



MANUELA DOPAZO DE VASCONCELLOS LEÃO

**Canais e poros do sistema laterossensorial cefálico em Callichthyidae  
(Ostariophysi: Siluriformes: Loricarioidea): anatomia comparada, sinonímia e  
implicações filogenéticas**

Belém,  
2018

MANUELA DOPAZO DE VASCONCELLOS LEÃO

**Canais e poros do sistema laterossensorial cefálico em Callichthyidae (Ostariophysi: Siluriformes: Loricarioidea): anatomia comparada, sinonímia e implicações filogenéticas**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, do convênio da Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito parcial para a obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Área de concentração: Evolução

Linha de Pesquisa: Sistemática e Taxonomia

**Orientador: Dr. Wolmar Benjamin Wosiacki**

Belém,

2018

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com  
ISBD Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará  
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a)  
autor(a)**

---

L433c

Leão, Manuela Dopazo de Vasconcellos.

Canais e poros do sistema laterossensorial cefálico em Callichthyidae (Ostariophysi: Siluriformes: Loricarioidea): anatomia comparada, sinonímia e implicações filogenéticas /  
Manuela Dopazo de Vasconcellos Leão. — 2018.

91 f. : il. color.

Orientador(a): Prof. Dr. Wolmar Benjamin Wosiacki

Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Instituto de Ciências  
Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém, 2018.

1. Bagres. 2. Homologia. 3. Linha lateral. I. Título.

CDD 576.8

---

FOLHA DE APROVAÇÃO

MANUELA DOPAZO DE VASCONCELLOS LEÃO

**Canais e poros do sistema laterossensorial cefálico em Callichthyidae  
(Ostariophysi: Siluriformes: Loricarioidea): anatomia comparada, sinonímia e  
implicações filogenéticas**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, do convênio da Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Zoologia, sendo a COMISSÃO JULGADORA composta pelos seguintes membros:

Prof. Dr. WOLMAR BENJAMIN WOSIACKI  
Museu Paraense Emílio Goeldi (Presidente)

Prof. Dr. GUILHERME MOREIRA DUTRA  
Museu Paraense Emílio Goeldi

Prof. Dr. LEANDRO MELO DE SOUSA  
Universidade Federal do Pará

Prof. Dr. MARCELO RIBEIRO DE BRITTO  
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. PEDRO LUIZ VIEIRA DEL PELOSO  
Universidade Federal do Pará

Prof. Dr. ROBERTO ESSER DOS REIS  
Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

Aprovada em: 28 de Fevereiro de 2018.

Local de defesa: Sala 10- anexa ao auditório Paulo Cavalcante- Museu Paraense Emílio Goeldi.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu orientador, Wolmar Wosiacki, pela oportunidade, confiança, experiências e disponibilidade durante todos estes quase sete anos, desde o início da graduação.

Aos meus colegas de laboratório pelo convívio, ensinamentos, trocas de conhecimentos e discussões sobre os mais variados temas: Acacio Nogueira, Alberto Akama, Alberto Bezerra, André Netto-Ferreira, Bruno Prudente, Cintia Oliveira, Daniel Coutinho, Elizabeth Queiroz, Guilherme Dutra, Ithalo Castro, Izaura Magalhães, Lorena Sanches, Marina Mendonça e Miguel Sudário. Todos foram essenciais nestes dois anos. Em especial, agradeço as críticas e sugestões feitas neste trabalho por Alberto Akama, Guilherme Dutra e Marina Mendonça.

Sou grata aos curadores e técnicos das seguintes coleções pelo suporte e receptividade durante a visita e/ou empréstimo de material: Mário de Pinna, Alessio Datovo, Oswaldo Oyakawa e Michel Gianeti (MZUSP); Marcelo Britto, Cristiano Moreira e Paulo Buckup (MNRJ); Carla Pavanelli (NUPELIA); Roberto Reis e Carlos Lucena (MCP).

À minha turma de mestrado por todo o apoio, em especial, a Cristian Hernandez pela ajuda com os scripts do TNT.

Aos pesquisadores do Setor de Herpetologia do MPEG pela ajuda com as análises e programas, João Costa e Marcelo Sturaro.

Aos membros da minha banca de qualificação, André Netto-Ferreira, Guilherme Dutra e Ricardo Guerra Fuentes, pelas contribuições, críticas e sugestões.

Aos ictiólogos que disponibilizaram algum tempo para discussões sobre esta dissertação: Hector Vera-Alcaraz, Luiz Peixoto, Luiz Tencatt e Murilo Pastana.

Durante visita ao MZUSP e ao MNRJ, sou grata ao Luiz Peixoto e Manoela Cardoso (Laboratório de Herpetologia), respectivamente, pelo auxílio com a lupa de automontagem para realização das fotos.

Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia por todo suporte.

Ao Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará, incluindo todos os seus funcionários, pela infraestrutura para o desenvolvimento desta dissertação.

Ao CNPq pela concessão da bolsa.

As amigas de longas datas pela hospedagem no RJ e SP durante visitas as coleções: Gabriela Borges e Bárbara Gadelha. Também agradeço a Gabriela Nardi pela hospedagem e receptividade durante a visita ao NUPELIA, em Maringá.

Aos meus familiares, Hermitas, Betty, Douglas, Mateus, Suzy, Lucia e Malu por todo apoio logístico, financeiro e emocional.

Ao meu companheiro, Herbert, por estar sempre ao meu lado, mesmo nos momentos mais turbulentos. Obrigada por todo amor e paciência durante todo esse período. Também agradeço ao carinho de sempre de Julia, Tadeu, Saulo, Melina, Mariana e Cristian.

Por fim, gostaria de agradecer a todos que ajudaram para realização deste projeto.

## SUMÁRIO

<b>RESUMO</b> .....	8
<b>ABSTRACT</b> .....	9
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	10
Sistema laterossensorial.....	10
Histórico dos estudos do sistema laterossensorial em Siluriformes.....	12
O sistema laterossensorial em Callichthyidae e sua utilização em estudos filogenéticos.....	15
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	18
Coleções e abreviações institucionais.....	18
Seleção do grupo-interno.....	18
Seleção do grupo-externo.....	19
Observações taxonômicas.....	19
Material examinado.....	19
Preparação osteológica e das imagens.....	21
Nomenclatura anatômica.....	21
Matriz morfológica.....	22
Dados moleculares.....	23
Análise filogenética.....	24
Reconstrução dos caracteres.....	24
<b>RESULTADOS</b> .....	25
<b>DISCUSSÃO</b> .....	59
<b>CONCLUSÕES</b> .....	61
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	62
<b>ANEXOS</b> .....	69
Figuras.....	69

Lista de caracteres morfológicos.....	81
Matriz de dados.....	83
Lista das espécies, número de acesso ao <i>Genbank</i> e referências bibliográficas dos dados moleculares.....	89

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Consenso estrito das seis árvores mais parcimoniosas de Callichthyidae baseada em dados morfológicos (tabela 1 e 2) e moleculares (tabela 3). Algarismos situados abaixo dos ramos indicam o índice de Bremer de cada ramo. As espécies de *Corydoras* referentes a cada linhagem proposta por Alexandrou *et al.* (2011) estão evidenciadas em cores como segue: Azul escuro: Linhagem 1; Laranja: Linhagem 4; Lilás: Linhagem 5; Azul claro: Linhagem 6; Rosa: Linhagem 7; Cinza: Linhagem 8; Verde: Linhagem 9..... 69
- Figura 2.** Otimização dos 31 caracteres referentes ao sistema laterossensorial cefálico em Callichthyidae no cladograma gerado a partir da análise combinada de dados morfológicos e moleculares. Números acima dos ramos correspondem aos caracteres no texto e números abaixo correspondem aos respectivos estados; Círculos pretos indicam condições não ambíguas presentes nos nós ou em táxons terminais e círculos brancos indicam reversões..... 70
- Figura 3.** Continuação da Figura 2: Otimização em Corydoradinae. As espécies de *Corydoras* referentes a cada linhagem proposta por Alexandrou *et al.* (2011) estão evidenciadas em cores como segue: Azul escuro: Linhagem 1; Laranja: Linhagem 4; Lilás: Linhagem 5; Azul claro: Linhagem 6; Rosa: Linhagem 7; Cinza: Linhagem 8; Verde: Linhagem 9..... 71
- Figura 4.** Vista dorsal do crânio de *Aspidoras microgalaeus* (UFRJ 4539) indicando canais e poros laterossensoriais e posição do ramo epifisial. s1-s3: poros do nasal..... 72
- Figura 5.** Vista dorsal do crânio de *Corydoras garbei* (MNRJ 28505) indicando canais e poros laterossensoriais e posição do ramo epifisial. s1-s3: poros do nasal..... 72
- Figura 6.** Vista dorsal do crânio de *Lepthoplosternum altamazonicum* (MCP 34559) indicando canais laterossensoriais percorrendo os ossos da cabeça..... 73
- Figura 7.** Vista dorsal do frontal de *Corydoras treitlii* (MPEG 31055) indicando a posição do ramo epifisial..... 73
- Figura 8.** Vista dorsal do nasal de A: *Corydoras maculifer* (MZUSP 89381); B: *Lepthoplosternum altamazonicum* (MCP 34559); C: *Corydoras ephippifer* (MPEG 23946)..... 74
- Figura 9.** Vista lateral esquerda do crânio de *Scleromystax barbatus* (MZUSP 37723) indicando canais e poros laterossensoriais. i3-i6: poros do canal infraorbital..... 74
- Figura 10.** Vista lateral esquerda da série infraorbital de *Corydoras treitlii* (MPEG 31055) indicando canais e poros laterossensoriais. i3-i6: poros do canal infraorbital..... 75

<b>Figura 11.</b> Vista do lateral direita da série infraorbital de <i>Scleromystax prionotos</i> (UFRJ 4430) indicando canais e poros laterossensoriais. i3-i6: poros do canal infraorbital.....	75
<b>Figura 12.</b> Vista lateral esquerda de série infraorbital de <i>Corydoras hastatus</i> (MZUSP 35908) indicando canais e poros laterossensoriais. i3-i5: poros do canal infraorbital.....	76
<b>Figura 13.</b> Vista lateral esquerda de série infraorbital e pterótico composto de <i>Lepthoplosternum pectorale</i> (MZUSP 83608) indicando canais e poros laterossensoriais. i5-i6: poros do canal infraorbital e ramos do pterótico composto.....	76
<b>Figura 14.</b> Vista lateral da série infraorbital em Callichthyinae. A: <i>Callichthys callichthys</i> ; B: <i>Dianema urostriatum</i> ; C: <i>Megalechis thoracata</i> . Imagens modificadas de Reis (1998).....	77
<b>Figura 15.</b> Vista lateral do pterótico composto de <i>Corydoras ephippifer</i> (MPEG 23946) indicando canais e poros laterossensoriais.....	77
<b>Figura 16.</b> Vista lateral do pterótico composto de <i>Lepthoplosternum altamazonicum</i> (MCP 34559) indicando canais e poros laterossensoriais.....	78
<b>Figura 17.</b> Vista lateral do pterótico composto de <i>Hoplosternum littorale</i> (MPEG 23760) indicando canais e poros laterossensoriais.....	78
<b>Figura 18.</b> Vista lateral direita da série opercular de <i>Aspidoras belenos</i> (UFRJ 4419) indicando canais e poros laterossensoriais. PR3-PR5: poros do canal pré-opercular.....	79
<b>Figura 19.</b> Vista lateral esquerda da série opercular de <i>Corydoras garbei</i> (MNRJ 28505) indicando canais e poros laterossensoriais. s3-s5: poros do canal infraorbital; PR3-PR5: poros do canal pré-opercular.....	79
<b>Figura 20.</b> Vista lateral esquerda da série infraorbital e série opercular de <i>Corydoras maculifer</i> (MZUSP 89381) indicando canais e poros laterossensoriais. s3-s6: poros do canal infraorbital; PR3-PR5: poros do canal pré-opercular.....	80

## RESUMO

O sistema de órgãos mecanorreceptores da linha lateral é tipicamente composto por uma série de neuromastos contidos em canais que se conectam via poros e percorrem ossos dérmicos da cabeça. Este sistema é uma modalidade sensorial importante na maioria dos estágios da história de vida dos peixes, pois permite aos organismos detectarem trocas em locais de fluxo de água e campos elétricos fracos. O sistema de canais da linha lateral pode variar significativamente em diferentes espécies de peixes, mesmo em espécies proximamente relacionadas. Tal variabilidade inclui a presença ou ausência de poros e canais, além do número, localização, ramificação e largura dos canais, bem como o número, tamanho e localização dos poros no canal. Callichthyidae é a terceira família mais diversa dentro de Loricarioidea (Siluriformes), alocando 220 espécies válidas, sendo facilmente reconhecidas por possuírem o corpo quase completamente protegido por placas ósseas, basicamente dispostas em duas séries longitudinais. Atualmente, está subdividida em duas subfamílias: Callichthyinae e Corydoradinae e vem sendo utilizados em estudos do sistema da linha lateral desde o século XIX, bem como caracteres referentes a este sistema são utilizados como diagnose entre espécies recentemente descritas. Entretanto, o grupo carece de definições de homologies dos canais e poros do sistema laterossensorial cefálico. O presente trabalho tem como objetivo investigar os caracteres relacionados ao sistema laterossensorial cefálico de Callichthyidae, através da descrição, anatomia comparada entre os táxons e postular acerca da homologia deste sistema, a fim de reconstruir os caracteres dentro do grupo em uma análise de matriz combinada de dados morfológicos e moleculares. Além disto, foi realizada uma revisão e redefinição da nomenclatura anatômica utilizada referente aos canais e poros laterossensoriais na família. Neste estudo, foram avaliados 31 caracteres e quatro sinapomorfias foram propostas para Callichthyidae, bem como outras sinapomorfias foram encontradas para suas respectivas linhagens, evidenciando a importância da investigação de caracteres de complexos morfológicos. O presente estudo mostra também que uma vez combinados com demais conjuntos morfológicos, estes trazem maior consistência e resolução tanto em um contexto filogenético quanto taxonômico.

**Palavras-chave:** Bagres, Homologia, Linha lateral.

## ABSTRACT

The lateral line mechanoreceptor system is typically composed of a series of neuromast contained in canals that are connected via pores and traverse dermal bones of the head. This system is an important sensory modality in most stages of fishes life history because it allows organisms to detect changes in water flow sites and weak electric fields. The lateral line canals system may vary significantly in different species of fishes, even in closely related species. Such variability includes the presence or absence of pores and canals, as well as the number, location, branching and width of the canals, as well as the number, size and location of the pores in the canal. Callichthyidae is the third most diverse family within Loricarioidea (Siluriformes), allocating 220 valid species, being easily recognized for having the body almost completely protected by bony plates, basically arranged in two longitudinal series. It is currently subdivided into two subfamilies: Callichthyinae and Corydoradinae and has been used in studies of the lateral line system since the 19 century, and characters referring to this system are used as a diagnosis among recently described species. However, the group lacks homology assessments of the canals and pores of the cephalic laterosensory system. The aim of the present work is to investigate the characters related to the cephalic laterosensory system of Callichthyidae through describing the comparative anatomy between the taxa and postulate about the homology of this system in order to reconstruct the characters within the group in a combined matrix analysis of morphological and molecular data. In addition, a review and redefinition of the anatomical nomenclature used for laterosensory canals and pores in the family was performed. In this study, 31 characters were validated and 4 synapomorphies were found for Callichthyidae, as well their respective lineages, evidencing the importance of investigation of characters of morphological complex not traditionally used. The present study also shows that once combined with other morphological data, they reflect greater consistency and resolution in both a phylogenetical and taxonomical context.

**Keywords:** Catfishes, Homology, Lateral line.

## INTRODUÇÃO

### Sistema laterossensorial

O sistema de órgãos sensoriais, presente em todos os vertebrados, é composto pelo sistema da linha lateral e o ouvido interno. Em peixes, o sistema da linha lateral é uma modalidade sensorial importante na maioria dos estágios da sua história de vida (Denison, 1966; Song *et al.*, 1995; Northcutt, 2003). Este sistema apresenta-se dividido em complexos eletrosensoriais e mecanosensoriais, os quais permitem os organismos detectarem trocas de fluxo de água e campos elétricos fracos (Modrell *et al.*, 2011). O sistema é composto por três classes de células receptoras inervadas por fibras nervosas aferentes e eferentes da linha lateral, projetadas do Sistema Nervoso Central (SNC). Estas células são subdividas quanto aos seus receptores: mecanorreceptores ciliados e eletrorreceptores presentes em todos os Teleostei, e as vesículas de Savi restritas aos Elasmobranchii (Coombs *et al.*, 1988; Bleckmann & Zelick, 2009).

A unidade básica dos mecanorreceptores do sistema da linha lateral são os neuromastos (= *sense organs*). Cada neuromasto é composto por uma faixa central alongada com células ciliares sensitivas cercadas por uma zona periférica de células do manto. Estas células são estimuladas por uma baixa frequência de movimento da água no sentido paralelo ao alinhamento dos receptores (Coombs *et al.*, 1988; Northcutt, 2000). Os neuromastos podem apresentar distribuição linear ou desordenada ao longo da cabeça e corpo, podendo estar dispostos superficialmente na pele, em ranhuras epidérmicas ou em canais, onde se comunicam com o meio externo através de poros. Os neuromastos de canais estão localizados em uma constricção local do canal ossificado em um eixo longo de neuromastos paralelo ao eixo do canal, onde são inervados em canais tubulares. A diferença básica entre os neuromastos superficiais (= *pit organs*) e os de canais consiste no tamanho, número de células, mielinização e inervação. Assim, os neuromastos superficiais são geralmente menores, possuem menor número de células capilares e de suporte, apresentam mielinização nos neurônios aferentes e possivelmente inervação aferente ausente (Coombs *et al.*, 1988; Webb, 1989; Arratia & Huaquín, 1995).

Os neuromastos de canais variam fenotipicamente em peixes ósseos e são encontradas três variações nas estruturas destes canais: canais estreitos, canais reduzidos e canais largos. Canais estreitos podem ser ainda subdivididos dentro da sua morfogênese em canais simples, ramificados e com túbulos alargados, onde esta variação é correlacionada com várias especializações estruturais. Canais estreitos com túbulos alargados, encontrados em uma grande variedade de táxons de Teleostei, são geralmente cobertos por um tecido conjuntivo elástico, reforçado por tecido ósseo na área de cada neuromasto e podem estar relacionados à detecção de presas, fornecendo um

importante contexto na compreensão da evolução funcional dos canais da linha lateral (Coombs *et al.*, 1988; Bird & Webb, 2014).

Poros são geralmente encontrados nas pontas dos ramos terminais dos canais. Assim, um túbulo primário que se ramifica em vários túbulos secundários e terciários pode levar a várias aberturas nas extremidades dos túbulos terciários. Segundo Allis (1889), poros primários ou tubos são formados a partir da fusão de dois *half-pores*, ou seja, a partir de duas aberturas de neuromastos de canal, diferentemente do poro propriamente dito na qual é definido como a abertura definitiva na ponta de cada canal.

Em peixes teleósteos, o sistema da linha lateral inclui o sistema laterossensorial cefálico e a linha lateral do corpo. O sistema laterossensorial cefálico é composto do canal supraorbital, contido no túbulo nasal e no osso frontal; o canal infraorbital, encontrado dentro da série de ossos infraorbitais (incluindo o lacrimal); o canal pré-opercular, encontrado no pré-opérculo e em parte do opérculo móvel; o canal mandibular percorrendo a maxila inferior, dentário e anguloarticular e os canais ótico e pós-ótico contido nos ossos pterótico, extraescapular, temporal e supracleito (Bird & Webb, 2014).

Acerca do desenvolvimento e a formação dos canais sensoriais da linha lateral da cabeça em peixes, Lekander (1949) detalhou este processo utilizando o Cyprinidae *Leuciscus rutilus* (= *Rutilus rutilus* (Linnaeus 1758)) como base. O autor concluiu que a formação dos primeiros componentes da linha lateral cefálica se inicia logo após as primeiras 100 horas de vida do peixe e a composição e formação dos canais sobre os ossos dérmicos se compõe por volta de 18 mm de comprimento padrão do indivíduo.

Segundo Lekander (1949), o processo de formação acontece quando placóides compostos de aglomerados celulares de origem ectodérmica delimitam a localização da formação dos canais e posteriormente a ossificação dos ossos da cabeça. Esses placóides primários dão origem aos neuromastos primários, que posteriormente desaparecem e surgem os neuromastos secundários na mesma área. Os neuromastos primários já começam a afundar na epiderme para a formação do canal e os neuromastos secundários, simultaneamente, concluem o processo de formação quando o epitélio começa a engrossar e se tornar maciço, formando o canal e se estabelecendo no mesmo local. Aos 44 mm de comprimento, os canais já apresentam desenvolvimento quase completo ou totalmente completo.

Kapoor (1961) descreveu os estágios de desenvolvimento dos canais de um Siluridae, *Wallago attu* (Bloch & Schneider 1801) concluindo que os indícios de formação de alguns canais acontecem simultaneamente, apesar do fechamento total de cada um destes canais ser em estágios diferentes. Além disto, também observou que a comunicação total entre os canais ocorre somente

nos indivíduos adultos, quando o peixe atinge 33 mm de comprimento, por mais que estejam desenvolvidos.

A relação dos canais laterossensoriais cefálicos e os ossos da cabeça é discutida por diversos autores e datam desde o início do século XX. Autores a favor da associação na formação dos canais e poros com os ossos dérmicos defendem a ideia central de que há uma dependência destas estruturas e que tais sistemas apresentam origens conjuntas. Por outro lado, autores a favor da não associação destes sistemas argumentam que não há dependência e origem única, principalmente, se observado a ausência de canais da linha lateral em determinados ossos dérmicos ou a presença de túbulos sem ossificação dérmica circundante formando ossos (Allis, 1904; Kindred, 1919; Pehrson, 1944; Bockmann, 1998; Lekander, 1949; Pastana, 2014).

De todo modo, o sistema de canais da linha lateral pode variar significativamente em diferentes espécies de peixes, mesmo em espécies intimamente relacionadas. Tal variabilidade inclui número, localização, ramificação e largura dos canais, bem como o número, tamanho e localização dos poros sobre os canais (Coombs *et al.*, 1988; Webb 1989).

A evolução do sistema da linha lateral em peixes Teleostei é caracterizada por padrões e mudanças morfológicas em canais e neuromastos superficiais, além de novas ligações periféricas do sistema da linha lateral com a bexiga natatória, relacionando-se com o processo evolutivo de pressão hidrodinâmica e bioacústica destes organismos. Tal sistema fornece um contexto valioso para novas análises da relação entre processos de desenvolvimento e evolução comportamental e ecologicamente relevante nos fenótipos em grupos de peixes (Webb, 2002; Bird & Webb, 2014).

### **Histórico dos estudos do sistema laterossensorial em Siluriformes**

A Superordem Ostariophysi, maior grupo de peixes conhecidos no mundo, com cerca de 11.000 espécies distribuídas em todos os continentes nas ordens Gonorynchiformes, Cypriniformes, Characiformes, Siluriformes e Gymnotiformes, apresentam um padrão conservado de distribuição dos canais laterossensoriais cefálicos, divididos em canais supratemporal, pós-ótico ou temporal, ótico, supraorbital, infraorbital, pré-opercular e mandibular, exceto os Siluriformes que perdem o canal supratemporal (Arratia & Huaquín, 1995; Nelson *et al.*, 2016).

Os Siluriformes compõem uma ordem de peixes com grande diversidade morfológica, ecológica, e cerca de 3800 espécies representadas em todos os continentes (Nelson *et al.*, 2016; Eschmeyer & Fong, 2018). Embora a maioria dos membros da Ordem seja de água doce, algumas famílias incluem muitos representantes marinhos e estuarinos (de Pinna, 1998). Suas espécies são

popularmente conhecidas como “bagres” ou “cascudos” e são comumente utilizados no comércio, na alimentação, pesca esportiva e aquarismo (Britski, 1999).

Um dos primeiros estudos referentes ao sistema laterossensorial em Siluriformes foi de Wright (1884), onde descreveu detalhadamente a diversidade estrutural das células da epiderme. O autor foi o primeiro a discutir a variação dos neuromastos (= *sense organs*) e o curso dos canais laterossensoriais nos ossos da cabeça, utilizando como base *Ameiurus catus* (Linnaeus, 1758), um bagre norte-americano.

Pollard (1892) desenvolveu estudos do sistema da linha lateral em Siluriformes neotropicais, apresentando descrições do curso dos canais e a inervação associada a eles. O autor dividiu o sistema da linha lateral em seções topográficas conforme a posição nos ossos da cabeça. Outros Siluriformes não neotropicais foram utilizados a fim comparativo do sistema da linha lateral, como *Clarias Scopoli 1777* e *Auchenoglanis Günther 1865*. Pouco depois, Collinge (1895) descreveu o curso dos canais do sistema laterossensorial cefálico e os nervos associados aos canais em algumas famílias como Siluridae, Cyprinidae, Esocidae, Salmonidae e Muranidae. O autor além de descrever este sistema, ilustrou os espécimes utilizados por ele para tal estudo, sendo um dos primeiros trabalhos com ilustrações detalhadas do sistema.

No início do século XX, Herrick (1901) apresentou e descreveu os nervos do crânio e os órgãos sensoriais cutâneos, onde descreveu para *Ameiurus melas* (Rafinesque 1820) os canais da linha lateral e as células sensoriais associadas a eles, dividindo o canal em quatro seções: canal supraorbital, associado ao nasal e frontal; canal infraorbital, referente a série suborbital; canal opérculo-mandibular, associado a mandíbula, dentário e pré-opérculo; e o canal principal, referente a todo canal pós-frontal e associado ao esquamosal (= pterótico).

No que diz respeito a série opercular, Schaefer (1988) propôs hipóteses de homologia destes ossos e conseqüentemente, dos canais e poros associados à eles para a superfamília Loricarioidea (Siluriformes), elucidando a complexa variação e especialização do percurso dos canais nos ossos dérmicos deste grupo. De forma geral, as inferências realizadas no estudo, demonstram a significativa redução e perda dos canais em Trichomycteridae e Scoloplacidae, um padrão conservado e compartilhado com Siluriformes primitivos em Callichthyidae (presença de opérculo, interopérculo e pré-opérculo) e características derivadas em Loricariidae e Astroblepidae (formação de uma associação mecânica entre a série opercular e a mandíbula), principalmente relacionadas as especializações que estes peixes apresentam no comportamento alimentar.

Um importante estudo desenvolvido por Arratia & Huaquín (1995) abordou os padrões morfológicos dos canais e poros do sistema da linha lateral em Diplomystidae e Loricarioidea

primitivos, como Nematogenyidae e Trichomycteridae (*sensu* de Pinna, 1992). As autoras realizaram descrições e ilustrações do sistema da linha lateral, propuseram uma nomenclatura detalhada das estruturas e alguns estudos histológicos em *Diplomystes* Bleeker 1858. Como resultado da investigação, algumas sinapomorfias para certos grupos de bagres foram encontradas, dentre elas, a ausência do ramo pterótico como uma sinapomorfia para Loricarioidea, característica até então presente em todos os Siluroidei e considerada como sinapomórfica do grupo segundo Fink & Fink (1981).

Bockmann (1998) discutiu alguns problemas acerca das homologias da série infraorbital em Siluriformes e considerou errôneo nomear os túbulos ossificados do canal sensorial infraorbital em Siluriformes de “ossos infraorbitais”, uma vez que não seriam homólogos aos elementos homônimos dos demais Ostariophysi, além de afirmar que haveria uma individualidade de cada túbulo ossificado do canal infraorbital, sendo cada túbulo demarcado por dois poros sensoriais consecutivos. Diante destas razões, o autor propôs a seguinte nomenclatura: primeiro túbulo ósseo (= antorbital) contendo o ramo acessório antorbital; e túbulo suborbital para cada um dos demais túbulos que incorporam seções do canal infraorbital principal.

