

# Serviço Público Federal Universidade Federal do Pará Campus Universitário de Altamira PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO



# **Lucas Fernando Peres Ramos**

# DESENVOLVIMENTO OSTEOLÓGICO DE Pseudacanthicus pirarara (SILURIFORMES, LORICARIIDAE)

Orientador: Prof. Dr. Leandro Melo de Sousa

Coorientadora: Profa. Dra. Carine Cavalcante

Chamon

ALTAMIRA - PA JANEIRO – 2023



# Serviço Público Federal Universidade Federal do Pará Campus Universitário de Altamira PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO



## **Lucas Fernando Peres Ramos**

# DESENVOLVIMENTO OSTEOLÓGICO DE Pseudacanthicus pirarara (SILURIFORMES, LORICARIIDAE)

Orientador: Prof. Dr. Leandro Melo de Sousa

Coorientadora: Profa. Dra. Carine Cavalcante

Chamon

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Pará, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação.

ALTAMIRA - PA JANEIRO – 2023

# LUCAS FERNANDO PERES RAMOS

# DESENVOLVIMENTO OSTEOLÓGICO DE Pseudacanthicus pirarara (SILURIFORMES, LORICARIIDAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação; avaliada pela Comissão Examinadora composta pelos membros:

	Orientador : Prof. Dr. Leandro Melo de Sousa
	Coorientadora: Prof <sup>a</sup> . Dr <sup>a</sup> . Carine Cavalcante Chamon
	Banca Examinadora:
	Prof. Dr. Diego Maia Zacardi
	Prof. Dr. Gabriel de Souza da Costa e Silva
	Prof. Dr. George Mendes Taliaferro Mattox
	Prof. Dr. José Luís Olivan Birindelli
	Prof <sup>a</sup> . Dr <sup>a</sup> . Manoela Maria Ferreira Marinho
Aprovado em: _	/

iii

**ALTAMIRA - PA 2023** 

# Dedicatória

Dedico essa dissertação, a todos os meninos e meninas de periferia do Brasil, principalmente aqueles que diferente de mim não tiveram a oportunidade de adentrar uma sala de aula de uma universidade pública, pois foram vítimas do sucateamento do ensino público brasileiro.

A educação é a única chave disponível para que as portas das nossas crianças sejam abertas no futuro, porém, é nosso dever ensiná-las a usar essa chave corretamente.

## Agradecimentos

Primeiramente,

Agradeço à toda minha família, em especial à minha avó Neusa de Fátima Guerra Peres, aos meus pais Juliana Andreia Peres e Amarildo Lopes, e aos meus tios, Eduardo e Carla Ramos, por serem exemplos de humildade, trabalho e perseverança. Deixo de coração aberto o meu muito obrigado, tanto pelo apoio emocional quanto por toda ajuda financeira que auxiliou em minha permanência na cidade de Altamira, até o presente momento. Aos meus irmãos e irmãs, Camila, Duda, Jéssica, Tamires (Agatha), Tata, Yasmin, Gabriel, Nathan, Neto, e Marcelo sejam de sangue ou de coração. Agradeço por toda a fé depositada em mim e por acreditarem que eu chegaria até esse momento, as mensagens trocadas todos os dias, e as chamadas de vídeo rotineiras (principalmente quando o Palmeiras ganha) foram essenciais para isso.

Ao meu orientador, Leandro Melo de Sousa, por em 2020 ter acatado o pedido de um menino que sonhava em conhecer a Amazônia e fazer trabalhos de campo no Xingu, agradeço a confiança, e por todo o conhecimento compartilhado sobre os peixes do Xingu durante esses dois anos, além de todas as dicas sobre confecções e edições de fotos e vídeos. À minha coorientadora Carine Chamon, por ser solícita e sempre me ajudar, em qualquer dia que eu perturbasse, até mesmo em seus dias de folga, sem você com certeza eu ainda estaria procurando o nome de muitos ossos até agora, muito obrigado!

Às pessoas que por muito foram ou ainda são minha família em Altamira, Isaac, Fabricio, Aline e Alexandre, vivemos momentos muito bons morando juntos, claro que com algumas briguinhas, mas tenho certeza de que até isso valeu a pena, muito obrigado por tudo pessoal! Aos grandes amigos que fiz durante esse período morando em Altamira, Alice, Eris, Gabriel, Leticia Batista, Leydiane, Marina, Maria do Céu, Mayllon, Michel, Oliver, Pedro, Tais e Willian (Barata) valeu pelos momentos intensos de 'farra' e diversão, e espero que possamos ter muitos ainda por vir!

À professora Tatiana, que apesar de muito exigente sempre está pensando no melhor para os alunos, hoje eu digo com tranquilidade que se você não tivesse me aberto os olhos, talvez esse texto poderia nem ter sido escrito, obrigado por toda cobrança e pela confiança ao longo dos anos, até mesmo nas vezes eu não tenha merecido (rsrs).

Aos grandes amigos e amigas que fiz na cidade de Botucatu, principalmente ao longo da minha graduação na UNESP, e nos anos como aluno de iniciação científica do Laboratório de biologia e genética de Peixes. Ao imperfeito grupo dos amigos de infância, que mesmo longe ainda arrumamos tempo para nos ofendermos diariamente: GbZ, Jão,

Neves, Pontes, Porco e Silvinha! Aos grandes amigos de longa jornada da Bio LI, uma das melhores ("piores") turmas de biologia que a UNESP já teve o prazer de formar!

Á UNESP de Botucatu, instituição pela qual tive o privilégio de adquirir o título de biólogo, além de ter sido o meu lar durante cinco longos anos de graduação.

Aos meus orientadores de iniciação científica, Prof. Dr. Cláudio Oliveira e Prof. Dr. Fausto Foresti, por serem fontes de inspiração e exemplo profissional nas áreas da genética e da ictiologia, e principalmente por serem solícitos e atenciosos com os alunos do LBGP. Ao professor Claudio também agradeço por ter enviado os primeiros reagentes que usei para iniciar a diafanização das minhas larvas, e pelo período que pude usar a estrutura do Laboratório enquanto estava em Botucatu no ano passado.

Ao Professor José Birindelli, que nos recebeu muito bem e permitiu que eu utilizasse o espaço do Laboratório para fazer minhas diafanizações, durante o período que eu e a Claudia estivemos em Londrina. Também agradeço à Fernanda Martins e ao Fernando Assega de Londrina, que me deram dicas valiosas sobre a dissecção de cascudos e a diafanização de larvas.

Às amigas-irmãs Patrícia, Silvana e Suellen, que sempre torceram por mim e me apoiaram desde o momento que decidi vir para o norte, muitas vezes acreditando no meu potencial mais do que eu mesmo. Assim como o casal de amigos Bruno Morales e Rafaela Ota, pais do Chiquinho, muito obrigado por todas as conversas e as orientações que me são dadas até os dias atuais, com certeza hoje eu não estaria respirando o "bafão" do Norte se vocês não tivessem acreditado em mim, e me encorajado a trocar a cuesta "botucuda" pelas lindas margens do rio Xingu.

À minha namorada Claudia, que é uma filha, irmã, tia e mulher espetacular, obrigado por tudo e por tanto, com você aprendo mais a cada dia, sua ajuda foi essencial para que esse trabalho fosse finalizado. Obrigado por todos os dias me fazer enxergar a simplicidade de tudo que você toca, por mais que isso faça eu me sentir uma pessoa ingrata. Se eu tivesse direito a um desejo, seria de poder ver a beleza do mundo pelo menos uma vez através dos seus olhos.

Agradeço ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação da Universidade Federal do Pará, Campus Altamira, Pará, pela oportunidade de realizar um curso de mestrado na área do meu interesse.

À FADESP/ Norte energia e nos últimos meses à CAPES pela concessão da bolsa de estudos, pois foram essenciais para o desenvolvimento e dedicação total e principalmente a minha estadia em Altamira.

# Epígrafe

Irmão, você não percebeu

Que você é o único representante

Do seu sonho na face da terra

Se isso não fizer você correr, chapa

Eu não sei o que vai

Emicida – Levanta e anda

# Sumário

LISTA DE FIGURAS	9
LISTA DE TABELAS	10
RESUMO	11
ABSTRACT	12
INTRODUÇÃO	13
MATERIAL E MÉTODOS	17
Reprodução das matrizes	17
Coleta das larvas	18
Análise de dados	19
RESULTADOS	20
Vista dorsal	25
Vista ventral	33
Esqueleto pós-cranial	40
Suspensório	45
Cintura e nadadeira peitoral	51
Cintura e nadadeira pélvica	57
Nadadeira caudal	60
Nadadeira dorsal	65
Nadadeira anal	68
DISCUSSÃO	70
DEFEDENCIAS DIDI IOCDÁFICAS	92

# LISTA DE FIGURAS

Figura.1 Ontogenia do neurocrânio de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista dorsal e ventral
<b>Figura.2</b> Ontogenia do neurocrânio de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista dorsal e lateral
Figura.3 Ontogenia do neurocrânio de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista dorsal30
Figura.4 Neurocrânio de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista dorsal (juvenil)32
Figura.5 Ontogenia do neurocrânio de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista ventral34
<b>Figura.6</b> Ontogenia do neurocrânio de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista ventral (estágio de pró-larva e pós-larva)
Figura.7 Neurocrânio de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista ventral38
<b>Figura.8</b> Ontogenia da bexiga natatória de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista ventral
<b>Figura.9</b> Ontogenia da bexiga natatória de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista ventral (estágio de pró-larva, pós-larva e juvenil)
Figura.10 Ontogenia do esqueleto axial de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista lateral44
Figura.11 Ontogenia do suspensório de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista dorsal48
Figura.12 Ontogenia da cintura peitoral de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista ventral
Figura.13 Ontogenia da nadadeira peitoral de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista ventral
<b>Figura.14</b> Ontogenia da nadadeira peitoral de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista ventral (estágio de pós-larva e juvenil)56
Figura.15 Ontogenia da cintura pélvica e das nadadeiras pélvicas de <i>Pseudacanthicus</i> pirarara em vista ventral
Figura.16 Ontogenia da nadadeira caudal de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista lateral
Figura.17 Ontogenia da nadadeira caudal de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista lateral (estágio de pós-larva e juvenil)64
Figura.18 Ontogenia da nadadeira dorsal de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista lateral
Figura.19 Ontogenia da nadadeira anal de <i>Pseudacanthicus pirarara</i> em vista lateral

# LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Exemplares Fixados em ordem de Comprimento Padrão (do menor para o	
maior)	.20
Tabela 2. Sequência geral do desenvolvimento das estruturas esqueléticas nas larvas	de
Pseudacanthicus pirarara em relação ao comprimento padrão do corpo	.24

#### **RESUMO**

A família Loricariidae caracteriza-se por abranger uma grande diversidade de espécies das quais muitas estão presentes na bacia amazônica. Pseudacanthicus pirarara é uma espécie de cascudo de grande porte que possui registros de ocorrência ao longo da bacia do rio Xingu. A espécie apresenta em suas nadadeiras uma cor alaranjada intensa ou quase vermelha, além de fileiras de amarelo recobertas por placas ósseas dérmicas formadas por odontódeos bastante desenvolvidos. São essas características que fazem P. pirarara ser uma espécie de destaque no mercado da aquariofilia, no qual a muito vem atraindo a atenção de aquaristas do mundo todo. Um dos sistemas anatômicos mais estudados nos peixes é o esqueleto, de forma que as características presentes nos ossos dos indivíduos são essenciais para o direcionamento de trabalhos acerca da descrição e da morfologia das espécies. Estudos que investigam o desenvolvimento osteológico de peixes podem ser realizados com indivíduos em diferentes períodos de vida, porém, trabalhos que utilizam exemplares nos estágios iniciais de desenvolvimento são mais detalhados, apresentando dados exclusivos, além de servir como material de comparação para outros Teleósteos. Assim, o objetivo central deste estudo é realizar uma descrição osteológica completa dos representantes de *Pseudacanthicus pirarara* que se encontram nos estágios iniciais de vida, além de relatar o desenvolvimento osteológico dos indivíduos durante o período larval. Os exemplares utilizados para este estudo são provenientes de técnicas de reprodução ex situ realizadas no Laboratório de Aquicultura de Peixes Ornamentais do Xingu (LAQUAX). Foram obtidos 100 indivíduos em diferentes estágios de vida e graus de desenvolvimento. Para as análises osteológicas, os indivíduos foram submetidos ao protocolo de diafanização de Taylor & Van Dyke com adaptações para larvas. Posteriormente, foram realizadas análises osteológicas através da dissecção dos exemplares, para que fosse possível a elaboração completa da nomenclatura das estruturas ósseas. Durante as análises investigamos o momento de ossificação das estruturas, levando em consideração os estágios de vida e o comprimento padrão dos indivíduos, a fim de registrarmos o desenvolvimento ontogenético inicial, e elaborarmos a primeira descrição osteológica de uma espécie de Loricariidae de grande porte. Por fim, discutimos as heterocronias e o momento de ossificação dos complexos ósseos em P. pirarara, comparando com os dados ontogenéticos disponíveis de outro representante de Loricariidae, e de outros dois Siluriformes.

Palavras-chave: complexos ósseos, diafanização, ontogenia larval, descrição esquelética, ossificação.

## **ABSTRACT**

The Loricariidae family is characterized by encompassing a great diversity of species, many of which are present in the Amazon basin. Pseudacanthicus pirarara is a largesized catfish species that has records of occurrence in the Xingu river basin. The species has an intense orange or almost red color on its fins, in addition to rows of yellow covered by dermal bone plates formed by highly developed odontodes, these are characteristics that make P. pirarara a prominent species in the aquarium trade, in which has long attracted the attention of aquarists around the world. One of the most studied anatomical systems in fish is the skeleton, so that the characteristics present in the bones of individuals are essential for directing work on the description and morphology of species. Studies that investigate the osteological development of fish can be carried out with individuals in different periods of life, however, works that use specimens in the initial stages of development are more detailed, presenting exclusive data, in addition to serving as comparison material for other Teleosts. Thus, the main objective of this study is to carry out a complete osteological description of the representatives of *Pseudacanthicus* pirarara that are in the initial stages of life, in addition to reporting the osteological development of the individuals during the larval period. The specimens used for this study come from ex situ reproduction procedures realized at the Laboratório de Aquicultura de Peixes Ornamentais do Xingu (LAQUAX). One hundred individuals were obtained in different stages of life and degrees of development. For the osteological analyses, the individuals were submmitted to the Taylor & Van Dyke diaphanization protocol with adaptations for larvae. Subsequently, osteological analyzes were carried out through the dissection of the specimens, so that a complete elaboration of the nomenclature of the bone structures was possible. During the analyses, we investigated the moment of ossification of the structures, considering the life stages and the standard length of the individuals, seeking to record the initial ontogenetic development, and to elaborate the first osteological description of a large Loricariidae species. Finally, we discuss the heterochronies and the moment of ossification of the bone complexes in *P. pirarara*, comparing with the available ontogenetic data of another representative of Loricariidae, and of two other Siluriformes.

Keywords: bone complexes, diaphanization, larval ontogeny, skeletal description, ossification.

# INTRODUÇÃO

As águas continentais da região Neotropical abrigam a mais diversificada fauna de peixes de água doce do planeta, com um número de espécies conhecidas que se aproxima de 5.000, contando ainda com cerca de 6.000 a 8.000 espécies nominais (REIS et al., 2016; RIBEIRO et al., 2011). Dentre as diversas ordens de peixes presentes na região Neotropical destaca-se a ordem dos Siluriformes cujas espécies também podem ser encontradas nas regiões da América do Norte, Eurásia e África (NELSON et al., 2016). A ordem possui ainda representantes nos mares tropicais, além de registros de representantes fósseis na região da Antártida (DE PINNA, 1998). Os Siluriformes possuem um dos maiores números de espécies já descritas, sendo cerca de 4.110 espécies, distribuídas entre 39 famílias e 595 gêneros (FRICKE et al., 2022). Dentre as famílias presentes nesta ordem destaca-se a dos Loricariidae, caracterizados por ser um grupo extremamente diverso de peixes de água doce. Loricariidae é a família de Siluriformes com maior riqueza de espécies e até o presente conta com mais de 1020 espécies válidas distribuídas em 114 gêneros (FRICKE et al., 2022). Os Loricariidae são popularmente chamados de "bodós", "acaris", "cascudos" ou "plecos", e suas espécies encontram-se amplamente distribuídas, tendo registros de ocorrência em uma grande variedade de ambientes de água doce (CHAMON e SOUSA, 2016). Os representantes dessa família são caracterizados por apresentar corpo coberto por placas dérmicas ossificadas, dentes tegumentares ou extraorais chamados de odontódeos, e uma boca ventral com lábios largos que formam um disco oral, usado para aderir a substratos e auxiliar na alimentação (SCHAEFER e LAUDER 1986; GEENRINCKX et al., 2011). Muitas das espécies de Loricariidae estão localizadas na bacia Amazônica, o que chama atenção para a necessidade de ampliarmos nossos conhecimentos e as informações acerca desse grupo, buscando conservar a sua biodiversidade e melhor entender os mecanismos que atuam na biologia destes animais, tais como sua reprodução, ecologia e variabilidade.

Pseudacanthicus Bleecker 1862 pertence a tribo Ancistrini e está incluído no grupo Acanthicus Agassiz 1829 (sensu ARMBRUSTER, 2004) ou clado Acanthicus (sensu LUJAN et al. 2015), junto com Acanthicus Agassiz, 1829, Megalancistrus Isbrücker 1980 e Leporacanthicus Isbrücker & Nijssen 1989 (clado 73) (CHAMON e SOUSA, 2016). Ainda, segundo Chamon e Sousa, como principais características para distinguir os membros do grupo Acanthicus podemos citar: a presença de fileiras de quilhas ao longo do corpo, formadas por odontódeos bastante desenvolvidos, oito ou mais

raios presentes na nadadeira dorsal, cinco raios ramificados na nadadeira anal, além do número de ossos infraorbitais que podem variar entre sete e oito, e a presença de odontódeos hipertrofiados ao longo da margem do focinho. Em *Pseudacanthicus*, outra característica marcante são os dentes, que se destacam por estarem presentes em menor número (quando comparado com outros gêneros de Loricariidade, exceto *Leporacanthicus*), porém são grandes e fortemente curvados, características de espécies carnívoras. Atualmente, o gênero *Pseudacanthicus* engloba oito espécies válidas, sendo elas: *Pseudacanthicus fordii* (Günther 1868), *Pseudacanthicus serratus* (Valenciennes 1840), *Pseudacanthicus histrix* (Valenciennes 1840), *Pseudacanthicus spinosus* (Castelnau 1855), *Pseudacanthicus leopardus* (Fowler 1914), *Pseudacanthicus pitanga* Chamon 2015, *Pseudacanthicus pirarara* Chamon & Sousa 2016 e *Pseudacanthicus major* Chamon & Costa e Silva 2018. Por outro lado Chamon (2015) relatou que o gênero possivelmente possui uma diversidade subestimada, pois acredita-se que existem várias espécies nos afluentes do Amazonas que ainda não foram descritas.

Dentre as espécies já descritas desse gênero, destaca-se Pseudacanthicus pirarara, que teve sua descrição formal realizada apenas no ano de 2016 por Chamon e Sousa. A espécie também é popularmente conhecida como "assacu-pirarara", fazendo referência ao nome comum da árvore Amazônica Hura crepitans (Euphorbiaceae) que apresenta espinhos cônicos em sua casca (CHAMON e SOUSA, 2016), de forma que esses espinhos se assemelham aos odontódeos cônicos presentes nas placas dérmicas de P. pirarara. A espécie caracteriza-se por ser um cascudo de grande porte, colorida e que não é arisca ou difícil de ser encontrada em seu habitat (DAGOSTA e DE PINNA, 2021). Pseudacanthicus pirarara apresenta em sua nadadeira caudal e em partes das nadadeiras dorsal, pélvica e peitoral um tom alaranjado bastante intenso, que quase se aproxima do vermelho, sendo mais evidentes nos raios indivisos. Ao longo do corpo, a espécie possui fileiras amareladas recobertas por placas ósseas que são formadas por odontódeos bastante desenvolvidos. Tais características fazem com que P. pirarara não passe despercebido pelo mercado de aquariofilia, no qual há muito tempo vem atraindo a atenção de aquaristas de todo mundo. Ao contrário de outras espécies de Loricariidae, P. pirarara é predominantemente carnívoro, apesar de não ser caracterizado como um grande predador, possui uma dieta rica em proteínas, fazendo o consumo de camarões, moluscos e outros animais que estejam a sua disposição (DAGOSTA e DE PINNA, 2021). Pseudacanthicus pirarara é uma espécie endêmica da bacia do rio Xingu, que conta com uma ampla distribuição, estando presente na calha principal do rio e nos

ambientes de corredeira da Volta Grande do Xingu. A distribuição estende-se entre os municípios de Vitória do Xingu e São Félix do Xingu, além de alcançar os principais tributários do Xingu, como o rio Bacajá e rio Iriri. Como outros cascudos endêmicos de águas rápidas do rio Xingu, *P. pirarara* pode ser encontrado escondido sob a fenda das rochas ou placas conglomeradas de rochas e cascalhos. Não é uma espécie gregária e geralmente não é encontrado com indivíduos da mesma ou de outras espécies (CHAMON e SOUSA, 2016).

A complexidade e ampla diversidade do esqueleto dos peixes torna-os ideais para o estudo da ontogenia no que se diz respeito à filogenia e sistemas funcionais (HILTON e JOHNSON, 2007). Embora existam estudos demonstrando o desenvolvimento de regiões específicas dos esqueletos de alguns grupos de peixes, estudos que abrangem como um todo e com foco específico no desenvolvimento dos esqueletos ainda são escassos (MATTOX *et al.*, 2014). Por outro lado, nos últimos anos estudos relacionados à ontogenia inicial de peixes estão mais numerosos por conta do grande interesse de pesquisadores em relação à história de vida, o comportamento e a ecologia das espécies, seja para taxonomia, aquicultura ou para estudos relacionados a morfologia das espécies (ASSEGA, 2013).

Estudos sobre o desenvolvimento esquelético de peixes são importantes pois auxiliam na identificação das espécies, bem como no melhor entendimento acerca da evolução de seus caracteres osteológicos. Segundo de Pinna (1991), a importância da ontogenia para avaliar a homologia primária foi reconhecida há muito, vide o estudo de desenvolvimento esquelético de peixes realizado por Huxley em 1859. Contudo, os processos ontogenéticos foram ignorados por muito tempo, caracterizando-se como uma fonte amplamente inexplorada de dados e análises filogenéticas de peixes (HILTON e JOHNSON, 2007). Ainda segundo Hilton e Johnson, as sequências dos eventos ontogenéticos podem ser úteis ao revelar dados voltados para os estudos de filogenia das espécies, embora o papel da ontogenia seja mais bem explorado na identificação dos componentes de um complexo morfológico. Desta forma, trabalhos sistemáticos com abordagens detalhadas acerca do desenvolvimento osteológico dos peixes fazem-se necessários (KOUMOUNDOUROS *et al.*, 1997a, 1997b).

Como exemplos de estudos ontogenéticos realizados com espécies de Loricariidae podemos citar principalmente os trabalhos de Tom Geenrickx e Dominique Adriaens. Os autores realizaram uma série de publicações que relatam a importância de evidenciar os padrões de desenvolvimento osteológico. Estes estudos foram realizados com a espécie

Ancistrus cf. triradiatus, e tiveram como foco o desenvolvimento do condrocrânio e dermatocrânio da espécie (GEERINCKX et al., 2005, 2007), a avaliação da influência da alometria ontogenética e das mudanças corporais relacionadas à posição de inserção da boca e o tamanho do saco vitelino (GEERINCKX et al., 2008), além de realizarem uma descrição do crescimento indeterminado da musculatura opercular e seu impacto nos ossos craniais de Ancistrus cf. triradiatus (GEERINCKX e ADRIAENS, 2006). Outros trabalhos sobre ontogenia que merecem destaque são: a descrição ontogenética das brânquias e do barbilhão maxilar de cascudos das famílias Loricariidae e Callichtyidae realizado por Geerinckx et al., 2009 e o estudo realizado por Araujo e Langeani (2020), onde os autores relacionaram o desenvolvimento ontogenético ao cuidado parental da espécie de peixe Neotropical Pterygoplichthys ambrosettii.

Com relação aos estudos acerca da ontogenia inicial do esqueleto, podemos citar diversos trabalhos focados em complexos ósseos específicos de espécies da família Sparidae (Perciformes), como o desenvolvimento da coluna vertebral e das nadadeiras de Sparus aurata (ex: FAUSTINO, 1998, 1999; COBAN et al., 2009), e de Pagellus erythrinus (Linneus, 1758) e Diplodus puntazzo (Cetti, 1777) (ex: SFAKIANAKIS et al., 2004, 2005). Estudos recentes também relatam o desenvolvimento ontogenético dos complexos ósseos em larvas e juvenis de diferentes ordens (ex: YU e KIM, 2016; PARK et al., 2016, Perciformes; SEO et al., 2018, Siluriformes; JIN et al., 2021, Gobiiformes; FISCHBACH et al., 2022, Clupeiformes). Porém, estudos que caracterizem o desenvolvimento inicial do esqueleto dos peixes como um todo, são poucos (ex: POTTHOFF, 1974; POTTHOFF et al., 1980, 1984, 1988; POTTHOFF e TELLOCK, 1993; BRITZ e CONWAY, 2009; ASSEGA, 2013; MATTOX et al., 2014; KUBICEK e CONWAY, 2016; KUBICEK, 2022; MARINHO, 2022; VAZ e HILTON, 2022), sendo o principal desafio para a realização desse tipo de trabalho, a obtenção de séries completas do desenvolvimento larval das espécies, evidenciando uma lacuna no que se diz respeito a estudos acerca do desenvolvimento ontogenético de larvas e juvenis dos peixes teleósteos, principalmente tratando-se de famílias ou espécies cujos protocolos de reprodução em cativeiro ainda não existem, ou estão em desenvolvimento (ex: Loricariidae). O sucesso na aplicação destes protocolos possibilita uma melhor manutenção da taxa de sobrevivência dos exemplares, o que nos proporciona uma quantidade maior de indivíduos em estágio larval, permitindo a realização de estudos ontogenéticos detalhados.

Segundo Vaz e Hilton (2022) descrições ontogenéticas são importantes, uma vez que contribuem com novos conhecimentos científicos acerca da ontogenia dos peixes, sobretudo para espécies que são taxonomicamente próximas (ex: espécies dentro de uma mesma família). Em vista disso, quanto mais informações estiverem disponíveis, tornamse mais robustos os caracteres ontogenéticos investigados, contribuindo ainda mais com as análises sistemáticas. Desta forma, buscando aumentar a gama de informações acerca do desenvolvimento inicial do esqueleto de peixes teleósteos, além de contribuir com estudos voltados para as análises sistemáticas de grupos próximos, temos em *Pseudacanthicus pirarara* um modelo promissor para a investigação da ontogenia inicial do esqueleto, e também para a realização de uma descrição osteológica detalhada, por se tratar de uma das muitas espécies de Loricariidae de grande porte, e que até o momento não possui estudos acerca do desenvolvimento ontogenético e esquelético.

