

Marcelo Ribeiro de Britto

**Filogenia da subfamília Corydoradinae  
(Siluriformes : Callichthyidae)**

Tese apresentada à Coordenação de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas - Zoologia

Rio de Janeiro

1997

Marcelo Ribeiro de Britto

# Filogenia da subfamília Corydoradinae (Siluriformes : Callichthyidae)

Banca Examinadora:

Prof. Luís Andreas Buckup

(Presidente da Banca)

EDIÇÃO DEFINITIVA

Prof. Alairio César Cardoso  
de Lima

Prof. Ricardo Campos da Paz

Rio de Janeiro, de                      de 1997

Trabalho realizado no Laboratório de Ictiologia Geral e Aplicada da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Departamento de Zoologia.

Orientador: Dr. Wilson José Eduardo Moreira da Costa

Instituição: Universidade Federal do Rio de Janeiro, Laboratório de Ictiologia Geral e Aplicada, Departamento de Zoologia.

## FICHA CATALOGRÁFICA

BRITTO, Marcelo Ribeiro

Filogenia da subfamília Corydoradinae. Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, 1997.  
xii, 129 p.

Tese: Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia)

1. *Aspidoras* 2. *Brochis* 3. Callichthyidae 4. Corydoradinae 5. *Corydoras* 6. Filogenia 7.  
Sistemática

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro - Museu Nacional

II. Teses

*Para Valéria*

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Dr. Wilson José Eduardo Moreira da Costa, pelas sugestões, críticas, esclarecimentos, credibilidade e orientação ao longo deste trabalho.

Ao Dr. Ricardo Campos-da-Paz, pelos debates críticos e sugestões.

A Cristiano Moreira, pelas fotografias.

À equipe do Laboratório de Ictiologia Geral e Aplicada da UFRJ, Felipe Autran, Flávio Bockmann, Roberto Cunha, Carlos Augusto Figueiredo, Ricardo Guimarães, Maria Isabel Landim, Cristiano Moreira, Fábio Pupo, Alessandra Sarraf e Anaís Segadas-Vianna, pelas críticas, dúvidas e auxílio em coleta e preparação de exemplares para diafanização.

Aos membros das seguintes instituições científicas: Ulisses Gomes, Alessandra Marques e Hugo Seccioso (DBAV.UERJ); Dr. Efreim Ferreira (INPA); Dr. Roberto Reis e José Pezzi (MCP); Dr. Paulo Buckup (MNRJ); Dr. José Figueiredo e Osvaldo Oyakawa (MZUSP); Dr. Sven Kullander (NRM); Dr. Douglas Nelson (UMMZ); Dra. Susan Jewett e Dr. Jeffrey Williams (USNM), pelo empréstimo de material depositado em suas respectivas instituições.

À Rebeca Mendonça pelas traduções de trabalhos em alemão.

Aos meus pais, Eliseu e Regina, pelo constante apoio em todos os momentos durante esses 23 anos de vida.

À Fundação Universitária José Bonifácio pelo apoio financeiro.

Enfim, a todos aquele que, de alguma forma, ajudaram na realização deste trabalho.

Este trabalho foi financiado pelo CNPq (Conselho Nacional de Pesquisa) - Governo Federal Brasileiro.

## RESUMO

Corydoradinae, incluindo os gêneros *Aspidoras*, *Brochis* e *Corydoras*, constitui cerca de 90% da família de bagres neotropicais Callichthyidae, um grupo monofilético bem definido. Uma hipótese filogenética da subfamília é estabelecida com base em 58 caracteres, abrangendo aqueles propostos por REIS (1993) para definir Corydoradinae e suas unidades monofiléticas. Monofiletismo de Corydoradinae é confirmado, assim como de *Aspidoras* e *Brochis*. Dois clados principais compõem a subfamília, um com espécies de *Corydoras* mais relacionadas com *Aspidoras* do que com *Brochis*, e outro com espécies mais relacionadas com *Brochis*. Estes fatores contrastam com a hipótese prévia que considera *Brochis* e todas as espécies de *Corydoras* em um agrupamento monofilético, e *Aspidoras* como seu grupo-irmão. Um clado composto por *Aspidoras*, *C. habrosus*, *C. paleatus*, *C. ehrhardti*, *C. nattereri*, (*C. grupo hastatus*, *C. grupo nanus*, *C. elegans*, *C. undulatus*), (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus*, (*C. septentrionalis* (*C. grupo barbatus*, *C. blochi*, *C. acutus*)) é definido pela presença de odontódeos nos infra-orbitais e pré-opérculo, e pela margem livre do opérculo angulada. Um outro clado, (*C. flaveolus* (*C. arcuatus* (*C. grupo punctatus* (*C. triseriatus* (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*)))))) é definido pela perda de odontódeos no opérculo, homoplásico com *Corydoras grupo hastatus*. Algumas propostas de classificação são discutidas.

## ABSTRACT

### Phylogeny of the subfamily Corydoradinae (Siluriformes : Callichthyidae)

Corydoradinae, comprising the genera *Aspidoras*, *Brochis* and *Corydoras*, constitutes about 90% of the neotropical catfish family Callichthyidae, a well-defined monophyletic group. A phylogenetic hypothesis within the subfamily is erected with basis on 58 characters, encompassing those proposed by REIS (1993) to define Corydoradinae and its monophyletic units. Monophyly of Corydoradinae is confirmed, as well as for *Aspidoras* and *Brochis*. Two major clades compose the subfamily, one with *Corydoras* species more closely related to *Aspidoras* than *Brochis*, and other with species closer to *Brochis*. These features contrast with the previous hypothesis considering *Brochis* and all *Corydoras* species in a monophyletic assemblage, and *Aspidoras* as its sister-group. A clade composed of *Aspidoras*, *C. habrosus*, *C. paleatus*, *C. ehrhardti*, *C. nattereri*, (*C. hastatus* group, *C. nanus* group, *C. elegans*, *C. undulatus*), (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus*, (*C. septentrionalis* (*C. barbatus* group, *C. blochi*, *C. acutus*)) is defined by the presence of odontodes on infraorbitals and preopercle, and by an angled free border of opercle. Another clade, (*C. flaveolus* (*C. arcuatus* (*C. punctatus* group (*C. triseriatus* (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. rabauti* group + *Brochis*)))))) is defined by the lack of odontodes on opercle, homoplastic with *Corydoras hastatus* group. Some classification proposals are discussed.

Key words: *Aspidoras*, *Brochis*, Callichthyidae, Corydoradinae, *Corydoras*, phylogeny, systematics.

## ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS.....	x
ÍNDICE DE TABELAS.....	xii
INTRODUÇÃO.....	1
I. Siluriformes, Loricarioidea, Callichthyidae.....	1
II. Breve Histórico da Sistemática de Callichthyidae.....	6
III. Breve Histórico sobre trabalhos de Anatomia envolvendo Callichthyidae.....	10
IV. Comentários sobre trabalhos anteriores evidenciando possíveis relações filogenéticas em Corydoradinae.....	12
MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
I. Informações gerais.....	15
II. Metodologia filogenética.....	16
III. Material examinado.....	20
ANÁLISE FILOGENÉTICA.....	29
I. Informações gerais.....	29
II. Análise de caracteres.....	30
III. Observações.....	54
DISCUSSÃO.....	56
Conclusões.....	66
LITERATURA CITADA.....	70
TABELAS.....	84
FIGURAS.....	89

### ÍNDICE DE TABELAS

TABELA I. Grupos de espécies de <i>Corydoras</i> segundo NIJSSEN (1970).....	85
TABELA II. Grupos de espécie em <i>Corydoras</i> segundo NIJSSEN & ISBRÜCKER (1980a).....	86
TABELA III. Matriz de caracteres de Corydoradinae e grupos externos.....	87
TABELA IV. Lista de autapomorfias em Corydoradinae.....	88

### ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Área de distribuição da subfamília Corydoradinae.....	90
FIGURA 2. Relações filogenéticas entre os gêneros de Callichthyidae segundo GOSLINE (1940).....	91
FIGURA 3. Relações entre os gêneros de Callichthyidae segundo REIS (1993; 1997).....	92
FIGURA 4. Relações entre as espécies de <i>Corydoras</i> inferidas de EIGENMANN & EIGENMANN (1890).....	93
FIGURA 5. Relações entre as espécies de <i>Corydoras</i> inferidas de RIBEIRO (1911).....	94
FIGURA 6. Relações entre as espécies de <i>Corydoras</i> inferidas de ELLIS (1913).....	95
FIGURA 7. Relações entre as espécies de <i>Corydoras</i> inferidas de GOSLINE (1940).....	96
FIGURA 8. Relações filogenéticas entre as famílias de Loricarioidea e subfamílias de Callichthyidae.....	97
FIGURA 9. Cladograma consensual das relações filogenéticas em Corydoradinae.....	98
FIGURA 10. Mesetmóide de representantes de Corydoradinae e grupos externos, vista dorsal.....	99

FIGURA 11. Parte anterior do neurocrânio de representantes de Corydoradinae.....	100
FIGURA 12. Extremidade anterior do mesetmóide em Corydoradinae, vista dorsal.....	101
FIGURA 13. Etmóide lateral de representantes de Corydoradinae, vista ventral.....	102
FIGURA 14. Frontal, orbito-esfenóide, proótico, paresfenóide e pterosfenóide em Corydoradinae, vista ventral.....	103
FIGURA 15. Série infra-orbital em Corydoradinae, vista lateral.....	104
FIGURA 16. Esfenótico, pterótico-supracleitro, opérculo e segundo infra-orbital em Corydoradinae, vista lateral.....	105
FIGURA 17. Primeiro e segundo hipobranquiais em Corydoradinae e grupos externos, vista dorsal.....	106
FIGURA 18. Quinto ceratobranquial em Corydoradinae e grupos externos, vista ventral...	107
FIGURA 19. Suspensório de representantes de Corydoradinae e grupos externos, vista lateral.....	108
FIGURA 20. <i>Corydoras barbatus</i> , macho. Reproduzido de BURGESS (1992).....	109
FIGURA 21. Palatino de representantes de Corydoradinae e grupos externos, vista ventral.....	110
FIGURA 22. Pré-maxila e maxila de representantes de Corydoradinae e grupos externos, vista dorsal.....	111
FIGURA 23. Mandíbula em Corydoradinae e grupos externos, vista lateral.....	112
FIGURA 24. Nadadeira e espinho dorsais e porção superior das placas dorsolaterais de <i>Aspidoras poecilus</i> , macho, vista lateral.....	113

FIGURA 25. Nadadeira e espinho dorsais e porção superior das placas dorsolaterais de <i>Corydoras macropterus</i> , macho, vista lateral.....	114
FIGURA 26. Nadadeira anal de <i>Corydoras punctatus</i> , vista lateral.....	115
FIGURA 27. Nadadeira anal de <i>Brochis britskii</i> , vista lateral.....	116
FIGURA 28. Lobo inferior da nadadeira caudal de <i>Corydoras punctatus</i> , vista lateral.....	117
FIGURA 29. Lobo inferior da nadadeira caudal de <i>Brochis britskii</i> , vista lateral.....	118
FIGURA 30. Vista ventral da cabeça e região torácica de representantes de Corydoradinae e grupos externos, mostrando a natureza do contato entre os coracóides.....	119
FIGURA 31. Vista ventral da cabeça e região torácica de <i>Corydoras elegans</i> , mostrando a natureza do contato entre os coracóides.....	120
FIGURA 32. <i>Corydoras macropterus</i> , macho. Reproduzido de BURGESS (1992).....	121
FIGURA 33. Parte posterior do espinho peitoral em Corydoradinae, margem interna.....	122
FIGURA 34. Cintura pélvica em Corydoradinae e grupos externos, vista dorsal.....	123
FIGURA 35. Cintura pélvica de <i>Corydoras ornatus</i> , vista dorsal.....	124
FIGURA 36. <i>Corydoras pygmaeus</i> . Reproduzido de BURGESS (1992).....	125
FIGURA 37. <i>Corydoras rabauti</i> . Reproduzido de BURGESS (1992).....	126
FIGURA 38. <i>Corydoras arcuatus</i> . Reproduzido de BURGESS (1992).....	127
FIGURA 39. Ânus e papila urogenital em machos de Corydoradinae e grupos externos.....	128
FIGURA 40. Cardume de <i>Corydoras hastatus</i> . Reproduzido de BURGESS (1992).....	129

# INTRODUÇÃO

---

## I. Siluriformes, Loricarioidea, Callichthyidae.

Siluriformes (senso GRANDE, 1987; DE PINNA, 1993; FINK & FINK, 1996) constitui-se na ordem mais diversificada da superordem Ostariophysi. Seus representantes ocorrem em ambientes de água doce de todos os continentes, inclusive a Antártica se considerarmos o registro de fósseis do Eoceno e Oligoceno (NELSON, 1994). Apresentam as mais variadas formas e tamanhos, com algumas espécies gigantes alcançando comprimento total superior a dois metros (*e.g. Bagarius yarrelli* (Sykes, 1841), família Sisoridae e *Pangasius gigas* (Chevey, 1931), família Pangasiidae [DE PINNA, 1996]) e outras consideradas miniaturas, com menos de 30mm de comprimento total (*e.g. Malacoglanis gelatinosus* Myers & Weitzman, 1966, família Trichomycteridae e *Corydoras habrosus* Weitzman, 1960, família Callichthyidae [WEITZMAN & VARI, 1988]). Além disso, apresentam inúmeras adaptações em termos de hábitos alimentares e comportamentos, ocupando uma grande diversidade de nichos e ambientes (LAUDER & LIEM, 1983) com algumas espécies habitando o fundo de ambientes aquáticos e se alimentando junto ao substrato (*e.g.* famílias Aspredinidae, Loricariidae), enquanto outras vivem a meia-água (alguns carnívoros, *e.g.* Auchenipteridae) ou, então, junto à superfície (planctófagos, *e.g.* Hypophthalmidae [BURGESS, 1989]). Duas famílias são predominantemente marinhas (Ariidae e Plotosidae), e alguns representantes da família Aspredinidae vivem em águas salobras, com alguma tolerância a ambientes marinhos (LAUDER & LIEM, *op. cit.*; BURGESS, *op. cit.*; NELSON, *op. cit.*). Devido a essa enorme

diversidade, os peixes desta ordem têm despertado o interesse de muitos estudiosos desde épocas remotas (para uma discussão histórica detalhada sobre estudos sistemáticos de representantes de Siluriformes ver DE PINNA, 1993: item “A Summary of the History of Catfish Systematics and Classification”).

A maior diversidade de Siluriformes encontra-se na região Neotropical com cerca de 60% das espécies da ordem (LAUDER & LIEM, 1983; NELSON, 1994). Entre as famílias com maior número de representantes, três pertencem a superfamília Loricarioidea (senso SCHAEFER & LAUDER, 1986; SCHAEFER, 1990). O pouco conhecimento deste grupo (assim como de outros representantes de Teleostei da região Neotropical [BÖHLKE ET AL., 1978]) atraiu a atenção de vários ictiólogos, principalmente a partir do início dos anos 80 (*e.g.* ARRATIA & MENU-MARQUE, 1981; HOWES, 1983; SCHAEFER & LAUDER, 1986; SCHAEFER ET AL., 1989; ARRATIA, 1990; SCHAEFER, 1990), tornando relativamente bem resolvidas as relações entre suas famílias.

A superfamília Loricarioidea, definida, entre outros caracteres, pelo encapsulamento da bexiga natatória e pela presença de odontódeos (BASKIN, 1973), é constituída pelas famílias Nematogenyidae, Trichomycteridae, Callichthyidae, Scoloplacidae, Astroblepidae e Loricariidae; as quatro últimas formando um grupo monofilético (BASKIN, *op. cit.*; HOWES, 1983; SCHAEFER, 1990). Seus representantes abrangem uma série de formas e hábitos, desde indivíduos de comportamento mais ativo e hematófagos (alguns Trichomycteridae) até aqueles com modificações que os tornam capazes de se fixar e se alimentar junto ao substrato (*e.g.* Loricariidae) apresentando um comportamento menos ativo (LAUDER & LIEM, 1983; SCHAEFER & LAUDER, 1986). A família Callichthyidae, juntamente com as famílias

Loricariidae e Trichomycteridae, constituem a grande maioria dos representantes neotropicais da ordem Siluriformes (LAUDER & LIEM, *op. cit.*).

Callichthyidae inclui espécies de pequeno a médio porte facilmente reconhecidas por apresentarem uma série lateral dupla de placas ósseas e dois pares de barbilhões “rictais” (barbilhões denominados rictais em Callichthyidae [GOSLINE, 1940] seriam barbilhões mentonianos modificados, não sendo homólogos aos barbilhões rictais de Trichomycteridae [BASKIN, 1973]). São amplamente conhecidos em aquarofilia, sendo *Corydoras* Lacépède, 1803, talvez, o gênero de Siluriformes mais divulgado nessa prática. As espécies de médio porte são utilizadas como alimento em algumas regiões da América do Sul e sua carne é cozinhada utilizando-se o seu próprio revestimento de placas ósseas (BURGESS, 1989; REIS, 1997).

Representantes de Callichthyidae possuem a capacidade de engolir ar e utilizá-lo para manterem-se em equilíbrio hidrostático (GEE & GRAHAM, 1978). São capazes de realizar trocas gasosas no intestino com o ar engolido, podendo sobreviver em ambientes com baixo teor de oxigênio na água e, como são capazes de minimizar a perda de água pela pele devido ao seu escudo dérmico, até mesmo se locomover pela terra (representantes de maior porte *i.e.* *Callichthys* Scopoli, 1777, *Hoplosternum* Gill, 1858, *Lepthoplosternum* Reis, 1997 e *Megalechis* Reis, 1997) para outras massas de água próximas. É interessante notar que em tratados de História Natural do século XVII (*e.g.* MARCGRAVE, 1648) já havia registros a respeito da “migração terrestre” de Callichthyidae.

Entre os Siluriformes, existem diversas estratégias de desova e cuidados com a prole nas diversas famílias constituintes da ordem (BURGESS, 1989). As espécies da subfamília Callichthyinae também apresentam um interessante comportamento em termos de desova e

cuidados com os filhotes. Possuem o hábito de construir um ninho flutuante de bolhas, galhos e folhas, depositando seus ovos nesta estrutura, além disso os machos apresentam mudanças radicais de hábitos, passando de um comportamento pacífico e relativamente dócil a extremamente agressivo (MAYER, 1950).

Callichthyidae apresenta uma ampla distribuição geográfica ocorrendo desde rios da vertente do Pacífico no Panamá até a bacia do Prata no leste da Argentina (REIS, 1993), em vários ambientes, desde grandes rios de águas rápidas e bem oxigenadas até pequenos riachos de águas quase paradas e estagnadas, e até mesmo em poças de água muito ácida no interior de florestas.

A família Callichthyidae é atualmente dividida em duas subfamílias (HOEDEMAN, 1952) facilmente distinguíveis uma da outra. A subfamília Callichthyinae apresenta indivíduos de médio porte (em torno de 200mm, com alguns indivíduos bem acima dessa medida [obs. pess.]), de corpo deprimido e com longos barbilhões maxilares alcançando a origem das nadadeiras pélvicas, incluindo os gêneros *Callichthys*, *Dianema* Cope, 1871, *Hoplosternum*, *Leptoplosternum* e *Megalechis*. A subfamília Corydoradinae é constituída por espécies de pequeno porte (alcançando no máximo 90 mm), corpo alto e barbilhões maxilares curtos que não ultrapassam a origem das nadadeiras peitorais, incluindo os gêneros *Aspidoras* Ihering, 1907, *Brochis* Cope, 1871 e *Corydoras*.

A subfamília Corydoradinae abrange cerca de 90% dos representantes da família Callichthyidae, sendo *Corydoras* o gênero de Siluriformes com maior número de espécies (aproximadamente 130). Os representantes de Corydoradinae distribuem-se pelo continente sul-americano (Fig. 1) desde o extremo norte do continente a oeste dos Andes na bacia do Magdalena na Colômbia (*Corydoras melanotaenia* Regan, 1912) até a bacia do Prata, na

Argentina (e.g. *C. paleatus* (Jenyns, 1842)). Ocorrem desde o leste do continente em várias bacias costeiras isoladas (e.g. *Aspidoras menezesi* Nijssen & Isbrücker, 1976, bacia do rio Jaguaribe, nordeste do Brasil) até bacias a oeste do continente, no Equador (e.g. *Corydoras atropersonatus* Weitzman & Nijssen, 1970), apresentando indivíduos em rios de grandes altitudes na Cordilheira dos Andes (*C. weitzmani* Nijssen, 1971).

Apesar de haver um certo grau de homogeneidade quanto a morfologia externa e padrão de colorido entre as espécies dos gêneros *Aspidoras* e *Brochis*, o mesmo não pode ser dito para o gênero *Corydoras*. As espécies de *Corydoras* apresentam diferenças marcantes entre si, tanto em relação à osteologia quanto a forma geral do corpo, colorido e hábitos de vida. Entre os gêneros de Corydoradinae, *Aspidoras* é reconhecida pela presença de uma fontanela supra-occipital, enquanto *Brochis* por um maior número de raios (10 a 18) na nadadeira dorsal (GOSLINE, 1940; NIJSSEN & ISBRÜCKER, 1980a; REIS, 1993). Entretanto, as espécies de *Corydoras* são reconhecidas somente pela ausência das características que definem *Aspidoras* e *Brochis* (MYERS, 1940), sendo que o gênero não apresenta possíveis autapomorfias que possam defini-lo (REIS, 1993), estando em desacordo com métodos correntemente aplicados em estudos de Sistemática.

Este estudo apresenta uma filogenia da subfamília Corydoradinae, considerando algumas espécies e grupos de espécie de *Corydoras*, a fim de verificar o monofiletismo deste gênero, além do possível monofiletismo dos grupos de espécie propostos por NIJSSEN (1970) e NIJSSEN & ISBRÜCKER (1980a), e verificar as relações desses agrupamentos com os demais gêneros da subfamília. Entretanto, STRAUSS (1985), baseado em testes estatísticos, demonstrou a sobreposição quanto a caracteres morfométricos, merísticos e de colorido dos grupos de espécies de NIJSSEN (*op. cit.*) e NIJSSEN & ISBRÜCKER (*op. cit.*). Além disso,

NIJSSEN & ISBRÜCKER (1986) indicaram que os grupos propostos em seu trabalho de 1980, não têm o compromisso de refletir a filogenia entre as espécies de *Corydoras*. Apesar disso, NIJSSEN (*op. cit.*) e NIJSSEN & ISBRÜCKER (1980a) são os únicos trabalhos recentes que tratam de possíveis relações entre as espécies do gênero. Tendo em vista a complexidade desta subfamília, e que muito ainda deve ser feito a nível de revisões de espécies e de filogenias nos diversos níveis de Corydoradinae, e apesar do extenso material observado no presente estudo, não há, aqui, uma proposta formal de classificação.

## II. Breve Histórico da Sistemática de Callichthyidae

Segundo CUVIER & VALENCIENNES (1840), historicamente, a primeira aparição do nome *Callichthys* remonta a um estudo apresentado no “Musée du Prince de Suede” por Laurent Balk em 1746 e a sexta edição do “Systema Naturae” de Linnaeus em 1748, com a descrição de *Callichthys callichthys*. Entretanto, o registro de um calictídeo é anterior aos trabalhos de Linnaeus, como visto no tratado de MARCGRAVE (1648). Em 1758, LINNAEUS, na décima edição do “Systema Naturae” considerou o gênero *Callichthys* como sinônimo (informalmente [ICZN, 1985]) de *Silurus* Linnaeus, 1758, sendo *S. callichthys* a primeira espécie de calictídeo considerada válida.

GRONOW, em 1763, descreveu o gênero *Callichthys*, porém o nome só foi considerado disponível a partir da descrição feita por SCOPOLI (1777) (ICZN, 1985; ESCHMEYER, 1990: opinião 260, 261) tendo como espécie-tipo, designada posteriormente por JORDAN (1917), *Silurus callichthys*. Em 1794, BLOCH descreveu o gênero *Cataphractus* (nome pré-ocupado em Mammalia [EIGENMANN & EIGENMANN, 1890]; atualmente um sinônimo de *Dasyopus* Linnaeus, 1758 [Dasypodidae, Edentata; L. Pessoa, comunic. pess.]) e a espécie *C. punctatus*,

sendo esta o primeiro registro de um coridoradíneo. LACÉPÈDE (1803) descreveu o gênero *Corydoras* cuja espécie-tipo, por monotipia, é *C. geoffroy* Lacépède, 1803. RAFINESQUE, em 1815, propôs *Cordorinus* como uma emenda do nome *Corydoras* (na verdade, injustificada [NIJSSEN & ISBRÜCKER, 1980a]).

VALENCIENNES (em CUVIER & VALENCIENNES, 1840) sugeriu a equivalência entre as espécies *Corydoras geoffroy* e *Cataphractus punctatus*, adicionando informações sobre o holótipo da primeira. Porém, BLEEKER (1862) sinonimizou formalmente *Corydoras geoffroy* com *Cataphractus punctatus*, indicando a nova combinação *Corydoras punctatus*.

Os calictídeos até então descritos foram reconhecidos pela primeira vez como um grupo da família Siluridae, denominado Callichthini, por BONAPARTE (1838). Nesse mesmo ano, SWAINSON descreveu o gênero *Hoplisoma*, designando como espécie-tipo *Cataphractus punctatus*. Em 1858, GILL, em um estudo sobre peixes de água doce de Trinidad, descreveu o gênero *Hoplosternum* e uma nova espécie de *Hoplosoma* (emenda proposta para *Hoplisoma* por AGASSIZ [1846]). Posteriormente, GÜNTHER (1864) uniu calictídeos e loricarídeos em uma sub-tribo, Loricarina, da tribo Hypostomatina. Nesse trabalho, GÜNTHER propôs a inclusão de todas as espécies de calictídeos descritas em um único gênero, *Callichthys*, subdividido em três subgêneros, *Scleromystax* Günther, 1864, *Corydoras* (reduzido a essa subcategoria taxonômica nesse estudo) e *Callichthys*. Além disso, GÜNTHER (*op. cit.*) incluiu as espécie de *Hoplosoma* no subgênero *Corydoras*.

Em 1871, COPE em seu estudo sobre os peixes do rio Ambyiacu descreveu dois novos gêneros de calictídeos, *Brochis* e *Dianema*, e elevou *Corydoras* a categoria de gênero. GILL, em 1872, separou os calictídeos da tribo Hypostomatina e os colocou em uma família própria,

Callichthyidae, tendo *Callichthys* como único gênero, considerando os demais gêneros até então descritos sinônimos deste.

COPE (1878), em um estudo sobre os peixes da Amazônia peruana, adicionou mais dois gêneros a Callichthyidae com a descrição de *Chaenotorax* e *Gastrodermus*. Em 1888, em suas “Notas preliminares sobre nematognátos sul-americanos”, EIGENMANN & EIGENMANN descreveram o gênero *Decapogon*.

A partir do trabalho de GILL (1872), a primeira revisão de Callichthyidae foi feita por EIGENMANN & EIGENMANN (1890), juntamente com outros Siluriformes, apresentando uma definição para a família, além de uma nova classificação, sinonimizando *Gastrodermus* com *Corydoras*, *Chaenotorax* com *Brochis*, e reconhecendo também como válidos os gêneros *Callichthys*, *Decapogon*, *Dianema*, *Hoplosternum* e *Scleromystax*. Em 1894, COPE incluiu as espécies de *Corydoras* com a região ventral do tórax coberta pelos coracóides em um novo gênero *Osteogaster*. IHERING, em 1907 descreveu o gênero *Aspidoras*, juntamente com outros novos gêneros de Nematognathi.

Em seu catálogo de peixes da América do Sul, EIGENMANN (1910) considerou válidos os mesmos gêneros de EIGENMANN & EIGENMANN (1890), além dos gêneros *Aspidoras* e *Osteogaster*, e revalidou *Chaenotorax*. A família foi novamente revisada por ELLIS (1913) que reconheceu os gêneros considerados válidos por EIGENMANN (*op. cit.*) e descreveu um novo gênero, *Cascadura*. Finalmente, FOWLER, em 1915 descreveu o gênero *Cataphractops*. Em 1920, RIBEIRO propôs o nome *Ellisichthys* como substituto (considerado desnecessário [ESCHMEYER, 1990]) do nome *Cascadura*.

Uma nova revisão da família só viria a ser feita por GOSLINE (1940), que sinonimizou *Decapogon* com *Dianema*, *Chaenotorax* com *Brochis*, e *Osteogaster* e *Scleromystax* com

*Corydoras*, além de também reconhecer como válidos os gêneros *Aspidoras*, *Callichthys*, *Cascadura*, *Cataphractops* e *Hoplosternum*. Nesse trabalho, o autor tenta esclarecer as relações de parentesco entre os vários gêneros de Callichthyidae (ver item “Breve Histórico sobre trabalhos de Anatomia envolvendo Callichthyidae”)

Em 1952, HOEDEMAN, com base nos oito gêneros considerados válidos por GOSLINE (1940) e no arranjo filogenético proposto por este último, dividiu Callichthyidae em duas subfamílias, Callichthyinae (dividida nas tribos Cascaduridi [*Cascadura*], Callichthyidi [*Hoplosternum* e *Callichthys*] e Dianemidi [*Cataphractops* e *Dianema*]) e Corydoradinae (com as tribos Aspidoradidi [*Aspidoras*] e Corydoradidi [*Corydoras* e *Brochis*]). Posteriormente, RIBEIRO (1959) propôs a separação de *Callichthys* em uma subfamília a parte dos demais gêneros, criando uma outra subfamília para os gêneros *Cascadura*, *Cataphractops*, *Dianema* e *Hoplosternum*, denominada Hoplosterninae. Porém a classificação correntemente aceita para família (NELSON, 1994) é aquela proposta por HOEDEMAN (1952), com exceção do gênero *Cascadura* que foi sinonimizado com *Hoplosternum* por HOEDEMAN (1960a).

REIS (1997) em uma revisão de *Hoplosternum*, com base em sua análise filogenética da família (1993), demonstrou o parafiletismo deste gênero. O autor restringe *Hoplosternum* a apenas três espécies (*H. littorale* (Hancock, 1828), *H. magdalenae* Eigenmann, 1913 e *H. punctatum* Meek & Hildebrand, 1916), mais relacionadas a *Dianema* do que com as espécies que eram, até então, incluídas em *Hoplosternum*, propondo para estas dois novos gêneros, *Lepthoplosternum* (*L. pectorale* (Boulenger, 1895), além de outras três novas espécies) e *Megalechis* (*M. thoracata* (Valenciennes, 1840) e *M. personata* (Ranzani, 1841)). Além disso, REIS (1997) sinonimizou *Cataphractops* a *Hoplosternum*.

### III. Breve Histórico sobre trabalhos de Anatomia envolvendo Callichthyidae

Apesar de haver inúmeros trabalhos sobre a família, a maior parte sobre descrições de espécies (e.g. ISBRÜCKER & NIJSSEN, 1973, 1992; NIJSSEN, 1971; NIJSSEN & ISBRÜCKER, 1971, 1976, 1980b, 1982), poucos tratam de estudos de morfologia em Callichthyidae, sendo que, somente GOSLINE (1940) e REIS (1993) estudaram suas relações filogenéticas, sugerindo hipóteses de filogenia entre seus representantes.

Em 1940, GOSLINE propôs *Cascadura* como o gênero mais primitivo de Callichthyidae, e *Callichthys* como o mais basal entre os gêneros restantes. *Cataphractops* estaria mais relacionado com *Dianema* e ambos com *Hoplosternum*, assim como *Corydoras*, *Aspidoras* e *Brochis* estariam mais relacionados entre si do que com os outros gêneros (Fig. 2). O autor utilizou dez caracteres para construir sua hipótese de relações de parentesco, 1- forma da cabeça; 2- tamanho da fontanela frontal; 3- forma da nadadeira caudal; 4- forma do lábio inferior; 5- padrão de fusão das placas nucais; 6- expansão dos coracóides; 7- posição do olho; 8- tamanho dos barbilhões maxilares; 9- forma do processo supra-occipital; e 10- número de raios da nadadeira dorsal. Conforme visto em REIS (1993), vários dos caracteres de GOSLINE (2, 3, 4, 6, 8, 9 e 10) se mostraram derivados em algum nível, definindo grupos monofiléticos em Callichthyidae

As relações entre os gêneros de Callichthyidae só foram elucidadas por REIS (1993). O autor, com base em 72 caracteres, a maioria com relação à osteologia, propôs um arranjo filogenético para o gêneros da família (Fig. 3). REIS descreveu detalhadamente a osteologia de *Callichthys callichthys*, comparando-a com outros gêneros de Callichthyidae, fornecendo também uma diagnose osteológica para a família. O autor sugeriu dois novos gêneros, definiu

o monofiletismo de sete dos então oito gêneros de Callichthyidae e propôs o parafiletismo do gênero *Corydoras* (para um comentário mais detalhado sobre a hipótese de REIS [*op. cit.*] ver “Discussão”).

Entre os trabalhos de morfologia envolvendo Callichthyidae, a maior parte são estudos comparativos com outros grupos de Siluriformes. Um estudo pioneiro com respeito à osteologia é o trabalho de REGAN (1911) com, a então subordem, Siluroidea. O autor definiu osteologicamente a subordem e as 23 famílias que a constituem. Além disso, propôs que Callichthyidae seria mais relacionada com a família Loricariidae, sendo ambas os grupos mais especializados de Siluroidea. Anterior ao trabalho de REGAN (*op. cit.*), um outro trabalho de destaque é o de EIGENMANN & EIGENMANN (1890) em sua revisão sobre os nematognátos da América do Sul. Nesse trabalho, EIGENMANN & EIGENMANN (*op. cit.*) definiram oito famílias de Nematognathi com base em características osteológicas, externas e da bexiga natatória. Em 1937, SHELDEN realizou um estudo detalhado a respeito da osteologia e musculatura da cintura pélvica envolvendo vários grupos de Nematognathi, com comentários sobre a evolução dessa estrutura na subordem. O estudo do aparelho de Weber de *Hoplosternum* foi realizado por ALEXANDER (1964). O autor descreveu e comparou esse complexo com o de representantes de outras duas famílias de Siluriformes (Clariidae e Loricariidae) e com um ancestral hipotético de Siluriformes. Outro trabalho comparativo é o de LUNDBERG & BASKIN (1969) sobre o esqueleto caudal de Siluriformes, em que os autores observaram padrões de fusão de elementos urais, tipos de hipurapófises e número de raios caudais, descrevendo como seria essa estrutura nas várias famílias constituintes da ordem. Em todos esses trabalhos várias comparações foram feitas com representantes de Callichthyidae. Somente em 1973, BASKIN, em sua tese sobre filogenia de Trichomycteridae, foi quem primeiro estabeleceu, dentro de

uma metodologia explicitamente cladista, as relações de Callichthyidae com outras famílias de Siluriformes (Nematogenyidae, Trichomycteridae, Astroblepidae e Loricariidae).

Outros trabalhos mais recentes são o de HOWES (1983) sobre a musculatura do crânio em Loricarioidea com comentários a respeito de homologias para esses músculos entre as famílias que constituem a superordem; e o de HOWES & TEUGELS (1989) sobre ontogenia e homologia de ossos da série pterigóide de uma espécie de *Corydoras*, em comparação com outras duas famílias de Siluriformes. ARRATIA (1990) comparou o desenvolvimento do suspensório em Trichomycteridae com outros Loricarioidea, entre eles Callichthyidae, com uma breve descrição do desenvolvimento dessa estrutura na família. Estudos mais restritos à família Callichthyidae foram feitos por HOEDEMAN (1960b, c, d, e) sobre o desenvolvimento do crânio e do esqueleto axial de representantes da subfamília Callichthyinae.

Outros trabalhos de destaque e dentro de um contexto estritamente filogenético são os de SCHAEFER como em SCHAEFER & LAUDER (1986) sobre o mecanismo alimentar em Loricarioidea, onde foi descrito esse mecanismo para um representante do gênero *Corydoras* (*C. aeneus*); e SCHAEFER (1988) sobre a evolução da série opercular em Loricarioidea. Finalmente, SCHAEFER (1990) propôs uma hipótese de relacionamento para as famílias Loricariidae, Astroblepidae, Scoloplacidae e Callichthyidae, corroborando a posição filogenética de Callichthyidae como grupo irmão das outras três famílias.

#### **IV. Comentários sobre trabalhos anteriores evidenciando possíveis relações filogenéticas em Corydoradinae**

Historicamente, vários estudos sugeriram grupos distintos entre as várias espécies de *Corydoras*. GÜNTHER (1864) separou *Corydoras barbatus* (Quoy & Gaimard, 1824) das

demais espécies de *Corydoras* em um subgênero a parte, *Scleromystax*, definido pela presença de “cerdas” (na verdade, odontódeos) nos lados da cabeça. COPE (1871) dividiu as espécies de *Corydoras* em quatro grupos de espécie com base em pequenas modificações no lábio inferior.

EIGENMANN & EIGENMANN (1890) propuseram, baseados no contato entre o supra-occipital e a placa nugal, a divisão da família em dois grupos: um grupo constituído por *Corydoras* e *Brochis*, onde há o contato, e os demais gêneros em outro grupo, sem esse contato. Este último é dividido em dois subgrupos, de acordo com a exposição dos coracóides: cobertos por pele e não visíveis em *Callichthys* e *Scleromystax*, e expostos em *Dianema*, *Decapogon* e *Hoplosternum*. Esta última condição, também podendo ser observada em *Corydoras* e *Brochis*, sendo mais desenvolvida no último (EIGENMANN & EIGENMANN, *op. cit.*). COPE (1894) propôs a separação das espécies de *Corydoras* com coracóides bem desenvolvidos cobrindo toda a região peitoral em um gênero a parte, *Osteogaster*, observando que esta condição também ocorre em *Brochis*. RIBEIRO (1911) colocou *Corydoras eques* Steindachner, 1877 e *Brochis splendens* (Castelnau, 1855) (descrito, então, no gênero *Corydoras*) em um grupo separado das demais espécies com base no grau de exposição dos coracóides. A partir das chaves de identificação das espécies de *Corydoras* proposta por EIGENMANN & EIGENMANN (*op. cit.*), RIBEIRO (*op. cit.*) e ELLIS (1913), é possível inferir um esquema de relações de parentesco dessas espécies segundo cada autor (Fig. 4, 5 e 6).

