

Análise cladística dos caracteres de anatomia externa e esquelética de Apteronotidae (Teleostei: Gymnotiformes)

Mauro L. Triques

Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais. Av. Antônio Carlos 6627, Pampulha, 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brasil. E-mail: triques@mono.icb.ufmg.br

Abstract

Cladistic analysis of external morphology and skeletal characters of Apteronotidae (Teleostei: Gymnotiformes). Cladistic analysis of external morphology and skeletal characters was undertaken for 37 species of Apteronotidae, Neotropical electric fishes. *Orthosternarchus* + *Sternarchorhamphus* (included here in *Sternarchorhamphinae* status novo) are proposed to be the sister taxa to all remaining apteronotids, most of which form a basal polytomy in Apteronotinae. Several apteronotid species are currently *incertae sedis* but the monophyly of several genera were corroborated. *Sternarchorhynchus* is proposed to be the sister group of *Ubidia magdalenensis* + *Platyurosternarchus macrostomus*, together forming the *Sternarchorhynchini*. Snout elongation was revealed to have occurred in several independent evolutionary lines as the *Sternarchorhynchini*, *Orthosternarchus* and *Sternarchorhamphus*. *Apteronotus* is restricted here to *A. albifrons* + *A. jurubidae* and postulated to be the sister group to *Parapteronotus*, which includes *P. hasemani* + *P. macrostomus*. “*Apteronotus*” *leptorhynchus* is postulated to be the sister group to “*Apteronotus*” *cuchillo* + *Sternarchogiton cuchillejo* and this three-species group is itself postulated to be the sister group of *Apteronotus* + *Parapteronotus*, and “*Apteronotus*” *bonapartii* postulated to be the sister group to “*Apteronotus*” *apurensis*. Autapomorphies were found for most of the species. A classification is presented for the family.

Keywords: systematics, phylogeny, electric fishes, freshwater, Neotropics

Introdução

Os representantes da família Apteronotidae são peixes elétricos de água doce da região neotropical, reconhecíveis por formar o único grupo de Gymnotiformes que possui nadadeira caudal (Fig. 1) e um filamento carnoso pósteromediano-dorsal no corpo, destacável, que se encaixa numa ranhura mediana-dorsal que, de acordo com Franchina & Hopkins (1996) tem função eletrorreceptora. Segundo Mago-Leccia (1994), esta família é composta pelos gêneros *Apteronotus* Lacépède, 1800; *Sternarchorhynchus* Castelnau, 1855; *Sternarchella* Eigenmann, 1905; *Sternarchorhamphus* Eigenmann, 1905; *Sternarchogiton* Eigenmann, 1905; *Porotergus* Ellis, 1912; *Adontosternarchus* Ellis, 1912; *Orthosternarchus* Ellis, 1913; *Oedemognathus* Myers, 1936; *Platyurosternarchus* Mago-Leccia, 1994; *Megadontognathus* Mago-Leccia, 1994 e *Ubidia* Miles, 1945. De acordo com Mago-Leccia (1994) Apteronotidae era composta por 40 espécies – uma vez que *Sternarchorhamphus hahni* pertence de fato ao gênero *Rhamphichthys*, *Rhamphichthyidae* (Campos-da-Paz e Paepke, 1994; Campos-da-Paz, 1995). Mais recentemente, Lundberg *et al.* (1996) descreveram

Magosternarchus (com duas espécies novas), Triques (1998) descreveu *Tembeassu marauna*, Campos-da-Paz descreveu uma nova espécie de *Megadontognathus* (1999) e duas espécies de *Sternarchorhynchus* (2000) e Santana (2003) e Santana *et al.* (2004) descreveram duas novas espécies de *Apteronotus*. Estas adições até 2003, bem como novos gêneros e novas sinônimas, são apresentados por Albert (2003) e serão avaliados mais abaixo. A família ocorre pelo menos desde o Panamá até o norte da Argentina, incluindo rios que desaguam no oceano Pacífico (leste da Colômbia), bacias do Orenoco (“Orinoco” em espanhol e em inglês), de Maracaibo, do Madalena (“Magdalena” em espanhol e em inglês), do escudo Guianense, do Amazonas, do Paraná-Paraguai e do São Francisco (Mago-Leccia, 1994: 27-30).

Apteronotidae é grupo monofilético (Triques, 1993; Gayet *et al.*, 1994; Albert & Campos-da-Paz, 1998; Albert, 2001), considerado grupo irmão das demais famílias de Gymnotiformes (Triques, 1993; Gayet *et al.*, 1994) ou, alternativamente, de Sternopygidae. Neste último caso, estas duas famílias constituem o grupo irmão de Hypopomidae + Rhamphichthyidae e, por fim, estas quatro famílias formam o grupo irmão de Gymnotidae + Electrophoridae (Albert & Campos-da-Paz, 1998; Albert, 2001). O monofiletismo da família é sustentado por caracteres anatômicos e fisiológicos. O filamento carnoso pósteromediano-dorsal no corpo, que se encaixa numa ranhura mediana-dorsal, é uma apomorfia inequívoca. A presença de nadadeira caudal tem sido considerada uma plesiomorfia (Triques, *op. cit.*;

Received: 25.II.05

Accepted: 20.XII.05

Distributed: 20.II.06



Figura 1 - Vista lateral de *Apterontus brasiliensis*, MZUSP 24460; 16,7 mm de comprimento cefálico e 97,0 mm de comprimento ao término da nadadeira anal.

Gayet et al., *op. cit.*) ou uma reversão e, portanto, uma apomorfia (Albert & Campos-da-Paz, 1998; Albert, 2001). Muitas outras características anatômicas têm sido apresentadas como apomorfias para suportar o monofiletismo da família mas o fato de que Apterontidae é a única família de peixes elétricos de água doce neotropicais (Gymnotiformes) com órgãos elétricos neurogênicos, constitui uma apomorfia fisiológica marcante (e. g., Mago-Leccia, 1994).

Triques (1993) propôs uma hipótese de relações filogenéticas entre vários gêneros de Apterontidae, a saber, (*Apterontus* (*Sternarchorhynchus* (*Sternarchorhamphus* (*Adontosternarchus* (*Sternarchella* + *Porotergus*))))). Albert & Campos-da-Paz (1998) e Albert (2001), porém, apresentaram hipótese completamente diferente, principalmente em que *Sternarchorhynchus* + *Platyurosternarchus* é o grupo irmão de *Sternarchorhamphus* + *Orthosternarchus* e que este grupo monofilético é irmão dos demais apteronotídeos. A hipótese destes últimos autores foi baseada no estudo de 20 espécies, divididas em 13 gêneros e representa um grande avanço no conhecimento da filogenia desta família. Eles utilizaram os programas PAUP e Hennig86 que produziram o mesmo número de árvores igualmente parcimoniosas com as mesmas topologias (Albert & Campos-da-Paz, 1998). Fica claro que as hipóteses de relações filogenéticas já apresentadas para Apterontidae são bastante abrangentes mas ainda estão longe de abarcar a maioria de suas espécies.

Caracteres de anatomia externa têm sido cada vez mais utilizados nos estudos de sistemática de peixes, o que pode reverter em benefício de futuras revisões taxonômicas, uma vez que diversos caracteres nunca antes notados têm sido encontrados, bem como hipóteses dos seus níveis de universalidade, possivelmente incentivando pesquisadores a trabalhar em revisões de subgrupos desta família. Além disto, caracteres de anatomia externa podem ser estudados em quaisquer exemplares bem preservados, de modo que espécies para as quais não há exemplares disponíveis para estudos de anatomia interna, podem ser incluídas em cladogramas.

Neste trabalho, objetiva-se propor uma hipótese de relações filogenéticas *sensu* Hennig (1950, 1966) para a maioria das espécies conhecidas de Apterontidae, com base em caracteres esqueléticos e de anatomia externa. Espécies não analisadas, eventualmente serão objeto de estudo noutra ocasião.

Materiais e métodos

Dados de anatomia externa e esquelética são os únicos utilizados nesta análise. Variáveis quantitativas não foram utilizadas, uma vez que não se dispunha de número suficiente de exemplares para todas as espécies. Algumas exceções a esta regra foram informações obtidas previamente, durante a execução de outros trabalhos (e. g. Triques, 1994), quando vários exemplares estavam disponíveis. Um esforço foi feito no sentido de considerar o máximo possível das informações presentes na literatura sobre Apterontidae. Esta tarefa foi facilitada, uma vez que Albert (2001) fez uma síntese das informações contidas na literatura, em sua recente revisão das filogenias de Gymnotiformes, até o nível genérico, listando 248 apomorfias para os diversos níveis de universalidade da ordem.

Os dados de anatomia externa foram observados a olho nu ou sob microscópio estereoscópico (Leica, MZ 6). Um ou dois exemplares (quando disponíveis) da maioria das espécies estudadas foram diafanizados e corados segundo o método de Taylor & Van Dyke (1985) e dissecados pelo método de Weitzman (1974), para estudo esquelético sob estereomicroscópio. A nomenclatura esquelética adotada é a de Castro & Castro (1987). Alguns ossos da região etmoideana do neurocrânio sofrem alongamento em todos os casos onde ocorre alongamento do focinho, em representantes da família Apterontidae. São eles o mesetmóide, o vômer (um osso composto denominado etmóide ventral, anteriormente, e vômer dérmico, posteriormente, por Albert, 2001:7) e o paresfenóide. Assim, se o caráter "alongamento" destes ossos for incluído na matriz dos caracteres, certamente haverá uma pressão forte para que todas as espécies de focinho longo sejam incluídas no mesmo grupo, dado que o princípio decisório será o da parcimônia global dos caracteres. Desta forma, prefiri retirar da análise o alongamento destes ossos (e do focinho, como um caráter) para torná-la menos tendenciosa. Portanto, apenas os alongamentos de outros ossos cranianos foram utilizados como caracteres relativos ao alongamento do focinho, com o intuito de evidenciar diferentes caminhos evolutivos para este alongamento. Ossos seriados, tais como os da cesta branquial, são numerados desde a região anterior para a posterior, sendo a

grafia feita em numerais cardinais, mas devendo a leitura ser feita como numerais ordinais. Assim, por exemplo, ceratobranquial 1 deve ser entendido como primeiro ceratobranquial, que posiciona-se anteriormente ao ceratobranquial 2. O processo de diafanização, dissecação e/ou conservação de alguns exemplares não permitiu a visualização de todos os caracteres esqueléticos, o que foi assinalado como não visto ou não verificado ao final da apresentação de cada caráter.

Os caracteres levantados foram polarizados com base no método de comparação com grupos externos da sistemática filogenética, proposto por Watrous & Wheeler (1981) e posteriormente desenvolvido por Maddison et al. (1984) e Nixon & Carpenter (1993). Com base nessa polarização, um grupo externo hipotético, contendo todas as características consideradas plesiomórficas para Apteronotidae, foi construído e incluído na matriz (Tab. 1).

Para a polarização dos caracteres, foi utilizada a hipótese de relações filogenéticas entre as famílias de Gymnotiformes de Albert & Campos-da-Paz (1998); Albert (2001), a mais congruente com os conhecimentos disponíveis deste grupo no momento. Nela, Gymnotidae + Electrophoridae é o grupo irmão das outras quatro famílias que formam um clado onde Apteronotidae + Sternopygidae é o grupo irmão de Hypopomidae + Rhamphichthyidae. Assim, o primeiro grupo externo de Apteronotidae é Sternopygidae, o segundo Hypopomidae + Rhamphichthyidae e o terceiro, Gymnotidae + Electrophoridae. Apenas táxons mais basais de Sternopygidae, Hypopomidae e Rhamphichthyidae (segundo Albert, 2001) foram utilizados como representantes dos grupos externos no processo de polarização de caracteres, de modo a evitar que caracteres encontrados em táxons mais derivados destas famílias e também em representantes de Apteronotidae fossem interpretados como plesiomorfias em vez de homoplasias.

O exame dos representantes basais dos grupos externos a Apteronotidae se estendeu somente até o ponto em que cessavam as dúvidas quanto ao estado plesiomórfico de cada caráter estudado. Assim, não foram utilizados todos os representantes de grupos externos para todos os caracteres. Por outro lado, em algumas situações foi necessário avaliar a condição do caráter fora de Gymnotiformes, quando foram usadas informações relativas ao grupo irmão de Siluriformes (Diplomystidae – principalmente de *Diplomystes chilensis*), com base em dados de literatura (Arratia, 1987) ou em exemplares examinados. Para caracteres de anatomia externa de *Archolaemus blax* (Sternopygidae) foram utilizados os trabalhos de Korringa (1970) e de Schwassmann & Carvalho (1985).

Os algoritmos heurísticos mhennig* e bb*, do programa Hennig86 (Farris, 1988) foram utilizados para encontrar as hipóteses mais parcimoniosas (seguindo Albert & Campos-da-Paz, 1998) e o comando “nelsen” utilizado para calcular a árvore de consenso apresentada como resultado final. O programa Tree Gardener (Ramos, 1996) foi utilizado como interface entre os ambientes DOS (onde trabalha o Hennig86) e Windows. Segui Pinna (1996:4) ao ordenar os caracteres denominados “multi-estados” de acordo com a sua similaridade, sempre que possível.

Uma lista dos exemplares de Apteronotidae e dos grupos externos empregados neste estudo é apresentada no Apêndice, juntamente com informações sobre suas instituições de origem, números de tombo, números de exemplares e localização geográfica. No apêndice, são indicados, também, os números de

exemplares diafanizados de cada espécie, quando foi o caso. Assim, fica implícito que não é conhecida a condição dos caracteres esqueléticos apresentados nos resultados para as espécies sem exemplares disponíveis para diafanização. Entretanto, Miles (1945, fig. 11) apresenta desenhos em vista lateral e dorsal do crânio de *Ubidia magdalenensis* (gênero monotípico), de modo que os estados de muitos caracteres deste táxon, utilizados no presente trabalho, são conhecidos. Dados de anatomia externa de *Ubidia* foram obtidos no mesmo trabalho para complementar as informações obtidas através do estudo de um parátipo em estado precário de conservação. Foi possível obter apenas um exemplar de *Megadontognathus cuyuniense*, já diafanizado e dissecado, de modo que os caracteres de sua anatomia externa foram estudados a partir de sua descrição original (Mago-Leccia, 1994). Os trabalhos de Mago-Leccia (1976, 1994), Mago-Leccia et al. (1985), Campos-da-Paz (1992, 1995, 1999 e 2000) facilitaram a visualização de diversos caracteres de espécies de grupos internos e externos, mormente os esqueléticos. Alguns problemas concernentes à taxonomia de certas espécies foram encontrados durante a elaboração da filogenia de Apteronotidae. De acordo com Cox & Lundberg (resumo, apud Lundberg et al., 2000:36), a espécie nominal *Apteronotus anas* foi proposta a partir de um exemplar grande de *A. hasemani*, com crescimento alométrico extremo do focinho; a descrição de *Oedemognathus exodon* foi baseada em grandes machos de *Sternarchogiton nattereri* com grandes maxilares e dentes externos. Como teste para estas hipóteses, sigo a interpretação tradicional, separando-as todas. Albert (2003) apresenta uma série de modificações taxonômicas nesta família. Foram incluídas as seguintes espécies em *Apteronotus*: *Sternarchogiton cuchillejo*, *Porotergus ellisi*, *Ubidia magdalenensis* e *Tembeassu marauna* (Albert, 2003:498-499). Ainda segundo este autor, *Apteronotus anas* e *A. hasemani* foram incluídas em *Parapteronotus*. *Porotergus compus* foi incluído em *Compsaraia compsa*. *Oedemognathus exodon* foi considerado sinônimo de *Sternarchogiton nattereri*. A nomenclatura tradicional foi empregada aqui para que esta, de Albert, fosse avaliada cladisticamente ao final deste trabalho. Esta avaliação tem razão de ser porque as justificativas presentes na literatura atual não são suficientemente claras. Por exemplo, Albert (2001: 73) afirma que a pigmentação de *Parapteronotus hasemani* é constituída por cromatóforos diminutos e numerosos, o que está de acordo com os exemplares avaliados de *Apteronotus anas* mas discrepante com os de *Apteronotus hasemani*; a hipótese de Albert (2001) não inclui exemplares de *Porotergus gimbeli*, a espécie tipo de *Porotergus*, de modo que não é possível saber se *Porotergus compsus* (a espécie tipo de *Compsaraia*) efetivamente constitui um novo gênero; *Oedemognathus exodon* apresenta grandes dentes fora da maxila superior, enquanto *Sternarchogiton nattereri* não apresenta dentes nesta maxila. Albert (2001:77) notou que *Apteronotus bonapartii* (Castelnau, 1855) apresenta um focinho mais longo que o caracterizado por Ellis (1913), de modo que estes dois autores podem ter tratado de espécies distintas. Os exemplares utilizados aqui são mais similares à caracterização de Ellis (*op. cit.*). O material de *Sternarchogiton porcinum* inclui material tipo, de modo que a identificação dos exemplares utilizados é acurada, diferindo de animais de pigmentação escura, coletados recentemente e que, aparentemente, pertencem a uma espécie não descrita.

Tabela 1 - Matriz de caracteres e táxons terminais utilizados para gerar o cladograma apresentado na Fig. 22. A numeração dos caracteres e dos seus estados é aquela utilizada na suas descrições no texto. Desconhecimento de determinado estado de um caráter é indicado com "?". GE = grupo externo (ver o texto). Abreviação dos gêneros como segue: *Ad* = *Adontosternarchus*; *Ap* = *Apternotus*; *Ma* = *Megadontognathus*; *Me* = *Megasternarchus*; *Oe* = *Oedeomagnathus*; *Or* = *Ortosternarchus*; *Pl* = *Platyrosternarchus*; *Po* = *Porotergus*; *Se* = *Sternarchella*; *Sa* = *Sternarchorhamphus*; *Sy* = *Sternarchorhynchus*; *Sg* = *Sternarchogiton*; *Te* = *Tembeassu*; *Ub* = *Ubidia*.

TÁXONS	CARACTERES												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789
GE	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000
<i>Ad.batae</i>	000001000	000001000	000000000	001000000	000001000	101000000	100000000	001000000	000100000	001101010	000000000	000000000	000100001
<i>Ad.clark</i>	000001000	000001000	110010000	000000000	100010100	101000000	100000000	001000000	000100000	001101010	000000000	000000000	010100001
<i>Ad.deven</i>	000001000	000001000	010010000	000000000	100010100	101000000	000000000	001000000	000000000	001101010	000000000	000000000	000000000
<i>Ad.sachs</i>	000001000	000001000	010010000	000000000	100010100	101000000	000000000	001000000	000000000	001101010	000000000	000000000	010100001
<i>Ap.albif</i>	010000000	000000000	000000000	000011000	000010000	101000000	000000000	001000000	000000000	001101010	100000000	100000000	110100000
<i>Ap.anas</i>	010000000	000000000	000000000	000110000	000010000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000
<i>Ap.apure</i>	010000000	000000000	001000100	000000000	001010000	111000000	000000000	101100000	000000000	001112010	100000000	100000000	110100000
<i>Ap.bonap</i>	010000000	000001000	000000000	001000000	000010000	111000000	000000000	101100000	000100000	001111010	100000000	100000000	110100000
<i>Ap.bras</i>	010000000	000000000	000000000	000000000	000010000	100010000	000000000	001000000	000000000	001101010	000000000	000000000	110100000
<i>Ap.cuchi</i>	010000000	000001000	000000000	000111000	000010000	100000000	000000000	001000000	000100100	001102010	000000000	000000000	110100000
<i>Ap.hasem</i>	010000000	000000001	000000000	000010000	000010000	000000000	000000000	001000000	000000000	000000000	000000000	000000000	110100000
<i>Ap.jurub</i>	010000000	000000000	000000000	000000010	000010000	000000000	000000000	001000000	000000000	000000000	000000000	000000000	110100000
<i>Ap.lepto</i>	010000000	000000000	000000000	000010000	000000000	100010000	000000000	001000000	000000000	001101010	000000000	000000000	110100000
<i>Ap.macro</i>	010000000	000000000	000000000	000010000	000010000	000000000	000000000	001000000	000000000	000000000	000000000	000000000	110100000
<i>Ma.rapto</i>	110001000	000100000	000000000	000000000	100000000	101000000	110000000	000000000	000000000	001101010	010101010	010101010	111100010
<i>Me.cuyun</i>	010000000	000000000	000000000	000000010	000000000	100010000	000000000	000000000	000000000	001110010	000000000	000000000	011100000
<i>Oe.exodo</i>	010000000	000010100	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000
<i>Or.taman</i>	000000000	010000011	000000000	000000000	100011010	101010000	000000000	000001000	000001000	001101010	000001000	000001000	00111010
<i>Pl.macro</i>	011010000	100011000	000000000	011100000	100010000	100000000	000000000	000000000	000000000	001101110	000000000	000000000	110101000
<i>Po.comps</i>	010000000	000000000	000000000	000000000	100110000	101000000	000000000	001001100	010000000	001101010	100000000	100000000	110100000
<i>Po.ellis</i>	010000000	000000000	000000000	000000000	000010000	101000000	000000000	101100000	000100000	001101010	100000000	100000000	110100000
<i>Po.gimbe</i>	011000000	000000000	000000000	000000000	100010000	101000000	000000000	101000000	000000000	001101010	000000000	000000000	110100000
<i>Se.curvi</i>	110001000	000000000	000100000	000000000	000010000	101000000	000000000	001000000	000000000	001101010	000000000	000000000	110100000
<i>Se.orino</i>	110001000	000000000	000100000	000000000	100010000	101000000	000000000	000000000	000000000	001101010	010100000	010100000	110100000
<i>Se.ortho</i>	111001000	000000001	010000000	000000000	100010100	101000000	100000000	000000000	000000000	001001010	010100000	010100000	110100000
<i>Se.sima</i>	111001000	000000000	000000000	000000000	100010100	101000000	100000000	000000000	000000000	001101010	010100000	010100000	110100000

Continua...

Tabela 1 - Continuação

TÁXONS	CARACTERES												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	01234567	
<i>Se.termini</i>	111001000	0000000000	0000000000	0000000001	1000101001	1010000000	1000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0011010111	0101000100	11010000
<i>Sg.cuchi</i>	010000011	0000010000	0000000000	0000100000	00000101001	1101000000	0000000000	0010000100	0001000100	0001001000	0010001010	0000000100	11010000
<i>Sg.natte</i>	010000000	0000110000	0000000000	0000000001	1000100001	1010000000	0000000000	1011001000	1001001000	1001001000	0011010110	1000000100	11010001
<i>Sg.porci</i>	010000000	0000010000	0000000000	0000000001	0100100001	1010000000	0000000000	1011001000	1011001000	0001000000	0011010110	1000000100	11010000
<i>Sa.muell</i>	000000000	0101000000	0000010000	0000000000	0000110001	1010000001	0000100000	0000100000	0010001000	0010001000	1011010110	0010000000	00011010
<i>Sy.curvi</i>	0100010100	1010000000	0100000000	0000100000	0000100001	1001000100	0010001000	0100010100	0001110011	0001110011	0101111111	0000000111	11010000
<i>Sy.mormy</i>	110010100	1010000000	0100000000	0100000000	0000100001	0000100001	0000100001	0000100001	0000100001	0000100001	0000100001	0000100001	00001000
<i>Sy.oxyrh</i>	0100010100	1010000000	0100000001	1100000000	0000100001	1001010100	0010001000	0100010100	0001110000	0001110000	0111111110	0000000101	11010000
<i>Sy.rosen</i>	110010100	1010000000	0100000000	0000100000	0000100001	1001000100	0010001000	0100010100	0001110001	0001110001	0101111010	0000000101	11010000
<i>Te.marau</i>	011100000	0000000000	0000000000	0000000000	0000100001	0000100001	0000100001	0000100001	0000100001	0000100001	0000100001	0000100001	00001000
<i>Ub.magda</i>	0?0010100	1000000100	0000000000	0100100100	00000?0000	0000000000	0000000000	0000000000	000?0000100	0001010001	1?00000000	000?010?00	?001?000

Resultados

Os resultados serão apresentados em quatro partes. A primeira refere-se à lista dos caracteres encontrados, com o resultado de sua polarização e a descrição dos estados apomórfico e plesiomórfico de cada caráter. A condição plesiomórfica é sempre indicada como o estado “0”. Quando não há referência ao estado dos caracteres presentes nos grupos externos, subentende-se que todos eles apresentam a condição plesiomórfica. A distribuição dos caracteres no grupo interno pode ser vista na Tab. 1. Figuras de outras publicações citadas no texto são referidas em letras minúsculas (fig.) para mais fácil distinção das figuras apresentadas neste trabalho (Fig.). Os caracteres encontram-se subdivididos em caracteres de anatomia externa e esquelética. Cada um destes conjuntos foi subdividido em diversos subitens. A segunda parte dos resultados apresenta caracteres inicialmente tomados para a análise mas que, posteriormente, foram descartados por diversas razões. Alguns destes caracteres foram retirados de estudos filogenéticos publicados anteriormente.

