

MARCELO ROBERTO SOUTO DE MELO

Sistemática, Filogenia e Biogeografia do Grupo

***Characidium lauroi* Travassos, 1949**

(Characiformes, Crenuchidae)

Dissertação apresentada à Coordenação de Pós-
Graduação em Zoologia do Museu Nacional, como
parte dos requisitos necessários à obtenção do grau
de Mestre em Ciências Biológicas - Zoologia

Rio de Janeiro

2001'

Marcelo Roberto Souto de Melo

Sistemática, Filogenia e Biogeografia do Grupo *Characidium lauroi*

Travassos, 1949 (Characiformes, Crenuchidae)

Banca Examinadora

Dr. Paulo Andreas Buckup

(Presidente da Banca)

Dr. Mário de Pinna

Dr. Francisco Jerson de Araújo

Rio de Janeiro, 27 de junho de 2001

Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro

Orientador: Dr. Paulo Andreas Backup

FICHA CATALOGRÁFICA

Melo, Marcelo Roberto Souto de

Sistemática, Filogenia e Biogeografia do grupo *Characidium lauroi*
Travassos, 1949 (Characiformes, Crenuchidae). Rio de Janeiro. UFRJ, Museu
Nacional, 2001

vii, 95p.

Dissertação: Meste em Ciências Biológicas (Zoologia)

1. Ictiologia 2. Sistemática - Biogeografia 3. Crenuchidae 4. grupo
Characidium lauroi 5. Teses

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro – Museu Nacional

II. Título

DEDICATÓRIA

Este trabalho é dedicado:

À minha mãe, por ter me dado a vida, o caráter e a determinação.

Ao Clube de Regatas Flamengo, tri-campeão Carioca;
meu ópio nos momentos mais difíceis.

“Nunca se percebe o que já foi feito;
a gente só nota o que ainda está por fazer”

Marie Curie (1867-1934)

AGRADECIMENTOS

À Amélia Souto de Melo, por seu esforço em me financiar durante o longo período que fiquei sem bolsa.

Aos colegas do Departamento de Vertebrados, e/ou de chope, Alexandre Clistenes, Arion T. Aranda, Cristina Amorim, Carlos Figueredo, Daniele Strufaldi, Fábio Moraes, Filipe A. G. Melo, Flávio da Silva, Guilherme M. Souza, Gustavo W. Nunan, João Teixeira, Jorge A. Oliveira, Leonardo Ávilla, Luisa Soares-Porto, Marcio Senna, Marcovan Porto, Paulo Buckup e Wagner Bandeira, pelos bons momentos que passei nesta casa.

Aos primos cariocas, em especial Carlinhos e Silvinha, que fizeram com que eu me sentisse em casa.

À Irlanda M. Silveira, pelo companheirismo, amizade e paciência.

À Ilza Viegas, pelo carinho, amizade e atenção.

Aos amigos Cristiano e Karina D. Rocha, Eduiges Motta (Duka), Elaine Pires, Ita Oliveira e Silva, Júlio Avelino, Gustavo Nunes, Leandro Oliveira, Letícia Jungmann, Sebastião e Sylverson P. Rasssi, e Tainan Oliveira pela amizade e Gigabytes de e-mails, que fizeram que parecesse que vocês estavam “ali”.

Ao meu orientador e amigo, Paulo A. Buckup, por ter proposto o tema e me incentivado a desenvolvê-lo.

Ao “collection manager” da coleção ictiológica do Museu Nacional, Arion T. Aranda pela ajuda nas coletas e triagem de material, pela atenção e amizade... Valeu!

Aos motoristas Robson S. V. Mendes e Amaro R. R. da Costa que nos levaram e, principalmente, trouxeram de volta, a inúmeras viagens de bem sucedidas de coleta “Brasil a dentro”.

Aos técnicos e curadores das coleções ictiológicas que gentilmente enviaram material, Alexandre Cardoso, Roberto Reis e Luiz Malabarba (MCPUC), Oswaldo Oyakawa e Mário de Pinna (MZUSP), Wilson Costa (UFRJ), Oscar Shibatta (MZUEL), e Vinícius Abilhoa (MHNCI).

Ao Cristiano Moreira, Flávio Lima e Marcelo Britto que me acolheram em São Paulo, durante minha visita ao MZUSP.

Aos pessoal da vigilância do Horto Botânico, Jackson Luis Barbosa, Júlio Cesar B. da Silva, Edson A. da Silva, Luís Carlos Vieira e o botafoguense Feliciano Alves, meu muitíssimo obrigado pela atenção.

Ao curso de Pós-Graduação em Zoologia, os coordenadores Miguel A. Monné, Ronaldo Fernandez e Cátia A. Patiu, e ao pessoal da secretaria, Anete Luz Costa, Vera L. F. Gutierrez e “seu Bigode”, pelo suporte fornecido.

Esta dissertação foi financiada pela bolsa de mestrado da CAPES, pelo projeto integrado de pesquisa “Sistemática de Peixes Neotropicais” (CNPq 533237/95-2), e pelo projeto “Conhecimento, Conservação e Utilização Racional da Fauna de Peixes do Brasil” (CNPq/PRONEX 66100581/1997), coordenação institucional Paulo A. Backup (Museu Nacional/UFRJ), coordenação geral Naércio A. Menezes (MZUSP).

RESUMO

O "grupo *Characidium lauroi*" é formado por seis espécies que habitam pequenos riachos de montanha, tributários do rio Iguaçu, Paranapanema, Tietê, Paraíba do Sul, além dos rios costeiros entre a baía da Ilha Grande e a Ribeira de Iguape. Quatro dessas espécies foram descritas por Haroldo Travassos entre as décadas de 40 e 60, *Characidium lauroi*, *C. japuhybense*, *C. schubarti* e *C. oiticicai*, e duas são novas para a ciência, *Characidium* sp. "piabanha" e *Characidium* sp. "iguaçu".

Três sinapomorfias corroboram a monofilia do grupo: a ausência do ramo parietal do canal látero-sensorial da cabeça; barras transversais com poucos cromatóforos; e presença de pequenas máculas arredondadas ao longo do flanco.

As relações filogenéticas entre essas espécies sugerem que os eventos de separação das cabeceiras dos rios do sudeste foram importantes nos processos de especiação e diversificação do grupo. *Characidium japuhybense*, que ocorre apenas nos riachos costeiros, é a espécie mais basal do grupo. *Characidium lauroi* e *C. sp. "piabanha"* estão mais relacionadas com as espécies da bacia do Paraná do que com a anterior; entretanto, formam um clado monofilético endêmico das tributários do alto e médio rio Paraíba do Sul. As relações entre *C. schubarti*, *C. oiticicai* e *Characidium sp. "iguaçu"*, formam uma politomia, que demonstra uma suposta separação tardia entre e complexa as cabeceiras do Iguaçu, Tietê, Paranapanema e Ribeira de Iguape.

ABSTRACT

The "*Characidium lauroi*" group is composed by five species, that inhabit small mountains streams, such as the tributaries of the Iguaçu, Paranapanema, Tietê and Paraíba do Sul rivers, and coastal streams between Ilha Grande bay and Ribeira de Iguape. Four of these species were described by Haroldo Travassos between the 1940's and 1960's, *Characidium lauroi*, *C. japuhybense*, *C. schubarti* e *C. oiticicai*, and two of them are new to the science, *Characidium* sp. "piabanha" e *Characidium* sp. "iguazu".

Three sinapomorphies corroborate the monophily of the group: absence of parietal branch in the head laterossensorial system; small number of cromatophores in the transversal bars; and small rounded spots along the side of the body.

The phylogenetic relationships among these species suggest that the history of isolating events among of the headwaters of southeastern Brazil was important for the species diversification process. *Characidium japuhybense*, which occurs only in coastal rivers, is the most basal species. *Characidium lauroi* and *Characidium* sp. "piabanha" form a monophyletic clade that is endemic to upper and middle Paraíba do Sul river drainages. The sister group of this clade is comprised of species that occur in the Parana drainage. The relationships among *C. schubarti*, *C. oiticicai* and *Characidium* sp. "iguazu" clade are poorly resolved, thus suggesting a putative recent and complex separation between the headwaters of the rivers Iguaçu, Tietê, Paranapanema and Ribeira de Iguape.

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO	1
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	4
2.1. OBTENÇÃO DE DADOS MORFOMÉTRICOS E MERÍSTICOS	4
2.2. PREPARAÇÃO DOS EXEMPLARES PARA OSTEOLOGIA.....	6
2.3. CARACTERIZAÇÃO DAS ESPÉCIES	9
2.4. ANÁLISE FILOGENÉTICA	10
2.5. MATERIAL ANALISADO	12
3. RESULTADOS.....	13
3.1. MONOFILIA DO GRUPO <i>CHARACIDIUM LAUROI</i>	13
3.2. CARACTERIZAÇÃO DAS ESPÉCIES	15
<i>Characidium lauroi</i> Travassos (1949a).....	15
<i>Characidium japuhybense</i> Travassos (1949b).....	19
<i>Characidium schubarti</i> Travassos (1955).....	24
<i>Characidium oiticicai</i> Travassos (1967).....	29
<i>Characidium</i> sp. “piabanha”	34
<i>Characidium</i> sp. “iguazu”	39
3.3. CHAVE PARA IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES DO GRUPO <i>CHARACIDIUM LAUROI</i>	42
3.4. ANÁLISE FILOGENÉTICA.....	43
3.4.1. Caracteres	43
3.4.2. Filogenia do grupo <i>Characidium lauroi</i>	50
4. DISCUSSÃO.....	53
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	57
TABELAS	63
FIGURAS.....	71

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Dados morfométricos de <i>Characidium lauroi</i>	64
Tabela 2. Dados morfométricos de <i>Characidium japuhybense</i>	65
Tabela 3. Dados morfométricos de <i>Characidium schubarti</i>	66
Tabela 4. Dados morfométricos de <i>Characidium oiticicai</i>	67
Tabela 5. Dados morfométricos de <i>Characidium</i> sp. “piabanha”	68
Tabela 6. Dados morfométricos de <i>Characidium</i> sp. “iguaçu”.....	69
Tabela 7. Matriz de caracteres utilizada na análise filogenética	70

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. (A) <i>Characidium lauroi</i> , holótipo, MNRJ 5529; (B) <i>Characidium lauroi</i> , MNRJ 19402	72
Fig. 2. (A) <i>Characidium japyhybense</i> , holótipo, MNRJ 5194; (B) <i>Characidium japyhybense</i> , MNRJ 20874	73
Fig. 3. (A) <i>Characidium schubarti</i> , holótipo, MNRJ ; (B) <i>Characidium schubarti</i> , MNRJ 20101	74
Fig. 4. (A) <i>Characidium oiticicai</i> , holótipo, MNRJ 9480 (B) <i>Characidium oiticicai</i> MZUSP 59127 (C) <i>Characidium oiticicai</i> , MNRJ 20100	75
Fig. 5. (A) <i>Characidium</i> sp. “piabanha”, parátipo, MNRJ 14404; (B) <i>Characidium</i> sp. “iguaçu”	76
Fig. 6. <i>Characidium zebra</i> , INPA 8089.	77
Fig. 7. Mapa de distribuição de <i>Characidium lauroi</i>	78
Fig. 8. Mapa de distribuição de <i>Characidium japyhybense</i>	79
Fig. 9. Mapa de distribuição de <i>Characidium schubarti</i>	80
Fig. 10. Mapa de distribuição de <i>Characidium oiticicai</i>	81
Fig. 11. Mapa de distribuição de <i>Characidium</i> sp. “piabanha”.	82
Fig. 12. Mapa de distribuição de <i>Characidium</i> sp. “iguaçu”.	83
Fig. 13. Crânio de <i>Characidium fasciatum</i> , vista dorsal	84
Fig. 14. Crânio de <i>Characidium fasciatum</i> , vista lateral	85
Fig. 15. Crânio de <i>Characidium oiticicai</i> , vista lateral	86
Fig. 16. Crânio de <i>Characidium</i> sp. “piabanha”, vista dorsal	87
Fig. 17. (A) Osso coracóide de <i>Characidium zebra</i> ; (B) Osso coracóide de <i>Characidium lauroi</i> ; (C) osso coracóide de <i>Characidium oiticicai</i>	88
Fig. 18. (A) Radiais proximais e distais de <i>Characidium</i> ; (B) radiais proximais e distais de <i>Characidium oiticicai</i>	89
Fig. 19. Escamação do istmo de <i>Characidium zebra</i> ; (B) escamação do istmo de <i>Characidium schubarti</i> ; (C) escamação do istmo de <i>Characidium japyhybense</i>	90
Fig. 20. (A) Osso pélvico de <i>Characidium zebra</i> ; (B) osso pélvico de <i>Characidium fasciatum</i>	91
Fig. 21. Cladograma de consenso estrito	92
Fig. 22. (A) Hipótese 1 de relação entre as espécies do clado 5; (B) hipótese 2 de relação entre as espécies do clado 5	93
Fig. 23. Mapa hidrográfico com o cladogramas das espécies do grupo <i>Characidium lauroi</i> espécies sobreposto	94
Figura. 24. Mapa de relevo e hidrografia com os pontos de distribuição das espécies do grupo <i>Characidium lauroi</i>	95

1. INTRODUÇÃO

O gênero *Characidium* Reinhardt é formado por 43 espécies válidas (Buckup, 1999b:99; Buckup & Hahn, 2000) de pequenos peixes (menores que 15 cm de comprimento padrão) primários de água doce (*sensu* Myers, 1938; Berra, 1981). Os representantes do gênero são amplamente distribuídos pela região neotropical entre o leste do Panamá e a província de Buenos Aires, na Argentina, sendo encontrados em pequenos riachos de encosta com fortes corredeiras e cachoeiras, na calha de rios de médio e grande porte e nos riachos, lagoas e banhados de baixada (Buckup, 1993a; 1999b), o que lhes confere razoável representação nas coleções científicas.

Apesar do grande número de espécies descritas, o gênero *Characidium* encontrava-se carente de revisões sistemáticas até a segunda metade do século XX, o que fez com que Böhlke et al. (1978:665) o colocasse entre os grupos da região neotropical considerados críticos de conhecimento. A subfamília Characidiinae, que compreende além de *Characidium* os gêneros *Ammocryptcharax* Weitzman & Kanazawa, *Elachocharax* Myers, *Klausewitizia* Géry, *Leptocharacidium* Buckup, *Melanocharacidium* Buckup, *Microcharacidium* Buckup e *Odontocharacidium* Buckup, foi finalmente revisada por Paulo Buckup no princípio da década de 90, quando foi demonstrado seu monofiletismo e sua posição entre os demais Characiformes, dentro da família Crenuchidae (Buckup, 1993a; 1993b; 1993c.).

Dentro da hipótese de parcimônia proposta (Buckup, 1993c), *Characidium* aparece como um clado monofilético sustentado por apenas uma sinapomorfia. As relações interespecíficas de *Characidium*, entretanto, não foram totalmente elucidadas na análise

devido à grande diversidade de formas, ao grande número de espécies não descritas, e à ausência de caracteres derivados na maioria delas (Buckup, 1993c; 1998).

Do sul e sudeste do Brasil foram descritas 19 espécies (Eschmeyer, 1998; Buckup & Hahn, 2000) de *Characidium*, sendo 11 dessas descrições elaboradas por Haroldo Travassos entre as décadas de 40 e 60. Apesar do número relativamente elevado de espécies, da representatividade do gênero em coleções científicas, da proximidade dos grandes centros de pesquisas brasileiros, e das revisões realizadas recentemente (Buckup, 1993c, Buckup & Reis, 1997; Buckup & Hahn, 2000), o conhecimento sobre o gênero nestas regiões ainda é precário. A principal razão desta lacuna está na dificuldade de reconhecer as espécies, já que a maior parte das descrições foi realizada de maneira precária há mais de meio século, e a única chave de identificação disponível na literatura restringi-se às espécies do sul do Brasil (Buckup & Reis, 1997).

Sem estabelecer qualquer hipótese evolutiva entre as espécies de *Characidium*, Travassos elaborou comentários sobre a formação de grupos, durante suas descrições (1949:92; 1955:370; 1956:8; 1967:47-8). Em um desses comentários, aquele autor evidenciou a proximidade entre duas espécies integrantes do grupo *Characidium lauroi* {e.g. “a forma alongada da nova espécie [*Characidium schubarti*] a traz para junto de *Ch. lauroi*” (1955:371)} e, posteriormente, a existência do “grupo *Characidium lauroi*” durante a descrição de *Characidium oiticicai*, {[*Characidium*] *oiticicai*, sp. n., *lauroi*-group, is very close to [*Characidium*] *japuhybensis*...” (Travassos, 1967:45)}. Entretanto, os limites taxonômicos e caracteres diagnósticos do grupo não foram mencionados na ocasião.

Langeani (1989:94), mencionou que o grupo *C. lauroi* “congrega espécies de rios litorâneos do sudeste com istmo nu”. Entretanto, Buckup (1993c) demonstrou que a

ausência de escamas no istmo é uma sinapomorfia de um grupo mais amplo de espécies, do qual o grupo *C. lauroi* também faz parte.

Buckup (com. pess.) notou que essas quatro espécies descritas por Travassos (*C. lauroi*, *C. japuhybense*, *C. schubarti* e *C. oiticicai*) apresentam um padrão característico de pigmentação, pequenas máculas distribuídas ao longo do flanco e barras transversais pouco marcadas. Tais espécies encontram-se restritas aos pequenos riachos montanhosos de primeira e segunda ordem da região de Mata Atlântica do sul e sudeste, caracterizados pela presença de corredeiras e cachoeiras de água cristalina e temperatura freqüentemente baixa (São Thiago, 1990; Caramaschi, 1986).

Os objetivos do presente estudos são (1) testar a hipótese de monofiletismo e delimitar taxonomicamente o grupo de espécies *Characidium lauroi*, (2) revisar sistematicamente as espécies do grupo, de forma a identificar caracteres diagnósticos, e preparar caracterizações detalhadas da morfologia e distribuição de cada uma delas, (3) apresentar a *descrição* de duas espécies novas para a ciência, identificadas durante o estudo, (4) estabelecer as relações filogenéticas as espécies do grupo, de acordo com a metodologia cladística, e (5) analisar biogeograficamente seus padrões de distribuição, comparando-os com os de outras espécies de peixes ocorrentes no sudeste brasileiro.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. OBTENÇÃO DE DADOS MORFOMÉTRICOS E MERÍSTICOS

Foram examinados 2077 exemplares provenientes de 156 lotes das seis espécies que compõem o grupo *C. lauroi*. Desses, 20 exemplares de cada espécie foram utilizados para obtenção de caracteres morfométricos e merísticos.

O protocolo estabelecido por Buckup (1993c) foi utilizado na obtenção de dados morfométrico e merísticos estabelecido. Também foi medida a distância entre o ânus e a nadadeira anal e o contado o número de escamas situados entre eles. Todos os dados foram obtidos apenas do lado esquerdo dos exemplares. Os exemplares foram examinados sob microscópio estereoscópio Wild Heerbrugg, com aumento de 6,4 a 40 vezes.

Os caracteres morfométricos foram obtidos em milímetros (mm), com paquímetro eletrônico digital Starret Série 727, com resolução de 0,01mm. Foram tomadas as seguintes medidas: (1) **comprimento total** – distância entre a ponta do focinho (junção entre o pré-maxilar e o mesetmóide) e a ponta do raio mais longo da nadadeira caudal; (2) **comprimento padrão (CP)** – distância entre a ponta do focinho e uma linha vertical imaginária formada pelas bordas do segundo e terceiro hipural; (3) **comprimento da cabeça** – distância entre a ponta do focinho e a margem posterior do osso opercular; (4) **origem da nadadeira peitoral** – distância entre a ponta do focinho e a base do primeiro raio da nadadeira peitoral; (5) **origem da nadadeira dorsal** – distância entre a ponta do focinho e a base do primeiro raio da nadadeira dorsal; (6) **origem da nadadeira pélvica** – distância entre a ponta do focinho e a base do primeiro raio da nadadeira pélvica, ou até margem da escama que a precede, o que fosse mais posterior; (7) **origem da nadadeira anal** – distância entre a ponta do focinho e a base do primeiro raio da nadadeira anal, ou até margem da escama que a precede, o que fosse mais posterior; (8) **ápice da nadadeira**

anal – distância entre ponta do focinho e a ponta do raio mais longo da nadadeira anal; (9) **largura do corpo** – largura do corpo imediatamente acima da nadadeira peitoral; (10) **altura dorsal** – altura do corpo no nível da base da nadadeira anal; (11) **altura anal** – altura do corpo no nível da base da nadadeira anal; (12) **altura do pedúnculo** – altura mínima do pedúnculo caudal; (13) **distância ânus – nadadeira anal** – distância entre a margem posterior do ânus e a base da nadadeira anal, ou até margem da escama que a precede, o que fosse mais posterior; (14) **focinho** – distância entre a ponta do focinho e a margem anterior da órbita; (15) **focinho – maxila** – distância entre a ponta do focinho e a borda posterior da maxila; (16) **narina anterior – olho** – distância entre a narina anterior e a margem anterior da órbita; (17) **narina posterior – olho** – distância entre a narina posterior e a margem anterior da órbita; (19) **bochecha** – distância entre a borda ventral da órbita e a dobra da pele localizada sobre a maxila quando a boca está fechada; (20) **diâmetro da órbita** – distância entre as margens anterior e posterior da órbita; (21) **distância interorbital** – menor distância entre as bordas dos frontais direito e esquerdo.

Foram obtidos os seguintes dados merísticos: (1) **raios da nadadeira dorsal** – total de raios visíveis da nadadeira dorsal sem a remoção de escamas; (2) **raios da nadadeira anal** – total de raios visíveis da nadadeira anal sem a remoção de escamas, os dois raios posteriores foram contados como um elemento único por estarem associados à um único pterigióforo; (3) **raios da nadadeira peitoral** – total de raios da nadadeira peitoral; (4) **raios da nadadeira pélvica** – total de raios da nadadeira pélvica; (5) **raios da nadadeira caudal** – total de raios da nadadeira caudal; (6) **série lateral de escamas** – total de escamas da série por onde passa a linha lateral; (7) **escamas da linha lateral** – total de escamas efetivamente perfuradas pela linha lateral; (8) **escama acima da linha lateral** – séries de escamas entre a linha lateral e a série de escamas pré-dorsal; (9) **escamas abaixo da linha lateral** – séries de escamas entre a linha lateral e a série ventral; (10) **escamas do**

pedúnculo – séries de escamas ao redor do pedúnculo caudal; (11) **escamas pré-dorsal** – total de escamas entre o supra-occipital e a base da nadadeira dorsal; (12) **escamas pré-anal** – total de escamas entre o ânus e a nadadeira anal; (13) **dentes do pré-maxilar** – total de dentes do pré-maxilar; (14) **dentes da série externa do dentário** – total de dentes da série externa do dentário; (15) **dentes da série interna do dentário** – total de dentes da série interna do dentário, contados apenas nos exemplares diafanizados. As contagens realizadas foram representadas em algarismos arábicos, exceto os raios não ramificados das nadadeiras peitoral, pélvica, dorsal e anal, representados algarismo romanos minúsculos.

2.2. PREPARAÇÃO DOS EXEMPLARES PARA OSTEOLOGIA

Alguns exemplares foram diafanizados e corados diferencialmente para osso e cartilagem, de acordo com o método descrito por Taylor & Van Dyke (1985). De cada lote foram diafanizados dois exemplares, sendo que apenas um deles recebia o tratamento para coloração de cartilagens, a fim de evitar desmineralização dos ossos da face. A nomenclatura osteológica segue Castro & Castro (1987), e dos nervos cranianos Bond (1979). Os radiais proximais da nadadeira peitoral foram numerados de um (1) a cinco (5) a partir do mais lateral.

A dissecação dos exemplares diafanizados foi realizada de acordo com o protocolo descrito a seguir. Dissecou-se sempre o lado direito do corpo. Durante a dissecação, os exemplares foram fixados com alfinetes entomológicos em uma placa de cola de silicone vulcanizada sobre vidro, com 4,5cm X 4,5cm X 3mm de dimensões.

A) Evisceração: fase que precedeu a diafanização. Foi realizada uma incisão do lado direito do exemplar, a partir do ânus, passando acima da cintura pélvica até ultrapassar sua margem anterior. O trajeto da incisão foi então desviado para a linha média

do ventre, a fim de danificar o menor número possível de costelas e preservar o pós-cleitoro 3, seguindo até alcançar a margem posterior dos ossos coracóides, na cintura peitoral. Foram retirados os órgãos, glândulas e glóbulos de gordura intraperitoniais, exceto a câmara anterior da bexiga natatória que permaneceu ligada ao aparelho de Weber.

B) Retirada dos ossos da face: com o exemplar em decúbito ventral, os pré-maxilares foram separados entre si através da secção da sínfise. A seguir foi realizada uma incisão desde a ponta do focinho até a borda posterior do opérculo. Desta forma, foram separados o nasal do mesetmóide, o supra-orbital e infra-orbital 6 do frontal, e o opérculo do parietal. Afastando o supra-orbital e o nasal, foi possível realizar a secção dos ligamentos entre o etmóide lateral e o antorbital, o que facilitou a separação total desses ossos posteriormente. Os músculos e ligamentos que ligavam a órbita ao crânio também foram seccionados, bem como os nervos óptico (II nervo craniano), oculomotor (III nervo craniano), troclear (IV nervo craniano) e abducens, que inervam o olho e sua musculatura. Desta forma o globo ocular permaneceu ligado à face.

Com o exemplar em decúbito dorsal, os dentários direito e esquerdo foram separados. Os raios branquiostégios do lado direito foram separados do interopérculo, através da secção do tendão que une o cerato-hial posterior ao retroarticular e da separação do o cerato-hial posterior do inter-hial.

A separação dos pré-maxilares foi completada, e o palatino, mesoptergóide e metaptergóide foram separados do paresfenóide e etmóide lateral através de uma incisão no céu da boca. Nesta fase foram seccionados o ramo hiomandibular do nervo facial (VII nervo craniano), que passa pelo proótico para inervar o hiomandibular, os ramos do glossofaríngeo (IX nervo craniano) que saem pelo exoccipital e inervam a linha lateral, e do vago (X nervo craniano), que saem pelo exoccipital para inervar as vísceras.

Para liberação total da face, foi realizada a secção da juntura entre a região dorsal do hiomandibular e a fossa hiomandibular do osso pterótico.

Ao final desta etapa, o maxilar, nasal, supra-orbital, palatino, ecto-, meso- e metapterigóide, quadrado, hiomandibular, inter-hial, simplético, retroarticular, ângulo-articular, osso corono-meckeliano, dentário, opérculo, pré-opérculo, subopérculo, interopérculo, e orbitais do lado direito permaneceram unidos entre si, separados do crânio.