Como citado anteriormente, GOSLINE (1940) foi quem primeiro propôs de forma explícita uma hipótese de relacionamento entre os gêneros de Callichthyidae. Assim como nos trabalhos de EIGENMANN & EIGENMANN (1890), RIBEIRO (1911) e ELLIS (1913), também é possível notar um suposto grau de relacionamento entre as espécies de *Corydoras* no trabalho

de GOSLINE (*op. cit.*) (Fig. 7). O autor subdividiu o gênero em dois grupos de acordo com o tamanho do focinho (curto ou alongado). É interessante notar que essa subdivisão é repetidamente adotada na literatura aquarista (citada como “long-snouted corys” e “blunt-snouted corys”; e.g. BURGESS, 1989; 1992; 1993).

Grande parte dos estudos feitos com a subfamília Corydoradinae, e principalmente com o gênero *Corydoras*, foi realizada por dois ictiólogos holandeses, HAN NIJSSEN e ISAAC ISBRÜCKER, que descreveram cerca de 40% das aproximadamente 160 espécies válidas de Corydoradinae. Apesar destes autores terem publicado inúmeros estudos com descrições e revisões de vários grupos de espécies (NIJSSEN & ISBRÜCKER, 1967; 1970; 1971; 1976; 1980a,b; 1983; 1986), somente em dois trabalhos (NIJSSEN, 1970; NIJSSEN & ISBRÜCKER, 1980a) pode-se inferir hipóteses sobre relações entre grupos. NIJSSEN (1970) propôs um arranjo das espécies de *Corydoras* em nove grupos distintos (tabela I), com base em dados principalmente morfométricos e de colorido. Em seu trabalho de 1980(a), NIJSSEN & ISBRÜCKER rearranjaram os grupos de NIJSSEN (1970) e as espécies posteriormente descritas em cinco grupos (tabela II). Estes cinco grupos foram propostos com base em características morfométricas e padrões de colorido, sem, no entanto, implicar relações filogenéticas (NIJSSEN & ISBRÜCKER, 1986). Entretanto, apesar de haver sobreposição de caracteres morfométricos, merísticos e de padrão de pigmentação (STRAUSS, 1985), alguns dos grupos de NIJSSEN (1970) demonstram padrões de endemismo coerentes, como os grupos *eques* (do Alto Amazonas e Orinoco), *caudimaculatus* (Madeira) e *hastatus* (Madeira e Paraguai), corroborado por padrões de distribuição de outros Teleostei previamente estudados, sugerindo futuros estudos a respeito de relações filogenéticas em cada um desses grupos (REIS, 1993).

## MATERIAIS E MÉTODOS

---

### I. Informações gerais

O exame de material osteológico foi feito a partir de exemplares diafanizados preparados segundo o método de POTTHOFF (1983) e TAYLOR & VAN DYKE (1985), onde ossos e cartilagens são corados de vermelho e azul, respectivamente. A contagem de vértebras foi feita somente em espécimes diafanizados, incluindo os cinco primeiros centros vertebrais pertencentes ao aparelho de Weber. O centro caudal composto (PU1 + U1) foi contado como um único elemento. A nomenclatura osteológica seguida é aquela proposta por WEITZMAN (1962), LUNDBERG & BASKIN (1969), SCHAEFER (1987) e REIS (1993).

Os desenhos foram feitos com o auxílio de um microscópio estereoscópico Zeiss SV6 acoplado a uma câmara clara. As ilustrações refletem sempre aquelas estruturas do lado esquerdo do exemplar, exceto quando indicado. Nos desenhos, áreas com pontos representam ossos, enquanto áreas com círculos representam cartilagens.

Dados sobre colorido foram obtidos de exemplares conservados em álcool a 70%, de fotografias de espécimes vivos em BURGESS (1989), de descrições originais de algumas espécies (*e.g.* KNAACK, 1961; NIJSSEN, 1972; NIJSSEN & ISBRÜCKER, 1971; BURGESS, 1993) e, quando possível, de observação de espécimes vivos em aquário ou em campo. Dados sobre comportamento foram extraídos da literatura (BURGESS, 1989; REIS, 1993) e da observação de alguns exemplares em aquário.

## II. Metodologia filogenética

As hipóteses sobre relações de parentesco com base na análise de caracteres foram inferidas de acordo com a metodologia cladista ou Sistemática filogenética (HENNIG, 1966; ELDREDGE & CRACRAFT, 1980; WILEY, 1981; RIEPPEL, 1988; AMORIM, 1994), sendo os táxons agrupados com base em estados derivados compartilhados.

Conforme há um aumento do número de táxons e de caracteres, pode ocorrer um crescimento na quantidade de cladogramas igualmente parcimoniosos, tornando praticamente inviável a construção manual destes cladogramas (FITZHUGH, 1989). A análise de parcimônia foi então realizada através do programa Hennig86, versão 1.5 (J.S. FARRIS), por ser a melhor opção para computadores IBM-PC e compatíveis quando comparado a outros programas disponíveis, principalmente no que concerne ao tempo de processamento de dados (FITZHUGH, *op. cit.*; PLATNICK, 1989).

A polarização de caracteres foi feita de acordo com o método de comparação com o grupo externo (WATROUS & WHEELER, 1981). Em casos onde os estados dos caracteres variavam no grupo externo foi utilizado o algoritmo de MADDISON ET AL. (1984) para estimativa do estado primitivo para o nó do grupo interno. As relações filogenéticas propostas para a superfamília Loricarioidea (SCHAEFER, 1990; DE PINNA, 1992) e para a família Callichthyidae (REIS, 1993) formam a base para o estudo das relações da subfamília Corydoradinae (Fig. 8).

Como primeiro grupo externo foi utilizada a subfamília Callichthyinae. O segundo grupo externo utilizado foi o clado composto pelas famílias ((Astroblepidae + Loricariidae) + Scoloplacidae). O terceiro grupo externo é o clado composto por (Trichomycteridae + Nematogenyidae). Dados sobre os grupos externos também foram obtidos da literatura

(BASKIN, 1973; HOWES, 1983; SCHAEFER, 1987; 1988; 1990; SCHAEFER & LAUDER, 1986; ARRATIA, 1990; ARRATIA & GARRIDO, 1975; DE PINNA, 1992; REIS, 1993; 1997).

Entre os representantes de Corydoradinae, foram examinadas 96 espécies (ver item “Material examinado” abaixo), sendo que 81 pertencentes ao gênero *Corydoras*. Devido a uma considerável parcela das espécies de *Corydoras* estar restrita a pequenas amostras (algumas vezes apenas a série-tipo [ver “Discussão]), não foi possível a inclusão de todas as espécies na presente análise, sendo utilizadas na construção da matriz de dados somente aquelas cujo material osteológico também foi examinado. Apesar de não terem sido examinadas todas as espécies de Corydoradinae, foram amostrados todos os gêneros e, no caso de *Corydoras*, todos os grupos de espécies, como proposto por NIJSSEN (1970) e NIJSSEN & ISBRÜCKER (1980a), exceto o grupo *caudimaculatus*.

Para construção da matriz de caracteres, os táxons citados abaixo foram tratados como terminais, juntamente com outras espécies de *Corydoras*:

-*Aspidoras* (incluindo todas as espécies de *Aspidoras*).

-*Brochis* (incluindo todas as espécies de *Brochis*).

-*Corydoras* grupo *barbatus* (incluindo somente *C. barbatus* e *C. macropterus* Regan, 1913).

-*C.* grupo *hastatus* (*C. hastatus* Eigenmann & Eigenmann, 1888 e *C. pygmaeus* Knaack, 1966).

-*C.* grupo *rabauti* (*C. rabauti* La Monte, 1941 e *C. zygatus* Eigenmann & Allen, 1942).

-*C.* grupo *nanus* (*C. nanus* Nijssen & Isbrücker, 1967 e *C. napoensis* Nijssen & Isbrücker, 1986).

-*C.* grupo *punctatus* (*C. punctatus*, *C. cochui* Myers & Weitzman, 1954, *C. baderi* Geisler, 1969, *C. trilineatus* Cope, 1872, *C. julii* Steindachner, 1906, *C. polystictus* Regan, 1912, *C.*

*xinguensis* Nijssen, 1972, *C. maculifer* Nijssen & Isbrücker, 1971, *C. melanistius* Regan, 1912, *C. bicolor* Nijssen & Isbrücker, 1967, *C. panda* Nijssen & Isbrücker, 1971, *C. axelrodi* Rössel, 1962, *C. haraldschultzi* Knaack, 1962, *C. leucomelas* Eigenmann & Allen, 1942, *C. schwartzi* Rössel, 1963, *C. metae* Eigenmann, 1914 e *Corydoras* sp1, 2, 3 e 4).

Os grupos de espécies acima citados se mostraram monofiléticos ao longo deste estudo e, portanto, foram tratados como terminais, reduzindo o número de táxons da matriz. Entretanto, as autapomorfias foram mantidas na análise para cálculos do índice de consistência (YEATES, 1992).

Dependendo da complexidade da matriz, o programa Hennig86 apresenta várias alternativas para o processamento desses dados, de acordo com o algoritmo escolhido (PLATNICK, 1989). Existem dois tipos de algoritmo que podem ser utilizados: exato e aproximado; o primeiro tipo caracteriza-se por uma busca exaustiva de todos os cladogramas mais parcimoniosos (algoritmos “ie\*”, “ie” e “ie-”, de “implicit enumeration”); enquanto o último gera estimativas analisando mais superficialmente os dados da matriz (algoritmos “hennig\*” e “mhennig\*”), não podendo se afirmar com certeza se os cladogramas obtidos são os mais parcimoniosos e se todos esses foram achados (PLATNICK, *op. cit.*; FITZHUGH, 1989; SWOFFORD & OLSEN, 1990). Entretanto, em casos onde a matriz apresenta um grande número de caracteres e/ou táxons, além de inúmeras incongruências, optar por um algoritmo exato pode levar vários dias para o processamento dos dados, tornando-se mais viável a opção por um algoritmo aproximado (FITZHUGH, *op. cit.*). Apesar da matriz construída no presente estudo não ser tão complexa quando comparada a de outros trabalhos (*e.g.* DE PINNA, 1993; CAMPOS-DA-PAZ, 1997; BOCKMANN, 1997), a escolha por um algoritmo exato se mostrou proibitiva quanto ao tempo disponível, sendo que a tentativa de se carregar a presente matriz

em um microprocessador Intel 80486DX4 (100 MHz, 8 Mb de memória) utilizando-se um algoritmo exato, levou cerca de dois dias, sem a obtenção de qualquer resultado aparente. Contudo, a opção do algoritmo aproximado “mhennig\*” em conjunto com o comando “bb\*” (de “branch-breaker”) tem se mostrado como uma alternativa muito mais rápida que os algoritmos exatos, e cujos resultados muitas vezes são os mesmos obtidos por aqueles algoritmos (PLATNICK, *op. cit.*). Esta opção de comando (abreviadamente “m\*;bb\*”) foi a utilizada para processar a matriz de dados deste estudo.

Os caracteres multi-estado foram tratados como não-ordenados (ou “maximamente conectados”, segundo terminologia de SLOWINSKI, 1993) como proposto por HAUSER & PRESCH (1991), sendo que uma sequência evolutiva desses estados deve ser inferida por um critério de congruência do cladograma em si e não de uma conexão pré-suposta, mesmo que denote uma série de transformação aparentemente lógica. Segundo HAUSER & PRESCH (*op. cit.*), caracteres ordenados não resultam necessariamente em árvores mais resolvidas e/ou mais parcimoniosas. O programa Hennig86, a princípio, trata todos os caracteres como ordenados (ou “minimamente conectados”, [SLOWINSKI, *op. cit.*]). Para que o programa trate os caracteres como não-ordenados foi utilizado o comando “ccode-.”.

Como foi obtido mais de um cladograma fundamental na presente análise, um cladograma consensual foi gerado segundo o método de consenso estrito (SOKAL & ROHLF, 1981) utilizando-se o comando “nelsen” do Hennig86. Apesar de resultar em um cladograma com pouca resolução, esta é a única maneira de se representar com certeza os componentes em comum de todos os cladogramas fundamentais (*e.g.* CAMPOS-DA-PAZ, 1997), sendo o consenso estrito a melhor opção entre os métodos de consenso (*i.e.* método de Adams, de Nelson, estrito e da maioria; BARRET ET AL., 1991).

Quanto a otimização dos caracteres, em caso de interpretações ambíguas (onde mais de uma interpretação igualmente parcimoniosa pode explicar o surgimento de um determinado estado na topologia obtida) a escolha foi pelo método onde as reversões são preferidas às convergências, denominado ACCTRAN (“accelerated transformation optimization”; SWOFFORD & MADDISON, 1987) conforme proposto por DE PINNA (1991) e exemplificado em CAMPOS-DA-PAZ (1996). As otimizações foram feitas com o auxílio do programa Clados, versão 1.07 (K. NIXON).

### **III. Material examinado**

A seguir é apresentada uma lista com o material examinado. Os lotes encontram-se separados por táxons. Cada lote é designado pelo seu número de registro em coleção, em negrito, seguido pelo número de espécimes examinados (o que não significa o total de exemplares que o compõe) e, entre parênteses, o número de exemplares diafanizados. A abreviação “d&c” designa material diafanizado e corado. Dados concernentes a localidade não são oferecidos a fim de não tornar muito extensa a lista de material examinado, e, uma vez que este estudo trata somente de uma análise filogenética, não se torna necessária, na opinião do autor, uma listagem dessas localidades.

Abreviações para instituições são: AMNH, American Museum of Natural History, Nova York; DBAV.UERJ, Departamento de Biologia Animal e Vegetal da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro; INPA, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus; MCP, Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre; MNRJ, Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro; MZUSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São

Paulo; NRM, Naturhistoriska Riksmuseet, Estocolmo; UFRJ, Laboratório de Ictiologia Geral e Aplicada da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro; UMMZ, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor; USNM, United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C..

### **Grupos externos**

**Nematogenyidae:** *Nematogenys inermis* (Guichenot, 1848) **USNM 259095**, 3 ex. (1 d&c).

**Trichomycteridae:** *Copionodon pecten* De Pinna, 1992 **UFRJ não catalogado**, 1 ex. d&c; *Copionodon orthiocarinatus* De Pinna, 1992 **UFRJ não catalogado**, 1 ex.; *Trichogenes longipinnis* Britski & Ortega, 1983 **UFRJ 0590**, 1 ex.; **UFRJ 0682**, 2 ex. d&c; **UFRJ 0861**, 3 ex.; **UFRJ 0894**, 9 ex.; **UFRJ 1639**, 2 ex.; *Trichomycterus alternatus* (Eigenmann, 1917) **UFRJ 0080**, 9 ex.; *T. albinotatus* Costa, 1992 **UFRJ 1294**, 7 ex.; *T. brasiliensis* Reinhardt, 1873 **UFRJ 1150**, 2 ex.; *T. itatiayae* Ribeiro, 1906 **UFRJ 3400**, 3 ex.; *T. mirisumba* Costa, 1992 **UFRJ 3366**, 7 ex.; *T. reinhardti* (Eigenmann, 1917) **UFRJ 1309**, 6 ex.; *T. zonatus* (Eigenmann, 1918) **UFRJ 3822**, 13 ex. (2 d&c).

**Scoloplacidae:** *Scoloplax distolothrix* Schaefer, Weitzman & Britski, 1989 **UFRJ 1213**, 51 ex. (2 d&c); **UFRJ 1337**, 35 ex.; *S. dolicolophia* Schaefer, Weitzman & Britski, 1989 **UFRJ 3946**, 2 ex..

**Astroblepidae:** *Astroblepus chotae* (Regan, 1904) UMMZ 179260, 5 ex. (2 d&c); *A. grixalvii* Humboldt, 1805 UMMZ 143369, 5 ex.; *A. orientalis* (Boulenger, 1903) UMMZ 145378, 5 ex. (1 d&c); *Astroblepus* sp. AMNH 20873, 3 ex..

**Loricariidae:** *Ancistrus stigmaticus* Eigenmann & Eigenmann, 1888 UFRJ 0182, 1 ex.; UFRJ 2267, 2 ex.; *Ancistrus* sp. UFRJ 0302, 6 ex.; UFRJ 1014, 1 ex. d&c; UFRJ 1841, 1 ex.; UFRJ 3220, 4ex.; UFRJ 3259, 4 ex.; *Chaetostomus* sp. UFRJ 0507, 1 ex.; UFRJ 1014, 6 ex.; UFRJ 1967, 2 ex.; *Cochliodon cochliodon* (Kner, 1854) UFRJ 1028, 1 ex.; *Corymbophanes bahianus* Gosline, 1947 UFRJ 0545, 2 ex.; *Farlowella* sp. UFRJ 0323, 1 ex.; UFRJ 1730, 4 ex.; UFRJ 3871, 3 ex.; *Hypoptopoma* sp. UFRJ 0331, 6 ex.; UFRJ 3924, 6 ex.; *H. margaritifer* (Regan, 1908) UFRJ 0746, 3 ex.; *H. commersonii* Valenciennes, 1840 UFRJ 0747, 1 ex.; *H. punctatus* Valenciennes, 1840 UFRJ 0447, 2 ex.; UFRJ 1690, 5 ex.; UFRJ 2273, 2 ex.; *Hypostomus* sp. UFRJ 1016, 8 ex.; UFRJ 1403, 6 ex.; UFRJ 1502, 7 ex.; UFRJ 1745, 2 ex.; UFRJ 1790, 1 ex.; UFRJ 2211, 2 ex. d&c; *Ixinandria* sp. UFRJ 0134, 1 ex.; *Kronichthys* sp. UFRJ 0858, 1 ex.; UFRJ 2150, 5 ex. (1 d&c); UFRJ 3985, 3 ex.; *Limatulichthys* sp. UFRJ 0951, 2 ex.; UFRJ 0960, 2 ex.; *Lipopterichthys* sp. UFRJ 0506, 5 ex.; *Loricaria* sp. UFRJ 0515, 1 ex.; UFRJ 1812, 1 ex.; UFRJ 2228, 1 ex.; UFRJ 3328, 1 ex.; *Loricariichthys* sp. UFRJ 0638, 1 ex.; UFRJ 1740, 4 ex.; UFRJ 2285, 1 ex.; *Microlepidogaster lophophanes* (Eigenmann & Eigenmann, 1888) UFRJ 0007, 6 ex.; *Microlepidogaster* sp. UFRJ 0831, 9 ex.; UFRJ 1621, 6 ex.; *Neoplecostomus* sp. UFRJ 0067, 1 ex.; UFRJ 0078, 4 ex.; UFRJ 0169, 1 ex.; UFRJ 0601, 3 ex.; UFRJ 0617, 2 ex.; UFRJ 0665, 1 ex. d&c; UFRJ 0673, 2 ex.; UFRJ 3324, 3 ex.; UFRJ 3975, 6 ex.; *Otocinclus notatus* (Eigenmann & Eigenmann, 1888) UFRJ 0531, 6 ex.; *Otocinclus* sp. UFRJ 1460, 6

ex.; *Otothyris* sp. UFRJ 0020, 6 ex.; UFRJ 1779, 8 ex.; UFRJ 2017, 6 ex.; *Pareiorhina rudolphi* (Ribeiro, 1911) UFRJ 0549, 2 ex.; UFRJ 0663, 6 ex.; UFRJ 0675, 3 ex.; *Pareiorhina* sp. UFRJ 0581, 1 ex. d&c; UFRJ 0666, 3 ex.; UFRJ 1295, 5 ex.; UFRJ 1301, 6 ex.; *Parotocinclus maculicauda* (Steindachner, 1877) UFRJ 0883, 1 ex.; *Parotocinclus* sp. UFRJ 3357, 6 ex.; UFRJ 3987, 5 ex.; *Planiloricaria* sp. UFRJ 0920, 2 ex.; *Pseudoloricaria* sp. UFRJ 1036, 1 ex.; *Reganella* sp. UFRJ 3870, 6 ex.; *Rineloricaria* sp. UFRJ 0852, 2 ex.; UFRJ 0922, 1 ex. d&c; UFRJ 1436, 2 ex.; UFRJ 1896, 1 ex.; UFRJ 2289, 2 ex.; UFRJ 3348, 1 ex.; *Schyzolecis guentheri* (Ribeiro, 1918) UFRJ 0311, 6 ex.; UFRJ 2005, 5 ex.; *Schyzolecis* sp. UFRJ 0855, 5 ex.; UFRJ 3971, 6 ex.; *Upsilon* *victori* Ribeiro, 1924 UFRJ 3459, 3 ex..

**Callichthyinae:** *Callichthys callichthys* UFRJ 0018, 1 ex.; UFRJ 0522, 2 ex.; UFRJ 0851, 1 ex.; UFRJ 1201, 1 ex.; UFRJ 1306, 1 ex.; UFRJ 1908, 10 ex.; UFRJ 1993, 1 ex.; UFRJ 2002, 1 ex.; UFRJ 2014, 2 ex. (1 d&c); UFRJ 3168, 15 ex. (2 d&c); UFRJ 3535, 6 ex.; UFRJ 3636, 1 ex.; *Dianema longibarbis* Cope, 1872 MCP 19403, 3 ex. d&c; MZUSP 27593, 4 ex. (2 d&c); MZUSP 35573, 2 ex.; *D. urostriata* Ribeiro, 1912 MCP 19404, 2 ex. d&c; MZUSP 35558, 2 ex.; MZUSP 41671, 4 ex. (2 d&c); *Hoplosternum littorale* DBAV.UERJ 1018, 1 ex.; UFRJ 1005, 3 ex.; UFRJ 1010, 2 ex.; UFRJ 3650, 1 ex.; UFRJ 3792, 8 ex. (2 d&c); *Hoplosternum* sp. UFRJ 1026, 3 ex.; *Lepthoplosternum pectorale* UFRJ 3700, 9 ex. (2 d&c); UFRJ 3651, 1 ex.; UFRJ 3652, 2 ex.; UFRJ 3700, 9 ex.; *Megalechis thoracata* UFRJ 3661, 1 ex.; UFRJ 3945, 2 ex.; *Megalechis personata* UFRJ 1993, 1 ex..

## Corydoradinae

### Gênero *Aspidoras*

*Aspidoras albater* Nijssen & Isbrücker, 1976 MCP 15974, 5 ex. (1 d&c); MNRJ 12571, 26 ex.; MNRJ 12581, 45 ex. (3 d&c); *A. fuscoguttatus* Nijssen & Isbrücker, 1976 MCP 14253, 7 ex.; MCP 19401, 3 ex. d&c; MNRJ 12649, 11 ex. (2 d&c); MZUSP 35833, 2 ex.; *A. lakoi* Ribeiro, 1949 MNRJ 5293, 4 ex. (2 d&c); *A. menezesi* MZUSP 49952, 2 ex.; *A. cf. pauciradiatus* MZUSP 14634, 2 ex.; MZUSP 30841, 4 ex.; MZUSP 31282, 2 ex.; *A. poecilus* Nijssen & Isbrücker, 1976 UFRJ 1473, 10 ex. (1 d&c); UFRJ 1693, 16 ex.; UFRJ 1818, 11 ex.; UFRJ 1823, 15 ex. (2 d&c); UFRJ 1925, 4 ex.; *A. aff. poecilus* MNRJ 997, 16 ex.; MNRJ 5233, 9 ex.; MNRJ 11716, 69 ex.; MNRJ 12779, 12 ex. (3 d&c); MNRJ 13045, 37 ex.; UFRJ 0201, 12 ex. (1 d&c); UFRJ 2189, 7 ex.; *A. rochai* Ihering, 1907 MCP 19402, 4 ex. d&c; MZUSP 24634, 4 ex.; *A. spilotus* Nijssen & Isbrücker, 1976 MNRJ 8688, parátipos, 4 ex. (2 d&c); *A. virgulatus* Nijssen & Isbrücker, 1980 MNRJ 4736, 14 ex. (3 d&c); UFRJ 1775, 17 ex. (2 d&c); *Aspidoras* sp1 MCP 19294, 3 ex.; MZUSP 51208, 3 ex.; UFRJ 1206, 2 ex.; UFRJ 3861, 3 ex. (2 d&c); *Aspidoras* sp2 MCP 19295, 4 ex.; MZUSP 51209, 1 ex.; MZUSP 51210, 4 ex.; UFRJ 1247, 3 ex. (2 d&c); UFRJ 1385, 2 ex..

### Gênero *Brochis*

*Brochis britskii* Nijssen & Isbrücker, 1983 MZUSP 36382, 1 ex.; UFRJ 3850, 1 ex. d&c; *B. multiradiatus* (Orcés-Villagomez, 1960) MCP 16302, 1 ex. d&c; MZUSP 26822, 1 ex.; MZUSP 31555, 1 ex.; *B. splendens* MCP 14261, 1 ex. d&c; MZUSP 30859, 4 ex.; MZUSP 42218, 1 ex.; NRM 13431, 4 ex..

## Gênero *Corydoras*

*Corydoras acutus* Cope, 1872 USNM 305595, 4 ex. (2 d&c); *C. adolfoi* Burgess, 1982 MZUSP 26641, holótipo; *C. aeneus* (Gill, 1858) INPA 3099, 3 ex.; MNRJ 5756, 4 ex. (1 d&c); UFRJ 0095, 2 ex.; UFRJ 0605, 1 ex.; UFRJ 3017, 6 ex. (2 d&c); UFRJ 3847, 15 ex.; UFRJ 3848, 8 ex.; UMMZ 169066, 15 ex.; UMMZ 205475, 8 ex.; *C. agassizi* Steindachner, 1877 MZUSP 15297, 3 ex.; NRM 28589, 4 ex.; *C. amapaensis* Nijssen, 1972 MZUSP 30842, 1 ex.; MZUSP 31553, 1 ex.; MZUSP 31606, 1 ex.; MZUSP 38979, parátipos, 3 ex.; *C. ambiacus* Cope, 1872 MZUSP 26016, 1 ex.; MZUSP 26053, 2 ex.; NRM 13397, 4 ex.; *C. approuaguensis* Nijssen & Isbrücker, 1983 MZUSP 27895, parátipo, 1 ex.; MZUSP 27896, parátipo, 1 ex.; *C. arcuatus* Elwin, 1939 NRM 13396, 4 ex.; USNM 317900, 4 ex. (2 d&c); *C. atropersonatus* NRM 28590, 4 ex.; *C. aurofrenatus* Eigenmann & Kennedy, 1903 MZUSP 36720, 6 ex.; NRM 23528, 4 ex.; *C. axelrodi* USNM 246701, 4 ex. (2 d&c); *C. baderi* MZUSP 38986, 4 ex. (obs: parátipos de *C. oelemariensis* Nijssen, 1970); USNM 225587, 4 ex. (2 d&c); *C. barbatus* UFRJ 0140, 2 ex.; UFRJ 0167, 10 ex. (2 d&c); UFRJ 0591, 9 ex. (1 d&c); UFRJ 1649, 3 ex.; UFRJ 2151, 3 ex.; UFRJ 2268, 3 ex.; UFRJ 3204, 2 ex.; UFRJ 3344, 1 ex.; UFRJ 3374, 1 ex.; UFRJ 3379, 1 ex.; *C. bicolor* USNM 225580, 4 ex. (2 d&c); *C. bifasciatus* Nijssen, 1972 MZUSP 38976, parátipos, 4 ex.; *C. blochi* Nijssen, 1971 INPA 1289, 1 ex.; MZUSP 8580, parátipos, 3 ex.; UFRJ 3781, 6 ex. (1 d&c); *C. bondi* Gosline, 1940 INPA 1288, 5 ex.; INPA 1639, 1 ex.; INPA 7797, 5 ex.; INPA 8133, 5 ex.; *C. bondi coppenamensis* Nijssen, 1972 MZUSP 8950, parátipos, 2 ex.; *C. cochui* MZUSP 35838, 4 ex.; UFRJ 1760, 2 ex. (1 d&c); *C. davidsandsi* Black, 1987 MZUSP 38633, parátipo, 1 ex.; MZUSP 38634, parátipo, 1 ex.; MZUSP 38635, parátipo, 1 ex.; *C. ehrhardti* Steindachner, 1910 UFRJ 2251, 4 ex (1 d&c); UFRJ 3662, 3 ex.; *C. elegans* Steindachner,

1877 **MZUSP 15299**, 2 ex.; **MZUSP 26017**, 6 ex.; **MZUSP 26342**, 3 ex.; **UFRJ 3782**, 2 ex. (1 d&c); *C. ellisae* Gosline, 1940 **MCP 15517**, 2 ex. d&c; **UMMZ 206339**, 4 ex. (1 d&c); *C. ephippifer* Nijssen, 1972 **MZUSP 38948**, parátipos, 2 ex.; *C. eques* **USNM 317921**, 4 ex. (2 d&c); *C. flaveolus* Ihering, 1911 **MZUSP 47925**, 4 ex. (2 d&c); *C. garbei* Ihering, 1911 **MCP 16994**, 4 ex. (2 d&c); **MZUSP 40184**, 4 ex.; **UFRJ 3064**, 1 ex.; *C. gossei* Nijssen, 1972 **MZUSP 38977**, parátipos, 4 ex.; *C. gracilis* Nijssen & Isbrücker, 1976 **INPA 7759**, 5 ex.; *C. habrosus* Weitzman, 1960 **USNM 220356**, 4 ex. (2 d&c); *C. haraldschultzi* **UFRJ 1332**, 3 ex. (1 d&c); **UFRJ 1427**, 4 ex. (1 d&c); **UFRJ 1458**, 5 ex. (1 d&c); **UFRJ 1474**, 5 ex. (1 d&c); **UFRJ 1536**, 1 ex.; **UFRJ 1945**, 1 ex.; *C. hastatus* **MZUSP 35908**, 4 ex. (2 d&c); **UFRJ 0384**, 31 ex. (5 d&c); **UFRJ 1909**, 2 ex.; **UFRJ 3654**, 6 ex. (1 d&c); **UFRJ 3655**, 5 ex.; **UFRJ 3656**, 2 ex.; **UFRJ 3657**, 4 ex.; **UFRJ 3658**, 3 ex.; **UFRJ 3659**, 3 ex.; **UFRJ 3660**, 3 ex.; **UFRJ 3831**, 5 ex. (2 d&c); *C. heteromorphus* Nijssen, 1970 **MZUSP 9084**, parátipo, 1 ex.; **MZUSP 9085**, 1 ex.; *C. incolicana* Burgess, 1993 **MZUSP 45717**, holótipo; *C. julii* **UFRJ 3779**, 59 ex. (2 d&c); **UFRJ não catalogado**, 1 ex. d&c; *C. leopardus* Myers, 1933 **MZUSP 22874**, 1 ex.; *C. leucomelas* **MCP 14249**, 1 ex. d&c; **UMMZ 204304**, 5 ex. (2 d&c); *C. loretoensis* Nijssen & Isbrücker, 1986 **NRM 28562**, parátipos, 4 ex.; *C. macropterus* **UFRJ 0202**, 4 ex. (2 d&c); *C. maculifer* **UFRJ 0106**, 28 ex. (1 d&c); *C. melanistius* **INPA 4204**, 1 ex.; **INPA 6990**, 5 ex.; **INPA 7080**, 2 ex.; **INPA 8093**, 1 ex.; **UFRJ 3177**, 2 ex. (1 d&c); **UFRJ 3780**, 1 ex.; **USNM 225582**, 4 ex. (2 d&c); *C. metae* **MZUSP 47926**, 4 ex.; **NRM 27873**, 4 ex.; **UFRJ não catalogado**, 3 ex. (2 d&c); *C. multimaculatus* Steindachner, 1907 **MZUSP 40183**, 4 ex.; **MZUSP 47405**, 1 ex.; *C. nanus* **NRM 13501**, 4 ex.; **NRM 28595**, 4 ex.; **USNM 218359**, 4 ex. (2 d&c); *C. napoensis* **MZUSP 26341**, parátipo, 1 ex.; **USNM 301949**, 4 ex. (2 d&c); *C. nattereri* Steindachner, 1877 **UFRJ 0025**, 8 ex.; **UFRJ**

**0031**, 8 ex.; **UFRJ 0520**, 26 ex. (2 d&c); **UFRJ 0565**, 6 ex. (1 d&c); **UFRJ 0924**, 3 ex.;  
**UFRJ 0928**, 2 ex.; **UFRJ 1085**, 5 ex.; **UFRJ 3692**, 3 ex.; *C. octocirrus* Nijssen, 1970  
**MZUSP 38984**, parátipos, 2 ex.; *C. oiapoquensis* Nijssen, 1972 **MZUSP 38957**, 4 ex.; *C.*  
*ornatus* Nijssen & Isbrücker, 1976 **INPA 4708**, 1 ex.; **MCP 14259**, 2 ex. d&c; *C. osteocarus*  
 Böhlke, 1951 **INPA 7910**, 2 ex.; **INPA 8129**, 5 ex.; *C. ourastigma* Nijssen, 1972 **MZUSP**  
**38960**, parátipos, 4 ex.; *C. paleatus* **DBAV.UERJ 0232**, 1 ex.; **MCP 14835**, 2 ex. d&c;  
**MZUSP 27035**, 4 ex.; **MZUSP 41814**, 2 ex.; *C. panda* **MCP 14257**, 2 ex. d&c; *C. paralelus*  
 Burgess, 1993 **MZUSP 45716**, holótipo; *C. pinheiroi* Dinkelmeyer, 1995 **MZUSP 48099**,  
 holótipo; *C. polystictus* **MZUSP 44454**, 4 ex. (2 d&c); **UFRJ 0399**, 22 ex.; **UFRJ 0440**, 14  
 ex. (1 d&c); **UFRJ 3849**, 20 ex.; **UMMZ 205169**, 20 ex.; *C. prionotus* Nijssen & Isbrücker,  
 1980 **UFRJ 0003**, 11 ex. (2 d&c); **UFRJ 0211**, 8 ex. (1 d&c); **UFRJ 0521**, 4 ex. (1 d&c);  
**UFRJ 0568**, 2 ex.; **UFRJ 1084**, 1 ex.; **UFRJ 1781**, 2 ex.; *C. punctatus* **MCP 16138**, 2 ex.  
 d&c; **MZUSP 42507**, 2 ex.; *C. pygmaeus* **MZUSP 26344**, 4 ex.; **USNM 218355**, 5 ex. (2  
 d&c); *C. rabauti* **MCP 14258**, 1 ex. d&c; **MNRJ 3627**, 6 ex. (obs: parátipos de *C. myersi*  
 Ribeiro, 1942); **MZUSP 15300**, 1 ex.; *C. reticulatus* Fraser-Brunner, 1938 **MZUSP 28752**, 3  
 ex.; **USNM 317945**, 4 ex. (2 d&c); *C. robiniae* Burgess, 1983 **MZUSP 27175**, holótipo;  
**MZUSP 27176**, parátipo, 1 ex.; **MZUSP 27177**, parátipo, 1 ex.; *C. sanchesii* Nijssen &  
 Isbrücker, 1967 **USNM 203810**, 2 ex.; *C. sararensis* Dinkelmeyer, 1995 **MZUSP 48100**,  
 holótipo; *C. schwartzi* **MZUSP 42506**, 6 ex.; **UFRJ não catalogado**, 1 ex. d&c; *C.*  
*septentrionalis* Gosline, 1940 **MZUSP 27953**, 8 ex. (2 d&c); *C. seussi* Dinkelmeyer, 1996  
**MZUSP 49323**, parátipos, 5 ex.; *C. simulatus* Weitzman & Nijssen, 1970 **MZUSP 42514**, 1  
 ex.; *C. sodalis* Nijssen & Isbrücker, 1986 **MZUSP 26817**, parátipos, 4 ex.; *C. stenocephalus*  
 Eigenmann & Allen, 1942 **MZUSP 25985**, 3 ex.; **USNM 264116**, 4 ex. (2 d&c); *C.*

*trilineatus* **MZUSP 42510**, 2 ex.; **NRM 13398**, 4 ex.; **NRM 13492**, 4 ex.; **USNM 317949**, 4 ex. (2 d&c); *C. triseriatus* Ihering, 1911 **MNRJ 8608**, 4 ex. (2 d&c); *C. undulatus* Regan, 1912 **MCP 13954**, 2 ex. d&c; *C. virginiae* Burgess, 1993 **MZUSP 45715**, holótipo; *C. xinguensis* **MCP 15633**, 3 ex. d&c; **MZUSP 36864**, 4 ex.; **MZUSP 38974**, parátipo, 1 ex; **MZUSP 38980**, parátipo, 1 ex; **MZUSP 38987**, parátipo, 1 ex.; *C. zygatus* **USNM 316823**, 4 ex. (2 d&c); *Corydoras* sp1 **MZUSP 30844**, 4 ex. (2 d&c); *Corydoras* sp2 **MZUSP 44352**, 4 ex. (2 d&c); *Corydoras* sp3 **UFRJ 0099**, 14 ex. (1 d&c); *Corydoras* sp4 **UMMZ 206401**, 5 ex..