# MATERIAL E MÉTODOS

# Reprodução das matrizes

As larvas de Pseudacanthicus pirarara analisadas neste trabalho, foram provenientes de técnicas de reprodução ex situ realizadas no Laboratório de Aquicultura de Peixes Ornamentais do Xingu (LAQUAX). As matrizes utilizadas para a reprodução foram coletadas em expedições de campo realizadas no rio Xingu. Após a coleta, os exemplares foram transportados até o LAQUAX, onde passaram por um processo de aclimatação e posteriormente foram depositados em aquários com capacidade de 500 L de água (150 cm de comprimento, 70 cm de largura e 50 cm de altura), contendo duas bombas submersas, e um termostato para o controle da temperatura. Nestes aquários as matrizes receberam os cuidados iniciais, e ficaram sobre constante observação nos primeiros dias. Após os exemplares apresentarem-se completamente saudáveis nós iniciamos os experimentos utilizando a técnica de reprodução natural. Neste modelo de reprodução, os aquários contaram com um constante acompanhamento e controle das condições ambientais, nas quais buscamos simular o habitat natural dos indivíduos, utilizando adornos como rochas e areia para representar o substrato, além de troncos e uma toca confeccionada de telhas e piso cerâmico (dimensões: 42 cm de comprimento, 25 cm de largura, 15 cm de altura) que serviu de ninho. Os parâmetros físico-químicos da água desses aquários foram mantidos com temperatura em torno de 28°C a 30°C, condutividade elétrica entre 29 e 45 µS/cm, e Ph neutro variando de 6,5 a 7,0. Todas essas variáveis foram monitoradas diariamente, com o intuito de sempre apresentar um

ambiente viável à reprodução. Outro fator importante para o processo foi o controle da dieta dos indivíduos, através da disponibilidade diária e da alternância entre ração comercial para carnívoros de fundo (6,5 mm) e alimentos frescos (ex: camarões e moluscos). Passados alguns dias de observações e manutenções dos aquários, o casal apresentou sucesso no processo de reprodução natural.

#### Coleta das larvas

Após a desova e a fertilização, os ovos foram retirados da toca onde encontravamse sob os cuidados do macho e transferidos para uma incubadora (capacidade de 2,4 litros) acoplada ao aquário dos genitores, para que os parâmetros da água fossem mantidos em condições iguais. A observação, a manutenção e a limpeza da incubadora e do aquário foram realizadas diariamente, enquanto a troca de água parcial (TPA) era realizada uma vez por semana. Após a eclosão dos ovos, os exemplares que atingiram o estágio larval passaram a ser coletados diariamente. Todo o material biológico coletado foi previamente eutanasiado com Eugenol, seguindo os princípios éticos para o uso de animais de acordo com a Diretriz Brasileira para o Cuidado e a Utilização de Animais para Fins Científicos e Didáticos do Conselho Nacional de Controle de Experimentação (CONCEA, 2013) a escolha deste anestésico se deu com base nos estudos de Inoue (2005) e Bantim (2020). A solução estoque foi preparada diluindo o anestésico em álcool (98° GL), formando uma solução na proporção de (1:9), sendo 1 mL de Eugenol para 9 mL de álcool. A dosagem desta solução que foi utilizada para eutanásia das larvas foi de 0,1 g/mL, adaptado de Strykowski e Schech (2015). Em seguida as larvas foram fixadas em solução formalina a 4% tamponada com tetraborato de sódio. Passadas 24 horas nesta solução, os exemplares foram transferidos para o álcool 70%, a fim de serem conservados para futuras análises morfológicas. As coletas e fixações dos materiais biológicos utilizados neste estudo estão todas protocoladas sob o CEUA/UFPA nº 6895300622 (ID 001988).

Para a descrição dos estágios de desenvolvimento dos indivíduos foi utilizada a classificação proposta por Hubbs (1943) e adaptada por Araujo e Langeani (2020), que define os estágios em: pró-larva – aquelas que contém saco vitelino bem desenvolvido e visível; e pós-larva – aquelas com completa absorção do saco vitelino e que diferem dos juvenis, que já são aqueles muito semelhantes ou não aos indivíduos adultos. Os indivíduos do estágio de pró-larva foram coletados a cada seis horas (4 vezes por dia), até que a absorção do saco vitelino fosse totalmente finalizada, diferenciando-se em indivíduos na fase de pós-larva. A partir desse estágio, os indivíduos tiveram seu tempo

de coleta aumentado gradualmente, passando a ser fixados a cada 12 horas, 24 horas e 48 horas.

#### Análise de dados

Para a realização deste estudo, foi necessário definir e categorizar os estágios de desenvolvimento das larvas analisadas. Assega (2013) aponta duas diferentes variáveis para realizar essa categorização, são elas: a idade (tempo de vida) e o tamanho os indivíduos (comprimento padrão). Neste trabalho, o tamanho padrão dos indivíduos foi utilizado como a principal variável. Segundo Bird e Mabee (2003) é preferível usar o tamanho em vez dos dias pós-eclosão para a descrição de ossos, porque o número de ossos está mais correlacionado com tamanho do que com a idade. De acordo com Marinho (2022), uma amostra composta por indivíduos da mesma idade, pode conter espécimes de diferentes tamanhos, consequentemente podendo variar o número de ossos presentes (ou estágios de desenvolvimento). Ainda segundo a autora, o mais esperado quando analisamos vários indivíduos, é que os espécimes de tamanho igual apresentem o mesmo número de ossos, e uma baixa variação das estruturas. Além das larvas utilizadas para este estudo, foram incluídos em nossas análises dois exemplares tombados da coleção do Laboratório de Ictiologia de Altamira (LIA), sendo dois juvenis (Todos do Brasil, Pará, Bacia do rio Xingu: Pará, Altamira, Manelito, Sabão, Resex do Rio Iriri, 4,80129° S; 54,65767° W, Gonçalves Alany; Silva Dayanne; Batista Douglas, 20 de agosto de 2016. LIA 005891 (uma espécie 36,77 mm CP), Pará, Altamira, Garrancho, Boa Esperança, Resex do Rio Iriri, 4,46805° S; 53,69445° W, Gonçalves Alany; Silva Dayanne; Batista Douglas, 27 de agosto de 2016. LIA 005976 (uma espécie 45,13 mm CP)).

Os exemplares foram submetidos à técnica de diafanização proposta por Taylor e Van Dyke (1985) com modificações desenvolvidas no Laboratório de Ictiologia de Altamira (LIA). Os indivíduos diafanizados foram dissecados com o auxílio de ferramentas microcirúrgicas tornando possível discriminar e nomear as estruturas internas (ossos e cartilagens) que formam os complexos osteológicos. A dissecção e a confecção de imagens foram feitas em um estereomicroscópio Zoom modelo 'SMZ800N' com câmera digital 'Prime Cam Intervision 12 MP' acoplada. Todas as imagens foram processadas no Programa Adobe Lightroom Classic-v12, sendo as confecções de pranchas realizadas no Adobe Photoshop-v23.5.3. Para análise de terminologia do esqueleto caudal foram seguidos os trabalhos de (LUNDBERG e BASKIN, 1969; DE PINNA e NG, 2004; SHULTZE e ARRATIA, 2013), para a terminologia dos ossos do

neurocrânio, assoalho do crânio, suspensório, aparelho de Weber e bexiga natatória foram seguidos (GEERINCKX *et al*, 2005 e 2007; GEERINCKX e ADRIAENS, 2007; SOUSA, 2010; CHAMON, 2012), para a terminologia do esqueleto pós-cranial (vértebras, cintura pélvica, cintura peitoral, e nadadeiras) foram seguidos (ALEXANDER, 1965; SCHAEFER, 1987; CHAMON, 2012). Por fim, após concluir a nomenclatura das estruturas ósseas foi confeccionada uma tabela (Tabela 2) com o propósito de representar graficamente o momento de surgimento destas estruturas, bem como os períodos de ossificação observados nos complexos osteológicos analisados durante o desenvolvimento ontogenético das larvas.

## **RESULTADOS**

Foram caracterizadas um total de 105 larvas fixadas em diferentes períodos do desenvolvimento, sendo 59 delas classificadas como exemplares em estágio de pró-larva, e 46 como representantes do estágio de pós-larva, além de dois indivíduos juvenis que também foram analisados neste estudo (Tabela 1).

Estágio de	Idade dos exemplares	Comprimento Padrão	Data de coleta
desenvolvimento		(CP)	
	6 horas	6,71	dezembro, 2018
	18 horas	6,83	dezembro, 2018
	12 horas	6,89	dezembro, 2018
	24 horas	7,24	dezembro, 2018
	30 horas	7,48	dezembro, 2018
	60 horas	7,91	dezembro, 2018
	36 horas	8,41	dezembro, 2018
	36 horas	8,53	dezembro, 2018
Pró-Larva	42 horas	8,89	dezembro, 2018
110 Laiva	48 horas	8,97	dezembro, 2018
	72 horas	8,97	dezembro, 2018
	42 horas	9,19	dezembro, 2018
	54 horas	9,32	dezembro, 2018
	48 horas	9,55	dezembro, 2018
	60 horas	9,76	dezembro, 2018
	84 horas	9,81	dezembro, 2018
	66 horas	9,92	dezembro, 2018
	102 horas	9,92	dezembro, 2018
	78 horas	10,16	dezembro, 2018
	96 horas	10,17	dezembro, 2018
	90 horas	10,25	dezembro, 2018
	162 horas	10,92	dezembro, 2018

168 horas		102 horas	10,97	dezembro, 2018
114 horas		168 horas	11,01	dezembro, 2018
144 horas		108 horas	11,03	dezembro, 2018
162 horas   11,24   dezembro, 2018   126 horas   11,32   dezembro, 2018   126 horas   11,34   dezembro, 2018   120 horas   11,35   dezembro, 2018   120 horas   11,38   dezembro, 2018   132 horas   11,38   dezembro, 2018   138 horas   11,38   dezembro, 2018   140 horas   11,49   dezembro, 2018   144 horas   11,49   dezembro, 2018   120 horas   11,55   dezembro, 2018   120 horas   11,67   dezembro, 2018   144 horas   11,67   dezembro, 2018   dezembro, 2018   144 horas   11,67   dezembro, 2018   180 horas   11,77   dezembro, 2018   180 horas   11,81   dezembro, 2018   dezembro, 2018   150 horas   11,81   dezembro, 2018   162 horas   12,05   dezembro, 2018   162 horas   12,05   dezembro, 2018   d		114 horas	11,05	dezembro, 2018
126 horas		144 horas	11,24	dezembro, 2018
156 horas		162 horas	11,24	dezembro, 2018
156 horas		126 horas	11,32	dezembro, 2018
132 horas   11,38   dezembro, 2018   138 horas   11,38   dezembro, 2018   168 horas   11,39   dezembro, 2018   114 horas   11,43   dezembro, 2018   132 horas   11,55   dezembro, 2018   186 horas   11,62   dezembro, 2018   186 horas   11,67   dezembro, 2018   180 horas   11,67   dezembro, 2018   180 horas   11,77   dezembro, 2018   180 horas   11,81   dezembro, 2018   156 horas   11,81   dezembro, 2018   168 horas   11,83   dezembro, 2018   dezembro, 2018   169 horas   12,05   dezembro, 2018		156 horas		dezembro, 2018
132 horas   11,38   dezembro, 2018   138 horas   11,38   dezembro, 2018   168 horas   11,39   dezembro, 2018   114 horas   11,43   dezembro, 2018   132 horas   11,55   dezembro, 2018   186 horas   11,62   dezembro, 2018   186 horas   11,67   dezembro, 2018   180 horas   11,67   dezembro, 2018   180 horas   11,77   dezembro, 2018   180 horas   11,81   dezembro, 2018   156 horas   11,81   dezembro, 2018   168 horas   11,83   dezembro, 2018   dezembro, 2018   169 horas   12,05   dezembro, 2018		120 horas	11,35	dezembro, 2018
138 horas   11,38   dezembro, 2018   168 horas   11,39   dezembro, 2018   114 horas   11,43   dezembro, 2018   132 horas   11,55   dezembro, 2018   186 horas   11,62   dezembro, 2018   144 horas   11,67   dezembro, 2018   144 horas   11,67   dezembro, 2018   168 horas   11,67   dezembro, 2018   169 horas   11,81   dezembro, 2018   150 horas   11,81   dezembro, 2018   168 horas   11,83   dezembro, 2018   168 horas   11,85   dezembro, 2018   168 horas   12,05   dezembro, 2018   162 horas   12,19   dezembro, 2018   1227   dezembro, 2018   1227   dezembro, 2018   1227   dezembro, 2018   1227   dezembro, 2018   1234   dezembro, 2018   1246   dezembr		132 horas	11,38	
168 horas		138 horas		dezembro, 2018
114 horas		168 horas		
132 horas				·
Pró-Larva				· ·
Pró-Larva				,
Pró-Larva				· ·
180 horas       11,77       dezembro, 2018         156 horas       11,81       dezembro, 2018         150 horas       11,83       dezembro, 2018         168 horas       11,85       dezembro, 2018         204 horas       12,05       dezembro, 2018         162 horas       12,19       dezembro, 2018         180 horas       12,25       dezembro, 2018         222 horas       12,27       dezembro, 2018         192 horas       12,34       dezembro, 2018         186 horas       12,46       dezembro, 2018         240 horas       12,48       dezembro, 2018         198 horas       12,49       dezembro, 2018         234 horas       12,54       dezembro, 2018         216 horas       12,68       dezembro, 2018         216 horas       12,68       dezembro, 2018         210 horas       12,76       dezembro, 2018         276 horas       12,82       dezembro, 2018         276 horas       12,84       dezembro, 2018         252 horas       12,84       dezembro, 2018         252 horas       12,93       janeiro, 2019         234 horas       12,93       janeiro, 2019         234 horas       <	Pró-Larva			· ·
156 horas 150 horas 150 horas 150 horas 11,83 168 horas 11,85 168 horas 11,85 169 horas 11,85 160 horas 12,05 160 horas 12,19 180 horas 12,25 180 horas 12,27 190 horas 12,27 190 horas 12,34 180 horas 12,46 180 horas 12,48 180 horas 12,48 180 horas 12,48 180 horas 12,48 180 horas 12,49 190 horas 12,49 190 horas 12,49 190 horas 12,49 190 horas 12,54 190 horas 12,54 190 horas 12,66 12,68 12,68 12,68 12,68 12,68 12,76 180 horas 12,76 180 horas 12,76 180 horas 12,78 12,82 1276 horas 12,82 12,82 12,82 12,84 12,82 12,84 12,82 12,84 12,82 12,84 12,82 12,84 12,84 12,84 12,84 12,84 12,85 12,85 12,85 12,85 12,85 12,86 12,93 12,96 12,97				· ·
150 horas 168 horas 168 horas 11,85 169 horas 11,85 160 horas 11,85 11,85 11,85 11,85 12,95 160 horas 11,85 12,95 160 horas 11,85 12,95 160 horas 11,85 12,19 160 horas 11,80 12,19 160 horas 11,80 12,25 12,27 12,27 12,20 12,20 12,20 12,21 12,27 12,22 12,20 12,24 12,24 12,24 12,24 12,24 12,24 12,24 12,24 12,24 12,24 12,24 12,24 12,24 12,25 12,26 12,26 12,27 12,27 12,28 12,29 12,20 12,2				, and the second
168 horas 204 horas 12,05 162 horas 112,05 162 horas 112,19 180 horas 12,25 180 horas 12,27 192 horas 192 horas 112,27 192 horas 112,34 186 horas 112,46 1186 horas 112,46 1186 horas 112,48 1186 horas 112,48 1186 horas 112,49 1186 horas 112,49 1186 horas 112,49 1186 horas 112,54 1186 horas 112,54 1186 horas 112,54 1186 horas 112,54 1186 horas 112,66 1186 horas 112,668 1186 horas 112,668 1186 horas 112,668 1186 horas 112,76 1186 horas 112,76 1186 horas 112,78 1186 horas 112,78 1186 horas 112,82 1186 horas 112,83 1186 horas 112,84 1186 horas				·
204 horas 162 horas 162 horas 162 horas 162 horas 112,19 180 horas 12,25 222 horas 12,27 dezembro, 2018 186 horas 12,34 dezembro, 2018 186 horas 12,46 dezembro, 2018 186 horas 12,48 dezembro, 2018 198 horas 12,49 dezembro, 2018 198 horas 12,49 dezembro, 2018 234 horas 12,54 dezembro, 2018 dezembro, 2019 janeiro, 2019 dezembro, 2018				·
162 horas 180 horas 12,19 180 horas 12,25 222 horas 12,27 dezembro, 2018 192 horas 112,34 dezembro, 2018 186 horas 12,46 dezembro, 2018 240 horas 12,48 dezembro, 2018 198 horas 12,49 dezembro, 2018 234 horas 12,49 dezembro, 2018 234 horas 12,54 dezembro, 2018 dezembro, 2019 dezembro, 2019 dezembro, 2019 dezembro, 2018				
180 horas 222 horas 12,27 192 horas 112,34 186 horas 12,46 240 horas 12,48 1249 1240 horas 12,49 1254 dezembro, 2018 1266 dezembro, 2018 1276 dezembro, 2018 1286 horas 12,49 1298 horas 12,49 1298 horas 12,54 12,66 1298 horas 12,66 12,68 12,68 12,68 12,68 12,68 12,76 186 horas 12,76 186 horas 12,78 12,78 1276 horas 12,82 12,82 12,82 12,84 12,84 12,84 12,84 12,85 12,85 12,85 12,85 12,85 12,85 12,85 12,85 12,85 12,93 12,91 12				·
222 horas 192 horas 192 horas 192 horas 112,34 dezembro, 2018 186 horas 12,46 dezembro, 2018 240 horas 198 horas 12,49 dezembro, 2018 234 horas 12,54 dezembro, 2018 228 horas 12,66 dezembro, 2018 216 horas 12,68 dezembro, 2018 210 horas 12,76 dezembro, 2018 dezembro, 2018 186 horas 12,78 dezembro, 2018 dezembro, 2019 janeiro, 2019 dezembro, 2018 janeiro, 2019 dezembro, 2018 dezembro, 2018 dezembro, 2018 dezembro, 2018 janeiro, 2019				· ·
192 horas 186 horas 12,46 186 horas 12,48 240 horas 12,48 198 horas 12,49 234 horas 12,54 228 horas 12,66 216 horas 12,66 216 horas 12,68 210 horas 12,76 276 horas 276 horas 252 horas 12,84 252 horas 12,84 252 horas 12,85 252 horas 12,93 234 horas 12,93 234 horas 12,95 240 horas 12,96 242 dezembro, 2018 252 horas 12,95 252 horas 12,96 254 dezembro, 2018 255 horas 12,97 256 dezembro, 2018 2576 horas 12,97 2577 horas 12,97 2578 horas 12,97 2778 h				· ·
186 horas 12,46 dezembro, 2018 240 horas 12,48 dezembro, 2018 198 horas 12,49 dezembro, 2018 234 horas 12,54 dezembro, 2018 228 horas 12,66 dezembro, 2018 216 horas 12,68 dezembro, 2018 210 horas 12,76 dezembro, 2018 210 horas 12,76 dezembro, 2018 276 horas 12,78 dezembro, 2018 276 horas 12,82 dezembro, 2018 252 horas 12,84 dezembro, 2018 252 horas 12,85 dezembro, 2018 234 horas 12,93 janeiro, 2019 234 horas 12,95 dezembro, 2018 220 horas 12,96 dezembro, 2018 240 horas 12,97 dezembro, 2018 2600 horas 12,97 dezembro, 2019 janeiro, 2019				·
240 horas   12,48   dezembro, 2018   198 horas   12,49   dezembro, 2018   234 horas   12,54   dezembro, 2018   228 horas   12,66   dezembro, 2018   216 horas   12,68   dezembro, 2018   210 horas   12,76   dezembro, 2018   210 horas   12,76   dezembro, 2018   276 horas   12,78   dezembro, 2018   276 horas   12,82   dezembro, 2018   276 horas   12,84   dezembro, 2018   252 horas   12,85   dezembro, 2018   252 horas   12,93   janeiro, 2019   360 horas   12,93   janeiro, 2019   234 horas   12,95   dezembro, 2018   222 horas   12,96   dezembro, 2018   240 horas   12,97   dezembro, 2018   600 horas   12,99   janeiro, 2019   300 horas   12,97   dezembro, 2018   300 horas   12,97   dezembro, 2018   300 horas   12,99   janeiro, 2019   300 horas   32,99   32,99   32,99   32,99   32,9				· ·
198 horas 12,49 234 horas 12,54 228 horas 12,66 228 horas 12,68 216 horas 12,68 210 horas 12,76 276 horas 12,78 276 horas 12,82 276 horas 12,82 300 horas 12,84 252 horas 12,85 252 horas 12,93 234 horas 12,93 236 dezembro, 2018 237 dezembro, 2018 240 horas 12,97 240 horas 12,97 250 260 260 260 260 260 260 260 260 260 26				·
234 horas 228 horas 12,54 228 horas 12,66 216 horas 12,68 210 horas 12,76 186 horas 12,76 187 dezembro, 2018 186 horas 12,78 12,78 12,78 12,82 12,82 12,82 12,84 12,84 12,84 12,85 12,85 12,85 12,85 12,93 12,95 12,96 12,97 1				,
228 horas   12,66   dezembro, 2018   216 horas   12,68   dezembro, 2018   210 horas   12,76   dezembro, 2018   186 horas   12,78   dezembro, 2018   276 horas   12,82   dezembro, 2018   300 horas   12,84   dezembro, 2018   252 horas   12,85   dezembro, 2018   252 horas   12,93   janeiro, 2019   234 horas   12,93   janeiro, 2019   234 horas   12,95   dezembro, 2018   222 horas   12,96   dezembro, 2018   240 horas   12,97   dezembro, 2018   600 horas   12,99   janeiro, 2019			,	,
216 horas   12,68   dezembro, 2018   210 horas   12,76   dezembro, 2018   186 horas   12,78   dezembro, 2018   276 horas   12,82   dezembro, 2018   300 horas   12,84   dezembro, 2018   252 horas   12,85   dezembro, 2018   252 horas   12,93   janeiro, 2019   234 horas   12,95   dezembro, 2018   222 horas   12,96   dezembro, 2018   240 horas   12,97   dezembro, 2018   600 horas   12,99   janeiro, 2019				· ·
210 horas   12,76   dezembro, 2018     186 horas   12,78   dezembro, 2018     276 horas   12,82   dezembro, 2018     300 horas   12,84   dezembro, 2018     252 horas   12,85   dezembro, 2018     252 horas   12,93   janeiro, 2019     576 horas   12,93   janeiro, 2019     234 horas   12,95   dezembro, 2018     222 horas   12,96   dezembro, 2018     240 horas   12,97   dezembro, 2018     600 horas   12,99   janeiro, 2019				, and the second
186 horas 276 horas 12,78 276 horas 12,82 300 horas 12,84 252 horas 12,85  12,85  12,85  12,86  12,87  12,87  12,87  12,88  12,88  12,88  12,88  12,88  12,88  12,88  12,88  12,98  12,93  12,93  12,93  12,93  12,93  12,93  12,93  12,93  12,95  12,95  12,96  12,96  12,96  12,96  12,97  12,99  12,97  12,99  12,99  12,99  12,99  12,99  12,99  12,99  12,99  12,99  12,99  12,99  12,99  12,99  12,99				,
276 horas 12,82 dezembro, 2018 300 horas 12,84 dezembro, 2018 252 horas 12,85 dezembro, 2018 dezembro, 2018 360 horas 12,93 janeiro, 2019 576 horas 12,93 janeiro, 2019 234 horas 12,95 dezembro, 2018 222 horas 12,96 dezembro, 2018 240 horas 12,97 dezembro, 2018 600 horas 12,99 janeiro, 2019				· ·
300 horas   12,84   dezembro, 2018     252 horas   12,85   dezembro, 2018     360 horas   12,93   janeiro, 2019     576 horas   12,93   janeiro, 2019     234 horas   12,95   dezembro, 2018     222 horas   12,96   dezembro, 2018     240 horas   12,97   dezembro, 2018     600 horas   12,99   janeiro, 2019				· ·
252 horas       12,85       dezembro, 2018         360 horas       12,93       janeiro, 2019         576 horas       12,93       janeiro, 2019         234 horas       12,95       dezembro, 2018         222 horas       12,96       dezembro, 2018         240 horas       12,97       dezembro, 2018         600 horas       12,99       janeiro, 2019				,
Pós-Larva  360 horas  12,93  janeiro, 2019  576 horas  12,93  janeiro, 2019  janeiro, 2019  dezembro, 2018  222 horas  12,96  240 horas  12,97  dezembro, 2018  dezembro, 2018  janeiro, 2019  janeiro, 2019				1
Pós-Larva 576 horas 12,93 janeiro, 2019 234 horas 12,95 dezembro, 2018 222 horas 12,96 dezembro, 2018 240 horas 12,97 dezembro, 2018 600 horas 12,99 janeiro, 2019				·
234 horas 12,95 dezembro, 2018 222 horas 12,96 dezembro, 2018 240 horas 12,97 dezembro, 2018 600 horas 12,99 janeiro, 2019	_		*	
222 horas       12,96       dezembro, 2018         240 horas       12,97       dezembro, 2018         600 horas       12,99       janeiro, 2019	Pós-Larva			,
240 horas 12,97 dezembro, 2018 600 horas 12,99 janeiro, 2019				·
600 horas 12,99 janeiro, 2019				· ·
				·
312 noras   13   janeiro, 2019				
		312 noras	13	janeiro, 2019

	246 horas	13,01	dezembro, 2018
	246 horas	13,11	dezembro, 2018
	372 horas	13,11	janeiro, 2019
	384 horas	13,17	janeiro, 2019
	504 horas	13,17	janeiro, 2019
	288 horas	13,19	dezembro, 2018
	264 horas	13,34	dezembro, 2018
	336 horas	13,36	janeiro, 2019
	456 horas	13,38	janeiro, 2019
	432 horas	13,39	janeiro, 2019
	210 horas	13,4	dezembro, 2018
	696 horas	13,4	janeiro, 2019
	792 horas	13,47	janeiro, 2019
	372 horas	13,5	janeiro, 2019
Pós-Larva	720 horas	13,53	janeiro, 2019
	288 horas	13,54	dezembro, 2018
	648 horas	13,54	janeiro, 2019
	288 horas	13,64	dezembro, 2018
	384 horas	13,64	janeiro, 2019
	276 horas	13,7	janeiro, 2019
	480 horas	13,72	janeiro, 2019
	528 horas	13,72	janeiro, 2019
	408 horas	13,79	janeiro, 2019
	552 horas	13,86	janeiro, 2019
	720 horas	13,91	janeiro, 2019
	504 horas	14,02	janeiro, 2019
	324 horas	14,04	janeiro, 2019
	348 horas	14,12	janeiro, 2019
	696 horas	14,18	janeiro, 2019
	336 horas	14,19	janeiro, 2019
	600 horas	14,35	janeiro, 2019
	888 horas	14,44	janeiro, 2019
	888 horas	14,63	janeiro, 2019
	888 horas	14,65	janeiro, 2019
	792 horas	15,28	janeiro, 2019
	888 horas	15,78	janeiro, 2019
	984 horas	16,23	janeiro, 2019
	792 horas	17,29	janeiro, 2019
	1680 horas	17,77	janeiro, 2019
Invonil	Aprox. 4 meses	36,77	agosto, 2016
Juvenil	Aprox. 7 meses	45,13	agosto, 2016
Tabela 1. Exemplares en	n ordem de Comprimento Padr	ão (do menor para o maior	); Da esquerda

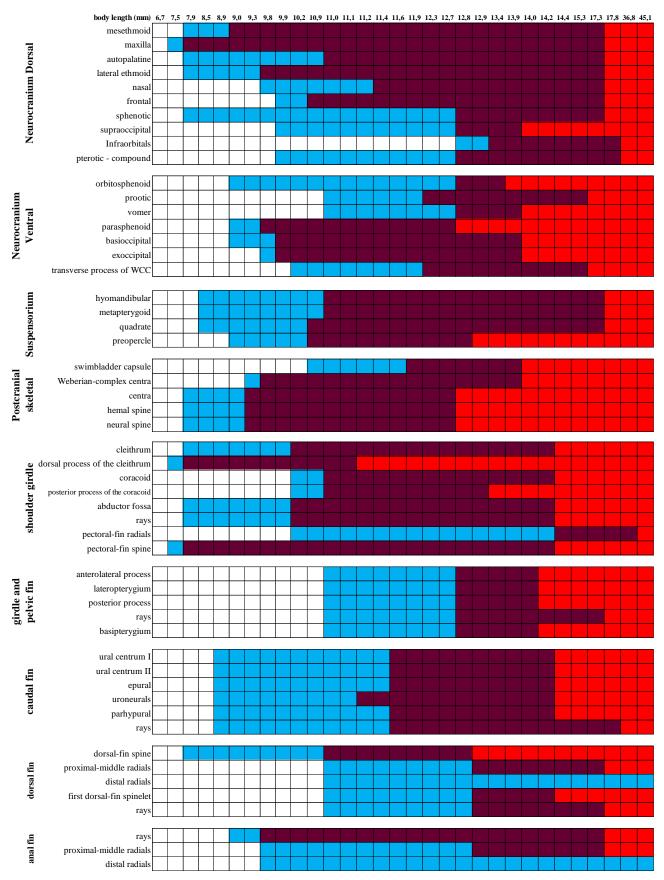
**Tabela 1.** Exemplares em ordem de Comprimento Padrão (do menor para o maior); Da esquerda para direita: Diferentes estágios de desenvolvimento (pró-larva, pós-larva) / Idade dos exemplares (horas)/ Comprimento Padrão (CP)/ Data de coleta das larvas de *Pseudacanthicus pirarara* utilizados para avaliar o desenvolvimento osteológico

Os períodos iniciais de desenvolvimento das estruturas que compõem os complexos osteológicos de *Pseudacanthicus pirarara*, bem como as sequências de completas ossificação das estruturas durante a ontogenia larval, e o momento em que calcificação dos ossos termina estão representados esquematicamente na tabela 2.

