



## ANÁLISE FILOGENÉTICA DOS DERCETIDAE (TELEOSTEI, AULOPIFORMES) <sup>1</sup>

(Com 16 figuras)

VALÉRIA GALLO <sup>2,3</sup>

FRANCISCO J. DE FIGUEIREDO <sup>2,4</sup>

HILDA MARIA ANDRADE DA SILVA <sup>2,5</sup>

**RESUMO:** A família Dercetidae compreende peixes teleósteos marinhos, com focinho comprido, de corpo alongado e baixo, provido de uma ou mais fileiras de escudos tripartidos ao longo dos flancos e um ou dois pares de proeminentes processos transversos em cada centro vertebral da região abdominal. São encontrados em depósitos sedimentares tetianos da Europa, Ásia, África, América Central e do Sul, com amplitude temporal do Neocretáceo (Cenomaniano) ao Paleoceno (Daniano). Apesar de alguns trabalhos sobre o grupo, seu posicionamento filogenético ainda é controverso. A partir da década de 1960, a família foi incluída em distintas ordens (*e.g.*, Myctophiformes, Salmoniformes, Stomiiformes e Aulopiformes). Em todos os casos, os autores utilizaram apenas métodos manuais de reconstrução filogenética. Uma análise de parcimônia foi realizada utilizando-se os programas Hennig86 e PAUP\* 4.0b10, com base em uma matriz de dados construída a partir de 52 caracteres não ordenados e sete táxons terminais para o grupo interno (*i.e.*, *Cyranichthys*, *Dercetis*, *Dercetoides*, *Hastichthys*, *Pelargorhynchus*, *Rhynchodercetis* e novo dercetideo da Bacia de Pelotas). O enraizamento foi feito considerando-se como grupo externo os táxons *Ichthyotringa*, *Apateopholis*, *Cimolichthys*, *Eurypholis*, *Saurorhamphus* e *Prionolepis*. Utilizando-se algoritmos exatos, foi obtida uma única árvore com 126 passos, índice de consistência de 0,50 e índice de retenção de 0,54. A análise revelou que Dercetidae é um grupo monofilético suportado por duas sinapomorfias: espinho neural reduzido e ausência de crista longitudinal no opérculo. A topologia encontrada foi: (*Dercetis* + (*Pelargorhynchus* + (novo dercetideo + *Cyranichthys*))) + (*Dercetoides* + (*Hastichthys* + *Rhynchodercetis*)).

Palavras-chave: Dercetidae. Filogenia. Aulopiformes. Cretáceo Superior.

**ABSTRACT:** Phylogenetic analysis of Dercetidae (Teleostei, Aulopiformes).

The family Dercetidae comprises marine long snouted teleosts with elongated and shallow body, bearing one or more rows of tripartite scutes along the flanks and one or two pairs of prominent transverse processes on each abdominal vertebral centrum. It is commonly found in Tethyan deposits from Europe, Asia, Africa, South America and Central America, ranging from the Late Cretaceous (Cenomanian) to the Paleocene (Danian). The phylogenetic position of the group is controversial. Since 1960's, it has been included within different orders (*e.g.*, Myctophiformes, Salmoniformes, Stomiiformes, and Aulopiformes). In all cases, the authors only used non-numerical methods in the phylogenetic reconstructions. A parsimony analysis was carried out using the computer programs Hennig86 and PAUP\* 4.0b10, based on a data matrix built with 52 non-ordered characters and seven terminals for ingroup (*i.e.*, *Cyranichthys*, *Dercetis*, *Dercetoides*, *Hastichthys*, *Pelargorhynchus*, *Rhynchodercetis*, and new dercetid of the Pelotas Basin). The rooting was made using as outgroup the taxa *Ichthyotringa*, *Apateopholis*, *Cimolichthys*, *Eurypholis*, *Saurorhamphus*, and *Prionolepis*. Using exact algorithms, only one tree was obtained with 126 steps, consistency index of 0.50, and retention index of 0.54. This analysis revealed that Dercetidae is a monophyletic group supported by two synapomorphies: reduced neural spine and absence of longitudinal opercular crest. The topology founded was: (*Dercetis* + (*Pelargorhynchus* + (new dercetid + *Cyranichthys*))) + (*Dercetoides* + (*Hastichthys* + *Rhynchodercetis*)).

Key words: Dercetidae. Phylogeny. Aulopiformes. Upper Cretaceous.

<sup>1</sup> Submetido em 21 de junho de 2004. Aceito em 12 de janeiro de 2005.

<sup>2</sup> Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), IB, Departamento de Zoologia. Rua São Francisco Xavier, 524, Maracanã, 20559-900, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>3</sup> Bolsista do Programa de Incentivo à Produção Científica, Técnica e Artística (PROCIÊNCIA-UERJ) e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

<sup>4</sup> Museu Nacional/UFRJ, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia). Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>5</sup> Bolsista do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

## INTRODUÇÃO

A família Dercetidae compreende peixes teleósteos marinhos, de focinho longo e corpo alongado e baixo, guarnecido de uma ou mais fileiras de escudos tripartidos ao longo dos flancos. Em determinados gêneros (*i.e.*, *Dercetis* Agassiz, 1834 e *Pelargorhynchus* von der Marck, 1858), além dos escudos, o restante do corpo pode estar coberto por pequenas escamas (GOODY, 1969).

Os dercetídeos são encontrados em depósitos sedimentares de origem tetiana da Europa (Alemanha e Itália), Ásia (Líbano e Israel) e África (Marrocos e República Democrática do Congo), com amplitude temporal do Neocretáceo (Cenomaniano) ao Paleoceno (Daniano) (ARAMBOURG, 1954; LEONARDI, 1966; GOODY, 1969; SORBINI, 1976; TAVERNE, 1987; CHALIFA, 1989). Mais recentemente, foi registrada a ocorrência do táxon para a América do Sul (Brasil) por FIGUEIREDO *et al.* (1996) e na América Central (México) por BLANCO *et al.* (2001).

Os primeiros trabalhos abordando anatomia e taxonomia de dercetídeos datam do século XIX e incluem, principalmente, descrições originais e notas complementares (*e.g.*, PICTET, 1850; VON der MARCK, 1863, 1868, 1885; PICTET & HUMBERT, 1866; COPE, 1877; DAVIS, 1887; HAY, 1903; SIEGFRIED, 1954; SIGNEUX, 1954; CASIER, 1965).

De acordo com as revisões mais recentes (GOODY, 1969; CHALIFA, 1989; TAVERNE, 1987, 1991) e com listagens gerais de peixes fósseis (*e.g.*, SMITH & PATTERSON, 1988; PATTERSON, 1993; FOREY *et al.*, 2003), os Dercetidae compreendem seis gêneros, sendo a maior parte deles monotípicos, com 17 espécies: *Cyranichthys* Taverne, 1987 [*C. ornatisimus* (Casier, 1965), do Cenomaniano da República Democrática do Congo]; *Dercetis* [*D. triqueter* Pictet, 1850, *D. rostralis* (Signeux, 1954) e *D. gracilis* (Davis, 1887), do Santoniano do Líbano; *D. maximus* Woodward, 1903, do Campaniano da Inglaterra; *D. latiscutatus* Woodward, 1903, do Turoniano da Inglaterra; *D. armatus* von der Marck, 1863, *D. scuttatus* Agassiz, 1834 e *D. sagittatus* (von der Marck, 1873), do Campaniano da Alemanha; *D. limhamnensis* (Davis, 1890), do Daniano da Suécia; *D. reussi* Fritsch, 1878, do Turoniano da Bohemia]; *Dercetoides* Chalifa, 1989 [*D. venator* Chalifa, 1989, do Cenomaniano de Israel]; *Hastichthys* Taverne, 1991 [*H. gracilis* (Chalifa, 1989), do Cenomaniano de Israel e do Líbano]; *Pelargorhynchus* [*P. dercetiformis* von der Marck, 1858, do Campaniano

da Alemanha]; e *Rhynchodercetis* Arambourg, 1943 [*R. hakelensis* (Pictet & Humbert, 1866), do Cenomaniano do Líbano; *R. yovanovitchi* Arambourg, 1943, do Cenomaniano de Marrocos e Sicília; *R. cf. R. yovanovitchi* Arambourg, 1943, Cenomaniano do Líbano; *R. gortanii* (D'Erasmus, 1946), Cenomaniano da Eslovênia).

O status taxonômico de certos gêneros (*Leptecodon* Williston, 1899, *Stratodus* Cope, 1870 e *Benthesikyme* White & Moy-Thomas, 1940) e espécies atribuídos à Dercetidae não está completamente resolvido, o que sugere a necessidade de uma revisão mais completa destes táxons.

### Breve Histórico sobre a Classificação dos Dercetidae

A primeira descrição de um dercetídeo foi realizada por AGASSIZ (1834) para um peixe do Senoniano Superior de Westphalia, erigindo o gênero *Dercetis* com a espécie-tipo *Dercetis scutatus* Agassiz, 1834. Com base na morfologia dos escudos que compõem séries longitudinais no corpo, o autor posicionou este táxon numa então denominada ordem dos Sclerodermes, dentro dos Ganoidei, junto com os baiacus de espinho (*sic*).

Quanto à prioridade da proposição da família Dercetidae, há controvérsias na literatura. Tradicionalmente, a criação desta família é atribuída a PICTET (1850), porém neste trabalho o autor não faz uso do nome Dercetidae, reconhecendo apenas o gênero *Dercetis*, com três espécies (*D. tenuis* Pictet, 1850, *D. triqueter* e *D. linguifer* Pictet, 1850). Adicionalmente, incluiu-as na então "família dos Sclerodermes" dentro de uma ordem Plectognathes (*sic*).

Por outro lado, GÜNTHER (1880) incluiu os dercetídeos na família Hoplopleuridae dentro da ordem Physostomi, juntamente com *Eurypholis* Pictet, 1850 e *Saurorhamphus* Heckel, 1850.

Até onde se sabe, o nome Dercetidae aparece pela primeira vez no clássico *Catalogue of the Fossil Fishes* (WOODWARD, 1901, p.171), embora SIEGFRIED (1966, p.206) tenha considerado sua primeira aparição em um trabalho posterior do mesmo autor (WOODWARD, 1903). No referido catálogo, ele considerou Dercetidae como membro de um generalizado grupo Isospondyli no senso dos Teleostei.

WOODWARD (1903) e BOULENGER (1910) consideraram Dercetidae proximamente relacionado à Halosauridae e à Notacanthidae, tendo como base apenas feições amplamente disseminadas entre os Teleostei.

JORDAN (1905) classificou os Dercetidae dentro de Iniomi, relacionando-os a vários membros extintos de Alepisauroidi. Da mesma forma, REGAN (1911) e GREGORY (1933) posicionaram os dercetídeos num generalizado grupo Iniomi.

BERTIN & ARAMBOURG (1958) sugeriram uma estreita afinidade entre Dercetidae e Synodontidae no senso dos Myctophoidi, porém não apresentaram evidências anatômicas relevantes para justificar esta hipótese.

GOODY (1969) colocou os Dercetidae dentro da subordem Cimolichthyoidei junto com Cimolichthyidae mais Prionolepidae, com base em padrões anatômicos generalizados adquiridos durante “irradiações adaptativas” a partir do estoque basal de Salmoniformes (*sensu* GOODY, 1969), como, por exemplo, o corpo alongado e a perda do interopérculo. Outras feições compartilhadas são ambíguas e podem ou não estar presentes em outros Salmoniformes fósseis. Neste artigo, o autor figurou (GOODY, 1969, p.241, fig.100) a origem e as relações de parentesco dos Dercetidae em uma “árvore evolutiva” das subordens extintas de Salmoniformes. De acordo com o autor, a subordem Cimolichthyoidei poderia ser dividida em dois grupos: o grupo cimolictídeo + dercetídeo e o grupo prionolepídeo, separados logo no início de sua evolução. Os dercetídeos teriam se originado a partir dos cimolictídeos, diferenciando-se marcadamente deste grupo em um curto período de tempo.

ROSEN (1973) propôs a ordem Aulopiformes e posicionou os dercetídeos dentro da subordem Alepisauroidi junto com os extintos ictiotringídeos, *Apateodus* Woodward, 1901, enchodontóides e halecóides, mais representantes recentes de Alepisauroidea e Synodontoidea. O autor ressaltou similaridades entre *Rhynchodercetis* e sinodontídeos, tais como a presença de supraneurais em forma de bastão e dois pares de processos transversos projetados horizontalmente.

Embora a família Dercetidae seja considerada monofilética pela maioria dos autores a partir da década de 1980 (*e.g.*, CHALIFA, 1989; TAVERNE, 1987, 1991), nenhuma análise de parcimônia foi efetuada para o grupo, portanto não há uma diagnose dentro dos moldes cladísticos para o táxon. Além disso, as inter-relações dos seus gêneros, bem como a posição taxonômica de algumas espécies ainda é tema de muita discussão e serão abordadas em um trabalho abrangente para o grupo (C.FIELITZ, comunicação pessoal, 2003).

TAVERNE (1987) foi o primeiro autor a examinar as inter-relações dos Dercetidae em um contexto filogenético, considerando o táxon como um clado de Stomiiformes.

CHALIFA (1989) considerou os Dercetidae *a priori* como um grupo “relativamente primitivo”. Neste trabalho, a autora realizou uma análise cladística dos Dercetidae, aplicando o Princípio da Comunalidade e utilizando Cimolichthyidae como grupo externo. O monofiletismo do grupo foi reconhecido com base em sete sinapomorfias, incluindo os seguintes cladogramas: (*Dercetis* + (*Pelargorhynchus* + (*Dercetoides* + *Rhynchodercetis*))). Ao rever o material estudado por CHALIFA (1989) e discutir as relações filogenéticas dos gêneros, TAVERNE (1991) assumiu uma condição monofilética para os Dercetidae, implementando uma análise filogenética não-numérica, sem escolha de grupo externo. O autor utilizou 33 caracteres para definir Dercetidae, obtendo uma única árvore com dois principais cladogramas: *Cyranichthys* + *Benthesikyme* formando o grupo-irmão basal e *Dercetis* + (*Hastichthys* + (*Pelargorhynchus* + (*Rhynchodercetis* + *Dercetoides*))). *Benthesikyme* foi considerado o gênero mais primitivo, por possuir a maioria (senão todas) das tais 33 “condições generalizadas”. Por outro lado, o autor distribuiu outras 40 características (consideradas por ele como apomorfias) para gêneros e grupos de gêneros.

