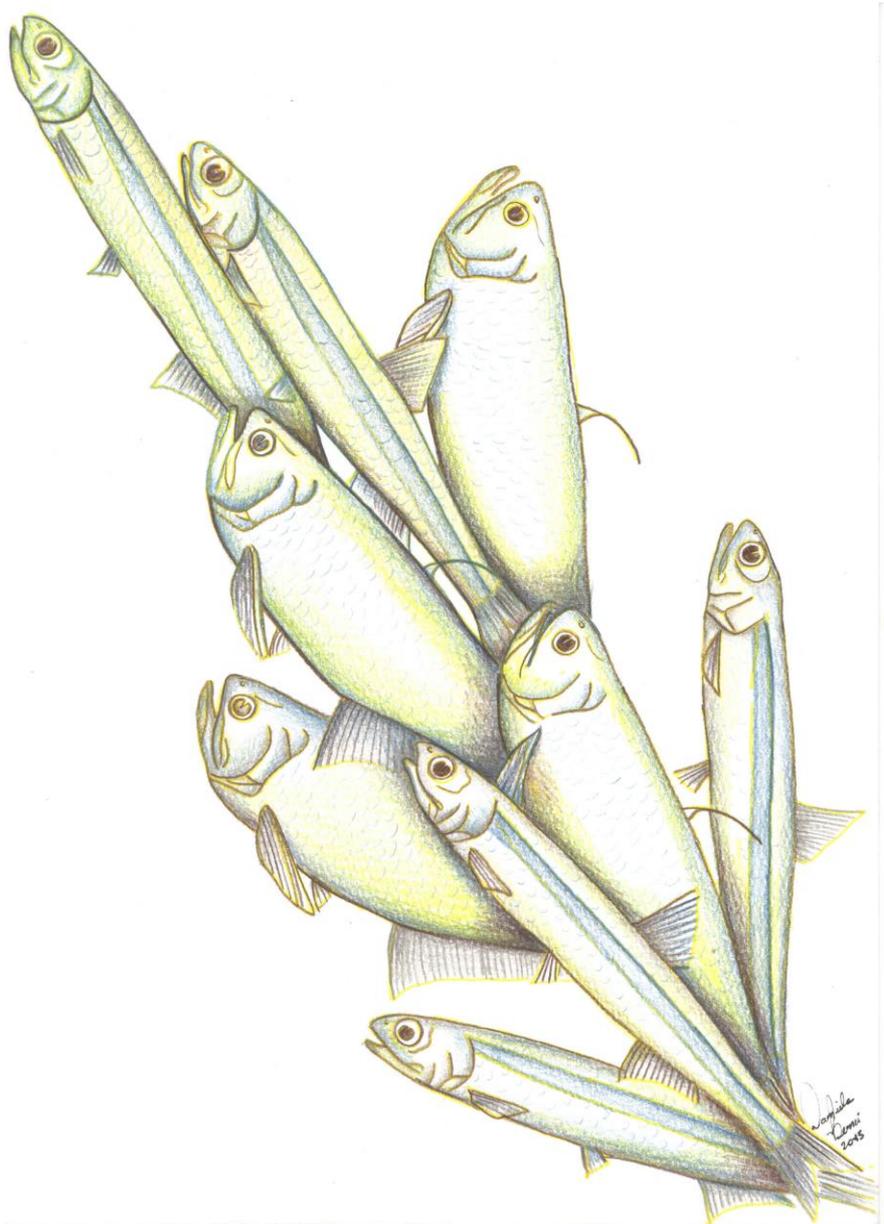


Marina Vianna Loeb

**Relações filogenéticas de Engraulinae e revisão do gênero
Anchoiella Fowler, 1911 (Clupeiformes, Engraulidae)**



São Paulo

2015

Marina Vianna Loeb

**Relações filogenéticas de Engraulinae e revisão do gênero *Anchoviella*
Fowler, 1911 (Clupeiformes, Engraulidae)**

Tese Doutorado apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Sistemática, Taxonomia Animal,
Biodiversidade do Museu de Zoologia
da Universidade de São Paulo.

Orientador: Prof. Dr. Naércio Aquino
Menezes

São Paulo

2015

Autorização

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

I authorize the reproduction and dissemination of this work in part or entirely by any electronic or conventional means, for study or research, provide the source is cited.

Ficha Catalográfica

Loeb, Marina Vianna

Relações filogenéticas de Engraulinae e revisão do gênero Anchoviella Fowler, 1911 (Clupeiformes, Engraulidae); orientador Naércio Aquino Menezes. – São Paulo, 2015.

241 fls

Tese Doutorado apresentada ao Programa de Pós- Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal, Biodiversidade do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

1. Engraulinae - filogenia. 2. Clupeiformes – filogenia. 3. Anchoviella Fowler, 1911. I. Menezes, Naercio Aquino, orient. II. Título.

Banca examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Agradecimentos

Gostaria de agradecer primeiramente ao meu orientador, professor Naércio Menezes, por ter me aceitado como sua aluna e por ter me orientado durante o doutorado, sempre disposto a colaborar, incentivando todos os resultados obtidos durante a execução do trabalho.

Agradeço aos demais professores da Seção de Peixes do Museu de Zoologia da USP, Aléssio Datovo, Heraldo Britski, Mario de Pinna e José Lima de Figueiredo, ao Osvaldo Oyakawa, Michel Gianeti e a Vera, pela convivência nesses oito anos de MZUSP, pelos exemplos de competência profissional e conversas descompromissadas na copa.

Agradeço aos profissionais da biblioteca, das secretarias, da limpeza, da segurança e da manutenção do MZUSP e de outras instituições nas quais estive presente durante o doutorado, essenciais para a elaboração desse trabalho.

Agradeço a todos os meus amigos e colegas da Universidade de São Paulo, e do Museu de Zoologia da USP, em especial aqueles da Seção de Peixes do MZUSP, que me acompanharam durante a execução do doutorado e auxiliaram em diferentes momentos durante a confecção não só da tese mas, de todos os trabalhos desenvolvidos durante esse período. Agradeço aos meus colegas pelas inúmeras discussões na seção sobre sistemática e peixes de modo geral, pelo reconhecimento da voracidade das piranhas do Rio São Francisco (não, perdão, Amazonas), pela linda voz da nossa querida baiana e a presença dos gêmeos horrorosos provenientes das megalópoles Iguatama e Guariba, ou ainda pelo reconhecimento da grande agilidade das tartarugas e de como o termo "bolacha" é mais correto que "biscoito". Agradeço aos meus colegas ainda sobre os ensinamentos de como o facão Tramontina é melhor que o das outras marcas, de como os japoneses de Okinawa são mais legais, e de como se pede *una polita* em Bogotá.

Gostaria também de agradecer aos muitos pesquisadores que me receberam em suas instituições, ou enviaram material, entre eles: Paulo Buckup e Marcelo Britto (MNRJ), Margarete Lucena (MCP), Lúcia Rapp Py-Daniel (INPA), Wolmar Wosiacki (MPEG), Paulo Lucinda (UNT), Andrea Paixão (UNIR), Angela Zanata (UFBA), Paulo Lopes e Jailza Silva (UEFS), Claudio Sampaio (UFAL), Telton Ramos e Ricardo Rosa (UFPB), Silvia Schwamborn (UFPE), William Severi, Paulo Oliveira e alunos (UFRPE), Ayda Alcântara (UFS), Liana Mendes e família e Sérgio Lima (UFRN), Hernan Ortega (MUSM), Oliver Crimmen e Ralf Britz (BMNH), Ronald de Ruiten (RMNH), Gabsi Zora e Patrice Pruvost (MNHN), Anja Palandacic (NMW) e Alfredo Carvalho, além de todos os estudantes que

estavam nessas intuições durante minhas visitas.

Gostaria também de agradecer também aos amigos, colegas e professores que me auxiliaram durante a estadia no Estados Unidos em 2014, possibilitaram a análise e enviaram empréstimos de material, incluindo John Lundberg, Mark Sabaj Pérez e alunos (ANSP), Karsten Hartel (MCZ), Susan Mochel (FMNH), Douglas Nelson (UMMZ), Gregory Watkins-Colwell (YPM), Melanie Stiassny (AMNH) e em especial, Richard Vari e técnicos (USNM), e Luiz Rocha, Claudia Rocha, Jon Fong, Dave Catania e Mysi Hoang (CAS).

Agradeço a Fapesp pela oportunidade da execução desse estudo (processo 2011/06830-0). Algumas visitas a coleções foram financiadas ainda com verba do projeto BEPE da Fapesp (processo 2013/13540-3).

Agradeço aos meus amigos pela companhia e apoio, mesmo nos períodos de ausência e nos maus momentos, incluindo a querida Dani Bená, a quem agradeço ainda pela confecção do desenho da capa. Gostaria de agradecer a Jéssica pelos ensinamentos de vida, pelo cuidado e carinho. Agradeço aos roomates amados que tive nesses anos: Janaína Straube, Tainá Stauffer, Ananda Martins, Tamara Cardozo e Joaquim Stauffer Martins Loeb, o gato. Gostaria ainda de agradecer a minha família pela "torcida" pelo meu sucesso e felicidade, pelo incentivo aos estudos e leitura desde pequena e pela compreensão da minha ausência no período final de elaboração da tese.