Os exemplares analisados no estágio de pró-larva apresentaram comprimento padrão entre 6,71 e 12,85 mm. Nesse estágio o corpo das larvas apresenta uma grande variação no que se diz respeito à ossificação das estruturas ao longo das diferentes idades de desenvolvimento nas quais foram fixadas. No estágio de pró-larva os exemplares com tamanho padrão entre 6.71 e 7.48 mm, apresentam as estruturas cartilaginosas e no início do desenvolvimento (6 até 30 horas). O processo de ossificação das estruturas tem início nas larvas com comprimento padrão de 7.91 mm (36 horas) e segue ocorrendo nos estágios de pró-larva e pós-larva, representados por exemplares com comprimento padrão entre 8.41 e 17.77 mm. As larvas com comprimento padrão de 8.97 mm apresentam o pré-maxilar e o dentário em estágio avançado de ossificação, destaque para o último que tem formato de arco e contém a extremidade distal bem desenvolvida e larga (Fig. 1.B).

# Neurocrânio (Estágio de pró-larva, pós-larva e período juvenil)

Na análise osteológica do neurocrânio, os exemplares foram analisados gradualmente tendo como referência o comprimento padrão, dessa forma as larvas menores apresentaram estruturas menos desenvolvidas, o que gerou maior dificuldade durante as análises iniciais, já que nesse período a ossificação está presente em poucas regiões das estruturas. A partir das larvas com comprimento padrão de 7.91 mm as estruturas do crânio iniciam o processo de ossificação. As larvas presentes no intervalo entre 8.97 e 17.77 mm de comprimento padrão exibem o crânio mais desenvolvido e com as estruturas sendo ossificadas gradualmente, o que possibilita uma descrição mais detalhada. Nos exemplares do estágio juvenil as estruturas do crânio encontram-se no fim do processo de calcificação, ou já se apresentam completamente ossificadas, restando pouca ou nenhuma cartilagem presente.



**Tabela 2.** Sequência geral do desenvolvimento das estruturas esqueléticas nas larvas de *Pseudacanthicus pirarara* em relação ao comprimento padrão do corpo (período em que as estruturas se desenvolveram); estruturas cartilaginosas (azul); em ossificação (roxo); fim da ossificação (vermelho).

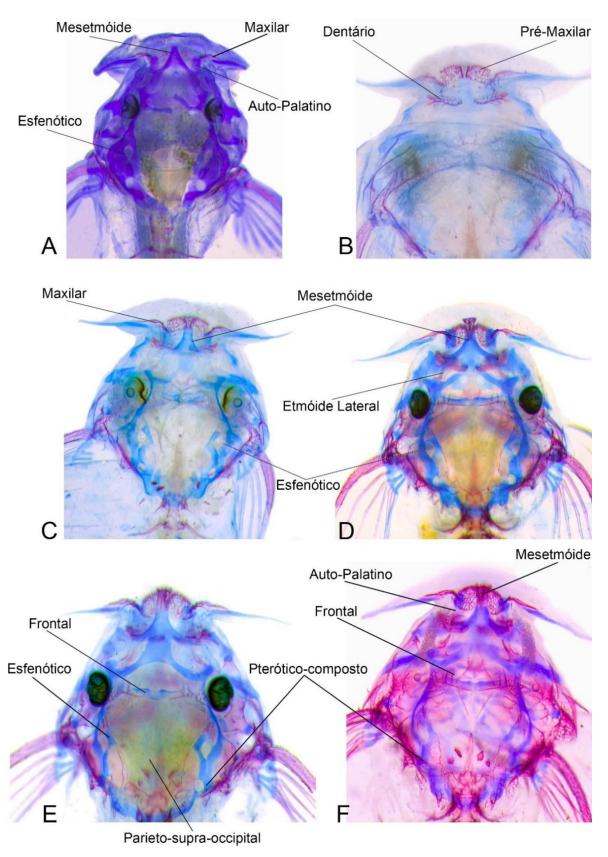
## Vista dorsal

Dorsalmente o crânio das larvas de *Pseudacanthicus pirarara* é composto pelas seguintes estruturas ósseas: mesetmóide, maxilar, auto-palatino, etmóide lateral, nasal, frontal, esfenótico, parieto-supra-occipital, infra-orbitais e pterótico-composto.

Mesetmóide: nas larvas com comprimento padrão de 7.91 mm o mesetmóide é cartilaginoso e apresenta a extremidade anterior comprida e espessa, enquanto a porção posterior é repartida e forma dois vértices mais finos que se expandem em direção a região anterior das cápsulas nasais (Fig.1.A). Nos exemplares com 8.97 mm a região anterior do mesetmóide sofre um alongamento, enquanto posteriormente os vértices ficam mais espessos e começam a arquear, a ossificação da estrutura se inicia nessa fase (Fig.1.C). Com 10.97 mm o mesetmóide passa a ter forma retangular com metade da estrutura ossificada, os vértices apresentam formato côncavo e são cartilaginosos (Fig. 1. F). Nos últimos exemplares do estágio de pró-larva (12.84 mm) o mesetmóide está se expandindo em um ângulo póstero-lateral e faz contato com o etmóide lateral (Fig.2.B). Durante o estágio de pós-larva (12.93 a 17.77 mm) o mesetmóide expande-se sucessivamente em direção a região posterior enquanto ocorre uma diminuição da espessura de suas bordas. Nos indivíduos com comprimento padrão de 17.77 mm, o mesetmóide está totalmente desenvolvido e ossificado (Fig. 3.B).

Maxilar: nos exemplares com 7.91 mm o maxilar tem espessura fina e a ossificação ocorre primeiro na região proximal da estrutura, enquanto a região distal ainda está se desenvolvendo, sendo composta por cartilagem (Fig. 1.A). Os indivíduos com 8.97 mm possuem o maxilar mais largo e o processo de ossificação segue acontecendo na região proximal (Fig. 1.C). Ao fim do estágio de pró-larva (CP=12.84 mm) a região proximal do maxilar encontra-se bem ossificada e mais espessa (Fig.2.B). Ao longo do estágio de pós-larva o maxilar segue se desenvolvendo lentamente, nos exemplares com 15.28 mm a ossificação da região proximal está completa (Fig.3.A), mantendo-se apenas na região distal da estrutura que ainda apresenta alguns pontos de cartilagem. Nos exemplares com comprimento padrão de 17.77 mm o maxilar apresenta-se completamente desenvolvido e ossificado (Fig. 3.B).

O auto-palatino inicia seu desenvolvimento a partir dos exemplares em estágio de pró-larva com comprimento padrão de 7.91 mm (Fig.1.A), nesse período a estrutura toda é cartilaginosa e apresenta-se muito pequena, sua largura e comprimento são semelhantes formando uma pequena estrutura quadrada. Nos exemplares com 10.97 mm o auto-palatino aumenta em comprimento e espessura, nesse período a ossificação tem

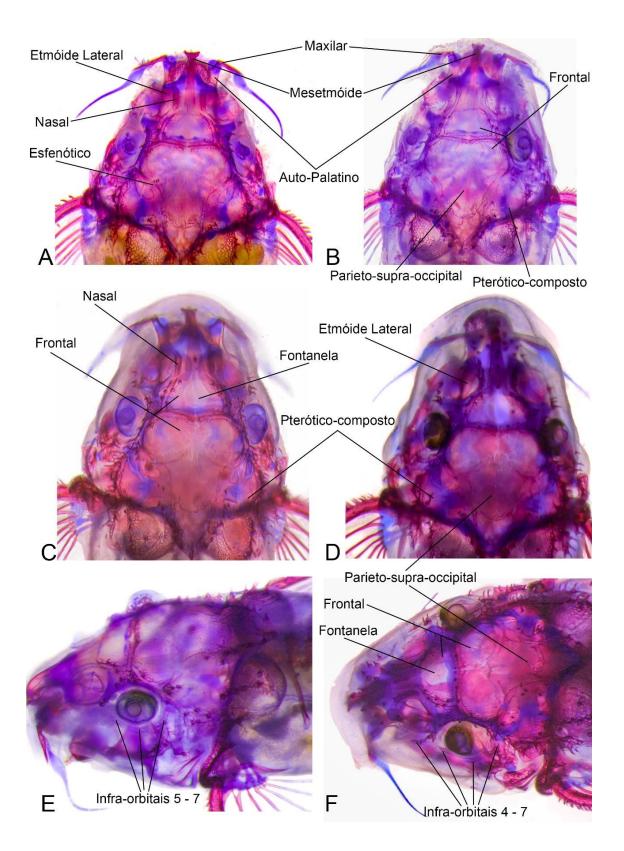


**Figura.1** Ontogenia do neurocrânio de *Pseudacanthicus pirarara* em vista dorsal e ventral (estágio de prólarva). **A** vista dorsal CP= 7.91 mm (60 horas); **B** vista ventral CP= 8.97 mm (72 horas); **C** vista dorsal CP= 8.97 mm (72 horas); **D** vista dorsal CP=9.81mm (84 horas); **E** vista dorsal CP= 9.92 mm (102 horas); **F** vista dorsal CP=10.97 mm (102 horas).

início na extremidade da região posterior da estrutura (Fig.1.F). Ao fim do estágio de prólarva representado pelos exemplares com 12.84 mm o auto-palatino continua se alongando, a ossificação alcança a região medial da estrutura, enquanto a região anterior continua cartilaginosa, nesse período a estrutura aparenta ser pequena comparada ao comprimento da cabeça (Fig.2.B). A ossificação da região anterior do auto-palatino tem início no estágio de pós-larva, e segue até os indivíduos com comprimento padrão de 17.77 mm onde a estrutura apresenta-se completamente ossificada (Fig. 3.B).

Etmóide lateral: em indivíduos no estágio de pró-larva com comprimento padrão até 9.81 mm o etmóide lateral é uma estrutura bastante fina e está localizado ventralmente à cápsula nasal, sua região anterior está em contato com os vértices originados pelo mesetmóide, também apresenta um processo póstero-lateral próximo a órbita, durante esse período o processo de ossificação da estrutura tem início (Fig.1.D). Ao fim do estágio de pró-larva os indivíduos com 12.82 mm apresentam o etmóide lateral mais alongado e largo, a ossificação alcança a região póstero-lateral da estrutura (Fig.2.A). No estágio de pós-larva, os exemplares com 15.28 mm apresentam o etmóide lateral similar ao do adulto, porém, a estrutura ainda apresenta pontos de cartilagem próximos da articulação com os vértices do mesetmóide (Fig.3.A). Nos exemplares com comprimento padrão de 17.77 mm o etmóide lateral continua se desenvolvendo em tamanho e espessura, nesse período a estrutura encontra-se totalmente ossificada (Fig. 3.B).

Nasal: apresenta-se retangular, fino e alongado e se encontra na região anterior do crânio. É possível visualizar a estrutura pela primeira vez no estágio de pró-larva nas larvas com comprimento padrão de 11.38 mm, nessa fase a estrutura ainda não é alongada, e está no início da ossificação, mostrando-se pouco desenvolvida em relação a outras estruturas vistas dorsalmente (156 horas). O desenvolvimento segue ao longo do estágio de pró-larva, nos exemplares com 12.82 mm é possível ver o nasal mais fino, retangular e alongado, com a região medial levemente côncava, nesse período a ossificação está bem demarcada na região marginal da estrutura (Fig.2.A). O desenvolvimento continua até o final do estágio de pós-larva, nos indivíduos com 15.28 mm a estrutura apresenta-se mais espessa e alongada com a ossificação bem visível na região posterior, no entanto, contém áreas cartilaginosas próximo a região anterior (Fig.3.A). No fim do estágio de pós-larva os indivíduos com 17.77 mm apresentam o nasal completamente ossificado (Fig. 3.B).

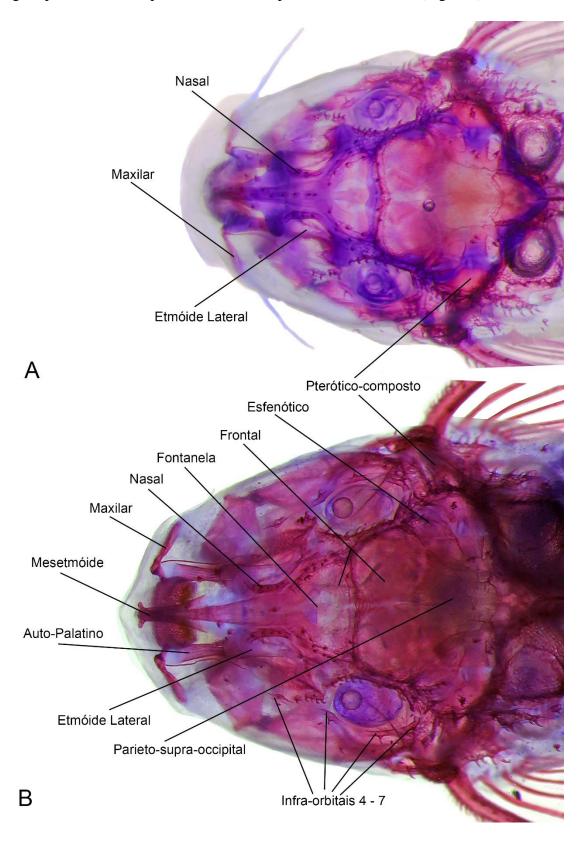


**Figura.2** Ontogenia do neurocrânio de *Pseudacanthicus pirarara* em vista dorsal e lateral (estágio de prólarva e pós-larva). **A** vista dorsal CP= 12.82 mm (276 horas), pró-larva; **B** vista dorsal CP= 12.84 mm (300 horas), pró-larva; **C** vista dorsal CP= 13.91 mm (720 horas), pós-larva; **D** vista dorsal CP=14.02 mm (504 horas), pós-larva; **E** vista lateral CP= 12.84 mm (300 horas), pró-larva; **F** vista lateral CP=13.36 mm (336 horas), pró-larva.

Frontal: inicia seu desenvolvimento no estágio de pró-larva nos exemplares com comprimento padrão de 9.92 mm, nesse período a estrutura é achatada e apresenta as bordas pouco desenvolvidas e cartilaginosas (Fig.1.E). Nos indivíduos com 10.97 mm o frontal apresenta um alongamento na região anterior, nesse período a estrutura é composta por cartilagem, com a ossificação tendo início na região marginal (Fig.1.F). A estrutura continua se desenvolvendo ao longo de todo estágio de pró-larva, os exemplares com 12.84 mm apresentam um frontal largo, o desenvolvimento da região posterior da estrutura se inicia, enquanto a região anterior apresenta-se mais espessa, nesse período a estrutura apresenta quase toda região marginal ossificada, exceto as áreas cartilaginosas presentes na região posterior (Fig.2.B). O frontal continua se desenvolvendo ao longo do estágio de pós-larva dos indivíduos, com 13.36 mm inicia-se a separação dos frontais na região medial através do surgimento de uma fontanela (Fig.2.F). A partir dos 13.91 mm a fontanela encontra-se maior e os frontais podem ser vistos bem separados (Fig. 2.C). Ao fim do estágio de pós-larva os exemplares com 17.77 mm apresentam o frontal completamente desenvolvido, a região anterior possui duas extremidades voltadas em direção a fontanela constituindo uma estrutura côncava e laminar na forma de "C", a região posterior apresenta o comprimento semelhante à da anterior, no entanto, com formato circular. Nesse período a fontanela se apresenta grande verticalmente atingindo os limites na região anterior e posterior da estrutura, nesse ponto o frontal encontra-se completamente ossificado (Fig. 3.B).

Esfenótico: inicia o desenvolvimento nas larvas com comprimento padrão de 7.91 mm (Fig.1.A). Nos exemplares com 9.92 mm a estrutura apresenta bordas espessas e cartilaginosas que entram em contato com o pterótico-composto, a região anterior tem formato laminar e se alonga em direção a margem posterior da órbita (Fig.1.E). Ao fim do estágio de pró-larva os indivíduos com comprimento padrão de 12.82 mm apresentam um esfenótico bem desenvolvido, as margens da estrutura se expandem em várias direções, a estrutura apresenta-se contactando o parieto-supra-occipital póstero-lateralmente e o frontal na região medial, nesse período a estrutura apresenta uma transição do formato elíptico para oval e conta com alguns pontos de cartilagem na região marginal (Fig.2.A). O esfenótico segue se expandindo nas mesmas proporções durante todo estágio de pós-larva, nos exemplares com 17.77 mm a estrutura apresenta-se maior e mais expandida distalmente na região anterior realizando o limite com a margem posterior da órbita, ao mesmo tempo que a região medial realiza o contato com o

pterótico-composto. Nesse período a estrutura mantém o formato oval se aloca num ângulo próximo a 45°, apresentando-se completamente ossificada (Fig. 3.B).



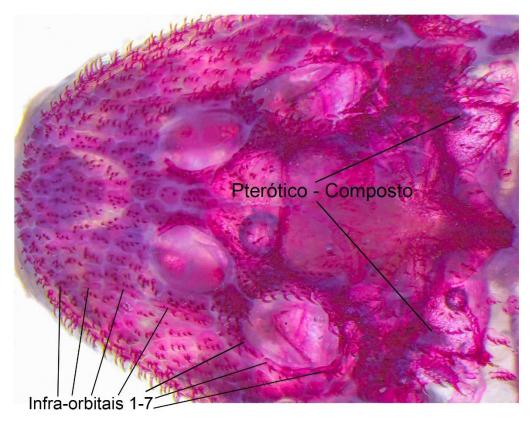
**Figura.3** Ontogenia do neurocrânio de *Pseudacanthicus pirarara* em vista dorsal (estágio de pós-larva). **A** CP= 15.28 mm (792 horas); **B** CP= 17.77 mm (1680 horas).

O desenvolvimento do parieto-supra-occipital é iniciado no estágio de pró-larva nos exemplares com comprimento padrão de 9.92 mm, sua área é demarcada pelo limite formado anteriormente com os frontais, ântero-lateralmente com os esfenóticos e lateralmente com os pteróticos, a estrutura apresenta leve formato octogonal (Fig.1.E). Ao fim do estágio de pró-larva os indivíduos com comprimento padrão de 12.84 mm apresentam o parieto-supra-occipital mais longo do que largo, a estrutura expande-se nas regiões ântero-lateral em direção ao esfenótico e anterior próximo a região de origem da fontanela que separa os frontais. A partir desse período a estrutura passa a contar com três vértices um localizado entre os frontais e voltado para a região anterior, e os outros entre a região posterior dos frontais e medial dos esfenóticos estando voltados para essa última, a ossificação do parieto-supra-occipital se inicia na região marginal (Fig.2.B). O parietosupra-occipital segue se desenvolvendo ao longo de todo o estágio de pós-larva, nos exemplares com 14.02 mm a estrutura já está completamente ossificada, no entanto, continua expandindo-se, principalmente em direção a região anterior (Fig.2.D). Nos indivíduos com 17.77 mm o vértice localizado na região anterior se expande até a região medial dos frontais, onde realiza o limite com a extremidade posterior da área de evaginação da fontanela (Fig. 3.B).

Os infra-orbitais iniciam seu desenvolvimento apenas no final do estágio de pró-larva, os exemplares com comprimento padrão de 12.84 mm apresentam três infra-orbitais (V, VI e VII) que são compridos, estreitos e compostos por cartilagem (Fig.2.E). A estrutura segue se desenvolvendo ântero-dorsalmente ao longo do estágio de pós-larva, nos indivíduos com 13.36 mm os infra-orbitais V, VI e VII iniciam o processo de ossificação, ao mesmo tempo forma-se um novo infra-orbital (IV), localizado próximo a região anterior da órbita apresenta-se pequeno e estreito, sendo menos comprido que os outros (Fig.2.F). Até o fim do estágio de pós-larva nos indivíduos com 17.77 mm esses são os únicos infra-orbitais que surgem, estando os quatro totalmente ossificados nesse período, no entanto, continuam aumentando em comprimento e espessura (Fig. 3.B). No período juvenil, o exemplar com comprimento padrão de 36.77 mm apresenta sete infra-orbitais compridos, estreitos e totalmente ossificados, a estrutura se estende da região posterior da órbita até próximo a região medial do mesetmóide (Fig.4).

No início do estágio de pró-larva, os exemplares com 9.92 mm apresentam o **pterótico-composto** formado apenas por cartilagem, a estrutura apresenta-se pequena e larga, lembrando um pequeno quadrado e contém uma pequena expansão na região posterior (Fig.1.E). Com 10.97 mm essa região encontra-se maior e inicia o processo de ossificação

da estrutura que se estende até o limite com a região posterior do esfenótico (Fig.1.F). O pterótico segue se desenvolvendo ao longo do estágio de pró-larva, nos indivíduos com 12.84 mm a estrutura apresenta uma área mais ampliada, nesse período a expansão posterior realiza o limite com a região anterior da placa nucal e segue se desenvolvendo distalmente até se encontrar com a cápsula da bexiga natatória, estrutura que irá realizar uma junção permanente com o pterótico-composto, a ossificação fica mais intensa nesse estágio, porém, ainda existem pontos de cartilagem ao longo da estrutura (Fig.2.B). No estágio de pró-larva os exemplares com comprimento padrão de 14.02 mm apresentam o pterótico maior, nesse período os limites formados com outras estruturas do crânio são bem demarcados, apresentando formato semelhante ao que é visto nos juvenis, entretanto, a ossificação ainda não está finalizada (Fig.2.D). Ainda no estágio de pró-larva nos indivíduos com comprimento padrão de 17.77 mm, a região distal do pterótico-composto passa por um processo de expansão e ossificação em estágio mais avançado, apresentando poucos pontos de cartilagem (Fig. 3.B). No indivíduo juvenil com comprimento padrão de 36.77 mm a estrutura chega ao fim do desenvolvimento, apresentando-se completamente ossificada e grande em relação às estruturas presentes no neurocrânio (Fig.4).



**Figura.4** Neurocrânio de *Pseudacanthicus pirarara* em vista dorsal (juvenil). CP= 36.77 mm (aprox. 4 meses).

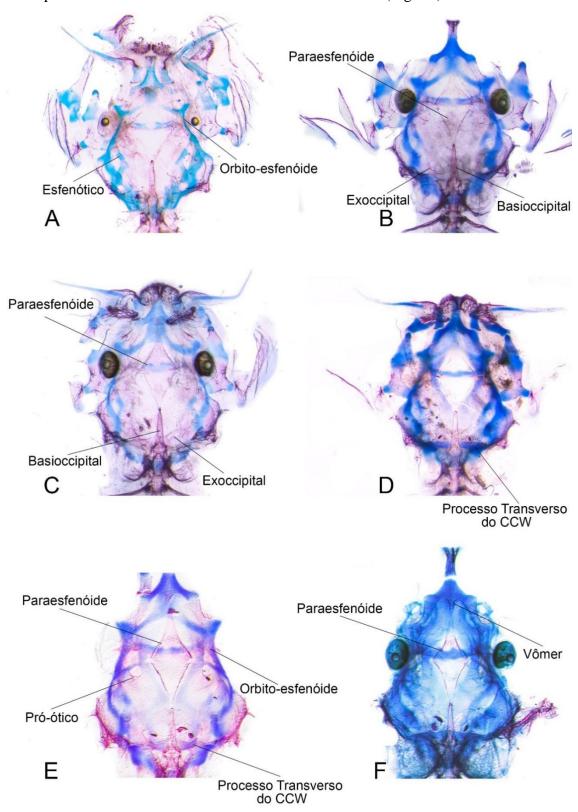
#### Vista ventral

O crânio dos exemplares de *Pseudacanthicus pirarara* analisado ventralmente apresenta o orbito-esfenóide, o pró-ótico, o vômer, o parasfenóide, o esfenótico, o basioccipital, o exoccipital e o processo transverso do CCW.

Orbito-esfenóide: o desenvolvimento da estrutura tem início nos exemplares do estágio de pró-larva com comprimento padrão de 8.97 mm, anteriormente faz contato com o etmóide lateral e lateralmente realiza o limite com a região do forame ótico, nesse período a estrutura é pequena, apresenta formato laminar e é completamente cartilaginosa (Fig.5.A). Nos exemplares com 10.97 mm o orbito-esfenóide se apresenta mais longo, assumindo uma forma retangular, a região posterior realiza contato com o pró-ótico, enquanto a anterior se alonga aumentando a superfície de contato com o etmóide lateral, nesse estágio a estrutura ainda é totalmente composta por cartilagem (Fig.5.E). Ao fim do estágio de pró-larva os indivíduos com 12.84 mm apresentam o orbito-esfenóide mais desenvolvido na região anterior onde a ossificação já está avançada nesse estágio, o processo segue ocorrendo até a região medial da estrutura, enquanto a região posterior apresenta-se mais estreita e ainda é cartilaginosa (Fig.6.B). No estágio de pós-flexão os indivíduos com comprimento padrão de 13.91 mm apresentam o orbito-esfenóide mais largo e bem ossificado, com a presença de pontos de cartilagem apenas nas extremidades anterior e posterior da estrutura (Fig.6.D). A estrutura segue se desenvolvendo até o fim do estágio de pós-flexão, na larva com 17.29 mm o orbito-esfenóide apresenta as mesmas dimensões dos exemplares anteriores, porém, nesse período as regiões anterior e posterior da estrutura estão completamente ossificadas (Fig.6.F).