Embora sem realizar análise filogenética, NELSON (1994) posicionou os Dercetidae na superfamília Cimolichthyoidea, que está incluída juntamente com Enchodontoidea, Halecoidea e Ichthyotringoidea na subordem Enchodontoidei dentro de Aulopiformes. BALDWIN & JOHNSON (1996) efetuaram uma análise cladística dos Aulopiformes, incluindo apenas as formas viventes. Os autores confirmaram o monofiletismo do grupo, adicionando novas sinapomorfias àquelas propostas por ROSEN (1973). FIGUEIREDO, GALLO & SILVA (2003) empreenderam uma análise cladística preliminar para os Dercetidae, porém não discutiram em detalhes os caracteres e seus estados por se tratar apenas de uma breve nota.

Considerando que, até o momento, as hipóteses de relação filogenética para os Dercetidae são apenas intuitivas ou preliminares, ou ainda baseadas em métodos bastante criticados atualmente, como o Princípio da Comunalidade (SCHUH, 2000), o presente trabalho tem por objetivo realizar uma análise cladística para o táxon, verificando as inter-relações dos seus gêneros.

## MATERIAL E MÉTODOS

O material referente ao novo dercetídeo da Bacia de Pelotas está representado por cerca de 30 exemplares, compreendendo esqueletos cefálicos articulados, ossos cranianos isolados, cintura peitoral, coluna vertebral, escudos e vértebras isoladas. Provém de testemunhos de sondagem extraídos do poço 2-BPS-6A pela PETROBRAS S.A. em 1995, a uma profundidade de cerca de 4.000m de espessura de sedimento na plataforma continental do sul do Brasil. Estes espécimes estão preservados em folhelho cinza-escuro da Formação Atlântida, Turoniano da Bacia de Pelotas. Estão depositados na Coleção Paleozoológica do Instituto de Biologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, sendo designados pela abreviatura Pz.UERJ, mais os números de registro 447, 471 a 479.

Quanto aos demais táxons incluídos na análise cladística, cujos espécimes não foram observados diretamente, utilizou-se as descrições realizadas por diversos autores (*e.g.*, ARAMBOURG 1954; SIEGFRIED 1954; GOODY 1969; CHALIFA 1985, 1989; TAVERNE 1987, 1991).

Considerando que BALDWIN & JOHNSON (1996), em sua classificação filogenética de Aulopiformes não incluíram fósseis, utilizamos no presente trabalho a classificação taxonômica proposta por NELSON (1994). A análise de parcimônia foi realizada através dos programas computacionais Hennig86 versão 1.5 (FARRIS, 1988) e PAUP\* versão 4.0b10 (SWOFFORD, 2001), ambos para PC, utilizando-se, respectivamente os algoritmos *implicit enumeration (ie)* e *branch and bound (Band B)*. Tendo em vista que a análise abrange 13 táxons, optamos por algoritmos exatos com performances compatíveis. Com o objetivo de verificar a confiabilidade dos ramos dos cladogramas, aplicamos o método de randomização *Bootstrap*, com 100 replicações. Apenas as proporções de *bootstrap* acima de 50% são indicadas para cada nó.

Uma matriz com 52 caracteres não ordenados e sem pesagem *a priori* foi construída. Os caracteres cujos estados não puderam ser verificados, principalmente devido à preservação, foram codificados como “?” (*missing data*) na matriz. Todos os caracteres previamente propostos na literatura foram revistos, sendo os caracteres 1, 2, 13, 14, 17, 27, 39, 43, 44, 45, 48 e 49 modificados de CHALIFA (1989); os caracteres 3, 5, 6, 10, 12, 15, 16, 20, 21, 22, 24, 28, 40, 41, 46 e 51 foram

adaptados de TAVERNE (1991). Acrescentamos caracteres inéditos, observados e descritos ao longo do trabalho: 4, 7, 8, 9, 11, 23, 25, 26, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 42, 47, 50 e 52.

Os táxons terminais para o grupo interno foram *Dercetis*, *Rhynchodercetis*, novo dercetídeo da Bacia de Pelotas, *Pelargorhynchus*, *Cyranichthys*, *Dercetoides* e *Hastichthys*. O grupo externo está baseado em gêneros de Ichthyotringoidea (*Ichthyotringa* Cope, 1878 e *Apateopholis* Woodward, 1891), Cimolichthyoidea (*Cimolichthys* Leidy, 1857 e *Prionolepis* Egerton, 1850) e Enchodontoidea (*Eurypholis* e *Saurorhamphus*). Os dois primeiros grupos representam *a priori* um grupo externo afastado e o último, um grupo externo próximo. Para os gêneros com mais de uma espécie, tanto para o grupo interno quanto para o grupo externo, foram utilizados os dados referentes àquela com material mais completo e com descrições mais detalhadas. No primeiro caso, foram consideradas as espécies *Dercetis triqueter* e *Rhynchodercetis yovanovitchi*; no segundo, *Ichthyotringa furcata* (Agassiz, 1844) e *Eurypholis boissieri* Pictet, 1850. O Anexo 1 mostra a matriz de caracteres codificados construída com base na lista de caracteres, apresentada no item “Análise dos Caracteres”. Apenas os estados de caráter que pudessem suscitar dúvidas na sua compreensão, aqueles que são controversos na literatura e alguns outros que resultaram em sinapomorfias foram ilustrados.

## ANÁLISE DOS CARACTERES

Caráter 1 – Comprimento do corpo: ligeiramente alongado [menor ou igual a 1:10] (0); alongado [de 1:11 a 1:15] (1); muito alongado [maior que 1:15] (2) (ci = 0,40; ri = 0,50)

Para a definição deste caráter, foi considerada a razão entre a altura do corpo e seu comprimento. O estado (0), ligeiramente alongado, apresenta a proporção menor ou igual a 1:10. As condições (1) e (2), alongado e muito alongado, apresentam as proporções entre 1:11 e 1:15 e maior que 1:15, respectivamente.

Na maioria dos táxons do grupo externo, observa-se a condição ligeiramente alongada, com exceção de *Ichthyotringa* e *Saurorhamphus*, que foram codificados como 1, por apresentarem o corpo alongado. Considerando o grupo interno, *Cyranichthys* e *Pelargorhynchus* também possuem esta condição, por apresentarem a proporção

corporal entre 1:11 e 1:15. O restante dos táxons do grupo interno foi codificado na condição (2), por terem sido observadas proporções superiores à 1:15. No novo dercetídeo, embora as vértebras abdominais e caudais sejam alongadas, a coluna vertebral não está completamente preservada, dificultando a estimativa do comprimento total do corpo. Deste modo, o caráter foi codificado como *missing data* para este gênero.

Caráter 2 – Altura da cabeça: alta (0); baixa (1) (ci = 0,33; ri = 0,33)

Trata-se de um caráter binário definido pelos estados: “cabeça alta” e “cabeça baixa”. A condição alta é entendida quando a maior altura da cabeça cabe quatro vezes ou menos no seu comprimento; e baixa, quando a maior altura cabe mais do que quatro vezes no seu comprimento.

Na maioria dos táxons do grupo externo, é encontrada a condição alta, com exceção de *Ichthyotringa* e *Saurorhampus*, nos quais a altura da cabeça cabe mais de quatro vezes no seu comprimento.

Segundo CHALIFA (1989), a presença de cabeça muito baixa e longa é considerada uma sinapomorfia de Dercetidae. Nesta análise, utilizamos apenas a altura da cabeça como caráter, pois na combinação proposta pela autora há aparentemente uma dependência entre os estados. Verificamos que a condição baixa é compartilhada com os dois gêneros do grupo externo, exibindo uma distribuição homoplástica.

Caráter 3 – Comprimento do focinho: curto (0); longo (1) (ci = 0,33; ri = 0)

No grupo externo, os gêneros *Cimolichthys*, *Eurypholis* e *Prionolepis* apresentaram o estado curto caracterizado pelo focinho com aproximadamente

o mesmo comprimento da órbita; enquanto que os gêneros *Ichthyotringa*, *Saurorhampus* e *Apateopholis* exibiram o estado longo, no qual o focinho atinge duas vezes ou mais o comprimento da órbita.

Nos Aulopiformes extintos, particularmente na maioria dos Cimolichthyoidei e Enchodontoidei (*sensu* GOODY, 1969), o comprimento do focinho é equivalente ao comprimento da órbita (*e.g.*, *Cimolichthys* e *Eurypholis*, respectivamente). Em todos os dercetídeos, o comprimento do focinho é maior que o comprimento da órbita. A condição extrema é verificada em *Hastichthys*, que apresenta esta relação maior que 12 vezes.

Caráter 4 – Ornamentação do teto craniano: somente com tubérculos (0); completamente liso (1); somente com cristas (2); tubérculos + cristas (3) (ci = 0,50; ri = 0,40)

A presença de ornamentação na forma de cristas e/ou tubérculos no teto craniano é amplamente encontrada em muitos táxons de Aulopiformes. Em alguns dercetídeos, o teto craniano é levemente ornamentado com cristas finas. Adicionalmente, *Ichthyotringa* e os dercetídeos *Rhynchodercetis* e *Hastichthys* exibem um teto craniano liso. Desta forma, verificou-se nesta análise que a ornamentação possui uma grande variação e não definiu nenhum clado.

Caráter 5 – Extremidade anterior do mesetmóide: aguda (0); bifida (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

Um mesetmóide exibindo uma extremidade anterior aguda é verificado em *Cimolichthys* e também na maioria dos Dercetidae (Fig. 1A). Uma extremidade anterior bifida é uma feição presente unicamente em *Dercetis* (Fig. 1B).

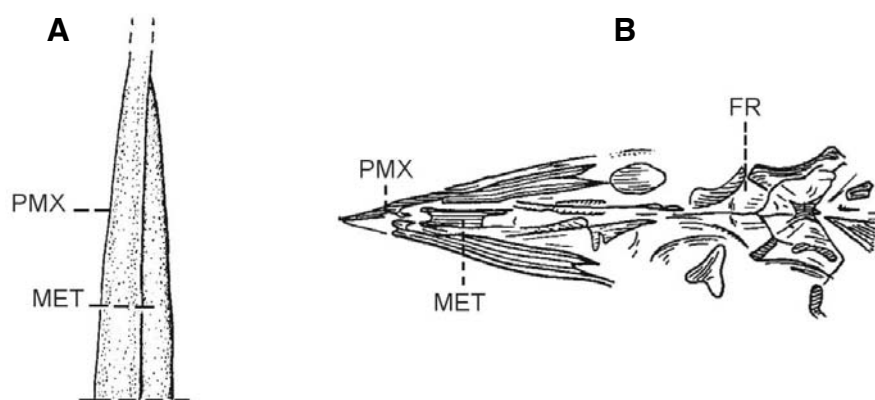


Fig. 1- Extremidade anterior do mesetmóide: (A) aguda em *Cyranichthys*, modificado de TAVERNE (1987). (B) bifida em *Dercetis*, modificado de ARAMBOURG (1954). (PMX) pré-maxilar, (MET) mesetmóide, (FR) frontal. Os desenhos não estão em escala.

TAVERNE (1991) considera o mesetmóide com a porção anterior bifida uma condição primitiva para a família Dercetidae. Entretanto, tal condição está presente apenas em *Dercetis* e *Benthesikyme*. Na presente análise, o mesetmóide com a extremidade anterior bifida é uma autapomorfia de *Dercetis*.

Caráter 6 – Extremidade posterior do mesetmóide: aguda (0); bifida (1) (ci = 0,50; ri = 0,75)

*Saurorhamphus*, *Eurypholis* e *Prionolepis* exibem um mesetmóide com a extremidade posterior aguda, enquanto que *Cimolichthys* apresenta a extremidade bifida. *Ichthyotringa* e *Apateopholis* foram codificados como *missing data*, pois nos espécimes referentes a estes táxons o mesetmóide não está preservado. A maior parte dos dercetídeos exibe a condição bifida (Fig.2B), com exceção do clado (*Cyranichthys* + novo dercetídeo), que possui a condição aguda (Fig.2A), aqui interpretada como uma simplesiomorfia.

Para TAVERNE (1991), um mesetmóide marcadamente bifurcado na região posterior para o encaixe nos frontais é uma condição derivada e sustentaria, junto com outros caracteres apomórficos, o clado (*Dercetis* + (*Hastichthys* + (*Pelargorhynchus* + (*Rhynchodercetis* + *Dercetoides*))). Adicionalmente, a presença de um mesetmóide com a porção posterior aguda seria uma autapomorfia de *Cyranichthys*. Entretanto, na presente análise verificou-se que a escolha do grupo externo permitiu uma outra interpretação, onde o estado primitivo é definido pelo mesetmóide

agudo e o estado derivado, pelo mesetmóide bifido. De qualquer modo, a presença da condição bifida não indicou nenhuma sinapomorfia, já que esta condição também é verificada no grupo externo e nesta análise o grupo estabelecido por TAVERNE (1991) não se mantém como um clado.

Caráter 7 – Espinho do autoesfenótico: lateral (0); posterior (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

Todos os táxons do grupo externo apresentaram o espinho do autoesfenótico em posição lateral. Nos gêneros do grupo interno *Rhynchodercetis* e *Hastichthys*, foi verificado que o espinho do autoesfenótico encontra-se voltado posteriormente (Fig.3B). Os outros gêneros do grupo interno mantiveram o estado (0) (Fig.3A).

CHALIFA (1989) descreve para *Rhynchodercetis gracilis* (= *Hastichthys gracilis*) um autoesfenótico de forma triangular e em suas ilustrações pode-se observar um autoesfenótico lateral (CHALIFA, 1989, p.318, fig.2), assim como em *Dercetoides venator* (CHALIFA, 1989, p.323, fig.7). Entretanto TAVERNE (1991) afirma que a estrutura que a autora denomina autoesfenótico para ambos os gêneros é uma parte quebrada da grande região pós-orbital do frontal e o verdadeiro autoesfenótico está localizado um pouco mais posteriormente. Pode-se verificar nas ilustrações de TAVERNE (1991) que o autoesfenótico de *Hastichthys* é voltado para trás e o de *Dercetoides* é lateralmente projetado (TAVERNE, 1991, p.100, fig.2; p.105, fig.4,

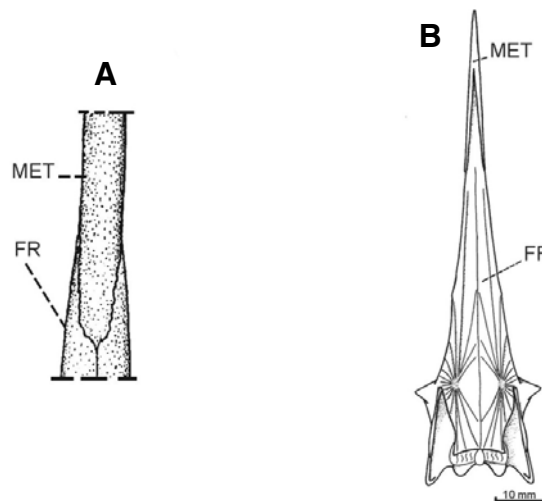


Fig.2- Extremidade posterior do mesetmóide: (A) aguda em *Cyranichthys ornatissimus* (Casier, 1965), modificado de TAVERNE (1987), (B) bifida em *Pelargorhynchus dercetiformis* von der Marck, 1858, modificado de GOODY (1969). (MET) mesetmóide, (FR) frontal.

respectivamente). Nesta análise, o espinho do autoesfenótico voltado posteriormente representa uma sinapomorfia do clado formado por (*Rhynchodercetis* + *Hastichthys*).

