligamento, inserção em relação a pré-maxila: 0=na região central do processo posterior da pré-maxila; 1=inserido na região anteroventral do processo posterior da pré-maxila. [Figura 28] (adaptado de White, 1985; Dyer, 1997: car. 47)

- 61.** Ligamento labial, forma: 0=dobrado internamente à pré-maxila; 1=dobrado lateralmente à pré-maxila; 2=dobrado fortemente reduzido; 3=lateralmente à pré-maxila, mas não é dobrado. (Chernoff, 1986; Dyer, 1993: car. 48; Dyer, 1997: car. 48)
- 62.** Maxilar, dentes, cúspides: 0=unicuspidado; 1=bicuspidado. [Figura 27] (White, 1985; Dyer, 1997: car. 49)
- 63.** Maxilar, dentes em adultos, fileiras, número: 0=mais de três; 1=três; 2=duas. (White, 1985; Dyer, 1993: car. 50; Dyer, 1997: car. 50)
- 64.** \*Maxilar, dentes, fileira interna, tamanho: 0=menores ou iguais a fileira externa; 1=distintamente maiores que a fileira externa. [Figuras 27, 30]
- 65.** Dentário, coronoide, tamanho: 0= do dentário maior do que do ânguloarticular; 1= do dentário no mesmo nível do ânguloarticular. (adaptado de Dyer, 1997: car. 51)
- 66.** \*Dentário, coronoide, posição: 0=se estende lateralmente, sem ângulo com o dentário; 1=se estende dorsalmente, quase em ângulo reto com o dentário. [Figura 27]
- 67.** \*Dentário, coronoide, região dorsal, forma: 0=arredondado; 1=retangular. [Figuras 32, 33]
- 68.** Dentário, espinho gnático: 0=presente; 1=ausente. (Dyer, 1997 car. 52)
- 69.** Tendão A1, ramo mandibular: 0=ausente; 1=presente. (adaptado de Dyer, 1993: car. 53; Dyer, 1997: car. 53)
- 70.** Tendão A1, ramo mandibular, posição: 0=posterior ao ramo lacrimal; 1=anterior ao ramo lacrimal. (adaptado de Dyer, 1997: car. 53)

*Suspensório e ligamentos associados*

- 71.** Palatino, processo dorsal, aba dorsal, forma: 0=com flange curta; 1= com flange longa se estendendo da região anterior até o processo dorsal, pontudo; 2=sem flange, amplo e arredondado. (“dorsal crest’ em Chernof, 1986ab; adaptado de Dyer, 1997: car. 54)



- 72.** Ligamento etmomaxilar, inserção: 0=região posterior do etmóide e pré-maxila; 1=na região do etmóide, processo dorsal do palatino e na pré-maxila. [Figura 5] (adaptado de Chernoff, 1986; Dyer, 1997 car. 55)
- 73.** Ligamento palatodorsal: 0=ausente; 1=presente. (Dyer, 1997: car. 56)
- 74.** Palatino, espinho posteroventral, tamanho: 0=curto, sem contato com o quadrado; 1=longo, alcançando o quadrado. (adaptado de Dyer, 1997: car. 57)
- 75.** Ectopterigoide: 0=presente; 1=ausente. (Dyer, 1993: car. 58; Dyer, 1997: car. 58)
- 76.** Endopterigoide, dentes: 0=presente; 1=ausente. [Figura 27, 32] (Dyer, 1993: car. 59; Dyer, 1997: car. 59)
- 77.** Hiomandíbula, nervo, ramificação, posição: 0=externamente à hiomandíbula ou no forame ventral; 1=dentro da hiomandíbula. [Figura 34] (adaptado de Dyer, 1993: car. 60; Dyer, 1997: car. 60)
- 78.** Preopercular, canal sensorial, lâmina óssea: 0=encobrindo somente o ramo vertical; 1=encobrindo os ramos vertical e horizontal. (adapado de Dyer, 1997: car. 61)
- 79.** Preopercular, canal sensorial, ramo vertical, poros 1 e 2: 0=abertos; 1=fechados. (Dyer, 1993: car. 62; Dyer, 1997: car. 62)
- 80.** Preopercular, canal sensorial, ramo horizontal, poros, número: 0=cinco; 1=quatro. (Dyer, 1997: car. 63)
- 81.** \*Preopercular, canal sensorial, ramo horizontal, poros: 0=7° e 8° abertos; 1=6°, 7° e 8° abertos; 2=todos os poros fechados. [Figura 35]
- 82.** Opérculo, processo dorsal, flange laminar: 0=presente; 1=ausente. (Dyer, 1993: car. 64; Dyer, 1997: car. 64)
- 83.** Opérculo, fenestra: 0=ausente; 1=presente na face interna; 2=presente na face interna e externa. [Figuras 26, 32, 36] (White, 1985; Dyer, 1993: car. 65; Dyer, 1997: car. 65)

**84.** Opérculo, face interna, lâmina medial entre as hastes posterior e ventral, fenestra: 0=ausente; 1=presente. (Dyer, 1993: car. 66; Dyer, 1997: car. 66)

**85.** Opérculo, borda dorsal: 0=contínua com a flange laminar; 1=deslocado para região medial do processo dorsal. [Figuras 36, 37] (Dyer, 1993: car. 67; Dyer, 1997: car. 67)

**86.** Opérculo, borda posterodorsal, forma: 0=côncava; 1=reta entre a borda posterodorsal e borda posteroventral; 2=convexa. (Dyer, 1993: car. 68; Dyer, 1997: car. 68)

**87.** Opérculo, borda posteroventral, forma: 0=convexa; 1=côncava. (Dyer, 1993: car. 69; Dyer, 1997: car. 69)

#### *Aparato branquial*

**88.** Faringobranquial 1, composição: 0=ossificado; 1=cartilaginoso. (adaptado de Dyer, 1997 car. 70)

**89.** \*Faringobranquial 1 ossificado, forma: 0=estreito e longo; 1=largo e pequeno. [Figura 38, 39]

**90.** Faringobranquial 2, processo cranial, posição: 0=paralelo ao processo cranial do faringobranquial 3; 1=perpendicular ao processo cranial do faringobranquial 3. (Chernoff, 1986; Dyer, 1997: car. 71)

**91.** Epibranquial 3, forma: 0=cilíndrica; 1=achatado e retorcido. (adaptado de White, 1985; Dyer, 1997: car. 72)

**92.** Epibranquial 3, processo ventral, posição: 0=na sua região mediana; 1=lateralmente. (adaptado de White, 1985; Dyer, 1997: car. 72)

**93.** Ceratobranquial 4, placa de dentes: 0=ausente; 1=presente. (White, 1985; Chernoff, 1986; Dyer, 1997: car. 73)

**94.** Urohial, processo ventral: 0=presente; 1=ausente. (Dyer, 1997: car. 74)

**95.** \*Urohial, processo dorsal, forma: 0=curto e quadrado; 1=longo e curvado. [Figura 40]

### *Cintura peitoral*

**96.** Cleitro, aba dorsomedial, região anterior, tamanho: 0=pelo menos alcançando a sutura da escápula com coracóide; 1=alcançando o forame escapular; 2=não alcançando o forame escapular. [Figura 41] (Dyer, 1993: car. 75; Dyer, 1997: car. 75)

**97.** \*Cleitro, forame escapular, forma: 0=distintamente redondo; 1=elíptico; [Figura 41]

**98.** Pós-cleitro, porção ventral, posição: 0=anterior à 1<sup>o</sup> costela pleural; 1=entre a 1<sup>o</sup> e 2<sup>o</sup> costelas pleurais; 2=alcançando a 3<sup>o</sup> costela pleural. (Dyer, 1993: car. 79; Dyer, 1997: car. 79)

### *Cintura pélvica*

**99.** Cintura pélvica, aba medial, tamanho: 0=se estende até a sua borda anterior; 1=não alcança sua borda anterior. (adaptado de Chernoff, 1986; Dyer, 1993: car. 80; Dyer, 1997: car. 80)

**100.** \*Cintura pélvica, aba lateral, perfil: 0=reto; 1=formando um ângulo reto com o processo dorsolateral. [Figura 42]

**101.** Cintura pélvica, processo medial, tamanho: 0=longo anteriormente; 1=curto ou ausente. (adaptado de Dyer, 1997: car. 81)

### *Nadadeiras dorsais*

**102.** Primeira nadadeira dorsal, inserção anterior, posição: 0=distintamente anterior ao ânus; 1=ligeralmente anterior ao ânus; 2=na mesma linha vertical ou posterior ao ânus. (adaptado de Chernoff, 1986; Dyer, 1993: car. 82; Dyer, 1997: car. 82)

**103.** Primeira nadadeira dorsal, primeiro raio não ramificado, tamanho: 0=maior do que o primeiro raio não ramificado da segunda nadadeira dorsal; 1=menor do que o primeiro raio não ramificado da segunda nadadeira dorsal. (Dyer, 1997: car. 83)

**104.** Pterigióforos interdorsais, tamanho: 0=iguais; 1=diminuindo posteriormente. (Dyer, 1993: car. 84; Dyer, 1997: car. 84)

**105.** \*Pterigióforos interdorsais, extensão: 0=até a segunda nadadeira dorsal; 1=não alcançando a segunda nadadeira dorsal. [Figuras 43, 44]

*Esqueleto axial*

**106.** Vértebras, pré-caudais, número: 0=menor do que 50% do total de vértebras; 1=maior do que 50% do total de vértebras; 2=maior do que 57% do total de vértebras. (Dyer, 1993: car. 86; Dyer, 1997: car. 86)

**107.** Vértebras, primeira costela pleural, tamanho: 0=longa, alcançando a porção ventral do pós-cleitro; 1=pequena, não alcançando a porção ventral do pós-cleitro. (Dyer, 1993: car. 87; Dyer, 1997: car. 87)

**108.** Vértebras, costelas pleurais posteriores, posição: 0=última costela pleural anterior ao 1º pterigióforo da nadadeira anal; 1=presença de duas ou mais costelas pleurais após ao 1º pterigióforo da nadadeira anal. (Dyer, 1993: car. 88; Dyer, 1997: car. 88)

**109.** Vértebras, funil hemal: 0=ausente; 1=presente. (White, 1985; Dyer, 1993: 89; Dyer, 1997: car. 89)

**110.** Vértebras, funil hemal, hipófises: 0=ausente; 1=presente. [Figura 50] (White, 1985; Dyer, 1997 car. 90)

**111.** Vértebras, funil hemal, arcos: 0=ausente; 1=presente, sem expansão lateral; 2=presente, com expansão lateral em forma de bojo; 3=presente, com expansão lateral alargada restrita à região anterior; 4=presente, com expansão lateral longa e estreita restrita à região anterior. [Figuras 45, 46, 47, 48, 49] (White, 1985; Dyer, 1993: car. 91; Dyer, 1997: car. 91)

**112.** Vértebras, funil hemal, arcos, extensão posterior: 0= pelo menos até o final da nadadeira anal; 1=até metade da nadadeira anal. (Dyer, 1993: car. 92; Dyer, 1997: car. 92)

**113.** Vértebras, funil hemal, arcos, forma: 0=diminuindo gradualmente de tamanho, mais largo na porção ventral; 1=diminuindo abruptamente, mais largo na porção dorsal. (Dyer, 1993: car. 93; Dyer, 1997 :car. 93)

**114.** Vértex, espinhos hemais, três primeiros, tamanho: 0=longo; 1=pequeno. (Dyer, 1993: car. 94; Dyer, 1997: car. 94)

**115.** Vértex, primeira vértebra caudal, posição: 0=anterior à origem da nadadeira anal; 1= entre a origem da nadadeira anal até sua metade; 2=além da metade da nadadeira anal. (Dyer, 1993: car. 95; Dyer, 1997: car. 95)

#### *Escamas*

**116.** Cabeça, porção dorsal, imbricação: 0=regular; 1=invertida, com a escama occipital na posição nuchal; 2=invertida, com a escama occipital na posição pós-orbital. (Thompson, 1916; Dyer, 1997: car. 96)

**117.** Suborbital, séries longitudinais, número: 0=três; 1=quatro; 2=duas. (Dyer, 1993: car. 97; Dyer, 1997: car. 97)

**118.** Interopercular, escamação: 0=completamente preenchida; 1=preenchida somente na região posterior. (Dyer, 1993: car. 98; Dyer, 1997: car. 98)

**119.** Cleitro, escamação: 0=ausente; 1=presente, com escamas grandes; 2=presente, com escamas pequenas. (Dyer, 1993: car. 99; Dyer, 1997: car. 99)

**120.** Segunda nadadeira dorsal, raios anteriores, base até sua metade, escamação: 0=ausente; 1=presente. (Dyer, 1993: car. 100; Dyer, 1997: car. 100)

**121.** Nadadeira anal, raios anteriores, base até sua metade, escamação: 0=ausente; 1=presente. (Dyer, 1993: car. 101; Dyer, 1997: car. 101)

**122.** Região laterodorsal do corpo, escamas, tamanho: 0=grandes, quando o número de séries longitudinais é  $\leq 11$ ; 1=pequenas, quando o número de séries longitudinais é  $\geq 12$ . (Dyer, 1993: car. 102; Dyer, 1997: car. 102)

**123.** Escama, borda posterior: 0=todas lisas; 1=todas crenuladas; 2=maioria crenuladas, crenadas na sua região pré-dorsal; 3=todas crenadas. (adaptado de Dyer, 1993: car. 103; Dyer, 1997: car. 103; Dyer, 2006)

#### *Análise Filogenética*

O resultado das três análises filogenéticas, molecular e morfológica com e sem caracteres contínuos, foram congruentes na recuperação da monofilia de *Odontesthes* (Figs. 51, 52 e 53). Tratando-se somente das hipóteses morfológicas, é clara a melhor resolução dos clados mais internos do gênero *Odontesthes* através da inclusão dos treze caracteres contínuos (Fig. 51). A análise filogenética morfológica excluindo os caracteres contínuos resultou em 16 árvores igualmente parcimoniosas com 326 passos (CI=0,42; CR=0,66). A adição dos caracteres contínuos resultou em uma única árvore com 349,861 passos (CI=0,42; CR=0,65) e melhor resolvida para o gênero (Figura 51). Dessa forma, a análise contendo a totalidade de caracteres (incluindo os 13 caracteres como contínuos) é aqui considerada a melhor hipótese e, baseada nela, são listadas abaixo as sinapomorfias obtidas para os clados, assim como as autapomorfias para as espécies. Os números dos clados listados abaixo correspondem aqueles apresentados na Figura 51.

#### *Diagnose dos clados*

#### **Gênero *Odontesthes* (Clado 1)**

Presença de nove raios ramificados na segunda nadadeira dorsal (car. 3: 9); presença de quatro costelas pleurais após a origem da nadadeira anal (car. 13: 4); mesetmoide ausente (car. 24: 1); forame trigeminofacial em contato com proótico, esfenótico e pleuroesfenóide (car. 37: 2); processo ventral da maxila do mesmo tamanho que o processo dorsal (car. 57: 1); opérculo fenestrado na face interna (car. 83: 1); porção ventral do pós-cleित्र entre a 1<sup>o</sup> e 2<sup>o</sup> costelas pleurais (car. 98: 1); número de vértebras pré-caudais maior do que 50% do total de vértebras (car. 106: 1).

#### ***Odontesthes hatcheri***

Presença de sete raios ramificados na primeira nadadeira dorsal (car. 2: 7); maxilar com mais de três fileiras de dentes em adultos (car. 63: 0); opérculo com lâmina fenestrada entre as hastes posterior e ventral na sua face interna (car. 84: 1); opérculo com a flange laminar contínua na borda dorsal em sua face externa (car. 85: 0); vértebras caudais com seus primeiros espinhos hemais pequenos (car. 114: 1); segunda nadadeira dorsal com escamas nos raios anteriores da base até sua metade (car. 120: 1); nadadeira anal com escamas nos raios anteriores da base até sua metade (car. 121: 1).

## **Clado 2**

Presença de 24-25 vértebras pré-caudais (car. 9: 24-25); presença de três costelas pleurais após a origem da nadadeira anal (car. 13: 3); nervo hiomandíbular com sua ramificação dentro da hiomandíbula (car. 77: 1); pterigióforos interdorsais não alcançando a segunda nadadeira dorsal (car. 105: 1); arcos do funil hemal com expansão lateral alargada restrita à região anterior (car. 111: 3).

### **Clado *Odontesthes mauleanum* + *Odontesthes brevianalis***

Presença de 20-21 vértebras caudais (car. 10: 20-21); paresfenoide com sua crista ventral arredondada (car. 41: 1); opérculo com sua borda posteroventral côncava (car. 87: 1); cintura pélvica com aba medial se estendendo até a sua borda anterior (car. 99: 0); arcos do funil hemal estendendo-se posteriormente até metade da nadadeira anal (car. 112: 1); escamas interoperculares presentes somente na sua região posterior (car. 118: 1); escamas da região laterodorsal do corpo pequenas, quando o número de séries longitudinais é  $\geq 12$  (car. 122: 1); borda posterior da escama crenada em todo corpo (car. 123: 3).

### ***Odontesthes mauleanum***

Presença de 75-78 séries de escamas longitudinais acima da banda lateral (car. 5: 75-78); côndilo lacrimal do etmoide lateral arredondado (car. 29: 1); opérculo fenestrado na face interna e externa (car. 83: 2).

### ***Odontesthes brevianalis***

Presença de seis raios ramificados na primeira nadadeira dorsal (car. 2: 6); presença de 23 vértebras pré-caudais (car. 9: 23); presença de 20 vértebras caudais (car. 10: 20); lâmina medial entre as hastes posterior e ventral do opérculo fenestrado na sua parte interna (car. 84: 1); cleitro com escamas pequenas (car. 119: 2).

## **Clado 3**

Presença de 25-26 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (car. 1: 25-26); presença de oito raios ramificados na segunda nadadeira dorsal (car. 3: 8); presença de 16-17 série de escamas ao redor do pedúnculo caudal (car. 6: 16-17);

presença de 10 séries transversal de escamas entre a origem da primeira nadadeira dorsal e origem da nadadeira anal (car. 7: 10); presença de 23-24 vértebras caudais (car. 10: 23-24); presença de 12-13 vértebras pré-caudais (car. 11: 12-13); Extraescapulares separados em dois ossos e com 4 poros (car. 50: 1); primeiro raio não ramificado da primeira nadadeira dorsal menor do que o primeiro raio não ramificado da segunda nadadeira dorsal (car. 103: 1).

#### **Clado 4**

Presença de 16-17 raios ramificados na nadadeira anal (car. 4: 16-17); presença de 1-2 costelas pleurais após a origem da nadadeira anal (car. 13: 1-2); endopterigoide com dentes (car. 76: 0); opérculo fenestrado na sua face interna e externa (car. 83: 2); aba dorsomedial do cleitro com sua região anterior não alcançando o forame escapular (car. 96: 2); número de vértebras pré-caudais menor do que 50% do total de vértebras (car. 106: 0); última costela pleural anterior ao 1º pterigióforo da nadadeira anal (car. 108: 0).

#### ***Odontesthes argentinensis***

Forame trigeminofacial em contato com proótico e esfenótico (car. 37: 1); mais de três fileiras de dentes no maxilar (car. 63: 0); coronoide do dentário retangular (car. 67: 1); processo dorsal do urohial curto e quadrado (car. 95: 0); borda posterior da escama crenado na região pré-dorsal e crenulado no resto do corpo (car. 123: 2).

#### **Clado 5**

Presença de 15 raios ramificados na nadadeira anal (car. 4: 15); presença de 23 vértebras caudais (car. 10: 23); crista ventral do paresfenoide arredondada. (car. 41: 1); cleitro com escamas grandes (car. 119: 1); segunda nadadeira dorsal com escamas nos raios anteriores da base até a metade (car. 120: 1).

#### **Clado 6**

Ligamento de Baudelot longo (car. 47: 0); borda posteroventral do opérculo côncava (car. 87: 1); cleitro com escamas pequenas (car. 119: 2).

#### **Clado *Odontesthes nigricans* + *Odontesthes incisa***



Aba dorsomedial do cleitro alcançando o forame escapular com sua região anterior (car. 96: 1); sem funil hemal (car. 109: 0); sem arcos no funil hemal (car. 111: 0); três séries longitudinais de escamas no suborbital (car. 117: 0); borda posterior das escamas crenadas em todo corpo (car. 123: 3).

### ***Odontesthes nigricans***

Presença de sete raios não ramificados na primeira nadadeira dorsal (car. 2: 7); presença de 10 a 12 raios não ramificados na segunda nadadeira dorsal (car. 3: 10-12); basioccipital com superfície lisa na sua porção posterior (car. 45: 0); sem processo anterior no pós-temporal (car. 51: 0); sem ectopterigoide (car. 75: 1); poros 1 e 2 do ramo vertical do preopercular fechados (car. 79: 1); sem flange laminar no processo dorsal do opérculo (car. 82: 1); porção ventral do pós-cleitro situada anterior à 1ª costela pleural (car. 98: 0); escamas somente na região posterior do interopérculo (car. 118: 1).

### ***Odontesthes incisa***

Sem fenestra no opérculo (car. 83: 0); inserção da primeira nadadeira dorsal na mesma linha vertical ou posterior ao ânus (car. 102: 2); pterigióforos interdorsais seguem até a segunda nadadeira dorsal (car. 105: 0).

### **Clado 7**

Presença de cinco poros no ramo horizontal do preopercular (car. 80: 0); aba dorsomedial do cleitro pelo menos alcançando a sutura da escápula com coracóide na sua região anterior (car. 96: 0).

### ***Odontesthes platensis***

Presença de 18 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (car. 1: 18); presença de 22 vértebras pré-caudais (car. 10: 22); flange medial do dermoesfenótico alargada somente na região dorsal (car. 36: 2); processo anterior da pré-maxila maior que o processo ascendente (car. 55: 1); cleitro com escamas pequenas (car. 119: 1).

### **Clado 8**

Presença de 9-10 raios não ramificados na segunda nadadeira dorsal (car. 3: 9-10); côndilo lacrimal do etmoide lateral arredondado (car. 29: 1); maxilar com duas fileiras de dentes em adultos (car. 63: 2); sem flange laminar no processo dorsal do opérculo (car. 82: 1).

#### **Clado *Odontesthes gracilis* + *Odontesthes regia***

Crista ventral do paresfenoide arredondada (car. 41: 1).

#### ***Odontesthes gracilis***

Presença de 21 a 24 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (car. 1: 21-24); sem dentes no vômer (car. 22: 1); porção anterior da maxila maior que processo dorsal (car. 57: 0); aba dorsomedial do cleitro alcançando o forame escapular na sua região anterior (car. 96: 1); duas séries longitudinais de escamas no suborbital (car. 117: 2).

#### ***Odontesthes regia***

Número de vértebras pré-caudais maior do que 50% do total de vértebras (car. 106:1).

#### **Clado *Odontesthes humensis* + *Odontesthes retropinnis***

Presença de seis pterigióforos interdorsais (car. 12: 6); aba dorsomedial do cleitro alcançando o forame escapular na sua região anterior (car. 96: 1); aba lateral da cintura pélvica formando um ângulo reto com o processo dorsolateral (car. 100: 1); pterigióforos interdorsais estendendo-se até a segunda nadadeira dorsal (car. 105: 0).

#### ***Odontesthes humensis***

Presença de 15 a 19 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (car. 1: 15-19); espinho posteroventral do palatino curto, sem contato com o quadrado (car. 74: 0); opérculo fenestrado na face interna e externa (car. 83: 2); borda posterodorsal do opérculo convexa (car. 86: 2).

#### ***Odontesthes retropinnis***

Presença de 32 a 51 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (car. 1: 32-51); presença de 5 a 6 costelas pleurais após a origem da nadadeira anal (car. 13: 5-6); canal sensorial do dermoesfenótico aberto (car. 33: 0); processo anterior da pré-maxila maior que o processo ascendente (car. 55: 1); coronoide do dentário retangular (car. 67: 1); processo dorsal do urohial curto e quadrado (car. 95: 0); forame escapular do cleitro distintamente redondo (car. 97: 0); arcos do funil hemal sem expansão lateral (car. 111: 1); os três primeiros espinhos hemais pequenos (car. 114: 1); borda posterior das escamas crenulada (car. 123: 1).

### **Clado 9**

Flange medial do dermoesfenótico alargada somente na região dorsal (car. 36: 2); coronoide do dentário se estende lateralmente, sem ângulo com o dentário (car. 66: 0); 7º e 8º poros no ramo horizontal do pré-opérculo abertos (car. 81: 0); primeira costela pleural pequena, não alcançando a porção ventral do pós-cleitro (car. 107: 1).

#### ***Odontesthes bonariensis***

Sem autapomorfias.

#### ***Odontesthes “grupo perugiae” (Clado 10)***

Presença de nove séries transversais de escamas entre a origem da primeira nadadeira dorsal e origem da nadadeira anal (car. 7: 9); presença de nove séries laterodorsais de escamas entre as bandas laterais (car. 8: 9); duas fileiras de dentes no maxilar em adultos (car. 63: 2); fileira interna de dentes no maxilar distintamente maiores que a fileira externa (car. 64: 1); três primeiros espinhos hemais pequenos (car. 114: 1).

### **Clado 11**

Presença de 27 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (car. 1: 27); presença de oito séries transversais de escamas entre a origem da primeira nadadeira dorsal e a origem da nadadeira anal (car. 7: 8); flange medial do dermoesfenótico estreita em toda sua extensão (car. 36: 1); porção posterior da crista do

supraoccipital em forma de espinho, única (car. 42: 0); presença de dentes no endopterigoide (car. 76: 0).

### ***Odontesthes piquava***

Processo anterior do pós-temporal mais espesso (car. 52: 0); aba lateral da cintura pélvica formando um ângulo reto com o processo dorsolateral (car. 100: 1).

### **Clado *Odontesthes* sp. n. A + *Odontesthes bicudo***

Vômer com dentes nos côndilos e na sua porção mediana, separados em três regiões (car. 23: 2); quatro projeções nas lâminas do basesfenoide (car. 40: 1); processo anterior da pré-maxila maior que o processo ascendente (car. 55: 1); lâmina medial fenestrada entre as hastes posterior e ventral na face interna do opérculo (car. 84: 1).

### ***Odontesthes* sp. A**

Côndilos laterais do vômer reto em relação a sua porção anterior (car. 16: 1); canal sensorial do dermoesfenótico aberto (car. 33: 0); forame trigeminofacial totalmente dentro do proótico (car. 37: 0); 6º, 7º e 8º poros no ramo horizontal do preopercular são abertos (car. 81: 1).

### ***Odontesthes bicudo***

Presença de 11 a 17 arcos hemais modificados, com expansão lateral (car. 11: 11-17); flange medial do dermoesfenótico alargada em toda a sua extensão (car. 36:0); ligamento de Baudelot longo (car. 47: 0).

### **Clado 12**

Presença de 11-13 arcos hemais modificados, com expansão lateral (car. 11: 11-13); ligamento de Baudelot longo (car. 47: 0); 6º, 7º e 8º poros no ramo horizontal do preopercular abertos (car. 81: 1).

### **Clado *Odontesthes* sp. B + *Odontesthes* sp. N**

Dentes do vômer dispostos nos côndilos e na sua porção mediana, separados em três regiões (car. 23: 2); forame escapular do cleitro distintamente redondo (car. 97: 0).

### ***Odontesthes* sp. B**

Presença de 26-30 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (car. 1: 26-30); Presença de 3-5 raios ramificados na primeira nadadeira dorsal (car. 2: 3-5); Presença de 7-9 raios ramificados na segunda nadadeira dorsal (car. 3: 7-9); Presença de 14-17 raios ramificados na nadadeira anal (car. 4: 14-17); Presença de quatro pterigióforos interdorsais (car. 12: 4); porção posterior da crista do supraoccipital única, em forma de espinho (car. 42: 0); lâmina medial fenestrada entre as hastes posterior e ventral na face interna do opérculo (car. 84: 1); aba lateral da cintura pélvica formando um ângulo reto com o processo dorsolateral (car. 100: 1).