A terceira parte refere-se ao resultado da análise feita pelo programa Hennig86, incluindo os grupos monofiléticos encontrados em modo “consenso estrito”. Finalmente, a quarta parte apresenta uma proposta de classificação, incluindo modificações à classificação atualmente adotada, em consonância com a hipótese filogenética apresentada aqui.

Caracteres empregados na análise e sua polarização

A. Anatomia Externa. Das 64 apomorfias encontradas na anatomia externa, 49 ainda não haviam sido notadas como tais ou como caracteres diagnósticos em trabalhos anteriores.

I. Focinho

1. Dobra de pele envolvendo a região do osso maxilar (circundando o osso maxilar ventral e posteriormente): 0 – ausente; 1 – presente. Figs. 3,5 e 9

2. Pele lateral da boca que une o lábio superior ao inferior: 0 – presente entre a face interna da maxila superior e a face externa da maxila inferior (Fig. 7); 1 – originando-se no lábio inferior mas não atingindo o superior, produzindo, assim, uma estrutura carnosa lateralmente ao queixo do animal: o lobo mentoniano lateral (Figs. 04 e 06; Triques, 1998 – figs 1, 2 e 3). Outras condições são encontradas em *Adontosternarchus balaenops*, *A. sachsi*, *A. devenanzii*, *A. clarkae*, *Sternarchorhynchus curvirostris*, *S. oxyrhynchus*, *S. roseni*, *S. mormyrus*. As informações disponíveis para *Ubidia* não esclarecem sobre este caráter. Caráter não verificado em *Megadontognathus cuyuniense*.

3. Lobo mentoniano lateral: 0 – dentro da boca (Fig. 4); 1 – completamente fora da boca (Fig. 5; Triques, 1998 – figs 1, 2 e 3).

4. Lobo mentoniano lateral: 0 – reduzido, geralmente representado apenas por uma prega de pele; 1 – extremamente desenvolvido (Triques, 1998 – figs 1, 2 e 3). Em gimnotiformes, o lobo mentoniano lateral não ocorre fora de Apterontidae, como mencionado anteriormente.

5. Lobo mentoniano lateral: 0 – curto em perfil ventral, sem ranhura associada; 1 – alongado para trás, delimitado ventralmente por uma ranhura denominada ranhura mentoniana lateral (Figs. 3, 4, 8 e 9 Miles, 1945 – fig. 12). Aparentemente, o lobo

mentoniano lateral alongado está correlacionado com o surgimento da ranhura mentoniana lateral, uma vez que são caracteres que ocorrem conjuntamente e em posição justaposta entre si. Assim, considero que formem um único caráter complexo, e não dois caracteres independentes.

6. Pele bucal: 0 – presente entre a face interna da maxila superior e a face externa da maxila inferior e que, reduzida, forma o lobo mentoniano lateral em Apteronotidae (caráter 2); 1 – presente entre a face externa da maxila superior e a face

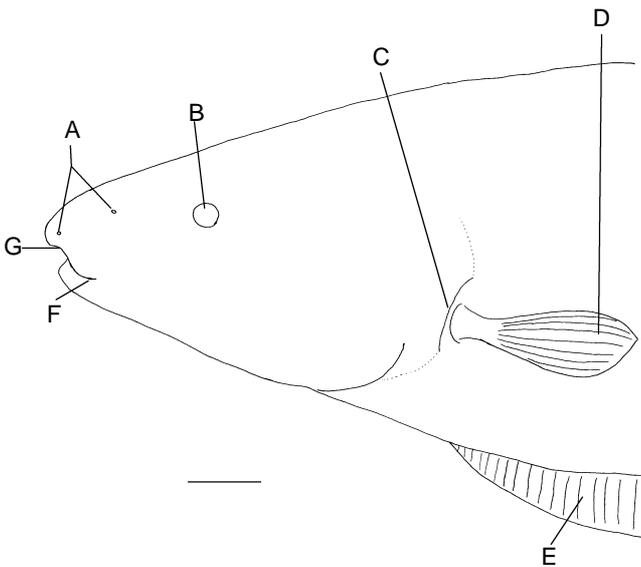


Figura 2 - Vista lateral esquemática da região anterior do corpo de *Sternopygus macrurus*, sendo visíveis as narinas (A), o olho (B), a abertura opercular (C), a nadadeira peitoral (D), a nadadeira anal, anteriormente (E), a mandíbula (F) e o lábio superior (G). Barra = 5 mm.

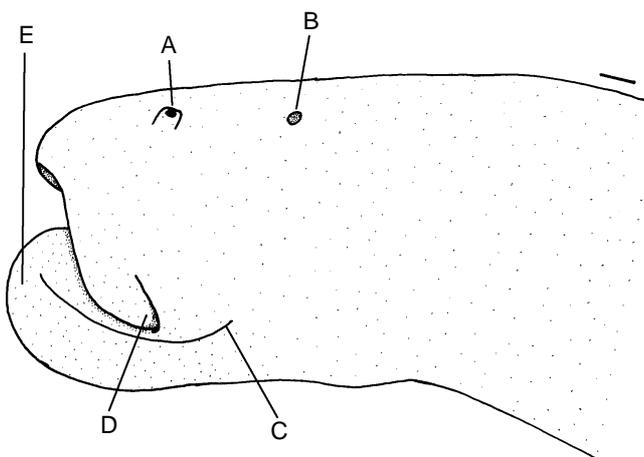


Figura 3 - Vista lateral anterior do focinho de *Sternarchorhynchus mormyrus*, MZUSP 56885, com indicação das narinas anterior (A), posterior (B), fenda mentoniana lateral (C), dobra de pele envolvendo a região do maxilar (D) e mandíbula prognata (E). Barra = 1 mm.

externa da maxila inferior, originando-se por baixo da região do lobo mentoniano lateral (Figs. 5 e 10). *Gymnotus* sp. e *Electrophorus electricus* apresentam uma condição sinapomórfica quanto a este caráter.

7. Pele bucal: 0 – presente entre a face interna da maxila superior e a face externa da maxila inferior; 1 – presente entre a face externa da maxila superior e a face interna da maxila inferior, originando-se acima do lobo mentoniano lateral e, portanto, expondo a ranhura mentoniana lateral e o lobo mentoniano lateral que geralmente é reduzido (Figs. 3, 8 e 9; Miles, 1945 – fig. 12).

8. Fenda profunda separando o lábio inferior e a pele pigmentada por toda a extensão daquele: 0 – ausente; 1 – presente (Fig. 11).

9. Ranhura aproximadamente paralela à margem anterior do lábio superior, no tegumento, originando-se pouco adiante de uma linha vertical passando pela narina anterior e terminando numa vertical logo à frente da 2ª narina 0 – ausente; 1 – presente (Fig. 11).

10. Extremidade anterior do focinho: 0 – acima de uma horizontal passando pela superfície ventral da região opercular (Fig. 14); 1 – abaixo de uma horizontal passando pela superfície ventral da região opercular (focinho extremamente inclinado para baixo) (Fig. 12).

11. Focinho: 0 – alongado ou não, mas nunca reto para frente; 1 – muito alongado, reto para frente (Figs. 14 e 15).

12. Focinho: 0 – sempre reto ou com suave curvatura para cima, ou focinho curto; 1 – tubular e curvo para baixo (Albert, 2001, caráter 50).

13. Perfil cefálico dorsal: 0 – reto ou convexo; 1 – levemente (suavemente) côncavo (Fig. 14). O focinho de *Sternarchorhynchus muelleri* não aponta para cima, como afirmam Albert & Campos da Paz: 1998: 429, em pelo menos alguns indivíduos.

14. Cápsula nasal: 0 – aproximadamente equidistante da margem ocular anterior e da extremidade anterior do focinho (Fig. 6); 1 – junto à margem ocular anterior (Figs. 4 e 16).

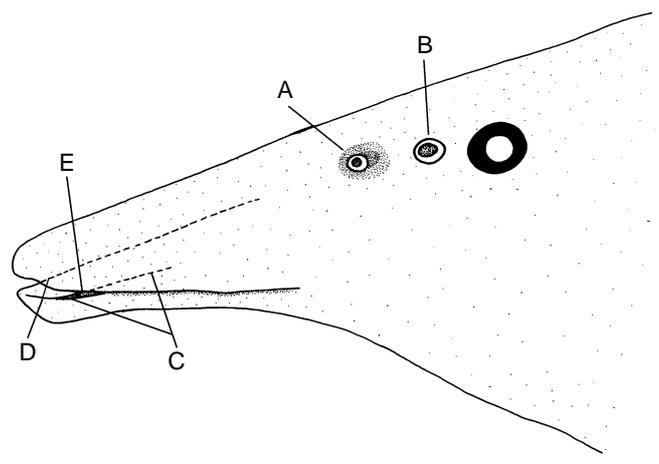


Figura 4 - Vista lateral do focinho de *Platyrosterhynchus macrostomus*, MBUCV 21077, com indicação das narinas anterior tubular (A) e posterior anular (B), da fenda mentoniana lateral (C), do lobo mentoniano lateral (D) e da linha de fechamento bucal (E). Barra = 1 mm.

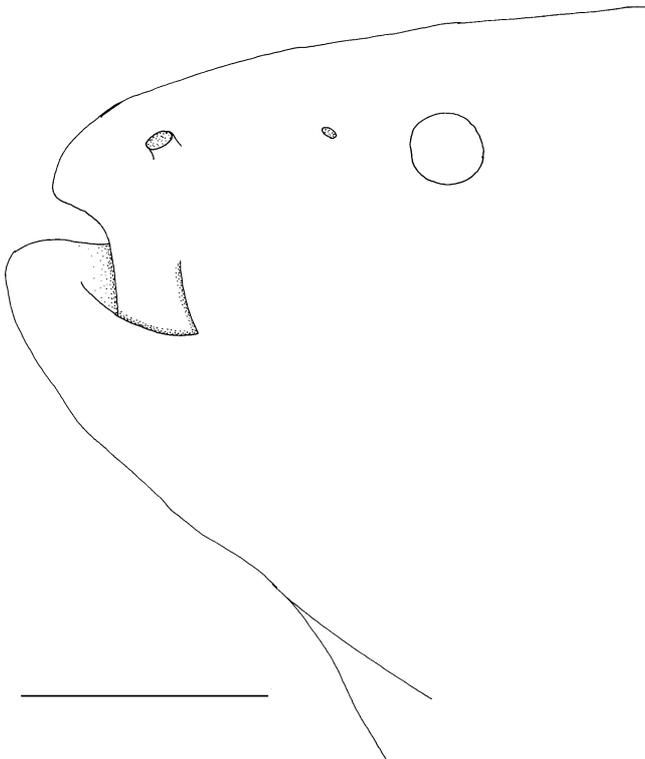


Figura 5 - Vista lateral esquemática da região anterior da cabeça de *Sternarchella orthos*, MBUCV 20026. Estruturas representadas indicadas na Fig. 2. Dobra de pele envolvendo a região do maxilar, evidenciada. Barra = 5 mm.

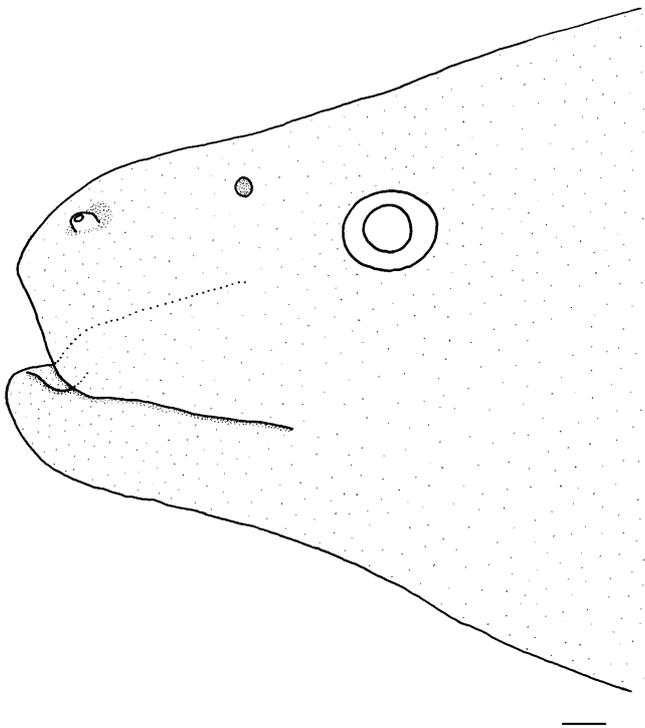


Figura 6 - Vista lateral esquemática da região anterior da cabeça de *Apteronotus hasemani*, MZUSP 23436. Estruturas representadas indicadas na Fig. 2. Barra = 1 mm.

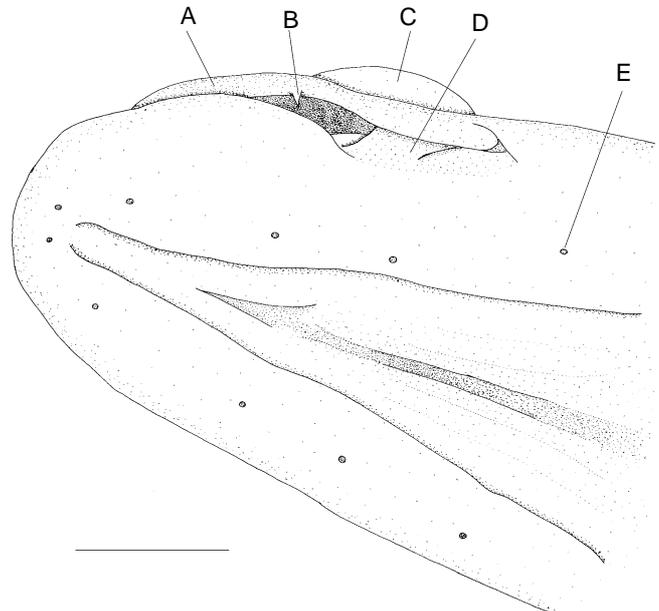


Figura 7 - Vista ventro-lateral da região gular de *Hoplias malabaricus* (traíra; Characiformes), sendo visíveis a maxila superior (A), um dente da maxila superior (B), o olho (C), a pele bucal que liga a face interna da maxila superior à face externa da maxila inferior (D) e poros do ramo mandibular da linha lateral (E). Barra = 5 mm.

Gymnotus e *Electrophorus* apresentam cápsula nasal aparentemente deslocada pelo encurtamento do focinho, dificultando a análise deste caráter nestes gêneros. Assim, a condição em *Diplomystes* foi decisiva para a polarização do caráter. Entre os grupos externos, *Eigenmannia trilineata* e *E. virescens*, apresentam a característica apomórfica.

15. Pré-maxilares: 0 – com dentes; 1 – sem dentes (Triques, 1993, caráter 23).

16. Dentição oral: 0 – de tamanho similar àquele dos grupos externos à família, localizada internamente à boca; 1 – hipertrofiada; parte dos dentes localizados fora da boca (Fig. 17; Myers, 1936; Mago-Leccia, 1994 – figs. 40a,b).

17. Comprimento do focinho: 0 – variando de 43% a 69% do comprimento cefálico (em esternarcorinquídeos como aqui definidos), excluindo indivíduos juvenis; 1 – representando 42% do comprimento cefálico, com deslocamento dos olhos para frente (dados do parátipo de *Ubidia magdalenensis*; também Campos-da-Paz, 1995:34). A inclusão de informações provenientes de outros apteronotídeos que não pertençam a este grupo introduziria um erro na análise, uma vez que espécies de focinho curto apresentam sobreposição de amplitudes de variação do caráter ao mesmo tempo em que suas estruturas rostrais não pertencem à mesma série de transformação deste caráter.

18. Olhos: 0 – com diâmetro pelo menos quatro vezes maior que a medida ântero-posterior da abertura da narina posterior (Figs. 1-14); 1 – extremamente reduzidos, seu diâmetro duas vezes maior que a medida ântero-posterior da abertura da narina posterior (Fig. 15; Albert, 2001 – caráter 106).

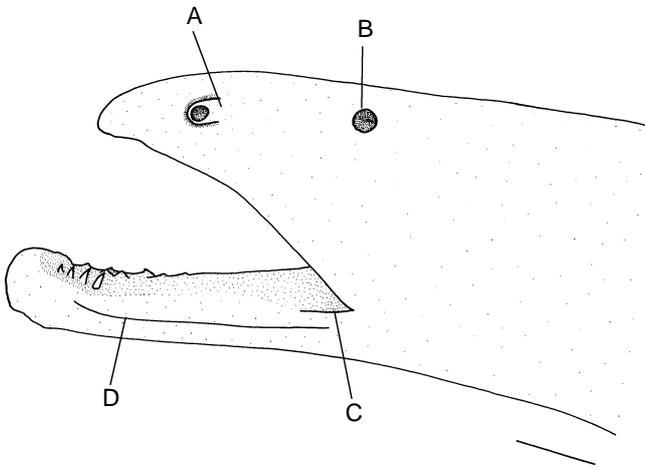


Figura 8 - Vista lateral anterior do focinho de *Sternarchorhynchus oxyrhynchus*, JGL 94-785, com indicação das narinas, anterior (A) e posterior (B), da linha de fechamento bucal (C) e da fenda mentoniana lateral (D). Barra = 1 mm.

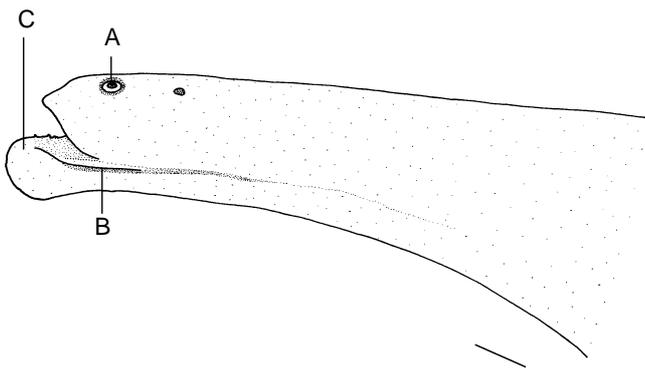


Figura 9 - Vista lateral anterior do focinho de *Sternarchorhynchus curvirostris*, JPS 93-955, com indicação da narina anterior (A), da fenda mentoniana lateral (B) e da mandíbula prognata (C). Barra = 1 mm.

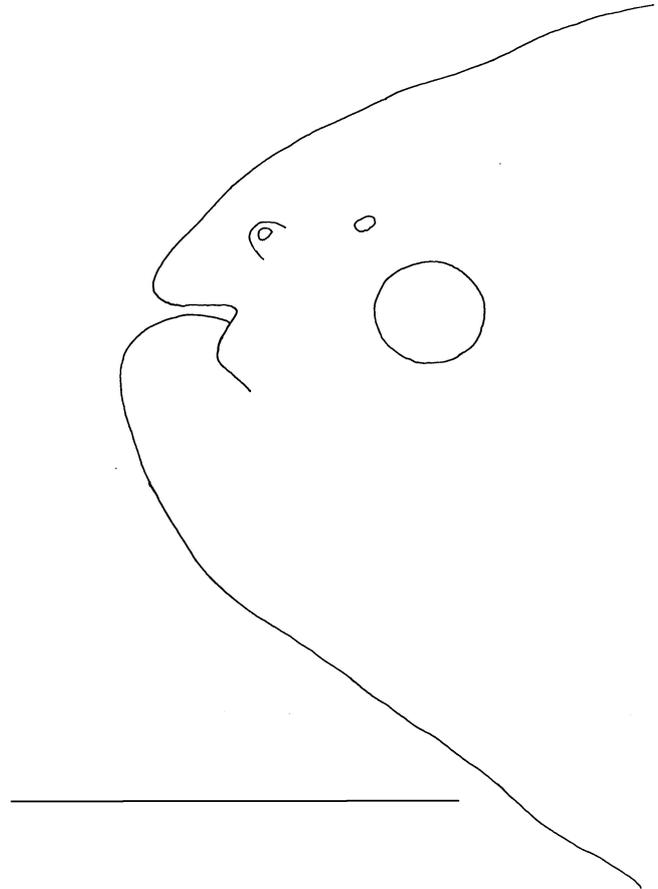


Figura 10 - Vista lateral esquemática do focinho de *Adontosternarchus clarkae*, MZUSP 56580. Estruturas representadas indicadas na Fig. 2. Barra = 5 mm.

19. Perfil do lábio superior: 0 – curvo ou em ângulo obtuso no nível da narina anterior; 1 – aproximadamente quadrangular (ângulo quase reto) no nível da narina anterior (Figs. 5, 6, 15).

20. Lábio superior: 0 – com perfil curvo ou em ângulo obtuso no nível da narina anterior; 1 – projetando-se para frente, aproximadamente no nível da primeira narina (Fig.10).

21. Mandíbula: 0 – não prognata, boca em posições variadas, nunca superior; 1 – prognata, boca superior (Figs. 3, 5, 8, 9 e 10; compare com Albert, 2001 – caráter 21). Entre os grupos externos, *Gymnotus* e *Electrophorus electricus* apresentam o estado apomórfico. A distribuição globalmente mais parcimoniosa dos caracteres, entretanto, indica que a condição encontrada em *Gymnotus* e *Electrophorus* é homoplástica em relação àquela presente em subgrupos de Apteronotidae.

22. Mandíbula: 0 – variável, nunca incluída; 1 – incluída. Entre os grupos externos, *Archolaemus blax*, *Brachyhypopomus occidentalis*, *Rhampichthys hahni*, *Gymnorhampichthys*

hypostomus, *Hypopomus savannensis*, *H. litaniensis* apresentam a forma apomórfica. A parcimônia global dos caracteres indica que mandíbula incluída surge independentemente dentro de Apteronotidae e em Rhampichthyidae, espécies de *Hypopomus* e *Brachyhypopomus occidentalis*, bem como em *A. blax*, mas esta apomorfia sustenta a hipótese de que Rhampichthyidae inclua *Hypopomus* e *B. occidentalis*.

23. Mandíbula: 0 – variável, nunca inferior; 1 – inferior.

24. Hemi-maxilas superior e inferior: 0 – formando ângulo de 180° entre si, sem formar encaixe, os lábios sendo retos em vista frontal; 1 – inclinadas ventralmente em sua linha mediana, formando um encaixe em forma de “V”, em vista frontal (Ellis, 1913).

25. Expansão digitiforme póstero-lateral da pele que forma a narina anterior (tubular): 0 – ausente; 1 – presente.

II. Escamação

26. Linha mediana dorsal do corpo: 0 – recoberta por escamas localizadas logo abaixo da pele, visíveis através desta, não organizadas nitidamente em séries; 1 – ladeada por escamas em série, uma de cada lado, imbricadas na linha mediana, onde estão mais profundamente localizadas sob a

pele, aparentando haver uma estreita faixa de pele nua mediana dorsal ladeada por uma fileira de escamas de cada lado. Largura desta faixa aproximadamente igual ao diâmetro da abertura nasal anterior (não da base desta narina, tubular).

27. Linha mediana dorsal: 0 – recoberta por escamas localizadas logo abaixo da pele, visíveis através desta, não organizadas nitidamente em séries; 1 – sem escamas na linha mediana dorsal, numa estreita faixa correspondente ao diâmetro de uma escama da série de escamas mais dorsais, ladeada por uma fileira de escamas de cada lado do corpo (não imbricadas dorsalmente, portanto) formando duas séries paralelas por todo o dorso do animal.