Resumo

Engraulinae, uma sub-família de Engraulidae, inclui onze gêneros e cerca de 90 espécies com hábitos marinhos, estuarinos e dulcícolas, distribuídas nas américas do Sul, Central e do Norte, exceto *Encrasicholina* e *Engraulis*, o primeiro restrito ao Indo-Pacífico e o segundo com distribuição global. *Anchoviella*, um gênero de Engraulinae, que pertence ao grupo de manjubas do Novo Mundo, possui 15 espécies descritas, mas, como sugerido por diversos autores, a maioria das espécies do gênero apresenta problemas taxonômicos que necessitam ser revisados. O monofiletismo de Engraulinae é sustentado por quatro sinapomorfias relacionadas a morfologia geral do corpo, padrão de canais sensoriais cefálicos e características do esqueleto caudal e arcos branquiais. O presente estudo tem dois objetivos principais: i) elaborar a análise filogenética de Engraulinae com base na análise de dados morfológicos, a fim de evidenciar padrões de evolução dos grupos na sub-família, ii) elaborar a revisão taxonômica de *Anchoviella*. Foram elencados 103 caracteres de morfologia externa e interna de todos os gêneros pertencentes a Engraulinae. O monofiletismo de Engraulinae e Engraulini não foi corroborado no presente estudo, assim como o da maioria dos gêneros incluídos na subfamília, com exceção de *Anchoa*, que formou um clado monofilético com alto suporte de Bremer. Proposto como o mais derivado em Engraulinae em estudos filogenéticos anteriores, o gênero *Encrasicholina* foi incluído em um dos grandes clados da família obtidos no presente estudo, juntamente com espécies de *Stolephorus*, *Engraulis* e *Anchoa*. *Pterengraulis atherinoides* é o clado mais derivado em Engraulidae, com *Lycengraulis grossidens* e *Anchoa spinifer* também situados entre os táxons mais derivados da família. Além disso, a obtenção de um grande clado com espécies pertencentes a *Amazonsprattus scintilla*, *Anchoviella* e *Anchoa* reforça as hipóteses de relacionamento próximo entre *Amazonsprattus scintilla* e *Anchoviella*. A revisão taxonômica de *Anchoviella* revelou 13 espécies válidas e duas espécies dulcícolas não descritas. Entretanto, de acordo com o resultado obtido na análise filogenética, apenas três dessas espécies deveriam ser mantidas em *Anchoviella* enquanto as demais espécies formariam um novo gênero incluindo *Amazonsprattus scintilla*.

Palavras chave: Filogenia, taxonomia, ictiologia, Engraulini, manjuba.

Abstract

Engraulinae, a subfamily of Engraulidae, includes eleven genera and about 90 species with marine, estuarine and freshwater habits, distributed in South, Central and North America, except *Encrasicholina* and *Engraulis*, the first one restricted to the Indo-Pacific and the second, with a global distribution. *Anchoviella*, one genus of Engraulidae, that belongs to the New World Anchovies group, is represented by 15 described species, but, according to many authors, most species of the genus are poorly described and in need of revision. The monophyly of Engraulinae is supported by four synapomorphies related to general morphology of the body, pattern of sensory cephalic canals and characteristics of the caudal skeleton and branchial arches. The present study has two main goals: i) to analyse the phylogenetic relationships within Engraulinae based on morphological data, aiming to highlight evolution patterns within the groups of the subfamily, ii) to perform the taxonomic revision of *Anchoviella* based on the analysis of 103 external and internal morphological characters of all the genera within Engraulinae. The monophyly of Engraulinae and Engraulini was not herein corroborated, as well as the monophyly of most of the genera within the subfamily, except *Anchoa*, that was included in a monophyletic clade with a strong Bremer support. Proposed as the most derived genus within the Engraulinae in previous studies, the genus *Encrasicholina* was herein included within one of the major clades of the family, together with species of *Stolephorus*, *Engraulis* and *Anchoa*. *Pterengraulis atherinoides* is the more derived taxon within the Engraulidae, together with *Lycengraulis grossidens* and *Anchoa spinifer*, also included within the more derived taxa of the family. Moreover, one major clade with species belonging to *Amazonsprattus scintilla*, *Anchoviella* and *Anchoa* was obtained, reinforcing the hypothesis of a close relationship among *Amazonsprattus scintilla* and *Anchoviella* and among *Anchoa* and *Anchoviella*. The taxonomic revision of *Anchoviella* revealed the existence of 13 valid species and two undescribed freshwater species. However, according to the results obtained through the phylogenetic analysis undertaken, only three among these species should be maintained within *Anchoviella*, while the other species would form a new genus including *Amazonsprattus scintilla*.

Key-words: Phylogeny, taxonomy, ichthyology, Engraulini, manjuba.

Lista de Figuras

Figura 1. Relações filogenéticas em Engrauloidea de acordo com Grande & Nelson (1985)	2
Figura 2. Relações filogenéticas em Engraulidae de acordo com Di Dario (2005). Topologia gerada por parcimônia com base na análise de caracteres morfológicos	2
Figura 3. Relações filogenéticas em Engraulidae de acordo com Lavoué <i>et al.</i> (2010). Topologia gerada pelo método da máxima verossimilhança com base na análise de caracteres moleculares	3
Figura 4. Relações filogenéticas em Engraulidae de acordo com Bloom & Lovejoy (2012). Topologia gerada pelo método da parcimônia com base na análise de caracteres moleculares	5
Figura 5. Posicionamento dos rastros branquiais presentes na face interna do terceiro arco branquial em <i>Anchoviella</i> . Figura de Vitor Abrahão (MZUSP)	15
Figura 6. Canais epidérmicos presentes no pré-opérculo e opérculo presente em <i>Anchoviella</i> . A. tipo <i>panamensis</i> , B. tipo <i>walkeri</i> . Figura modificada de Whitehead <i>et al.</i> (1988)	15
Figura 7. <i>Anchoviella analis</i> Miller, 1945, holótipo, USNM 131168, 81,9 mm CP. Fotografia de Marina Loeb.	22
Figura 8. <i>Anchoviella analis</i> Miller, 1945, material não-tipo, USNM 130857, 72,8 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).	22
Figura 9. Distribuição geográfica de <i>Anchoviella analis</i> Miller, 1945 com base nos exemplares examinados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipos)	23
Figura 10. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de <i>Anchoviella analis</i> Miller, 1945 e <i>Anchoviella lepidentostole</i> (Fowler, 1911)	25
Figura 11. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de <i>Anchoviella analis</i> Miller, 1945 e <i>Anchoviella elongata</i> (Meek & Hildebrand, 1923)	26
Figura 12. <i>Anchoviella balboae</i> (Jordan & Seale, 1926), holótipo, USNM 79578, 73,2 mm CP. Fotografia de Marina Loeb.	31
Figura 13. <i>Anchoviella balboae</i> (Jordan & Seale, 1926), material não tipo, USNM 79576, 68,7 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).	31

Figura 14. Distribuição geográfica de <i>Anchoviella balboae</i> (Jordan & Seale, 1926) com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipos)	32
Figura 15. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de <i>Anchoviella balboae</i> (Jordan & Seale, 1926), <i>Anchoviella brevirostris</i> (Günther, 1868), <i>Anchoviella jamesi</i> Miller, 1945 e <i>Anchoviella manamensis</i> Cervigón, 1982	33
Figura 16. Relação entre a altura do corpo e o comprimento padrão dos exemplares analisados de <i>Anchoviella balboae</i> (Jordan & Seale, 1926), <i>Anchoviella carrikeri</i> Fowler, 1940 e <i>Anchoviella vaillanti</i> (Steindachner, 1908)	33
Figura 17. <i>Anchoviella brevirostris</i> (Günther, 1868), sítipo, BMNH 1840.2.16.27, 72,3 mm CP. Fotografia de Marina Loeb.	40
Figura 18. <i>Anchoviella brevirostris</i> (Günther, 1868), material não tipo, MZUSP 18511, 65,1 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).	40
Figura 19. Distribuição geográfica de <i>Anchoviella brevirostris</i> (Günther, 1868) com base nos exemplares analisados. (estrela preta = sítipos, pontos pretos com região central em branco = material não-tipo)	41
Figura 20. <i>Anchoviella carrikeri</i> Fowler, 1940, holótipo, ANSP 68980, 54,5 mm CP. Fotografia de Mark Sabaj Perez	47
Figura 21. Distribuição geográfica de <i>Anchoviella carrikeri</i> Fowler, 1940 com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipo)	48
Figura 22. Relação entre o comprimento absoluto da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de <i>Anchoviella carrikeri</i> Fowler, 1940	49
Figura 23. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de <i>Anchoviella carrikeri</i> Fowler, 1940 e <i>Anchoviella guianensis</i> (Eigenmann, 1912)	50
Figura 24. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de <i>Anchoviella carrikeri</i> Fowler, 1940 e <i>Anchoviella vaillanti</i> (Steindachner, 1908)	50
Figura 25. <i>Anchoviella cayenensis</i> (Puyo, 1945), material não-tipo, MNHN 19-3-3-2, 98,5 mm CP. Fotografia de Marina Loeb.	55
Figura 26. <i>Anchoviella cayenensis</i> (Puyo, 1945), material não-tipo, MZUSP 11582, 95,9 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).	55