## ANÁLISE FILOGENÉTICA

---

### I. Informações gerais

A análise de caracteres obteve 12 cladogramas igualmente parcimoniosos (comprimento= 102 passos, índice de consistência= 0,63, índice de retenção= 0,77). As relações entre os vários grupos da subfamília Corydoradinae são expressos no cladograma consensual da Figura 9.

A seguir é apresentada uma listagem dos caracteres levantados e utilizados para a construção da matriz de dados. A numeração dos caracteres corresponde àquela plotada no cladograma e usada na matriz (tabela III). Os caracteres foram agrupados por unidades anatômicas e é feita uma breve discussão sobre seus respectivos estados em Corydoradinae e nos demais Loricarioidea. Ao estado ancestral é atribuído o estado 0, enquanto estados derivados são codificados por 1, 2, etc. Caracteres não-comparáveis foram codificados na matriz com o símbolo “-” (significando “nem 0, nem 1”), enquanto caracteres com mais de um estado no mesmo táxon foram codificados com “?” (“0 e 1”).

## II. Análise de caracteres

### Neurocrânio

**1. Mesetmóide - forma: alongada (estado 0)** (Fig. 10B-C, 11B); **curta (estado 1)** (Fig. 10A, 11A).

Entre os Loricarioidea, Loricariidae e Astroblepidae apresentam o mesetmóide com um formato retangular quando visto dorsalmente. Em Nematogenyidae (ARRATIA & GARRIDO, 1975; DE PINNA, 1989: fig. 16a) e Trichomycteridae, o mesetmóide sustenta duas expansões laterais anteriormente, conferindo ao osso uma forma de “T” em vista dorsal. Scoloplacidae apresenta o mesetmóide com uma forma única com um expansão discóide anterior aos etmóides laterais (SCHAEFER, 1990: fig. 6c). No entanto, em todas essas famílias, o mesetmóide apresenta-se como um osso longo de comprimento correspondente a metade do comprimento da cabeça. Em Callichthyidae o mesetmóide é um osso de formato triangular e, com exceção do gênero *Brochis*, *Corydoras triseriatus* e do clado formado por (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus*, (*C. septentrionalis* (*C. acutus*, *C. blochi* e *C. grupo barbatus*))), relativamente curto, quando comparado ao mesetmóide de outros Loricarioidea. A condição primitiva para os grupos de Corydoradinae acima é mais parcimoniosamente interpretada como reversões ocorrendo independentemente em *Brochis*, *Corydoras triseriatus* e no outro clado de Corydoradinae. Outra reversão, para o estado 1, ocorre nas espécies *Corydoras ornatus* e *C. reticulatus*.

**2. Mesetmóide - expansões laterais: presença (estado 0) (Fig. 12A-B); ausência (estado 1) (Fig. 12C).**

Como visto por SCHAEFER (1990) e REIS (1993), expansões laterais desenvolvidas e situadas anteriormente no mesetmóide ocorrem nas famílias Trichomycteridae e Nematogenyidae. Ambos os autores também observam essas mesmas expansões laterais, porém bastante reduzidas, em Scoloplacidae, Loricariidae e Astroblepidae. Conforme observado por REIS (*op. cit.*), as expansões laterais estão ausentes em Callichthyidae, com exceção do gênero *Brochis* que apresenta expansões muito reduzidas. No entanto, expansões laterais reduzidas também são observadas em *Corydoras* grupo *rabauti* e em *C. habrosus*. A reversão desse estado de caráter para o clado composto por (*Brochis* + *Corydoras* grupo *rabauti*) e para *C. habrosus* é entendido como ocorrências independentes com base em parcimônia.

**3. Mesetmóide - extremidade posterior: sutura reduzida ou em “V” (estado 0) (Fig. 11B); em “U” (estado 1) (Fig. 11A).**

Em Nematogenyidae, Trichomycteridae, Scoloplacidae, Astroblepidae, Loricariidae e Callichthyidae, a extremidade posterior do mesetmóide apresenta uma fraca sutura ou apenas uma sutura em “V” com os ossos frontais (em Nematogenyidae [ARRATIA & GARRIDO, 1975], Trichomycteridae, Scoloplacidae e Callichthyidae) ou exclusivamente com os etmóides laterais (*Scoloplax dolicholophia* [SCHAEFER, 1990], Astroblepidae e Loricariidae). *Corydoras undulatus* apresenta essa extremidade posterior em forma de “U”, mais largo em sua porção distal, fazendo com que o mesetmóide esteja mais fortemente suturado aos frontais.

**4. Mesetmóide - contato com o nasal: ausência (estado 0) (Fig. 11A); presença (estado 1) (Fig. 11B).**

Em Trichomycteridae (BASKIN, 1973), Astroblepidae (HOWES, 1983), Scoloplacidae e em Corydoradinae, o osso nasal se encontra na cápsula olfativa delimitada pelos ossos frontal, etmóide lateral e mesetmóide. Nestes grupos, apesar de haver uma variação no grau de participação do mesetmóide, o nasal articula-se com este último via tecido conectivo. Porém, em *Corydoras paleatus* e no clado (*C. eques* (*C. rabauti* + *Brochis*)), há uma maior participação do mesetmóide na cápsula olfativa e o nasal está em contato direto com este. A aquisição deste estado nos dois grupos acima é interpretado como convergência. Em Callichthyinae (REIS, 1993: fig. 4) e Loricariidae, a cápsula olfativa é exclusivamente delimitada por uma concavidade no etmóide lateral, sendo que a posição do nasal não é homóloga à posição deste osso nos demais Loricarioidea.

**5. Etmóide lateral - forma: alongada (estado 0) (Fig. 11B, 13A); compacta (estado 1) (Fig. 11A, 13B).**

Nematogenyidae (ARRATIA & GARRIDO, 1975), Scoloplacidae, Astroblepidae, Loricariidae e Callichthyinae apresentam os etmóides laterais com um formato alongado e com um pequeno processo situado antero-lateralmente. Esta condição também é observada em Trichomycteridae (com exceção de Copionodontinae e algumas espécies de *Trichomycterus Valenciennes, 1833* [DE PINNA, 1992]), bem como no gênero *Brochis*, em *Corydoras garbei* e no clado composto por (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus*, (*C. septentrionalis* (*C. acutus*, *C. blochi* e *C. grupo barbatus*))). Nos demais Corydoradinae, o processo anterior dos etmóides laterais são bastante reduzidos ou ausentes, e os etmóides tem

uma forma mais compacta, condição também observada em alguns Trichomycteridae (DE PINNA, *op. cit.*). A condição primitiva vista nos Corydoradinae acima citados é parcimoniosamente interpretada como reversões independentes, sendo que o estado derivado teria surgido no ancestral de Corydoradinae.

**6. Orbito-esfenóide - processo posterior: ausência (estado 0) (Fig. 14B); presença (estado 1) (Fig. 14A).**

Na maioria dos Loricarioidea, o orbito-esfenóide é um osso de formato retangular e delgado, levemente côncavo lateralmente e se articula com os ossos pteroesfenóide, paresfenóide, frontal e etmóide lateral. Em Loricariidae e Callichthyidae, o orbito-esfenóide apresenta um formato aproximadamente triangular e, juntamente com o pteroesfenóide e o proótico, delimita o forame composto trigêmeino-facial + óptico (REIS, 1993). No entanto, nenhum Loricarioidea apresenta processos posteriores no orbito-esfenóide. Em *Corydoras* grupo *nanus*, o orbito-esfenóide apresenta um processo posterior voltado para o forame trigêmeino-facial + óptico chegando a tocar os proóticos em alguns indivíduos.

**Série infra-orbital**

**7. Infra-orbitais - odontódeos: ausência (estado 0); presença (estado 1).**

Presença de odontódeos no corpo e/ou nas nadadeiras é uma característica exclusiva da superfamília Loricarioidea (BHATTI, 1938; BASKIN, 1973; HOWES, 1983; SCHAEFER, 1990). A distribuição dos odontódeos varia entre as famílias de Loricarioidea: restrita ao espinho peitoral em Nematogenyidae; à série opercular em Trichomycteridae; aos espinhos das nadadeiras dorsal, peitoral e adiposa, e ao primeiro raio indiviso das nadadeiras pélvica e anal

em Astroblepidae; Scoloplacidae apresenta a mesma distribuição observada em Astroblepidae além de possuir odontódeos pelas placas do corpo, alguns ossos do crânio e opérculo; Loricariidae e Callichthyidae têm a mesma distribuição vista em Scoloplacidae e apresentam odontódeos também nos raios ramificados das nadadeiras (BASKIN, *op. cit.*; SCHAEFER, *op. cit.*). Odontódeos nos ossos do crânio em Callichthyidae estão restritos aos frontais, supra-occipital e mesetmóide. Esta condição também é observada em Scoloplacidae, que, além disso, apresenta odontódeos na placa rostral.

Em Nematogenyidae, Trichomycteridae e Astroblepidae, os ossos da série infra-orbital são tubulares e não possuem expansões laminares, condição observada apenas em Callichthyidae e Loricariidae (REIS, 1993). Porém, não há homologia de posição ou estrutural entre os infra-orbitais das duas famílias (REIS, *op. cit.*). Scoloplacidae não apresenta ossos infra-orbitais (SCHAEFER, 1990). Em Callichthyidae, a série infra-orbital está restrita a dois ossos laminares que estão expostos em todos os gêneros, com exceção de *Callichthys* (REIS, *op. cit.*), contudo não há odontódeos nos infra-orbitais de Callichthyinae, nem em alguns grupos de Corydoradinae. Entretanto, no clado formado pelo gênero *Aspidoras*, *Corydoras habrosus*, *C. paleatus*, *C. ehrhardti*, *C. nattereri*, (*C. grupo hastatus*, *C. grupo nanus*, *C. undulatus*, *C. elegans*), (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus*, (*C. septentrionalis* (*C. acutus*, *C. blochi* e *C. grupo barbatus*))), os infra-orbitais possuem as expansões laminares sustentando odontódeos em toda sua extensão. Infra-orbitais com odontódeos também podem ser vistos em Loricariidae.

**8. Infra-orbital 1 - expansão anterior: ausente (estado 0)** (REIS, 1993: fig. 13a-e); **reduzida (estado 1)** (Fig. 15A); **desenvolvida (estado 2)** (Fig. 15B); **muito desenvolvida (estado 3)** (Fig. 15C-D).

Callichthyidae e Loricariidae apresentam ligação entre a série infra-orbital e o etmóide lateral. Nas outras famílias de Loricarioidea essa ligação não existe. Conforme observado por REIS (1993), em *Aspidoras*, *Brochis* e nos grupos de *Corydoras* existe uma expansão anterior no infra-orbital 1, havendo uma maior superfície de contato com o etmóide lateral, condição não observada em outros Loricarioidea. Porém, em *Corydoras habrosus* e em *C. grupo hastatus*, há uma redução da expansão anterior diminuindo a superfície de contato com o etmóide lateral. É possível que esta condição venha a tratar-se de uma característica pedomórfica, relacionada a miniaturização das espécies envolvidas, uma vez que um estado semelhante pode ser observado em jovens de outras espécies de *Corydoras* (e.g. *C. panda*, *C. haraldschultzi*, *C. prionotus*). No clado composto por (*Corydoras aeneus* (*C. eques* (*C. rabauti* + *Brochis*))), a expansão anterior do infra-orbital 1 é muito desenvolvida, chegando a cobrir quase toda a região lateral do focinho.

**9. Infra-orbital 1 - placa anterior: ausência (estado 0)** (Fig. 15A-C); **presença (estado 1)** (Fig. 15D, pa).

Nas espécies do gênero *Brochis*, o primeiro infra-orbital está suturado a uma placa óssea anterior bem desenvolvida, sem poros, que, juntamente com a expansão anterior deste infra-orbital, cobre completamente a região lateral do focinho. Em indivíduos jovens, essa placa é pequena e não contacta o infra-orbital. Nos grupos de espécie de *Corydoras* e em *Aspidoras*, bem como nos demais Loricarioidea, essa condição não é observada.

**10. Infra-orbital 2 - contato com o pterótico-supracleitro: ausência (estado 0) (Fig. 16B); presença (estado 1) (Fig. 16A).**

REIS (1993) indica o contato entre o infra-orbital 2 e o pterótico-supracleitro como uma condição exclusiva para os gêneros *Hoplosternum* e *Brochis*. Em seu trabalho, o autor sugere que essa característica também é observada em algumas espécies de *Corydoras*, sem, no entanto, citar quais seriam essas espécies. Contato entre o pterótico-supracleitro e o segundo infra-orbital parece ocorrer independentemente várias vezes em Corydoradinae. Esse estado é observado nos clados (*Corydoras elegans*, *C.* grupo *nanus*, *C. undulatus*, *C.* grupo *hastatus*), (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C.* grupo *rabauti* + *Brochis*)))) e (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus*, (*C. septentrionalis* (*C. acutus*, *C. blochi* e *C.* grupo *barbatus*))). Neste último clado ocorrendo reversão em *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus* e em *C.* grupo *barbatus*. Em nenhum outro grupo de Loricarioidea existe contato entre a série infra-orbital com o pterótico (Nematogenyidae e Trichomycteridae) ou com o pterótico-supracleitro (Scoloplacidae, Loricariidae, Astroblepidae e, exceto aqueles citados por REIS [*op. cit.*], demais gêneros de Callichthyidae).

### Arcos branquiais

**11. Primeiro hipobranquial - forma: esguia (estado 0) (Fig. 17B); robusta (estado 1) (Fig. 17A).**

Em Callichthyinae, o primeiro hipobranquial apresenta o formato de uma lâmina com um processo lateral alongado em direção ao primeiro basibrânquial. Em Trichomycteridae (DE PINNA, 1992: fig. 6), o primeiro hipobranquial possui um formato alongado com um

ângulo de aproximadamente 90° na extremidade próxima ao primeiro ceratobranquial. Loricariidae apresenta um formato semelhante àquele observado em Trichomycteridae, porém sem qualquer angulação em alguma de suas extremidades. Em todos esses casos, o processo lateral do hipobranquial confere ao osso uma forma bem esguia. Em Scoloplacidae esta estrutura não é comparável uma vez que na família não há hipobranquiais separados (SCHAEFER, 1990). A forma do primeiro hipobranquial em Corydoradinae é semelhante àquela observada em Callichthyinae, porém no primeiro o processo lateral é bem reduzido, conferindo ao osso uma forma mais robusta.

**12. Segundo hipobranquial - ossificação: nenhuma ou reduzida (estado 0) (Fig. 17B); por quase toda a superfície (estado 1) (Fig. 17A).**

O segundo hipobranquial em Loricarioidea é completamente cartilaginoso, como visto em Loricariidae e alguns Trichomycteridae (*e.g. Trichogenes* Britski & Ortega, 1983), ou apresenta uma parte ossificada muito reduzida (Callichthyinae e *Copionodon* De Pinna, 1992). Como citado no caráter 11, em Scoloplacidae essa estrutura não é comparável. Em todos os Corydoradinae, o segundo hipobranquial é em sua maior parte ossificado, restando apenas uma pequena porção cartilaginosa posteriormente.

**13. Quinto ceratobranquial - extremidade anterior: curta (estado 0) (Fig. 18B); alongada (estado 1) (Fig. 18A).**

Em outros Siluriformes (DE PINNA, 1996), bem como em Loricarioidea, o quinto ceratobranquial apresenta um formato laminar com um prolongamento voltado para os basibrânquiais. Em Siluriformes, de um modo geral, esse prolongamento é muito reduzido.

*Aspidoras*, *Brochis* e os grupos de espécies de *Corydoras*, apresentam o prolongamento do quinto ceratobranquial bem alongado, conferindo ao osso um aspecto mais delgado.

## Suspensório

**14. Hiomandíbula - forma: compacta (estado 0)** (Fig. 19A); **alongada (estado 1)** (Fig. 19B-C).

O hiomandibular em Loricarioidea é um osso compacto e quadrangular, com o seu comprimento aproximadamente igual a sua altura. Em *Aspidoras*, *Brochis* e nos grupos de *Corydoras*, o comprimento do hiomandibular é cerca de uma vez e meia maior que sua altura, conferindo ao osso um formato retangular alongado.

**15. Metapterigóide - contato com o quadrado: totalmente sincondral (estado 0)** (Fig. 19B); **com pequena sutura anteriormente (estado 1)** (Fig. 19A,C).

Em Trichomycteridae, Nematogenyidae, Scoloplacidae e maioria de Callichthyidae, o contato entre o metapterigóide e o quadrado é feito por meio de uma cartilagem. Em Loricariidae (SCHAEFER, 1987) e Astroblepidae, o quadrado está suturado ao longo de toda sua extensão com o metapterigóide. *Dianema* apresenta uma sutura fortemente interdigitada na região anterior entre esses dois ossos (REIS, 1993: fig. 32). Uma pequena sutura anterior entre o metapterigóide e o quadrado também é vista em *Callichthys* e no clado (*Corydoras elegans*, *C. grupo nanus*, *C. undulatus*, *C. grupo hastatus*), em *C. ornatus*, *C. habrosus*, no clado (*C. septentrionalis* (*C. grupo barbatus*, *C. blochi*, *C. acutus*)) e no clado composto por (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*))))), ocorrendo reversão no gênero

*Brochis*. No entanto, nestes grupos de Corydoradinae, essa sutura é bem reduzida e ocorre independentemente nesses vários grupos.

#### **16. Pré-opérculo - odontódeos: ausência (estado 0); presença (estado 1).**

Odontódeos inseridos no pré-opérculo são observados no clado composto por *Aspidoras*, *Corydoras habrosus*, *C. paleatus*, *C. ehrhardti*, *C. nattereri*, (*C.* grupo *hastatus*, *C.* grupo *namus*, *C. undulatus*, *C. elegans*), (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus*, (*C. septentrionalis* (*C. acutus*, *C. blochi* e *C.* grupo *barbatus*))), revertendo ao estado primitivo em *C. nattereri*. O gênero *Brochis* e os demais grupos de Corydoradinae, bem como os Loricarioidea restantes, não apresentam odontódeos inseridos no pré-opérculo. Em Loricariidae, odontódeos podem ser vistos na região pré-opercular, porém estes estão inseridos em placas que se sobrepõem ao pré-opérculo. Também observa-se desenvolvimento secundário de odontódeos na região do pré-opérculo em machos de alguns Loricariidae e Corydoradinae (ver caráter 17, abaixo) porém esses odontódeos não seriam homólogos àqueles inseridos no osso.

#### **17. Pré-opérculo - odontódeos (dimorfismo sexual secundário nos machos): ausência (estado 0); presença (estado 1) (Fig. 20).**

Desenvolvimento secundário de odontódeos na região do pré-opérculo de machos não é observado entre as famílias Nematogenyidae, Trichomycteridae, Scoloplacidae, Astroblepidae e para a subfamília Callichthyinae. Nas espécies de *Corydoras* grupo *barbatus*, os machos adultos apresentam um desenvolvimento de odontódeos inseridos em pequenas papilas, na região pré-opercular, algumas vezes atingindo o opérculo e a extremidade do

focinho. Desenvolvimento secundário de odontódeos na região do pré-opérculo de machos adultos também é observado em *Aspidoras virgulatus* e algumas espécies de Loricariidae (e.g. *Rineloricaria* Bleeker, 1862), porém esse surgimento é mais parcimoniosamente interpretado como homoplásico. Desenvolvimento secundário de odontódeos em outras regiões do corpo também é conhecido para outras espécie de Loricariidae (e.g. *Otocinclus flexilis* Cope, 1894 e *O. vittatus* Regan, 1904; AQUINO, 1994).

**18. Pré-opérculo - canal sensorial: poro 5 na porção mediana do osso (estado 0) (Fig. 19A); poro 5 na extremidade anterior do osso (estado 1) (Fig. 19B-C).**

Em Astroblepidae, alguns Loricariidae e na subfamília Callichthyinae, o pré-opérculo é um osso esguio, apresentando três poros do canal sensorial que se abrem na extremidade posterior, no meio do osso e entre essas duas aberturas, respectivamente. Em *Scoloplax dicra* Bailey & Baskin, 1976 (SCHAEFER, 1990) existem apenas dois poros, no meio do osso e na extremidade posterior, respectivamente. Apesar de haver variações entre as famílias quanto a homologia dos dois poros posteriores, em todos esses Loricarioidea (inclusive *Scoloplax dicra*), o poro situado mais anteriormente (no meio do osso) corresponde ao poro 5 de outros Siluriformes (SCHAEFER, 1988) e este nunca é observado na extremidade anterior do pré-opérculo. Nas demais espécies de *Scoloplax* Bailey & Baskin, alguns Trichomycteridae (SCHAEFER, 1990) e alguns Loricariidae (ARRATIA & HUAQUIN, 1995) não há um canal sensorial no pré-opérculo. Em *Nematogenys* Girard, 1854, o canal do pré-opérculo apresenta cinco poros, condição também observada em outros Siluriformes (SCHAEFER, 1988; 1990; ARRATIA & HUAQUIN, *op. cit.*). Nos grupos de espécie de *Corydoras* e nos gêneros *Aspidoras* e *Brochis*, o canal sensorial do pré-opérculo também se abre em três poros, porém o poro 5

encontra-se na extremidade anterior do osso, junto a articulação entre o quadrado e o ângulo-articular.

### **Palatino e Arco mandibular**

#### **19. Palatino - forma: compacta (estado 0) (Fig. 21A); delgado (estado 1) (Fig. 21B).**

Na maioria dos Loricarioidea, o palatino é um osso compacto, com um processo postero-lateral relativamente curto e está associado com o arco mandibular e suspensório. Em *Corydoras stenocephalus* e no clado (*C. acutus*, *C. blochi* e *C. grupo barbatus*), o palatino é um osso bastante alongado com uma forma delgada e com o processo postero-lateral bem desenvolvido. Esta última condição também pode ser observada em alguns Trichomycteridae (W. Costa, comunic. pess.).

#### **20. Pré-maxila - processo dorsal: ausência (estado 0) (Fig. 22B); presença (estado 1) (Fig. 22A).**

Em Nematogenyidae (ARRATIA & GARRIDO, 1975), Scoloplacidae (SCHAEFER, 1990), Trichomycteridae e Loricariidae o pré-maxilar apresenta um formato retangular ou arredondado em vista dorsal. Em Callichthyinae, apesar da redução desse osso, o formato é o mesmo observado para as outras famílias de Loricarioidea. Em Corydoradinae, o pré-maxilar é retangular porém com um pequeno processo dirigido postero-dorsalmente. Em Astroblepidae, *Hoplosternum* e *Dianema* também é possível notar-se um processo no pré-maxilar como visto em Corydoradinae, porém muito reduzido nos dois gêneros de Callichthyinae. O aparecimento desse processo em Corydoradinae, em Astroblepidae e no clado (*Hoplosternum* + *Dianema*) é mais parcimoniosamente interpretado como

independentemente derivado. Em outros Teleostei, também pode-se observar um processo dorsal na pré-maxila (P. Buckup, comunic. pess.).

**21. Ângulo-articular - lâmina dorsal: ausência (estado 0) (Fig. 23A); presença (estado 1) (Fig. 23B).**

Em Siluriformes, a mandíbula é composta somente pelo dentário e pelo ângulo-articular, sendo que este encontra-se fusionado ao retro-articular (DE PINNA, 1993). Entre os Loricarioidea, Scoloplacidae, Loricariidae e Callichthyinae apresentam o ângulo-articular alongado em um eixo longitudinal, com um formato retangular. Trichomycteridae e Astroblepidae possuem anteriormente, junto ao processo coronóide do dentário, um processo dorsal no ângulo-articular conferindo ao osso um aspecto triangular. No clado composto (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus*, (*C. septentrionalis* (*C. acutus*, *C. blochi* e *C. grupo barbatus*))), em *C. nattereri*, em *C. paleatus* e no clado (*C. arcuatus* (*C. grupo punctatus* (*C. triseriatus* (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*))))))), com reversão em *C. triseriatus*, o ângulo-articular apresenta um processo laminar que percorre toda a sua extensão dorsal. Apesar de também haver um processo dorsal no ângulo-articular de Trichomycteridae e Astroblepidae, a forma e a posição deste processo é diferente daquela encontrada naqueles grupos de Corydoradinae.

**Série opercular**

**22. Interopérculo - odontódeos: ausência (estado 0); presença (estado 1).**

Entre os Loricarioidea, a família Trichomycteridae apresenta como uma de suas autapomorfias a presença de uma expansão ventral no interopérculo que sustenta odontódeos

em sua extremidade distal (DE PINNA, 1992). No clado (*C. septentrionalis* (*C. acutus*, *C. blochi* e *C. grupo barbatus*)) há pequenos odontódeos inseridos no interopérculo, semelhantes àqueles encontrados nos infra-orbitais, pré-opérculo e opérculo. Diferente de Trichomycteridae, os odontódeos neste clado de Corydoradinae não se restringem a uma área do interopérculo, estando dispersos na superfície deste osso. Além disso, em Trichomycteridae, o tamanho e o número de odontódeos no interopérculo é muito maior. Em Loricariidae e Scoloplacidae, este caráter não é comparável, uma vez que nestas famílias há perda do interopérculo (SCHAEFER, 1990). Os demais Loricarioidea não apresentam odontódeos no interopérculo.

**23. Opérculo - margem livre: sem ângulo (estado 0) (Fig. 16B); angulado (estado 1) (Fig. 16A).**

Nematogenyidae (BASKIN, 1972: fig. 52), Trichomycteridae, Scoloplacidae, Astroblepidae, Loricariidae e a maioria de Callichthyidae apresentam o opérculo com um formato triangular ou oval, com a região postero-ventral contínua, sem ângulos. No clado *Aspidoras*, *Corydoras habrosus*, *C. paleatus*, *C. ehrhardti*, *C. nattereri*, (*C. grupo hastatus*, *C. grupo nanus*, *C. undulatus*, *C. elegans*), (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus*, (*C. septentrionalis* (*C. acutus*, *C. blochi* e *C. grupo barbatus*))) e no clado (*C. triseriatus* (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*))))), a margem livre do opérculo forma um ângulo de aproximadamente 90° entre as bordas ventral e posterior. Reversão desse estado ocorre em *Brochis*, *C. grupo hastatus* e no clado (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus*, (*C. septentrionalis* (*C. acutus*, *C. blochi* e *C. grupo barbatus*))), revertendo ao estado derivado em *C. prionotus*. Em *Corydoras*

grupo *barbatus* este caráter foi codificado como “?”, uma vez que é variável entre *C. macropterus* e *C. barbatus*.

#### **24. Opérculo - odontódeos: presença (estado 0); ausência (estado 1).**

Odontódeos no opérculo podem ser encontrados nas famílias Trichomycteridae, Loricariidae, Scoloplacidae e maioria de Callichthyidae. Em Nematogenyidae (BASKIN, 1973; SCHAEFER, 1990), Astroblepidae e, entre os Corydoradinae, em *Corydoras* grupo *hastatus* e no clado (*C. flaveolus* (*C. arcuatus* (*C. grupo punctatus* (*C. triseriatus* (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*)))))) o opérculo não sustenta odontódeos. Apesar do surgimento de odontódeos ser uma condição derivada para Siluriformes, trata-se de uma condição primitiva para Loricarioidea. Entre os “Loricarioidea avançados” (*i.e.* Callichthyidae, Scoloplacidae, Astroblepidae e Loricariidae), com exceção de Astroblepidae, todos os seus representantes apresentam opérculo com odontódeos. A ausência de odontódeos nesse osso naqueles grupos de Corydoradinae e Astroblepidae é mais parcimoniosamente interpretada como uma perda secundária independentemente derivada nestes três grupos.

#### **Esqueleto axial e nadadeiras ímpares**

#### **25. Vértébras - número total: maior ou igual a 27 (estado 0); 25 - 26 (estado 1).**

Entre as famílias de Loricarioidea, o número total de vértebras é um tanto variável. Nematogenyidae (SCHAEFER, 1990) e Trichomycteridae possuem 40 ou mais vértebras, número também observado em outros Siluriformes como *Diplomystes* Bleeker, 1863 (AZPELICUETA, 1994) e *Mystus* Scopoli, 1777 (ROBERTS, 1994); aproximadamente 30 é o número observado em Loricariidae, Astroblepidae e na subfamília Callichthyinae. Em

*Scoloplax dicra* (SCHAEFER, *op. cit.*) e em parte da subfamília Corydoradinae, podem ser observadas de 27 a 28 vértebras. Apesar dessa variação, redução no número total de vértebras (25 a 26) parece ser derivado para Loricarioidea. Essa condição é observada nas demais espécies de *Scoloplax*, no clado (*C. grupo hastatus*, *C. grupo nanus*, *C. undulatus*, *C. elegans*) e no clado (*C. grupo punctatus* (*C. triseriatus* (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*)))))), com reversão no gênero *Brochis*. Essa condição é entendida como convergências entre esses grupos de Corydoradinae e *Scoloplax*.

**26. Nadadeira dorsal - dimorfismo sexual, alongamento dos três primeiros raios ramificados: ausência (estado 0) (Fig. 24); presença (estado 1) (Fig. 25).**

Os machos de *Corydoras* grupo *barbatus* apresentam os três primeiros raios ramificados da nadadeira dorsal cerca de duas vezes e meia maiores que o espinho dorsal, conferindo a nadadeira uma forma lanceolada. Nos demais Loricarioidea, os raios ramificados da nadadeira dorsal são do mesmo tamanho ou pouco maiores que o espinho dorsal, e a nadadeira apresenta um formato arredondado. Além disso, não há dimorfismo sexual com relação a nadadeira dorsal. Em algumas *Corydoras* (e.g. *C. melanistius* e *C. bicolor*) existe um alongamento dos dois primeiros raios ramificados da nadadeira dorsal, porém acompanhado de um prolongamento do espinho dorsal dando um aspecto triangular a nadadeira. No entanto, essa característica ocorre tanto em machos quanto em fêmeas.

**27. Nadadeira anal - raios: delgados (estado 0) (Fig. 26); espessos (estado 1) (Fig. 27).**

Nas espécies do gênero *Brochis*, todos os raios da nadadeira anal são muito aumentados quanto à sua espessura, restando um pequeno espaço interradianal, que é ainda menor junto à base da nadadeira. Nos demais Loricarioidea, os raios da nadadeira anal são bem mais delgados, havendo uma maior área interradianal. Condição semelhante a de *Brochis* pode ser observada em alguns Loricariidae, sendo uma característica homoplásica para esses grupos.

**28. Nadadeira caudal - raios: delgados (estado 0) (Fig. 28); espessos (estado 1) (Fig. 29).**

Em Trichomycteridae, Scoloplacidae, Astroblepidae, maior parte de Loricariidae e Callichthyidae, os raios da nadadeira caudal são finos e delgados. Em alguns exemplares maiores de Loricariidae (e.g. *Hypostomus* Lacépède, 1803), *Lepthoplosternum*, *Megalechis* e *Hoplosternum*, os raios principais não-ramificados da nadadeira caudal e os raios procurrentes são mais espessos que os raios principais ramificados. Em *Brochis*, há um espessamento de todos os raios (principais e procurrentes) da nadadeira caudal. A disposição dos raios e a área disponível entre esses raios é semelhante àquela vista para a nadadeira anal deste gênero (caráter 27, acima).

## Cintura e nadadeiras peitorais

**29. Coracóide - expansões mediais: cobertas por pele (estado 0) (Fig. 30B); expostas (estado 1) (Fig. 31); expostas tocando-se na linha média ventral (estado 2) (Fig. 30A).**

Expansões mediais no processo posterior do coracóide não são vistas em Trichomycteridae, Nematogenyidae, Loricariidae, Astroblepidae e Scoloplacidae (REIS, 1993). Em Callichthyidae, o processo posterior do coracóide apresenta expansões mediais cobertas por pele em *Callichthys* e *Aspidoras* e expostas nos demais gêneros, com expansões muito desenvolvidas em *Brochis*, *Dianema*, *Megalechis* e algumas espécies de *Hoplosternum*, conforme REIS (*op. cit.*). Entretanto, as espécies de *Corydoras* grupo *barbatus* também apresentam as expansões mediais do coracóide cobertas por pele. Além disso, expansões mediais bem desenvolvidas, tocando-se na linha média ventral, também podem ser observadas em *Corydoras eques* e em *Corydoras* grupo *rabauti*. O surgimento de expansões mediais expostas é mais parcimoniosamente interpretado como tendo ocorrido no ancestral de Callichthyidae, com reversões independentes em *Callichthys*, *Aspidoras* e em *Corydoras* grupo *barbatus*. A aquisição do estado 2 parece ter ocorrido independentemente para aqueles gêneros de Callichthyinae e para o clado (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*)).

**30. Espinho peitoral - dimorfismo sexual secundário, alongamento nos machos: ausência (estado 0); presença (estado 1) (Fig. 32).**

Em Trichomycteridae, Scoloplacidae, Loricariidae e Astroblepidae não é observado um dimorfismo sexual secundário no espinho peitoral, sendo o espinho de mesmo tamanho ou pouco maior nos machos. Em *Corydoras* grupo *barbatus*, o espinho peitoral de machos maduros sofre um alongamento em sua porção não ossificada, chegando a ultrapassar a

origem da nadadeira pélvica. Em Corydoradinae, dimorfismo sexual no espinho peitoral também é observado em *Aspidoras virgulatus*. *Hoplosternum littorale* e as espécies do gênero *Megalechis* também apresentam dimorfismo sexual, com desenvolvimento do espinho peitoral dos machos (REIS, 1997), porém nestes, o espinho peitoral é inteiramente ossificado, não havendo alongamento em uma porção não ossificada. Nos dois gêneros, o espinho ainda sofre uma torção de aproximadamente 90° para cima em sua extremidade distal (REIS, *op. cit.*). O surgimento desse estado em *Aspidoras virgulatus* e em *Corydoras grupo barbatus* é mais parcimoniosamente interpretado como convergência.

### **31. Espinho peitoral - porção ossificada: igual ou maior que os raios ramificados (estado 0); curta (estado 1).**

Conforme observado por REIS (1993), o espinho peitoral em *Aspidoras* é constituído por uma porção ossificada e uma porção distal segmentada e não ossificada bem desenvolvida. Neste gênero, a porção ossificada é menor que os raios ramificados da nadadeira peitoral. Condição semelhante à *Aspidoras* também pode ser observada em *Nematogenys* (DE PINNA, 1992). Loricariidae, Scoloplacidae e maioria de Callichthyidae apresentam o espinho peitoral quase inteiramente ou inteiramente ossificado, com seu tamanho igual ou maior que os raios ramificados da nadadeira peitoral. Entretanto, as espécies de *Corydoras grupo barbatus* também possuem a parte ossificada do espinho peitoral menor que os raios ramificados. O alongamento do espinho peitoral em machos maduros deste grupo ocorre na porção distal não ossificada (caráter 30, acima). A aquisição deste estado em *Aspidoras* e em *Corydoras grupo barbatus* parece ter surgido independentemente.

**32. Espinho peitoral - margem posterior: serreada (estado 0) (Fig. 33A-B); lisa (estado 1) (Fig. 33C).**

Em grande parte de Siluriformes, o primeiro raio da nadadeira peitoral tem seus elementos coossificados em um espinho rígido e não segmentado, com a margem posterior serreada (REED, 1924; DE PINNA, 1992). Entre os Loricarioidea, Nematogenyidae, alguns Loricariidae, *Scoloplax dolicholophia* (SCHAEFER, 1990) e Callichthyidae apresentam a margem posterior do espinho peitoral serreada e muito desenvolvida. Em Trichomycteridae, Astroblepidae e alguns Loricariidae, o primeiro raio da nadadeira peitoral não é modificado em um espinho, não havendo um serreado em sua margem posterior. As demais espécies de *Scoloplax* (SCHAEFER, *op. cit.*) e *Corydoras garbei* apresentam o primeiro raio da nadadeira peitoral modificado em um espinho, porém, este não apresenta um serreado em sua margem posterior, que é totalmente lisa.

### **Cintura pélvica**

**33. Basipterígio - forma do processo interno: pontiaguda (estado 0) (Fig. 34A);  
expandida (estado 1) (Fig. 34B, 35).**

Entre os Siluriformes, um basipterígio com dois processos anteriormente é a condição primitiva, observada em *Diplomystes* (FINK & FINK, 1981). Entre os Loricarioidea, essa condição pode ser observada em várias famílias, com um certo grau de redução no processo interno. Os representantes de Callichthyidae apresentam a cintura pélvica bastante modificada (REIS, 1993), com o processo interno junto a linha média do basipterígio com um prolongamento dorsal, e com o processo externo, laminar e reduzido, situado lateralmente.

Em Trichomycteridae, Loricariidae e Astroblepidae, o processo interno do basipterígio apresenta sua extremidade livre em ponta. Apesar das várias modificações ocorridas na cintura pélvica de Callichthyidae, um processo interno pontiagudo também é observado em *Callichthys*, *Lepthoplosternum*, *Megalechis*, *Hoplosternum* e *Dianema*. Na subfamília Corydoradinae, o processo interno do basipterígio apresenta sua extremidade livre expandida como uma lâmina. A cintura pélvica em Scoloplacidae é bastante modificada não sendo possível diferenciar processos interno e externo no basipterígio.

**34. Basipterígio - forma do processo externo: alongada (estado 0)** (SCHAEFER, 1987: fig. 14); **reduzida (estado 1)** (Fig. 34A, 35); **com um pequeno prolongamento posterior (estado 2)** (Fig. 34B).

De acordo com o observado por REIS (1993), o processo externo do basipterígio em Callichthyidae é reduzido, com um formato laminar e situado lateralmente. Nos demais Loricarioidea, o processo externo é bem alongado (com exceção de alguns Loricariidae, onde também é laminar [*e.g. Rineloricaria*]) e situado anteriormente. Em *Corydoras* grupo *punctatus*, o processo externo do basipterígio situa-se lateralmente, porém, apresenta um pequeno prolongamento voltado posteriormente, quase tocando o processo isquiático, quando este é muito desenvolvido, em algumas espécies. Como citado no caráter 33 acima, em Scoloplacidae esse caráter não é comparável.