### ***Odontesthes* sp. N**

Presença de 19-25 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (car. 1: 19-25); presença de 24 vértebras pré-caudais (car. 9: 24); presença de 8-9 arcos hemais modificados, com expansão lateral (car. 11: 8-9); presença de dois pterigióforos interdorsais (car. 12: 2); presença de duas costelas pleurais após a origem da nadadeira anal (car. 13: 2); côndilos laterais do vômer não proeminentes (car. 15: 1); flange medial do dermoesfenótico estreita em toda sua extensão (car. 36: 1); forame trigeminofacial, em contato com proótico e esfenótico (car. 37: 1); sem processo anterior no pós-temporal (car. 51: 0); aba dorsomedial do cleitro não alcançando o forame escapular na sua região anterior (car. 96: 2); primeira costela pleural longa, alcançando a porção ventral do pós-cleitro (car. 107: 0); os três primeiros espinhos hemais longos (car. 114: 0).

### **Clado 13**

Coronoide do dentário retangular (car. 67: 1); opérculo fenestrado na face interna e externa (car. 83: 2).

### **Clado *Odontesthes mirinensis* + *Odontesthes ledae***

Côndilos laterais do vômer retos em relação a sua porção anterior (car 16: 1).

### ***Odontesthes mirinensis***

Quatro projeções nas lâminas do basesfenoide (car. 40: 1); lâmina medial entre as hastes posterior e ventral fenestrada na face interna do opérculo (car. 84: 1); faringobranquial 1 ossificado largo e pequeno (car. 89: 1); primeira costela pleural longa, alcançando a porção ventral do pós-cleित्रo (car. 107: 0).

### ***Odontesthes ledae***

Presença de 24 vértebras caudais (car. 10: 24); presença de 14 arcos hemais modificados, com expansão lateral (car. 11: 14); presença de dois pterigióforos interdorsais (car. 12: 2); presença de duas costelas pleurais após a origem da nadadeira anal (car. 13: 2); porção posterior da crista do supraoccipital única, em forma de espinho (car. 42: 0); borda posterodorsal do opérculo convexa (car. 86: 2); aba dorsomedial do cleित्रo alcançando o forame escapular na sua região anterior (car. 96: 1).

### **Clado *Odontesthes perugiae* + *Odontesthes orientalis***

Presença de 22 vértebras caudais (car. 10: 22); dentes no vômer contínuos, dos cõndilos até a sua porção mediana formando um “V” (car. 23: 0); canal sensorial do dermoesfenótico aberto (car. 33: 0); flange medial do dermoesfenótico alargada em toda a sua extensão (car. 36: 0); espinho posteroventral do palatino curto, sem contato com o quadrado (car. 74: 0); borda dorsal do opérculo contínua com a flange laminar (car. 85: 0).

### ***Odontesthes perugiae***

Presença de 4-5 pterigióforos interdorsais (car. 12: 4-5); ligamento de Baudelot curto (car. 47: 1); sem processo anterior no pós-temporal (car. 51: 0); 7º e 8º poros no ramo horizontal do preopercular abertos (car. 81: 0); lâmina medial entre as hastes posterior e ventral fenestrada na face interna do opérculo (car. 84: 1).

### ***Odontesthes orientalis***

Ausência de dentes no endopterigoide (car. 76: 0); aba dorsomedial do cleित्रo alcançando o forame escapular na sua região anterior (car. 96: 1); forame escapular do cleित्रo distintamente redondo (car. 97: 0); pterigióforos interdorsais até a segunda nadadeira dorsal (car. 105: 0); três primeiros espinhos hemais longo (car. 114: 0).

## Discussão

A monofilia do gênero *Odontesthes* foi recuperada através de dados morfológicos (Figs. 51-52) e moleculares (Figs. 53-54). No entanto, suas topologias não foram congruentes e, por esse motivo, são discutidas separadamente nesse primeiro momento.

Comparando as duas hipóteses morfológicas (Fig. 51; incluindo caracteres contínuos vs. Fig. 52; excluindo caracteres contínuos) fica evidente a importância dos treze primeiros caracteres para uma melhor resolução da árvore, principalmente, quando analisados segundo a metodologia proposta por Goloboff (2006). Quando estes foram excluídos da análise, 16 árvores mais parcimoniosas foram obtidas e o seu consenso pouco informa sobre as relações mais internas do grupo (Fig. 52). Ao analisar as relações filogenéticas da subtribo Cynopoecilina, Ferrer *et al.* (2014) também relataram a importância dos caracteres contínuos no auxílio de uma melhor resolução de parentesco entre os grupos mais internos de seu grupo de estudo.

Através da análise morfológica incluindo os caracteres contínuos, quatro sinapomorfias anteriormente mencionadas por Dyer (1993, 1997) foram recuperadas para o gênero: mesetmoide ausente (car. 24: 1), forame trigeminofacial em contato com proótico, esfenótico e pleuroesfenóide (car. 37: 2), processo ventral da maxila do mesmo tamanho que o processo dorsal (car. 57: 1) e opérculo fenestrado na face interna (car. 83: 1).

Além destas, quatro novas sinapomorfias para o gênero são aqui propostas: porção ventral do pós-cleito entre a 1<sup>o</sup> e 2<sup>o</sup> costelas pleurais (car. 98: 1); número de vértebras pré-caudais maior do que 50% do total de vértebras (car. 106: 1); presença de nove raios ramificados na segunda nadadeira dorsal (car. 3: 9) e presença de quatro costelas pleurais após a origem da nadadeira anal (car. 13: 4).

Assim como nas análises filogenéticas prévias utilizando dados morfológicos (Dyer, 1997, 1998, 2006), *O. hatcheri* foi recuperado como grupo irmão de todas as outras espécies de *Odontesthes*. As espécies *O. mauleanum* e *O. brevianalis* compartilham três caracteres exclusivos – cintura pélvica com aba medial se estendendo até a sua borda anterior (car. 99: 0), arcos do funil hemal estendendo-se posteriormente

até metade da nadadeira anal (car. 112: 1) e as escamas da região laterodorsal do corpo pequenas, quando o número de séries longitudinais é  $\geq 12$  (car. 122: 1) – além de outros quatro compartilhados com outras espécies. Essa estreita relação entre estas espécies já foi relatada por Dyer (2006), que as incluiu no subgênero *Cauque*.

O clado 4 é constituído de *O. argentinensis* (espécie marinha, mas que também ocorre em estuários) sendo grupo-irmão das outras seis espécies, as quais são exclusivamente marinhas. Estas espécies compartilham a presença exclusiva da última costela pleural anterior ao 1º pterigióforo da nadadeira anal (car. 108: 0), além de outros seis caracteres não exclusivos.

A relação entre *Odontesthes nigricans* e *O. incisa* é suportada por quatro caracteres, sendo a ausência de funil hemal e suas expansões (car. 109: 0; car. 111: 0) uma reversão exclusiva destas espécies no gênero, corroborando as hipóteses de Dyer (1998, 2006). Outro agrupamento proposto por Dyer (2006; subgênero *Austromenidia*), foi recuperado na presente análise e inclui as espécies *O. smitti*, *O. gracilis* e *O. regia* (clado 8) sendo suportado pelas seguintes sinapomorfias não exclusivas: presença de 9-10 raios não ramificados na segunda nadadeira dorsal (car. 3: 9-10); côndilo lacrimal do etmoide lateral arredondado (car. 29: 1); maxilar com duas fileiras de dentes em adultos (car. 63: 2); sem flange laminar no processo dorsal do opérculo (car. 82: 1).

O clado 5 engloba espécies restritas de água doce das drenagens do sul do Brasil e Uruguay e está suportado pelas seguintes sinapomorfias não exclusivas (Bremer = 1,244): presença de 15 raios ramificados na nadadeira anal (car. 4: 15); presença de 23 vértebras caudais (car. 10: 23); crista ventral do paresfenoide arredondada. (car. 41: 1), cleitro com escamas grandes (car. 119: 1) e segunda nadadeira dorsal com escamas nos raios anteriores da base até sua metade (car. 120: 1). A relação entre *Odontesthes humensis* e *Odontesthes retropinnis* é suportada pela presença exclusiva de seis pterigióforos interdorsais (car. 12: 6), além de outros três caracteres não compartilhados (Bremer = 1,985).

As espécies do gênero *Odontesthes* incluídas no “grupo *perugia*” (clado 10) apresentaram-se monofiléticas com um alto suporte (Fig. 51, Bremer = 3,021) baseado no compartilhamento de um caráter exclusivo – fileira interna de dentes no maxilar distintamente maiores que a fileira externa (car. 64: 1) – e quatro caracteres



compartilhados: nove séries transversais de escamas entre a origem da primeira nadadeira dorsal e origem da nadadeira anal (car. 7: 9); nove séries laterodorsais de escamas entre as bandas laterais (car. 8: 9); duas fileiras de dentes no maxilar em adultos (car. 63: 2) e os três primeiros espinhos hemais pequenos (car. 114: 1). Este complexo de espécies vem sendo citado em diversos trabalhos com o grupo, mas nenhum caráter havia sido mencionado com exceção da diferença de tamanhos nos dentes entre as fileiras do maxilar mencionados por Malabarba & Dyer (2002).

Três espécies não descritas do gênero *Odontesthes* foram reconhecidas como pertencentes ao “grupo *perugiaie*” nas análises filogenéticas realizadas: *Odontesthes* sp. A, *Odontesthes* sp. B e *Odontesthes* sp. N. *Odontesthes* sp. n. A está intimamente relacionada com *O. bicudo* (Bremer = 1,177) devido à presença de dentes nos côndilos e na porção mediana do vômer distintamente separados em três regiões (car. 23: 2), o processo anterior da pré-maxila maior que seu processo ascendente (car. 55: 1), a lâmina medial fenestrada entre as hastes posterior e ventral na face interna do opérculo (car. 84: 1), e o basesfenoide com quatro projeções em suas lâminas (car. 40: 1): característica conspícua, mas até então desconhecida para o gênero. Além destas características osteológicas, externamente é notável a semelhança entre o focinho (claramente maior que na maioria dos congêneres) entre estas duas espécies.

*Odontesthes* sp. B e *Odontesthes* sp. N também possuem os dentes no vômer como *O. bicudo* e *Odontesthes* sp. A (car. 23: 2), caráter interpretado como um ganho paralelo na análise; além do forame escapular do cleitro distintamente redondo (car. 97: 0), outro caráter compartilhado com *O. orientalis* e *O. retropinnis*. Por esse motivo, a relação entre estas duas espécies possui um baixo suporte (Bremer = 0,177).

Apesar do clado formado *O. mirinensis* e *O. ledae* possuir um baixo suporte (Bremer = 0,734), a presença dos côndilos laterais do vômer retos em relação a sua porção anterior (car 16: 1), é um caráter compartilhado entre estas espécies e exclusivo no gênero. As espécies *O. perugiaie* e *O. orientalis* compartilham cinco caracteres e sua relação está bem suportada (Bremer = 4,100). No entanto, todos estes caracteres são compartilhados com outros clados ou com espécies e interpretados como ganhos paralelos na análise.

Segundo Dyer (1997, 1998, 2006), a ocupação da água doce é uma condição secundária dentro de Sorgentinini, mas uma condição plesiomórfica para as espécies de *Odontesthes*. Apesar das topologias encontradas por Dyer e no presente estudo não serem completamente congruentes, essa hipótese é aqui corroborada (ver Fig. 51). No entanto, hipóteses prévias moleculares (Beheregaray *et al.*, 2002; Campanella *et al.*, 2015) juntamente com os resultados aqui apresentados (ver Figs. 53 e 54) supõem justamente o contrário.

Estudos moleculares com as espécies do “grupo *perugiae*” têm demonstrado uma alta variabilidade genética e nenhum padrão significativo estrutural entre suas populações (Beheregaray & Sunnucks, 2001; Beheregaray *et al.*, 2002). Os mesmo autores relatam que estes resultados estão relacionados com uma recente e rápida especiação no grupo, principalmente, no caso das espécies ocorrentes nas drenagens costeiras (sistemas da laguna dos Patos e do rio Tramandaí).

Por outro lado, Beheregaray *et al.* (2002) relata que as populações do “grupo *perugiae*” ocorrentes na bacia do rio Uruguai divergem das populações dos sistemas costeiros supracitados e não estão envolvidas com sua recente evolução. O estudo mais recente e abrangente incluindo membros da ordem Atheriniformes (Campanella *et al.*, 2015), *O. perugiae* está intimamente relacionado com *O. argentinensis*, *O. bonariensis*, *O. retropinnis*, *O. ledae* e *O. humensis*. No entanto, o “voucher” de *O. perugiae* utilizado é proveniente da laguna dos Patos, tratando-se na verdade de outro táxon e não *O. perugiae stricto sensu*.

As árvores de espécies aqui apresentadas também corroboram esses resultados, onde as espécies endêmicas da bacia do rio da Prata, *O. perugiae*, *O. orientalis* e *Odontesthes* sp. N não estão relacionadas com as espécies do “grupo *perugiae*” ocorrentes nos sistemas costeiros adjacentes (Figs. 53 e 54).

Na análise dos genes COI, D-LOOP e SH3PX3 foi encontrado um amplo compartilhamento de haplótipos entre as espécies do “grupo *perugiae*” que habitam a região costeira. Invariavelmente, nas árvores geradas com base nestas sequências, não foi possível recuperar as espécies costeiras do “grupo *perugiae*” como monofiléticas. Todas as espécies do “grupo *perugiae*” endêmicas da bacia do rio da Prata, no entanto, foram recobradas como monofiléticas na análise molecular.

Com vista nesses aspectos e observando o suporte dos clados, é notável que a amostragem gênica aqui utilizada é insuficiente para recobrar uma filogenia molecular do gênero. Por esse motivo, um estudo utilizando marcadores de “next generation” vem sendo desenvolvido, principalmente, para melhor elucidar as relações filogenéticas entre as espécies do “*grupo perugiae*”.

## **Bibliografía**

- Beheregaray, L. B. & P. Sunnucks. 2001. Fine-scale genetic structure, estuarine colonization and incipient speciation in the marine silverside fish *Odontesthes argentinensis*. *Molecular Ecology*, 10: 2849- 2866.
- Beheregaray, L. B., P. Sunnucks & D. A. Briscoe. 2002. A rapid radiation associated with the last sea-level changes in southern Brazil: the silverside *Odontesthes perugiae* complex. *Proceedings Royal Society London*, 269: 65-73.
- Bemvenuti, M. A. 1995. *Odontesthes mirinensis*, sp. n. um novo peixe-rei (Pisces, Atherinidae, Atherinopsinae) para o extremo sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12: 881-903.
- de Buen, F. 1950. Una nueva especie de Atherinidae (*Odontesthes orientalis* de Buen). *Publicaciones Contribuciones a la Ictiología I*, 3: 145-152.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- Campanella, D., L. C. Hughes, P. J. Unmack, D. D. Bloom, K. R. Piller & G. Ortí. 2015. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny of Atheriniformes (Teleostei, Ovalentaria). *Molecular phylogenetics and evolution*, 86: 8-23.
- Chernoff, B. 1986. Phylogenetic relationships and reclassification of Menidiine silverside fishes with emphasis on the tribe Membradini. *Proceedings Academy Natural Sciences of Philadelphia*, 138: 189-249.
- Cope, E. D. 1874. Description of some species of reptiles obtained by Dr. John F. Bransford, Assistant Surgeon United States Navy, while attached to the Nicaraguan Surveying Expedition in 1873. *Proceedings Academy Natural Science of Philadelphia*, 26: 66-67.
- Cope, E. D. 1878. Synopsis of the fishes of the Peruvian Amazon, obtained by Professor Orton during his expedition of 1873 & 1877. *Proceedings American Philosophical Society*, 17: 673-701.

- Drummond, A. J. & A. Rambaut. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 214–221.
- Drummond, A. J., B. Ashton, S. Buxton, M. Cheung, A. Cooper, C. Duran, J. Heled, M. Kearse, S. Markowitz, R. Moir, S. Stones-Havas, S. Sturrock, F. Swidan, T. Thierer & A. Wilson. 2012. Geneious v5.6, Available from <http://www.geneious.com>.
- Dyer, B. S. & B. Chernoff. 1996. Phylogenetic relationships among atheriniform fishes (Teleostei: Atherinomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 117: 1-69.
- Dyer, B. S. 1997. Phylogenetic revision of Atherinopsinae (Teleostei, Atheriniformes, Atherinopsidae), with comments on the systematics of the South American freshwater fish genus *Basilichthys* Girard. *Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 185: 1-64.
- Dyer, B. S. 1998. Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical silverside family Atherinopsidae (Teleostei, Atheriniformes). Pp. 519-536. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs.
- Dyer, B. S. 2003. Family Atherinopsidae (Neotropical Silversides). Pp. 515-525. In: Reis, R. E., S. O. Kullander, C. J. Ferraris (Org.). *Check list of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Edipucrs.
- Dyer, B. S. 2006. Systematic revision of the South American silversides (Teleostei, Atheriniformes). Pp. 69-88. In: *Symposium: Biology and Culture of Silversides (Pejerreyes)*. Universidad del Mar. Biocell, 30.
- Eigenmann, C. L. 1928. The fresh-water fishes of Chile. *Memoirs of the National Academy of Sciences*, 22, 1-80.
- Eschmeyer, W. N. & R. Fricke. (Eds). 2015. *Catalog of fishes: genera, species, references*. California, California Academy of Sciences. Available from: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. (08 Oct 2015).

- Evermann, B. W. & W. C. Kendall. 1906. Notes on a collection of fishes from Argentina, South America, with descriptions of three new species. *Proceedings of the United States National Museum*, 31: 67-108.
- Ferrer, J., J. M. Wingert & L. R. Malabarba. 2014. Description of a new species and phylogenetic analysis of the subtribe Cynopoecilina, including continuous characters without discretization (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 172: 846-866.
- Fowler, H. W. 1943. Notes and Descriptions of New or Little Known Fishes from Uruguay. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 95: 311-334
- Girard, C. 1855. Abstract of a report to Lieut. Jas. M. Gilliss, U.S.N. upon the fishes collected during the U.S.N. Astronomical Expedition to Chili. *Proceedings Academy Natural Sciences of Philadelphia*, 7: 197-199.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris, & K. C. Nixon. 2003. TNT: tree analysis using new technology. Version 1.1. Software.
- Goloboff, P. A., C. I. Mattoni, & A. S. Quinteros. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics*, 24: 774-786.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris & K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analyses. *Cladistics*, 24: 774–786.
- Günther, A. 1880. Report on the shore fishes procured during the voyage of H.M.S. Challenger in the years 1873-1876. In: Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-76. *Zoology*, 1: 1-82 pp.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41: 95–98.
- Hebert, P. D. N., A. Cywinska, S. Ball & J. R. Dewaard. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings Royal Society London B*, 270: 313-321.

Hubbs, C. L. 1918. *Colpichthys*, *Thyrinops*, and *Austromenidia*. New genera of atherinoid fishes from the New World. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 67: 305-308.

Humboldt, A. & A. Valenciennes. 1821. Recherches sur les poissons fluviatiles de l'Amérique équinoxiale. Pp. 145-216 in: Voyage de Humboldt et Bonpland. Recueil d'observations de zoologie et d'anatomie comparée. II. Zoologie, pp. 145-216.

Jenyns, L. 1840-42. Fish. Pp. 1-169 in: The zoology of the voyage of H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, R.N., during the years 1832 to 1836. London: Smith, Elder, & Co. Parts 1-4, pp.1-169, i-xvi, pl. I-XXIX.

Jordan, D. S. & C. L. Hubbs .1919. Studies in ichthyology. A monographic review of the family of Atherinidae or silversides. Leland Stanford Jr. University Publications University Series, 40: 1-87.

Lahille, F. 1929. El pejerrey. Boletín Ministerio Agricultura Nacional, Buenos Aires, 28: 261-395.

Lanfear, R., B. Calcott, S.Y.W. Ho. & S. Guindon. 2012. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. Molecular Biology and Evolution, 29: 1695–1701.

Li, C., G. Ortí, G. Zhang & G. Lu. 2007. A practical approach to phylogenomics: the phylogeny of ray-finned fish (Actinopterygii) as a case study. BMC Evolutionary Biology, 7: 44.

Malabarba, L. R. & B. S. Dyer. 2002. Description of three new species of the genus *Odontesthes* from the rio Tramandaí drainage, Brazil (Atheriniformes: Atherinopsidae). Ichthyological Exploration of Freshwaters, 13: 257-272.

Medrano, J. F., E. Aasen & L. Sharrow.1990. DNA extraction from nucleated red blood cells. Biotechniques, 8: 43.

Miller, M. A., W. Pfeiffer & T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees. Proc. Gateway Comput. Environ. Workshop (GCE), 1–8.

- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the World*, fourth ed. John Wiley & Sons Inc., Hoboken, New Jersey.
- Schultz, L. P. 1948. A revision of six subfamilies of Atherine fishes, with descriptions of new genera and species. *Proceedings of the United States National Museum*, 98: 1-48.
- Sereno, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23: 565-587.
- Sivasundar, A., E. Bermingham & G. Ortí. 2001. Population structure and biogeography of migratory freshwater fishes (*Prochilodus*: Characiformes) in major South American rivers. *Molecular Ecology*, 10: 407–417.
- Steindachner, F. 1896. Über zwei neue *Chirostoma* - Arten aus Chile. *Annalen Naturhistorischen Hofmuseums, Wien* 11: 231-232.
- Steindachner, F. 1898. Die fische der sammlung plate. IV. Fauna Chilensis. *Abhandlungen zur Kenntniss der Zoologie Chiles. Zool Jahrb, Suppl*, 4: 281-338.
- Taylor, W. R. & G. C. Van Dyke. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9: 107-119.
- Thompson, J. D., D. G. Higgins & T. J. Gibson. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22: 4673–4680.
- White, B. N. 1985. Evolutionary relationships of the Atherinopsinae (Pisces: Atherinidae). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles*, 368: 1-20.
- White, B. N. 1989. Sargentiniinae Risso & Risso, 1953: a family group name senior to Basilichthyini White, 1985 (Pisces: Atherinidae). *Copeia*, 1989: 744.



**Tabela 1.** Espécies válidas e novas do gênero *Odontesthes* e sua respectiva distribuição geográfica de acordo com Dyer (2003) e observação pessoal incluídas na análise filogenética do grupo.

<b>Táxon</b>	<b>Distribuição</b>
<i>Odontesthes argentinensis</i>	Costa sudoeste do Oceano Atlântico
<i>Odontesthes bicudo</i>	Sistema do rio Tramandaí
<i>Odontesthes bonariensis</i>	Bacia do rio da Prata, sistemas da laguna dos Patos
<i>Odontesthes brevianalis</i>	Estuários do Chile
<i>Odontesthes gracilis</i>	Costa sudeste do Oceano Pacífico
<i>Odontesthes hatcheri</i>	Rios e lagos do sul da Argentina e Chile
<i>Odontesthes humensis</i>	Bacia do rio da Prata, sistemas da laguna dos Patos
<i>Odontesthes incisa</i>	Costa sudoeste do Oceano Atlântico
<i>Odontesthes ledae</i>	Sistema do rio Tramandaí
<i>Odontesthes mauleanum</i>	Rios e lagos do centro e sul do Chile
<i>Odontesthes mirinensis</i>	Sistema da laguna dos Patos
<i>Odontesthes nigricans</i>	Costa sudoeste do Oceano Atlântico
<i>Odontesthes orientalis</i>	Bacia do rio Negro (Uruguai)
<i>Odontesthes perugiae</i>	Bacia do rio da Prata
<i>Odontesthes platensis</i>	Costa sudoeste do Oceano Atlântico
<i>Odontesthes piquava</i>	Sistema do rio Tramandaí
<i>Odontesthes regia</i>	Costa sudeste do Oceano Pacífico
<i>Odontesthes retropinnis</i>	Bacia do rio da Prata, sistema da laguna dos Patos
<i>Odontesthes smitti</i>	Costa sudoeste do Oceano Atlântico
<i>Odontesthes</i> sp. A	Sistema da Laguna dos Patos
<i>Odontesthes</i> sp. B	Sistema da Laguna dos Patos
<i>Odontesthes</i> sp. N	Bacia do alto rio Uruguai

**Tabela 2.** Caracteres contínuos mostrando a variação observada (primeira linha) e sua respectiva transformação (segunda linha) para o estado mínimo (0) e máximo (1). Os números correspondem aos caracteres mencionados nos resultados.

Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Chirostoma jordani</i>	18-24	5	10	16	52-67	19-20	13-17	?	23	24	?	5	6
	0.131-0.289	0.400	0.600	0.400	0.145-0.418	0.250-0.300	0.400-0.666	?	0.153	0.500	?	0.666	0.600
<i>Atherinops affinis</i>	20-27	5-7	9-11	20-21	51	19	19	?	27	20	8	2.000-3.000	7
	0.184-0.368	0.400-0.800	0.400-0.800	0.800-0.900	0.127	0.250	0.800	?	0.461	0.100	0.083	0.166-0.333	0.700
<i>Atherinopsis californiensis</i>	33-35	6	10	22	65-69	21-22	12-13	?	30	21	11	?	8
	0.526-0.578	0.600	0.600	1000	0.381-0.454	0.350-0.400	0.333-0.400	?	0.692	0.200	0.333	?	0.800
<i>Leuresthes tenuis</i>	28	5-6	9	22	70	16	11	?	29	19	12	4	10
	0.394	0.400-0.600	0.400	1.000	0.472	0.100	0.266	?	0.615	0.000	0.416	0.500	1.000
<i>Basilichthys australis</i>	21-23	4-5	10	?	95-99	31-34	20-22	?	34	22	?	6-7	6
	0.210-0.263	0.200-0.400	0.600	-	0.927-0.999	0.850-1.000	0.866-1.000	?	1.000	0.300	?	0.833-1.000	0.600
<i>Basilichthys microlepidotus</i>	18-19	4-5	10	12-13	77-86	26-30	18-19	?	28-31	20-21	?	6	6
	0.131-0.157	0.200-0.400	0.600	0.000-0.100	0.599-0.763	0.600-0.800	0.733-0.800	?	0.538-0.769	0.100-0.200	?	0.833	0.600
<i>Basilichthys semotilus</i>	15-17	3-4	9-11	13-11	?	?	?	?	30	22	8	?	6
	0.052-0.105	0.000-0.200	0.400-0.800	0.100-0.200	?	?	?	?	0.692	0.300	0.083	?	0.600
<i>Basilichthys sp.</i>	17	3	10	12	?	?	?	?	31	21	7	4	7
	0.105	0.000	0.600	0.100	?	?	?	?	0.769	0.200	0.000	0.500	0.700
<i>Odontesthes hatcheri</i>	16	7	9	15	60	20	12	?	26	22	9	?	4
	0.078	0.800	0.400	0.300	0.290	0.300	0.333	?	0.384	0.300	0.166	?	0.400
<i>Odontesthes mauleanum</i>	?	5	9	13	75-78	?	?	?	24	21	8	4	3
	?	0.400	0.400	0.100	0.563-0.618	?	?	?	0.230	0.200	0.083	0.500	0.300
<i>Odontesthes brevipinnis</i>	13	6	9	?	59	23	15	?	23	20	?	?	3
	0.000	0.600	0.400	?	0.272	0.450	0.533	?	0.153	0.100	?	?	0.300
<i>Odontesthes argentinensis</i>	22-25	4-5	8	16-19	46-51	16	?	?	23-25	23-24	13-15	3	0-2
	0.236-0.315	0.200-0.400	0.200	0.400-0.700	0.036-0.127	0.100	?	?	0.153-0.307	0.400-0.500	0.499-0.666	0.333	0.000-0.200

Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Odontesthes nigricans</i>	17-26	7	10-12	20	?	?	?	?	?	?	?	5	?
	0.105-0.342	0.800	0.600-1.000	0.800	?	?	?	?	?	?	?	0.666	?
<i>Odontesthes incisa</i>	25-27	5-6	7-8	?	66	15	10	?	21	26	?	?	?
	0.315-0.368	0.400-0.600	0.000-0.200	?	0.400	0.050	0.200	?	0.000	0.700	?	?	?
<i>Odontesthes platensis</i>	18	5	8	17	70	?	?	?	24	26	12	2	?
	0.131	0.400	0.200	0.500	0.472	?	?	?	0.230	0.300	0.416	0.166	?
<i>Odontesthes smitti</i>	27	6-8	9-10	16	?	?	?	?	26	29	9	2	?
	0.368	0.600-1.000	0.400-0.600	0.400	?	?	?	?	0.384	1000	0.166	0.166	?
<i>Odontesthes gracilis</i>	21-24	4-5	8-10	16-18	70-74	?	?	?	23-24	26-27	?	?	?
	0.210-0.289	0.200-0.400	0.200-0.600	0.400-0.600	0.472-0.545	?	?	?	0.153-0.230	0.700-0.800	?	?	?
<i>Odontesthes regia</i>	27-28	6-7	10	17	56	?	?	?	26-27	25-26	13	4	1
	0.368-0.394	0.600-0.800	0.600	0.500	0.218	?	?	?	0.384-0.461	0.600-0.700	0.499	0.500	0.100
<i>Odontesthes humensis</i>	15-19	4-6	8-9	14-16	48-55	16-22	9-12	10-12	26	23	15	6	3
	0.052-0.157	0.200-0.600	0.200-0.400	0.200-0.400	0.072-0.200	0.100-0.400	0.133-0.333	0.500-0.833	0.384	0.400	0.666	0.833	0.300
<i>Odontesthes retropinnis</i>	32-51	3-6	7-9	14-17	44-50	15-17	8-10	8-10	24-26	21-23	?	6	5-6
	0.500-1.000	0.000-0.600	0.000-0.400	0.200-0.500	0.000-0.109	0.050-0.150	0.066-0.200	0.166-0.500	0.230-0.384	0.200-0.400	?	0.833	0.500-0.600
<i>Odontesthes bonariensis</i>	26-36	3-6	7-12	14-18	46-59	17-22	10-14	10-13	24-27	23-26	14-19	1-3	2-4
	0.342-0.605	0.000-0.600	0.000-1.000	0.200-0.600	0.036-0.272	0.150-0.400	0.200-0.466	0.500-1.000	0.230-0.461	0.400-0.700	0.583-0.999	0.000-0.333	0.200-0.400
<i>Odontesthes piquava</i>	27-29	4-5	7-8	15	46-47	16	8	9	24-26	22-25	13-16	3	3
	0.368-0.421	0.200-0.400	0.000-0.200	0.300	0.036-0.054	0.100	0.066	0.333	0.230-0.384	0.300-0.600	0.499-0.749	0.333	0.300
<i>Odontesthes</i> sp. A	27-29	3-5	7-8	15-16	46-48	14-16	7-8	9	25	23	14	2	3
	0.368-0.421	0.000-0.400	0.000-0.200	0.300-0.400	0.036-0.072	0.000-0.100	0.000-0.066	0.333	0.307	0.400	0.583	0.166	0.300
<i>Odontesthes bicudo</i>	25-31	4-5	7-8	14-17	44-51	14-16	7-9	7-9	25	23-24	15-17	1-5	3
	0.315-0.473	0.200-0.400	0.000-0.200	0.200-0.500	0.000-0.127	0.000-0.100	0.000-0.133	0.000-0.333	0.307	0.400-0.500	0.666-0.833	0.000-0.666	0.300
<i>Odontesthes</i> sp. B	26-30	3-5	7-9	14-17	45-51	16-17	9-10	8-10	25	23	13	4	3
	0.342-0.447	0.000-0.400	0.000-0.400	0.200-0.500	0.018-0.127	0.100-0.150	0.133-0.200	0.166-0.500	0.307	0.400	0.499	0.500	0.300
<i>Odontesthes</i> sp. N	19-25	4-5	7-8	13-15	49-53	16-18	9-10	9-10	24	23	8-9	2	2
	0.157-0.315	0.200-0.400	0.000-0.200	0.100-0.300	0.090-0.163	0.100-0.200	0.133-0.200	0.333-0.500	0.230	0.400	0.083-0.166	0.166	0.200

<b>Caracteres</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>
<i>Odontesthes ledae</i>	25-29	4-5	7-8	15-17	44-49	16	8-9	9	25-26	24	14	2	2
	0.315-0.421	0.200-0.400	0.000-0.200	0.300-0.500	0.000-0.090	0.100	0.066-0.133	0.333	0.307-0.384	0.500	0.583	0.166	0.200
<i>Odontesthes mirinensis</i>	25-26	4	7-8	14-15	44-47	15-17	8-9	8-9	25	23	11	3	4
	0.315-0.342	0.200	0.000-0.200	0.200-0.300	0.000-0.054	0.050-0.100	0.066-0.133	0.166-0.333	0.307	0.400	0.333	0.333	0.400
<i>Odontesthes perugiae</i>	20-28	3-5	7-9	13-16	44-56	16-20	8-10	9-11	25-27	21-22	9-13	4-5	3-4
	0.184-0.394	0.000-0.400	0.000-0.400	0.100-0.400	0.000-0.218	0.100-0.300	0.066-0.200	0.333-0.666	0.307-0.461	0.200-0.300	0.166-0.499	0.500-0.666	0.300-0.400
<i>Odontesthes orientalis</i>	24-26	4-5	7-8	14	45-49	16-18	9	8-10	26	22	10	3	4
	0.289-0.342	0.200-0.400	0.000-0.200	0.200	0.018-0.090	0.100-0.200	0.133	0.166-0.500	0.384	0.300	0.249	0.333	0.400

**Tabela 3.** Caracteres não contínuos (14-123; continua nas próximas páginas).

Caracteres	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	
<i>Chiostoma jordani</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	?	0	2	0	0		
<i>Atherinops affinis</i>	1	0	0	0	3	1	1	1	1	?	0	0	2	2	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Atherinopsis californiensis</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	?	0	0	2	2	0	0	1	1	1	0	1	0	?	0	0	?	?	
<i>Leuresthes tenuis</i>	0	?	1	0	0	1	1	1	1	?	0	0	2	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	?	?	
<i>Basilichthys australis</i>	1	?	?	0	2	0	2	1	0	?	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	?	0	0	?	?	
<i>Basilichthys microlepidotus</i>	1	0	1	0	2	0	2	1	0	?	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	?	0	0	?	?	
<i>Basilichthys semotilus</i>	1	0	0	1	1	0	2	1	0	1	0	1	2	1	1	0	1	0	1	1	0	1	?	0	0	2	0	
<i>Basilichthys sp.</i>	1	?	0	1	1	0	2	1	0	1	0	1	2	1	1	0	1	0	1	1	0	1	?	0	0	2	0	
<i>Odontesthes incisa</i>	1	?	0	0	0	0	1	?	1	?	1	?	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	?	?
<i>Odontesthes nigricans</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	1	?	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	?	2	0	2	0	
<i>Odontesthes regia</i>	1	?	?	0	0	0	1	1	0	2	1	1	2	2	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	2	0
<i>Odontesthes gracilis</i>	1	?	?	0	0	0	1	?	1	?	1	?	2	2	0	1	0	0	1	1	0	0	?	2	1	?	?	
<i>Odontesthes smitti</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	2	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	2	0
<i>Odontesthes brevianalis</i>	1	?	?	0	0	0	1	1	1	?	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	?	2	1	?	?	
<i>Odontesthes hatcheri</i>	1	?	?	0	0	0	1	1	1	?	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	?	2	1	?	?	
<i>Odontesthes mauleanum</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	1	?	1	1	2	2	0	1	0	0	1	1	0	0	?	2	1	0	?	
<i>Odontesthes platensis</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	2	2	1	2	0	
<i>Odontesthes retropinnis</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	1	?	1	1	2	2	0	0	0	0	1	0	0	0	?	2	1	1	0	
<i>Odontesthes orientalis</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	2	0
<i>Odontesthes perugiae</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0&2	1	1	2	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	2	0
<i>Odontesthes sp. N</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	0	2	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	
<i>Odontesthes bonariensis</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0&1	1	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	2	2	1	2	0	
<i>Odontesthes humensis</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	1	?	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	1	1	0	
<i>Odontesthes argentinensis</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	?	1	1	1	0	
<i>Odontesthes bicudo</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0&2	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	2	1
<i>Odontesthes ledae</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	0&1	?	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	2	2	1	2	0	
<i>Odontesthes piquava</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	2	0	
<i>Odontesthes mirinensis</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	2	2	1	2	1	
<i>Odontesthes sp. A</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	0	2	1	1	2	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	1	
<i>Odontesthes sp. B</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	1	1	2	2	0	0	0	0	1	0&1	0	0	2	2	1	?	0	

	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67
<i>Chiostoma jordani</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	0	?	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Atherinops affinis</i>	0	2	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	?	1	0	0	1	1	0	1	2	0	0	1	0
<i>Atherinopsis californiensis</i>	0	2	1	1	0	1	0	1	1	?	1	0	1	0	?	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Leuresthes tenuis</i>	0	2	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	?	0	1	0
<i>Basilichthys australis</i>	0	1	0	1	1	1	?	1	?	?	1	0	1	0	?	1	0	1	0	0	2	0	1	?	1	0	0
<i>Basilichthys microlepidotus</i>	0	1	0	1	1	1	?	1	?	?	1	0	1	0	?	1	0	1	0	0	2	0	1	?	1	0	1
<i>Basilichthys semotilus</i>	0	0&1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	?	1	0	1	0	0	3	0	0	0	1	0	1
<i>Basilichthys sp.</i>	0	0	0	1	1	1	?	1	1	?	1	0	1	1	?	1	0	1	0	0	3	0	0	0	1	0	1
<i>Odontesthes incisa</i>	0	0	1	0	1	1	?	1	?	?	1	1	0	1	0	0	1	0	?	1	1	0	?	0	0	1	0
<i>Odontesthes nigricans</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	?	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0
<i>Odontesthes regia</i>	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	2	0	0	1	0
<i>Odontesthes gracilis</i>	1	0	1	0	1	1	?	1	1	?	1	1	0	1	?	0	0	0	1	1	1	0	2	?	0	?	?
<i>Odontesthes smitti</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	1	?	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1
<i>Odontesthes brevianalis</i>	1	0	1	0	1	1	?	1	?	?	1	1	0	1	?	0	1	0	1	1	1	0	1	?	0	?	?
<i>Odontesthes hatcheri</i>	0	0	1	0	1	1	?	1	?	?	1	1	0	1	?	0	1	0	1	1	1	0	0	?	0	?	?
<i>Odontesthes mauleanum</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0
<i>Odontesthes platensis</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0
<i>Odontesthes retropinnis</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1
<i>Odontesthes orientalis</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	0	1
<i>Odontesthes perugiae</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	?	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	0	1
<i>Odontesthes sp. N</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	?	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	0	0
<i>Odontesthes bonariensis</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0&1	0&1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Odontesthes humensis</i>	0	1	1	0	1	1	0&1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0
<i>Odontesthes argentinensis</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1
<i>Odontesthes bicudo</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	0	0
<i>Odontesthes ledae</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	0	1
<i>Odontesthes piquava</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	0	0
<i>Odontesthes mirinensis</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	0	1
<i>Odontesthes sp. A</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0&1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	0	0
<i>Odontesthes sp. B</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0&1	1	1	0	1	?	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	0	?

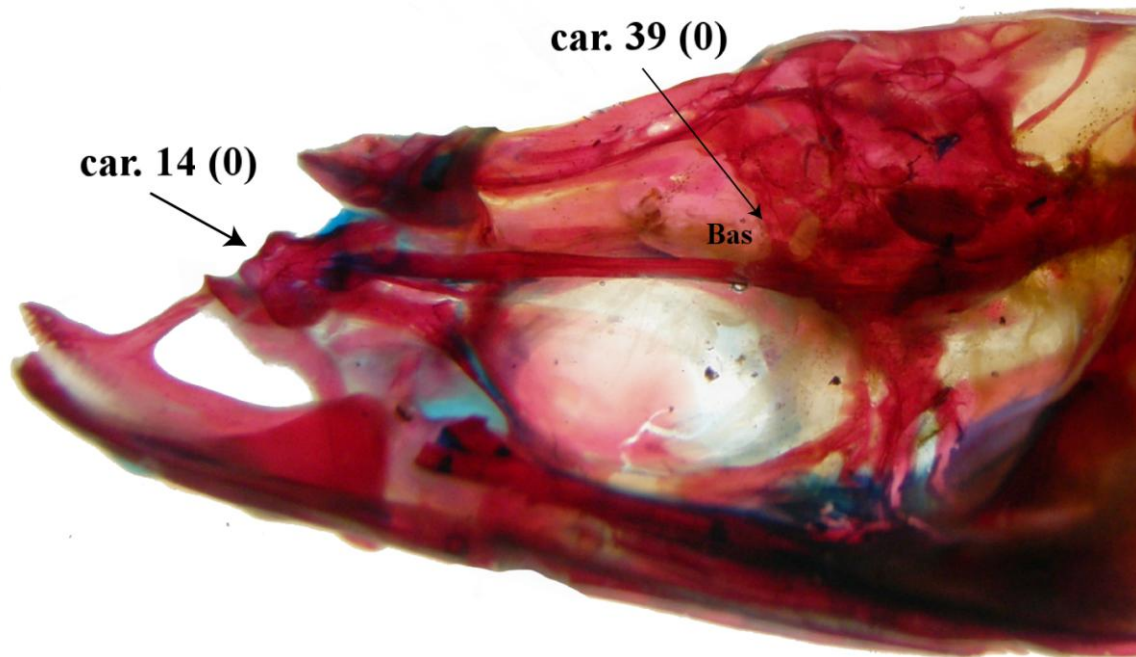
	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94
<i>Chiostoma jordani</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	1	0
<i>Atherinops affinis</i>	0	0	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	2	0	1	?	1	1	0	0	1
<i>Atherinopsis californiensis</i>	0	0	?	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	?	1	0	0	1	1	0	1	?	1	1	1	0	1
<i>Leuresthes tenuis</i>	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	?	1	1	1	0	0
<i>Basilichthys australis</i>	1	0	?	2	0	1	0	0	1	0	1	1	?	0	1	1	0	?	0	0	0	?	0	0	0	0	0
<i>Basilichthys microlepidotus</i>	1	0	?	2	0	1	0	?	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0
<i>Basilichthys semotilus</i>	1	0	?	2	0	1	0	1	1	0	1	1	1	?	1	0	0	1	0	0	1	?	0	0	0	0	0
<i>Basilichthys</i> sp.	1	0	?	2	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes incisa</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes nigricans</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	?	1	2	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes regia</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes gracilis</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	?	1	2	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes smitti</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes brevianalis</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	?	0	1	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes hatcheri</i>	0	1	1	1	1	1	1	0&1	1	0	1	0	0	?	0	1	1	0	2	0	0	?	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes mauleanum</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	0	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes platensis</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes retropinnis</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	0	1	0	1	1	0	0	?	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes orientalis</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes perugiae</i>	0	1	1	1	1	?	0	0	1	1	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes</i> sp. N	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes bonariensis</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0&1	1	1	0	0	0	0	0	1&2	0&1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes humensis</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0&1	0	2	0	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes argentinensis</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	2	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes bicudo</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1&2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes ledae</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes piquava</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes mirinensis</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes</i> sp. A	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontesthes</i> sp. B	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	?	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0

	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	
<i>Chiostoma jordani</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Atherinops affinis</i>	1	0	1	0	0	0	1	2	0	1	1	2	0	1	1	1	0	?	?	0	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0
<i>Atherinopsis californiensis</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	1	1	1	0	?	?	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	
<i>Leuresthes tenuis</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	1	1	1	2	0	1	1	1	0	?	?	0	2	0	0	0	1	1	1	0	0	
<i>Basilichthys australis</i>	?	?	?	0	1	?	1	0	?	0	?	2	0	1	1	0	2	0	0	0	2	?	1	0	0	0	0	1	0	
<i>Basilichthys microlepidotus</i>	1	0	?	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1	1	0	2	0	0	0	2	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Basilichthys semotilus</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1&2	0	0	0	1	2	1	1	0	?	?	1	0	
<i>Basilichthys</i> sp.	?	0	?	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	0	0	0	1	2	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Odontesthes incisa</i>	?	1	1	1	1	0	1	2	0	?	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	?	0	0	0	3	
<i>Odontesthes nigricans</i>	?	1	1	0	1	?	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	1	2	0	0	1	3	
<i>Odontesthes regia</i>	1	2	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	4	0	1	0	0	0	0&1	0	2	0	0	1	0	
<i>Odontesthes gracilis</i>	?	1	?	1	1	?	1	0	0	?	1	0	0	0	1	0	4	?	1	0	?	0	2	0	?	0	0	1	0	
<i>Odontesthes smitti</i>	1	2	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	4	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	1	0	
<i>Odontesthes brevianalis</i>	?	0	?	?	0	?	1	0	0	0	?	1	0	1	1	0	3	1	1	0	?	0	1	1	2	0	0	1	3	
<i>Odontesthes hatcheri</i>	?	0	?	1	1	?	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	
<i>Odontesthes mauleanum</i>	0	?	?	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	3	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	3	
<i>Odontesthes platensis</i>	1	2	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	3	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	
<i>Odontesthes retropinnis</i>	0	1	0	1	1	1	1	2	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	1	
<i>Odontesthes orientalis</i>	1	1	0	1	1	0	1	2	0	1	0	1	1	1	1	0	3	0	0	0	1	0	2	0	0	1	1	0	0	
<i>Odontesthes perugiae</i>	1	0	1	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	1	1	0	3	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	
<i>Odontesthes</i> sp. N	1	2	0	1	1	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	0	3	0	0	0	1	0	2	0	0	1	1	0	0	
<i>Odontesthes bonariensis</i>	1	0	1	1	1	0&1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0&1	0	
<i>Odontesthes humensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0&1	0	
<i>Odontesthes argentinensis</i>	0	2	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	4	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1&2	
<i>Odontesthes bicudo</i>	1	1	1	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	1	1	0	3	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	
<i>Odontesthes ledae</i>	1	1	1	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	1	1	0	3	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	
<i>Odontesthes piquava</i>	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	0	3	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	
<i>Odontesthes mirinensis</i>	?	0	1	1	1	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	0	3	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	
<i>Odontesthes</i> sp. A	1	0	1	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	1	1	0	3	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	
<i>Odontesthes</i> sp. B	1	0	0	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	0	3	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	



**Tabela 4.** Táxons e números de acessos extraídos do GenBank para dois dos marcadores utilizados nesse estudo.

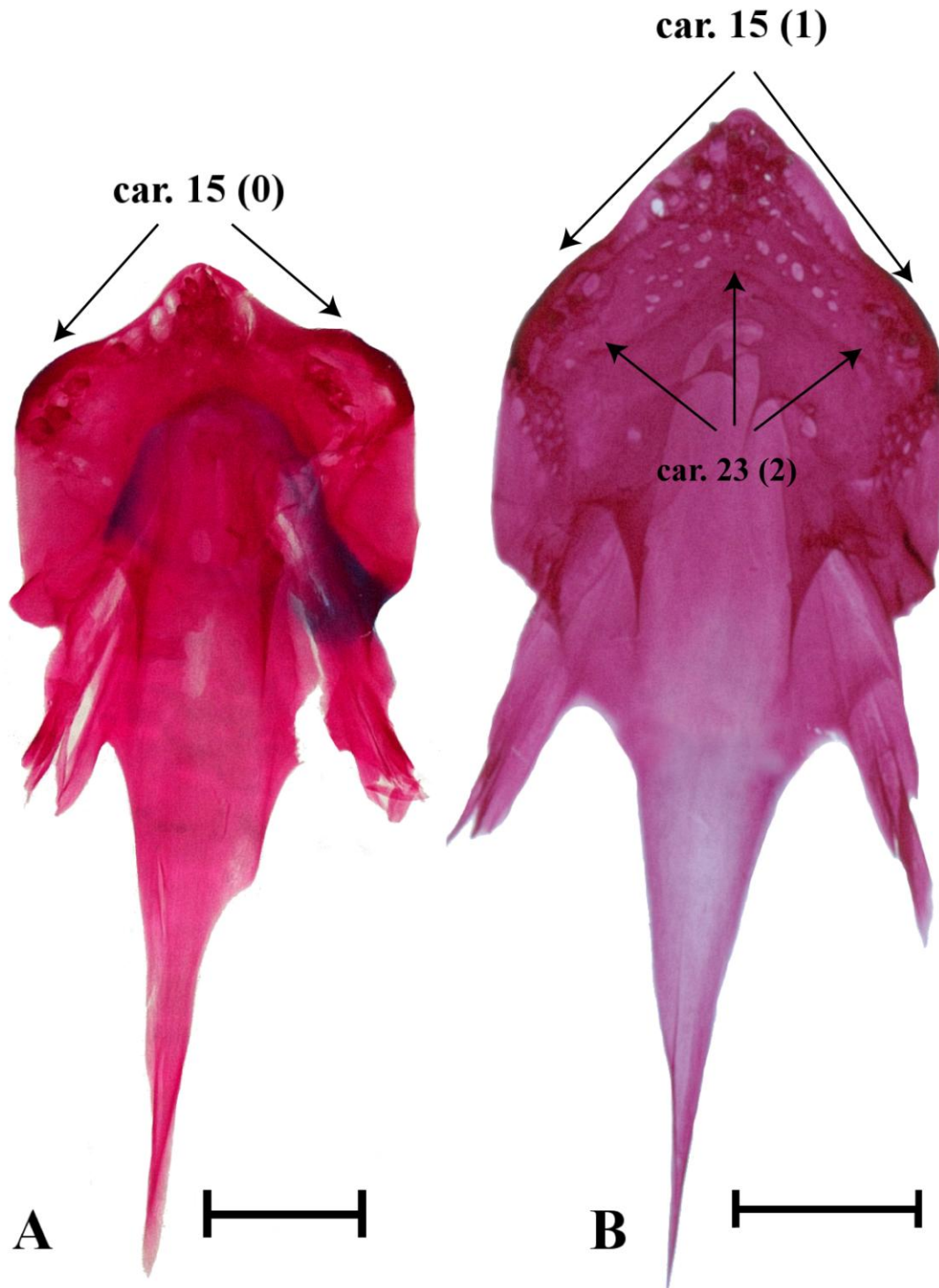
	Número de acesso		Bibliografia	
	COI	SH3PX3	COI	SH3PX3
<i>Basilichthys australis</i>	-	KM401224	-	Campanella. <i>et al.</i> , 2015
<i>Basilichthys microlepidotus</i>	FJ380116.1	KM401245	Veliz <i>et al.</i> , 2012	Campanella <i>et al.</i> , 2015
<i>Basilichthys semotilus</i>	FJ380107.1	KM401246	Veliz <i>et al.</i> , não publicado.	Campanella <i>et al.</i> , 2015
<i>Odontesthes brevianalis</i>	-	KM401293.1	-	Campanella <i>et al.</i> , 2015
<i>Odontesthes gracilis</i>	-	KM401294.1	-	Campanella <i>et al.</i> , 2015
<i>Odontesthes hatcheri</i>	-	KM401295.1	-	Campanella <i>et al.</i> , 2015
<i>Odontesthes incisa</i>	GQ352679.1	KM401310.1	Heras e Roldan, 2011	Campanella <i>et al.</i> , 2015
<i>Odontesthes mauleanum</i>	-	KM401297.1	-	Campanella <i>et al.</i> , 2015
<i>Odontesthes nigricans</i>	-	KM401298.1	-	Campanella <i>et al.</i> , 2015
<i>Odontesthes regia</i>	FJ380117.1	KM401300.1	Veliz <i>et al.</i> , 2012	Campanella <i>et al.</i> , 2015
<i>Odontesthes retropinnis</i>	-	KM401301.1	-	Campanella <i>et al.</i> , 2015
<i>Odontesthes smitti</i>	GQ352677.1	KM401302.1	Heras e Roldan, 2011	Campanella <i>et al.</i> , 2015



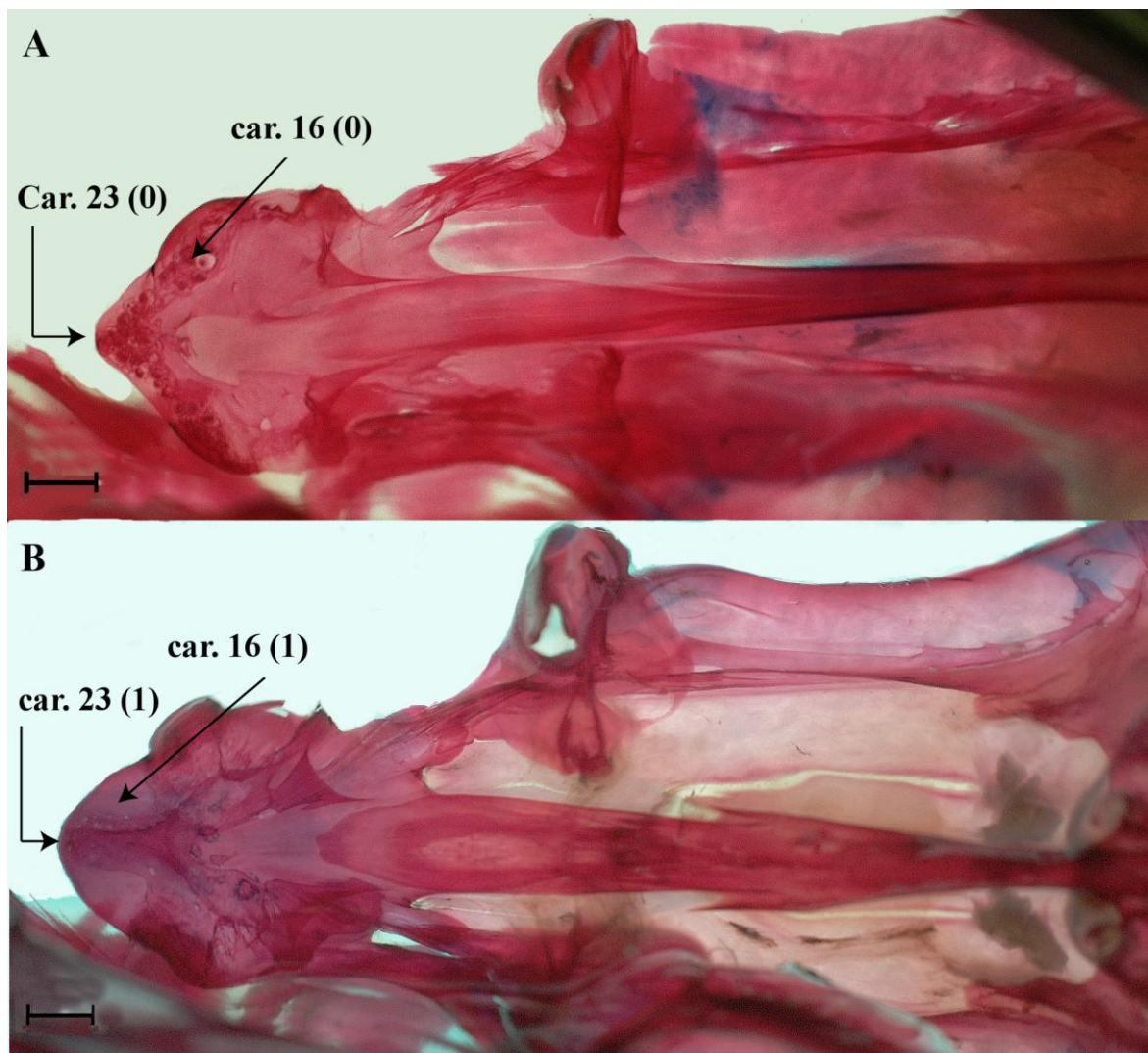
**Figura 1.** Neurocrânio de *Chirostoma jordani*, UMMZ 248432, vista lateral. Abreviaturas: Bas - basesfenoide.



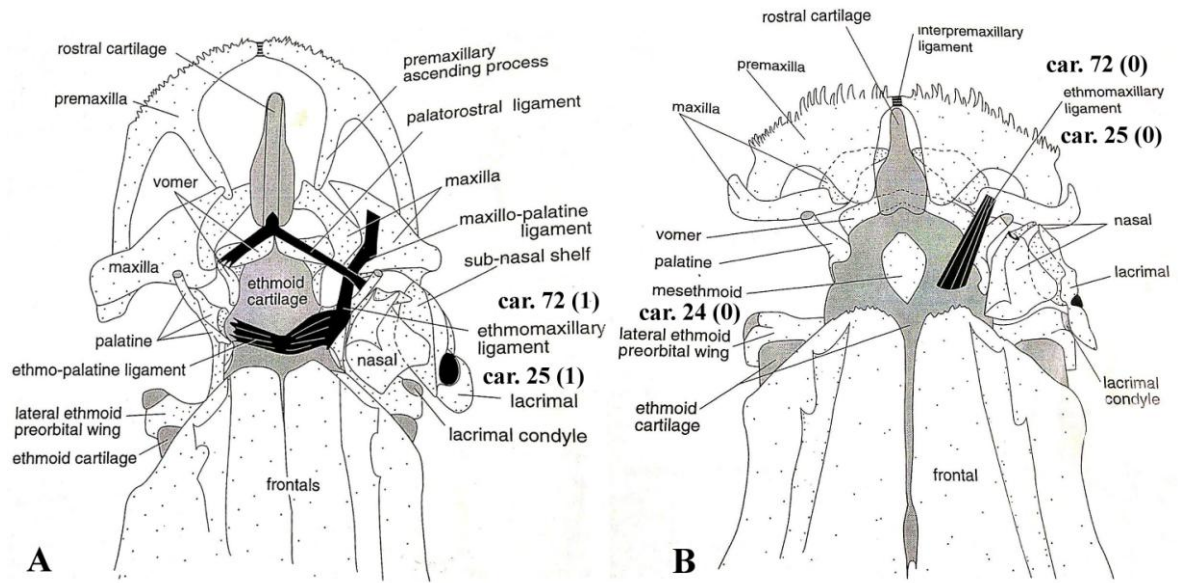
**Figura 2.** Vômer de *Odontesthes argentinensis*, UFRGS sem número, vista lateral. Escala: 1 mm.