Figura 27. Distribuição geográfica de <i>Anchoiella cayenensis</i> (Puyo, 1945) com base nos exemplares analisados (estrela preta = localidade-tipo, pontos pretos com região central em branco = material não-tipo)	56
Figura 28. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de <i>Anchoiella cayenensis</i> (Puyo, 1945) e <i>Anchoiella perfasciata</i> (Poey, 1860)	57
Figura 29. <i>Anchoiella elongata</i> (Meek & Hildebrand, 1923), holótipo, USNM 81768, 71,2 mm CP. Fotografia de Sandra Raredon (USNM).	63
Figura 30. Distribuição geográfica de <i>Anchoiella elongata</i> (Meek & Hildebrand, 1923) com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipo)	63
Figura 31. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de <i>Anchoiella elongata</i> (Meek & Hildebrand, 1923) e <i>Anchoiella balboae</i> (Jordan & Seale, 1926)	64
Figura 32. Mapa anterior à construção do Canal do Panamá, trecho do Atlântico ocidental. Região destacada inclui a Sierra Mindi, o Rio Mindi e o Mindi swamp. Fonte: Harrison, 1857	65
Figura 33. <i>Anchoiella guianensis</i> (Eigenmann, 1912), parátipo, CAS 60398, 32,8 mm CP. Fotografia de Jon Fong (CAS).	72
Figura 34. <i>Anchoiella guianensis</i> (Eigenmann, 1912), material não tipo, MZUSP 75559, 46,4 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).	73
Figura 35. Distribuição geográfica de <i>Anchoiella guianensis</i> (Eigenmann, 1912) com base em alguns lotes de exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipo)	73
Figura 36. Relação entre o comprimento absoluto da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de <i>Anchoiella guianensis</i> (Eigenmann, 1912)	74
Figura 37. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento padrão entre os exemplares analisados de <i>Anchoiella guianensis</i> (Eigenmann, 1912) e <i>Anchoiella vaillanti</i> (Steindachner, 1908)	75
Figura 38. <i>Anchoiella jamesi</i> (Jordan & Seale, 1926), holótipo, MCZ 18014, 1, 39,7 mm CP. Fotografia de Karsten Hartel (MCZ).	82
Figura 39. Exemplar de <i>Anchoiella jamesi</i> (Jordan & Seale, 1926) proveniente do lote AMNH 58619 (30,6 mm CP), topótipo de <i>Anchoiella perezii</i> Cervigón, 1982, sinônimo júnior de <i>Anchoiella jamesi</i> (Jordan & Seale, 1926). Fotografia de Marina Loeb.	82

Figura 40. <i>Anchoviella jamesi</i> (Jordan & Seale, 1926), material não tipo, MZUSP 92291, 45,1 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).	82
Figura 41. Distribuição geográfica de <i>Anchoviella jamesi</i> (Jordan & Seale, 1926) com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipos)	83
Figura 42. Relação entre o diâmetro orbital e o comprimento padrão entre os exemplares analisados de <i>Anchoviella jamesi</i> (Jordan & Seale, 1926) e <i>Anchoviella manamensis</i> Cervigón, 1987	84
Figura 43. Relação entre o diâmetro pós-orbital e o comprimento padrão entre os exemplares analisados de <i>Anchoviella jamesi</i> (Jordan & Seale, 1926) e <i>Anchoviella manamensis</i> Cervigón, 1987	85
Figura 44. <i>Anchoviella juruasanga</i> Loeb, 2012, holótipo, MZUSP 109249, 42,4 mm CP. Fotografia de Marina Loeb.	92
Figura 45. <i>Anchoviella juruasanga</i> Loeb, 2012, recém-morto, MZUSP 103314, 46,0 mm CP, Rio Jari, Monte Dourado, Pará. Fotografia de José Birindelli (UEL)	92
Figura 46. Distribuição geográfica de <i>Anchoviella juruasanga</i> Loeb, 2012 com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipos)	93
Figura 47. <i>Anchoviella lepidentostole</i> (Fowler, 1911), holótipo, ANSP 1346, 85,8 mm CP. Fotografia de Marina Loeb.	103
Figura 48. <i>Anchoviella lepidentostole</i> (Fowler, 1911), material não tipo, USNM 227282, 61,0 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).	104
Figura 49. Distribuição geográfica de <i>Anchoviella lepidentostole</i> (Fowler, 1911) com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipo)	104
Figura 50. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de <i>Anchoviella lepidentostole</i> (Fowler, 1911) e <i>Anchoviella vaillanti</i> (Steindachner, 1908)	106
Figura 51. <i>Anchoviella manamensis</i> (Cervigón, 1982), material não-tipo, BMNH 1983.2.22, 23,7 mm CP. Fotografia de Marina Loeb.	111
Figura 52. <i>Anchoviella manamensis</i> (Cervigón, 1982), material não-tipo, USNM 232853, 27,9 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).	111

Figura 53. Distribuição geográfica de <i>Anchoviella manamensis</i> (Cervigón, 1982) com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipos)	111
Figura 54. <i>Anchoviella perfasciata</i> (Poey, 1860), holótipo, MCZ 17965, 79,4 mm CP. Fotografia de Karsten Hartel (MCZ).	117
Figura 55. <i>Anchoviella perfasciata</i> (Poey, 1860), material não tipo, USNM 127657, 72,5 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).	117
Figura 56. Distribuição geográfica de <i>Anchoviella perfasciata</i> (Poey, 1860) com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos com região central em branco = material não-tipo e parátipos)	118
Figura 57. <i>Anchoviella vaillanti</i> (Steindachner, 1908), lectótipo, NMW 1931, 69,1 mm CP. Fotografia de autor anônimo (NMW).	125
Figura 58. <i>Anchoviella vaillanti</i> (Steindachner, 1908), material não tipo, MNRJ 16126, 45,1 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).	125
Figura 59. Distribuição geográfica de <i>Anchoviella vaillanti</i> (Steindachner, 1908) com base nos exemplares analisados (estrela preta = lectótipo, pontos pretos = material não-tipo e paralectótipos)	126
Figura 60. <i>Anchoviella</i> sp. "Peru", MUSM 34620, 26,4 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).	131
Figura 61. Distribuição geográfica de <i>Anchoviella</i> sp. "Peru" com base nos exemplares analisados	132
Figura 62. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de <i>Anchoviella manamensis</i> Cervigón, 1982, <i>Anchoviella</i> sp. "Peru" e <i>Anchoviella</i> sp. "Bacia Amazônica"	133
Figura 63. Relação entre a altura do corpo e o comprimento padrão dos exemplares analisados de <i>Anchoviella</i> sp. "Peru" e <i>Anchoviella</i> sp. "Bacia Amazônica"	133
Figura 64. <i>Anchoviella</i> sp. "Bacia Amazônica", MZUSP 93490, 27,2 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).	138
Figura 65. Distribuição geográfica de <i>Anchoviella</i> sp. "Bacia Amazônica" com base nos exemplares analisados	138
Figura 66. Espaço na série de dentes do dentário em <i>Anchoviella balboae</i> (USNM 79576). Fotografia de Marina Loeb	151
Figura 67. Margem dorsal do hiomandibular, entre os côndilos de articulação com o crânio. A) <i>Lycothrissa crocodilus</i> (MZUSP 62482); B) <i>Anchoviella brevirostris</i> (MZUSP 11578); C)	

<i>Anchoviella lepidentostole</i> (USNM 227282). Escala=500 µm. Fotografia de Marina Loeb	157
Figura 68. Grau de desenvolvimento dos rastros branquiais anteriores do quarto e quinto ceratobranquiais. A) <i>Anchoviella lepidentostole</i> (USNM 227282). Escala=500 µm. Fotografia de Marina Loeb	168
Figura 69. Rastros branquiais na face anterior do segundo e terceiro infra-faringobranquiais. A) <i>Anchoviella lepidentostole</i> (USNM 227282). Fotografia de Marina Loeb	174
Figura 70. Posicionamento dos supraneurais. A) <i>Amazonsprattus scintilla</i> (ANSP 181134); B) <i>Anchoviella lepidentostole</i> (USNM 227282). Escala=500 µm. Fotografia de Marina Loeb	177
Figura 71. Processo acessório na base dos raios medianos da nadadeira caudal. A) <i>Anchoviella lepidentostole</i> (USNM 227282); B) <i>Lycothryssa crocodilus</i> (MZUSP 62482). Escala=500 µm. Fotografia de Marina Loeb	186
Figura 72. Cladograma da árvore fundamental obtida no presente estudo com a numeração dos clados	192
Figura 73. Cladograma da árvore fundamental obtida no presente estudo com o índice de suporte de Bremer indicado em cada clados	193
Figura 74. Nova proposta classificatória de acordo com a topologia obtida no presente estudo	214
Figura 75. Processo laminar digitiforme dirigido anteriormente na parapófise da terceira vértebra. A) ausente 0; B) presente. Figura modificada de Di Dario (2005)	240
Figura 76. Vista lateral das vértebras caudais e esqueleto caudal de <i>Anchoviella lepidentostole</i> (MZUSP 51826). Figura modificada de Di Dario (2005). Escala=1 mm. ...	240
Figura 77. Vista lateral das vértebras caudais e esqueleto caudal de <i>Lycothryssa crocodilus</i> (MZUSP 624826). Figura modificada de Di Dario (2005). Escala=1 mm	241
Figura 78. Vista medial do suspensório de <i>Thryssa hamiltoni</i> (USNM 364595) e <i>Anchoa spinifer</i> (MZUSP 11454). Figura modificada de Di Dario (2009). Escala=1 mm.....	241