Caráter 8 – Borda posterior do frontal: ultrapassando o espinho do autoesfenótico (0); terminando no nível do espinho do autoesfenótico (1) (ci = 0,50; ri = 0)

Na maioria dos gêneros do grupo interno (*Dercetis*, *Rhynchodercetis*, *Pelargorhynchus*, *Cyranichthys* e novo dercetídeo), a borda posterior do frontal ultrapassa o espinho do autoesfenótico; em *Hastichthys* e *Dercetoides*, no entanto, foi observada a outra condição. Dentro do grupo externo, todos os gêneros exibiram a condição (0).

No gênero *Ichthyotringa*, este caráter apresenta polimorfismo. Em *I. furcata*, espécie considerada nesta análise, a borda posterior do frontal termina atrás do espinho do autoesfenótico. Em contraposição, *I. delicata* (Hay, 1903) exibe uma condição intermediária, onde a borda posterior do frontal termina próximo ao espinho do autoesfenótico, mas não exatamente no nível do espinho do autoesfenótico, conforme constatado em *Hastichthys* e *Dercetoides*.

Em ambos os programas utilizados nesta análise, tal condição foi adquirida de forma independente pelos gêneros *Hastichthys* e *Dercetoides*.

Caráter 9 – Forma da borda pós-orbital: côncava (0); convexa (1) (ci = 0,50; ri = 0)

A presença da borda pós-orbital côncava é verificada na maioria dos táxons do grupo externo, com exceção do gênero *Ichthyotringa*. A mesma feição é observada em quase todos os Dercetidae, exceto em *Rhynchodercetis*.

Caráter 10 – Comprimento do parietal: curto (0); longo (1) (ci = 0,50; ri = 0,50)

O estado curto é definido pelo comprimento menor que a largura; e longo, onde o comprimento é igual ou maior que a largura.

No grupo externo, a maioria dos táxons apresentou o parietal curto, exceto o gênero *Ichthyotringa*, no qual observam-se parietais longos. Quase todos os dercetídeos exibiram a primeira condição, exceto os gêneros *Cyranichthys* e novo dercetídeo, onde a segunda condição está presente.

Para ARRATIA (1997), os parietais são ossos bem definidos e moderadamente desenvolvidos em teleosteos basais e podem sofrer variações de tamanho e eventualmente estarem ausentes. Segundo TAVERNE (1991), parietais grandes é a condição primitiva da família, embora esteja presente apenas em *Cyranichthys*; e a condição derivada, parietais curtos, sustentaria o clado formado por (*Dercetis* + (*Hastichthys* + (*Pelargorhynchus* + (*Rhynchodercetis* + *Dercetoides*))))). Na presente análise, devido à escolha do grupo externo, obteve-se uma interpretação diferente, onde parietais longos é a condição derivada, presente no clado (novo dercetídeo + *Cyranichthys*) e também no gênero *Ichthyotringa* do grupo externo.

Caráter 11 – Extensão do supra-occipital: separando os parietais (0); não separando os parietais (1) (ci = 0,50; ri = 0,50)

Entre os gêneros pertencentes ao grupo externo, a maioria apresentou a condição látero-parietal, exceto *Ichthyotringa* que possui a condição médio-parietal. Nos dercetídeos, verifica-se que o supra-occipital separa os parietais na maior parte dos táxons, com

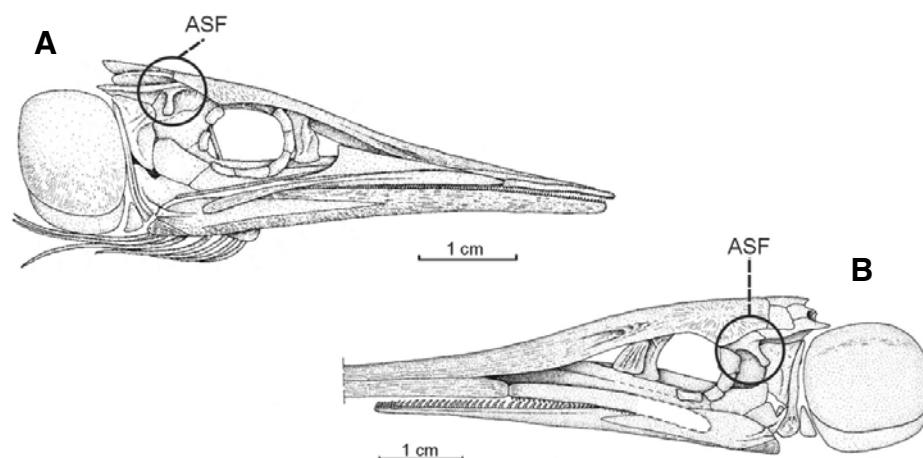


Fig.3- Espinho do autoesfenótico: (A) reto em *Dercetoides venator* Chalifa, 1989, modificado de TAVERNE (1991), (B) voltado posteriormente em *Hastichthys gracilis* (Chalifa, 1989), modificado de TAVERNE (1991). (ASF) autoesfenótico.

exceção do gênero *Cyranichthys* e do novo dercetídeo. Para ROSEN (1973), em enchodontóides a condição mais freqüente é a látero-parietal, exceto em *Ichthyotringa* que possui a condição médio-parietal. O crânio do tipo médio-parietal é verificado em condrósteos, "holósteos" e muitos teleósteos primitivos como *Elops* Linnaeus, 1766, *Albula* Gronow, 1763 e osteoglossídeos, representando, portanto, uma condição primitiva no senso dos Teleostei avançados. A condição látero-parietal é derivada para Elopomorpha e Clupeocephala. Em muitos protacantopterídeos, entretanto, é verificada a reversão à condição primitiva. O grupo externo escolhido para este trabalho permitiu uma interpretação diferente para o caráter, onde a condição médio-parietal se comportou como uma condição derivada.

Caráter 12 – Crista supra-occipital: presente (0); ausente (1) (ci = 0,50; ri = 0)

Na maioria dos táxons do grupo externo, a crista supra-occipital está presente. Entretanto, no gênero *Apateopholis*, o caráter não pôde ser analisado, já que a estrutura não foi bem preservada, tendo sido codificado como *missing data*.

No grupo interno, a crista está ausente apenas em *Pelargorhynchus*, estando presente nos demais dercetídeos. A perda da crista supra-occipital foi considerada uma autapomorfia de *Pelargorhynchus*. TAVERNE (1991) considera o supra-occipital com uma crista bem marcada como uma condição primitiva para a família e a perda como uma condição derivada observada somente em *Pelargorhynchus*. Tal interpretação foi também aqui verificada.

Caráter 13 – Extensão do pterótico: não se projetando além do occipício (0); projetando-se além do occipício (1) (ci = 0,50; ri = 0,80)

A maioria dos táxons do grupo externo apresentou o pterótico não se projetando além do occipício, com exceção de *Saurorhamphus* que exhibe o outro estado. No grupo interno, quase todos os gêneros apresentaram o pterótico se projetando para trás em um espinho agudo além do nível do occipício e somente o gênero *Dercetis* possui o primeiro estado. CHALIFA (1989) considera o estado (1) deste caráter como uma sinapomorfia do clado formado por (*Pelargorhynchus* + (*Dercetoides* + *Rhynchodercetis*)). Na presente análise, a condição (1) pode ser verificada também em um táxon do grupo externo (*Saurorhamphus*). Da mesma forma, GOODY (1969) aponta que em *Saurorhamphus* o pterótico projetava-se suavemente além do occipício. Portanto, em ambos os casos, o estado (1) não resulta em uma sinapomorfia. Adicionalmente, em discordância com a análise de CHALIFA (1989), os três táxons acima referidos não formaram um clado.

Em determinados Aulopiformes viventes (*e.g.*, *Trachinocephalus*), o pterótico é curto e termina aproximadamente na mesma direção do occipício.

Caráter 14 – Exposição da fossa pós-temporal: coberta (0); parcialmente coberta (1); descoberta (2) (ci = 0,40; ri = 0,50)

Os gêneros do grupo externo exibiram, em sua maioria, a condição coberta, com exceção dos gêneros *Cimolichthys* (Fig.4A) e *Apateopholis* que apresentaram as condições parcialmente coberta e descoberta,

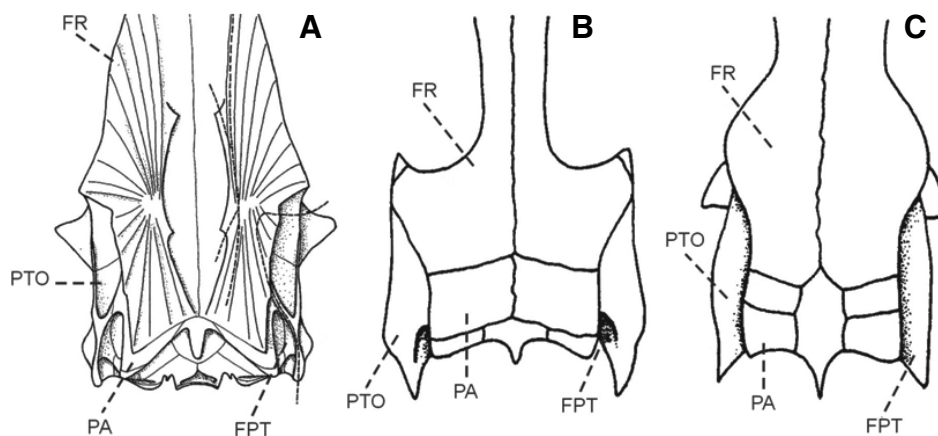


Fig.4- Exposição da fossa pós-temporal: (A) coberta em *Cimolichthys levesiensis* Leidy, 1857, modificado de GOODY (1969), (B) parcialmente coberta em *Cyranichthys ornatissimus* (Casier, 1965), modificado de TAVERNE (1991), (C) descoberta em *Rhynchodercetis yovanovitchi* Arambourg, 1943, modificado de TAVERNE (1991). (FPT) fossa pós-temporal, (PTO) pterótico, (FR) frontal, (PA) parietal. Os desenhos não estão em escala.



respectivamente. Na maioria dos dercetídeos, foi encontrada a condição (2) (Fig.4C), com exceção dos gêneros *Dercetis* e *Cyranichthys* (Fig.4B) que possuem a condição (1) e *Hastichthys* com a condição (0).

De acordo com TAVERNE (1987, 1991), uma fossa pós-temporal coberta é a condição primitiva em Dercetidae. Essa condição também é encontrada, segundo CHALIFA (1989), em Cimolichthyidae, porém GOODY (1969, p.40, fig. 16) descreve e ilustra a fossa pós-temporal de *Cimolichthys* como parcialmente coberta, interpretação com a qual concordamos.

Caráter 15 – Órbito-esfenóide: ausente (0); presente (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

A condição ausente foi observada em quase todos os gêneros do grupo externo, com exceção de *Ichthyotringa*, no qual o órbito-esfenóide está presente. ARRATIA (1997) afirma que um órbito-esfenóide relativamente pequeno está presente na maioria dos teleósteos. ROSEN (1973) considera que o órbito-esfenóide está ausente em enchodontídeos. TAVERNE (1991) defende que a ausência desta estrutura é um estado primitivo para a família, embora a presença seja provavelmente a condição primitiva. Todavia no grupo externo aqui considerado o órbito-esfenóide só está presente em *Ichthyotringa*. Cabe ressaltar ainda que se trata de um osso delicado e de difícil fossilização. Por esta razão, preferimos codificar os dercetídeos como *missing data*, sendo o estado (1) deste caráter aqui interpretado como uma autapomorfia de *Ichthyotringa*.

Caráter 16 – Basesfenóide: ausente (0); presente (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

Observa-se na maioria dos gêneros do grupo externo a ausência de basesfenóide, com exceção de *Ichthyotringa*.

Para ARRATIA (1997), a maioria dos teleósteos possui basesfenóide, estrutura ausente em Ostariophysi e Coregoninae (Salmonidae). Em contrapartida, BEGLE (1991) considera os salmonídeos portando um basesfenóide. A ausência desse osso em Ostariophysi e salmonídeos primitivos é interpretada por ARRATIA (1997) como perdas independentes.

TAVERNE (1991) afirma que a presença de basesfenóide é a condição primitiva em Dercetidae. Tal qual o órbito-esfenóide, este é um caráter de difícil verificação, pois raramente fossiliza. Foram então codificados e interpretados de forma semelhante. Os dercetídeos foram codificados como *missing data* e a presença de basesfenóide em *Ichthyotringa* é uma autapomorfia desse gênero.

Caráter 17 – Supra-orbital: ausente (0); presente (1) (ci = 1,0, ri = 1,0)

Com exceção de *Cimolichthys*, *Apateopholis* e *Ichthyotringa*, todo o grupo externo carece de supra-orbital. No primeiro gênero, foi verificada a presença do osso, porém nos outros dois táxons a estrutura não foi preservada. Em todos os dercetídeos o supra-orbital está ausente.

Actinoptergios primitivos (e.g., Pholidophoridae) possuem de três a cinco supra-orbitais, enquanto que formas derivadas possuem no máximo dois (e.g., *Salmo* Linnaeus, 1758). Teleósteos basais possuem, pelo menos, um supra-orbital e em teleósteos avançados esse osso não está presente. A perda desta estrutura é considerada derivada por CHALIFA (1989). Entretanto, no nível de generalidade desta análise, a ausência parece ser o estado primitivo, assim como descrito por TAVERNE (1991). De qualquer modo, há dúvidas quanto à validade deste caráter, devido também à dificuldade de preservação do osso. Os altos índices (ci = 1,0 e ri = 1,0) relacionados a este caráter podem ser explicados por sua interpretação como uma autapomorfia de *Cimolichthys*.