**Pró-ótico:** nos exemplares em estágio de pró-larva com comprimento padrão de 10.97 mm, a estrutura está suturada anteriormente com o orbito-esfenóide, posteriormente com o exoccipital e realizando o limite lateral com o basioccipital e o esfenótico, nesse período a estrutura tem forma arredondada, é grande em relação a outros ossos presentes no assoalho do crânio e apresenta-se completamente cartilaginosa (Fig.5.E). Nos indivíduos com 12.27 mm de comprimento padrão o pró-ótico apresenta-se mais desenvolvido, a região posterior está mais redonda e larga enquanto a região anterior é mais estreita e realiza o limite com o orbito-esfenóide, nesse período a ossificação está presente na região central da estrutura, enquanto as margens são bastante espessas e cartilaginosas (Fig.6.A). O pró-ótico segue se desenvolvendo durante todo estágio de póslarva, nas larvas com comprimento padrão de 17.29 mm a estrutura tem o tamanho reduzido comparado com as fases anteriores, o pró-ótico continua arredondado e

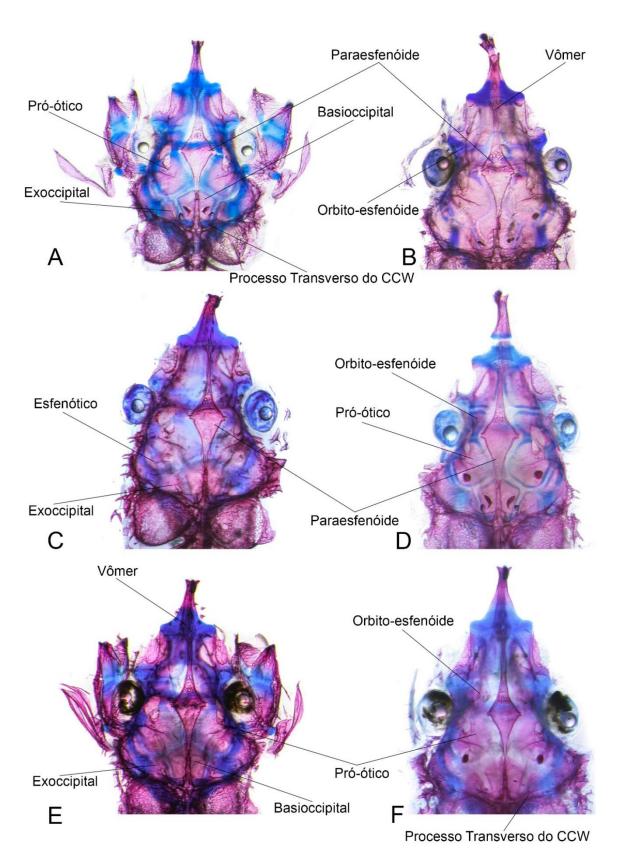
apresenta duas fenestras localizadas nas extremidades das regiões anterior e posterior, nesse período a estrutura encontra-se totalmente ossificada (Fig.6.F).



**Figura.5** Ontogenia do neurocrânio de *Pseudacanthicus pirarara* em vista ventral (estágio de pró-larva). **A** CP= 8.97 mm (72 horas); **B** CP= 9.81 mm (84 horas); **C** CP= 9.92 mm (102 horas); **D** CP=10.16 mm (78 horas); **E** CP= 10.97 mm (102 horas); **F** CP=11.03 mm (108 horas).

O vômer é visto pela primeira vez no estágio de pós-larva nos exemplares com comprimento padrão de 11.03 mm, está localizado anteriormente ao paraesfenóide e apresenta-se muito pequeno com a região anterior larga e a posterior contendo uma projeção pontiaguda, nessa fase inicia-se o processo de ossificação da estrutura (Fig.5.F). Ao fim do estágio de pró-larva os indivíduos com 12.84 mm apresentam o vômer mais largo na região anterior iniciando contato com o mesetmóide, já a região posterior é mais fina e alongada, apresentando a parte pontiaguda da estrutura em contato com a região bífida do paraesfenóide, neste período grande parte da estrutura encontra-se ossificada (Fig.6.B). Ao longo do estágio de pós-larva o desenvolvimento do vômer acompanha o das demais estruturas presentes no assoalho do crânio, porém, segue apresentando forma semelhante à dos exemplares de pró-larva, as larvas com 14.02 mm apresentam o vômer bem suturado com o mesetmóide anteriormente, enquanto a parte fina e pontiaguda localizada na região posterior é totalmente suturada à porção bífida do paraesfenóide (Fig.6.E). Ao fim do estágio de pós-larva o exemplar com 17.77 mm apresenta o vômer totalmente desenvolvido e ossificado (Fig.7).

Paraesfenóide: inicia o desenvolvimento nos indivíduos em estágio de pró-larva com comprimento padrão de 9.81 mm, nessa fase a estrutura está localizada na região medial do crânio, posteriormente ao mesetmóide, lateralmente ao órbito-esfenóide, póstero-lateralmente ao pró-ótico e anteriormente à região do basioccipital (Fig.5.B). A estrutura tem forma de losango, e apresenta as extremidades anterior e posterior formando vértices, nesse estágio o processo de ossificação tem início, sendo bastante intenso e abrangendo boa parte da estrutura. O paraesfenóide se desenvolve lentamente ao longo do estágio de pró-larva, nos exemplares com 11.03 mm de comprimento padrão a estrutura é mais larga na região medial, enquanto a região anterior realiza o primeiro contato com o vômer, e posteriormente realiza contato com a região anterior da projeção do basioccipital (Fig.5.F). Ao fim do estágio de pró-larva os indivíduos com 12.84 mm apresentam o paraesfenóide mais longo, a região anterior é bífida e recebe a inserção da porção pontiaguda do vômer, a região medial é a mais larga e contém pequenas fenestras agrupadas na extremidade do vértice localizado anteriormente, enquanto a região posterior da estrutura apresenta-se mais afilada e longa estando suturada na região anterior do basioccipital, nesse estágio o processo de ossificação da estrutura já está sendo finalizado (Fig.6.B). Ao longo de todo estágio de pós-larva o paraesfenóide acompanha o crescimento das estruturas presentes no assoalho do crânio. No exemplar com 17.77 mm a estrutura apresenta-se alongada com a porção bífida da região anterior encerrando

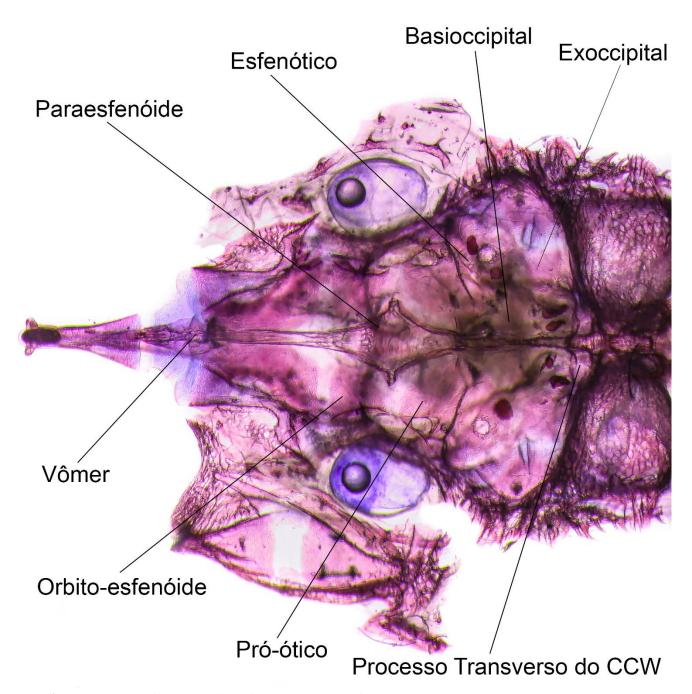


**Figura.6** Ontogenia do neurocrânio de *Pseudacanthicus pirarara* em vista ventral (estágio de pró-larva e pós-larva). **A** CP= 12.27 mm (222 horas), pró-larva; **B** CP= 12.84 mm (300 horas), pró-larva; **C** CP= 12.93 mm (360 horas), pós-larva; **D** CP=13.91 mm (720 horas), pós-larva; **E** CP= 14.02 mm (504 horas), pós-larva; **F** CP=17.29 mm (792 horas), pós-larva.

o vômer, a região medial apresenta-se mais larga e contém uma quantidade menor de fenestras suturadas no vértice localizado anteriormente, posteriormente é ligado ao basioccipital através de uma sutura profundamente interdigitada. Nesse estágio a estrutura encontra-se totalmente ossificada (Fig.7).

Esfenótico: nos indivíduos com 8.97 mm de comprimento padrão a estrutura localiza-se na lateral do crânio, suturado póstero-lateralmente ao pterótico-composto, e anteriormente em contato com a margem posterior da órbita, nessa fase a estrutura tem forma de semicírculo e é completamente composta por cartilagem (Fig.5.A). No início do estágio de pós-larva os exemplares com 12.93 mm apresentam o esfenótico maior, a região suturada ao pterótico é maior e apresenta um desenvolvimento mais lento em relação as outras partes da estrutura, nessa fase o processo de ossificação ainda é lento e restam pontos de cartilagem na estrutura (Fig.6.C). O desenvolvimento e a ossificação da estrutura seguem ocorrendo por todo estágio de pós-larva, nos indivíduos com 17.77 mm, apresenta-se mais reduzida em relação às demais estruturas do assoalho do crânio, nesse período o esfenótico apresenta a região anterior totalmente suturada à margem posterior da órbita, enquanto a região medial é inclinada verticalmente diminuindo a superfície de contato com o pterótico-composto e com o pró-ótico. Nessa fase a estrutura apresenta-se completamente ossificada (Fig.7).

O basioccipital inicia seu desenvolvimento em exemplares no estágio de prólarva com comprimento padrão de 9.92 mm, nesse período a estrutura apresenta apenas uma projeção longa e pontiaguda, localizada na linha medial do assoalho do crânio, é também nesta fase o processo de ossificação da estrutura tem início (Fig.5.C). Nos indivíduos com 12.27 mm a estrutura tem forma pentagonal apresentando bordas espessas, cartilaginosas e interligadas com outras estruturas do assoalho do crânio, estando fortemente suturado com o pró-ótico lateralmente, com o paraesfenóide anteriormente, com o exoccipital póstero-medialmente, e com o processo transverso posteriormente, nesse período também estão presentes outras quatro estruturas pequenas que lembram "ossículos" e estão agrupados aos lados da projeção central do basioccipital (Fig.6.A). Os exemplares no estágio de pós-larva com 14.02 mm apresentam a região mais alongada da estrutura em contato com a região posterior do paraesfenóide, as bordas são menos espessas e cartilaginosas, no entanto, a ossificação no interior da estrutura é mais avançada (Fig.6.E). Ao fim do estágio de pós-larva o exemplar com 17.77 mm apresenta o basioccipital bem desenvolvido, a região central é mais reduzida e tem a ponta suturada anteriormente com o paraesfenóide, nesse período as bordas do basioccipital não apresentam pontos de cartilagem, logo a estrutura encontra-se completamente ossificada (Fig.7).



**Figura.7** Neurocrânio de *Pseudacanthicus pirarara* em vista ventral (pós-larva). CP= 17.77 mm (1680 horas).

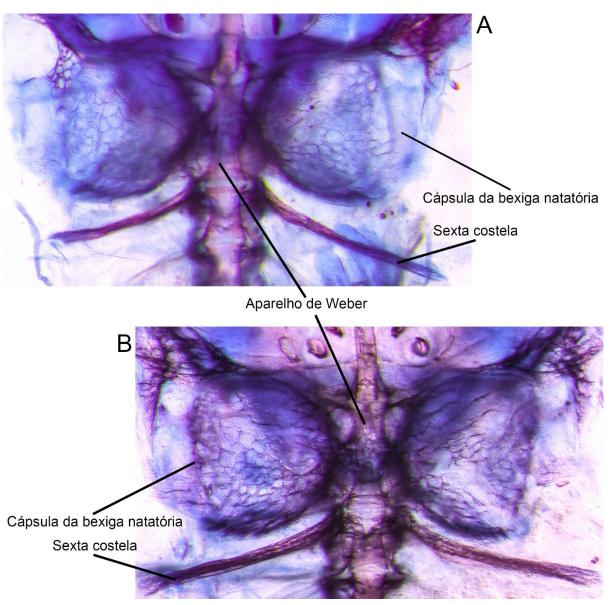
**Exoccipital**: a estrutura aparece pela primeira vez nos exemplares do estágio de pró-larva com comprimento padrão de 9.81 mm (Fig.5.B). Está localizada na região medial à projeção primária do basioccipital, é pequena e apresenta forma de semicírculo, contando com um pequeno forame na região central, nesse período o processo de

ossificação do exoccipital tem início. Os indivíduos com comprimento padrão de 12.27 mm apresentam o exoccipital mais longo e largo contendo bordas espessas e cartilaginosas que compartilham articulações sincondrais com outras estruturas presentes no assoalho do crânio, lateralmente faz contato com o basioccipital, anteriormente com o pró-ótico e posteriormente com o processo transverso, o forame da região central ainda está presente e se mantém no interior da estrutura, nesse período o processo de ossificação é mais avançado (Fig.6.A). Os exemplares com comprimento padrão de 14.02 mm apresentam o exoccipital mais arredondado e com as bordas menos espessas, posteriormente a estrutura se funde com a porção mesial ossificada do ligamento de Baudelot, formando uma estrutura óssea vertical que se estende das laterais do basioccipital até o encaixe da face ventral do pterórico composto, nessa fase o processo de ossificação do exoccipital apresenta-se mais avançado (Fig.6.E). Ao fim do estágio de pós-larva o exoccipital nos indivíduos com 17.77 mm é maior e mais arredondando, a estrutura perde o forame presente na região central, as bordas não contém mais pontos de cartilagem e a estrutura se mantem conectada com as outras através das articulações sincondrais. Nesse período a estrutura apresenta-se totalmente ossificada (Fig.7).

Processo transverso do CCW: inicia o desenvolvimento nos exemplares em estágio de pró-larva com comprimento padrão de 10.16 mm, está localizado posteriormente à região de desenvolvimento do exoccipital, lateralmente a região proximal faz limite com o basioccipital e a região distal com o pterótico-composto, nesse período a estrutura é curta e pequena, apresenta formato retangular e é totalmente cartilaginosa (Fig.5.D). Os indivíduos com 12.27 mm apresentam o processo transverso do CCW mais alongado e desenvolvido, devido ao aumento das estruturas presentes no assoalho do crânio a região distal encontra-se suturada ao pterótico-composto, enquanto a região posterior aparece interligada à capsula da bexiga natatória, nesse período o processo de ossificação é mais avançado na região distal da estrutura com a região distal ainda composta por cartilagem (Fig.6.A). A estrutura segue se desenvolvendo ao longo de todo estágio de pós-larva, nos exemplares com 17.29 mm o processo transverso é menos espesso e encontra-se completamente fusionado à capsula da bexiga natatória posteriormente, enquanto a região distal apresenta-se completamente fundida ao pterótico-composto (Fig.6.F). Nesse período as regiões proximal, média e distal do processo transverso do CCW, apresentam-se completamente ossificadas.

## Esqueleto pós-cranial

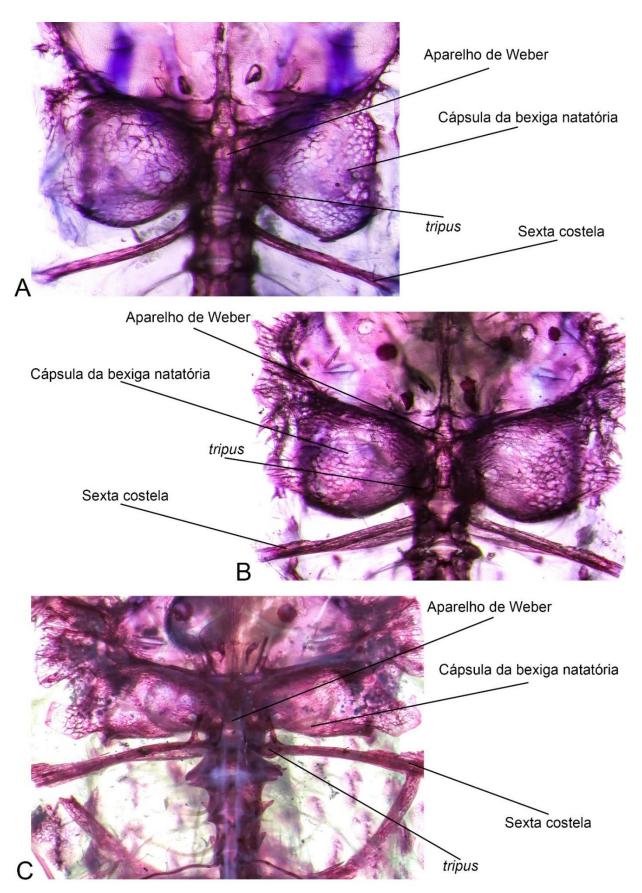
Bexiga natatória: nas larvas de *Pseudacanthicus pirarara* a cápsula da bexiga natatória está localizada posteriormente ao processo transverso do CCW e anteriormente à sexta costela. Nos indivíduos do estágio de pró-larva com 11.21 mm de comprimento padrão as cápsulas caracterizam-se por ser grandes em relação às outras estruturas presentes no assoalho do crânio, englobando muitos poros em seu interior, nessa fase o processo de ossificação da estrutura ainda não teve início (Fig.8.A). Nos exemplares com 11.85 mm as cápsulas da bexiga natatória mantêm a forma arredondada e ainda são maiores do que outras estruturas, a ossificação se inicia nessa fase abrangendo toda região periférica da capsula e parte dos poros presentes na região central da estrutura (Fig.8.B).



**Figura.8** Ontogenia da bexiga natatória de *Pseudacanthicus pirarara* em vista ventral (estágio de prólarva); **A** CP= 11.21 mm (90 horas); **B** CP= 11.85 mm (168 horas).

Ao fim do estágio de pró-larva as larvas com 12.84 mm apresentam as capsulas da bexiga natatória com tamanho e formato semelhantes ao dos exemplares anteriores, porém, o processo de ossificação é bastante avançado nesse estágio envolvendo quase toda área da estrutura, restando poucos resquícios de cartilagem na margem das capsulas (Fig.9.A). Ao longo de todo estágio de pós-larva o desenvolvimento da estrutura segue ocorrendo lentamente, as capsulas se mantém proporcionalmente maiores do que as demais estruturas, na larva com 17.77 mm as capsulas apresentam-se totalmente ossificadas e sofrem leve alteração na sua forma, estando interligadas ao processo transverso do CCW anteriormente, e apresentando a borda posterior mais espessa, enquanto a região distal da estrutura encontra-se completamente fusionada ao pterótico-composto (Fig.9.B). No exemplar com 36.77 mm a bexiga natatória encontra-se totalmente encapsulada, apresentando formato retangular ao invés de redondo e sendo mais larga do que nos estágios anteriores, internamente a estrutura contém poros com tamanhos variados, sendo menores na região proximal e maiores na região distal, nesse período a estrutura é bastante rígida e ocupa um espaço considerável na região anterior à sexta costela, com a qual não realiza contato (Fig.9.C).

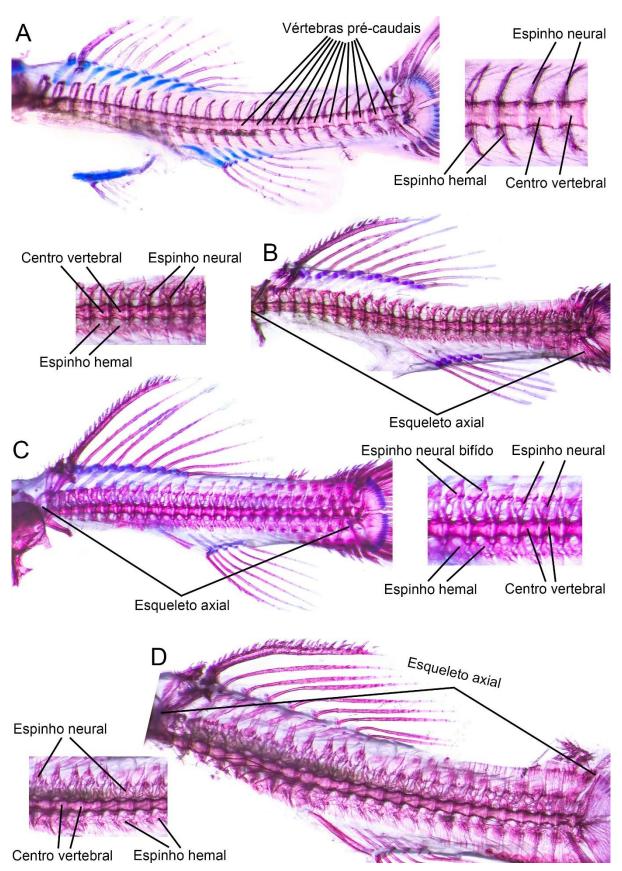
Aparelho de Weber: está localizado entre as vértebras 1-4, anteriormente à sexta costela das larvas de P. pirarara. Nos exemplares em estágio de pró-larva com comprimento padrão de 9.81 mm o aparelho de Weber está no início do desenvolvimento, nesse período o encapsulamento da bexiga natatória tem início através do surgimento de uma pequena expansão lateral do processo transverso presente nas vertebras que compõem o aparelho. O processo de ossificação da estrutura tem início nesse período. Ao fim do estágio de pró-larva os indivíduos com 12.84 mm apresentam o aparelho de Weber bem desenvolvido, a expansão lateral apresenta-se maior com o processo de encapsulamento da bexiga natatória em estágio mais avançado, nesse período o tripus também começa a se desenvolver, a estrutura localiza-se conectada ao centro do aparelho por uma lâmina óssea, a região posterior do tripus forma um arco quase retangular que se localiza póstero-medialmente à capsula da bexiga natatória, nessa fase o processo de ossificação do aparelho de Weber está próximo de ser finalizado (Fig.9.A). A estrutura segue se desenvolvendo durante todo estágio de pós-larva, com 17.77 mm as larvas apresentam o aparelho de Weber no final de seu desenvolvimento, a estrutura encontrase bem demarcada tornando visível a expansão lateral do processo transverso que avança para o encapsulamento total da bexiga natatória (Fig.9.B).



**Figura.9** Ontogenia da bexiga natatória de *Pseudacanthicus pirarara* em vista ventral (estágio de pró-larva, pós-larva e juvenil). **A** CP= 12.84 mm (300 horas), pró-larva; **B** CP= 17.77 mm (1680 horas), pós-larva; **C** CP= 36.77 mm (aprox. 4 meses), juvenil.

Nessa fase o *tripus* é maior e além de estar conectado no centro do aparelho de Weber, também se conecta com a região central da capsula da bexiga natatória, enquanto a região posterior da estrutura forma um arco com a ponta contendo formato oval e mais próximo da região posterior da cápsula, nesse período o processo de ossificação da estrutura já está totalmente finalizado. No individuo com 36.77 mm o aparelho de Weber é mais largo e alongado, apresentando o fim do desenvolvimento da expansão lateral do processo transverso quando a bexiga natatória já se encontra completamente encapsulada, nesse período o *tripus* continua se desenvolvendo e apresenta formato retangular, enquanto a região posterior tem forma arredondada e ultrapassa a sexta costela (Fig.9.C).

**Esqueleto axial:** apresenta-se no início do desenvolvimento em indivíduos de *P*. pirarara com comprimento padrão de 9.32 mm, nessa fase o esqueleto axial contém 11 vértebras pré-caudais tendo a contagem iniciada a partir do primeiro espinho neural simples, e sendo finalizada na última vértebra localizada anteriormente à placa hipural. Nesse período o esqueleto axial conta com um total de 28 vértebras pequenas e separadas uma das outras por um pequeno espaçamento, 24 destas vértebras contam com a presença dos espinhos neural e hemal em início do desenvolvimento e estão localizadas entre a sexta costela e a placa hipural, enquanto as outras quatro estão presentes anteriormente à sexta costela sendo fusionadas e compondo a região onde irá se desenvolver o aparelho de Weber (Fig.10.A). Nessa fase o processo de ossificação é iniciado nos centros vertebrais, e nos espinhos hemais e neurais presentes ao longo de todo o esqueleto. Os exemplares seguem se desenvolvendo ao longo de todo estágio de pró-larva, ao fim deste as larvas com 12.84 mm apresentam o esqueleto axial maior com os centros vertebrais mais largos e próximos uns dos outros, os espinhos neurais e hemais apresentam-se comprimidos lateralmente aos centros e exibem formato laminar. O desenvolvimento dos centros e dos espinhos ocorre simultaneamente (Fig.10.B). Nesse período o esqueleto axial está completamente ossificado. Ao longo do estágio de pós-larva o esqueleto axial dos indivíduos segue sofrendo pequenas modificações que ocorrem em um ritmo mais desacelerado ao dos estágios anteriores. As larvas com 13.36 mm apresentam um desenvolvimento mais lento dos espinhos neurais e hemais, com destaque para os primeiros que se encontram modificados nos centros vertebrais localizados abaixo da nadadeira dorsal, nessas vértebras os espinhos neurais são bífidos apresentando dois processos cujo crescimento se dá em direção ao ponto de inserção dos raios da nadadeira dorsal (Fig. 10.C). Ao fim do estágio de pós-larva o exemplar com 17.77 mm apresenta o esqueleto axial bem desenvolvido, nesse período os espinhos neurais e hemais são



**Figura.10** Ontogenia do esqueleto axial de *Pseudacanthicus pirarara* em vista lateral (estágio de pró-larva e pós-larva). **A** CP= 9.32 mm (54 horas), pró-larva; **B** CP= 12.84 mm (300 horas), pró-larva; **C** CP= 13.36 mm (336 horas), pós-larva; **D** CP= 17.77 mm (1680 horas), pós-larva.

maiores e formam grandes lâmina localizadas na lateral dos centros vertebrais, com destaque para os espinhos neurais presentes abaixo da nadadeira dorsal, que são bífidos e apresentam seus processos maiores e mais angulados caracterizando-se como uma estrutura em forma de V (Fig.10.D). O indivíduo juvenil com 36.77 mm apresenta o esqueleto axial totalmente desenvolvido, os centros são expandidos, tem forma retangular e apresentam os espinhos neural e hemal grandes e semelhantes ao dos indivíduos adultos. Nesse período, os espinhos neurais em forma de V localizados abaixo nadadeira dorsal são maiores e realizam contato com a região epitelial, nessa região também ocorre a inserção dos raios da nadadeira dorsal, os espinhos projetados por esses raios penetram o epitélio e se inserem entre os espinhos neurais bífidos.

## Suspensório

Segundo Chamon (2012), os ossos que compõem o suspensório de Loricariidae são: o hiomandibular, o quadrado, o metapterigóide e o pré-opérculo. As larvas de *Pseudacanthicus pirarara* com comprimento padrão de 7.91 mm apresentam o suspensório no início do desenvolvimento, nesse período as estruturas são pequenas e completamente cartilaginosas.