Lista de Tabelas

Tabela 1. Espécies nominais de <i>Anchoviella</i> assinaladas no presente estudo e correspondente identificação mais atual das mesmas de acordo com dados de literatura	16
Tabela 2. Frequência absoluta do número de rastros branquiais presentes no ramo inferior do primeiro arco branquial de <i>A. analis</i> Miller, 1945, <i>A. elongata</i> (Meek & Hildebrand, 1923), <i>A. lepidentostole</i> (Fowler, 1911), <i>A. manamensis</i> Cervigón, 1982, <i>Anchoviella</i> sp. “Peru” e <i>Anchoviella</i> sp. “Bacia Amazônica”. <i>Anchoviella</i> sp. “Peru” consta na tabela com o nome de <i>Anchoviella</i> sp. P e <i>Anchoviella</i> sp. “Bacia Amazônica” consta na tabela com o nome de <i>Anchoviella</i> sp. B	25
Tabela 3. Dados morfométricos de <i>Anchoviella analis</i> Miller, 1945 (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	27
Tabela 4. Dados morfométricos de <i>Anchoviella balboae</i> (Jordan & Seale, 1926) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	34
Tabela 5. Frequência absoluta do número de raios ramificados presentes na nadadeira anal de <i>Anchoviella balboae</i> (Jordan & Seale, 1926), <i>Anchoviella brevirostris</i> (Günther, 1868), <i>Anchoviella jamesi</i> Miller, 1945 e <i>Anchoviella manamensis</i> Cervigón, 1982	35
Tabela 6. Frequência absoluta do número de rastros branquiais presentes no ramo inferior do primeiro arco branquial de <i>Anchoviella balboae</i> (Jordan & Seale, 1926), <i>Anchoviella brevirostris</i> (Günther, 1868), <i>Anchoviella jamesi</i> Miller, 1945 e <i>Anchoviella manamensis</i> Cervigón, 1982	35
Tabela 7. Dados morfométricos de <i>Anchoviella brevirostris</i> (Günther, 1868) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	43
Tabela 8. Dados morfométricos de <i>Anchoviella carrikeri</i> Fowler, 1940 (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	51
Tabela 9. Frequência absoluta do número de raios ramificados presentes na nadadeira anal de <i>Anchoviella cayenensis</i> (Puyo, 1945) e <i>Anchoviella perfasciata</i> (Poey, 1860)	57
Tabela 10. Dados morfométricos de <i>Anchoviella cayenensis</i> (Puyo, 1945) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	59
Tabela 11. Dados morfométricos de <i>Anchoviella elongata</i> (Meek & Hildebrand, 1923) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	66
Tabela 12. Frequência absoluta do número de raios ramificados presentes na nadadeira anal de <i>Anchoviella carrikeri</i> Fowler, 1940, <i>Anchoviella guianensis</i> (Eigenmann, 1912) e <i>Anchoviella vaillanti</i> (Steindachner, 1908)	75

Tabela 13. Dados morfométricos de <i>Anchoviella guianensis</i> (Eigenmann, 1912) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	76
Tabela 14. Dados morfométricos de <i>Anchoviella jamesi</i> (Jordan & Seale, 1926) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	87
Tabela 15. Dados morfométricos de <i>Anchoviella juruasanga</i> Loeb, 2012 (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	95
Tabela 16. Dados morfométricos de <i>Anchoviella lepidentostole</i> (Myers, 1940) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	107
Tabela 17. Dados morfométricos de <i>Anchoviella manamensis</i> Cervigón, 1982 (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	113
Tabela 18. Dados morfométricos de <i>Anchoviella perfasciata</i> (Poey, 1860) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	120
Tabela 19. Dados morfométricos de <i>Anchoviella vaillanti</i> (Steindachner, 1908) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	128
Tabela 20. Frequência absoluta do número de raios ramificados presentes na nadadeira anal de <i>A. elongata</i> (Meek & Hildebrand, 1923), <i>A. lepidentostole</i> (Fowler, 1911), <i>A. manamensis</i> Cervigón, 1982, <i>Anchoviella</i> sp. "Peru" e <i>Anchoviella</i> sp. "Bacia Amazônica"	132
Tabela 21. Dados morfométricos de <i>Anchoviella</i> sp. "Peru" (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	134
Tabela 22. Dados morfométricos de <i>Anchoviella</i> sp. "Bacia Amazônica" (N: número de exemplares; DP: desvio padrão)	140

Sumário

1. Introdução	1
1.2. Justificativa	7
1.3. Objetivos	8
2. Material e Métodos	9
2.1. Revisão Taxonômica	9
2.2. Análise filogenética	12
2.2.1. Análise Computacional	12
2.2.2. Táxons terminais	13
3. Resultados	14
3.1. Revisão taxonômica de <i>Anchoviella</i> Fowler, 1911	14
3.2. Relações filogenéticas de Engraulinae	143
3.2.1. Caracteres	143
3.2.1.1. Crânio	143
3.2.1.2. Arco mandibular	146
3.2.1.3. Suspensório	152
3.2.1.4. Arco hióide	158
3.2.1.5. Arcos branquiais	161
3.2.1.6. Vértabras e estruturas associadas	174
3.2.1.7. Nadadeiras pares	178
3.2.1.8. Nadadeiras ímpares	180
3.2.1.9. Escudos abdominais e dorsais	185
3.2.1.10. Outros	186
3.2.2. Análise de parcimônia	188
3.2.3. Sistemática da subfamília Engraulinae	191
4. Discussão	202
4.1. Relações filogenéticas da subfamília Engraulinae e táxons mais inclusivos	202
4.2. Relações filogenéticas da tribo Engraulini e táxons menos inclusivos	206
4.3. Nova proposta classificatória	210
5. Referências Bibliográficas	213
Apêndice 1	227
Apêndice 2	228
Apêndice 3	233
Apêndice 4	240

1. Introdução

A ordem Clupeiformes inclui peixes popularmente conhecidos como sardinhas, apapás e manjubas, que podem ser encontrados em ambiente marinho, estuarino e dulcícola. Os representantes da ordem formam cardumes e possuem hábito alimentar filtrador, em sua maioria, com algumas espécies piscívoras de grande porte (Nelson, 1994). O grupo é caracterizado pela presença de uma estrutura complexa, única entre os peixes, o *recessus lateralis*, um espaço intracraniano na região ótica, no qual provavelmente ocorre a integração dos estímulos recebidos pelos órgãos existentes na linha lateral (Di Dario, 2005).

Em Clupeiformes são reconhecidas duas subordens: Denticipitoidei e Clupeioidi. Nelson (1970) reconheceu em Clupeioidi quatro superfamílias: Chirocentroideae, Engrauloideae, Pristigasteroideae e Clupeoideae, com esta última incluindo Dussumieriinae.

Na hipótese filogenética mais recente incluindo os grupos de Clupeiformes (Di Dario, 2005), a maioria dos táxons supragenéricos de Clupeioidi tradicionalmente reconhecidos, não foram considerados monofiléticos. De acordo com esta hipótese, Clupeioidi inclui dois cladogramas. No primeiro, *Chirocentrus* e Engrauloidea formam um agrupamento juntamente com Dussumieriini reconhecido por Grande (1985), que é considerado seu grupo irmão. O outro clado inclui a maioria dos gêneros previamente alocados na família Clupeidae por Grande (1985).

Segundo Grande & Nelson (1985), Engrauloidea, superordem de Clupeiformes, inclui as famílias Engraulidae e Coiliidae. Engraulidae compreende duas subfamílias que incluem cerca de 15 gêneros e 130 espécies e reúne peixes marinhos do Atlântico e Indo-Pacífico e alguns representantes dulcícolas. De acordo com relações dentro de Engraulidae, *Stolephorus*, do Indo-Pacífico, é o grupo irmão da subfamília Engraulinae (Grande & Nelson, 1985; Nelson, 2006).

Grande (1985) reconheceu apenas duas sinapomorfias para caracterizar Engrauloidea: 1) suspensório inclinado obliquamente no sentido posterior, possibilitando a ampla abertura da boca nas manjubas, e 2) mesetmóide projetando-se anteriormente ao vômer, formando um “focinho semelhante ao de porco”. Di Dario (2005) encontrou 53 sinapomorfias corroborando o monofiletismo de Engrauloidea, um dos grupos com maior sustentação em seu estudo.