Caráter 18 – Forma do lacrimal: trapezoidal (0); espatulada (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

O lacrimal em forma trapezoidal está presente nos gêneros do grupo externo *Saurorhamphus* e *Eurypholis*. No grupo interno ele está presente apenas no gênero *Hastichthys* (Fig.5A). Para os outros gêneros do grupo externo (*Ichthyotringa*, *Cimolichthys*, *Apateopholis* e *Prionolepis*), assim como para *Dercetis*, *Cyranichthys*, *Pelargorhynchus*, *Rhynchodercetis* e *Dercetoides* do grupo interno, tal estrutura não foi preservada, não havendo assim descrição para esse osso. Desta forma, estes táxons foram codificados na presente análise como *missing data*. Em novo dercetídeo, observa-se a condição espatulada para o lacrimal, aqui interpretada como uma autapomorfia do gênero (Fig.5B).

Vários autores discordam quanto à forma e à presença desse osso nos dercetídeos. TAVERNE (1991), por exemplo, apresenta como uma condição primitiva da família a presença da série circumorbital completa (lacrimal, quatro infra-orbitais e dermesfenótico), não havendo informações quanto à forma do lacrimal. O estado derivado estaria presente em *Rhynchodercetis* e *Dercetoides*, sendo representado por uma forma peculiar em arpão. Entretanto, em ARAMBOURG (1954, p.104, fig.470) pode-se verificar em *Rhynchodercetis yovanovitchi* que o osso em forma de arpão é o palatino. Da mesma forma, em CHALIFA (1989, p.323, fig.7) observa-se

que o osso que a autora descreve para *Dercetoides* como palatino também apresenta forma de arpão, embora na reconstituição proposta a forma seja ligeiramente diferente. Optamos por considerar o palatino como nas observações de CHALIFA (1989) e ARAMBOURG (1954), ao invés da interpretação de TAVERNE (1991), uma vez que o palatino é um osso sem ornamentação e não apresenta canal sensorial, em contraposição ao que ocorre com o lacrimal.

Caráter 19 – Posição do componente ventral do suspensório: vertical (0); inclinado anteriormente (1) (ci = 0,50; ri = 0)

No grupo externo, a maioria dos gêneros apresenta o componente ventral do suspensório (representado nestes táxons exclusivamente pelo quadrado) posicionado verticalmente, exceto *Apateopholis* que possui o outro estado. Para os gêneros *Dercetis*, *Hastichthys* e *Pelargorhynchus* foi verificada a presença de suspensório vertical; já os gêneros *Dercetoides*, *Rhynchodercetis* e novo dercetídeo exibiram o suspensório inclinado anteriormente. No gênero *Cyranichthys*, este complexo anatômico não foi preservado, tendo sido codificado como *missing data*. ROSEN (1973) propõe para *Ichthyotringa* a presença de um suspensório inclinado, todavia concordamos com as observações de GOODY (1969) que aponta um suspensório vertical ou próximo a vertical para Ichthyotringidae.

Caráter 20 – Ectopterigóide: com dentes (0); sem dentes (1) (ci = 0,50; ri = 0)

Todo o grupo externo e os gêneros *Dercetis*, *Rhynchodercetis*, *Hastichthys* e *Pelargorhynchus* apresentaram o ectopterigóide dentado. *Dercetoides* e novo dercetídeo, por sua vez, possuem o ectopterigóide edêntulo. *Cyranichthys* foi codificado como *missing data*.

TAVERNE (1991) considera o ectopterigóide dentado como uma condição primitiva para a família e a condição derivada como uma autapomorfia de *Dercetoides*. Neste trabalho, verificou-se que a condição derivada (ectopterigóide sem dentes) foi adquirida de forma independente por *Dercetoides* e novo dercetídeo.

Caráter 21 – Endopterigóide: com dentes (0); sem dentes (1) (ci = 0,33; ri = 0,50)

Nos gêneros *Saurorhamphus* (do grupo externo) e também *Cyranichthys* e *Pelargorhynchus* (do grupo interno), a feição não pôde ser observada devido ao modo de fossilização. Os gêneros do grupo externo *Ichthyotringa*, *Cimolichthys* e *Apateopholis* apresentaram endopterigóide dentado, ao contrário de *Eurypholis* e *Prionolepis* que exibiram o endopterigóide edêntulo. No grupo interno, foi encontrado o estado “sem dentes” em *Dercetoides*, *Rhynchodercetis* e no novo dercetídeo e os gêneros *Hastichthys* e *Dercetis* exibiram o estado “com dentes”. A presença de dentes no endopterigóide é uma condição primitiva para teleosteos de um modo geral, verificando-se sua ausência em teleosteos avançados. GOODY (1969, p.46-47, fig.20) descreve e ilustra a face interna do suspensório mandibular de

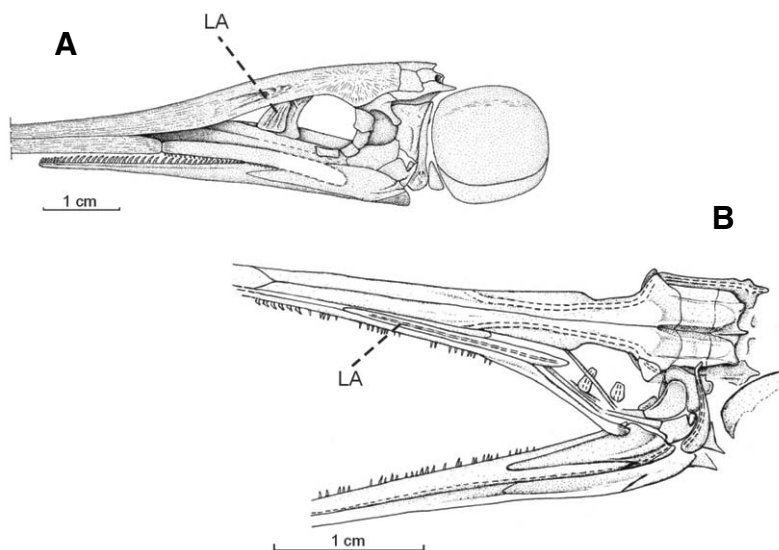


Fig.5- Forma do lacrimal: (A) trapezoidal em *Hastichthys gracilis* (Chalifa, 1989), modificado de TAVERNE (1991). (B) espatulado no novo dercetídeo da Bacia de Pelotas, modificado de FIGUEIREDO & GALLO (no prelo). (LA) lacrimal.

*Cimolichthys*, evidenciando a presença de uma grande placa dentígera ovalada, compreendendo dentes numerosos e diminutos. Feição similar é também verificada em *Dercetis*.

TAVERNE (1991) considera o endopterigóide com dentes a condição primitiva para a família Dercetidae e a perda dos dentes como uma sinapomorfia de *Rhynchodercetis* e *Dercetoides*. Na presente análise, porém, verificou-se que esta condição não representa uma sinapomorfia, porque além de ser encontrada em *Dercetoides*, *Rhynchodercetis* e no novo dercetídeo, também pode ser observada no grupo externo.

Caráter 22 – Pré-maxilar: com dentes (0); sem dentes (1) (ci = 0,50; ri = 0,50)

Todo o grupo externo e grande parte do grupo interno apresentaram a condição (0). Os gêneros *Rhynchodercetis*, *Hastichthys* e novo dercetídeo exibiram a condição (1).

Em Aulopiformes atuais, o pré-maxilar é o principal osso portando dentes.

TAVERNE (1991) considera a presença de dentes no pré-maxilar como uma condição primitiva para a família e a ausência, observada em *Rhynchodercetis* e *Hastichthys*, teriam sido adquiridas independentemente. Dentro desta análise, observa-se que a condição “sem dentes” aparece duas vezes. A primeira no clado (*Rhynchodercetis* + *Hastichthys*) e a segunda no novo dercetídeo que a teria adquirido de forma independente.

Caráter 23 – Extensão posterior do pré-maxilar: atingindo a órbita (0); não atingindo a órbita (1) (ci = 0,50; ri = 0,80)

A maioria dos gêneros do grupo externo apresenta o estado (0), com exceção de *Ichthyotringa* e *Apateopholis* que possuem o estado (1). A maior parte dos táxons do grupo interno exhibe o estado (1), com exceção de *Dercetis* e *Pelargorhynchus* nos quais a extremidade posterior do pré-maxilar atinge a órbita (estado 0).

Caráter 24 – Maxilar: com dentes (0); sem dentes (1) (ci = 0,33; ri = 0)

Quase todos os gêneros apresentaram a condição (0), ou seja, maxilar com dentes, com exceção de *Saurorhamphus* e *Cimolichthys*, no grupo externo, e *Cyranichthys*, no grupo interno.

Na maioria dos teleósteos primitivos recentes (*e.g.*, Elopiformes, Anguiliformes, Clupeiformes e Osteoglossomorpha) e nas formas fósseis, o maxilar possui dentes. Nos teleósteos mais derivados (*e.g.*, Salmoniformes e Pleuronectiformes), há uma perda destas estruturas. Em alguns Aulopiformes atuais, o maxilar encontra-se fusionado ao pré-maxilar nas formas adultas, dificultando a interpretação deste caráter.

TAVERNE (1991) aponta o maxilar com dentes como uma condição primitiva para a família. Na presente análise, essa interpretação foi corroborada.

Caráter 25 – Posição do maxilar: sobre o pré-maxilar (0); atrás do pré-maxilar (1) (ci = 0,50; ri = 0,66)

No grupo externo, *Ichthyotringa*, *Cimolichthys* e *Apateopholis* apresentam o maxilar localizado sobre o pré-maxilar, o que significa a condição (0); já em *Saurorhamphus*, *Eurypholis* e *Prionolepis* foi verificada a condição (1), caracterizada pela localização atrás do pré-maxilar. Quase todos os dercetídeos apresentaram a condição (1) (Fig. 6B), com exceção de *Dercetis* que possui a condição (0) (Fig. 6A).

ROSEN (1982) e ARRATIA (1997) sugerem que a condição primitiva para a maxila superior de teleósteos em geral é ter um pré-maxilar unido firmemente ao maxilar.

Caráter 26 – Dentes na maxila superior: pontudos (0); curvos; (1) curvos + pontudos (2) (ci = 0,50; ri = 0)

O gênero *Saurorhamphus* possui os dentes curvos na maxila superior, tendo sido codificado como estado (1). Os outros gêneros do grupo externo possuem os dentes pontudos. Para os Dercetidae *Rhynchodercetis*, *Hastichthys*, *Cyranichthys* e *Pelargorhynchus*, verificou-se o estado (0); *Dercetis* e *Dercetoides* exibem a condição (1); novo dercetídeo possui a condição (2), ou seja, dentes curvos + pontudos.

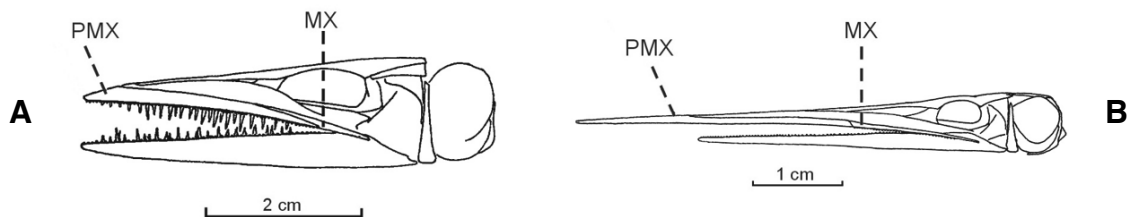


Fig. 6- Posição do maxilar: (A) sobre o pré-maxilar em *Dercetis triquetet* Pictet, 1850, modificado de GOODY (1969), (B) atrás do pré-maxilar em *Rhynchodercetis yovanovitchi* Arambourg, 1943, modificado de GOODY (1969). (PMX) pré-maxilar, (MX) maxilar.

Caráter 27 – Supramaxilar: ausente (0); presente (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

O grupo externo apresentou, em sua maioria, a condição (0), com exceção de *Cimolichthys* e *Ichthyotringa*. O primeiro exibiu a condição (1) e o segundo foi codificado como *missing data*. Em todos os dercetídeos, o supramaxilar está ausente.

Com relação ao gênero *Ichthyotringa*, GOODY (1969) descreve a maxila superior como sendo composta pelo pré-maxilar e maxilar, não mencionando a presença de supramaxilar. Entretanto na ilustração apresentada (GOODY, 1969, p.11, fig.3), há uma estrutura que poderia ser interpretada como o supramaxilar, embora deslocado da posição anatômica usual.

A ausência de supramaxilar é um caráter derivado para teleósteos *sensu lato*. Entretanto, neste trabalho, a escolha do grupo externo levou a uma interpretação diferente deste caráter, onde a presença é o estado derivado. Tal estado representa uma autapomorfia de *Cimolichthys*.

Caráter 28 – Extensão da mandíbula: atingindo a extremidade anterior do focinho (0); não atingindo a extremidade anterior do focinho (1) (ci = 0,50; ri = 0,50)

Todos os gêneros do grupo externo exibiram a condição (0). No grupo interno, *Dercetis*, *Dercetoides* (Fig.7A) e *Pelargorhynchus* a mandíbula estende-se até a extremidade anterior do focinho. Em *Rhynchodercetis* (Fig.7B), *Hastichthys* e novo dercetídeo o focinho ultrapassa o limite anterior da mandíbula. Em *Cyranichthys*,

o caráter foi codificado como *missing data*.

TAVERNE (1991) considera o comprimento da mandíbula menor que o comprimento do focinho como um caráter apomórfico adquirido de forma independente por *Hastichthys* e *Rhynchodercetis*. No presente trabalho, observa-se que o caráter surgiu de forma independente no novo dercetídeo e no clado (*Hastichthys* + *Rhynchodercetis*).

Caráter 29 – Dentes na mandíbula: curvos + retos (0); somente retos (1); somente curvos (2) (ci = 0,33; ri = 0,33)

No grupo externo, os gêneros *Ichthyotringa*, *Cimolichthys* e *Eurypholis* apresentaram o estado (0) do caráter, isto é, dentes curvos e retos na mandíbula. *Saurorhamphus* e *Apateopholis* possuem o estado (1), ou seja, apenas dentes retos. Em *Prionolepis*, foi verificado o estado (2), apenas dentes curvos. No grupo interno, os gêneros *Dercetis*, *Dercetoides* e novo dercetídeo exibiram o estado (2); *Hastichthys* e *Rhynchodercetis*, o estado (1); e *Pelargorhynchus*, o estado (0). O gênero *Cyranichthys* foi codificado como *missing data*.