Schaefer & Aquino (2000) propuseram hipóteses de homologia acerca do ramo pterótico do canal pós-ótico em Loricarioidea e refutaram a suposição de Arratia & Huaquín (1995), cuja ausência do ramo seria uma sinapomorfia para a superfamília. Os autores observaram a presença do ramo pterótico (L1 *sensu* Arratia & Huaquín, 1995) em Loricarioidea e ilustraram essa estrutura, até então não reconhecida e ilustrada com detalhes pelas autoras. Além disto, Schaefer & Aquino (2000) evidenciaram o potencial informativo encontrado neste sistema e otimizaram esses caracteres em um cladograma proposto para Siluriformes a fim de interpretar a evolução desse caráter nas relações filogenéticas dentro do grupo.

Recentemente, Rizzato & Bichuette (2016) descreveram e ilustraram o sistema da linha lateral das espécies de *Ituglanis* Costa & Bockmann 1993 (Trichomycteridae) e discutiram algumas relações acerca da linha lateral e o troglomorfo em algumas espécies. Deste estudo, é importante ressaltar que os autores propuseram uma nomenclatura diferente da tradicionalmente utilizada para os canais e poros laterossensoriais cefálicos. Em relação a nomenclatura dos canais, os autores dividiram o canal supraorbital em canal nasal e canal frontal, argumentando que os dois canais apresentam desenvolvimento independente, por isso não podem ser considerados como o mesmo canal e, para nomeação dos poros, os autores não utilizaram a nomenclatura comumente usada com o argumento de que a utilização dos mesmos gera confusões para definir homologias. Como conclusão, reconheceram uma tendência para a redução do sistema laterossensorial, como perda dos

canais e/ou segmentos de canais nas espécies de caverna, sugerindo que o grau de redução do sistema laterossensorial pode estar relacionado à especialização ao habitat subterrâneo.

### **O sistema laterossensorial em Callichthyidae e sua utilização em estudos filogenéticos**

Callichthyidae compõe a superfamília Loricarioidea com mais cinco famílias (Astroblepidae, Loricariidae, Nematogenyidae, Scoloplacidae e Trichomycteridae) formando um agrupamento natural e compartilham os odontódeos espalhados na superfície do corpo. Atualmente, à família são alocadas 220 espécies válidas subdivididas em duas subfamílias: Callichthyinae composta pelos gêneros *Callichthys* Scopoli 1777, *Hoplosternum* Gill 1858, *Dianema* Cope 1871, *Lepthoplosternum* Reis 1997, *Megalechis* Reis 1997, e Corydoradinae agrupando *Corydoras* Lacepède 1803, *Scleromystax* Günther 1864 e *Aspidoras* Ihering 1907 (Eschmeyer & Fong, 2018; Eschmeyer, Fricke & van der Laan, 2018). Os peixes desta família são facilmente reconhecidos por possuírem o corpo quase completamente protegido por armaduras ósseas compostas por duas séries longitudinais de placas dermais. Apresentam distribuição nas principais drenagens dos rios cis-andinos da América do Sul, da bacia do Rio da Prata, na Argentina, até o sistema do Rio Orinoco, incluindo a maioria das drenagens costeiras atlânticas, e na Colômbia trans-andina e no Panamá (Reis, 1998).

Callichthyinae é relativamente pouco diversa, com 17 espécies válidas e sua taxonomia é melhor entendida do que a de Corydoradinae, composta por 203 espécies válidas, com maior número de espécies concentradas no gênero *Corydoras*, cuja taxonomia é mais complexa (Eschmeyer & Fong, 2018). Algumas hipóteses das relações filogenéticas para família e suas subfamílias foram propostas tanto baseadas em dados morfológicos, como em dados moleculares (Reis, 1998; Britto, 2003; Schimabukuro-Dias *et al.*, 2004; Alexandrou *et al.*, 2011; Mariguela *et al.*, 2013; Vera-Alcaraz, 2013).

Espécies de Callichthyidae vem sendo utilizadas em trabalhos morfológicos relacionados ao sistema da linha lateral desde o século XIX. Pollard (1892) incluiu *Callichthys paleatus* (= *Corydoras paleatus* (Jenyns 1842)) dentro das suas descrições acerca do sistema da linha lateral. Neste estudo o sistema da linha lateral é dividido em seções, como sistema infraorbital, canal supraorbital, canal opercular e canal principal. O sistema infraorbital foi definido como os canais e os poros que percorrem abaixo da órbita, o canal supraorbital como o canal que percorre acima da órbita (do nasal até o frontal), o canal opercular foi definido como o canal que percorre o pré-opérculo e o canal principal como todo o canal que percorre os ossos após o frontal e a linha lateral do corpo.

Apesar de Collinge (1895) denominar o táxon *Callichthys littoralis* (= *Hoplosternum littorale* (Hancock 1828)) como representante da família utilizado em sua descrição do sistema laterossensorial, claramente os espécimes utilizados não correspondiam a este táxon uma vez que, na descrição e nas ilustrações apresentadas pelo autor, há um canal no infraorbital 1 e a ausência de um ramo adicional no pterótico, características reconhecidas para as espécies de Corydoradinae. A descrição geral foi baseada em quatro espécimes, nos quais o sistema foi dividido em cinco seções topográficas. O canal lateral, correspondendo aos canais e poros do corpo. O canal principal, definido como o canal que percorre o esquamosal (= pterótico) e esfenótico (pós-frontal). O ramo supraorbital, definido como o canal que percorre o esfenótico, frontal e nasal. O ramo suborbital, definido como o canal posterior e ventral a órbita e o ramo opérculo-mandibular, como o canal que percorre a mandíbula.

Schaefer (1988) utilizou alguns representantes de Callichthyidae: *Corydoras aeneus* (Gill 1858), *C. punctatus* (Bloch 1794), *Hoplosternum magdalenae* Eigenmann 1913, *Megalechis thoracata* (Valenciennes 1840), onde evidenciou a presença de um canal pré-opercular com três poros e observou a perda da comunicação deste canal entre o osso pterótico e o pré-opercular, sendo este último caráter sinapomórfico para a família.

Reis (1998) citou alguns caracteres referentes aos canais e poros laterossensoriais da cabeça e, apesar do foco principal ser a investigação das relações filogenéticas em Callichthyidae, algumas hipóteses de homologia foram postuladas em relação aos ramos laterossensoriais. Callichthyinae apresenta três ramos no canal que percorre o pterótico, que em vista antero-posterior, é definido como o ramo pré-opercular, ramo anterior e ramo posterior. O autor considerou o ramo anterior como ramo acessório e o ramo posterior sendo homólogo ao ramo do pterótico presente em todos os Siluriformes. Pouco depois, Schaefer & Aquino (2000) contestaram a homologia dos ramos presentes no pterótico de Callichthyinae citados por Reis (1998) e reconhecem o ramo medial (ramo anterior *sensu* Reis, 1998) como homólogo ao ramo pterótico e o ramo posterior como ramo acessório do ramo pterótico.

Britto (2003) incluiu três caracteres relacionados ao sistema laterossensorial cefálico dos 83 caracteres morfológicos e comportamentais aplicados na filogenia. Entretanto, apesar dos poucos caracteres utilizados, o autor encontrou um rico potencial relacionado a estes caracteres, uma vez que foram considerados sinapomorfias para alguns grupos. Assim como Reis (1998), o objetivo do estudo foram as relações filogenéticas das espécies e não a investigação de complexos anatômicos.

Recentemente, Vera-Alcaraz (2013) tratando das relações filogenéticas das espécies de Callichthyidae baseada em uma abordagem de evidência total (uso de dados morfológicos e

moleculares), utilizou alguns caracteres referentes a linha lateral cefálica, compilados dos trabalhos de Reis (1998) e Britto (2003) e outros propostos como novos. Neste estudo houve um aumento no número de caracteres relacionados a linha lateral, mas ainda pouco investigado. O autor dividiu o sistema em canais como: canal supraorbital da linha lateral, canal infraorbital da linha lateral, canal ótico e pósótico-temporal da linha lateral e canais da linha lateral do corpo.

Diante de todos estes estudos, o conhecimento correto das homologias dos canais laterossensoriais cefálicos é de grande importância para a sistemática de bagres. O sistema laterossensorial cefálico se mostra como fonte de informação para a compreensão das relações filogenéticas de peixes teleósteos por dispor de diversos caracteres compartilhados que podem ser utilizados tanto para agrupar espécies como na distinção dentre elas. Apesar da sua importância, os caracteres relacionados a este sistema não são amplamente compreendidos.

Observa-se uma variada nomenclatura e nomes disponíveis desde os primeiros estudos com canais e poros laterossensoriais onde representantes de Callichthyidae foram utilizados (Pollard, 1892; Collinge, 1895; Schaefer, 1988; Schaefer & Aquino, 2000; Aquino & Schaefer, 2002). Entretanto, em recentes descrições de espécies da família, observa-se somente descrições acerca do curso dos canais, havendo uma carência das hipóteses de homologias dos canais e poros do sistema laterossensorial cefálico ou uso de nomenclatura específica para a família, além do real entendimento da evolução deste sistema no grupo.

Desta forma, no presente trabalho o sistema laterossensorial cefálico de Callichthyidae foi estudado com intuito de investigar a evolução deste sistema na família a partir dos objetivos gerais do projeto que consistiram em descrever um padrão geral dos canais e poros do sistema laterossensorial cefálico de Callichthyidae, comparar a anatomia dos canais e poros sensoriais cefálicos entre os gêneros e espécies de Callichthyidae, inferir hipóteses de homologia dos caracteres, investigar novos caracteres relacionados ao sistema e os seus sinais filogenéticos, bem como, revisar e redefinir, quando necessário, a nomenclatura anatômica dos canais e poros do sistema laterossensorial cefálico em Callichthyidae, ilustrar os canais sensoriais cefálicos e os poros associados a estes canais da família Callichthyidae e por fim, incluir os caracteres relacionados aos sistema laterossensorial cefálico em uma matriz combinada de dados morfológicos e moleculares construída a partir dos dados disponíveis na literatura a fim de reconstruir os caracteres e observar a evolução do sistema laterossensorial cefálico dentro do grupo.

## MATERIAL E MÉTODOS

**Coleções e abreviações institucionais.** DZSJRP- Departamento de Zoologia e Botânica, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil; LBP- Laboratório de Biologia e Genética de Peixes, Departamento de Morfologia, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de Botucatu, São Paulo, Brasil; MCP- Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil; MNRJ- Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; MPEG- Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brasil; MZUSP- Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, São Paulo, Brasil; NUPELIA- Coleção Ictiológica do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia), Universidade Estadual de Maringá, Maringá, Paraná, Brasil; UFPB- Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Paraíba, Brasil; UFRJ- Laboratório de Sistemática e Evolução de Peixes Teleósteos, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil e ROM- Royal Ontario Museum, Department of Natural History, Toronto, Ontario, Canada. As abreviações seguem Sabaj-Pérez (2016).

**Seleção do Grupo-interno.** Foram escolhidas pelo menos uma espécie de cada gênero menos diverso e para os gêneros mais diversos a escolha tentou abranger ao máximo a amplitude das espécies, considerando os oito gêneros válidos reconhecidos atualmente em Callichthyidae (*sensu* Reis, 1997; Reis, 1998; Britto, 2003; Reis, 2003; Reis *et al.*, 2005, Eschmeyer & Fong, 2018). A escolha dos táxons levou em consideração a disponibilidade do material e as hipóteses de relações filogenéticas previamente propostas para cada grupo, com o objetivo de utilizar tanto táxons mais próximos à raiz quanto táxons mais derivados, possibilitando avaliar as modificações que ocorreram em todos os grupos. Para as espécies da subfamília Callichthyinae, a seleção baseou-se na hipótese de relações filogenéticas da família proposta por Reis (1998) e Mariguela *et al.* (2013), onde pelo menos um representante de cada gênero foi selecionado e, para a subfamília Corydoradinae, as hipóteses de relações filogenéticas propostas por Britto (2003) e Alexandrou *et al.* (2011).

Como *Corydoras* detém a maior diversidade dentro da família, levou-se em consideração os variados clados e linhagens propostas para o gênero por Britto (2003) e Alexandrou *et al.* (2011), onde pelo menos uma espécie de cada linhagem foi selecionada. Após incluir uma espécie de cada linhagem, a inclusão de mais táxons foi realizada a fim de abranger o máximo a diversidade dos agrupamentos.

**Seleção do Grupo-externo.** A seleção de táxons do grupo-externo foi realizada com o objetivo de uma análise comparativa e de melhor compreensão da evolução dos caracteres para definição de homologies. Tal escolha abrangeu as outras famílias de Loricarioidea (*sensu* de Pinna, 1998). Para Loricariidae, a escolha do táxon foi baseada nos estudos de Lehmann (2006) e Lujan (2014), onde *Hemipsilichthys* foi o táxon escolhido para representar a família, por ser considerado próximo da raiz dentro das relações de Loricariidae. Para Trichomycteridae, seguiu-se a hipótese filogenética de Ochoa *et al.* (2017), onde *Copionodon* e *Trichogenes* foram escolhidos por serem táxons detentores de mais características plesiomórficas dentro da família e considerados grupo-irmão de todos os outros Trichomycteridae (*sensu* de Pinna, 1998; Datovo & Bockmann, 2010; Ochoa *et al.*, 2017). Ainda que Astroblepidae não possua uma proposta filogenética, esta é reconhecida como uma família monofilética segundo de Pinna (1998), assim *Astroblepus santanderensis* foi o táxon disponível para execução do projeto. Apesar de *Scoloplax distolothrix* ser considerada uma espécie derivada em Scoloplacidae (Schaefer, 1990), esta foi incluída pela disponibilidade e acesso ao material na execução do projeto. Por fim, *Nematogenys inermis* como o representante da família monoespecífica Nematogenyidae.

**Observações taxonômicas.** Todas as unidades taxonômicas a nível de espécie seguiram o catálogo de peixes da *California Academy of Sciences- CAS*, exceto *Corydoras lacerdai* Hieronimus 1995, pois a espécie já foi reconhecida como *Scleromystax lacerdai* em Alexandrou *et al.* (2011) e Vera-Alcaraz (2013). As espécies de Astroblepidae e Loricariidae foram tratadas na matriz concatenada à nível genérico para evitar erros no *script*, uma vez que *Astroblepus santanderensis* Eigenmann 1918 foi o táxon analisado morfologicamente e *Astroblepus* sp o táxon disponível para os dados moleculares no *Genbank*. De forma semelhante, *Hemipsilichthys gobio* (Lütken 1874), foi o táxon disponível para os dados moleculares no *Genbank* e o espécime analisado morfologicamente foi *Hemipsilichthys nimius* Reis, Souza & Lazzarotto 2003.

**Material examinado.** O material analisado no presente estudo incluiu como grupo-interno 57 representantes de Callichthyidae e seis representantes das outras famílias de Loricarioidea, considerados como grupo-externo, totalizando 63 unidades taxonômicas. Além destes representantes, outros táxons foram observados como material comparativo, mas não entraram como táxons terminais na análise filogenética.

#### **Material incluído na análise: Grupo interno**

**Callichthyinae.** *Callichthys callichthys*: MPEG (não tombado), 3 c&s (45.03-78.32 mm CP); MPEG 30597, 26 alc, 2 c&s, (11.26-20.37 mm CP); MPEG 33551, 2 c&s (29.52-35.57); *Dianema longibarbis*: MPEG 788, 478 alc, 2 c&s (48.68-50.15 mm CP); *Dianema urostriatum*: MNRJ

36840, 1 c&s (67.36 mm CP); *Hoplosternum littorale*: MPEG 23760, 1 c&s (66.54 mm CP); *Lepthoplosternum altamazonicum*: MCP 34559, 31 alc, 1 c&s (36.86 mm CP). *Lepthoposternum beni*: MNRJ 13461, 1 alc (66.67 mm CP); *Lepthoplosternum pectorale*: MZUSP 83608, 3 alc, 2 c&s (24.64-35.27 mm CP); *Megalechis thoracata*: MPEG 20952, 2 alc, 1 c&s (90.98 mm CP); MPEG 30546 1 alc, 1 c&s (31.95 mm CP); *Megalechis picta*: MPEG 30418, 1 alc, 1 c&s (75.30 mm CP). **Corydoradinae.** *Aspidoras albater*: MZUSP 50157, 37 alc, 1 c&s (28.46 mm CP); *Aspidoras belenos*: UFRJ 4419, 1 c&s (23.19 mm CP); *Aspidoras microgalaesus*: MZUSP 87152, 17 alc, 1 c&s (21.51 mm CP); *Aspidoras poecilus*: MNRJ 11716, 1 c&s (30.78 mm CP); *Corydoras acrensis*: LBP 4075, 1 alc (40.64 mm CP); *Corydoras acutus*: MPEG 31451, 5 alc, 2 c&s (37.31-41.44 mm CP); *Corydoras aeneus*: MPEG 31474, 2 alc, 2 c&s (41.07-46.56mm CP); *Corydoras adolfoi*: LBP 6863, 1 alc (32.39 mm CP); *Corydoras araguaiaensis*: MZUSP 86269, 66 alc, 1 c&s (40.89 mm CP); *Corydoras blochi*: ROM 97348, 1 alc (49.04 mm CP); *Corydoras cervinus*: NUP (não tombado), 1 c&s (34.93 mm CP); *Corydoras difluviatilis*: MNRJ 26294, 25 alc, 1 c&s (41.13 mm CP); *Corydoras ehrhardti*: MNRJ 27967, 14 alc, 1 c&s (41.17 mm CP); *Corydoras elegans*: MPEG 4531, 6 alc, 2 c&S (22.31-33.05 mm CP); *Corydoras ephippifer*: MPEG 23946, 14 alc, 2 c&s (33.75-35.97 mm CP); *Corydoras ellisae*: NUP 3239, 1 alc (46.55 mm CP); *Corydoras flaveolus*: MZUSP 35837, 10 alc, 2 c&s (23.47-29.68 mm CP); *Corydoras garbei*: MNRJ 28505, 1 alc, 1 c&s (28.17 mm CP); *Corydoras gracilis*: MPEG 9278; 2 alc, 1 c&s (19.50 mm CP); *Corydoras griseus*: MZUSP 108896, 1 alc (33.38 mm CP); *Corydoras guianensis*: MPEG 15746, 25 alc, 2 c&s (19.05-20.54 mm CP); *Corydoras haraldschultzi*: MZUSP 94996, 293 alc, 1 c&s (52.84 mm CP); *Corydoras hastatus*: MZUSP 35908, 17 alc, 2 c&s (15.78-16.73 mm CP); *Corydoras julii*: MPEG 33143, 19 alc, 2 c&s (39.25-41.14 mm CP); *Corydoras lacerdai*: MNRJ 26017, 17 alc, 4 c&s (36.17-18.31 mm CP); *Corydoras loretoensis*: MNRJ 19960, 2 c&s (32.31-34.89 mm CP); *Corydoras maculifer*: MZUSP 89381, 43 alc, 2 c&s (35.51-45.36 mm CP); *Corydoras melanistius*: MZUSP 30844, 185 alc, 1 c&s (45.98 mm CP); *Corydoras multimaculatus*: MZUSP 57404, 27 alc, 1 c&s (30.33 mm CP); *Corydoras nattereri*: MNRJ 14239, 17 alc, 1 c&s (49.11 mm CP); *Corydoras oiapoquensis*: MZUSP 38958, parátipo, 1 alc (38.41 mm CP); *Corydoras paleatus*: MNRJ 27966, 152 alc, 1 c&s (39.83 mm CP); *Corydoras pantanalensis*: NUP 10186, 1 alc (39.07 mm CP); *Corydoras polystictus*: MZUSP 44454; 86 alc; 1 c&s (19.35 mm CP); *Corydoras schwartzi*: LBP 1783, 1 alc (31.17 mm CP); *Corydoras similis*: LBP 10648, 1 alc (35.42 mm CP); *Corydoras sodalis*: MZUSP 26817, parátipo, 1 alc (35.94 mm CP); *Corydoras splendens*: NUP 10195, 1 c&s (53.64 mm CP); *Corydoras stenocephalus*: DZJRP 16757, 1 alc (50.52 mm CP); *Corydoras sterbai*: NUP (não tombado), 1 c&s (31.47 mm CP); *Corydoras treitlii*: MPEG 31055, 1 alc, 2 c&s (43.18-52.20 mm CP); *Corydoras trilineatus*: MNRJ 27537, 7 alc, 1 c&s (41.19 mm CP); *Corydoras tukano*: MZUSP 92177, 115 alc, 1 c&s (25.50 mm CP); *Corydoras vittatus*: UFPB

9421, 1 alc (28.77 mm CP); *Scleromystax barbatus*: MZUSP 37723, 19 alc, 2 c&s (50.68-56.01 mm CP); *Scleromystax macropterus*: MZUSP 113787, 24 alc, 1 c&s (44.56 mm CP); *Scleromystax prionotos*: MNRJ 28704, 13 alc, 1 c&s (49.35 mm CP).

#### **Material incluído na análise: Grupo-externo**

**Astroblepidae.** *Astroblepus santanderensis*: MPEG 34052; 1 alc, 1 c&s (41.80 mm CP).

**Loricariidae.** *Hemipsilichthys nimius*: MNRJ 14493; 6 alc, 1 c&s (48.41 mm CP).

**Nematogenyidae.** *Nematogenys inermis*: MZUSP 88522, 1 c&s (95.63 mm CP). **Scoloplacidae.**

*Scoloplax distolothrix*: MPEG 29257; 2 alc, 1 c&s (12.05 mm CP). **Trichomycteridae.**

*Copionodon orthiocarinatus*: MZUSP 67193, 1 c&s (60.19 mm CP); *Trichogenes longipinnis*:

MZUSP 63478, 3 c&s (31.59-56.96 mm CP).

#### **Material comparativo**

**Amphiilidae.** *Amphilius* sp: ANSP 189504, 2 alc (50.13-50.51 mm CP). **Callichthyidae.** *Aspidoras*

*gabrieli*: MPEG 17394, parátipos, 5 c&s (18.98-25.64 mm CP); *Aspidoras mephisto*: MNRJ 48268,

holótipo (45.6 mm CP). **Cetopsidae.** *Helogenes marmoratus*: MPEG (não tombado), 3 c&s (28.92-

50.97 mm CP). **Gymnotidae.** *Gymnotus carapo*: MPEG 2431 20 alc, 3 c&s (124.59-180.96 mm

CP). **Loricariidae.** *Otocinclus mura*: MPEG 26075; 28 alc, 2 c&s (23.57-28.74 mm CP).

**Preparação osteológica e das imagens.** A obtenção e visualização dos caracteres foi realizada tanto em espécimes conservadas em álcool 70%, como em espécimes conservadas em glicerol. Os exemplares conservados em glicerol foram submetidos à diafanização seguindo a metodologia proposta por Taylor & Van Dyke (1985). O exame do material foi realizado com auxílio do estereomicroscópio Zeiss DV4. Imagens da cabeça e das estruturas foram obtidas através do sistema de captura de automontagem no estereomicroscópio com câmera acoplada da marca Zeiss (no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo) e da marca Leica (no Laboratório de Herpetologia do Museu Nacional do Rio de Janeiro). Em seguida, as imagens foram trabalhadas no *software* de edição de imagens.

**Nomenclatura anatômica.** A nomenclatura osteológica de Callichthyidae baseou-se em Reis (1998), exceto o uso de pterótico composto ao invés de pterótico-supracleitro (Aquino & Schaefer, 2002). Para a nomenclatura anatômica do sistema laterossensorial, tomou-se como base os estudos de Schaefer (1988), Webb (1989), Arratia & Gayet (1995), Arratia & Huaquín (1995) e Bockmann & Miquelarena (2008). Uma revisão da nomenclatura do sistema laterossensorial cefálico foi realizada e a lista sinonímica dos nomes é apresentada abaixo de cada canal. Eventuais mudanças e redefinições nomenclaturais do sistema laterossensorial foram propostas.

O termo “ramo” é definido neste trabalho como o prolongamento tubular do canal que apresenta uma abertura de poro em sua ponta abrindo na superfície tegumentar e o termo “poro” é definido como a abertura nos ramos terminais dos túbulos ou na abertura encontrada entre ossos sem prolongamento. Os poros de cada canal foram nomeados e enumerados ântero-posteriormente seguindo a proposta de Arratia & Huaquín (1995), exceto os poros do canal pré-opercular que foram nomeados e enumerados dorso-ventralmente, com as seguintes abreviações: **i** (poro infraorbital), **PR** (poro pré-opercular), **s** (poro supraorbital). Os poros referentes aos ramos do pterótico receberam uma nomenclatura específica ao longo do texto devido aos problemas acerca da homologia dos ramos no pterótico e são discutidos na descrição dos caracteres.

Alguns termos anatômicos foram utilizados ao longo do texto a fim de elucidar a posição de cada estrutura. Os termos “anterior”, “posterior”, “dorsal”, “ventral” referem-se as regiões topográficas da cabeça e dos ossos da cabeça dos espécimes.

**Matriz morfológica.** A matriz morfológica foi construída a partir da concatenação de matrizes. A primeira matriz, referente aos caracteres de canais e poros laterossensoriais cefálicos foi construída a partir da lista de caracteres associados a este sistema baseada em estudos previamente propostos para Callichthyidae, bem como a inclusão de novos caracteres. Os caracteres já citados em trabalhos prévios foram reexaminados e, quando necessário, reavaliados. Os caracteres originalmente propostos foram incluídos a partir de observações de exemplares de representantes da família. A construção foi realizada com auxílio do *software* Mesquite versão 3.40, onde os caracteres foram considerados como não ordenados (maximamente conectados). Estados de caracteres que não conseguiram ser determinados com exatidão foram codificados com “?” e caracteres não aplicáveis ou não comparáveis foram codificados como “-”. Esta codificação é meramente descritiva, uma vez que o programa considera os dois códigos como *missing data*. O total de 31 caracteres relacionados ao sistema laterossensorial em Callichthyidae foram validados.

A segunda matriz de dados é oriunda da matriz de dados compilados de Reis (1998) e Britto (2003). Este conjunto de dados baseado em caracteres morfológicos e comportamentais propostos pelos autores foram concatenados em uma única matriz de dados no programa Mesquite versão 3.40 sem reavaliação e/ou codificação própria. Eventuais caracteres sobrepostos não foram incluídos na matriz, bem como caracteres relacionados ao sistema laterossensorial cefálico previamente propostos pelos autores. Foram incluídos e codificados somente os táxons selecionados para a análise dos caracteres referentes ao sistema laterossensorial cefálico neste estudo. Em caso de ausência de dados referentes aos terminais utilizados nos estudos de Reis (1998) e Britto (2003), estes foram codificados como “?” na matriz.

As duas matrizes foram concatenadas no Mesquite versão 3.40, gerando uma única matriz, onde os caracteres de 1-31 referem-se aos caracteres do sistema laterossensorial cefálico, 32-94 foram codificados a partir da matriz de Reis (1998) e os caracteres 95-158 codificados a partir da matriz de Britto (2003). Caracteres tradicionalmente utilizados para definir as relações entre as famílias de Loricarioidea foram incluídos. Estes caracteres foram adicionados de estudos tradicionais da superfamília e foram codificados de 159-162, somando-se um total de 162 caracteres morfológicos que compõe a matriz morfológica.

**Dados moleculares.** As sequências de nucleotídeos foram obtidas através do banco de dados digital *GenBank*. Incluiu-se quatro marcadores mitocondriais: *subunit 12s rRNA*: **12S**, *subunit 16s rRNA*: **16S**, *mitochondrially encoded NADH dehydrogenase 4*: **ND4**, *Cytochrome B*: **Cytb** e um marcador nuclear: *recombination activating gene 1*: **Rag1** baseado em estudos prévios e disponibilizados no banco de dados. Para todos os terminais definidos neste estudo, foi realizada uma busca das sequências baseada nos números de acesso ao *GenBank* disponibilizado em trabalhos moleculares de Shimabukuro-Dias *et al.*, 2004; Alexandrou *et al.*, 2011; Cramer *et al.*, 2011; Schaefer *et al.*, 2011; Roxo *et al.*, 2012; Mariguela *et al.*, 2013; Henschel *et al.*, 2017; Ochoa *et al.*, 2017 (tabela 2). Após a obtenção das sequências, os genes foram alinhados usando o *software* MUSCLE dentro do programa Geneious version (<http://www.geneious.com>, Kearse *et al.*, 2012) e a concatenação dos dados moleculares contidos nos genes **12S**, **16S**, **ND4**, **Cytb** e **Rag1** foi realizada no *software* SequenceMatrix (Vaidya, 2011), resultando 3486 caracteres. *Gaps* foram tratados como quinto estado. Todas os terminais possuem dados moleculares, exceto, *Aspidoras belenos* e *Lepthoplosternum beni*.