C) Retirada da cintura peitoral: inicialmente, foram retiradas as escamas localizadas entre a quinta costela pleural e a cintura peitoral. A seguir, foram separados o cleitro e supracleitro dos faríngeais superior e inferior do lado direito, e do uro-hial e coracóide, medialmente. Os coracóides foram então separados entre si através da secção do forte ligamento que os uniam. As musculaturas abdominal e dorsal foram cortadas transversalmente entre a cintura peitoral e a 5ª vértebra, desde a barriga até a junção entre o extra-escapular e o parietal. Para separação definitiva da cintura peitoral, foram seccionados os ligamentos entre o extra-escapular e o pterótico e parietal.

Ao final dessa etapa, os raios da nadadeira peitoral, radiais proximais e distais, coracóide, mesocoracóide, cleitro, pós-cleitros 1, 2 e 3, supracleitro, extra-escapular e pós-temporal permaneceram unidos entre si, formando uma peça única.

D) Retirada do aparato branquial: o arco hióide esquerdo foi separado do aparato branquial através da secção do ligamento entre o hipial dorsal e basal. Do lado direito da aparato, foram seccionados os ramos do glossofaríngeo, que saem pelo exoccipital e inervam o primeiro arco branquial, e vago, que também saem pelo exoccipital e inervam os quatro arcos branquiais posteriores. Os faringo-branquiais do lado direito foram separados de seus respectivos epibranquiais, permanecendo ligados ao crânio. Após a retirada da porção que ainda permanecia ligada ao aparato, o procedimento foi repetido no lado esquerdo, com a secção dos nervos que inervam os arcos branquiais,

separação entre os faringeais e o cleitro remanescente. A preparação desse lado diferiu da do lado direito, pois os faringo-branquiais foram separados do paresfenóide, mantendo suas relações originais com os epibranquiais.

Ao final desta etapa, o aparato branquial encontrava-se livre da cavidade branquial, contendo os faringeais do lado esquerdo, o arco hióide direito, arcos branquiais de ambos os lados, o uro- e basi-hial e basibranquiais.

O resultado final do protocolo proposto difere daqueles propostos por Weitzman (1974) e Cailliet et al. (1943), pela permanência do globo ocular junto à face, e pela permanência do arco hióide direito e seus faringo-branquiais ligados ao aparato branquial, enquanto o arco hióide esquerdo foi retirado junto com a face. Essas modificações, possibilitaram a visualização da face com seus ossos orbitais e do aspecto medial do subopérculo, pré-opérculo, interopérculo, quadrado, angular, simplético e cartilagem de Meckel no lado dissecado. O propósito de tais modificações foram facilitar a visualização e ilustração dessas estruturas.

2.3. CARACTERIZAÇÃO DAS ESPÉCIES

Verificou-se a necessidade de realizar descrições atualizadas das espécies em estudo, já que as descrições elaboradas por Travassos mostraram-se ineficientes na identificação das mesmas pela falta de diagnoses precisas. Utilizando o material tipo e exemplares adicionais, as espécies já descritas foram caracterizadas, seguindo as descrições recentes de outras espécies da subfamília Characidiinae (Buckup, 1997; Buckup & Reis, 1997; Buckup & Hahn, 2000). Os caracteres merísticos foram relacionados durante a *descrição* das espécies, sendo indicado com um asterisco (*) as contagens realizadas nos holótipos. Os caracteres morfométricos são apresentados em tabelas.

As duas espécies novas receberam denominação baseada no nome das bacias de origem, sem que essa possua qualquer valor nomenclatural, de acordo com o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica em vigência (International Commission on Zoological Nomenclature, 2000). Para as espécies novas, foram designados os lotes que futuramente formarão os tipos primários e secundários. Uma chave artificial para identificação das espécies pertencentes ao grupo foi então elaborada com os caracteres observados.

A partir dos dados originais de GPS (Sistema de Posicionamento Global), ou de cartas do IBGE de 1:250.000 e 1: 500.000 das regiões em estudo, ou do cadastro de cidades e vilas do Brasil (IBGE, 1995) foram obtidas coordenadas geográficas das localidades, ou das sedes dos municípios onde as coletas foram realizadas, de todos os lotes examinados, baseadas nas informações contidas nas etiquetas. Através do programa Fishmap (Buckup, 1999), essas coordenadas foram transformadas em pontos em um mapa hidrográfico obtido na *Internet* (<http://www.esri.com>).

2.4. ANÁLISE FILOGENÉTICA

Os caracteres osteológicos, de escamação e pigmentação foram codificados em uma matriz, onde foram atribuídos números de 0 a 2 de acordo com seus estados, sendo que 0 não representou necessariamente um estado primitivo. Os caracteres multiestado foram analisados como não ordenados. A polarização foi realizada pelo método de comparação com o grupo externo (Maddison et al. 1984). Três espécies foram utilizadas com esse propósito *Characidium fasciatum* Reinhardt (1867) (*sensu* Buckup, 1992), *Characidium zebra* Eigenman (1909), *Characidium vidali* Travassos (1967).

Characidium fasciatum foi escolhida por ser a espécie tipo do gênero *Characidium*, o que é relevante para o posicionamento genérico das espécies. Esta espécie pertence a um clado monofilético que possui como sinapomorfias o pós-cleitro 1 reduzido ou ausente, uma pequena área sem escamas no istmo e a redução da fontanela (Buckup, 1993c), caracteres compartilhados com as espécies do grupo *C. lauroi*.

Characidium zebra foi escolhida por ser morfologicamente primitiva em relação às demais espécies do gênero, apresentando diversos caracteres plesiomórficos, e não apresentando nenhuma autapomorfia (Buckup, 1993c).

Apesar de não fazer parte da filogenia apresentada por Buckup (1993c), *C. vidali* foi escolhida por compartilhar caracteres adicionais com o grupo de estudo (vide resultados e discussão da dissertação).

Os cladogramas foram construídos através da análise de parcimônia da distribuição de caracteres (Amorim, 1997; Lipscomb, 1994; Wiley, 1981). Foi utilizado o comando de enumeração implícita (ie) do programa Hennig 86 (Farris, 1988) associado ao aplicativo Tree Gardner (Ramos, 1997), o que assegura a identificação de todas os cladogramas mais parcimoniosos. O enraizamento da árvore deu-se em *C. zebra*, considerada plesiomórfica pelos motivos já citados.

A análise biogeográfica foi realizada através da sobreposição dos cladogramas de espécie em um mapa hidrográfico contendo os pontos de distribuição. As áreas de endemismo foram determinadas a partir da distribuição das espécies do grupo em estudo e por comparação espécies de outros grupos. Cada evento de cladogênese foi interpretado como o surgimento de uma barreira vicariante (Rosen, 1974; Nelson & Platnick, 1981) e comparados com eventos geológicos de formação das bacias. Considerações adicionais sobre a distribuição do grupo foram realizadas pela sobreposição dos pontos de distribuição em um mapa de relevo.

2.5. MATERIAL ANALISADO

Foram examinados lotes provenientes das coleções ictiológicas do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Laboratório de Ictiologia Básica e Aplicada da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Museu de História Natural de Capão da Imbuia (MNHCI), Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCT), Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina (MZUEL), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e National Museum of Natural History (USMN).

O material utilizado para comparação é relacionado a seguir. *Characidium fasciatum*: MNRJ 11543 (1 diafanizado), Córrego Alegre (bacia do Paranaíba), mun. Coromandel, MG; e MNRJ 12832 (2 diafanizados), córrego da Fazenda da Pedra Grande (bacia do alto Paraná), localizada a 8 Km de Poços de Caldas, mun. Campestre. *Characidium zebra*: INPA8089 (2 diafanizados), Igarapé Arraia, Km 114 estrada Boa Vista – Bonfim, mun. Bonfim, RR. *Characidium vidali*: MNRJ 12838 (2 diafanizados), rio Soberbo, mun. Teresópolis, RJ; e MNRJ 20262 (2 diafanizados), rio Soberbo, bairro Barreiras, Guapimirim, mun. Magé, RJ.

Os lotes examinados são citados na distribuição das respectivas espécies, onde também são fornecidas suas localidades. Os dados completos podem ser obtidos na *Internet* através dos portais do Museu Nacional (<http://www.mnrj.ufrj.br/>), do projeto Neodat II (<http://www.keil.ukans.edu/~neodat/>), do projeto Pronex (<http://acd.ufrj.br/museu/pronex/>), ou do Sistema Brasileiro de Informações sobre Peixes Neotropicais (SIBIP) (<http://acd.ufrj.br/museu/vertebra/sibip.htm>).

3. RESULTADOS

3.1. MONOFILIA DO GRUPO *CHARACIDIUM LAUROI*

A comparação das espécies estudadas com o material de Characidiinae disponível no Setor de Ictiologia do Museu Nacional e nas coleções ictiológicas, e com a literatura revelou que três caracteres podem ser considerados como sinapomorfias para o grupo *C. lauroi*: (1) a ausência do ramo parietal do canal latero-sensorial da cabeça; (2) a redução da marcação das barras transversais do corpo; (3) a presença de pequenas máculas arredondadas ao longo do flanco, paralelas à faixa longitudinal.

Os dois primeiros caracteres apresentam estados semelhantes em outros grupos de espécies. Entretanto, a homologia entre esses caracteres é rejeitada através dos testes de similaridade, conjunção e congruência (Patterson, 1982; de Pinna, 1991). A realização dos testes é demonstrada a seguir.

A perda do ramo parietal do canal latero-sensorial da cabeça é um caráter presente em todas as espécies do grupo *C. lauroi*, nas espécies do clado C4 (Buckup, 1993b) e em *Odontocharacidium*, *Microcharacidium* e *Elachocharax*. O caráter foi considerado similar em todas as espécies e aprovado no teste de conjunção. Entretanto, o teste de congruência demonstrou que o ramo foi perdido diversas vezes em grupos filogeneticamente distantes representando homoplasias.

A redução na pigmentação das barras transversais observadas no grupo *C. lauroi* não foi aprovada no teste de similaridade e congruência em relação às perdas observadas por Buckup (1993b) para o clado C5. As espécies daquele clado apresentam barras estreitas, podendo até mesmo serem fragmentadas. Nas espécies do grupo *C. lauroi* ocorre a redução de pigmentação na metade superior lateral das barras, por redução no número de cromatóforos, o que torna essas barras menos visíveis.

Outras espécies costeiras, não incluídas na filogenia proposta por Buckup (1993b) também apresentam fragmentação ou redução na intensidade de cromatóforos presentes nas barras transversais. *C. vidali* ocorre redução na porção dorsal do flanco, dando um aspecto triangular para a porção ventral da faixa, já em *C. timbuiense*, a redução de intensidade se estende até o nível da linha lateral, fragmentando a faixa em pequenas máculas triangulares irregularmente distribuídas na região ventral do flanco. Essas máculas diferem das encontradas nas espécies do grupo *C. lauroi* pelo formato e por não se distribuírem paralelas à linha lateral.

3.2. CARACTERIZAÇÃO DAS ESPÉCIES

Characidium lauroi Travassos (1949a)

(Figs. 1 A e B)

Holótipo – MNRJ 5529, 61,2 mm CP (medida aproximada), fêmea; rio das Pedras, fazenda Penedo, Agulhas Negras, município de Rezende (22°28'08"S 44°26'48"W, coordenadas da sede do município), Rio de Janeiro; Lauro Travassos; 10-VII-1948.

Parátipo – MNRJ 5530; 56,04 mm CP, macho; coletado com o holótipo.

Material adicional utilizado na descrição – MNRJ 11688 (n=1), MNRJ 17443 (n=1), MNRJ 19402 (n=1), MNRJ 20105 (n=2, diafanizados), MZUSP 49110 (n=5) (2 diafanizados), MZUSP 49119 (n=3), MZUSP 51933 (n=5), UFRJ 35494 (n=3), UFRJ 616 (n=3, 2 diafanizados)

Diagnose – *Characidium* do grupo *C. lauroi* sem autapomorfias conhecidas, dentro desse grupo diferencia-se de *Characidium* sp. “iguazu” por apresentar 19 raios principais na nadadeira caudal (*versus* 16-17), de *Characidium* sp. “piabanha”, por apresentar dentes no mesopterigóide ausentes e das demais espécies, por apresentar fontanela completamente limitada posteriormente pelos parietais.

Descrição – Dados morfométricos apresentados na tabela 1. *Characidium* de tamanho médio, atingindo até 71,1 mm CP. Corpo fusiforme. Perfil dorsal levemente côncavo entre origem da nadadeira dorsal e ponta do mesetmóide; levemente côncavo na

base da nadadeira dorsal; praticamente reto entre base da nadadeira dorsal e base da nadadeira caudal. Perfil ventral levemente côncavo entre ponta do dentário e origem da nadadeira anal, mais acentuado em fêmeas com óvulos desenvolvidos; côncavo na base da nadadeira anal; praticamente reto entre base da nadadeira anal e origem da nadadeira caudal. Maior altura do corpo na origem da nadadeira dorsal.

Focinho levemente arredondado; sua ponta abaixo do nível da margem inferior da órbita, no meio da bochecha. Boca subterminal. Comprimento da maxila moderadamente maior que diâmetro orbital, estendendo-se até a linha vertical que passa pela margem anterior da órbita. Órbita circular, de diâmetro pouco menor que comprimento do focinho. Altura da bochecha cerca de metade do diâmetro orbital. Narinas anterior e posterior separadas entre si por distância menor do que distância entre narina posterior e órbita; narina anterior com membrana por toda borda; narina posterior com membrana restrita à metade anterior. Ramo parietal do canal látero-sensorial ausente. Fontanela limitada anteriormente pelos frontais e posteriormente pelos parietais.

Dentes da série externa do dentário 6 (6), 7 (4), 8 (6*), 9 (2), 10 (2), 11 (1), crescentes em tamanho no sentido látero-medial, tricúspides; dentes da série interna 11-18, cônicos. Dentes do pré-maxilar 5 (6*), 6 (12), 7 (3) crescentes em tamanho no sentido látero-medial, tricúspides. Maxila edêntula. Dentes do ectopterigóide 10-14, dispostos em fileira única, cônicos. Dentes do mesopterigóide ausentes.

Raios branquiostégios 5, sendo 4 ligados ao cerato-hial anterior. Rastros branquiais do primeiro arco 12-13, sendo 1 ligado ao basibranquial, 4-6 ligados ao ceratobranquial, 5-6 ligados ao epibranquial (holótipo 1-4-5).

Escamas ciclóides; *circulii* restritos às margens anterior, superior e inferior; *radii* paralelos entre si. Linha lateral completa, com 35 (3), 36 (11), 37 (6), 38(1*) escamas. Série acima da linha lateral com 4 (17*), 5 (4) escamas; série abaixo da linha lateral com 4

(21*) escamas. Série pré-dorsal irregular, com 4 (1), 6 (1), 7 (2), 8 (2*), 9 (6), 10 (4), 11 (4), 12 (1) escamas. Pedúnculo caudal com 14 (21*) escamas. Istmo nu até margem anterior dos cleitros.

Nadadeira dorsal com ii+8 (3), iii+8 (2), ii+9 (13*), iii+9 (1), ii+10 (2) raios. Nadadeira anal com ii+5 (1), ii+6 (20*) raios. Nadadeira peitoral com iii+9 (3), iii+10 (11), iv+10 (1), iii+11 (6*) raios. Nadadeira pélvica com i+6 (1), i+8 (18*), ii+7 (2) raios. Nadadeira caudal com 19 (20*), 20 (1) raios. Nadadeira adiposa bem desenvolvida (>4% CP).

Coloração em álcool – Cabeça e corpo castanho claro. Face com poucos cromatóforos; dorso da cabeça com cromatóforos distribuídos tanto na pele quanto na meninge (visíveis por transparência); faixa longitudinal lateral de cromatóforos estendendo-se desde a ponta do focinho, sobre o olho e acima do opérculo, até o pós-temporal. Faixa lateral da cabeça continua pelo corpo até base da nadadeira caudal; largura da faixa no corpo uma escama e meia. Barras transversais pouco marcadas, confluentes dorsalmente. Pequenas máculas arredondadas distribuídas linearmente acima e abaixo da faixa longitudinal lateral; porção ventral do corpo sem faixas.

Nadadeiras pélvica, peitoral e anal hialinas, com poucos cromatóforos irregularmente distribuídos. Nadadeira dorsal hialina, com duas estreitas faixas longitudinais de cromatóforos paralelas entre si. Nadadeira caudal com cromatóforos distribuídos uniformemente, concentrados em uma faixa próxima à margem; mácula negra inconspícua na base dos 3 raios mediais, alongada e maior do que em *C. zebra* e *C. fasciatum*. Nadadeira adiposa intensamente pigmentada.

Variação – *Characidium lauroi* apresentou pouca variação morfológica; entretanto dois exemplares examinados (MZUSP 42888 e 47174) apresentaram nadadeira adiposa ausente. Os exemplares apresentam 19 raios principais na nadadeira caudal, e a margem

posterior da fontanela é característica da espécie, entretanto a falta de material para diafanização impossibilitou o exame adequado do osso mesoptergóide.

Distribuição – *Characidium lauroi* ocorre nos riachos tributários dos trechos alto e médio superior do rio Paraíba do Sul (*sensu* Bizerril, 1998; 1999) (Fig. 7). *Alto Paraíba do Sul, bacia do Paraitinga* – rio dos Macacos, mun. Silveiras, SP (MCP 19861); rio do Ronco (tributário do rio da Bocaina), mun. Silveiras, SP (MCP 19862); rio da Bocaina, mun. Silveiras, SP (MZUSP 51933); Cachoeira das Andorinhas, afluente do rio Ipiranga, mun. São Luís do Paraitinga, SP (MZUSP 47174, *Characidium* sp.1 de Lima, 1997:76); riacho afluente do rio Iporanga, mun. São Luís do Paraitinga, SP (MZUSP 42888, *Characidium* sp.1 de Lima, 1997:76). *Bacia do Paraíba do Sul, médio superior, margem esquerda* – afluente do rio Buquira, sob ponte na estrada SP 150, mun. Monteiro Lobato, SP (MCP 16149), riacho afluente do rio Buquira, mun. Monteiro Lobato, SP (UFRJ 35449); rio em São Francisco Xavier (provavelmente tributário do rio Buquira), mun. São Francisco Xavier, SP (UFRJ 616); ribeirão Grande, mun. Pindamonhangaba, SP (MZUSP 48597, MZUSP 49110, MZUSP 49119, MZUSP 49317, MZUSP 63069); córrego do Ferraz, mun. Pindamonhangaba, SP (MZUSP 63067, MZUSP 58578); riacho da Fazenda Velha, tributário do rio Brejetuba (tributário do rio Passa Vinte), mun. Cruzeiro, SP (MNRJ 20105); rio Bonito, mun. Itatiaia, RJ (MNRJ 6316, UFRJ 616); rio Palmital, mun. Resende, RJ (MNRJ 11441); rio das Pedras, material tipo (*vide* acima); rio que cruza a estrada para Visconde de Mauá (tributário do rio Paraíba do Sul), próximo à estrada para a Serrinha, mun. Mauá, RJ (MNRJ 20246); rio Pirapetinga, mun. Itatiaia, RJ (MNRJ 11688, MNRJ 19402, MNRJ 17443); rio Pirapetinga, mun. Mauá (MZUSP 44515).

***Characidium japuhybense* Travassos (1949b)**

(Figs. 2 A e B)

Holótipo – MNRJ 5194, 52,7 mm CP (medida aproximada), macho; localidade de Japuhyba (atualmente Japuiba) (23°00'S 44°18'W, coordenadas da localidade inferidas pelo autor a partir da Carta IBGE de Angra dos Reis 1:250.000), município de Angra dos Reis, RJ, Haroldo Travassos; 1-I-1945.

Parátipos – MNRJ 5191-5193, 5195-5201, 5205, 5207, 40,4-53,1 mm CP; coletados com o holótipo. USNM 149945 (originalmente MNRJ 5202 a 5204), 3, não examinados; mesma localidade. MNRJ 5609, 1 (não examinado); fazenda de “Japuhyba”, localidade Mãe d’água (23°00'S 44°18'W, coordenadas da localidade inferidas pelo autor a partir da Carta IBGE de Angra dos Reis 1:250.000), município de Angra dos Reis, RJ, Haroldo Travassos, 03 a 12-IX-1944.

Material adicional utilizado na descrição – MNRJ 11450 (n=3), MNRJ 19595 (n=1), MNRJ 11693 (n=5, 1 diafanizado), MNRJ 13787 (n=2, diafanizados), MNRJ 20600 (n=1), MNRJ 20876 (n=2), MNRJ 11449 (n=3), MNRJ 1448 (n=5), MNRJ 11692 (n=3), MNRJ 19868 (n=1), MZUSP 61797 (n=2, diafanizados).

Diagnose – *Characidium* do grupo *Characidium lauroi* sem autapomorfias conhecidas, dentro desse grupo é diagnosticado pela ausência de escamas sobre os cleitros e na área entre este osso e nadadeiras peitorais (Fig. 19B) (*versus* área nua limitada posteriormente pela porção anterior dos cleitros, Fig. 19C).

Descrição – Dados morfométricos apresentados na tabela 2. *Characidium* de tamanho médio, atingindo até 55,4 mm CP. Corpo fusiforme. Perfil dorsal côncavo entre origem da nadadeira dorsal e ponta do mesetmóide; levemente côncavo na base da nadadeira dorsal; praticamente reto entre base da nadadeira dorsal e base da nadadeira caudal. Perfil ventral levemente côncavo entre ponta do dentário e origem da nadadeira anal, mais acentuado nas fêmeas com óvulos desenvolvidos; côncavo na base da nadadeira anal; praticamente reto no pedúnculo. Maior altura do corpo na origem da nadadeira dorsal.

Focinho longo, triangular; ponta do focinho no nível da margem inferior da órbita. Boca subterminal. Comprimento da maxila aproximadamente igual ao diâmetro orbital, estendendo-se até terço anterior da órbita. Órbita circular, de diâmetro pouco menor que comprimento do focinho. Altura da bochecha menor que metade do diâmetro orbital. Narinas anterior e posterior separadas entre si por distância igual à distância entre narina posterior e órbita; narina anterior com membrana por toda borda; narina posterior com membrana restrita à metade anterior. Ramo parietal do canal látero-sensorial ausente. Fontanela limitada anteriormente pelos frontais e posteriormente, parte lateralmente pelos frontais e medialmente pelo supra-occipital.

Dentes da série externa do dentário 4 (1), 7 (6); 8 (6), 9 (6*), 10 (2), crescentes em tamanho no sentido látero-medial, tricúspides; dentes da série interna do dentário 13-19, cônicos. Dentes do pré-maxilar 5 (2), 6 (12*), 7 (6), 8 (1), crescentes em tamanho no sentido látero-medial, tricúspides. Maxila edêntula. Dentes do ectopterigóide 13-16, dispostos em fileira única, cônicos. Dentes do mesopterigóide ausentes.

Raios branquiostégios 5, sendo 4 ligados ao cerato-hial anterior. Rastros branquiais do primeiro arco 12-14, sendo 1-2 ligado ao basibranquial, 6 ao ceratobranquial, 5-6 ao epibranquial.

Escamas ciclóides; *circulii* restritos às margens anterior, superior e inferior; *radii* paralelos entre si. Linha lateral completa, com 35 (2), 36 (9*), 37 (9), 38 (1) escamas. Série acima da linha lateral com 5 (21*) escamas; Série abaixo da linha lateral com 4 (20*), 5 (1) escamas. Série pré-dorsal irregular, com 0 (1), 3 (1*), 4 (2), 5 (1), 6 (1), 8 (3), 9 (3), 10 (5), 11(3), 12 (1) escamas. Pedúnculo caudal com 14 (21*) escamas. Istmo nu até na região sobre os cleitros, incluindo a área entre a nadadeira peitoral e a abertura branquial.

Nadadeira dorsal com ii+8 (1), iii+8 (4), ii+9 (16*), iii+9 (2), ii+10 (1) raios. Nadadeira anal com ii+5 (4), ii+6 (15*), ii+7(1), ii+8 (1) raios. Nadadeira peitoral com iii+8 (1), iii+9 (3), iii+10 (12*), iii+11 (5) raios. Nadadeira pélvica com ii+6 (1), i+7 (2), ii+7 (3), i+8 (15*). Nadadeira caudal com 19 (21*) raios. Nadadeira adiposa bem desenvolvida (>4%CP) .

Coloração em álcool – Cabeça e corpo castanho claro. Face com poucos cromatóforos; dorso da cabeça com cromatóforos distribuídos tanto na pele quanto na meninge (visíveis por transparência); faixa longitudinal lateral de cromatóforos bem marcada estendendo-se desde a ponta do focinho, sobre o olho e acima do opérculo, até o pós-temporal. Faixa lateral da cabeça continua pelo corpo até base da nadadeira caudal; largura da faixa no corpo uma escama e meia. Barras transversais pouco marcadas. Pequenas máculas arredondadas distribuídas acima e abaixo da faixa negra longitudinal lateral, na posição das barras transversais; largura das máculas menor que uma escama. Porção ventral do corpo sem faixas.

Nadadeiras pélvica, peitoral e anal hialinas, com poucos cromatóforos irregularmente distribuídos. Nadadeira dorsal hialina, com duas estreitas faixas longitudinais de cromatóforos, paralelas entre si. Nadadeira caudal com cromatóforos distribuídos uniformemente, concentrados em uma faixa próxima à margem; mácula negra inconspícua na base dos 3 raios mediais, alongada e maior do em *C. zebra* e *C. fasciatum*. Nadadeira adiposa intensamente pigmentada.

Distribuição – *Characidium japyhybense* ocorre nos pequenos riachos costeiros da baía da Ilha Grande, incluindo os riachos da vertente leste da Ilha Grande, em riachos costeiros do município de Ubatuba e no rio Iporanga, bacia do Ribeira de Iguape (Fig. 8). *Bacia do rio Japuíba*: material tipo (vide acima); rio Japuíba, mun. Angra dos Reis (MNRJ 11693). *Bacia do rio Zungú*: rio Zungú (formador do Jurumirim) (MNRJ 11448-11450); *Bacia do rio da Guarda*: rio da Guarda ou Jurumirim, mun. Angra dos Reis (MNRJ 11692); *Bacia do rio Ariró*: Rio Ariró, mun. Angra dos Reis, RJ (UFRJ 3218 e UFRJ 3219); rio Ariró Pequeno, Floresta, mun. Angra dos Reis; *Bacia do rio Mambucaba*: rio Perequê, afluente da margem esquerda do rio Mambucaba, mun. Parati, RJ (MNRJ 19193), riacho do morro do Alemão, afluente da margem direita do Mambucaba, mun. Parati (MNRJ 11690, MNRJ 19380). *Bacia do rio Parati-Mirim*: parte alta do rio Parati-Mirim, mun. Parati, RJ (MNRJ11444, citado em São Thiago, 1990); córrego afluente da margem direita do rio Parati-Mirim, Km 207 da BR-101, mun. Parati, RJ (MNRJ 13392, MNRJ 13536, MNRJ 13787, MNRJ 13789 a 1394, MNRJ 17908); rio Forquilha, mun. Parati, RJ (MNRJ 19595); arroio afluente do rio Parati-Mirim, Km 207 da BR-101, mun. Parati, RJ (MCP 19868). *Bacia do rio da Andorinha*: afluente da margem esquerda do córrego Andorinha, Ilha Grande, mun. Angra dos Reis (MNRJ 20598); rio Andorinha, Ilha Grande, mun. Angra dos Reis (MNRJ 20600). *Bacia do córrego do Soldado*: córrego do Soldado, a

montante da Piscina dos Soldados, Ilha Grande, mun. Angra dos Reis (MNRJ 20876).
“*Piscina do Amor*”: “Piscina do Amor”, rodovia Rio – Santos, Km 3, mun. Ubatuba, SP
(MZUSP 48105). *Rio Iporanga*: Rio Iporanga, na trilha da mina do Espírito Santo, mun.
Iporanga, SP (MZUSP 61770, MZUSP 61774, MZUSP 61788, MZUSP 62014, MZUSP
62036); Córrego do Chapéu, afluente do Sumidouro e córrego Espírito Santo (MZUSP
61797, MZUSP 62018, MZUSP 62037); Cachoeira Vêu de Noiva, no primeiro riacho
afluente do rio Pardo (MZUSP 60251).