28. Linha mediana dorsal: 0 – recoberta por escamas localizadas logo abaixo da pele, visíveis através desta, não organizadas nitidamente em séries; 1 – sem escamas na linha mediana dorsal, numa estreita faixa correspondente ao diâmetro de uma escama da série de escamas mais dorsais. Esta faixa nua expande-se para trás, no animal, tornando-se mais larga progressivamente.

29. Linha mediana dorsal: 0 – recoberta por escamas localizadas logo abaixo da pele, visíveis através desta, não organizadas nitidamente em séries; 1 – sem escamas acima da linha lateral na região da cavidade do corpo, desde a margem opercular óssea para trás, até uma distância equivalente a um comprimento do focinho.

30. Escamas da linha lateral no nível anterior da região da cavidade do corpo: 0 – compostas por parte laminar e parte tubular; 1 – compostas apenas pela parte tubular.

III. Coloração

31. Região posterior do corpo (pedúnculo caudal e regiões próximas): 0 – na mesma tonalidade da região anterior; 1 – mais escura que a anterior, devido à presença de cromatóforos mais agregados. A presença da condição apomórfica em *Ubidia magdalenensis* foi considerada conforme Miles (1945:463).

32. Região correspondente à localização dos pterigióforos da nadadeira anal: 0 – com pigmentação semelhante à do restante do corpo; 1 – intensamente pigmentada (Albert, 2001). A condição apomórfica está presente apenas em *Archolaemus blax*, *Rhamphichthys hahni* e *Platyrosternarchus macrostomus* e é considerada homoplástica nos dois táxons, com base na parcimônia global dos caracteres.

33. Coloração de fundo do corpo: 0 – variável; 1 – creme, salpicado de numerosos pontos castanho-escuros, conspicuos e visíveis a olho nu.

34. Faixa clara mediana dorsal desde a extremidade anterior do focinho até a região anterior do filamento dorsal, inclusive; extremidade anterior da mandíbula variavelmente clareada: 0 – ausente; 1 – presente. Em *Ubidia magdalenensis*, segundo Miles (1945:463), “a light narrow dorsal streak”. Entre os grupos externos, apenas *Brachyhyppopomus pinnicaudatus* apresenta a condição apomórfica, homoplásticamente.

35. Barra transversal despigmentada sobre o corpo, próxima à extremidade posterior da nadadeira anal, estendendo-se sobre esta última: 0 – ausente; 1 – presente.

36. Colorido de fundo do corpo: 0 – variável; 1 – amarelo-claro ou creme, com marcas rajadas castanho-escuras uniformemente distribuídas sobre todo o corpo.

37. Colorido do corpo: 0 – não marmoreado; 1 – marmo-

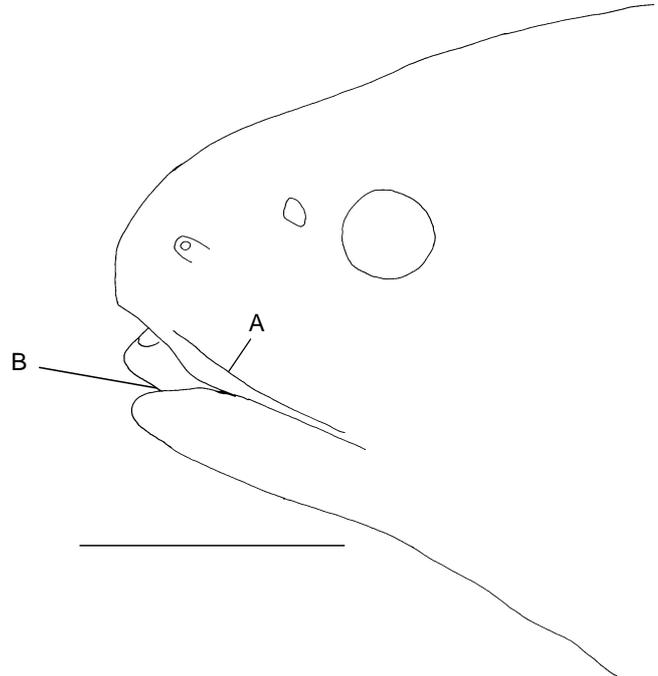


Figura 11 - Vista lateral esquemática da cabeça de *Sternarchogiton cuchillejo*, USNM 121601. Estruturas representadas indicadas na Fig. 2, exceto pela ranhura maxilar superior (A) e pela fenda profunda que separa o lábio inferior e a pele pigmentada (B). Barra = 5 mm.

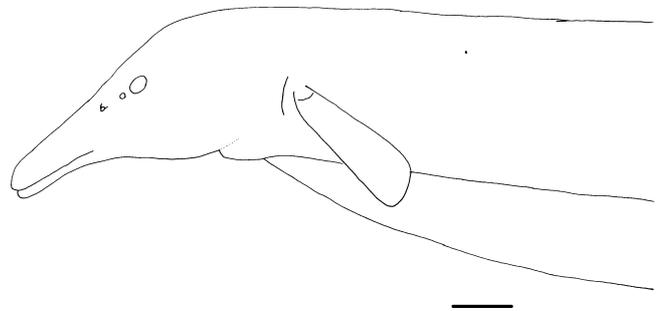


Figura 12 - Vista lateral da região anterior do corpo de *Platyrosternarchus macrostomus*, MBUCV 21077. Estruturas representadas indicadas na Fig. 2. Barra = 5 mm.

reado, com grandes marcas escurecidas compostas por cromatóforos densamente agregados, sobre fundo mais claro (Albert, 2001, caract. 11).

38. Colorido do corpo e cabeça: 0 – castanho escuro (*A. leptorhynchus*), castanho-claro-avermelhado (*A. hasemani*), castanho-claro ou variavelmente manchado; 1 – castanho profundamente escuro, tendendo ao negro.

39. Melanóforos da superfície lateral do corpo: 0 – em grande densidade; 1 – escassos (Albert, 2001, caract. 12).

40. Mancha clara na base da nadadeira caudal: 0 – ausente; 1 – presente (Fig. 01). Em *P. gimbeli*, *P. compsus* e *S. porcinum*,

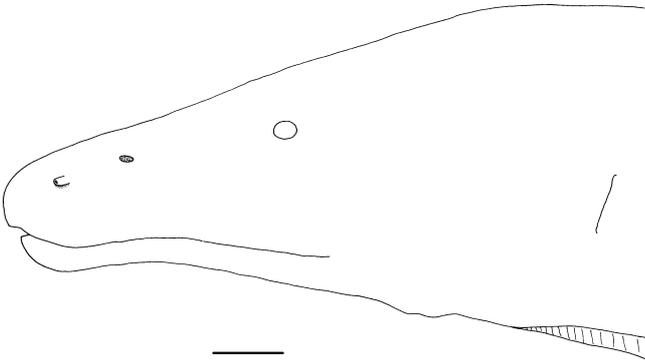


Figura 13 - Vista lateral esquemática da região anterior do corpo de *Apteronotus leptorhynchus*. Estruturas representadas indicadas na Fig. 2. Barra = 5 mm.

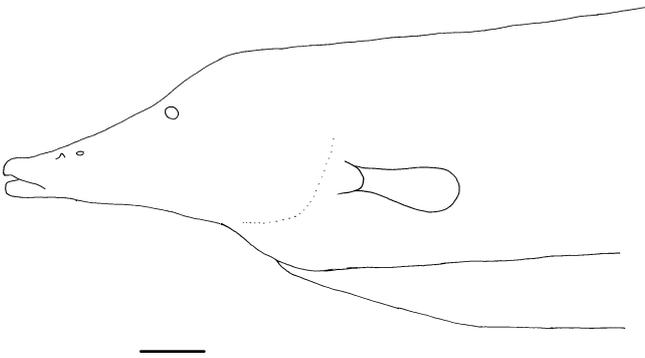


Figura 14 - Vista lateral esquemática da região anterior do corpo de *Sternarchorhamphus muelleri*, MZUSP 55950. Estruturas representadas indicadas na Fig. 2. Barra = 5 mm.

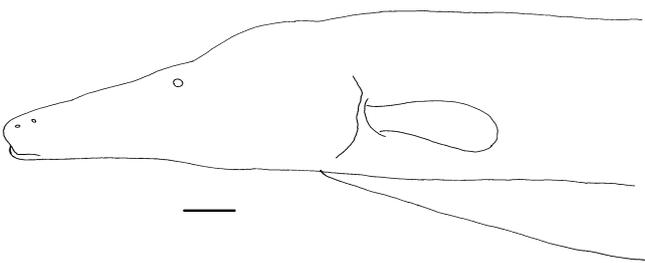


Figura 15 - Vista lateral esquemática da região anterior do corpo de *Orthosternarchus tamandua*, MTP 96-14. Estruturas representadas indicadas na Fig. 2. Barra = 5 mm.

um clareamento muito tênue pode ser percebido em alguns indivíduos mas não foi incluído na matriz dos caracteres, por não ter ficado claro tratar-se de uma mancha clara ou de pequena variação individual do colorido para estes táxons. É possível que esta mancha tenha surgido num subgrupo abrangente de apteronotídeos, tendo desaparecido total ou parcialmente em vários subgrupos, o que dificultaria muito a compreensão da

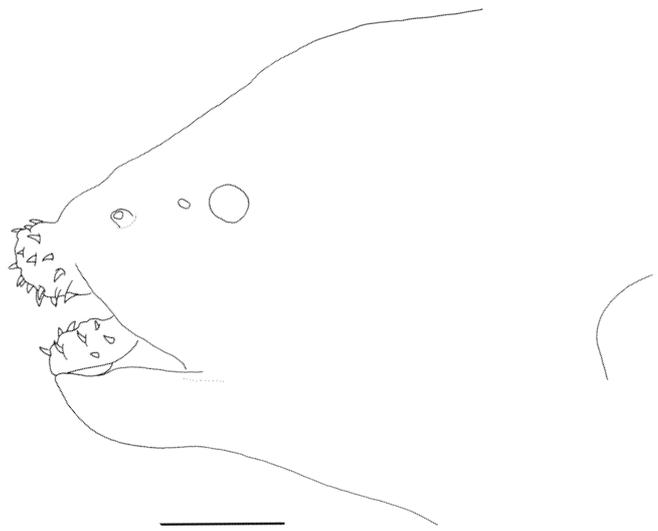


Figura 16 - Vista lateral esquemática da cabeça de *Oedemognathus exodon*, USNM 102040. Estruturas representadas indicadas na Fig. 2. Barra = 5 mm.

distribuição real deste caráter. Variação aparentemente ontogenética deste caráter foi encontrada em *S. curvioperculata*, onde um espécime de 164 mm de comprimento total apresentou a macha e outro, de 226 mm não a apresentou. Não verificado em *O. exodon*.

41. Nadadeira caudal e sua base: 0 – pigmentadas; 1 – despigmentadas. Não verificado em *O. exodon*.

42. Faixa escura distal na nadadeira anal (Ellis, 1913): 0 – ausente; 1 – presente. *Apteronotus hasemani* apresenta escurecimento muito suave, principalmente na região posterior da nadadeira.

43. Nadadeira anal: 0 – variável, nunca totalmente escurecida; 1 – totalmente escurecida.

44. Faixa estreita hialina na base dos raios da nadadeira peitoral: 0 – ausente; 1 – presente.

45. Cromatóforos das nadadeiras peitorais: 0 – presentes apenas no contorno dos raios da nadadeira peitoral; 1 – presentes sobre os raios. Em *Apteronotus brasiliensis*, proximalmente na nadadeira, sobre os raios, distalmente apenas sobre o seus contornos. Em *Adontosternarchus clarkae*, *S. terminalis* e *Sternarchogiton nattereri* os cromatóforos também estão presentes apenas sobre os raios, mas de fato quase não há cromatóforos, raríssimos estão presentes, e a condição deste caráter nestas espécies foi considerada como ausência de cromatóforos. Em *Gymnorhamphichthys rondoni* não existem cromatóforos nesta nadadeira. Em *Electrophorus electricus*, *Rhamphichthys hahni* ocorrem cromatóforos sobre raios e membranas. Em *Hypopomus litaniensis*, *Ubidia magdalenensis* e *Oedemognathus exodon* não foi possível verificar o caráter.

46. Cromatóforos das nadadeiras peitorais: 0 – presentes apenas no perfil dos raios; 1 – presentes apenas sobre os raios mas, distalmente, também sobre a membrana. Em *Gymnorhamphichthys rondoni* não existem cromatóforos nesta nadadeira. Em *Electrophorus electricus*, *Rhamphichthys hahni* ocorrem cromatóforos sobre raios e membranas. Em *Hypopomus*

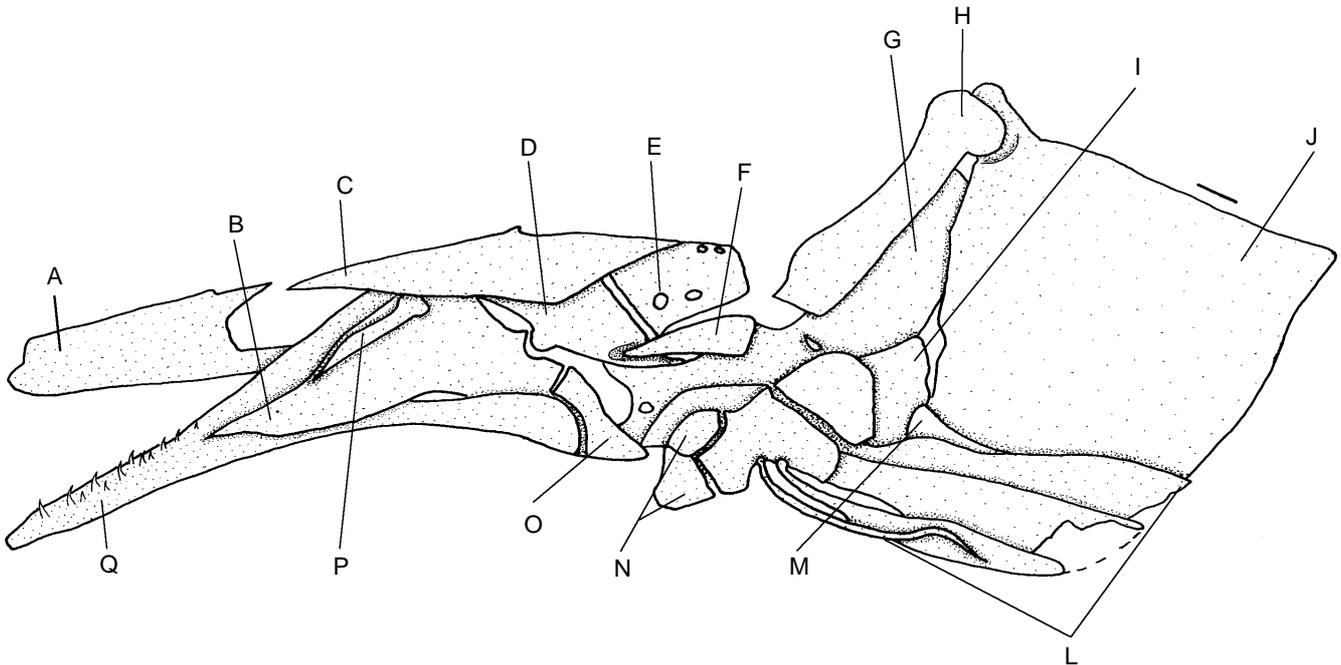


Figura 17 - Vista medial do esqueleto maxilar, arco suspensor, aparelho hióideo (parte) e ossos operculares de *Platyrosternarchus macrostomus*, MZUSP 8951. Pré-maxilar omitido. Ossos indicados: maxilar (A), ângulo-articular (B), mesoptergóide (C), quadrado (D), metapterigóide (E), simplético (F), pré-opérculo (G), hiomandibular (H), interopérculo (I), opérculo (J), raios branquiostégios (L), subopérculo (M), hipiais (N), retroarticular (O), osso corono-meckeliano (P) e dentário (Q). Barra = 1 mm.

litaniensis, *Ubidia magdalenensis* e *Oedemognathus exodon* não foi possível verificar o caráter.

47. Cromatóforos das nadadeiras peitorais: 0 – presentes apenas no perfil dos raios; 1 – presentes sobre raios e membranas por toda a nadadeira. Em *Gymnorhamphichthys rondoni* não existem cromatóforos nesta nadadeira. Em *Electrophorus electricus*, *Rhamphichthys hahni* ocorrem cromatóforos sobre raios e membranas. Em *Hypopomus litaniensis*, *Ubidia magdalenensis* e *Oedemognathus exodon* não foi possível verificar o caráter.

48. Cromatóforos das nadadeiras peitorais: 0 – presentes apenas no perfil dos raios; 1 – presentes sobre o perfil dos raios mas, distalmente, também sobre membranas e raios. Em *Gymnorhamphichthys rondoni* não existem cromatóforos nesta nadadeira. Em *Electrophorus electricus*, *Rhamphichthys hahni* ocorrem cromatóforos sobre raios e membranas. Em *Hypopomus litaniensis*, *Ubidia magdalenensis* e *Oedemognathus exodon* não foi possível verificar o caráter.

49. Cromatóforos, na nadadeira peitoral: 0 – presentes apenas no perfil dos raios; 1 – presentes apenas sobre as membranas mas, distalmente, também sobre os raios. Em *Gymnorhamphichthys rondoni* não existem cromatóforos nesta nadadeira. Em *Electrophorus electricus*, *Rhamphichthys hahni* ocorrem cromatóforos sobre raios e membranas. Em *Hypopomus litaniensis*, *Ubidia magdalenensis* e *Oedemognathus exodon* não foi possível verificar o caráter.

50. Cromatóforos, nas nadadeiras peitorais: 0 – presentes apenas no perfil dos raios da nadadeira peitoral; 1 – sem

cromatóforos. Os cromatóforos estão presentes em *Sternopygus macrurus*, *Eigenmannia virescens*, *E. trilineata*, *Gymnotus* sp., *Brachyhypopomus occidentalis*, *Hypopomus savannensis*, *H. litaniensis*, *Apteronotus leptorhynchus*, *Porotergus ellisi* e *S. cuchillejo* e ausentes em *Adontosternarchus clarkae* (ver em cromatóforos sobre raios) *A. devenanzii*, *A. sachsi*, *Magosternarchus raptor*, *Oedemognathus exodon*, *Orthosternarchus tamandua*, *Platyrosternarchus macrostomus*, *Porotergus compsus*, *P. gimbeli*, *Sternarchella orinoco*, *S. orthos*, *S. sima*, *S. terminalis* (ver em cromatóforos sobre raios) e *Sternarchogiton nattereri* (ver em cromatóforos sobre raios). Em *Gymnorhamphichthys rondoni* não existem cromatóforos nesta nadadeira. Em *Electrophorus electricus*, *Rhamphichthys hahni* ocorrem cromatóforos sobre raios e membranas. Em *Hypopomus litaniensis*, *Ubidia magdalenensis* e *Oedemognathus exodon* não foi possível verificar o caráter.

51. Cromatóforos na nadadeira peitoral: 0 – presentes apenas no perfil dos raios da nadadeira peitoral; 1 – escassos proximalmente sobre raios e membrana, abundantes, distalmente, mas somente sobre a membrana. Em *Gymnorhamphichthys rondoni* não existem cromatóforos nesta nadadeira. Em *Electrophorus electricus*, *Rhamphichthys hahni* ocorrem cromatóforos sobre raios e membranas. Em *Hypopomus litaniensis*, *Ubidia magdalenensis* e *Oedemognathus exodon* não foi possível verificar o caráter.

52. Porção distal da nadadeira caudal: 0 – pigmentada; 1 – hialina.

53. Barra despigmentada originada na margem anterior do

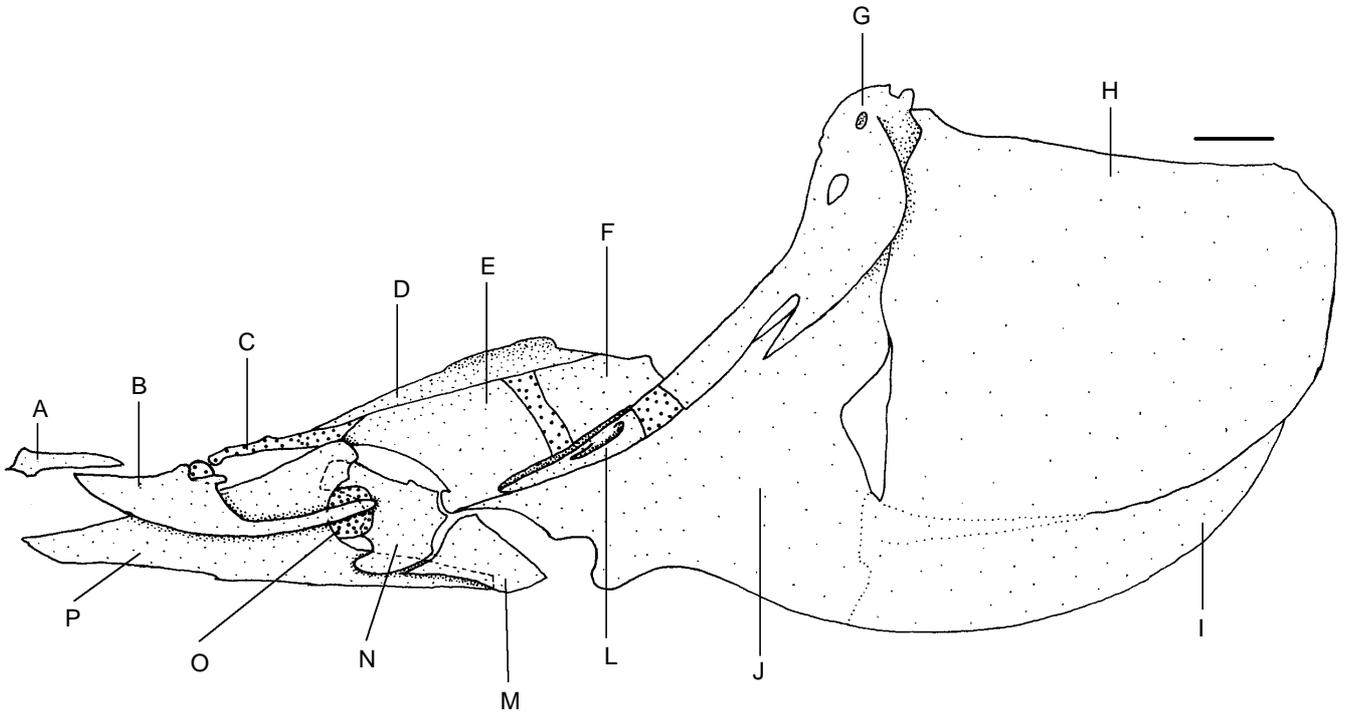


Figura 18 - Vista lateral do esqueleto maxilar, arco suspensor e ossos operculares de *Sternarchorhamphus muelleri*, USNM 228805. Ossos são representados por pontilhado fino e cartilagens por pontilhado espesso e espaçado. Ossos indicados: pré-maxilar (A), maxilar (B), cartilagem palatina (C), mesopterigóide (D), quadrado (E), metapterigóide (F), hiomandibular (G), opérculo (H), subopérculo (I), interopérculo fundido ao pré-opérculo (J), simplético (L), retroarticular (M), ângulo-articular (N), cartilagem de Meckel (O) e dentário (P). Barra = 1 mm.