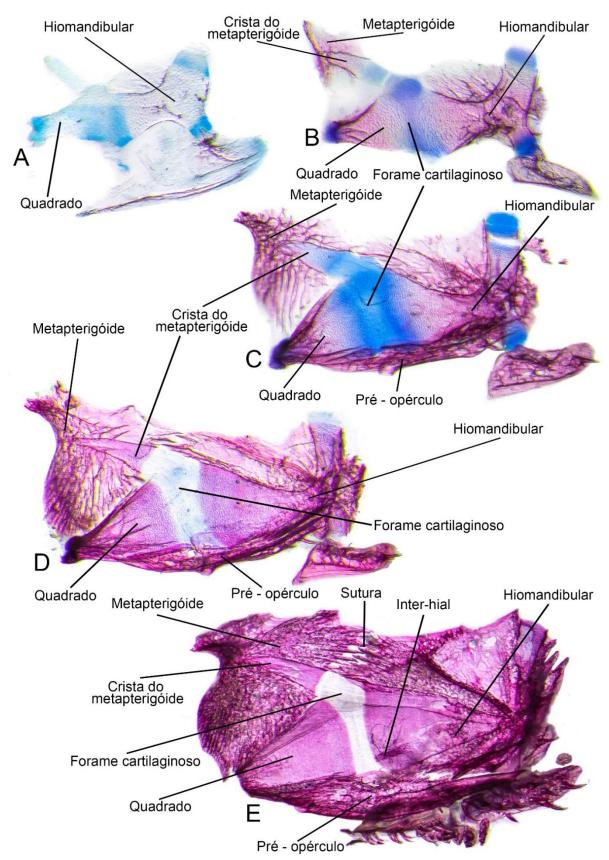
Hiomandibular: apresenta-se no início do desenvolvimento nas larvas com comprimento padrão de 8.97 mm, é maior e mais largo do que as demais estruturas que compõem o suspensório, o hiomandibular conta com dois pontos de cartilagem que realizam sua articulação com outras estruturas, esses pontos estão localizados na região póstero-dorsal e póstero-ventral (Fig.11.A). Nesse período o processo de ossificação tem início na região central do hiomandibular, porém, a maior área da estrutura apresenta-se cartilaginosa. Ainda no estágio de pró-larva, o hiomandibular dos exemplares com 11.05 mm apresenta-se como a maior estrutura do suspensório, essa condição se dá, pois, seu desenvolvimento é mais avançado do que o das outras, na região póstero-dorsal o hiomandibular faz limite com o pterótico composto através do surgimento de uma articulação cranial sincondral, próximo a essa região a estrutura conta com um processo dorsal que realiza contato com o pró-ótico e é cartilaginoso. Ventralmente a região anterior do hiomandibular realiza o primeiro contato com o pré-opérculo (Fig.11.B). Nessa fase o processo de ossificação está presente em quase todas as regiões do hiomandibular, apresentando-se mais avançado do que no estágio anterior. Durante todo estágio de pró-larva a estrutura se desenvolve lentamente e não apresenta modificações relevantes, no início do estágio de pós-larva os indivíduos com 12.93 mm apresentam o

hiomandibular maior, a estrutura apresenta a articulação cranial sincondral em contato com o pró-ótico, a face ventral está suturada ao pré-opérculo, enquanto a margem anterior não se apresenta totalmente suturada à face ventral do metapterigóide, com as estruturas estando conectadas apenas pelas extremidades (Fig.11.C). Ainda nesse período o forame mandibular dorsal está presente na região central do hiomandibular, essa estrutura serve como ponto de entrada para o nervo facial e está "escondido" abaixo das primeiras placas que se desenvolvem na região dorsal do suspensório, neste ponto a ossificação da estrutura ocorre mais lentamente, apresentando a região marginal mais ossificada do que a região central. Ao fim do estágio de pós-larva o exemplar com 17.77 mm apresenta o hiomandibular mais desenvolvido, a estrutura é maior e tem a margem anterior mais alongada, realizando o primeiro contato com o metapterigóide. A região que realiza contato com o pró-ótico através da articulação sincondral cranial apresenta-se mais larga e cilindriforme, anteriormente à região póstero-dorsal o forame mandibular dorsal é bastante evidente, essa região é a mesma que realiza o limite posterior com a margem do pterótico composto (Fig.11.D). Nesse período o processo de ossificação encontra-se avançado e a estrutura não apresenta mais nenhum ponto de cartilagem. O indivíduo juvenil com 36.77 mm apresenta o hiomandibular completamente desenvolvido, a face ventral da estrutura é fortemente suturada ao pré-opérculo, anteriormente a superfície de contato com o metapterigóide também é bem definida e suturada. Na região pósterodorsal o ponto de encontro entre o hiomandibular e o pterótico composto é bem evidente, isso se dá pela sutura bem desenvolvida que está presente no limite entre as estruturas (Fig.11.E). Próximo a esse limite o forame mandibular dorsal apresenta-se maior e mais desenvolvido do que nos estágios larvais, anteriormente ao forame está localizada a crista longitudinal, o desenvolvimento dessa crista é iniciado no quadrado sendo prolongada ao longo de todo o hiomandibular. Nesse período do desenvolvimento a estrutura apresentase totalmente ossificada.

Metapterigóide: inicia o desenvolvimento nos exemplares com comprimento padrão de 11.05 mm, ainda é muito pequeno e localiza-se acima do quadrado e do hiomandibular, mas não contacta as estruturas, estando unido apenas à área cartilaginosa que separa esses ossos. Anteriormente o metapterigóide conta com um processo curto em início de desenvolvido que tem a função de articular a estrutura ao autopalatino, porém, nesse momento as estruturas ainda não se encontram articuladas (Fig.11.B). Nesse período, o processo de ossificação da estrutura tem início na região anterior, enquanto a região posterior é totalmente cartilaginosa. O metapterigóide segue se desenvolvendo ao

longo de todo estágio de pró-larva, no início do estágio de pós-larva os indivíduos com 12.93 mm apresentam o metapterigóide mais desenvolvido, a estrutura é mais larga e passa a ter forma triangular. Nessa fase a estrutura inicia o contato com o quadrado ventralmente, enquanto na margem posterior ocorre o primeiro contato com a região antero-dorsal do hiomandibular. O metapterigóide apresenta uma projeção localizada transversalmente na região mediana, essa estrutura apresenta face lateral triangular com a extremidade anterior delgada, adotando um formato que lembra o de uma crista, posteriormente realiza o limite com a cavidade cartilaginosa que separa o hiomandibular e o quadrado. O processo anterior do metapterigóide encontra-se mais desenvolvido, a estrutura é maior e realiza o primeiro contato com o autopalatino (Fig.11.C). Nesse período, o processo de ossificação é mais evidente nas regiões dorsal e ventral da estrutura, na região da crista mediana do metapterigóide apenas as margens são ossificadas, enquanto o interior da estrutura apresenta-se totalmente cartilaginoso. A estrutura segue se desenvolvendo durante todo estágio de pós-larva, ao fim do estágio a larva com 17.77 mm apresenta o metapterigóide maior, ventralmente a estrutura está suturada com o quadrado, a região posterior realiza o limite com a extremidade anterodorsal do hiomandibular através de uma pequena sutura começa a se desenvolver. Na região central da estrutura a crista mediada do metapterigóide apresenta-se maior, sua extremidade anterior se desenvolve em direção a base do processo anterior do metapterigóide, esse por sua vez encontra-se maior e mais desenvolvido, gerando um aumento da superfície de contato com o autopalatino (Fig.11.D). Nessa fase a estrutura conta com o processo de ossificação mais avançado, apresentando pouco ou nenhum vestígio de cartilagem presente. No indivíduo juvenil com 36.77 mm a estrutura encontrase mais desenvolvida, as suturas presentes nas margens ventral e posterior são bem definidas e realizam o limite com o quadrado e o hiomandibular, respectivamente. Nessa fase a crista mediana apresenta-se menos espessa e conta com um pequeno forame arredondado em seu interior, a extremidade da crista é pontiaguda e localiza-se próxima do processo anterior do metapterigóide, esse último apresenta-se ampliado e fortemente conectado ao autopalatino (Fig.11.E). Nesse período a estrutura se desenvolve mais lentamente e se apresenta completamente ossificada.

**Quadrado:** o desenvolvimento da estrutura tem início nas larvas com comprimento padrão de 8,97 mm, a região posterior do quadrado é composta por uma faixa vertical espessa e cartilaginosa, anteriormente a região proximal da estrutura apresenta um côndilo de articulação pequeno e pontiagudo, se conectando com o ângulo



**Figura.11** Ontogenia do suspensório de *Pseudacanthicus pirarara* em vista dorsal (estágio de pró-larva, pós-larva e juvenil). **A** CP= 8.97 mm (72 horas), pró-larva; **B** CP= 11.05 mm (114 horas), pró-larva; **C** CP= 12.93 mm (360 horas), pós-larva; **D** CP= 17.77 mm (1680 horas), pós-larva; **E** CP= 36.77 mm (aprox. 4 meses) juvenil.

articular, que por sua vez está fixado ao dentário (Fig.11.A). Nesse período o quadrado ainda é muito pequeno e tem forma retangular, apresentando-se totalmente cartilaginoso. Nas larvas com 11.05 mm o quadrado encontra-se mais desenvolvido, próximo à extremidade proximal as paredes da estrutura sofrem uma leve conversão na região medial, esse processo resulta no afunilamento da região proximal, que adota um formato de vértice apresentando o formato parecido com um triangulo. Posteriormente o quadrado realiza o limite com um forame cartilaginoso que está entre ele e o hiomandibular, na região proximal a estrutura apresenta o côndilo de articulação mais largo e bem fixado ao dentário. A região interna da estrutura conta com a presença de uma crista longitudinal localizada dorsalmente, que contém comprimento semelhante ao do quadrado. Ventralmente a região posterior do quadrado realiza o primeiro contato com o préopérculo (Fig.11.B). Nessa fase o processo de ossificação da estrutura é avançado, restando áreas cartilaginosas apenas nas extremidades das regiões anterior e posterior do quadrado. A estrutura segue se desenvolvendo ao longo de todo estágio de pró-larva, ao início do estágio de pós-larva os exemplares com 12.93 mm apresentam o quadrado com um formato totalmente triangular, a região proximal da estrutura é mais desenvolvida e apresenta o processo de ossificação mais avançado, a extremidade dessa região engloba o côndilo de articulação, que nesse período se apresenta reduzido e menos cartilaginoso. Posteriormente a estrutura continua realizando contato com o forame cartilaginoso, essa região também engloba a área do quadrado com a maior concentração de cartilagem (Fig.11.C). Na região dorsal está localizada a crista longitudinal que nesse período é maior e mais espessa, a estrutura segue acompanhando o comprimento da margem do quadrado até o limite realizado na região posterior com o forame cartilaginoso, acima dessa crista acontece o primeiro contato entre o quadrado e a região ventral do metapterigóide. Nessa fase o quadrado também se apresenta suturado ao pré-opérculo ventralmente. Ao fim do estágio de pós-larva, o desenvolvimento do quadrado no indivíduo com 17.77 mm apresenta-se mais avançado, anteriormente a região proximal da estrutura apresenta a formação de um vértice bastante espesso, na extremidade dessa região está localizado o côndilo de articulação que compõe o quadrado, o côndilo está bem ossificado e apresenta um formato convexo. Nesse período a região posterior da estrutura encontra-se totalmente ossificada, porém, se mantem separada do hiomandibular e realiza o limite com o forame cartilaginosos presente na região medial do suspensório. Na região dorsal a crista longitudinal presente no interior da estrutura apresenta-se mais delgada, é ao longo da margem localizada sobre essa crista que ocorre

a sutura do quadrado com a região ventral do metapterigóide (Fig.11.D). Na região proximal o quadrado apresenta-se fortemente suturado ao pré-opérculo, as estruturas seguem unidas ao longo de toda margem, até atingir o limite posterior do quadrado. Nessa fase a estrutura apresenta-se totalmente ossificada. No exemplar em estágio juvenil com 36.77 mm o quadrado apresenta-se maior e mais desenvolvido, porém, não ocorrem modificações significativas em relação aos limites realizados com as estruturas descritas nos estágios anteriores do desenvolvimento (Fig.11.E).

Inter-hial: está presente no suspensório do indivíduo juvenil com comprimento padrão de 36.77 mm, a estrutura apresenta-se reduzida, constituindo-se como um osso bem pequeno e fino firmemente associado com a face medial do hiomandibular (Fig.11.E). Nesse período do desenvolvimento o inter-hial está totalmente aderido ao hiomandibular, e não realiza nenhum contato com o quadrado e nem com a área cartilaginosa que separa os dois ossos. Nessa fase do desenvolvimento o inter-hial apresenta-se totalmente ossificado.

**Pré-opérculo:** encontra-se no início do desenvolvimento nas larvas com 11.05 mm de comprimento padrão, a estrutura é pequena e apresenta formato laminar. Nessa fase o processo de ossificação ainda não teve início, e o pré-opérculo apresenta-se cartilaginoso (Fig.11.B). A estrutura continua seu desenvolvimento ao longo de todo estágio de pró-larva, nos exemplares em estágio de pós-larva com 12.93 mm o préopérculo é maior e mais desenvolvido. Nesse período a estrutura adota a forma de barra longitudinal e sofre uma expansão em direção à região distal, realizando o limite pósteroventral com o hiomandibular (Fig.11.C). A margem dorsal da estrutura apresenta uma longa sutura que se inicia na região medial do quadrado, passa pelo forame cartilaginoso e se encerra na região póstero-ventral do hiomandibular. Nessa fase o processo de ossificação do pré-opérculo é avançado. O pré-opérculo continua se desenvolvendo lentamente ao longo do estágio de pós-larva, ao fim desse estágio a larva com 17.77 mm apresenta um pré-opérculo maior e mais espesso, na margem dorsal da estrutura ocorre a formação de uma crista com formato laminar, essa crista está localizada na área medial da margem, e conta com uma região mais elevada que ultrapassa a base do forame cartilaginoso (Fig.11.D). Ventralmente o pré-opérculo conta com a presença de odontódeos que se desenvolvem na região distal do osso, próximos ao limite realizado com o hiomandibular. O indivíduo juvenil com 36.77 mm apresenta o pré-opérculo completamente desenvolvido e semelhante ao dos indivíduos adultos, a estrutura é larga e sua região ventral apresenta-se mais robusta (Fig.11.E). Nesse período a crista laminar

regride, mantendo-se novamente no nível da margem dorsal, e não sobrepondo-se ao forame cartilaginoso, no interior do pré-opérculo próximo a essa crista forma-se um pequeno forame arredondado. Nesse estágio do desenvolvimento o pré-opérculo apresenta-se fortemente suturado ao hiomandibular e ao quadrado.

## Cintura e nadadeira peitoral

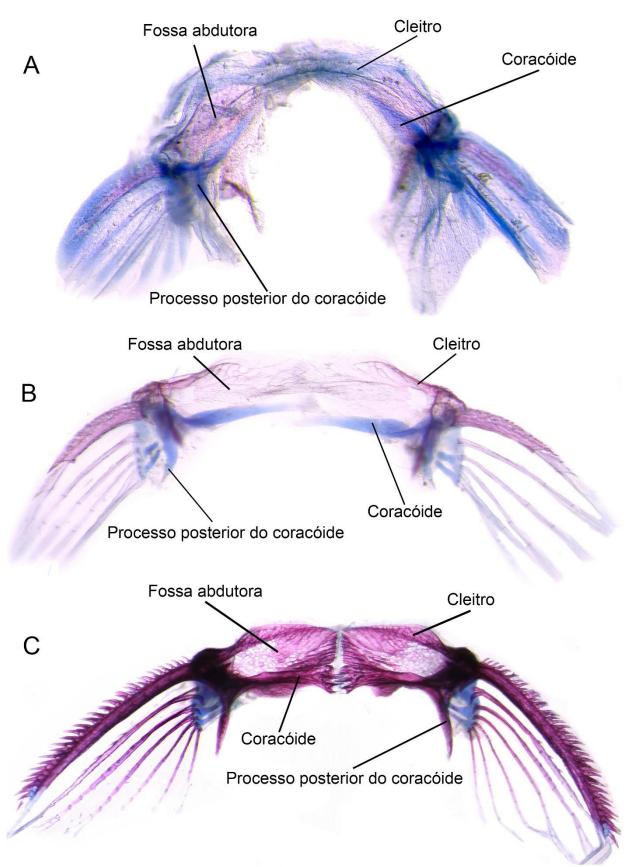
### Cintura peitoral

A cintura e a nadadeira peitoral de *Pseudacanthicus pirarara* são constituídas pelo cleitro, processo dorsal do cleitro, coracoide, processo posterior do coracoide e fossa abdutora; raios da nadadeira, radiais da nadadeira peitoral, e acúleo peitoral. Nos indivíduos em estágio de pró-larva com até 7.48 mm de comprimento padrão, a cintura peitoral está iniciando sua formação, há a presença do botão da nadadeira peitoral que é cartilaginoso e apresenta o início de desenvolvimento dos raios.

Cleitro: nos exemplares com 7.91 mm, a estrutura é cartilaginosa, ainda não está desenvolvida e seus limites não se apresentam bem visíveis (Fig.12.A). O processo de ossificação tem início na região distal do cleitro nos exemplares com 10.16 mm e segue ocorrendo até os últimos indivíduos presentes no estágio de pós-larva (Fig.12.B). As larvas com 14,35 mm apresentam o cleitro completamente desenvolvido e ossificado (Fig.12.C).

Processo dorsal do cleitro: nos indivíduos com 7.91 mm a estrutura é delgada, laminar e sua extremidade é pontiaguda, nesse período a estrutura apresenta a ossificação se iniciando ao longo de todas as suas regiões (Fig.12.A). Nos exemplares com 10.16 mm a extremidade pontiaguda do processo dorsal do cleitro alonga-se em direção à face ventral do pterótico composto, onde as duas estruturas ficam levemente suturadas, nesse período o processo dorsal do cleitro é alongado e mais ossificado (Fig.12.B). A estrutura segue se desenvolvendo até o estágio de pós-larva, nesse estágio as larvas com 14,35 mm apresentam o processo dorsal do cleitro maior, mais largo e com a forma laminar e a extremidade afilada. Nesse período a estrutura é totalmente ossificada e se encontra fortemente suturada à face ventral do pterótico composto e à parede lateral da cápsula da bexiga natatória (Fig.12.C).

**Coracóide:** nos exemplares com 7.91 mm de comprimento padrão, não é expandido em comprimento e apresenta-se cartilaginoso (Fig.12.B). Ainda no estágio de pró-larva o coracoide dos indivíduos com 10.16 mm apresenta-se mais largo (Fig.12.B).



**Figura.12** Ontogenia da cintura peitoral de *Pseudacanthicus pirarara* em vista ventral (estágio de pró-larva e pós-larva). **A** CP= 7.91 mm (60 horas), pró-larva; **B** CP= 10.16 mm (78 horas), pró-larva; **C** CP= 14.35 mm (600 horas), pós-larva.

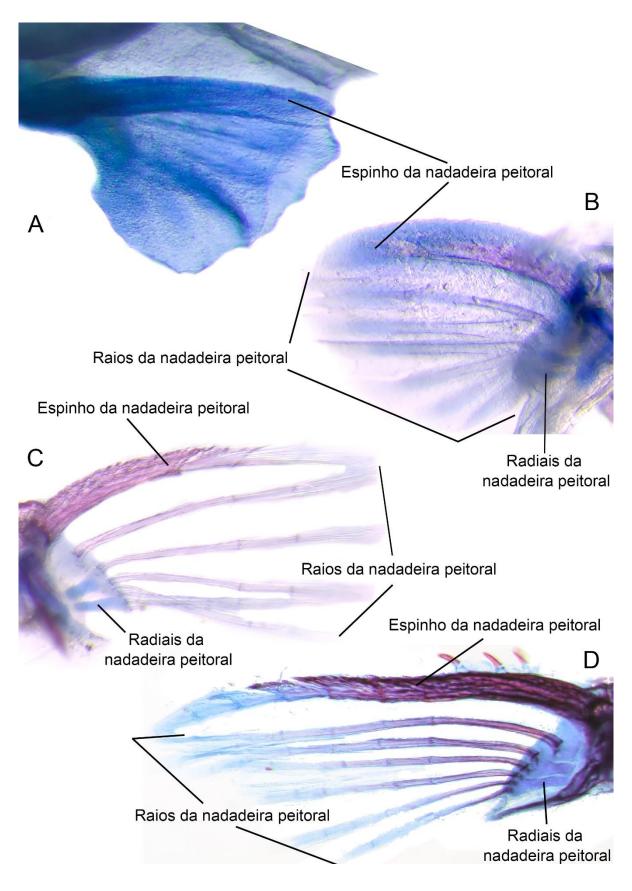
No entanto, estrutura ainda continua cartilaginosa. Nos exemplares com 11.21 mm o coracóide torna-se maior e assume a forma de uma crista longitudinal, nesse período inicia-se a ossificação da região medial, bem como das regiões anterior e posterior da estrutura. No estágio de pós-larva os exemplares com 14.35 mm apresentam um coracóide grande, largo e totalmente ossificado (Fig.12.C).

Processo posterior do coracoide: a estrutura começa a se formar nos indivíduos com 7.91 mm através de uma expansão na região distal do coracoide (Fig.12.A). Nos exemplares com 10.16 mm, embora a expansão seja maior, a estrutura continua cartilaginosa (Fig.12.B). Nas larvas com 11.21 mm o processo posterior do coracoide é maior e a ossificação se inicia nas margens e em seu interior. Os indivíduos com 14.35 mm apresentam o processo posterior do coracoide bem desenvolvido, a estrutura é grande e apresenta uma extremidade pontiaguda que se projeta em direção à região posterior (Fig.12.C). Nesse período a estrutura está completamente ossificada.

Fossa abdutora: nesta região se inserem os músculos abdutores do coracoide que são originados da parte posterior da cintura. Nos indivíduos com 7.91 mm a estrutura está localizada posteriormente ao cleitro e anteriormente ao coracoide, nesse período a fossa abdutora é pouco desenvolvida e sua ossificação tem início (Fig.12.A). Nos exemplares com 10.16 mm a estrutura apresenta-se mais desenvolvida, ossificada e apresenta o interior alveolado (Fig.12.B). No estágio de pós-larva a fossa abdutora dos indivíduos com 14.35 mm a estrutura apresenta-se no estágio final de formação e ossificação, nesse período a fossa abdutora é grande e larga, e conta com sua região proximal bem desenvolvida e ossificada, enquanto a região distal ainda é alveolada (Fig.12.C). O juvenil com 45.13 mm apresenta a fossa abdutora completamente formada e ossificada, em seu interior os alvéolos têm tamanho reduzido e são menos numerosos.

# Nadadeira peitoral

No estágio de pró-larva a nadadeira peitoral das larvas com 7.91 mm apresentam I+6 raios, sendo o espinho da nadadeira peitoral maior em início de ossificação, e os outros seis raios cartilaginosos, nesse período todas as estruturas são flexíveis e não ramificadas (Fig.13.B). Nos exemplares com 10.16 mm o espinho da nadadeira é maior e apresenta-se mais ossificado, enquanto os raios ainda não apresentam ramificações, porém, começam a se ossificar na região proximal da nadadeira (Fig.13.C). Ainda no estágio de pró-larva, os indivíduos com 12.66 mm apresentam o espinho e os raios em

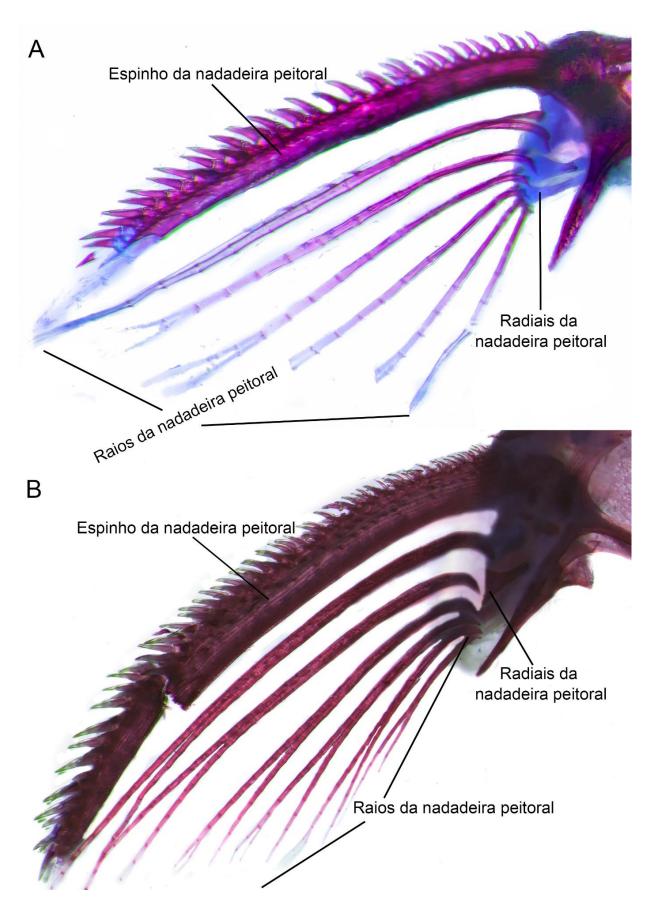


**Figura.13** Ontogenia da nadadeira peitoral de *Pseudacanthicus pirarara* em vista ventral (estágio de prólarva). **A** CP= 6.71 mm (06 horas); **B** CP= 7.91 mm (60 horas); **C** CP= 10.16 mm (78 horas); **D** CP= 11.21 mm (90 horas).

estágio mais avançado de desenvolvimento e ossificação, nesse período os raios passam a sofrer ramificações, apresentando apenas a extremidade distal cartilaginosa. No estágio de pós-larva, as larvas com 14.35 mm apresentam uma maior área de ossificação dos raios, porém as extremidades distais ainda são compostas por cartilagem (Fig.14.A). O juvenil com 45.13 mm apresenta o espinho e os raios completamente ossificados, nessa fase os raios estão totalmente desenvolvidos, são flexíveis e sofrem ramificação (Fig.14.B).

Nos indivíduos com 7.91 mm, os **radiais da nadadeira peitoral** iniciam sua formação (Fig.13.B). Nos exemplares com 10.16 mm a estrutura apresenta-se mais desenvolvida, porém, continua cartilaginosa (Fig.13.C). Ainda no estágio de pró-larva os radiais dos indivíduos com 12.66 mm são maiores, mais largos e apresentam-se bem conectados à região proximal dos raios da nadadeira peitoral, porém seu desenvolvimento é incompleto, pois a ossificação ainda não teve início. No estágio de pós-larva, as larvas com 14.35 mm apresentam os radiais formados, nesse período o processo de ossificação se inicia na região medial da estrutura (Fig.14.A). O juvenil com 45.13 mm apresenta os radiais completamente formados, e com o processo de ossificação finalizado (Fig.14.B).

O espinho ou **acúleo da nadadeira peitoral** inicia seu desenvolvimento no estágio de pró-larva nos indivíduos com 6.71 mm, nesse período o acúleo peitoral é pequeno e totalmente cartilaginoso (Fig.13.A). Nos exemplares com 7.91 mm, o acúleo peitoral ainda não se apresenta totalmente desenvolvido, porém, nesse período o processo de ossificação da estrutura se inicia em sua porção medial (Fig.13.B). Ainda no estágio de pró-larva, os indivíduos com 11.21 mm apresentam o acúleo peitoral formado, a estrutura é pontiaguda, e conta com o surgimento dos primeiros odontódeos dorsalmente, esses odontódeos apresentam-se pequenos e em pouca quantidade (Fig.13.D). Nessa fase, a ossificação do acúleo peitoral está presente na sua extensão, exceto na extremidade distal, que ainda é cartilaginosa. No estágio de pós-larva, os indivíduos com 14.35 mm apresentam o acúleo maior, mais forte e ossificado, nesse período a estrutura possui forma pontiaguda, e conta com mais odontódeos presentes dorsalmente, esses odontódeos formam uma serra bem desenvolvida na margem do acúleo (Fig.14.A). No entanto, a extremidade distal da estrutura permanece cartilaginosa até o estágio juvenil, quando ocorre a ossificação total do espinho da nadadeira peitoral (Fig.14.B).



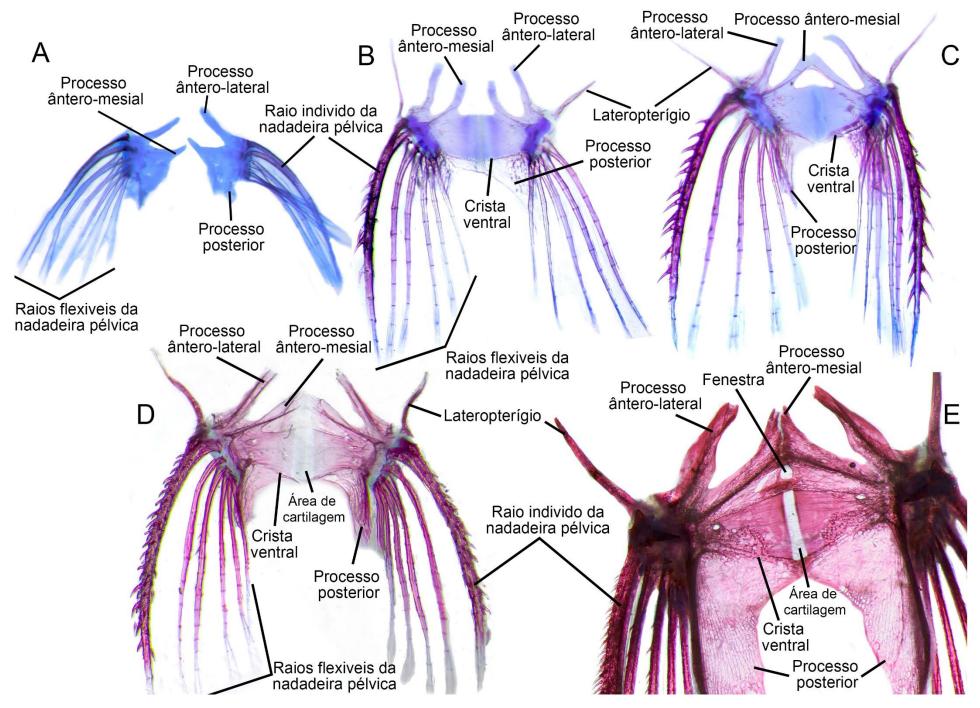
**Figura.14** Ontogenia da nadadeira peitoral de *Pseudacanthicus pirarara* em vista ventral (estágio de póslarva e juvenil). **A** CP= 14.35 mm (600 horas); **B** CP= 45.13 mm (aprox. 7 meses).