***Characidium schubarti* Travassos (1955)**

(Figs. 3 A e B)

Holótipo – MNRJ 8853, 50,3 mm CP, fêmea; córrego entre Joaquim Murinhos e Jaguariaíva, PR; Jandira & Otto Schubart; 10-XII-1950.

Parátipos – MNRJ 8852, 8854-8857, 45,7-56,4 mm CP; coletados com o holótipo.

Material adicional utilizado na descrição – MNRJ 120101 (n=3, 2 diafanizados), MNRJ 11457 (n=4), MNRJ 11458 (n=2, diafanizados), MNRJ 4076 (n=4), MNRJ 20244 (n=1), MZUEL 1750 (n=2).

Diagnose – *Characidium* do grupo *Characidium lauroi* que apresenta como autapomorfia uma projeção dorsal em forma de espinho no radial proximal 2 (Fig. 18 B) (*versus* ausente nas demais espécies) e nadadeira adiposa hialina (*versus* intensamente pigmentada nas demais espécies).

Descrição – Dados morfométricos apresentados na tabela 3. *Characidium* de tamanho médio, atingindo até 51,2 mm CP. Corpo fusiforme. Perfil dorsal côncavo entre origem da nadadeira dorsal e ponta do mesetmóide; levemente côncavo na base da nadadeira dorsal; praticamente reto entre base da nadadeira dorsal e base da nadadeira caudal. Perfil ventral levemente côncavo entre ponta do dentário e origem da nadadeira anal, mais acentuado nas fêmeas com óvulos desenvolvidos; côncavo na base da nadadeira

anal; praticamente reto no pedúnculo. Maior altura do corpo na origem da nadadeira dorsal.

Focinho curto, fortemente arredondado (“acarneirado”, conforme Travassos, 1955:366); sua ponta abaixo do nível da margem inferior da bochecha, aproximadamente no meio da bochecha. Boca subterminal. Comprimento da maxila aproximadamente igual ao diâmetro orbital, estendendo-se até a linha que vertical passa sobre o terço anterior da órbita. Órbita circular, de diâmetro maior que comprimento do focinho. Altura da bochecha um terço do diâmetro orbital. Narinas anterior e posterior separadas entre si por metade da distância entre narina posterior e órbita; narina anterior com membrana por toda borda; narina posterior com membrana restrita à metade anterior. Ramo parietal do canal látero-sensorial ausente. Fontanela limitada anteriormente pelos frontais e posteriormente pelo supra-occipital.

Dentes da série externa do dentário 6 (1), 7 (3), 8 (5), 9 (8), 10 (2*), 11 (1), 12 (1), crescentes em tamanho no sentido látero-medial, tricúspides. Dentes da série interna 11-13, cônicos. Dentes do pré-maxilar 5 (1), 6 (8), 7 (7), 8 (4*), 9 (1). crescentes em tamanho no sentido látero-medial, tricúspides. Maxila edêntula. Dentes do ectopterigóide 9-12, fileira lateral às vezes presente 1-5 dentes, cônicos. Dentes do mesopterigóide ausentes.

Raios branquiostégios 5, sendo 4 ligados ao cerato-hial anterior. Rastros branquiais do primeiro arco 12, sendo 1 ligado ao basibranchial, 6 ligados ao ceratobranchial e 5 ligados ao epibranchial.

Escamas ciclóides; *circulii* restritos às margens anterior, superior e inferior; *radii* paralelos entre si. Linha lateral completa, com 34 (1), 35 (1), 36 (10), 37 (8*), 38 (1) escamas. Série acima da linha lateral com 4 (20*) 5 (1) escamas; série abaixo da linha lateral com 4 (21*) escamas. Série pré-dorsal irregular, com 6 (3*), 8 (1), 10 (1), 11 (9), 12 (7) escamas. Pedúnculo caudal com 14 (21*) escamas. Istmo nú até margem anterior

dos cleitros, exceto nos exemplares examinados da bacia do rio Pardo, onde o istmo apresenta-se nú apenas até margem posterior do uro-hial.

Nadadeira dorsal com ii+7 (1), ii+8 (2), iii+8 (1), ii+9 (16*), ii+10 (1) raios. Nadadeira anal com ii+6 (17*), ii+7 (5) raios. Nadadeira peitoral com iii+8 (2), iii+9 (9), iii+10 (12*) raios. Nadadeira pélvica com i+7 (11*), i+8 (10) raios. Nadadeira caudal com 19 (21*) raios. Nadadeira adiposa presente bem desenvolvida (> 4% CP)

Coloração em álcool – cabeça e corpo castanho claro. Face com poucos cromatóforos; dorso da cabeça com diversos cromatóforos distribuídos tanto na pele quanto na meninge (visíveis por transparência); faixa longitudinal lateral de cromatóforos estendendo-se desde a ponta do focinho, sobre o olho e acima do opérculo, até o pós-temporal. Faixa lateral continua pelo corpo até base da nadadeira caudal; largura da faixa uma escama no corpo de uma escama e meia. Barras transversais pouco marcadas, confluentes dorsalmente. Pequenas máculas arredondadas distribuídas linearmente acima e abaixo da faixa longitudinal lateral de cromatóforos. Porção ventral do corpo sem faixas.

Nadadeiras pélvica, peitoral e anal hialinas, com poucos cromatóforos irregularmente distribuídos. Nadadeira dorsal hialina, com duas estreitas faixas longitudinais de cromatóforos, paralelas entre si. Nadadeira caudal hialina com uma faixa de cromatóforos distribuídos uniformemente próximos à margem; mácula negra inconspícua na base dos 3 raios mediais, alongada e não arredondada como em *C. zebra* e *C. fasciatum*. Nadadeira adiposa hialina.

Varição – Rastros branquiais dos ceratobranquiais 2-5 e epibrânquial 1 bífidos (em forma de Y” Travassos, 1955:367), condição não encontrada nos exemplares diafanizados e Escamação do istmo dos exemplares da bacia da Serra de Botucatu (MNRJ 114540-11458, 1686, 19394, 19992, 20244) estendendo-se no istmo até o uro-hial, área nua reduzida.

Distribuição – *Characidium schubarti* ocorre nos pequenos riachos tributários da bacia do rio Paranapanema, e no rio dos Pilões na bacia da Ribeira de Iguape (Fig. 9). Na Serra de Botucatu ocorre tanto nos tributários do rio Pardo quanto nos tributários do rio Paranapanema, e na vertente oeste da Serra de Paranapiacaba, nos riachos tributários do rio das Almas e Itararé, afluentes da margem esquerda do Paranapanema. *Bacia Paranapanema, margem direita*: rio do Tamanduá (cabeceira), mun. Itatinga, SP (MNRJ 11455, localidade 55 de Caramaschi, 1986, porém identificado como *C. fasciatum*); córrego Itaúna, afluente do ribeirão dos Veados, mun. Itatinga, SP (MNRJ 11454, localidade 59 em Caramaschi, 1986, porém identificado como *C. fasciatum*); córrego Itatinga, afluente do ribeirão dos Veados, mun. Itatinga, SP (MNRJ 19992). *Bacia do rio Pardo, margem direita*: ribeirão Água da Madalena, mun. Botucatu, SP (MNRJ 11462, localidade 34 de Caramaschi, 1986, porém identificado como *C. fasciatum*); nascente da serra D'água, chácara do Modesto, mun. Botucatu, SP (MNRJ 11456, possivelmente localidade 35 de Caramaschi, 1986, porém identificado como *C. fasciatum*); ribeirão da Chácara do Modesto, tributário do rio Pardo, mun. de Botucatu, SP (MNRJ 19394). *Rio Pardo*: ribeirão do Atalho, Fazenda São José, mun. Botucatu, SP (MNRJ 11457, possivelmente localidade 51 de Caramaschi, 1986, porém identificado como *C. fasciatum*); ribeirão do Atalho (nascente), Fazenda Amanda, mun. Botucatu, SP (MNRJ 11458, possivelmente localidade 52 de Caramaschi, 1986, porém identificado como *C. fasciatum*); Rubião Júnior, mun. Botucatu, SP (MNRJ 11686); ribeirão Pinheirinho, mun. Botucatu, SP (MNRJ 20244). *Bacia do rio Paranapanema, margem esquerda, rio das Almas*: ribeirão das Batéias, mun. Ribeirão Grande, SP (MZUSP 51874, MZUSP 51884, MZUSP 51891); ribeirão das Pedras, afluente do ribeirão das Batéias, mun. Ribeirão Grande, SP (MZUSP 51892, MZUSP 52585); ribeirão Jabaquara, mun. Ribeirão Grande, SP (MZUSP 51904);

córrego das Mulheres, mun. Ribeirão Grande, SP (MZUSP 51906); córrego Tanquinho, mun. Ribeirão Grande, SP (MZUSP 52599); rio Carmo, mun. Ribeirão Grande, SP (MZUSP 51060); rio da Cidreira, mun. Capão Bonito, SP (MZUSP 55014). *Rio Itararé*: rio da Cilada, mun. de Jaguariaíva (MZUEL 1750); rio Santo Antônio, afluente do rio das Cinzas, mun. Jaguariaíva, PR (MNRJ 19306); córrego Invernadinha, mun. Jaguariaíva, PR (MNRJ20101); rio do Herval mun. Arapoti/São José da Boa Vista (divisa), PR (MNRJ 19395); material tipo (vide acima). *Ribeira de Iguape*: rio Teminina tributário do rio Pilões (MZUSP 53151), afluente da margem esquerda do córrego Preto, tributário do rio Pilões (MZUSP 53152), córrego Preto, tributário do rio Pilões MZUSP 53142, MZUSP 54911, MZUSP 62405).

***Characidium oiticicai* Travassos (1967)**

(Figs. 4 A, B e C)

Holótipo – MNRJ 9480, 34,4 mm CP; Paranapiacaba, mun. Santo André, SP; Alceu Lemos Castro; 24-X-1960.

Parátipos – MNRJ 9796-97, 34,0 mm CP (1 exemplar medido); Estação Biológica de Paranapiacaba, em córrego, mun. Santo André, SP; Werner Bockermann; 24-I-1953.

Material adicional utilizado na descrição – MNRJ 5787 (n=2), MNRJ 6161 (n=2), MNRJ 20100 (n=2, diafanizados), MNRJ 20102 (n=4), MNRJ 59109 (n=2), MZUSP 26870 (n=4), MZUSP 268712 (n=3), MZUSP 59109 (n=2), MZUSP 59124 (n=2), USNM 288896 (n=1), USNM 289989 (n=1), USNM 304802 (n=8, 2 diafanizados).

Diagnose – *Characidium* do grupo *C. lauroi* que apresenta como autapomorfia o forame coracoide em posição medial, no processo mesocoracóide do osso coracóide, (*versus* ântero-lateral em *C. lauroi* e *Characidium* sp. “piabanha”, e medial nas demais espécies). Externamente, diferencia-se de *Characidium* sp. “iguazu” por apresentar 19 raios na nadadeira caudal (*versus* 16-17), e das demais espécies por apresentar nadadeira adiposa reduzida ou ausente (*versus* bem desenvolvia)

Descrição – Dados morfométricos apresentados na tabela 4. *Characidium* de tamanho médio, atingindo até 67,5 mm CP. Corpo fusiforme. Perfil dorsal côncavo entre origem da nadadeira dorsal e ponta do mesetmóide; levemente côncavo na base da

nadadeira dorsal; praticamente reto entre base da nadadeira dorsal e base da nadadeira caudal. Perfil ventral levemente côncavo entre ponta do dentário e origem da nadadeira anal, bastante nas fêmeas com óvulos desenvolvidos; côncavo na base da nadadeira anal; praticamente reto no pedúnculo. Maior altura do corpo na origem da nadadeira dorsal.

Focinho curto, fortemente arredondado; sua ponta no nível da margem inferior da órbita. Boca subterminal. Comprimento da maxila menor que diâmetro orbital, estendendo-se até a linha vertical que passa pela margem anterior da órbita. Órbita alongada horizontalmente; diâmetro orbital igual ao comprimento do focinho. Altura da bochecha igual a um terço do diâmetro orbital. Narinas anterior e posterior separadas entre si por distância equivalente à distância entre narina posterior e órbita; narina anterior com membrana por toda borda; narina posterior com membrana restrita à metade anterior. Ramo parietal do canal látero-sensorial ausente. Fontanela limitada anteriormente pelos frontais e posteriormente pelo supra-occipital.

Dentes da série externa do dentário 5 (1), 6 (1), 7 (2), 8 (5), 9 (5), 10 (6*), 12 (1), crescentes em tamanho no sentido látero-medial, tricúspides. Dentes da série interna 11-17, cônicos. Dentes do pré-maxilar 6 (5*), 7(9), 8(5), 9 (2), crescentes em tamanho no sentido látero-medial, tricúspides. Maxila edêntula. Dentes do ectopterigóide 7-13, dispostos em fileira única, cônicos. Dentes do mesopterigóide ausentes.

Raios branquiostégios 5; 4 ligados ao cerato-hial anterior. Rastros branquiostégios do primeiro arco branquial 12; basibranquial 1-2; ceratobranquial 6-5; epibranquial 5.

Escamas ciclóides; *circulii* restritos às margens anterior, superior e inferior; *radii* paralelos entre si. Linha lateral completa, com 35 (3), 36 (10*), 37 (7), 38 (1) escamas. Série acima da linha lateral com 5 (21*) escamas; série abaixo da linha lateral com 4 (16*), 5 (5) escamas. Série pré-dorsal irregular, com 6 (2), 7 (1), 9 (1), 10 (10*), 11 (3), 12 (3),

13 (1) escamas. Pedúnculo caudal com 14 (21*) escamas. Istmo nú até margem anterior dos cleitros.

Nadadeira dorsal com ii+6 (1), ii+8 (1), iii+8 (2*), ii+9 (14), iii+9 (1), ii+10 (2) raios. Nadadeira anal com ii+5 (1), ii+6 (19*); ii+7 (1) raios. Nadadeira peitoral com iii+7 (2), iii+8 (4); iii+9 (10), iii+10 (4*) , iv+10 (1) raios. Nadadeira pélvica com ii+6 (1), i+7 (14*), i+8 (6) raios. Nadadeira caudal com 18 (2), 19 (19*) raios. Nadadeira adiposa presente bem desenvolvida (> 4% CP) (3); nadadeira adiposa pouco desenvolvida (<4% CP) (8*); nadadeira adiposa ausente (10).

Coloração em álcool – Cabeça e corpo castanho claro, indivíduos com menos de 2 anos em álcool apresentam coloração branca. Face com poucos cromatóforos; dorso da cabeça com cromatóforos distribuídos tanto na pele quanto na meninge (visíveis por transparência). Faixa lateral longitudinal de cromatóforos estendendo-se desde a ponta do focinho, através do olho e acima do opérculo, até o pós-temporal. Faixa lateral da cabeça continua pelo corpo até base da nadadeira caudal; largura da faixa no corpo variando da largura de uma escama e meia a três. Barras transversais pouco marcadas e confluentes dorsalmente, às vezes completamente ausentes; pequenas máculas arredondadas distribuídas linearmente acima e abaixo da faixa negra longitudinal; porção ventral do corpo sem faixas.

Nadadeiras pélvica, peitoral e anal hialinas, com poucos cromatóforos irregularmente distribuídos. Nadadeira dorsal hialina, com duas estreitas faixas longitudinais de cromatóforos paralelas entre si e o corpo. Nadadeira caudal hialina com uma faixa de cromatóforos distribuídos uniformemente próximos à margem; mácula negra inconspícua na base dos 3 raios mediais, alongada e não arredondada como em *C. zebra* e *C. fasciatum*. Nadadeira adiposa, quando presente, intensamente pigmentada.

Varição – As populações do rio Claro (tributário da margem direita do Tietê), incluindo a série tipo, apresentam nadadeira pélvica com i+7 raios, enquanto as demais populações apresentam i+8. O padrão de pigmentação na faixa longitudinal é bastante variável, entre os exemplares examinados do rio Tietê, desde da largura de uma escama até tão larga quanto três escamas aproximadamente. Os exemplares da bacia da Ribeira de Iguape apresentam uma série de escamas acima da linha lateral a menos em relação aos exemplares do Tietê (4 séries de escamas acima da linha lateral nas populações da Ribeira, *versus* 5 nas da bacia do Tietê).

Distribuição – *Characidium oiticicai* ocorre nos riachos tributários do alto rio Tietê, a leste de São Paulo e nos riachos costeiros da bacia do ribeira de Iguape, vertente Leste da Serra de Paranapiacaba (Fig. 10). *Bacia do rio Tietê*: rio Tietê (MZUSP 59124). *Bacia do rio Tietê, margem direita*: rio Paraitinga (MNRJ 20100, MZUSP 59109). *Bacia do rio Tietê, margem esquerda*: ribeirão Venerando, tributário do rio Claro, Salesópolis, mun. Santo André, SP (MZUSP 26870, citado em Langeani, 1989, MZUSP 51820, MZUSP 55031), Boracéia, tributário do rio Claro, Salesópolis, mun. Santo André, SP (MNRJ 6159, MNRJ 6162, MNRJ 20529); rio do Campo, tributário do rio Claro, Salesópolis, mun. Santo André, SP (MNRJ 5851-62, 5867); ribeirão do Pasta, tributário do rio Claro, Salesópolis, mun. Santo André, SP (MNRJ 6160-1); córrego do Pastinho, tributário do rio Claro, Salesópolis, mun. Santo André, SP (MZUSP 26973); riachos afluentes do rio Claro (MZUSP 36636, citado em Langeani, 1989); tributário do rio Biritiba-Açú, mun. São Paulo, SP (MNRJ 20102); riacho perto de Paranapiacaba, vertente do rio Tietê, mun. Santo André, SP (MNRJ 26990); rio Grande, tributário do rio Pinheiros, Paranapiacaba, mun. Santo André, SP (MZUSP 36158, citado em Langeani, 1989), riachos do Alto da Serra, tributários do rio Pinheiros (USNM 288896, USNM 289989,

USNM 304892, MNRJ 5787), Paranapiacaba, mun. Santo André, SP (MNRJ 9809); último riacho antes de Paranapiacaba, na estrada Campo Grande-Paranapiacaba, tributário do rio Pinheiros, mun. Santo André, SP (MZUSP 35233, citado em Langeani, 1989). *Bacia do rio Ribeira de Iguape, margem direita*: córrego Passagem do Meio, tributário da margem esquerda do rio Betari, mun. Iporanga, SP (MZUSP 54912), rio Iporanga, mun. Apiaí, SP (MZUSP 54909, MZUSP 54975); rio dos Corvos, mun. Curitiba, PR (MNRJ 11451); rio sem nome, localidade de Corvos, não rio dos corvos [provável tributário do rio dos Corvos], mun. Quatro Barras, PR (MHNCI 8112).

Characidium sp. "piabanha"

(Fig. 5 A)

Holótipo – MNRJ 21687, 45,6 mm CP; ribeirão Santa Rita (22°18'55"S 43°01'16"W, coordenadas da localidade obtidas pelos coletores com GPS), tributário da margem esquerda do rio Paquequer, junto à fazenda Santo Afonso, mun. Teresópolis, RJ; P.A. Buckup, D.F. Moraes, A. Suppa, A. Amaral, A.P. Moreira, H.R. Secioso, A. Bustamante, F. Pereira, A. Arimatéia, G. Franco; 11-III-1996.

Parátipos – MNRJ 6118-24, 1 (n=7), 54,4-43,0 mm CP; Alto rio Paquequer Pequeno (22°29'S 43°00'W, coordenadas da localidade inferidas pelo autor através da Carta do Brasil 1:250.000, folha do Rio de Janeiro, IBGE), Parque Nacional da Serra dos Órgãos, mun. Teresópolis, RJ; P.M. Ribeiro; III-1953. MNRJ 12843, 13 (2 diafanizados), 47,5-63,6 mm CP; córrego do Jacó (trib. rio Santo Antônio, drenagem do Piabanha), a montante da estrada Petrópolis-Teresópolis (22°25'41"S 43°03'16"W, coordenadas obtidas pelos coletores com GPS), mun. Petrópolis, RJ; P.A. Buckup, D.F. Moraes; 31-X-1993. MNRJ 13701, 202 (4 diafanizados), 32,7-71,7 mm CP; coletado com o holótipo. MNRJ 13703,76, 22,3-33,3 mm CP; coletado com o holótipo. MNRJ 14404, 54 (2 diafanizados), 30,1-57,7 mm CP; coletados com o holótipo. MNRJ 14025, 1, 30,3 mm CP; "Represa do Guinle". Coletado num riacho de água corrente (22°27'S 42°57'W, coordenadas de localidade inferidas pelo autor através da Carta do Brasil 1:250.000, folha do Rio de Janeiro, IBGE), mun. Teresópolis, RJ; A.M.P. Telles, S.P. Carvalho e Silva; 14-XI-1982. MNRJ 14408, 4 (1 diafanizado), 47,2-51,9 mm CP; Córrego Caxumba (trib. da margem esquerda do ribeirão Santa Rita, drenagem do r.

Paquequer), a jusante do critério de trutas do Firmeza (22°17'12"S 42°58'54"W, coordenadas obtidas pelos coletores com GPS); P.A. Buckup, D.F. Moraes, A. Suppa, A. Amaral, A.P. Moreira, H.R. Secioso, A. Bustamante, F. Pereira, J. Arimatéia, G. Franco; 11-III-1996. MNRJ 15036, 2, 59,7-51,5 mm CP; rio da Cidade (23°28'S 43°14'W, coordenadas inferidas pelo autor através da Carta do Brasil 1:250.000, folha do Rio de Janeiro, IBGE), mun. Petrópolis, RJ; R. Castro; 17-X-1976. MNRJ 15043, 1, 51,2 mm CP; rio da Cidade (23°28'S 43°14'W coordenadas inferidas pelo autor através da Carta do Brasil 1:250.000, folha do Rio de Janeiro, IBGE), mun. Petrópolis, RJ; 17-X-1976. MNRJ 17432, 3, 33,2-37,1 mm CP; riacho da Biquinha (afluente da margem esquerda do rio Paquequer) (22°25'S 43°00'W, coordenadas obtidas pelo autor através da Carta do Brasil 1:250.000, folha do Rio de Janeiro, IBGE), mun. Teresópolis, RJ; M.B. Almeida, G.S.H. Almeida; 07-VII-1986. MNRJ 19316, 3 (1 diafanizado), 70,2-80,7 mm CP; rio da Cidade, atrás do posto e churrascaria Brasão (22°27'11"S 43°12'28"W, coordenadas obtidas pelos coletores com GPS), mun. Petrópolis, RJ; P.A. Buckup, M.R.S. Melo, A.T. Aranda, D.R. Strufaldi, G.M. Souza, F.A.G. Melo; 19-VIII-1999. MNRJ 20052, 3, 27,2-35,7 mm CP; Rio Santo Antônio, a montante da ponte de acesso do condomínio Vale da Lua (22°23'37"S 43°06'49"W, coordenadas obtidas pelos coletores com GPS), localidade de Itaipava, mun. Petrópolis, RJ.; M.R.S. Melo, P.A. Buckup, F.A.G. Melo, A.T. Aranda, D.R. Strufaldi, G.M.T. Souza.; 19-VIII-1999. MCP 19863, 5, 29,0-45,0 mm CP; rio Paquequer, acima da ponte da BR-116 (Km 86) a montante da represa do Guinle (22°27'18"S 42°57'33"W, coordenadas coletada obtidas pelos coletores com GPS), mun. Teresópolis, RJ; J. Pezzi, E. Pereira, J. Montoya; 18-I-1997. MCP 19864, 38, 36,0-25,6 mm CP; mesma localidade; MZUSP 137901, 10, - mm CP; coletados com o holótipo.

Exemplares medidos – MNRJ 1356 (n=4), MNRJ 13701 (n=5), MNRJ 13703 (n=2), MNRJ 15036 (n=2), MNRJ 19306 (n=3), MCP 19863 (n=4).

Diagnose – *Characidium* do grupo *C. lauroi* que apresenta como autapomorfias dentes no mesoptergóide presentes, nos indivíduos maiores que 35 mm CP.

Descrição – Dados morfométricos apresentados na tabela 5. *Characidium* de tamanho médio, atingindo até 80,7 mm CP. Corpo fusiforme. Perfil dorsal levemente côncavo entre origem da nadadeira dorsal e ponta do focinho; levemente côncavo na base da nadadeira dorsal; praticamente reto entre base da nadadeira dorsal e base da nadadeira caudal. Perfil ventral levemente côncavo entre ponta do dentário e origem da nadadeira anal, mais acentuado nas fêmeas com óvulos desenvolvidos; côncavo na base da nadadeira anal; praticamente reto entre base da nadadeira anal e origem da nadadeira caudal. Maior altura do corpo na origem da nadadeira dorsal.

Focinho levemente arredondado; sua ponta no nível da margem inferior da órbita. Boca subterminal. Comprimento da maxila moderadamente maior que diâmetro orbital, estendendo-se até a linha vertical que passa pela margem anterior da órbita. Órbita circular pouco menor que focinho. Altura da bochecha equivalente à metade do diâmetro orbital. Narinas anterior e posterior separadas entre si por distância menor do que distância entre narina posterior e órbita; narina anterior com membrana por toda borda; narina posterior com membrana restrita à metade anterior. Ramo parietal do canal látero-sensorial ausente. Fontanela limitada anteriormente pelos frontais e posteriormente pelos parietais.