**35. Basipterígio - forma do processo isquiático: reduzida ou prolongada posteriormente (estado 0) (SCHAEFER, 1987: fig. 14); falciforme (estado 1) (Fig. 34); falciforme com um processo posterior (estado 2) (Fig. 35).**

Assim como os processos interno e externo, o processo isquiático do basipterígio também é bastante modificado em Callichthyidae, dividido em uma porção dorsal e outra ventral (REIS, 1993). Em outros Loricarioidea, este processo, assim como o corpo do basipterígio, são planos horizontalmente e não elevados medianamente como observado em Callichthyidae. *Copionodon*, *Trichogenes* e alguns Trichomycterinae apresentam o processo isquiático bem reduzido; em Astroblepidae e Loricariidae, este processo é prolongado posteriormente, com uma forma laminar em Loricariidae. Em Callichthyidae, o processo isquiático é falciforme em sua porção ventral, com um grau variável de desenvolvimento desta porção, quase tocando o processo externo em alguns grupos de *Corydoras* (Fig. 34B). No clado formado por (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*))), o processo isquiático, além de ter um formato falciforme, também apresenta um pequeno processo posterior.

#### **Outros caracteres**

**36. Colorido - faixa escura ao longo da junção das placas laterais terminando em uma mancha marginada por faixas brancas na nadadeira caudal: ausência (estado 0); presença (estado 1) (Fig. 36).**

As espécies de *Corydoras* grupo *hastatus* apresentam um padrão de colorido único, marcado pela presença de uma faixa escura ao longo da junção das placas laterais do corpo e terminando em uma mancha caudal marginada por faixas brancas (SCHAEFER ET AL., 1989).

Esta mancha caudal é maior em *Corydoras hastatus*, enquanto a faixa longitudinal é mais acentuada em *C. pygmaeus*. Mancha na nadadeira caudal também pode ser vista em outras espécies de *Corydoras* (e.g. *C. panda*, *C. caudimaculatus* Rössel, 1961), porém nestas espécies, a mancha nunca é delimitada por faixas brancas e ocorre somente no pedúnculo caudal, não alcançando os raios da nadadeira como ocorre em *C. hastatus* e *C. pygmaeus*. Uma faixa longitudinal também pode ser vista em várias espécies de *Corydoras* (e.g. *C. nattereri*, *C. prionotus*), porém nunca terminando em uma mancha caudal.

**37. Colorido - faixa escura entre a nadadeira pélvica e a nadadeira anal: ausência (estado 0); presença (estado 1) (Fig. 36).**

*Corydoras* grupo *hastatus* também apresenta como padrão de colorido exclusivo, uma faixa escura bastante conspícua entre o último raio da nadadeira pélvica e a origem da nadadeira anal (SCHAEFER ET AL., 1989). Este padrão não é observado em nenhum outro representante de Loricarioidea.

**38. Colorido - faixa escura entre a porção anterior da placa nugal e a base da nadadeira caudal: ausência (estado 0); presença (estado 1) (Fig. 37).**

*Corydoras* grupo *rabauti* apresenta um padrão de colorido caracterizado pela presença de uma faixa escura transversal entre a extremidade anterior da placa nugal e a porção inferior do pedúnculo caudal. Algumas espécies de *Corydoras* (e.g. *C. metae*, *C. melini* Lonnberg & Rendahl, 1930) apresentam um padrão de colorido onde há uma faixa transversal alcançando o pedúnculo caudal. Entretanto, nestas espécies, a faixa escura parte dos primeiros raios da nadadeira dorsal, e não da placa nugal, como visto em *Corydoras rabauti* e *C. zygatus*.

**39. Colorido - faixa escura em arco entre a extremidade do focinho, percorrendo a porção dorsal do corpo, e o pedúnculo caudal: ausência (estado 0); presença (estado 1)**

(Fig. 38).

*Corydoras arcuatus* apresenta um padrão de colorido bastante conspícuo, caracterizado pela presença de uma faixa em arco, que parte do focinho, atravessando o olho, percorrendo a parte superior das placas dorsolaterais do corpo e terminando em uma placa ventrolateral do pedúnculo caudal. Um colorido semelhante também pode ser observado em *Corydoras narcissus* Nijssen & Isbrücker, 1980 (BURGESS, 1989: pl. 172) e *C. gracilis*. Em nenhum outro Loricarioidea este padrão de colorido é observado.

**40. Papila urogenital nos machos - forma: afilada ou bastoniforme (estado 0) (Fig. 39B); lanceolada (estado 1) (Fig. 39A).**

A papila urogenital nos machos de Loricarioidea apresenta um formato filiforme ou em bastão, diferenciando-se das fêmeas apenas pelo seu comprimento (sendo maior nos machos). Em Corydoradinae, a papila urogenital das fêmeas tem a forma semelhante aos outros Loricarioidea, porém os machos apresentam a papila urogenital com um formato lanceolado.

**41. Comportamento - locomoção junto ao fundo: presença (estado 0); ausência (estado 1)**  
(Fig. 40).

A maioria dos Loricarioidea (Nematogenyidae, Scoloplacidae, Loricariidae e Astroblepidae), tem o hábito de viver junto ao substrato, sendo peixes de comportamento mais

estático em termos de locomoção. Esta condição também é observada na maioria dos Trichomycteridae e Callichthyidae. Entretanto alguns Trichomycteridae (e.g. *Trichogenes*), e, conforme REIS (1993), *Dianema* e espécies de *Corydoras* grupo *hastatus*, possuem o hábito de nadar à meia-água em pequenos cardumes.

### III. Observações

Em 1993, REIS, em sua filogenia de Callichthyidae, sugeriu 25 caracteres que definem Corydoradinae e grupos monofiléticos dentro desta subfamília. Entre estes dados, 22 foram utilizados para a construção da matriz de caracteres no presente trabalho, sendo que cinco caracteres (neste estudo, 2, 8, 10, 28 e 30) foram reinterpretados. Os caracteres tamanho da fontanela frontal, processo supra-occipital em contato com a placa pré-dorsal e projeção anterior no primeiro epibrânquial não foram utilizados para a construção da matriz. Comentários sobre estes três caracteres serão feitos na “Discussão”.

A seguir são listados os caracteres de REIS (1993), aqui utilizados, com seus respectivos estados. A codificação dos estados derivados para os caracteres 46 e 47 é diferente daquela feita pelo autor, apenas com o fim de seguir uma aparente sequência de tamanhos, sendo o código 1 (um) atribuído ao estado reduzido e o código 2 (dois) ao desenvolvido. Uma vez que estes caracteres foram amplamente discutidos e ilustrados por REIS (*op. cit.*), não serão feitos comentários sobre estes caracteres neste trabalho.

42. Supra-occipital - fossa: ausência (estado 0); presença (estado 1).

43. Segundo ossículo da linha lateral - forma: tubular (estado 0); com expansões laminares (estado 1); com expansões laminares muito desenvolvidas (estado 2).

44. Infra-orbitais - exposição: ausência (estado 0); presença (estado 1).

45. Infra-orbitais - articulação com a hiomandíbula: ausência (estado 0); presença (estado 1).
46. Infra-orbital 1 - expansão interna: ausente (estado 0); reduzida (estado 1); desenvolvida (estado 2).
47. Infra-orbital 2 - expansão interna: ausente (estado 0); reduzida (estado 1); desenvolvida (estado 2).
48. Hipial dorsal - ausência (estado 0); presença (estado 1).
49. Hiomandíbula - sutura com o metapterigóide: ausência (estado 0); presença (estado 1).
50. Pré-opérculo - exposição: ausência (estado 0); presença (estado 1).
51. Dentário - dentes: presença (estado 0); ausência (estado 1).
52. Opérculo - quilha para inserção muscular: dirigida postero-dorsalmente (estado 0); dirigida postero-ventralmente (estado 1).
53. Canal aórtico - proteção óssea: ausência (estado 0); presença (estado 1).
54. Nadadeira dorsal - número de raios: 6 a 8 (estado 0); 10 a 18 (estado 1).
55. Nadadeira caudal - forma: arredondada ou truncada (estado 0); bilobada (estado 1).
56. Basipterígio - ligação com uma costela: ausência (estado 0); presença (estado 1).
57. Placa nugal - exposição: ausência (estado 0); presença (estado 1).
58. Lábio inferior - forma: prega de pele (estado 0); uma barbela de cada lado (estado 1).

## DISCUSSÃO

---

De acordo com a presente análise, dos grupos de espécies propostos por NIJSSEN (1970), o único cujo monofiletismo foi corroborado é o grupo *hastatus*, com base em seis sinapomorfias: expansão anterior do infra-orbital 1 reduzida (caráter 8); presença de uma faixa ao longo da junção das placas laterais do corpo terminando em uma mancha na nadadeira caudal (caráter 36); presença de uma faixa entre as nadadeiras pélvica e anal (caráter 37); hábito de nadar a meia-água (caráter 41); margem livre do opérculo sem ângulo (caráter 23; reversão); e ausência de odontódeos no opérculo (caráter 24; homoplásico com outros Corydoradinae, ver explicação abaixo e "Análise Filogenética"). NIJSSEN (*op. cit.*) uniu as espécies deste grupo baseado em seu tamanho reduzido. Miniaturização é um fenômeno que parece ocorrer mais de uma vez em Callichthyidae, bem como em outros peixes de água doce, tanto neotropicais quanto de outras regiões zoogeográficas (WEITZMAN & VARI, 1988; SCHAEFER ET AL., 1989; DE PINNA, 1996). Entretanto, com base em dados deste trabalho e da literatura (SCHAEFER ET AL, *op. cit.*), a miniaturização seria uma característica sinapomórfica para as espécies do grupo *hastatus*, conforme indicado por NIJSSEN (*op. cit.*).

NIJSSEN & ISBRÜCKER (1980a) uniram o grupo *hastatus* com as espécies do grupo *elegans* de NIJSSEN (1970), e com *Corydoras undulatus*, *C. gracilis*, *C. latus* Pearson, 1924 e *C. guapore* Knaack, 1961. Segundo a análise do presente trabalho, com base em dois caracteres, contato entre o infra-orbital 2 e o pterótico-supracleitro (caráter 10; homoplásico com outros grupos de Corydoradinae, ver explicação abaixo) e redução do número total de

vértebras (caráter 25; também homoplásico com outros Corydoradinae, ver explicação abaixo), as espécies de *Corydoras* grupo *hastatus* estariam relacionadas com *C. elegans*, *C. undulatus*, *C. nanus* e *C. napoensis*, as duas últimas mais relacionadas entre si do que com as outras espécies, em um grupo denominado, neste estudo, *C. grupo nanus*, definido pela presença de um processo posterior no órbito-esfenóide (caráter 6). Entretanto, *Corydoras guapore* parece estar mais relacionada com *C. caudimaculatus* do que com as demais espécies acima citadas (como visto em NIJSSEN, *op. cit.*). Isto estaria de acordo com o fato de ambas compartilharem uma grande mancha escura no pedúnculo caudal, condição não observada em outros Loricarioidea, vindo a ser uma característica possivelmente sinapomórfica sugerindo o monofiletismo do grupo *caudimaculatus* de NIJSSEN (*op. cit.*). Contudo, as relações deste grupo com os demais não foram investigadas no presente trabalho.

Os demais grupos de NIJSSEN (1970) e NIJSSEN & ISBRÜCKER (1980a) se mostraram parafiléticos segundo a análise aqui proposta. As espécies *Corydoras punctatus*, *C. trilineatus*, *C. julii*, *C. melanistius*, *C. leucomelas*, *C. schwartzi*, *C. bicolor* e *C. polystictus* se mostraram mais relacionadas entre si do que com as demais espécies do então grupo *punctatus* de NIJSSEN (*op. cit.*). Além disso, estas espécies também estão mais proximamente relacionadas com as espécies *Corydoras cochui* (do então grupo *barbatus* de NIJSSEN [*op. cit.*]), *C. baderi* e *C. axelrodi* (grupo *nattereri*), *C. metae* (grupo *eques*), *C. xinguensis* e *C. haraldschultzi* (grupo *punctatus* de NIJSSEN & ISBRÜCKER [*op. cit.*]), *C. maculifer* (grupo *acutus* [NIJSSEN & ISBRÜCKER, *op. cit.*]) e *C. panda* (grupo *aeneus* [NIJSSEN & ISBRÜCKER *op. cit.*]) formando um grupo monofilético, denominado, neste estudo, *C. grupo punctatus*, definido pela presença de um prolongamento posterior no processo externo do basipterígio (caráter 34), uma característica inédita entre os Loricarioidea. Este grupo se mostrou mais relacionado com o

clado (*Corydoras triseriatus* (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*)))))) com base na redução do número total de vértebras, homoplásico com *Scoloplax* e com o clado (*C. grupo hastatus*, *C. grupo nanus*, *C. elegans* e *C. undulatus*).

Entre as espécies do grupo *barbatus* de NIJSSEN (1970), somente *Corydoras barbatus* e *C. macropterus* formam um grupo monofilético com base em seis caracteres: alongamento do espinho peitoral (caráter 30) e dos três primeiro raios ramificados da nadadeira dorsal (caráter 26; ambos somente nos machos); desenvolvimento secundário de odontódeos na região do pré-opérculo (caráter 17; também só observado em machos); ausência de contato entre o infra-orbital 2 e o pterótico-supracleitro (reversão); expansões mediais do coracóide cobertas por pele (caráter 29; reversão); e porção ossificada do espinho peitoral curta (caráter 31; condição também observada em *Aspidoras*). Entre as demais espécies do então grupo *barbatus*, *Corydoras garbei* forma um grupo monofilético com (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*))), definido por três caracteres: presença de um prolongamento posterior no processo isquiático do basipterígio (caráter 35); contato entre o infra-orbital 2 e o pterótico-supracleitro, também observado nos clados (*C. elegans*, *C. grupo nanus*, *C. undulatus*, *C. grupo hastatus*) e (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus*, (*C. septentrionalis* (*C. acutus*, *C. blochi* e *C. grupo barbatus*))); e presença de uma pequena sutura entre o quadrado e o metapterigóide (caráter 15; também presente em *C. habrosus* e nos mesmos clados do caráter adjacente, com exceção de *C. ellisae*). Outra espécie do grupo *barbatus*, *Corydoras flaveolus*, de acordo com esta análise, é o grupo-irmão do clado (*C. arcuatus* (*C. grupo punctatus* (*C. triseriatus* (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*)))))) ambos compartilhando a perda de odontódeos no opérculo, condição também presente em *C. grupo hastatus*. Uma outra espécie, *Corydoras undulatus*,

demonstrou estar relacionada com *C. grupo nanus*, *C. grupo hastatus* e *C. elegans* (ver explicação acima). As espécies *Corydoras ehrhardti* e *C. paleatus*, juntamente com as espécies *C. habrosus* (do então grupo *punctatus* de NIJSSEN [op. cit.]) e *C. nattereri*, e com os cladogramas (*C. grupo nanus*, *C. elegans*, *C. grupo hastatus*, *C. undulatus*), (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus* (*C. septentrionalis* (*C. grupo barbatus*, *C. blochi*, *C. acutus*))), além do gênero *Aspidoras*, constituem um dos ramos do cladograma de Corydoradinae, definido por três caracteres: odontódeos nos infra-orbitais (caráter 7); odontódeos no pré-opérculo (caráter 16); e margem livre do opérculo com um ângulo de 90° (caráter 23), este último também observado no clado (*Corydoras triseriatus* (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*))))).

As espécies *Corydoras axelrodi* e *C. baderi* do então grupo *nattereri* de NIJSSEN (1970), de acordo com a análise aqui proposta, estão mais relacionadas com as espécies de *C. grupo punctatus* (como explicado acima). Outra espécie do grupo *nattereri*, *Corydoras triseriatus*, forma um grupo monofilético com o clado (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*))))), definido pela presença de um ângulo de 90° na margem livre do opérculo, homoplásico com outros Corydoradinae (ver discussão acima). *Corydoras nattereri*, juntamente com outras espécies de *Corydoras*, constitui um dos ramos do cladograma de Corydoradinae (como explicado acima) com espécies mais relacionadas com o gênero *Aspidoras*.

No grupo *eques* de NIJSSEN (1970), *Corydoras rabauti* e *C. zygatus* formam um grupo, aqui designado *C. grupo rabauti*, cujo monofiletismo é corroborado pela presença de uma faixa transversal entre a placa nugal e a nadadeira caudal (caráter 38). *C. grupo rabauti*, de acordo com esta análise, é o grupo-irmão do gênero *Brochis*, com base na presença de

expansões laterais no mesetmóide (caráter 2; reversão). Este clado, juntamente com *Corydoras eques*, formam um grupo monofilético definido por dois caracteres: contato entre o mesetmóide e o nasal (caráter 4; homoplásico com *C. paleatus*); e expansões mediais dos coracóides expostas e bem desenvolvidas, tocando-se. É interessante notar o monofiletismo do clado (*Corydoras eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*)), como proposto, em parte, por autores no final do século XIX e início do século XX (EIGENMANN & EIGENMANN, 1890; COPE, 1894; RIBEIRO, 1911; ver “Introdução”: item “Comentários sobre trabalhos anteriores evidenciando possíveis relações filogenéticas em Corydoradinae”). Outras espécies do então grupo *eques* (como *Corydoras metae* e *C. arcuatus*) se mostraram mais relacionadas com outros coridoradíneos do que com as outras três espécies citadas. *Corydoras metae*, como discutido anteriormente, constitui, juntamente com outras espécies, o táxon denominado *C. grupo punctatus*, enquanto *Corydoras arcuatus* é o grupo-irmão do clado (*C. grupo punctatus* (*C. triseriatus* (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*)))))) com base na presença de uma lâmina dorsal no ângulo-articular (caráter 21), também observado em *C. paleatus*, *C. nattereri* e no clado (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus* (*C. septentrionalis* (*C. grupo barbatus*, *C. blochi*, *C. acutus*))).

NIJSSEN (1970) uniu seis espécies de *Corydoras* em um grupo denominado *aeneus*, entretanto quatro dessas espécies são sinônimos de *C. aeneus* (NIJSSEN & ISBRÜCKER, 1980a), ficando o grupo restrito a apenas duas espécies, *C. aeneus* e *C. melanotaenia*. De acordo com a presente análise, *Corydoras aeneus* forma um grupo monofilético com o clado (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*)) definido por apresentar o infra-orbital 1 com uma expansão anterior muito desenvolvida, cobrindo toda a região lateral do focinho. Apesar de *Corydoras melanotaenia* não ter sido examinada na presente análise, é possível que em futuros estudos

de filogenia sejam descobertas evidências que demonstrem que essa espécie da bacia do rio Magdalena, nordeste da Colômbia, venha a ser o grupo-irmão de todos os demais coridoradíneos, situados a leste dos Andes. Isto estaria de acordo com os padrões biogeográficos observados para o gênero *Hoplosternum* (REIS, 1997: figs. 1 e 17) e entre os Characiformes, para as espécies do gênero *Hoplias* Gill, 1903 e para família Ctenoluciidae (VARI, 1995: fig. 51) onde os táxons cuja distribuição está restrita a oeste dos Andes têm como grupo-irmão táxons de distribuição cisandina. Entretanto, relações entre *Corydoras melanotaenia* e os demais representantes da subfamília são apenas especulações, sugerindo futuros estudos quanto à filogenia e biogeografia, vindo a refutar ou corroborar tais especulações.

Entre as espécies do grupo *acutus* de NIJSSEN (1970) e NIJSSEN & ISBRÜCKER (1980a), *Corydoras acutus* e *C. blochi*, juntamente com *C. grupo barbatus*, formam um clado monofilético definido pela forma delgada do palatino (caráter 19; homoplásico com *C. stenocephalus*). Esse clado tem como grupo-irmão *Corydoras septentrionalis*, ambos compartilhando três caracteres: presença de pequenos odontódeos no interopérculo (caráter 22); contato entre o infra-orbital 2 e o pterótico-supracleitro; e sutura entre o metapterigóide e o quadrado. Esses dois últimos caracteres são homoplásicos com outros grupos de Corydoradinae (ver discussão acima). *Corydoras ellisae*, assim como as espécies *C. ornatus* (do grupo *punctatus* de NIJSSEN & ISBRÜCKER [*op. cit.*]), *C. reticulatus* (do grupo *punctatus* de NIJSSEN [*op. cit.*] e NIJSSEN & ISBRÜCKER [*op. cit.*]), *C. prionotus*, *C. stenocephalus* e o clado (*C. septentrionalis* (*C. grupo barbatus*, *C. blochi*, *C. acutus*)), constituem um grupo monofilético definido com base em cinco caracteres: mesetmóide alongado (caráter 1); etmóides laterais alongados (caráter 5); margem livre do opérculo sem um ângulo de 90°;

sutura entre o quadrado e o metapterigóide; e presença de uma lâmina dorsal no ângulo-articular. Os três primeiros caracteres tratam-se de reversões e os dois últimos de homoplasias com outros clados de Corydoradinae (ver acima). Como indicado por GOSLINE (1940), as chamadas espécies de *Corydoras* de “focinho longo” provavelmente formam um grupo monofilético (se incluindo *C. macropterus*), sendo que esta característica (o tamanho do focinho) está relacionada com a forma do mesetmóide (ver “Análise filogenética”: caráter 1).

Dentro de um contexto explicitamente cladista, as relações de parentesco entre os representantes da família Callichthyidae só vieram a ser recentemente investigadas por REIS (1993; 1997). Em seu trabalho de 1993, REIS corrobora o monofiletismo de Callichthyidae (com base em 28 caracteres) bem como a divisão em duas subfamílias, indicando o monofiletismo de cada uma com base em 12 caracteres para Callichthyinae e 14 caracteres para Corydoradinae. Além disso, o autor torna bem resolvidas as relações entre os gêneros da subfamília Callichthyinae (Fig. 3), indicando *Callichthys* como grupo-irmão dos demais gêneros, *Hoplosternum* grupo *pectorale* (*Lepthoplosternum*) como grupo-irmão dos calictíneos não-*Callichthys*, e *Hoplosternum* grupo *thoracatum* (*Megalechis*) como grupo-irmão de *Dianema* + *Hoplosternum* grupo *littorale* (*Hoplosternum* senso stricto). Entre os representantes de Corydoradinae, REIS (1993) propõe que *Corydoras* e *Brochis*, formariam um grupo monofilético (com base em cinco caracteres) sendo *Aspidoras* o grupo-irmão desse clado. Entretanto, nenhuma sinapomorfia foi encontrada para as espécies de *Corydoras*, indicando um possível parafiletismo para o gênero.

No presente estudo, o monofiletismo de Corydoradinae foi confirmado com base em mais dez caracteres, além daqueles propostos por REIS (1993): etmóides laterais compactos; expansão anterior do infra-orbital 1 desenvolvida; primeiro hipobranquial robusto (caráter

11); segundo hipobranquial bem ossificado (caráter 12); extremidade proximal do quinto ceratobranquial alongada (caráter 13); hiomandíbula alongada (caráter 14); poro 5 do pré-opérculo situado na extremidade anterior (caráter 18); processo dorsal na pré-maxila (caráter 20); processo interno do basipterígio pontiagudo (caráter 33); e papila urogenital lanceolada nos machos (caráter 40). O monofiletismo do gênero *Brochis* foi confirmado por mais sete caracteres: mesetmóide alongado (reversão); etmóides laterais alongados (reversão); placa anterior ao infra-orbital 1 (caráter 9); margem livre do opérculo sem um ângulo de 90° (reversão); número total de vértebras maior que 27 (reversão); espessamento dos raios da nadadeira anal (caráter 27) e da nadadeira caudal (caráter 28). O monofiletismo de *Aspidoras* também foi confirmado com base em mais dois caracteres: expansões mediais do coracóide cobertas por pele (reversão); e porção ossificada do espinho peitoral curta (homoplásico com *Corydoras* grupo *barbatus*). Como indicado por REIS (*op. cit.*), o parafiletismo de *Corydoras* foi confirmado. Todavia, algumas espécies de *Corydoras* se mostraram mais relacionados com o gênero *Aspidoras* do que com *Brochis*, contrariando a hipótese de REIS (*op. cit.*) de que *Corydoras* e *Brochis* formariam um grupo monofilético. A seguir, são listados e discutidos os cinco caracteres propostos por REIS (*op. cit.*), não confirmados na presente análise, que definiriam o monofiletismo de *Corydoras* + *Brochis*.

**1- Expansão interna do primeiro infra-orbital** (ver “Análise Filogenética”: caráter 46). De acordo com REIS (1993), nos gêneros *Callichthys*, *Lepthoplosternum*, *Megalechis*, *Hoplosternum*, *Dianema* e *Aspidoras* o infra-orbital 1 apresenta uma expansão laminar interna que forma a parede e parte do assoalho da cavidade ocular. Segundo REIS (*op. cit.*), os gêneros *Corydoras* e *Brochis* apresentam essa expansão interna bem reduzida. Como nos demais Loricarioidea não há expansão interna em ossos infra-orbitais, REIS (*op. cit.*) interpretou essa

condição como tendo surgido no ancestral de Callichthyidae, sofrendo uma redução no clado *Corydoras* + *Brochis*. De acordo com os resultados da presente análise, o surgimento de uma expansão laminar interna teria surgido, de fato, no ancestral de Callichthyidae (o que estaria de acordo com a hipótese de REIS [*op. cit.*]). Entretanto, redução na expansão interna do primeiro infra-orbital é mais parcimoniosamente interpretado como tendo surgido na base de Corydoradinae, com uma reversão, em *Aspidoras*, à condição observada em Callichthyinae.

**2- Desenvolvimento das expansões mediais dos coracóides** (ver “Análise Filogenética”: caráter 29). REIS (1993) observou expansões mediais dos coracóides desenvolvidas e expostas em todos os gêneros de Callichthyidae, com exceção de *Callichthys* e *Aspidoras*. REIS (*op. cit.*) também observou uma condição onde essas expansões mediais são muito desenvolvidas, tocando-se ou quase tocando-se ao longo da linha média ventral, em *Megalechis*, *Dianema*, *Brochis* e algumas espécies de *Hoplosternum*. Segundo REIS (*op. cit.*), expansões mediais desenvolvidas e expostas teriam surgido no ancestral de calictíneos não-*Callichthys*, sendo esta condição homoplásica com o surgimento no ancestral de *Corydoras* + *Brochis*. Além disso, em seu trabalho, REIS (*op. cit.*) indicou expansões dos coracóides muito desenvolvidas como uma autapomorfia para o clado (*Megalechis* (*Dianema* + *Hoplosternum*)) e para o gênero *Brochis*. Segundo a hipótese aqui proposta, surgimento de expansões dos coracóides desenvolvidas e expostas ocorre duas vezes em Callichthyidae, no clado (*Lepthoplosternum* (*Megalechis* (*Dianema* + *Hoplosternum*))) (conforme REIS [*op. cit.*]) e no ancestral de Corydoradinae, revertendo, em *Aspidoras* e *Corydoras* grupo *barbatus*, ao estado observado em *Callichthys* e outros Loricarioidea (expansões não desenvolvidas e cobertas por pele).

**3- Ausência de uma ligação entre uma costela e o basipterígio** (ver “Análise Filogenética”: caráter 56). De acordo com REIS (1993), uma ligação entre o basipterígio e uma costela pode

ser observado em todos os representantes de Callichthyidae, exceto nos gêneros *Corydoras* e *Brochis* (como visto também nos demais Loricarioidea). Segundo REIS (*op. cit.*) duas hipóteses podem ser erigidas de acordo com a distribuição desse estado (ligação entre basipterígio e costela) em Callichthyidae, surgindo na base de Callichthyidae com uma subsequente reversão no ancestral de *Corydoras* + *Brochis*, e surgimento independente desta ligação em Callichthyinae e no gênero *Aspidoras*. De acordo com os resultados da presente análise, esta última hipótese seria a mais parcimoniosa.

**4- Contato entre o infra-orbital 2 e o pterótico-supracleitro** (ver “Análise Filogenética”: caráter 10). Segundo REIS (1993), entre os Loricarioidea, contato entre o pterótico-supracleitro e o segundo infra-orbital pode ser observado somente em *Hoplosternum*, *Brochis* e algumas espécies de *Corydoras*. De acordo com REIS (*op. cit.*), esta condição seria uma autapomorfia do gênero *Hoplosternum* e do clado *Corydoras* + *Brochis*. Entretanto, segundo os resultados do presente estudo, esta condição só ocorre nos clados (*Corydoras* grupo *hastatus*, *C.* grupo *nanus*, *C. undulatus*, *C. elegans*), (*C. septentrionalis* (*C.* grupo *barbatus*, *C. blochi*, *C. acutus*)) com reversão em *C.* grupo *barbatus*, e no clado (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C.* grupo *rabauti* + *Brochis*))))).

**5- Contato entre o processo supra-occipital e a placa pré-dorsal.** REIS (1993) observou esta condição somente nas espécies de *Corydoras* e *Brochis*, não ocorrendo em nenhum outro Loricarioidea, indicando este estado como exclusivo para o clado *Corydoras* + *Brochis*. De acordo com o presente estudo, esta condição se mostrou variável a nível populacional entre as espécies de *Aspidoras* (BRITTO, no prelo) e *Corydoras*, e foi, na presente análise, rejeitado, apesar de ser constante nos exemplares aqui examinados de *Brochis*.

Além dos cinco caracteres acima citados, outros dois caracteres propostos por REIS (1993) foram rejeitados na presente análise:

- **Redução da fontanela frontal.** Esta condição foi proposta por REIS (1993) como uma autapomorfia para *Aspidoras*, porém de acordo com o presente estudo, este estado é variável entre as espécies do gênero, como indicado também por NIJSSEN & ISBRÜCKER (1976) e WEITZMAN & BALPH (1979).

- **Projeção anterior no primeiro epibranchial.** Entre os Loricarioidea, REIS (1993) observou este estado somente em *Aspidoras*, *Brochis* e *Corydoras*, indicando este caráter como uma sinapomorfia para estes gêneros. Entretanto, de acordo com o observado no presente estudo, esta condição também é observada em Callichthyinae, tratando-se, então, de uma autapomorfia para a família.

## Conclusões

De acordo com a hipótese ilustrada no cladograma consensual da figura 9, é possível notar a divisão da subfamília Corydoradinae em dois ramos principais. O clado composto por (*Corydoras flaveolus* (*C. arcuatus* (*C. grupo punctatus* (*C. triseriatus* (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*)))))) tem suas relações relativamente bem resolvidas, apesar do reduzido número de sinapomorfias para cada um de seus nós (ver discussão acima e tabela IV). O outro ramo de Corydoradinae, entretanto, apresenta uma politomia constituída por *Aspidoras*, *Corydoras habrosus*, *C. paleatus*, *C. ehrhardti*, *C. nattereri*, (*C. grupo hastatus*, *C. grupo nanus*, *C. elegans*, *C. undulatus*), (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus*, (*C. septentrionalis* (*C. grupo barbatus*, *C. blochi*, *C. acutus*)) sugerindo futuras investigações nesse grupo para que mais caracteres sejam levantados, a fim

de tornar melhor resolvidas as relações desse clado. Porém, é possível notar grupos monofiléticos como (*C. grupo hastatus*, *C. grupo nanus*, *C. elegans*, *C. undulatus*) e (*C. septentrionalis* (*C. grupo barbatus*, *C. blochi*, *C. acutus*)) apesar das relações dentro de cada um desses agrupamentos não estarem bem resolvidas.

Várias propostas de classificação para a subfamília podem ser inferidas a partir dos resultados da presente análise. Como consequência do parafiletismo de *Corydoras*, é evidente que uma nova proposta de classificação, onde todas as categorias taxonômicas sejam monofiléticas, irá resultar na criação de novos nomes e/ou revalidação ou supressão de nomes pré-existentes. Na opinião deste autor, uma proposta que levaria a um menor número de alterações na atual classificação de Corydoradinae seria restringir o nome *Corydoras* para o clado (*C. flaveolus* (*C. arcuatus* (*C. grupo punctatus* (*C. triseriatus* (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*))))))))), uma vez que a espécie-tipo do gênero, *C. punctatus*, está incluída neste grupo. Como consequência, o gênero *Brochis* seria sinonimizado a *Corydoras*, enquanto o nome *Aspidoras* teria seu conceito ampliado, abrangendo as espécies do outro ramo do cladograma de Corydoradinae. Entretanto, em cada um desses ramos há grupos monofiléticos que mereceriam receber o status de categoria taxonômica, como *Corydoras grupo barbatus* (definido com base em seis caracteres, três derivados uma única vez), *C. grupo hastatus* (cinco caracteres, quatro inéditos), *Brochis* (nove caracteres, cinco inéditos) e *Aspidoras* (como definido atualmente, baseado em cinco caracteres, três exclusivos). Contudo, se for mantida a categoria genérica de *Brochis* e de *Aspidoras*, e se *Corydoras grupo barbatus* e *C. grupo hastatus* forem elevadas a essa categoria, será necessário elevar todos os táxons terminais do cladograma de Corydoradinae a categoria de gênero. Além disso, com o fim de que a classificação seja, ao menos em parte, um reflexo da

filogenia, é coerente que pelo menos os dois grandes ramos do cladograma também recebam o status de uma categoria taxonômica. Apesar dessa última proposta de classificação refletir melhor a filogenia do grupo, seria necessária a criação e/ou revalidação de, no mínimo, 27 nomes. Como citado anteriormente, este autor acredita que a escolha mais sensata seria a primeira proposta de classificação, decorrendo em um menor número de alterações quanto a nomenclatura na subfamília Corydoradinae.

Apesar do que foi discutido anteriormente quanto a classificação de Corydoradinae, não será proposto formalmente neste estudo uma nova classificação para a subfamília, uma vez que clados como (*C. flaveolus* (*C. arcuatus* (*C. grupo punctatus* (*C. triseriatus* (*C. garbei* (*C. aeneus* (*C. eques* (*C. grupo rabauti* + *Brochis*))))))), (*C. grupo hastatus*, *C. grupo nanus*, *C. elegans*, *C. undulatus*) e (*C. ellisae*, *C. ornatus*, *C. prionotus*, *C. reticulatus*, *C. stenocephalus*, (*C. septentrionalis* (*C. grupo barbatus*, *C. blochi*, *C. acutus*))) são definidos com base em poucos caracteres, algumas vezes homoplásicos com outros grupos de Corydoradinae, não sendo encontrados caracteres derivados uma única vez para esses grupos (ver discussão acima, tabela IV e “Análise Filogenética”).

Várias outras fontes de caracteres (*e.g.* musculatura, nervos, vísceras) devem ser investigadas a fim de que mais caracteres sejam levantados e as relações entre os representantes da subfamília Corydoradinae sejam completamente elucidadas. Grande parte dos problemas da sistemática deste grupo se deve a fatores tais como várias espécies terem sido descritas com base em material de aquário, sem uma localidade-tipo (*e.g.* *Corydoras leopardus*) ou com sua localidade descrita de um modo muito vago, muitas vezes restrita apenas ao país ou continente de origem do espécime (*e.g.* *C. haraldschultzi*); algumas espécies são descritas com base em apenas um exemplar, não havendo dados quanto a

variação da espécie (*e.g. C. sychri* Weitzman, 1960). Além disso, há uma inadequação dos métodos sistemáticos empregados outrora, sendo que a maior parte das descrições das espécies não contém uma diagnose clara (*e.g. Aspidoras poecilus, A. spilotus*), e o número de descrições osteológicas é muito reduzido. Outro fator que contribui para o pequeno conhecimento do grupo é a pouca amostragem de várias espécies, consideradas raras em coleções, muitas vezes restrita apenas a série-tipo (em alguns casos muito danificada ou perdida [*e.g. Corydoras griseus* Holly, 1940]) e com poucos exemplares (algumas vezes somente o holótipo), o que dificulta o exame de material para estudos de osteologia e musculatura que são grandes fontes de caracteres. Espera-se que a presente análise sirva como ponto de partida para estudos detalhados entre as espécies dos grupos monofiléticos aqui indicados para a subfamília Corydoradinae e para estudos concernentes a problemas de taxonomia entre esses vários grupos.

## LITERATURA CITADA

---

- AGASSIZ, A. 1846. Nomenclatoris Zoologici. Index universalis, continens nomina systematica classium, ordinum, familiarum et generum animalium omnium, tam viventium quam fossilium, secundum ordinem alphabeticum unicum disposita. Soloduri. i-viii + 1-393.
- ALEXANDER, R. MCN. 1964. The structure of the Weberian apparatus in the Siluri. Proceedings of the Zoological Society of London, 142: 419-440.
- AMORIM, D. S. 1994. Elementos básicos de Sistemática Filogenética. Sociedade Brasileira de Entomologia (Ed.), São Paulo.
- AQUINO, A. E. 1994. Secondary sexual dimorphism of the dermal skeleton in two species of the hypoptopomatinae genus *Otocinclus* (Siluriformes : Loricariidae). Ichthyological Exploration of Freshwaters, 5 (3): 217-222.
- ARRATIA, G. 1990. Development and diversity of the suspensorium of trichomycterids and comparison with loricarioids (Teleostei : Siluriformes). Journal of Morphology, 205: 193-218.
- ARRATIA, G. & A. C. GARRIDO. 1975. Osteocráneo de *Nematogenys inermis* Guichenot 1848 y consideraciones acerca de la primitividad del género. Museo Nacional de Historia Natural de Chile, publicación ocasional, 19: 1-7.
- ARRATIA, G. & S. MENU-MARQUE. 1981. Revision of the freshwater catfishes of the genus *Hatcheria* (Siluriformes : Trichomycteridae) with commentaries on ecology and biogeography. Zoologische Anzeiger, 207 (1/2): 88-111.