**Análise filogenética.** A metodologia seguida para obtenção das relações filogenéticas foi a cladística, onde são requeridos os cladogramas mais parcimoniosos dentro da análise (Hennig, 1950;1966; Kluge & Farris, 1969; Farris, 1970; Eldredge & Cracraft, 1980; Nelson & Platnick, 1981; Wiley, 1981; Rieppel, 1988; Swofford & Olsen, 1990; Wiley *et al.*, 1991). A concatenação da matriz de dados morfológicos e moleculares foi realizada com o editor de texto Notepad++ para ser rodado em linha de comando.

A análise de parcimônia foi realizada através do programa computacional TNT 1.1- “Tree analyses using New Technologies” (Goloboff *et al.*, 2008). Para o processamento de dados da matriz foi realizada uma busca heurística através das novas tecnologias, com utilização dos quatro algoritmos disponíveis no programa: *Ratchet* (**RAT**), *Tree-drifting* (**DFT**), *Sectorial searches* (**SS**) e *Tree-fusing* (**TF**). A polarização dos caracteres foi determinada a partir do enraizamento com o grupo externo, ou seja, foi determinada a posteriori seguindo a proposta de Nixon & Carpenter (1993).

Neste estudo, a análise foi enraizada em *Nematogenys inermis*, espécie considerada plesiomórfica dentro de Loricarioidea.

Para edição final, foi utilizado o script ttn (Cururu Lab - <https://marcelosturaro.wixsite.com/cururu-lab>), onde foi gerado um arquivo para ser aberto no programa Figtree, uma vez que este editor não reconhece o formato de árvore exportado pelo TNT. Para medir o suporte dos clados encontrados foi aplicado o índice de Bremer (Goloboff *et al.*, 2008).

**Reconstrução dos caracteres.** A reconstrução do estado ancestral dos caracteres referentes ao sistema laterossensorial cefálico foi realizada no programa Mesquite versão 3.40, através do método de reconstrução por parcimônia, onde encontram-se os estados ancestrais que minimizam o número de passos de troca de estados na árvore obtida e na distribuição dos caracteres observados. A matriz de dados foi otimizada em um arquivo gerado da árvore de consenso obtida através da análise da matriz concatenada de dados morfológicos e moleculares. A reconstrução foi realizada para cada caráter referente ao sistema laterossensorial cefálico a fim de observar a evolução do sistema e otimizada na árvore de consenso.

## RESULTADOS

Os canais laterossensoriais em Callichthyidae mostraram-se conservados nos membros da família, apresentando um padrão básico encontrado em Teleostei, constituído por pares cefálicos e a linha lateral corpórea. O padrão básico para canais laterossensoriais cefálicos em Siluriformes foi encontrado para a família, e é composto pelo canal supraorbital, canal infraorbital, canal pós-ótico, canal pré-opercular e ausência do canal supratemporal (Webb, 1989; Arratia & Huaquín, 1995). Algumas modificações visualizadas e diferidas entre as subfamílias Callichthyinae e Corydoradinae foram identificadas. A descrição do padrão geral do sistema da linha lateral cefálica de Callichthyidae no presente estudo foi dividida nas duas subfamílias a fim de mostrar e comparar as principais variações encontradas.

Para Callichthyinae, a descrição do padrão básico tomou como base *Callichthys callichthys* e para Corydoradinae a descrição tomou como base *Corydoras paleatus*. Estes táxons foram escolhidos por conservarem um padrão básico de cada subfamília e terem uma descrição osteológica disponível. Eventuais variações dentro de cada subfamília foram descritas e discutidas ao longo do texto.

### **Padrão básico dos canais e poros laterossensoriais cefálicos em Callichthyinae**

O canal laterossensorial cefálico conecta-se ao neurocrânio através do pterótico composto, como canal pós-ótico, onde sofre três ramificações. O ramo posterior, denominado de ramo pterótico, é um ramo longo e curvado posteriormente com um poro abrindo na margem ventral do pterótico, após a quilha posteroventral do pterótico composto. O ramo medial, denominado de ramo adicional, localizado pouco posterior à região medial do osso, é um ramo longo e aproximadamente reto com um poro em sua ponta distal abrindo próximo a margem ventral do pterótico composto. O ramo anterior, denominado de ramo pré-opercular, localiza-se mais proximamente a margem anterior do pterótico composto, é longo e aproximadamente reto, com um poro abrindo próximo a margem ventral do pterótico composto.

O canal pós ótico segue para frente pelo esfenótico, como canal ótico, onde sofre duas ramificações, uma que desce pela série infraorbital e outra segue dorsal e lateralmente ao crânio e entra no frontal. O canal que desce pela série infraorbital é o canal infraorbital e apresenta um poro (i6) na superfície dorsal do infraorbital 2. O canal percorre todo o infraorbital 2 e um poro (i5) é aberto na margem ventral do infraorbital 2. O canal que segue pelo frontal, denominado de canal supraorbital, percorre todo o frontal e um ramo curto é aberto medialmente ao osso, denominado de ramo epifisial. O canal segue no frontal e entra no etmoide lateral antes de entrar no canal nasal. O

canal entra no nasal onde apresenta dois poros, um poro posterior, denominado de s3, na margem posterior do nasal e o um poro anterior, abrindo na margem anterior do nasal, denominado de s1.

O canal no pré-opérculo percorre menos da metade do comprimento do osso, com três poros. O poro anteroventral, o poro medial e o poro posterodorsal. O poro anteroventral, localizado anteriormente ao pré-opérculo, denominado de PR5, abre-se perpendicularmente a margem dorsal do interopérculo. O poro medial, localizado paralelamente a margem ventral o opérculo, denominado de PR4 e o poro posterodorsal, denominado de PR3, abrindo transversalmente a margem ventral do infraorbital 2 e paralelamente a metade do comprimento do opérculo.

### **Padrão básico dos canais e poros laterossensoriais cefálicos em *Corydoradinae***

O canal laterossensorial conecta-se ao neurocrânio através do pterótico composto, como canal pós-ótico, onde sofre duas ramificações, uma posterior e outra anterior. O ramo posterior, denominado de ramo pterótico, localizado após a quilha do pterótico composto é longo e o poro se abre na margem ventral do osso. O ramo anterior, denominado de ramo pré-opercular, localizado anteriormente ao eixo do osso, é curto e o poro se abre na metade da altura do pterótico composto, e com distância da altura equivalente do poro até a margem anterior do pterótico composto. O canal segue e entra no esfenótico, como canal ótico, onde sofre duas ramificações, uma que desce pela série infraorbital e outra que segue dorsalmente e entra no frontal. Algumas espécies de *Corydoras* apresentam um poro adicional no canal ótico no esfenótico. O canal que desce pela série infraorbital, apresenta um poro abrindo e compartilhado entre a margem ventral do esfenótico e a margem dorsal do infraorbital 2 (i6). O canal entra no infraorbital 2 e percorre todo o osso até a margem ventral onde é aberto um poro (i5), compartilhado com o infraorbital 1. O canal entra no infraorbital 1 e percorre metade do comprimento do osso, não chegando a margem anterior da órbita com dois poros; um poro posterior (i4) e outro anterior (i3). O poro posterior abrindo após um pequeno ramo que se estende até metade da altura do osso, localizado próximo a margem posterior do infraorbital 1 e poro anterior, abrindo na margem anterior do canal, na metade da altura do osso. O canal que segue pelo frontal, denominado de canal supraorbital, percorre todo o comprimento do osso e um poro é aberto após um ramo curto medialmente ao frontal. O canal percorre o restante do frontal em direção a porção anterior da cabeça e entra no canal nasal, onde um poro é aberto entre o frontal e nasal. Em *Corydoras paleatus* e muitos outros *Corydoradinae*, este poro é formado pela união de dois poros. O canal percorre todo o nasal e um poro é aberto anteriormente ao canal, na margem anterior do nasal.

O canal no pré-opérculo não apresenta conexão direta com o ramo pré-opercular no pterótico. O canal percorre quase todo o comprimento do pré-opérculo. Canal pré-opercular ocupa

metade do comprimento do osso com três poros. O poro anteroventral, localizado perpendicularmente a ponta anteroventral do interopérculo, denominado de PR5; o poro medial, paralelamente à região dorsoventral do interopérculo, abaixo da articulação entre o interopérculo e o opérculo, denominado de PR4 e o poro posterodorsal, localizado paralelamente à ponta posteroventral do infraorbital 2, próximo a margem dorsal do pré-opérculo, denominado de PR3.

### Descrição e análise dos caracteres

Nesta seção são apresentados e descritos os caracteres referentes ao sistema laterossensorial cefálico usados na matriz de dados da análise filogenética. Estes caracteres foram oriundos de estudos prévios de Callichthyidae, tanto em artigos publicados (Reis, 1998; Britto, 2003), como da tese de doutorado ainda não publicada de Vera-Alcaraz (2013) e outros novos caracteres são provenientes da observação de espécimes da família e propostos aqui. Os demais caracteres oriundos de Reis (1998) e Britto (2003) e que compuseram a matriz de dados morfológicos estão listados em anexo com a referida numeração na matriz. Como estes caracteres não foram o foco principal do trabalho, e foram incluídos apenas para dar suporte à topologia, não foram discutidos. A análise da matriz concatenada gerou seis cladogramas igualmente parcimoniosos com índice de consistência 0,34 e índice de retenção 0,56 (Figuras 1-3).

### Canal supraorbital

**Sinônimo:** ramo supraorbital (Collinge, 1895): *Hoplosternum littorale*.

#### 1. Canais laterossensoriais cefálicos:

(IC= 1,00; IR=1,00)

##### (0) presente

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos* *Astroblepus* sp., *Hemipsilichthys nimius*, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

##### (1) ausente

*Scoloplax distolothrix*

Os canais laterossensoriais cefálicos são compostos de neuromastos que através de ramificações tubulares podem abrir na superfície da pele por poros percorrendo a porção do crânio. Scoloplacidae apresenta uma extensa redução ou perda total dos canais laterossensoriais cefálicos em quase todas as espécies do gênero, exceto *Scoloplax dicra*, espécie primitiva dentro de *Scoloplax*, que ainda possui um pequeno resquício do canal pré-opercular e canal supraorbital, mas altamente reduzido. O táxon representante de Scoloplacidae utilizado neste estudo, foi *Scoloplax distolothrix*, espécie que compartilha a condição derivada de perda de canais laterossensoriais cefálicos. A utilização deste táxon foi apenas pela disponibilidade do material para execução do trabalho.

Desta forma, todos os outros caracteres codificados para *Scoloplax distolothrix* são considerados como inaplicáveis, entretanto, como há na literatura descrições acerca de algumas estruturas referentes ao sistema laterossensorial cefálico em *Scoloplax dicra*, quando possível, foram discutidos baseadas em bibliografias disponíveis da família (Schaefer, 1990; Schaefer, 1988). Todos os outros Loricarioidea apresentam canais laterossensoriais cefálicos na cabeça.

## 2. Número de poros no nasal (Britto, 2003: 47; Vera-Alcaraz, 2013: 115):

(IC= 0,08; IR= 0,29)

### (0) três

*Aspidoras albater*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

### (1) dois

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgalaeus*, *Corydoras acensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras eliisae*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras griseus*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Astroblepus* sp e *Hemipsilichthys nimius*

### (?) indeterminado

*Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras tukano* e *Scleromystax lacerdai*

### (-) inaplicável

*Scoloplax distolothrix*

O nasal compreende a porção anterior do canal supraorbital. *Nematogenys inermis* e os Trichomycteridae analisados apresentam três poros no canal nasal: o poro supraorbital 1 (s1), localizado na extremidade anterior do canal supraorbital, ou seja, na saída anterior do túbulo nasal; o poro supraorbital 2 (s2), localizado próximo a extremidade anterior do nasal

ou da metade anterior do nasal e o poro supraorbital 3 (s3), localizado entre a extremidade posterior do nasal e a margem anterior do canal laterossensorial no frontal (Arratia & Huaquín, 1995). Esta condição é observada em muitos Siluriformes, incluindo Diplomystidae, considerado táxon primitivo dentro da Ordem.

Algumas espécies de *Aspidoras* e *Corydoras*, também apresentam três poros no canal nasal, o poro s1, na ponta anterior do túbulo, o poro adicional que está próximo a margem posterior do túbulo e o poro s3 na ponta posterior do túbulo nasal. O poro entre o s1 e s3 encontrado nestas espécies, não é considerado homólogo ao poro s2 de *Nematogenys inermis* e muitos Trichomycteridae. Nestas espécies, o poro adicional é localizado mais proximamente do poro s3 e não do s1, tão próximo que muitas vezes pode ser unido ao poro s3, diferentemente do poro s2, que está localizado na região anterior do canal, mais próximo ao poro s1, como descrito por Arratia & Huaquín (1995).

Neste caso, um poro é formado pela união de dois poros. Segundo Allis (1889), *half-pores*, são formados a partir da fusão de dois poros, ou seja, a partir de duas aberturas de neuromastos do canal. Nestas espécies em que há o encontro de dois poros, pode ser considerado como “*half-pores*”.

Astroblepidae, Loricariidae, Callichthyinae e alguns *Scleromystax* compartilham a condição de apresentar somente dois poros no canal nasal, o s1 e s3.

Algumas espécies que não tiveram suas codificações precisas foram codificadas como “?”. *Scoloplax distolothrix* foi considerado como inaplicável, uma vez que não possui canal laterossensorial nasal.

A presença de dois poros no nasal pode ser considerada como sinapomorfia para Callichthyidae com reversão para o estado “0” em algumas espécies de *Aspidoras*, *Corydoras* e *Scleromystax barbatus*.

### 3. Nasal com expansão óssea:

(IC= 1,00; IR= 1,00)

#### (0) ausente

*Astroblepus* sp, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

#### (1) presente

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras diffluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistiis*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras*

*splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos* e *Hemipsilichthys nimius*

**(-) inaplicável**

*Scoloplax distolothrix*

O túbulo nasal está associado a porção mais anterior do canal supraorbital, geralmente encontrado paralelamente ao eixo sagital do corpo. Este túbulo pode ser carnoso ou ossificado. *Nematogenys*, *Copionodon*, *Trichogenes* e *Astroblepus* não apresentaram expansão lamelar óssea ao redor do nasal.

Callichthyidae e Loricariidae, apresentam uma projeção ossificada no túbulo nasal. Esta projeção é expandida contornando quase o comprimento do túbulo nasal. *Scoloplax distolothrix* não apresenta canal supraorbital e foi codificado como inaplicável.

A presença de expansão óssea no nasal foi considerada como sinapomorfia para Callichthyidae e ocorre independentemente em *Hemipsilichthys nimius*.

**4. Porção anterior do canal supraorbital (Reis, 1998: 12; Vera-Alcaraz, 2013: 117)-modificado:**

(IC= 0,50; IR= 0,89)

**(0) exclusivamente no frontal (Fig 5)**

*Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Hemipsilichthys nimius*, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

**(1) no frontal e etmoide lateral (Fig 6)**

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata* e *Astroblepus* sp

**(-) inaplicável**

*Scoloplax distolothrix*

O canal supraorbital em Siluriformes apresenta um padrão generalizado entre os ossos pelos quais percorre. Este canal geralmente está associado aos ossos parietossupraoccipital, frontal e nasal (Arratia & Huaquín, 1995). Dentro de Loricarioidea, há algumas variações nos ossos pelos quais o canal supraorbital percorre. Em Callichthyinae e Astroblepidae o canal supraorbital percorre o etmoide lateral antes de entrar no nasal.

*Nematogenys inermis*, Trichomycteridae, Loricariidae e Corydoradinae apresentam a porção anterior do canal supraorbital percorrendo o frontal e entrando direto no nasal, sem percorrer o etmoide lateral. *Scoloplax distolothrix* não apresenta o canal supraorbital e foi codificado como inaplicável.

O canal supraorbital percorrendo o etmoide lateral é interpretado como sinapomorfia para Callichthyinae, ocorrendo independentemente em Astroblepidae.

## 5. Extensão da abertura do poro do ramo epifisial do canal supraorbital (Britto, 2003: 46; Vera-Alcaraz, 2013: 118):

(IC= 0,50; IR= 0,75)

### (0) meio do frontal (Fig 5)

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras bondi*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

### (1) próximo a fontanela frontal (Fig 7)

*Corydoras acutus*, *Corydoras blochi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras treitlii* e *Corydoras vittatus*

### (2) no centro da cabeça

*Astroblepus* sp e *Hemipsilichthys nimius*

### (-) inaplicável

*Scoloplax distolothrix*

Segundo Arratia & Huaquín (1995), o ramo epifisial do canal supraorbital é denominado como o ramo medial do canal supraorbital em frente ou perto do nível da barra epifisial. Este ramo é encontrado em muitos Ostariophysi e Siluriformes, mas é ausente em Gymnotiformes e *Diplomystes*. Em espécies de *Olivaichthys* (Diplomystidae), o ramo epifisial, geralmente, é curto, como encontrado em muitos Loricarioidea.

*Nematogenys inermis*, Trichomycteridae, Callichthyinae, *Aspidoras* e a maioria das espécies de *Corydoras* e *Scleromystax* apresentam o ramo epifisial curto e o poro é aberto no meio do frontal. Entretanto, em algumas espécies de *Corydoras*, o ramo epifisial é longo e o poro na ponta distal do ramo é aberto bem próximo a fontanela craniana presente no frontal.

*Astroblepus* e *Hemipsilichthys nimius* apresentam o ramo epifisial extremamente longo, a ponto dos dois ramos contra-laterais se encontram e formam uma única abertura de poro observada medialmente na cabeça e no eixo sagital do corpo. O canal supraorbital em *Scoloplax distolothrix* é ausente.

O ramo epifisial abrindo-se próximo a fontanela frontal pode ser considerado como sinapomorfia para espécies de *Corydoras* da Linhagem 1 (*sensu* Alexandrou *et al.*, 2011), com reversão para o estado “0” em *C. maculifer*. O estado “1” também ocorre independentemente *Corydoras pantanalensis*.

## 6. Posição do ramo epifisial do canal supraorbital:

(IC= 0,14; IR= 0,60)

### (0) paralelamente a margem anterior da barra epifisial (Fig 5)

*Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras garbei*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

### (1) paralelamente a margem posterior da barra epifisial (Fig 6)

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras microgaleus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras splendens* e *Corydoras treitlii*

### (?) indeterminado

*Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras griseus*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras stenoepchalus*, *Corydoras tukano* e *Scleromystax lacerdai*

### (-) inaplicável

*Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras julii*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras trilineatus*, *Astroblepus* sp., *Hemipsilichthys nimius* e *Scoloplax distolothrix*

A superfície dorsomedial do crânio é coberta por um par de ossos frontais. De modo geral, cada frontal entra em contato através de uma ossificação no eixo sagital do corpo, denominada de barra epifisial, que se forma na porção medial da fontanela craniana (Weitzman, 1964). Nesta barra está associado o ramo epifisial (s6 *sensu* Arratia & Huaquín, 1995), que é uma ramificação do canal supraorbital. Este ramo apresenta variações na posição da abertura do poro em relação a barra epifisial.

*Nematogenys*, *Copionodon*, *Trichogenes*, *Scleromystax* e a maioria das espécies de *Aspidoras* apresentaram o poro do ramo epifisial abrindo paralelamente a margem anterior da barra epifisial. Em *Callichthyinae*, *Aspidoras microgaleus* e algumas *Corydoras* de diferentes linhagens *sensu* Alexandrou *et al.* (2011), como *C. acutus*, *C. cervinus*, *C.*

*stenocephalus* e *C. treitlii* (“Linhagem 1” de *Corydoras sensu Alexandrou et al.*, 2011); *C. hastatus* (“Linhagem 4” de *Corydoras sensu Alexandrou et al.*, 2011); *Corydoras splendens* (“Linhagem 8” de *Corydoras sensu Alexandrou et al.*, 2011), adquiriram, de forma independente, o ramo epifisial posicionado paralelamente à margem posterior da barra epifisial.

Algumas espécies de *Corydoras*, como *C. difluviatilis*, *C. ehrhardti*, *C. julii*, *C. nattereri*, *C. paleatus* e *C. trilineatus* foram codificadas como inaplicáveis devido à ausência da fontanela craniana, e conseqüentemente, da barra epifisial. Nestas espécies, os pares do frontal entram em contato diretamente entre si.

Outras espécies foram codificadas como “?”, devido a imprecisão na visualização dos exemplares. *Scoloplax distolothrix* foi codificado como inaplicável por não apresentar canal supraorbital. *Astroblepus* sp e *Hemipsilichthys nimius* foram codificados como inaplicáveis pois o poro presente neles não está posicionado paralelamente a barra epifisial e sim, medialmente a cabeça, como discutido no caráter anterior.

O ramo epifisial localizado paralelamente a margem posterior da barra epifisial é interpretado como sinapomorfia para Callichthyinae e ocorre independentemente em espécies de *Aspidoras* e *Corydoras*.

## 7. Posição do poro supraorbital 3 (s3):

(IC= 0,29; IR= 0,60)

### (0) restrito ao nasal (Fig 4)

*Callichthys callichthys*, *Megalechis thoracata*, *Hoplosternum littorale*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras bondi*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras splendens*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax prionotos*, *Astroblepus* sp, *Hemipsilichthys nimius*, *Nematogenys inermis* e *Copionodon orthiocarinatus*

### (1) restrito ao frontal

*Trichogenes longipinnis*

### (2) entre o nasal e etmoide lateral (Fig 6)

*Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Megalechis picta*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*

### (3) entre o nasal e frontal

*Corydoras acutus*, *Corydoras blochi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras griseus*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax lacerdai* e *Scleromystax macropterus*

### (-) inaplicável

*Scoloplax distolothrix*

O poro supraorbital 3 é compartilhado na maioria dos Loricarioidea. Segundo Arratia & Huaquín (1995), a abertura do poro supraorbital 3 (s3) é localizada entre a margem posterior do canal nasal e a margem anterior do frontal. Entretanto, foi observada uma variação na abertura deste poro na superfície da pele em relação aos ossos em Loricarioidea e Callichthyidae.

Muitos Loricarioidea, *Callichthys*, *Hoplosternum*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras*, *Scleromystax barbatus* e *S. prionotos*, todas as espécies de *Corydoras* da Linhagem 5, 6 e 7 (*sensu* Alexandrou *et al.*, 2011), além de espécies das outras linhagens apresentam, de forma independente, a abertura do poro s3 restrita ao nasal. Em *Trichogenes*, o poro s3 é aberto no frontal.

Em *Copionodon*, *Megalechis picta*, *Lepthoplosternum* e *Dianema* o poro s3 abre-se entre o nasal e o etmoide lateral. Muitas espécies de *Corydoras* e algumas de *Scleromystax* apresentam o poro s3 localizado entre o nasal e frontal. *Scoloplax distolothrix* foi codificado como inaplicável por não possuir canal supraorbital.

A abertura do poro s3 entre o nasal e etmoide lateral é considerado sinapomórfico para *Dianema* e *Lepthoplosternum* e ocorre independentemente em *Megalechis picta*.

A abertura do poro s3 entre o nasal e frontal é considerado sinapomorfia para as espécies de *Corydoras* da linhagem 1 (*sensu* Alexandrou *et al.*, 2011), com reversão para o estado “0” em *Corydoras treitlii*. Ocorre também independentemente em algumas espécies de *Scleromystax* e espécies de *Corydoras* de outras linhagens.

## 8. Formato do túbulo laterossensorial nasal:

(IC= 0,14; IR= 0,25)

### (0) levemente curvado lateralmente e divergente ao eixo sagital do corpo (Fig 8A)

*Hoplosternum littorale*, *Megalechis picta*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Hemipsilichthys nimius*, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

### (1) aproximadamente reto e paralelo ao eixo sagital do corpo (Fig 8B)

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras griseus*, *Corydoras loretoensis* e *Corydoras pantanalensis*

### (2) extremamente curvado lateralmente e divergente ao eixo sagital do corpo (Fig 8C)

*Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras julii*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras splendens*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras trilineatus* e *Astroblepus* sp

**(-) inaplicável***Scoloplax distolothrix*

O túbulo laterossensorial nasal compreende a porção mais anterior do canal supraorbital. Este túbulo pode apresentar variação em seu formato e na posição em relação ao eixo do corpo em Loricarioidea e nos Callichthyidae. A maioria dos Loricarioidea apresentam o túbulo com formato levemente curvado lateralmente e divergente ao eixo sagital do corpo. Este estado é compartilhado em *Hoplosternum littorale*, *Megalechis picta*, *Aspidoras albater*, *A. poecilus*, *Scleromystax barbatus*, *S. macropterus* e algumas espécies de *Corydoras*.

De forma distinta, em *Callichthys callichthys*, *Dianema*, *Lepthoplosternum*, *Megalechis thoracata*, *Corydoras ellisae*, *C. flaveolus*, *C. griseus*, *C. loretoensis*, *C. pantanalensis*, *Scleromystax prionotos*, *Aspidoras belenos*, *A. microgalaeus* o canal laterossensorial do nasal é paralelo ao eixo sagital do corpo apresentando um túbulo aproximadamente reto.

Astroblepidae, *Corydoras aeneus*, *C. araguaiensis*, *C. ephippifer*, *C. julii*, *C. nattereri*, *Corydoras splendens*, *C. sterbai*, *C. trilineatus* também apresentam o canal laterossensorial do nasal divergente ao eixo sagital do corpo, mas com o formato extremamente curvado lateralmente. *Scoloplax distolothrix* foi considerado inaplicável.

O túbulo aproximadamente reto e paralelo ao eixo sagital do corpo é interpretado como sinapomorfia para Callichthyinae, com reversão para o estado “0” em *Megalechis picta* e *Hoplosternum littorale*. Ocorre também independentemente em espécies de *Aspidoras* e *Corydoras*.

**Canal infraorbital**

**Sinônimo:** sistema infraorbital (Pollard, 1892): *Corydoras paleatus*; ramo suborbital (Collinge, 1895): *Hoplosternum littorale*.

**9. Associação dos túbulos suborbitais com as placas ósseas:**

(IC= 1,00; IR= 1,00)

**(0) não associado***Astroblepus* sp, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis***(1) associado***Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*,

*Aspidoras microgaleus, Aspidoras poecilus, Corydoras acutus, Corydoras acrensis, Corydoras adolfoi, Corydoras aeneus, Corydoras araguaiaensis, Corydoras blochi, Corydoras bondi, Corydoras cervinus, Corydoras diffluviatilis, Corydoras ehrhardti, Corydoras elegans, Corydoras ellisae, Corydoras ephippifer, Corydoras flaveolus, Corydoras garbei, Corydoras gracilis, Corydoras griseus, Corydoras guianensis, Corydoras haraldshultzi, Corydoras hastatus, Corydoras julii, Corydoras melanistius, Corydoras loretoensis, Corydoras maculifer, Corydoras melanistius, Corydoras multimaculatus, Corydoras nattereri, Corydoras oiapoquensis, Corydoras paleatus, Corydoras pantanalensis, Corydoras polystictus, Corydoras schwartzi, Corydoras similis, Corydoras sodalis, Corydoras splendens, Corydoras stenocephalus, Corydoras sterbai, Corydoras treitlii, Corydoras trilineatus, Corydoras tukano, Corydoras vittatus, Scleromystax barbatus, Scleromystax macropterus, Scleromystax prionotos e Hemipsilichthys nimius*

**(-) inaplicável**

*Scoloplax distolothrix*

Bockmann (1998) recomenda a individualização de cada túbulo ossificado do canal infraorbital principal, que é demarcado por dois poros sensoriais consecutivos. Segundo o autor, é errôneo o modo como são inferidas as homologias da série infraorbital de Siluriformes e Gymnotiformes com os outros Ostariophysi, por possuírem origem ontogenética distintas e desta forma, não serem elementos homônimos.

O autor argumenta que os túbulos circundantes à órbita sem placas ósseas encontrados em Siluriformes e Gymnotiformes não são homólogos a série infraorbital dos outros Ostariophysi, e são erroneamente chamados de ossos infraorbitais. Para o autor, o correto uso da terminologia para estes peixes seria túbulos sub-orbitais e não placas (ossos) infraorbitais em Siluriformes e Gymnotiformes.