Dentes da série externa do dentário 5 (1), 6 (1), 7 (11*), 8 (3), 9 (4), 10 (1) crescentes em tamanho no sentido látero-medial, tricúspides; dentes da série interna 18-20, cônicos. Dentes do pré-maxilar 4 (4), 5 (3), 6 (12*), 7 (3), crescentes em tamanho no

sentido látero-medial, tricúspides. Maxila edêntula. Dentes do ectopterigóide 8-12, dispostos em fileira única, cônicos. Dentes do mesopterigóide 1-13.

Raios branquiostégios 5, sendo 4 ligados ao cerato-hial anterior. Rastros branquiais do primeiro arco 12, sendo 1 ligado ao basibranquial, 6 ligados ao ceratobranquial, 5 ligados ao epibranquial.

Escamas ciclóides; *circulii* restritos às margens anterior, superior e inferior; *radii* paralelos entre si. Linha lateral completa, com 36 (4*), 37 (14), 38 (2) escamas. Série acima da linha lateral com 4 (9), 5 (12*) escamas; série abaixo da linha lateral com 4 (21*) escamas. Série pré-dorsal irregular, com 4 (1), 6 (2), 7 (3), 8 (5), 9 (3), 10 (3), 11 (2*), 12 (2) escamas. Pedúnculo caudal com 14 (21*) escamas. Istmo nu até borda anterior dos cleitros.

Nadadeira dorsal com ii+8 (1), iii+8 (3), ii+9 (14), iii+9 (2*), ii+10 (1) raios. Raios da nadadeira anal com ii+6 (19*), iii+5 (2) raios. Nadadeira peitoral com iii+9 (7), iv+9 (1), iii+10 (10), ii+11 (1), iii+11(1*), iv+10 (1) raios. Nadadeira pélvica com ii+6 (1), i+7 (1), ii+7(1), i+8 (17*) raios. Nadadeira caudal com 19 (20*), 18 (1) raios. Nadadeira adiposa bem desenvolvida (>4%).

Coloração em álcool – Cabeça e corpo castanho claro. Face com poucos cromatóforos; dorso da cabeça com cromatófos distribuídos tanto na pele quanto na meninge (visíveis por transparência); faixa longitudinal lateral de cromatóforos estendendo-se desde a ponta do focinho, sobre o olho e acima do opérculo, até o pós-temporal. Faixa lateral da cabeça continua pelo corpo até base da nadadeira caudal; largura da faixa no corpo de aproximadamente uma escama e meia. Barras transversais pouco marcadas, confluentes dorsalmente. Pequenas máculas arredondadas, distribuídas linearmente acima e abaixo da faixa negra longitudinal lateral; porção ventral do corpo sem faixas.

Nadadeiras pélvica, peitoral e anal hialinas, com poucos cromatóforos irregularmente distribuídos. Nadadeira dorsal hialina, com duas estreitas faixas de cromatóforos paralelas entre si e o corpo. Nadadeira caudal com cromatóforos distribuídos uniformemente, concentrados em uma faixa próxima à margem; mácula negra inconspícua na base dos 3 raios mediais, alongada e maior do que em *C. zebra* e *C. fasciatum*. Nadadeira adiposa intensamente pigmentada.

Distribuição – *Characidium* sp. “piabanha” ocorre nos riachos da vertente oeste da serra dos Órgãos, tributários do rio Piabanha, tributário da margem direita do rio Paraíba do Sul (Fig. 11). *Bacia do rio Piabanha*: material tipo (vide acima). *Bacia do rio Preto*: material tipo (vide acima). *Bacia do rio Paquequer Pequeno**: material tipo (vide acima).

* O rio Paquequer Pequeno, tributário da margem esquerda do rio Preto, tributário da margem direita do rio Piabanha, não deve ser confundido com o rio Paquequer, tributário da margem direita do rio Paraíba do Sul.

Characidium sp. "iguaçu"

(Fig. 5 B)

Holótipo – MNRJ 21542 (originalmente MHNCI 8903a), 36,1 mm CP; rio das Torres, bacia do rio Iguaçu, mun. Pinhão, PR.; W.B. Wolsiacki & A.C. Carrilo; 21-X-1991.

Parátipos – MNRJ 21543, 2, 32,0-57,1 mm CP; coletados com o holótipo. MCP 22605, 11 (2 diafanizados), 23,0-51,4 mm CP; arroio no Km 386 na estrada BR-373, em direção à Laranjeiras do Sul, entre Guarupava e Lagoa Seca (25°26'24"S 51°50'08"W, coordenadas da localidade obtidas pelos coletores com GPS) , mun. Guarupava, PR; C.A.S Lucena, J.F. Pezzi, V.A. Bertaco; 05-XII-1998. MCP 22606, 1, 44,1 mm CP, rio Campo Real, na estrada BR-373 (25°25'07"S 51°46'55"W, coordenadas da localidade obtida pelos coletores com GPS), divisa dos municípios Candói e Guarupava, PR; C.A.S Lucena, J.F. Pezzi, V.A. Bertaco; 05-XII-1998.

Diagnose – *Characidium* do grupo *Characidium lauroi* que apresenta como autapomorfia 16-18 raios principais na nadadeira caudal (*versus* 19 nas demais espécies).

Descrição – Dados morfométricos apresentados na tabela 6. *Characidium* de tamanho médio, atingindo 51,4 mm CP. Corpo fusiforme. Perfil dorsal côncavo entre origem da nadadeira dorsal e ponta do mesetmóide; levemente côncavo na base da nadadeira dorsal; praticamente reto entre base da nadadeira dorsal e base da nadadeira caudal. Perfil ventral levemente côncavo entre ponta do dentário e origem da nadadeira

anal, mais acentuado nas fêmeas com óvulos desenvolvidos; côncavo na base da nadadeira anal; praticamente reto no pedúnculo. Maior altura do corpo na origem da nadadeira dorsal.

Focinho curto, bastante arredondado; sua ponta no nível da margem inferior da órbita. Boca subterminal. Comprimento da maxila igual ao diâmetro orbital, estendendo-se até a linha vertical que passa pela margem anterior da órbita. Órbita alongada, inclinada no sentido ponta do focinho – supra-occipital; diâmetro orbital maior que comprimento do focinho. Altura da bochecha cerca de um terço do diâmetro orbital. Narinas anterior e posterior separadas entre si por metade da distância entre narina posterior e órbita; narina anterior com membrana por toda borda; narina posterior com membrana restrita à metade anterior. Ramo parietal do canal látero-sensorial ausente. Fontanela limitada anteriormente frontais e posteriormente pelos parietais.

Dentes da série externa do dentário 5 (2), 6 (1), 7 (3), 8 (1*), 9 (1), crescentes em tamanho no sentido látero-medial, tricúspides; dentes da série interna 7-10, cônicos. Dentes do pré-maxilar 6 (6*), 7 (2), crescentes em tamanho no sentido látero-medial, tricúspides. Maxila edêntula. Dentes do ectopterigóide 9, dispostos em fileira única, cônicos. Dentes do mesopterigóide ausentes.

Raios branquiostégios 5, sendo 4 ligados ao cerato-hial anterior. Rastros branquiais do primeiro arco 11, sendo 1 ligado ao basibranquial, 5 ao ceratobranquial, 5 ao epibranquial.

Escamas ciclóides; *circulii* restritos às margens anterior, superior e inferior; *radii* paralelos entre si na. Linha lateral incompleta em alguns exemplares; série lateral com 34 (3), 35 (3), 36 (1*) com escamas; linha lateral no holótipo irregularmente perfuradas, sendo 18 escamas perfuradas, 4 não perfuradas e 14 perfuradas. Série acima da linha lateral com 5 (8*) escamas; série abaixo da linha lateral com 5 (8*) escamas. Série pré-dorsal

irregular, com 5 (1), 10 (2), 11 (3), 12 (2*) escamas. Pedúnculo caudal com 14 (8*) escamas. Istmo nu até a margem anterior dos cleitros.

Nadadeira dorsal com iii+8 (1), ii+9 (6*), ii+10 (1) escamas. Nadadeira anal com ii+5 (2), iii+5 (2), ii+6 (3*), ii+7 (1). Nadadeira peitoral com iii+8 (2*), iv+8 (1), iii+9 (5) escamas. Nadadeira pélvica com ii+6 (1), i+7 (7*) escamas. Nadadeira caudal com 16 (1), 17 (4), 18 (3*) escamas. Nadadeira adiposa ausente.

Coloração em álcool – Cabeça e corpo marrom claro. Face com poucos cromatóforos; dorso da cabeça com cromatóforos distribuídos na pele e na meninge (visíveis por transparência); faixa lateral longitudinal de cromatóforos estendendo-se desde a ponta do focinho, sobre o olho e acima do opérculo, até o pós-temporal. Faixa lateral da cabeça continua pelo corpo até base da nadadeira caudal; largura da faixa no corpo de uma escama e meia. Barras transversais pouco marcadas e confluentes dorsalmente. Pequenas máculas arredondadas distribuídas linearmente abaixo da faixa longitudinal lateral de cromatóforos; porção ventral do corpo sem faixas, exceto no pedúnculo onde aparecem vestígios das barras transversais.

Nadadeiras pélvica, peitoral e anal hialinas, com poucos cromatóforos irregularmente distribuídos. Nadadeira dorsal hialina, com duas estreitas faixas longitudinais de cromatóforos paralelas entre si. Nadadeira caudal hialina com de cromatóforos distribuídos uniformemente, concentrados em uma faixa próximos à margem; mácula negra inconspícua na base dos 3 raios mediais, alongada e maior do que em *C. zebra* e *C. fasciatum*.

Distribuição – *Characidium* sp. “iguazu” ocorre nos riachos da face Sudeste da Serra da Esperança, tributários do rio Jordão, tributário da margem direita do rio Iguazu (Fig. 12).

Bacia do rio Iguazu, margem direita: material tipo (vide acima).

3.3. CHAVE PARA IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES DO GRUPO *CHARACIDIUM LAUROI*

A partir dos caracteres observados, foi elaborada uma chave artificial para identificação das espécies do grupo *Characidium lauroi*.

- 1a. Raios principais da nadadeira anal 19 2
- 1b. Raios principais da nadadeira anal 16a 17 *Characidium* sp. “iguazu”
- 2a. Fontanela limitada posteriormente pelos ossos parietais 3
- 2b. Fontanela limitada posteriormente pelo osso supra-occipital 4
- 3a. Dentes no mesoptergóide presentes em indivíduos maiores de 35mm CP.....
..... *Characidium* sp. “piabanha”
- 3a. Dentes no mesoptergóide ausentes em indivíduos menores de 35 mm CP
..... *Characidium lauroi*
- 4a. Área nua do istmo nú estendendo-se até a região entre as peitorais; focinho triangular em vista lateral (mesetmóide reto); comprimento do focinho 2,5 a 3,6 % do comprimento da cabeça *Characidium japyhybense*
- 4b. Área nua do istmo limitada pela margem anterior dos coracóides (área imediatamente anterior às nadadeiras peitorais escamada); focinho arredondado (mesetmóide côncavo); tamanho do focinho 1,9 a 2,6 % do comprimento da cabeça 5
- 5a. Nadadeira adiposa bem desenvolvida (> 4% comprimento padrão); hialina (poucos cromatóforos irregularmente distribuídos) *Characidium schubarti*
- 5b. Nadadeira adiposa pouco desenvolvida (< 4% comprimento padrão) ou ausente; quando presente, intensamente pigmentada *Characidium oiticicai*

3.4. ANÁLISE FILOGENÉTICA

3.4.1. Caracteres

Foram diagnosticados 16 caracteres filogeneticamente informativos para o grupo *C. lauroi*, além de 4 caracteres informativos apenas para o estabelecimento das relações do grupo externo. A distribuição dos caracteres nos táxons analisados é apresentada na tabela 7. A *descrição* desses caracteres é apresentada a seguir.

A) Crânio

1. Forame do nervo oftálmico no osso pteroesfenóide (ci = 0,66; ri = 0,66). Estado 0: abertura do forame formada por um túnel que atravessa o pteroesfenóide diagonalmente, não permitindo a vista direta da cavidade cerebral através do forame (Fig. 15). Estado 1: abertura do forame marginada lateralmente por uma crista óssea que permite apenas a vista ventral do forame e da cavidade cerebral. Estado 2: abertura do forame ampla, permitindo a vista lateral da cavidade cerebral (Fig. 13).

Comentários – Os estados 0 e 2 desse caráter foram observados inicialmente por Buckup (1993b, caráter 3), *C. zebra*, *C. oiticicai* e *C. schubarti* o estado 0 desse caráter, *C. vidali*, *C. lauroi*, *C. japyhybense* e *Characidium* sp. “piabanha” o estado 1 e *C. fasciatum* o estado 2.

2. Forame auditório do osso proótico (ci = 1,0; ri = 1,0). Estado 0: presente, visível em vista lateral e em vista ventral (Fig.13). Estado 1: forame obliterado (Fig. 15).

Comentários – A obliteração do forame auditório foi observada em *C. schubarti*, *Characidium* sp. “iguaçu” e na maior parte dos exemplares diafanizados examinados de *C. oiticicai*, entretanto, em alguns exemplares coletados na bacia do rio Claro (tributário da

oiticicai, entretanto, em alguns exemplares coletados na bacia do rio Claro (tributário da margem esquerda do Tietê) o forame se faz presente.

3. Ramo parietal do canal latero-sensorial supra-orbital (ci = 1,0; ri = 1,0). Estado 0: ramo longo, que alcança o parietal (Figs. 13 e 14). Estado 1: ramo ausente (Figs. 15, 16).

Comentários – Esse caráter foi observado inicialmente por Buckup (1993b, caráter 7). Verificou-se que nenhuma das espécies do grupo *C. lauroi* apresenta o ramo parietal do canal latero-sensorial da cabeça.

4. Limite posterior da fontanela (ci = 0,5-0,66; ri = 0,33-0,66). Estado 0: fontanela limitada posteriormente pelo supra-occipital (Fig. 14). Estado 1: limite posterior da fontanela formado lateralmente por uma projeção da borda medial do osso parietal, e medialmente pelo supra-occipital. Estado 2: limite posterior da fontanela formado pelas projeções das bordas dos parietais direito e esquerdo (Fig. 16).

Comentários – Em *C. vidali*, *C. japuhybense* e *Characidium* sp. “iguaçu” verificou-se que o limite posterior da fontanela é formado parcialmente por uma projeção posterior da margem medial do parietal, e que em *C. lauroi* e *Characidium* sp. “piabanha” a projeção posterior da borda medial dos parietais esquerdo e direito se encostam, formado o limite posterior da fontanela.

5. Mesetmóide (ci = 1,0; ri = 1,0). Estado 0: reto em vista lateral (Fig. 13). Estado 1: côncavo em vista lateral (Fig. 15).

Comentários – O mesetmóide é o osso que forma a porção dorsal do focinho. Em Characidiinae, a lâmina dorsal do mesetmóide é estreita e alongada em relação a porção anterior do osso (Buckup, 1993a:230). A forma e comprimento deste osso afetam

diretamente o focinho. Em *C. schubarti*, *C. oiticicai* e *Characidium* sp. “iguaçu” a superfície dorsal desse osso apresenta grande concavidade, dando um aspecto arredondado ao focinho e diminuindo o seu comprimento em relação ao focinho de outras espécies (vide descrições).

B) Cintura escapular

6. Pós-cleitro 1 (ci = 0,33; ri = 0). Estado 0: bem desenvolvido. Estado 1: rudimentar ou ausente.

Comentários – Segundo Buckup (1993b, caráter 23), a redução do pós-cleitro 1 é uma sinapomorfia do clado que compreende *C. fasciatum*. Nas espécies do grupo *C. lauroi* verificou-se que apenas *C. japuhybense* e *Characidium* sp. “iguaçu” apresentam esse osso bem desenvolvido, como em *C. zebra*.

7. Forame coracóide do osso coracóide (ci = 1,0; ri = 1,0). Estado 0: forame em posição medial (Fig. 17 A). Estado 1: forame ântero-lateral (Fig. 17 B). Estado 2: forame lateral (Fig. 17 C).

Comentários – O forame coracóide localiza-se no osso coracóide, próximo à base do processo mesocoracóide, primitivamente em posição medial. Em *C. lauroi* e *Characidium* sp. “piabanha” esse forame foi observado em posição ântero-lateral e, em *C. oiticicai*, em posição lateral.

8. Processo mesocoracóide do osso coracóide (ci = 1,0; ri = 1,0). Estado 0: processo arredondado em secção transversal (Fig. 17 A e B). Estado 1: processo comprimido em secção transversal, formando uma crista anterior (Fig. 17 C).

Comentários – O processo mesocoracóide é uma projeção do osso coracóide que se une ao

mesocoracóide. *C. oiticicai*, *C. schubarti* e *Characidium* sp. “iguazu” apresentam esse processo comprimido em secção transversal. O mesocoracóide dessas espécies apresenta, entretanto, apenas sua base comprimida, sendo circular em secção transversal na maior parte de seu comprimento.

9. Radial proximal 2 (ci = 0,33; ri = 0). Estado 1: presença de uma projeção óssea em forma de espinho, medialmente inclinada (Fig. 18 A). Estado 0: sem a projeção descrita (Fig. 18 B).

Comentários – Os radiais proximais são ossos alongados e deprimidos que servem de suporte aos raios da nadadeira peitoral. Verificou-se que em *C. lauroi*, *C. japuhybense*, *C. schubarti* e *Characidium* sp. “piabanha”, o segundo radial proximal apresenta uma projeção óssea inclinada em sentido medial.

C) Nadadeira adiposa

10. Nadadeira adiposa (ci = 0,5-1,0; ri = 0-1,0). Estado 0: Bem desenvolvida (> 4% comprimento padrão). Estado 1: reduzida (< 4% comprimento padrão) ou ausente.

Comentários – Buckup (1993b, caráter 45) verificou que a ausência de nadadeira adiposa é uma sinapomorfia de três espécies de *Elachocharax* (*E. mitopterus*, *E. geryi* e *junki*). Contudo, a redução ou ausência dessa nadadeira também foi encontrada em *Characidium vetigipinni* (Buckup & Hahn, 2000). *Characidium oiticicai* apresenta nadadeira adiposa reduzida, na maior parte dos exemplares examinados, ou ausente e em *Characidium* sp. “iguazu” ela está sempre ausente. Em dois exemplares, pertencentes à dois lotes diferentes, de *C. lauroi* examinados observou-se a ausência da nadadeira adiposa (vide descrições). Por não ter sido encontrado em nenhum dos demais lotes examinados, este caráter foi codificado como nadadeira adiposa presente e bem desenvolvida para a espécie.

D) Nadadeira caudal

11. Epineurais (ci = 0,5; ri = 0). Estado 0: dois epineurais. Estado 1: três epineurais.

Comentários – O número reduzido de epineurais foi encontrado em *C. zebra* e *Characidium* sp. “iguaçu”.

E) Escamação

12. Escamação no istmo (ci = 1,0; ri = 1,0). Estado 0: área ventral, compreendida entre os dois opérculos (istmo), completamente escamada (Fig. 19 A). Estado 1: área nua do istmo até a região entre os cleitros e o uro-hial (Fig. 19 B). Estado 2: área nua do istmo se estendendo sobre os cleitros (Fig. 19 C).

Comentários – A ausência de escamas no istmo é um importante caracter na sistemática de *Characidium* que passou despercebido por diversos autores até que Schultz (1944:277) viesse a percebê-lo. Gomes (1947:21) verificou que a área de abrangência das escamas no istmo é variável, e Buckup (1993b, caráter 43), que a área nua do istmo é um importante caracter na sistemática do gênero *Characidium*, sendo uma sinapomorfia do clado que compreende *C. fasciatum*, *C. vidali* e o grupo *C. lauroi*, entre outras espécies. A variação observada na escamação no istmo foi sutil, representada pela presença de duas séries de escamas a mais em *C. lauroi*, *C. schubarti*, *C. oiticicai*, *Characidium* sp. “piabanha” e *Characidium* sp. “iguaçu”, em relação à escamação observada em *C. fasciatum*, *C. vidali* e *C. japyhybense*.

F) Pigmentação

13. Barras transversais (ci = 1,0; ri = 1,0). Estado 0: 9 ou 10 barras transversais bem definidas (Fig. 6). Estado 1: pigmentação das barras pouco evidente ou ausente (Figs. 1-5).

Descrição – Foram observadas de sete (7) a onze (11) barras transversais bem marcadas no corpo de *C. zebra*, *C. fasciatum* e *C. vidali*, enquanto *C. lauroi*, *C. japuhybense*, *C. oiticicai*, *C. schubarti*, *Characidium* sp. “piabanha” e *Characidium* sp. “iguaçu” as faixas apresentam-se pouco marcadas, e até mesmo ausentes.

14. Barras transversais na região dorsal do corpo (ci=1,0; ri=1,0). Estado 0: faixas bem separadas entre si. Estado 1: faixas confluentes entre si.

Comentários – As barras transversais descritas no caráter anterior são confluentes na região dorsal de *C. lauroi*, *C. schubarti*, *C. oiticicai*, *Characidium* sp. “piabanha” e *Characidium* sp. “iguaçu”.

15. Pigmentação do flanco (ci = 1,0; ri = 1,0). Estado 0: presença de pequenas máculas arredondadas ao longo do corpo (Figs. 1-5). Estado 1: máculas ausentes (Fig. 6).

Comentários – Pequenas máculas arredondadas do tamanho aproximado de uma escama, em número variando de 4 a mais de 25, paralelas à faixa longitudinal, foram observadas no flanco, acima e abaixo da faixa longitudinal, de *C. lauroi*, *C. schubarti*, *C. oiticicai*, *Characidium* sp. “piabanha” e *Characidium* sp. “iguaçu”.

16. Distribuição das máculas descritas no caráter 19 (ci = 1,0; ri = 1,0). Estado 0: distribuídas apenas sobre as barras transversais (Figs. 2 A e B). Estado 1: distribuídas irregularmente no flanco (Figs. 1, 3-5)

Comentários – Verificou-se que em *C. japyhybense* as máculas localizam-se apenas sobre as barras transversais, enquanto nas demais espécies as máculas distribuem-se pelo flanco, tanto sobre as barras transversais quanto nas áreas entre elas. Esse caráter foi encontrado apenas nas espécies do grupo em estudo, sendo codificado como “?” na matriz analisada para as espécies do grupo externo.

G) Caracteres relevantes para filogenia do grupo-externo.

17. Processo ventral do centrum da segunda vértebra (ci = 1,0; ri = 1,0). Estado 1: ausente. Estado 2: presente, direcionado anteriormente, em direção do basioccipital.

Comentários – Vide Buckup (1993b), caráter 16.

18. Processo isquiático do osso pélvico (ci = 1,0; ri = 1,0). Estado 0: cilíndrico (Fig.20 A). Estado 1: triangular (Fig. 20 B).

Comentários – Observou-se que o processo isquiático do osso pélvico de *C. zebra* é alongado e cilíndrico e em secção transversal, enquanto nas demais espécies é triangular e deprimido.

19. Distância entre a nadadeira caudal e o ânus (ci = 1,0; ri = 1,0). Estado 0: ânus separado da nadadeira caudal por 5-10 escamas. Estado 1: ânus separado da nadadeira caudal por 2-3 escamas.

Comentários – Inicialmente observada por Langeani (1989:94) em *C. oiticicai*, a distância entre o ânus e a nadadeira anal daquela espécie e de *C. vidali*, *C. lauroi*, *C. schubarti*, *C. oiticicai*, *Characidium* sp. “piabanha” e *Characidium* sp. “iguazu” é pequena, variando entre 1,9 e 5% do CP, englobando poucas escamas, enquanto em *C. fasciatum* e *C. zebra* a distância varia entre 7 e 12% do CP, englobando o número de escamas.

20. Mácula negra na base dos três raios mediais da nadadeira caudal (ci = 1,0; ri = 1,0). Estado 0: mácula bem marcada, de formato circular (Fig.6). Estado 1: mácula inconspícua, alongada no sentido ântero-dorsal (Figs. 1-5).

Descrição – A da base do pedúnculo caudal foi a única sinapomorfia encontrada para o gênero *Characidium* por Buckup (1993b). Em *C. zebra* e *C. fasciatum* ela é circular e bem marcada, enquanto nas demais espécies é alongada e seus limites são pouco definidos.

3.4.2. Filogenia do grupo *Characidium lauroi*

Foram encontrados dois cladogramas mais parcimoniosos com 32 passos, índice de consistência de 0,75, e índice de retenção de 0,74. No cladograma de consenso estrito, (Fig. 21), verificou-se uma politomia entre *C. schubarti*, *C. oiticicai* e *Characidium* sp. “iguaçu”. A existência de duas hipóteses igualmente parcimoniosas deve-se a variação na posição de *C. oiticicai*, que ora aparece como espécie irmã de *C. schubarti* (Fig. 22 A), ora aparece como espécie irmã de *Characidium* sp. “iguaçu” (Fig. 22 B).

A otimização de caracteres foi realizada pelo modo ACCTRAN, onde a antecipação da ocorrência de séries de transformações é preferido em relação ao atraso das transformações (DELTRAN) (Amorim, 1997:87-92).

As relações filogenéticas entre as espécies do grupo *C. lauroi*, juntamente a diagnose de cada clado, é apresentada a seguir.

Clado 1 Grupo *Characidium lauroi* – (*C. japyhybense* ((*C. lauroi* + *Characidium* sp. “piabanha”) *C. schubarti* + *C. oiticicai* + *Characidium* sp. “iguazu”)).

Diagnose – Ramo parietal do canal latero-sensorial da cabeça ausente (caráter 3); barras transversais em número reduzido e fracamente marcadas (caráter 13); pequenas máculas arredondadas ao longo do flanco (caráter 15).

Clado 2 – ((*Characidium lauroi* + *Characidium* sp. “piabanha”) + *Characidium schubarti* + *Characidium oiticicai* + *Characidium* sp. “iguazu”).

Diagnose – Áreas sem escamas até a linha formada pela margem anterior dos cleitros (estado 1 do caráter 12); barras transversais confluentes no dorso do corpo (caráter 14); e máculas distribuídas irregularmente no flanco, acima e abaixo da faixa longitudinal (caráter 16).

Clado 3 – (*Characidium lauroi* + *Characidium* sp. “piabanha”).

Diagnose – Fontanela limitada posteriormente pelos parietais (caráter 4); e forame coracóide localizado em posição ântero-lateral do processo mesocoracóide do osso coracóide (estado 1 do caráter 7).

Clado 4 – (*Characidium schubarti* + *Characidium oiticicai* + *Characidium* sp. “iguazu”).

Diagnose – Forame do nervo oftálmico marginado por um túnel ósseo (caráter 1); mesetmóide côncavo (caráter 5); processo mesocoracóide do osso coracóide comprimido, formando uma crista anterior de crista (caráter 8); e radial distal 2 formado por dois ossículos justapostos (caráter 9).

Hipóteses filogenéticas sobre as espécies do clado 4.**Clado 5' – (*Characidium oiticicai* + *Characidium* sp. “iguaçu”).**

Diagnose – Redução ou ausência da nadadeira adiposa (caráter 13); e ausência do espinho dorsal no radial proximal 2 (caráter 8).