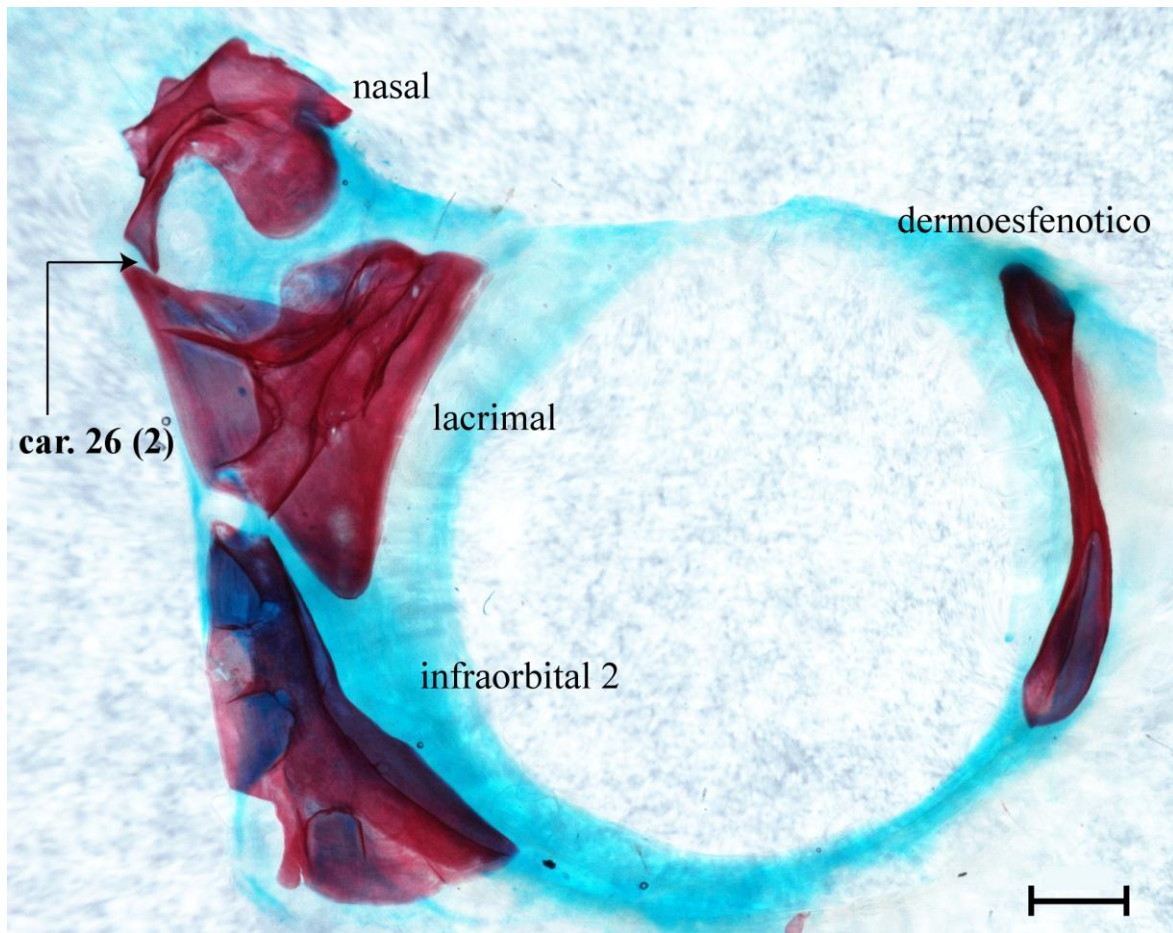
**Figura 3.** Vômer de: A - *Odontesthes perugiae*, MCP 43030; B - *Odontesthes* sp.N, UFRGS 10304, ambos em vista ventral. Escala: 1 mm.



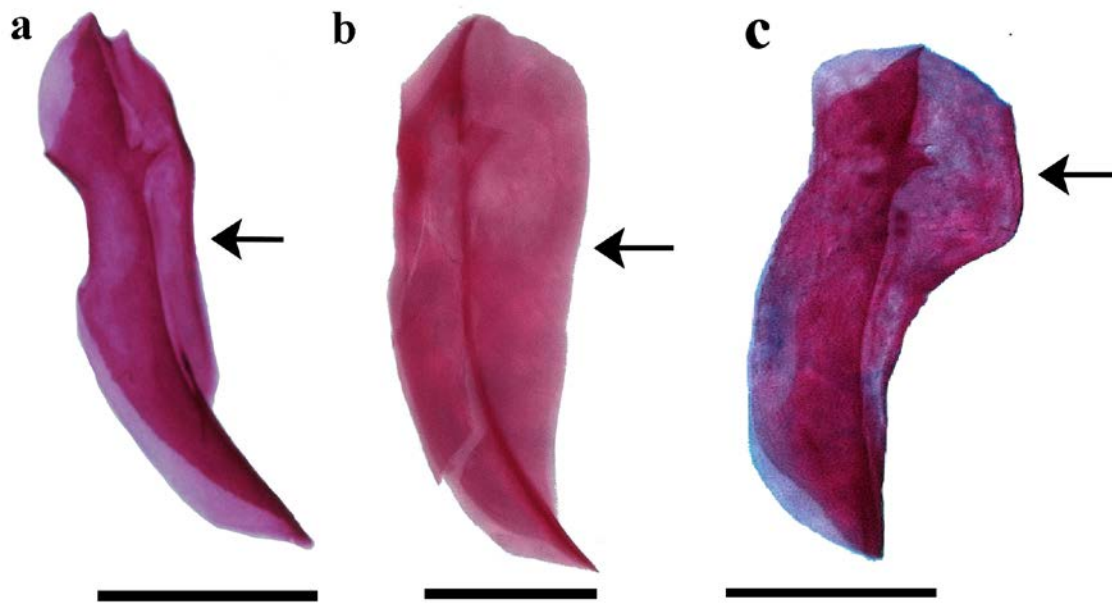
**Figura 4.** Vômer de: A - *Odontesthes orientalis*, ZVC-P 12187; B - *Odontesthes sp. A*, UFRGS 18192, ambos em vista ventral. Escala: 1 mm.



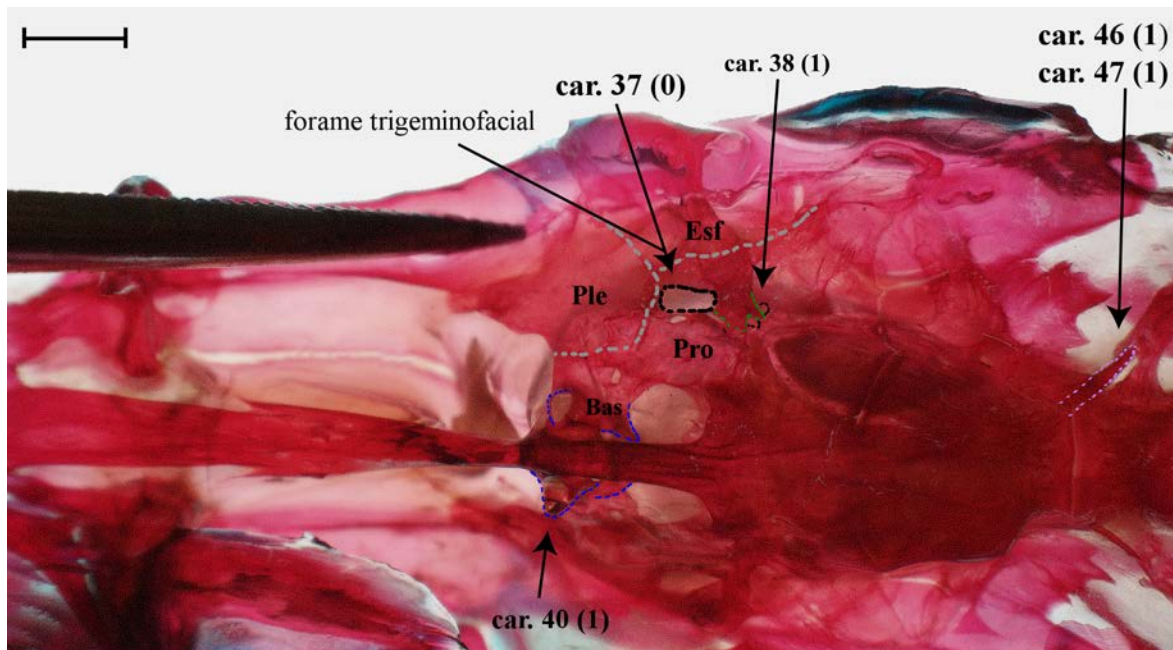
**Figura 5.** Neurocrânio de: A - *Odontesthes retropinnis*, UMMZ 218796; B - *Basilichthys* sp., UMMZ 215520, ambos em vista dorsal. Imagem editada a partir de Dyer, 1997, figuras 4 e 5.



**Figura 6.** Infraorbitais anteriores e nasal de *Odontesthes* sp. A, UFRGS 17838, vista lateral. Escala: 1 mm.

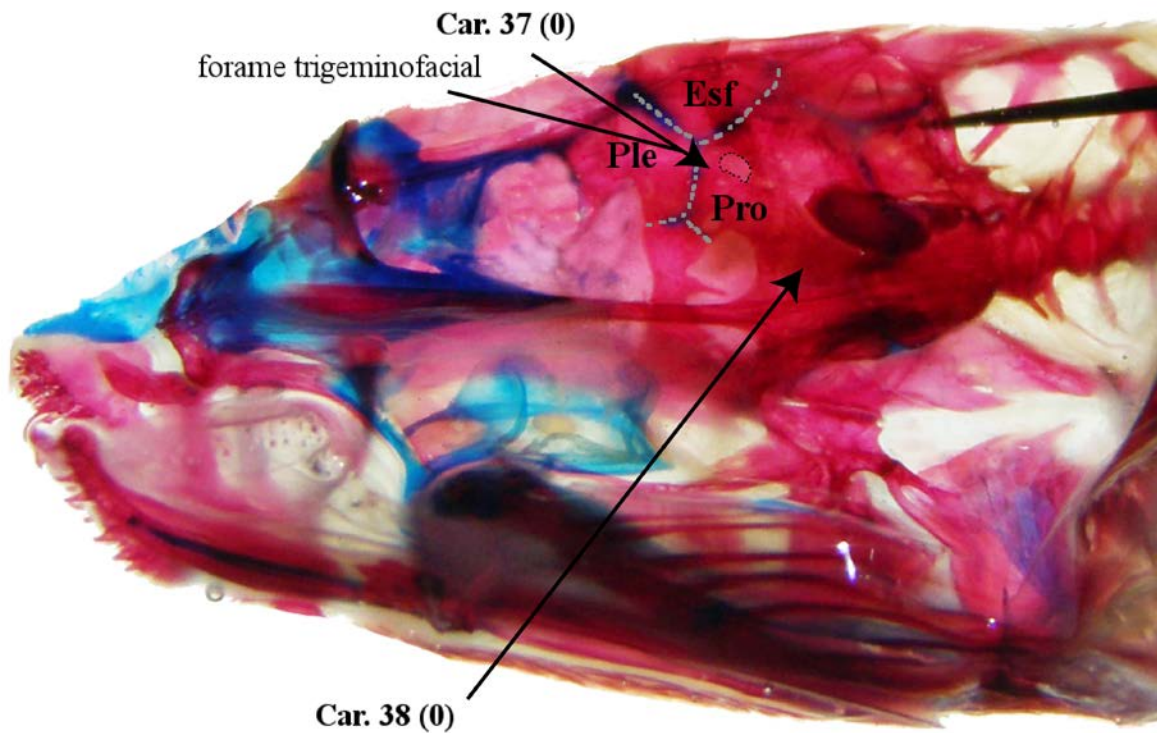


**Figura 7.** Dermoesfenótico de: A - *Odontesthes* sp. N, UFRGS 10304; B - *Odontesthes perugiae*, MCP 43030; C - *Odontesthes mirinensis*, UFRGS 6328, todos em vista medial. Detalhe da flange medial. Escala: 1 mm.

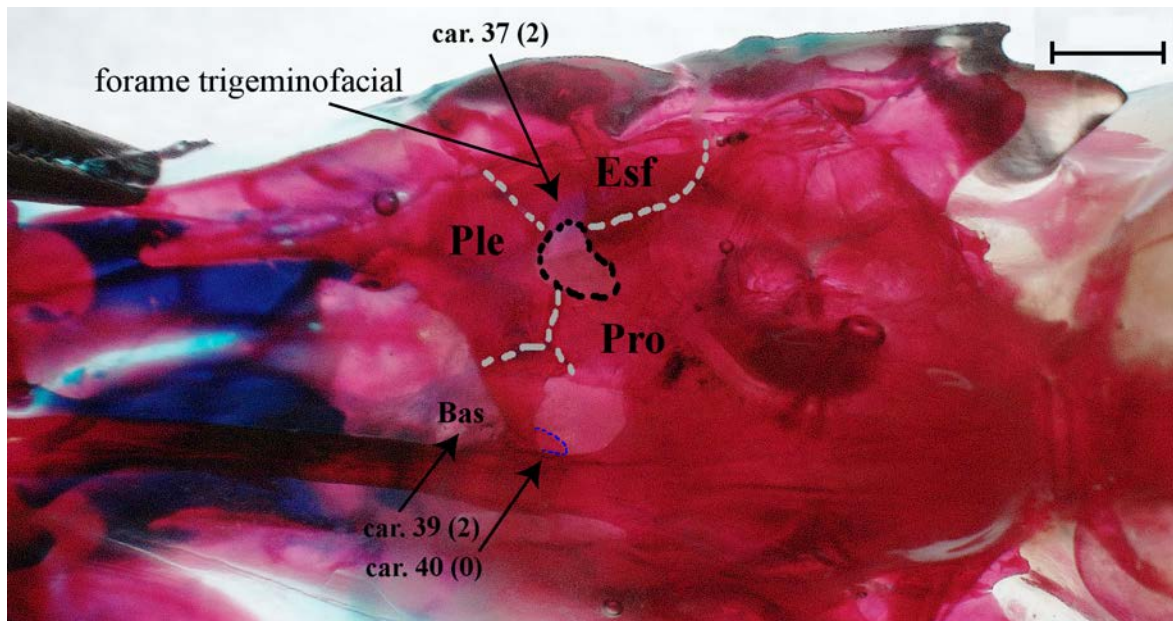


**Figura 8.** Neurocrânio de *Odontesthes* sp. A, UFRGS 18192, vista ventral. Abreviações: Ple - pleuroesfenoide; Esf - esfenótico; Pro - prootico; Bas - basesfenoide. Pontilhados: cinza - divisa entre os ossos; preto - forame trigeminofacial; lilás - ligamento de Baudelot; azul - projeções adicionais no basesfenoide; verde - arco trigeminofacial secundário. Escala: 2 mm.

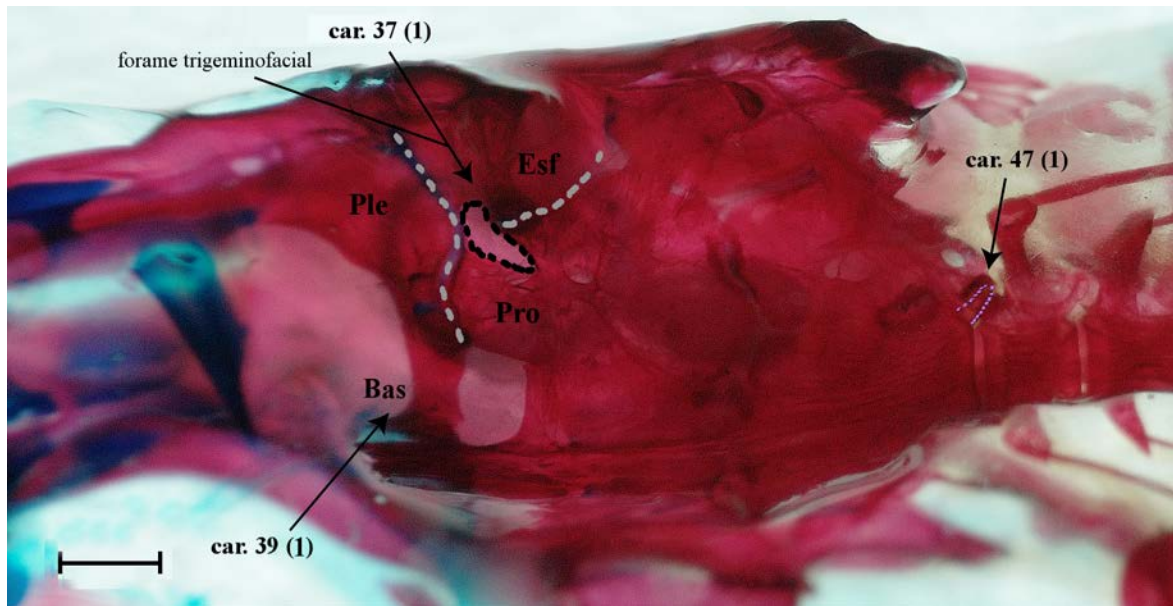




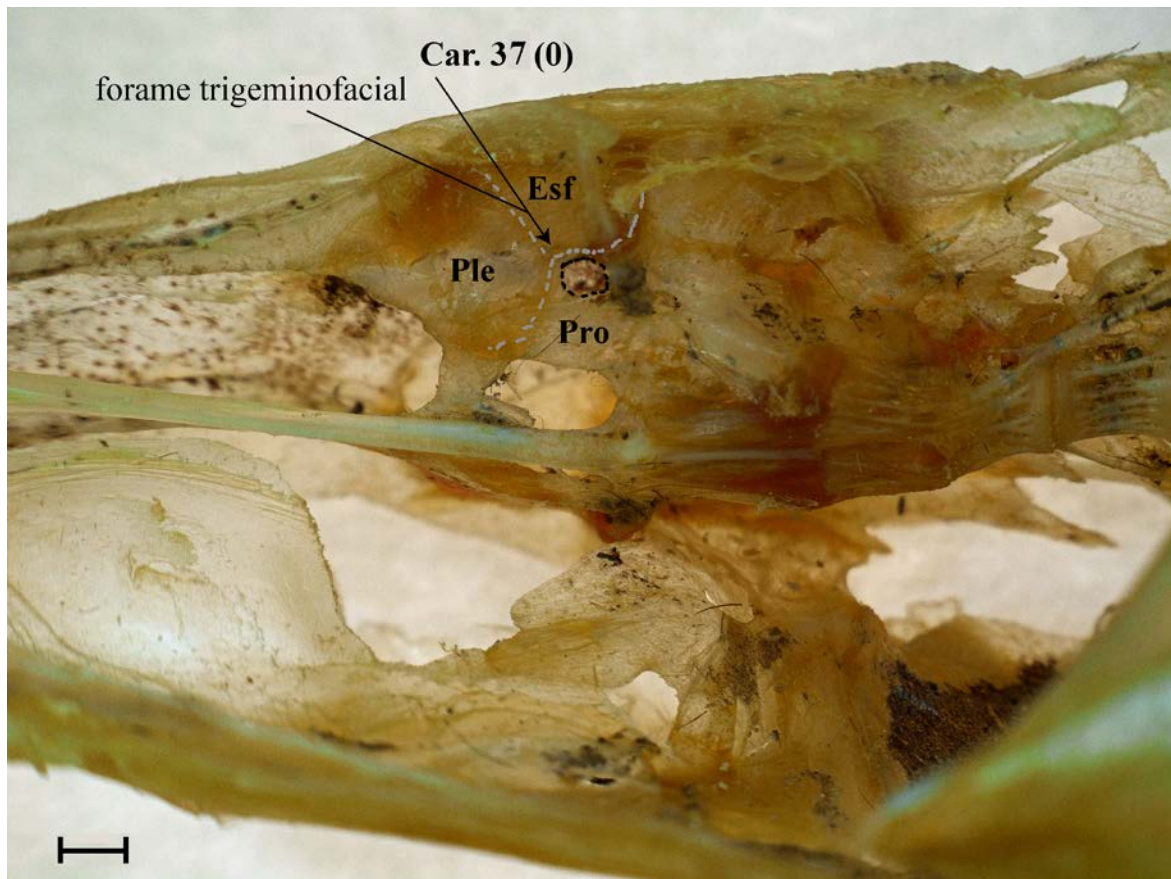
**Figura 9.** Neurocrânio de *Basilichthys semotilus*, UMMZ 216074, vista ventral. Abreviações: Abreviações: Ple - pleuroesfenoide; Esf - esfenótico; Pro - prootico. Pontilhados: cinza - divisa entre os ossos; preto - forame trigeminofacial.



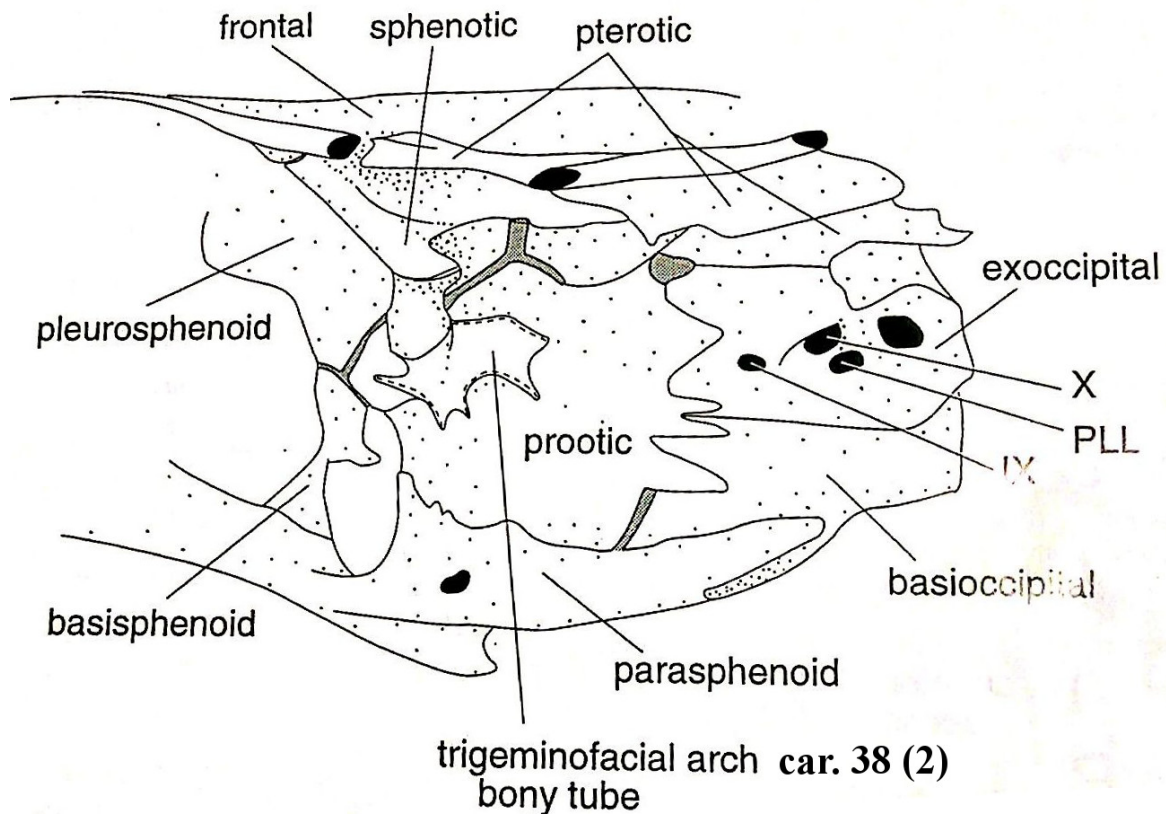
**Figura 10.** Neurocrânio de *Odontesthes bonariensis*, UFRGS sem número, vista lateroventral. Abreviações: Ple - pleuroesfenoide; Esf - esfenótico; Pro - prootico; Bas - basesfenoide. Pontilhados: cinza - divisa entre os ossos; preto - forame trigeminofacial; azul - projeção principal no basesfenoide. Escala: 2 mm.



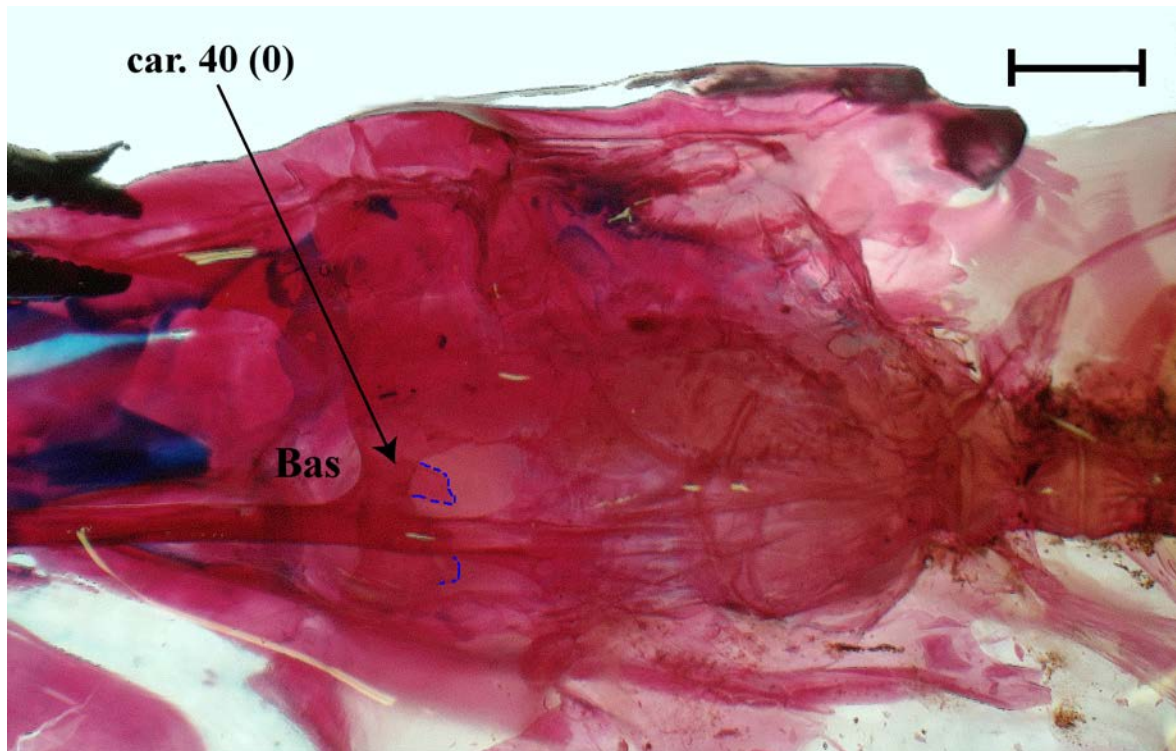
**Figura 11.** Neurocrânio de *Odontesthes argentinensis*, UFRGS sem número, vista lateroventral. Abreviações: Abreviações: Ple - pleuroesfenoide; Esf - esfenótico; Pro - prootico; Bas - basesfenoide. Pontilhados: cinza - divisa entre os ossos; preto - forame trigeminofacial; lilás - ligamento de Baudelot. Escala: 1 mm.