Em Loricarioidea, Loricariidae e Callichthyidae apresentam placas ósseas associadas aos túbulos infraorbitais. Diferentemente dos outros Loricarioidea, onde os túbulos infraorbitais não apresentam associação com placas ósseas (infraorbitais) e foram tratados como túbulos. Scoloplacidae não apresenta canais infraorbitais.

Os túbulos suborbitais associados as placas ósseas é considerado como sinapomorfia para Callichthyidae e ocorre independentemente em *Hemipsilichthys nimius*.

**10. Número de túbulos da série infraorbital (Vera-Alcaraz, 2013: 119)- modificado:**

(IC= 0,75; IR= 0,90)

**(0) nove**

*Nematogenys inermis*

**(1) cinco**

*Astroblepus sp, Hemipsilichthys nimius e Trichogenes longipinnis*

**(2) três**

*Aspidoras albater, Aspidoras belenos, Aspidoras microgaleus, Aspidoras poecilus, Corydoras acutus, Corydoras acrensis, Corydoras adolfoi, Corydoras aeneus, Corydoras araguaiaensis, Corydoras blochi, Corydoras bondi, Corydoras cervinus, Corydoras diffluviatilis, Corydoras ehrhardti, Corydoras elegans, Corydoras ellisae, Corydoras ephippifer, Corydoras flaveolus, Corydoras garbei, Corydoras gracilis, Corydoras griseus, Corydoras guianensis, Corydoras haraldshultzi, Corydoras hastatus,*

*Corydoras julii*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos* e *Copionodon orthiocarinatus*

### **(3) um**

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta* e *Megalechis thoracata*

### **(-) inaplicável**

*Scoloplax distolothrix*

O ramo encontrado ântero-dorsalmente na série de túbulos infraorbitais, que possui, geralmente orientação transversa e paralelamente ao nasal em *Nematogenys* e *Trichomycteridae*, i2 (*sensu* Arratia & Huaquín, 1995), foi tratado como independente dos outros ramos presentes na série infraorbital. Esta recomendação foi proposta por Pastana (2014), que denominou este ramo de A1, por inferir esta região como o osso antorbital. Tal decisão foi tomada porque há evidências de que esta porção apresenta origem ontogenética distinta das demais porções do canal infraorbital (Lekander, 1949). Desta forma, a contagem dos túbulos entre dois poros consecutivos da série infraorbital em *Nematogenys* e *Trichomycteridae* não incluíram este ramo (i2 *sensu* Arratia & Huaquín, 1995; A1 *sensu* Pastana, 2014).

*Nematogenys inermis* possui nove túbulos ao longo da série infraorbital. *Trichogenes*, *Astroblepidae* e *Hemipsilichthys nimius* apresentaram cinco túbulos. Em *Copionodon* e *Corydoradinae*, foram observados três túbulos percorrendo a série infraorbital. *Callichthyinae* apresenta somente um túbulo na porção posterior da órbita. *Scoloplax distolothrix* não apresenta canal infraorbital.

A presença de um túbulo na série infraorbital é interpretado como sinapomorfia para *Callichthyinae*.

## **11. Canal laterossensorial na porção principal do infraorbital 2:**

(IC= 0,17; IR= 0,48)

### **(0) ocupando toda a porção principal (Fig 9)**

*Dianema urostriatum*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras similis*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos* e *Hemipsilichthys nimius*

### **(1) ocupando e ultrapassando toda a porção principal (Fig 14C)**

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*,

*Corydoras blochi*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistiuis*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens* e *Corydoras treitlii*

### **(-) inaplicável**

*Astroblepus* sp, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus*, *Trichogenes longipinnis* e *Scoloplax distolothrix*

A porção principal do infraorbital é referida como a porção ossificada formada em volta do túbulo no mesmo nível de ossificação nas laterais. O nível de ossificação em torno do túbulo pode variar com o túbulo ocupando toda esta porção e chegando a porção ventral no mesmo nível da ossificação ou podendo percorrer toda esta ossificação e ultrapassá-la.

Em *Hemipsilichthys nimius*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Dianema urostriatum*, *Scleromystax*, *Aspidoras* e algumas espécies de *Corydoras*, o túbulo ocupa toda a porção principal de ossificação e percorre até a margem ventral do infraorbital 2. Nos outros Callichthyinae e em algumas *Corydoras*, o túbulo ultrapassa a porção principal de ossificação do infraorbital 2 e o poro abre-se na porção ventral sem associação com a ossificação óssea circundante.

Outros Loricarioidea foram codificados como inaplicáveis, uma vez que não apresentam qualquer tipo de ossificação lamelar além do túbulo, como observado em Loricariidae e Callichthyidae.

O canal laterossensorial ocupando e ultrapassando toda a porção principal do infraorbital 2 é interpretado como sinapomorfia para Callichthyinae, com reversão para o estado “0” em *Dianema urostriatum* e *Lepthoplosternum altamazonicum* e sinapomorfia para espécies de *Corydoras* da Linhagem 8 (*sensu* Alexandrou *et al.*, 2011), com ocorrência independente em algumas espécies de *Corydoras* das Linhagens 1, 5, 6 e 9 (*sensu* Alexandrou *et al.*, 2011).

## **12. Canal laterossensorial da série infraorbital e placas ósseas:**

(IC= 0,33; IR= 0,60)

### **(0) não formando um ângulo (Fig 14B)**

*Dianema urostriatum*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistiuis*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos* *Astroblepus* sp, *Hemipsilichthys nimius*, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

**(1) formando um ângulo (Fig 14A; 14C)**

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta* e *Megalechis thoracata*

**(-) inaplicável**

*Scoloplax distolothrix*

O canal infraorbital quando percorre posteriormente e/ou ventralmente a órbita, pode formar um ângulo de 90° quando combinados com as placas ósseas.

Em Corydoradinae e outros Loricarioidea, os túbulos, quando associados às placas dérmicas ou não, formam um contínuo arredondado circundando a órbita e não formando um ângulo a partir de duas retas, como em alguns Callichthyinae, como *Dianema urostriatum*, *Lepthoplosternum altamazonicum* e *Lepthoplosternum beni*.

Em *Callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Hoplosternum*, *Lepthoplosternum pectorale* e *Megalechis*, o túbulo posterior à órbita forma uma reta, enquanto o infraorbital 1 também forma uma reta e quando combinados, podem formar um ângulo de 90°, ou seja, duas semirretas partindo do mesmo ponto de origem. *Scoloplax distolothrix* não possui canal supraorbital e foi codificado como inaplicável.

A formação de um ângulo entre o canal infraorbital e as placas ósseas (infraorbitais) pode ser considerado como sinapomorfia para Callichthyinae com reversão para o estado “0” em *Lepthoplosternum altamazonicum*, *L. beni* e *Dianema urostriatum*.

**13. Porção anterior do canal laterossensorial infraorbital:**

(IC= 0,17; IR= 0,38)

**(0) chegando a margem anterior da órbita e ultrapassando-a (Fig 10)**

*Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras bondi*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras julii*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Scleromystax lacerdai*, *Astroblepus* sp, *Hemipsilichthys nimius*, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

**(1) não ultrapassando a margem anterior da órbita (Fig 9; Fig 12)**

*Corydoras adolfoi*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax macropterus* e *Scleromystax prionotos*

**(-) inaplicável**

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata* e *Scoloplax distolothrix*

O canal laterossensorial é formado no esfenótico e desce posteriormente a órbita, contornando-a, com sua porção anterior podendo chegar até a ponta do focinho. Em *Aspidoras* e algumas espécies de *Corydoras* e nos outros Loricarioidea, o canal laterossensorial contorna a órbita, estendendo-se e chegando até a margem anterior da órbita ou mesmo ultrapassando-a. Algumas espécies de *Corydoras* e a maioria de *Scleromystax* apresentam o canal relativamente curto estendendo-se apenas paralelamente até a região medial da órbita. Callichthyinae não apresenta uma porção anterior do canal laterossensorial que contorna a órbita ventralmente, uma vez que não possui túbulos no infraorbital 1 e *Scoloplax distolothrix* não apresenta canais infraorbitais, por isso, foram codificados como inaplicáveis.

O canal infraorbital percorrendo até a margem anterior da órbita é interpretado como sinapomorfia para Corydoradinae, com reversão para o estado “0” em *Aspidoras*, *Scleromystax lacerdai* e espécies de *Corydoras* das linhagens 1, 7, 8 e 9 (*sensu* Alexandrou *et al.*, 2011)

#### 14. Abertura do poro infraorbital 4 (i4):

(IC= 0,11; IR= 0,35)

##### (0) formando um ramo (Fig 9)

*Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras julii*, *Corydoras griseus*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Astroblepus* sp, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

##### (1) compreendendo a largura do canal (Fig 12)

*Corydoras acrensis*, *Corydoras bondi*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis* e *Hemipsilichthys nimius*

##### (2) menor do que a largura do canal (Fig 13)

*Corydoras acutus*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus* e *Scleromystax prionotos*

##### (-) inaplicável

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata* e *Scoloplax distolothrix*

O poro infraorbital 4 (i4) nos Callichthyidae é denominado como o poro aberto na superfície da pele localizado na porção posterior do canal laterossensorial infraorbital associado ao infraorbital 1, entre os poros i3 e i5 no canal laterossensorial infraorbital.

Nos Loricarioidea basais e Astroblepidae, os poros se abrem após prolongamentos tubulares. Esta condição também foi observada em todos as espécies de *Aspidoras* e *Scleromystax barbatus*. Em *Hemipsilichthys nimius* e algumas espécies de *Corydoras*, o poro se abre na superfície da pele compreendendo toda a largura do canal laterossensorial. Na maioria das espécies de *Scleromystax* e muitas de *Corydoras*, a abertura do poro é menor do que a largura do canal. *Scoloplax distolothrix* não apresenta canais laterossensoriais infraorbitais e foi codificado como inaplicável.

O poro menor do que a largura do canal é interpretado como sinapomorfia para as espécies de *Corydoras* da Linhagem 6 (*sensu* Alexandrou *et al.*, 2011) com reversão para o estado “1” em *Corydoras nattereri*. Ocorre independentemente em todas as outras linhagens, exceto a Linhagem 4.

Também é sinapomorfia para *Scleromystax* com reversão para o estado “0” em *Scleromystax barbatus*.

## 15. Posição da abertura do poro infraorbital 3 (i3) em relação ao infraorbital 1:

(IC= 0,17; IR= 0,39)

### (0) poro se abre próximo a margem ventral do infraorbital 1 (Fig 11)

*Aspidoras microgaleus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras melanistiis*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras tukano*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus* e *Scleromystax prionotos*

### (1) poro se abre na margem ventral do infraorbital 1 (Fig 9)

*Corydoras polystictus* e *Scleromystax barbatus*

### (2) poro se abre na metade da altura do infraorbital 1 (Fig 10)

*Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras julii*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras vittatus* e *Hemipsilichthys nimius*

### (-) inaplicável

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Astroblepus* sp., *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus*, *Trichogenes longipinnis* e *Scoloplax distolothrix*

O poro infraorbital 3 (i3) em Callichthyidae é denominado como o poro aberto na superfície da pele localizado na ponta anterior do canal laterossensorial associado ao infraorbital. A expansão do infraorbital 1 é variável dentro da subfamília e já foi discutida por vários autores, podendo ser observada expansões tanto anteriormente, como ventralmente e conseqüentemente do canal e da abertura do poro através da superfície da

pele em relação a ossificação. A maioria das espécies de *Scleromystax*, *Aspidoras microgaleus* e espécies de todas as linhagens de *Corydoras* apresentam a abertura do poro proximamente a margem ventral do infraorbital 1.

Em *Corydoras polystictus* e *Scleromystax barbatus*, o poro se abre exatamente na margem ventral do infraorbital 1, ocorrendo independentemente.

Outra condição observada é quando o poro se abre na metade da altura da ossificação do osso infraorbital 1, como nas outras espécies de *Aspidoras*, espécies de todas as linhagens de *Corydoras* e em *Hemipsilichthys nimius*.

Callichthyinae não apresenta canais no infraorbital 1 e *Scoloplax distolothrix* perde os canais infraorbitais. Os outros Loricarioidea apresentam o poro infraorbital 3 (i3) em outra posição, além de não possuírem associação com as placas dérmicas. Desta forma, foram considerados como incomparáveis e codificados como inaplicáveis.

O poro i3 abrindo-se na metade da altura do infraorbital 1 é considerado sinapomorfia para *Aspidoras*, com reversão ao estado “0” em *Aspidoras microgaleus*. Também é considerado sinapomorfia para as espécies da Linhagem 1 de *Corydoras* (*sensu* Alexandrou *et al.*, 2011), com reversão ao estado “0” em *Corydoras ellisae* e *C. cevinus*. Ocorre independentemente em espécies de *Corydoras* de todas as outras linhagens, exceto da Linhagem 4.

## 16. Canal laterossensorial no infraorbital 1:

(IC= 1,00; IR= 1,00)

### (0) ausente

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta* e *Megalechis thoracata*

### (1) presente

*Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras diffluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos* e *Hemipsilichthys nimius*

### (-) inaplicável

*Astroblepus* sp., *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus*, *Trichogenes longipinnis* e *Scoloplax distolothrix*

Em Callichthyidae, o canal infraorbital é formado no esfenótico e desce ventralmente, entrando na série infraorbital. Em Callichthyinae, o túbulo da série infraorbital

só está associado ao infraorbital 2, diferentemente da condição observada em Corydoradinae e *Hemipsilichthys nimius*, onde o canal percorre o infraorbital 1.

A presença do osso infraorbital 1 sem canais laterossensoriais em Callichthyinae, apoia a hipótese de não associação entre estas estruturas, e a evidência de que não apresentam origem conjunta ou dependente, corroborando com a hipótese de Allis (1904), Lekander (1949), Bockmann (1998) e Pastana (2014).

Os outros Loricarioidea foram codificados como inaplicáveis, uma vez que os túbulos não estão associados aos ossos e não podem ser comparáveis.

A presença do canal laterossensorial no infraorbital 1 é considerada sinapomorfia para Corydoradinae e ocorre independentemente em *Hemipsilichthys nimius*.

## 17. Posição do poro infraorbital 6 (i6):

(IC= 0,40; IR= 0,79)

### (0) entre o esfenótico e a série infraorbital (Fig 11)

*Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Megalechis picta*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras diffluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistiis*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos* e *Hemipsilichthys nimius*

### (1) restrito a série infraorbital

*Callichthys callichthys* e *Corydoras griseus*

### (2) restrito ao esfenótico (Fig 12)

*Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum pectorale* e *Megalechis thoracata*

### (-) inaplicável

*Astroblepus* sp., *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus*, *Trichogenes longipinnis* e *Scoloplax distolothrix*

O canal infraorbital bifurca-se no esfenótico em muitos bagres, exceto Ictaluridae, onde sai do frontal (Lundberg, 1982). Este padrão foi observado em todos os Loricarioidea analisados, onde o canal desce paralelamente ao eixo do corpo, circundando posteriormente a órbita. Em espécimes juvenis de *Callichthys callichthys*, foi observado um padrão na formação do poro encontrado póstero-dorsal à órbita. Nestes espécimes, observou-se que este poro é formado quando o túbulo posterior a órbita entra em contato com o túbulo que desce do esfenótico no decorrer da ossificação dos túbulos. Este poro foi inferido como o poro infraorbital 6 (i6) para Callichthyidae e Loricariidae, por apresentarem modificações nas placas ósseas e apresentou variações em relação a posição onde é formado.

Em *Hemipsilichthys nimius*, muitos *Lepthoplosternum*, *Dianema*, *Megalechis picta* e a maioria dos Corydoradinae, o poro i6 abre-se entre o esfenótico e a série infraorbital. Em *Callichthys callichthys* e *Corydoras griseus* apresentaram o poro i6 abrindo na série infraorbital, ou seja, associado ao infraorbital 2. Outros Callichthyinae apresentaram o poro i6 abrindo na superfície da pele no esfenótico. Os demais Loricarioidea foram codificados como inaplicáveis porque esta estrutura não pode ser comparável.

*Corydoras griseus* compartilha, independentemente, a abertura do poro i6 na série infraorbital com *Callichthys callichthys* e a abertura do poro i6 restrita ao esfenótico ocorre independentemente em *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum pectorale* e *Megalechis thoracata*.

### Canal ótico

**Sinônimo:** canal principal (Pollard, 1892): *Corydoras paleatus*; canal principal (Collinge, 1895): *Hoplosternum littorale*; canal principal (Herrick, 1901): *Callichthys* sp; canal temporal (Lima & Britto, 2001): *Aspidoras taurus*.

#### 18. Poro adicional no canal laterossensorial no esfenótico (Vera-Alcaraz, 2013: 122):

(IC= 0,20; IR= 0,64)

##### (0) ausente

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras bondi*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Astroblepus* sp, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus*, *Trichogenes longipinnis* e *Hemipsilichthys nimius*

##### (1) presente (Fig 10)

*Corydoras acensis*, *Corydoras acutus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras garbei*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras vittatus* e *Scleromystax lacerdai*

##### (-) inaplicável

*Scoloplax distolothrix*

O osso esfenótico em Callichthyidae está localizado medialmente à cabeça, anteriormente em contato com o frontal, ventralmente em contato com o infraorbital 2 e posteriormente em contato com o pterótico composto. Neste osso é observado o contato dos canais supraorbital, infraorbital e ótico, ou seja, o canal que entra anteriormente no frontal, o que desce ventralmente na série infraorbital e o que entra posteriormente no pterótico composto.

O canal ótico foi definido como o canal após o limite do contato entre o canal supraorbital e canal infrarorbital, no osso esfenótico, e estende-se posteriormente até o contato com o ramo do canal pré-opercular, presente no pterótico composto.

Todas as espécies de *Corydoras* referente a Linhagem 1 (*sensu* Alexandrou *et al.*, 2011), um poro adicional é aberto na superfície da pele no canal laterossensorial que percorre o esfenótico. Este caráter pode ser considerado uma sinapomorfia para este clado e ocorre independentemente em *Corydoras acrensis*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras garbei* e *Scleromystax lacerdai*. Outros Callichthyidae não apresentaram qualquer poro adicional no esfenótico, bem como os outros Loricarioidea.

## 19. Posição do poro adicional no canal laterossensorial no esfenótico:

(IC= 1,00; IR= 1,00)

### (0) no canal supraorbital

*Corydoras acrensis*, *Corydoras acutus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras vittatus* e *Scleromystax lacerdai*

### (1) no canal ótico

*Corydoras garbei*

### (-) inaplicável

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras adolfi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras bondi*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Astroblepus* sp, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus*, *Trichogenes longipinnis* e *Hemipsilichthys nimius*

O esfenótico apresenta o contato entre os canais supraorbital, infraorbital e ótico, como discutido acima. Esta ramificação que divide o canal em direções é encontrada no meio do esfenótico. Dentre as espécies de *Corydoras* que contém o poro adicional no canal laterossensorial que percorre o esfenótico, *Corydoras garbei* apresenta o poro em vista ântero-posterior após o contato entre estes canais, ou seja, no canal ótico, diferentemente da condição observada nas outras espécies que compartilham a presença do poro adicional no canal laterossensorial no esfenótico, onde o poro é aberto antes do contato entre o canal supraorbital, canal infraorbital e canal ótico, ou seja, o poro adicional é aberto no canal supraorbital. Este caráter pode ser considerado como uma autapomorfia para *Corydoras garbei*.

Outros Callichthyidae e Loricarioidea foram tratados como inaplicáveis, uma vez que não apresentam poro adicional no canal laterossensorial no esfenótico.

### Canal pós-ótico

**Sinônimo:** canal principal (Pollard, 1892): *Corydoras paleatus*; canal principal (Collinge, 1895): *Hoplosternum littorale*; canal principal (Herrick, 1901): *Callichthys* sp; canal pósótico-temporal (Vera-Alcaraz, 2013): Callichthyidae.

#### 20. Ramo pterótico:

(IC= 1,00; IR= 1,00)

##### (0) presente

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Hemipsilichthys nimius*, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

##### (1) ausente

*Astroblepus* sp

##### (-) inaplicável

*Scoloplax distolothrix*

O ramo pterótico foi citado em estudos da Ordem Siluriformes que datam desde o início do século XX e é reconhecido como o ramo posterolateral que se abre através da pele no canal pós-ótico (ou temporal) que percorre o osso pterótico (Herrick, 1901; Fink & Fink, 1981; Lundberg, 1975; Arratia & Gayet, 1995)

Tal ramo foi considerado como uma sinapomorfia para Siluriformes (Fink & Fink, 1981; Arratia & Gayet, 1995) e a sua ausência secundária como uma sinapomorfia para Loricarioidea. Tal hipótese foi refutada posteriormente por Schaefer & Aquino (2000), onde reportaram este ramo em todos os Loricarioidea, exceto Astroblepidae e consideraram que este ramo pode apresentar uma variação quanto ao osso à qual está posicionado, ou seja, não necessariamente pode ser encontrado somente percorrendo o osso pterótico, mas outros ossos.

Pastana (2014) revisou a homologia deste ramo e encontrou esta estrutura em Characiformes, Ostariophysi e Teleostei basais, refutando a hipótese de que este ramo seria presente somente em Siluriformes.

Em todos os Loricarioidea analisados, o ramo pterótico foi encontrado, exceto em *Astroblepus* sp. *Scoloplax distolothrix* não apresenta o canal pós-ótico, à qual o ramo pterótico é encontrado e foi codificado como inaplicável.

## **21. Ramo adicional no canal pós-ótico no pterótico (Reis, 1998: 11; Vera-Alcaraz, 2013: 125):**

(IC= 0,33; IR= 0,81)

### **(0) ausente (Fig 15)**

*Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Hemipsilichthys nimius* e *Copionodon orthiocarinatus*

### **(1) presente (Fig 16)**

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Nematogenys inermis* e *Trichogenes longipinnis*

### **(-) inaplicável**

*Scoloplax distolothrix*

O canal pós-ótico foi denominado por Schaefer & Aquino (2000) para se referir ao segmento do crânio de bagres posterior ao ramo pré-opérculo-mandibular, onde os autores argumentaram o uso deste termo porque os Siluriformes perdem o canal supratemporal (Lekander, 1949) e conseqüentemente o ponto de demarcação entre os segmentos do canal pós-ótico e canal temporal. Este canal, frequentemente, percorre os ossos presentes na região posterolateral do crânio dos bagres, como o osso pterótico, que compõe a maior parte desta região. Entretanto, os ossos nessa porção podem ser variáveis em Loricarioidea.

Segundo Aquino & Schaefer (2002) Callichthyidae, Loricariidae, Scoloplacidae e Astroblepidae apresentam a fusão do osso pterótico com o osso póstemporo-supracleitro, diferente do que ocorre com Nematogenyidae e Trichomycteridae, onde o pterótico apresenta uma separação do póstemporo-supracleitro. Tal fusão levou os autores a proporem

uma nomenclatura específica para estes ossos em famílias derivadas de Loricarioidea, chamando-o de pterótico composto.

Os Callichthyinae apresentam três ramos no canal pós-ótico associados ao pterótico composto, assim como *Nematogenys* e *Trichogenes*, mas de forma distinta, associados aos ossos pterótico e subsequentemente, ao póstemporosupracleitro.

A homologia do ramo pterótico de Callichthyinae é problemática, justamente, devido a aparente fusão do pterótico, pós-temporal e supracleitro, características de Loricarioidea derivados (Schaefer, 1990) e algumas hipóteses de homologia foram inferidas ao longo dos estudos em Callichthyidae. Reis (1998) denominou de ramo anterior e ramo posterior para os dois ramos após o ramo pré-opercular. Deste modo, o ramo anterior sendo o ramo adicional e o ramo posterior, consequentemente, o ramo do pterótico (*sensu* Arratia & Gayet, 1995). Hipótese de homologia posteriormente refutada por Schaefer & Aquino (2000), onde denominaram o ramo medial (entre o ramo pré-opercular e o ramo posterior) como o ramo pterótico e o ramo posterior, como o ramo adicional. Suas argumentações estão baseadas em dois critérios para estabelecer as homologias propostos no trabalho: 1) critério topográfico, onde o ramo do pterótico seria o primeiro ramo do canal pós-ótico posterior ao ramo pré-opercular, independentemente de qualquer associação específica com o osso craniano; 2) critério morfológico, onde apenas os ramos associados ao canal pós-ótico seriam ramos do pterótico, eliminando qualquer ranhura ou abertura do osso e tais ramos apresentariam túbulo e poros carnudos.

Hipóteses de homologia são aqui apresentadas de forma distinta da proposta por Schaefer & Aquino (2000) para Callichthyinae e estão alinhadas com as propostas de Reis (1998) e posteriormente com Vera-Alcaraz (2013). O critério morfológico é válido, porque os dois ramos associados ao canal pós-ótico apresentam túbulos e poros carnudos. Entretanto, o critério topográfico pode ser discutido e interpretado de forma distinta em Loricarioidea que apresentam dois ramos no canal pós-ótico e não somente um ramo.

Tal critério proposto por Schaefer & Aquino (2000) é válido para bagres que apresentam somente um ramo posterior ao ramo pré-opercular no canal pós-ótico ou que não apresentam a fusão dos ossos. Porém, Callichthyinae apresenta dois ramos após o ramo pré-opercular no canal pós-ótico e a fusão desses ossos.

Argumentações de que o ramo posterior é o ramo pterótico em Callichthyidae são baseadas nas seguintes características e estão alinhadas com Vera-Alcaraz (2013): o ramo posterior (ramo póstero-lateral *sensu* Reis, 1998; ramo pterótico *sensu* Arratia & Gayet, 1995) de Callichthyinae ramifica-se do canal pós-ótico no mesmo ponto de inserção da ramificação do único canal pós-pré-opercular em Corydoradinae, de um ponto anterior a

margem póstero-dorsal superior do osso. Adicionalmente, o ramo póstero-lateral encontrado em Corydoradinae é extenso e o poro se encontra após uma quilha do pterótico e próximo ou na margem ventral do pterótico, como visualizado em *Callichthys*, *Megalechis* e *Lepthoplosternum*. Os outros Callichthyinae, *Hoplosternum* e *Dianema*, apresentam este ramo na mesma direção, a única modificação é que são curtos, e talvez, por isso, Schaefer & Aquino (2000) inclinaram-se a inferir que este ramo não fosse homólogo ao ramo do pterótico, considerando o ramo anterior como o ramo pterótico.

O ramo adicional em *Nematogenys* e *Trichogenes* foi inferido como o ramo entre o ramo pré-opérculo-mandibular e o ramo do pterótico (L1 *sensu* Schaefer & Aquino, 2000). Corydoradinae e os outros Loricarioidea não apresentaram ramo adicional. *Scoloplax distolothrix* não apresenta canal pós-ótico e foi codificado como inaplicável.

A presença do ramo adicional é considerada sinapomorfia para Callichthyinae e ocorre independentemente em *Nematogenys* e *Trichogenes*.

## **22. Extensão do ramo adicional do canal no pterótico (Vera-Alcaraz, 2013: 126)-modificado:**

(IC= 0,50; IR= 0,67)

### **(0) curto, ocupando metade da altura do pterótico (Fig 17)**

*Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Nematogenys inermis* e *Trichogenes longipinnis*

### **(1) longo, ocupando mais da metade da altura do pterótico (Fig 16)**

*Callichthys callichthys*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*

### **(-) inaplicável**

*Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Hemipsilichthys nimius*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Scoloplax distolothrix*

Como discutido no caráter 21, o ramo adicional está presente em Callichthyinae, *Nematogenys* e *Trichogenes*. Este ramo é variável quanto sua extensão e abertura do poro na superfície da pele. *Trichogenes*, *Hoplosternum* e *Dianema* apresentam o ramo adicional curto, não se estendendo ventralmente, ocupando metade da altura do osso. De forma distinta, em *Nematogenys*, *Callichthys*, *Megalechis* e *Lepthoplosternum*, o ramo adicional

apresenta um prolongamento tubular e ultrapassa metade da altura do osso, podendo ou não chegar, até a margem ventral do osso.

O ramo adicional longo é considerado sinapomorfia para o clado composto por *Callichthys* + *Lepthoplosternum* + *Megalechis*.