Clado 5'' – (*Characidium oiticicai* + *Characidium schubarti*).

Diagnose – Forame do nervo oftálmico no osso pteroesfenóide formado por um túnel que atravessa o pteroesfenóide diagonalmente (caráter 1).

4. DISCUSSÃO

O padrão de distribuição das espécies do grupo *C. lauroi* se encaixa no modelo de especiação alopátrica (Wiley, 1981:43-8), onde barreiras vicariantes são responsáveis pela segregação das populações ancestrais em áreas diferentes. Segundo Rosen (1974), nessas condições, todo evento de especiação corresponde a um evento geológico, apesar da recíproca nem sempre ser verdadeira. A sobreposição de cladogramas de espécie em áreas de distribuição relativamente completas torna-se, portanto, uma importante ferramenta na inferência dos eventos/fatores que propiciaram os eventos de cladogênese (Vari, 1988; Weitzman et al. 1988).

A sobreposição do cladograma de espécies sobre o mapa de distribuição das espécies do grupo *C. lauroi* (Fig. 23), demonstrou que o principal fator para segregação das espécies foi a formação de barreiras vicariantes, como os eventos de separação das bacias e as variações climáticas ocorridas durante o Pleistoceno. No grupo, não foi observado o padrão norte-sul (sul-norte) como ocorre nas espécies da tribo Glandulocaudini nos rios costeiros do Sudeste (Weitzman et al., 1988), nem endemidade à esses rios como observado para outras espécies (Heyer & Maxson, 1983; Menezes, 1988; Vari, 1988; Weitzman et al., 1988; Langeani, 1989; Melo, 2000).

Os eventos geológicos que resultaram na separação das bacias costeiras, Tietê e Paraíba do Sul são bem documentados na literatura (Lundberg et al. 1998; Malabarba, 1998). Primitivamente, as atuais cabeceiras do Tietê e do Paraíba do Sul formavam uma bacia costeira, e o atual médio Paraíba do Sul um grande lago. O movimento da placa continental da América do Sul para oeste, que se iniciou logo após o Cretáceo, e abertura do oceano Atlântico Sul provocou a compressão dessa placa e elevação da costa sudeste sul-americana entre Oligoceno tardio e o Mioceno recente (30-20 milhões de anos),

mudando o sentido dos rios. Assim, as cabeceiras do Tietê e Paraíba do Sul passaram a ser tributárias do paleo Paraíba do Sul, que tornou-se um rio de meandros. Entre o Mioceno recente e médio (20-11,8 milhões de anos), o soerguimento da Soleira do Arujá provocou a separação definitiva das bacias do Tietê e Paraíba do Sul estabelecendo suas atuais configurações (Lundberg et al., 1998; Malabarba, 1988).

A cladogênese que resultou na separação de *C. japyhybense* é o evento de especiação mais antigo entre as espécies do grupo *C. lauroi*. Precisar a época desse evento é uma hipótese com menor grau de certeza, entretanto, comparações com a separação entre os rios costeiros e as atuais cabeceiras do rio Tietê e Paraíba do Sul sugerem que a espécie se isolou das demais populações ancestrais entre o fim do Oligoceno e início do Eoceno. O relacionamento das espécies do Paraíba do Sul com as espécies da bacia do Paraná/Ribeira de Iguape corroboram a permanência da união dessa após esse evento.

O maior grau de parentesco entre as espécies no Paraná/Ribeira de Iguape, demonstra que as cabeceiras do Paranapanema, Iguaçu e Ribeira de Iguape também faziam parte de um sistema comum ao alto Paraíba do Sul/Tietê. O baixo grau de resolução do cladograma e a falta de registros geológicos mais completos é, entretanto, um empecilho à análise biogeográfica. Das hipóteses de resolução do cladograma para as espécies restritas à essa bacia revelam que ou o isolamento das cabeceiras do Iguaçu, pela parte sul da serra de Paranapiacaba é o evento mais antigo em relação à separação do Paranapanema, Tietê e Ribeira de Iguape, ou que as cabeceiras do Paranapanema teriam se separado primeiro, deixando unidas as cabeceiras do Iguaçu com Tietê através da Ribeira de Iguape.

A separação entre as cabeceiras do Tietê e a Ribeira de Iguape é um evento relativamente recente, sendo suficiente apenas que pequenas variações entre as populações de *C. oiticicai* se fixassem. *Pseudocorynopoma heterandria* é uma das espécies encontrada nas duas bacias que corrobora essa hipótese (Garavello, 1989).

A sobreposição da distribuição das espécies do grupo *C. lauroi* em um mapa de relevo (Fig. 24) demonstra que elas são encontradas predominantemente em áreas de montanhas íngremes, com mais de 800 m de altitude. Segundo São Thiago, (1990) no rio Parati-Mirim, *C. japuhybense* é encontrado principalmente em riachos de pequeno porte com correnteza rápida e pouco volume de água, ocorrendo apenas ocasionalmente em rios de maior porte. Essa característica se estender às demais espécies do grupo. Algumas cadeias de montanhas estão, entretanto, separadas entre si por grandes áreas de baixada, ainda assim a distribuição de uma espécie na bacia mesma espécie é ampla. *C. schubarti*, por exemplo, é encontrado na serra de Paranapiacaba e de Botucatu, distantes entre si cerca de 90 Km.

A glaciação pleistocênica foi provocada pela redução da temperatura global, que deixou o clima da região sudeste mais ameno e seco (Ab'Saber, 1977), com conseqüente diminuição do volume dos rios (Heyer & Hahn, 1983). Uma provável explicação é que as espécies do grupo *C. lauroi* distribuíam-se por áreas não são encontradas atualmente pois tornaram-se rios volumosos, e que, com a elevação da temperatura global no final do Pleistoceno e início do Holoceno, as populações do grupo *C. lauroi* ficaram confinadas aos riachos de cabeceiras das áreas de grande altitude. Montanhas como as encontradas nas serras da Esperança, de Paranapiacaba, de Botucatu, de Itatiaia, da Bocaina, do Mar e dos Órgãos tornaram-se ilhas com populações remanescentes.

Apesar do período glacial ocorrido há 12.000-18.000 anos atrás, entre o Plioceno e Pleistoceno ser pouco importante no processo de diversificação das espécies neotropicais (Lundberg et al., 1998; Weitzman & Weitzman, 1982), suas conseqüências podem ter sido fatores importantes para o estabelecimento do atual padrão de distribuição.

A monofilia do clado *C. lauroi* e *Characidium* sp. “piabanha” sugere que as populações ancestrais teriam se separado após o aumento do volume do rio Paraíba do Sul,

um evento recente que não permitiu ainda que as populações de *C. lauroi* fixassem caracteres autoapomórficos.

Nesse período, houve também a última regressão marinha, que fez com que o nível do mar ficasse entre 60 e 100 metros abaixo do atual, unindo algumas ilhas, como São Sebastião e Ilha Grande, ao continente (Heyer & Hahn, 1983). A distribuição de *C. japyhybense* nos riachos da Ilha Grande, rios costeiros da baía de Ilha Grande e riachos adjacentes do litoral de São Paulo e na Ribeira de Iguape, corroboram a hipótese que esses rios formaram estiveram unidos em uma bacia comum, que encontra-se atualmente parcialmente alagada pelo mar.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Saber, A.N. 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas*, 3:1-19.
- Amorim, D.S. 1997. Elementos básicos de Sistemática Filogenética. 2ª edição. Holos Editora e Sociedade Brasileira de Entomologia, Ribeirão Preto. 276p.
- Berra, T.M. 1981. An atlas of distribution of the freshwater fish families of the world. University of Nebraska Press, Londres. 197p.
- Bizerril, C.R.S.F.; Araújo, L.M.N & Tosin, P.C. (organizadores). 1998. Contribuição ao conhecimento da bacia do rio Paraíba do Sul - Coletânea de estudos. ANEEL, CPRM, Rio de Janeiro. 128p.
- Bizerril, C.R.S.F. 1999. A ictiofauna do rio Paraíba do Sul. Biodiversidade e padrões biogeográficos. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 42(2):233-250.
- Böhlke, J.E.; Weitzman, S.H. & Menezes, N.A. 1978. Estado atual da sistemática de peixes de água doce da América do Sul. *Acta Amazônica*, 8(4):557-677.
- Bond, C.E. 1979. Biology of fishes. Saunders College Publishing, Filadélfia. 514p.
- Buckup, P.A. 1992. Redescription of *Characidium fasciatum*, type species of the Characidiinae (Teleostei, Characiformes). *Copeia*, 4:1066-1073.
- Buckup, P.A. 1993a. The monophyly of the Characidiinae, a neotropical group of characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 108:225-245.
- Buckup, P.A. 1993b. Review of the characidiin fishes (Teleostei: Characiformes), with descriptions of four new genera and ten new species. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 4(2):97-154.

- Buckup, P.A. 1993c. Phylogenetic interrelationships and reductive evolution in neotropical Characidiin fishes (Characiformes, Ostariophysi). *Cladistics*, 9:305-341.
- Buckup, P.A. & Reis, R.E. 1997. Characidiin genus *Characidium* (Teleostei, Characiformes) in Southern Brazil, with description of three new species. *Copeia*, 3:531-548.
- Buckup, P.A. 1998. Relationships of the Characidiinae and the phylogeny of characiform fishes (Teleostei, Ostariophysi). pp.123-144. In: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Lucena, Z.M.; Lucena, C.A. (eds.) Phylogeny and classification of neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre.
- Buckup, P.A. 1999a. Fishmap para Windows, programa de computador.
- Buckup, P.A. 1999b. Sistemática e biogeografia de peixes de riachos. Pp. 91-138. In: Caramaschi, E.P.; Mazzoni, R. & P.R. Peres-Neto (eds.). Ecologia de peixes de riachos brasileiros. Série Oecologia Brasiliensis vol. VI. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro
- Buckup, P.A. & Hahn, L. 2000. *Characidium vestigipinne*: a new species of Characidiinae (Teleostei, Characiformes) from Southern Brazil. *Copeia*, 1:150-155.
- Buckup, P.A., Zamprogno, C. Vieira, F. & Teixeira, R.L. 2000. Waterfall climbing in *Characidium* (Crenuchidae: Characiformes) from eastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 11 (3):273-278.
- Cailliet, G.M; Love, M.S. & Ebeling, A.W. 1943. Fishes, a field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history. Wadsworth Publishing Company, Belmont. 194pp.
- Castro, R.M.C. & Castro, M.M.C. 1987. Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). *Boletim do Museu Paranense Emilio Goeldi*, 3(1):25-32.

- Caramaschi, E.P. 1986. Distribuição da ictiofauna de riachos das bacias do Tietê e do Paranapanema, junto ao divisor de águas (Botucatu, SP). Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos. 245p. (não publicada).
- Cope, E.D. 1894. On three new genera of Characinidae. *American Naturalist*, 28 (325): 67.
- Eigenman, C.H. 1909. Reports on the expedition to British Guiana of the Indiana University and the Carnegie Museum, 1908. Report no. 1. Some new genera and species of fishes from British Guiana. *Annals of the Carnegie Museum*, 6 (1):4-54.
- Eschmeyer, W.N. (ed.) 1998. Catalog of fishes. California Academy of Fishes, Anaheim. 3v.
- Farris, J.S. 1988. Hennig86, versão 1.5 para Windows, programa de computador.
- Gomes, A.L. 1947. A small collection of fishes from Rio Grande do Sul, Brazil. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 67: 1-39.
- Heyer, W.R. & Maxson, L.R. 1983. Relationships, zoogeography and speciation mechanisms of frogs of the genus *Cycloramphus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Arquivos de Zoologia*, 30 (5):341-373.
- IBGE. 1995. Cidades e Vilas do Brasil. Programa para Windows.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 2000. International Code of Zoological Nomenclature. 4^a ed. The International Trust for Zoological Nomenclature & The National History Museum, Padova. 306p.
- Langeani, F. 1989. Ictiofauna do alto curso do rio Tietê (SP): Taxonomia. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo. 231p. (não publicada).
- Lima, R.S. 1997. Ictiofauna do alto curso do rio Paraíba do Sul. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. 221p. (Não publicada).

- Lipscomb, D. 1994. Cladistic analysis using Hennig86. George Washington University. Publicação na Internet (<http://www.gwu.edu/~clade/faculty/lipscomb/web.pdf>). 117p.
- Lundberg, J.G.; Marshall, L.G.; Gerrero, J.; Horton, B.; Malabarba, M.C.S.L. & Wesseling, F. 1998. The stage for neotropical fish diversification: a history of tropical South America rivers. pp.13-48. *In*: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S.; Lucena, C.A.S. (eds.). Phylogeny and classification of neotropical fishes. Edipucrs, Porto Alegre.
- Maddison, W.P.; Donoghue, M.J. & Maddison, D.R. 1984. Outgroup analysis and parcimony. *Systematic Zoology*, 33(1):83-103.
- Malabarba, M.C.S.L. 1998. Phylogeny of fossil Characiformes and paleobiogeography of the Tremembé formation, São Paulo, Brazil. Pp.69-84. *In*: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S.; Lucena, C.A.S. (eds.). Phylogeny and classification of neotropical fishes. Edipucrs, Porto Alegre.
- Melo, F.A.G. 2000. A serra dos Órgãos como uma barreira biogeográfica para as espécies dos gênero *Astyanax* Baird e Girard (1854) e *Deuterodon* Eigenmann (1907) (Teleostei: Characiformes: Characidae). Dissertação de mestrado, Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro. 139p. (não publicada).
- Menezes, N.A. 1988. Implications of the distribution patterns of the species of *Oligosarcus* (Teleostei, Characidae) from Central and Southern South America. pp. 295-304. *In*: P.E. Vanzolini & Heyer, W.R. (eds.). Proceeding of a workshop on neotropical distribution patterns. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Myers, G.S. 1963. The fresh-water fish fauna of North America. *Proceedings of the XVI International Congress of Zoology*, 4:15-20.

- Nelson, G. & Platnick, N. 1981. Systematics and biogeography - cladistics and vicariance. Columbia University press, New York. 567p.
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. *In*: K.A. Joysey & A.E. Friday (eds.). Problems of phylogenetic reconstruction. Academic Press, Londres, pp. 21-74.
- de Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7:367-394.
- Ramos, T.C. 1997. Tree Gardner, versão 2.2.1 para Windows, programa de computador.
- Schultz, L.P. 1944. The fishes of the family Characinidae from Venezuela, with descriptions of seventeen new forms. *Proceedings of the United States National Museum*, 94:173-338.
- São Thiago, H. 1990. Composição e distribuição longitudinal da ictiofauna do rio Parati-Mirim (RJ) e aspectos sobre a reprodução das principais espécies. Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 165p. (não publicada).
- Taylor, W.R. & Van Dyke, G.C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9(2):107-119.
- Travassos, H.A. 1949a. Notas Ictiológicas I. “*Characidium lauroi*” n. sp. (Actinopterygii, Ostareophysii). *Revista Brasileira de Biologia*, 9(1):87-92.
- Travassos, H. 1949b. Notas ictiológicas II. “*Characidium japuhybense*” n. sp. (Actinopterygii, Ostariophysii). *Revista Brasileira de Biologia*, 9:229-233.
- Travassos, H. 1955. Sobre um novo peixe do estado do Paraná (Actinopterygii, Cypriniformes, Characoidei). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 27:365-371.
- Travassos, H. 1956. Ictiofauna de Pirassununga. II – Sobre Characidiinae H. Travassos, 1952 (Cypriniformes – Characoidei). *Boletim do Museu Nacional Zoológica, Nova Série*, 135:1-14.

- Travassos, H. 1967. Três novas espécies do gênero *Characidium* Reinhardt, 1866 (Actinopteri, Characoidei). *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo*, 20(4):45-53.
- Reinhardt, J. T. 1866. Om trende, formeentligt ubeskrevne fisk af characinernes eller Karpelaxenes familie. *Overs. Danske Vidensk. Selsk. Forhandl Kjobenhavn (ODVFK)*, 1866: 49-68.
- Rosen, D.E. 1974. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27(2):159-188.
- Vari, R.P. 1988. The Curimatidae, a lowland neotropical fish family (Pisces: Characiformes): distribution, endemism, and phylogenetic biogeography. p. 343-377. In: P.E. Vanzolini & Heyer, W.R. (eds.). Proceeding of a workshop on neotropical distribution patterns. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Weitzman, S.H. 1974. Osteology and evolutionary relationship of the Sternoptychidae, with a new classification of stomatoid families. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 153(3):327-478.
- Weitzman, S.H. & Weitzman, M. 1982. Biogeography and evolutionary diversification in neotropical freshwater fishes with comments on the refuge theory. Pp. 403-422. In: Prance, P.T. (ed.) Biological diversification in the tropics. Columbia University Press, New York.
- Weitzman, S.H.; Menzes, N.A.; Weitzman, M.J. 1988. Phylogenetic biogeography of the Glandulocaudini (Teleostei: Characiformes, Characidae) with comments on the distribution of other freshwater fishes in eastern and southeastern Brazil. Pp. 379-427. In: P.E. Vanzolini & Heyer, W.R. (eds.). Proceeding of a workshop on neotropical distribution patterns. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Wiley, E.O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley and Sons, New York. 439p.

TABELAS

Tabela 1. Dados morfométricos de *Characidium lauroi* do holótipo (MNRJ5529) e variação observada no material adicional utilizado na descrição.

Medidas	Holótipo*	Varição**	Média**	Desvio padrão**
Comprimento total (mm)	—	40,9-90,1	59,2	12,2
Comprimento padrão (mm)	61,2	33,0-71,2	48,2	10,0
Comprimento da cabeça (mm)	14,3	8,4-16,4	11,3	2,1
Percentagens do comprimento padrão				
Comprimento da cabeça	23,3	21,8-25,4	23,4	0,9
Origem da nadadeira peitoral	25,2	20,5-26,7	22,2	1,6
Origem da nadadeira dorsal	44,0	45,0-49,0	47,1	1,1
Origem da nadadeira pélvica	52,6	51,6-55,2	53,1	0,9
Origem da nadadeira anal	76,1	73,7-79,2	76,7	1,7
Ápice da nadadeira anal	92,0	89,5-97,5	94,5	2,1
Largura do corpo	12,6	11,7-14,1	12,7	0,7
Altura dorsal	14,6	15,8-23,9	21,3	2,0
Altura anal	13,1	14,0-17,9	16,7	0,9
Altura do pedúnculo	10,6	10,6-12,7	11,8	0,6
Percentagens do comprimento da cabeça				
Focinho	25,4	23,2-28,3	26,4	1,3
Focinho – maxila	—	25,3-31,5	28,7	1,7
Narina anterior – olho	11,7	7,9-11,1	10,0	1,0
Narina posterior – olho	6,1	3,7-6,5	5,2	0,8
Bochecha	11,6	9,6-15,2	12,7	1,4
Diâmetro da órbita	21,8	21,2-27,0	24,0	1,6
Distância interorbital	10,4	10,2-19,1	14,1	2,0

* Valores aproximados, em virtude da ausência dos ossos bucais.

** Excluindo o holótipo.

Tabela 2. Dados morfométricos de *Characidium japyhybense* do holótipo (MNRJ 5139) e variação observada no material adicional utilizado na descrição.

Medidas	Holótipo*	Variação**	Média**	Desvio padrão**
Comprimento total (mm)	51,7	32,4-70,1	49,6	10,1
Comprimento padrão (mm)	52,7	26,1-55,4	40,7	8,1
Comprimento da cabeça (mm)	12,2	7,4-15,0	10,16	2,0
Percentagens do comprimento padrão				
Comprimento da cabeça	23,2	23,8-27,1	25,0	1,0
Origem da nadadeira peitoral	22,1	21,0-28,0	23,6	1,5
Origem da nadadeira dorsal	46,6	45,6-49,7	47,8	1,2
Origem da nadadeira pélvica	54,5	51,5-55,8	53,5	1,1
Origem da nadadeira anal	76,6	73,8-80,3	76,8	1,6
Ápice da nadadeira anal	92,8	91,5-97,4	93,8	1,8
Largura do corpo	14,3	11,6-14,8	13,3	0,7
Altura dorsal	23,7	19,4-24,9	21,4	1,4
Altura anal	16,9	14,4-18,4	16,9	1,0
Altura do pedúnculo	12,1	10,3-12,8	12,1	0,6
Percentagens do comprimento da cabeça				
Focinho	25,9	23,6-28,4	25,9	1,2
Focinho – maxila	–	25,2-30,6	27,4	1,5
Narina anterior – olho	11,1	8,0-11,7	10,0	0,8
Narina posterior – olho	4,9	3,3-5,4	4,4	0,6
Bochecha	13,1	8,7-15,3	10,7	1,3
Diâmetro da órbita	26,4	23,4-31,1	27,0	2,4
Distância interorbital	13,9	12,7-18,1	14,0	1,5

* Valores aproximados, em virtude da ausência dos ossos bucais.

** Excluindo o holótipo.

Tabela 3. Dados morfométricos de *Characidium schubarti* do holótipo (MNRJ 8853) e do material adicional utilizado na descrição.

Medidas	Holótipo	Varição	Média	Desvio padrão
Comprimento total (mm)	62,0	31,9-64,5	47,5	9,2
Comprimento padrão (mm)	50,4	24,9-51,3	38,1	7,7
Comprimento da cabeça (mm)	13,4	6,5-13,4	9,6	2,0
Percentagens do comprimento padrão				
Comprimento da cabeça	26,6	23,6-27,0	25,2	1,2
Origem da nadadeira peitoral	24,2	21,5-26,4	23,9	1,2
Origem da nadadeira dorsal	50,1	48,7-53,0	50,2	1,2
Origem da nadadeira pélvica	54,5	50,5-56,5	53,4	1,5
Origem da nadadeira anal	77,0	74,9-80,5	77,1	1,6
Ápice da nadadeira anal	93,8	93,2-100,2	95,9	2,0
Largura do corpo	12,6	11,4-14,3	12,6	0,9
Altura dorsal	20,4	18,4-27,3	21,6	2,7
Altura anal	15,8	14,6-18,3	16,1	1,2
Altura do pedúnculo	11,4	10,4-13,4	11,7	0,8
Percentagens do comprimento da cabeça				
Focinho	26,5	19,4-26,5	22,7	1,8
Focinho – maxila	28,8	25,0-30,8	27,3	1,7
Narina anterior – olho	10,4	7,9-11,6	9,4	1,0
Narina posterior – olho	4,3	2,0-5,5	4,1	0,7
Bochecha	11,5	7,4-12,2	9,9	1,3
Diâmetro da órbita	25,3	23,9-32,3	27,9	2,5
Distância interorbital	14,5	11,3-18,4	14,8	1,7

Tabela 4. Dados morfométricos de *Characidium oiticicai* do holótipo (MNRJ 9484) e no material adicional utilizado na descrição.

Medidas	Holótipo	Variação	Média	Desvio padrão
Comprimento total (mm)	43,3	28,1-84,1	54,03	15,8
Comprimento padrão (mm)	34,4	23,4-67,5	44,2	12,1
Comprimento da cabeça (mm)	8,4	6,4-16,5	10,8	2,8
Percentagens do comprimento padrão				
Comprimento da cabeça	24,5	22,1-27,4	24,5	1,55
Origem da nadadeira peitoral	26,5	20,1-26,5	23,2	1,8
Origem da nadadeira dorsal	46,5	42,6-55,0	49,1	2,7
Origem da nadadeira pélvica	55,5	50,9-56,5	53,9	1,5
Origem da nadadeira anal	75,9	74,5-79,6	76,7	1,5
Ápice da nadadeira anal	95,4	92,5-98,6	95,2	1,6
Largura do corpo	14,3	11,7-14,8	12,8	0,8
Altura dorsal	18,7	18,6-27,1	22,6	2,1
Altura anal	15,4	14,9-24,3	16,5	1,9
Altura do pedúnculo	12,2	10,9-13,6	11,9	0,7
Percentagens do comprimento da cabeça				
Focinho	23,5	18,6-25,5	23,3	2,1
Focinho – maxila	25,7	24,3-30,4	27,4	1,7
Narina anterior – olho	8,2	8,2-11,9	9,9	0,8
Narina posterior – olho	3,5	2,8-5,7	4,0	0,7
Bochecha	10,9	7,7-13,5	11,0	1,8
Diâmetro da órbita	25,6	22,2-32,1	26,8	2,9
Distância interorbital	15,6	13,1-18,7	15,4	1,6

Tabela 5. Dados morfométricos de *Characidium* sp. “piabanha” do holótipo MNRJ 21687.

Medidas	Holótipo	Variação	Média	Desvio padrão
Comprimento total (mm)	54,9	29,4-80,7	50,7	15,6
Comprimento padrão (mm)	45,6	23,0-66,2	41,5	13,3
Comprimento da cabeça (mm)	10,4	6,5-14,4	9,9	2,4
Percentagens do comprimento padrão				
Comprimento da cabeça	22,8	21,7-28,5	24,4	2,1
Origem da nadadeira peitoral	20,8	19,9-26,2	22,6	1,9
Origem da nadadeira dorsal	46,2	45,4-52,5	48,3	1,8
Origem da nadadeira pélvica	53,6	51,3-56,3	54,1	1,4
Origem da nadadeira anal	75,7	79,0-75,3	76,8	1,0
Ápice da nadadeira anal	91,0	90,1-97,5	94,9	1,8
Largura do corpo	13,5	11,9-14,0	12,7	0,6
Altura dorsal	17,6	17,6-23,3	17,6	1,4
Altura anal	14,8	12,0-16,9	15,8	1,1
Altura do pedúnculo	11,3	10,1-15,2	11,7	1,0
Percentagens do comprimento da cabeça				
Focinho	24,2	21,7-26,7	24,7	1,6
Focinho – maxila	26,6	24,8-29,3	27,0	1,2
Narina anterior – olho	8,9	8,0-11,0	9,6	0,9
Narina posterior – olho	4,4	2,6-5,8	4,4	0,8
Bochecha	11,8	8,6-14,8	11,4	1,8
Diâmetro da órbita	25,6	22,1-31,1	26,1	2,4
Distância interorbital	12,0	11,5-16,4	13,7	1,7

Tabela 6. Dados morfométricos de *Characidium* sp. “iguaçu”, do holótipo (MNRJ 21542) e parátipos medidos.