- ARRATIA, G. & L. HUAQUIN. 1995. Morphology of the lateral line system and of the skin of diplomystid and certain primitive loricarioid catfishes and systematic and ecological considerations. Bonner Zoologische Monographien, 36: 1-111.
- AZPELICUETA, M. M. 1994. Three East-Andean species of *Diplomystes* (Siluriformes : Diplomystidae). Ichthyological Exploration of Freshwaters, 5 (3): 223-240.
- BARRET, M., M. J. DONOGHUE & E. SOBER. 1991. Against Consensus. Systematic Zoology, 40 (4): 486-493.
- BASKIN, J. N. 1973. Structure and relationships of the Trichomycteridae. Tese de Ph.D. (não publicada), City University of New York, New York, 389pp.
- BHATTI, H. 1938. The integument and dermal skeleton of Siluroidei. Transactions of the Zoological Society of London, 24: 1-102.
- BLEEKER, P. 1862. Atlas ichthyologique des Indes Orientales Néerlandaises. Siluroïdes. Characoïdes et Hétérobrancoïdes. Frédéric Muller, Amsterdam, v. 2. 1-112 pp, pls. 49-101.
- BLOCH, M. E. 1794. Allgemeine Naturgeschichte der ausländischen Fische, 8: 1-174, pls. 361-396.
- BOCKMANN, F. A. 1997. Phylogeny of the pimelodid catfish subfamily Heptapterinae Gill 1861 (Siluriformes, Pimelodidae). Program and abstracts of International Symposium on Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes and Nineth Annual Meeting of Neotropical Ichthyological Association. Museu de Ciências e Tecnologia da Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (Ed.), 96 pp.
- BÖHLKE, J. E., S. H. WEITZMAN, AND N. A. MENEZES. 1978. Estado atual da sistemática de peixes de água doce da América do Sul. Acta Amazônica, 8: 657-677.

- BONAPARTE, C. L. 1838. A new systematic arrangement of vertebrate animals. Transactions of the Linnean Society of London, 18 (3): 247-304.
- BRITTO, M. R. no prelo. Two new species of the genus *Aspidoras* from Central Brazil. Ichthyological Exploration of Freshwaters.
- BURGESS, W. E. 1989. An atlas of freshwater and marine catfishes. A preliminary survey of the Siluriformes. T.F.H. Publications, Neptune City, 784 pp.
- BURGESS, W. E. 1992. Colored Atlas of miniature catfish. T.F.H. Publications, Neptune City, 224 pp.
- BURGESS, W. E. 1993. Three new species of catfish of the genus *Corydoras* (Callichthyidae : Siluriformes). Tropical Fish Hobbyist Magazine, 41 (12 # 45): 152-158.
- 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, London, 240: 371-382.
- CAMPOS-DA-PAZ, R. 1997. Sistemática e Taxonomia dos Peixes Elétricos das Bacias dos Rios Paraguai, Paraná e São Francisco, com Notas Sobre Espécies Presentes em Rios Costeiros do Leste do Brasil (Teleostei: Ostariophysi: Gymnotiformes). Tese de PhD (não publicada), Universidade de São Paulo, 315 pp.
- COPE, E. D. 1871. On the fishes of the Ambyiacu River. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 23: 250-294.
- COPE, E. D. 1878. Synopsis of the fishes of the Peruvian Amazon, obtained by Professor Orton during his expedition on 1873 and 1877. Proceedings of the American Philosophical Society, 17 (101): 673-701.

- COPE, E. D. 1894. On the fishes obtained by the Naturalist Expedition in Rio Grande do Sul. Proceedings of the American Philosophical Society, 33: 84-108.
- CUVIER, G. & A. VALENCIENNES. 1840. Histoire Naturelle des poissons. v. 15, 29 pp.
- EIGENMANN, C. H. 1910. Catalogue of the freshwater fishes of tropical and south temperate America. Reports of Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899, 3 (4): 375-484.
- EIGENMANN, C. H. & R. S. EIGENMANN. 1888. Preliminary notes on South America Nematognathi. I. Proceeding of the California Academy of Sciences (ser. 2) 1 (2): 119-172.
- EIGENMANN, C. H. & R. S. EIGENMANN. 1890. A revision of the south american Nematognathi or catfishes. Occasional Papers of the California Academy of Sciences, 1: 1-508.
- ELDREDGE, N. & J. CRACRAFT. 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Columbia Univ. Press, New York, 349 pp.
- ELLIS, M. D. 1913. The plated nematognaths. Annals of the Carnegie Museum, 8 (3-4): 384-413.
- ESCHMEYER, W. N. 1990. Catalog of the genera of recent fishes. California Academy of Sciences, 697 pp.
- FARRIS, J. S. 1988. Hennig86, version 1.5. Programa e documentação. Port Jefferson.
- FINK, S. V. & W. L. FINK. 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). Zoological Journal of the Linnaean Society, 72 (4): 297-353.

- FINK, S. V. & W. L. FINK. 1996. Interrelationships of Ostariophysan Fishes (Teleostei), pp 209-249 in M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti, & G. D. Johnson (Eds.). Interrelationships of Fishes. Academic Press, San Diego.
- FITZHUGH, K. 1989. Cladistics in the fast lane. Journal of the New York Entomological Society, 97 (2): 234-241.
- FOWLER, H. W. 1915. Notes on nematognathous fishes. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 67: 203-243.
- GEE, J. H. & J. B. GRAHAM. 1978. Respiratory and hydrostatic functions of the intestine of the catfishes *Hoplosternum thoracatum* and *Brochis splendens* (Callichthyidae). Journal of Experimental Biology, 74: 1-16.
- GILL, T. 1858. Synopsis of the freshwater fishes of the western portion of the island of Trinidad, W. I. Annals of the Lyceum of Natural History, New York, 6 (10-13): 363-430.
- GILL, T. 1872. Arrangement of the families of fishes, or Classes Pisces, Marsipobranchii, and Leptocardii. Smithsonian Institution, Washington, xlvii + 49 pp.
- GOSLINE, W. A. 1940. A revision of the Neotropical catfishes of the family Callichthyidae. Stanford Ichthyological Bulletin, 2 (1): 1-36.
- GRANDE, L. 1987. Redescription of *Hypsidoris farsonensis* (Teleostei: Siluriformes), with a reassessment of its phylogenetic relationships. Journal of Vertebrate Paleontology, 7: 24-54.
- GRONOW, L. T. 1763. Zoophilacii Gronoviani fasciculus primus exhibens animalia quadrupeda, amphibia atque pisces, quae in museo suo adservat, rite examinavit,

systematice disposuit, descripsit atque iconibus illustravit Laurus Theodorus Gronovius,

Lugduni Batavorum. 1-136, 14 pls.

GÜNTHER, A. C. L. G. 1864. Catalogue of fishes in the British Museum. Catalogue of the Physostomi, containing the families Siluridae, Characinidae, Haplochitonidae, Sternoptychidae, Scopelidae, Stomiatidae in the collection of the British Museum. v. 5. i-xxii + 1-455 pp.

HAUSER, D. L. & W. PRESCH. 1991. The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. Cladistics, 7 (3): 234-265.

HENNIG, W. 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana, 263 pp.

HOEDEMAN, J. J. 1952. Notes on the ichthyology of Surinam (Dutch Guiana). The catfish genera *Hoplosternum* and *Callichthys*, with key to the genera and groups of the family Callichthyidae. Beaufortia, 12: 1-12.

HOEDEMAN, J. J. 1960a. The status of the Callichthyid genus *Cascadura* Ellis, 1913 (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Bulletin of Aquatic Biology, 1 (2): 15-19.

HOEDEMAN, J. J. 1960b. Studies on callichthyid fishes. 3. Notes on the development of *Callichthys* (1) (Pisces, Siluriformes). Bulletin of Aquatic Biology, 1 (9): 53-72.

HOEDEMAN, J. J. 1960c. Studies on callichthyid fishes. 4. Development of the skull of *Callichthys* and *Hoplosternum* (1) (Pisces, Siluriformes). Bulletin of Aquatic Biology, 1 (10): 73-84.

HOEDEMAN, J. J. 1960d. Studies on callichthyid fishes. 5. Development of the skull of *Callichthys* and *Hoplosternum* (2) (Pisces, Siluriformes). Bulletin of Aquatic Biology, 2 (13): 21-36.

- HOEDEMAN, J. J. 1960e. Studies on callichthyid fishes. 6. The axial skeleton of *Callichthys* and *Hoplosternum* (Pisces, Siluriformes). Bulletin of Aquatic Biology, 2 (13): 21-36.
- HOWES, G. J. 1983. The cranial muscles of loricatoroid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters (Teleostei: Siluroidei). Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology), 45 (6): 309-345.
- HOWES, G. J. & G. G. TEUGELS. 1989. Observations on the ontogeny and homology of the pterygoid bones in *Corydoras paleatus* and some other catfish. Journal of Zoology, 219: 441-456.
- ICZN - International Commission on Zoological Nomenclature. 1985. International Code of Zoological Nomenclature. 3 ed. International Trust for Zoological Nomenclature & British Museum (Natural History), London. University of California Press, Berkeley.
- IHERING, R. 1907. Diversas espécies novas de peixes nematognathas do Brasil. Notas preliminares do Museu Paulista, 1 (1): 13-39.
- ISBRÜCKER, I. J. H. & H. NIJSSEN. 1973. Two new species of the callichthyid catfish genus *Corydoras* from Brazil (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Beaufortia, 21 (272): 1 -7.
- ISBRÜCKER, I. J. H. & H. NIJSSEN. 1992. *Corydoras breei*, a new species of callichthyid catfish from the Corantijn river basin in Surinam (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Beaufortia, 43 (2):9-14.
- JORDAN, D. S. 1917. The genera of fishes, from Linnaeus to Cuvier, 1758-1833, seventy-five years, with the accepted type of each. A contribution to the stability of scientific nomenclature. (Assisted by Barton Warren Evermann). Leland Stanford Jr. University Publications, University series, 27: 1-161.

- KNAACK, J. 1961. Ein neuer Panzerwels aus Brasilien (*Corydoras guapore*) (Pisces, Teleostei, Callichthyidae). Sber. Gesellsch. naturf. Fr. Berlin, 1 (1-3):135-138.
- LACÉPÈDE, B. G. E. 1803. Histoire Naturelle des poissons. P. Plassan, Paris, 5 (1): i-lxviii + 1-803 pp.
- LAUDER, G. V. & K. F. LIEM. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 150 (3): 95-197.
- LINNAEUS, C. 1758. Systema Naturae, 10 ed. Holmiae, v.1 i-ii + 1-824 pp. (Nantes and Pisces in Tom. 1 pp. 230-338).
- LUNDBERG, J.G. & J.N. BASKIN. 1969. The caudal skeleton of the catfishes, order Siluriformes. American Museum Novitates, 2398: 1-49.
- MADDISON, W. P., M. J. DONOGHUE & D. R. MADDISON. 1984. Out-group analysis and parsimony. Systematic Zoology, 33: 83-103.
- MARCGRAVE, G. 1648. Historia naturalis Brasiliare. Magalhães, J. P. (trad.), São Paulo, Museu Paulista, Imprensa Oficial do Estado (1942), 423 pp.
- MAYER, F. 1950. *Callichthys callichthys*. Aquarium Journal, 21 (1): 1-3.
- MYERS, G. S. 1940. A note on the status of the generic name *Corydoras*. Stanford Ichthyological Bulletin, 2 (1): 11-12.
- NELSON, J. S. 1994. Fishes of the world, John Wiley, New York, 600 pp.
- NIJSSEN, H. 1970. Revision of the Surinam catfishes of the genus *Corydoras* Lacépède, 1803 (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Beaufortia, 18 (230): 1-75.
- NIJSSEN, H. 1971. Two new species and one new subspecies of the South American catfish genus *Corydoras* (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Beaufortia, 19 (250): 89-98.

- NIJSSEN, H. 1972. Records of the catfish genus *Corydoras* from Brazil and French Guiana with descriptions of eight new species (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Netherlands Journal of Zoology, 21 (4): 412-433.
- NIJSSEN, H. & I. J. H. ISBRÜCKER. 1967. Notes on the Guiana species of *Corydoras* Lacépède, 1803, with descriptions of seven new species and designation of a neotype for *Corydoras punctatus* (Bloch, 1794). (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Zoologische Mededelingen, 42 (5): 21-50.
- NIJSSEN, H. & I. J. H. ISBRÜCKER. 1970. The South American catfish genus *Brochis* Cope 1871 (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Beaufortia, 18 (236): 151-168.
- NIJSSEN, H. & I. J. H. ISBRÜCKER. 1971. Two new species of the catfish genus *Corydoras* from Brazil and Peru (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Beaufortia, 18 (239): 183-189.
- NIJSSEN, H. & I. J. H. ISBRÜCKER. 1976. The South American plated catfish genus *Aspidoras* R. von Ihering, 1907, with descriptions of nine new species from Brazil (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Bulletin of Zoological Museum of the University of Amsterdam, 5 (15): 125-129.
- NIJSSEN, H. & I. J. H. ISBRÜCKER. 1980a. A review of the genus *Corydoras* Lacépède, 1803 (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Bijdrage Dierkunde, 50 (1): 190-220.
- NIJSSEN, H. & I. J. H. ISBRÜCKER, 1980b. *Aspidoras virgulatus* n. sp., a plated catfish from Espírito Santo, Brazil (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Bulletin of Zoological Museum of University of Amsterdam, 7 (13): 133-138.

- NIJSSEN, H. & I. J. H. ISBRÜCKER. 1982. *Corydoras boehlkei*, a new catfish from the Río Caura system in Venezuela (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Proceedings of Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 134: 139-142.
- NIJSSEN, H. & I. J. H. ISBRÜCKER. 1983. A review of the genus *Corydoras* from Colombia, with descriptions of two new species (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Beaufortia, 33 (5): 53-71.
- NIJSSEN, H. & I. J. H. ISBRUCKER. 1986. A review of the genus *Corydoras* from Peru and Ecuador (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Studies of the Neotropical Fauna & Environment, 21 (1/2): 1-68.
- NIXON, K. C. 1991. Clados, version 1.07. Programa e documentação. Trumansburg.
- DE PINNA, M. C. C. 1989. A new sarcoglanidine catfish, phylogeny of its subfamily, an appraisal of the phyletic status of the Trichomycterinae (Teleostei, Trichomycteridae). American Museum Novitates, 2950: 1-39.
- DE PINNA, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. Cladistics, 7: 367-394.
- DE PINNA, M. C. C. 1992. A new subfamily of Trichomycteridae (Teleostei, Siluriformes), lower Loricarioid relationships, and a discussion on the impact of additional taxa for phylogenetic analysis. Zoological Journal of the Linnean Society, 106: 175-229.
- DE PINNA, M. C. C. 1993. Higher-level phylogeny of Siluriformes (Teleostei, Ostariophysi), with a new classification of the order. Tese de PhD (não publicada), City University of New York, New York, 474 pp.

- DE PINNA, M. C. C. 1996. A phylogenetic analysis of the Asian catfish families Sisoridae, Akysidae, and Amblycipitidae, with a hypothesis on the relationships of the Neotropical Aspredinidae (Teleostei, Ostariophysi). Fieldiana, 1478: 1-83.
- PLATNICK, N. I. 1989. An empirical comparison of microcomputer parsimony programs, II. Cladistics, 5(2):145-161.
- POTTHOFF, T. 1983. Clearing and staining techniques, pp 35-37 *in*: H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall & S. L. Richardson (Eds.). Ontogeny and systematics of fishes. American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publications, 1.
- RAFINESQUE, C. S. 1815. Analyse de la nature, ou tableau de l' univers et des corps organisés. Palerme. 1-224.
- REED, H. D. 1924. The morphology and growth of the spines of siluroid fishes. Journal of Morphology, 38: 431-451.
- REGAN, C. T. 1911. The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi. 2. Siluroidea. Annals and Magazine of Natural History, série 8, 8: 553-577
- REIS, R. E. 1993. Filogenia da família Callichthyidae (Ostariophysi, Siluriformes), com uma revisão taxonômica do gênero Hoplosternum. Tese de Ph.D. (não publicada), Universidade de São Paulo, 264 pp.
- REIS, R. E. 1997. Revision of the Neotropical genus *Hoplosternum* (Ostariophysi : Siluriformes : Callichthyidae) with the description of two new genera and three new species. Ichthyological Exploration of Freshwaters, 7 (4): 299-326.
- RIEPEL, O. 1988. Fundamentals of Comparative Biology. Birkhäuser Verlag, Berlin.

- RIBEIRO, A. M. 1911. Fauna brasiliense. Peixes. Tomo IV (A) (Eleutherobranchios Aspirophoros). Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro, 16: 1-504.
- RIBEIRO, A. M. 1920. Peixes (excl. Characinidae). Comissão de Linhas Telegraficas Estrategicas de Matto-Grosso ao Amazonas. Historia Natural. Zoologia, 58 (5): 1-15, 17 pls.
- RIBEIRO, P. M. 1959. Considerações sobre Callichthyidae Gill, 1872 (Nematognathi). Boletim do Museu Nacional, n. s., 206: 1-9.
- ROBERTS, T. R. 1994. Systematic revision of Asian bagrid catfishes of the genus *Mystus* sensu stricto, with a new species from Thailand and Cambodia. Ichthyological Exploration of Freshwaters, 5 (3): 241-256.
- SCHAEFER, S. A. 1987. Osteology of *Hypostomus plecostomus* (Linnaeus), with a phylogenetic analysis of the loricariid subfamilies (Pisces : Siluroidei). Contributions in Sciences, Natural History Museum of Los Angeles Country, 394: 1-31.
- SCHAEFER, S. A. 1988. Homology and evolution of the opercular series in the loricarioid catfishes (Pisces: Siluroidei). Journal of Zoology, 214: 81-93.
- SCHAEFER, S. A. 1990. Anatomy and relationships of the scoloplacid catfishes. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 142: 167-210.
- SCHAEFER, S. A. & G. V. LAUDER. 1986. Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricarioid catfishes. Systematic Zoology, 35 (4): 489-508.
- SCHAEFER, S. A., S. H. WEITZMAN & H. A. BRITSKI. 1989. Review of the Neotropical catfish genus *Scoloplax* (Pisces : Loricarioidea : Scoloplacidae) with comments on reductive

- characters in phylogenetic analysis. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 141:181-211.
- SHELDEN, F. F. 1937. Osteology, myology and probable evolution of the nematognath pelvic girdle. Annals of New York Academy of Sciences, 37 (1): 1-96.
- SCOPOLI, G. A. 1777. Introductio ad historiam naturalem, sistens genera lapidum, plantarum et animalium hactenus detecta, caracteribus essentialibus donata, in tribus divisa, subinde ad leges naturae. Prague, i-x + 1-506 pp.
- SLOWINSKI, J. B. 1993. "Unordered" versus "ordered" characters. Systematic Biology, 42 (2): 155-165.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1981. Taxonomic congruence in the Leptopodomorpha re-examined. Systematic Zoology, 30 (3): 309-325.
- STRAUSS, R. E. 1985. Evolutionary allometry and variation in body form in the South American catfish genus *Corydoras* (Callichthyidae). Systematic Zoology, 34 (4): 381-396.
- SWAINSON, W. 1838. The Natural History and Classification of fishes, amphibians and reptiles, or monocardian animals. London. v. 1, i-vi + 1-368.
- SWOFFORD, D. L. & W. P. MADDISON. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. Mathematical Biosciences, 87:199-229.
- SWOFFORD, D. L. & G. J. OLSEN. 1990. Phylogeny reconstruction, pp. 411-501 in D. M. Hillis & C. Moritz (Eds.) Molecular Systematics. Sinauer, Sunderland.
- TAYLOR, R. & C. C. VAN DYKE. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. Cybium, 9 (2): 107-119.

- VALENCIENNES, A. 1840. in CUVIER, G. & A. VALENCIENNES. Histoire Naturelle des Poissons. v.15, Paris.
- VARI, R. P. 1995. The neotropical fish family Ctenoluciidae (Teleostei : Ostariophysi : Characiformes): supra and intrafamilial phylogenetic relationships, with a revisionary study. Smithsonian Contributions to Zoology, 564: 1-97.
- WATROUS, L. E. & Q. D. WHEELER. 1981. The out-group comparison method of character analysis. Systematic Zoology, 30 (1): 1-11.
- WEITZMAN, S. H. 1962. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. Stanford Ichthyological Bulletin, 8 (1): 1-77.
- WEITZMAN, S. H. & M. H. BALPH. 1979. Some phylogenetic implications of a discovery of *Aspidoras pauciradiatus* (Pisces : Siluriformes : Callichthyidae) from the rio Negro in Brazil. Proceedings of the Biological Society of Washington, 92 (1): 10-22.
- WEITZMAN, S. H. & R. P. VARI. 1988. Miniaturization in south american freshwater fishes: an overview and discussion. Proceedings of the Biological Society of Washington, 101 (2): 444 - 465.
- WILEY, E.O. 1981. Phylogenetics - the teory and practice of phylogenetic systematics. Wiley, New York, 439 pp.
- YEATES, D. 1992. Why remove autapomorphies? Cladistics, 8 (4): 387-389.

---

**TABELAS**

---

Tabela I. Grupos de espécies de *Corydoras* segundo NIJSSEN (1970).

\*Grupo "*punctatus*" (seis subgrupos, 34 espécies): pontos no corpo e na cabeça.

-Com um ponto escuro na porção superior da nadadeira dorsal (oito espécies).

*C. punctatus*, *C. geoffroy* (sinônimo de *C. punctatus*), *C. trilineatus*, *C. julii*, *C. multimaculatus*, *C. reticulatus*, *C. episcopi* (sinônimo de *C. trilineatus*), *C. dubius* (sinônimo de *C. trilineatus*).

-Com uma faixa através dos olhos, acompanhada por uma mancha escura abaixo da nadadeira dorsal (11 espécies).

*C. ambiacus*, *C. melanistius*, *C. potaroensis*, *C. grafi* (sinônimo de *C. ambiacus*), *C. leucomelas*, *C. caquetae* (sinônimo de *C. leucomelas*), *C. melanistius brevirostris*, *C. melanistius longirostris* (sinônimo de *C. ambiacus*), *C. sychri*, *C. schwartzi*, *C. evelynae*, *C. bicolor*, *C. wotroi* (sinônimo de *C. melanistius brevirostris*), *C. schwartzi surinamensis* (sinônimo de *C. surinamensis*).

-Com focinho longo (três espécies).

*C. agassizi*, *C. leopardus*, *C. funnelli* (sinônimo de *C. leopardus*).

-Com o corpo alongado (quatro espécies).

*C. osteocarus*, *C. reynoldsi*, *C. habrosus*, *C. sanchesii*.

-Com o corpo alto (três espécies).

*C. polystictus*, *C. virescens*, *C. guianensis*.

-Com espinhos dorsais longos (duas espécies).

*C. armatus*, *C. amphibelus*.

\*Grupo "*barbatus*" (16 espécies): manchas acastanhadas nas placas dorsolaterais alternando com outras nas placas ventrolaterais.

*C. barbatus*, *C. paleatus*, *C. marmoratus* (sinônimo de *C. paleatus*), *C. raimundi* (hoje em *Aspidoras*), *C. kronei* (sinônimo de *C. barbatus*), *C. eigenmanni* (sinônimo de *C. barbatus*), *C. ehrhardti*, *C. meridionalis* (sinônimo de *C. ehrhardti*), *C. flaveolus*, *C. garbei*, *C. micracanthus*, *C. microcephalus* (sinônimo de *C. paleatus*), *C. undulatus*, *C. macropterus*, *C. bertonii* (sinônimo de *C. macropterus*), *C. cochui*.

\*Grupo "*aeneus*" (seis espécies): colorido uniforme azul acinzentado na parte superior do corpo.

*C. aeneus*, *C. microps* (sinônimo de *C. aeneus*), *C. venezuelamus* (sinônimo de *C. aeneus*), *C. melanotaenia*, *C. macrosteus* (sinônimo de *C. aeneus*), *C. schultzei* (sinônimo de *C. aeneus*).

\*Grupo "*nattereri*" (oito espécies): faixa escura através da junção das placas laterais.

*C. nattereri*, *C. juquiaae* (sinônimo de *C. nattereri*), *C. triseriatus*, *C. bondi bondi*, *C. axelrodi*, *C. boesemani*, *C. bondi copenamensis*, *C. oelemariensis* (sinônimo de *C. baderi*).

\*Grupo "*eques*" (sete espécies): banda escura na parte superior do corpo.

*C. eques*, *C. rabauti*, *C. myersi* (sinônimo de *C. rabauti*), *C. zygatus*, *C. metae*, *C. melini*, *C. arcuatus*.

\*Grupo "*acutus*" (cinco espécies): colorido acinzentado e espinho peitoral serreado (exceto em *C. heteromorphus*).

*C. acutus*, *C. aurofrenatus*, *C. griseus*, *C. fowleri*, *C. griseus deweyeri* (sinônimo de *C. griseus*), *C. heteromorphus*.

\*Grupo "*elegans*" (três espécies): sete faixas horizontais castanhas ao longo das placas laterais.

*C. elegans*, *C. pestai* (sinônimo de *C. elegans*), *C. nanus*.

\*Grupo "*caudimaculatus*" (duas espécies): grande ponto escuro no pedúnculo caudal.

*C. caudimaculatus*, *C. guapore*.

\*Grupo "*hastatus*" (três espécies): pequeno tamanho.

*C. hastatus*, *C. australe* (sinônimo de *C. hastatus*), *C. pygmaeus*.

OBS.: quatro espécies (*C. latus*, *C. haraldschultzi*, *C. sterbai* e *C. concolor*) não foram incluídas em nenhum dos grupos de espécies.

Tabela II. Grupos de espécie em *Corydoras* segundo NIJSSEN & ISBRÜCKER (1980a).**\*Grupo "punctatus"** (31 espécies).

*C. punctatus*, *C. armatus*, *C. ambiacus*, *C. trilineatus*, *C. amphibelus*, *C. agassizii*, *C. julii*, *C. multimaculatus*, *C. polystictus*, *C. melanistius melanistius*, *C. melanistius brevisrostris*, *C. leopardus*, *C. reticulatus*, *C. leucomelas*, *C. sychri*, *C. concolor*, *C. caudimaculatus*, *C. haraldschultzi*, *C. sterbai*, *C. schwartzi*, *C. evelynae*, *C. bicolor*, *C. surinamensis*, *C. atropersonatus*, *C. orphnopterus*, *C. acrensis*, *C. bifasciatus*, *C. ephippifer*, *C. xinguensis*, *C. pulcher*, *C. ornatus*, *C. robustus*.

**\*Grupo "barbatus"** (11 espécies).

*C. barbatus*, *C. paleatus*, *C. nattereri*, *C. ehrhardti*, *C. flaveolus*, *C. garbei*, *C. micracanthus*, *C. macropterus*, *C. cochui*, *C. steindachneri*, *C. prionotus*.

**\*Grupo "aeneus"** (25 espécies).

*C. aeneus*, *C. eques*, *C. melanotaenia*, *C. metae*, *C. potaroensis*, *C. melini*, *C. arcuatus*, *C. bondi bondi*, *C. bondi coppenamensis*, *C. griseus*, *C. rabauti*, *C. zygatus*, *C. osteocarus*, *C. reynoldsi*, *C. habrosus*, *C. axelrodi*, *C. boesemani*, *C. sanchesii*, *C. baderi*, *C. guianensis*, *C. heteromorphus*, *C. panda*, *C. weitzmani*, *C. gossei*, *C. oiapoquensis*, *C. condiscipulus*.

**\*Grupo "elegans"** (oito espécies).

*C. elegans*, *C. undulatus*, *C. latus*, *C. guapore*, *C. pygmaeus*, *C. nanus*, *C. gracilis*, *C. hastatus*.

**\*Grupo "acutus"** (19 espécies).

*C. acutus*, *C. aurofrenatus*, *C. treitlii*, *C. spilurus*, *C. septentrionalis*, *C. ellisae*, *C. fowleri*, *C. cervinus*, *C. pastazensis pastazensis*, *C. pastazensis orcesi*, *C. semiaquilus*, *C. oxyrhynchus*, *C. octocirrus*, *C. saramaccensis*, *C. simulatus*, *C. maculifer*, *C. blochi blochi*, *C. blochi vittatus*, *C. amapaensis*, *C. ourastigma*, *C. narcissus*.



Tabela IV. Lista de autapomorfias de cada clado e táxons terminais de Corydoradinae, segundo o cladograma da Figura 9. Caracteres conforme apresentado no texto (capítulo "Análise filogenética"). Clados correspondentes aos da Figura 5: c: convergências; r: reversões.

Clados	Caracteres	
	Táxons terminais	Caracteres
C1	1, 2, 29.1, 34.1, 35.1, 47.2	<i>Aspidoras</i> 29r, 31c, 42, 46.2, 56
C2	5, 8.2, 11, 12, 13, 14, 18, 20, 33, 40, 43, 44, 45, 46.1, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 55, 57, 58	<i>C. mattereri</i> 16r, 21c
C3	7, 16, 23c	<i>C. ehrhardti</i> -
C4	24c	<i>C. paleatus</i> 4, 21c
C5	10c, 25c	<i>C. habrosus</i> 2r, 15c
C6	1r, 5r, 10c, 15c, 21c, 23r	<i>C. flaveolus</i> -
C7	10c, 15c, 22	<i>Brochis</i> 1r, 5r, 9, 23r, 25r, 27, 28, 47.1, 54
C8	19c	<i>C. grupo barbatus</i> 10r, 17, 26, 29r, 30, 31c
C9	21c	<i>C. grupo namus</i> 6
C10	25c	<i>C. grupo hastatus</i> 8.1, 23r, 24c, 36, 37, 41
C11	23c	<i>C. grupo punctatus</i> 34.2
C12	10c, 15c, 35.2	<i>C. grupo rabauti</i> 38
C13	8.3	<i>C. blochi</i> -
C14	4, 29.2	<i>C. acutus</i> -
C15	2r	<i>C. septentrionalis</i> -
		<i>C. stenocephalus</i> 10r, 19c
		<i>C. reticulatus</i> 10r
		<i>C. prionotus</i> 10r, 23c
		<i>C. ornatus</i> 10c, 15c
		<i>C. ellisae</i> 10c
		<i>C. undulatus</i> 3
		<i>C. elegans</i> -
		<i>C. arcuatus</i> 39
		<i>C. triseriatus</i> 1r, 21r
		<i>C. garbei</i> 5r, 32
		<i>C. aeneus</i> -
		<i>C. eques</i> -

---

**FIGURAS**

---

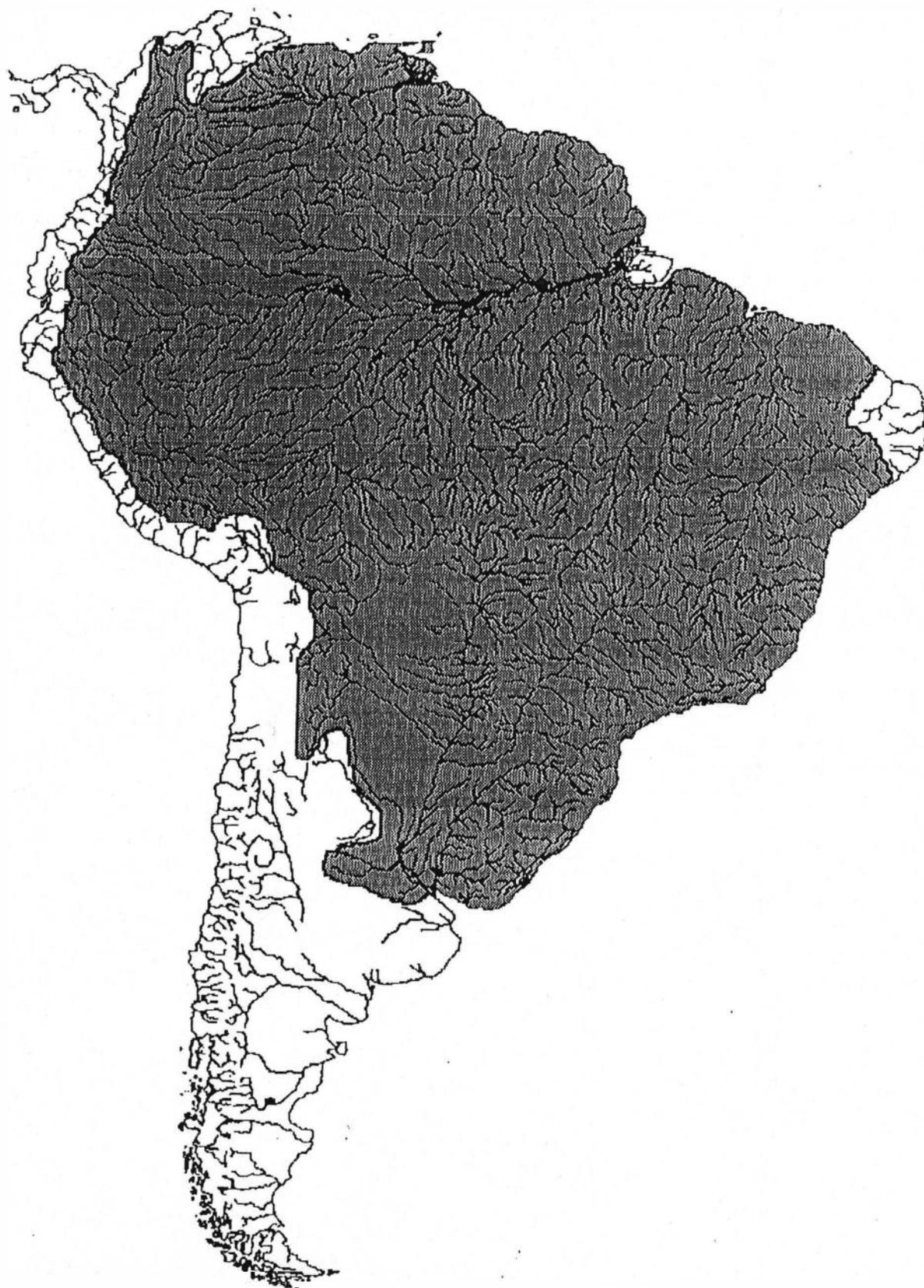


Figura 1. Área de distribuição (hachurado) da subfamília Corydoradinae.

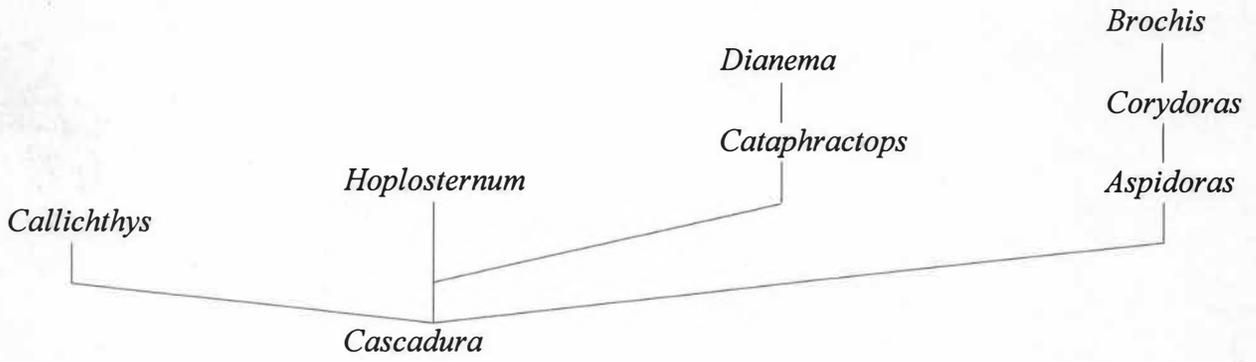


Figura 2. Relações filogenéticas entre os gêneros de Callichthyidae, segundo GOSLINE (1940).

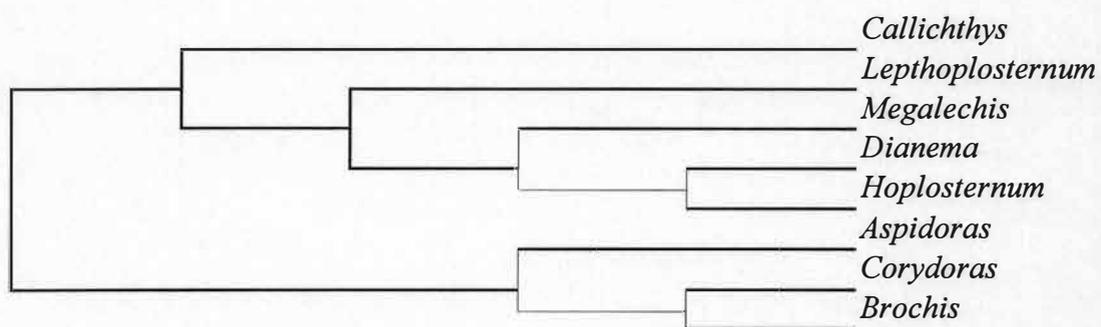


Figura 3. Relações entre os gêneros de Callichthyidae de acordo com REIS (1993; 1997).