### 23. Extensão do ramo pterótico (Vera-Alcaraz, 2013: 127)- modificado:

(IC= 0,50; IR= 0,75)

#### (0) longo, ultrapassando a metade da altura do osso e próximo a margem ventral ou na margem ventral (Fig 13; Fig 15)

*Callichthys callichthys*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras diffluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Hemipsilichthys nimius* e *Nematogenys inermis*

#### (1) curto, ocupando metade da altura do osso (Fig 17)

*Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

#### (-) inaplicável

*Astroblepus* sp e *Scoloplax distolothrix*

Assim como discutido nas seções anteriores, o prolongamento tubular do ramo do pterótico pode variar em sua extensão dentro de Loricarioidea, assim como o osso ao qual o ramo pode ser encontrado. *Copionodon*, *Trichogenes*, *Dianema* e *Hoplosternum* apresentam um túbulo curto antes da formação do poro na superfície da pele, não ultrapassando a metade da altura do osso póstemporosupracleitro ou pterótico composto. Entretanto, o ramo com projeção tubular longa é encontrado em *Nematogenys*, *Hemipsilichthys nimius*, *Callichthys*, *Megalechis*, *Lepthoplosternum* e todos os Corydoradinae observados. Astroblepidae perde o ramo pterótico e *Scoloplax distolothrix* não apresenta canal pós-ótico, desta forma, estes táxons foram codificados como inaplicáveis.

O ramo pterótico curto é considerado sinapomorfia para o clado composto por *Dianema* + *Hoplosternum*.

**24. Posição da abertura do poro do ramo pré-opercular no pterótico (Vera-Alcaraz, 2013: 123)- modificado:**

(IC= 0,06; IR= 0,38)

**(0) distante da margem anterior, em torno na metade da altura do poro até a margem ventral (Fig 13; Fig 16)**

*Callichthys callichthys*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras blochi*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras garbei*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras trilineatus*, *Scleromystax macropterus*, *Hemipsilichthys nimius*, *Nematogenys inermis* e *Copionodon orthiocarinatus*

**(1) próximo da margem anterior ou na margem anterior do pterótico (Fig 17; Fig 18)**

*Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax prionotos* e *Astroblepus* sp

**(-) inaplicável**

*Scoloplax distolothrix*

O ramo pré-opercular é o ponto de contato entre o canal ótico e pós-ótico, sendo encontrado anteriormente no pterótico, em Loricarioidea primitivos ou pterótico composto em Loricarioidea derivados, incluindo Callichthyidae. O poro deste ramo, como observado em alguns exemplares de *Callichthys juvenis*, é formado quando estes canais se encontram e a posição da abertura deste poro pode variar em relação a margem anterior do pterótico ou pterótico composto. *Callichthys*, *Megalechis*, *Lepthoplosternum*, algumas espécies de *Corydoras* e *Scleromystax macropterus* apresentam o poro abrindo distante da margem anterior do osso. *Hoplosternum*, *Dianema*, *Aspidoras*, outros *Scleromystax* e muitas espécies de *Corydoras* apresentam o poro próximo a margem anterior do pterótico. Em algumas espécies de *Corydoras* e *Scleromystax* o poro se abre claramente na margem anterior do pterótico composto.

*Scoloplax distolothrix* foi codificado como inaplicável.

O ramo pré-opercular aberto próximo a margem anterior do pterótico é considerado como sinapomorfia para *Aspidoras* e, de forma independente, para o clado composto por *Hoplosternum* + *Dianema*. Ocorre também independentemente em alguns *Scleromystax* e em espécies de todas as linhagens de *Corydoras*.

## 25. Formato do ramo adicional do canal pós-ótico no pterótico:

(IC= 0,38; IR= 0,50)

### (0) curvado posteriormente (Fig 13)

*Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Nematogenys inermis* e *Trichogenes longipinnis*

### (1) reto (Fig 17)

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum* e *Lepthoplosternum beni*

### (-) inaplicável

*Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras diffluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Astroblepus* sp, *Hemipsilichthys nimius*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Scoloplax distolothrix*

O ramo adicional, como discutido nas seções anteriores, foi denominado como o ramo entre o ramo pré-opercular e o ramo pterótico em *Callichthyinae*, *Nematogenys* e *Trichogenes*. Esta estrutura apresentou uma variação no seu formato dentro destes táxons que possuem. Em *Callichthys*, *Hoplosternum*, *Dianema*, *Lepthoplosternum beni* e *L. altamazonicum*, o ramo adicional é aproximadamente reto e paralelo ao eixo transversal do corpo, com o poro abrindo ventralmente em sua porção distal. Em *Nematogenys*, *Trichogenes*, *Megalechis* e *Lepthoplosternum pectorale*, o ramo adicional apresenta uma curvatura e o poro é aberto direcionando-se para a porção posterior do corpo. Outros Loricarioidea foram codificados como inaplicáveis, uma vez que não possuem o ramo adicional.

O formato reto do ramo adicional é considerado sinapomorfia para o clado composto por *Dianema* + *Hoplosternum* e corre independentemente em *Callichthys* e algumas espécies de *Lepthoplosternum*.

## 26. Extensão do ramo do pré-opérculo no pterótico (Vera-Alcaraz, 2013: 124)-modificado:

(IC= 0,33; IR= 0,86)

### (0) longo, chegando próximo a margem ventral do pterótico (Fig 16)

*Callichthys callichthys*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Astroblepus* sp, *Hemipsilichthys nimius*, *Copionodon orthiocarinatus*, *Nematogenys inermis* e *Trichogenes longipinnis*

**(1) curto, ocupando metade ou menos da altura do pterótico (Fig 15; Fig 17)**

*Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras diffluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistiuis*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treüllii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus* e *Scleromystax prionotos*

**(-) inaplicável**

*Scoloplax distolothrix*

O ramo pré-opercular é formado no pterótico através do contato entre o canal ótico e pós-ótico. Quando presente pode estender-se até a margem ventral dos ossos pterótico ou pterótico composto.

Loricarioidea, *Callichthys*, *Megalechis*, *Lepthoplosternum* e *Aspidoras* apresentam o túbulo do ramo pré-opercular longo, chegando próximo a margem ventral do osso. *Hoplosternum*, *Scleromystax* e *Corydoras* apresentam o ramo pré-opercular relativamente curto, com a abertura do poro abrindo-se na metade da altura ou menos dos ossos pterótico ou pterótico composto.

O ramo pré-opercular curto é considerado sinapomorfia para Corydoradinae, ocorrendo, independentemente, em *Hoplosternum* e *Dianema*, com reversão para o estado “0” em *Aspidoras*.

**Canal pré-opercular**

**Sinônimo:** canal opercular (Pollard, 1892): *Corydoras paleatus*; ramo opérculo-mandibular (Collinge, 1895): *Hoplosternum littorale*; canal opérculo-mandibular (Herrick, 1901): *Callichthys* sp; canal opercular (Schaefer & Aquino, 2000): Loricarioidea.

**27. Conexão do canal entre o pterótico e o pré-opérculo:**

(IC= 0,50; IR= 0,50)

**(0) presente**

*Astroblepus* sp, *Hemipsilichthys nimius* e *Nematogenys inermis*

**(1) ausente (Fig 20)**

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras diffluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistiuis*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras*

*paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

### **(-) inaplicável**

*Scoloplax distolothrix*

O canal pré-opercular comumente é formado no osso pterótico e desce ventralmente, entrando no pré-opérculo, podendo muitas vezes, estender-se até a mandíbula.

Segundo Arratia & Huaquín (1995), o canal pré-opercular completo está presente em muitos Siluriformes e Ostariophysi. Este canal é presente na maioria dos Loricarioidea, exceto Trichomycteridae e alguns Scoloplacidae, que podem apresentar reduções ou até mesmo perdas de segmentos do canal ou ausência total do canal.

Callichthyidae compartilha do canal pré-opercular, assim como outros Loricarioidea, entretanto, apresentam a perda da conexão entre o canal no pterótico e o canal no pré-opérculo. *Scoloplax distolothrix* não apresenta canal pré-opercular e foi codificado como inaplicável. Segundo Schaefer (1990), em *Scoloplax dicra* o canal pré-opercular entra no pré-opérculo e percorre toda a sua extensão através da junção do frontal com o esfenótico e apresenta dois poros associados a este canal que se abrem na superfície da pele.

A ausência de conexão do canal pré-opercular entre o canal do pterótico e o canal no pré-opérculo é considerado sinapomorfia para Callichthyidae e ocorre independentemente em *Copionodon* e *Trichogenes*.

## **28. Posição do poro pré-opercular 5 (PR5) (Britto, 2003: 48; Vera-Alvaraz, 2013: 120)-modificado:**

(IC= 0,50; IR= 0,89)

### **(0) na extremidade anteroventral do osso, próximo ao quadrado (Fig 18)**

*Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Hemipsilichthys nimius*, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

### **(1) no meio do osso**

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata* e *Astroblepus* sp

**(-) inaplicável***Scoloplax distolothrix*

Em Siluriformes basais, como *Diplomystes* e *Helogenes*, o canal pré-opercular apresenta cinco poros distribuídos que se abrem na superfície da pele, podendo entrar na mandíbula (Schaefer, 1988). Esta condição também é encontrada em *Nematogenys inermis* e Trichomycteridae basais. Scoloplacidae e alguns Trichomycteridae apresentam redução ou perda deste canal. Os outros Loricarioidea, incluindo Callichthyidae, apresentam, frequentemente, três poros distribuídos no canal pré-opercular. Presente em todos os Loricarioidea é a presença do poro PR5, mas a posição de abertura do poro na superfície da pele pode ser variável.

Em *Nematogenys inermis*, o PR5 se abre através da superfície da pele na porção anteroventral do pré-opérculo e próximo ao quadrado. Esta condição de abertura do poro PR5 é encontrada em todos os Corydoradinae, *Copionodon*, *Trichogenes* e *Hemipsilichthys nimius*. De forma distinta, Callichthyinae e *Astroblepus* apresentaram a abertura do PR5 no meio do osso, próximo a margem dorsal do interopérculo. Apesar de algumas espécies de Scoloplacidae ainda apresentarem alguma porção do canal pré-opercular, mesmo que reduzido, *Scoloplax distolothrix*, não contém canal pré-opercular e foi tratado como inaplicável.

**29. Posição do poro pré-opercular 4 (PR4):**

(IC= 0,19; IR= 0,33)

**(0) paralelamente a porção dorsal do interopérculo (Fig 20)**

*Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras albater*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras bondi*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras trilineatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Astroblepus* sp e *Nematogenys inermis*

**(1) paralelamente a porção ventral do opérculo**

*Callichthys callichthys*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras blochi*, *Corydoras elegans*, *Corydoras griseus*, *Corydoras vittatus* e *Copionodon orthiocarinatus*

**(2) paralelamente a articulação da margem posterior do interopérculo e a margem ventral do opérculo (Fig 18)**

*Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras tukano*, *Scleromystax lacerdai* e *Trichogenes longipinnis*

**(-) inaplicável***Scoloplax distolothrix* e *Hemipsilichthys nimius*

O poro pré-opercular 4 (PR4), em Callichthyidae, está localizado medialmente ao comprimento do canal, entre o PR3 e PR5, muitas vezes, podendo formar um ramo. A abertura do PR4 pode variar quanto a sua posição em relação a série pré-opercular. Em algumas espécies de *Corydoras*, *Lepthoplosternum*, *Callichthys* e *Copionodon*, o PR4 é aberto paralelamente a porção ventral do opérculo.

O poro também pode ser encontrado abrindo-se paralelamente a porção dorsal do interopérculo, como compartilhado em alguns Loricarioidea, *Megalechis*, *Dianema*, *Hoplosternum* e muitos Corydoradinae.

*Trichogenes* e muitos Corydoradinae apresentam a abertura do PR4 localizada precisamente à articulação entre a margem posterior do interopérculo e a margem ventral do opérculo. *Scoloplax distolothrix* não apresentam canais no pré-opérculo e o poro PR4 em *Hemipsilichthys nimius* não foi possível inferir um conceito de homologia preciso. Por isso, estes táxons foram tratados como incomparáveis e codificados como inaplicáveis.

O PR4 abrindo-se paralelamente a porção ventral do opérculo é considerado sinapomorfia para *Lepthoplosternum* e ocorre independentemente em *Callichthys* e algumas espécies de *Corydoras* da Linhagens 1 e 9 (*sensu* Alexandrou *et al.*, 2011).

O PR4 abrindo-se paralelamente à articulação entre a margem posterior do interopérculo e a margem ventral do opérculo ocorre independentemente em espécies de *Aspidoras*, *Scleromystax* e de todas as outras linhagens de *Corydoras*.

### 30. Posição do poro pré-opercular 3 (PR3) (Vera-Alcaraz, 2013: 121):

(IC= 0,20; IR= 0,43)

#### (0) margem posterior do pré-opérculo (Fig 19)

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Corydoras acutus*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras diffluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras tukano*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Hemipsilichthys nimius*, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

#### (1) borda póstero-dorsal da hiomandíbula (Fig 18; Fig 20)

*Aspidoras albater*, *Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras pantanalensis* e *Corydoras treitlii*

#### (-) inaplicável

*Scoloplax distolothrix* e *Astroblepus* sp

Como discutido nas seções anteriores acerca do canal pré-opercular, este canal é formado no pterótico e corre em direção ventral entrando no pré-opérculo. O primeiro poro formado dorsalmente pelo canal pré-opercular é o poro pré-opercular 3 (PR3). Este poro pode variar em relação ao osso ao qual está aberto na superfície da pele.

Em Callichthyinae e muitas espécies de Corydoradinae, este poro está presente na ponta posterodorsal do pré-opérculo. De forma distinta, o poro em *Aspidoras* e algumas espécies de *Corydoras*, pode abrir em uma porção póstero-dorsal do hiomadibular, porção que está localizada acima da margem dorsal do pré-opérculo, posterior aos infraorbitais.

Astroblepidae não compartilha o PR3 e *Scoloplax distolothrix* não apresenta canais laterossensoriais no pré-opérculo e foram tratados como inaplicáveis.

O PR3 abrindo-se na borda póstero-dorsal da hiomandíbula é considerado sinapomorfia para *Aspidoras* e ocorre independentemente em *Corydoras maculifer* e *C. treitlii* (Linhagem 1 *sensu* Alexandrou *et al.*, 2011), *C. pantanelensis* (Linhagem 8 *sensu* Alexandrou *et al.*, 2011) e *C. araguaiaensis* (Linhagem 9 *sensu* Alexandrou *et al.*, 2011).

### 31. Extensão do canal no pré-opérculo:

(IC= 0,17; IR= 0,38)

#### (0) ocupando mais da metade do comprimento do osso (Fig 18; Fig 20)

*Aspidoras belenos*, *Aspidoras microgaleus*, *Aspidoras poecilus*, *Corydoras acutus*, *Corydoras aeneus*, *Corydoras araguaiaensis*, *Corydoras cervinus*, *Corydoras difluviatilis*, *Corydoras ehrhardti*, *Corydoras elegans*, *Corydoras ephippifer*, *Corydoras flaveolus*, *Corydoras garbei*, *Corydoras griseus*, *Corydoras guianensis*, *Corydoras haraldshultzi*, *Corydoras hastatus*, *Corydoras julii*, *Corydoras maculifer*, *Corydoras melanistius*, *Corydoras multimaculatus*, *Corydoras nattereri*, *Corydoras oiapoquensis*, *Corydoras paleatus*, *Corydoras pantanalensis*, *Corydoras polystictus*, *Corydoras sodalis*, *Corydoras splendens*, *Corydoras stenocephalus*, *Corydoras treitlii*, *Corydoras trilineatus*, *Corydoras vittatus*, *Scleromystax barbatus*, *Scleromystax lacerdai*, *Scleromystax macropterus*, *Scleromystax prionotos*, *Nematogenys inermis*, *Copionodon orthiocarinatus* e *Trichogenes longipinnis*

#### (1) ocupando menos da metade do comprimento do osso

*Callichthys callichthys*, *Dianema longibarbis*, *Dianema urostriatum*, *Hoplosternum littorale*, *Lepthoplosternum altamazonicum*, *Lepthoplosternum beni*, *Lepthoplosternum pectorale*, *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*, *Aspidoras albater*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras adolfoi*, *Corydoras blochi*, *Corydoras bondi*, *Corydoras ellisae*, *Corydoras gracilis*, *Corydoras loretoensis*, *Corydoras schwartzi*, *Corydoras similis*, *Corydoras sterbai*, *Corydoras tukano* e *Hemipsilichthys nimius*

#### (-) inaplicável

*Scoloplax distolothrix*

O canal laterossensorial associado ao pré-opérculo, em Loricarioidea, pode variar quanto a sua extensão em relação ao osso. Em *Hemipsilichthys nimius*, Callichthyinae, algumas *Corydoras* e *Aspidoras albater* o comprimento do canal laterossensorial é relativamente curto e o canal ocupa menos da metade do comprimento do pré-opérculo. Entretanto, o canal pode ser longo e ocupar mais da metade do comprimento do osso, podendo chegar até a mandíbula em *Nematogenys inermis*, como discutido nos caracteres

anteriores. Esta condição é compartilhada com outros Loricarioidea, *Scleromystax*, muitas *Corydoras* e *Aspidoras*. *Scoloplax distolothrix* não apresenta canais laterossensoriais no pré-opérculo e foi codificado como inaplicável.

O canal pré-opercular ocupando menos da metade do comprimento do pré-opérculo é considerado sinapomorfia para Callichthyinae e ocorre independentemente em espécies de *Corydoras* das Linhagens 1, 5, 6 e 9 (*sensu* Alexandrou *et al.*, 2011) e em *Aspidoras albater*.

## DISCUSSÃO

Reis (1998: 13) considerou a ausência do contanto entre o ramo pré-opercular presente no pterótico e o canal que percorre o pré-opérculo, ou seja, a interrupção deste canal, como sinapomorfia para Callichthyidae. Entretanto, Vera-Alcaraz (2013) não considerou este caráter como sinapomorfia para Callichthyidae, uma vez que argumentou a presença da interrupção deste canal em Trichomycteridae e Scoloplacidae. No presente estudo, este caráter foi considerado como sinapomorfia para Callichthyidae, apresentando origem convergente em *Copionodon* e *Trichogenes*. A maioria dos demais tricomicterídeos perdem o canal que percorre o pré-opérculo, assim como observado em algumas espécies de *Trichomycterus*, onde o canal pré-opercular não entra na série opercular, entretanto, em linhagens mais basais de Trichomycteridae o canal na série opercular é presente. Desta forma, seria errôneo considerar que todos os tricomicterídeos apresentam a interrupção do canal no pterótico entre o canal pré-opercular, uma vez que o canal pré-opercular é encontrado somente em *Copionodon* e *Trichogenes*. Nos outros tricomicterídeos, este canal é ausente e são consideradas estruturas incomparáveis. Vera-Alcaraz (2013) também considerou a interrupção do canal pré-opercular em Scoloplacidae, entretanto, nos estudos de Schaefer (1988), também foi possível visualizar nas ilustrações deste artigo, que *Scoloplax dicra* apresenta o canal completo, com o canal descendo ventralmente entre a junção do pterótico composto com o esfénótico, percorrendo a hiomandíbula, não apresentando interrupção do canal. No presente estudo, outras três sinapomorfias foram propostas para Callichthyidae, caráter 2 (dois poros no nasal), caráter 3 (nasal com expansão óssea) e caráter 9 (túbulos suborbitais associado às placas ósseas).

Reis (1998: 11 e 12) e Vera-Alcaraz (2013: 125 e 117) propuseram duas sinapomorfias para Callichthyinae: (1) a presença do ramo adicional no canal pós-ótico no pterótico e, (2) canal supraorbital percorrendo o etmoide lateral. Estes caracteres também foram considerados como sinapomorfias para Callichthyinae neste estudo, com a inclusão de mais quatro caracteres (caráter 6: ramo epifisial paralelamente a margem posterior da barra epifisial; caráter 10: presença de um túbulo suborbital no canal infraorbital; caráter 12: a formação de um ângulo entre o canal infraorbital e as placas ósseas (infraorbitais); caráter 31: canal pré-opercular ocupando menos da metade do comprimento do pré-opérculo).

Dentro de Callichthyinae, Vera-Alcaraz (2013: 126) propôs que a presença de um ramo adicional longo no canal pós-ótico no pterótico seria uma sinapomorfia para a Tribo Callichthyini (*Callichthys*, *Leptoplosternum* e *Megalechis*) e o ramo pterótico curto, sinapomorfia para a Tribo Hoplosternini (*Hoplosternum* e *Dianema* – caráter 127: 23). Estas sinapomorfias também foram corroboradas.

Britto (2003: 48) e Vera-Alcaraz (2013: 120) propuseram uma sinapomorfia para Corydoradinae relacionada ao sistema laterossensorial cefálico, a posição do PR5, localizado na extremidade anterior do osso. Esta sinapomorfia também foi recuperada neste estudo, com a inclusão de dois caracteres (caráter 13: porção anterior do canal infraorbital não ultrapassando a margem anterior da órbita; caráter 16: presença de canal laterossensorial no infraorbital 1).

Britto (2003: 46) e Vera-Alcaraz (2013: 118) propuseram a extensão do ramo epifisial longo como sinapomorfia para a linhagem 1 (*sensu* Alexandrou *et al.*, 2011) e clado III (*sensu* Britto, 2003). Esta sinapomorfia também foi recuperada neste estudo, porém, com reversão em *Corydoras maculifer* e ocorrendo independentemente em *C. pantanalensis*. Vera-Alcaraz (2013: 122) propôs o poro adicional no esfenótico como sinapomorfia exclusiva para estas espécies. Este caráter também foi encontrado neste estudo como sinapomorfia para esta linhagem, mas com convergência em *Corydoras garbei*, *Corydoras acrensis*, *Corydoras araguaiaensis* e *Scleromystax lacerdai*. Adicionalmente, o poro s3 (caráter 7) abrindo-se entre o nasal e frontal foi encontrada como sinapomorfia para esta linhagem com reversão em *Corydoras treitlii*.

## CONCLUSÕES

Após os estudos realizados nesta dissertação acerca do sistema laterossensorial cefálico em Callichthyidae e comparavelmente com as outras famílias de Loricarioidea, além de toda revisão bibliográfica, foi possível constatar que este complexo morfológico é bastante informativo dentro de um contexto filogenético e taxonômico, por dispor de uma grande quantidade de caracteres que junto com outros caracteres morfológicos, podem trazer maior robustez para suportar relações de diferentes linhagens dentro da família. Para se traçar hipóteses de homologias concisas dos canais e poros associados a este complexo sistema, é necessário tratá-lo como independente dos ossos com os quais eles podem ou não estar associados, corroborando com as propostas de diversos autores (Allis, 1904; Lekander, 1949; Bockmann, 1998; Pastana, 2014). Além disto, foi possível observar a complexidade dos ossos da cabeça de Callichthyidae, por apresentarem, muitas vezes, estruturas fusionadas. Com isso, observou-se a necessidade de uma investigação mais profunda, de cunho ontogenético destas estruturas ósseas, como exemplo, os ossos que circundam a órbita, uma vez que continua incerta a homologia destas estruturas quando comparados com outros Siluriformes, já que apresentam um padrão diferente de ossos na série infraorbital. Ratifica-se aqui, portanto, a importância da utilização de caracteres morfológicos que não são tradicionalmente utilizados e estudados dentro de hipóteses filogenéticas de peixes, uma vez que a inclusão destes caracteres, pode trazer maior robustez e entendimento para história evolutiva de determinados grupos, como foi o caso dos canais laterossensoriais utilizados no presente estudo e observados em Callichthyidae.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alexandrou MA, Oliveira C, Maillard M, McGill RAR, Newton J, Creer S, Taylor MI (2011) Competition and phylogeny determine community structure in Mullerian co-mimics. *Nature* 469:84-89.
- Allis EP (1889) The anatomy and development of the lateral line system in *Amia calva*. *Journal of Morphology* 2: 463-566.
- Allis EP (1904) The Latero-Sensory Canals and Related Bones in Fishes. *Internationale Monatsschrift fur Anatomie und Physiologie* 20: 401-496.
- Arratia G, Gayet M (1995) Sensory canals and related bones of Tertiary siluriform crania from Bolivia and North America and comparison with recent forms. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 482-505.
- Arratia G, Huaquín L (1995) Morphology of the lateral line system and of the skin diplomystid and certain primitive loricarioid catfishes and systematic and ecological considerations. *Bonner Zoologische Monographien* 36:1-110.
- Aquino AE, Schaefer SA (2002) The temporal region of the cranium of loricarioid catfishes (Teleostei: Siluriformes): morphological diversity and phylogenetic significance. *Zoologischer Anzeiger* 241: 223-244.
- Bird NC, Webb JF (2014) Heterochrony, modularity, and the functional evolution of the mechanosensory lateral line canal system of fishes. *EvoDevo* 5:21.
- Bleckmann H, Zelick R (2009) Lateral line system of fish. *Integrative Zoology* 4: 13-25. doi: [10.1111/j.1749-4877.2008.00131](https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2008.00131).
- Bockmann FA (1998) Análise filogenética da família Heptapteridae (Teleostei, Ostariophysi, Siluriformes) e redefinição de seus gêneros. Tese de doutorado, São Paulo, Brasil: Universidade de São Paulo.
- Bockmann FA, Miquelarena AM (2008) Anatomy and phylogenetic relationships of a new catfish species from northeastern Argentina with comments on the phylogenetic relationships of the genus *Rhamdella* Eigenmann and Eigenmann 1888 (Siluriformes, Heptapteridae). *Zootaxa* 1780: 1-54.
- Britski HA, Silimon KSS, Lopes BS (1999) Peixes do Pantanal - Manual de Identificação. Brasília: Embrapa 1: 1-184.

- Britto MR (2002) Análise filogenética da ordem Siluriformes com ênfase nas relações da superfamília Loricarioidea (Teleostei: Ostariophysii). Tese de doutorado, São Paulo, Brasil: Universidade de São Paulo.
- Britto MR (2003) Phylogeny of the subfamily Corydoradinae Hoedeman, 1952 (Siluriformes: Callichthyidae), with a definition of its genera. *Proceedings of the Academy of the Natural Sciences of Philadelphia* 153: 119-154.
- Britto MR, Lima FCT (2003) *Corydoras tukano*, a new species of corydoradine catfish from the rio Tiquié, upper rio Negro basin, Brazil (Ostariophysii: Siluriformes: Callichthyidae). *Neotropical Ichthyology* 1: 83-92.
- Collinge WE (1895) On the Sensory Canal System of Fishes. *Proceedings of the Zoological Society of London* 2: 274-298.
- Coombs S, Janssen J, Webb JF (1988) Diversity of lateral line systems: evolutionary and functional considerations. In: Atema J, Fay RR, Popper A, Tavolga WN (Eds) *Sensory biology of aquatic animals*. Springer-Verlag, New York, 553-593.
- Cramer CA, Bonatto SL, Reis RE (2011) Molecular phylogeny of the Neoplecostominae and Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) using multiple genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59(1): 43-52. doi: [10.1016/j.ympev.2011.01.002](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.01.002).
- Datovo A, Bockmann FA (2010) Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. *Neotropical Ichthyology* 8: 193-246.
- Denison RH (1966) The Origin of the Lateral-Line Sensory System. *American Zoologist* 6: 369-370.
- Eldredge N, Cracraft J (1980) *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York, 349 pp.
- Eschmeyer WN, Fricke R, van der Laan R (2018) *Catalog of fishes California Academy of Science: genera, species, references*. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Acessado em: 13/01/2018 às 22:54.
- Eschmeyer WN, Fong JD (2018) *Species by Family/Subfamily*. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>. Acessado em: 13/01/2018 às 23:07.