Medidas	Holótipo	Variação	Média	Desvio padrão
Comprimento total (mm)	45,7	29,9-65,2	47,6	13,0
Comprimento padrão (mm)	36,1	23,0-51,4	38,0	10,7
Comprimento da cabeça (mm)	9,5	6,6-12,7	9,5	2,3
Percentagens do comprimento padrão				
Comprimento da cabeça	24,3	23,0-28,9	25,2	2,0
Origem da nadadeira peitoral	22,5	21,5-28,8	24,1	2,6
Origem da nadadeira dorsal	50,4	49,3-52,2	50,7	1,1
Origem da nadadeira pélvica	54,6	52,7-56,7	54,6	1,4
Origem da nadadeira anal	74,7	74,7-80,9	78,3	2,2
Ápice da nadadeira anal	93,1	93,1-98,3	95,6	1,8
Largura do corpo	12,9	12,7-14,9	13,5	0,9
Altura dorsal	25,7	12,8-25,8	24,4	1,2
Altura anal	16,0	15,9-17,8	16,5	0,9
Altura do pedúnculo	12,1	11,4-13,0	12,2	0,6
Percentagens do comprimento da cabeça				
Focinho	21,8	20,5-24,1	22,3	1,2
Focinho – maxila	25,9	25,9-30,9	28,4	1,8
Narina anterior – olho	10,2	7,8-10,2	8,8	0,9
Narina posterior – olho	4,9	3,8-4,9	4,3	0,4
Bochecha	9,4	8,6-11,9	10,3	1,2
Diâmetro da órbita	26,8	21,7-32,9	27,3	4,4
Distância interorbital	20,1	14,7– 20,1	16,2	2,0

Tabela 7. Matriz de caracteres utilizada na análise filogenética.

Táxons	Caracteres																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
<i>C. zebra*</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0
<i>C. fasciatum*</i>	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	1	0	?	1	1	0	0	0
<i>C. vidali*</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	2	0	1	0	?	1	1	1	1	1
<i>C. lauroi</i>	1	0	1	2	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>C. japuhybense</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>C. schubarti</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>C. oiticicai</i>	0	?	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>C. “piabanha”</i>	1	0	1	2	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>C. “iguacu”</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1

* Grupo Externo

FIGURAS

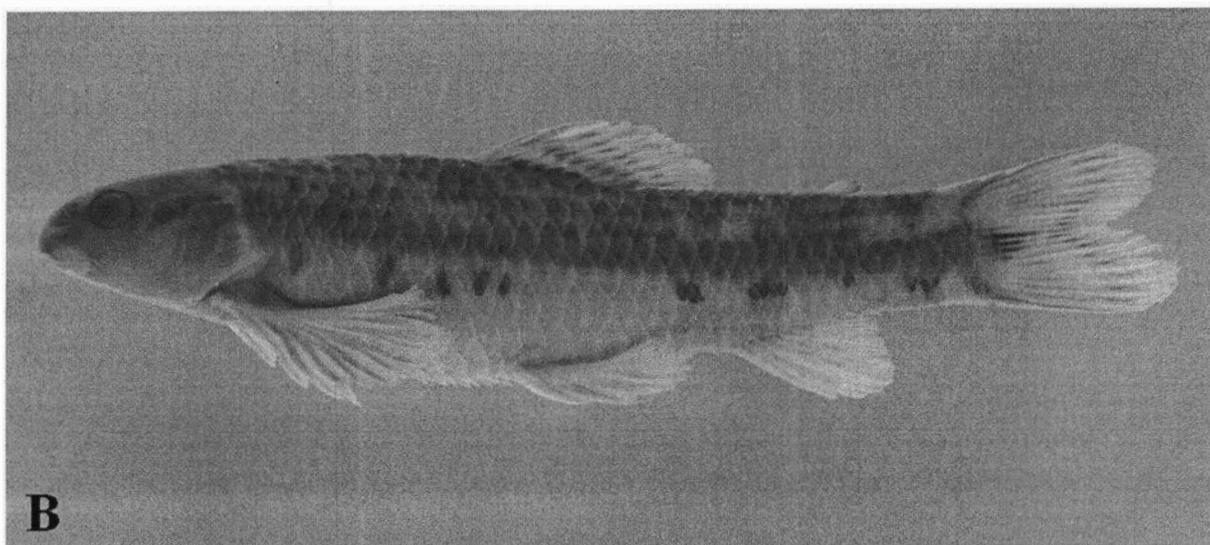
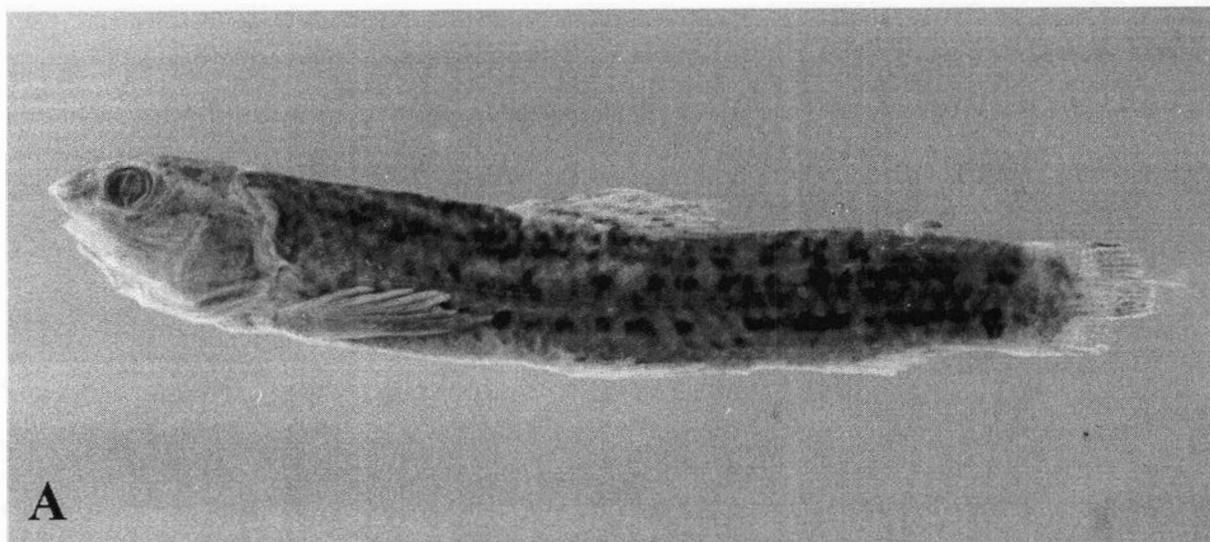


Fig. 1. (A) *Characidium lauroi*, holótipo, MNRJ 5529, aproximadamente 61,2 mm CP, fêmea, rio das Pedras, Fazenda Penedo, Agulhas Negras, mun. Rezende, RJ. (B) *Characidium lauroi*, MNRJ 19402, 49,6 mm CP, fêmea, rio Pirapetinga, distrito de Penedo, mun. Itatiaia, RJ.

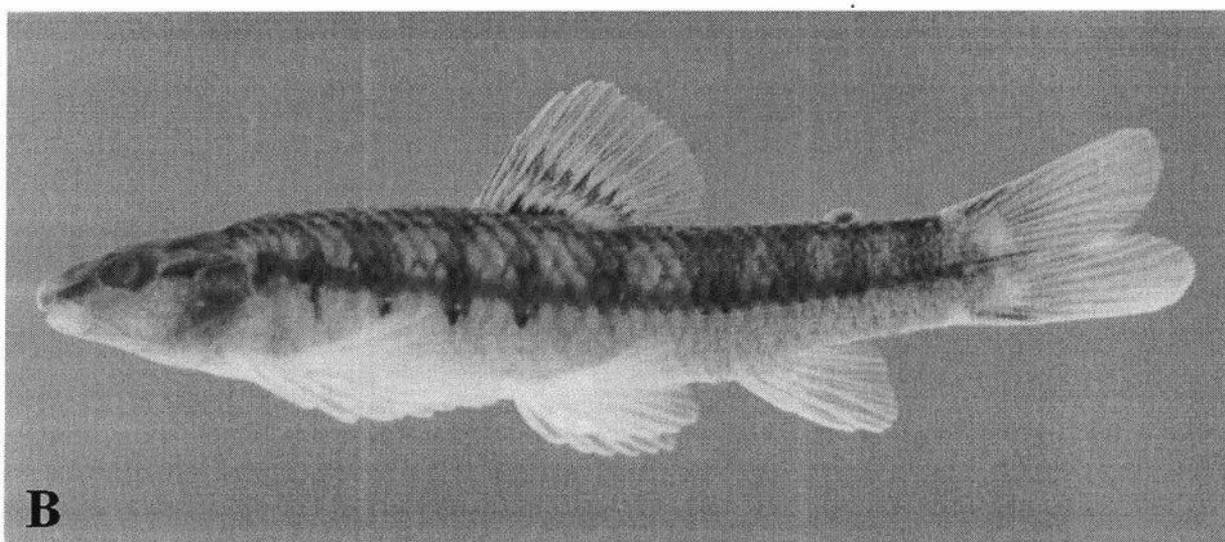
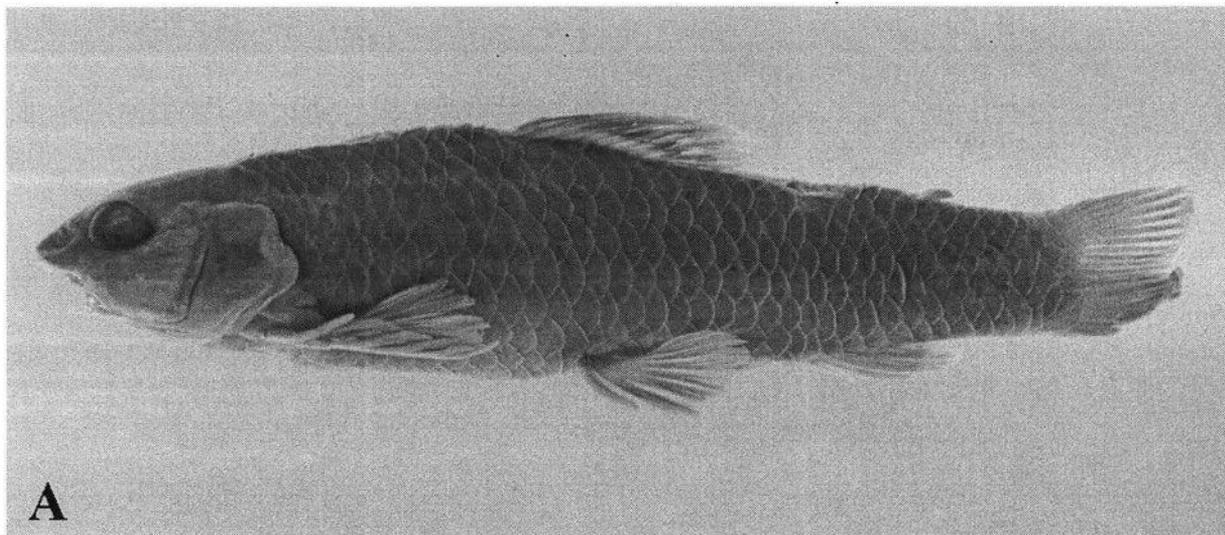


Fig. 2. (A) *Characidium japuhybense*, holótipo, MNRJ 5194, 52,7 mm CP, macho, “Japuhyba”, mun. Angra dos Reis, RJ. (B) *Characidium japuhybense*, MNRJ 20874, 49,2 mm CP, córrego do Soldado, a montante da piscina do Soldado, Ilha Grande, mun. Angra dos Reis, RJ.

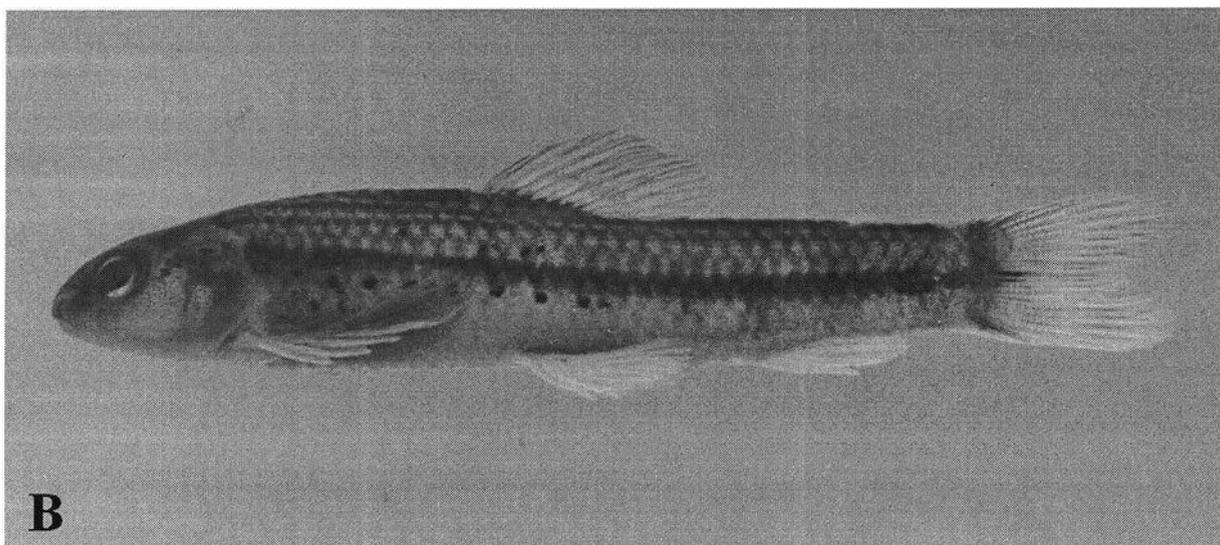
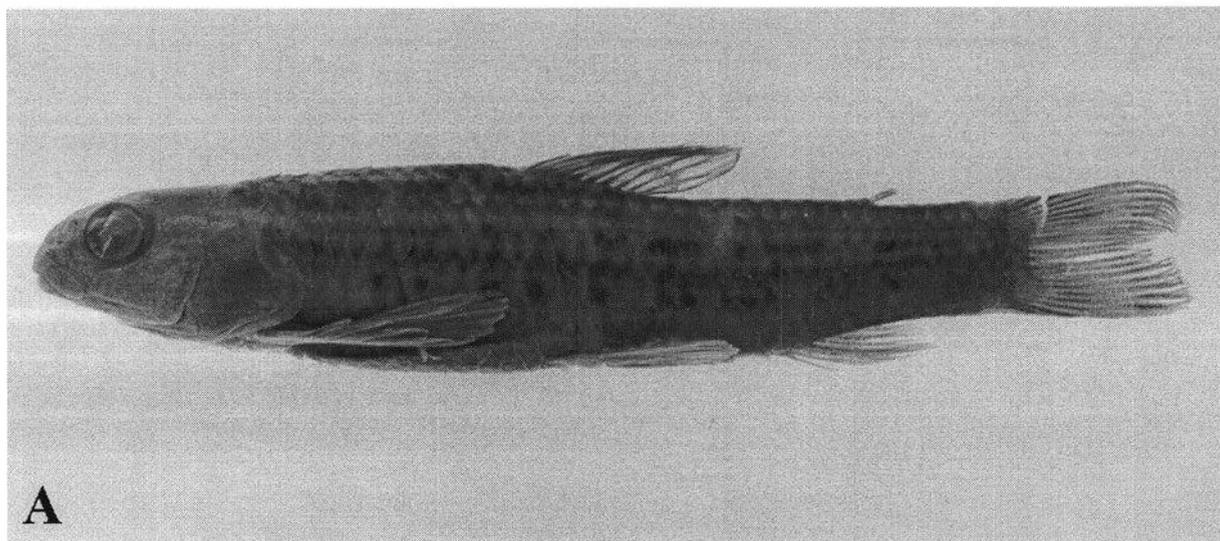


Fig. 3. (A) *Characidium schubarti*, holótipo, MNRJ 8853, 50,4 mm CP fêmea, córrego entre Joaquim Murinhos e Jaguariaíva, PR. (B) *Characidium schubarti*, MNRJ 20101, 50,2mm CP, Córrego Invernadinha, junto à BR-151, a NE de Jaguariaíva, mun. Jaguariaíva, PR.

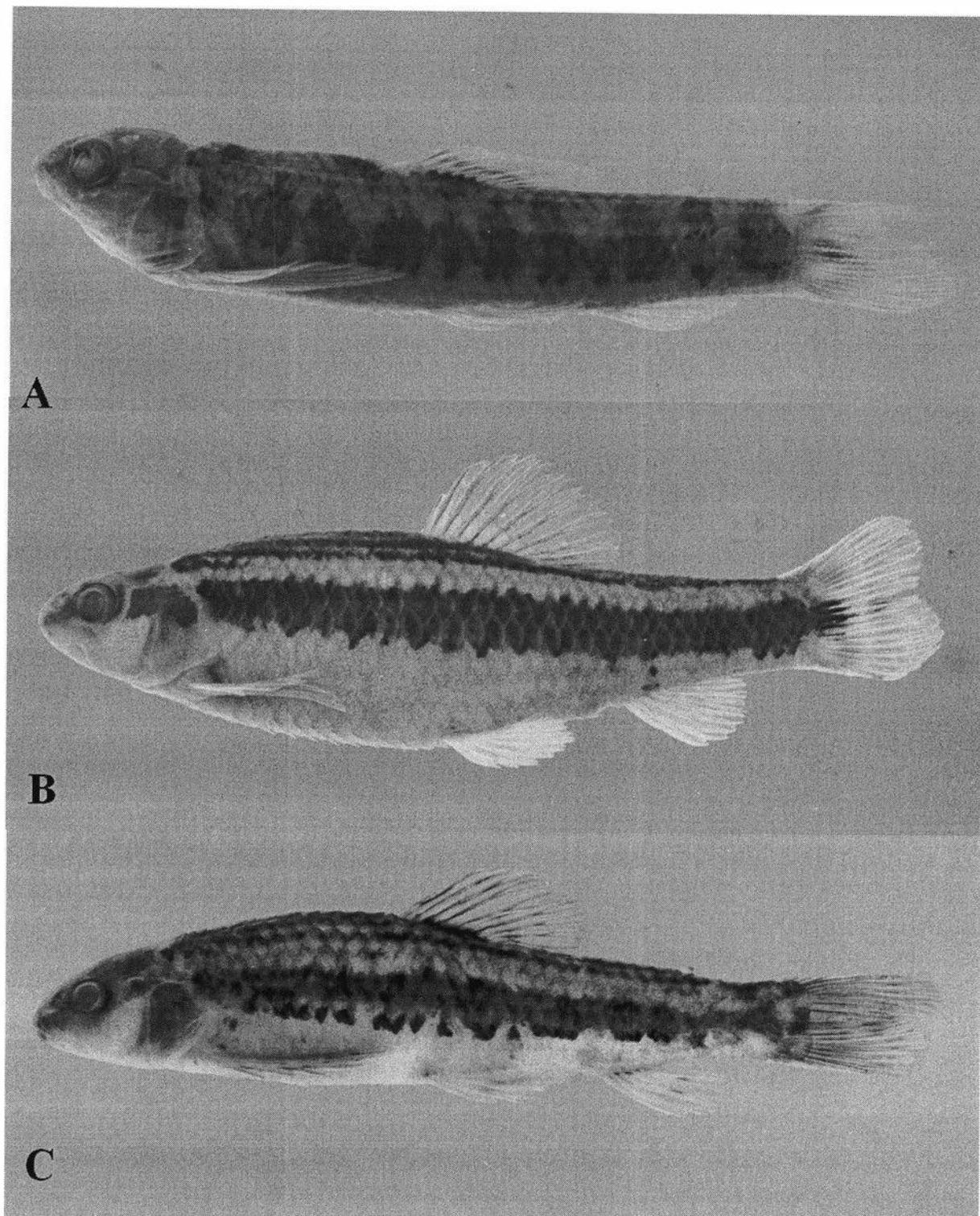


Fig. 4. (A) *Characidium oiticicai*, holótipo, MNRJ 9480, 34,4 mm CP, Paranapiacaba, SP. (B) *Characidium oiticicai* MZUSP 59127, 51,4 mm CP, fêmea, Rio Paraitinga, acima da cidade, mun. Santo André, SP. (C) *Characidium oiticicai*, MNRJ 20100, 57,6 mm CP, rio Paraitinga, junto à entrada da Gleba 9A da fazenda Alegre, na estrada Salesópolis – bairro do Cedro, mun. Santo André, SP.

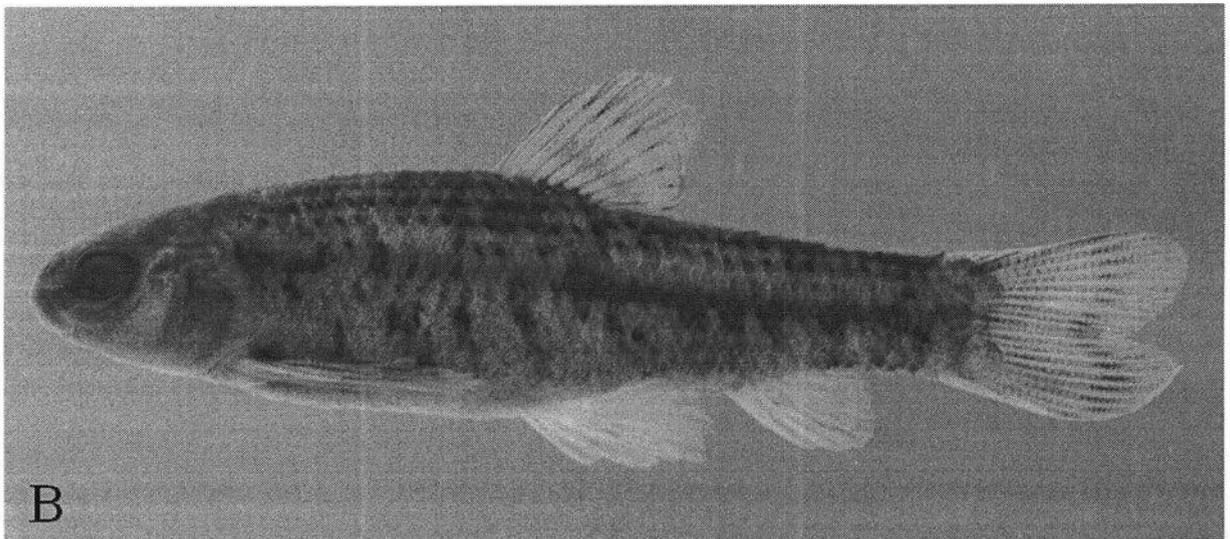
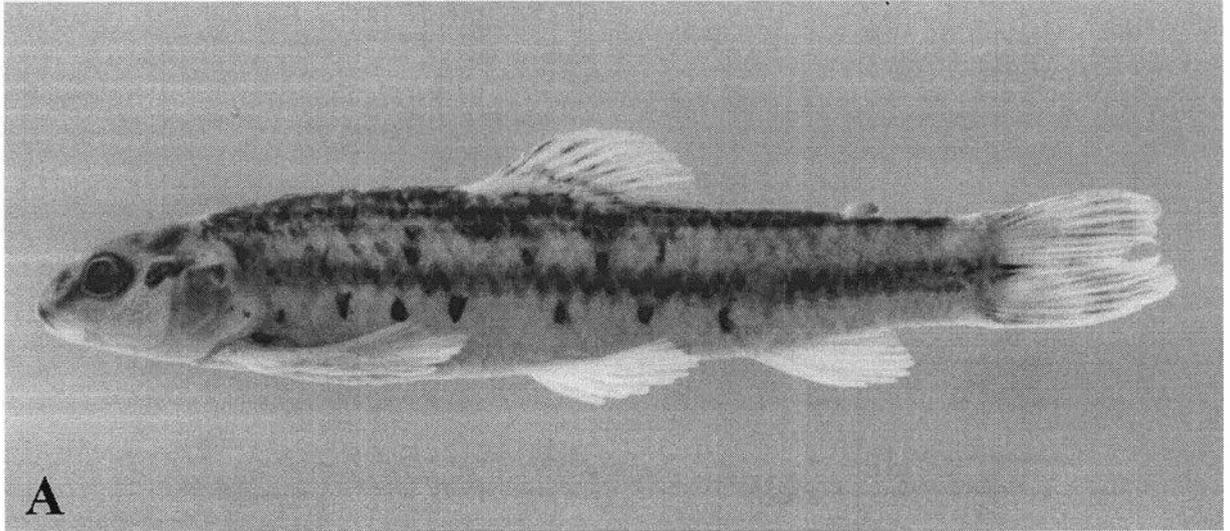


Fig. 5. (A) *Characidium* sp. "piabanha", parátipo, MNRJ 14404, 57,6 mm CP, ribeirão Santa Rita, tributário da margem esquerda do rio Paquequer, junto à fazenda Santo Afonso, mun. Teresópolis, RJ. (B) *Characidium* sp. "iguaçu", MNRJ 21542, 36,11 mm CP; rio das Torres, bacia do rio Iguaçu, mun. Pinhão, PR.

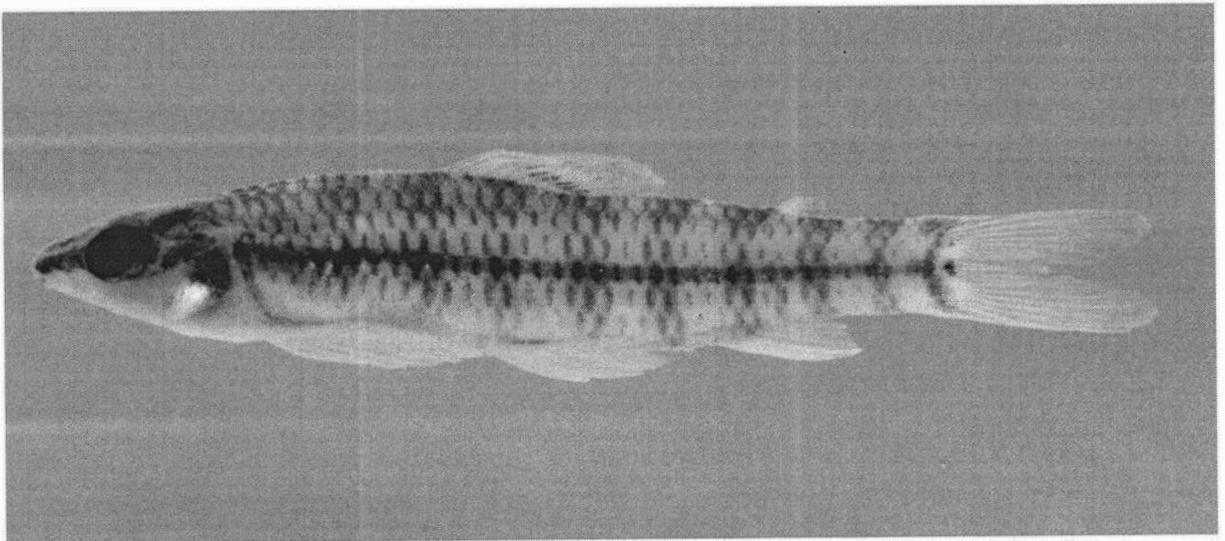


Fig. 6. *Characidium zebra*, INPA 8089, 31,4 mm CP, igarapé Arraia, mun. Bonfim, RO.