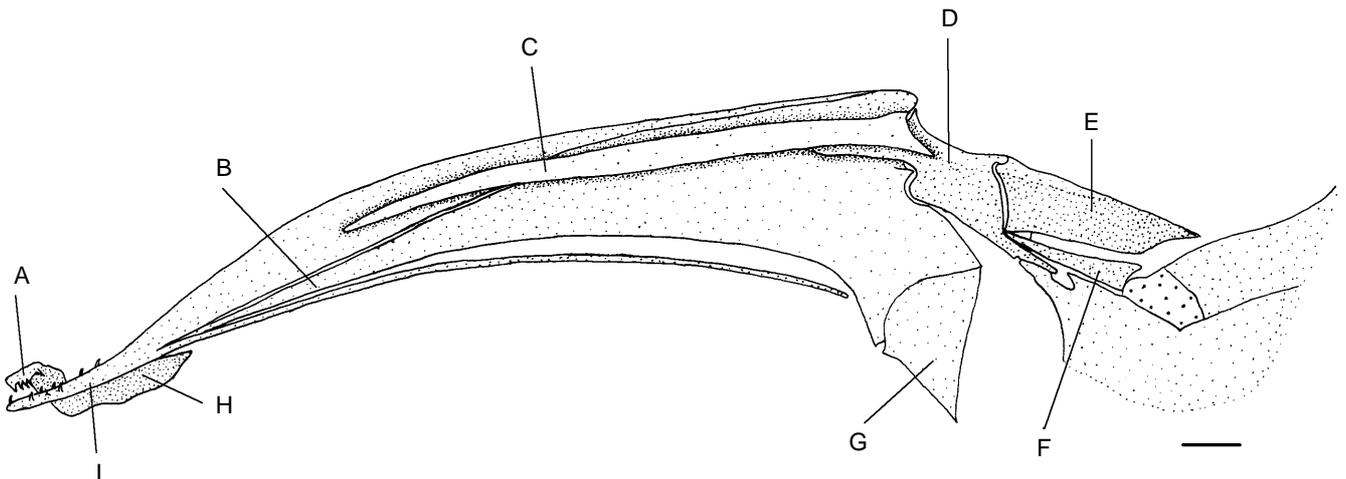


Figura 19 - Vista medial do esqueleto maxilar e parte do arco suspensor de *Sternarchorhynchus curvirostris*, MZUSP24464. Ossos são representados por pontilhado fino e cartilagens por pontilhado espesso e espaçado. Ossos indicados: pré-maxilar (A), ângulo-articular (B), mesopterigóide (C), quadrado (D), metapterigóide (E), simplético (F), retroarticular (G), maxilar (H) e dentário (I). Barra = 1 mm.

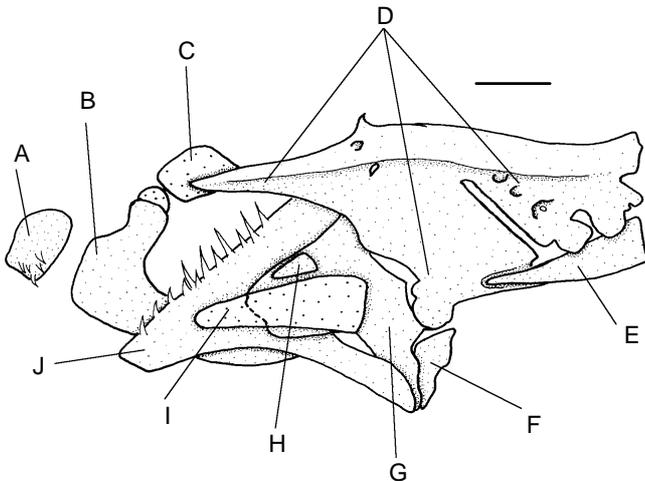


Figura 20 - Vista medial do esqueleto maxilar e parte do arco suspensor de *Sternarchella curvioperculata*, MZUSP 23099. Ossos são representados por pontilhado fino e cartilagens por pontilhado espesso e espaçado. Ossos indicados: pré-maxilar (A), maxilar (B), cartilagem palatina (C), mesopterióide, quadrado e metapterigóide fundidos (D), simplético (E), retroarticular (F), ângulo-articular (G), osso corono-meckeliano (H), cartilagem de Meckel (I) e dentário (J). Barra = 1 mm.

olho, direcionada para baixo e para frente e passando pelas narinas posterior e anterior: 0 – ausente; 1 – presente. Segundo Mago-Leccia (1994:186, figs. 90 e 91), presente em *Porotergus compsus*. Em alguns exemplares, esta faixa se origina no nível da narina posterior.

IV. Nadadeiras

54. Perfil caudal posterior: 0 – furcado; 1 – aproximadamente circular ou aculeado (Albert, 2001, caráter 222; Fig. 01). A condição plesiomórfica ocorre em Diplomystidae e todos os caraciformes africanos, com poucas exceções como *Hemigrammopetersius caudalis*, onde é o perfil caudal é truncado. A condição apomórfica está presente em todos os apteronotídeos e apenas em Erythrinidae dentre os Characiformes.

55. Nadadeira caudal: 0 – com 11 (geralmente 14) a 23 raios (geralmente 20); 1 – com menos de 10 raios (veja Albert, 2001, caract. 220). A condição apomórfica está presente em *Orthosternarchus tamandua* (7 raios) e *Sternarchorhamphus muelleri* (5 a 9 raios encontrados). A condição plesiomórfica é encontrada nos demais apteronotídeos e em *Diplomystes chilensis*.

V. Tronco e Pedúnculo Caudal

56. Limite inferior da abertura opercular: 0 – no nível da margem inferior da base da nadadeira peitoral ou pouco acima ou abaixo deste nível; 1 – numa horizontal imaginária passando pela margem superior da base da nadadeira peitoral. Em *Sternarchella curvioperculata* e *Adontosternarchus sachsii*, a condição apomórfica está presente apenas em exemplares pequenos. Em *Sternopygus* e *Gymnotus*, o limite inferior da abertura opercular fica muito abaixo deste nível e a distribuição mais parcimoniosa indica que se trata de apomorfias independentes para cada um deles (Triques, 2000).

57. Abertura opercular: 0 – sinuosa, curva com concavidade para trás ou aproximadamente reta; 1 – curva, concavidade para frente. Em *Sternopygus cf. macrurus*, *Eigenmannia trilineata* e *Gymnotus* sp., a abertura é sinuosa.

58. Base da nadadeira caudal: 0 – mais baixa que a altura do corpo no nível do término da nadadeira anal; 1 – verticalmente expandida, mais alta que o corpo no nível do término da nadadeira anal (Mago-Leccia, 1994). Nos demais gimnotiformes, fora de Apterontidae, há ocorrência de filamento caudal.

59. Filamento carnoso póstero-mediano-dorsal destacável no corpo (Albert, 2001, caract. 192): 0 – ausente; 1 – presente. Presente em todas as espécies de apteronotídeos. Em *Orthosternarchus tamandua* e *Sternarchorhamphus muelleri*, o filamento insere-se logo após a nuca, nos demais representantes da família, insere-se mais atrás. A condição plesiomórfica, neste caso, não pode ser verificada com exatidão, pois esta estrutura não ocorre nos grupos externos.

B. Anatomia Esquelética. A numeração dos caracteres de anatomia esquelética dá seqüência àquela dos caracteres de anatomia externa. Trinta e quatro apomorfias de esqueleto foram propostas pela primeira vez na literatura.

I. Região Etmóideana

60. Canal supra-orbital da linha lateral cefálica: 0 – incluso no osso frontal, ântero-lateralmente; 1 – autógeno em relação à margem ântero-lateral do osso frontal (Triques, 1993, caráter 4). Entre os grupos externos, a condição apomórfica ocorre em *Rhamphichthys* sp., *Brachyhypopomus beebii* e *Electrophorus electricus*. Ambas as condições estão presentes em Gymnotidae + Electrophoridae e em Hypopomidae + Rhamphichthyidae. Uma vez que o canal supra-orbital não é autógeno em Sternopygidae, este é considerado, com base em parcimônia, como a condição plesiomórfica para o nó do grupo extenso de Apterontidae. Desconhecido em *Ubidia magdalenensis*.

61. Elemento ossificado no canal da linha lateral cefálica: 0 – seguindo o contorno da cabeça; 1 – inclinado ântero-dorsalmente um pouco adiante da órbita (similar ao caráter 83 de Albert, 2001). Não verificado em *Ubidia magdalenensis*.

62. Formato do etmóide lateral: 0 – variável; 1 – com formato aproximado de um cilindro estreito de bases largas (Triques, 1993, caráter 7a, fig. 3). O etmóide lateral inexistente em *Gymnotus* (Mago-Leccia, 1994:54; obs. pess.) e em *Electrophorus electricus* (Mago-Leccia, 1976: 275; obs. pess.). Assim, conclui-se que a ausência deste osso nestes dois gêneros é apomorfia para Gymnotidae + Electrophoridae. Triques (1993) confundiu um elemento da série infra-orbital de *Gymnotus* sp. com este osso. Não verificado em *Adontosternarchus devenanzii* nem em *Ubidia magdalenensis*.

63. Etmóide lateral: 0 – presente; 1 – ausente (Campos-da-Paz, 1992; Triques, 1993, caract. 7b). A parcimônia global dos caracteres indica que este caráter surgiu independentemente em Electrophoridae + Gymnotidae e em subgrupos de apteronotídeos. Veja, também, comentários sobre a ocorrência do etmóide lateral e sobre a interpretação deste caráter em *Gymnotus* por Triques (1993), acima, na apresentação do caráter 63. Não verificado em *Adontosternarchus devenanzii* nem em *Ubidia magdalenensis*.

64. Processos (asas) laterais da porção anterior, globosa, do vômer (= etmóide ventral): 0 – pouco desenvolvidos, sua superfície posterior nem ampla, nem redonda; 1 – robusto, sua superfície posterior ampla e redonda.

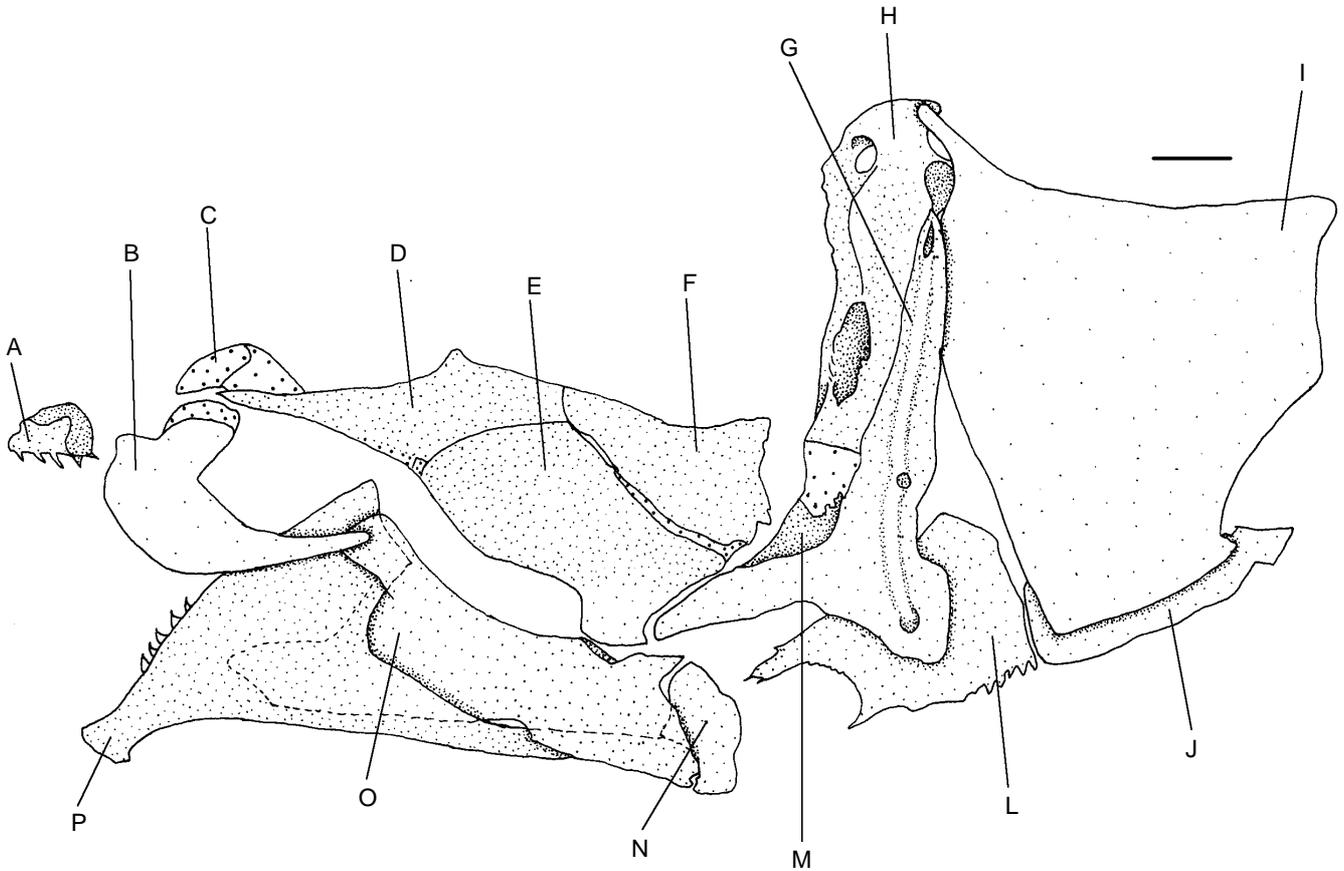


Figura 21 - Vista lateral do esqueleto maxilar, arco suspensor e ossos operculares de *Apteronotus albifrons*, MZUSP 30082. Ossos são representados por pontilhado fino e cartilagens por pontilhado espesso e espaçado. Ossos indicados: pré-maxilar (A), maxilar (B), cartilagem palatina (C), mesoptergóide (D), quadrado (E), metapterigóide (F), pré-opérculo (G), hiomandibular (H), opérculo (I), subopérculo (J), interopérculo (L), simplético (M), retroarticular (N), ângulo-articular (O) e dentário (P). Barra = 1 mm.

65. Processos (asas) laterais do vômer: 0 – pelo menos parcialmente ossificados; 1 – totalmente cartilagosos.

66. Processos (asas) laterais do vômer: 0 – presentes; 1 – ausentes.

67. Extremidade anterior do mesetmóide: 0 – projetada ventralmente, posicionando-se diante do vômer; 1 – não projetada ventralmente. Entre os grupos externos, a forma apomórfica ocorre em *Steatogenys elegans* e *Hypopygus lepturus*. A parcimônia global dos caracteres indica que este caráter surgiu independentemente dentro de Apteronotidae e em *Steatogenys* + *Hypopygus*, sendo uma sinapomorfia deste subgrupo de Hypopomidae, com a ressalva de que a condição deste caráter não foi verificada em *Stegostenopus*, aparentemente grupo irmão de *Hypopygus* (Triques, 1997).

II. Maxilas

68. Pré-maxilar: 0 – bem mais curto que a margem oral do dentário; 1 – quase tão longo quanto a margem oral do dentário (Albert, 2001, caráter 26).

69. Pré-maxilar: 0 – aproximadamente tão longo quanto largo; 1 – delgado e extremamente alongado posteriormente,

aproximadamente 3 vezes mais longo que largo (Albert, 2001, caráter 26). Entre os grupos externos, a condição apomórfica está presente em *Gymnotus* sp. e *Brachyhypopomus* cfr. *brevirostris*. A hipótese mais parcimoniosa indica que este caráter surgiu independentemente em *Gymnotus*, *B. brevirostris* e *Sternarchorhamphus*.

70. Pré-maxilar em vista dorsal (ou ventral): 0 – com área menor que a da região ântero-dorsal do maxilar (em vista lateral); 1 – com área muito maior que a da região ântero-dorsal do maxilar (em vista lateral). Entre os grupos externos, o estado apomórfico ocorre em *Diplomystes* (Arratia, 1987:52, fig. 24), *Gymnotus* sp., *Electrophorus electricus*, *Brachyhypopomus beebei*, *B. brevirostris* e *Steatogenys elegans*. A hipótese mais parcimoniosa, com interpretação ACCTRAN de transformação de caracteres, indica uma redução deste osso no nó do grupo externo de Apteronotidae + Sternopygidae, com reversão em *Adontosternarchus* (exceto *A. sachsii*) + (*Sternarchella* – exceto *S. curvipericulata*, que o presente estudo exclui deste gênero – + *Magosternarchus*). *Adontosternarchus devenanzii* e *Megadontognathus cuyuniense* não foram avaliados quanto a este caráter.

71. Pré-maxilar em vista dorsal (ou ventral): 0 – área menor que a região ântero-dorsal do maxilar (em vista lateral); 1 – robusto, alongado, estendendo-se lateralmente e posteriormente ao maxilar, ventralmente à cartilagem palatina e dorsalmente aos dentes posteriores do dentário; com uma articulação alongada com o mesetmóide.

72. Pré-maxilar: 0 – maxilar com o processo espiniforme dorsal direcionado para trás; 1 – sem processo espiniforme dorsal direcionado para trás. Entre os grupos externos, a forma apomórfica está presente em *Archolaemus blax*. A parcimônia global dos caracteres indica que a ocorrência deste caráter em *A. blax* e em subgrupos de Apterontidae deve-se à convergência.

73. Maxilar: 0 – com margens arredondadas, de tamanho reduzido em sua porção anterior; 1 – grande e retangular anteriormente, em vista lateral (Mago-Leccia, 1994:132, fig. 23d; Fig. 17).

74. Osso maxilar: 0 – nunca ultrapassando o processo coronóide do dentário; 1 – alongado para trás até o nível de um diâmetro ocular atrás do processo coronóide do dentário (Fig. 18). Caráter não verificado em *Megadontognathus cuyuniense*.

75. Osso maxilar: 0 – sem constrição dorso-ventral; 1 – com constrição dorso-ventral no terço anterior do seu comprimento (Mago-Leccia, 1994:132, fig. 23f). Não verificado em *Megadontognathus cuyuniense*.

76. Osso maxilar: 0 – alongado em sua região anterior; 1 – amplo, como um escudo. Presente em *Apterontus brasiliensis*, *A. leptorhynchus* e *Orthosternarchus tamandua*. A condição plesiomórfica ocorre nos grupos externos e em diversos apteronotídeos; outros apteronotídeos apresentam este osso de outras formas.

77. Lâmina descendente do maxilar: 0 – formato laminar propriamente dito; 1 – transformada em bastão (Mago-Leccia et al., 1985:5, fig. 3).

78. Dentes cônicos posteriormente no dentário: 0 – vários, pequenos; 1 – 2-3, grandes (Mago-Leccia, 1994:161, fig. 58). Entre os apteronotídeos, *Adontosternarchus* não apresenta dentes no dentário.

79. Dentes do dentário: 0 – em 2 ou 3 séries; 1 – em 1 série (Albert, 2001: caráter 39). Entre os grupos externos, a forma apomórfica está presente em *Gymnotus* sp. A hipótese mais parcimoniosa indica que a condição encontrada em *Gymnotus* sp. surgiu independentemente em relação aos subgrupos de apteronotídeos que a apresenta. Entre os apteronotídeos, *Adontosternarchus* não apresenta dentes no dentário.

80. Dentes: 0 – presentes na região anterior do dentário; 1 – ausentes da região anterior do dentário, mas presentes posteriormente neste osso.

81. Região ventral do dentário: 0 – não destacada do restante do osso, não filamentososa; 1 – parcialmente destacada do restante do osso, de formato filamentososo (Albert 2001, caráter 42; Fig. 19).

82. Margem ventral do dentário: 0 – reta ou convexa; 1 – côncava (Figs. 20 e 21). Entre os grupos externos, a característica apomórfica está presente em *Hypopygus lepturus*, *Rhamphichthys* sp. e *Brachyhyppopomus* cfr. *brevirostris*. A condição encontrada em *Sternarchorhynchus curvirostris*, *S. oxyrhynchus*, *S. roseni* é considerada como parte de outra apomorfia, e pertencente a outra série de transformação de caracteres: a curvatura acentuada do focinho, para baixo.

83. Região posterior do dentário: 0 – rombuda; 1 – delgada,

com sua extremidade ponteaguda. Entre os grupos externos, a apomorfia ocorre em *Rhamphichthys* sp. e *Brachyhyppopomus* cfr. *brevirostris*. Em *Magosternarchus raptor* ela é afilada posteriormente, mas não delgada. Considerei o afilamento do dentário em *Sternarchorhynchus* como sendo um outro caráter (caráter 81). Não pode ser visto em *Adontosternarchus devenanzii* e *Ubidia magdalenensis*.

84. Dentário: 0 – não alongado, seu comprimento menor que 2 vezes a sua maior altura; 1 – alongado, seu comprimento quase 3 vezes maior que sua maior altura (Fig. 18).

85. Canal mandibular da linha lateral: 0 – parcialmente incluso no osso dentário; 1 – totalmente autógeno (Mago-Leccia et al., 1985:5, fig. 3; Triques, 1993, caráter 25). Nos grupos externos, a forma apomórfica está presente em *Rhamphichthys* sp., *Gymnorhamphichthys rondoni*, *Brachyhyppopomus beebei*, *B. brevirostris* e *S. elegans*. A hipótese mais parcimoniosa indica que os representantes de Rhamphichthyoidea desenvolveram este caráter independentemente dos subgrupos de Apterontidae.

86. Ossificações do canal mandibular: 0 – sem dobras ventrais; 1 – com pequenas dobras ventrais, lembrando alças.

87. Forma do retroarticular: 0 – variável, quando trapezoidal, com margem posterior côncava (veja adiante); 1 – desenvolvido, trapezoidal, sua face anterior menor que a posterior e posicionada ântero-ventralmente (Figs. 17 e 19). Em *Sternopygus* sp. o retroarticular é retangular em vista lateral, com seu maior comprimento no eixo dorso-ventral (portanto em posição vertical e não horizontal) e apresentando pequena projeção ântero-ventral, uma grande projeção dorso-medial e, também, uma constrição na margem anterior. *Archolaemus blax* tem o retroarticular trapezoidal com margem posterior côncava. *Eigenmannia trilineata*, *Adontosternarchus clarkae* e *Sternarchella curvioperculata* têm o retroarticular triangular, com extremidade mais aguda direcionada para baixo. *Gymnotus* sp. tem o retroarticular triangular muito alongado para frente. *Electrophorus electricus* e *Gymnorhamphichthys rondoni* apresentam este osso triangular com ângulo mais agudo direcionado para cima, apresentando longo processo triangular ântero-ventralmente e pequeno processo retangular posteriormente. *Brachyhyppopomus beebei* e *Rhamphichthys* sp. têm retroarticular quadrado em vista lateral, com grande processo ântero-ventral para frente. Outros apteronotídeos apresentam este osso com formato variado. Este caráter não é conhecido em *Adontosternarchus devenanzii*.

88. Forma do retroarticular: 0 – variável, quando triangular, muito alongado para frente ou com a extremidade mais aguda voltada para baixo ou para cima; 1 – triângulo isósceles com a base posicionada ventralmente. Veja descrição das condições alternativas no comentário do caráter 87, acima.

89. Forma do retroarticular em vista medial: 0 – variável, quando retangular, o maior comprimento estende-se dorso-ventralmente; 1 – retangular, com comprimento estende-se horizontalmente, mas levemente curvo para baixo, posteriormente. Veja descrição das condições alternativas no comentário do caráter 87, acima.

90. Forma do retroarticular em vista medial: 0 – variável, quando retangular, o maior comprimento estende-se dorso-ventralmente; 1 – na forma de um retângulo em vista medial, mas com redução drástica da altura posterior do osso. Veja descrição das condições alternativas no comentário do caráter 87, acima.

91. Forma do retroarticular: 0 – variável, quando trapezoidal, desenvolvido e curvo; 1 – trapezoidal, com a base maior junto do ângulo-articular; retilíneo, pouco desenvolvido. Veja descrição das condições alternativas no comentário do caráter 87, acima.

92. Forma do retroarticular: 0 – variável, quando trapezoidal, não inclinado para baixo e para trás, o eixo relativamente curto; 1 – trapezoidal inclinado para baixo e para trás, com margem maior anteriormente e menor posteriormente, seu eixo horizontal alongado (tamanho total do osso similar ao tamanho do metapterigóide) (Fig. 18). Veja descrição das condições alternativas no comentário do caráter 88, acima.

93. Parte posterior do ângulo articular: 0 – curta, não projetada atrás da articulação com o quadrado, nem sobre o retro-articular; 1 – com alongamento projetado para trás da articulação com o quadrado e parcialmente sobre o retro-articular, afinando-se (Figs. 20 e 21). Entre os grupos externos, presente em *Electrophorus electricus*. A hipótese mais parcimoniosa indica que a condição encontrada em *E. electricus* surgiu independentemente daquela de subgrupos de apteronotídeos. Não verificado em *A. devenanzii*.