ARRATIA (1997) afirma que o tamanho e a dentição na mandíbula são muito variáveis em teleósteos, mas a condição geral é a presença de dentes. Alguns teleósteos (*e.g.*, *Anaethalion* White, 1938, *Daitingichthys* Arratia, 1987, *Eichstaettia* Arratia, 1987 e *Elops*) possuem mandíbulas alongadas portando numerosos dentes viliformes cobrindo a margem oral.

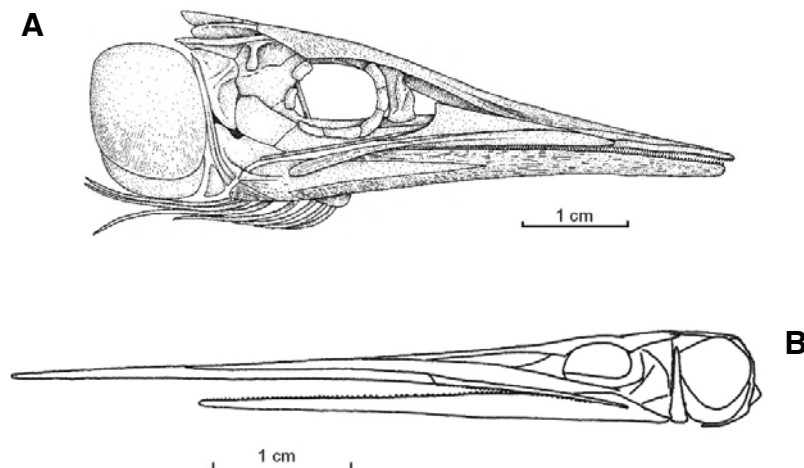


Fig.7- Extensão da mandíbula: (A) do mesmo tamanho do rostró em *Dercetoides venator* Chalifa, 1989, modificado de TAVERNE (1991), (B) menor que o rostró em *Rhynchodercetis giovanovitchi* Arambourg, 1943, modificado de GOODY (1969).

Caráter 30 – Tamanho dos dentes na maxila superior: mesma altura (0); alturas diferentes (1) (ci = 0,50; ri = 0,50)

A maioria dos táxons do grupo externo apresentou dentes de mesma altura na maxila superior, exceto *Prionolepis* no qual foi constatada a presença de dentes de alturas diferentes. A maior parte dos dercetídeos também apresentou a condição (0), com exceção de *Cyranichthys* e novo dercetídeo que exibiram a condição (1).

Caráter 31 – Tamanho dos dentes na mandíbula: alturas diferentes (0); mesma altura (1) (ci = 0,33; ri = 0,50)

No grupo externo, foi encontrada a condição (0), exceto nos gêneros *Apateopholis* e *Prionolepis*, que apresentaram a condição (1). Os dercetídeos exibiram a condição (1), exceto *Dercetis* que possui a condição (0) e *Cyranichthys* que foi codificado como *missing data*, uma vez que a mandíbula não está preservada nos exemplares referentes ao gênero.

Caráter 32 – Fileiras de dentes na maxila superior: 1 fileira (0); 2 ou mais fileiras (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

A maioria dos táxons do grupo externo apresentou o estado (0), com exceção de *Prionolepis* que exibiu o estado (1). No grupo interno, todos os dercetídeos apresentaram o estado (0). Portanto, esta condição representa uma autapomorfia deste gênero.

Caráter 33 – Fileiras de dentes na mandíbula: 2 ou mais (0); 1 fileira (1) (ci = 0,20; ri = 0)

A maior parte do grupo externo apresentou duas ou mais fileiras de dentes na mandíbula, exceto *Eurypholis* e *Apateopholis* que possuem apenas uma fileira. No grupo interno, os gêneros *Dercetis*, *Dercetoides* e *Hastichthys* apresentaram a condição (0). *Rhynchodercetis*, novo dercetídeo e *Pelargorhynchus* exibiram a condição (1). O gênero *Cyranichthys* foi codificado como *missing data*.

Caráter 34 – Flange no ângulo-articular: ausente (0); presente (1) (ci = 0,33; ri = 0,33)

Os gêneros do grupo externo *Ichthyotringa*,

*Saurorhamphus* e *Apateopholis* apresentam a condição (0). *Cimolichthys*, *Eurypholis* e *Prionolepis* exibiram a condição (1). Na maioria dos dercetídeos, foi verificada a presença de uma flange no ângulo-articular (Fig.8B), exceto *Dercetis* que manteve a condição (0) (Fig.8A) e *Cyranichthys* e *Pelargorhynchus* que foram codificados como *missing data*.

Caráter 35 – Forma do pré-opérculo: triangular (0); gutado (1); em forma de cachimbo (2); em forma de bastão (3) (ci = 0,60; ri = 0)

A maior parte do grupo externo apresenta o pré-opérculo triangular, exceto *Prionolepis* que apresenta esta estrutura em forma de gota. No grupo interno, os gêneros *Dercetis*, *Rhynchodercetis* e *Pelargorhynchus* possuem o estado (0) (Fig.9A); *Hastichthys* e *Cyranichthys* exibiram o estado (1) (Fig.9B); e o gênero *Dercetoides* e novo dercetídeo possuem os estados (2), pré-opérculo em forma de cachimbo (Fig.9C), e (3), pré-opérculo em forma de bastão (Fig.9D), respectivamente.

ARRATIA (1997) considera que primitivamente em actinoptérgios o pré-opérculo é um osso estreito e alongado dorso-ventralmente e suas margens dorsal e ventral não são bem definidas.

Caráter 36 – Opérculo: mais alto que longo (0); mais longo que alto (1) (ci = 0,50; ri = 0,50)

Todo o grupo externo exibiu a condição (0). A maioria dos dercetídeos também apresentou a condição (0), com exceção de *Hastichthys*, novo dercetídeo e *Cyranichthys* que apresentaram a condição (1), ou seja, opérculo mais longo que alto.

Caráter 37 – Espinho na margem posterior do opérculo: ausente (0); presente (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

A maioria dos táxons do grupo externo apresenta o estado (0), com exceção de *Saurorhamphus* e *Eurypholis* que exibiram o estado (1), caracterizado pela presença de espinho na margem posterior do opérculo (Fig.10A). Os membros do grupo interno também aparecem com estado (0) (Fig.10B), salvo *Pelargorhynchus* que foi codificado como *missing data*.

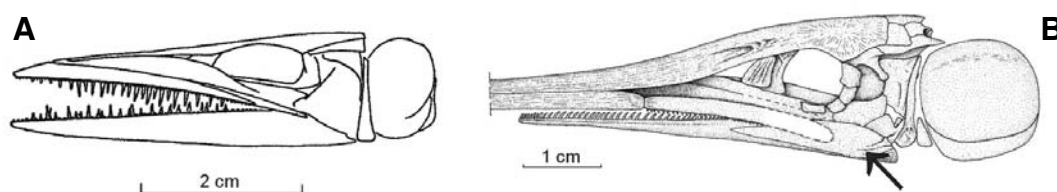


Fig.8- Flange no ângulo-articular: (A) ausente em *Dercetis triqueter* Pictet, 1850, modificado de GOODY (1969), (B) presente em *Hastichthys gracilis* (Chalifa, 1989), modificado de TAVERNE (1991). A seta indica o estado derivado do caráter.

Esse caráter representa uma sinapomorfia do clado (*Eurypholis* + *Saurorhamphus*). CHALIFA (1985) descreve para *Saurorhamphus judeaensis* Chalifa, 1985 uma crista longitudinal que atravessa a face medial do osso e termina em um pequeno espinho posterior. GOODY (1969) aponta para *Eurypholis boissieri* uma forte crista que cruza a face interna do osso e termina no ângulo posterior num curto espinho. Tal feição é semelhante à encontrada em enchodontídeos.

Caráter 38 – Crista no opérculo: presente (0); ausente (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

Todo os representantes do grupo externo apresentam a condição (0) (Fig.11A) e todos os gêneros do grupo interno apresentam a condição (1) (Fig.11B). A ausência de crista no opérculo é, portanto, uma sinapomorfia de Dercetidae.

A condição observada no grupo externo é caracterizada pela presença de uma crista que atravessa horizontalmente a face interna do opérculo, que, por vezes, torna-se visível por transparência em sua face externa. Embora para *Ichthyotringa* e *Apateopholis* não haja uma descrição da crista, a mesma é facilmente observada nas ilustrações de GOODY (1969).

Caráter 39 – Interopérculo: ausente (0); presente (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

A maioria dos representantes do grupo externo

apresenta a condição (0), com exceção de *Ichthyotringa* no qual, segundo GOODY (1969), o interopérculo parece estar presente. Entretanto, nesta análise optou-se por codificá-lo como *missing data*. A maioria dos dercetídeos apresenta a condição (1), com exceção de *Dercetis* e *Pelargorhynchus* que mantiveram a condição (0) e *Cyranichthys*, codificado como *missing data*.

Para CHALIFA (1989), a presença de um interopérculo é generalizada em teleósteos, sendo portanto considerada primitiva e sua ausência, derivada. TAVERNE (1991) aponta a condição “interopérculo reduzido” como primitiva para Dercetidae.

Considerando o nível de generalidade da presente análise, a ausência parece ser uma condição primitiva, principalmente tendo em vista o grupo externo escolhido. A sua presença, no senso dos dercetídeos, foi interpretada como uma sinapomorfia do clado ((novo dercetídeo + *Cyranichthys*) + (*Rhynchodercetis* + (*Hastichthys* + *Dercetoides*))), embora em *Cyranichthys* tal estrutura não tenha sido verificada, devido à escassez e às condições de preservação do material.

Caráter 40 – Mesocoracóide: presente (0); ausente (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

Os táxons do grupo externo, *Ichthyotringa* e *Apateopholis* apresentam a condição (0). *Cimolichthys* e *Prionolepis* foram codificados como *missing data*. No entanto, *Saurorhamphus* e

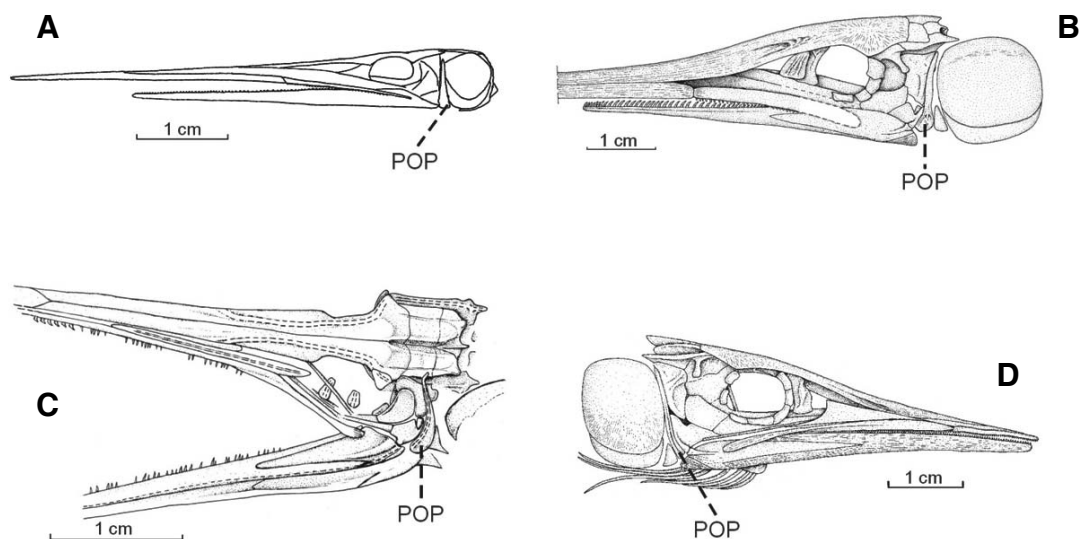


Fig.9- Forma do pré-opérculo: (A) triangular em *Rhynchodercetis yovanovitchi* Arambourg, 1943, modificado de GOODY (1969), (B) guttado em *Hastichthys gracilis* (Chalifa, 1989), modificado de TAVERNE (1991), (C) em forma de cachimbo no novo dercetídeo da Bacia de Pelotas, modificado de FIGUEIREDO & GALLO (no prelo). (D) em forma de bastão em *Dercetoides venator* Chalifa, 1989, modificado de TAVERNE (1991). (POP) pré-opérculo.

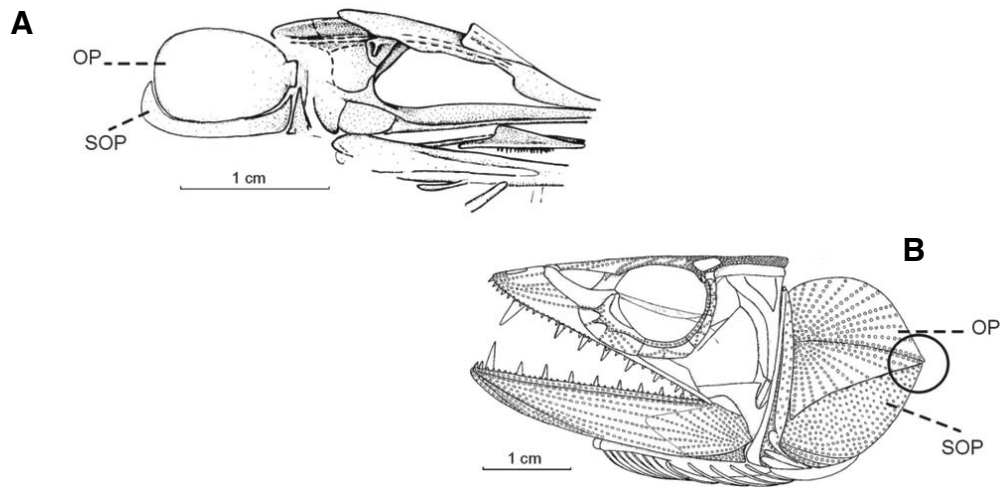


Fig.10- Espinho na margem posterior do opérculo: (A) ausente no novo dercetídeo da Bacia de Pelotas, modificado de FIGUEIREDO & GALLO (no prelo), (B) presente em *Eurypholis boissieri* Pictet, 1850, modificado de GOODY (1969). (OP) opérculo, (SOP) subopérculo.

*Eurypholis* exibiram a condição (1) assim como todos os representantes do grupo interno.