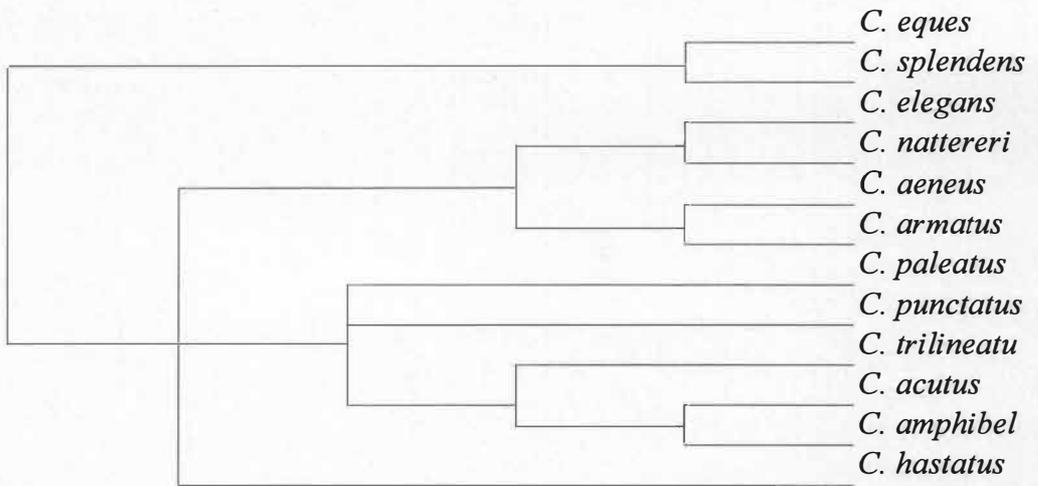


Figura 4. Relações entre as espécies de *Corydoras* inferidas da chave para as espécies do gênero, como proposto por EIGENMANN & EIGENMANN (1890).

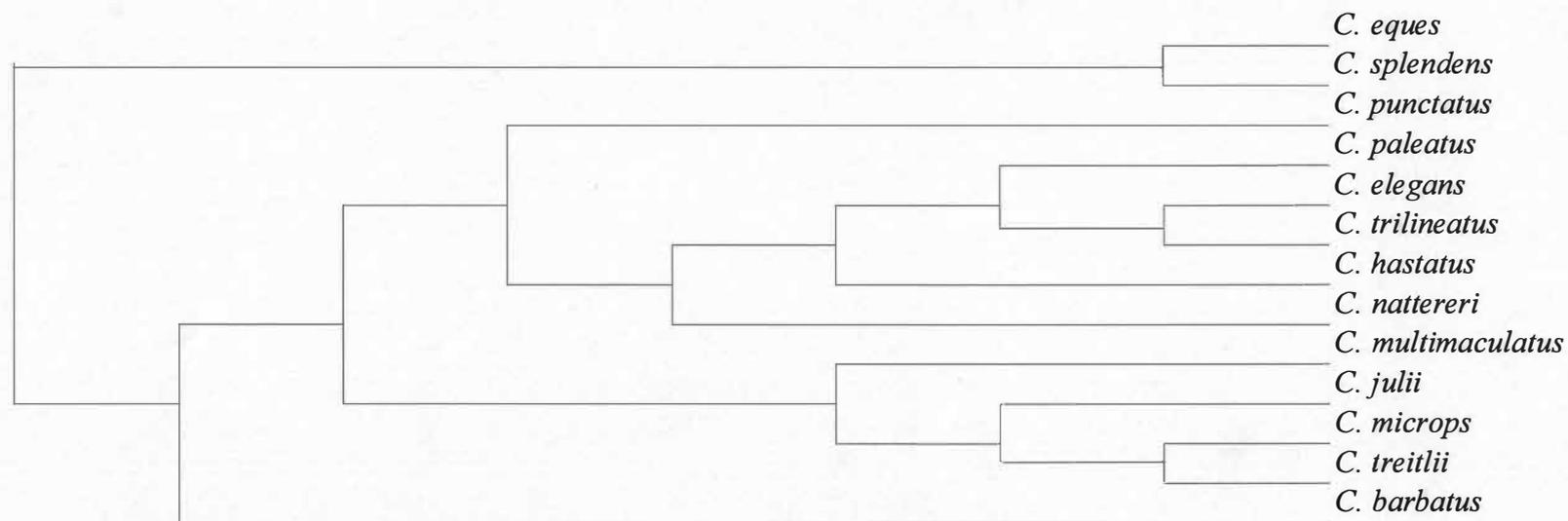


Figura 5. Relações entre as espécies de *Corydoras* inferidas da chave para as espécies do gênero, como proposta por RIBEIRO (1911).

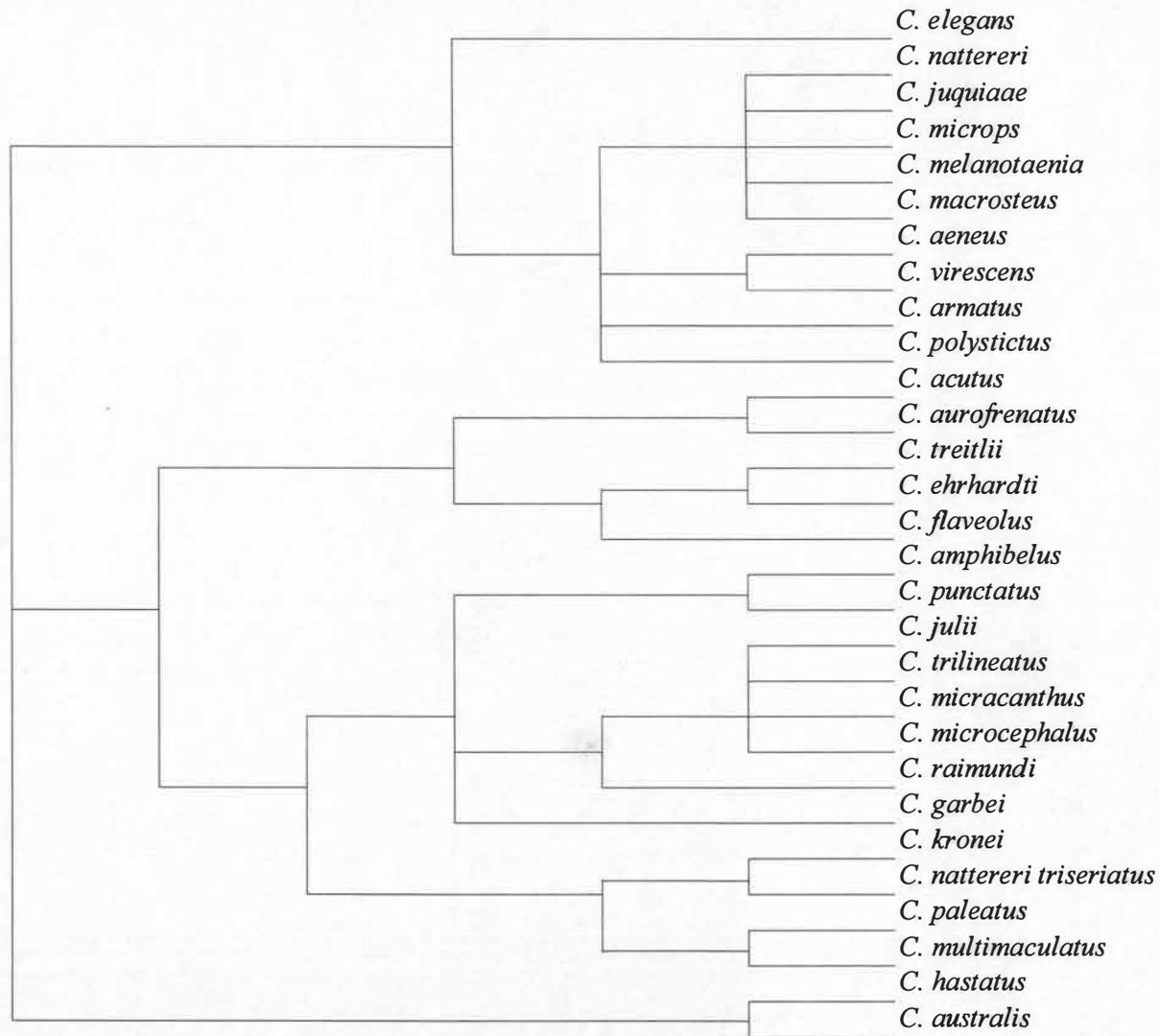


Figura 6. Relações entre as espécies de *Corydoras* segundo a chave para as espécies do gênero, como proposto por ELLIS (1913).

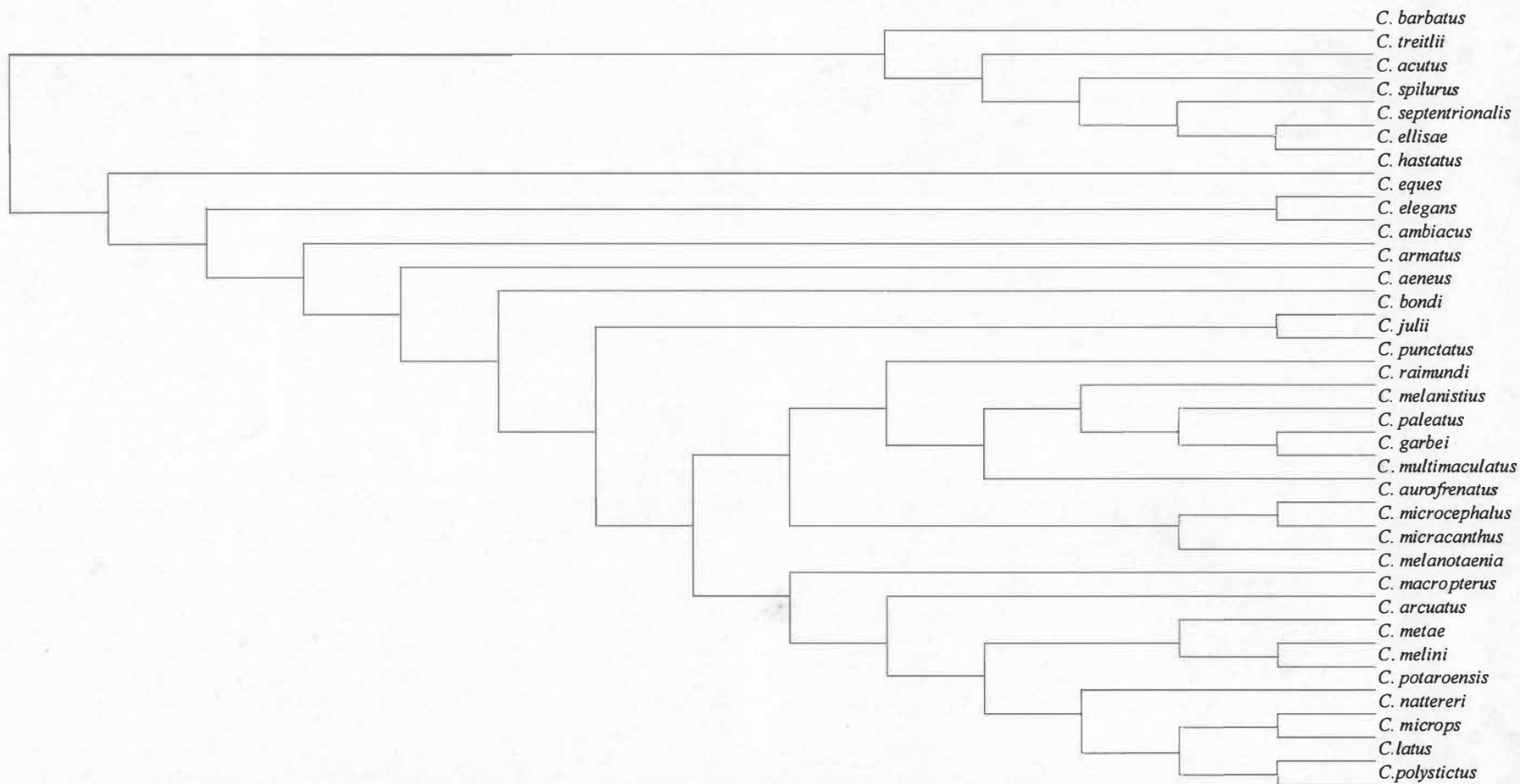


Figura 7. Relações entre as espécies de *Corydoras* inferidas da chave para as espécies do gênero, como proposto por GOSLINE (1940).

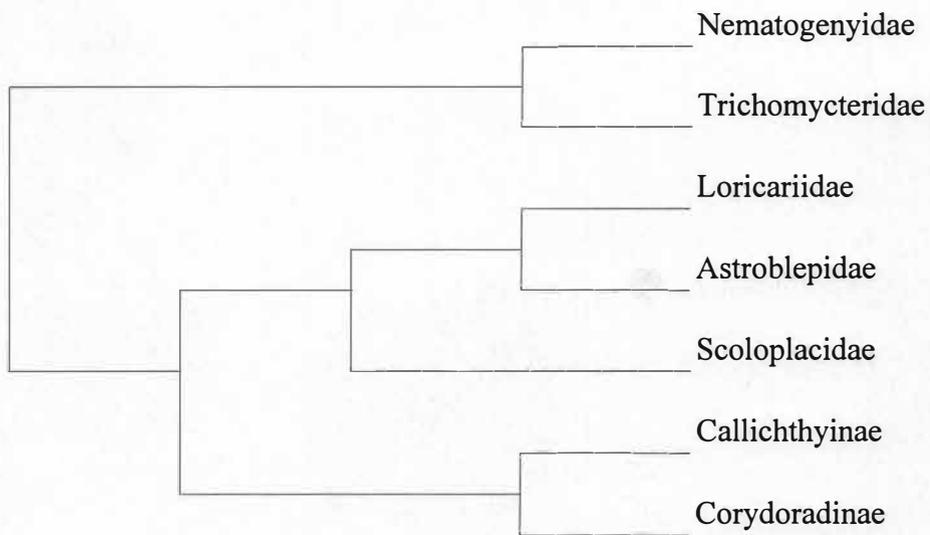


Figura 8. Relações filogenéticas entre as famílias de Loricarioidea, mostrando também as relações entre as subfamílias de Callichthyidae (modificado de SCHAEFER, 1990; DE PINNA 1992; REIS, 1993).

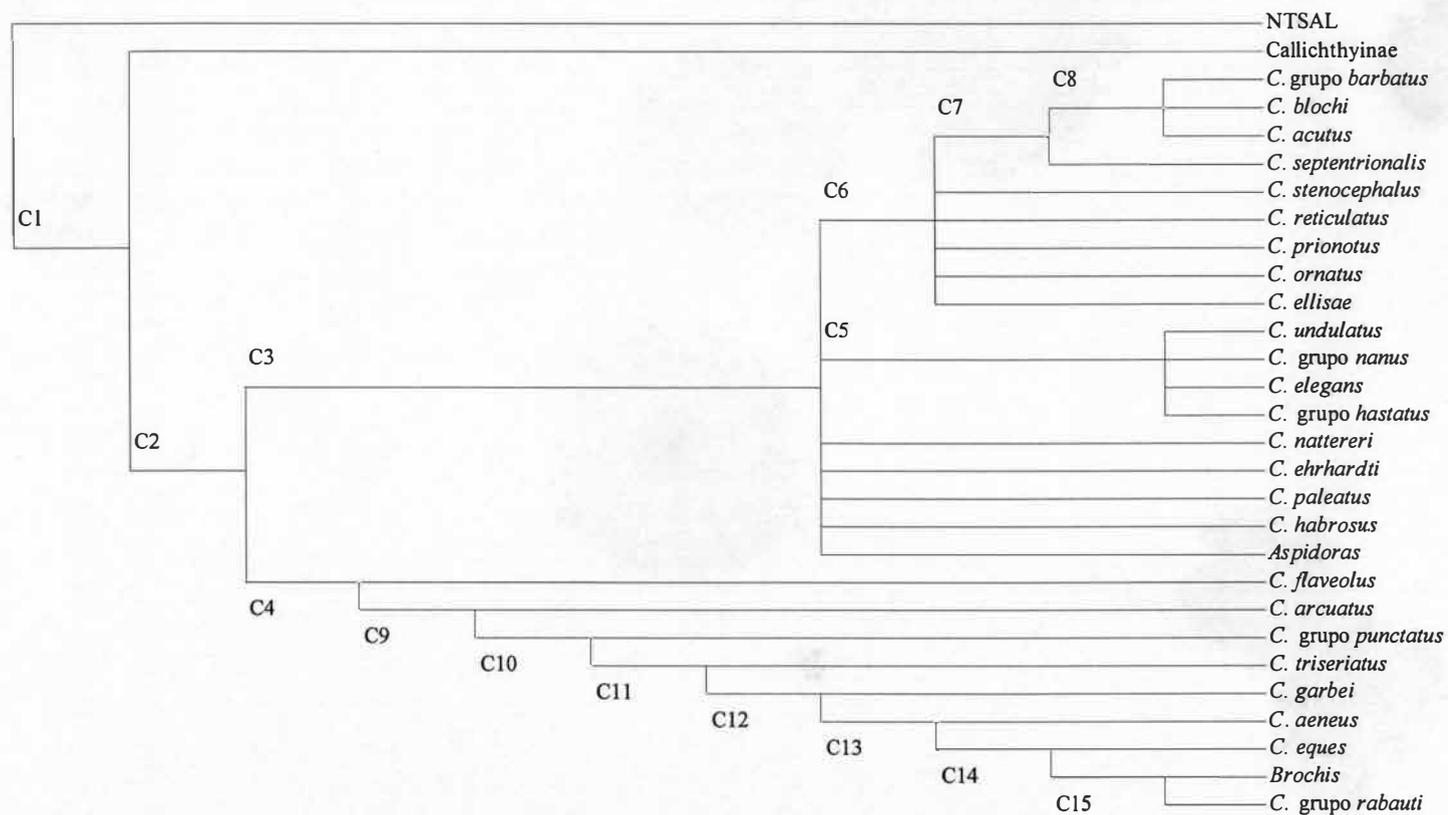


Figura 9. Cladograma de consenso estrito de 12 cladogramas fundamentais (comprimento= 102 passos, índice de consistência= 0,63, índice de retenção= 0,77) mostrando as relações entre os grupos de espécies de *Corydoras* e os outros gêneros de Corydoradinae (*Aspidoras* e *Brochis*). Distribuição dos caracteres nos clados e nos táxons terminais, conforme a tabela IV. Para uma discussão da evolução de cada caráter, ver "Análise Filogenética". NTSAL: Nematogenyidae, Trichomycteridae, Scoloplacidae, Astroblepidae e Loricariidae

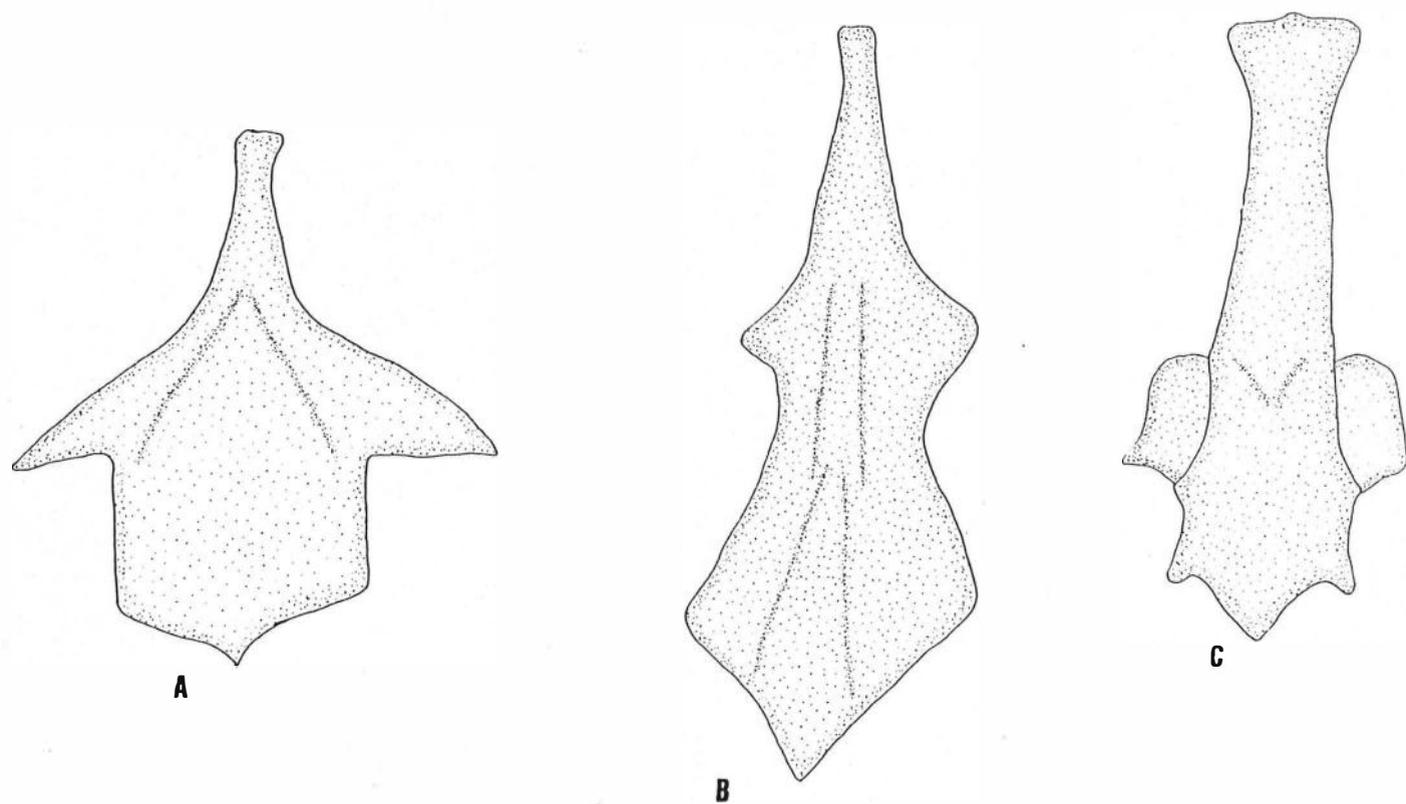


Figura 10. Mesetmóide, vista dorsal, parte anterior para cima. A. *Corydoras rabauti*, MCP 14258; B. *Brochis multiradiatus*, MCP 16302; C. *Hypostomus* sp., UFRJ 2211.

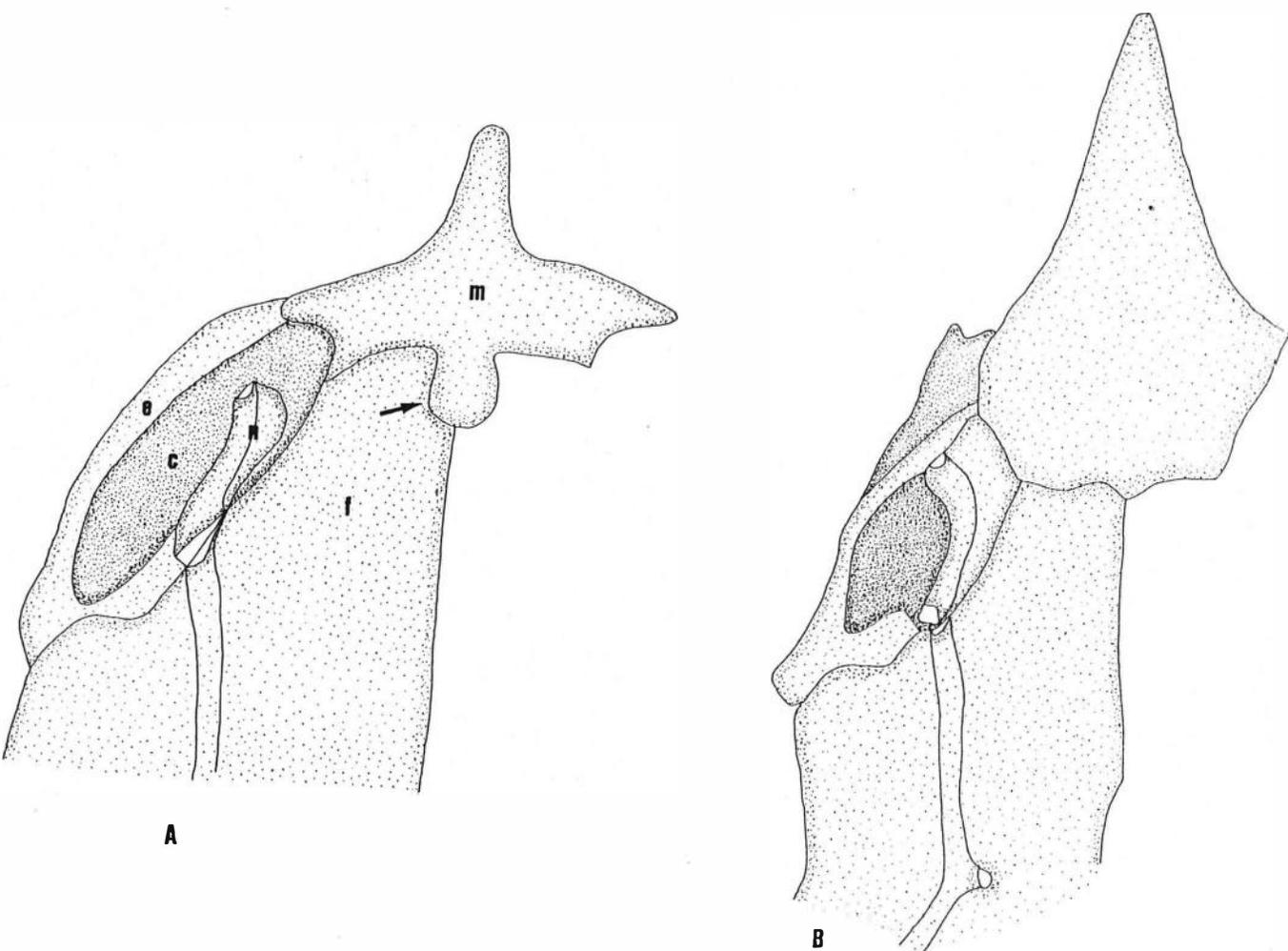


Figura 11. Parte anterior do neurocrânio, vista dorsal, extremidade anterior para cima. c: cápsula olfativa; e: etmóide lateral; f: frontal; m: mesetmóide; n: nasal; seta mostrando a forma da sutura entre o mesetmóide e os frontais. A. *Corydoras undulatus*, MCP 13954; B. *Brochis splendens*, MCP 14261.

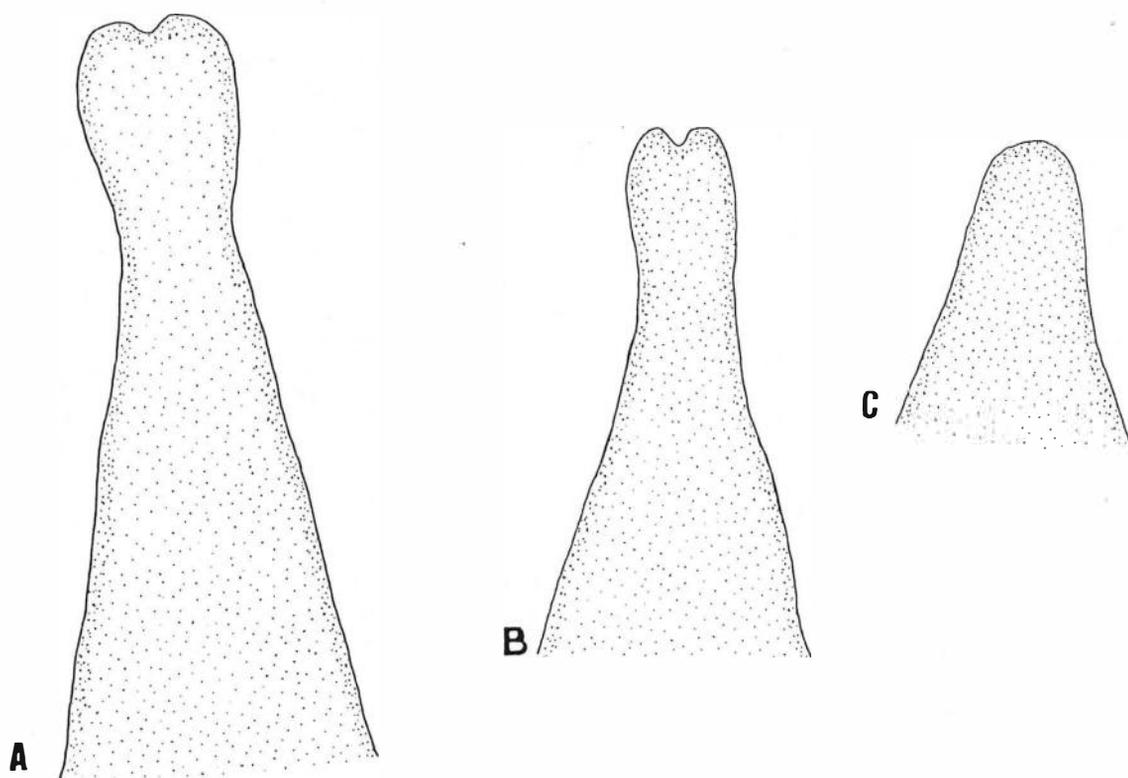


Figura 12. Extremidade anterior do mesotórax, vista dorsal, parte anterior para cima. A. *Brochis multiradiatus*, MCP 16302; B. *Corydoras rabauti*, MCP 14258; C. *Corydoras undulatus*, MCP 13954.

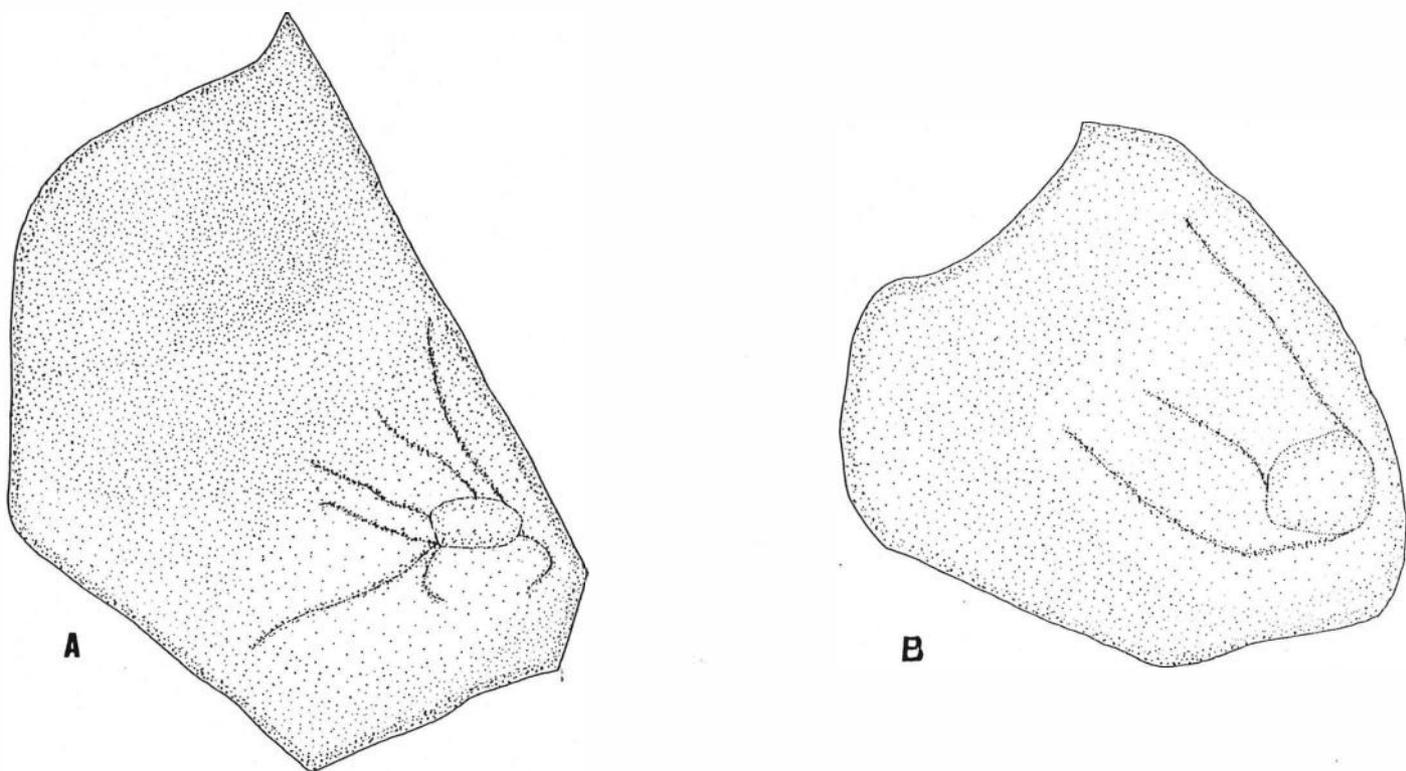


Figura 13. Etmóide lateral, vista ventral, parte anterior para cima. A. *Brochis splendens*, MCP 14261; B. *Corydoras undulatus*, MCP 13954.

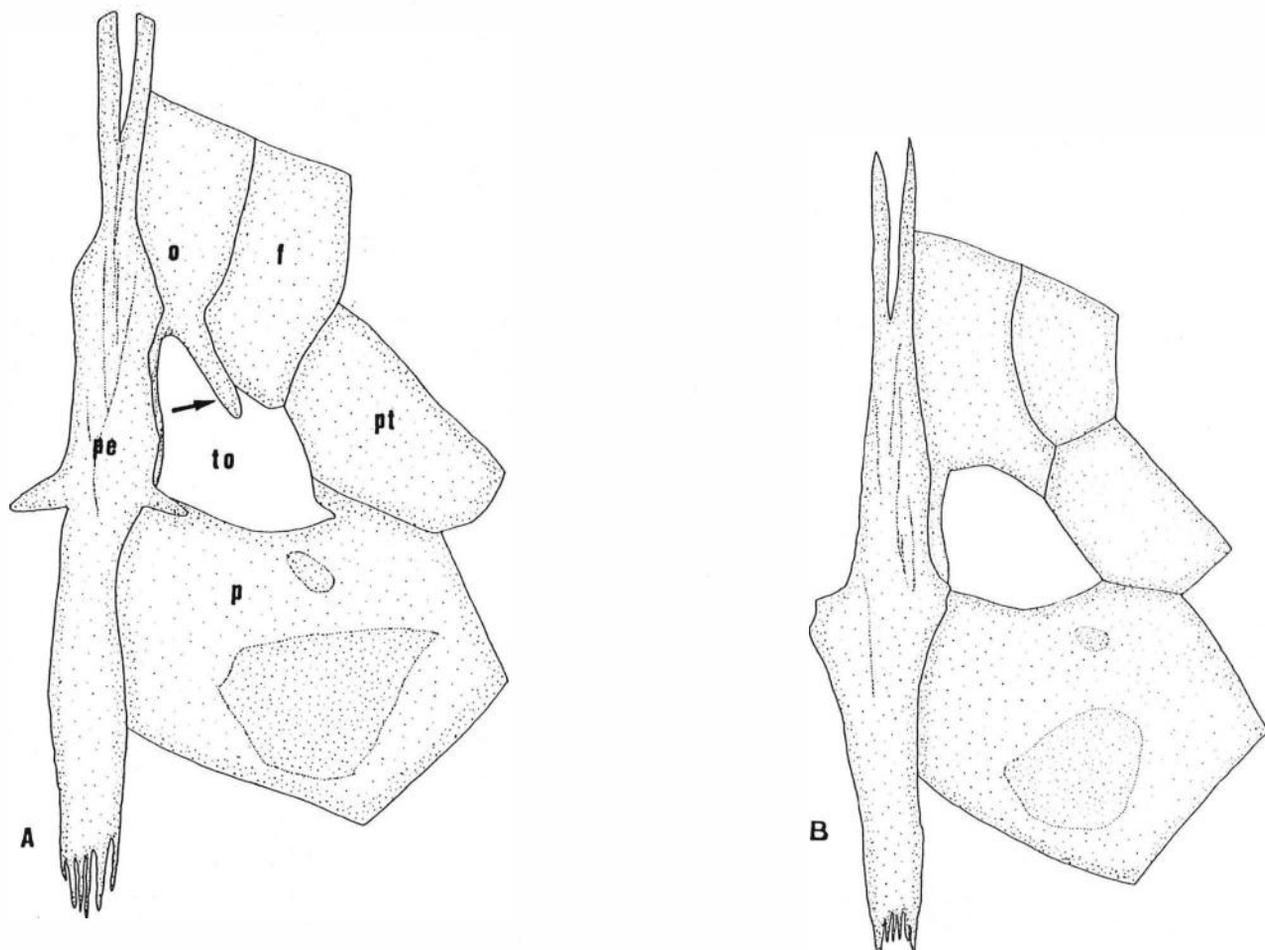


Figura 14. Frontal, orbito-esfenóide, prótico, paresfenóide e pterosenóide, vista ventral, parte anterior para cima. f: frontal; o: orbito-esfenóide; p: prótico; pe: paresfenóide; pt: pterosenóide; seta mostrando o processo do orbito-esfenóide. A. *Corydoras nanus*, USNM 218359; B. *Corydoras undulatus*, MCP 13954.