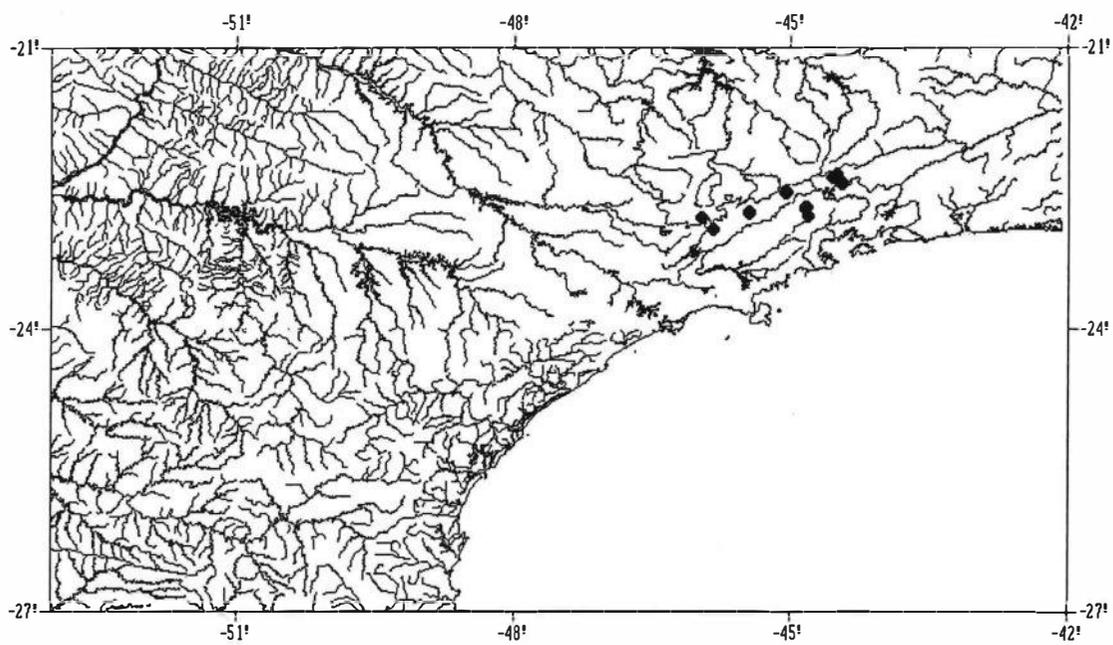


Fig. 7. Mapa de distribuição de *Characidium lauroi*. Cada lote examinado está representado por um ponto, mas um ponto pode representar mais de um lote. Alguns pontos representam a sede do município em que a coleta foi realizada.

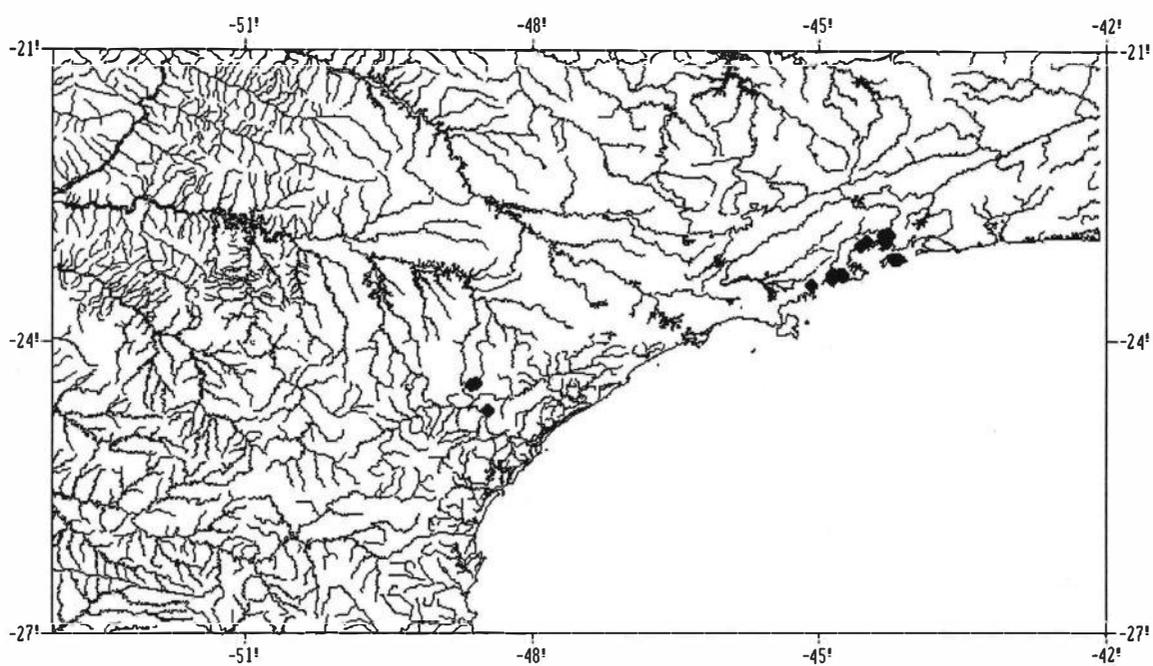


Fig. 8. Mapa de distribuição de *Characidium japyhybense*. Cada lote examinado está representado por um ponto, mas um ponto pode representar mais de um lote. Alguns pontos representam a sede do município em que a coleta foi realizada.

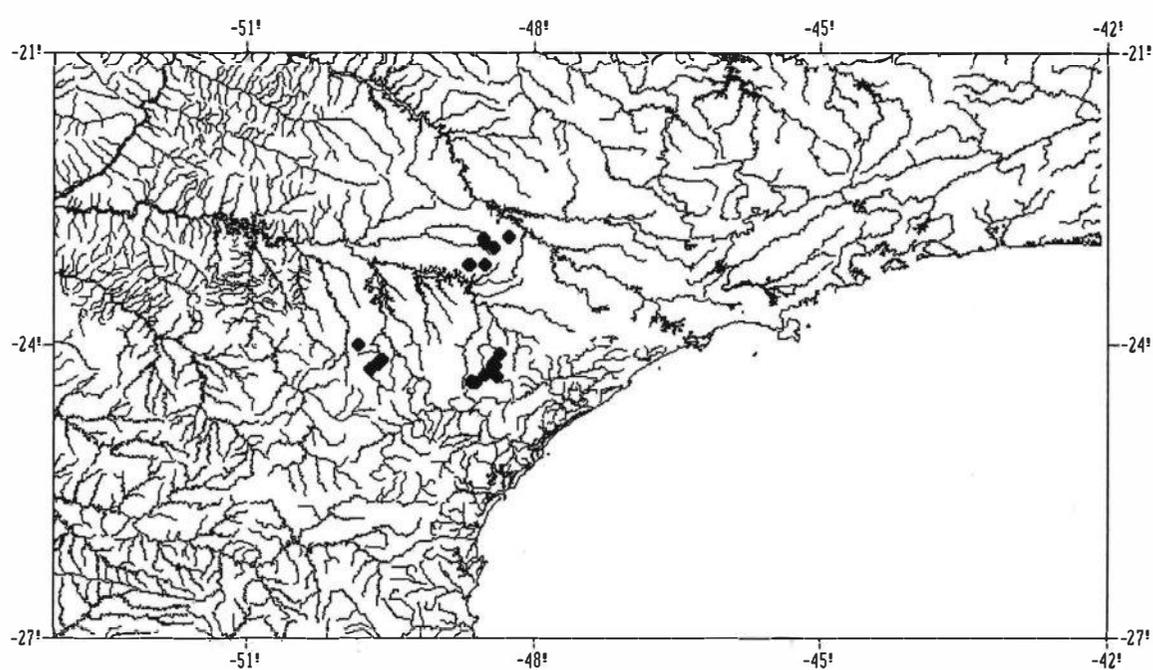


Fig. 9. Mapa de distribuição de *Characidium schubarti*. Cada lote examinado está representado por um ponto, mas um ponto pode representar mais de um lote. Alguns pontos representam a sede do município em que a coleta foi realizada.

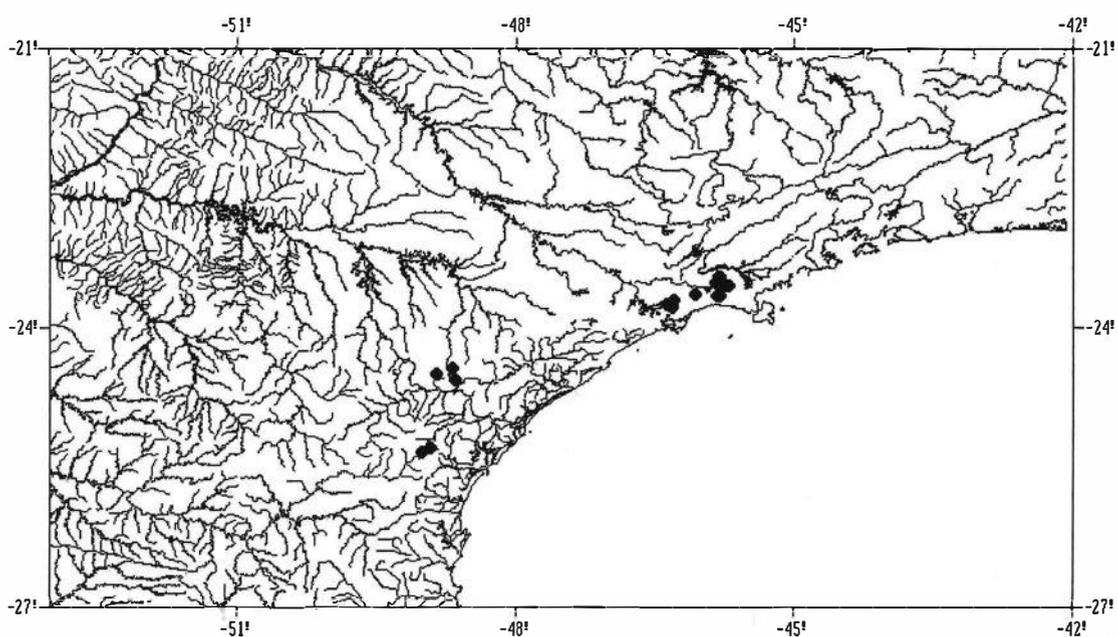


Fig. 10. Mapa de distribuição de *Characidium oiticicai*. Cada lote examinado está representado por um ponto, mas um ponto pode representar mais de um lote. Alguns pontos representam a sede do município em que a coleta foi realizada.

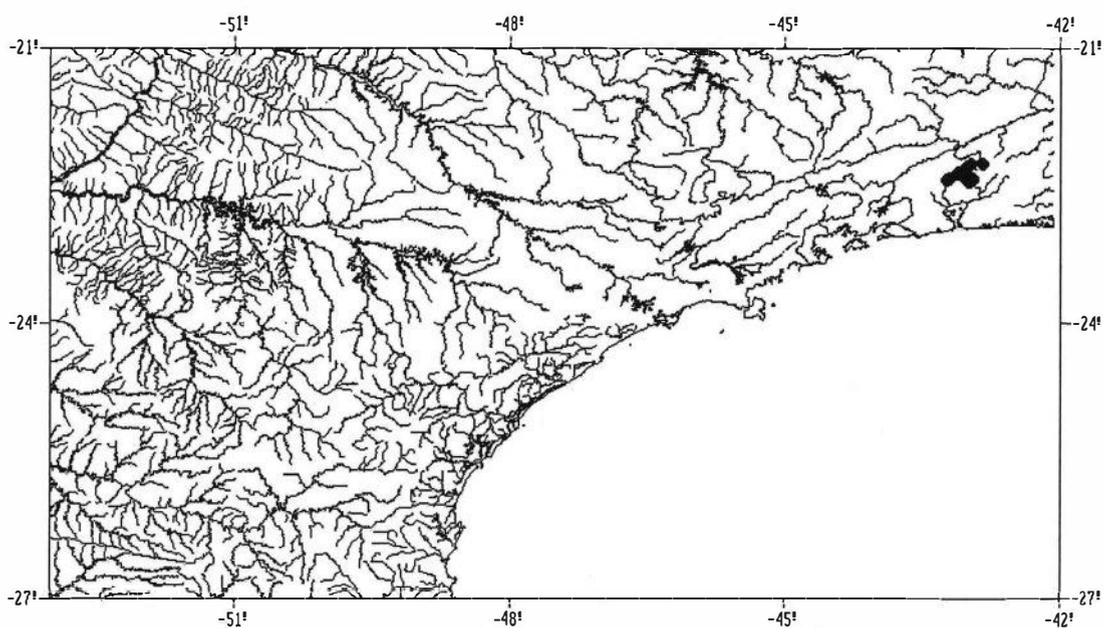


Fig. 11. Mapa de distribuição de *Characidium* sp. "piabanha". Cada lote examinado está representado por um ponto, mas um ponto pode representar mais de um lote. Alguns pontos representam a sede do município em que a coleta foi realizada.

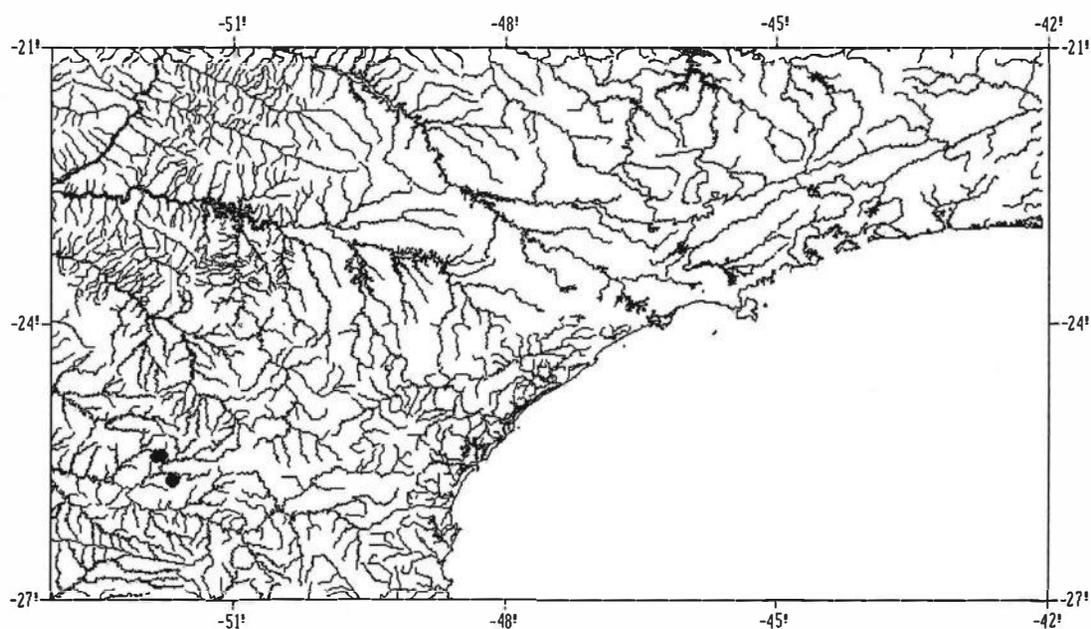


Fig. 12. Mapa de distribuição de *Characidium* sp. "iguazu". Cada lote examinado está representado por um ponto, mas um ponto pode representar mais de um lote. Alguns pontos podem representar a sede do município.

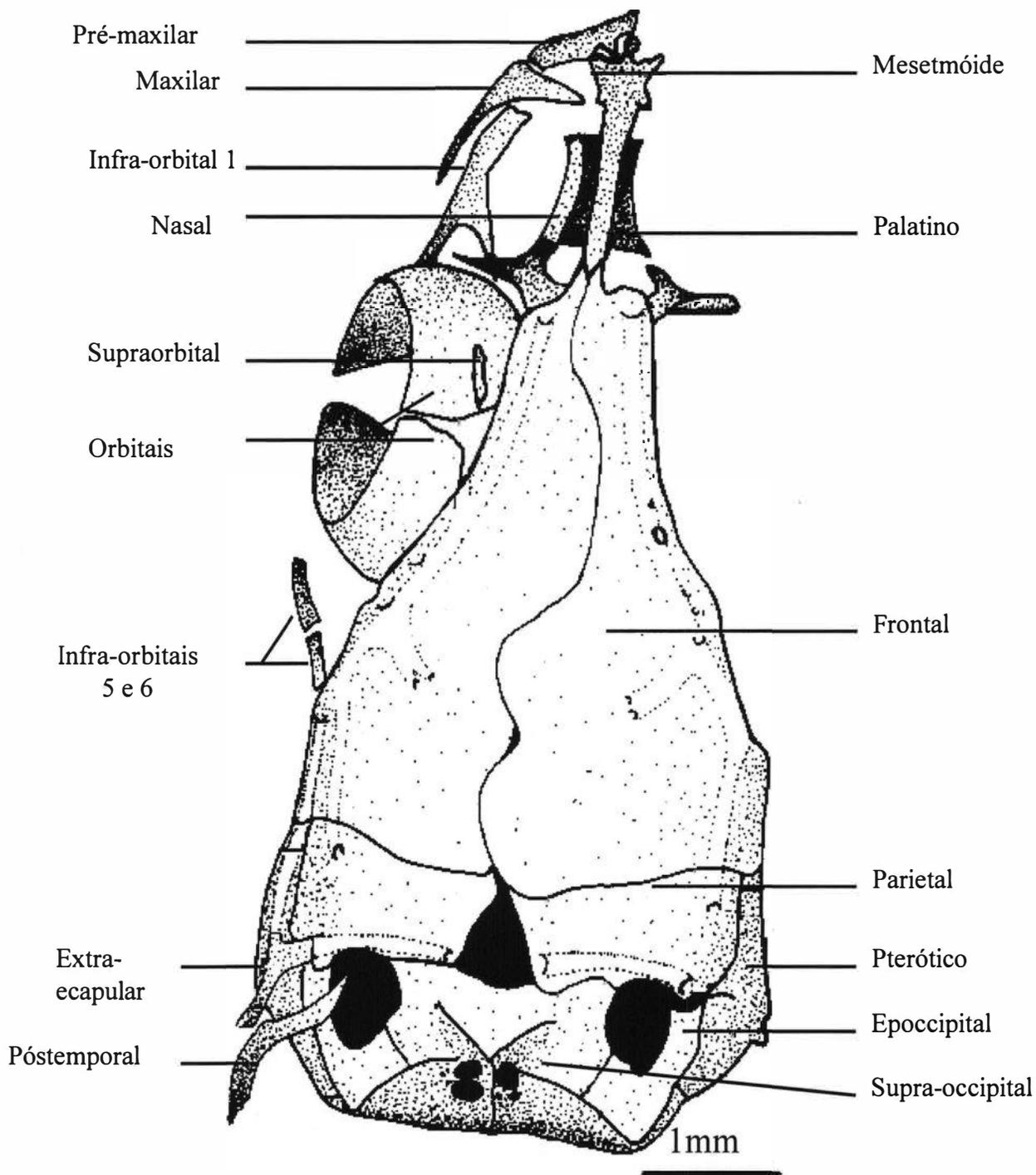


Fig. 13. Crânio de *Characidium fasciatum*, vista dorsal (MNRJ 11543, 40,4 mm CP).

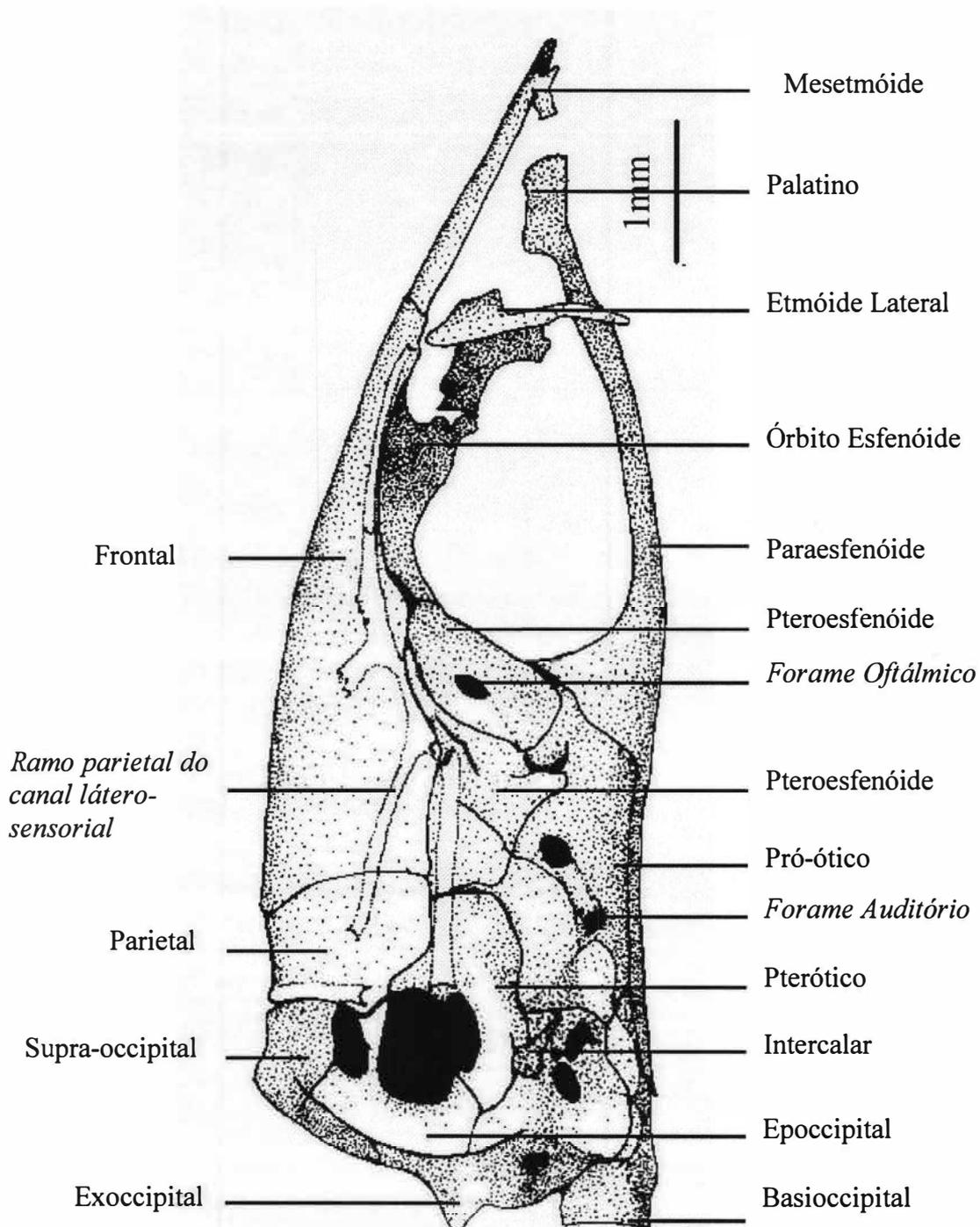


Fig. 14. Crânio de *Characidium fasciatum*, vista lateral (MNRJ 11543, 40,4 mm CP).

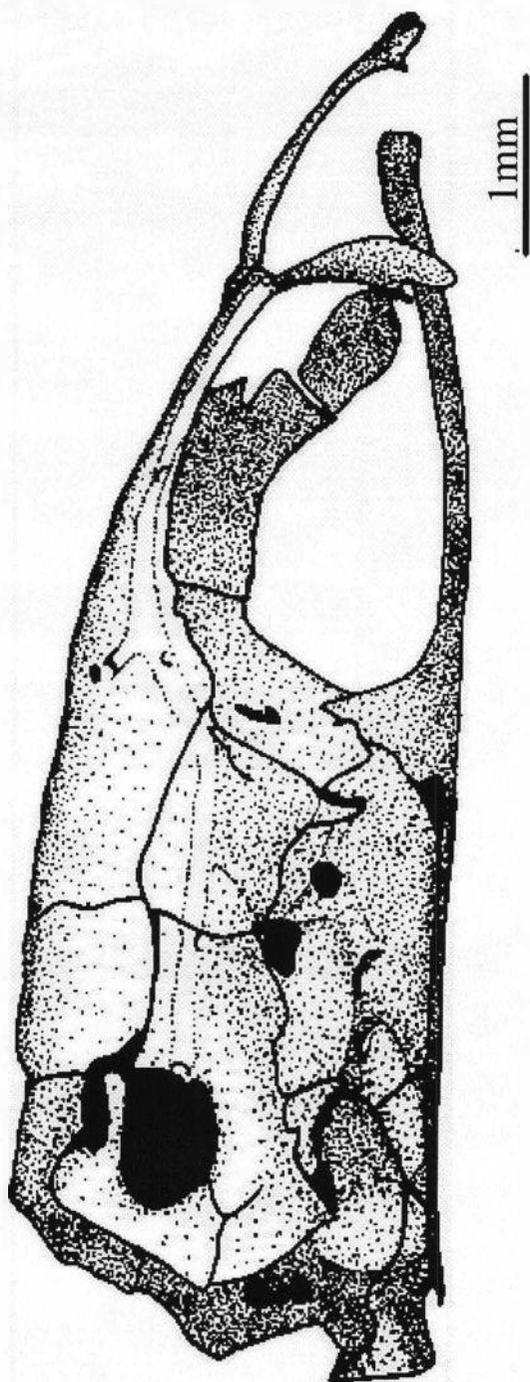


Fig. 15. Crânio de *Characidium oiticicai*, vista lateral (MNRJ 20100, 45,9 mm CP).

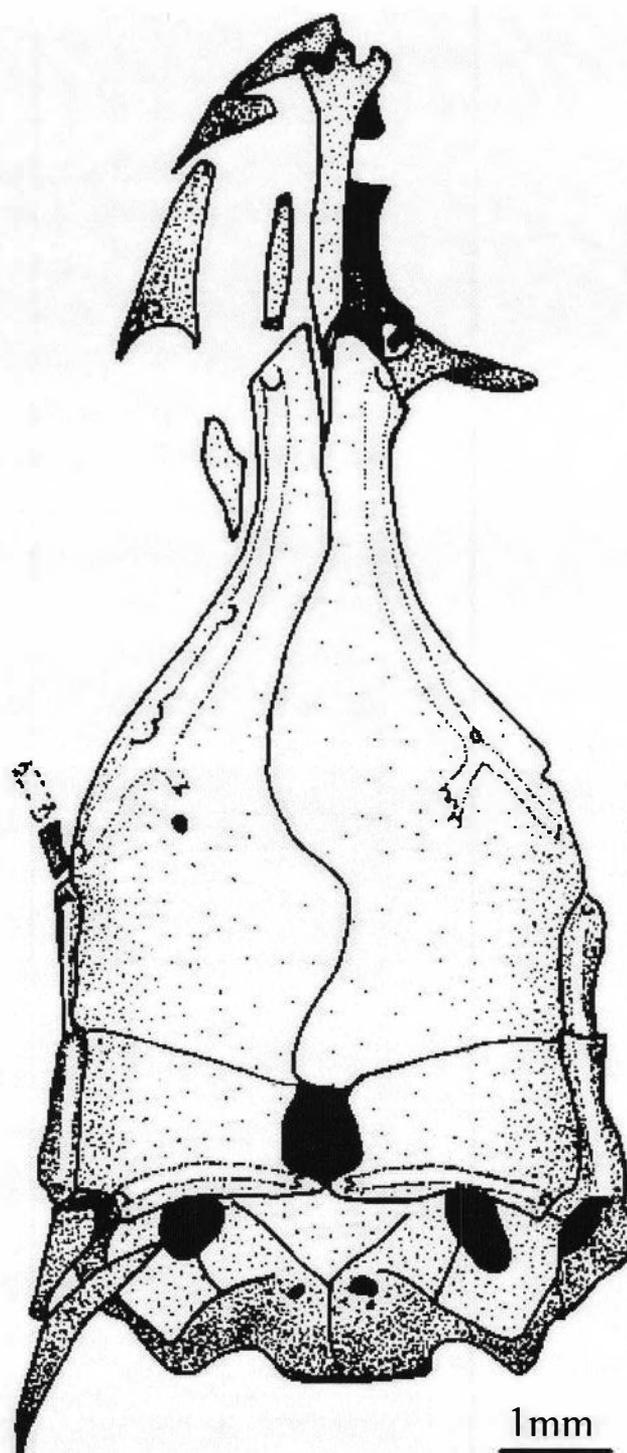


Fig. 16. Crânio de *Characidium* sp. "piabanha", vista dorsal (MNRJ 13701, 60,5 mm CP).