Para TAVERNE (1991), a ausência de mesocoracóide é uma condição primitiva para a família Dercetidae.

A presença de mesocoracóide é observada em teleósteos menos avançados como, por exemplo, Clupeiformes e Cypriniformes, sendo portanto considerada uma condição primitiva. Em Clupeiformes fósseis, o mesocoracóide é um osso fino e de difícil preservação, mas pode ser observado em *Audenaerdia casieri* Taverne, 1997 (TAVERNE, 1997). A ausência de mesocoracóide pode ser verificada em

galaxiídeos, *Aplochiton* Jenyns, 1842, *Lovettia* McCulloch, 1915, retropinídeos, *Lepidogalaxias* Mees, 1961, salangídeos, escocóides, batilagídeos, *Leptoderma* Vaillant, 1886, *Opisthoproctus* Vaillant, 1888 e *Bathyprión* Marshall, 1966 (JOHNSON & PATTERSON, 1996). Os batilagídeos considerados na análise de BEGLE (1992) foram *Bathylagus wesethi* (Bolin, 1938) e *Dolicholagus longirostris* Maul, 1948, ambos carecendo de mesocoracóide, mas esta estrutura está presente, segundo KOBLYANSKY (1986 *apud* JOHNSON & PATTERSON, 1996), em outros representantes do grupo (*Bathylagichthys* Kobylansky, 1986 e *Melanolagus* Kobylansky, 1986).

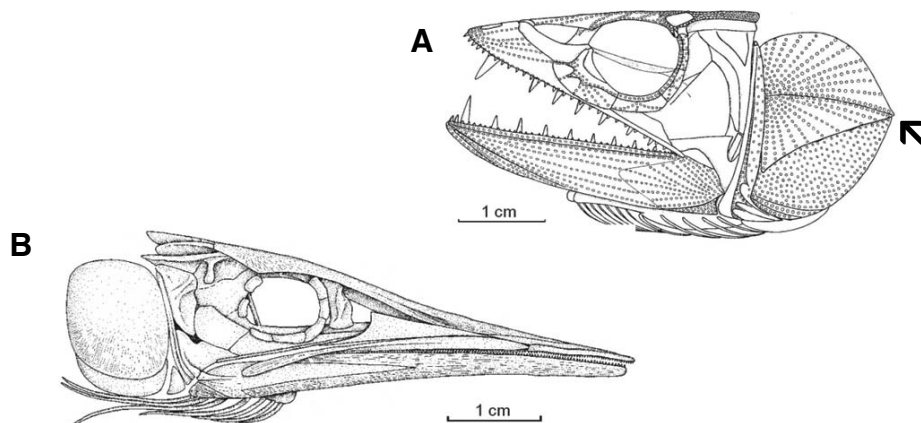


Fig.11- Crista no opérculo: (A) presente em *Eurypholis boissieri* Pictet, 1850, modificado de GOODY (1969), (B) ausente em *Dercetoides venator* Chalifa, 1989, modificado de CHALIFA (1989). A seta indica o estado primitivo do caráter.

Caráter 41 – Escápula e coracóide: separados (0); co-ossificados (1) (ci = 0,50; ri = 0)

A maior parte dos membros do grupo externo apresenta o estado (0), com exceção de *Prionolepis* que apresentou o estado (1) e *Cimolichthys* que foi codificado como *missing data*. No grupo interno, *Rhynchodercetis* aparece com a condição (0); *Dercetoides*, com a condição (1); e o restante do grupo interno foi codificado como *missing data*.

TAVERNE (1991) sugere que a presença de escápula e coracóide é uma condição primitiva para a família.

Caráter 42 – Número de vértebras: menor ou igual a 45 (0); mais de 45 (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

A maioria dos representantes do grupo externo apresenta o estado (0), com exceção de *Cimolichthys* que possui o estado (1) do caráter. Quase todos os dercetídeos exibiram mais de 45 vértebras, exceto *Cyranichthys* e novo dercetídeo cujas colunas vertebrais não foram completamente preservadas, sendo então codificados como *missing data*.

TAVERNE (1991) considera a presença de numerosas vértebras com curtos espinhos neurais e hemais como uma condição primitiva para os dercetídeos.

Caráter 43 – Processos transversos: 1 par (0); 2 pares (1) (ci = 0,50; ri = 0,66)

Todos os gêneros do grupo externo apresentaram um par de processos transversos em cada centro vertebral abdominal (Fig. 12A). Em *Dercetis*, *Cyranichthys* e *Pelargorhynchus* este foi também o estado encontrado. Os demais gêneros de Dercetidae (novo dercetídeo, *Hastichthys*, *Rhynchodercetis* e *Dercetoides*) exibiram o estado (1), ou seja, dois pares de processos transversos proeminentes em cada

centro vertebral abdominal (Fig. 12B).

ROSEN (1973) aponta uma semelhança entre *Rhynchodercetis* e sinodontídeos atuais, por apresentarem dois pares de processos transversos projetados horizontalmente. Obviamente o trabalho de ROSEN (1973) não inclui os gêneros *Dercetoides*, *Hastichthys* e novo dercetídeo por ser anterior às descrições dos mesmos.

CHALIFA (1989) interpreta a presença de dois pares de processos transversos como uma sinapomorfia do clado formado por *Dercetoides* e *Rhynchodercetis* (= *Hastichthys*).

Caráter 44 – Espinhos neurais: bem desenvolvidos (0); muito reduzidos (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

Todos os membros do grupo externo apresentam a condição (0) (Fig. 13A). Em contrapartida, todos os dercetídeos apresentam a condição (1) (Fig. 13B).

A redução dos espinhos neurais é uma condição somente observada em Dercetidae, não tendo sido proposta para nenhuma outra família de Aulopiformes. TAVERNE (1991) aponta a presença de um espinho neural muito reduzido como uma condição primitiva para a família. Em contraste, CHALIFA (1989) propõe que esta seja a condição derivada, estando ausente em *Dercetis* e *Pelargorhynchus*, porém sustentando o clado formado por (*Dercetoides* + *Rhynchodercetis*). Entretanto, no presente trabalho, verificou-se que a condição derivada, ou seja, a presença de espinhos neurais muito reduzidos, ocorre em todos os gêneros da família Dercetidae, sendo portanto uma sinapomorfia do táxon.

Caráter 45 – Posição das nadadeiras peitorais: baixa no flanco (0); alta no flanco (1) (ci = 0,33; ri = 0,50)

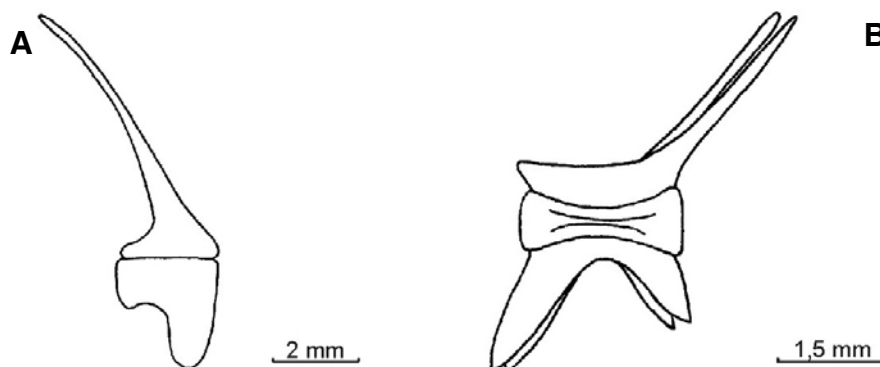


Fig. 12- Processos transversos: (A) um par em *Eurypholis boissieri* Pictet, 1850, modificado de GOODY (1969) (vértebra em vista lateral direita), (B) dois pares em *Rhynchodercetis yovanovitchi* Arambourg, 1943, modificado de TAVERNE (1987) (vértebra em vista lateral esquerda).



A posição das nadadeiras peitorais baixa no flanco é reconhecida pela localização do seu último raio abaixo do nível da borda ventral do opérculo; e a posição alta no flanco, pela localização do último raio no nível da borda ventral do opérculo ou um pouco acima desta. A maioria dos membros do grupo externo apresentou o estado (0), com exceção de *Eurypholis* e *Saurorhamphus* que possuem nadadeiras peitorais em posição alta no flanco (estado 1). No grupo interno, *Pelargorhynchus* exibe o estado (0); *Dercetis*, *Dercetoides*, *Rhynchodercetis* e *Hastichthys* possuem o estado (1); *Cyranichthys* e novo dercetídeo foram codificados como *missing data*, pois as nadadeiras peitorais não foram preservadas em nenhum dos espécimes.

Segundo CHALIFA (1989), a presença de nadadeiras peitorais em posição baixa no flanco presente em Cimolichthyidae é uma condição primitiva e a presença destas em posição alta no flanco é uma sinapomorfia do clado formado por (*Dercetoides* + *Rhynchodercetis*).

Caráter 46 – Posição relativa das nadadeiras pélvicas: anterior à origem da nadadeira dorsal (0); oposta à nadadeira dorsal (1); posterior à origem da nadadeira dorsal (2) (ci = 0,40; ri = 0,25)

*Ichthyotringa*, *Saurorhamphus* e *Eurypholis* apresentam a condição (0), onde as nadadeiras pélvicas estão inseridas anteriormente à origem da nadadeira dorsal; *Cimolichthys* e *Apateopholis* possuem a condição (1), na qual as pélvicas são opostas à dorsal; e *Prionolepis* exibe a condição (2), onde as pélvicas estão inseridas posteriormente à origem da dorsal. No grupo interno, *Dercetis*, *Rhynchodercetis*, *Cyranichthys* e *Pelargorhynchus* apresentam a condição (1); *Dercetoides* e *Hastichthys* possuem a condição (2); e novo

dercetídeo foi codificado como *missing data*.

Para TAVERNE (1991), as nadadeiras pélvicas em posição oposta à dorsal é uma condição primitiva para Dercetidae.

ARRATIA (1997) afirma que a origem da nadadeira dorsal é geralmente localizada no meio do comprimento total do peixe, quase em frente à origem das pélvicas, embora existam algumas variações nesse padrão. Em peixes de corpo alongado, as nadadeiras dorsal e anal são posteriormente localizadas, estando mais próximas à nadadeira caudal do que às pélvicas, como ocorre em certos osteoglossomorfos e clupeomorfos. A origem da nadadeira dorsal localizada anteriormente à das pélvicas é interpretada pela autora como uma condição apomórfica para teleósteos a partir do período Jurássico.

Caráter 47 – Comprimento da nadadeira dorsal: curta (0); longa (1) (ci = 0,50; ri = 0,50)

A condição curta é definida pela presença de menos do que 30 raios na nadadeira dorsal; a condição longa é relativa à presença de 30 ou mais raios.

Todos os táxons do grupo externo apresentam o estado (0). A maioria dos gêneros do grupo interno também apresenta o estado (0), com exceção de *Dercetis*, *Cyranichthys* e *Pelargorhynchus*, que exibem o estado (1), ou seja, nadadeira dorsal longa e ocupando a maior parte do dorso. Novo dercetídeo foi codificado como *missing data*, uma vez que a nadadeira dorsal não foi preservada.

GOODY (1969) descreve para *Dercetis* uma nadadeira dorsal alongada, composta aproximadamente de 35 raios e ocupando o terço médio do dorso. Em *Pelargorhynchus* a nadadeira dorsal ocupa praticamente metade do comprimento do dorso e é composta por 64 raios.

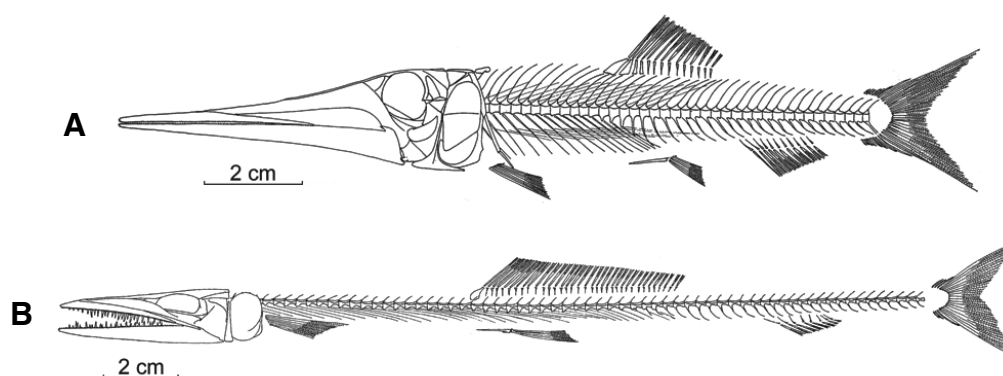


Fig. 13- Espinhos neurais: (A) bem desenvolvidos em *Apateopholis laniatus* (Davis, 1887), modificado de GOODY (1969), (B) muito reduzidos em *Dercetis triqueter* Pictet, 1850, modificado de GOODY (1969).

Em *Cyranichthys ornatissimus* a nadadeira dorsal é muito longa e se estende por uma parte considerável do dorso. Um fragmento do tronco permite a verificação de 32 raios, porém a nadadeira não está completa (TAVERNE, 1987).

Caráter 48 – Contato ente os hipurais 2-3: livre (0); sutura convoluta (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

A maioria dos representantes do grupo externo apresenta a condição (0) (Fig. 14A), com exceção de *Apateopholis* que foi codificado como *missing data*. No grupo interno, *Dercetoides*, *Rhynchodercetis* e *Hastichthys* exibem a condição (1) (Fig. 14B) e *Dercetis*, *Cyranichthys*, novo *dercetideo* e *Pelargorhynchus* foram codificados como *missing data*, uma vez que o endoesqueleto caudal encontra-se pobremente preservado.

CHALIFA (1989) considera a presença de uma sutura convoluta entre os hipurais 2 e 3 como uma condição derivada, que sustentaria o clado (*Dercetoides* + *Rhynchodercetis*), estando incluído *Hastichthys gracilis*, descrito pela autora como *Rhynchodercetis gracilis*. Para *Dercetoides*, ela descreve uma sutura entre os hipurais 2 e 3, sendo que estas estruturas são livres. Já para *Rhynchodercetis gracilis* (= *Hastichthys gracilis*), ambos os hipurais encontram-se fusionados. TAVERNE (1991) sugere que a presença da sutura convoluta é uma sinapomorfia do clado (*Hastichthys* + (*Pelargorhynchus* + (*Rhynchodercetis* + *Dercetoides*))), embora CHALIFA (1989) considere tal feição ausente em *Pelargorhynchus* e, até mesmo, em qualquer outro teleósteo fóssil. Na presente análise, verificou-se que esta condição é uma sinapomorfia do clado (*Dercetoides* + (*Rhynchodercetis* + *Hastichthys*)). Assim como CHALIFA (1989), optou-se por considerar tal

caráter como desconhecido para *Pelargorhynchus*.