### Cintura e nadadeira pélvica

A cintura pélvica dos Otophysi é constituída de um único elemento ósseo pareado, denominado basipterígio (Shelden, 1937; Schaefer, 1987; Britto, 2002). Em *Pseudacanthicus pirarara* o basipterrígio e a nadadeira pélvica são constituídos pelo processo ântero-lateral, crista ventral, processo ântero-mesial, láteropterigio, processo posterior, e os raios da nadadeira pélvica.

Basipterígio: inicia a formação nas larvas com comprimento padrão entre 6.71 mm e 10.92 mm. As larvas com 11.01 mm apresentam o basipterígio em estágio mais avançado de desenvolvimento, no entanto o processo de ossificação ainda não teve início, fazendo com que a estrutura e os outros componentes da cintura pélvica apresentem-se totalmente cartilaginosos (Fig. 15.A). Ao fim do estágio de pró-larva, o basipterígio das larvas com 12.84 mm está em início de ossificação, o processo ocorre na região marginal (Fig. 15.B). No estágio de pós-larva, o basipterígio do exemplar com 14.19 mm é mais desenvolvido e ossificado, a estrutura apresenta-se maior e mais largo em relação ao seu tamanho (Fig. 15.C). Ao fim do estágio de pós-larva, a larva com 17.77 mm apresenta o basipterígio todo ossificado, no entanto a estrutura não está totalmente pareada (Fig. 15.D). No juvenil com 45.35 mm, as faces do basipterígio se pareiam através de duas suturas mediais, essas suturas são separadas por uma fenestra redonda anteriormente, e por uma abertura cartilaginosa e retangular posteriormente (Fig. 15.E). Nesse período a estrutura apresenta-se completamente desenvolvida.

Em Loricariidae, o basipterígio possui dois processos pareados: um **processo** anterior, interno e medial; e um processo ântero-lateral, que apresenta uma crista em sal superfície ventral. O basipterígio dos loricarídeos possui duas suturas mediais que são separadas por um forame redondo de cartilagem anteriormente e por uma abertura retangular posteriormente que apresenta uma forte crista em sua parte ventral e um processo ântero-medial (Chamon, 2012). No estágio de pró-larva, os exemplares com 11.01 mm, apresentam o processo ântero-lateral cartilaginoso e pouco expandido, sua região proximal é larga, enquanto a região distal apresenta-se mais arredondada em sua extremidade (Fig. 15.A). Nesse período o basipterígio não está pareado, e a crista ventral não se apresenta formada. Ao fim do estágio de pró-larva, as larvas com 12.84 mm apresentam o processo ântero-lateral maior e mais desenvolvido, a estrutura passa a ter forma laminar e sofre uma inclinação em direção à região medial, enquanto a região proximal sofre um aumento em sua largura, e a região distal sofre um alongamento que deixa sua extremidade mais espessa (Fig.15.B). Nessa etapa, o pareamento do



**Figura.15** Ontogenia da cintura pélvica e das nadadeiras pélvicas de *Pseudacanthicus pirarara* em vista ventral (estágio de pró-larva, pós-larva e juvenil). **A** CP= 11.01 mm (168 horas), pró-larva; **B** CP= 12.84 mm (300 horas), pró-larva; **C** CP= 14.19 mm (336 horas), pós-larva; **D** CP= 17.77 mm (1680 horas), pós-larva; **E** CP= 45.13 mm (aprox. 7 meses), juvenil.

basipterígio tem início, e a crista ventral formada pelo processo ântero-lateral começa a se desenvolver. No estágio de pós-larva, o basipterígio dos exemplares com 14.19 mm apresenta o processo ântero-medial mais longo e espesso (Fig.15.C). A crista ventral é maior e mais desenvolvida, apresentando a região proximal mais larga e inclinada. Nesse período o processo de ossificação tem início, ocorrendo primeiro nas regiões marginais da estrutura. Ao fim do estágio de pós-larva, os exemplares com 17.77 mm apresentam o processo ântero-lateral bem desenvolvido, a estrutura está ossificada, tem formato laminar, e apresenta-se mais longa e larga em sua extensão (Fig.15.D). A crista ventral apresenta-se mais larga, robusta e bem ossificada por toda sua extensão. No entanto, a estrutura ainda não está completamente pareada. No juvenil com 45.13 mm, o processo ântero-lateral do basipterígio apresenta-se totalmente desenvolvido, a estrutura é grande e está completamente pareada e ossificada. A crista ventral também chega ao final do seu desenvolvimento, a estrutura margeia a área de cartilagem do basipterígio, e está localizada acima da fenestra da estrutura, apresentando-se levemente inclinada (Fig. 15.E). Na linha mediana, acima da crista ventral, o processo ântero-lateral se expande em direção à região anterior, dando origem ao processo ântero-medial. O desenvolvimento dessa estrutura ocorre durante o período juvenil.

O **láteropterígio** está localizado lateralmente ao basipterígio, na sua porção anterior e está articulado com o raio indiviso da nadadeira pélvica. Nos indivíduos com 11.01 mm, o láteropterígio apresenta-se em início de formação, a estrutura é bastante delgada, pequena e cartilaginosa (Fig.15.A). Nos exemplares com 12.84 mm, o láteropterígio é mais longo e o processo de ossificação da estrutura têm início (Fig.15.B). No estágio de pós-larva, o láteropterígio das larvas com 14.19 mm é maior, mais largo e apresenta-se no final do processo de ossificação (Fig.15.C). Nas larvas com 17.77 mm, a estrutura é mais espessa e apresenta-se levemente arqueada em sua porção medial. Nesse período o lateropterígio está totalmente ossificado (Fig.15.D). No individuo juvenil com 45.13 mm, a estrutura apresenta-se completamente desenvolvida, sua região proximal é bastante larga, enquanto as regiões medial e distal afunilam-se até alcançar sua extremidade, que se apresenta pontiaguda (Fig.15.E).

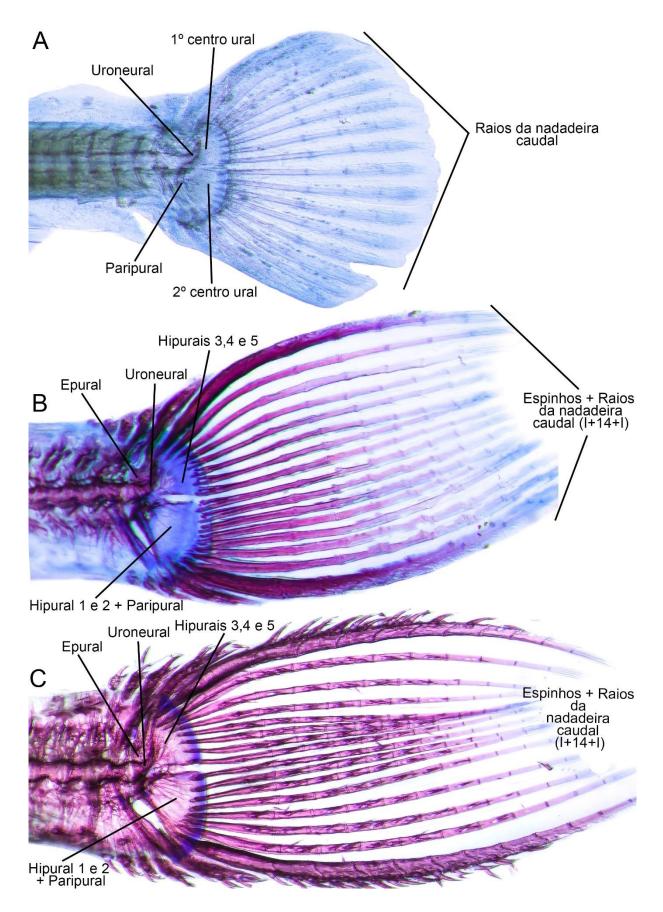
o **processo posterior** começa a se desenvolver nas larvas com 11.01 mm, apresentando-se como uma pequena expansão pontiaguda e cartilaginosa (Fig.15.A). Ao fim do estágio de pró-larva, o processo posterior dos indivíduos com 12.84 mm é maior em tamanho, e contém a extremidade distal arredondada, no entanto, ainda é cartilaginoso (Fig.15.B). No estágio de pós-larva, os indivíduos com 14.19 mm apresentam o processo

posterior mais desenvolvido, a estrutura é mais alongada na região distal e conta com o processo de ossificação já avançado (Fig.15.C). Nesse período, uma crista na base interna do processo posterior começa a se desenvolver. Ao fim do estágio de pós-larva, a larva com 17.77 mm apresenta o processo posterior maior e mais robusto, nessa fase a estrutura tem seu processo de ossificação finalizado (Fig.15.D). A crista presente na base interna apresenta-se maior e bem ossificada. No individuo juvenil com 45.13 mm, o processo posterior apresenta-se expandido e ossificado (Fig.15.E). Nesse período, a crista da base interna também se encontra completamente desenvolvida, pareada e ossificada.

pélvicas. Nos exemplares com 11.01 mm, observam-se 6 raios cartilaginosos, sendo o primeiro raio indiviso e inflexível, e os outros 5 flexíveis e ramificados (Fig.15.A). Nos indivíduos com 12.84 mm, a ossificação dos raios da nadadeira pélvica tem início pela região proximal, enquanto a região distal encontra-se cartilaginosa (Fig.15.B). Nessa fase, o raio indiviso conta com um processo mais avançado de ossificação e apresenta pequenos odontódeos por toda sua extensão. No estágio de pós-larva, os raios da nadadeira pélvica dos indivíduos com 14.19 mm encontram-se mais desenvolvidos e mais ossificados. Os odontódeos presentes no raio indiviso também são maiores (Fig.15.C). Ao final do estágio de pós-larva, a larva com 17.77 mm apresenta a região basal dos raios totalmente ossificada, enquanto a extremidade mais distal ainda é cartilaginosa (Fig.15.D). Nesse período, todos os raios da nadadeira pélvica estão se ramificando, exceto o raio indiviso, que por sua vez, apresenta um maior número de odontódeos bem desenvolvidos. O juvenil com 45.13 mm, apresenta todos os raios completamente desenvolvidos e ossificados (Fig.15.E).

#### Nadadeira caudal

Nos exemplares em estágio de pró-larva com comprimento padrão entre 6.71 mm e 8.41 mm, a notocorda apresenta-se flexionada em direção à região posterior do corpo, nessa extremidade ocorre a formação de alguns elementos, que futuramente irão formar um único uroneural. Nos indivíduos com 8.89 mm, os hipurais apresentam-se formados, sendo compostos por um total de cinco elementos (hipurais 1 a 5). O primeiro centro pré-ural (PU1) e o primeiro centro ural (U1) apresentam-se fusionados formando um centro composto. Esse centro funcional composto apresenta o ponto de suporte dos demais elementos caudais. O segundo centro ural (U2) localiza-se próximo ao primeiro, no entanto a estrutura é reduzida e apresenta os hipurais 3 a 5 fusionados. Na região basal,



**Figura.16** Ontogenia da nadadeira caudal de *Pseudacanthicus pirarara* em vista lateral (estágio de prólarva). **A** CP= 8.89 mm (42 horas); **B** CP= 11.55 mm (132 horas); **C** CO= 12.85 mm (252 horas).

o paripural inicia seu desenvolvimento paralelamente ao primeiro hipural, entre as estruturas está presente um pequeno forame oval fechado. Ao mesmo tempo, o uroneural começa a se desenvolver na região superior, a estrutura tem origem no segundo centro ural e sua extremidade se curva, fazendo com que a estrutura se encontre com a margem do quinto hipural (Fig.16.A). Nessa fase, o epural ainda não se desenvolveu, e o paripural ainda não originou a hipurapófise, que segundo Schaefer (1987) é a estrutura que futuramente servirá como local de inserção dos músculos hipocordais na superfície dorsal, e dos músculos dos raios caudais na superfície ventral.

### **Epural**

Nos exemplares com 11.55 mm, o epural apresenta-se pequeno e pouco desenvolvido, sua base localiza-se próxima à vértebra, sendo larga e cartilaginosa, enquanto a região distal é delgada e apresenta-se no início da ossificação (Fig.16.B). Ao fim do estágio de pró-larva, os indivíduos com 12.85 mm têm o epural mais longo, a estrutura conta com sua base bastante reduzida e ainda cartilaginosa, enquanto a região distal é maior e bem ossificada (Fig.16.C). No estágio de pós-larva, as larvas com 14.35 mm apresentam o epural realizando o limite com o espinho neural da primeira vértebra pré-ural (EnPU1). Nesse período a estrutura é longa, delgada e totalmente ossificada (Fig.17.A).

#### Uroneural

Nos exemplares com 11.55 mm, o uroneural tem sua região distal delgada e expandida, a estrutura apresenta um desenvolvimento bastante avançado, assim como o processo de ossificação (Fig.16.B). Nas larvas com 12.85 mm, a estrutura conta com um formato mais laminar e é fina na extremidade distal (Fig.16.C). Nesse estágio o processo de ossificação apresenta-se quase finalizado. O uroneural dos indivíduos com 14.35 mm, apresenta forma semelhante ao do estágio anterior, no entanto é mais desenvolvido e tem o processo de ossificação finalizado (Fig.17.A).

# Hipurais

Nas larvas com 11.55 mm os hipurais 1 e 2 apresentam-se fusionados, nesse mesmo período o processo de ossificação tem início, ocorrendo primeiramente na região central da estrutura (Fig.16.B). Enquanto a região mais basal, apresenta o forame do paripural mais reduzido, na forma de um pequeno círculo localizado próximo ao centro ural. Esse centro por sua vez, irá compor a hipurapófise primária, que irá se fundir à hipurapófise secundária localizada sobre os hipurais 1 e 2. O resultado dessa a união é a formação de uma hipurapófise de tipo C. Em indivíduos com 12.85 mm os hipurais 1 e 2

são maiores, formam uma placa, e seu processo de ossificação é avançado, contendo resquícios de cartilagem somente na região superior do hipural 2 (Fig.16.C). A região da hipurapófise também se apresenta desenvolvida e ossificada, contendo poucos pontos de cartilagem. Nas larvas com 14.35 mm, os hipurais 1 e 2 são grande e apresentam-se completamente ossificados (Fig.17.A). A hipuripófise está bem formada e se apresenta ossificada e baixa. No juvenil com 45.13 mm, os hipurais 1 e 2 apresenta-se completamente desenvolvido e ossificado (Fig.17.B). Da mesma forma, a hipuripófise finaliza seu desenvolvimento, passando a apresentar forma quadrada.

Assim como os hipurais 1 e 2, os hipurais 3,4 e 5 dos exemplares com 11.55 mm também estão fusionados. Da mesma maneira que o processo de ossificação das estruturas se inicia nesse período (Fig.16.B). Ocorrendo na região próxima ao limite realizado entre o hipural 5 e o uroneural. Nos exemplares com 12.85 mm, o processo de ossificação dos hipurais 3,4 e 5 é avançado, com poucos resquícios de cartilagem presentes apenas na região inferior do hipural 3 e próximo ao limite do hipural 5 com o uroneural (Fig.16.C). Nos indivíduos com 14.35 mm, os hipurais 3,4e 5 estão totalmente ossificados (Fig.17.A). As estruturas continuam se desenvolvendo, apresentando-se mais expandidas no exemplar juvenil com 45.13 mm (Fig.17.B).

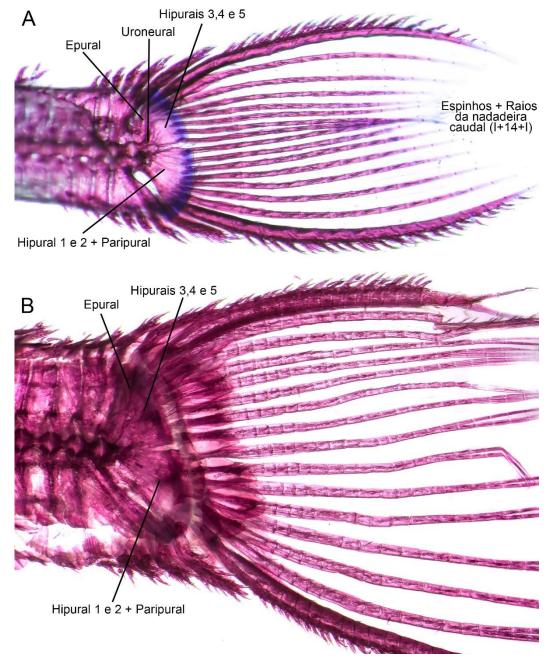
# **Paripural**

Nos exemplares com 11.55 mm, o paripural se fusiona com os hipurais 1 e 2, como consequência da redução do forame presente na estrutura (Fig.16.B). Nesse período a ossificação da estrutura se inicia na região distal, estando presente também por todas as suas bordas. Nas larvas com 12.85 mm, posteriormente ocorre a formação de um sulco ossificado que tem a função de deliminar a região da estrutura, nesse período o paripural encontra-se em um processo avançado de ossificação, com pontos de cartilagem presentes apenas em sua extremidade distal (Fig.16.C). Nos indivíduos com 14.35 mm, o paripural apresenta forma laminar, e tem o sulco bem desenvolvido que o separa da placa formada pelo hipural 1 e 2 (Fig.17.A). Nesse estágio, a estrutura apresenta-se totalmente ossificada e fusionada à placa hipural que está bem desenvolvida.

## Espinhos e raios da nadadeira caudal

Nas larvas com 8.89 mm, a nadadeira caudal de *Pseudacanthicus pirarara* apresentam I+14+I raios. Nesse período, os dois espinhos e os 14 raios têm tamanho semelhante, e o processo de ossificação é iniciado na região proximal das estruturas,

enquanto a região distal continua cartilaginosa (Fig.16.A). Nos exemplares com 11.55 mm, os espinhos e os raios da nadadeira caudal apresentam-se mais desenvolvidos e com



**Figura.17** Ontogenia da nadadeira caudal de *Pseudacanthicus pirarara* em vista lateral (estágio de póslarva e juvenil). **A** CP= 14.35 mm (600 horas), pós-larva; **B** CP= 45.13 mm (aprox. 7 meses), juvenil.

o processo de ossificação mais avançado (Fig.16.B). Os espinhos são mais espessos e arqueados, enquanto os raios se encontram mais afilados. Ao fim do estágio de pós-larva, os indivíduos com 12.85 mm apresentam os espinhos e os raios com o processo de ossificação mais avançado, apresentando apenas as extremidades distais compostas por cartilagem (Fig.16.C). Nesse período, tanto os espinhos quanto os raios da nadadeira

caudal contam com odontódeos por toda sua extensão, sendo que nos primeiros os odontódeos presentam-se maiores e mais numerosos. Ainda nesse estágio, o tamanho dos espinhos ultrapassa o dos raios. No estágio de pós-larva, as larvas com 14.35 mm apresentam o processo de ossificação mais lento, e os espinhos e raios mantem-se semelhantes ao do estágio anterior (Fig.17.A). Os espinhos por sua vez, são ainda mais longos e arqueados nesse período. O juvenil com 45.13 mm, apresenta os espinhos da nadadeira caudal cobertos por odontódeos, formando uma serra, sendo o espinho inferior mais longo que o superior. Enquanto os raios da nadadeira caudal estão mais desenvolvidos, e são ramificados (Fig.17.B). Nessa fase, as estruturas apresentam-se completamente ossificadas.

#### Nadadeira dorsal

A nadadeira dorsal de *Pseudacanthicus pirarara*, é composta pelo acúleo dorsal, radiais proximais e distais, trava do acúleo peitoral e raios. Os exemplares em estágio de pró-larva com comprimento padrão entre 6.71 mm e 7.91 mm, ainda não apresentam a nadadeira dorsal formada, no lugar da estrutura está presente o botão da nadadeira dorsal, que indica o local onde ela irá se desenvolver.

#### Acúleo da nadadeira dorsal

No estágio de pró-larva, os indivíduos com 7.91 mm apresentam o acúleo da nadadeira dorsal no início do desenvolvimento, a estrutura é pequena, cartilaginosa e flexível, não se diferenciando dos demais raios da nadadeira. A estrutura se desenvolve rapidamente, nos exemplares com 11.03 mm o acúleo dorsal já se apresenta ossificado, maior e mais espesso. Porém, a região distal do acúleo continua se desenvolvendo e é cartilaginosa, nessa fase a estrutura se destaca mais do que os raios da nadadeira dorsal, no que se diz respeito ao tamanho. No início do estágio de pós-larva, o acúleo dos indivíduos com 12.93 mm conta com o desenvolvimento de pequenos odontódeos, que estão presentes desde a base da estrutura até próximo a região da extremidade distal, esta última por sua vez ainda é cartilaginosa (Fig.18.A). Ao fim do estágio de pós-larva, o indivíduo com 17.77 mm apresenta o acúleo dorsal coberto por odontódeos, que formam uma serra (Fig.18.B). Nesse período, a estrutura apresenta-se completamente ossificada, sendo maior e mais consistente do que os raios da nadadeira dorsal. No individuo juvenil com 36.77 mm, o acúleo da nadadeira dorsal está completamente desenvolvido,

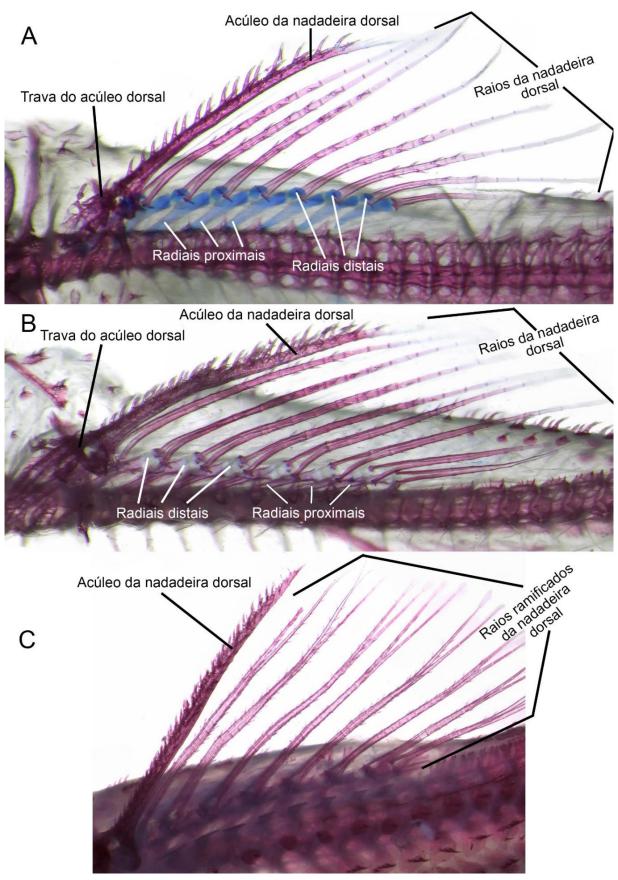
apresentando uma longa serra que alcança a extremidade distal da estrutura (Fig.18.C). Após essa fase, o acúleo continua se expandindo em tamanho.

# Radiais proximais e radiais distais da nadadeira dorsal

Nas larvas com 7.91 mm, os radiais proximais e os radiais distais apresentam-se cartilaginosos e estão no início do desenvolvimento, sendo ainda muito pequenos. Nos exemplares com 11.03 mm o processo de ossificação dos radiais proximais tem início, ocorrendo primeiramente na região marginal e no centro das estruturas. Enquanto os radiais distais ainda são compostos por cartilagem. Nos indivíduos com 12.93 mm, o primeiro radial proximal apresenta-se em estágio avançado de ossificação, enquanto os outros sete apresentam o processo se iniciando na região marginal (Fig.18.A). Nos exemplares com 14.44 mm, os radiais proximais são mais largos e passam a ter formato laminar, o primeiro e o segundo radial basal apresentam-se completamente ossificados, enquanto os outros sete contam com o processo menos avançado, pois a ossificação na região central das estruturas ainda está sendo iniciada. Já os radiais distais, apresentamse maiores nesse período, porém continuam cartilaginosos. No exemplar com 17.77 mm, os nove radiais proximais são longos, espessos e apresentam-se completamente ossificados (Fig.18.B). Os radiais distais por sua vez, apresentam-se largos e cartilaginosos, atuando como um mecanismo que articula o espinho e os raios aos oito radiais proximais da nadadeira dorsal.

#### Trava do acúleo dorsal

A estrutura apresenta forma de V, e serve como mecanismo de suporte para a sustentação do acúleo dorsal. Nos indivíduos com 7.91 mm a estrutura ainda não se apresenta formada. Nas larvas com 11.03 mm a trava está formada e tem o processo de ossificação sendo iniciado, porém, ainda é muito pequena e não contacta o acúleo. Com 12.93 mm, as larvas apresentam a trava mais desenvolvida, seu tamanho é maior e a estrutura passa a ter forma de um V com o vértice para cima (Fig.18.A). Nesse período, a trava é ossificada e conta com alguns odontódeos se desenvolvendo em sua região distal. Nos exemplares com 14.44 mm, a trava é mais forte e completamente ossificada, nesse estágio a estrutura inicia o contato com o acúleo dorsal. Ao fim do estágio de pós-larva, a trava do indivíduo com 17.77 mm é grande e inclina-se em direção a região posterior, articulando-se completamente à nadadeira dorsal (Fig.18.B).



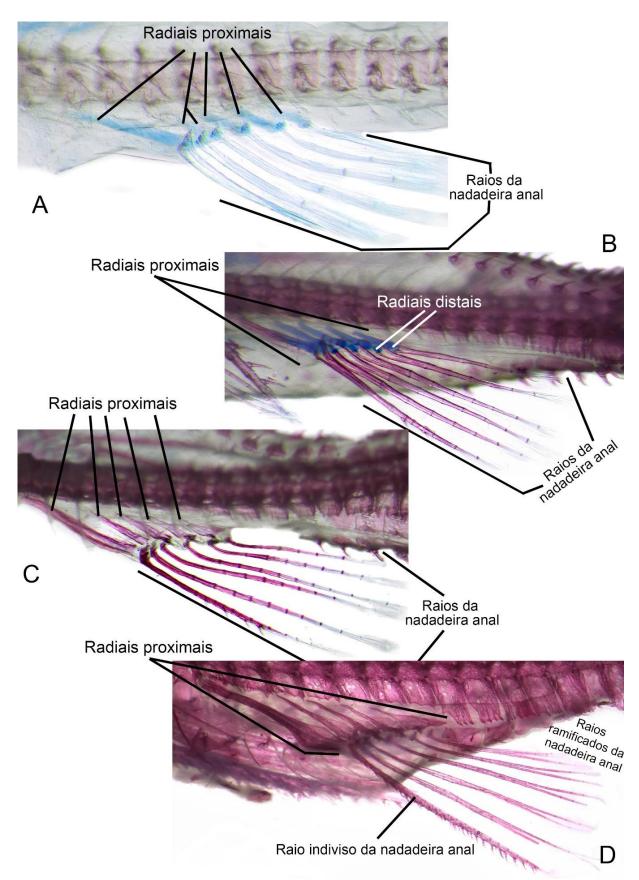
**Figura.18** Ontogenia da nadadeira dorsal de *Pseudacanthicus pirarara* em vista lateral (estágio de póslarva e juvenil). **A** CP= 12.93 mm (360 horas), pós-larva; **B** CP= 17.77 mm (1680 horas), pós-larva; **C** CP= 45.13 mm (aprox. 7 meses), juvenil.