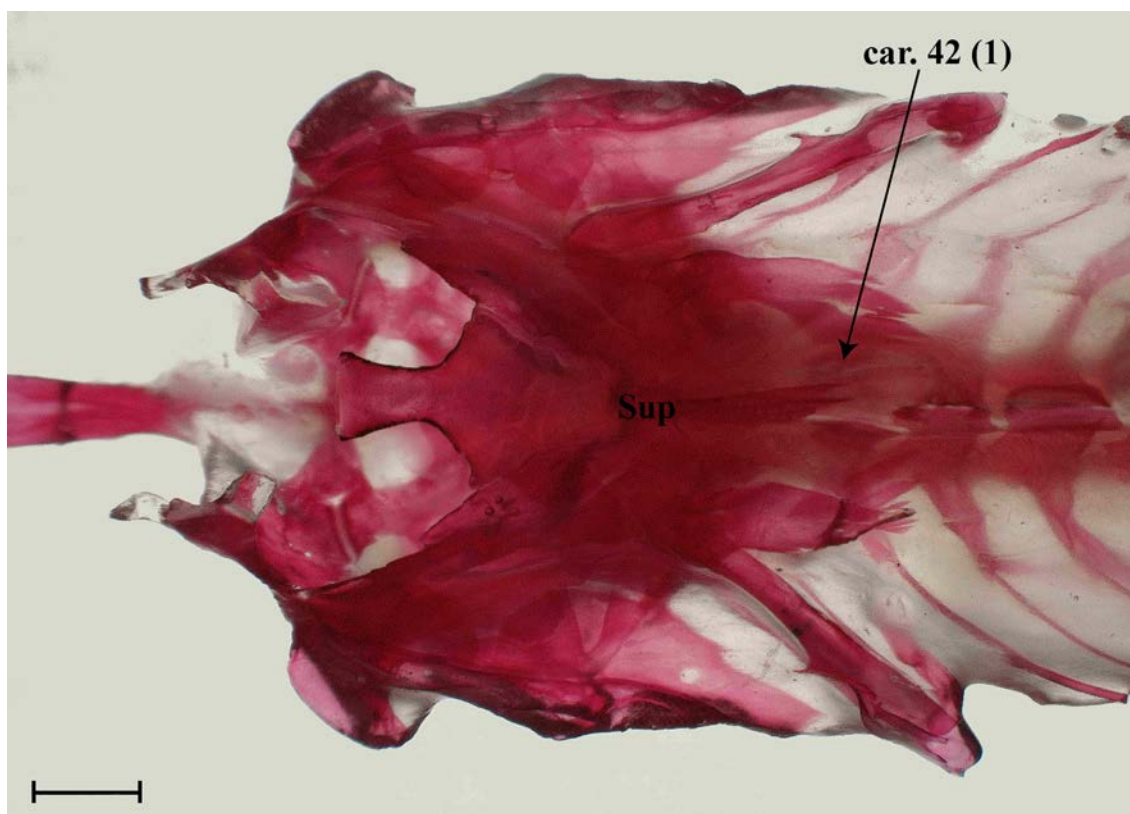
**Figura 12.** Neurocrânio de *Odontesthes* sp. N, UFRGS 17840, vista lateroventral. Abreviações: Ple - pleuroesfenoide; Esf - esfenótico; Pro - prootico. Pontilhados: cinza - divisa entre os ossos; preto - forame trigeminofacial. Escala: 1 mm.



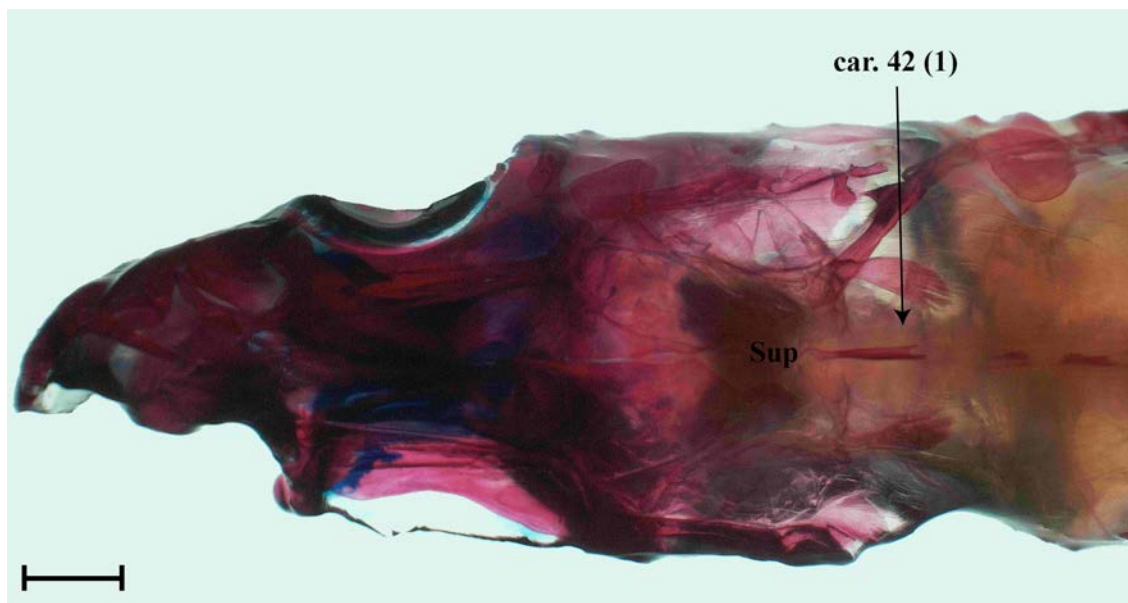
**Figura 13.** Neurocrânio com detalhes do proótico e região occipital de *Membras gilberti*, UMMZ 202405, em vista lateroventral. Imagem editada a partir de Dyer, 1997, figura 13.



**Figura 14.** Neurocrânio de *Odontesthes ledae*, UFRGS 5038, vista lateroventral. Abreviações: Bas - basesfenoide. Pontilhados: azul - projeção principal no basesfenoide. Escala: 1 mm.

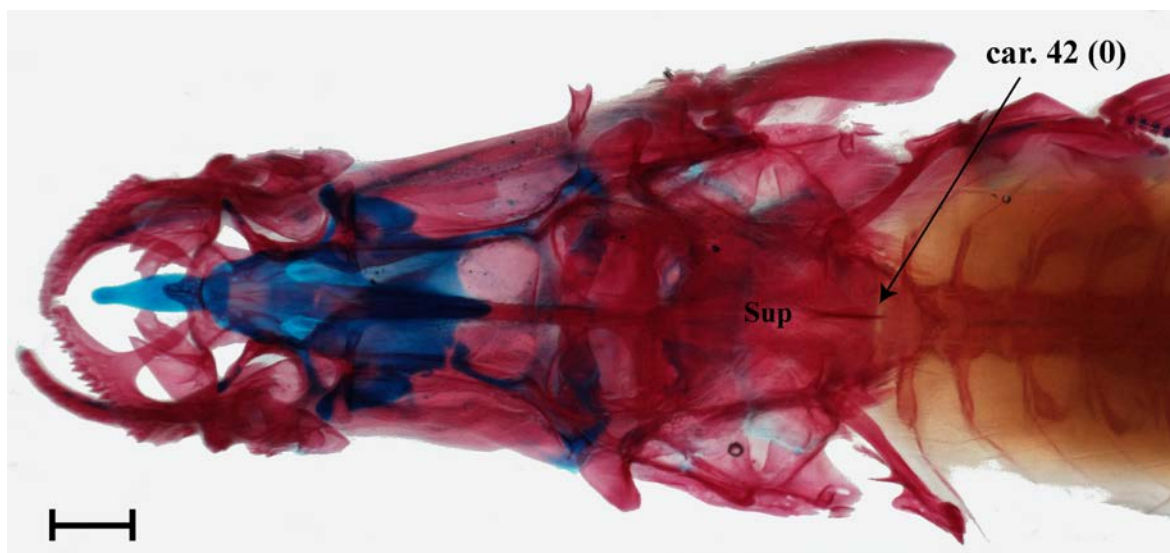


**Figura 15.** Neurocrânio de *Odontesthes humensis*, UFRGS 4130, porção posterior em vista dorsal. Abreviações: Sup - supraoccipital; detalhe para crista na sua porção posterior. Escala: 2 mm.



**Figura 16.** Neurocrânio de *Odontesthes mirinensis*, UFRGS 6328, em vista dorsal. Abreviações: Sup - supraoccipital; detalhe para crista na sua porção posterior. Escala: 2 mm.





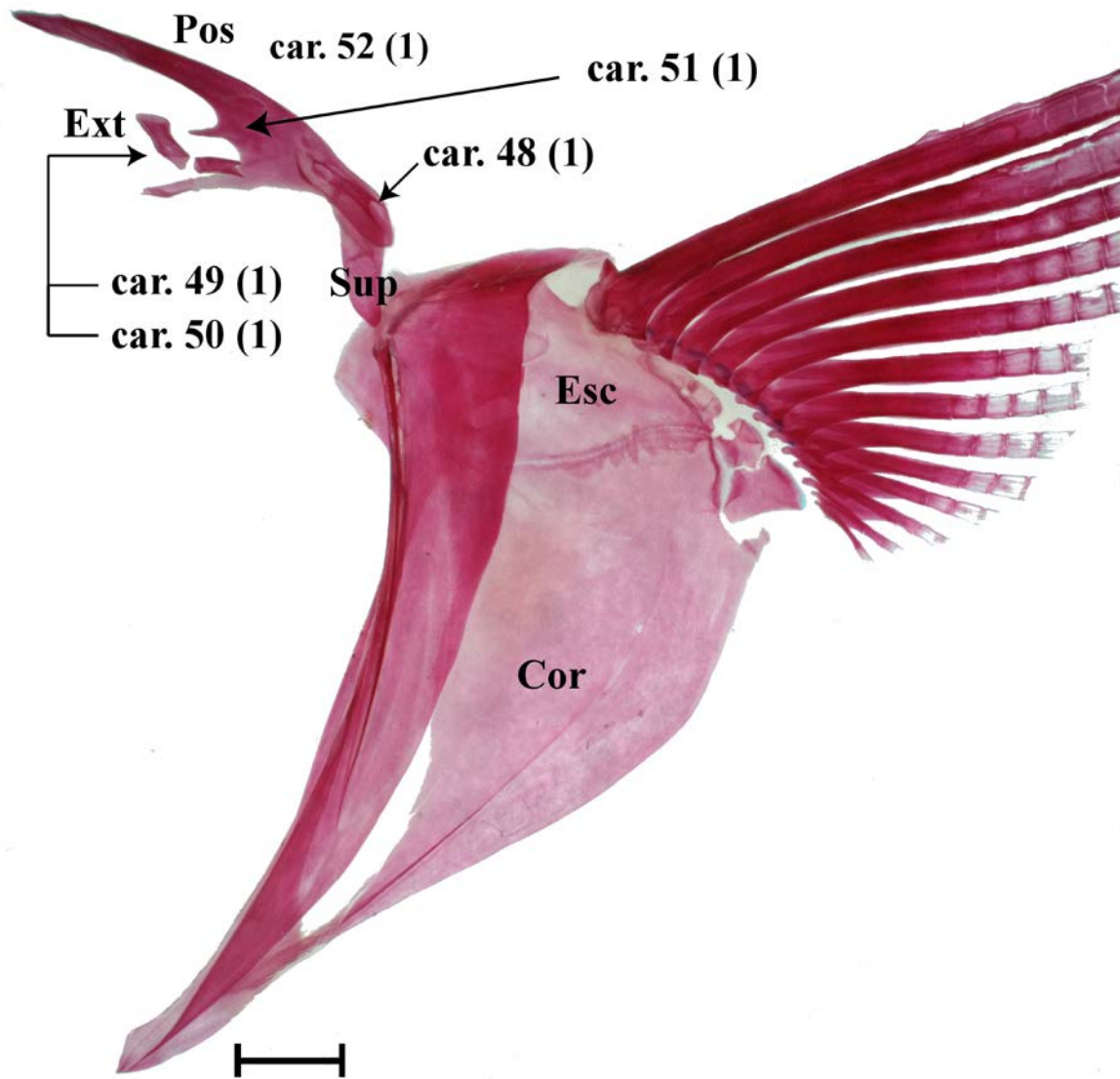
**Figura 17.** Neurocrânio de *Odontesthes retropinnis*, MCP 14230, em vista dorsal. Abreviações: Sup - supraoccipital; detalhe para crista na sua porção posterior. Escala: 1 mm.



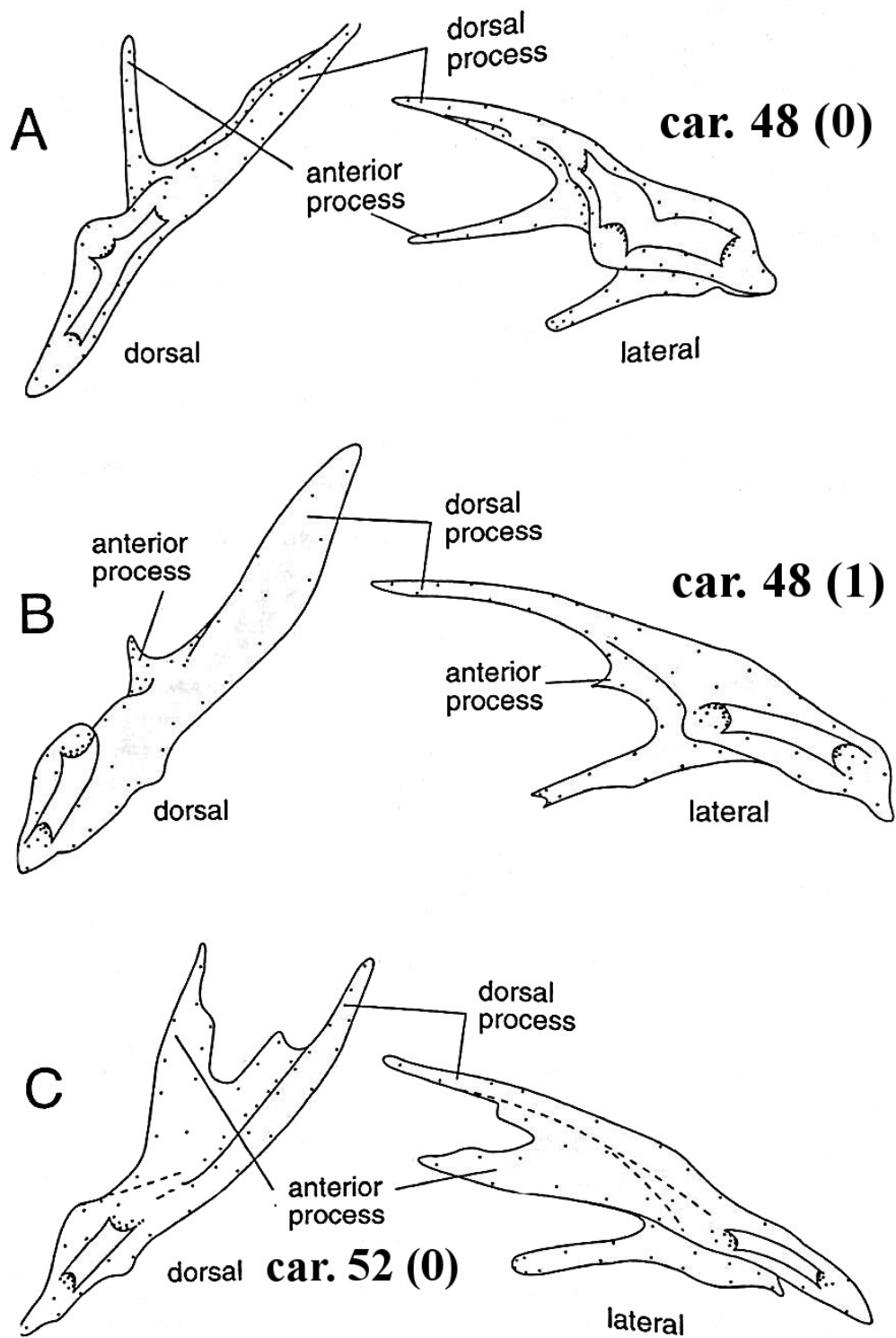
**Figura 18.** Neurocrânio de *Odontesthes* sp. N, UFRGS 10304, em vista dorsal. Abreviações: Sup - supraoccipital; detalhe para crista na sua porção posterior.



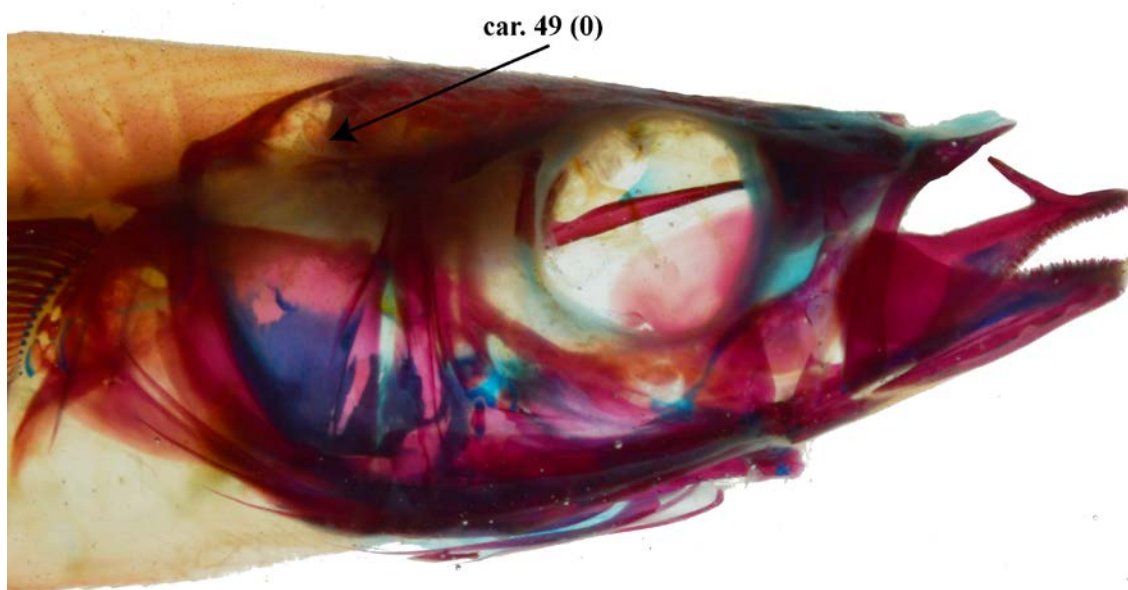
**Figura 19.** Neurocrânio de *Odontesthes* sp. N, UFRGS 17840, vista lateroventral. Pontilhado: preto - ligamento de Baudelot. Escala: 1 mm.



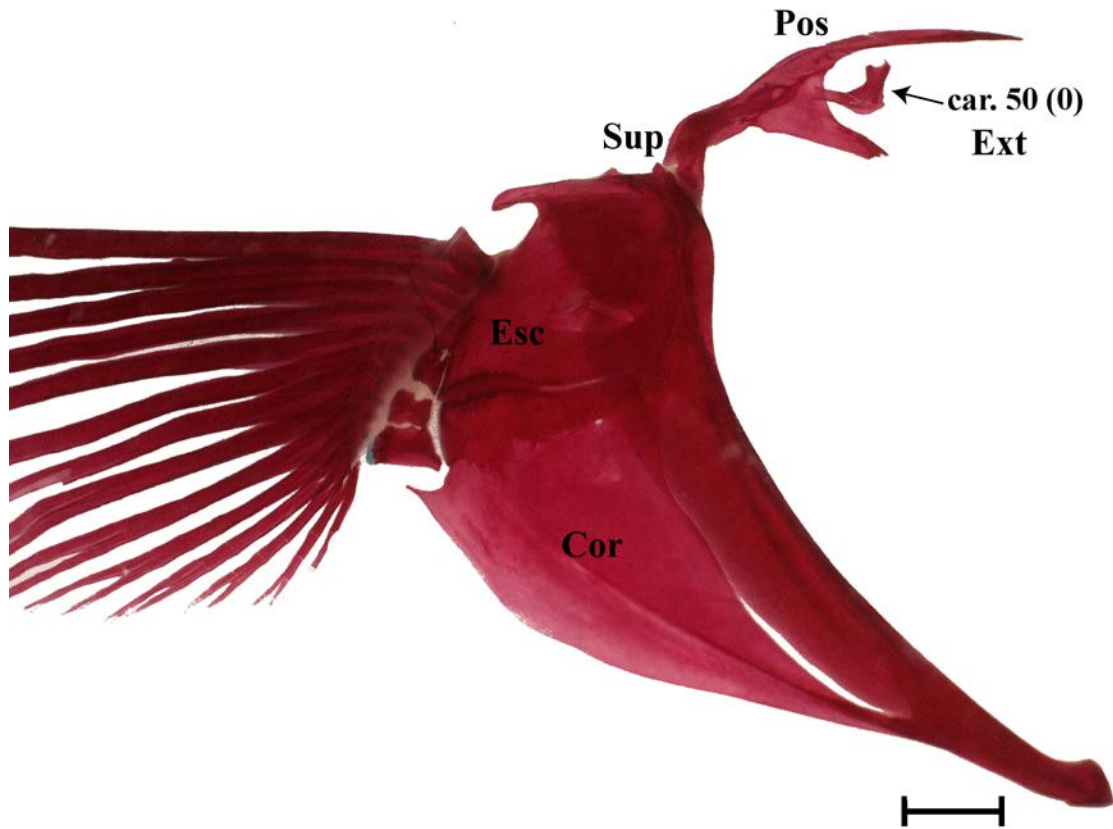
**Figura 20.** Cintura peitoral de *Odontesthes ledae*, UFRGS 5038, em vista lateral. Abreviações: Pos - pós-temporal; Ext - extraescapulares; Sup - supracleitro; Esc - esc; Cor - coracóide. Escala: 2 mm.



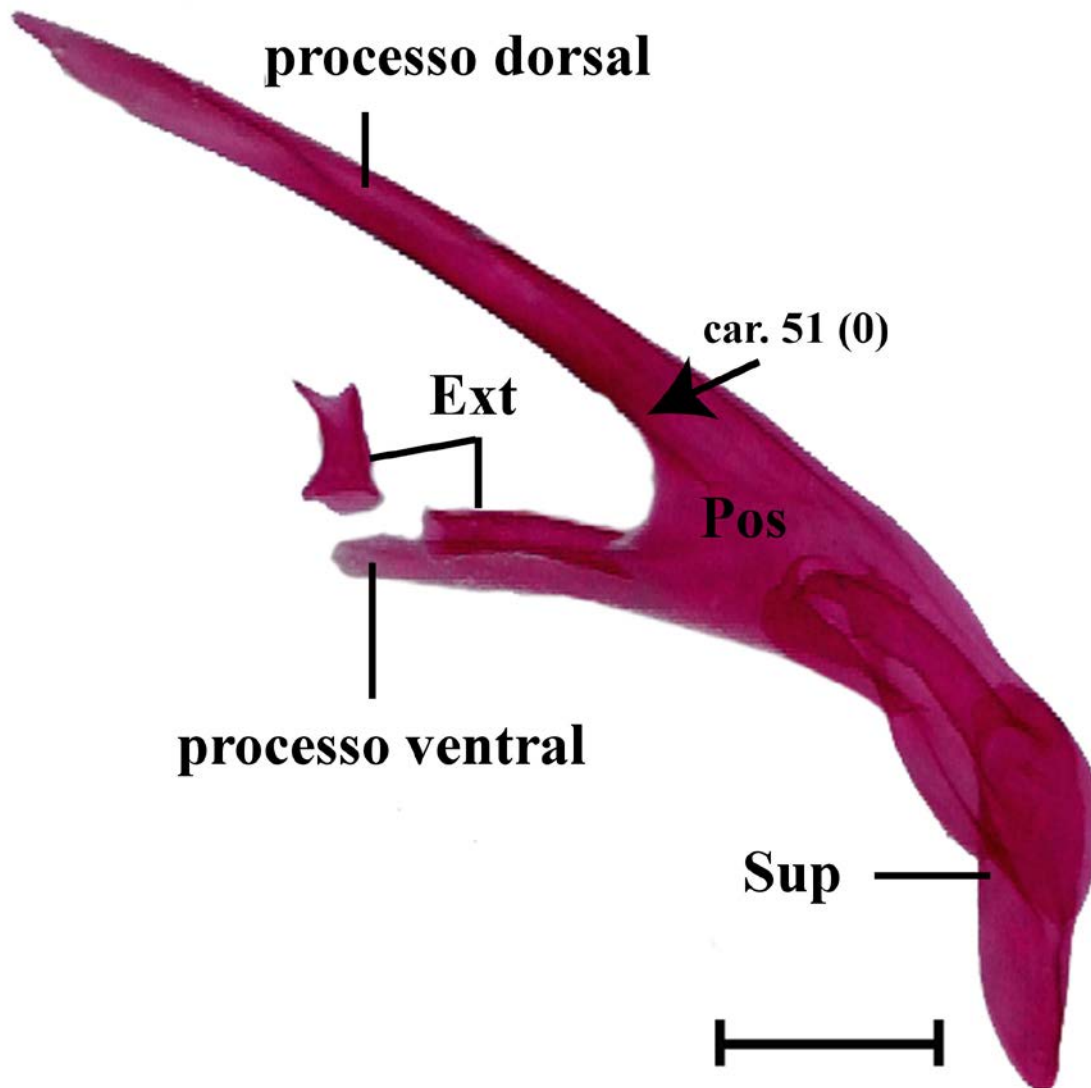
**Figura 21.** Pós-temporal de: A - *Menidia*; B - *Odontesthes brevianalis*, UMMZ 215459; C - *Basilichthys australis*, UMMZ 215508, em vista dorsal e ventral. Imagem editada a partir de Dyer, 1997, figura 15.



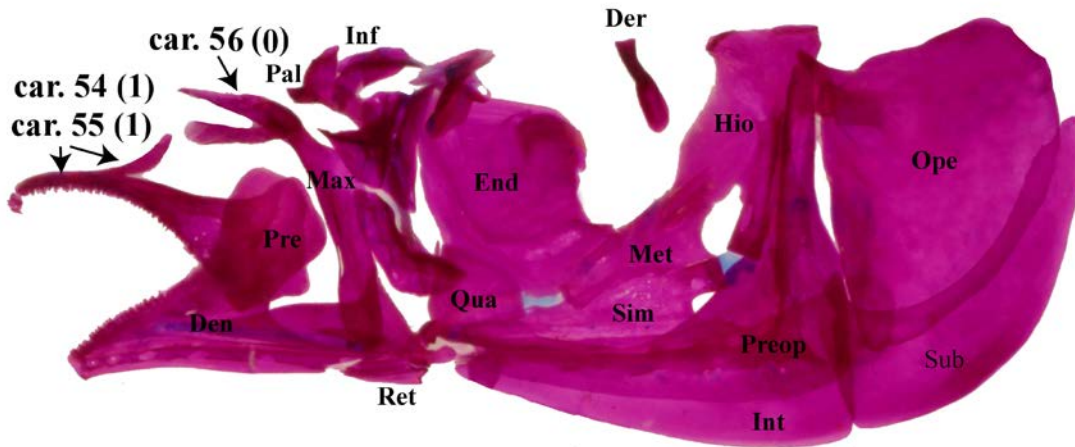
**Figura 22.** Crânio de *Chirostoma jordani*, UMMZ 248432, em vista lateral direita. Detalhe para a ausência de extraescapulares.



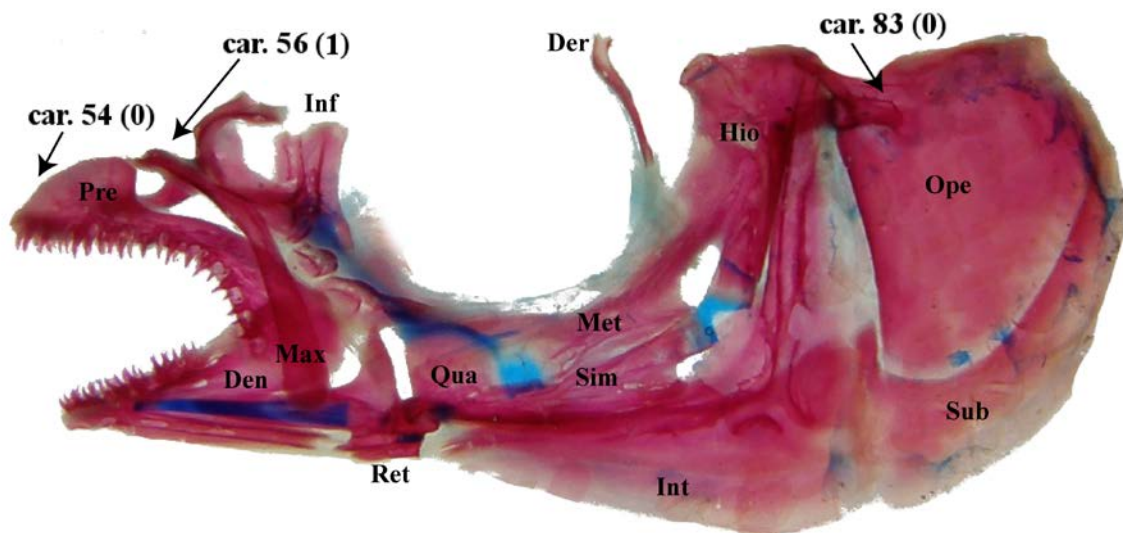
**Figura 23.** Cintura peitoral de *Odontesthes bonariensis*, UFRGS sem número, em vista lateral. Abreviações: Pos - pós-temporal; Ext - extraescapulares; Sup - supracleitro; Esc - esc; Cor - coracóide. Escala: 2 mm.