III. Arco Palatino

94. Metapterigóide: 0 – relativamente curto, aproximadamente tão longo quanto largo; 1 – longo e baixo, 3 vezes mais longo que alto (Fig. 19). Entre os grupos externos, *Gymnorhamphichthys* possui o estado apomórfico.

95. Região anterior do mesoptergóide: 0 – aproximadamente tão desenvolvida quanto a região posterior; 1 – mais alongada que a posterior (Figs. 17 e 19).

96. Processo ascendente do mesoptergóide: 0 – presente; 1 – ausente (Triques, 1993, caráter 16b, figs. 5 e 6; Fig. 18). A forma apomórfica ocorre, entre os grupos externos, em *Gymnorhamphichthys rondoni* e *Steatogenys elegans*.

97. Processo ascendente do Mesoptergóide: 0 – colunar; 1 – cônico e largo, sua base ocupando quase a metade da superfície dorsal do osso.

98. Processo ascendente do mesoptergóide: 0 – direcionado para cima ou para frente; 1 – direcionado para trás (Figs. 17 e 19).

99. Processo ascendente do mesoptergóide: 0 – relativamente grande, geralmente colunar; 1 – reduzido a um espinho (Figs. 17 e 19).

100. Cartilagem palatina: 0 – originando-se logo atrás do nível do processo articular pósterodorsal do maxilar em direção ao qual se curva para estabelecer conexão, sem, no entanto, alongar-se; 1 – alongada, se direcionando retilinearmente para frente até o processo articular pósterodorsal do osso maxilar (Fig. 18). Não verificado em *Megadontognathus cuyuniense* nem *Ubidia magdalenensis*.

101. Palatino: 0 – presente como elemento esquelético cartilaginoso; 1 – ausente (Fig. 19). Não verificado em *Ubidia magdalenensis*.

IV. Arco Hióideo

102. Posição do basi-hial: 0 – anterior aos hipobranquiais; 1 – entre os hipobranquiais 1. Desconhecido em *Ubidia magdalenensis*.

103. Crista óssea: 0 – ausente; 1 – presente na face pósterodorsal do basi-hial (Triques, 1993, caráter. 29, fig. 12). Desconhecido em *Ubidia magdalenensis*.

104. Comprimento do cerato-hial anterior, medido no nível

da metade de sua altura: 0 – conspicuamente maior que sua maior altura; 1 – aproximadamente igual à sua maior altura. Desconhecido em *Ubidia magdalenensis*.

V. Aparelho Branquial

105a. Faringo-branquial 1 (anterior): 0 – presente; 1 – ausente (Triques, 1993, caráter 40). Entre os grupos externos, a condição apomórfica ocorre em *Gymnotus* sp. Não verificado em *Ubidia magdalenensis*. A hipótese mais parcimoniosa indica surgimentos distintos deste caráter em *Gymnotus* sp. e em Apterotonidae.

105b. Faringo-branquial 1: 0 – ausente; 1 – presente, cartilaginoso. A distribuição mais parcimoniosa dos caracteres levantados neste estudo indica que *Apterotonus apurensis* e *A. cuchillo*, únicas que possuem a forma apomórfica deste caráter, não são basais na filogenia de Apterotonidae. Desse modo, este estado do caráter é uma reversão, modificada, da perda do faringo-branquial 1. Não verificado em *Ubidia magdalenensis*.

106. Faringo-branquial 4: 0 – cartilaginoso; 1 – ossificado. Entre os grupos externos, a forma apomórfica é encontrada em *Brachyhypopomus beebei*, *B. brevirostris*, *Steatogenys elegans* e *Gymnorhamphichthys rondoni*. A distribuição mais parcimoniosa indica ser homoplástica a ocorrência deste caráter em representantes de Hypopomidae, *Gymnorhamphichthys* e subgrupos de Apterotonidae. Não verificado em *Ubidia magdalenensis*.

107. Processo pósteromediano-dorsal no epibrânquial 5 (último, posterior): 0 – ausente; 1 – presente (Triques, 1993, caráter. 42a, fig. 20). Não verificado em *Ubidia magdalenensis*.

108. Espinho originado junto à constricção da margem medial do Ceratobranquial 4 e direcionado medialmente: 0 – ausente; 1 – presente (Triques, 1993, caráter 36, fig. 17). Não verificado em *Adontosternarchus devenanzii* e *Ubidia magdalenensis*.

109. Bordas mediais dos hipobranquiais 2: 0 – sem projeções mediais cartilaginosas unidas; 1 – com projeções que se unem medial e medianamente (no meio do comprimento do osso) por cartilagem (Triques, 1993 caráter 42a, fig. 15). Entre os grupos externos, a apomorfia está presente em *Rhamphichthys* sp. e *Brachyhypopomus* cfr. *brevirostris*. Não verificado em *Ubidia magdalenensis*.

110. Bordas mediais dos hipobranquiais 2: 0 – separadas anteriormente; 1 – unindo-se por cartilagem medial e anteriormente (Triques, 1993 caráter 34b, fig. 16). Não verificado em *Ubidia magdalenensis*.

111. Hipobranquial 3: 0 – ossificado em sua porção anterior; 1 – totalmente cartilaginoso. Não verificado em *Adontosternarchus devenanzii* e *Ubidia magdalenensis*.

112. Basibrânquial 4: 0 – cartilaginoso; 1 – ossificado. Entre os grupos externos, a forma apomórfica está presente em *Steatogenys elegans*.

113. Rastros branquiais: 0 – vestigiais ou ausentes; 1 – presentes, relativamente desenvolvidos. Não verificado em *Ubidia magdalenensis*.

VI. Neurocrânio

114. Região esfenótica: 0 – sem ossos alongados; 1 – apresentando hiperomorfose, com alongamento do pteroesfenótico e órbito-esfenótico, que se tornam mais robustos (modificado de Albert, 2001). Em *Apterotonus brasiliensis*, *Magosternarchus raptor*, *Porotergus compsus*, *Orthosternarchus tamandua* e *Ubidia magdalenensis*, esta região apresenta alongamento com base esquelética diferente (veja caracteres 115 e 116).

115. Região esfenótica: 0 – sem ossos alongados; 1 – apresentando hipermorfose, com alongamento do pteroesfenótico e órbito-esfenótico, que se tornam mais delgados (modificado de Albert, 2001). *Apteronotus leptorhynchus* e *Apteronotus brasiliensis* apresentam alongamento desta região com base esquelética diferente (veja caracteres 114 e 116).

116. Região esfenótica: 0 – região esfenótica sem ossos alongados; 1 – apresentando hipermorfose, com o pteroesfenótico mais delgado e o órbito-esfenótico mais robusto (modificado de Albert, 2001). *Apteronotus leptorhynchus*, *Magosternarchus raptor*, *Porotergus compsus*, *Orthosternarchus tamandua* e *Ubidia magdalenensis* apresentam alongamento desta região com base esquelética diferente. (veja caracteres 114 e 115).

117a. Projeção óssea laminar antero-ventral do pró-ótico: 0 – ausente; 1 – presente, oblíqua ao eixo do corpo, projetando-se até o paresfenóide. Não verificado em *Ubidia magdalenensis*.

117b. Desenvolvimento da projeção óssea laminar ântero-ventral do pró-ótico: 0 – pequeno; 1 – acentuado, a projeção oblíqua ao eixo do corpo, projetando-se até o paresfenóide. Não verificado em *Ubidia magdalenensis*.

118. Órbito-esfenóide, anteriormente: 0 – ossificado; 1 – cartilaginoso (Albert, 2001, caráter 73). Não verificado em *Electrophorus electricus*.

119. Margem ventral do órbito-esfenóide: 0 – aproximadamente tão desenvolvida quanto a dorsal; 1 – mais curta que sua margem ântero-dorsal (junto do osso frontal). Entre os grupos externos, a forma apomórfica está presente em *Brachyhypopomus* cfr. *brevirostris*, *Steatogenys elegans* e *Hypopygus lepturus*. A parcimônia global dos caracteres indica que este caráter surgiu independentemente dentro de Apteronotidae e no subgrupo de Hypopomidae que inclui *Brachyhypopomus* cfr. *brevirostris*, *Steatogenys* e *Hypopygus*, constituindo-se apomorfia também para este último conjunto, com a ressalva de que este caráter não foi verificado em *Stegostenopos cryptogenes*. Não verificado em *Adontosternarchus devenanzii*.

120. Canal látero-sensorial supra-temporal: 0 – incluído no osso parietal; 1 – autógeno (ilustração em Mago-Leccia et al., 1985:5, fig. 3). Em *A. brasiliensis* o canal não é autógeno no material da bacia do rio Tietê. Não verificado em *A. balaenops*, *A. devenanzii*, *Megadontognathus cuyuniense* e *Ubidia magdalenensis*.

121. Parte ossificada do canal látero-sensorial supra-temporal: 0 – longa, atingindo o nível da margem medial do osso parietal; 1 – curta, não atingindo a margem medial do osso parietal (ilustração em Mago-Leccia et al., 1985:5, fig. 3). Não verificado em *Adontosternarchus devenanzii* nem em *Ubidia magdalenensis*.

VII. Opérculo

122. Margem dorsal do opérculo: 0 – reta ou variavelmente côncava, mas não fortemente como em Apteronotidae (convexa em *Sternopygus* sp., *Brachyhypopomus beebei* e *Gymnotus* sp.); 1 – fortemente côncava (Albert, 2001, caráter 143).

123. Ramo anterior do pré-opérculo: 0 – amplo, ossificado ventralmente; 1 – estreito, não ossificado ventralmente (Albert, 2001, caráter 141; Fig. 18).

VIII. Cintura Peitoral

124. Mesocoracóide: 0 – ausente; 1 – presente (Triques, 1993, caráter 46; Albert, 2001, caráter 174). O mesocoracóide ocorre, entre os grupos externos, em *Gymnotus* sp. e *Steatogenys elegans*.

125. Extra-escapular: 0 – não fundido ao neurocrânio; 1 – fundido ao neurocrânio (Albert, 2001, caráter 170).

IX. Esqueleto Axial

126. Espinhos hemais: 0 – vários, normalmente autógenos; 1 – único, localizado posteriormente ao grande espinho anterior, fundido ou proveniente de um arco hemal (Albert, 2001, caráter 191). Não verificado em *Ubidia magdalenensis*.

127. Espinhos hemais: 0 – vários, normalmente autógenos; 1 – único, autógeno, atrás do grande espinho hemal anterior (Albert, 2001). Não verificado em *Adontosternarchus devenanzii* e *Ubidia magdalenensis*.

Caracteres desconsiderados na proposição das relações entre as espécies de Apteronotidae

Apresentam-se aqui os caracteres inicialmente tomados para a análise e posteriormente descartados, bem como as razões que levaram ao seu descarte. Alguns destes caracteres foram utilizados em hipóteses de relações filogenéticas publicadas anteriormente.

A “área dorsal desprovida de escamas” ocorre em diversos representantes de Apteronotidae (*Magosternarchus*, *Oedemognathus*, *Porotergus*, *Sternarchella sima*, *S. orinoco*, *S. terminalis*, *Sternarchogiton nattereri*, *S. porcinum*, *Sternarchorhamphus*) mas associada a diferentes características de escamação. Assim, provavelmente surgiu mais de uma vez na evolução da família, constituindo mais de uma novidade evolutiva. A delimitação de cada novidade (apomorfia) requer um conhecimento detalhado das características da escamação, o que implica na observação de muitos exemplares corados em alizaria vermelha. Não dispondo desta possibilidade, optei por evitar o uso destes caracteres, dada a incerteza quanto à sua definição. O mesmo pode ser dito quanto ao formato e tamanho das escamas.

O “comprimento da nadadeira caudal” de *Adontosternarchus balaenops*, *Apteronotus albifrons*, *A. apurensis*, *A. hasemani*, *Platyrosternarchus*, *Sternarchella curvioperculata*, *S. terminalis* e *Sternarchorhynchus* parece ser menor que nas demais espécies, mas a polarização deste caráter fica comprometida pela ausência desta nadadeira nos demais gimnotiformes e pela escassez de exemplares para uma averiguação da amplitude de variação do caráter.

O “maxilar pequeno, falciforme, com processo anterior da maxila não ossificado” pode ser destrinchado em vários caracteres. Maxilar em forma de foice, com processo anterior do maxilar não ossificado ocorre em *Rhamphichthys* sp., *Gymnorhamphichthys rondoni*, *Hypopygus savannensis* (Triques, 1994), *Brachyhypopomus beebei* e *B. brevirostris*, enquanto o “processo anterior do maxilar não ossificado” ocorre também em *Diplomystes chilensis* (Siluriformes). “Maxilar falciforme e com processo anterior ossificado” ocorre em *Sternopygus* sp., *Archolaemus blax* e *Eigenmannia trilineata*. A situação em *M. cuyuniense* é desconhecida. Assim, é possível que a presença de processo anterior ossificado no maxilar seja uma apomorfia de Apteronotidae + Sternopygidae, mas o desconhecimento num táxon possivelmente basal em Apteronotidae (*Megadontognathus*) dá margem a incertezas. O fato de não ser ossificado em *Sternarchorhamphus muelleri* sugere a hipótese desta condição ter surgido várias vezes e a ausência do processo ainda não pode ser considerada apomorfia para qualquer subgrupo de Apteronotidae. O formato falciforme

parece ser apomorfia de Apteronotidae + Sternopygidae + Rhamphichthyidae + Hypopomidae.

A “distribuição de 5-6 raios branquiostégios” é de difícil definição, dada a presença de alguns raios não ossificados em *Porotergus gimbeli*, *P. ellisi*, *Apteronotus apurensis* e *A. bonapartii*. Assim, existem cinco raios branquiostégios em *Gymnotus*, *Steatogenys elegans*, Rhamphichthyidae, Sternopygidae e espécies de *Adontosternarchus* e *Sternarchorhynchus*; quatro raios estão presentes nos demais grupos externos avaliados e em *M. cuyuniense*, *Sternarchorhamphus muelleri*, espécies de *Sternarchella*, *Sternarchogiton nattereri*, *S. cuchillejo*, *Platyrosternarchus macrostomus*, *Apteronotus albifrons*, *A. cuchillo*, *A. leptorhynchus* e *Porotergus compsus*.

“Nadadeira caudal com raios segmentados” e “nadadeira caudal com placa hipural” foram apresentados como um único caráter: “nadadeira caudal arredondada”.

Um caráter definido apenas como “raios não ramificados na nadadeira anal” não pode ser utilizado porque vários grupos apresentam menos que 20 raios ramificados (em *Sternopygus cf. macrurus*, *Electrophorus electricus* e *Gymnorhamphichthys hypostomus* não foram encontrados raios ramificados na nadadeira anal; *Archolaemus blax* apresenta 27 a 29 raios não ramificados; *Eigenmannia trilineata* e *E. cf. virescens* apresentam 18-20 raios não ramificados; *Brachyhypopomus occidentalis*, em torno de 24, *B. beebei*, 10, e *Brachyhypopomus* cfr. *brevirostris*, 13-19); *Rhamphichthys hahni* apresenta mais de 30 raios não ramificados; *Gymnotus* sp. apresenta somente três raios não ramificados; *Hypopomus savannensis* apresenta 10 raios não ramificados. Assim, no nó do grupo externo de Apteronotidae, temos a condição “de 0 a 30 raios não ramificados na nadadeira anal” como a condição plesiomórfica.

O “alongamento do mesetmóide e do paresfenóide” não foi utilizado neste trabalho, pelas razões apresentadas na seção “Material e método”, acima.

Alguns caracteres propostos por outros autores e que não foram encontrados no material disponível, são: (1) perfil corporal ventral formando um ângulo na origem da nadadeira anal ou pouco atrás deste ponto, (2) extremidade superior da abertura branquial no nível, ou pouco acima, da base da nadadeira peitoral, (3) canal da linha lateral cefálica com elemento ossificado em forma de “V” invertido, localizado um pouco adiante da órbita, (4) processo pósterodorsal ascendente do osso maxilar ausente, (5) hiomandibular articulando-se dorsalmente, (6) pós-cleito anterior falciforme, (7) hipobranquial 3 com processo direcionado medialmente, grande, (8) pterigióforos da nadadeira anal mais longos que os espinhos hemais, (9) lâminas dos pterigióforos da nadadeira anal largas (“broad” de Albert, 2001), (10) pterigióforos da nadadeira anal longos, mais de 1,5 na altura da musculatura epaxial, (11) presença de gancho anteriormente no osso maxilar, (12) canal da linha lateral supratemporal curvo, (13) ausência de lâmina posterior do uro-hial (na verdade, presente em todos, com diferentes níveis de redução, de difícil definição), (14) nadadeira peitoral pequena, (15) nadadeira caudal truncada, (16) rastros branquiais fortemente ligados aos arcos branquiais, (17) pontas dos rastros branquiais não ossificadas, cobertas com cartilagem, (18) mandíbula mais curta que alta – margem oral do dentário mais curta que o comprimento do ângulo-articular –, (19) extremidade do focinho curva, (20) prolongamento posterior do ângulo-articular mais longo que o retro-articular, (21) dentes do

pré-maxilar perdidos no adulto, (22) paresfenóide com asas laterais não horizontais ao forame do trigeminal, (23) parapófises posteriores (ou arcos hemais anteriores) longas, atingindo a linha mediana dorsal, onde formam uma quilha e (24) hipobranquial 1 pentagonal.

Caracteres que não foram considerados apomorfias para Apteronotidae ou seus subgrupos são (1) etmóide lateral ligado ao neurocrânio por cartilagem, (2) ângulo-articular com extensão anterior alongada, (3) maior parte dos ossos do crânio (ou todo ele) de estrutura trabecular ou porosa, (4) osso frontal trabecular anteriormente à órbita, total ou parcialmente, (5) septo do vômer (etmóide ventral) mais longo que alto, (6) ausência do processo direcionado medialmente do hipobranquial 3, (7) margem posterior do hipobranquial 1 ampla, triangular em vista dorsal, (8) margem dorsal do opérculo reta ou suavemente côncava, (9) etmóide ventral encurtado longitudinalmente e mais alto posteriormente, (10) órbita-esfenóide estreito, sua margem ventral tão longa quanto sua margem dorsal, (11) margem ventral do paresfenóide flexionada fortemente de cada lado na região do basi-occipital, (12) pós-cleitos finos e discóides e (13) espinho neural associado à vértebra torácica posterior posicionado sobre o meio do comprimento do centro.

Caracteres considerados de definição subjetiva foram (1) etmóide lateral estreitado fortemente, (2) osso maxilar projetado medialmente, em sua região anterior, (3) margem ântero-ventral da lâmina descendente do osso maxilar não ossificada, (4) número reduzido de dentes pré-maxilares, (5) pré-maxilar com dente bastante desenvolvida, com 2 ou 3 séries de dentes e 9 a 14 dentes na série externa, (6) perfil ventral do dentário fortemente côncavo, de modo que o canal mandibular da linha lateral aparenta localizar-se longe dos ossos da mandíbula, (7) processo ascendente do mesoptergóide na forma de uma coluna curta, (8) poro anterior do canal infraorbital longe do 1º. infraorbital, (9) projeção anterior do maxilar ossificada, (10) abertura bucal grande (foi aqui caracterizado de outra forma), (11) lâmina descendente do maxilar amplo e rombóide, com projeção anterior (há várias situações intermediárias que dificultam a definição) e (12) ângulo-articular alongado anteriormente, por todo o comprimento do focinho.

Reconstrução filogenética

Os algoritmos empregados encontraram 100 árvores igualmente parsimoniosas de 250 passos, índice de consistência 51 e índice de retenção 63. A árvore de consenso estrito para essas árvores é mostrada na Fig. 22. Os grupos monofiléticos encontrados nesta árvore de consenso estrito são apresentados abaixo, com as apomorfias que os definem (número dos caracteres entre parênteses):

A. Apteronotidae. Perfil caudal posterior aproximadamente circular ou aculeado (54); presença de filamento carnoso pósteromediano-dorsal destacável no corpo (59); canal supraorbital da linha lateral cefálica autógeno em relação à margem ântero-lateral do osso frontal (60); etmóide lateral com formato aproximado de um cilindro estreito de bases largas (62 – com reversão em *Sternarchorhynchinae*, *Apteronotus brasiliensis* e *Apteronotus cuchillo* + *Sternarchogiton cuchillejo*); basi-hial posicionado entre os hipobranquiais 1 (102 – com reversão em *Sternarchorhynchus curvirostris* e *S. roseni*); crista óssea presente na face pósterodorsal do basi-hial (103 – com reversão

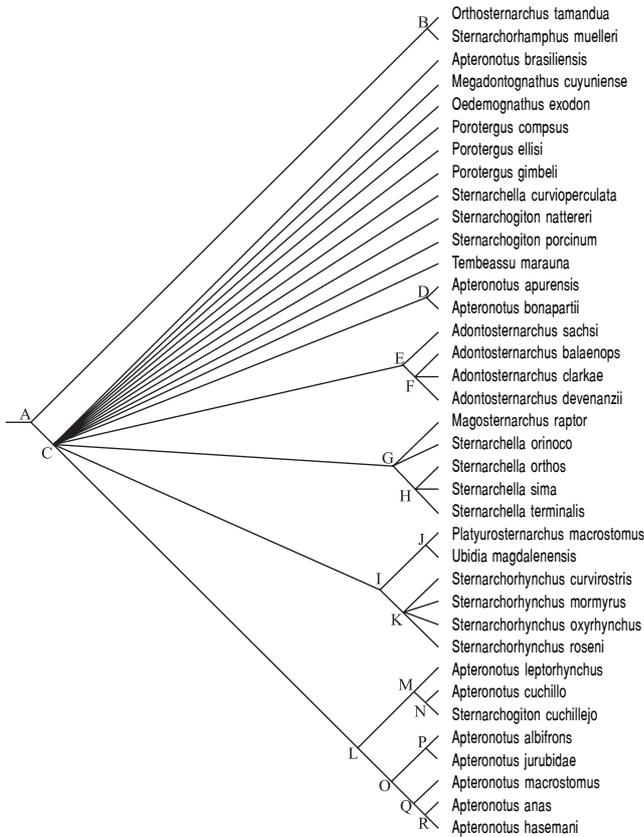


Figura 22 - Cladograma de consenso estrito encontrado para 37 espécies de Apteronotidae, com 250 passos, índice de consistência 51 e índice de retenção 63.

em *Sternarchella orthos* e *Sternarchogiton cuchillo*); ausência do faringo-branquial 1 (105a – com reversão em *Megadontognathus cuyuniense*); presença do processo pósteromediano-dorsal no epibrânquial 5 (107 – com reversão em *Sternarchorhynchus roseni*); ceratobranquial 4 com um espinho direcionado medialmente, originado junto à constrição da margem medial deste osso (108); pré-opérculo com ramo anterior estreito, não ossificado ventralmente (123).

B. Orthosternarchinae (*Orthosternarchus tamandua* + *Sternarchorhamphus muelleri*). Focinho muito alongado, reto para frente (11); presença de menos de 10 raios na nadadeira caudal (55); processo ascendente do mesoptergóide ausente (96 – ambíguo neste caso, presente também em *A. leptorhynchus* + *A. cuchillo* + *S. cuchillejo*, *S. oxyrhynchus* e *S. nattereri*); mesocoracóide presente (124); um único espinho hemal localizado posteriormente ao grande espinho anterior, fundido ou proveniente de um arco hemal (126 – também em *M. raptor*).

***Orthosternarchus tamandua*.** Extrema redução ocular (18); perfil do lábio superior aproximadamente quadrangular (quase ângulo reto) no nível da narina anterior (19 – também em *S. orthos* e *A. anas* + *A. hasemani*); abertura opercular curva, concavidade para frente (57); processos (asas) laterais da porção anterior, globosa, do vômer (= etmóide ventral) robusto, sua superfície posterior ampla e redonda (64 – também em *A.*

brasiliensis, *M. cuyuniense* e *A. leptorhynchus*); maxilar amplo, como um escudo (76 – também em *A. brasiliensis* e *A. leptorhynchus*); canal mandibular da linha lateral totalmente autógeno (85 – também em *M. cuyuniense*, *P. compsus* e *A. devenanzii*); metapterigóide longo e baixo, 3 vezes mais longo que alto (94); hipermorfose da região esfenótica, com alongamento do pteroesfenótico e órbito-esfenótico, que tornam-se mais delgados (115 – também em *U. magdalenensis*, *M. raptor* e *P. compsus*); margem dorsal do opérculo fortemente côncava (122; também em *M. cuyuniense* e *M. raptor*).