Caráter 49 – Escamas no corpo: presentes (0); ausentes (1) (ci = 0,25; ri = 0)

Nos táxons do grupo externo, *Ichthyotringa*, *Saurorhamphus* e *Prionolepis* apresentam escamas no corpo, enquanto que em *Cimolichthys*, *Eurypholis* e *Apateopholis* elas estão ausentes. A maioria dos membros do grupo interno exhibe a condição (1), com exceção de *Pelargorhynchus* que aparece com a condição (0).

A presença de escamas no corpo e na linha lateral é uma condição primitiva para Aulopiformes. Dentro desse táxon, somente alepisaurídeos e giganturídeos não possuem escamas nem no corpo, nem na linha lateral (BALDWIN & JOHNSON, 1996).

TAVERNE (1991) considerou a ausência de escamas como uma condição primitiva para Dercetidae e a presença em *Pelargorhynchus* como uma condição derivada. Para CHALIFA (1989), este caráter é interpretado como uma sinapomorfia do clado *Dercetoides* + *Rhynchodercetis*. No presente trabalho, a presença é considerada primitiva e a ausência não sustenta nenhum clado, já que foi verificada também nos gêneros do grupo externo.

Caráter 50 – Escudos no flanco: ausentes (0); triangular (1); cordiforme (2); tripartido (3) (ci = 0,60; ri = 0,60)

No grupo externo, este caráter apresentou uma grande variação. Os gêneros *Ichthyotringa*, *Apateopholis* e *Prionolepis* não possuem escudos ao longo do flanco; enquanto que *Saurorhamphus* e *Eurypholis* apresentam a condição (1), ou seja, escudos triangulares (Fig. 15A); e *Cimolichthys* exibiu o estado (2), com a presença de escudos cordiformes. A maioria

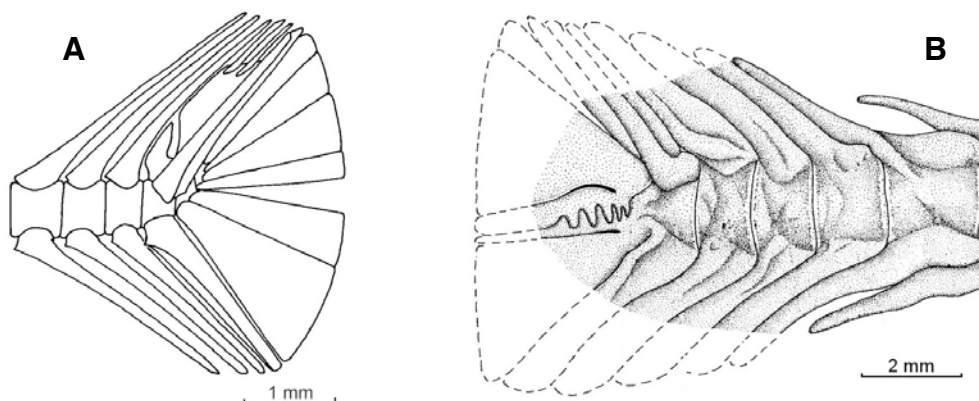


Fig. 14- Contato entre os hipurais 2-3: (A) livre em *Ichthyotringa furcata* (Agassiz, 1844), modificado de GOODY (1969), (B) sutura convoluta em *Hastichthys gracilis* (Chalifa, 1989), modificado de TAVERNE (1991).

dos táxons do grupo interno apresentou escudos tripartidos nos flancos (estado 3) (Fig.15C), com exceção de *Cyranichthys*, que possui o estado (1) e *Pelargorhynchus* que apresenta o estado (2) (Fig.15B).

Caráter 51 – Número de fileiras de escudos nos flancos: ausentes (0); 1 (1); 2 ou mais (2) (ci = 0,66; ri = 0,83)

*Ichthyotringa*, *Apateopholis* e *Prionolepis* apresentam o estado (0); *Saurorhamphus* e *Eurypholis* possuem o estado (1), ou seja, uma fileira de escudos ao longo dos flancos; e *Cimolichthys* apresenta o estado (2), caracterizado pela presença de duas fileiras ou mais ao longo dos flancos. No grupo interno, *Dercetis*, *Cyranichthys*, novo dercetídeo e *Pelargorhynchus* exibem o estado (2), enquanto que *Dercetoides*, *Rhynchodercetis* e *Hastichthys* possuem o estado (1).

TAVERNE (1991) afirma que a presença de três ou quatro fileiras de escudos trirradiados em cada lado do corpo é uma condição primitiva. Por outro lado, o autor propõe que a presença de somente uma fileira de escudos nos flancos, ao longo da linha lateral, representa uma sinapomorfia do clado (*Hastichthys* + (*Pelargorhynchus* + (*Rhynchodercetis* + *Dercetoides*))).

Caráter 52 – Fileiras de escudos no dorso: ausentes (0); presentes (1) (ci = 1,0; ri = 1,0)

A maioria dos táxons do grupo externo não apresenta escudos no dorso (estado 0), com exceção

de *Saurorhamphus* e *Eurypholis* que exibem o estado (1). Grande parte do grupo interno possui a condição (0), exceto novo dercetídeo que foi codificado como *missing data*. A condição (1), ou seja, a presença de escudos no dorso foi aqui interpretada como uma sinapomorfia de *Eurypholis* e *Saurorhamphus*.

ROSEN (1973) descreve para os gêneros *Enchodus* Agassiz, 1835, *Paleolycus* von der Marck, 1863, *Eurypholis* e *Saurorhamphus* a presença de escamas pré-dorsais medianas. GOODY (1969) descreve para *Eurypholis boissieri* a presença de três grandes escudos dérmicos entre o occipício e a nadadeira dorsal no meio do dorso. Esses escudos dorsais são de forma oval e portam estrias longitudinais medianas em sua superfície dorsal. Cada escudo é ornamentado dorsalmente com círculos concêntricos de tubérculos. Os escudos se sobrepõem suavemente e se estendem até a origem da nadadeira dorsal. Esses escudos parecem ter associados a eles um canal sensorial dorsal mediano, o qual passa para o supra-occipital e possivelmente passa através desses três escudos dorsais. Para *Saurorhamphus*, esses escudos são em número de seis, grandes, ovóides e ornamentados com uma estria longitudinal mediana e também por anéis concêntricos de pequenos tubérculos. Tal feição é semelhante à observada em enchodontídeos, nos quais existe uma redução do número de escudos.

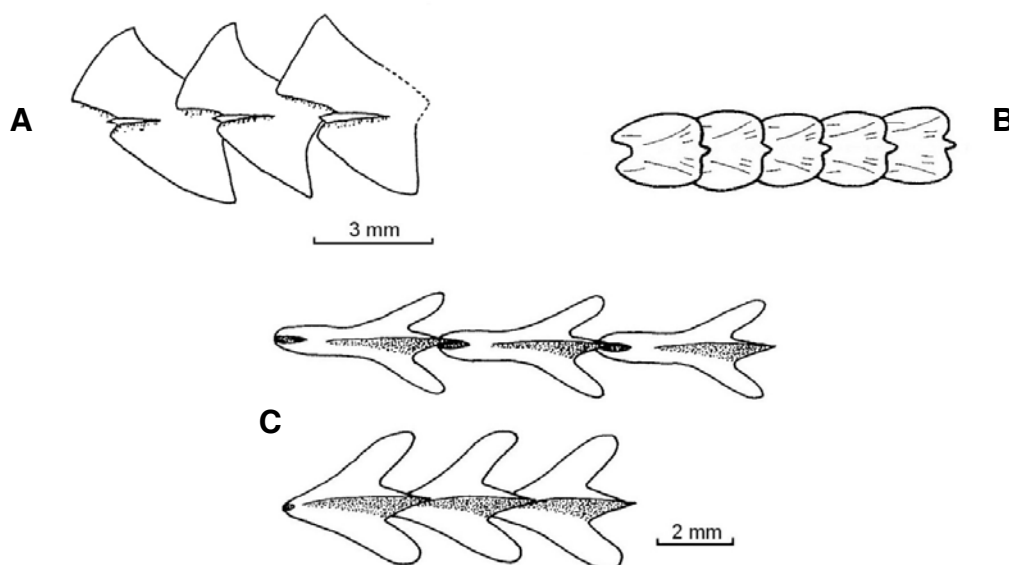


Fig.15- Escudos nos flancos: (A) triangular em *Saurorhamphus judeaensis* Chalifa, 1985, modificado de CHALIFA (1985), (B) cordiforme em *Pelargorhynchus dercetiformis* von der Marck, 1858, modificado de GOODY (1969) (original sem escala), (C) tripartido em *Dercetoides venator* Chalifa, 1989, modificado de CHALIFA (1989).

## RESULTADOS

As análises realizadas em ambos os programas de parcimônia obtiveram o mesmo resultado: uma única árvore com a mesma topologia e mesmos índices de consistência e retenção ( $L=126$ ;  $ci=0,50$  e  $ri=0,54$ ). A topologia encontrada foi (*Dercetis* + (*Pelargorhynchus* + ((novo dercetídeo + *Cyranichthys*) + (*Dercetoides* + (*Rhynchodercetis* + *Hastichthys*))))), sendo esta compatível com a distribuição geográfica e geológica dos gêneros (Fig.16A).

A família Dercetidae se comporta como um grupo monofilético, sendo suportado por duas sinapomorfias: ausência de crista no opérculo (caráter 38) e espinho neural muito reduzido (caráter 44). No programa PAUP, soma-se a esses dois caracteres o caráter 48 (sutura convoluta entre os hipurais 2 e 3), também considerado uma sinapomorfia. Na verdade, este caráter só é verificado nos gêneros *Rhynchodercetis*, *Hastichthys* e *Dercetoides*, tendo sido codificado para os demais gêneros como *missing data* (representados por um "?"). Entretanto, o programa interpretou o caráter como uma sinapomorfia de toda a família, ou seja, os *missing data* foram codificados como "1" (estado derivado). No programa Hennig86, este caráter se comporta como uma sinapomorfia do clado (*Dercetoides*+ (*Rhynchodercetis* + *Hastichthys*)).

*Dercetis* e *Pelargorhynchus* aparecem como gêneros basais de Dercetidae, sendo *Dercetis* o mais primitivo. O clado (novo dercetídeo + *Cyranichthys*) é bem corroborado. Entretanto podem-se observar interpretações diferentes para o mesmo caráter. Considerando o resultado do programa Hennig86, verifica-se que o caráter 18 (lacrima espatulado) é uma autapomorfia do novo dercetídeo. No entanto, no programa PAUP tal caráter é uma sinapomorfia do clado e o *missing datum* codificado para *Cyranichthys* foi interpretado como uma apomorfia. A interpretação obtida através do programa Hennig86 parece ser metodologicamente mais apropriada e, embora haja incongruência na interpretação deste caráter, outros caracteres sustentam o clado (novo dercetídeo + *Cyranichthys*). São eles: caráter 4 [estado 2 (ornamentação do teto craniano em forma de estrias)]; 10 [estado 1 (parietal longo)]; 11 [estado 1 (crânio médio-parietal)]; 30 [estado 1 (dentes na maxila superior com alturas diferentes)]. A maioria dos caracteres apresenta  $ci = 0,50$  em ambos os programas, com exceção do caráter 4 no programa Hennig86 ( $ci = 0,30$ ).

Nos gêneros *Dercetoides*, *Rhynchodercetis* e *Hastichthys*, alguns caracteres apresentaram

diferentes distribuições nas duas análises. No programa Hennig86, o caráter 48 (sutura convoluta entre os hipurais 2 e 3) é uma sinapomorfia do clado, porém o programa PAUP posiciona o caráter 48 no nó mais basal da família, ou seja, como uma sinapomorfia dos Dercetidae, pois os *missing data* dos outros gêneros são tratados como apomorfias. Da mesma forma, o caráter 8 (borda posterior do frontal terminando no nível do espinho do autoesfenótico) possui distintas interpretações: no Hennig86, a apomorfia surgiu independentemente em *Dercetoides* e *Hastichthys*; no PAUP, ele aparece na base do clado e a sua ausência em *Rhynchodercetis* é tratada como uma perda secundária.

O clado (*Rhynchodercetis* + *Hastichthys*) é sustentado por uma sinapomorfia (caráter 7: espinho do autoesfenótico voltado para trás), além dos caracteres 4, 20, 22 e 29, que apresentaram  $ci$  próximos a 0,50.

Em alguns caracteres, condições sabidamente primitivas para níveis mais abrangentes se comportaram na presente análise como condições derivadas para o grupo interno, como é o caso dos caracteres 11 e 27 (extensão do supra-occipital separando os parietais e presença de supramaxilar, respectivamente). Isto pode ser explicado pela eleição do grupo externo, onde os táxons escolhidos possuem características derivadas.

Ainda com relação aos táxons do grupo externo, os Cimolichthyoidea revelaram ser um grupo parafilético, com um dos gêneros, *Prionolepis*, indo para o grupo externo próximo, formando um clado com os Enchodontoidea *Eurypholis* e *Saurorhamphus*; o outro gênero, *Cimolichthys*, permaneceu como o táxon mais basal.

## DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Os resultados aqui obtidos discordam, em parte, daqueles apresentados nas análises previamente propostas por outros autores (Fig.16B-C).