- Farris, JS (1970) Methods for computing Wagner Trees. *Systematic Zoology*. 19: 83-92.
- Fink SV, Fink WL (1981) Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zoological Journal of the Linnean Society* 72:297-353.
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon, KC (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774-786.
- Hennig W (1950) *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutsche Zentralverlag, Berlin, 370 pp.
- Hennig W (1966) *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 263 pp.
- Henschel E, Mattos JLO, Katz AM, Costa WJEM (2017) Position of enigmatic miniature trichomycterid catfishes inferred from molecular data (Siluriformes). *Zoologica Scripta*: 1-10. doi: [10.1111/zsc.12260](https://doi.org/10.1111/zsc.12260).
- Herrick CJ (1901) The cranial nerves and cutaneous sense organs of the North American siluroid fishes. *Journal of Comparative Neurology* 11: 177-249.
- Kapoor AS (1961) The Time and Order of Formation of Sensory Canals in the Fishes *Ophicephalus punctatus* (Ophicephalidae) and *Wallago attu* (Siluridae). *Copeia* 2: 176-181.
- Kearse M, Moir R, Wilson A, Stones-Havas S, Cheung M, Sturrock S, Buxton S, Cooper A, Markowitz S, Duran C, Thierer T, Ashton B, Mentjies P, Drummond A (2012) Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28: 1647-1649.
- Kindred JE (1919) The skull of *Amiurus*. *Illinois Biological Monographs* 5: 1-120.
- Kluge AG, Farris JS (1969) Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*. 13: 374-385.
- Lehmann P (2006) *Anatomia e relações filogenéticas da família Loricariidae (Ostariophysi: Siluriformes) com ênfase na subfamília Hypoptopomatinae*. Tese de doutorado, Porto Alegre, Brasil: Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.
- Lekander B (1949) The sensory line system and the canal bones in the head of some Ostariophysi. *Acta zoologica* 30: 1-131.
- Lujan NK, Armbruster JW, Lovejoy NR, López-Fernández H (2014) Multilocus molecular phylogeny of the suckermouth armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae) with a

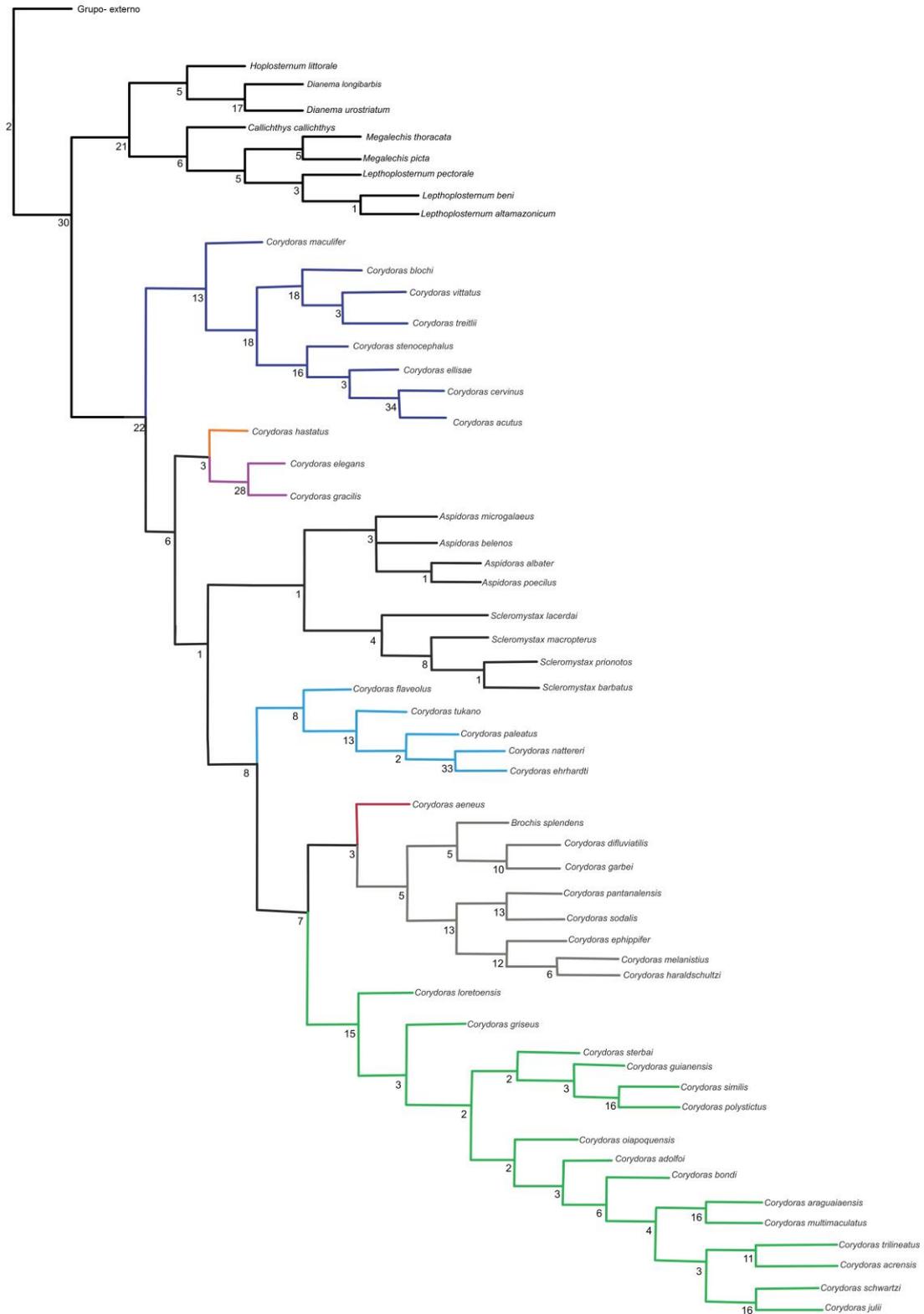
- focus on subfamily Hypostominae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82: 269-288.
- Lundbegr JG (1975) Homologies of the Upper Shoulder Girdle and Temporal Region Bones in Catfishes (Order Siluriformes), with Comments on the Skull of the Helogeneidae. *Copeia* 1975: 66-74.
- Lundberg JG (1982) The comparative anatomy of the toothless blindcat, *Trogloglanis pattersoni* Eigenmann, with a phylogenetic analysis of the ictalurid catfishes. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 163:1-85.
- Mariguela TC, Alexandrou MA, Foresti F, Oliveira C (2013) Historical biogeography and cryptic diversity in the Callichthyinae (Siluriformes, Callichthyidae). *Journal Zoological Systematics Evolutionary Research* 51(4): 308-315.
- Maddison WP, Maddison DR (2018) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.40 <http://mesquiteproject.org>
- Modrell MS, Bemis WE, Northcutt RG, Davis MC, Baker CVH (2011) Electrosensory ampullary organs are derived from lateral line placodes in bony fishes. *Nature Communications* 2:1-496. doi: 10.1038/ncomms1502.
- Nelson GJ, Platnick NI (1981) *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York, 567 pp.
- Nelson JS, Grande TR, Wilson MVH (2016) *Fishes of the World*. John Wiley & Sons, Canadá, 5, 752pp.
- Nixon KC, Carpenter JM (1993) On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Northcutt RG, Holmes PH, Albert JS (2000) Distribution and innervation of Lateral line organs in the channel catfish. *The journal of comparative neurology* 421:570-592.
- Northcutt RG (2003) Development of the lateral line system in the channel catfish. In: Browman HI, Skiftesvik AB (Ed) *The Big Fish Bang. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference, Bergen (Norway), 2003*. Institute of Marine Research, 137-159.
- Ochoa LE, Roxo FF, DoNascimento C, Sabaj MH, Datovo A, Alfaro M, Oliveria C (2017) Multilocus analysis of the catfish family Trichomycteridae (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes) supporting a monophyletic Trichomycterinae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 115: 71-81. doi: 10.1016/j.ympev.2017.07.007.

- Pastana MNL (2014) Canais e poros do sistema látero-sensorial cefálico de Characiformes (Ostariophysi): anatomia e seu significado filogenético. Dissertação de mestrado, Ribeirão Preto, Brasil: Universidade de São Paulo.
- Pehrson T (1944) The development of latero-sensory canal bones in the skull of *Esox Lucius*. *Acta Zoology* 25: 1-23.
- Pollard HB (1892) The Lateral Line System in Siluroids. *Zoologischer Jahrbuchern* 5:525-551.
- de Pinna MCC (1998) Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi); historical overview and synthesis of hypothesis. In: Malabarba LR; Reis RE; Vari RP; Lucena ZMS & Lucena CAS (Eds) *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, 1-603.
- Reis RE (1997) Revision of the neotropical catfish genus *Hoplosternum* (Ostariophysi: Siluriformes: Callichthyidae), with the description of two new genera and three new species. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 7: 299-326.
- Reis RE (1998) Anatomy and phylogenetic analysis of the neotropical callichthyid catfishes (Ostariophysi, Siluriformes). *Zoological Journal of the Linnaean Society* 124:1-105. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-3642.1998.tb00571>
- Reis RE (2003) Family Callichthyidae. In: Reis RE, Kullander, SO, Ferraris CJ Jr. *Checklist of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Edipucrs, 212 pp.
- Reis, RE, Le Bail, PY & Mol, JHA (2005) New arrangement in the synonymy of *Megalechis* Reis, 1997 (Siluriformes: Callichthyidae). *Copeia* 3:678–682. doi: <http://dx.doi.org/10.1643/CI-04-353R>
- Rieppel O (1988) *Fundamentals of Comparative Biology*. Birkhäuser Verlag, Berlin, 202 pp.
- Rizzato PP, Bichuette ME (2016) The Laterosensory Canal System in Epigeal and Subterranean *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae), with comments about troglomorphism and the Phylogeny of the Genus. *Journal of Morphology* 278(1): 4-28.

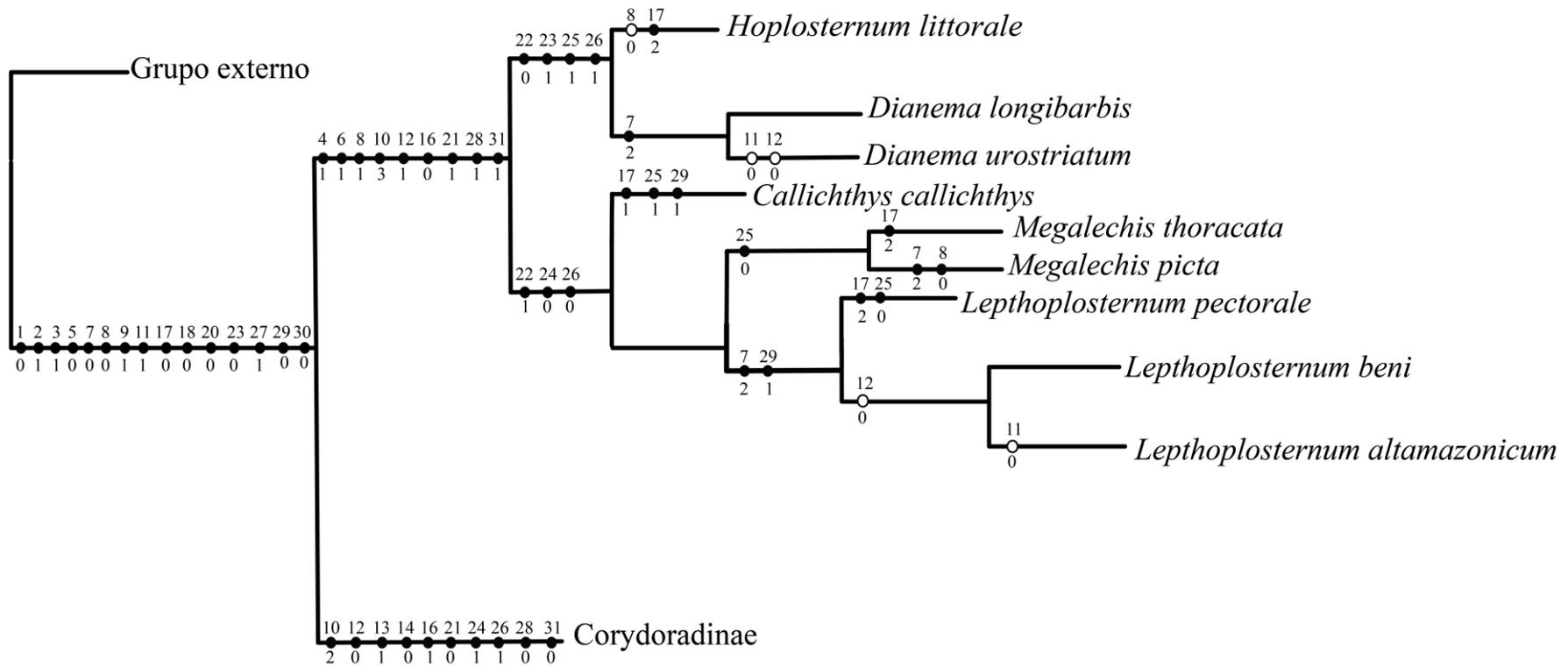
- Roxo FF, Oliveira C, Zawadzki CH (2012) Three new species of *Neoplecostomus* (Teleostei: Siluriformes: Loricariidae) from the Upper Rio Paraná basin of southeastern Brazil. *Zootaxa* 3233: 1-21.
- Sabaj MH (2016) Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology: an Online Reference. Version 6.5 (16 August 2016). Electronically accessible at <http://www.asih.org/>, American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Washington, DC
- Schaefer SA (1988) Homology and evolution of the opercular series in the loricarioid catfishes (Pisces: Siluroidei). *Journal of Zoology* 214: 81-93.
- Schaefer SA (1990) Anatomy and relationships of the scoloplacid catfishes. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 142: 167-210.
- Schaefer SA, Aquino AE (2000) Postotic laterosensory canal and pterotic branch homology in catfishes. *Journal of Morphology* 246: 212-227.
- Schaefer SA, Chakrabarty P, Geneva AJ, Sabaj Pérez MH (2011) Nucleotide sequence data confirm diagnosis and local endemism of variable morphospecies of Andean astroblepid catfishes (Siluriformes: Astroblepidae). *Zoological journal of the Linnean Society* 162 (1): 90-102. [doi: 10.1111/j.1096-3642.2010.00673](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00673).
- Shimabukuro-Dias C, Oliveira C, Reis RE, Foresti F (2004) Molecular phylogeny of the armored catfish family Callichthyidae (Ostariophysi, Siluriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32:152-163.
- Song J, Young Yan H, Popper AN (1995) Damage and recovery of hair cells in fish canal (but not superficial) neuromasts after gentamicin exposure. *Hearing Research* 91: 63-71.
- Swofford DL, Olsen GJ (1990) Phylogeny reconstruction. In: Hillis DM & C. Moritz (Eds) *Molecular Systematics*. Sinauer, Sunderland, 411-501.
- Taylor WR, Van Dyke GC (1985) Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybiurn* 9:107-119.
- Vaidya G, Lohman DJ, Meier R (2011) SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics* 27: 171–180. [doi:10.1111/j.1096-0031.2010.00329](https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2010.00329).

- Vera-Alcaraz HS (2013) Relações filogenéticas das espécies da família Callichthyidae (Ostariophysi, Siluriformes). Tese de doutorado, Porto Alegre, Brasil: Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.
- Webb JF (1989) Gross morphology and evolution of the mechanoreceptive lateral-line system in teleost fishes. *Brain Behavior and Evolution* 33:34-53.
- Webb JF (2002) Functional Evolution of the Lateral Line System: Implications for Fish Bioacoustics. *Bioacoustics* 12: 145-147.
- Weitzman SH (1964) Osteology and relationships of South American characid fishes of subfamilies Lebiasininae and Erythrininae with special reference to subtribe Nannostomina. *Proceedings of the United States National* 116 (3499): 127-170.
- Wiley EO (1981) *Phylogenetics - the theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley, New York, 439 pp.
- Wiley EO, Siegel-Causey D, Brooks DR, Funk V (1991) *The complete cladist: A primer of phylogenetic procedures*. Special Publication 19. The University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence, 158 pp.
- Wright RR (1884) On the skin and cutaneous sense organs of *Amiurus*. *Proceedings of the Canadian Institute* 2: 252-270.

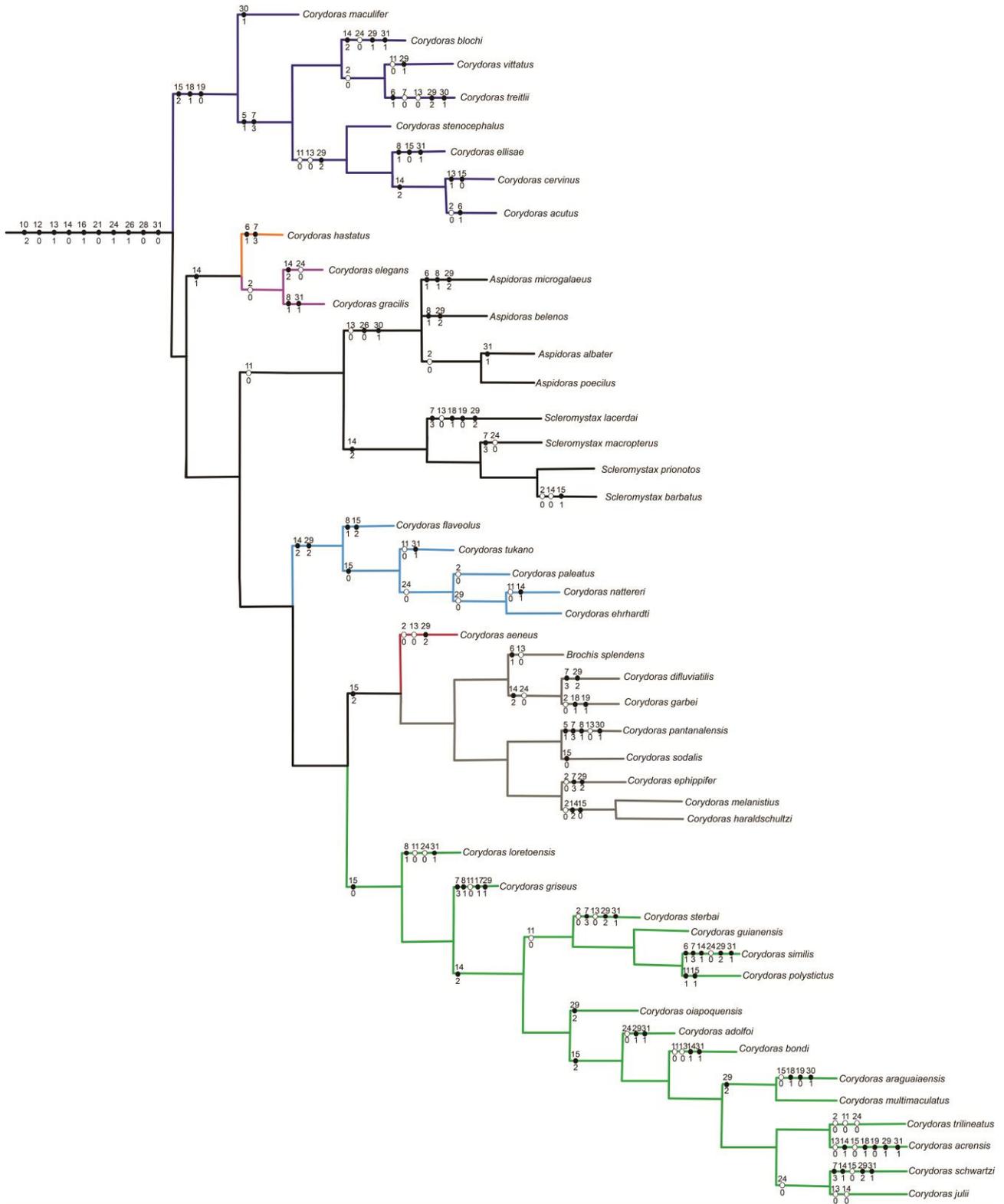
## FIGURAS



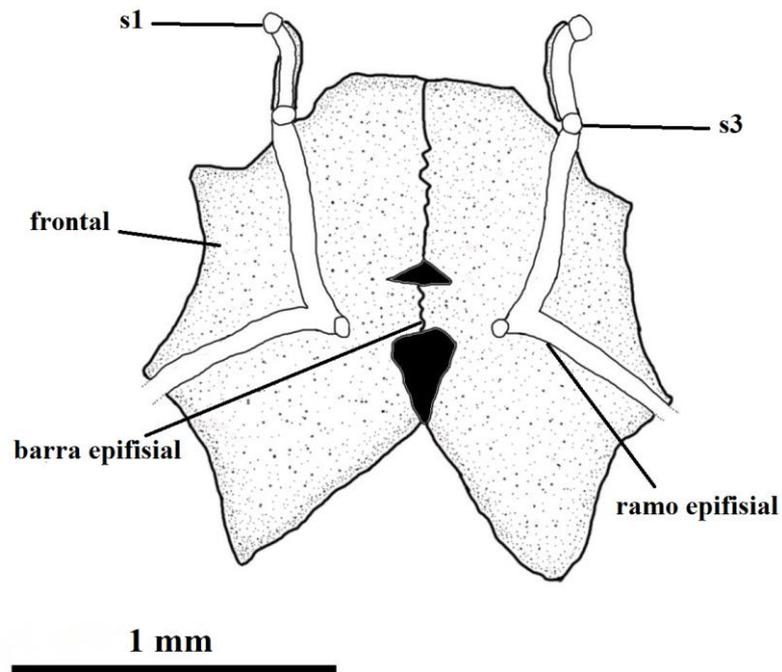
**Figura 1.** Consenso estrito das seis árvores mais parcimoniosas de Callichthyidae baseada em dados morfológicos (tabela 1 e 2) e moleculares (tabela 3). Algarismos situados abaixo dos ramos indicam o índice de Bremer de cada ramo. As espécies de *Corydoras* referentes a cada linhagem proposta por Alexandrou *et al.* (2011) estão evidenciadas em cores como segue: Azul escuro: Linhagem 1; Laranja: Linhagem 4; Lilás: Linhagem 5; Azul claro: Linhagem 6; Rosa: Linhagem 7; Cinza: Linhagem 8; Verde: Linhagem 9.



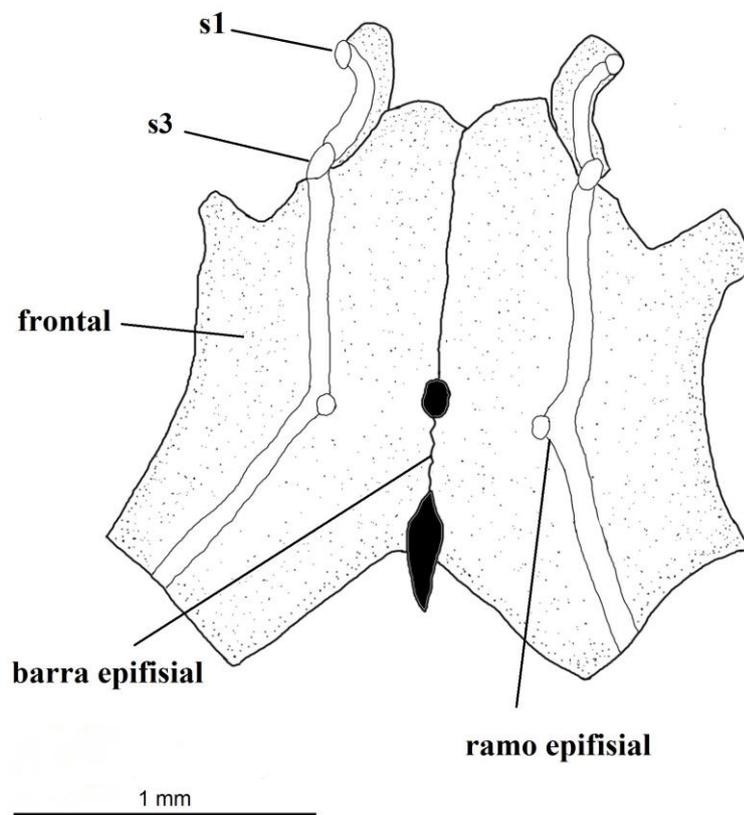
**Figura 2.** Otimização dos 31 caracteres referentes ao sistema laterossensorial cefálico em Callichthyidae no cladograma gerado a partir da análise combinada de dados morfológicos e moleculares. Números acima dos ramos correspondem aos caracteres no texto e números abaixo correspondem aos respectivos estados; Círculos pretos indicam condições não ambíguas presentes nos nós ou em táxons terminais e círculos brancos indicam reversões.



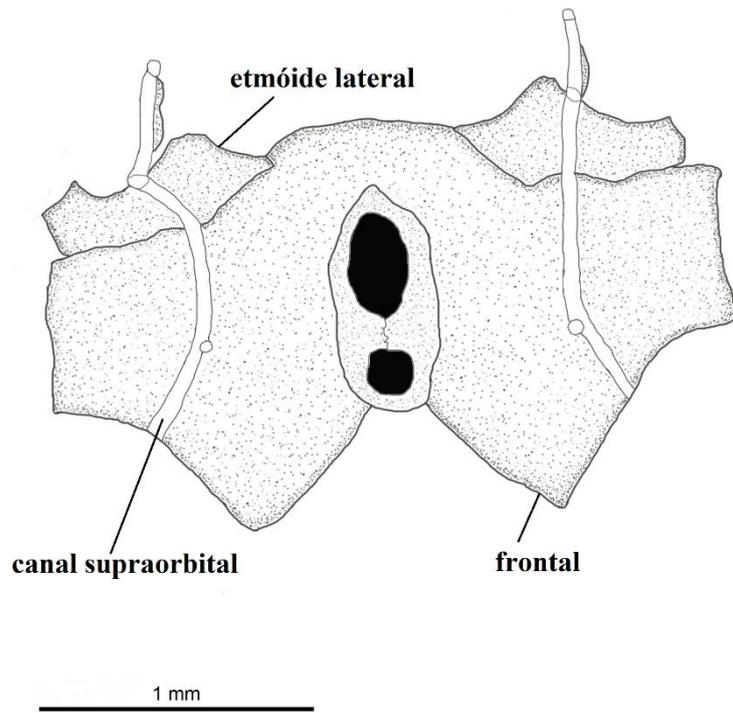
**Figura 3.** Continuação da Figura 2: Otimização em Corydoradinae. As espécies de *Corydoras* referentes a cada linhagem proposta por Alexandrou *et al.* (2011) estão evidenciadas em cores como segue: Azul escuro: Linhagem 1; Laranja: Linhagem 4; Lilás: Linhagem 5; Azul claro: Linhagem 6; Rosa: Linhagem 7; Cinza: Linhagem 8; Verde: Linhagem 9.



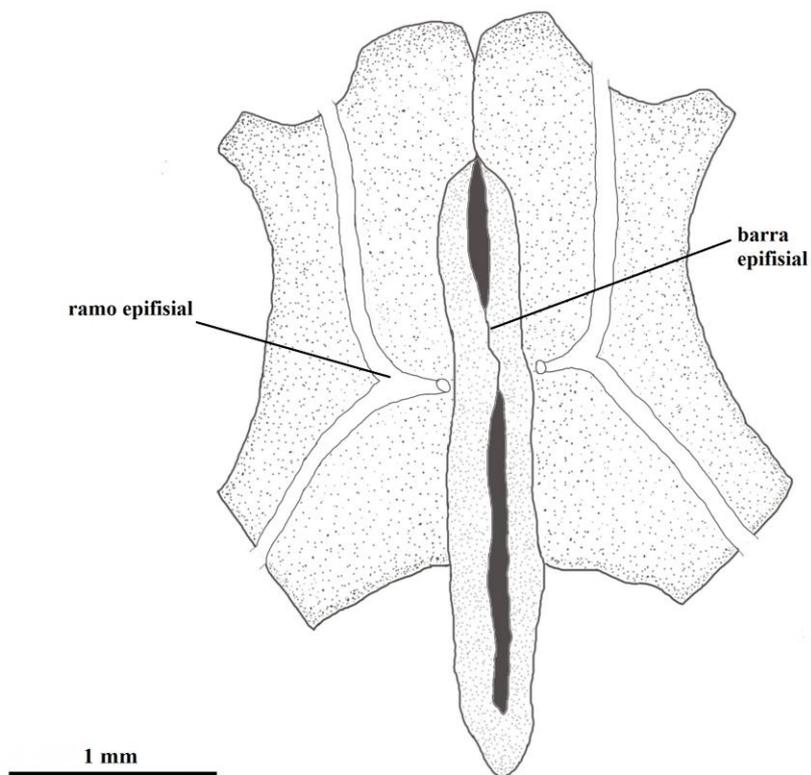
**Figura 4.** Vista dorsal do crânio de *Aspidoras microgalaeus* (UFRJ 4539) indicando canais e poros laterossensoriais e posição do ramo epifisial. **s1-s3:** poros do nasal.