Embora o monofiletismo de Engrauloidea seja fortemente corroborado, as relações entre seus gêneros são praticamente desconhecidas. Segundo Grande e Nelson (1985), Engrauloidea inclui as famílias Engraulidae e Coiliidae (Fig. 1). O gênero *Thrissina* é

sinônimo de *Thryssa*. Coiliidae inclui cerca de 50 espécies, incluídas nos gêneros *Coilia*, *Lycotrissa*, *Papuengraulis*, *Setipinna* e *Thryssa*, todas restritas ao Indo-Pacífico.

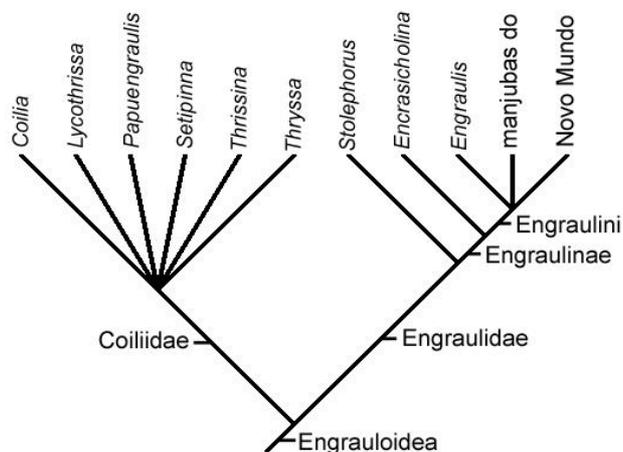


Figura 1. Relações filogenéticas em Engrauloidea de acordo com Grande & Nelson (1985).

Engraulidae inclui os outros gêneros de manjubas conhecidos, totalizando cerca de 100 espécies. Grande & Nelson (1985) definiram sete sinapomorfias para caracterizar a família, entre elas a presença de um espinho neural quase completamente desenvolvido no primeiro centro pré-ural e o ectopterigóide fundido ao metapterigóide. O gênero *Stolephorus*, do Indo-Pacífico, é o grupo irmão da subfamília Engraulinae.

No estudo de relações filogenéticas dos grandes grupos de Clupeomorpha realizado por Di Dario (2005), apesar de algumas espécies de Engraulinae comporem os táxons terminais, não foram feitas considerações acerca dos táxons menos inclusivos de Engraulidae (Fig. 2).

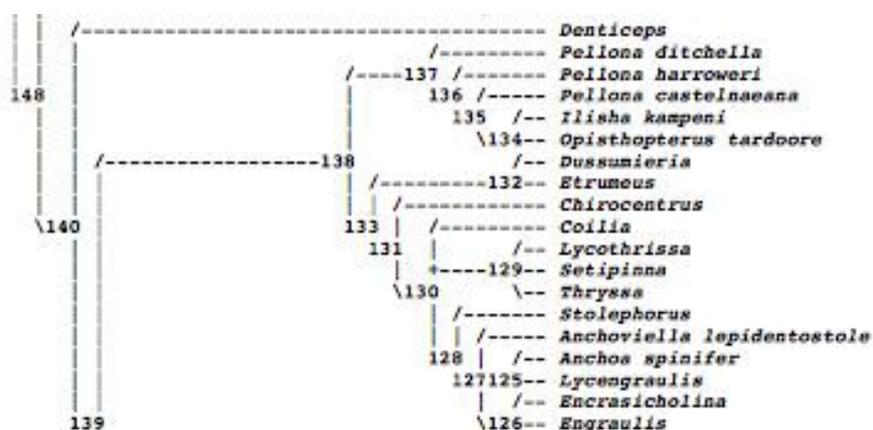


Figura 2. Relações filogenéticas em Engraulidae de acordo com Di Dario (2005). Topologia gerada por parcimônia com base na análise de caracteres morfológicos.

Nelson (1983) foi o primeiro autor a apresentar evidências das relações de parentesco em Engraulinae. O monofiletismo de Engraulinae é sustentado por um arranjo particular dos canais sensoriais (chamado de condição "*panamensis*"), a fusão de uma placa dentígera ao primeiro epibranquial e a fusão entre o primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural. Grande (1985) considera a perda do escudo dorsal (ausente também em algumas espécies de *Stolephorus*) como mais uma característica que sustentaria o monofiletismo da subfamília.

Em Grande & Nelson (1985) estas informações foram apresentadas novamente reunindo uma compilação robusta sobre o grupo. Nesse estudo são feitas considerações acerca das relações de parentesco em Engraulinae, com base na análise de dados morfológicos e anatômicos de osteologia através de uma comparação interespecífica, sem uso de método de análise filogenética. Lavoué *et al.* (2007) elencou diversas propostas em que o monofiletismo de Engraulinae e sua relação de grupo irmão com Coiliinae foram indicados. Os autores corroboraram tais propostas com base na análise de dados moleculares, reforçando a hipótese de relacionamento entre Engraulinae e Coiliinae.

Lavoué *et al.* (2010) analisaram as relações filogenéticas de Clupeiformes com base na análise de dados moleculares. Os autores analisaram apenas oito táxons pertencentes à Engraulidae, mas corroboraram o monofiletismo de Engraulidae e Engraulinae e os gêneros *Engraulis* e *Stolephorus* foram corroborados como monofiléticos (Fig. 3). As relações filogenéticas obtidas em Lavoué *et al.* (2013) são semelhantes aos resultados obtidos em Lavoué *et al.* (2010).

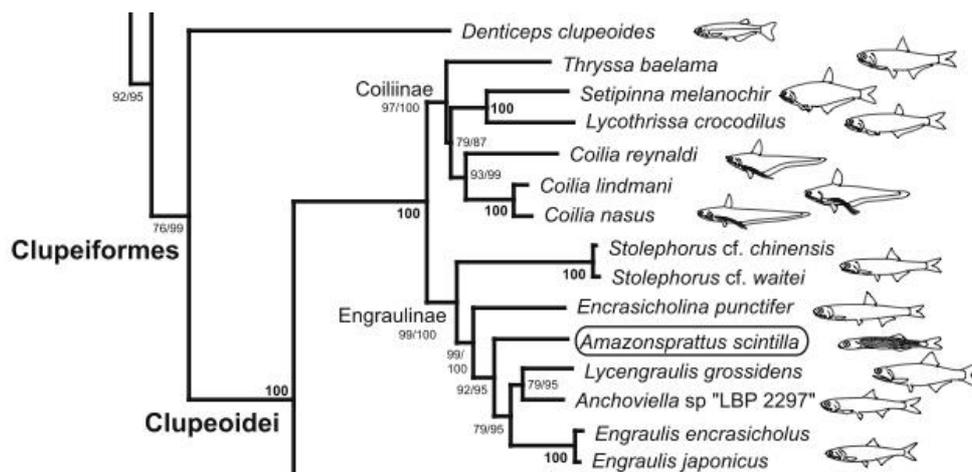


Figura 3. Relações filogenéticas em Engraulidae de acordo com Lavoué *et al.* (2010). Topologia gerada pelo método da máxima verossimilhança com base na análise de caracteres moleculares.

Bloom & Lovejoy (2012) analisaram as relações filogenéticas de Engraulidae com base na análise de dados moleculares em mais de 100 exemplares de peixes pertencentes a família. Os autores também corroboraram o monofiletismo de Engraulidae e Engraulinae, mas em Engraulinae apenas os gêneros *Lycengraulis* e *Cetengraulis* foram corroborados como monofiléticos. *Engraulis* não foi corroborado como monofilético. Os demais gêneros pertencentes a subfamília foram agrupados em dois clados, um deles segundo os autores, denominado "clado marinho", que inclui espécies de *Anchoa*, *Cetengraulis*, *Anchovia*, *Engraulis* e duas espécies marinhas de *Anchoviella*. O segundo grupo, denominado "clado dulcícola", inclui espécies dulcícolas de *Anchoviella*, *Lycengraulis*, *Pterengraulis*, *Anchovia*, *Jurengraulis* e *Amazonsprattus* e algumas espécies marinhas: *Lycengraulis poeyi*, *Lycengraulis grossidens*, *Anchoviella brevirostris* e *Anchoviella lepidentostole* (Fig. 4).

Em Engraulinae, o gênero *Encrasicholina*, composto por espécies marinhas e estuarinas também do Indo-Pacífico, foi considerado o grupo irmão da tribo Engraulini (Grande & Nelson, 1985). Esta tribo inclui os gêneros de manjubas do Novo Mundo (*Anchoviella*, *Anchoa*, *Anchovia*, *Cetengraulis*, *Jurengraulis*, *Pterengraulis*, *Lycengraulis*, *Amazonsprattus*), que se distribuem ao longo das costas e águas interiores do continente americano, e *Engraulis* que inclui espécies com distribuição global. O monofiletismo de Engraulini foi corroborado unicamente pela ausência de escudos abdominais, com exceção do escudo pélvico (Grande & Nelson, 1985) mas, segundo Di Dario (2005), Engraulini não é monofilético.