***Sternarchorhamphus muelleri*.** Perfil cefálico dorsal levemente (suavemente) côncavo (13 – também em *M. raptor*); presença de expansão digitiforme pósterolateral da pele que forma a narina anterior (tubular) (25); nadadeira caudal e sua base despigmentadas (41 – também em *S. orinoco*, *S. nattereri* e *S. mormyrus*); faixa escura distal na nadadeira anal (42 – também em *S. porcinum*, *A. apurensis* + *A. bonapartii*, *S. oxyrhynchus*, *S. curvirostris*, *A. balaenops* e *A. anas* + *A. hasemani*); cromatóforos das nadadeiras peitorais presentes apenas sobre os raios, mas distalmente também presentes sobre a membrana (46); pré-maxilar delgado e extremamente alongado posteriormente, aproximadamente 3 vezes mais longo que largo (69); maxilar alongado para trás até o nível de um diâmetro ocular atrás do processo coronóide do dentário (74); dentário alongado, seu comprimento quase 3 vezes maior que sua maior altura (84); retroarticular trapezoidal inclinado para baixo e para trás, com margem maior anteriormente e menor posteriormente, seu eixo horizontal alongado (tamanho total do osso similar ao tamanho do metapterigóide) (92); alongamento da cartilagem palatina, que se direciona de modo reto para frente até o processo articular pósterodorsal do osso maxilar (100); basibrânquial 4 ossificado (112).

C. Grande politomia. Pele lateral da boca, que une o lábio superior ao inferior, originando-se no lábio inferior, mas não atingindo o superior, surgindo assim uma estrutura carnosa lateralmente ao queixo do animal: o lobo mentoniano lateral (2 – com alteração em *Adontosternarchus* (6)); margem ventral do dentário côncava (82 – ambígua, dada a reversão em *Adontosternarchus* e *Sternarchorhynchini*); alongamento da parte pósteroventral do ângulo-articular projetando-se para trás da articulação com o quadrado e sobre o retro-articular, parcialmente, afinando-se (93 – com reversão em *Apteronotus brasiliensis*, *Porotergus compsus* e *Magosternarchus raptor* + *Sternarchella orinoco* e *S. orthos* + *S. sima* + *S. terminalis*); projeção óssea laminar anteroventral do pró-ótico, oblíqua ao eixo do corpo, prolongando-se até o paresfenóide (117a – com reversão em *Megadontognathus cuyuniense*; estado 2 em *Apteronotus apurensis* + *A. bonapartii*); canal látero-sensorial supra-temporal autógeno (120 – com reversão em *Adontosternarchus clarkae*); parte ossificada do canal látero-sensorial supra-temporal, curta, não atingindo a margem medial do osso parietal (121 – com reversão em *Adontosternarchus balaenops*).

Inclui vários grupos e espécies listados abaixo:

***Apteronotus brasiliensis*.** Presença de mancha clara na base da nadadeira caudal (40 – ambígua, neste caso); cromatóforos das nadadeiras peitorais presentes apenas nos raios (45 – ambígua, neste caso, também em *S. curvioperculata* e *S. roseni*); etmóide lateral com formato diferente do cilíndrico com bases largas – reversão de 62); processos (asas) laterais da porção anterior, globosa, do vômer (= etmóide ventral) robusto, sua

superfície posterior ampla e redonda (64 – ambígua, neste caso, também em *O. tamandua*, *M. cuyuniense* e *A. leptorhynchus*); maxilar amplo, como um escudo (76 – também em *A. leptorhynchus* e *O. tamandua*); hiperomorfose da região esfenótica, com a o pteroesfenótico mais delgado e o órbito-esfenótico mais robusto (116).

Megadontognathus cuyuniense. Colorido do corpo e cabeça castanho profundamente escuro, tendendo ao negro (38 – também em *A. albifrons* + *A. jurubidae*); processos (asas) laterais da porção anterior, globosa, do vômer (= etmóide ventral) robusto, sua superfície posterior ampla e redonda (64 – ambígua, neste caso, também em *A. brasiliensis*, *O. tamandua* e *A. leptorhynchus*); presença apenas de 2-3 grandes dentes cônicos posteriormente no dentário (78); região posterior do dentário delgada, com sua extremidade ponteaguda (83 – ambígua, neste caso; também em *A. leptorhynchus*, *A. apurensis* + *A. bonapartii*, *A. sachsii*, *S. porcinum*, *S. nattereri* e *P. ellisi*); mesopterigóide com processo ascendente cônico e largo, sua base ocupando quase a metade da superfície dorsal do osso (97); comprimento do cerato-hial anterior, medido no nível da metade de sua altura, aproximadamente igual à sua maior altura (104 – ambígua, neste caso; também em *Sternarchorhynchus* e *A. apurensis* + *A. bonapartii*); faringo-branquial 1 (anterior) presente – reversão de 105°; ausência de projeção óssea laminar ântero-ventral do pró-ótico, oblíqua ao eixo do corpo, projetando-se até o paresfenóide – reversão de 117°; margem dorsal do opérculo fortemente côncava (122 – também em *O. tamandua* e *M. raptor*).

Oedemoganthus exodon. Cápsula nasal junto à margem ocular anterior (14 – ambígua neste caso; também em *S. nattereri* e *P. macrostomus*); dentição oral hipertrofiada; parte dos dentes localizados fora da boca (16).

Porotergus compsus. Presença de barra despigmentada originando-se na margem anterior do olho, direcionada para baixo e para frente, passando pelas narinas posterior e anterior; em alguns exemplares, esta faixa se origina no nível da narina posterior (53). canal mandibular da linha lateral totalmente autógeno (85 – também em *O. tamandua*, *Sternarchorhynchus* e *A. devenanzii*); retroarticular trapezoidal, com base maior junto do ângulo-articular; não curvo, não desenvolvido (91); bordas mediais dos hipobranquiais 2 unindo-se por cartilagem medial e anteriormente (110 – ambígua, neste caso; presente também em *A. albifrons*, *S. porcinum*, *P. ellisi*, *S. nattereri* e *A. apurensis* + *A. bonapartii*); hiperomorfose da região esfenótica, com alongamento do pteroesfenótico e órbito-esfenótico, que tornam-se mais delgados (115 – também em *U. magdalenensis*, *M. raptor* e *O. tamandua*).

Porotergus ellisi. Linha mediana dorsal do corpo ladeada por escamas em série, uma de cada lado, imbricadas na linha mediana, onde estão mais profundamente localizadas sob a pele, aparentando haver uma estreita faixa de pele nua mediana dorsal ladeada por uma fileira de escamas de cada lado; largura desta faixa aproximadamente igual ao diâmetro da abertura nasal anterior (não da base desta narina, tubular) (26 – ambígua, também em *A. apurensis*); presença de mancha clara na base da nadadeira caudal (40 – ambígua, neste caso; também em *S. curvirostris*, *A. apurensis*, *A. brasiliensis*, clado L (abaixo) e *S. curvioperculata*); região posterior do dentário delgada, com sua extremidade ponteaguda (83 – ambígua, neste caso; também em *A. leptorhynchus*, *A. apurensis* + *A. bonapartii*, *A. sachsii*, *S.*

porcinum, *S. nattereri* e *M. cuyuniense*); retroarticular na forma de um retângulo em vista medial, cujo comprimento estende-se horizontalmente, mas levemente curvo para baixo, posteriormente (89 – ambígua, neste caso; também em *P. gimbeli* e *S. cuchillejo*); bordas mediais dos hipobranquiais 2 unindo-se medial e medianamente (no meio do comprimento do osso) por cartilagem (109 – também em *S. orthos* + *S. sima* + *S. terminalis*, *S. curvirostris* e *A. devenanzii*); bordas mediais dos hipobranquiais 2 unindo-se por cartilagem medial e anteriormente (110 – ambígua, neste caso; presente também em *A. albifrons*, *P. compsus*, *S. porcinum*, *S. nattereri* e *A. apurensis* + *A. bonapartii*).

Porotergus gimbeli. Lobo mentoniano lateral completamente fora da boca (3 – também em *Sternarchella orinoco* e *S. orthos* + *S. sima* + *S. terminalis* e *T. marauna*); retroarticular na forma de um retângulo em vista medial, cujo comprimento estende-se horizontalmente, mas levemente curvo para baixo, posteriormente (89 – ambígua, neste caso; também em *P. ellisi* e *S. cuchillejo*).

Sternarchella curvioperculata. Dobra de pele envolvendo a região do osso maxilar (circundando o osso maxilar ventral e posteriormente) (1 – também em *M. raptor* + *Sternarchella orinoco* e *S. orthos* + *S. sima* + *S. terminalis*, *S. mormyrus* e *S. roseni*); mandíbula inferior (23); presença de mancha clara na base da nadadeira caudal (40 – ambígua, neste caso; também em *S. curvirostris*, *A. apurensis*, *A. brasiliensis*, *P. ellisi* e no clado L); cromatóforos das nadadeiras peitorais presentes apenas nos raios (45 – ambígua, neste caso; também em *S. roseni* e *A. brasiliensis*); limite inferior da abertura opercular numa horizontal imaginária passando pela margem superior da base da nadadeira peitoral (56 – ambígua, neste caso; também em *S. cuchillejo*, *Adontosternarchus* e *M. raptor* + *Sternarchella orinoco* e *S. orthos* + *S. sima* + *S. terminalis*).

Sternarchogiton nattereri. Cápsula nasal junto à margem ocular anterior (14 – ambígua neste caso; também em *O. exodon* e *P. macrostomus*); pré-maxilares sem dentes (15 – ambígua, neste caso; também em *A. bonapartii*, *A. cuchillo* + *S. cuchillejo*, *P. macrostomus*, *S. porcinum*, e *Adontosternarchus*); nadadeira caudal e sua base despigmentadas (41 – também em *S. orinoco*, *S. muelleri* e *S. mormyrus*); região posterior do dentário delgada, com sua extremidade ponteaguda (83 – ambígua, neste caso; também em *A. leptorhynchus*, *A. apurensis* + *A. bonapartii*, *A. sachsii*, *S. porcinum*, *M. cuyuniense* e *P. ellisi*); retroarticular na forma de um retângulo em vista medial, mas com redução drástica da altura posterior do osso (90 – também em *A. leptorhynchus* e *A. sachsii*); processo ascendente do mesopterigóide ausente (96 – também em *A. leptorhynchus* + *A. cuchillo* + *S. cuchillejo*, *S. oxyrhynchus* e *Orthosternarchinae*); bordas mediais dos hipobranquiais 2 unindo-se por cartilagem medial e anteriormente (110 – ambígua, neste caso; presente também em *A. albifrons*, *P. compsus*, *P. ellisi*, *S. porcinum* e *A. apurensis* + *A. bonapartii*); apenas um espinho hemal, autógeno, atrás do grande espinho hemal anterior (127 – ambígua; também em *Adontosternarchus*).

Sternarchogiton porcinum. Pré-maxilares sem dentes (15 – ambígua, neste caso; também em *A. bonapartii*, *A. cuchillo* + *S. cuchillejo*, *P. macrostomus*, *S. nattereri*, e *Adontosternarchus*); faixa escura distal na nadadeira anal (42 – ambígua, neste caso; também em *S. muelleri*, *A. apurensis* + *A. bonapartii*, *S. oxyrhynchus*, *S. curvirostris*, *A. balaenops* e *A. anas* + *A.*

hasemani); nadadeira peitoral proximalmente com poucos cromatóforos sobre raios e membrana, distalmente escurecida, com cromatóforos somente sobre membrana (51); região posterior do dentário delgada, com sua extremidade ponteaguda (83 – ambígua, neste caso; também em *A. leptorhynchus*, *A. apurensis* + *A. bonapartii*, *A. sachsii*, *M. cuyuniense*, *S. nattereri* e *P. ellisi*); bordas mediais dos hipobranquiais 2 unindo-se por cartilagem medial e anteriormente (110 – ambígua, neste caso; presente também em *A. albifrons*, *P. compsus*, *P. ellisi*, *S. nattereri* e *A. apurensis* + *A. bonapartii*).

Tembeassu marauna. Lobo mentoniano lateral completamente fora da boca (3 – também em *P. gimbeli* e *Sternarchella orinoco* e *S. orthos* + *S. sima* + *S. terminalis*); lobo mentoniano lateral extremamente desenvolvido (4).

D. “Apteronotus” apurensis + “Apteronotus” bonapartii. Faixa escura distal na nadadeira anal (42 – ambígua, neste caso; também em *S. muelleri*, *S. porcinum*, *S. oxyrhynchus*, *S. curvirostris*, *A. balaenops* e *A. anas* + *A. hasemani*); cromatóforos presentes apenas sobre as membranas das peitorais, mas distalmente também sobre os raios (49 – também em *S. mormyrus*); elemento ossificado inclinado ântero-dorsalmente no canal da linha lateral cefálica, um pouco adiante da órbita (61 – também em *S. cuchillo*); região posterior do dentário delgada, com sua extremidade ponteaguda (83 – ambígua, neste caso; também em *A. leptorhynchus*, *M. cuyuniense*, *A. sachsii*, *S. porcinum*, *S. nattereri* e *P. ellisi*); comprimento do cerato-hial anterior, medido no nível da metade de sua altura, aproximadamente igual à sua maior altura (104 – ambígua, neste caso); bordas mediais dos hipobranquiais 2 unindo-se por cartilagem medial e anteriormente (110 – ambígua, neste caso; presente também em *A. albifrons*, *P. compsus*, *P. ellisi*, *S. nattereri* e *S. porcinum*); projeção óssea laminar ântero-ventral do pró-ótico, oblíqua ao eixo do corpo, projetando-se até o paresfenóide (117b).

“Apteronotus” apurensis. Mandíbula incluída (22 – também em *S. orinoco*); linha mediana dorsal do corpo ladeada por escamas em série, uma de cada lado, imbricadas na linha mediana, onde estão mais profundamente localizadas sob a pele, aparentando haver uma estreita faixa de pele nua mediana dorsal ladeada por uma fileira de escamas de cada lado; Largura desta faixa aproximadamente igual ao diâmetro da abertura nasal anterior (não da base desta narina, tubular) (26 – ambígua; também em *P. ellisi*); presença de mancha clara na base da nadadeira caudal (40 – ambígua, neste caso; também em *S. curvirostris*, clado L, *A. brasiliensis*, *P. ellisi* e *S. curvioperculata*); porção distal da nadadeira caudal hialina (52); faringobranquial 1 cartilaginosa (105b).

“Apteronotus” bonapartii. Pré-maxilares sem dentes (15 – ambígua, neste caso; também em *A. cuchillo* + *S. cuchillo*, *P. macrostomus*, *S. porcinum*, *S. nattereri* e *Adontosternarchus*); ausência de escamas na linha mediana dorsal, numa estreita faixa correspondente ao diâmetro de uma escama da série de escamas mais dorsais, ladeada por uma fileira de escamas de cada lado do corpo (não imbricadas dorsalmente, portanto) formando duas séries paralelas por todo o dorso do animal (27).

E. Adontosternarchus. Pré-maxilares sem dentes (15 – ambígua, neste caso; também em *A. bonapartii*, *A. cuchillo* + *S. cuchillo*, *P. macrostomus*, *S. nattereri* e *S. porcinum*); mandíbula prognata, boca superior (21 – ambígua, neste caso; também em *Sternarchorhynchus* e *S. orthos*); hemi-maxilas

superior e inferior inclinadas ventralmente em sua linha mediana, formando um encaixe em forma de “V”, em vista frontal (24); limite inferior da abertura opercular numa horizontal imaginária passando pela margem superior da base da nadadeira peitoral (56 – ambígua, neste caso; também em *S. curvioperculata*, *Adontosternarchus* e *M. raptor* + *Sternarchella orinoco* e *S. orthos* + *S. sima* + *S. terminalis*); lâmina descendente do maxilar transformada em bastão (77); apenas um espinho hemal, autógeno, atrás do grande espinho hemal anterior (127 – ambígua; também em *S. nattereri*).

Adontosternarchus sachsii. Retroarticular na forma de um retângulo em vista medial, mas com redução drástica da altura posterior do osso (90 – também em *S. nattereri* e *A. leptorhynchus*).

F. Adontosternarchus balaenops + A. clarkae + A. devenanzii. Colorido de fundo do corpo amarelo-claro ou creme, com marcas rajadas castanho-escuras uniformemente distribuídas sobre todo o corpo (36 – também em *A. cuchillo*).

Adontosternarchus balaenops. Faixa escura distal na nadadeira anal (42 – também em *S. muelleri*, *A. apurensis* + *A. bonapartii*, *S. oxyrhynchus*, *S. curvirostris*, *S. porcinum* e *A. anas* + *A. hasemani*); cromatóforos presentes sobre o perfil dos raios das nadadeiras peitorais, mas distalmente também sobre membranas e raios (48 – também em *S. curvirostris* e *S. oxyrhynchus*); retroarticular com formato de triângulo isósceles, cuja base posiciona-se ventralmente (88 – também em *M. raptor*); parte ossificada do canal látero-sensorial supra-temporal, atingindo a margem medial do osso parietal (reversão de 121).

Adontosternarchus clarkae. Lábio superior projetando-se para frente, aproximadamente no nível da primeira narina (20); canal látero-sensorial supra-temporal unido ao osso frontal (reversão de 120).

Adontosternarchus devenanzii. Canal mandibular da linha lateral totalmente autógeno (85 – também em *O. tamandua*, *P. compsus* e *Sternarchorhynchus*); bordas mediais dos hipobranquiais 2 unindo-se medial e medianamente (no meio do comprimento do osso) por cartilagem (109 – também em *S. orthos* + *S. sima* + *S. terminalis*, *S. curvirostris* e *P. ellisi*).

G. Magosternarchus raptor + Sternarchella orinoco e S. orthos + S. sima + S. terminalis. Dobra de pele envolvendo a região do osso maxilar (circundando o osso maxilar ventral e posteriormente); também em *Sternarchella curvioperculata*, *S. mormyrus* e *S. roseni* (1 – também em *S. curvioperculata*, *S. mormyrus* e *S. roseni*); limite inferior da abertura opercular numa horizontal imaginária passando pela margem superior da base da nadadeira peitoral (56 – ambígua, neste caso; também em *S. curvioperculata*, *Adontosternarchus* e *S. cuchillo*); hipobranquial 3 totalmente cartilaginosa (111); rastros branquiais presentes, relativamente desenvolvidos (113).

Magosternarchus raptor. Perfil cefálico dorsal levemente (suavemente) côncavo (13 – também em *S. muelleri*); limite inferior da abertura opercular numa horizontal imaginária passando pela margem superior da base da nadadeira peitoral (56 – ambígua, neste caso); pré-maxilar quase tão longo quanto a margem oral do dentário (68); pré-maxilar robusto, alongado, estendendo-se lateralmente e posteriormente ao maxilar, ventralmente à cartilagem palatina e dorsalmente aos dentes posteriores do dentário; com uma articulação alongada com o mesetmóide (71); retroarticular com formato de triângulo

isósceles, cuja base posiciona-se ventralmente (88 – também em *A. balaenops*); processo ascendente do mesoptergóide direcionado para trás (98 – também em *Sternarchorhynchini* e *S. terminalis*); hiper-morfose da região esfenótica, com alongamento do pteroesfenótico e órbito-esfenótico, que tornam-se mais delgados (115 – também em *U. magdalenensis*, *P. compsus* e *O. tamandua*); margem dorsal do opérculo fortemente côncava (122 – também em *M. cuyuniense* e *O. tamandua*); um único espinho hemal localizado posteriormente ao grande espinho anterior, fundido ou proveniente de um arco hemal (126 – também em *O. tamandua*).

Sternarchella orinoco. Mandíbula incluída (22 – também em *A. apurensis*); nadadeira caudal e sua base despigmentadas (41 – também em *S. muelleri*, *S. nattereri* e *S. mormyrus*).

H. *Sternarchella orthos* + *S. sima* + *S. terminalis*. Lobo mentoniano lateral completamente fora da boca (3); bordas mediais dos hipobranquiais 2 unindo-se medial e medianamente (no meio do comprimento do osso) por cartilagem (109 – também em *A. devenanzii*, *S. curvirostris* e *P. ellisi*).

Sternarchella orthos. Perfil do lábio superior aproximadamente quadrangular (quase ângulo reto) no nível da narina anterior (19 – também em *O. tamandua* e *A. anas* + *A. hasemani*); mandíbula prognata, boca superior (21 – também em *Sternarchorhynchus* e *Adontosternarchus*); ausência de crista óssea na face póstero-dorsal do basi-hial – reversão de 103).

Sternarchella sima. Nenhuma autapomorfia foi encontrada para esta espécie.

Sternarchella terminalis. Processo ascendente do mesoptergóide direcionado para trás (98 – também em *M. raptor* e *Sternarchorhynchini*).

I. *Sternarchorhynchini*. Lobo mentoniano lateral alongado para trás, delimitado ventralmente por uma ranhura, denominada ranhura mentoniana lateral; aparentemente, o lobo mentoniano lateral alongado está correlacionado com o surgimento da ranhura mentoniana lateral, uma vez que são caracteres que ocorrem conjuntamente e em posição justaposta entre si. Assim, considero que formem um único caráter complexo, e não dois caracteres independentes (5); pele bucal presente entre a face externa da maxila superior e a face interna da maxila inferior, originando-se acima do lobo mentoniano lateral e, portanto, expondo a ranhura mentoniana lateral e o lobo mentoniano lateral (7 – com reversão em *Platyrostenarchus macrostomus*); focinho extremamente inclinado para baixo, de modo que sua extremidade anterior posiciona-se abaixo de uma horizontal passando pela superfície ventral da região opercular (10); região posterior do corpo (pedúnculo caudal e regiões próximas) mais escura que a anterior, devido à presença de cromatóforos mais agregados (31 – com reversão em *S. curvirostris*); etmóide lateral com formato diferente do cilíndrico com bases largas (reversão de 62); retroarticular desenvolvido, trapezoidal, sua face anterior menor que a posterior e posicionada ântero-ventralmente (87); mesoptergóide alongado anteriormente (95); processo ascendente do mesoptergóide direcionado para trás (98 – com reversão em *S. oxyrhynchus* e *S. roseni*; presente também em *S. terminalis* e *M. raptor*); processo ascendente do mesoptergóide na forma de um espinho reduzido (99 – com reversão em *S. oxyrhynchus*; presente também em *A. albifrons*); faringo-branquial 4 ossificado (106).

J. *Platyrostenarchus macrostomus* + *Ubidia magdalenensis*. Colorido do corpo marmorado, com grandes marcas

escuras compostas por cromatóforos densamente agregados, sobre fundo mais claro (37).

Platyrostenarchus macrostomus. Cápsula nasal junto à margem ocular anterior (14 – também em *O. exodon* e *S. nattereri*); pré-maxilares sem dentes (15); ausência de escamas na linha mediana dorsal, numa estreita faixa correspondente ao diâmetro de uma escama da série de escamas mais dorsais; esta faixa nua expande-se para trás, no animal, tornando-se mais larga progressivamente (28); região correspondente à localização dos pterigióforos da nadadeira anal, intensamente pigmentada (32); base da nadadeira caudal verticalmente expandida, mais alta que o corpo no nível do término da nadadeira anal (57); processos (asas) laterais do vômer ausentes (66); maxilar grande e retangular anteriormente, em vista lateral (73); dentes do dentário em 1 série (79); extra-escapular fundido ao neurocrânio (125).