**Figura 24.** Pós-temporal e supracleitro de *Odontesthes* sp. N, UFRGS 10304, em vista lateral. Abreviações: Pos - pós-temporal; Ext - extraescapulares; Sup - supracleitro. Detalhe para os processos dorsal e ventral do pós-cleitro Escala: 1 mm.

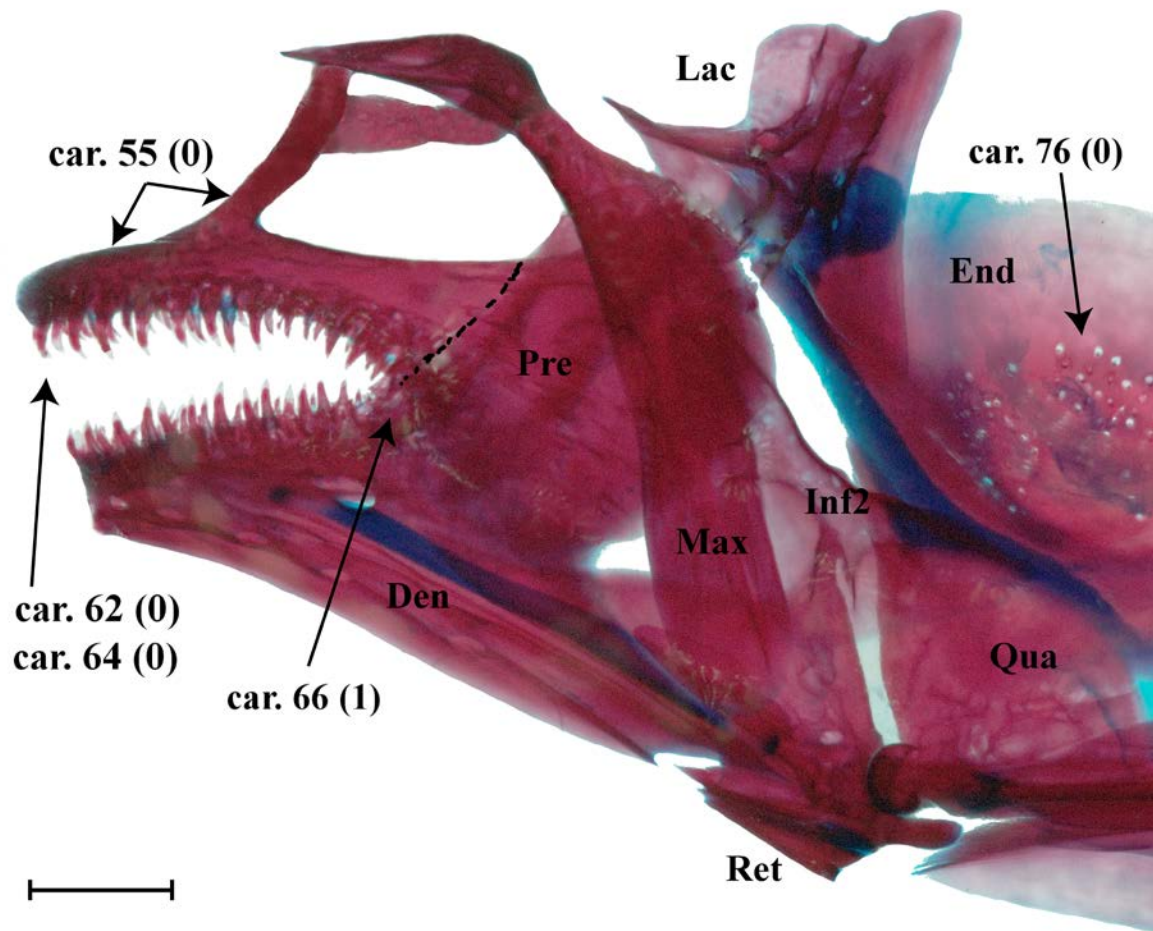


**Figura 25.** Suspensório de *Odontesthes retropinnis*, UMMZ 218796, em vista lateral. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Preop - pré-opérculo; Hio - hiomandíbula; Sim - simplético; Met - metapterigóide; Der - dermoesfenótico; End - endoptergóide; Qua - quadrado; Inf - infraorbitais; Pal - palatino; Ret - retroarticular; Den - dentário; Pre - pré-maxilar; Max - maxilar.

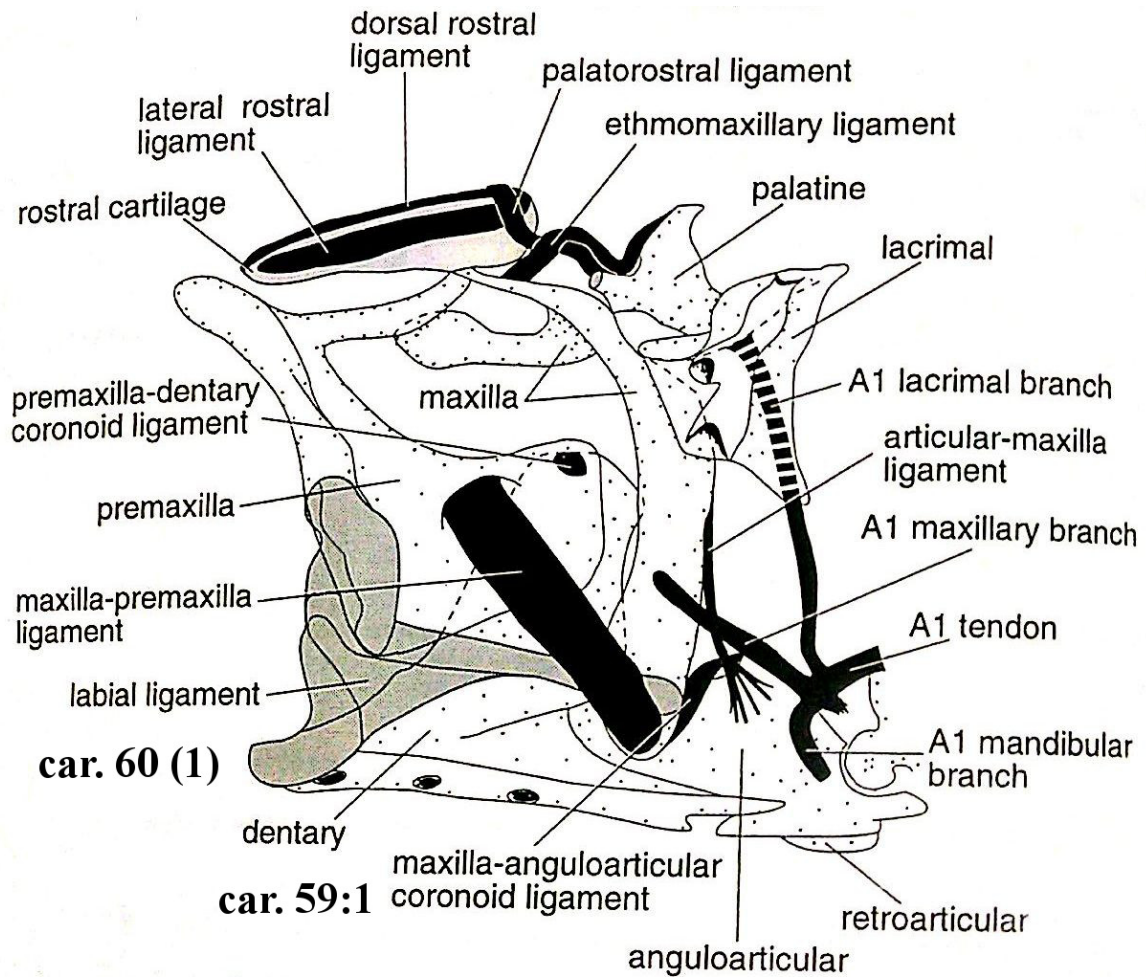


**Figura 26.** Suspensório de *Basilichthys semotilus*, UMMZ 216074, em vista lateral. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Hio - hiomandíbula; Sim - simplético; Met - metapterigóide; Der - dermoesfenótico; Qua - quadrado; Inf - infraorbitais; Ret - retroarticular; Den - dentário; Pre - pré-maxilar; Max - maxilar.

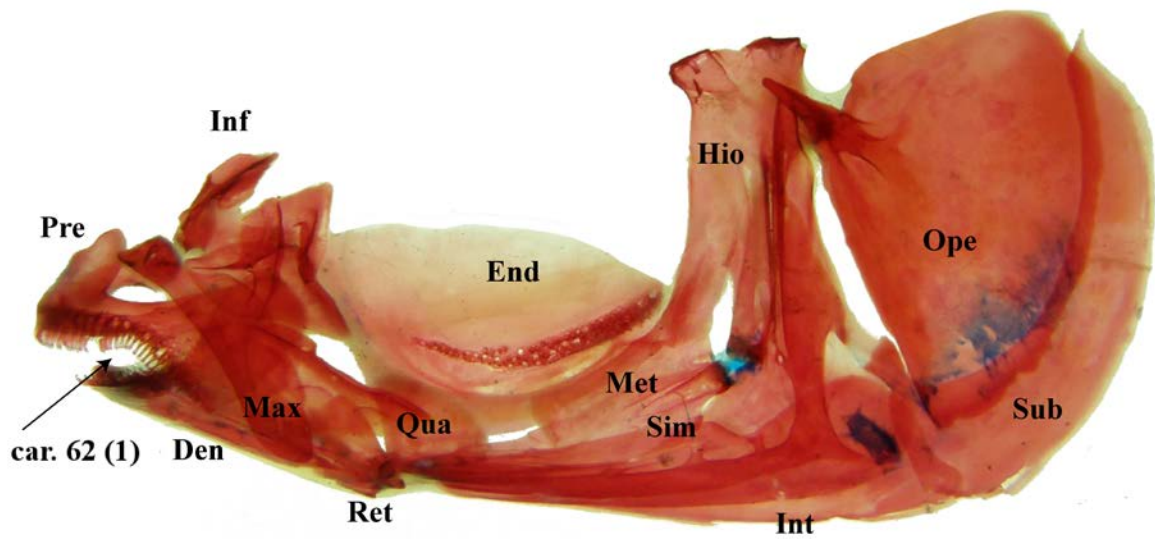




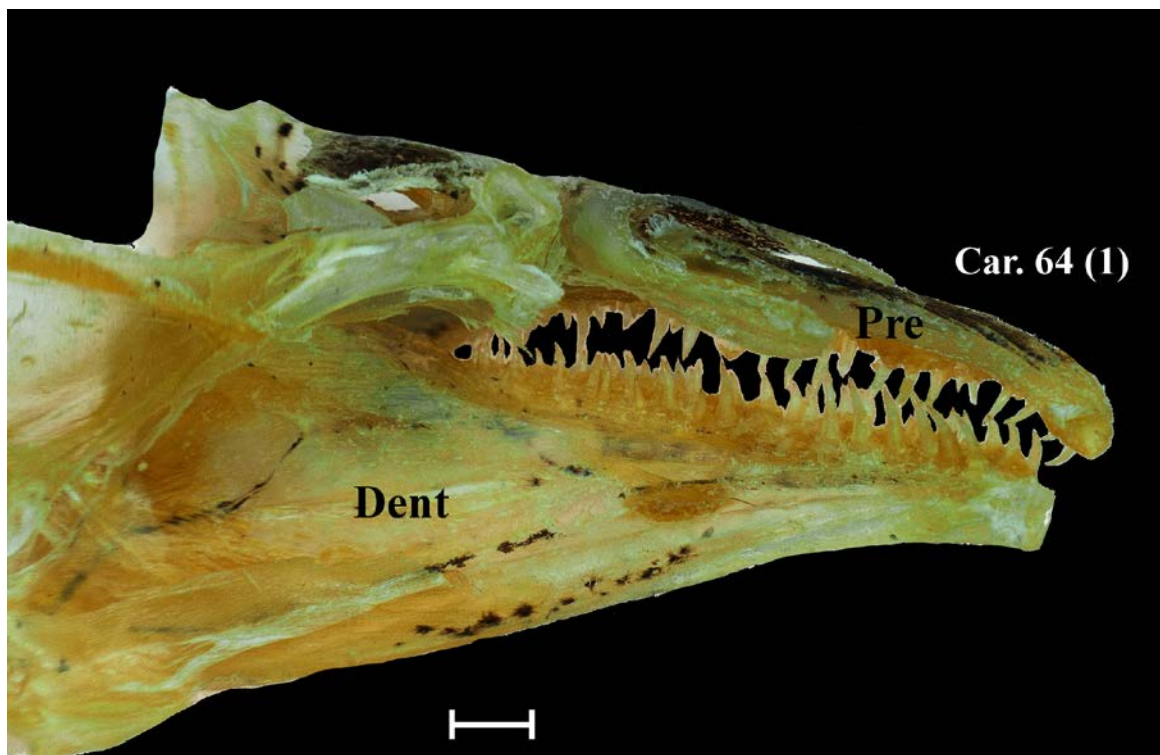
**Figura 27.** Suspensório mandibular de *Odontesthes argentinensis*, UFRGS sem número, em vista lateral. Abreviações: End - endopterygóide; Qua - quadrado; Inf2 - infraorbital 2; Lac - lacrimal; Ret - retroarticular; Den - dentário; Pre - pré-maxilar; Max - maxilar. Escala: 1 mm.



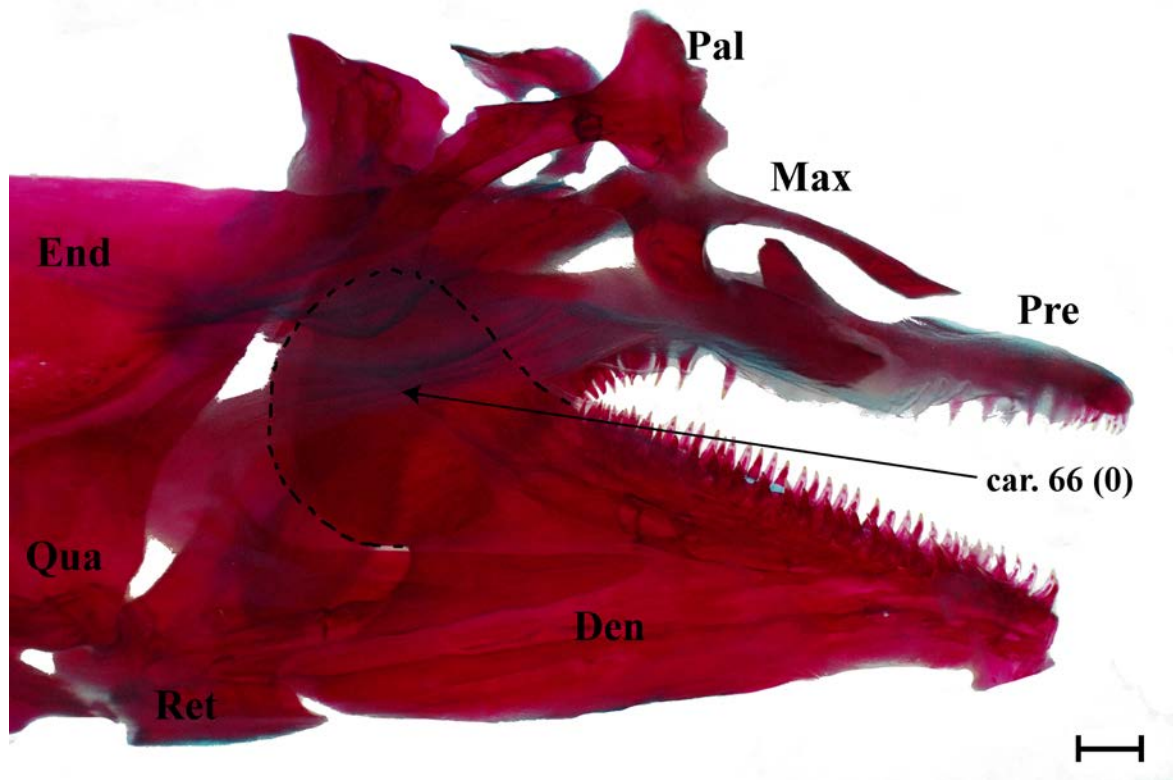
**Figura 28.** Diagrama dos ligamentos do maxilar, *Odontesthes retropinnis*, UMMZ 231950, vista lateral. Imagem editada a partir de Dyer, 1997, figura 22.



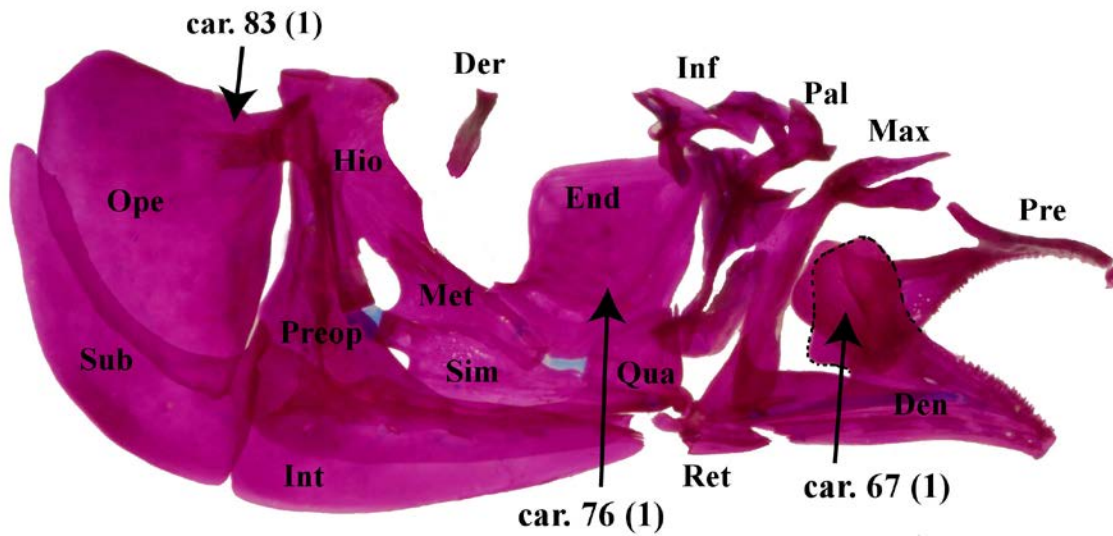
**Figura 29.** Suspensório de *Atherinops affinis*, UMMZ 72212, em vista lateral. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Hio - hiomandíbula; Sim - simplético; Met - metapterigóide; End - endoptergóide; Qua - quadrado; Inf - infraorbitais; Ret - retroarticular; Den - dentário; Pre - pré-maxilar; Max - maxilar.



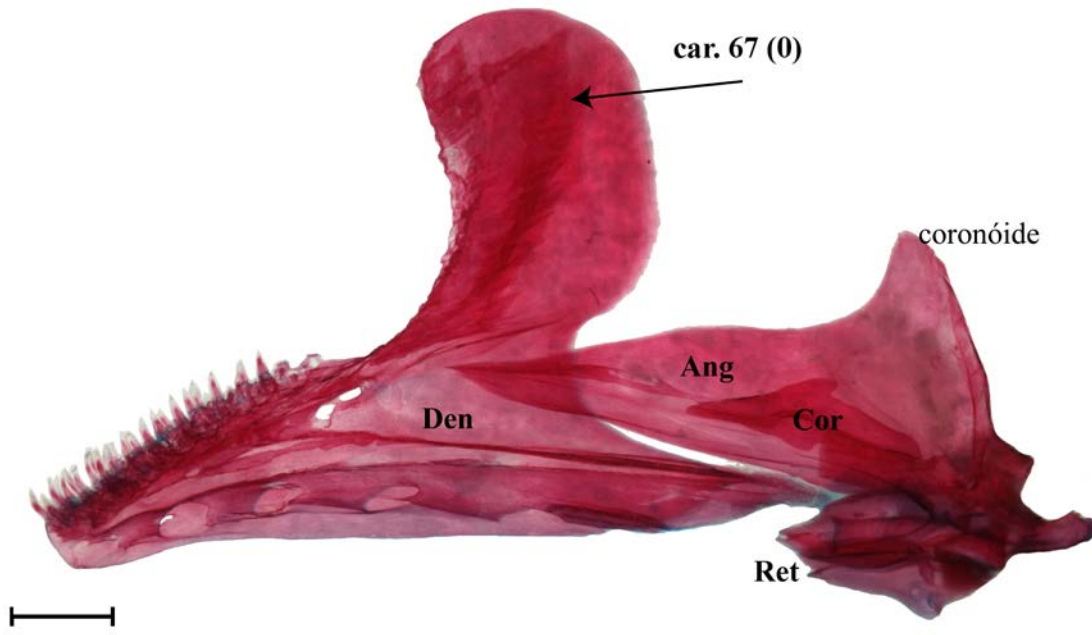
**Figura 30.** Detalhe do maxilar de *Odontesthes* sp. N, UFRGS 17840, vista medial. Abreviações: Pre - pré-maxilar; Dent - dentário. Escala: 1 mm.



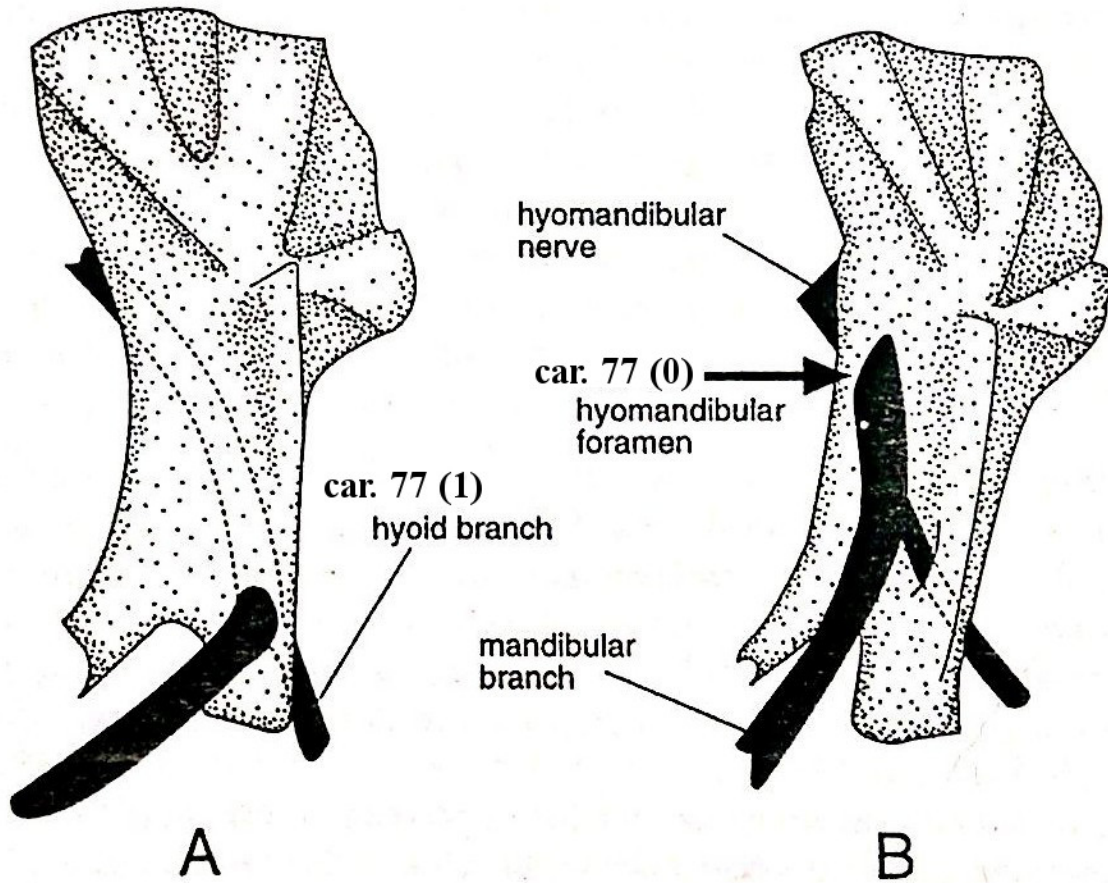
**Figura 31.** Detalhe do maxilar de *Odontesthes bicudo*, UFRGS 5029, vista medial. Abreviações: End - endopterygóide; Pal - palatino; Qua - quadrado; Ret - retroarticular; Dent - dentário; Pre - pré-maxilar; Max - maxilar. Escala: 1 mm.



**Figura 32.** Suspensório de *Odontesthes retropinnis*, UMMZ 218796, em vista medial. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Preop - pré-opérculo; Hio - hiomandíbula; Sim - simplético; Met - metapterigóide; Der - dermoesfenótico; End - endopterigóide; Qua - quadrado; Inf - infraorbitais; Pal - palatino; Ret - retroarticular; Den - dentário; Pre - pré-maxilar; Max - maxilar.

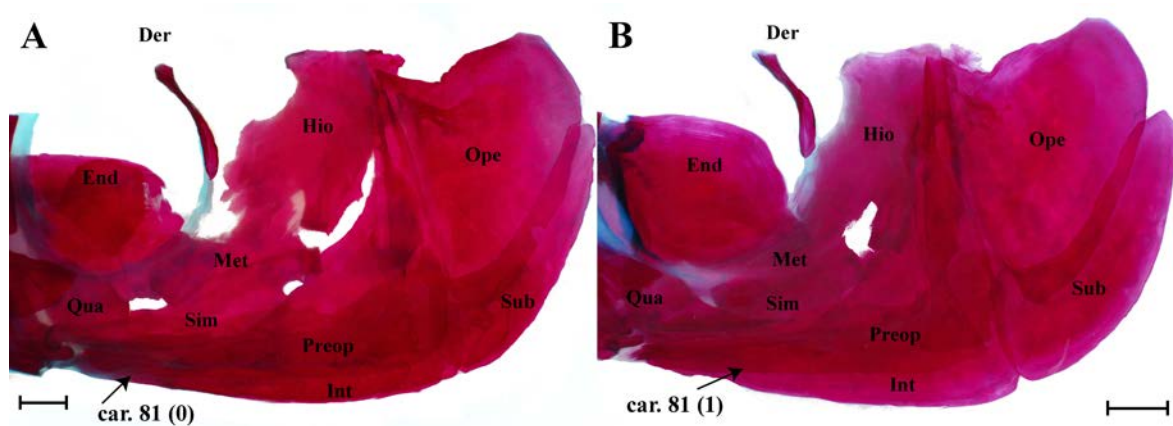


**Figura 33.** Detalhe do dentário, *Odontesthes humensis*, UFRGS 4130, em vista medial. Abreviações: Den - dentário; Ang - anguloarticular; Ret - retroarticular; Cor - coronomeckeliano. Escala: 1 mm.