Engraulinae inclui onze gêneros e cerca de 92 espécies (Kullander & Ferraris, 2003). O gênero, *Encrasicholina* é representado por espécies marinhas e estuarinas do Indo-Pacífico, *Engraulis* inclui espécies marinhas com distribuição global e as "Manjubas do Novo Mundo", que incluem espécies dos gêneros *Anchoviella*, *Anchoa*, *Anchovia*, *Cetengraulis*, *Jurengraulis*, *Pterengraulis*, *Lycengraulis* e *Amazonsprattus* distribuem-se ao longo das costas e águas interiores do continente americano. São formas que distinguem-se pelo focinho proeminente e articulação mandibular localizada posteriormente em relação ao olho. O corpo é coberto por escamas de tamanho moderado que se destacam facilmente, não possuem linha lateral e a nadadeira anal é usualmente curta com 13 a 37 raios (Nelson, 2006). *Stolephorus* e *Encrasicholina* possuem escudos na região pré-pélvica. A maioria das espécies apresenta hábito alimentar planctófago, mas algumas alimentam-se de pequenos peixes e crustáceos.

Muitos representantes de Engraulinae possuem grande importância na pesca comercial. De *Engraulis ringens*, uma manjuba marinha que ocorre no Pacífico na América

do Sul, espécie historicamente explorada de forma intensa, foram capturadas 5,7 milhões de toneladas no ano de 2013 (FAO, 2015).

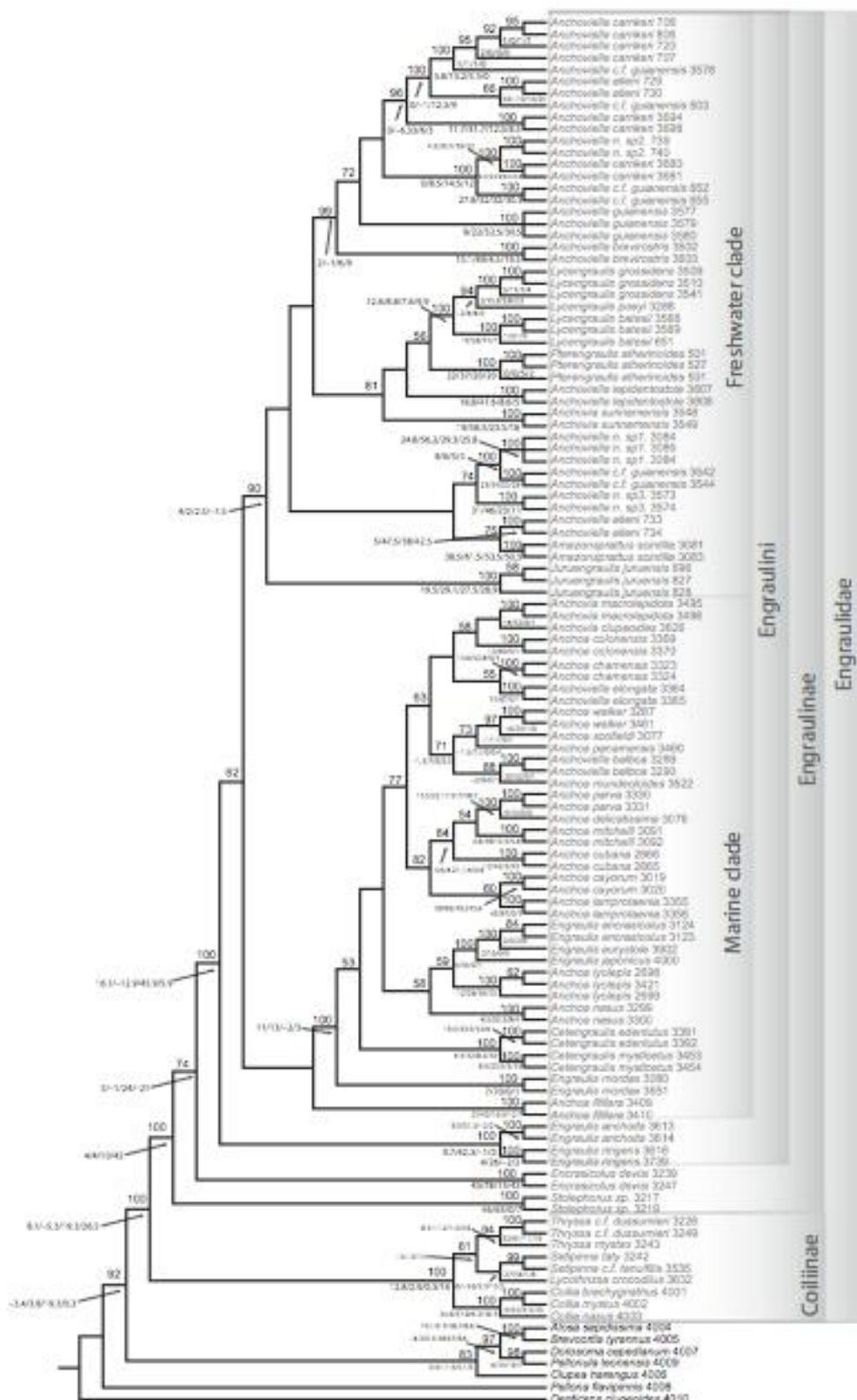


Figura 4. Relações filogenéticas em Engraulidae de acordo com Bloom & Lovejoy (2012). Topologia gerada pelo método da parcimônia com base na análise de caracteres moleculares.

O gênero *Anchoviella*, pertencente à subfamília Engraulinae, inclui indivíduos de pequeno a médio porte (3 a 16 cm de comprimento padrão) com hábito marinho, estuarino ou dulcícola, encontrados na América do Sul, Central e do Norte (Loeb & Menezes, 2015). Segundo Whitehead *et al.* (1988), o gênero inclui espécies com corpo robusto, pouco comprimido, rastros branquiais longos e numerosos (geralmente mais que 15 no ramo inferior do primeiro arco branquial) e maxilar superior curto (no máximo alcançando a margem anterior do pré-opérculo).

No trabalho de Whitehead *et al.* (1988) foram citadas 15 espécies de *Anchoviella*, sendo seis restritas ao Atlântico, duas ao Pacífico e sete ocorrendo apenas em água doce. Desde então, foi descrita *Anchoviella juruasanga* Loeb, 2012, uma espécie dulcícola das bacias Amazônica, do Essequibo e do Orinoco, e de acordo com Loeb & Menezes (2015), *Anchoviella nattereri* (Steindachner, 1880) foi considerada como *nomen dubium*. O número de espécies pertencentes à *Anchoviella* atualmente, no entanto, é o mesmo que o proposto em Whitehead *et al.* (1988).

Anchoviella foi originalmente proposto e descrito como subgênero de *Anchovia* por Fowler (1911) tendo como espécie-tipo *Engraulis perfasciatus* Poey, 1860 com localidade-tipo em Cuba. Fowler (1911) incluiu neste subgênero as espécies com pequeno número de rastros branquiais, geralmente variando entre 35 a 50, nunca excedendo a 100.

Posteriormente, Jordan & Seale (1925) elevaram o subgênero *Anchoviella* à categoria de gênero, no qual foram incluídas as espécies com boca ampla e extremidade posterior do maxilar estreita e pontuda. Em 1926, Jordan & Seale listaram 18 espécies neste gênero. As espécies restantes, com boca pequena e extremidade posterior do maxilar mais arredondada, foram incluídas em *Amplova*, gênero proposto neste mesmo trabalho. Jordan & Seale (1925) incluíram em *Anchoviella* e *Amplova* espécies com 12 a 50 rastros branquiais no primeiro arco branquial, restringindo *Anchovia* a espécies com 95 a 120 rastros branquiais no primeiro arco branquial, corpo comprimido, focinho curto, margem ventral aguda sem escamas e nadadeira anal de tamanho moderado com até 30 raios.

Myers (1940) transferiu para *Amplova* Jordan & Seale, 1925 algumas espécies anteriormente alocadas em *Anchoviella*. Entretanto, esta modificação não foi seguida em trabalhos posteriores e o próprio autor admitiu certa fragilidade nesta revisão pela ausência de material de algumas das espécies analisadas e o parco conhecimento da variação intraespecífica das características consideradas diagnósticas.

Hildebrand (1943), em um estudo mais aprofundado do problema, concluiu que a

separação proposta por Jordan & Seale (1925) não se justificava voltando a reunir todas as espécies em *Anchoviella*, diagnosticado pela presença de maxilar curto e posteriormente arredondado.

Diversos trabalhos sobre taxonomia e manuais de distribuição das espécies de peixes foram realizados desde então, mas sem apresentar mudanças no conceito do gênero *Anchoviella* (Fowler, 1948; Carvalho, 1951; Whitehead, 1970, 1973; Whitehead *et al.*, 1988; Britski *et al.*, 1984; Kullander & Ferraris, 2003; Menezes & Figueiredo, 2003; Loeb, 2012; Loeb, 2014; Loeb & Figueiredo, 2014; Loeb & Menezes, 2015).

Apesar da certa estabilidade do gênero nos estudos citados anteriormente, não há comparações entre as espécies de *Anchoviella* com as dos demais gêneros de Engraulinae. Di Dario (*com. pess.*), em discussão sobre a validade do gênero, mencionou que *Anchoviella* provavelmente não é um gênero monofilético.

1.2. Justificativa

O parco conhecimento atual sobre a sistemática de Engraulinae (Whitehead *et al.*, 1988) não se justifica, principalmente devido à intensa exploração comercial destes peixes, pois a dificuldade de identificação das espécies impedem estudos adequados sobre conservação, manejo e controle de recursos pesqueiros.