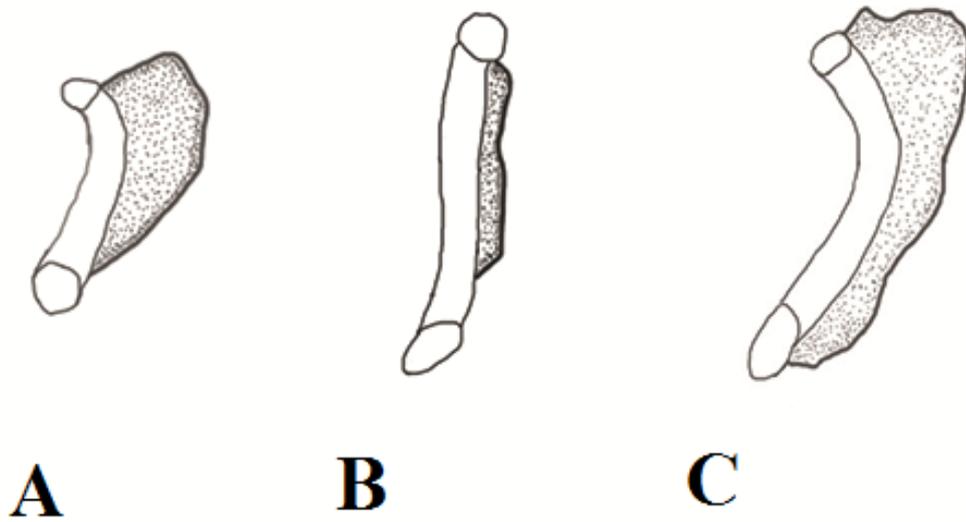
**Figura 5.** Vista dorsal do crânio de *Corydoras garbei* (MNRJ 28505) indicando canais e poros laterossensoriais e posição do ramo epifisial. **s1-s3:** poros do nasal.



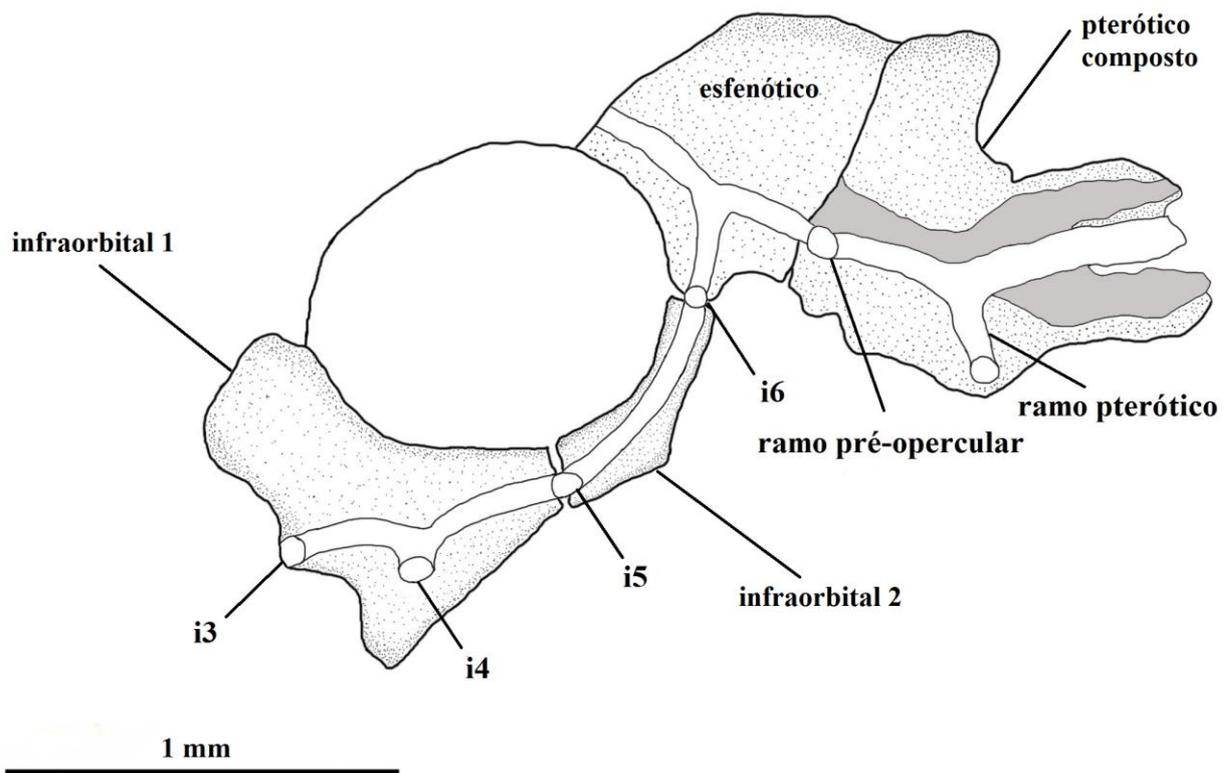
**Figura 6.** Vista dorsal do crânio de *Leptoplosternum altamazonicum* (MCP 34559) indicando canais laterossensoriais percorrendo os ossos da cabeça.



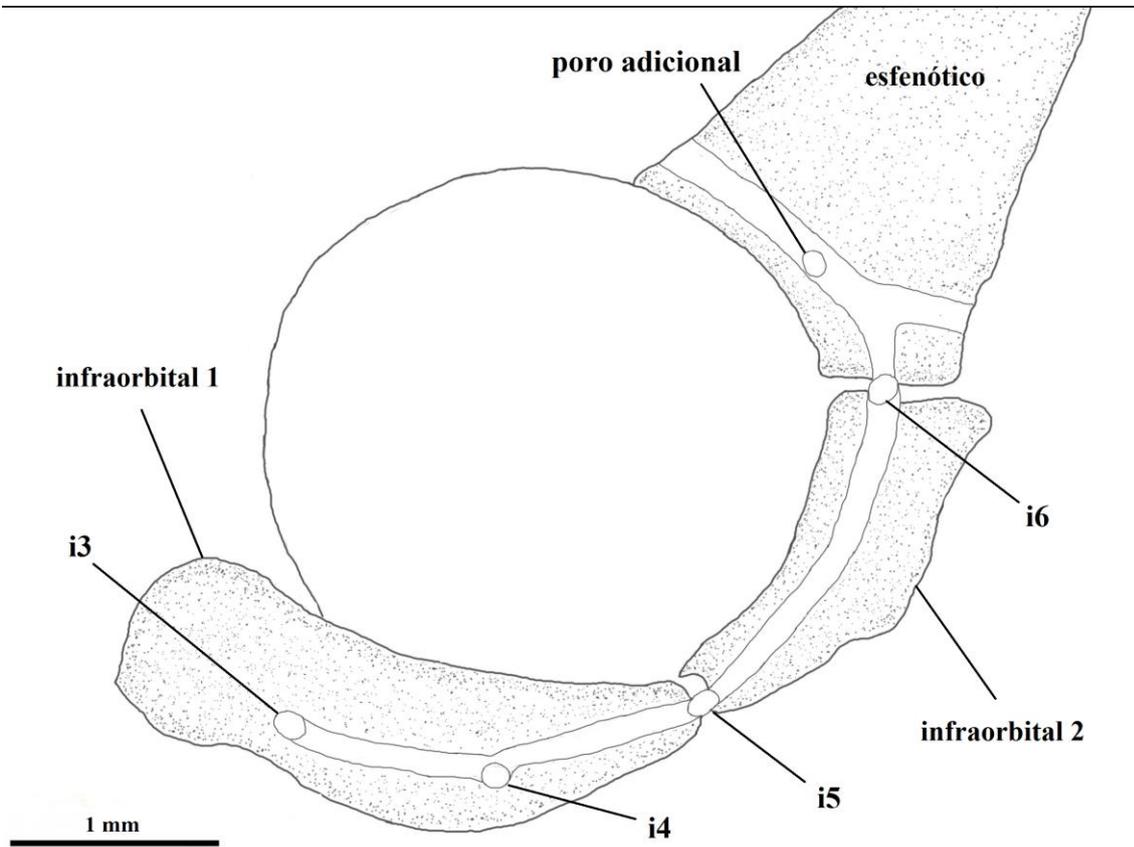
**Figura 7.** Vista dorsal do frontal de *Corydoras treitlii* (MPEG 31055) indicando a posição do ramo epifisial.



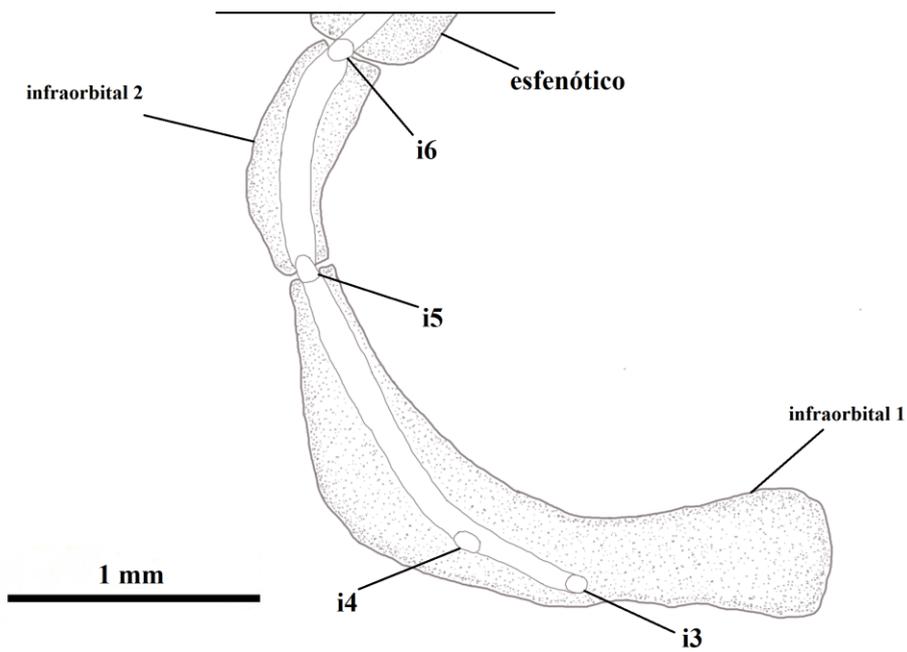
**Figura 8.** Vista dorsal do nasal de A: *Corydoras maculifer* (MZUSP 89381); B: *Lepthoplosternum altamazonicum* (MCP 34559); C: *Corydoras ephippifer* (MPEG 23946).



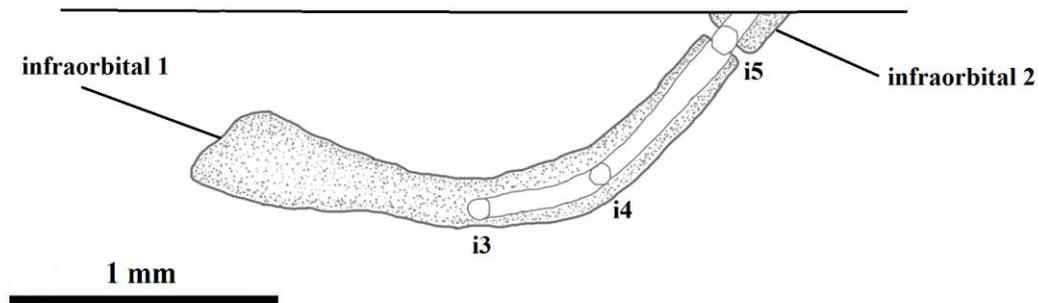
**Figura 9.** Vista lateral do crânio de *Scleromystax barbatus* (MZUSP 37723) indicando canais e poros laterossensoriais. **i3-i6:** poros do canal infraorbital.



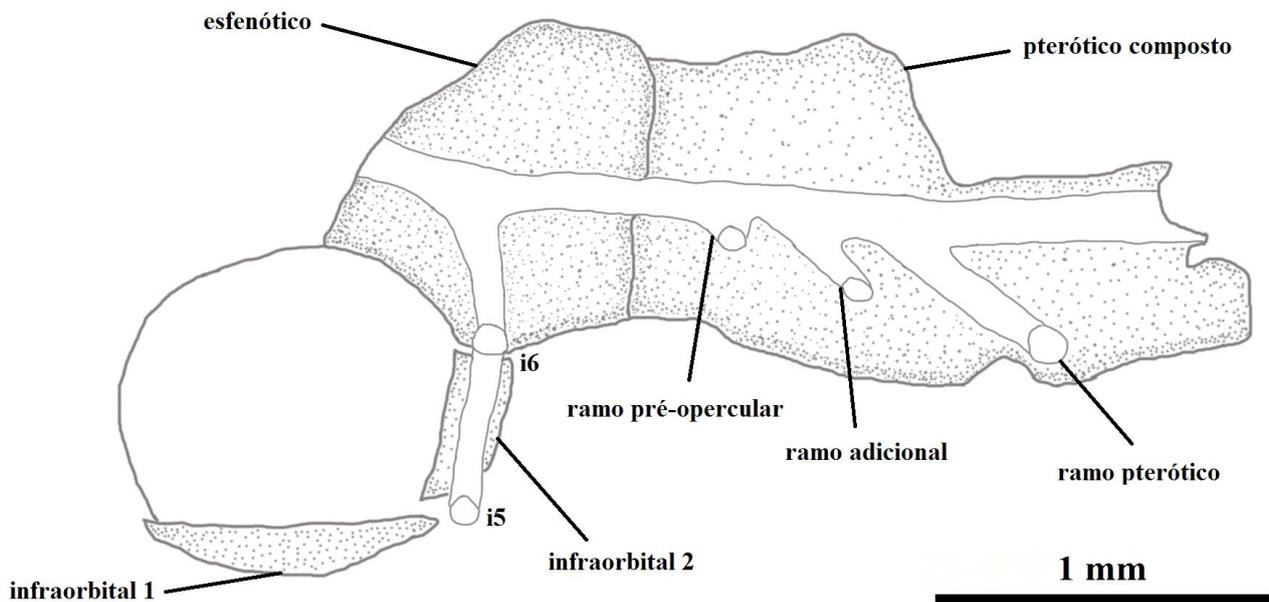
**Figura 10.** Vista lateral esquerda da série infraorbital de *Corydoras treitlii* (MPEG 31055) indicando canais e poros laterossensoriais. **i3-i6:** poros do canal infraorbital.



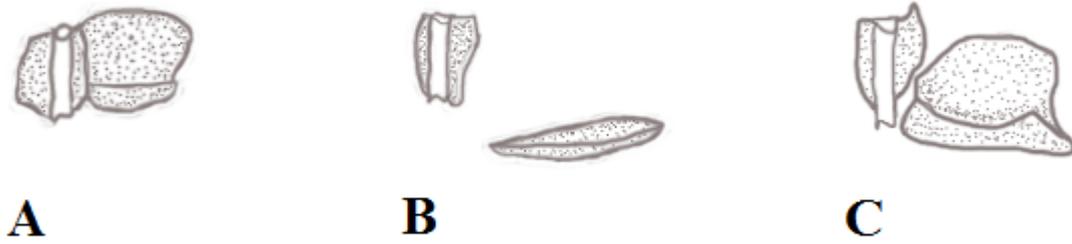
**Figura 11.** Vista lateral direita da série infraorbital de *Scleromystax prionotos* (UFRJ 4430) indicando canais e poros laterossensoriais. **i3-i6:** poros do canal infraorbital.



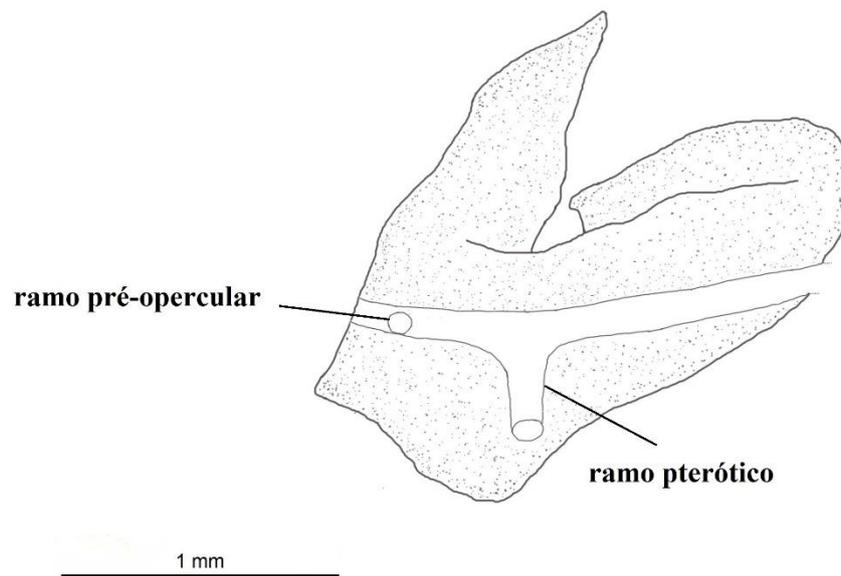
**Figura 12.** Vista lateral esquerda de série infraorbital de *Corydoras hastatus* (MZUSP 35908) indicando canais e poros laterossensoriais. **i3-i5:** poros do canal infraorbital.



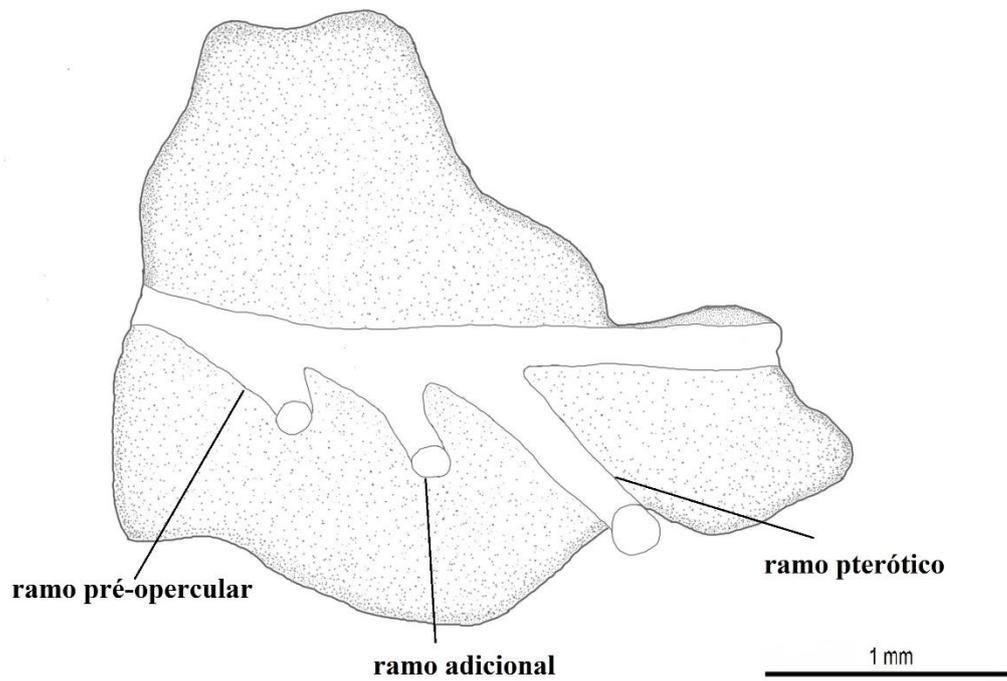
**Figura 13.** Vista lateral esquerda de série infraorbital e pterótico composto de *Lethoplosternum pectorale* (MZUSP 83608) indicando canais e poros laterossensoriais. **i5-i6:** poros do canal infraorbital e ramos do pterótico composto.



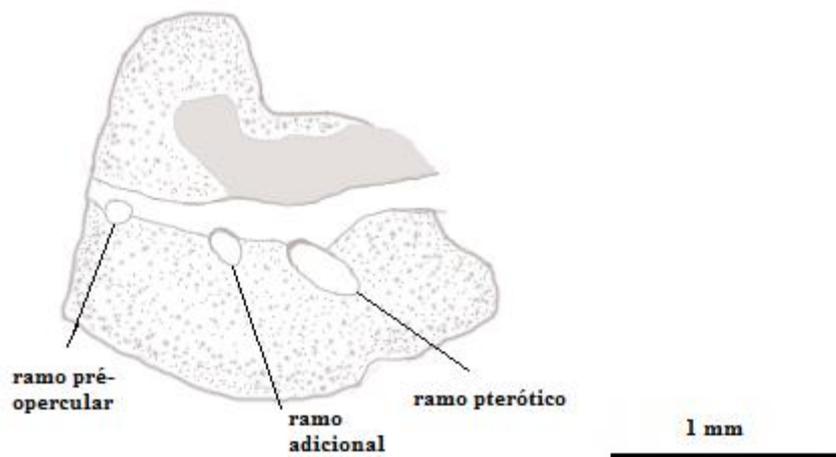
**Figura 14.** Vista lateral da série infraorbital em Callichthyinae. A: *Callichthys callichthys*; B: *Dianema urostriatum*; C: *Megalechis thoracata*. Imagens modificadas de Reis (1998).



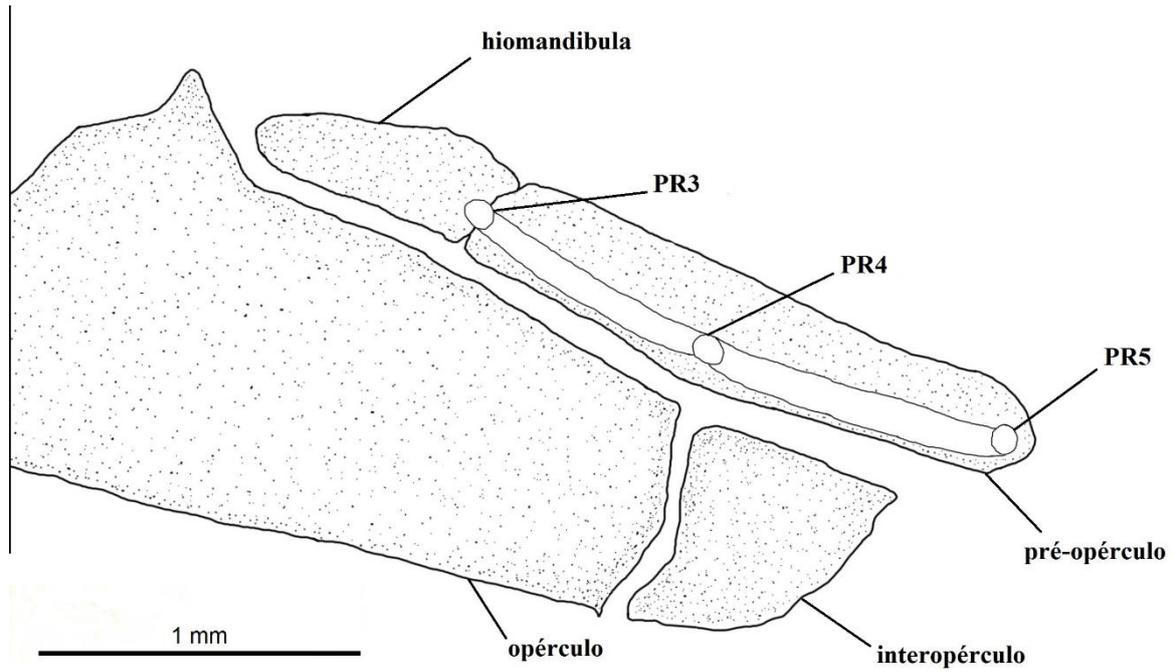
**Figura 15.** Vista lateral do pterótico composto de *Corydoras ephippifer* (MPEG 23946) indicando canais e poros laterossensoriais.



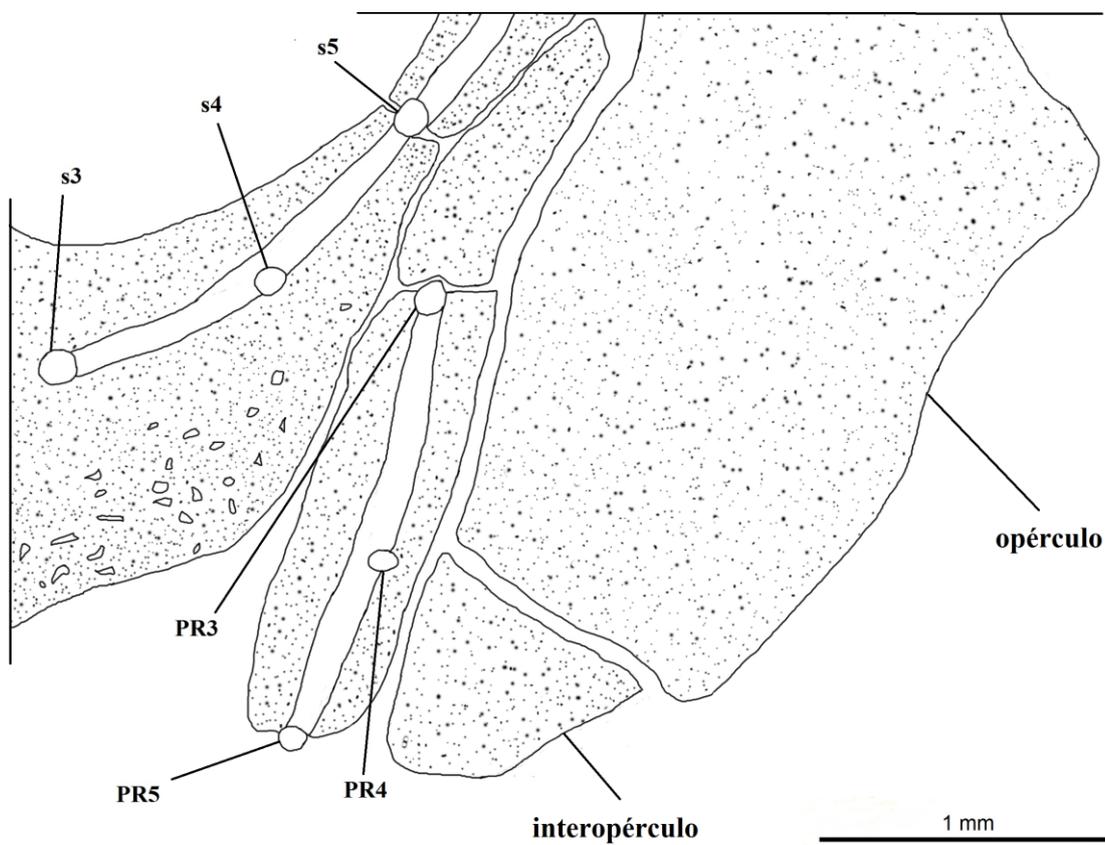
**Figura 16.** Vista lateral do pterótico composto de *Leptoplosternum altamazonicum* (MCP 34559) indicando canais e poros laterossensoriais.