Ubidia magdalenensis. Deslocamento dos olhos para frente (17); presença de faixa clara mediana dorsal desde a extremidade anterior do focinho até a região anterior do filamento dorsal, inclusive; extremidade anterior da mandíbula variavelmente clareada (34 – ambígua, neste caso; também em *S. roseni* e *S. curvirostris*); hiper-morfose da região esfenótica, com alongamento do pteroesfenótico e órbito-esfenótico, que tornam-se mais delgados (115 – também em *P. compsus*, *M. raptor* e *O. tamandua*).

K. *Sternarchorhynchus*. Focinho tubular e curvo para baixo (12); mandíbula prognata, boca superior (21 – ambígua, neste caso; também em *Adontosternarchus* e *S. orthos*); etmóide lateral ausente (63 – também em *S. cuchillo*); extremidade anterior do mesetmóide não projetada ventralmente, para frente do vômer (67); pré-maxilar sem processo espiniforme dorsal direcionado para trás (72); maxilar com constrição dorso-ventral no nível do terço anterior do seu comprimento (75); região ventral do dentário parcialmente destacada do restante do osso, de formato filamentosos (81); canal mandibular da linha lateral totalmente autógeno (85 – também em *O. tamandua*, *P. compsus* e *A. devenanzii*); metapterigóide longo e baixo, 3 vezes mais longo que alto (94); palatino ausente (101); comprimento do cerato-hial anterior, medido no nível da metade de sua altura, aproximadamente igual à sua maior altura (104 – também em *M. cuyuniense* e *A. apurensis* + *A. bonapartii*); margem ventral do órbito-esfenóide mais curta que sua margem ântero-dorsal (junto do osso frontal) (119).

Sternarchorhynchus curvirostris. Região posterior do corpo na mesma tonalidade da região anterior (reversão de 31); presença de faixa clara mediana dorsal desde a extremidade anterior do focinho até a região anterior do filamento dorsal, inclusive; extremidade anterior da mandíbula variavelmente clareada (34 – ambígua, neste caso; também em *S. roseni* e *U. magdalenensis*); presença de mancha clara na base da nadadeira caudal (40 – também no clado L, *A. apurensis*, *A. brasiliensis*, *P. ellisi* e *S. curvioperculata*); faixa escura distal na nadadeira anal (42 – ambígua, neste caso; também em *S. muelleri*, *A. apurensis* + *A. bonapartii*, *S. oxyrhynchus*, *S. porcinum*, *A. balaenops* e *A. anas* + *A. hasemani*); cromatóforos presentes sobre o perfil dos raios das nadadeiras peitorais, mas distalmente também sobre membranas e raios (48 – ambígua, neste caso; também em *A. balaenops* e *S. oxyrhynchus*); bordas mediais dos hipobranquiais 2 unindo-se medial e medianamente (no meio do comprimento do osso) por cartilagem (109 – também em *S. orthos* + *S. sima* +

S. terminalis, *A. devenanzii* e *P. ellisi*); órbito-esfenóide cartilaginoso anteriormente (118).

***Sternarchorhynchus mormyrus*.** Dobra de pele envolvendo a região do osso maxilar (circundando o osso maxilar ventral e posteriormente) (1 – também em *S. curvioperculata*, *M. raptor* + *Sternarchella orinoco* e *S. orthos* + *S. sima* + *S. terminalis* e *S. roseni*); nadadeira caudal e sua base despigmentadas (41 – também em *S. orinoco*, *S. nattereri* e *S. muelleri*); nadadeira anal totalmente escurecida (43 – também em *A. albifrons* + *A. jurubidae* e em *A. cuchillo*); cromatóforos presentes apenas sobre as membranas das peitorais, mas distalmente também sobre os raios (49 – também em *A. apurensis* + *A. bonapartii*).

***Sternarchorhynchus oxyrhynchus*.** Ausência de escamas acima da linha lateral na região da cavidade do corpo, desde a margem opercular óssea para trás, até uma distância equivalente a um comprimento do focinho (29); escamas da linha lateral, no nível anterior da região da cavidade do corpo, compostas apenas pela parte tubular (30); faixa escura distal na nadadeira anal (42 – ambígua, neste caso; também em *S. muelleri*, *A. apurensis* + *A. bonapartii*, *S. oxyrhynchus*, *S. curvirostris*, *A. balaenops* e *A. anas* + *A. hasemani*); cromatóforos presentes sobre o perfil dos raios das nadadeiras peitorais, mas distalmente também sobre membranas e raios (48 – ambígua, neste caso); processos (asas) laterais do vômer totalmente cartilagosos (65); processo ascendente do mesopterigóide ausente (96 – também em *A. leptorhynchus* + *A. cuchillo* + *S. cuchillejo*, *S. nattereri* e Orthosternarchinae).

***Sternarchorhynchus roseni*.** Dobra de pele envolvendo a região do osso maxilar (circundando o osso maxilar ventral e posteriormente) (1 – também em *S. curvioperculata*, *M. raptor* + *Sternarchella orinoco* e *S. orthos* + *S. sima* + *S. terminalis* e *S. mormyrus*); presença de faixa clara mediana dorsal desde a extremidade anterior do focinho até a região anterior do filamento dorsal, inclusive; extremidade anterior da mandíbula variavelmente clareada (34 – ambígua, neste caso; também em *U. magdalenensis* e *S. curvirostris*); cromatóforos das nadadeiras peitorais presentes apenas nos raios (45 – também em *S. curvioperculata* e *A. brasiliensis*); ausência do processo pósteromediano-dorsal no epibrânquial 5 (reversão de 107).

L. Formado por M + O. Presença de faixa clara mediana dorsal desde a extremidade anterior do focinho até a região anterior do filamento dorsal, inclusive; extremidade anterior da mandíbula variavelmente clareada (34); presença de mancha clara na base da nadadeira caudal (40 – com reversão em Q (*Apteronotus macrostomus* + *Apteronotus anas* + *Apteronotus hasemani*); também em *S. curvirostris*, *A. apurensis*, *A. brasiliensis*, *P. ellisi* e *S. curvioperculata*).

M. *Apteronotus leptorhynchus* + “N”. Processo ascendente do mesopterigóide ausente (96 – também em *S. nattereri*, *S. oxyrhynchus* e Orthosternarchinae).

***Apteronotus leptorhynchus*.** Processos (asas) laterais da porção anterior, globosa, do vômer (= etmóide ventral) robusto, sua superfície posterior ampla e redonda (64 – também em *A. brasiliensis*, *M. cuyuniense* e *O. tamandua*); maxilar amplo, como um escudo (76 – também em *A. brasiliensis* e *O. tamandua*); região posterior do dentário delgada, com sua extremidade ponteguda (83 – também em *M. cuyuniense*, *A. apurensis* + *A. bonapartii*, *A. sachsi*, *S. porcinum*, *S. nattereri* e *P. ellisi*); retroarticular na forma de um retângulo em vista medial, mas com redução drástica da altura posterior do osso (90

– também em *S. nattereri* e *A. sachsi*); hipermorfose da região esfenótica, com alongamento do pteroesfenótico e órbito-esfenótico, que tornam-se mais robustos (114).

N. *Apteronotus cuchillo* + *Sternarchogiton cuchillejo*. Pré-maxilares sem dentes (15); etmóide lateral com formato diferente do cilíndrico com bases largas (reversão de 62).

***Apteronotus cuchillo*.** Presença de barra transversal despigmentada sobre o corpo, próxima à extremidade posterior da nadadeira anal, estendendo-se sobre esta última (35 – também em *A. albifrons*); colorido de fundo do corpo amarelo-claro ou creme, com marcas rajadas castanho-escuras uniformemente distribuídas sobre todo o corpo (36 – também em *A. balaenops* + *A. clarkae* + *A. devenanzii*); nadadeira anal totalmente escurecida (43 – também em *A. albifrons* + *A. jurubidae* e em *S. mormyrus*). faringo-branquial 1 cartilaginoso (105b).

***Sternarchogiton cuchillejo*.** Fenda profunda separando o lábio inferior e a pele pigmentada por toda a extensão daquele (8); presença de ranhura aproximadamente paralela à margem anterior do lábio superior, no tegumento, originando-se pouco adiante de uma vertical passando pela narina anterior e terminando-se numa vertical logo à frente da 2ª narina (9); limite inferior da abertura opercular numa horizontal imaginária passando pela margem superior da base da nadadeira peitoral (56); elemento ossificado inclinado ântero-dorsalmente no canal da linha lateral cefálica, um pouco adiante da órbita (61 – também em *A. apurensis* + *A. bonapartii*); etmóide lateral ausente (63 – também em *Sternarchorhynchus*); ossificações do canal mandibular com pequenas dobras ventrais, lembrando alças (86 – também em *Sternarchella orinoco* e *S. orthos* + *S. sima* + *S. terminalis*, *A. apurensis* + *A. bonapartii*, *S. porcinum*, *S. nattereri*, *P. gimbeli*, *P. ellisi* e *P. compus*); retroarticular na forma de um retângulo em vista medial, cujo comprimento estende-se horizontalmente, mas levemente curvo para baixo, posteriormente (89 – também em *P. gimbeli* e *P. ellisi*); ausência de crista óssea na face pósterodorsal do basi-hial (reversão de 103).

O. Formado por P + Q. Cromatóforos presentes sobre raios e membranas por toda a nadadeira peitoral (47).

P. *Apteronotus albifrons* + *Apteronotus jurubidae*. Colorido do corpo e cabeça castanho profundamente escuro, tendendo ao negro (38 – também em *M. cuyuniense*); nadadeira anal totalmente escurecida (43 – também em *S. mormyrus* e em *A. cuchillo*).

***Apteronotus albifrons*.** Presença de barra transversal despigmentada sobre o corpo, próxima à extremidade posterior da nadadeira anal, estendendo-se sobre esta última (35 – também em *A. cuchillo*); processo ascendente do mesopterigóide na forma de um espinho reduzido (99 – também em *Sternarchorhynchini*); bordas mediais dos hipobranquiais 2 unindo-se por cartilagem medial e anteriormente (110 – também em *A. apurensis* + *A. bonapartii*, *S. nattereri*, *S. porcinum*, *P. compus* e *P. ellisi*).

***Apteronotus jurubidae*.** Estreita faixa hialina na base dos raios da nadadeira peitoral (44).

Q. *Apteronotus macrostomus* + R. Ausência de mancha clara na base da nadadeira caudal (reversão de 40).

***Apteronotus macrostomus*.** Nenhuma autapomorfia foi encontrada para esta espécie.

R. *Apteronotus anas* + *Apteronotus hasemani* (= *Parapteronotus* Albert, 2001). Perfil do lábio superior

aproximadamente quadrangular (quase ângulo reto) no nível da narina anterior (19 – também em *O. tamandua* e *S. orthos*); faixa escura distal na nadadeira anal (42 – também em *S. muelleri*, *A. apurensis* + *A. bonapartii*, *S. oxyrhynchus*, *S. curvirostris*, *A. balaenops* e *S. porcinum*).

***Apteronotus anas*.** Coloração de fundo do corpo creme, salpicado de numerosos pontos castanho escuro, conspícuos e visíveis a olho nu (33).

***Apteronotus hasemani*.** Nenhuma autapomorfia foi encontrada para esta espécie.

Proposições taxonômicas

Os resultados da análise filogenética, sugerem modificações à classificação de Apteronotidae, como proposto a seguir:

APTERONOTIDAE Jordan, 1923

Gênero tipo *Apteronotus* Lacépède, 1800

APTERONOTINAE Mago-Leccia, 1978

Apteronotini **trib. n.**

Incluindo, além do gênero tipo, *Parapteronotus* Albert, 2001

Sternarchorhynchini Albert, 2001

Gênero tipo *Sternarchorhynchus* Castelnau, 1855

Incluindo, ainda, os gêneros *Platyurosternarchus* Mago-Leccia, 1994 e *Ubidia* Miles, 1945.

Os demais gêneros incluídos em Apteronotinae (*Adontosternarchus* Ellis, 1912, *Oedemognathus* Myers, 1936, *Megosternarchus* Lundberg, Fernandes & Albert, 1996, *Megadontognathus* Mago-Leccia, 1994, *Porotergus* Ellis, 1912 – incluindo *Compsaraia* Albert, 2001–, *Sternarchella* Eigenmann, 1905, *Sternarchogiton* Eigenmann, 1905 e *Tembeassu* Triques, 1998) cujas relações não puderam ser bem elucidadas, são mantidos nesta subfamília em *incertae sedis*.

A análise filogenética indica que *Apteronotus macrostomus* deve ser incluído em *Parapteronotus* (**comb. n.**).

STERNARCHORHAMPHINAE Albert, 2001 **stat. n.**

Gênero tipo: *Sternarchorhamphus* Eigenmann, 1905.

Inclui, além do gênero tipo, apenas *Orthosternarchus* Ellis, 1913.

Discussão

A filogenia aqui apresentada inclui uma grande politomia e, portanto é de difícil comparação com a de Triques (1993). Ambas são similares apenas em que *Sternarchorhynchus* e *Sternarchorhamphus* não constituem grupos monofiléticos. Por outro lado, talvez a grande diferença entre os resultados aqui apresentados e os de Albert (2001) concernentes a Apteronotidae, seja o fato de que este último incluiu *Sternarchorhynchus*, *Platyurosternarchus*, *Sternarchorhamphus* e *Orthosternarchus* em *Sternarchorhynchinae*, para a qual ele apresentou nove sinapomorfias, citadas e discutidas (e, na maioria dos casos, refutadas) a seguir:

(1) A lâmina medial do vômer estendendo-se para trás dos processos (asas) laterais deste osso. Este caráter ocorre em todos os apteronotídeos e não pode ser considerado evidência para o monofilatismo do grupo. (2) Processo ascendente do mesoptergóide ausente e (3) perdido ontogeneticamente, o que de fato

ocorre em *Platyurosternarchus* adultos e indivíduos de porte médio de *Sternarchorhynchus curvirostris*, *S. roseni* e *Ubidia magdalenensis*. Assim, a ausência deste processo, utilizada para propor o monofilatismo de *Sternarchorhynchinae* por Albert (2001) deve ser visto com cautela e eu não o utilizei aqui para este propósito. O autor afirma que ocorre redução e perda do caráter durante a ontogenia, o que não teve condições de avaliar mas, de qualquer forma, considero-o um único caráter. (4) Região posterior do metapterigóide estreito. Não considero que os metapterigóides de *Platyurosternarchus macrostomus* e de *Ubidia magdalenensis* (Miles, 1945:462, fig. 11) sejam estreitos; este osso é estreito e afilado ventralmente em *Sternarchorhamphus muelleri* e em *Orthosternarchus tamandua*; por outro lado, é estreito e afilado para cima em *Sternarchorhynchus curvirostris*, *S. oxyrhynchus* e *S. roseni*, portanto, constituindo três caracteres distintos. (5) Mais que 200 raios na nadadeira anal. Em três exemplares de *Sternarchorhamphus* encontrei de 238 a 256 raios na nadadeira anal; num exemplar de *Orthosternarchus*, encontrei 259; encontrei até 232 raios em *Sternarchorhynchus* (exceto em *S. curvirostris*, menos de 200) e 197 raios num parátipo de *Ubidia*; o holótipo de *Platyurosternarchus macrostomus* apresenta 202 raios (Gunter, 1870: 4); nos demais apteronotídeos e grupos externos próximos, encontrei de 150 a 190 raios. Mais de 200 raios têm sido encontrados na maioria das espécies de *Sternopygus* e de *Gymnotus*, bem como em *Electrophorus electricus* e *Archolaemus blax* (e. g. Albert, 2001:58-59; Schwassmann & Carvalho, 1985:233; Campos-da-Paz, 1996:376). Desse modo, a hipótese mais parcimoniosa sugere que o caráter “mais que 200 raios na nadadeira anal” esteja presente no nó do grupo externo de Apteronotidae e constitui, assim, uma plesiomorfia para esta família; a redução deste número pode ser apomorfia para subgrupos desta família. (6) Origem da nadadeira anal no istmo. Também encontrei esta condição, pelo menos em *Megadontognathus cuyuniense*, *M. kaitukaense* (Campos-da-Paz, 1999:1046), *Apteronotus albifrons*, *A. apurensis*, *A. brasiliensis* e *Porotergus elliside* e, por isso, não considero este caráter uma apomorfia para *Sternarchorhynchinae sensu* Albert (2001). (7) Pterigióforos da anal mais longos que os espinhos hemais. Encontrei o inverso em *Sternarchorhamphus muelleri* e não considero este caráter uma apomorfia para este grupo de espécies. (8) Lâminas dos pterigióforos da nadadeira anal, amplos, largos (“broad”). Os pterigióforos da nadadeira anal destes animais não são amplos (em nenhum sentido), quando comparados com os demais representantes da família ou com representantes basais de *Sternopygidae*. (9) Escamas acima da linha lateral, diminutas. Uma escama retirada acima da linha lateral, na região da cavidade do corpo, de um exemplar de *Sternopygus* (grupo externo) foi comparada a escamas retiradas nas mesmas posições de exemplares de *Sternarchorhynchinae*. As escamas de *Orthosternarchus* e *Sternarchorhamphus* são circulares e correspondem a um pouco menos da metade do tamanho da escama de *Sternopygus* (alongada). A escama de *Platyurosternarchus*, por sua vez, é quase do mesmo tamanho da de *Sternopygus* e é um pouco alongada. A de *Sternarchorhynchus oxyrhynchus* é do mesmo tamanho e a de *S. roseni* um pouco maior que a de *Sternopygus*. Assim, aparentemente, as escamas diminutas e circulares são apomorfia de *Sternarchorhamphus* e *Orthosternarchus* e não de *Sternarchorhynchinae sensu* Albert (*op. cit.*).

O resultado da análise aqui apresentada e a discussão acima sugerem que Sternarchorhynchinae (senso Mago-Leccia, 1978 e Albert, 2001) não é monofilética. Aqui, esta subfamília foi desmembrada, com Sternarchorhamphini Albert, 2001, que é elevada a subfamília (irmã de Apteronotinae e agrupando *Orthosternarchus* e *Sternarchorhamphus*, como originalmente proposto) e Sternarchorhynchini, posicionada dentro de Apteronotinae e contendo *Platyrosteronarchus*, *Sternarchorhynchus* e *Ubidia*. Ressalte-se que Mago-Leccia (1994) já havia agrupado estes três gêneros em sua chave de identificação dos gêneros de Apteronotidae, com base no focinho direcionado para baixo. Os demais apteronotídeos são incluídos em Apteronotinae. Sua completa classificação, entretanto, fica na dependência de estudos complementares, já que a presente análise não deixou claras as suas relações filogenéticas. *Apteronotus*, *Porotergus*, *Sternarchella* e *Sternarchogiton*, como definidos atualmente, não emergiram da análise como grupos monofiléticos e poderão ser redefinidos, após análises complementares.

A filogenia proposta aqui sugere que o alongamento o alongamento do focinho dentro de Apteronotidae teve diferentes origens evolutivas. Em *Sternarchorhynchus*, *Platyrosteronarchus* e possivelmente *Ubidia* (Sternarchorhynchini), o suporte esquelético para este alongamento provém do alongamento da região posterior do dentário, do alongamento da região anterior do ângulo-articular e do mesoptergóide, bem como dos ossos que se alongam em todos os apteronotídeos de focinho longo, a saber, o mesetmóide, o vômer e o paresfenóide. Em *Sternarchorhamphus*, o suporte esquelético para o alongamento do focinho é dado por: (1) alongamento da região mediana do dentário, ficando o comprimento deste osso quase 3 vezes maior que sua maior altura; (2) cartilagem palatina alongada para frente; (3) porção laminar do osso maxilar alongada para trás; (4) alongamento ântero-ventral do retroarticular; (5) pré-maxilar delgado e extremamente alongado posteriormente, aproximadamente 3 vezes mais longo que largo, bem como dos ossos que normalmente se alongam neste caso: o mesoptergóide, o vômer e o paresfenóide. *Orthosternarchus tamandua* apresenta hiper morfose da região esfenótica, com (1) alongamento do pteroesfenótico e órbita-esfenótico, que tornam-se mais delgados; (2) metaptergóide longo e baixo, 3 vezes mais longo que alto. Assim, não considero o alongamento do focinho como evidência de monofiletismo destes cinco gêneros como um todo, mas reconheço três caminhos evolutivos distintos: (1) Sternarchorhynchini, (2) *Orthosternarchus tamandua* e (3) *Sternarchorhamphus muelleri*. Evidencia-se aqui o fato de que mesmo em Orthosternarchinae (composto apenas por duas espécies, colocadas nos gêneros *Orthosternarchus* e *Sternarchorhamphus*), o alongamento do focinho se dá através de diferentes elementos esqueléticos.

Apteronotinae de Albert (2001) é definida por quatro apomorfias, apenas uma não sendo uma reversão: (1) o caráter “abertura bucal grande, canto da boca atrás da margem ocular anterior” foi definido de modo diferente aqui (caráter 2 – perda da pele que liga a face interna do maxilar à face externa da mandíbula). Assim, Sternarchorhynchini (*Platyrosteronarchus* + *Ubidia* + *Sternarchorhynchus*) apresenta uma modificação desta condição e não considero a abertura bucal grande uma apomorfia para Apteronotinae de Albert (*op. cit.*). (2) A característica “lâmina descendente do maxilar ampla e rombóide, com projeção anterior” apresenta (exceto em *Sternarchella*, *Magos-*

ternarchus ducis e *Adontosternarchus*) condições intermediárias difíceis de polarizar, como em *Sternarchella curvioperculata* (que, nesta análise, não aparece proximamente relacionada às demais espécies do gênero) e outras espécies não analisadas por Albert (2001). Por isto, excluí este caráter da análise. (3) a “margem posterior do hipobranquial 1 ampla” foi considerada por Triques (1993) como apomorfia de Gymnotiformes, o que foi reavaliado e corroborado aqui. Finalmente, (4) a “superfície anterior da extremidade do mesetmóide côncava” é efetivamente côncava em *Sternarchella orthos* mas é claramente convexa em espécies como *Apteronotus albifrons*, *Apteronotus brasiliensis*, *Megadontognathus cuyuniense* e *Sternarchella curvioperculata*, de modo que o caráter deve ter outra distribuição.

O clado Y de Albert (2001) é composto por Apteronotinae exceto *Parapteronotus*. Este táxon é definido por reversões. (1) o caráter “parapófises das vértebras torácicas posteriores (ou arcos hemais) amplas e longas” ocorre pelo menos em *Sternopygus* sp. (Sternopygidae), *Orthosternarchus tamandua*, *Sternarchorhynchus curvirostris*, *Apteronotus albifrons* e *Megadontognathus cuyuniense*. Sua reversão, portanto, aparentemente é uma autapomorfia de *Sternarchorhamphus muelleri*, onde as parapófises são efetivamente curtas e estreitas. (2) O caráter “presença de duas ou três séries de dentes no nível da metade do comprimento do osso dentário” ocorre em todas as espécies avaliadas de Sternopygidae, Gymnotidae, Diplomystidae (Siluriformes), em *Apteronotus albifrons*, *A. brasiliensis*, *A. apurensis*, *A. cuchillo*, *A. leptorhynchus*, *Porotergus ellisi*, *P. compsus*, *Sternarchella curvioperculata*, *S. orinoco*, *S. orthos*, *S. terminalis*, *S. sima*, *Magosternarchus raptor*, *Sternarchogiton cuchillejo* e no meio da área dentígera das espécies de focinho longo (*Orthosternarchus tamandua*, *Sternarchorhamphus muelleri*, *S. curvirostris* e *Ubidia magdalenensis*). Apenas uma série ocorre em *Apteronotus bonapartii*, *Platyrosteronarchus macrostomus*, *Porotergus gimbeli*, *Sternarchogiton nattereri*, *S. porcinum*, *Sternarchorhynchus oxyrhynchus* e *S. roseni* e este é considerado, aqui, o estado apomórfico de fato. Assim, considero que não haja caracteres que suportem o táxon Y de Albert (2001).