No presente estudo será feita uma abordagem sobre a sistemática de Engraulinae, analisando todos os gêneros da subfamília, e sobre a taxonomia do gênero *Anchoviella* como um todo. Espera-se que sejam obtidos resultados que levarão a uma melhor compreensão de diferentes aspectos da evolução do grupo, que inclui todos os gêneros de manjubas presentes na região neotropical.

O estabelecimento das relações internas de Engraulinae e o teste do monofiletismo de *Anchoviella*, gênero taxonomicamente aceito mas ainda definido precariamente, ajudará a compreender a evolução do grupo e dos táxons menos inclusivos.

Por incluir grupos supraespecíficos de ampla distribuição, Engraulinae é, um grupo relevante para estudos biogeográficos, principalmente para o entendimento das relações históricas entre diferentes bacias na América do Sul. A exploração dos aspectos sobre biogeografia não faz parte dos objetivos deste projeto, mas a delimitação das áreas geográficas onde ocorrem as espécies, será de grande importância para outros estudos biogeográficos.

1.3. Objetivos

Os principais objetivos do presente estudo são:

- 1- Realizar um estudo de anatomia comparada entre as espécies de Engraulinae que revele variação qualitativa potencialmente informativa para resolução de relações filogenéticas no grupo, comparando os dados obtidos com as informações disponíveis em literatura;
- 2- Propor uma classificação para Engraulinae a partir da hipótese filogenética obtida na análise combinada, refletindo os agrupamentos monofiléticos;
- 3- Testar o monofiletismo de *Anchoviella*;
- 4- Redescrever as espécies do gênero *Anchoviella*;
- 5- Definir com precisão a distribuição geográfica das espécies através do mapeamento do maior número possível de amostras presentes nas principais coleções brasileiras e estrangeiras;
- 6- Construir uma chave de identificação para o reconhecimento das espécies de *Anchoviella*.

2. Material e métodos

2.1. Revisão Taxonômica

Os seguintes caracteres merísticos e morfométricos foram analisados nos exemplares das espécies de *Anchoviella* analisados.

Caracteres morfométricos: comprimento total - medido da ponta do focinho à extremidade do raio mais longo da nadadeira caudal; comprimento padrão (CP) - medido da ponta do focinho até a extremidade posterior da placa hipural, na base da nadadeira caudal; altura do corpo - medida na origem da nadadeira dorsal; altura do pedúnculo caudal - menor distância entre as superfícies ventral e dorsal do pedúnculo caudal; comprimento da base da nadadeira dorsal - distância entre as bases do primeiro e último raios da nadadeira dorsal; comprimento da base da nadadeira anal - distância entre as bases do primeiro e último raios da nadadeira anal; comprimento da nadadeira peitoral - medida da inserção à extremidade do raio mais longo da nadadeira peitoral; comprimento da nadadeira pélvica - medida da inserção à extremidade do raio mais longo da nadadeira pélvica; distância pré-peitoral - medida da ponta do focinho à base do raio mais anterior da nadadeira peitoral; distância pré-pélvica - medida da ponta do focinho à base do raio mais anterior da nadadeira pélvica; distância pré-dorsal - medida da ponta do focinho à origem da nadadeira dorsal; distância pré-anal - medida da ponta do focinho à origem da nadadeira anal; comprimento da escama axilar peitoral - distância entre as margens anterior e posterior da escama axilar peitoral; comprimento da escama axilar pélvica - distância entre as margens anterior e posterior da escama axilar pélvica; comprimento da cabeça (CC) - medida da ponta do focinho à margem posterior do opérculo; comprimento do focinho - medida da ponta do focinho à margem anterior da órbita; comprimento da maxila superior (incluem ossos pré-maxilar e maxilar) - distância da ponta do focinho à extremidade posterior da maxila superior; altura da maxila superior - medida em vertical sob a margem posterior da órbita; diâmetro orbital - distância horizontal entre as margens anterior e posterior da órbita; distância pós-orbital - menor distância entre a margem posterior da órbita e a margem posterior da cabeça; distância interorbital - menor distância entre as margens superiores das órbitas; comprimento da maxila superior além da margem posterior da órbita - menor distância entre a vertical sob a margem posterior da órbita e a vertical sob a margem posterior da maxila superior; comprimento do rastro branquial situado na cartilagem entre os primeiros ceratobranquial e epibranchial - menor distância entre a base e a extremidade do rastro branquial.

Caracteres merísticos: número de raios das nadadeiras peitoral, pélvica, dorsal, anal e

caudal - inclui tanto raios ramificados, como não ramificados; número de séries transversais de escamas - corresponde ao número de fileiras transversais de escamas presentes ao longo do flanco, da margem posterior do opérculo à base da nadadeira caudal; número de vértebras - todos os centros da coluna vertebral; número de rastros branquiais - todos os rastros presentes nos ramos superior e inferior do primeiro arco branquial contados separadamente e no total.

Todas as medidas foram tomadas com auxílio de um paquímetro com precisão de 0,01 mm sob estereomicroscópio. Tal procedimento foi realizado preferencialmente do lado esquerdo do corpo dos exemplares. As medidas foram tratadas como porcentagens do comprimento padrão (CP), com exceção das medidas das subunidades da cabeça, tratadas como porcentagens do comprimento da cabeça (CC), e expressas em tabelas. Quando necessário, os dados morfométricos foram tratados em gráficos, em forma de regressão.

A contagem dos raios das nadadeiras peitoral, pélvica, dorsal e anal está representada da seguinte forma na descrição das espécies: número de raios não-ramificados em algarismos romanos + número de raios ramificados em algarismos arábicos. Os raios adnatos das nadadeiras anal e dorsal foram contabilizados como um raio ramificado, somados à contagem geral de raios ramificados da respectiva nadadeira.

O número de raios da nadadeira caudal está representada da seguinte forma na descrição das espécies: variação dos raios procorrentes do lobo superior da nadadeira caudal + variação dos raios principais do lobo superior da nadadeira caudal + variação dos raios principais do lobo inferior da nadadeira caudal + variação dos raios procorrentes do lobo inferior da nadadeira caudal.

A contagem dos rastros branquiais está representada da seguinte forma na descrição das espécies: variação dos rastros do ramo superior do primeiro arco branquial + variação dos rastros do ramo inferior do primeiro arco branquial, incluindo o rastro presente no ângulo formado pelos ramos superior e inferior dos arcos branquiais.

O número de centros vertebrais foi contabilizado segundo Whitehead & Teugels (1985) em exemplares diafanizados de acordo com técnica modificada de Taylor & Van Dyke (1985).

A contagem de escamas foi realizada em algumas espécies de *Anchoviella* segundo Fink & Weitzman (1974) com a adição do número de linhas horizontais de escamas da origem da nadadeira dorsal à origem da nadadeira anal.

Cerca de 10 exemplares por espécie de *Anchoviella* foram observados e sexados para detectar existência de dimorfismo sexual, mas não foi encontrado nenhum caráter dimórfico

nas espécies analisadas.

Os lotes analisados de cada espécie foram citados por extenso na lista de material utilizado, por bacia hidrográfica, de acordo com a seguinte ordenação: após a numeração do lote, serão descritos a quantidade de exemplares medidos e contados e a variação de CP destes entre parênteses. Após os parênteses constará a localidade de coleta sem tradução.

Mapas de distribuição de cada espécie analisada foram feitos com base nos lotes presentes na lista de material analisado. Foi elaborada uma chave de identificação das espécies que compõem *Anchoviella*.

Abreviaturas das instituições citadas no presente estudo: AMNH, American Museum of Natural History, New York; ANSP, Academy of Natural Sciences of Drexel University, Philadelphia; BMNH, Natural History Museum, British Museum of Natural History, London; CAS, California Academy of Sciences, San Francisco; FCLR, Fundación Científica Los Roques, Caracas; FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago; INPA, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas; MCP, Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre; MCZ, Museum of Comparative Zoology, Cambridge; MBUCV, Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela, Caracas; MNHLS, Museo de Historia Natural La Salle, Caracas; MNHN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; MNRJ, Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro; MPEG, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém; MUSM, Museo de Historia Natural da Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima; MZUSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo; NMW, Naturhistorisches Museum, Wien; RMNH, Naturalis Biodiversity Center, Leiden; TNZ, Tianjin Natural History Museum, Tianjin; UEFS, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana; UEL, Universidade Estadual de Londrina, Londrina; UFAL, Universidade Federal de Alagoas, Penedo; UFBA, Universidade Federal da Bahia, Salvador; UFPB, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa; UFPE, Universidade Federal de Pernambuco, Recife; UFRN, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal; UFRPE, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife; UFS, Universidade Federal de Sergipe, Aracaju; UMMZ, University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor; UNT, Universidade Federal do Tocantins, Porto Nacional; USNM, Smithsonian National Museum of Natural History, Washington; YPM, Peabody Museum of Natural History, Yale Peabody Museum, Hew Haven.