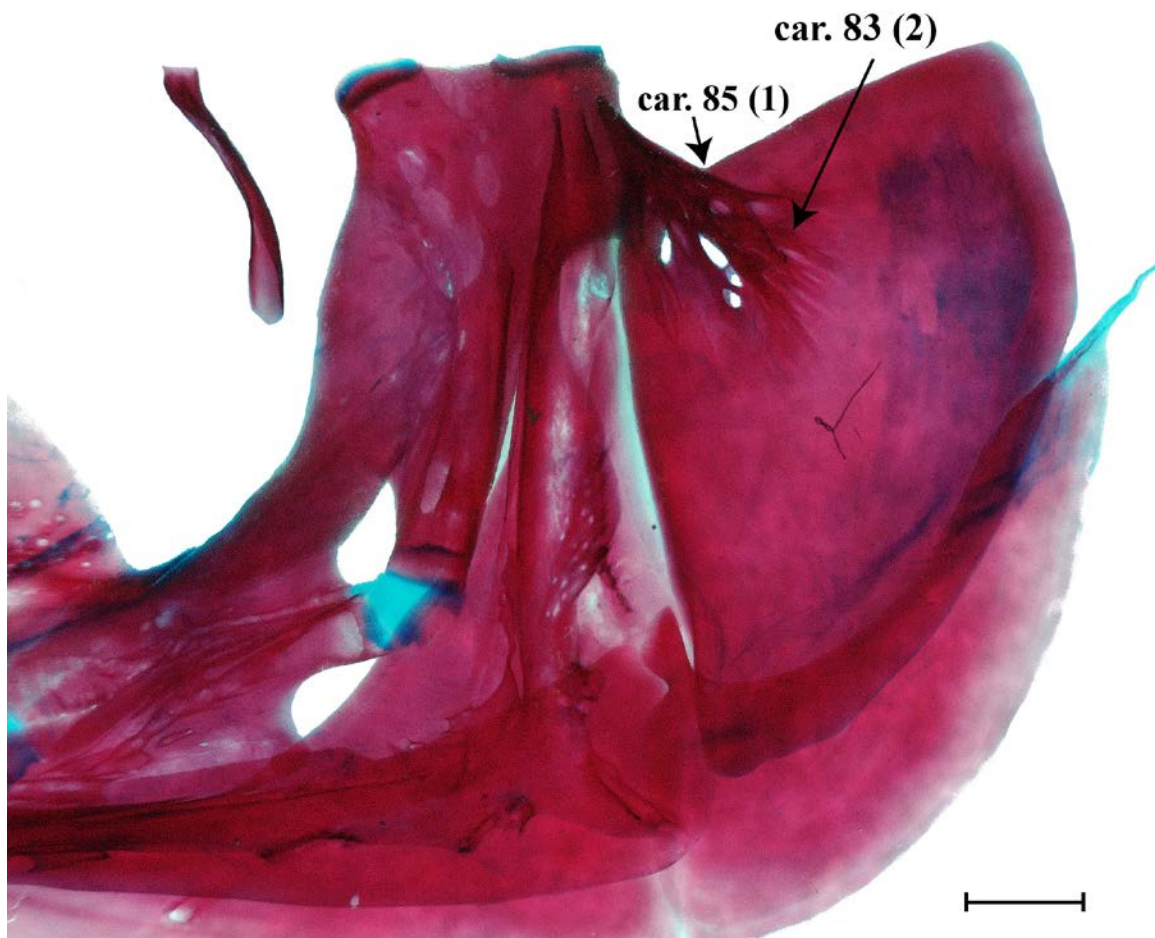


**Figura 34.** Hiomandibular de: A - *Leptatherina presbyteroides*; B - *Atherinomorus ogilbyi*, vista lateral. Figura editada de Dyer & Chernoff, 1996, figura 17.

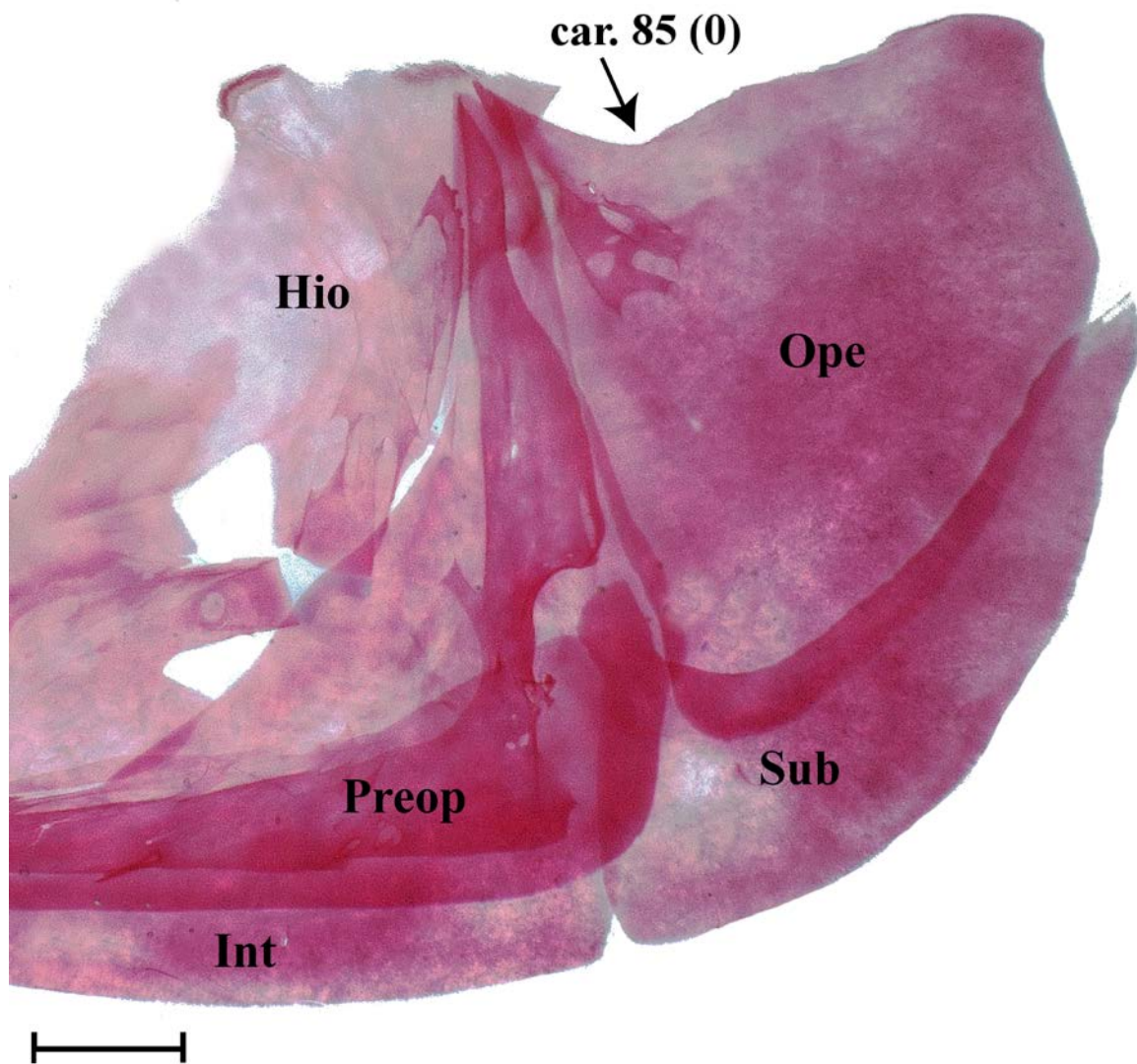




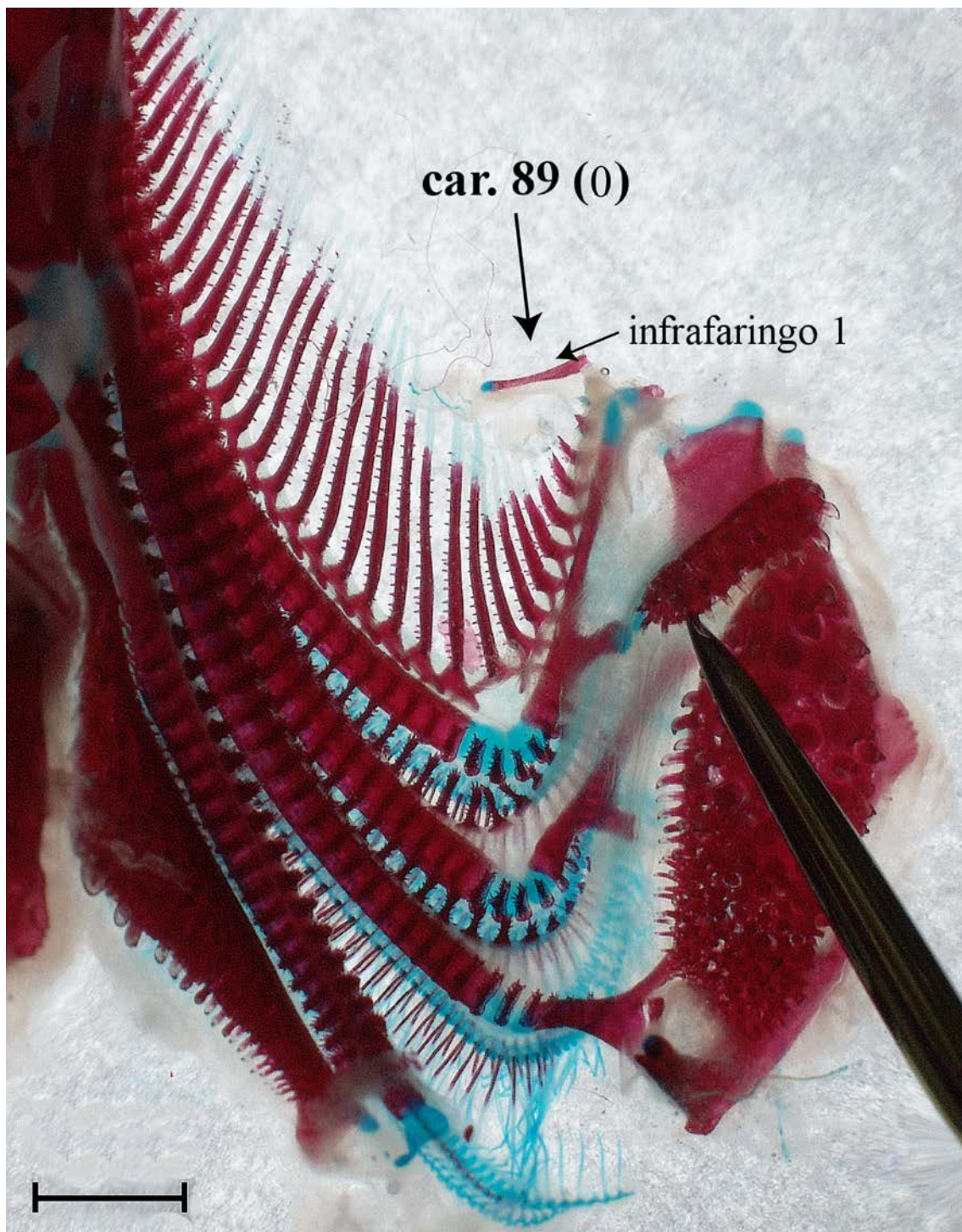
**Figura 35.** Detalhe do infraorbital de: A - *Odontesthes bicudo*, UFRGS 5029; B - *Odontesthes ledae*, UFRGS 5038, ambos em vista lateral. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Preop - pré-opérculo; Hio - hiomandíbula; Sim - simplético; Met - metapterigóide; Der - dermoesfenótico; End - endopterigóide; Qua - quadrado.



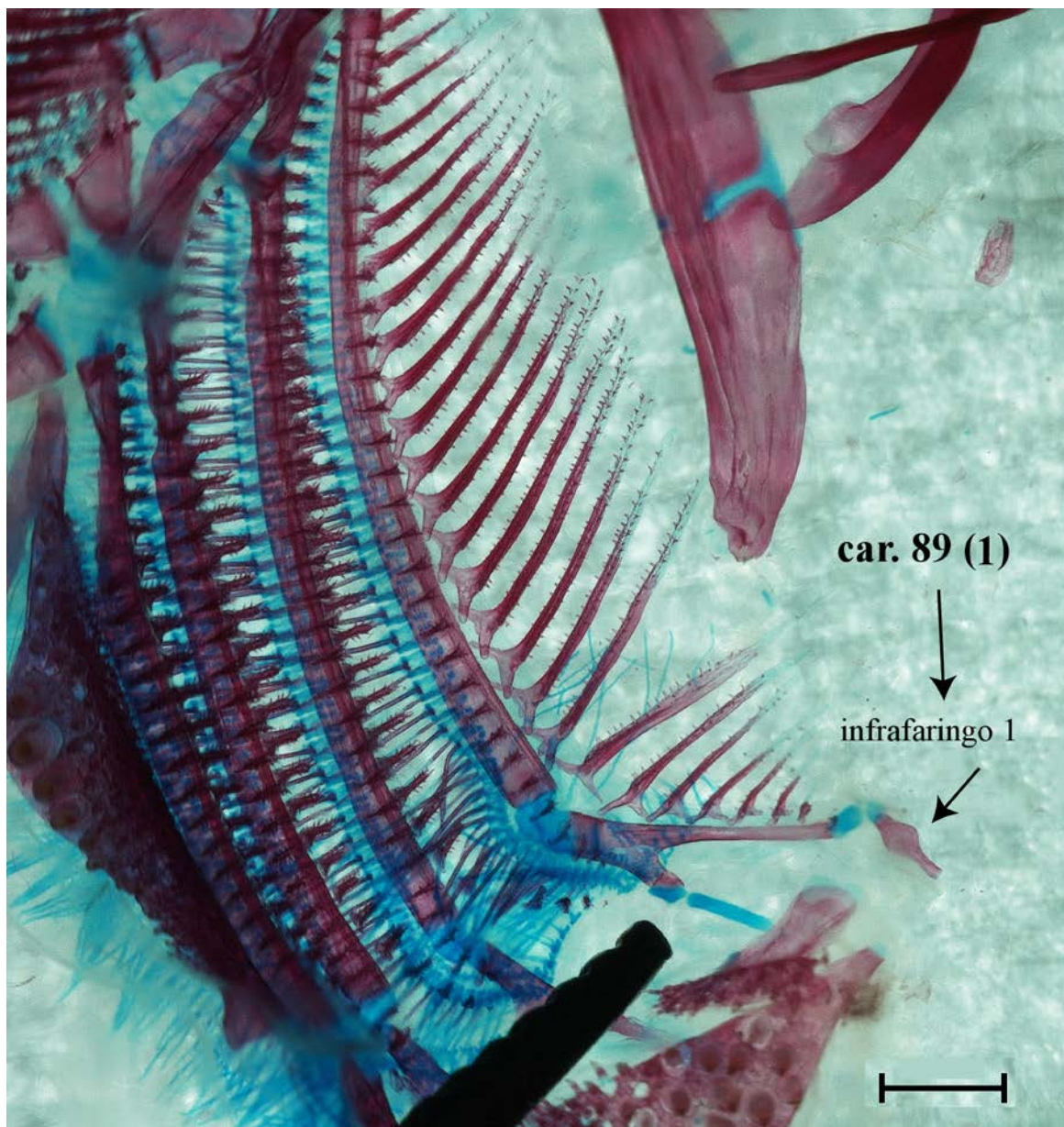
**Figura 36.** Detalhe do infraorbital de *Odontesthes argentinensis*, UFRGS sem número, em vista lateral. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Preop - pré-opérculo; Hio - hiomandíbula; Sim - simplético; Met - metapterigóide; Der - dermoesfenótico.



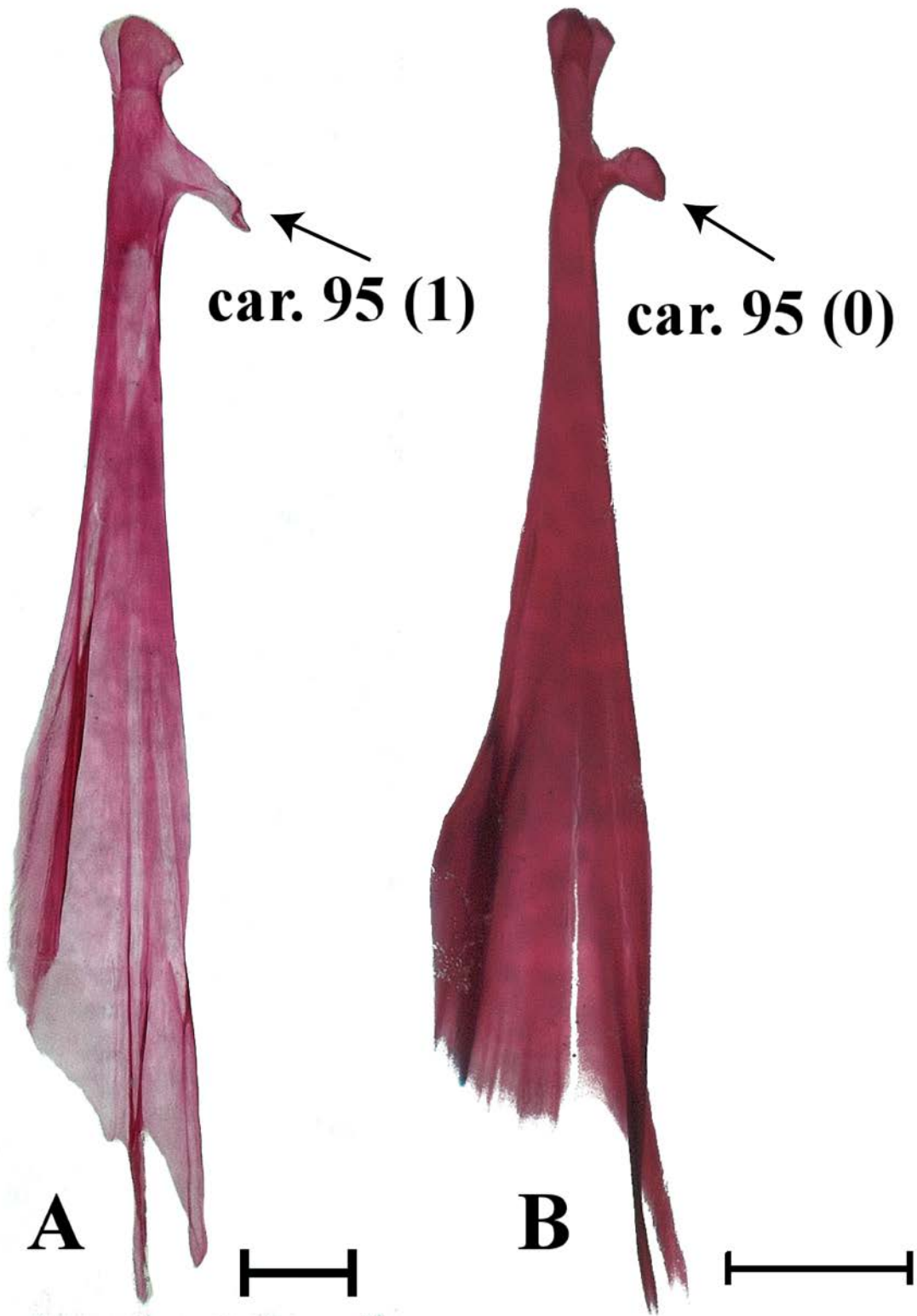
**Figura 37.** Detalhe do infraorbital de *Odontesthes orientalis*, ZVC-P 12187, em vista lateral. Abreviações: Ope - opérculo; Sub - subopérculo; Int - interopérculo; Preop - pré-opérculo; Hio - hiomandíbula. Escala: 2mm.



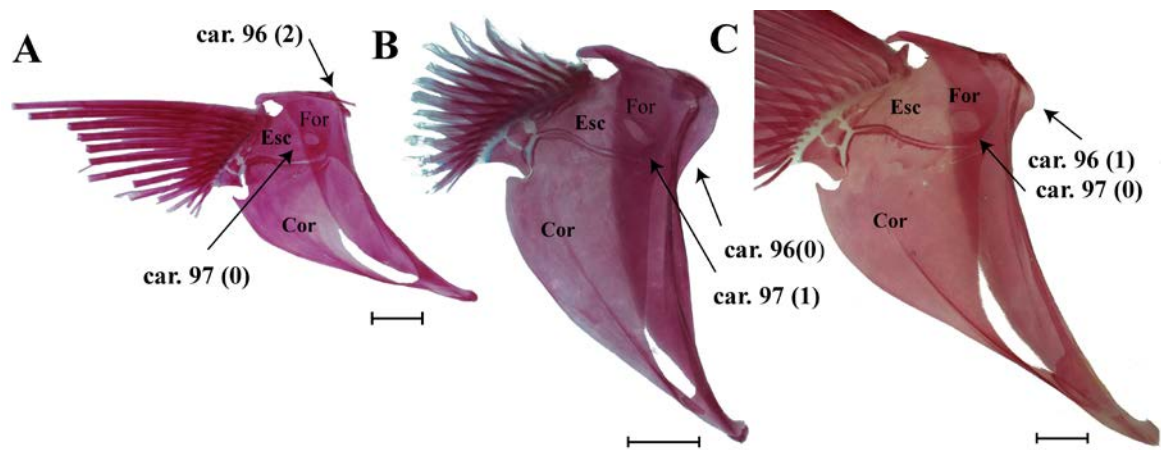
**Figura 38.** Detalhe do arco branquial de *Odontesthes bonariensis*, UFRGS sem número, em vista medial. Abreviação: infrafaringo 1 - faringobranquial 1. Escala: 1mm.



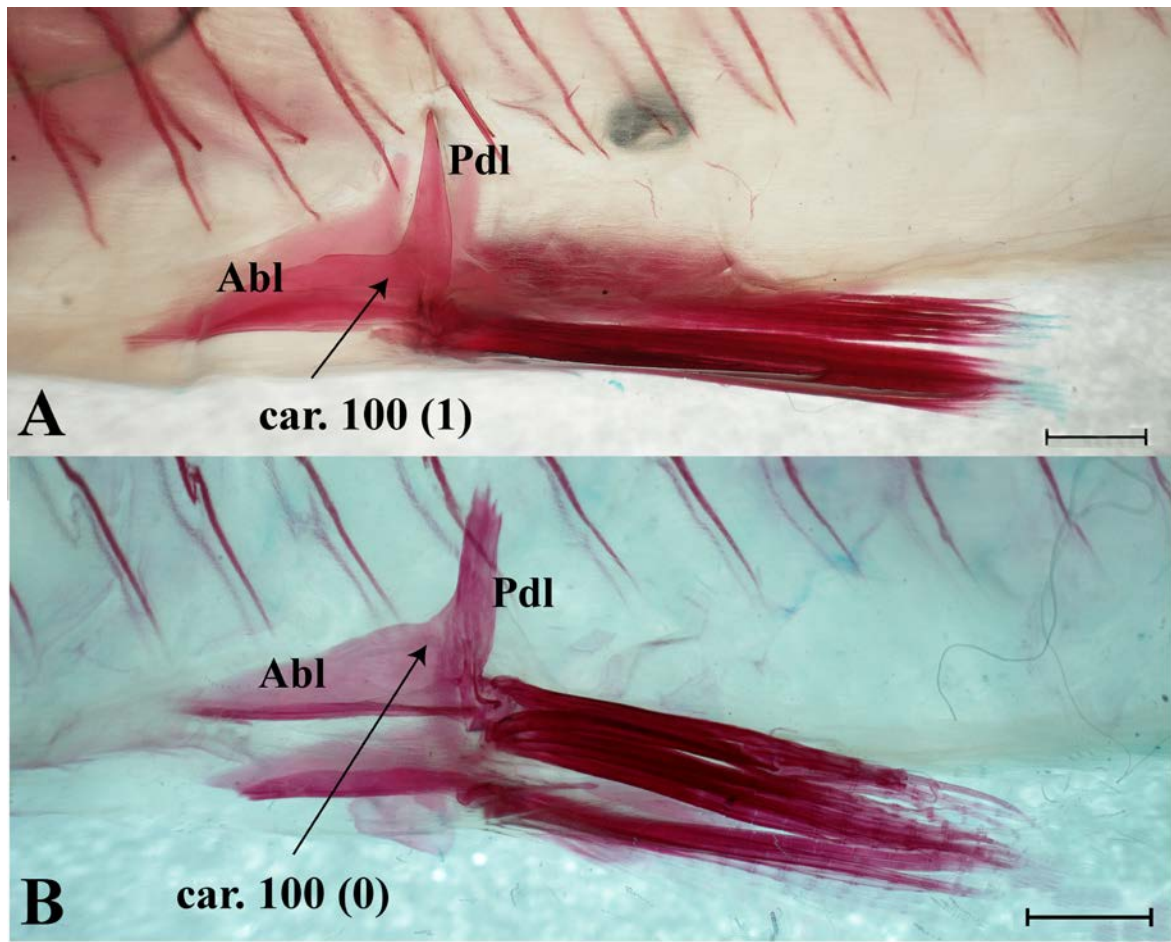
**Figura 39.** Detalhe do arco branquial de *Odontesthes mirinensis*, UFRGS 6328, em vista medial. Abreviação: infracarino 1 - faringobranquial 1. Escala: 1mm.



**Figura 40.** Urohial de: A - *Odontesthes ledae*, UFRGS 5038; B - *Odontesthes argentinensis*, UFRGS sem número; ambos em vista lateral. Detalhe do processo dorsal. Escala: 1 mm.

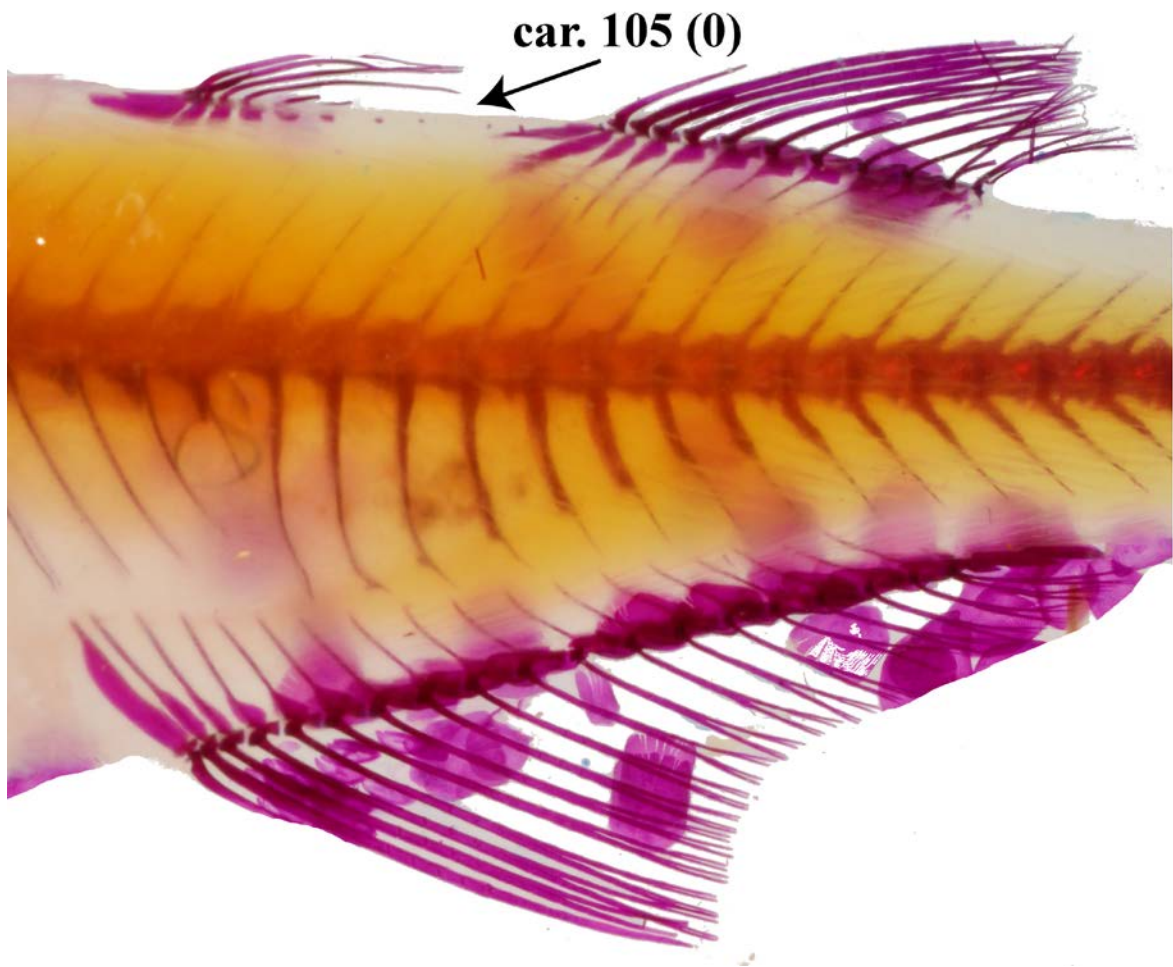


**Figura 41.** Peitoral de : A - *Odontesthes* sp. N, UFRGS 10304; B - *Odontesthes perugiae*, MCP 43030; C - *Odontesthes orientalis*, ZVC-P 12187; todos em vista medial. Abreviações: Esc - escapular; Cor - coracóide; For - forame escapular. Escala: 2 mm.