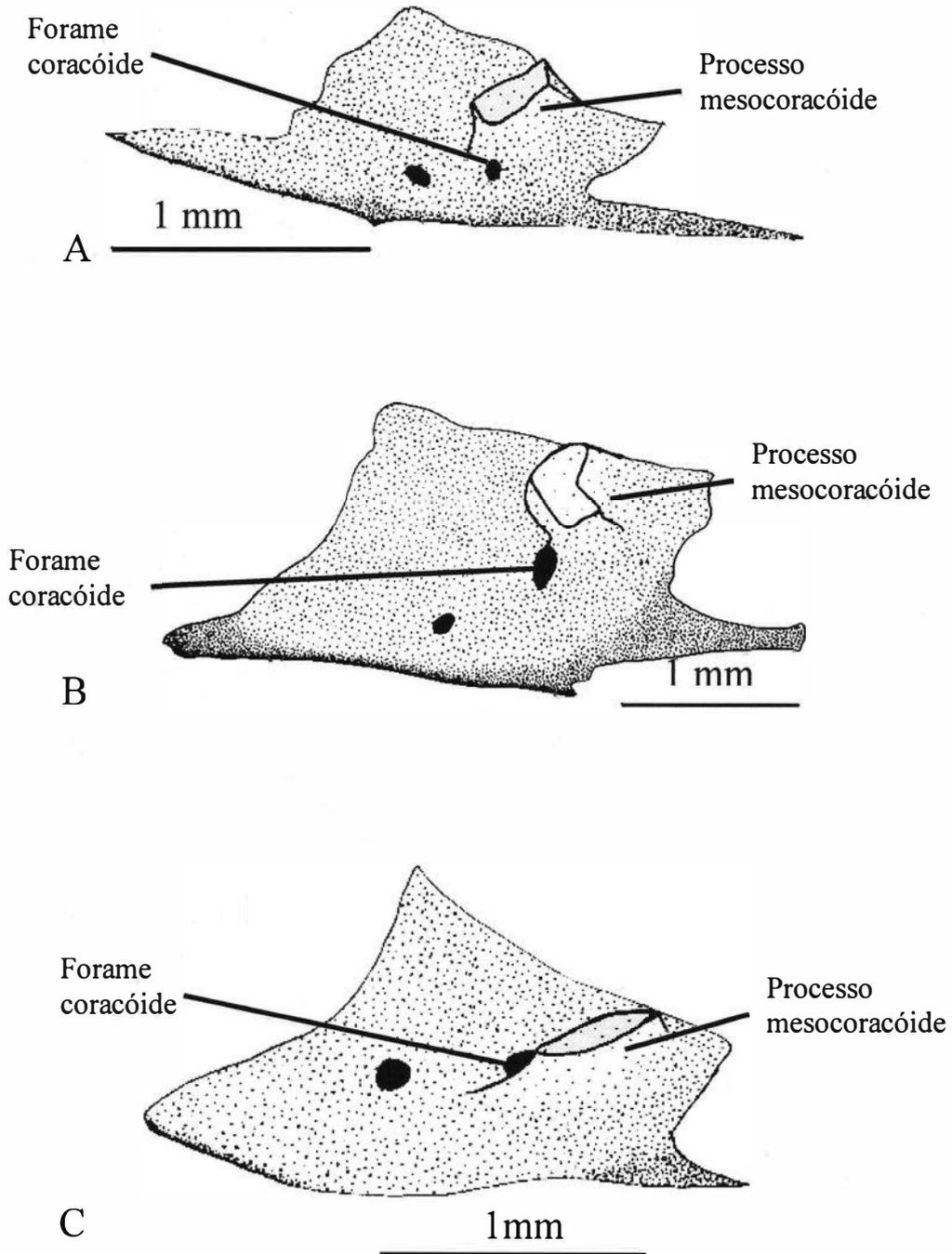


Fig. 17. (A) Osso coracóide de *Characidium zebra* (INPA 8089, 37,1 mm CP); (B) Osso coracóide de *Characidium lauroi* (UFRJ 616, 53,0 mm CP); (C) osso coracóide de *Characidium oiticicai* (USMN 304802, 42,3 mm CP).

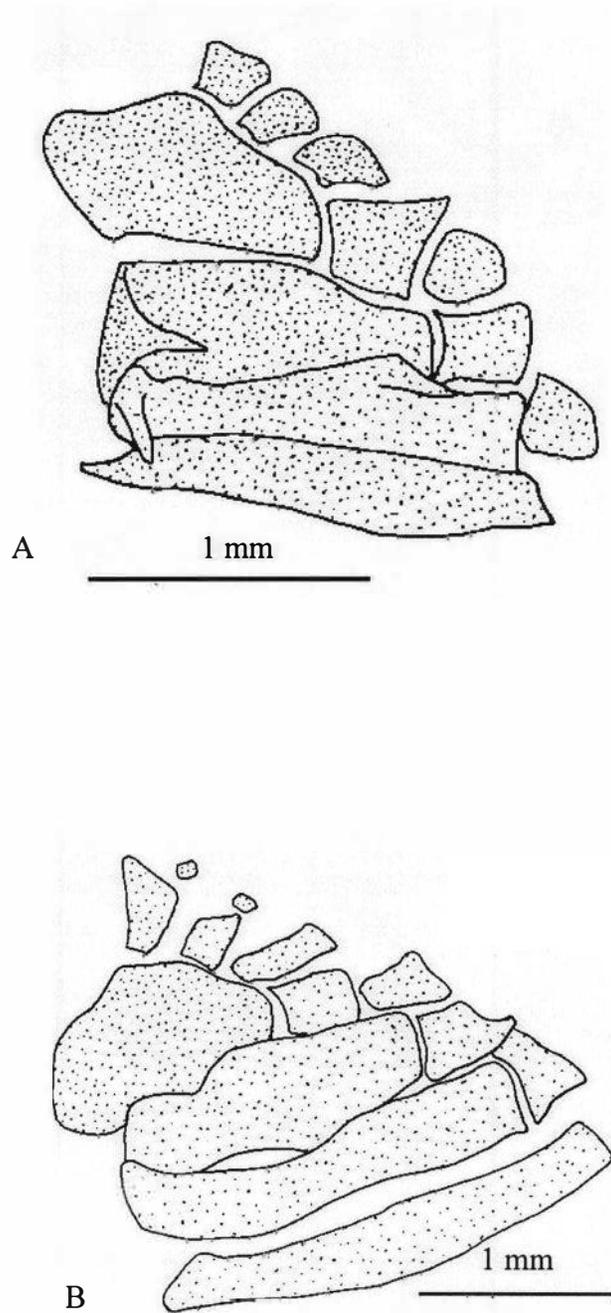


Fig. 18. (A) Radiais proximais e distais de *Characidium schubarti* (MNRJ 11458, 32,0 mm CP); (B) radiais proximais e distais de *Characidium oiticicai* (USMN 304802, 42,3 mm CP).

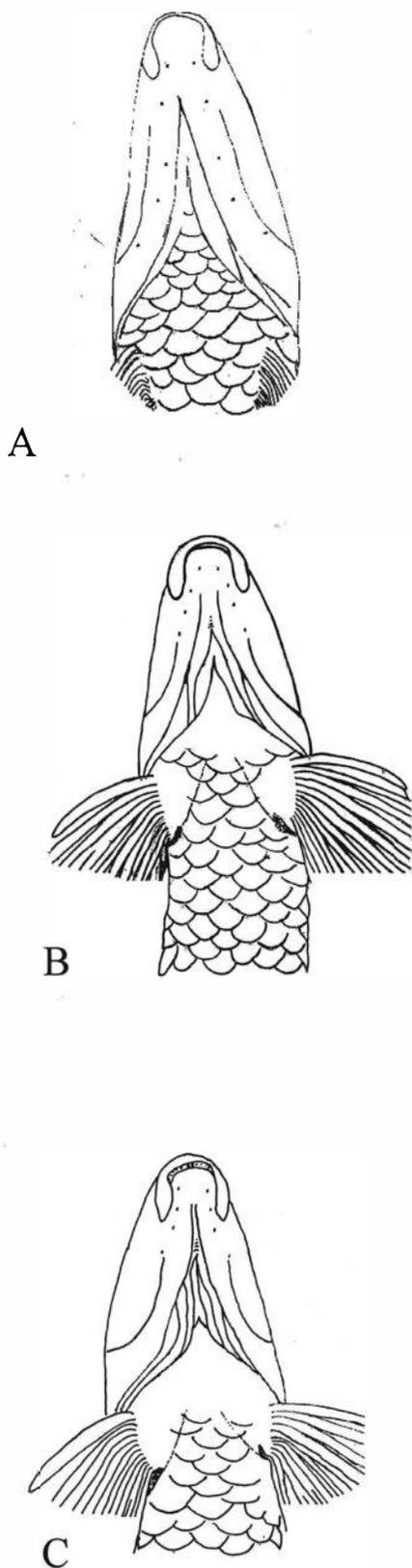


Fig. 19. (A) Escamação do istmo de *Characidium zebra* (INPA 8089, 31,4 mm CP).
(B) escamação do istmo de *Characidium schubarti* (MNRJ 20102, 40,3 mm CP).
(C) escamação do istmo de *Characidium japuhybense* (MNRJ 11448, 44,0 mm CP).

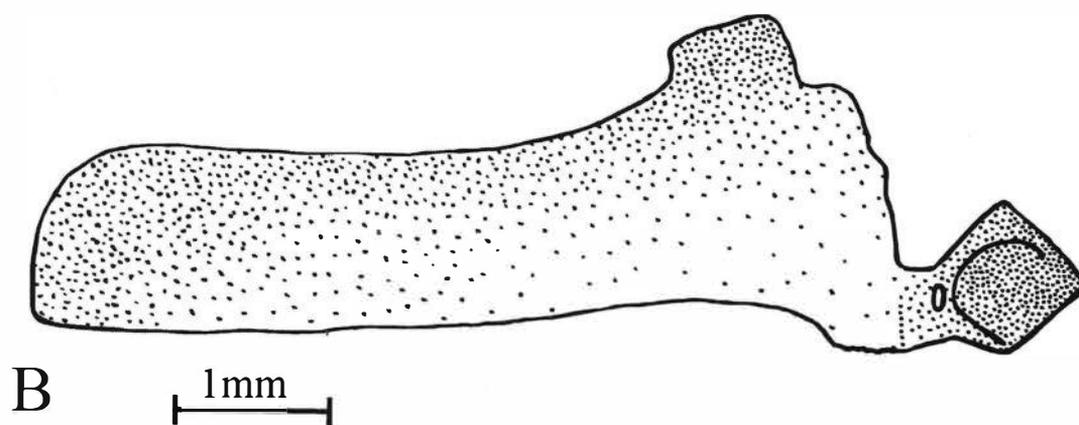
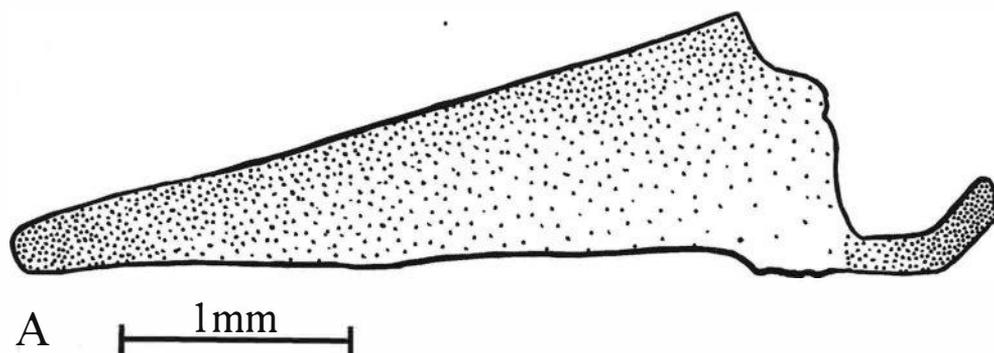


Fig. 20. (A) Osso pélvico de *Characidium zebra* (INPA 8089, 31,7 mm CP). (B) osso pélvico de *Characidium fasciatum* (MNRJ11453, 40,4 mm CP).

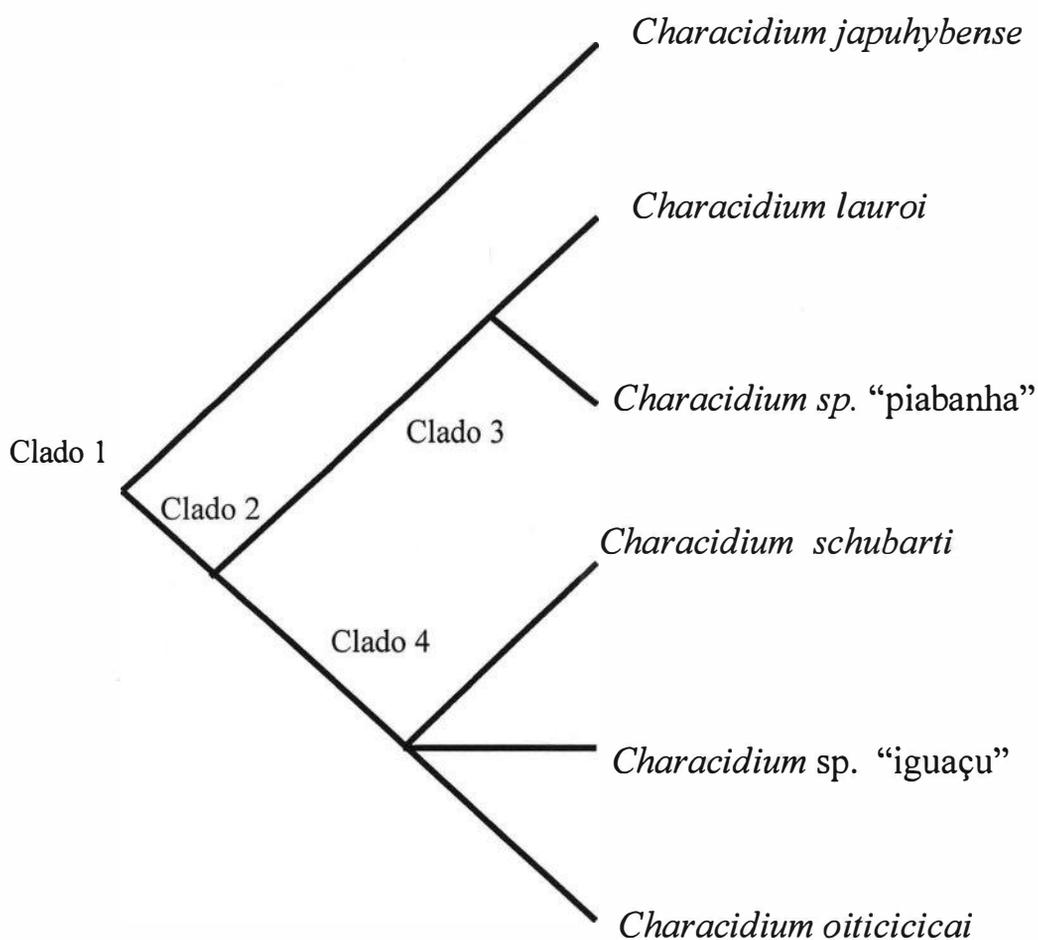


Fig. 21. Cladograma de consenso estrito baseado nas duas árvores mais parcimoniosas da hipótese de relação entre as espécies do grupo *Characidium lauroi*. O número nos ramos identificam grupos monofiléticos (33 passos, CI = 72, RI = 70).

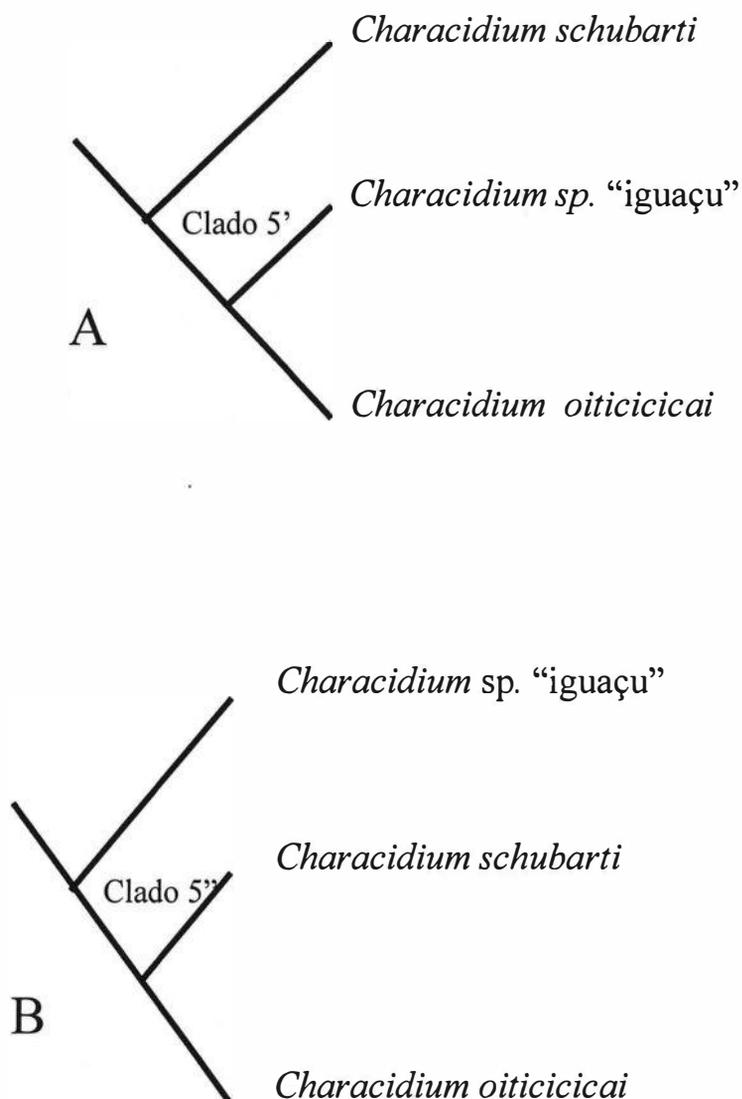


Fig. 22. (A) Hipótese 1 de relação entre as espécies do clado 5. (B) hipótese 2 de relação entre as espécies do clado 5.

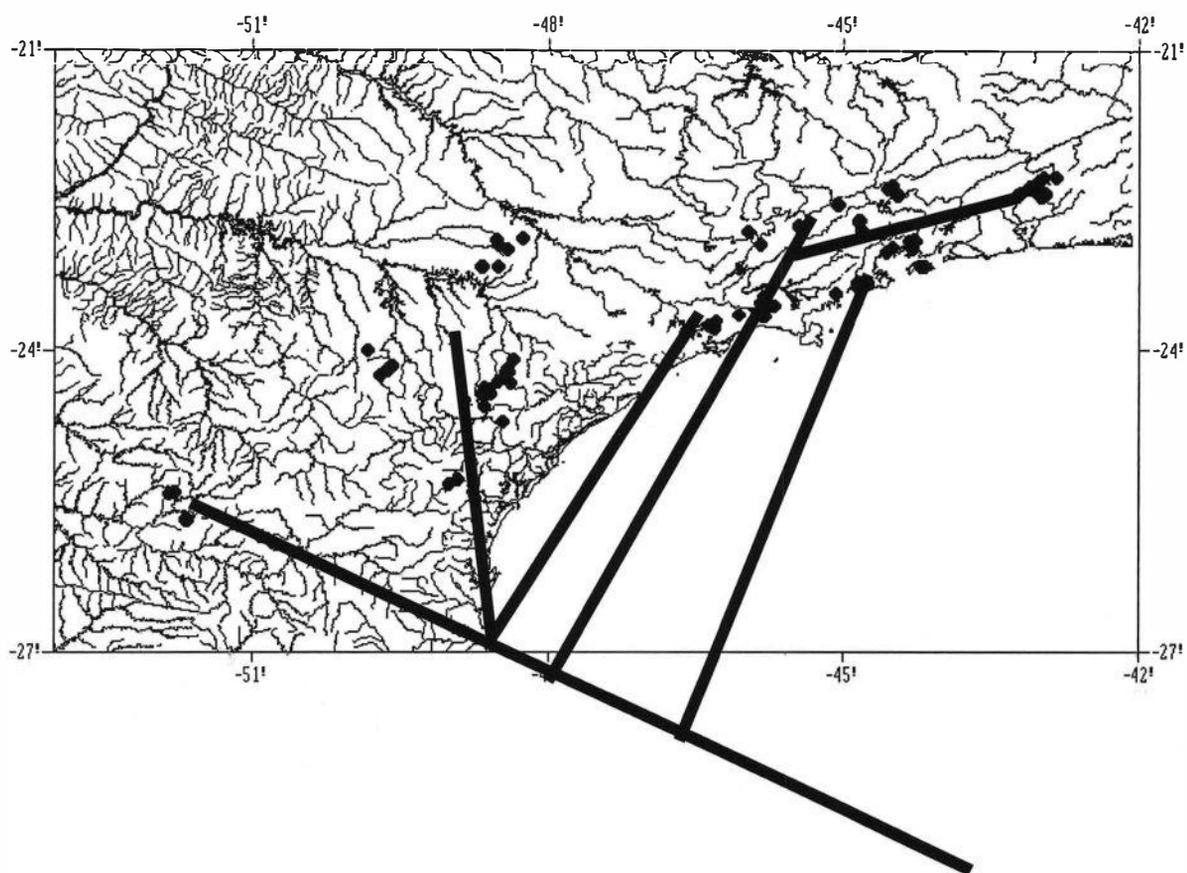


Fig. 23. Mapa hidrográfico com o cladogramas das espécies do grupo *Characidium lauroi* espécie sobreposto. Alguns pontos representam a sede do município em que a coleta foi realizada.

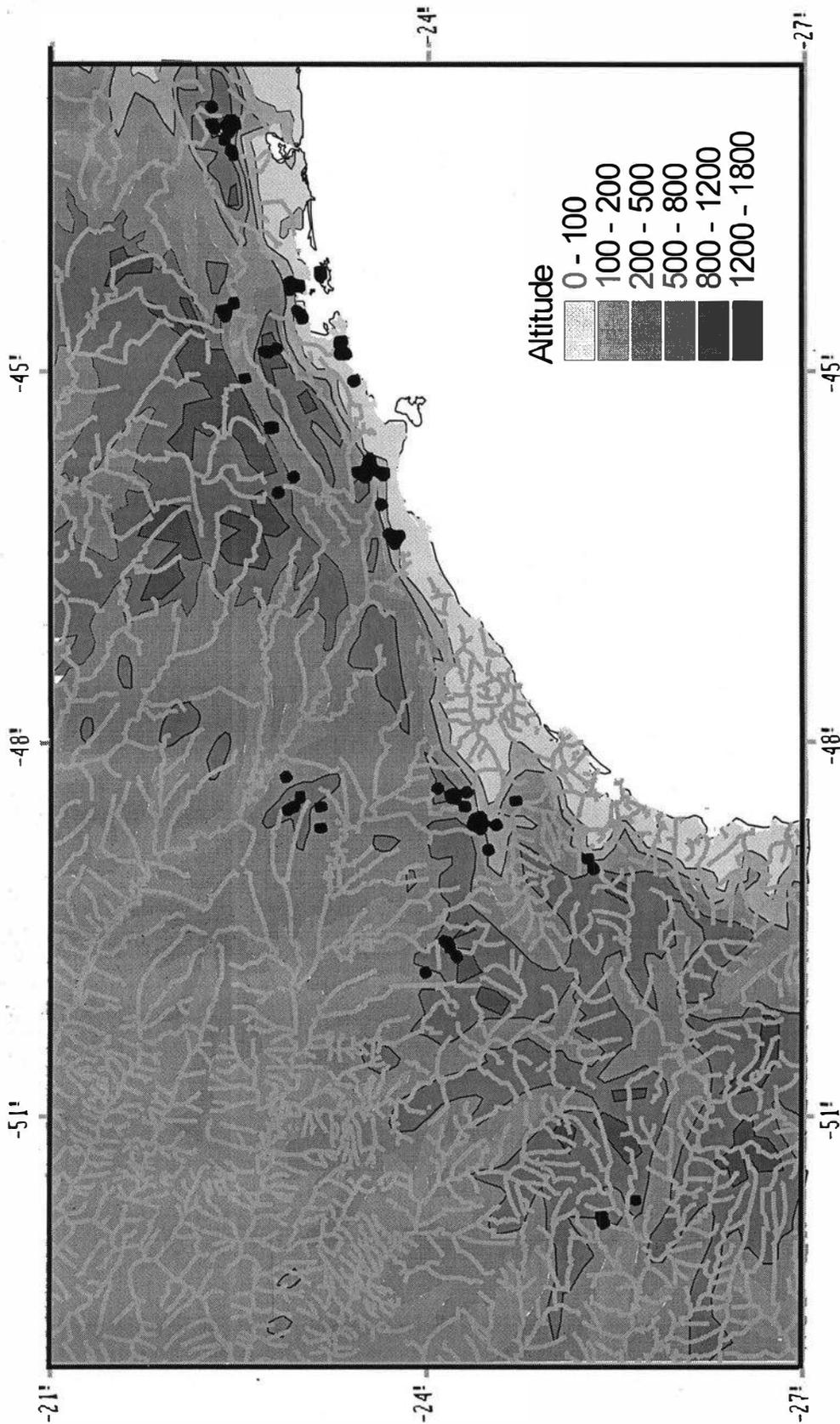


Figura. 24. Mapa de relevo e hidrografia com os pontos de distribuição das espécies do grupo *Characidium lauroi*. Alguns pontos representam a sede do município em que a coleta foi realizada.