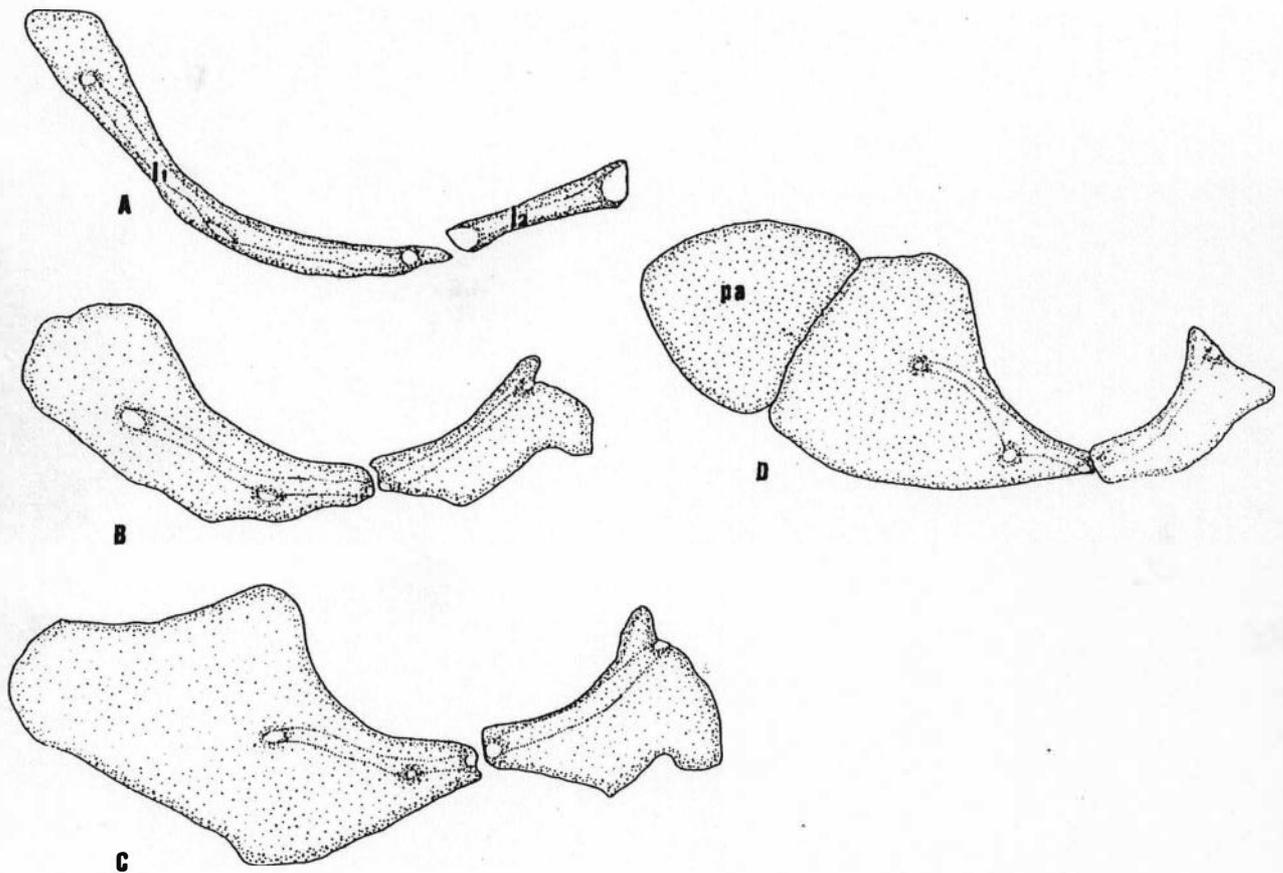


Figura 15. Série infra-orbital, vista lateral, parte anterior para esquerda. il: infra-orbital 1; i2: infra-orbital 2; pa: placa anterior. A. *Corydoras hastatus*, UFRJ 0384, B. *Corydoras septentrionalis*, MZUSP 27953; C. *Corydoras aeneus*, MCP 14261.

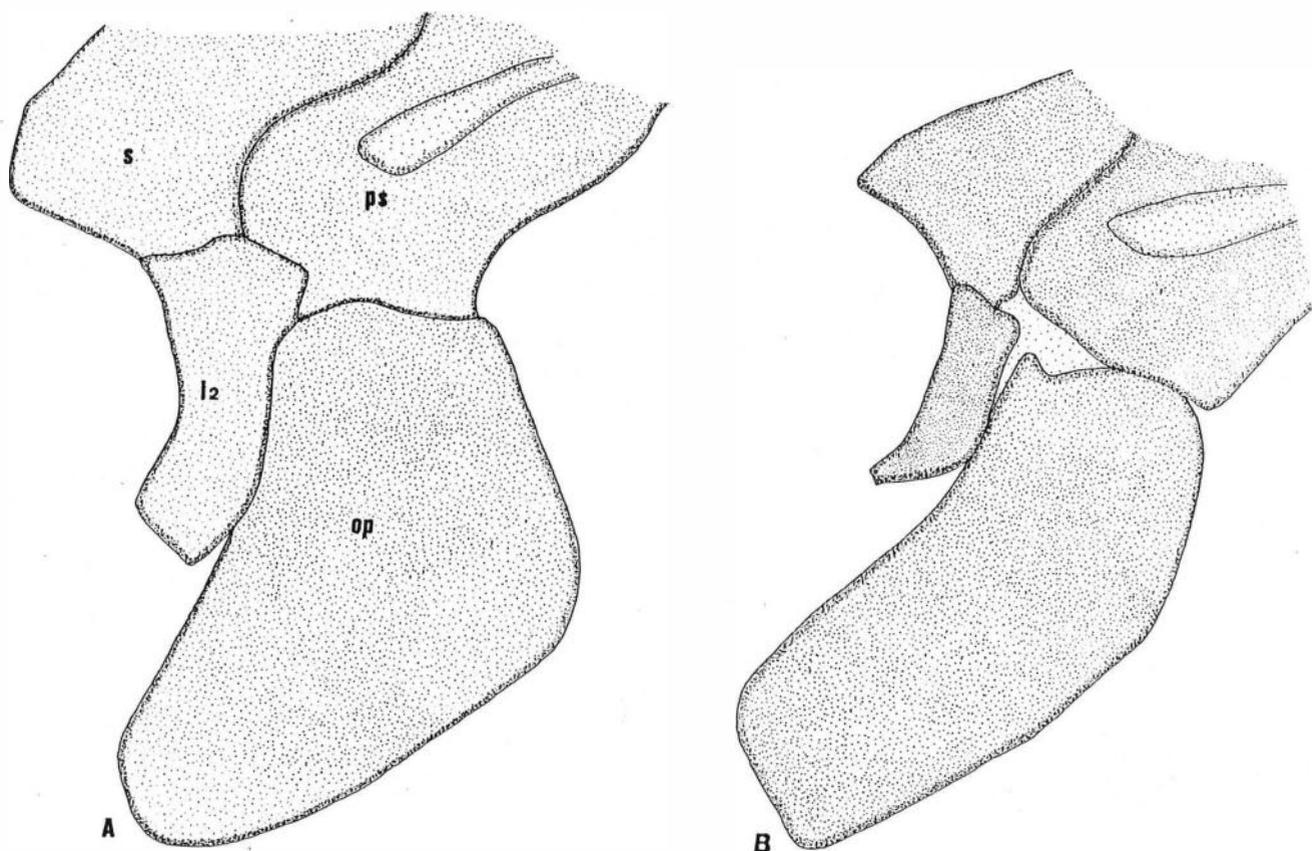


Figura 16. Esfenótico, pterótico-supracleito, opérculo e segundo infra-orbital, vista lateral, parte anterior para esquerda. i2: infra-orbital 2; op: opérculo; ps: pterótico-supracleito; s: esfenótico. A. *Corydoras napoensis*, USNM 301949; B. *Corydoras melanistius*, UFRJ 3780.

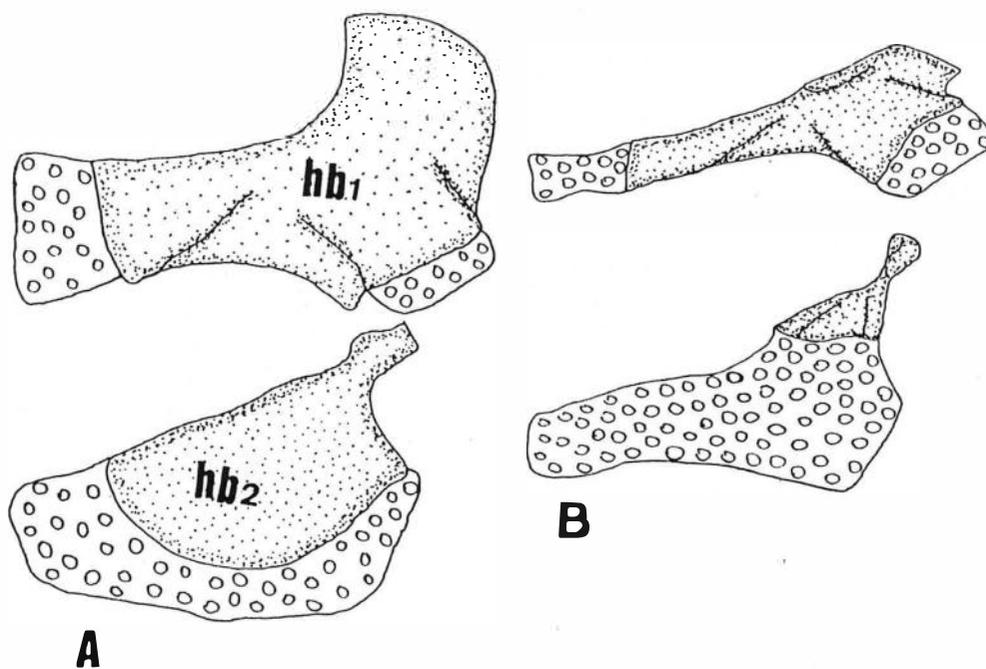


Figura 17. Primeiro e segundo hipobranquiais, vista dorsal, parte anterior para cima. hb1: hipobranquial 1; hb2: hipobranquial 2. A. *Corydoras eques*, USNM 37921; B. *Callichthys callichthys*, UFRJ 3168.

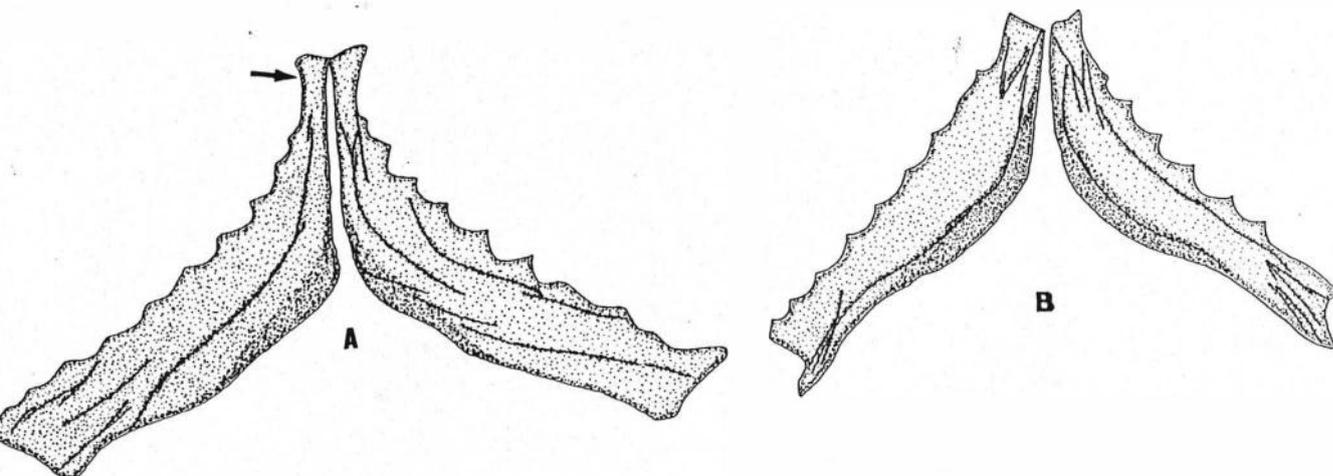


Figura 18. Quinto ceratobranchial, vista ventral, parte anterior para cima. Seta mostrando o prolongamento na extremidade anterior. A. *Corydoras rabauti*, MCP 14258; B. *Callichthys callichthys*, UFRJ 3168.

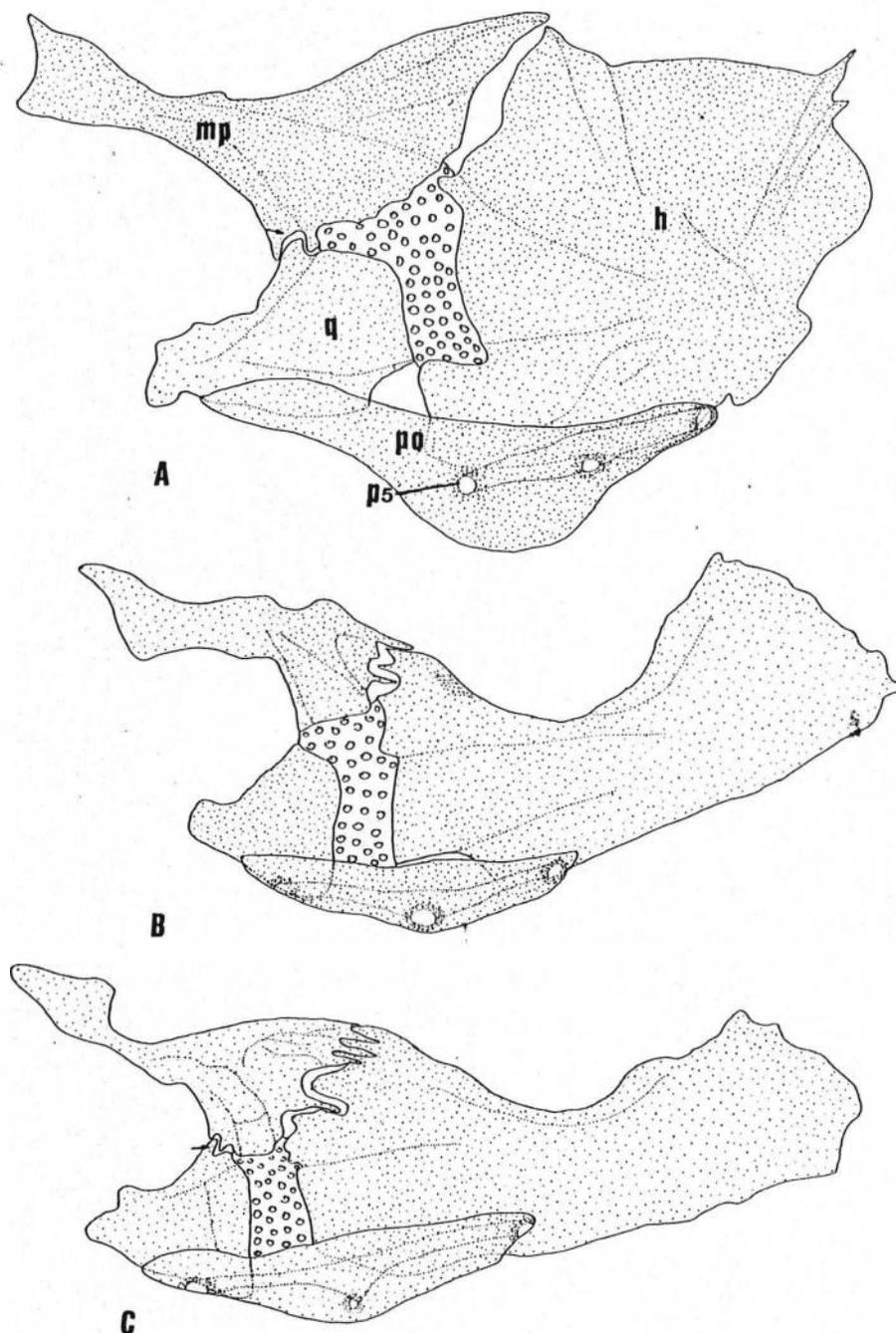


Figura 19. Suspensório, vista lateral, parte anterior para esquerda. h: hiomandíbula; mp: metapterigóide; p5: poro sensorial 5; po: pré-opérculo; q: quadrado; seta mostrando a natureza do contato entre o metapterigóide e o quadrado. A. *Callichthys callichthys*, UFRJ 3168; B. *Corydoras ehrhardti*, UFRJ 3662; C. *Corydoras barbatus*, UFRJ 0167.

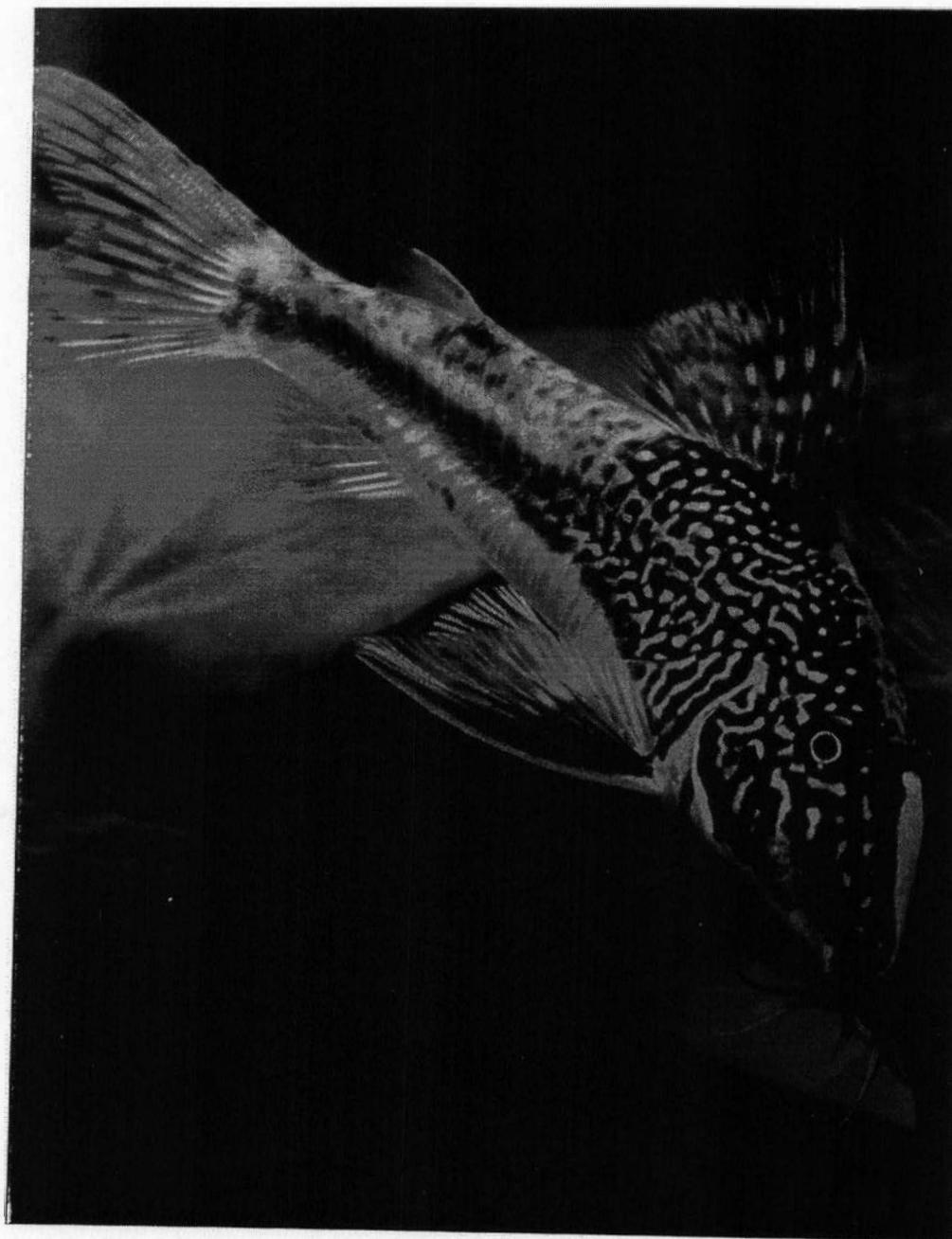


Figura 20. *Corydoras barbatus*, macho, mostrando os odontódeos na região do pré-opérculo (seta). Reproduzido de BURGESS (1992).

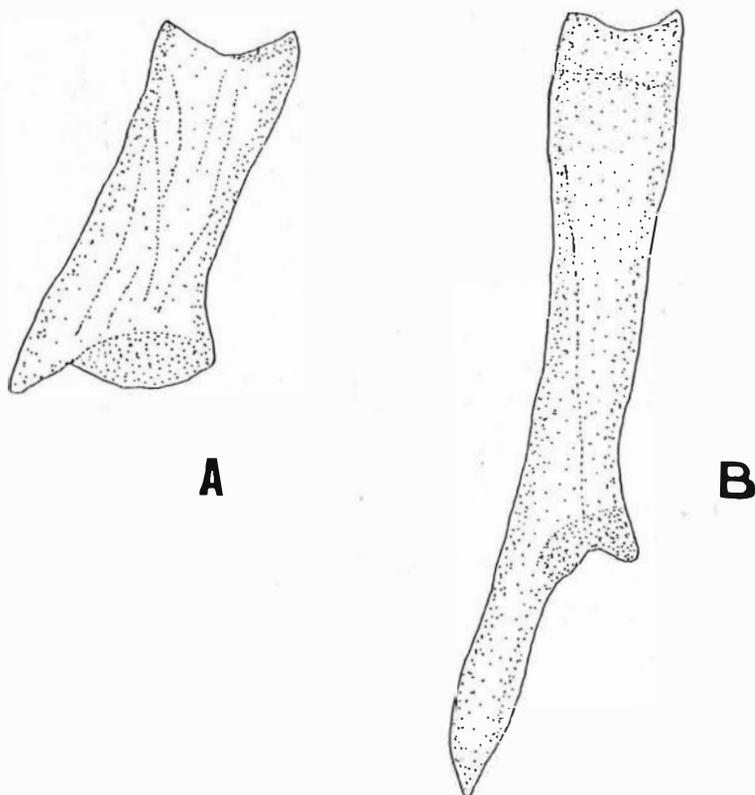


Figura 21. Palatino, vista ventral, parte anterior para cima. A. *Callichthys callichthys*, UFRJ 3168; B. *Corydoras blochi*, UFRJ 3781.

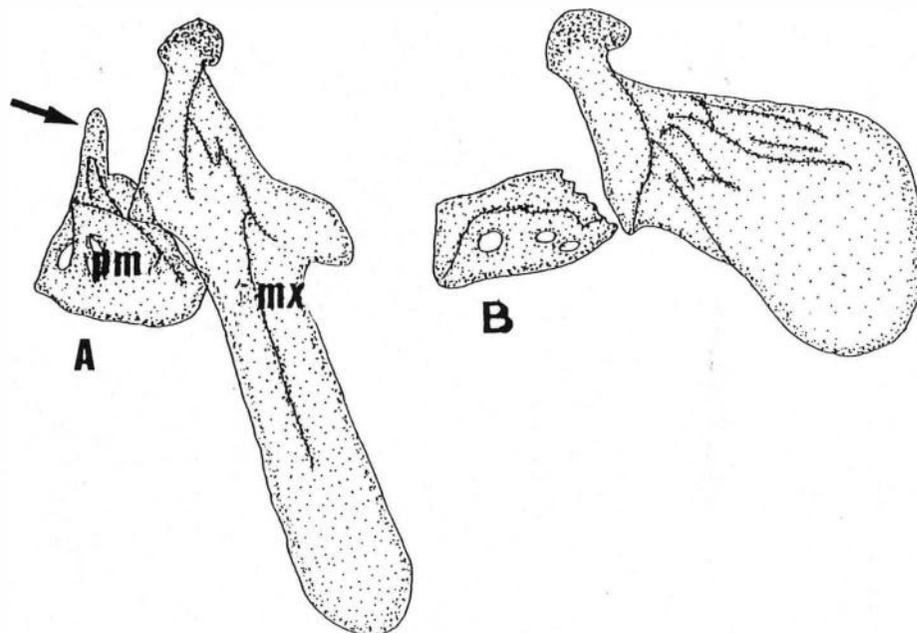


Figura 22. Pré-maxila e maxila, vista dorsal, parte anterior para cima. mx: maxila; pm: pré-maxila; seta mostrando o processo dorsal da pré-maxila. A. *Corydoras leucomelas*, MCP 14249; B. *Callichthys callichthys*, UFRJ 3168.

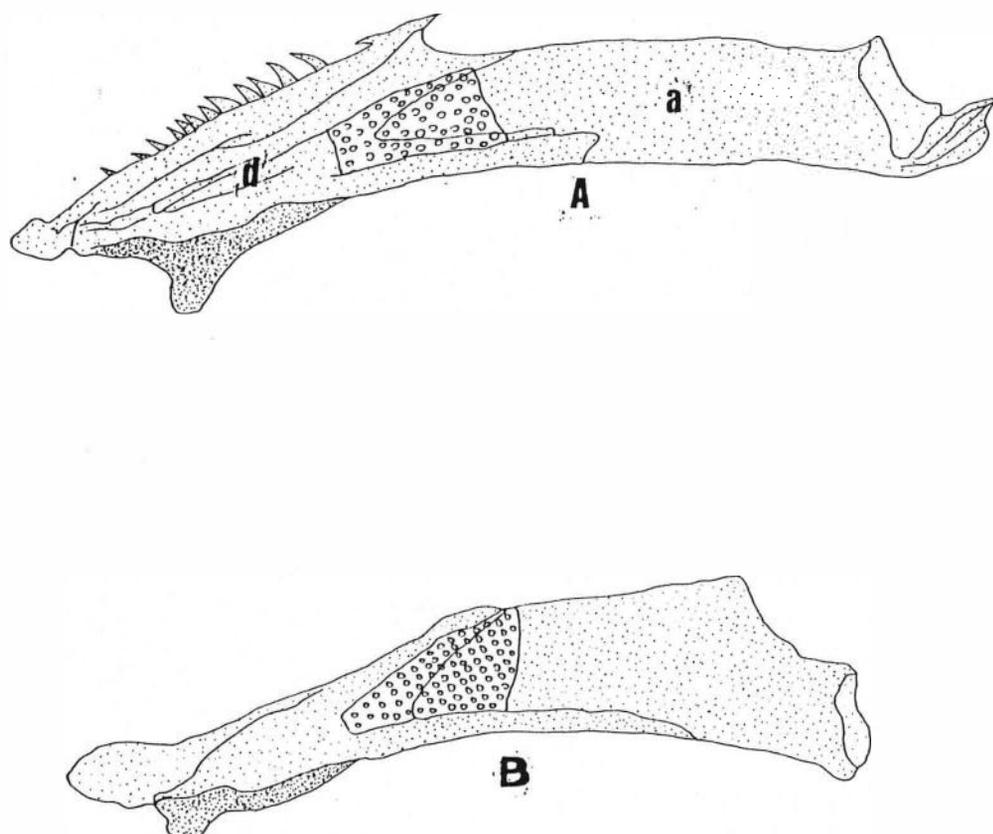


Figura 23. Mandíbula, vista lateral, parte anterior para esquerda. a: ângulo-articular, d: dentário. A. *Callichthys callichthys*, UFRJ 3168; B. *Corydoras haraldschultzi*, UFRJ 1332.

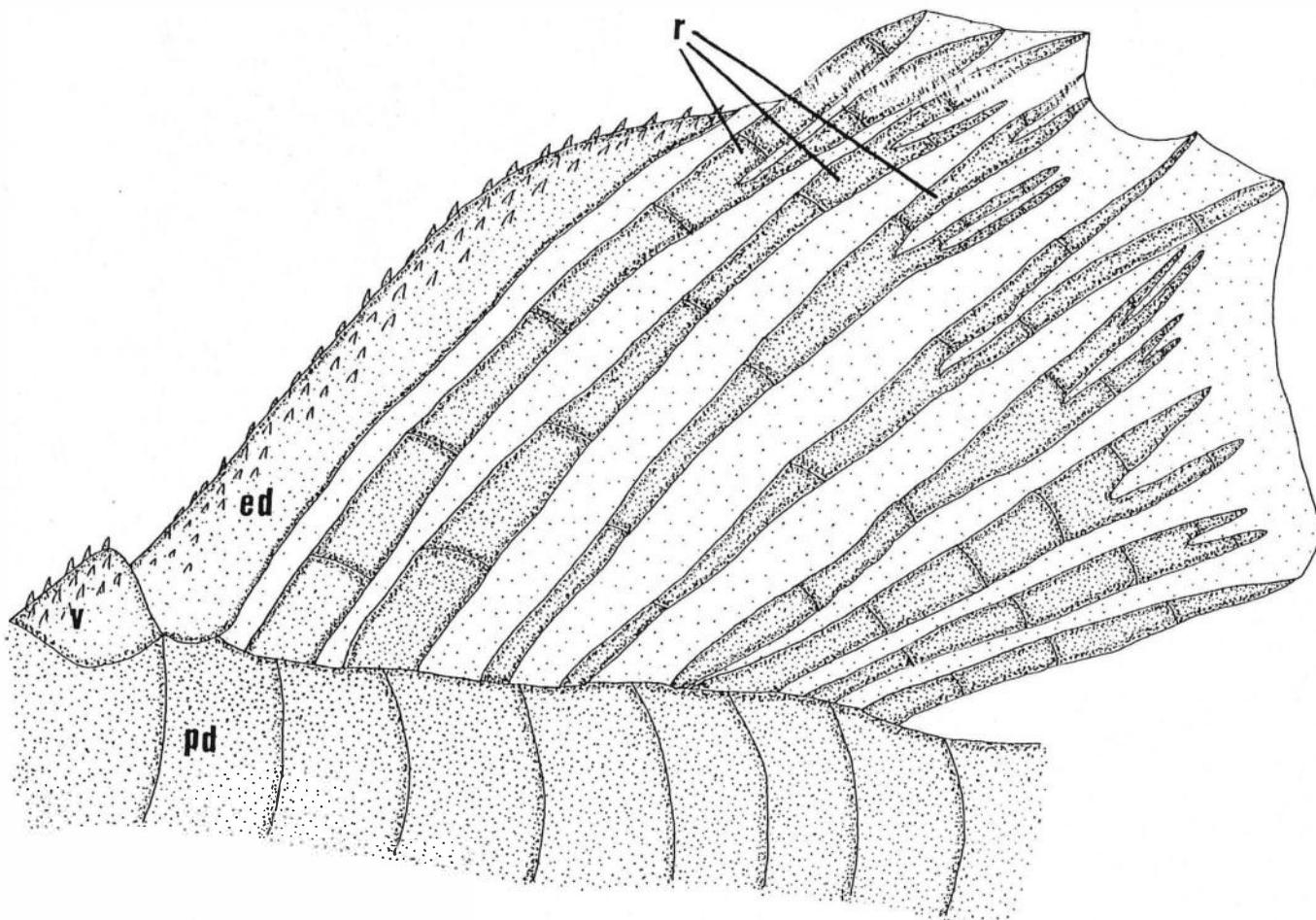


Figura 24. Nadadeira e espinho dorsais e porção superior das placas dorsolaterais de *Aspidoras poecilus*, UFRJ 1473, macho, vista lateral, parte anterior para esquerda. ed: espinho dorsal; pd: placa dorsolateral; r: raios ramificados; v: espinho vestigial.

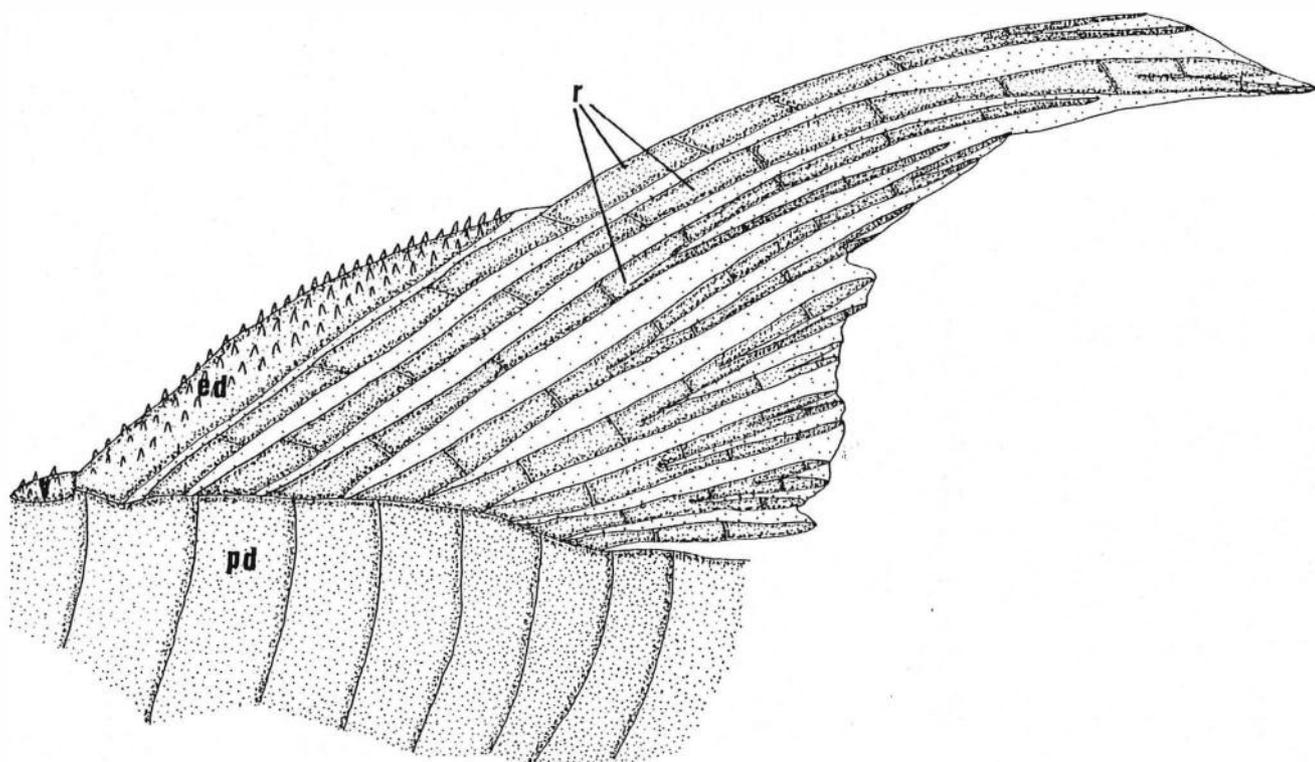


Figura 25. Nadadeira e espinho dorsais e porção superior das placas dorsolaterais de *Corydoras macropterus*, UFRJ 0202, macho, vista lateral, parte anterior para esquerda.  
 ed: espinho dorsal; pd: placa dorsolateral; r: raios ramificados; v: espinho vestigial.

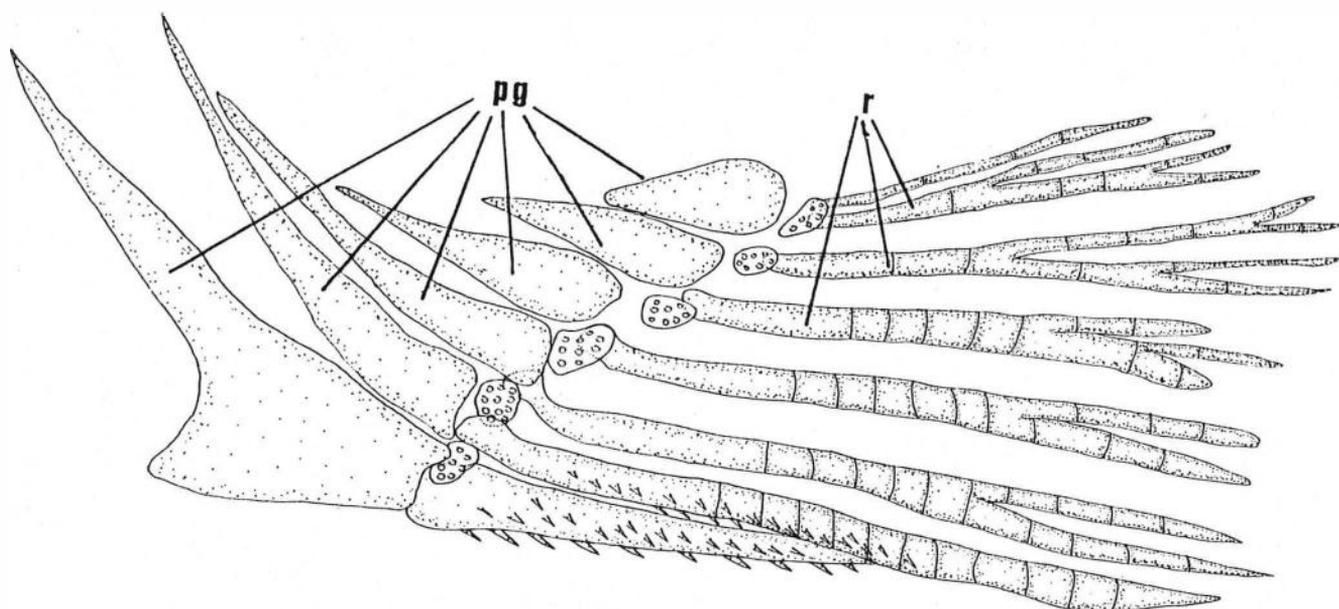


Figura 26. Nadadeira anal de *Corydoras punctatus*, MCP 16138, vista lateral, parte anterior para esquerda. pg: pterigióforos; r: raios ramificados.