O clado Z de Albert (2001) é composto por espécies que ele colocou sob o nome de *Apteronotus* e que aqui tiveram seus nomes genéricos mantidos no original: *Megadontognathus cuyuniense* + *Sternarchogiton cuchillejo* + *Apteronotus albifrons* + *A. leptorhynchus* + *Ubidia magdalenensis* + *A. cuchillo*. Quatro apomorfias foram apresentadas: (1) a “superfície corporal castanho-escuro ou negro” de fato ocorre em algumas espécies, mas não em *Ubidia* nem em *A. cuchillo*. (2) o “pré-maxilar delgado, enrolado em adultos, com dois ou menos dentes” corresponde ao estado plesiomórfico do meu caráter 75. (3) o “prolongamento anterior do ângulo-articular mais curto que o posterior” equivale à sinapomorfia 96 apresentada aqui. (4) a “superfície dos ossos cranianos não perfurada”. Entretanto, encontrei perfurações, como nos demais gêneros da família e gêneros basais de Sternopygidae, nos ossos das espécies incluídas por Albert neste táxon. Assim, considero que não haja caracteres que o sustentem.

A análise apresentada aqui corrobora a hipótese de que *Apteronotus anas* seja sinônimo de *A. hasemani* e, portanto, suporta o gênero monotípico *Parapteronotus* Albert, 2001 (cuja espécie tipo é *A. hasemani*). A autapomorfia encontrada para A.

anas pode estar correlacionada ao estágio ontogenético sempre mais avançado que o dos exemplares examinados de *A. hasemani*. A própria ausência de autapomorfias para esta última indica que se trata de sinônimo sênior de *A. anas*. Por outro lado, *Apteronotus macrostomus* deverá ser incluído em *Parapteronotus*, dado que se trata de grupo irmão de *P. hasemani* e ambas as espécies apresentarem focinho alongado, sendo, portanto, similares em sua anatomia externa. Assim, *Parapteronotus* Albert passa a incluir *P. hasemani* e *P. macrostomus*.

Albert (2001) propôs um novo gênero, *Compsaraia*, para *Porotergus compsus*, considerando sua proximidade filogenética com *Porotergus gimbeli* + (*Sternarchogiton* + *Adontosternarchus*). Entretanto, esta decisão só deveria ser tomada após a análise da espécie tipo de *Porotergus*, *P. gymnotus* (não estudada por Albert, *opus cit.*, nem aqui), já que, caso *P. gymnotus* seja grupo irmão de *P. compsus* mais quaisquer outras espécies que venham a ser descritas, *Compsaraia* tornar-se-á sinônimo júnior de *Porotergus*.

Oedemognathus exodon tem sido colocado como sinônimo júnior de *Sternarchogiton nattereri*. Considera-se que *O. exodon*, que apresenta grandes dentes pré-maxilares fora da boca, tenha sido descrito com base em exemplares machos grandes de *S. nattereri* (Lundberg et al., 2000:36), cujo tipo não possui dentes neste osso. A presente filogenia não corrobora esta hipótese, mas deve-se ressaltar que a anatomia esquelética de *O. exodon* não foi analisada aqui. Entretanto, a cápsula nasal localizada junto à margem ocular anterior (caráter 14), sinapomorfia das duas espécies, pode ser apresentada como evidência de sua sinonímia.

A análise cladística aqui elaborada apresenta uma grande politomia, que inclui uma parte expressiva dos terminais avaliados. Pouco foi resolvido das relações filogenéticas das espécies de *Adontosternarchus* e de *Sternarchella*. *Apteronotus brasiliensis*, *Sternarchella curvioperculata* e *Apteronotus apurensis* + *Apteronotus bonapartii* não se relacionam intimamente com as espécies tipo dos gêneros em que estão tradicionalmente incluídas e poder-se-ia erigir, aqui, novos gêneros para elas. Entretanto, prefiro esperar por uma melhor elucidação de suas relações filogenéticas, evitando possíveis sinonímias no futuro. *Tembeassu marauna* não pode ser considerado como parte de *Apteronotus*, com base no cladograma encontrado.

O desconhecimento de caracteres de anatomia esquelética de diversas espécies aqui analisadas, bem como o desconhecimento de diversos caracteres de anatomia externa de *Megadontognathus cuyuniense*, de *Ubidia magdalenense* e, talvez, também de *Oedemognathus exodon*, contribuíram para a baixa resolução do cladograma de consenso estrito. Entretanto, o grande número de caracteres homoplásticos (evolução convergente ou paralelismo e diversas reversões) devem ter contribuído ainda mais para o resultado final. Assim, foram encontrados 44 caracteres homoplásticos, sendo 23 (38%) de anatomia externa e 21 (31%) de anatomia esquelética. Os caracteres homoplásticos tiveram 2, 3, 4, 6, 7, 8 e até 10 origens distintas, respectivamente em 15, 12, 10, 3, 2, 1 e 1 casos (caracteres).

A grande diferença encontrada entre os números de caracteres homoplásticos de anatomia externa e interna (mais de 1/5 de caracteres homoplásticos de anatomia externa a mais que de anatomia esquelética, em percentagem do total de cada tipo de caráter) sugere que pressões seletivas ambientais estejam agindo mais fortemente sobre os caracteres de anatomia externa,

selecionando o surgimento independente de caracteres adaptativos para ambiente similar, uma vez que a maioria das espécies da família tem hábito bentônico. Por outro lado, outra interpretação possível seria que a anatomia externa é definida por genes menos variáveis.

Foram encontradas 59 apomorfias qualitativas de anatomia externa, das quais pelo menos 33 não haviam sido descritas antes ou foram descritas de modo mais acurado aqui. Assim, espera-se que futuras revisões taxonômicas se beneficiem desta análise cladística da anatomia externa de Apterotonidae.

Conclusões

1. Sternarchorhynchinae, senso Mago-Leccia (1978) e Albert (2001) é grupo polifilético.

2. vários gêneros de Apterotonidae, como definidos atualmente, podem ser para ou polifiléticos. Sua redefinição, entretanto, depende de estudos filogenéticos complementares.

3. O alongamento do focinho ocorreu independentemente em (1) Sternarchorhynchini, (2) *Orthosternarchus* e (3) *Sternarchorhamphus*, bem como em diversos outros apteronotídeos.

Agradecimentos

A elaboração deste trabalho só foi possível graças à colaboração decisiva de muitas pessoas, a quem agradeço encarecidamente. Ao Mário C. C. de Pinna, pelo auxílio na elaboração do projeto de pesquisa, inicialmente para solicitação de bolsa de recém-doutorado. Aos colegas que me disponibilizaram exemplares sob seus cuidados: José Lima de Figueiredo (um agradecimento especial com relação ao material do "Calhamazon" – muito obrigado, Zé!), Osvaldo Takeshi Oyakawa, Richard Peter Vari, Stanley H. Weitzman, William Fink, Francisco R. Provenzano, John George Lundberg e Srta. Susan S. Jewett. A Germán Arturo Bohorquez Mahecha, pela cessão de corante azul de alcião. A Alfredo Hanneman Wieloch e Frederico Miranda de Queiroz, pelo auxílio na edição de imagens. A Ricardo Campos-da-Paz, pelo auxílio na identificação de espécies. A dois revisores anônimos, pela revisão crítica do manuscrito. Ao Departamento de Zoologia (Universidade Federal de Minas Gerais, UFMG), pela obtenção do corante vermelho de alizarina, da enzima pancreatina e outros reagentes, bem como por proporcionar espaço físico para a consecução do projeto e autorização do mesmo. À direção do Instituto de Ciências Biológicas, (UFMG) pela autorização para a execução dos trabalhos. À FAPEMIG (CRA 2146/97), pelos recursos proporcionados. Ao gerenciamento dos recursos pela FUNDEP (3430), nas pessoas das senhoras Maristela Rodrigues e Patrícia Felício. Ao CNPq, pela bolsa de recém-doutorado cedida (proc. 300847/95-5 NV, modalidade RD).

Referências

- Albert, J. S. 2001. Species diversity and phylogenetic systematics of American knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 2001: vi + 127.
- Albert, J. S. 2003. Family Apterotonidae. In: Reis, R. E.; Kullander, S. O. & Ferraris, C. J. Jr. (Eds.). **Check List of**

- the **Freshwater Fishes of South and Central America**. Porto Alegre, EDIPUCRS, pp. 497- 502.
- Albert, J. S. & Campos-Da-Paz, R. 1998. Phylogenetic systematics of Gymnotiformes with diagnoses of 58 clades: a review of available data. In: Malabarba, L. R.; Reis, R. E.; Vari, R. P.; Lucena, Z. M. & Lucena, C. A. S. (Ed.), **Phylogeny and classification of neotropical fishes**. Porto Alegre, EDIPUCRS, pp. 419-446.
- Arratia, G. 1987. Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): morphology, taxonomy and phylogenetic implications. **Bonner Zoologische Monographien**, 1987: 1-120.
- Campos-Da-Paz, R. 1992. **Revisão taxonômica do gênero *Sternarchorhynchus* Castelnau, 1855 (Ostariophysi, Gymnotoidei, Apterontidae)**. Dissertação de mestrado. São Paulo, Universidade de São Paulo, 159 p.
- Campos-Da-Paz, R. 1995. Revision of the South American freshwater fish genus *Sternarchorhynchus* Eigenmann, 1905 (Ostariophysi: Gymnotiformes: Apterontidae), with notes on its relationships. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 108: 29-44.
- Campos-Da-Paz, R. 1999. New species of *Megadontognathus* from the Amazon Basin, with phylogenetic and taxonomic discussions of the genus (Gymnotiformes: Apterontidae). **Copeia**, 1999: 1041-1049.
- Campos-Da-Paz, R. 1996. Redescription of the Central American electric fish *Gymnotus cylindricus* (Ostariophysi: Gymnotiformes: Gymnotidae), with comments on character ambiguity within the ostariophysan clade. **Journal of Zoology, Lond.** 240: 371-382.
- Campos-Da-Paz, R. 2000. On *Sternarchorhynchus* Castelnau: a South American electric knifefish, with descriptions of two new species (Ostariophysi: Gymnotiformes: Apterontidae). **Copeia**, 2000: 521-535.
- Campos-Da-Paz, R. & Paepke, H-J. 1994. On *Sternarchorhynchus hahni*, a member of the rhamphichthyid genus *Rhamphichthys* (Ostariophysi: Gymnotiformes) **Ichthyological Explorations of Freshwaters**, 5: 155-159.
- Castelnau, F. L. de L. de 1855. **Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para; exécutée par ordre du gouvernement français pendant les années 1843 a 1847**. Paris, Chez P. Bertrand, pt. 7, 112 p.
- Castro, R. M. C. & Castro, M. M. C. 1987. Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). **Boletim do Museu paraense "Emílio Goeldi" sér. Zool.**, 3: 25: 32.
- Eigenmann, C. H. & Ward, D. P. 1905. The Gymnotidae. **Proceedings of the Washington Academy of Sciences**, 7: 157-186.
- Ellis, M. M. 1912. Order Glanencheli. Family X. Gymnotidae. In: Eigenmann, C. H. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species, and the relation of the fauna of the plateau to the of the lowlands. **Memoirs of Carnegie Museum**, 5: 422-442.
- Ellis, M. M. 1913. The gymnotid eels of tropical America. **Memoirs of Carnegie Museum**, 6: 109-211, pls 15-23 + 33 figs.
- Farris, J. S. 1988. Hennig86, version 1.5. Distributed by the author, Port Jefferson Station, NY.
- Franchina, C. R. & Hopkins, C. D. 1996. The dorsal filament of the weakly electric Apterontidae (Gymnotiformes, Teleostei) is specialized for electroreception. **Brain Behaviour and Evolution**, 47: 165-178.
- Gayet, M.; Meunier, F. J. & Kirschbaum, F. 1994. *Ellisella Kirschbaumi* Gayet & Meunier 1991, gymnotiforme fissile de Bolivie et ses Relations phylogénétiques au sein des formes actuelles. **Cybiurn**, 18: 273-306.
- Hennig, W. 1950. **Grundzüge einer Theorie der phylogentischen Systematik**. Berlin, Deutscher Zentralverlag. 370 p.
- Hennig, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Urbana, University of Illinois Press. 263 p.
- Korringa, M. 1970. A new Gymnotoid Fish from the Rio Tocantins, Brazil. **Proceedings of the California Academy of Sciences 4th series**. 38: 265-272.
- Lacépède, B. G. E. 1798-1803. **Histoire Naturelle des Poissons**. Paris. 5 v.
- Lundberg, J. G.; Fernandes, C. C.; Albert, J. S. & Garcia, M. 1996. *Magosternarchus*, a new genus with two new species of electric fishes (Gymnotiformes: Apterontidae) from the Amazon River basin, South America. **Copeia**, 1996: 657-670.
- Lundberg, J. G.; Kottelat, M.; Smith, G. R.; Stiassny, M. L. J. & Gill, A. C. 2000. So many fishes, so little time: an overview of recent ichthyological discovery in continental waters. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 87: 26-62.
- Maddison, W. P.; Donoghue, M. J. & Maddison, D. R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. **Systematic Zoology**, 1984: 83-183.
- Mago-Leccia, F. 1976. Los peces Gymnotiformes de Venezuela: un estudio preliminar para la revision del grupo en La America del Sur. Tese de doutorado. Universidad Central de Venezuela, 361 p + 106 figs.
- Mago-Leccia, F. 1994. **Electric fishes of the continental waters of America**. Caracas, Fundacion par el Desarrollo de las Ciencias Fisicas, Matematicas y Naturales, 223pp.
- Mago-Leccia, F.; Lundberg, J. G. & Baskin, J. N. 1985. Systematics of the South American Freshwater Fish Genus *Adontosternarchus* (Gymnotiformes, Apterontidae). **Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County**, 359: 1-19.
- Miles, C. 1945. Some newly recorded fishes from the Magdalena River system. **Caldasia**, 15:453-464.
- Myers, G. S. 1936. A new genus of gymnotoid eels from the Peruvian Amazon. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 49: 115-116.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. 1993. On outgroups. **Cladistics**, 9: 413-426.
- Pinna, M. C. C. de 1996. A Phylogenetic Analysis of the Asian Catfish Families Sisoridae, Alysidae and Amblycipitidae,

- with a Hypothesis on the Relationships of the Neotropical Aspredinidae (Teleostei, Ostariophysi). **Fieldiana: Zoology, n. s., 84:** 1-83.
- Ramos, T. C. 1996. Tree Gardener versão 1.0. Distribuído pelo autor. São Paulo (SP), Brasil.
- Santana, C. D. 2003. *Apteronotus caudimaculosus* n. sp. (Gymnotiformes: Apteronotidae), a sexually dimorphic black ghost knifefish from the Pantanal, Western Brazil, with a note on the monophyly of *A. albifrons* complex. **Zootaxa, 252:** 1-11.
- Santana, C. D. de; Maldonado_Ocampo, J. A.; Severi, W. & Mendes, G. N. 2004. *Apteronotus eschmeyeri*, a new species of ghost knifefish from the Magdalena Basin, Colômbia (Gymnotiformes: Apteronotidae). **Zootaxa, 410:** 1-11.
- Schwassmann, H. O. & Carvalho, M. L., 1985. *Archolaemus blax* Korringa (Pisces, Gymnotiformes, Sternopygidae); a redescription with notes on ecology. **Spixiana, 8:** 231-240.
- Taylor, W. R. & Van Dyke, G. C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium, 9:** 107-119.
- Triques, M. L. 1993. Filogenia dos gêneros de Gymnotiformes (Actinopterygii, Ostariophysi), com base em caracteres esqueléticos. **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, sér. zool., 6:** 85-130.
- Triques, M. L. 1994. **Estudo filogenético da família Rhamphichthyidae (Teleostei, Ostariophysi, Gymnotiformes)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo (Brasil), 183 pp.
- Triques, M. L. 1997. *Stegostenopos cryptogenes*, new genus and species of Hypopomidae electrogenic neotropical fish from the Rio Negro system, Brazil (Actinopterygii: Ostariophysi: Gymnotiformes). **Revue française d'Aquariologie et Herpétologie, 24:** 31-36.
- Triques, M. L. 1998. *Tembeassu marauna*, new genus and species of electrogenic neotropical fish (Ostariophysi: Gymnotiformes: Apteronotidae). **Revue française d'Aquariologie et Herpétologie, 25:** 5-10.
- Triques, M. L. 2000. *Sternopygus castroi*, a new species of Neotropical freshwater electric fish, with new synapomorphies to the genus (Sternopygidae: Gymnotiformes: Teleostei). **Studies on Neotropical Fauna and Environment, 35:** 19-26.
- Watrous, L. E. & Wheeler, Q. D. 1981. The out-group comparison method of character analysis. **Systematic Zoology, 30:** 1-11.
- Wiley, E. O. 1981. **Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics**. New York, John Wiley & Sons, 439pp.
- Weitzman, S. H. 1974. Osteology and evolutionary relationships of the Sternopygidae, with a new classification of stomiatoid families. **Bulletin of the American Museum of Natural History, 153:** 327-478.

Apêndice

Encontram-se aqui informações sobre os exemplares utilizados como representantes dos grupos interno e externo da análise cladística apresentada neste trabalho. Os dados são organizados nesta seqüência: (1) nome da espécie; (2) acrônimo da coleção de origem ou número de campo no caso de material ainda não tombado em coleções; (3) número de tombo; (4) número de exemplares, entre parênteses, juntamente com número de indivíduos diafanizados – marcados com D – e (5) uma indicação da origem geográfica dos exemplares, tais como bacia hidrográfica ou país. Os acrônimos e suas respectivas instituições são ANSP (Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Filadélfia), UMMZ (University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor), MZUSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo), USNM (National Museum of Natural History, Washington, D. C.) e MBUCV (Museo de Biología, Instituto de Zoología Tropical, Universidad Central de Venezuela, Caracas).

Apteronotidae

- Adontosternarchus balaenops*. Não tombado. JGL 93-5 (2, 1D), bacia Amazônica.
- Adontosternarchus clarkae*. MZUSP 56580 (2), bacia Amazônica. MZUSP 43272 (3D), bacia Amazônica.
- Adontosternarchus devenanzii*. UMMZ 228972 (10, 1 D), bacia do Orenoco.
- Adontosternarchus sachsi*. USNM 264840 (11, 2D), bacia do Orenoco. Não tombado, JGL 94-78 (2), bacia Amazônica.
- Apteronotus albifrons*. MZUSP 30082 (3, 2D), bacia Amazônica.
- Apteronotus anas*. MZUSP 44497 (3), bacia Amazônica.
- Apteronotus apurensis*. MBUCV 19931 (2, 1D), Venezuela.
- Apteronotus bonapartii*. Não tombado, JGL 93-155 (2, 1D), bacia Amazônica.
- Apteronotus brasiliensis*. MZUSP 23096 (4), bacia do rio Paraná. MZUSP 39954 (1), bacia do rio Paraná. MZUSP 22237 (4, 1D), bacia do rio Paraná. MZUSP 39659 (1) bacia do rio São Francisco. MZUSP 39605 (2) bacia do rio São Francisco. MZUSP 24460 (9) bacia do rio Paraná. MZUSP 51505 (1) bacia do rio São Francisco. Não tombado, (1) bacia do rio São Francisco. Não tombado, (4, 1D), bacia do Paraná no Triângulo Mineiro.
- Apteronotus cuchillo*. USNM 121590 (6, 2D), bacia de Maracaibo.
- Apteronotus jurubidae*. ANSP 71435 (HOLÓTIPO), Colômbia.
- Apteronotus hasemani*. MZUSP23436 (1), bacia Amazônica.
- Apteronotus leptorhynchus*. UMMZ 145761 (5, 1D), bacia do rio Meta, Colômbia.
- Apteronotus macrostomus*. ANSP 70528 (HOLÓTIPO), Colômbia.
- Magosternarchus raptor*. Não tombado (2, 1D), bacia Amazônica.

16. *Megadontognathus cuyuniense*. MBUCV 9499 (1D), Venezuela.
17. *Oedeomognathus exodon*. USNM 102040 (HOLÓTIPO), bacia Amazônica.
18. *Orthosternarchus tamandua*. Não tombado, MTP 96-14 (1), bacia Amazônica.
19. *Platyrosternarchus macrostomus*. MBUCV 21077 (1), Venezuela. MZUSP 8951 (1D), bacia Amazônica.
20. *Porotergus compsus*. MBUCV 157 (2), Venezuela. Não tombado, LRP 94-31 (2), bacia Amazônica.
21. *Porotergus ellisi*. MZUSP 24462 (3, 1D), bacia do rio Paraná. MZUSP 45080 (1) bacia do rio Paraguai.
22. *Porotergus gimbeli*. Não tombado, FL 94-62 (2, 1D), bacia Amazônica.
23. *Sternarchella curvioperculata*. MZUSP 23099 (2), rio Paraná. MZUSP 43279 (3D), rio Paraná.
24. *Sternarchella orinoco*. MBUCV 23729 (2), rio Apure. UMMZ 211329 (5, 1D), bacia do Orenoco.
25. *Sternarchella orthos*. MBUCV 20026 (2, 1 D), Venezuela.
26. *Sternarchella sima*. USNM 228733 (7, 2D), bacia do Orenoco.
27. *Sternarchella terminalis*. Não tombado, AMZ 94-104 (2, 1D), bacia Amazônica. Não tombado, OTO 93-(2), bacia Amazônica.
28. *Sternarchogiton cuchillejo*. USNM 121601 (2 D, PARÁ-TIPOS), Venezuela.
29. *Sternarchogiton porcinum*. CAS 52834 (= IU 15722) (PARÁTIPO), Peru. Não tombado (1, D); bacia do rio Negro.
30. *Sternarchogiton nattereri*. USNM 233367 (3, 1 D), bacia do Orenoco. Não tombado, JGL 94-08 (2), bacia Amazônica.
31. *Sternarchorhamphus muelleri*. Não tombado, AMZ 94-68 (1), bacia Amazônica. MZUSP 55950 (3) bacia Amazônica. USNM 228805 (1D), bacia do rio Orenoco.
32. *Sternarchorhynchus curvirostris*. Não tombado, JPS 93-955 (1), bacia Amazônica. MZUSP 24464 (3D), bacia do rio Paraná.
33. *Sternarchorhynchus mormyrus*. MZUSP 56885 (1), bacia Amazônica.
34. *Sternarchorhynchus oxyrhynchus*. Não tombado, JGL 94-785, bacia Amazônica.
35. *Sternarchorhynchus roseni*. MBUCV V 19837 (2, 1D), Venezuela.
36. *Tembeassu marauna* Triques, 1998 – dados da própria descrição.
37. *Ubidia magdalenensis*. USNM 123795 (PARÁTIPO), Colômbia.

Grupos externos

01. *Archolaemus blax*. MZUSP 43271 (3D), bacia Amazônica.
02. *Brachyhypopomus occidentalis*. ANSP 163170 (1).
03. *Brachyhypopomus* cfr. *brevirostris*. Não tombado, bacia do rio São Francisco (3).
04. *Brachyhypopomus beebei*. MZUSP 30068 (2D), bacia Amazônica. USNM 38222 (4D), Suriname.
05. *Eigenmannia trilineata*. Não tombado, bacia do rio Paraná (5, 2D). Não tombado, (5), bacia do rio São Francisco.
06. *Electrophorus electricus*. Não tombado, (2, 1D), exemplar de aquário.
07. *Gymnorhamphichthys hypostomus*. MZUSP 43278 (1D), bacia Amazônica
08. *Gymnorhamphichthys rondoni*. MZUSP 43275, bacia Amazônica.
09. *Gymnotus* sp. Não tombado, bacia do rio Paraná (3). Não tombado (2 D), bacia do rio Paraná.
10. *Hypopomus savannensis*. ZMA 102.375 (HOLÓTIPO), Suriname.
11. *Hypopomus litaniensis*. ZMA 100.428 (HOLÓTIPO), Guiana Francesa; ZMA 100.407 (PARÁTIPO) Guiana Francesa.
12. *Hypopygus lepturus*. MZUSP 43276 (2D), bacia Amazônica.
13. *Microsternarchus bilineatus*. MZUSP 24251 (2D), bacia Amazônica.
14. *Rhamphichthys* sp. MZUSP 43281 (1D), bacia Amazônica. *Rhamphichthys hahni*. Não tombado, bacia do rio Paraguai (1).
15. *Steatogenys elegans*. MZUSP 43274 (5D), bacia Amazônica.
16. *Sternopygus* cf. *macrurus*. Não tombado (2), rio São Francisco. Não tombado (3D), bacia do Paraná.