### Raios da nadadeira dorsal

Nas larvas com 7.91 mm, a nadadeira dorsal de *Pseudacanthicus pirarara* possui oito raios, que se caracterizam por serem pequenos e completamente cartilaginosos. Os exemplares com 11.03 mm, apresentam os raios da nadadeira dorsal maiores e mais desenvolvidos, nessa fase o processo de ossificação da estrutura já é avançado, com apenas a extremidade distal da estrutura estando composta por cartilagem. Nos indivíduos com 12.93 mm, os raios apresentam-se mais fortes e contam o desenvolvimento de pequenos odontódeos em sua margem, estes por sua vez, são pontiagudos e localizam-se paralelamente na lateral dos raios (Fig.18.A). Na larva com 17.77 mm, os raios apresentam-se mais longos. Nesse período, mais pares de odontódeos delgados e pontiagudos estão presentes na região marginal dos raios (Fig.18.B). Enquanto as extremidades distais dessas estruturas não estão ossificadas, apresentam-se completamente desenvolvidos, as estruturas são flexíveis, ramificadas, e contam com as extremidades distais bifurcadas (Fig.18.C). Nesse estágio de desenvolvimento os raios da nadadeira dorsal apresentam-se completamente ossificados.

### Nadadeira anal

No estágio de pró-larva, os indivíduos com 7.91 mm apresentam a nadadeira anal no início do seu desenvolvimento. Nesse período, é possível observar a formação dos raios que são cartilaginosos e estão conectados por uma membrana, estrutura que possivelmente é um resquício deixado pela nadadeira primordial que precede a anal. Os radiais distais são pequenos e pouco desenvolvidos, enquanto os radiais proximais mediais não estão formados. Nos exemplares com 8.97 mm, a nadadeira anal possui seis raios. As estruturas apresentam-se no início do seu desenvolvimento, sendo todos cartilaginosos e não ramificados. Os radiais distais ainda são pequenos e realizam contato com os radiais proximais, estes por sua vez, começam a se desenvolver e são longos, com destaque para o primeiro que é maior e se alonga transversalmente, em direção aos espinhos hemais das vértebras presentes na região média do esqueleto axial (Fig.19.A). Ainda no estágio de pró-larva, os indivíduos com 9.81 mm apresentam os raios da nadadeira anal no início da ossificação, o processo está presente nas regiões proximal e medial, enquanto a porção distal dos raios apresenta-se cartilaginosa. Nessa fase, os radiais distais atuam como uma articulação entre os radiais proximais mediais e os raios



**Figura.19** Ontogenia da nadadeira anal de *Pseudacanthicus pirarara* em vista lateral (estágio de pró-larva, pós-larva e juvenil). **A** CP= 8.97 mm (72 horas), pró-larva; **B** CP= 12.93 mm (360 horas), pós-larva; **C** CP= 17.77 mm (1680 horas), pós-larva; **D** CP= 36.77 mm (aprox. 4 meses), juvenil.

da nadadeira anal. Os radiais proximais apresentam-se mais longos e espessos, porém, ainda são compostos por cartilagem.

No estágio de pós-larva, os exemplares com 12.93 mm apresentam os raios da nadadeira anal mais desenvolvidos, com o primeiro apresentando um pequeno odontódeo em sua região distal (Fig.19.B). O processo de ossificação também é avançado, e os raios apresentam apenas a extremidade distal cartilaginosa. Nesse estágio, os radiais proximais mediais estão localizados transversalmente na região ventral do esqueleto axial, o primeiro realiza contato com os espinhos hemais, ao mesmo tempo seu processo de ossificação é iniciado, ocorrendo primeiramente nas regiões distal e média, enquanto a porção basal da estrutura ainda é cartilaginosa. As larvas com 14.44 mm, apresentam os raios da nadadeira anal grandes e ossificados, o primeiro raio conta com quatro pequenos odontódeos em sua margem, enquanto os outros não apresentam nenhum. Os radiais distais são maiores e articulam firmemente os raios aos radiais proximais. Já estes últimos, fazem contato com os espinhos hemais das vértebras, todos os radiais proximais apresentam-se em processo de ossificação, sendo que no primeiro e maior deles a ossificação é mais avançada, contendo apenas a região basal cartilaginosa. Ao fim do estágio de pós-larva, o exemplar com 17.77 mm apresenta os raios e os radiais proximais da nadadeira anal finalizando o processo de ossificação (Fig.19.C). No juvenil com 36.77 mm, os raios da nadadeira anal estão completamente desenvolvidos e ossificados. O primeiro raio é indiviso e possui vários odontódeos em sua margem, formando uma serra, os outros 5 raios são flexíveis e ramificados, apresentando suas extremidades distais bifurcadas (Fig.19.D). Nesse estágio, os radiais distais se aderem fortemente uns aos outros na região ventral e suportam um processo transverso lateralmente, esse processo é responsável por contactar as placas dérmicas ventrais, possibilitando uma melhor fixação da nadadeira anal.

### **DISCUSSÃO**

Durante a ontogenia larval de *Pseudacanthicus pirarara*, o processo de calcificação das estruturas que compõem o esqueleto das larvas e juvenis, é finalizado nos exemplares com aproximadamente quatro meses de vida, período no qual os indivíduos encontram-se no estágio juvenil. Sendo que o momento final de calcificação de todos os componentes esqueléticos, acontece entre o intervalo de 22.00 e 37.00 mm de comprimento padrão dos exemplares. O desenvolvimento ontogenético investigado no esqueleto das larvas apresentou diversas variações, tais como: os diferentes períodos de

surgimento de cada estrutura, e os períodos distintos de ossificação dos ossos de um mesmo complexo. Fazendo-se necessário, uma discussão detalhada do momento em que essas estruturas iniciam o desenvolvimento, bem como, de todo período de ossificação observado ao longo da ontogenia larval (Tabela 2).

Trabalhos já realizados acerca do desenvolvimento esquelético inicial de peixes teleósteos, apresentam uma grande abundância de dados, sejam eles voltados para comparações acerca do desenvolvimento de determinadas estruturas, ou para a formulação de hipóteses sobre a homologia das várias estruturas presentes nos Actinopterygii. (ex: ARRATIA e SCHULTZE, 1990, 1991, 1992;). Existem também muitos estudos focados em complexos ósseos específicos, por exemplo, o crânio, as nadadeiras, o esqueleto pós-cranial, e o aparelho de Weber (ex: BAMFORD, 1948; GEERINCKX et al., 2005, 2007, 2008, 2009; KUBICEK, 2018, Siluriformes; de BEER, 1937; BRITZ e HOFFMAN, 2006, Ostariophysi; FISCHBACH, 2022, Clupeiformes), a mandíbula e o suspensório (ex: ARRATIA, 1990, Siluriformes; ARRATIA e SCHULTZE, 1991, Actinopterygii basal; KONSTANTINIDIS e JOHNSON, 2012b, Tetraodontiformes), esqueleto caudal (BRITZ e JOHNSON, 2005; JOHNSON e BRITZ, 2005; KONSTANTINIDIS e JOHNSON, 2012a). Os trabalhos realizados por POTTHOFF (1974, 1975, 1980; POTTHOFF e KELLY, 1982; POTTHOFF e TELLOCK, 1993; POTTHOFF et al., 1980, 1984, 1988) também merecem destaque, pois possuem diversas informações sobre o desenvolvimento do esqueleto axial, apendicular e os arcos branquiais de diversos Scombridae e de outros Acanthomorpha. No entanto, estudos de descrições detalhadas acerca das sequências de ossificação do esqueleto como um todo, são raros, estando disponíveis para poucas espécies de peixes teleósteos; isso inclui oito Ostariophysi (Danio rerio: CUBBAGE e MABEE, 1996; BIRD e MABBE, 2003; Lophiosilurus alexandri: ASSEGA, 2013; Salminus brasiliensis: MATTOX et al., 2014; Barboides gracilis e Barboides britzi: CONWAY et al., 2017; Moenkhausia pittieri: MARINHO, 2022; Ictalurus punctatus e Notorus gyrinus: KUBICEK, 2002), e três Acanthopterygii (Sciaenops ocellatus e Cynoscion nebulosus: KUBICEK e CONWAY, 2016; Porichthys notatus: VAZ e HILTON, 2022).

As comparações realizadas ao longo da discussão desse estudo são fundamentadas em dados já publicados e que apresentam informações acerca da ontogenia esquelética inicial de diferentes espécies de Siluriformes. Tais informações não estão restritamente relacionadas a espécies da família Loricariidae. Com exceção das comparações acerca da sequência geral de ossificação do neurocrânio de *Pseudacanthicus pirarara*, que foram

investigadas mais detalhadamente, tendo como base o trabalho de Geerinckx *et al.* (2009) sobre a ontogenia inicial do neurocrânio da espécie *Ancistrus* cf. *triradiatus*, única espécie de Loricariidae a possuir dados de ontogenia esquelética até o presente momento. De outro modo, as comparações acerca das sequências de ossificação presentes nos demais complexos ósseos, foram realizadas com base nos dados disponíveis no trabalho de Kubicek (2022), sobre o desenvolvimento osteológico de dois Siluriformes da família Ictaluridae: *Noturus gyrinus* e *Ictalurus punctatus*. Vale destacar também que alguns elementos encontrados em *P. pirarara*, não estão presentes em *A.* cf. *triradiatus*, nem nos outros dois Siluriformes (e vice-versa), motivo pelo qual foram comparados apenas os elementos presentes nas quatro espécies. Desta forma, quando comparamos a ontogenia do esqueleto inicial das larvas de *P. pirarara* com as outras espécies, identificamos heterocronias significativas ao longo do processo de ossificação das estruturas.

### Neurocrânio

A sequência de desenvolvimento e de ossificação das estruturas que compõem o neurocrânio de Pseudacanthicus pirarara e Ancistrus cf. triradiatus apresentam-se diferentes de várias formas, sendo observadas desde o momento em que as estruturas surgem, até o período em que a calcificação dos ossos é finalizada. Nos exemplares de P. pirarara com 7.91 mm de comprimento padrão, as primeiras estruturas a se desenvolver são o mesetmóide, o maxilar, o auto-palatino, o etmoide lateral, e o esfenótico, enquanto em A. cf. triradiatus, o maxilar e o auto-palatino estão presentes em exemplares com CP= 5.6 mm e 6.0 mm, respectivamente. Em seguida o mesetmóide e o etmóide lateral iniciam seu desenvolvimento em indivíduos com CP= 8.0 mm, período mais tardio do o visto em P. pirarara. O paraesfenóide, o orbito-esfenóide, e o basioccipital em P. pirarara, iniciam o desenvolvimento nos exemplares com CP = 9.0 mm. Porém, em A. cf. triradiatus, o desenvolvimento dessas estruturas ocorre antes, nos indivíduos com CP=8.0 mm. Em P. pirarara o desenvolvimento do exoccipital tem início nas larvas com CP = 9.8 mm, mesmo período observado em A. cf. triradiatus. Nesse mesmo período o desenvolvimento do nasal de P. pirarara também tem início, porém, em A. cf. triradiatus a estrutura desenvolve-se previamente, nos exemplares com CP= 9.1 mm. As últimas estruturas do neurocrânio de P. pirarara a iniciarem o desenvolvimento são, o frontal, o parieto-supraoccipital, e o pterótico-composto, que surgem nas larvas com CP= 9.9 mm. Em A. cf. triradiatus, o início do desenvolvimento dessas estruturas apresenta algumas variações, o frontal por exemplo, surge mais precocemente, em exemplares com CP= 7,4 mm.

Seguido pelo surgimento do pterótico-composto e do supra-occipital, nos indivíduos com CP= 8.00 mm. O processo do Centro complexo de Weber tem seu desenvolvimento iniciado nas larvas de *P. pirarara* com CP= 10.2 mm, porém, em *A.* cf. *triradiatus* a estrutura inicia o desenvolvimento precocemente, em exemplares com CP= 8.00 mm. Em *P. pirarara* o proótico e o vômer iniciam o desenvolvimento ao mesmo tempo, nos indivíduos com CP= 11.0 mm. Em *A.* cf. *triradiatus* o desenvolvimento dessas estruturas também é simultâneo, no entanto, ocorre mais precocemente, em exemplares com CP= 9.8 mm. Por fim, em *P. pirarara* as últimas estruturas do neurocrânio a iniciarem o desenvolvimento são os infraorbitais, sendo observados pela primeira vez na região lateral em larvas com CP= 12.8 mm. Esse período de desenvolvimento é tardio, quando comparado ao surgimento dos infraorbitais em *A.* cf. *triradiatus*, que ocorre em exemplares com CP= 11.7 mm.

Em *P. pirarara* o processo de ossificação do mesetmóide tem início nas larvas com 9.0 mm (aprox. 3 dias após a eclosão). O tempo de ossificação do mesetmóide é relativamente longo, a estrutura apresenta-se completamente ossificada apenas nos indivíduos com 17.8 mm, aproximadamente 38 dias após o processo ter sido iniciado. Em *Ancistrus*. cf. *triradiatus*, a ossificação do mesetmóide é iniciada nos exemplares com CP=9.1 mm, período relativamente próximo ao de *P. pirarara*. Enquanto a calcificação total da estrutura pode ser vista nos exemplares com CP=14.4 mm, período consideravelmente mais precoce do que *P. pirarara*. Quando ossificado, o mesetmóide apresenta as características similares as descritas por Chamon (2012), são elas, uma extrema redução da córnua ânterolateral que é típica nos Siluriformes, em geral, e a presença do disco anterior, este por sua vez é mediano e possui a superfície ventral posicionada verticalmente. A autora também enfatiza que o mesetmóide dos loricarídeos é um osso relativamente alongado, caráter que foi observado nas larvas de *P. pirarara* analisadas neste estudo.

Em *P. pirararaa*, o maxilar inicia sua ossificação ao mesmo tempo que o mesetmóide. O desenvolvimento das estruturas apresenta-se idêntico ao longo de todo processo de ossificação, até ser finalizado nos exemplares com CP = 17.8 mm. Em *A.* cf. *triradiatus* o maxilar inicia sua ossificação nos exemplares com CP= 7.4 mm, caracterizando-se por ser um processo bastante adiantado quando comparado a *P. pirarara*, a ossificação segue ocorrendo até os indivíduos com CP=14.4 mm, período no qual o processo é finalizado, desta maneira, a espécie se destaca por apresentar o maxilar completamente ossificado em um período menor do que o observado em *P. pirarara*.

Após estar completamente formado, o maxilar dos Loricariidae apresenta-se relativamente largo e espesso, a estrutura possui um par, e contém côndilos projetados mesialmente que se articulam à cartilagem do auto-palatino (SCHAEFER, 1987). Segundo Chamon (2012), a orientação dos maxilares em algumas espécies forma um ângulo praticamente reto, condição esta que pode ser observada nas larvas de *P. pirarara*.

Em P. pirarara o etmóide lateral e o paraesfenóide tem a ossificação iniciada nas larvas com CP = 9.8 mm (aprox. 3 dias e meio após a eclosão). A ossificação do paraesfenóide é finalizada nas larvas com CP= 12.8 mm (aprox. 9 dias após o início do processo), enquanto o etmóide lateral apresenta-se completamente ossificado nos exemplares com CP= 17.8 mm (aprox. 37 dias e meio após o início da ossificação). Após essas estruturas, é a vez do basioccicpital e do exoccipital iniciarem a ossificação, o processo ocorre nos exemplares com CP= 9.9 mm (aprox. 4 dias após a eclosão). As duas estruturas apresentam-se completamente calcificadas nas larvas com CP= 14.0 mm, aproximadamente 17 dias após o início do processo, indicando um período de calcificação relativamente longo para esses ossos. Em A. cf. triradiatus o paraesfenóide e o basioccipital tem sua ossificação iniciada ao mesmo tempo, nos exemplares com CP= 8.0 mm, período que antecede o início da ossificação destas estruturas nas larvas de P. pirarara. Além disso, a calcificação das estruturas é finalizada nos exemplares com CP= 10.8 mm, período que também é prévio comparado ao processo em P. pirarara. A ossificação do etmóide lateral, tem início no mesmo período observado em *P.pirarara*, entretanto o desenvolvimento da estrutura ocorre mais lentamente, com o processo de ossificação sendo finalizado apenas nos exemplares com CP= 20.7 mm, período tardio quando comparado à P. pirarara. O exoccipital por sua vez, tem sua ossificação sendo iniciada nos indivíduos com CP= 10.8 mm, constatando um início mais tardio da ossificação quando comparado à P. pirarara. A calcificação da estrutura apresenta-se finalizada nos exemplares com CP= 11.7 mm, previamente ao registrado em *P. pirarara*. De acordo com Schaefer (1987), os etmóides laterais de Loricariidae, são expandidos dorsalmente encontrando o frontal e as placas dérmicas. As estruturas também possuem um processo póstero lateral, que auxilia na formação da margem anterior da órbita. O côndilo do etmóide lateral se articula com a face côncava na margem póstero-dorsal do metapterigóide. Os etmóides laterais formam "taças", nas quais a cápsula nasal permanece completamente fechada. Todos os atributos descritos pelo autor, foram observados nas análises osteológicas realizadas com larvas de *P. pirarara*.

Nas larvas de P. pirarara, o processo de ossificação do frontal tem início nos exemplares com CP= 10.9 mm (aprox. 6 dias e meio após a eclosão). Com a estrutura apresentando-se completamente ossificada apenas nas larvas com 17.8 mm (34 dias e meio após o início da ossificação), o que indica um processo lento de calcificação para o frontal. Em A. cf. triradiatus a ossificação do frontal é iniciada nos exemplares com CP= 7.4 mm, período consideravelmente precoce comparado ao processo em *P. pirarara*. A estrutura apresenta-se totalmente calcificada nos indivíduos com CP= 14.4 mm, sendo também finalizada previamente em relação à P. pirarara. Na maioria dos Siluriformes, o frontal geralmente não realiza contato com o pterótico sendo separado pelo esfenótico e supra-occipital (Britto, 2022) Em Loricariidae o frontal, na maioria das vezes, forma a borda dorsal da órbita. Essas características foram observadas nas larvas de P. pirarara após a ossificação total da estrutura. Em P. pirarara o processo de ossificação do autopalatino, tem início em larvas de com CP= 11.0 mm (aprox. 7 dias após a eclosão). A estrutura apresenta-se completamente ossificada nas larvas com CP= 17.8 mm (aprox. 34 dias após o início da ossificação). O processo de calcificação do auto-palatino é lento em P. pirarara, quando comparado ao período de ossificação de A. cf. triradiatus, no qual, a ossificação tem início nos exemplares com CP= 9.1 mm, sendo finalizada nos indivíduos com CP= 14.4 mm. O auto-palatino dos Siluriformes apresenta-se vagamente conectado ao suspensório: mais especificamente, a estrutura deixou de fazer parte do suspensório. O auto-palatino se articula com a maxila, tornando-se um mecanismo essencialmente envolvido na sustentação dos barbilhões maxilares (ALEXANDER, 1965). Tais características estão presentes nas larvas de *P. pirarara* analisadas.

A ossificação do nasal em *P. pirarara* é iniciada tardiamente, nas larvas com CP= 11.4 mm (aprox. 6 dias e meio após a eclosão). A estrutura também apresenta um longo período de calcificação, estando completamente ossificada nos exemplares com CP= 17.8 mm (aprox. 34 dias e meio após o início do processo). Em *A.* cf. *triradiatus* o processo de ossificação do nasal é iniciando precocemente, nos indivíduos com CP = 9.8 mm. Porém, a calcificação total da estrutura é finalizada apenas nos exemplares com CP= 20.7 mm, o que indica um período mais longo do processo de ossificação quando comparado a *P. pirarara*. Após estar completamente formado, nasal dos loricarideos é um osso pequeno medialmente às narinas. Chamon (2012) considerou o nasal retangular, fino e alongado uma sinapomorfia do clado que inclui *Acanthicus e Megalancistrus*. Os aspectos destacados pela autora foram observados no nasal de *P. pirarara*, após a ossificação completa da estrutura.

Nas larvas de *P. pirarara*, a ossificação do pró-ótico e do processo transverso do CCW tem início simultaneamente, nos exemplares com CP= 12.3 mm (aprox. 9 dias após a eclosão). A calcificação total das estruturas também é finalizada ao mesmo tempo, nos exemplares com CP= 17.3 mm (aprox. 24 dias após o início da ossificação). O que indica um curto período de ossificação no pró-ótico, e no processo transverso do CCW. A ossificação das estruturas em A. cf. triradiatus é iniciada anteriormente do que em P. pirarara. No processo transverso do CCW a calcificação tem início nos exemplares com CP= 8.0 mm, enquanto no pró-ótico o processo é iniciado nos indivíduos com 9.8 mm. Nos exemplares com CP= 11.7 mm a calcificação do processo transverso do CCW é finalizada, período bastante precoce comparado ao observado em P. pirarara. O próótico por sua vez, apresenta a ossificação sendo finalizada nos exemplares com CP=20.7 mm, período mais tardio do que o observado em *P. pirarara*. Segundo Chamon (2012), na maioria dos Loricariidae, o processo transverso do CCW possui a margem distal fina e estreita. Porém, a autora relata que nos grupos Acanthicus e Megalancistrus, a margem distal do processo transverso do CCW é larga e dilatada, sendo esta condição uma sinapomorfia exclusiva desse clado. O processo transverso do CCW mais largo e dilatado é observado após a ossificação total da estrutura nas larvas de *P. pirarara*.

Em P. pirarara o processo de calcificação do orbito-esfenóide, do vômer, do parieto-supra-occipital, do esfenótico, e do pterótico - composto, é iniciado simultaneamente nas larvas com CP= 12.8 mm (aprox. 12 dias e meio após a eclosão), sendo essas estruturas as penúltimas do neurocrânio a passarem pelo processo. O orbitoesfenóide necessita de pouco tempo para finalizar sua calcificação, apresentando-se completamente ossificado nos exemplares com CP= 13.9 mm (aprox. 17 dias e meio após o início do processo). Logo em seguida, é a vez do vômer e do parieto-supra-occipital, nos quais os exemplares com CP= 14,0 mm (aprox. 8 dias e meio após o início da ossificação), apresentam-se totalmente ossificados. Por último, a calcificação completa do esfenótico e do pterótico-composto pode ser vista nas larvas com CP= 17.8 mm (aprox. 32 dias após o início da ossificação), e no juvenil com CP= 36.8 mm (aprox. 4 meses de vida), respectivamente. Em A. cf. triradiatus todas as estruturas apresentam o processo de ossificação sendo iniciado antecipadamente, e em diferentes períodos. O parieto-supraoccipital é a primeira estrutura a ter o processo de calcificação iniciado, em exemplares com CP= 8.0 mm, sendo que nos indivíduos com CP= 14.4 mm (período semelhante ao observado em P. pirarara), a estrutura se apresenta completamente ossificada. Em seguida, é a vez da ossificação do pterótico-composto, que é iniciada nos exemplares com CP= 9.1 mm, tendo o processo finalizado nos exemplares com CP= 20.7 mm. O processo de ossificação do vômer tem início nos exemplares com CP= 9.8 mm, a estrutura apresenta-se completamente ossificada no mesmo período que o parieto-supra-occipital e o pterótico-composto (período final de ossificação semelhante ao registrado em *P. pirarara*). A ossificação do orbito-esfenóide e do esfenótico é iniciada nos exemplares com CP= 10.8 mm. Sendo que na primeira o processo é finalizado em um curto período, nos indivíduos com CP= 11.7 mm, o que indica uma taxa de desenvolvimento semelhante à observada nas larvas de *P.pirarara*. Já o esfenótico é outra estrutura que se apresenta completamente ossificado em exemplares com CP= 14.4 mm, período precoce se comparado à ossificação da estrutura em *P. pirarara*.

Nos Loriicaridae o parieto-supra-occipital é um osso relativamente grande, com a superfície dorsal coberta de odontódeos (SCHAEFER, 1987). A extremidade posterior alongada e bastante pontuda da estrutura é uma sinapomorfia exclusiva do gênero *Pseudacanthicus*. Nesta extremidade também ocorre a presença de uma crista em forma de V (CHAMON, 2012). O esfenótico em Loricariidae é um osso de forma mais ou menos quadrada em perfil dorsal, com um espinho lateral proeminente típico de Siluriformes em geral. A estrutura limita o ramo infra-orbital do canal sensorial temporal, compreende a margem pôsteromedial da órbita e sustenta odontódeos por toda sua extensão (SCHAEFER, 1987). O pterótico-composto nos Loricariidae forma a parede lateral da cápsula da bexiga natatória e é um osso perfurado por pequenas e numerosas fenestras, cobertas por pele, a qual permite a transmissão de ondas de som e de pressão entre a cápsula interior e o meio externo (SCHAEFER, 1991). Os caracteres descritos acima pelos autores, foram observados após a ossificação completa dessas estruturas nas larvas de *P. pirarara*.

Por fim, as últimas estruturas do neurocrânio de *P. pirarara* a terem o processo de ossificação iniciado, são os infraorbitais. Nas larvas com CP= 13.4 mm (aprox. 14 dias após a eclosão) a ossificação tem início nos infraorbitais V, VI e VII. O processo segue ocorrendo ao mesmo tempo em que os outros infraorbitais se desenvolvem, durante todo estágio larval da espécie. Nos exemplares com 17.8 mm (aprox. 27 dias após o início da ossificação) apenas quatro infraorbitais são vistos nos exemplares de *P. pirarara*. Os infraorbitais bem desenvolvidos, e completamente calcificados foram observados apenas no exemplar juvenil com CP= 36.8 mm, tornando inviável o registro exato do momento em que a ossificação da estrutura é finalizada nas larvas de *P. pirarara*. Em *A.* cf. *triradiatus* a ossificação tem início nos infraorbitais V e VI dos indivíduos com CP= 11.7

mm, período prévio em relação ao início do processo em *P. pirarara*. Nos exemplares com CP= 20.7 mm os infraorbitais encontram-se todos desenvolvidos, porém a calcificação ainda não foi finalizada. Desta forma, assim como em *P. pirarara*, o momento exato da calcificação total dos infraorbitais também é incerto. Segundo Armbruster (2004), a maioria dos Loricariidae possui cinco ou seis infraorbitais. Entretanto, em algumas espécies, esse número pode ser maior, variando de sete a 10. Chamon (2012) relatou que várias espécies do grupo *Acanthicus*, possuem entre sete e oito infraorbitais. A autora também menciona que dentre as espécies de Loricariidae, o quarto infraorbital normalmente forma a margem anterior da órbita, enquanto o sexto infraorbital, de modo geral, forma apenas a parte póstero-ventral. Em espécies do gênero *Pseudacanthicus*, o IO4 faz bastante contato com a órbita. Essas condições foram observadas nos exemplares juvenis de *P. pirarara* analisados neste estudo.

### Suspensório

Em Teleostei o suspensório se origina ontogeneticamente a partir de duas estruturas cartilaginosas: *pars hyosimpletica*, que corresponde ao ramo dorsal do arco hioide, é através desta estrutura que o hiomandibular e o simplético se originam; e o *pars palatoquadrada*, que origina o autopalatino, quadrado e metapterigóide (ARRATIA, 1990). Em Siluriformes o suspensório sofreu uma série de modificações, tais como, a perda do simplético; a divisão da *pars palaquadrada* em *pars palatina e pars pterigoquadrada*, e a fusão desta última com a *pars hyosimpletica* nos primeiros estágios da ontogenia, além da ossificação de alguns ligamentos que dão origem à ossos sesamóides entre o metapterigóide e a região ântero-ventral do neurocrânio (HOWES, 1983b, 1985; ARRATIA e SCHULTZE, 1991; ARRATIA, 1992; BRITTO, 2022). Em Loricariidae, os ossos que fazem parte da composição do suspensório são o hiomandibular, o quadrado, o metapterigóide e o pré-opérculo (CHAMON, 2012).