Na análise filogenética de CHALIFA (1989), *Rhynchodercetis* e *Dercetoides* compartilham cinco sinapomorfias: uma quase completa redução do espinho neural do centro pré-dorsal; dois pares de processos transversos em cada vértebra pré-caudal; nadadeira peitoral situada no meio do corpo; sutura convoluta entre o segundo e terceiro hipurais; e corpo desprovido de escamas exceto por uma fileira ao longo da linha lateral. Este clado e mais *Pelargorhynchus* formam um novo clado sustentado

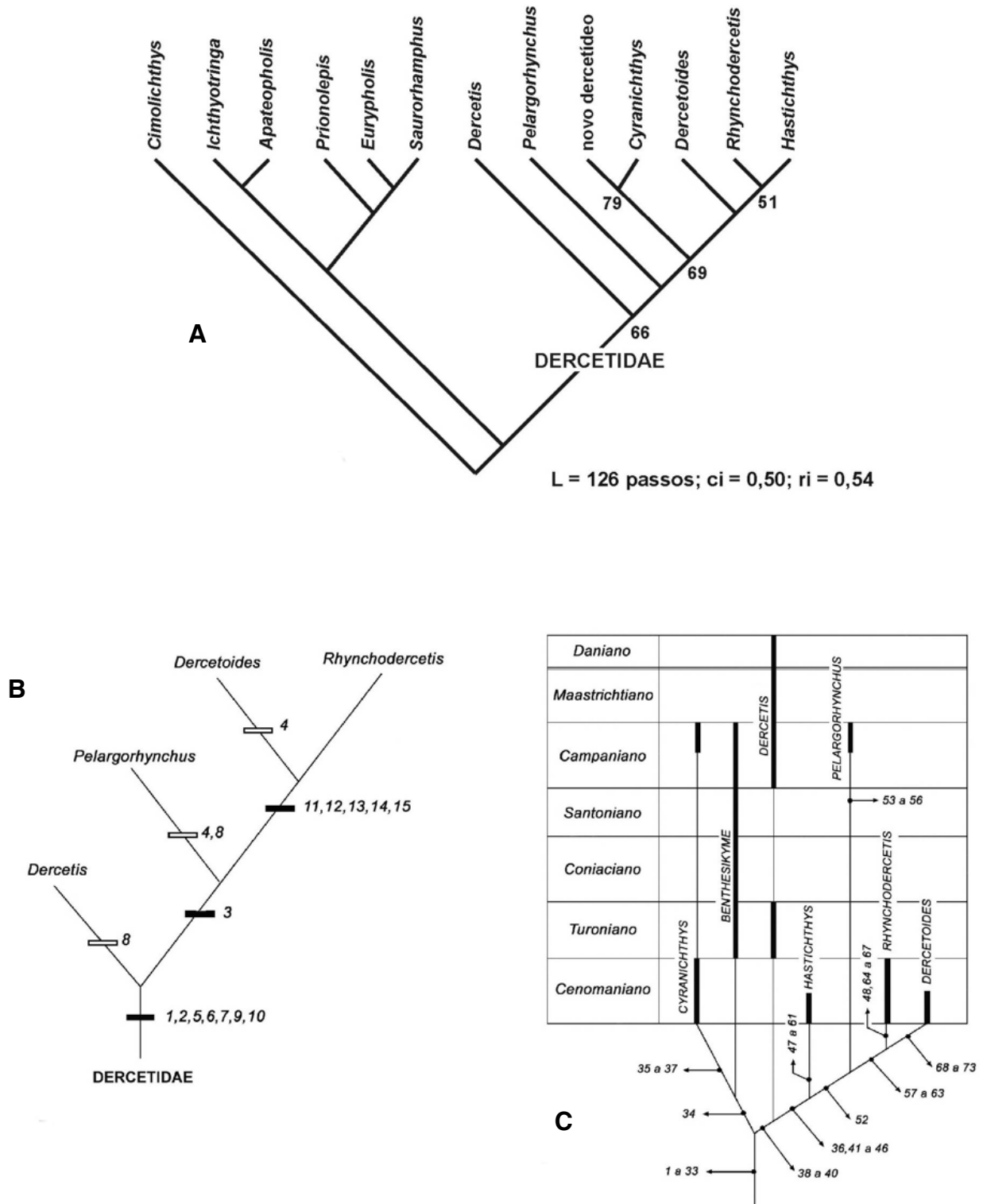


Fig. 16- Diferentes propostas filogenéticas para os Dercetidae: (A) presente proposta (os números nos clados representam os valores de *bootstrap* em porcentagem), (B) CHALIFA (1989), (C) TAVERNE (1991).

por uma sinapomorfia: pterótico se projetando atrás do nível do occipício. *Dercetoides* e *Pelargorhynchus* teriam adquirido de forma independente o seguinte caráter: fossa pós-temporal descoberta. O clado formado por (*Pelargorhynchus* + (*Dercetoides* + *Rhynchodercetis*)) é grupo-irmão de *Dercetis* baseado em sete sinapomorfias que comprovariam o monofiletismo do grupo. São elas: corpo alongado e baixo, cabeça alongada e estreita, vômer sem dentes, ausência de supra-orbital, ausência de supramaxilar, vértebra pré-caudal anterior alongada, costelas sustentadas pelo proeminente processo transversal. *Dercetis* e *Pelargorhynchus* também teriam adquirido de forma independente um caráter: a ausência de interopérculo.

TAVERNE (1991) utilizou 33 caracteres para definir o que ele considerou intuitivamente como condição primitiva para Dercetidae. Nesta análise, o autor incluiu o gênero *Benthesikyme*, considerando-o como o gênero mais primitivo, por possuir a maioria (senão todos) destes 33 caracteres. Adicionalmente, *Benthesikyme* foi considerado grupo-irmão de *Cyranichthys*, tendo como base uma única feição derivada: o estreitamento abrupto dos frontais antes do nível do esfenótico. *Dercetoides* e *Rhynchodercetis* também teriam uma relação de grupo-irmão, compartilhando seis caracteres derivados: dentes muito pequenos nas bordas da boca e no palato; endopterigóide edêntulo; um peculiar lacrimal em forma de cabeça de arpão; segundo ao quinto infra-orbital e dermesfenótico perdidos; pós-temporal reduzido a duas hastes; supracleito em forma de bastão; dois pares de processos hemais nas vértebras abdominais e caudais. Este grupo, junto com *Pelargorhynchus*, formaria um outro grupo sustentado por somente uma feição derivada: fossa pós-temporal descoberta. Este clado seria grupo-irmão de *Hastichthys*, o novo gênero proposto pelo autor, baseado em seis sinapomorfias: mesetmóide com extremidade anterior aguda; aumento do comprimento do ectopterigóide e do endopterigóide; vértebras pré-ural 1 e ural 1 fusionadas; sutura convoluta entre os hipurais 2 e 3; somente uma fileira de escudos de cada lado ao longo da linha lateral; dois pares de processos hemais nas vértebras abdominais. O clado anterior mais *Dercetis* formariam um grupo maior suportado por três sinapomorfias: perda do último raio branquiostégio; parietais pequenos e completamente separados pelo supra-occipital; mesetmóide tornando-se largamente bifurcado posteriormente para flanquear as extremidades

anteriores dos frontais. Este clado seria grupo-irmão do clado formado por *Cyranichthys* e *Benthesikyme*. Em ambos os trabalhos, os autores não forneceram uma matriz de dados, tampouco apresentaram a polarização dos estados de caráter. A não utilização de uma metodologia explícita nestas análises compromete o resultado da proposta filogenética.

#### AGRADECIMENTOS

A Alexander W.A. Kellner (Museu Nacional - Rio de Janeiro), Hugo Ricardo Secioso Santos (Universidade do Estado do Rio de Janeiro) e Ricardo Zaluar Passos Guimarães (RJ) pelas sugestões; e a Christopher Fielitz (Department of Biology, Emory & Henry College) pelas discussões sobre anatomia e filogenia dos Dercetidae. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), através de uma bolsa de Iniciação Científica a H.M.A. da Silva (PIBIC-CNPq), no período de agosto/2003 a maio/2004.

#### REFERÊNCIAS

- AGASSIZ, L., 1834. Abgerissene Bemerkungen über fossile Fische. **Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde**, Stuttgart, **4**:379-390.
- ARAMBOURG, C., 1943. Note préliminaire sur quelques poissons fossiles nouveaux. **Bulletin de la Société Géologique de France**, Paris, **8**:281-285.
- ARAMBOURG, C., 1954. Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). **Notes du Service Géologique du Maroc, Notes et Mémoires**, Rabat, **118**:1-188.
- ARRATIA, G., 1997. Basal teleosts and teleostean phylogeny. **Palaeo Ichthyologica**, München, **7**:5-168.
- BALDWIN, C.C. & JOHNSON, G.D., 1996. Interrelationships of Aulopiformes. In: STIASSNY, M.L.J.; PARENTI, L.R. & DAVID JOHNSON, G. (Eds.) **Interrelationships of Fishes**. San Diego: Academic Press. p.335-404.
- BEGLE, D.P., 1991. Relationships of the osmeroid fishes and the use of reductive characters in phylogenetic analysis. **Systematic Zoology**, Philadelphia, **40**:33-53.
- BEGLE, D.P., 1992. Monophyly and relationships of the argentinoid fishes. **Copeia**, New York, **2**:350-366.
- BERTIN, L. & ARAMBOURG, C., 1958. Super-ordre des Téléostéens. In: GRASSÉ, P.-P. (Ed.) **Traité de Zoologie: Anatomie, systématique, biologie**. Paris: Masson et Cie. **13**:2204-2500.
- BLANCO, A.; STINNESBECK, W.; LÓPEZ-OLIVA, J.G.; FREY, E.; ADATTE, T. & GONZÁLEZ, A.H., 2001. Vallecillo, Nuevo León: una nueva localidad fosilífera del Cretácico Tardío en el noreste de México. **Revista Mexicana de Ciencias Geológicas**, Mexico, **18**(2):186-199.

- BOULENGER, G.A., 1910. **Teleostei**. Cambridge: Cambridge Natural History. VII, 727p.
- CASIER, E., 1965. Poissons fossiles de la Série du Kwango (Congo). **Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale**, Tervuren, série in-8°, Sciences Géologiques, **50**:1-64.
- CHALIFA, Y., 1985. *Saurorhamphus judeaensis* (Salmoniformes: Enchodontidae), a new longirostrine fish from the Cretaceous (Cenomanian) of Ein-Yabrud, near Jerusalem. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, **5**(3):181-193.
- CHALIFA, Y., 1989. Two new species of longirostrine fishes from the Early Cenomanian (Cretaceous) of Ein-Yabrud, Israel, with comments on the phylogeny of the Dercetidae. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, **9**(3):314-328.
- COPE, E.D., 1877. A contribution to the knowledge of the ichthyological fauna of the Green River Shales. **US Geological Survey of the Territories Bulletin**, Washington, **3**(4):807-819.
- DAVIS, J.W., 1887. The fossil fishes of the Chalk of Mount Lebanon in Syria. **Scientific Transactions of the Royal Dublin Society**, Dublin, **3**(2):457-636.
- FARRIS, J.S., 1988. **Hennig 86 reference, version 1.0 (menu of software Hennig86)**. New York.
- FIGUEIREDO, F.J. & GALLO, V. (no prelo). A new dercetid fish (Neoteleostei: Aulopiformes) from the Turonian of Pelotas Basin, Southern Brazil. **Palaeontology**, London.
- FIGUEIREDO, F.J.; GALLO, V. & SILVA, H.M.A., 2003. Preliminary phylogenetic analysis of dercetid fishes. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 3., Rio de Janeiro. **Livro de Resumos...** Rio de Janeiro: Universidade do Estado do Rio de Janeiro, p.31.
- FIGUEIREDO, F.J.; GALLO-DA-SILVA, V.; SILVA SANTOS, R. & AIRES, J.R., 1996. Cretaceous fishes of the Pelotas Basin, Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, **16**(3):33A.
- FOREY, P.L.; YI, L.; PATTERSON, C. & DAVIES, C.E., 2003. Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon. **Journal of Systematic Palaeontology**, London, **1**(4):227-330.
- GOODY, P.C., 1969. The relationships of certain Upper Cretaceous teleosts with special reference to the myctophoids. **Bulletin of British Museum (Natural History)**, Geology, London, Supplement **7**:1-255.
- GREGORY, W.K., 1933. Fish skulls: a study of the evolution of natural mechanism. **Transactions of the American Philosophical Society**, Philadelphia, **23**(2):1-481.
- GÜNTHER, A.C.L.G., 1880. **An introduction to the study of fishes**. Edinburgh: A. and C. Black. xvi+720p.
- HAY, O.P., 1903. On a collection of Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon, Syria, with description of four new genera and nineteen new species. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, **19**(10):395-452.
- JORDAN, D.S., 1905. **A guide to the study of fishes**. New York: H. Holt and Co. 589p.
- JOHNSON, G.D. & PATTERSON, C., 1996. Relationships of lower euteleostean fishes. In: STIASSNY, M.L.J.; PARENTI, L.R. & DAVID JOHNSON, G. (Eds.) **Interrelationships of fishes**. San Diego: Academic Pres. p.251-332.
- LEONARDI, A., 1966. L'ittiofauna cenomaniana di Foresta-Messina. **Palaeontographia Italica**, Pisa, **60**(30):33-67.
- NELSON, J.S., 1994. **Fishes of the World**. 3rd ed. New York: John Wiley and Sons, Inc. 600p.
- PATTERSON, C., 1993. Osteichthyes: Teleostei. In: BENTON, M.J. (Ed.) **The Fossil Record 2**. London: Chapman and Hall. p.621-656.
- PICTET, F.J., 1850. **Déscription de quelques poissons fossiles du Mont Liban**. Genève: J.-G. Fick. 59p.
- PICTET, F.J. & HUMBERT, A., 1866. **Nouvelles recherches sur les poissons fossiles du Mont Liban**. Genève: Georg. vii+114p.
- REGAN, C.T., 1911. The anatomy and classification of the teleostean fishes of the order Iniomi. **Annals and Magazine of Natural History**, London, [8] **7**:120-133.
- ROSEN, D.E., 1973. Interrelationships of higher euteleostean fishes. In: GREENWOOD, P.H.; MILES, R.S. & PATTERSON, C. (Eds.) **Interrelationships of Fishes**. London: Zoological Journal of the Linnean Society. Supplement **1**:397-513.
- ROSEN, D.E., 1982. Teleostean interrelationships, morphological function and evolutionary inference. **American Zoologist**, Washington, **22**:261-273.
- SCHUH, R.T., 2000. **Biological systematics: principles and applications**. New York: Cornell University Press. 256p.
- SIEGFRIED, P., 1954. Die Fisch-Fauna des Westfälischen Ober-Senons. **Palaeontographica Abteilung A**, Stuttgart, **1-2**(106):1-36.
- SIEGFRIED, P., 1966. Zur Osteologie der Gattung *Dercetis* Agassiz (Teleostei, Pisces). **Paläontologische Zeitschrift**, Stuttgart, **40**(3/4):205-217.
- SIGNEUX, J., 1954. Notes paléoichthyologiques. IV. *Leptotrachelus* nouveau du Sénonien de Sahel Alma (Liban). **Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle**, Paris, (2)**26**(5):642-643.
- SMITH, A.B. & PATTERSON, C., 1988. The influence of taxonomic method on the perception of patterns of evolution. **Evolutionary Biology**, London, **23**:127-216.