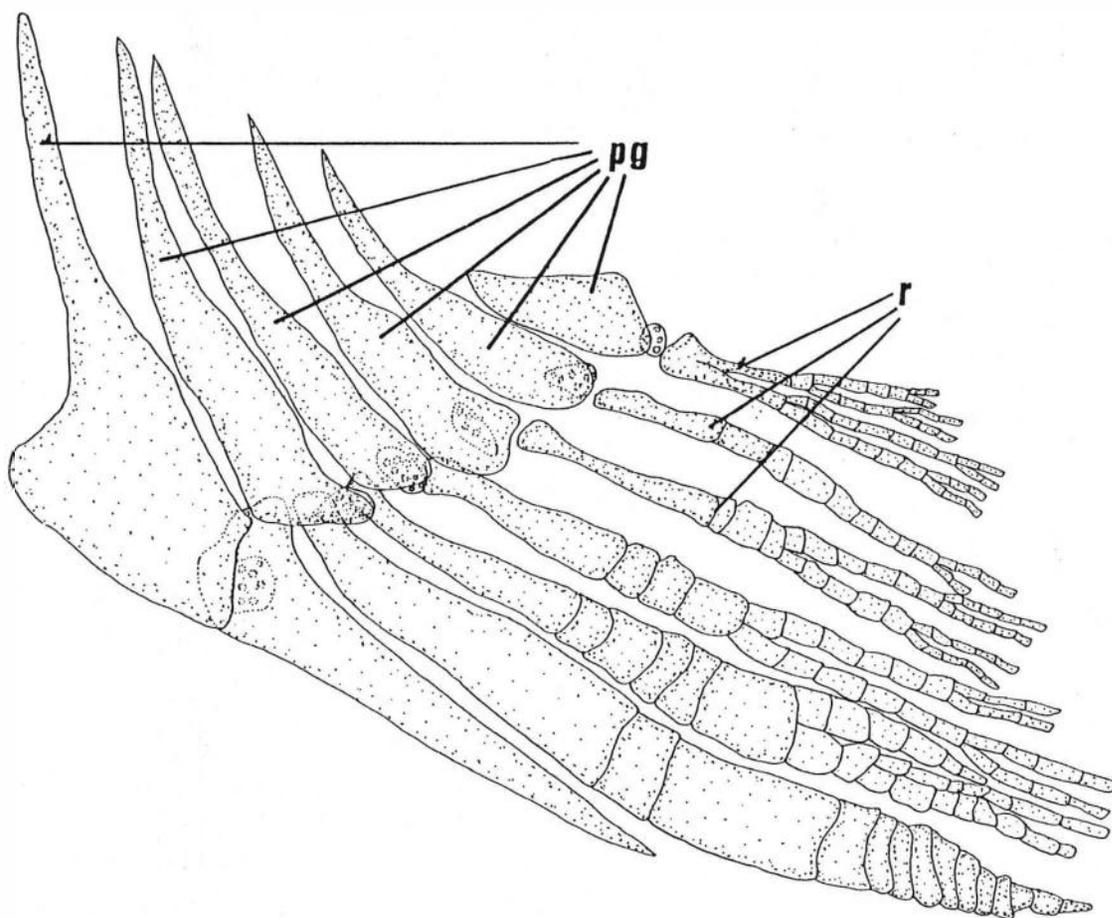


Figura 27. Nadadeira anal de *Brochis britskii*, UFRJ 3850, vista lateral, parte anterior para esquerda. pg: pterigióforos; r: raios ramificados.

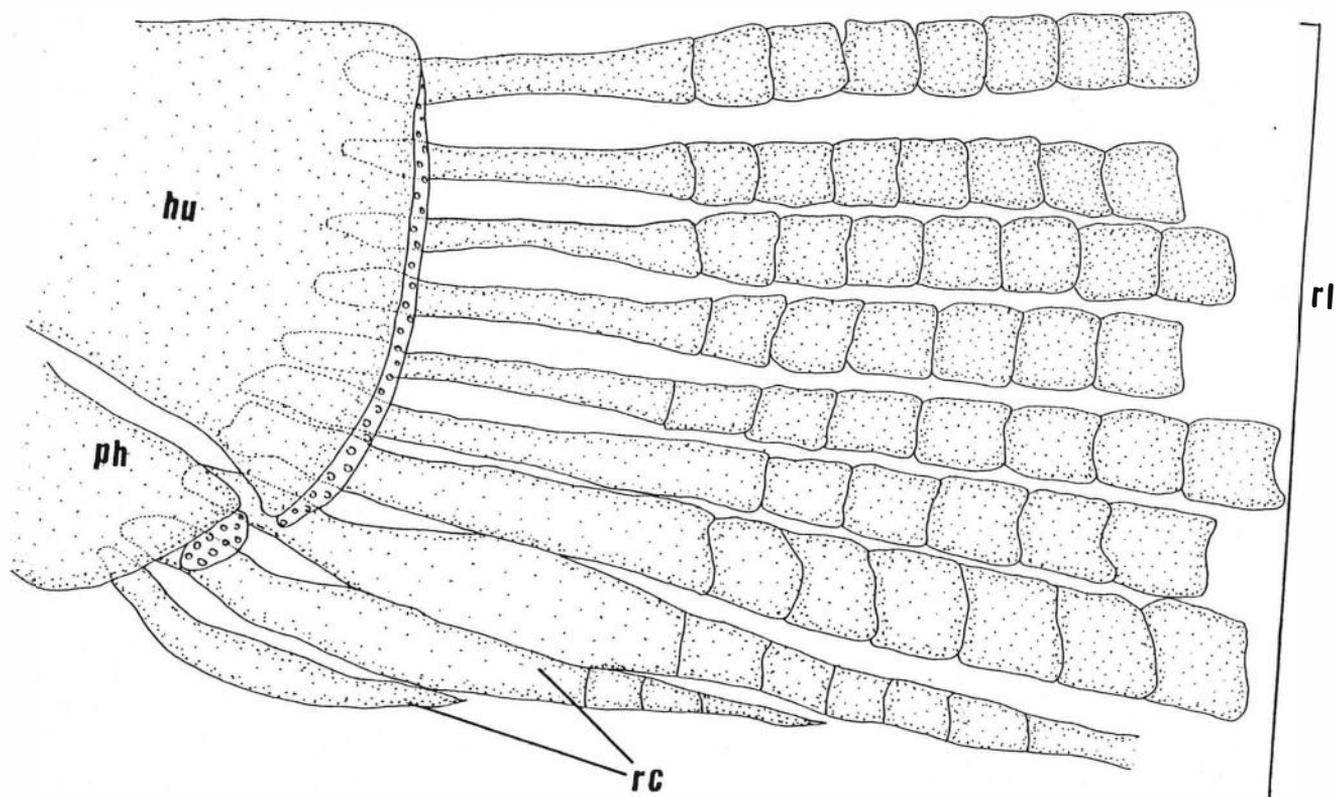


Figura 28. Lobo inferior da nadadeira caudal de *Corydoras punctatus*, MCP 16138, vista lateral, parte anterior para esquerda. hu: hipurais 1 e 2 (fusionados); ph: parahipural; rc: raios procurentes; rl: raios principais.

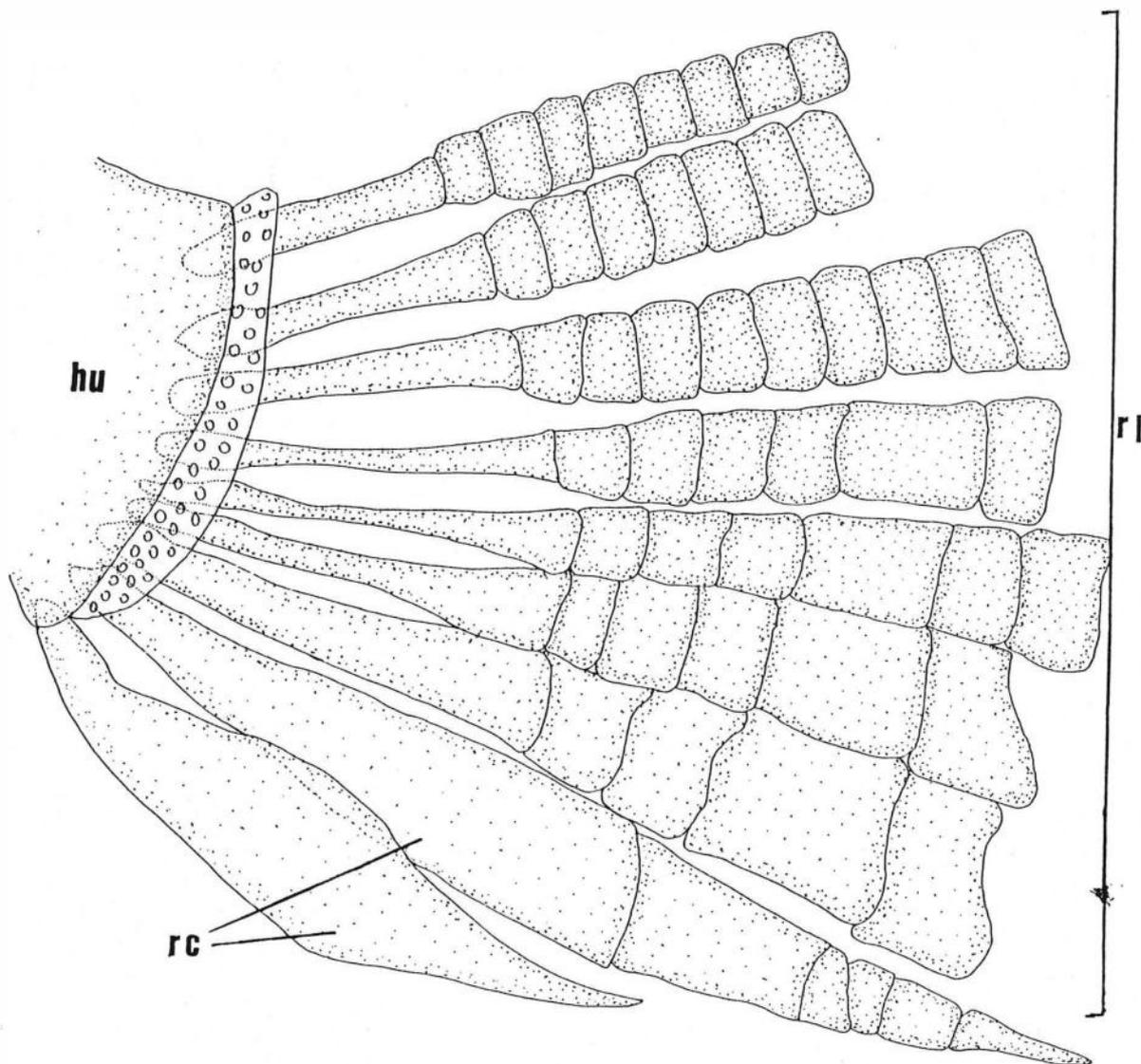


Figura 29. Lobo inferior da nadadeira caudal de *Brochis britskii*, UFRJ 3850, vista lateral, parte anterior para esquerda. hu: hipurais 1 e 2 (fusionados); rc: raios procurentes; rl: raios principais.

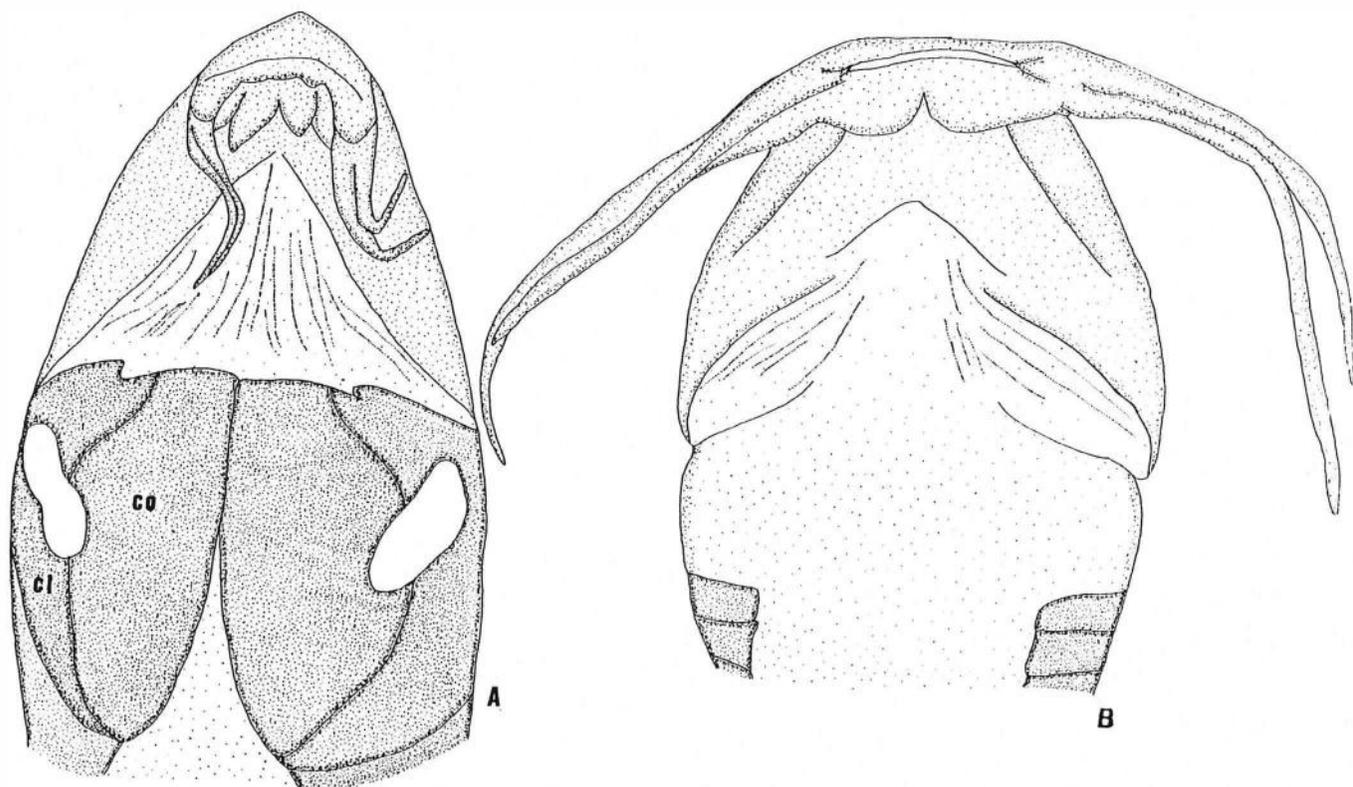


Figura 30. Vista ventral da cabeça e região torácica de A. *Corydoras rabauti*, MNRJ 3627 e B. *Callichthys callichthys*, UFRJ 3168, mostrando a natureza do contato entre os coracóides, extremidade anterior para cima. cl: cleitro; co: coracóide.

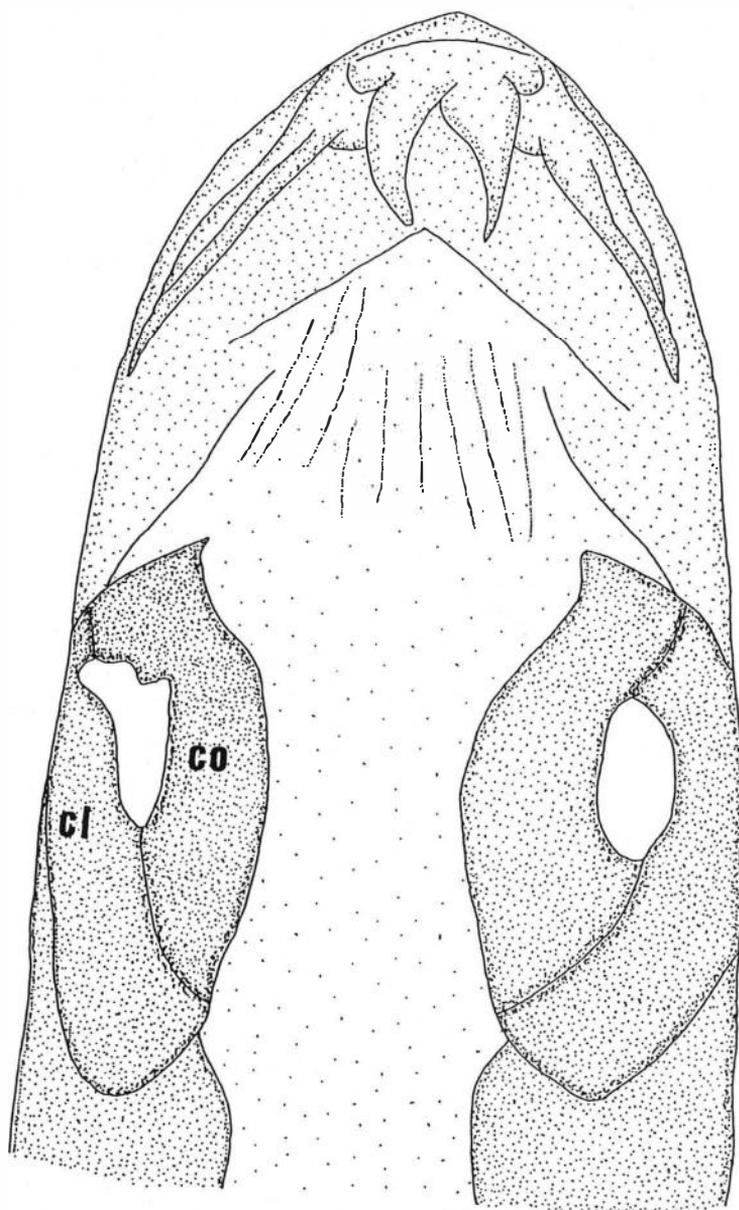


Figura 31. Vista ventral da cabeça e região torácica de *Corydoras elegans* UFRJ 3782, mostrando a natureza do contato entre os coracóides, extremidade anterior para cima. cl: cleitro; co: coracóide.

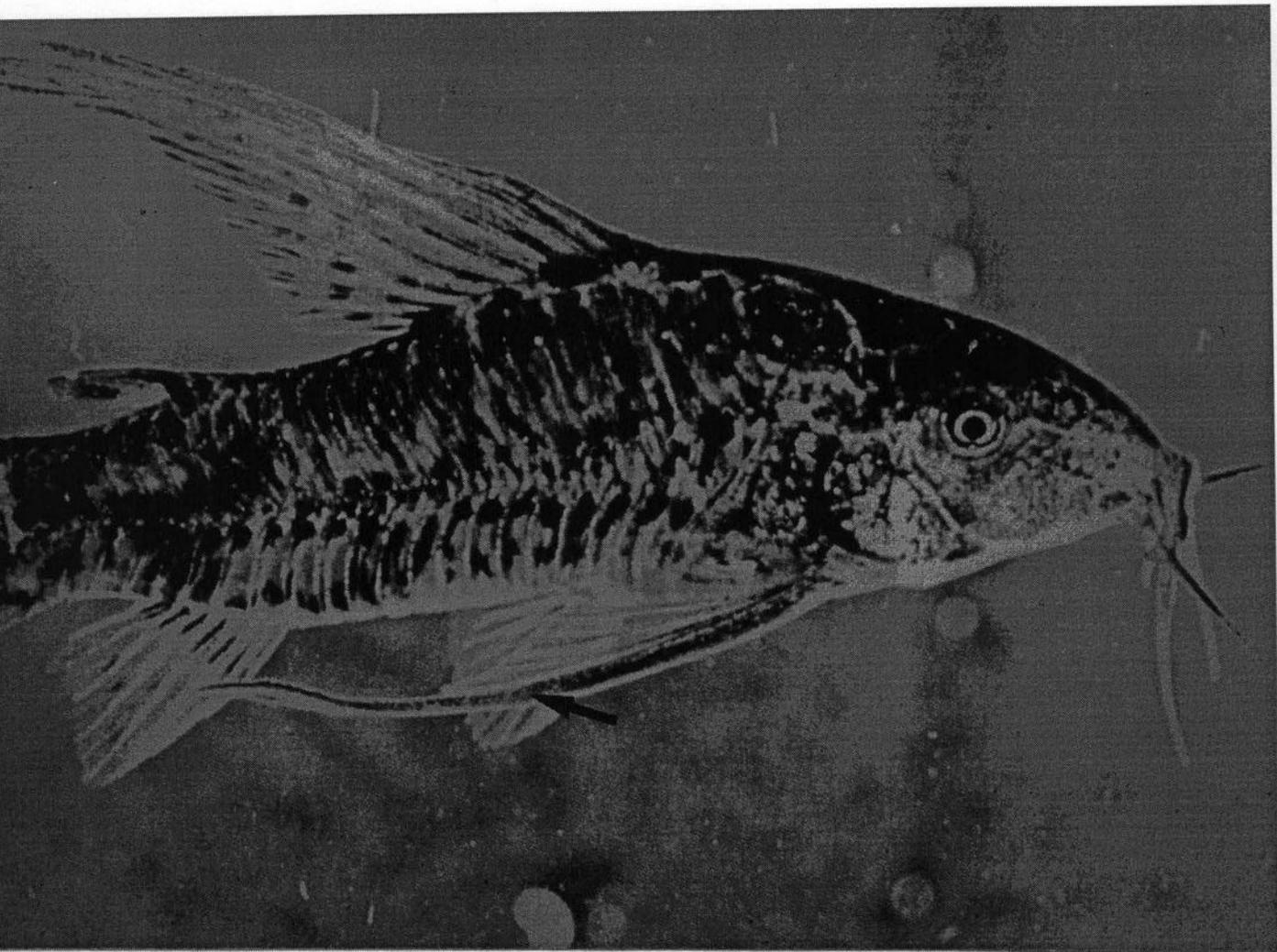


Figura 32. *Corydoras macropterus*, macho, mostrando o alongamento do espinho peitoral (seta). Reproduzido de BURGESS (1992).

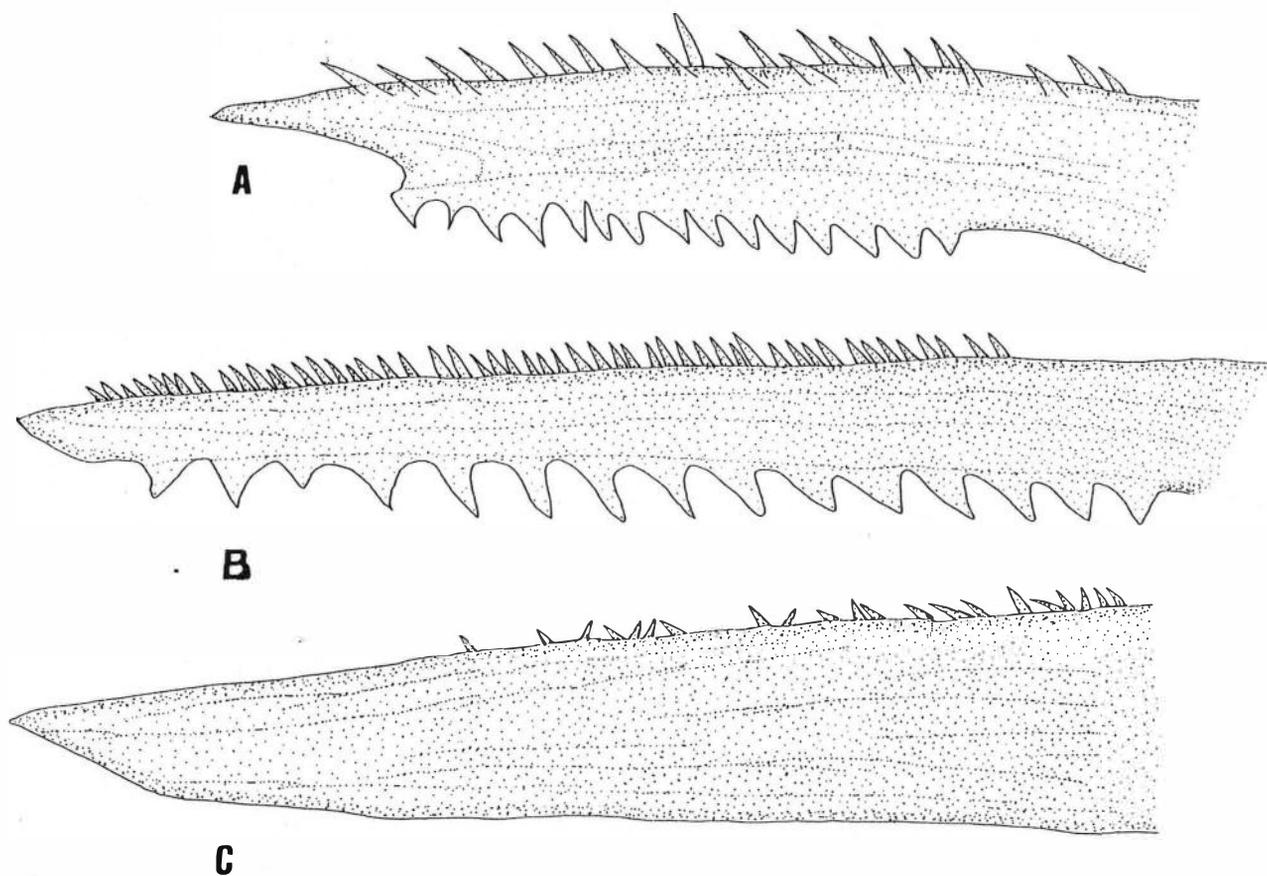


Figura 33. Parte posterior do espinho peitoral, margem interna para baixo. A. *Aspidoras spl*, MCP 15974; B. *C. elegans*, UFRJ 3782; C. *Corydoras garbei*, MCP 16994.

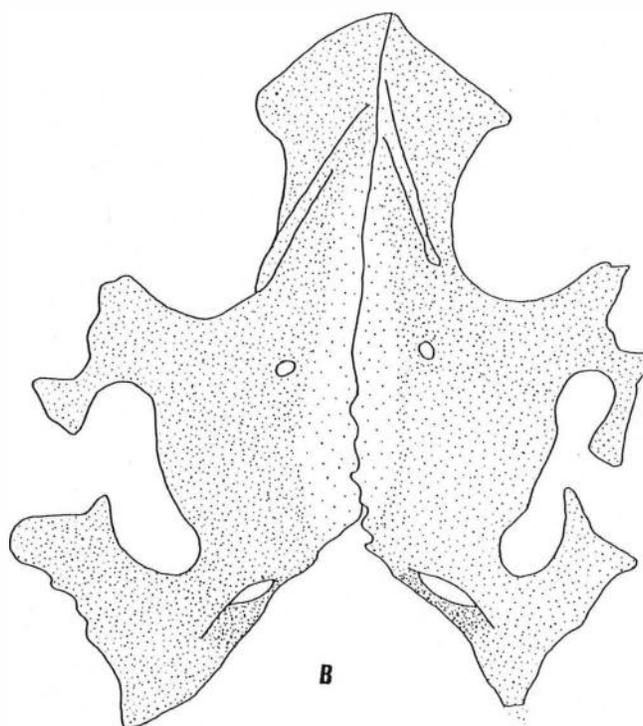
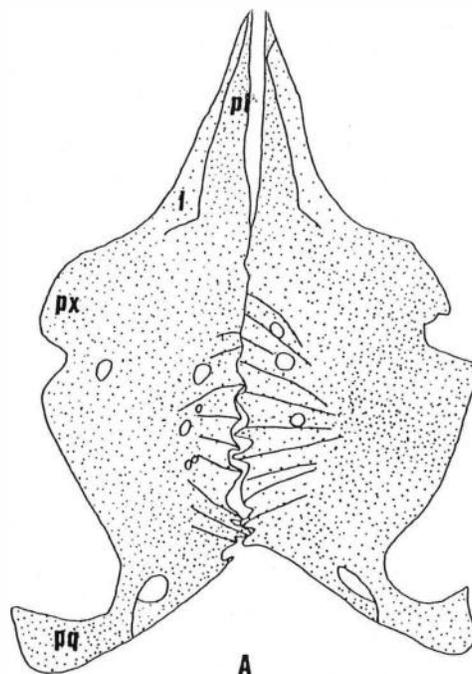


Figura 34. Cintura pélvica, vista dorsal, parte anterior para cima. l: lâmina do processo interno; pq: processo isquiático; pt: processo interno do basipterígio; px: processo externo do basipterígio. A. *Callichthys callichthys*, UFRJ 3168; B. *Corydoras leucomelas*, MCP 14249.

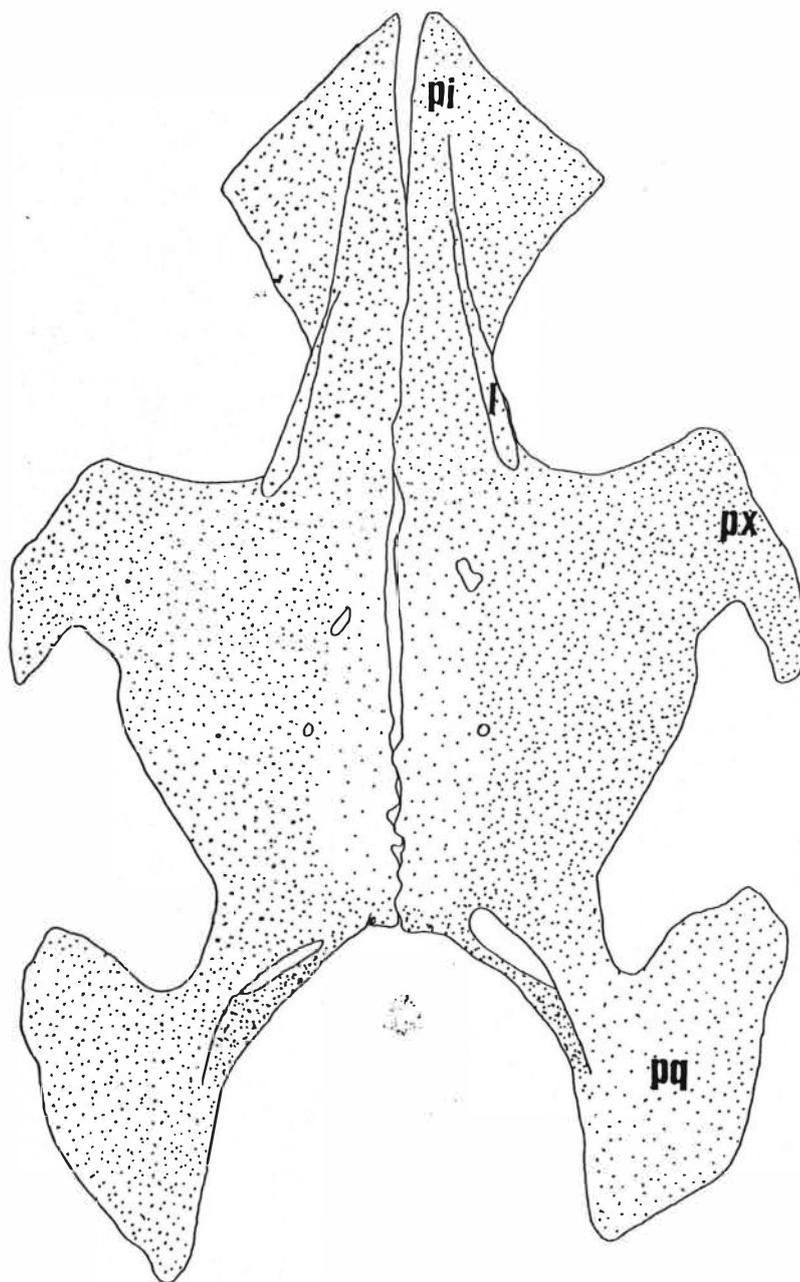


Figura 35. Cintura pélvica de *Corydoras ornatus*, MCP 14259, vista dorsal, parte anterior para cima. l: lâmina do processo interno; pq: processo isquiático; pi: processo interno do basipterígio; px: processo externo do basipterígio.

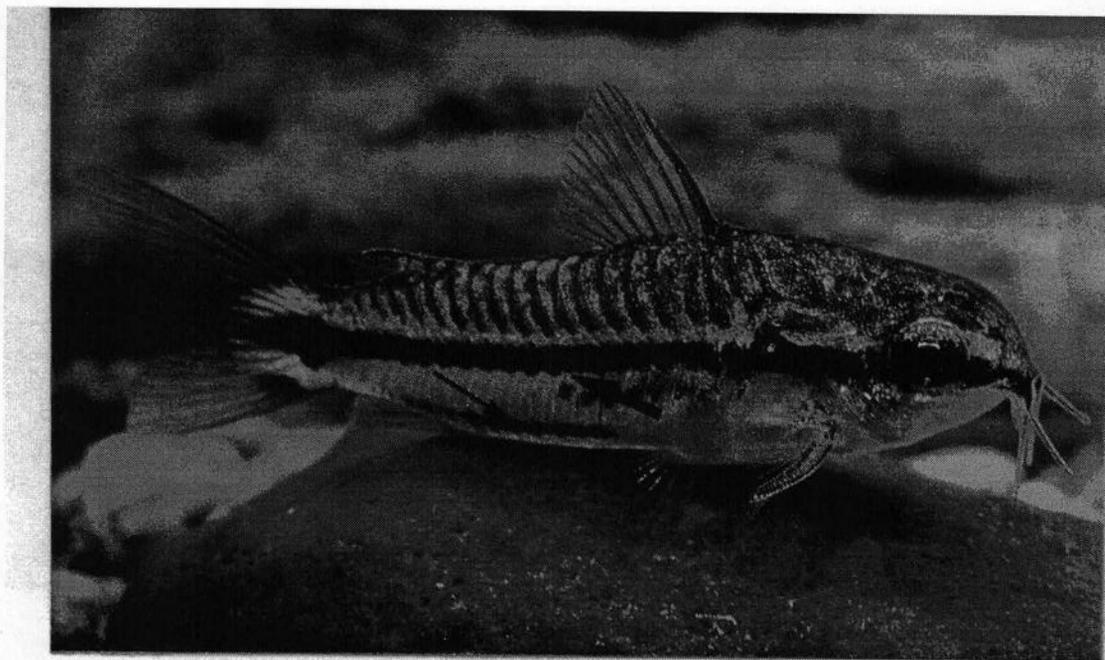


Figura 36. *Corydoras pygmaeus*, mostrando a faixa longitudinal terminada em uma mancha na nadadeira caudal (seta maior) e a faixa entre a nadadeira pélvica e a nadadeira anal (seta menor). Reproduzido de BURGESS (1992).



**Figura 37. *Corydoras rabauti*, mostrando a faixa entre a placa mucal e a nadadeira caudal.**

**Reproduzido de BURGESS (1992).**



Figura 38. *Corydoras arcuatus*, mostrando a faixa em arco entre o focinho e o pedúnculo caudal. Reproduzido de BURGESS (1992).

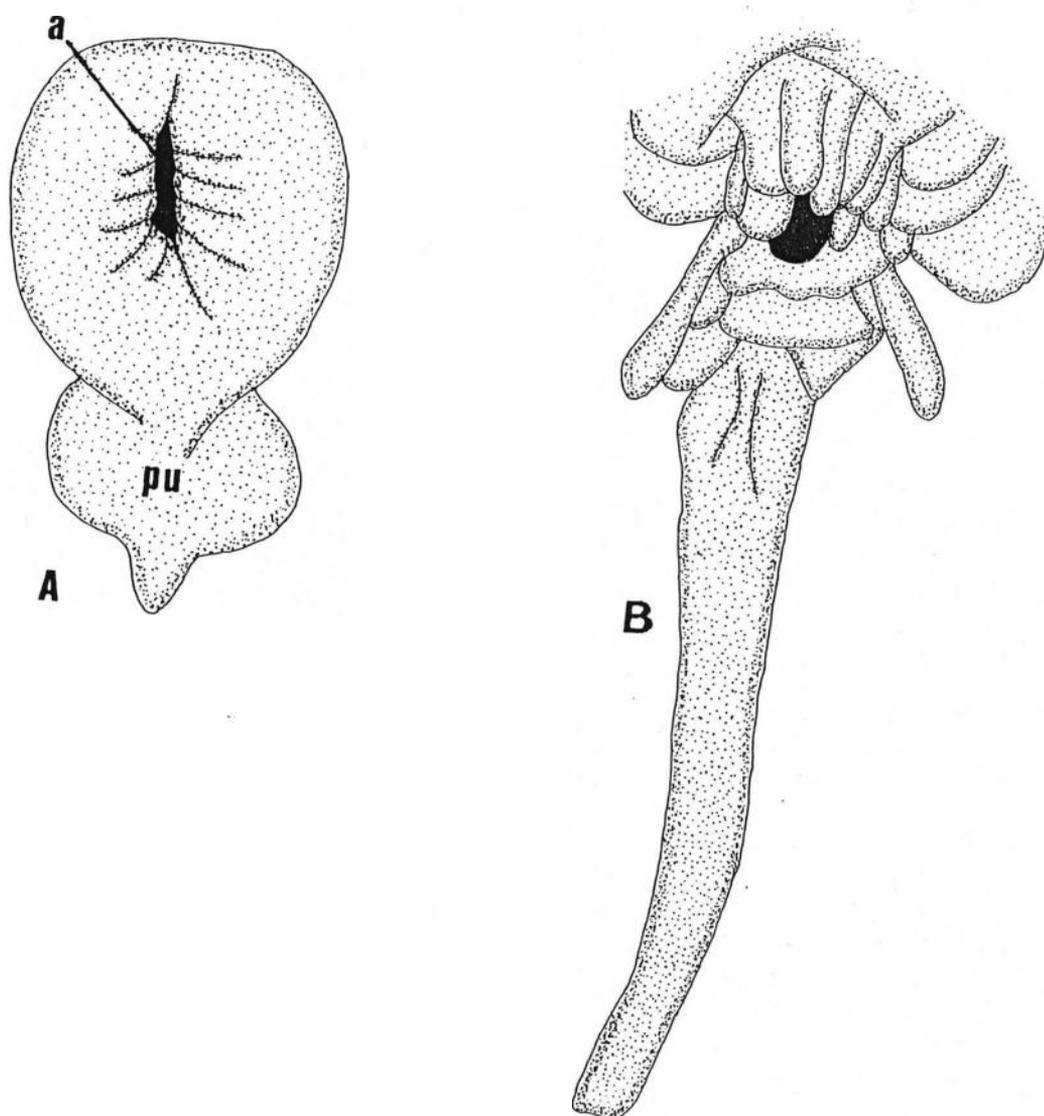


Figura 39. Ânus e papila urogenital, parte anterior para cima. pu: papila urogenital. A. *Corydoras barbatus*, UFRJ 0591, macho; B. *Hoplosternum littorale*, DBAV.UERJ 1018, macho.



Figura 40. Cardume de *Corydoras hastatus*, mostrando o hábito de nadar a meia-água.

Reproduzido de BURGESS (1992).