O desenvolvimento do suspensório em *Pseudacanthicus pirarara* tem início nos exemplares com 8.5 mm de comprimento padrão (aprox. 1 dia e meio após a eclosão). Nesse período o hiomandibular, o metapterigóide, e o quadrado são as primeiras estruturas a surgir, o pré-opérculo por sua vez, desenvolve-se mais tardiamente, estando presente nos exemplares com CP= 9.0 mm (aprox. 3 dias após a eclosão). As primeiras estruturas do suspensório a iniciarem o processo de ossificação são: o quadrado e o pré-opérculo, nos exemplares com CP= 10.9 mm (mesmo período do frontal), em seguida, nas larvas com CP= 11.0 mm, a ossificação tem início no hiomandibular e no

metapterigóide (periodo semelhante ao do auto-palatino). O pré-opérculo é a primeira estrutura do suspensório a apresentar-se completamente calcificada, nas larvas com CP= 12.9 mm (aprox. 8 dias após o início da ossificação). Enquanto no hiomandibular, no metapterigóide e no quadrado, a calcificação completa ocorre tardiamente, nas larvas com 17.8 mm (aprox. 34 dias após o início do processo). Em *A.* cf. *triradiatus* o desenvolvimento de todas as estruturas do suspensório tem início nos exemplares com CP= 8.0 mm (período relativamente próximo ao observado em *P. pirarara*). Nos exemplares com CP= 9.1 mm o processo de ossificação tem início nos metapterigóide, no pré-opérculo e no hiomandibular, enquanto no quadrado o processo tem início mais adiante, nos indivíduos com CP= 9.8 mm. Observar-se que o início da calcificação nas estruturas que compõem o suspensório ocorre previamente, comparado ao processo nas larvas de *P. pirarara*. A calcificação completa de todas as estruturas do suspensório de *A.* cf. *triradiatus* ocorre nos exemplares com CP= 14.4 mm. Com exceção do préopérculo, que é ossificado primeiro em *P. pirarara*, as demais estruturas do suspensório finalizam o processo antecipadamente em *A.* cf. *triradiatus*.

## Esqueleto pós-cranial

Aparelho de Weber

O aparelho ou complexo de Weber é constituído por um conjunto de ossículos que liga a bexiga natatória com o ouvido interno de Otophysi. A função deste aparelho é transmitir para o labirinto dos peixes as variações de pressão sentidas pela bexiga natatória. Essa conexão auxilia na detecção de sons, possibilitando a localização da fonte produtora de ondas sonoras (Chardon, 1968). Ainda segundo o autor, em Siluriformes o claustrum está separado dos canais de ossículos e as vértebras 2 - 4 são fusionadas em um complexo ósseo. Em Loricarioidea, o aparelho de Weber é bastante especializado em relação à condição primitiva dos Siluriformes (Chamon, 2012). Em Loricariidae, o centro complexo de Weber é fusionado anteriormente ao basioccipital, e posteriormente é suturado a sexta vértebra (Schaefer, 1987). Na maioria das espécies que compõem essa família, o Centro Complexo de Weber é relativamente curto.

Em *P. pirarara* o desenvolvimento do aparelho de Weber é iniciado nas larvas com CP=7.91 mm. O processo de ossificação da estrutura por sua vez, tem início nos exemplares com CP= 9.8 mm (aprox. 3 dias e meio após a eclosão). Enquanto a calcificação total do aparelho de Weber é observada nos exemplares com CP= 14.0 mm (17 dias e meio após o início da calcificação). O início da ossificação do aparelho de

Weber em *P. pirarara*, ocorre em períodos distintos se comparado ao mesmo processo nas espécies *Ictalurus punctatus* e *Noturus gyrinus* (Siluriformes: Ictaluridae). Com destaque para o processo em *N. gyrinus*, que é bastante antecipado, com a calcificação sendo iniciada nos exemplares com CP= 6.6 mm. Já em *I. punctatus* o processo de ossificação tem início num período relativamente próximo ao observado em *P. pirarara*, ocorrendo nas larvas com CP= 10.0 mm.

# Esqueleto axial

As vértebras dos loricarideos são bem ossificadas e contam com os espinhos neural e hemal comprimidos lateralmente (Chamon, 2012). A contagem do número de vértebras não incluindo a placa hipural em Loricariidae é iniciada a partir do primeiro espinho neural, que está localizado atrás da nadadeira dorsal, e segue até a placa hipural que não faz parte da contagem, resultando em um número de vértebras que varia de 8 a 20 (Armbruster, 2004). Os espinhos neurais presentes ao longo da nadadeira dorsal dos Loricariidae, são bífidos. Com o número podendo variar de acordo com o tamanho da nadadeira dorsal (Chamon, 2012). A maioria dos Loricariidae possui 30 ou mais vértebras pré-caudais, entre o basioccipital (anteriormente ao CCW) e a placa hipural (Schaefer, 1987). A presença de 30-32 vértebras é uma sinapomorfia não exclusiva do grupo *Acanthicus*. Dentro do grupo interno, ocorrem reversões na maioria das espécies de *Pseudacanthicus*, que apresentam um menor número de vértebras (Chamon, 2012).

Em *P. pirarara* o desenvolvimento dos centros vertebrais, e dos espinhos hemais e neurais é iniciado simultaneamente nas larvas com CP=7.91 mm. A ossificação das estruturas também é iniciada paralelamente nos indivíduos com CP= 9.3 mm (aprox. 2 dias e meio após a eclosão). As estruturas finalizam o processo de ossificação ao mesmo tempo, nos exemplares com CP= 12.8 mm (10 dias após o início da calcificação). Assim como observado no processo de ossificação do aparelho de Weber, quando comparado a *Ictalurus punctatus* e *Noturus gyrinus* a calcificação das estruturas do esqueleto axial, também tem início em períodos diferentes do desenvolvimento. Em *I. punctatus* a calcificação dos centros vertebrais tem início mais tardiamente, nas larvas com CP= 11.7 mm, bem como os espinhos hemais e neurais nos quais o processo é iniciado apenas nos exemplares com CP= 12.7 mm. *N. gyrinus* por sua vez, apresenta o processo de ossificação sendo iniciado previamente, a calcificação dos centros vertebrais é iniciada nas larvas com CP= 7.6 mm, enquanto nos espinhos hemais e neurais o processo tem início nos exemplares com CP=8.6 mm.

#### Bexiga natatória

Nos Loricariidae, a bexiga natatória apresenta-se reduzida a duas bulas completamente encapsuladas fechadas lateralmente e totalmente soldadas ao pterótico composto; os representantes desse grupo também possuem costelas sésseis (Chardon, 1968). O encapsulamento da bexiga natatória ocorre por meio de uma expansão lateral do processo transverso, que é originado nas vértebras modificadas (2-4), responsáveis por constituir o aparelho de Weber (Schaefer, 1987). Ainda segundo Schaefer, a cápsula se comunica com a superfície da pele via os poros do pterótico composto. Na maioria das espécies de Loricariidae, a cápsula da bexiga natatória é pequena e restrita à região anterior à sexta costela. As espécies que possuem a bexiga natatória bastante expandida, contam também com o aumento de tamanho do pterótico composto, que por sua vez, irá formar a porção lateral da cápsula da bexiga natatória (Chamon, 2012).

Em *P. pirarara* o desenvolvimento das cápsulas da bexiga natatória tem início nas larvas com CP= 10.9 mm (aprox. 6 dias e meio após a eclosão). Enquanto a calcificação da estrutura é iniciada nos exemplares com CP= 11.9 mm (7 dias após a eclosão). Nos indivíduos com CP= 17.8 mm (34 dias após o início da ossificação) as cápsulas da bexiga natatória apresentam-se completamente ossificadas. Desta forma, a bexiga natatória caracteriza-se como a última estrutura do esqueleto pós-cranial a finalizar o processo de calcificação. Não foram realizadas comparações acerca do período de ossificação da estrutura em outros indivíduos, pois a bexiga natatória reduzida e completamente encapsulada é uma característica encontrada em Loricariidae, sendo essa uma condição ausente nas famílias analisadas em trabalhos de desenvolvimento osteológico que temos conhecimento (ex: Ictaluridae).

Através das comparações realizadas acima, observamos que a diferença entre o desenvolvimento e a ossificação das estruturas é mais sutil quando se trata de espécies da mesma família (ex: Loricariidae), do que comparado ao mesmo processo com espécies de outras famílias (ex: Ictaluridae). Tais observações merecem um olhar mais atento, de maneira que os períodos e os padrões de desenvolvimento osteológico de muitos Siluriformes ainda são uma incógnita, podendo ocorrer devido ao acaso, assim como as variações presentes ao longo das sequências de ossificação das espécies comparadas neste trabalho, ou podendo ser caracteres derivados das famílias Loricariidae e Ictaluridae, levando em consideração o período distinto de aparecimento de determinados elementos ósseos nas espécies destas famílias.

Segundo Kubicek (2022), trabalhos de desenvolvimento realizados com outros grupos de vertebrados (ex: anfíbios, esquamatas, pássaros e mamíferos) demonstram que as mudanças no tempo relativo dos eventos de desenvolvimento, ou sequências de heterocronia, estão relacionadas a grandes mudanças na morfologia, história de vida e função (ex: o desenvolvimento precoce do crânio e do membro anterior do esqueleto em marsupiais, em relação à mamíferos placentários; Goswami *et al.* 2009; Keyte and Smith 2010). Visto que algumas estruturas como a bexiga natatória, demonstram uma diferença bastante significativa no desenvolvimento de Loricariidae, comparações mais detalhadas acerca das sequências de heterocronia das estruturas de *Pseudacanthicus pirarara* e de outros Siluriformes poderiam ser a chave para questões como: Os elementos variam em sua posição relativa devido ao acaso? Ou o aparecimento precoce desses elementos é o produto da heterocronia?

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALEXANDER, R.M. Structure and Function in the Catfish. **Journal of Zoology**, v.148, p. 88-152, 1965. Disponível em: <a href="http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.1966.tb02943.x">http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.1966.tb02943.x</a>

ARAUJO, R. B.; LANGEANI, F. Ontogenetic development related to parental care of a neotropical fish, *Pterygoplichthys ambrosettii* (Siluriformes: Loricariidae). **Zoological Studies**, v. 59, p. 1–21, 2020.

ARMBRUSTER, J. W. Phylogenetic relationships of the suckermouth armoured catfishes (Loricariidae) with emphasis on the Hypostominae and the Ancistrinae. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 141, n. 1, p. 1–80, maio 2004.

ARRATIA, G. Development and diversity of the suspensorium of trichomycterids and comparison with loricarioids (Teleostei: Siluriformes). **Journal of Morphology**, v. 205, p. 193–218, 1990.

ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P. Palatoquadrate and its ossifications: development and homology within osteichthyans. **Journal of Morphology**, v. 208, p. 1–81, 1991.

ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P. Reevaluation of the caudal skeleton of certain actinopterygian fishes: III. Salmonidae. Homologization of caudal skeletal structures. **Journal of Morphology**, v. 214, p. 187–249,1992.

ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.P. The urohyal: development and homology within osteichthyans. **Journal of Morphology**, v. 203, p. 247–282, 1990.

- ASSEGA, F. M. Desenvolvimento Morfológico e Osteológico de larvas e juvenis de *Lophiosilurus alexandri* Steindachner, 1877 (Siluriformes: Pseudopimelodidae), DA BACIA DO RIO SÃO FRANCISCO. Londrina: [s.n.]. Disponível em: <a href="http://www.bibliotecadigital.uel.br/document/?view=vtls000186971">http://www.bibliotecadigital.uel.br/document/?view=vtls000186971</a>>. Acesso em: 8 out. 2021.
- BAMFORD, T.W. Cranial development of *Galeichthys felis*. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 118, p. 364–391, 1948. Disponível em: <a href="https://doi.org/10.1111/j.10963642.1948.tb00383.x">https://doi.org/10.1111/j.10963642.1948.tb00383.x</a>
- BANTIM, V. E. L. et al. Obtenção do óleo essencial do cravo da índia (Syzygium aromaticum) e avaliação da segurança não clínica utilizando Zebrafish (*Danio rerio*) adulto. **Revista Coleta Científica**, v. 4, n. 7, p. 18-27. 2020.
- BIRD, N.C.; MABEE, P.M. Developmental morphology of the axial skeleton of the zebrafish, *Danio rerio* (Ostariophysi: Cyprinidae). **Developmental Dynamics**, v. 228, p. 337–357, 2003.
- BRITZ, R.; CONWAY, K.W. Osteology of *Paedocypris*, a miniature and highly developmentally truncated fish (Teleostei: Ostariophysi: Cyprinidae). **Journal of Morphology**, v. 270, p. 389–412, 2009.
- BRITZ, R.; HOFFMANN, M. Ontogeny and homology of the claustra in otophysan Ostariophysi (Teleostei). **Journal of Morphology**, v. 267, p. 909-923, 2006. Disponivel em: <a href="https://doi.org/10.1002/jmor.10447">https://doi.org/10.1002/jmor.10447</a>
- BRITZ, R.; JOHNSON, G.D. Leis conundrum: homology of the clavus of the ocean sunfishes. 1. Ontogeny of the median fins and axial skeleton of *Monotrete leiurus* (Teleostei, Tetraodontiformes, Tetraodontidae). **Journal of Morphology**, v. 266, p. 1–10, 2005.
- CHAMON, C. C. Revisão taxonômica e relações filogenéticas do grupo *Acanthicus* (Siluriformes, Loricariidae). São Paulo: Universidade de São Paulo, 10 fev. 2012.
- CHAMON, C. C. *Pseudacanthcius pitanga*: a new species of Ancistrini (Siluriformes: Loricariidae: Hypostominae) from rio Tocantins Basin, North Brazil</strong>. **Zootaxa**, v. 3973, n. 2, p. 309, 17 jun. 2015.
- CHAMON, C. C.; SOUSA, L. M. A new species of the leopard pleco genus *Pseudacanthicus* (Siluriformes: Loricariidae) from the Rio Xingu, Brazil. **Journal of Fish Biology**, v. 90, n. 1, p. 356–369, 24 jan. 2016.
- ÇOBAN, D. et al. Early osteological development of the fins in the hatchery-reared red porgy, *Pagrus pagrus* (L. 1758). **Journal of Applied Ichthyology**, v. 25, n. 1, p. 26–32, fev. 2009.
- CONCEA. Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal. Diretrizes da prática de eutanásia do CONCEA. Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação, 2013. Disponível em: <a href="https://www.sbcal.org.br/conteudo/view?ID\_CONTEUDO=65">https://www.sbcal.org.br/conteudo/view?ID\_CONTEUDO=65</a> Acesso em 30/10/2021.

CONWAY, K.W.; KUBICEK, K.M.; BRITZ, R. Morphological novelty and modest developmental truncation in Barboides, Africa's smallest vertebrates (Teleostei: Cyprinidae). **Journal of Morphology** v. 278: p. 750–767, 2017. Disponível em: <a href="https://doi.org/10.1002/jmor.20670">https://doi.org/10.1002/jmor.20670</a>

CUBBAGE, C.C.; MABEE, P.M. Development of the cranium and paired fins in the zebrafish *Danio rerio* (Ostariophysi, Cyprinidae). **Journal of Morphology**, v. 229, p. 121–160, 1996.

DAGOSTA, F.; DE PINNA, M. Peixes do Brasil. **Marte Cultura e Educação,** 1. ed. São Paulo, 2021.

de BEER, G.R. *The development of the vertebrate skull.* Oxford: **Oxford University Press**, p. 554, 1937.

FAUSTINO, M. Development of osteological structures in the sea bream: vertebral column and caudal fin complex. **Journal of Fish Biology**, v. 52, n. 1, p. 11–22, jan. 1998.

FAUSTINO, M. Development of the pectoral, pelvic, dorsal and anal fins in cultured sea bream. **Journal of Fish Biology**, v. 54, n. 5, p. 1094–1110, maio 1999.

FISCHBACH, V.; MORITZ, T.; THIEME, P. Postcranial skeletal development of the Atlantic herring (Clupeomorpha: Clupeidae: *Clupea harengus*). **Zoologischer Anzeiger**, v. 299, p. 189-199, 2022.

GEERINCKX, T.; ADRIAENS, D. The erectile cheek-spine apparatus in the bristlenose catfish Ancistrus (Loricariidae, Siluriformes), and its relation to the formation of a secondary skull roof. **Zoology**, v. 109, n. 4, p. 287–299, 14 nov. 2006.

GEERINCKX, T.; BRUNAIN, M.; ADRIAENS, D. Development of the chondrocranium in the suckermouth armored catfish *Ancistrus cf. triradiatus* (Loricariidae, Siluriformes). **Journal of Morphology**, v. 266, n. 3, p. 331–355, dez. 2005.

GEERINCKX, T.; BRUNAIN, M.; ADRIAENS, D. Development of the osteocranium in the suckermouth armored catfish *Ancistrus cf. triradiatus* (Loricariidae, Siluriformes). **Journal of Morphology**, v. 268, n. 3, p. 254–274, mar. 2007.

GEERINCKX, T.; HUYSENTRUYT, F.; ADRIAENS, D. Ontogeny of the jaw and maxillary barbel musculature in the armoured catfish families Loricariidae and Callichthyidae (Loricarioidea, Siluriformes), with a discussion on muscle homologies. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 155, n. 1, p. 76–96, jan. 2009.

GEERINCKX, T.; VERHAEGEN, Y.; ADRIAENS, D. Ontogenetic allometries and shape changes in the suckermouth armoured catfish *Ancistrus cf. triradiatus* Eigenmann (Loricariidae, Siluriformes), related to suckermouth attachment and yolk-sac size. **Journal of Fish Biology**, v. 72, n. 4, p. 803–814, mar. 2008.

GOSWAMI, A.; WEISBECKER, V.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, MR. Developmental modularity and the marsupial—placental dichotomy. Journal of Experimental Zoology Part B: **Molecular and Developmental Evolution** v. 312: p. 186–195. 2009. Disponível em: <a href="https://doi.org/10.1002/jez.b.21283">https://doi.org/10.1002/jez.b.21283</a>

HILTON, E. J.; JOHNSON, G. D. When two equals three: developmental osteology and homology of the caudal skeleton in carangid fishes (Perciformes: Carangidae). **Evolution & Development**, v. 9, n. 2, p. 178–189, 16 mar. 2007.

HUBBS, C. L. Terminology of early stages of fishes. Copeia, (4), 260-260. 1943.

HUXLEY, T. H. Original Communications: Observations on the Development of some parts of the Skeleton of Fishes. **Journal of Cell Science**, *1*(25), 33-46. 1859.

INOUE, L. A. K. A.; AFONSO, L. O. B.; IWAMA, G. K.; MORAES, G. Effects of clove oil on the stress response of matrinxã (*Brycon cephalus*) subjected to transport. **Acta Amazonica**, v. 35, n.2, p. 289-295. 2005.

JIN, D.-S. et al. Osteological Development of the Larvae and Juvenile of *Favonigobius gymnauchen* (Pisces:Gobiidae). **Development & Reproduction**, v. 25, n. 1, p. 33–41, mar. 2021.

JOHNSON, G.D.; BRITZ, R. Leis' conundrum: homology of the clavus of the ocean sunfishes. 2. Ontogeny of the median fins and axial skeleton of *Ranzania laevis* (Teleostei, Tetraodontiformes, Molidae). **Journal of Morphology**, v. 266, p. 11–21, 2005.

KEYTE, A. L.; SMITH, K. K. Developmental origins of precocial forelimbs in marsupial neonates. **Development** v. 137: p. 4283–4294. 2010. Disponível em: <a href="https://doi.org/10.1242/dev.049445">https://doi.org/10.1242/dev.049445</a>

KONSTANTINIDIS, P.; JOHNSON, G.D. A comparative ontogenetic study of the tetraodontiform caudal complex. **Acta Zoologica** (*Stockholm*), v. 93, p. 98–114, 2012a.

KONSTANTINIDIS, P.; JOHNSON, G.D. Ontogeny of the jaw apparatus and suspensorium of the Tetraodontiformes. **Acta Zoologica** (*Stockholm*), v. 93, p. 351–366. 2012b.

KOUMOUNDOUROS, G. et al. The opercular complex deformity in intensive gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) larviculture. **Aquaculture**, v. 156: 165–1, p. 165–177, 1997a.

KOUMOUNDOUROS, G. et al. Normal and abnormal osteological development of caudal fin in *Sparus aurata* L. fry. **Aquaculture**, v. 149, n. 3–4, p. 215–226, mar. 1997b.

KOUMOUNDOUROS, G.; DIVANACH, P.; KENTOURI, M. Ontogeny and allometric plasticity of *Dentex dentex* (Osteichthyes: Sparidae) in rearing conditions. **Marine Biology**, v. 135, n. 3, p. 561–572, 4 dez. 1999.

- KUBICEK, K. M. Developmental osteology of *Ictalurus punctatus* and *Noturus gyrinus* (Siluriformes: Ictaluridae) with a discussion of siluriform bone homologies. **Vertebrate Zoology**, v. 72, p. 661-727. 2022. Disponível em: https://doi.org/10.3897/vz.72.e85144
- KUBICEK, K.M.; CONWAY, K.W. Developmental osteology of *Sciaenops ocellatus* and *Cynoscion nebulosus* (Teleostei: Sciaenidae), economically important sciaenids from the Western Atlantic. **Acta Zoologica** (*Stockholm*), v. 97, p. 267–301, 2016.
- LUJAN, N. K. et al. Multilocus molecular phylogeny of the suckermouth armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae) with a focus on subfamily Hypostominae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 82, n. PA, p. 269–288, 1 jan. 2015.
- LUNDBERG, J.; BASKIN, J. The caudal skeleton of the catfishes, order Siluriformes. **American Museum Novitates**, v. 2398, p. 1–50, 1969.
- MARINHO, M. F. Ontogeny of the skeleton of *Moenkhausia pittieri* (Ostariophysi: Characiformes) with discussion on functional demands and ossification patterns in the Characidae. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 2022.
- MATTOX, G. M. T.; BRITZ, R.; TOLEDO-PIZA, M. Skeletal development and ossification sequence of the characiform *Salminus brasiliensis* (Ostariophysi: Characidae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 25, n. 2, p. 103–158, 2014.
- NELSON, J.S.; GRANDE, T.C.; WILSON, M.V. Fishes of the World (5th ed.). **John Wiley & Sons**, Hoboken, p. 752, 2016.
- PARK, J. Y. et al. Early Osteological Development of Larvae and Juveniles in Red Spotted Grouper, *Epinephelus akaara* (Pisces: Serranidae). **Development & Reproduction**, v. 20, n. 2, p. 87–101, 2016.
- PINNA, M. C. C. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, v. 7, n. 4, p. 367–394, dez. 1991.
- PINNA, M.C.C.; NG, H.H. The second ural centrum in Siluriformes and its implication for the monophyly of superfamily Sisoroidea (Teleostei, Ostariophysi). **American Museum Novitates**, P. 1–23. 2004. Disponível em: <a href="https://doi.org/10.1206/0003-0082(2004)437<0001:TSUCIS>2.0.CO;2>
- POTTHOFF, T. Development and structure of fins and fin supports in dolphin fishes *Coryphaena hippurus* and *Coryphaena equiselis* (Coryphaenidae). **Fishery Bulletin**, v. 78(2), p. 277–312, 1980.
- POTTHOFF, T. Development and structure of the caudal complex, the vertebral column, and the pterygiophores in the blackfin tuna (*Thunnus atlanticus*, Pisces, Scombridae). **Bulletin of Marine Science**, v. 25(2), p. 205–231, 1975.
- POTTHOFF, T. et al. Description of porkfish larvae (*Anisotremus virginicus*, Haemulidae) and their osteological development. **Bulletin of Marine Science**, v. 34(1), p. 21–59, 1984.

- POTTHOFF, T. Osteological development and variation in Young tunas, genus *Thunnus* (Pisces, Scombridae), from the Atlantic Ocean. **Fishery Bulletin**, v. 72(2), p. 563–588, 1974.
- POTTHOFF, T., KELLEY, S.; COLLINS, L.A. Osteological development of the red snapper, *Lutjanus campechanus* (Lutjanidae). **Bulletin of Marine Science**, v. 43(1), p. 1–40. 1988.
- POTTHOFF, T.; KELLEY, S. Development of the vertebral column, fins and fin supports, branchiostegal rays, and squamation in the swordfish, *Xiphias gladius*. **Fishery Bulletin**, v. 80(2), p. 161–186, 1982.
- POTTHOFF, T.; RICHARDS, W.; UEYANAGI, S. Development of *Scombrolabrax heterolepis* (Pisces, Scombrolabracidae) and comments on familial relationships. **Bulletin of Marine Science**, v. 30(2), p. 329–357, 1980.
- POTTHOFF, T.; TELLOCK, J.A. Osteological development of the Snook, *Centropomus undecimalis* (Teleostei, Centropomidae). **Bulletin of Marine Science**, v. 52(2), p. 669–716, 1993.
- REIS, R. E. et al. Fish biodiversity and conservation in South America. **Journal of fish biology**, v. 89(1), p. 12-47, 2016.
- RIBEIRO, A. C.; LIMA, F. C. T. DE; MENEZES, N. A. Biogeografia dos Peixes de Água Doce da América do Sul. In: **Biogeografia da América do Sul: padrões & processos**. 1. ed. [s.l.] Roca, 2011. p. 261–276.
- SCHAEFER, S. A. Osteology of *Hypostomus plecostomus* (Linnaeus), with a phylogenetic analysis of the loricariid subfamilies (Pisces: Siluroidei). **Contributions in science**, v. 394, p. 1–31, 18 dez. 1987.
- SCHAEFER, S. A. Phylogenetic analysis of the loricariid subfamily Hypoptopomatinae, (Pisces: Siluroidei: Loricariidae), with comments on generic diagnoses and geographical distribution. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 102, p. 1–41, 1991.
- SCHAEFER, S. A.; G. V. LAUDER. Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanism in loricarioid catfishes. **Systematic Zoology**, v. 35(4): p. 489-508, 1986.
- SEO, W.-I. et al. Osteological Development of the Larvae and Juvenile of Bullhead torrent catfish, *Liobagrus obesus*. **Development & Reproduction**, v. 22, n. 1, p. 9–18, mar. 2018.
- SFAKIANAKIS, D. . et al. Osteological development of the vertebral column and of the fins in *Pagellus erythrinus* (L. 1758). Temperature effect on the developmental plasticity and morpho-anatomical abnormalities. **Aquaculture**, v. 232, n. 1–4, p. 407–424, abr. 2004.

SFAKIANAKIS, D. G. et al. Osteological development of the vertebral column and of the fins in *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777). **Aquaculture**, v. 250, n. 1–2, p. 36–46, nov. 2005.

SOUSA, L. M. DE. Revisão taxonômica e filogenia de Astrodoradinae (Siluriformes, Doradidae). São Paulo: Universidade de São Paulo, 19 nov. 2010.

STRYKOWSKI, J. L.; SCHECH, J. M. Effectiveness of recommended euthanasia methods in larval Zebrafish (*Danio rerio*). **Journal of the American Association for Laboratory Animal Science**, v. 54, n. 1, p. 81-84. 2015.

TAYLOR, W.R.; VAN DYKE, G.C. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium**, v. 9, n. 2, p. 107–120, jun. 1975.

VAZ, D.F.B.; HILTON, E. J. Skeletal ontogeny of the Plainfin Midshipman, Porichthys notatus (Percomorphacea: Batrachoidiformes). **Journal of Anatomy**, p. 1-48, 2022. Disponível em: <a href="https://doi.org/10.1111/joa.13794">https://doi.org/10.1111/joa.13794</a>>

YU, H. J.; KIM, J.-K. Osteological development of wild-captured larvae and a juvenile *Sebastes koreanus* (Pisces, Scorpaenoidei) from the Yellow Sea. **Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 19, n. 1, p. 20, 23 dez. 2016.