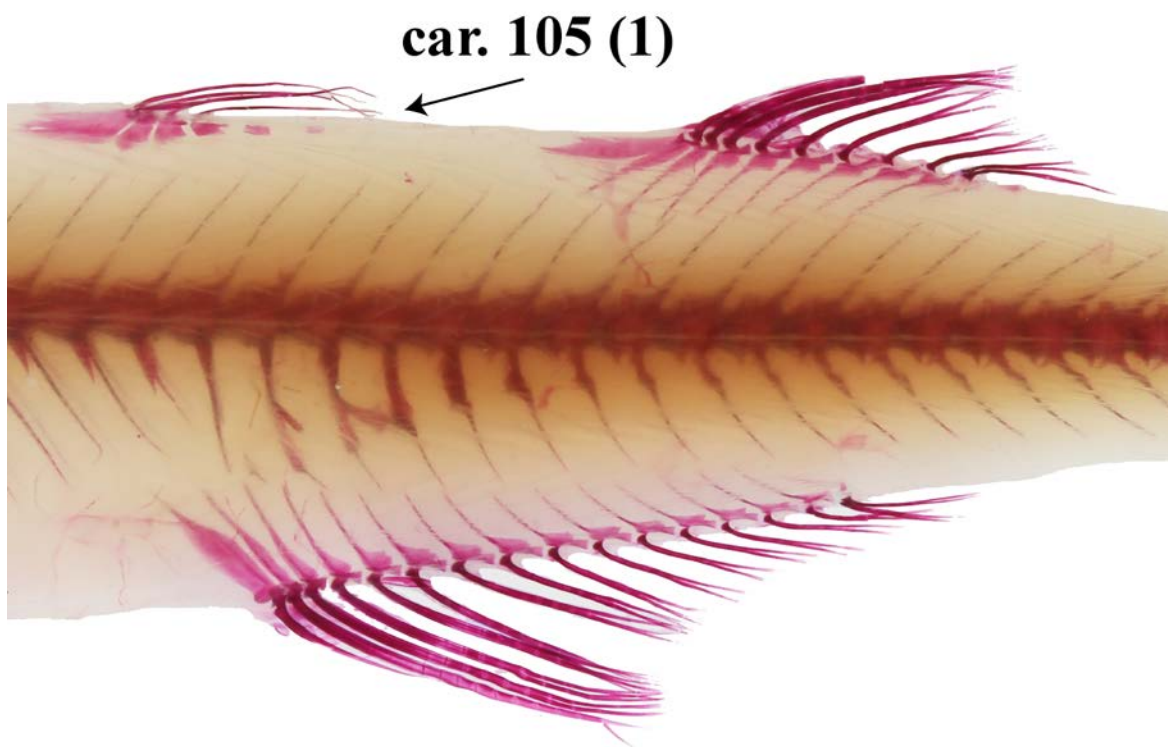


**Figura 42.** Cintura pélvica de: A - *Odontesthes* sp. B, UFRGS sem número; B - *Odontesthes perugiae*, MCP 43030; ambos em vista lateral. Abreviações: Pdl - processo dorsolateral; Abl - aba lateral. Escala 2mm.

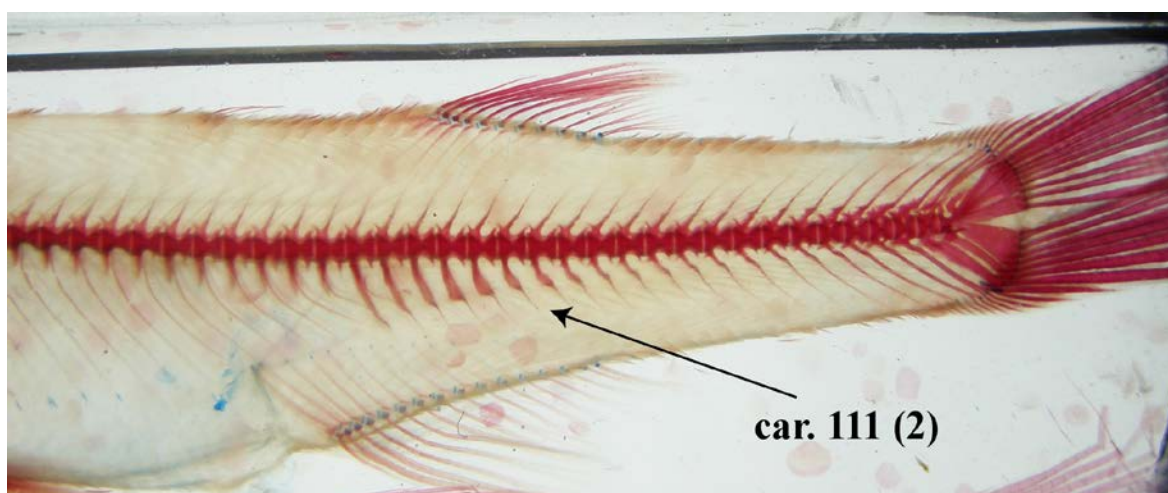




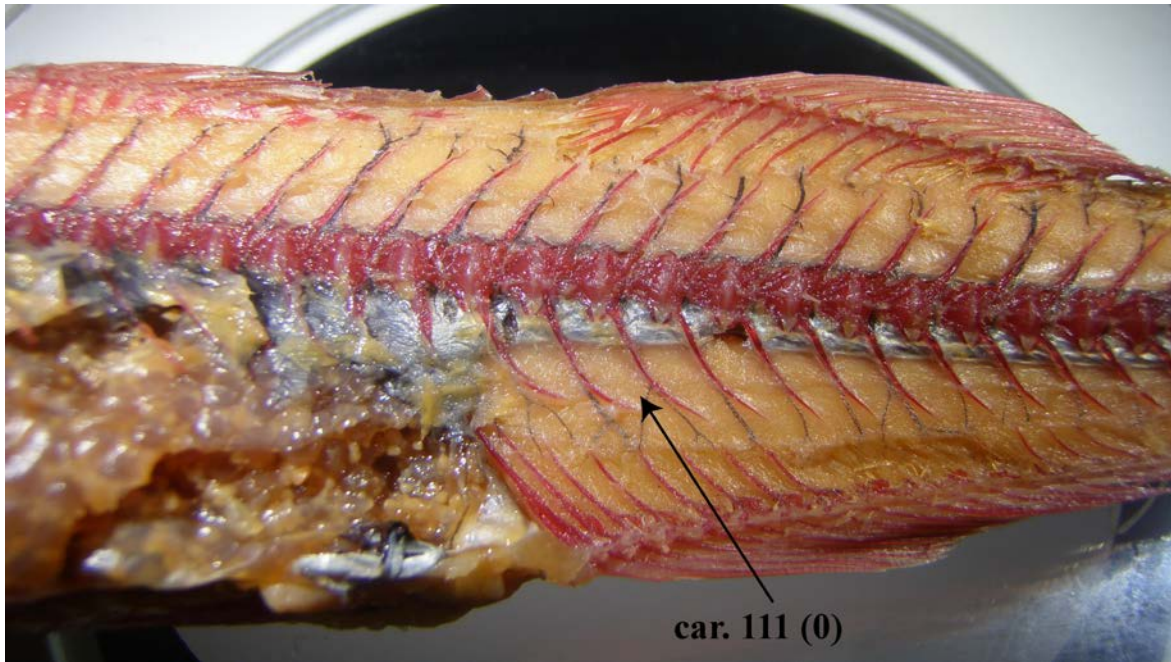
**Figura 43.** Cintura axial de *Odontesthes retropinnis*, UMMZ 218796, em vista lateral. Detalhe mostra pterigióforos interdorsais.



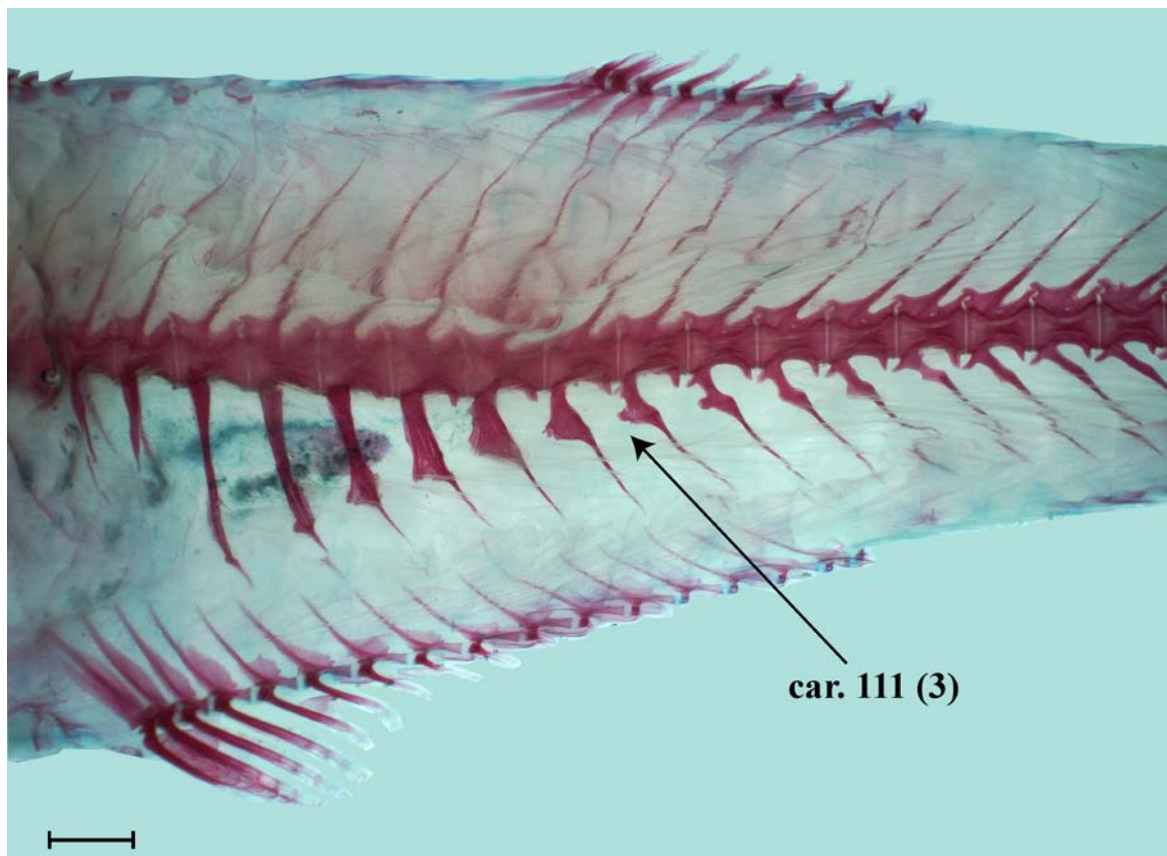
**Figura 44.** Cintura axial de *Odontesthes* sp. N, UFRGS 10304, em vista lateral. Detalhe mostra pterigióforos interdorsais.



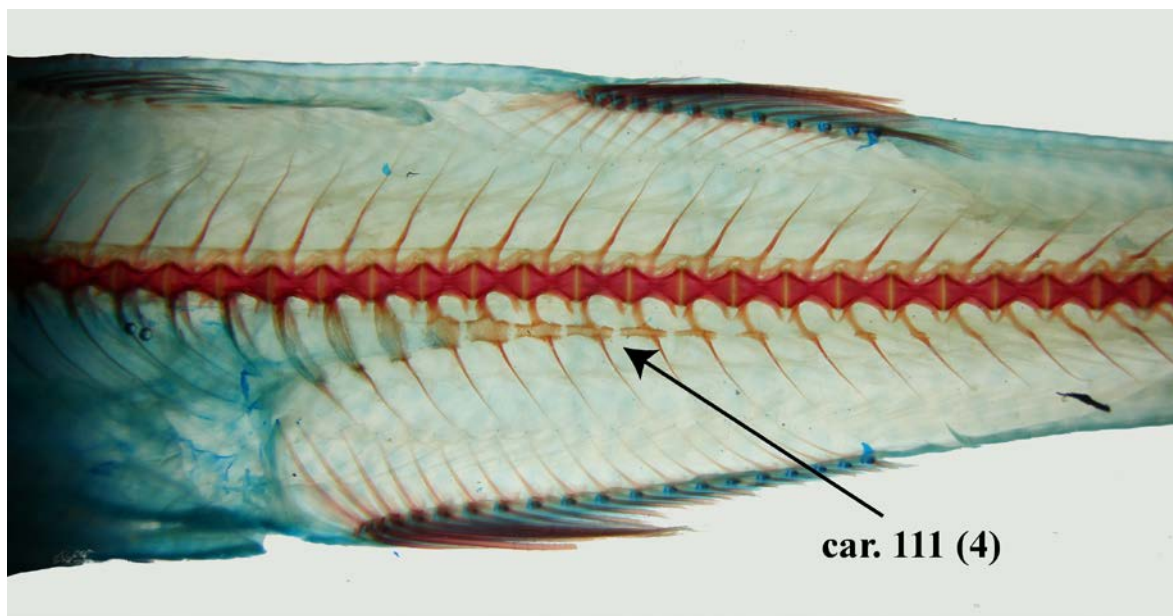
**Figura 45.** Cintura axial de *Basilichthys semotilus*, UMMZ 216074, em vista lateral. Detalhe mostra arcos hemais modificados.



**Figura 46.** Cintura axial de *Odontesthes nigricans*, UMMZ 218798, em vista lateral. Detalhe mostra primeiras vértebras caudais sem arcos hemais.



**Figura 47.** Cintura axial de *Odontesthes perugiae*, MCP 43030, em vista lateral. Detalhe mostra arcos hemais modificados.



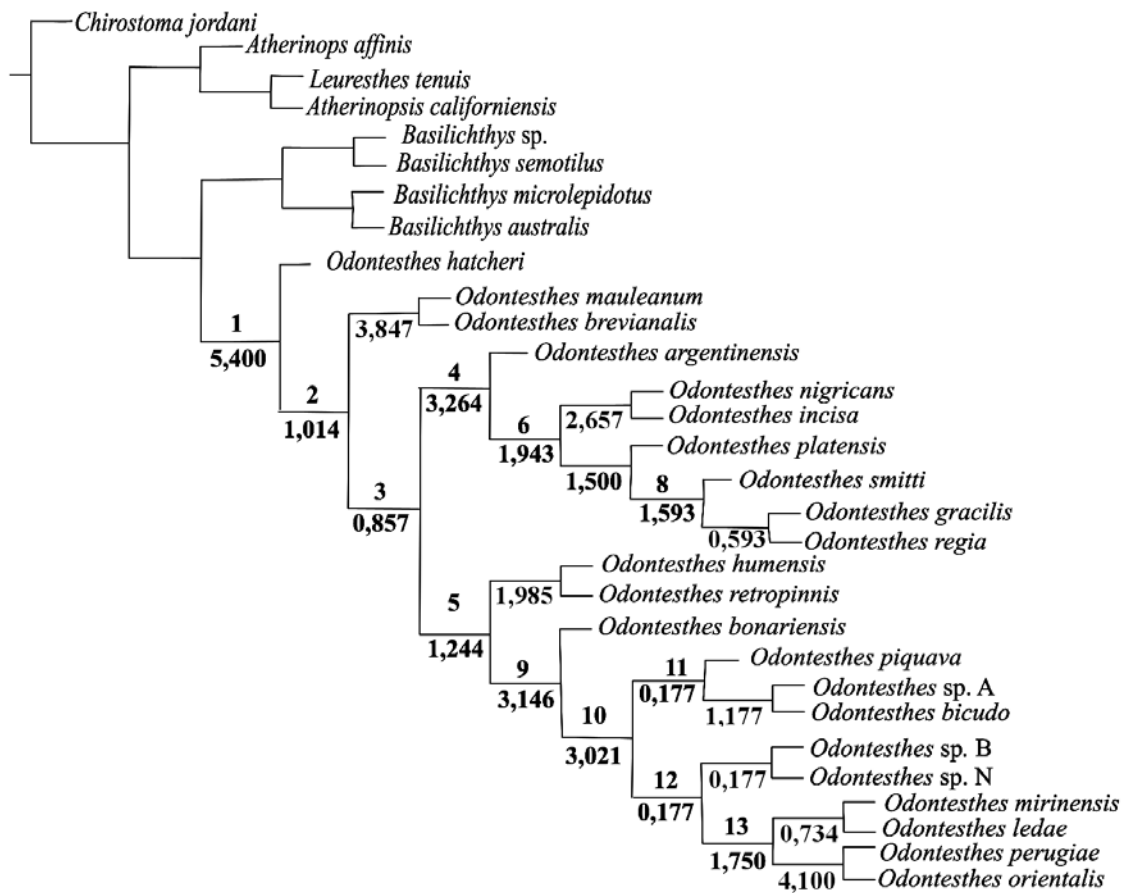
**Figura 48.** Cintura axial de *Odontesthes regia*, UMMZ 215521, em vista lateral. Detalhe mostra arcos hemais modificados.



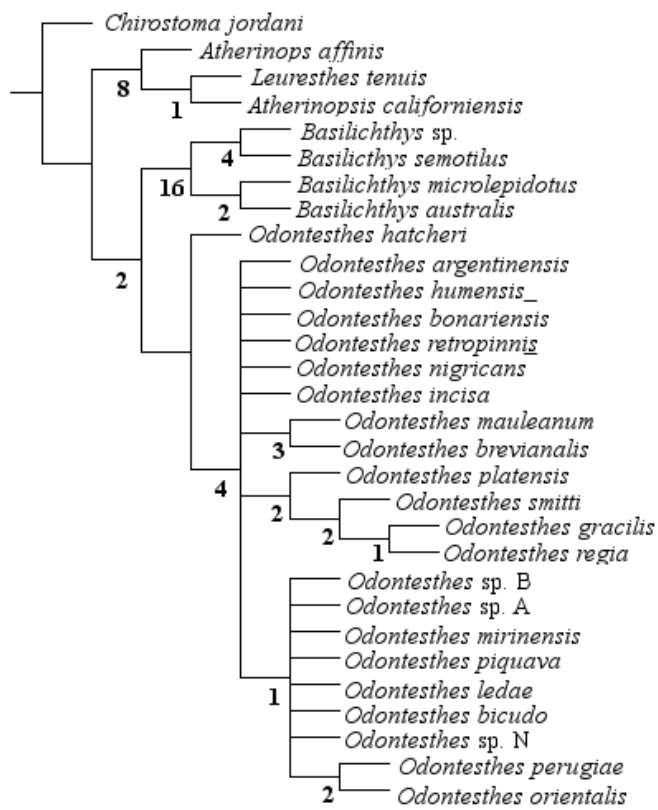
**Figura 49.** Cintura axial de *Odontesthes hatcheri*, USNM 339161, em vista lateral. Detalhe mostra arcos hemais modificados sem expansão lateral.



**Figura 50.** Cintura axial de *Atherinops affinis*, UMMZ 72212, em vista lateral. Detalhe mostra arcos hemais modificados em hipófises.

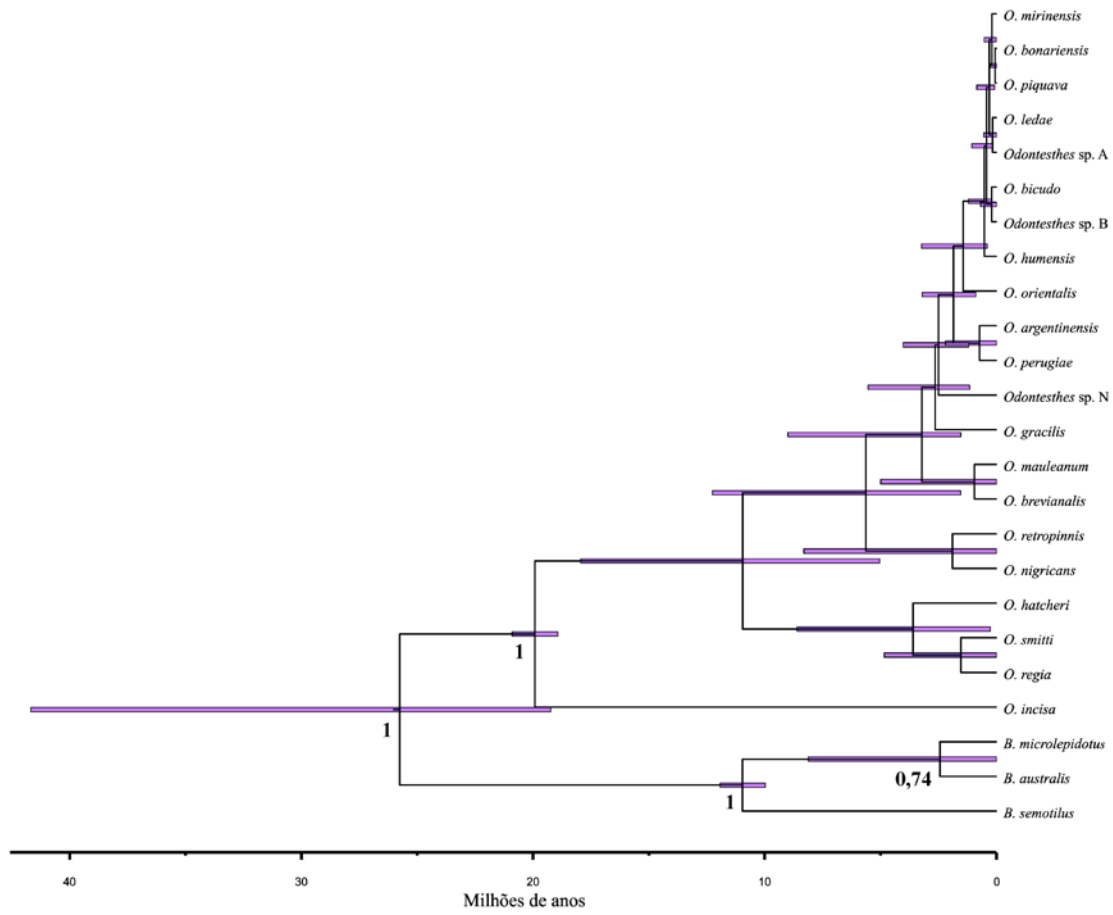


**Figura 51.** Árvore mais parcimoniosa obtida através de 110 caracteres discretos e 13 caracteres contínuos (349,861 passos; CI=0,42; CR=0,65). Números abaixo dos nodos representam o suporte de Bremer.

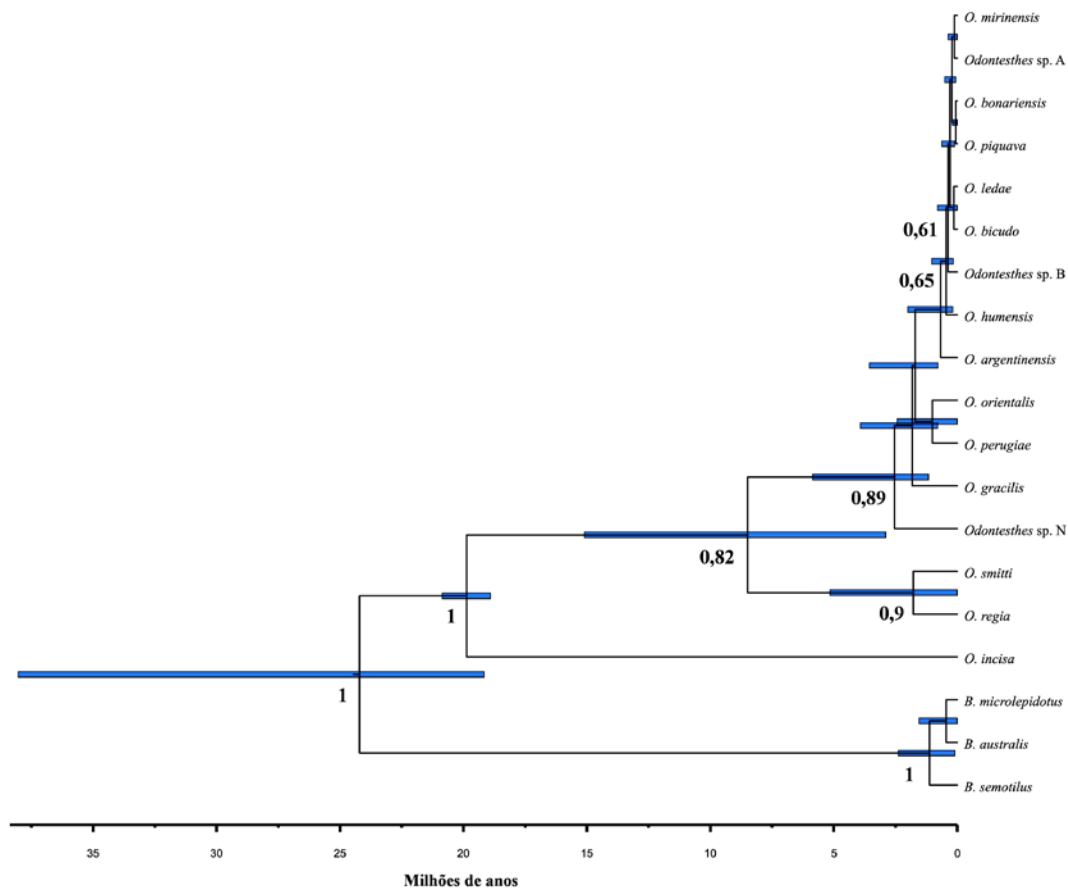


**Figura 52.** Árvore de consenso obtida através de 16 árvores igualmente parcimoniosas e 110 caracteres discretos (326 passos; CI=0,42; CR=0,66). Números abaixo dos nodos representam o suporte de Bremer.





**Figura 53.** Árvore de espécies calibrada com espécies representantes do fóssil (Campanella *et al.*, 2015) e todos os representantes do gênero *Odontesthes*. Número abaixo dos clados representam probabilidade posterior superior a 0,5 as barras roxas representam barras de erro através da estimativa do relógio molecular.



**Figura 54.** Árvore de espécies calibrada com espécies representantes do fóssil (Campanella *et al.*, 2015) e a maior parte do complexo “*grupo perugiae*”. Número abaixo dos clados representam probabilidade posterior superior a 0,5 as barras azuis representam barras de erro através da estimativa do relógio molecular.

## Conclusões Gerais

No presente estudo foi redescrito a espécie tipo do gênero *Odontesthes*, *O. perugiae*, baseado na análise de um grande número de peixes-rei do sul do Brasil, Uruguai e Argentina. Essa redescrição se fez necessária devido a grande miscigenação de peixes-rei no Sul do Brasil, onde as espécies do "grupo *perugiae*" estavam erroneamente sendo identificadas. Através deste trabalho a espécie-tipo agora apresenta sua distribuição bem definida. Vimos que, pela descrição original, não se sabia a sua distribuição bem definida, devido a perda da etiqueta no lote, onde só se sabia que era proveniente de rios de água doce provavelmente na Argentina.

Através de uma extensa revisão dos espécimes em Museus e coletas no Sul do Brasil, foi descoberta uma nova espécie, endêmica da bacia do rio Uruguai, no qual foi descrita juntamente com a redescrição da espécie tipo. Foi feito uma detalhada descrição da morfologia externa e osteológica comparando *O. perugiae* com a nova espécie proposta.

A análise filogenética do gênero *Odontesthes* feita nesse trabalho, baseada em dados morfológicos e moleculares com enfoque nas espécies do "grupo *perugiae*" foi corroborada a hipótese filogenética de acordo com trabalhos anteriores (White, 1985; Dyer & Chernoff, 1996, Dyer, 2006; Campanella *et al.*, 2015). Ambas as análises recuperaram as monofilia de *Odontesthes*, mesmo apresentando topologias distintas entre seus táxons.

Concluo neste trabalho que, mesmo apresentando a monofilia do gênero, a análise molecular apresentada aqui usando poucos marcadores genéticos, e em outros trabalhos recentes no qual foi usado mais marcadores, demonstrou uma pobre resolução em escala monofilética, e por esse motivo, um estudo utilizando marcadores de "next generation" vem sendo desenvolvido, principalmente, para melhor elucidar as relações filogenéticas entre as espécies do "grupo *perugiae*".