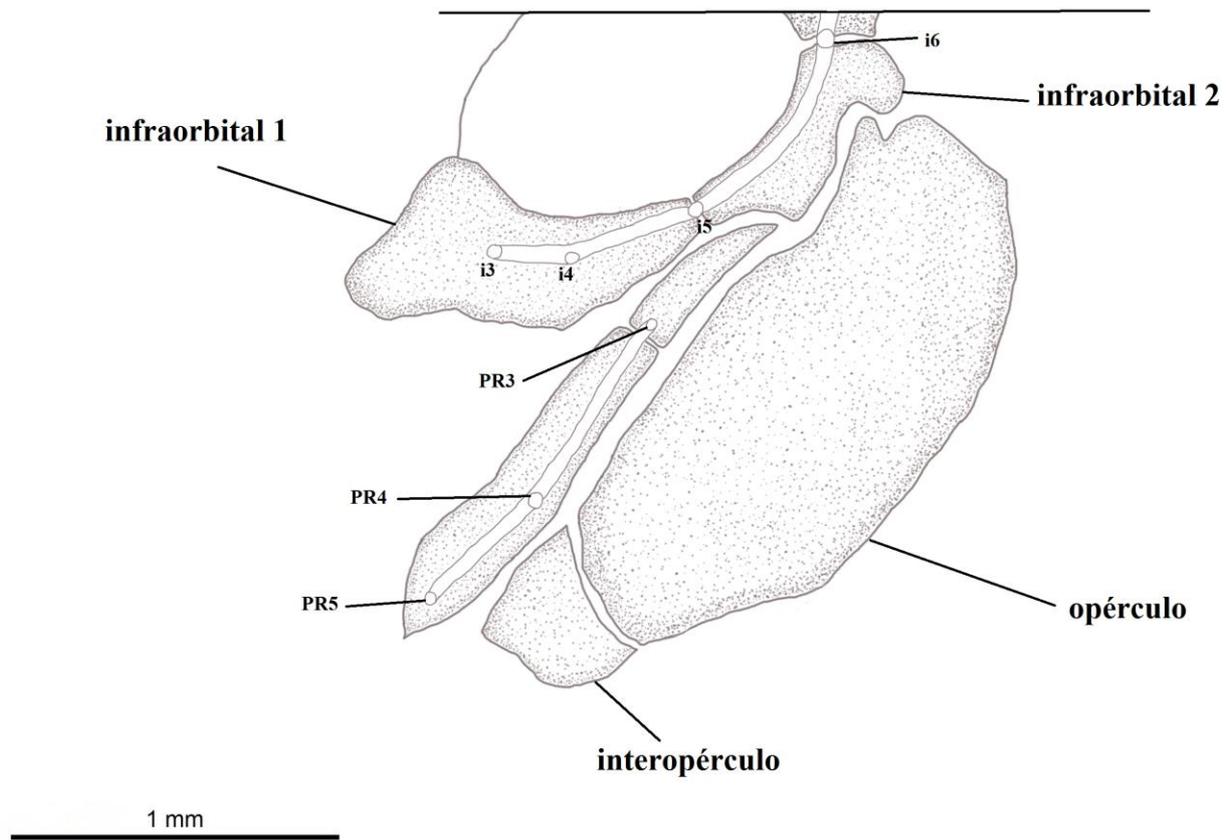
**Figura 17.** Vista lateral do pterótico composto de *Hoplosternum littorale* (MPEG 23760) indicando canais e poros laterossensoriais.



**Figura 18.** Vista lateral direita da série opercular de *Aspidoras belenos* (UFRJ 4419) indicando canais e poros laterossensoriais. **PR3-PR5:** poros do canal pré-opercular.



**Figura 19.** Vista lateral esquerda da série opercular de *Corydoras garbei* (MNRJ 28505) indicando canais e poros laterossensoriais. **s3-s5:** poros do canal infraorbital; **PR3-PR5:** poros do canal pré-opercular.



**Figura 20.** Vista lateral esquerda da série infraorbital e série opercular de *Corydoras maculifer* (MZUSP 89381) indicando canais e poros laterossensoriais. **i3-i6:** poros do canal infraorbital; **PR3-PR5:** poros do canal pré-opercular.

**Lista de caracteres morfológicos**

32. Fossa supraoccipital (Reis, 1998: 1)
33. Fontanela no frontal (Reis, 1998: 2)
34. Expansão lateral do mesetmóide (Reis, 1998: 3)
35. Capsula nasal (Reis, 1998: 4)
36. Participação do órbito-esfenóide no forâme trigemino-facial (Reis, 1998: 5)
37. Articulação do pro-ótico com o hiomandibular (Reis, 1998: 6)
38. Fusão do exoccipital com o basioccipital (Reis, 1998: 7)
39. Expansão laminar do primeiro ossículo da linha lateral; (Reis, 1998: 8)
40. Expansão laminar do segundo ossículo da linha lateral; (Reis, 1998: 9)
41. Redução da linha lateral (Reis, 1998: 10)
42. Lacrimal antorbital (Reis, 1998: 14)
43. Redução dos ossos infraorbitais (Reis, 1998: 15)
44. Expansão laminar do osso infraorbital (Reis, 1998: 16)
45. Expansão do osso infraorbital (Reis, 1998: 17)
46. Articulação do primeiro infraorbital com o etmoide lateral (Reis, 1998: 18)
47. Articulação do segundo infraorbital com o esfenótico (Reis, 1998: 22)
48. Sutura do hiomandibular com o metapterigóide (Reis, 1998: 24)
49. Articulação do hiomandibular com os ossos infraorbitais (Reis, 1998: 25)
50. Expansão do pré-opérculo (Reis, 1998: 26)
51. Fenestra hiosimplética (Reis, 1998: 27)
52. Projeção posterior do metapterigóide (Reis, 1998: 28)
53. Sutura do metapterigóide com o quadrado (Reis, 1998: 29)
54. Projeção anterior do metapterigóide (Reis, 1998: 30)
55. Inserção do processo muscular na maxila (Reis, 1998: 31)
56. Redução da pré-maxila (Reis, 1998: 32)
57. Dentes na pré-maxila (Reis, 1998: 33)
58. Dentes no dentário (Reis, 1998: 34)
59. Projeção lateral do dentário (Reis, 1998: 35)
60. Inserção do processo muscular no dentário (Reis, 1998: 36)
61. Inserção do músculo para a crista do opérculo (Reis, 1998: 37)
62. Modificação na forma do opérculo (Reis, 1998: 38)
63. Dorsal hipohial (Reis, 1998: 40)
64. Articulação dos raios branquiostegais (Reis, 1998: 41)
65. Cartilagem branquiostegal (Reis, 1998: 42)
66. Projeção anterior do primeiro epibranquial (Reis, 1998: 43)
67. Projeção anterior do segundo epibranquial (Reis, 1998: 44)
68. Segundo faringobranquial (Reis, 1998: 45)
69. Paredes ósseas do canal aótico (Reis, 1998: 46)
70. Abertura lateral da capsula da bexiga natatória (Reis, 1998: 47)
71. Supraneurais (Reis, 1998: 48)
72. Processo transversal do radial dorsal (Reis, 1998: 49)
73. Exposição da placa nugal (Reis, 1998: 50)
74. Número de raios da nadadeira dorsal (Reis, 1998: 52)
75. Número de raios da nadadeira anal (Reis, 1998: 53)
76. Forma da nadadeira caudal (Reis, 1998: 54)

77. Articulação do processo posterior do coracóide com o cleitro (Reis, 1998: 55)
78. Desenvolvimento do coracóide (Reis, 1998: 56)
79. Dimorfismo sexual na forma da nadadeira peitoral (Reis, 1998: 57)
80. Espinho curto da nadadeira peitoral (Reis, 1998: 58)
81. Corpo adiposo da nadadeira peitoral (Reis, 1998: 59)
82. Dobra de pele nas nadadeiras pélvicas (Reis, 1998: 60)
83. Profundidade do basipterigio (Reis, 1998: 61)
84. Processo anterior externo do basipterigio (Reis, 1998: 62)
85. Processo anterior interno do basipterigio (Reis, 1998: 63)
86. Processo isquíaco do basipterigio (Reis, 1998: 64)
87. Conexão do basipterigio com a costela (Reis, 1998: 65)
88. Padrão das placas dérmicas (Reis, 1998: 66)
89. Forma do lábio inferior (Reis, 1998: 67)
90. Comprimento dos barbilhões maxilares (Reis, 1998: 68)
91. Coloração do padrão em jovens (Reis, 1998: 69)
92. Manutenção do equilíbrio hidrostática respiração aérea (Reis, 1998: 70)
93. Construção do abrigo para desova (Reis, 1998: 71)
94. Associação com o fundo (Reis, 1998: 72)
95. Porção anterior do mesetmóide (Britto, 2003: 1)
96. Porção posterior do mesetmóide (Britto, 2003: 2)
97. Córnea lateral do mesetmóide (Britto, 2003: 3)
98. Forma do etmoide lateral (Britto, 2003: 4)
99. Projeção anterior do osso frontal (Britto, 2003: 5)
100. Largura do osso frontal (Britto, 2003: 6):
101. Processo da margem anterolateral do osso frontal (Britto, 2003: 7)
102. Contato entre o nasal e o mesetmóide (Britto, 2003: 9)
103. Contato entre o supraoccipital e a placa nugal (Britto, 2003: 11)
104. Forma do complexo vertebral (Britto, 2003: 12)
105. Odontódios no infraorbital (Britto, 2003: 13)
106. Placa localizada anterior ao infraorbital 1 (Britto, 2003: 14)
107. Expansão anterior do infraorbital 1 (Britto, 2003: 15)
108. Expansão interna no infraorbital 1 (Britto, 2003: 16)
109. Expansão interna no infraorbital 2 (Britto, 2003: 17)
110. Contato entre o infraorbital 2 e pterótico-supracleitro (Britto, 2003: 18)
111. Forma do hipobranquial 1 (Britto, 2003: 20)
112. Grau de ossificação do hipobranquial 2 (Britto, 2003: 21)
113. Processo anterior do ceratobranquial 1 (Britto, 2003: 22)
114. Expansão anterior do ceratobranquial 3 (Britto, 2003: 23)
115. Ponta anterior do ceratobranquial 5 (Britto, 2003: 24)
116. Expansão posterior do epibranquial 2 (Britto, 2003: 26)
117. Processo uncicato do epibranquial 3 (Britto, 2003: 27)
118. Expansão posterior do faringobranquial 3 (Britto, 2003: 28)
119. Forma do hiomandibular (Britto, 2003: 29)
120. Junção entre o metapterigoide e o hiomandibular (Britto, 2003: 30)
121. Junção entre o metapterigoide e o hiomandibular (Britto, 2003: 31)
122. Interdigitação entre o quadrado e o metapterigoide (Britto, 2003: 33)
123. Odontódios no pré-opérculo (Britto, 2003: 35)
124. Forma do anguloarticular (Britto, 2003: 36)

125. Lamina dorsal no anguloarticular (Britto, 2003: 37)
126. Processo dorsal da pré-maxila (Britto, 2003: 38)
127. Processo para a inserção do musculo *retractor tentaculi* na maxila (Britto, 2003: 39)
128. Forma do palatino (Britto, 2003: 40)
129. Odontódios no interopérculo (Britto, 2003: 41)
130. Forma do opérculo (Britto, 2003: 42)
131. Margem livre do opérculo (Britto, 2003: 43)
132. Odontódios no opérculo (Britto, 2003: 44)
133. Número total de vertebrae livres (Britto, 2003: 51)
134. Número total de costelas (Britto, 2003: 52)
135. Expansão anterior do espinho hemal (Britto, 2003: 53)
136. Comprimento do espinho dorsal (Britto, 2003: 55)
137. Primeiros 3 raios ramificados da nadadeira dorsal (Britto, 2003: 56)
138. Raios da nadadeira anal (Britto, 2003: 58)
139. Segmento proximal do segundo raio não ramificado da nadadeira anal (Britto, 2003: 59)
140. Raios da nadadeira caudal (Britto, 2003: 61)
141. Expansão medial do coracoide (Britto, 2003: 62)
142. Expansão medial do coracoide (Britto, 2003: 63)
143. Porção anterior do cleitro (Britto, 2003: 64)
144. Espinho da peitoral (Britto, 2003: 65)
145. Porção ossificada do espinho da peitoral (Britto, 2003: 66)
146. Margem interna do espinho da peitoral (Britto, 2003: 67)
147. Forma do braço interno do basipterigio (Britto, 2003: 68)
148. Forma do braço externo do basipterigio (Britto, 2003: 69)
149. Forma do processo ischiac (Britto, 2003: 70)
150. Margem posterior do processo ischiac (Britto, 2003: 71)
151. Área entre a ponta do focinho e a região interorbital (Britto, 2003: 72)
152. Região dorsal da cabeça e o corpo (Britto, 2003: 73)
153. Junção das placas laterais do corpo (Britto, 2003: 75)
154. Base da nadadeira caudal (Britto, 2003: 76)
155. Área entre a origem da nadadeira pélvica e anal (Britto, 2003: 77)
156. Área na borda da boca, ventralmente até os barbilhões maxilares (Britto, 2003: 79)
157. Região do pré-opérculo (Britto, 2003: 81)
158. Forma da papila genital em machos (Britto, 2003: 82)
159. Presença de um ligamento entre etmóide lateral e autopalatino (de Pinna, 1998: 6; Britto, 2002: 12)
160. Contato entre o etmóide lateral e a margem dorsal do metapterigóide (Britto, 2002: 26)
161. Placa rostral (Britto, 2002: 60)
162. Barbilhão nasal associado a narina anterior (de Pinna, 1998: 3)



*Corydoras maculifer* 0110003012 1012210100 0-01-11001 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras ehrhardti* 01100-0012 10120100-0 0-00-11000 0001000102 1111111111 0000111111 1010111011 0110011100 0011110110 0100  
*Corydoras flaveolus* 01100?0112 10122100-0 0-01-11020 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras multimaculatus* 0?100?0012 10122100-0 0-01-11020 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras melanistius* 0?100?0012 10120100-0 0-01-11000 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras polystictus* 0?100?0012 10121100-0 0-01-11000 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras oiapoquensis* 0?100?0012 10120100-0 0-01-11020 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras sodalis* 0?100?3012 10120100-0 0-01-11000 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras garbei* 0010000012 1012210110 0-00-11000 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras paleatus* 00100-0012 10120100-0 0-00-11020 0001000102 1111111111 0000111111 1010111011 0110011100 0011110110 0100  
*Corydoras nattereri* 01100-0212 00110100-0 0-00-11000 0001000102 1111111111 0000111111 1010111011 0110011100 0011110110 0100  
*Corydoras trilineatus* 00100-0212 00122100-0 0-00-11000 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras difluviatilis* 01100-3012 10122100-0 0-00-11020 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras lacerdai* 0?100?3012 0002010100 0-01-11020 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras bondi* 01100?0012 00012100-0 0-01-11000 1????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras loretoensis* 0110000112 00100100-0 0-00-11000 1????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Scleromystax barbatus* 0010000012 00101100-0 0-01-11000 0001000102 1111111111 0000111111 1010111011 0110011100 0011110110 0100  
*Scleromystax macropterus* 0110003012 00120100-0 0-00-11000 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Scleromystax prionotos* 0110000012 00120100-0 0-01-11000 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Aspidoras albater* 0010000012 00002100-0 0-01-01001 1111000102 1111111111 0000111111 1010111011 0110011001 0011111110 0100  
*Aspidoras microgaleus* 0110010112 00000100-0 0-01-01021 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Aspidoras belenos* 0110000112 00002100-0 0-01-01021 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Aspidoras poecilus* 0010000012 00002100-0 0-01-01001 0111000102 1111111111 0000111111 1010111011 0110011001 0011111110 0100  
*Corydoras splendens* 0110010212 10002100-0 0-01-11000 0000000102 1111111111 0000111111 1010111011 0111011200 0011110110 0100  
*Corydoras sterbai* 00100?3212 00022100-0 0-01-11020 1????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras cervinus* 0110113012 0012010100 0-01-11020 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras stenocephalus* 01101?3012 0000210100 0-01-11020 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras blochi* 01101?3012 1012210100 0-00-11010 1????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras acrensis* 01100?0012 1001010100 0-01-11010 1????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras vittatus* 0010103012 0010210100 0-01-11010 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????  
*Corydoras similis* 01100?3012 00110100-0 0-00-11020 1????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????

<i>Corydoras griseus</i>	01100?3112 00100110-0 0-01-11010 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
<i>Corydoras schwartzi</i>	01100?3212 10110100-0 0-00-11020 1????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
<i>Corydoras adolfoi</i>	01100?0012 10122100-0 0-00-11010 1????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
<i>Corydoras pantanalensis</i>	01101?3112 10002100-0 0-01-11001 0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
<i>Corydoras ellisae</i>	01101?3112 0000010100 0-01-11020 1001000102 1111111111 0000111111 1010111011 0110011100 0011110110 0100
<i>Corydoras gracilis</i>	0010010112 00110100-0 0-01-11000 1????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????
<i>Corydoras elegans</i>	0010000012 10122100-0 0-00-11000 0001000102 1111111111 0000111111 1010111011 0110011100 0011110110 0100

---

**Tabela 2. Continuação da matriz de dados compilada (95-158 caracteres referentes ao estudo de Britto, 2003; 159-162 caracteres tradicionalmente utilizados para definir as relações em Lorcarioidea).**

Táxons	Caracteres																						
	5	6	7	8	9	12	3	4	5	6	7	8	9	12	3	4	5	6	7	8	9	12	
<i>Nematogenys inermis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Copionodon orthiocarinatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trichogenes longipinnis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Astroblepus</i> sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hemipsilichthys nimius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Scoloplax distolothrix</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Callichthys callichthys</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hoplosternum littorale</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dianema longibarbis</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dianema urostriatum</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Megalechis thoracata</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Megalechis picta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Lepthoplosternum pectorale</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepthoplosternum beni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>L. altamazonicum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Corydoras julii</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Corydoras aeneus</i>	1	1	0	1	?	1	0	1	1	0	3	2	1	1	1	1	1	0	1	2	1	2	0
<i>Corydoras ephippifer</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	2	2	2	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Corydoras acutus</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	2	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Corydoras guianensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Corydoras treitlii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Corydoras araguaiaensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Corydoras tukano</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Corydoras haraldschultzi</i>	1	1	1	1	0	1	1	0	2	2	2	0	1	1	0	0	0	1	2	2	0	0	0
<i>Corydoras hastatus</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2	2	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0

<i>Corydoras maculifer</i>	111101 001110222? 1111101212 001001?000 0001000000 1000012100 0000000100 00
<i>Corydoras ehrhardti</i>	111101 0011102210 1111101212 001001?0?0 1001000000 1000001210 0000000100 00
<i>Corydoras flaveolus</i>	111112 1011002110 1110110211 0000011000 0001000000 1000001210 0000000100 00
<i>Corydoras multimaculatus</i>	?????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00
<i>Corydoras melanistius</i>	?????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00
<i>Corydoras polystictus</i>	11?101 0011102220 1111100212 0010012000 0011000000 1000001210 0000000100 00
<i>Corydoras oiapoquensis</i>	?????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00
<i>Corydoras sodalis</i>	?????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00
<i>Corydoras garbei</i>	011011 0010002111 1101100212 0000012001 1100000000 1000211110 0000000100 00
<i>Corydoras paleatus</i>	111101 0110102210 1101111212 0000012000 0010100001 0000012110 0000000100 00
<i>Corydoras nattereri</i>	111101 1011102210 1111101212 0000011000 1011000000 1000001210 0010000100 00
<i>Corydoras trilineatus</i>	111101 0011002220 1110101211 0000011000 0111000000 1000001220 0000000100 00
<i>Corydoras difluviatilis</i>	001111 1001102111 1011100112 0010112001 1001000000 1000111100 0000000100 00
<i>Corydoras lacerdai</i>	?????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00
<i>Corydoras bondi</i>	111101 0011102220 1111101212 0010011000 00?1000000 1000001210 0010000100 00
<i>Corydoras loretoensis</i>	111101 1011102220 1111101211 0010011001 0001010000 1000001220 0000000100 00
<i>Scleromystax barbatus</i>	0010?1 0000102110 1010100112 011001?110 0001001000 0001101110 1000011100 00
<i>Scleromystax macropterus</i>	011001 0000102110 1110100112 0110011111 1001001000 0001101110 0000011100 00
<i>Scleromystax prionotos</i>	001011 0010102210 111010?111 0010011100 1001000000 1000101110 0010001100 00
<i>Aspidoras albater</i>	011111 0000102110 1110110112 0010011101 1001000000 0000201110 0000000100 00
<i>Aspidoras microgaleus</i>	011111 0000102110 1110100112 0110011001 1001000000 0000201110 0000000100 00
<i>Aspidoras belenus</i>	011111 0010102110 1110110112 0010011001 1001000000 0000201110 0000000100 00
<i>Aspidoras poecilus</i>	011111 0000102110 1110110112 0010011001 1001000000 0000201110 0000000100 00
<i>Corydoras splendens</i>	000011 0110113221 1111101212 0011012000 0101000111 1110001111 0000000100 00
<i>Corydoras sterbai</i>	?????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00
<i>Corydoras cervinus</i>	?????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00
<i>Corydoras stenocephalus</i>	001002 1010102220 1100101211 0010212110 0001000000 1000001110 0000010100 00
<i>Corydoras blochi</i>	?????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00
<i>Corydoras acrensis</i>	?????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00
<i>Corydoras vittatus</i>	001012 1000102221 1100100212 0?10212110 0001100001 1000101110 0000010100 00
<i>Corydoras similis</i>	?????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00

<i>Corydoras griseus</i>	????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00
<i>Corydoras schwartzi</i>	????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00
<i>Corydoras adolfoi</i>	????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00
<i>Corydoras pantanalensis</i>	????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00 00
<i>Corydoras ellisae</i>	001001 0010102221 1110100211 0010212100 0001000000 1000001110 0000010100 00
<i>Corydoras gracilis</i>	111121 1010002211 1110101111 0100011000 0110100000 1000001110 0100000100 00
<i>Corydoras elegans</i>	111101 0?11102211 1111101211 0110011000 1011100000 1010001110 0000000100 00

---

**Tabela 3. Lista das espécies, número de acesso ao *Genbank* e referências bibliográficas dos dados moleculares. Hífen (-): dados não disponíveis.**

Espécie	Código do Voucher	Grupo-interno					Referência
		12S	16S	ND4	Cytb	RAG1	
<i>Aspidoras albater</i>	MA329	GU210313	GU210738	GU209893	GU209283	GU208870	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Aspidoras microgaleus</i>	MA153	GU210163	GU210588	GU209744	GU209287	GU208873	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Aspidoras poecilus</i>	LBP 1272-11098	GU210542	GU210967	GU210117	GU209288	GU208874	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Callichthys callichthys</i>	LBP 485	AY307276	AY307311	AY307241	-	-	Shimabukuro-Dias <i>et al</i> , 2004
<i>Corydoras acutus</i>	MA41	GU210339	GU210764	GU209918	GU209605	GU209183	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras acrensis</i>	MA179	GU210183	GU210608	GU209764	GU209302	GU208888	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras adolfoi</i>	LBP 6863-32527	GU210189	GU210614	GU209770	GU209305	GU208891	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras aeneus</i>	MA144	GU210156	GU210581	GU209737	GU209310	GU208896	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras araguaiaensis</i>	MA94-27706	GU210377	GU210802	GU209955	GU209324	GU20891	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras blochi</i>	MHNG 2652.007-GY04-237	GU210236	GU210661	GU209816	GU209341	GU208927	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras bondi</i>	MHNG 2651.040-GY04-122	GU210243	GU210668	GU209823	GU209345	GU208931	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras cervinus</i>	MA125	GU210146	GU210571	GU209727	GU209358	GU208944	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras difluviatilis</i>	LBP 382-4624	GU210397	GU210822	GU209975	GU209419	GU209002	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras ehrhardti</i>	LBP 7713-32752	GU210206	GU210631	GU209786	GU209426	GU209008	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras elegans</i>	MA116	GU210141	GU210566	GU209722	GU209429	GU209011	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras ellisae</i>	MT24	GU210469	GU210894	GU210047	GU209430	GU209012	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras ephippifer</i>	MA220	GU210220	GU210645	GU209800	GU209433	GU209015	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras flaveolus</i>	MA109	GU210134	GU210559	GU209716	GU209439	GU209021	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras garbei</i>	LBP 330-3920	GU210402	GU210827	GU209980	GU209442	GU209024	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras gracilis</i>	MA301	GU210290	GU210715	GU209870	GU209451	GU209033	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras griseus</i>	MA71	GU210362	GU210787	GU209941	GU209635	GU209213	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras guianensis</i>	MHNG 2683.055-GF06-574	GU210247	GU210672	GU209827	GU209454	GU209036	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras haraldshultzi</i>	MT31	GU210477	GU210902	GU210055	GU209458	GU209040	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras hastatus</i>	MA136	GU210153	GU210578	GU209734	GU209463	GU209045	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras julii</i>	MA147	GU210158	GU210583	GU209739	GU209468	GU209050	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras lacerdai</i>	LBP 1966-13677	GU210451	GU210876	GU210029	GU209694	GU209269	Alexandrou <i>et al</i> , 2011

<i>Corydoras loretoensis</i>	MA298	GU210286	GU210711	GU209866	GU209474	GU209056	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras maculifer</i>	LBP 7213-32890	GU210210	GU210635	GU209790	GU209481	GU209063	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras melanistius</i>	ANSP 180693-1460	GU210330	GU210755	GU209910	GU209484	GU209066	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras multimaculatus</i>	MA302	GU210291	GU210716	GU209871	GU209494	GU209076	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras nattereri</i>	MA218-32825	GU210218	GU210643	GU209798	GU209502	GU209084	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras oiapoquensis</i>	MA180	GU210184	GU210609	GU209765	GU209509	GU209090	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras paleatus</i>	LBP 568-7374	GU210413	GU210838	GU209991	GU209518	GU209099	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras pantanalensis</i>	LBP 691-8126	GU210416	GU210841	GU209994	GU209524	GU209105	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras polystictus</i>	LBP 1957-13648	GU210418	GU210843	GU209996	GU209530	GU209109	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras schwartzi</i>	MT58	GU210505	GU210930	GU210083	GU209550	GU209129	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras similis</i>	LBP 547-7184	GU210424	GU210849	GU210002	GU209562	GU209141	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras sodalis</i>	LBP 530-7124	GU210427	GU210852	GU210005	GU209569	GU209148	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras splendens</i>	GU210625	GU210547	GU210972	GU210122	GU209300	GU208886	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras stenocephalus</i>	MHNG PE08-910	GU210279	GU210704	GU209859	GU209554	GU209133	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras sterbai</i>	MT74	GU210523	GU210948	GU210098	GU209661	GU209238	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras treitlii</i>	MT76	GU210525	GU210950	GU210100	GU209663	GU209240	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras trilineatus</i>	MHNG PE08-922	GU210273	GU210698	GU209853	GU209668	GU209245	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras tukano</i>	LBP 6872-32672	GU210200	GU210625	GU209780	GU209671	GU209248	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Corydoras vittatus</i>	MT84	GU210534	GU210959	GU210109	GU209677	GU209254	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Dianema longibarbis</i>	LBP 557-7230	GU210442	GU210867	-	-	-	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Dianema urostriatum</i>	LBP 558-13631	AY307278	AY307313	AY307243	-	-	Shimabukuro-Dias <i>et al</i> , 2004
<i>Hoplosternum littorale</i>	LBP 210-4134	GU210443	GU210868	-	-	GU209261	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Lepthoplosternum altamazonicum</i>	MCP 34559	AY307282	-	AY307247	-	-	Shimabukuro-Dias <i>et al</i> , 2004
<i>Lepthoplosternum pectorale</i>	LBP12343_1554	HM114375	HM114395	HM114433	-	-	Mariguela <i>et al</i> , 2013
<i>Megalechis picta</i>	LBP15590_2201; LBP7109_526; LBP7208_552	HM114367	HM114388	HM114427	-	-	Mariguela <i>et al</i> , 2013
<i>Megalechis thoracata</i>	LBP 239-8845	AY307281	AY307316	AY307246	-	-	Shimabukuro-Dias <i>et al</i> , 2004
<i>Scleromystax barbatus</i>	LBP 2077-14417	GU210444	GU210869	GU210022	GU209687	GU209262	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Scleromystax macropterus</i>	LBP 461-5639	GU210453	GU210878	GU210031	GU209696	GU209271	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<i>Scleromystax prionotos</i>	LBP 1267-11105	GU210456	GU210881	GU210034	GU209699	GU209274	Alexandrou <i>et al</i> , 2011
<b>Grupo-externo</b>							
<i>Astroblepus</i> sp	ANSP 180587-4779	-	HM049008	-	HM049097	-	Schaefer <i>et al</i> , 2011

<i>Copionodon orthiocarinatus</i>	LBP1964	-	KY807204	-	-	-	Ochoa <i>et al</i> , 2017
<i>Hemipsilichthys gobio</i>	LBP 2368-15363; MCP 42452	FJ965460	FJ434499	-	FJ965535	GQ214586	Roxo <i>et al</i> , 2012; Cramer <i>et al</i> , 2011
<i>Nematogenys inermis</i>	LBP1002	AY307285	AY307320	AY307250	-	-	Shimabukuro-Dias <i>et al</i> , 2004
<i>Scoloplax distolothrix</i>	MCP 40282	-	-	-	-	GQ214686	Cramer <i>et al</i> , 2011
<i>Trichogenes longipinnis</i>	UFRJ 10295; LBP3862	MF434103	KY807238	-	KY858035	-	Henschel <i>et al</i> , 2017; Ochoa <i>et al</i> , 2017