2.2. Análise filogenética

No levantamento de caracteres foram utilizados basicamente dados de morfologia externa de exemplares conservados em álcool 70% e dados osteológicos de exemplares diafanizados e corados segundo método modificado de Taylor & Van Dyke (1985), posteriormente dissecados segundo Weitzman (1974). Quando necessário, os caracteres propostos foram discutidos e as estruturas foram representadas por meio de fotografias digitais.

Caracteres previamente propostos na literatura (Nelson, 1970; 1984; Grande, 1985; Grande e Nelson, 1985; Di Dario, 1999; 2002; 2004; 2005 e 2009) pertinentes ao âmbito da presente análise foram revisados e incluídos na matriz de dados. A denominação das estruturas morfológicas pertinentes ao longo da discussão dos caracteres seguiu Grande (1985), Whitehead & Teugels (1985) e Di Dario (2002). Sempre que necessário, foi utilizada a proposta de Castro & Castro (1987) de uso da terminologia osteológica em Português.

2.2.1. Análise computacional

O estudo das relações de parentesco entre as espécies foi realizado com uso do método cladístico proposto por Hennig, (1966), discutido e aprimorado por diversos autores (Nelson & Platnick, 1981; Wiley, 1981; Wiley *et al.*, 1991; Amorim, 1997; Kitching *et al.*, 1998).

Os caracteres obtidos foram codificados em uma matriz de dados a partir de zero através do método de comparação com o grupo externo (*sensu* Nixon & Carpenter, 1993). Os dados foram incluídos em uma matriz de dados, confeccionada e editada no programa Mesquite 1.11 (Madison & Madison, 2014). Os caracteres multiestado foram tratados de forma ordenada sempre que se apresentarem numa possível seqüência evolutiva, seguindo os argumentos de De Pinna (1991). A delimitação dos estados de caracteres contínuos, como número de raios da nadadeira anal foi feita a partir de uma tabela de distribuição dos dados com os limites entre os estados como aqueles que separavam os táxons examinados em alguns poucos grupos.

Foi aplicado o método de pesagem contra homoplasias, no qual pesos diferentes são estimados a partir dos próprios dados, em função da congruência cladística entre a distribuição dos estados e as árvores mais parcimoniosas obtidas, ou seja, quanto maior a congruência do caráter com as topologias obtidas (menor grau de homoplasias), maior será o peso aplicado a esse (Faris, 1969; Goloboff, 1997; Goloboff, 2013).

A construção e a otimização dos cladogramas foi realizada através do programa TNT (Tree Analysis using New Technology, Goloboff *et al.*, 2008). O cálculo do índice de suporte de ramos denominado Índice de Bremer (Bremer, 1994) também foi calculado com uso do programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008). Foi empregada uma busca heurística com o algoritmo *Tree-Bisection-Reconnection* (TBR) com 5.000 réplicas, salvando 100 árvores por iteração. A partir das árvores fundamentais encontradas, uma árvore de consenso foi obtida pelo método de consenso estrito. Através do próprio TNT, uma lista de sinapomorfias comuns à todas as árvores fundamentais foi gerada (Goloboff *et al.*, 2008), e o valor de suporte de Bremer calculado (Bremer, 1994), usando o algoritmo TBR. Os índices de consistência e retenção das árvores fundamentais e o de cada caráter foram calculados utilizando o TNT.

2.2.2. Táxons Terminais

Foram selecionados como táxons terminais do grupo interno representantes de todos os gêneros válidos de Engraulinae. Foram analisadas as espécies do gênero *Anchoviella* consideradas válidas no presente estudo e dez espécies de *Anchoa*, dentre elas as espécies-tipo *Anchoviella perfasciata* (Poey, 1860) e *Anchoa compressa* (Girard, 1858). Foram incluídos *Lycengraulis grossidens* (Spix & Agassiz, 1829), duas espécies do gênero *Anchovia* (incluindo a espécie-tipo), bem como todos os gêneros monotípicos de "manjubas do novo mundo": *Cetengraulis edentulus* (Cuvier, 1829), *Jurengraulis juruensis* (Boulenger, 1898), *Pterengraulis atherinoides* (Linnaeus, 1766) e *Amazonsprattus scintilla* (Roberts, 1984).

Engraulis compõe com as "manjubas do novo mundo" a tribo Engraulini. Foram analisadas três espécies deste gênero, dentre elas a espécie-tipo *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758). *Encrasicolina*, por sua vez, em conjunto com Engraulini compõem Engraulinae. De *Encrasicolina* foram analisadas duas espécies, dentre elas a espécie-tipo do gênero.

Os terminais do grupo externo, clados filogeneticamente próximos à Engraulinae, foram representados pelas espécies-tipo de gêneros pertencentes à Engraulidae e Coiliidae. Foram analisadas duas espécies de *Stolephorus*, gênero que com Engraulinae forma Engraulidae, e *Thryssa*, *Lycothrissa*, *Setipinna* e *Coillia*, gêneros de Coiliidae, que com Engraulidae compõe Engrauloidea. Não foi possível analisar *Papuengraulis*, outro gênero de Coiliidae, no presente estudo (Apêndice 1).

3. Resultados

3.1. Revisão taxonômica de *Anchoviella* Fowler, 1911

***Anchoviella* Fowler, 1911**

Tabela 1 a 16, Figuras 3 a 53

Anchoviella Fowler, 1911:211 [espécie-tipo: *Engraulis perfasciatus* Poey, 1860, designação original; proposto como subgênero de *Anchovia*; gênero feminino].

Amplova Jordan & Seale, 1925:31 [espécie-tipo: *Anchovia brevirostra* Meek & Hildebrand, 1923, não *Engraulis brevirostris* Günther, 1868; gênero feminino].

Características gerais das espécies de *Anchoviella*. As espécies de *Anchoviella* têm sido separadas dos demais Engraulinae desde Whitehead *et al.* (1988) pelo corpo robusto, pouco comprimido, rastros branquiais longos e numerosos (geralmente mais que 15 no ramo inferior do primeiro arco branquial) e maxilar superior curto (no máximo alcançando a margem anterior do pré-opérculo). Entretanto, até o momento, nenhum estudo filogenético corroborou o monofiletismo do gênero.

Os exemplares pertencentes às espécies de *Anchoviella* apresentam o corpo alongado, comprimido lateralmente, com a maior altura do corpo situada na vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. A cabeça é mais longa que alta, a boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada e o focinho longo e pontudo. A margem posterior da maxila superior é arredondada, sua extremidade posterior estendendo-se desde a vertical sob a margem anterior da pupila, até além da margem posterior da órbita por 28,5% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário. Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, não ultrapassando a distância entre a margem anterior do pré-opérculo e o opérculo. Rastros branquiais diminutos presentes na face interna do terceiro arco branquial (Figura 3), 15 a 35 rastros branquiais longos e afilados na face externa no ramo inferior do primeiro arco branquial e 37 a 42 vértebras. Nadadeira dorsal com 7 a 14 raios ramificados. Nadadeira anal com 11 a 32 raios ramificados, sua origem na vertical sob a base do primeiro raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente, além da base do último raio da nadadeira dorsal

por até 5,5% do CP. As nadadeiras peitoral e pélvica possuem, respectivamente, de 8 a 15 raios, e 7 raios. Nadadeira caudal furcada, os lobos superior e inferior com o mesmo tamanho em todas as espécies.

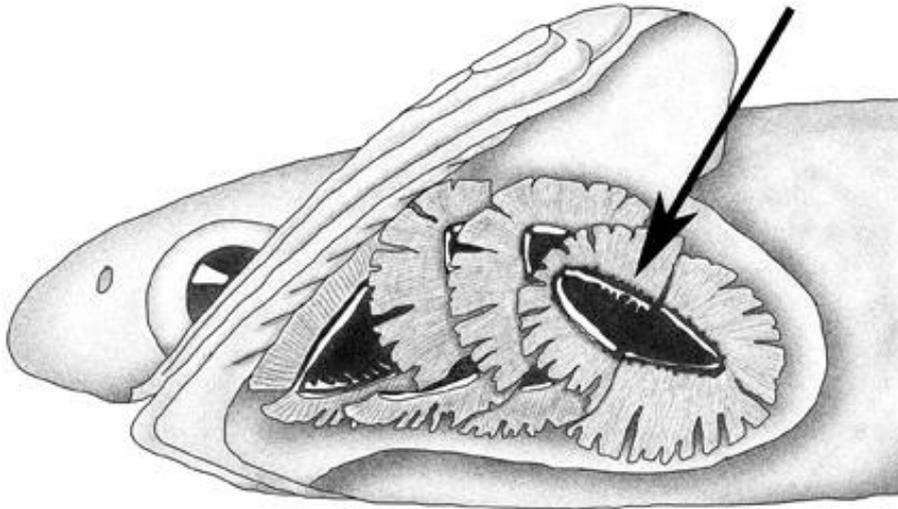


Figura 5. Posicionamento dos rastros branquiais presentes na face interna do terceiro arco branquial em *Anchoviella*. Figura de Vitor Abrahão (MZUSP).

Canais epidérmicos presentes no pré-opérculo e opérculo de dois tipos: tipo *panamensis*, caracterizados pela presença dos canais temporal e pré-opercular situados, respectivamente, no opérculo e pré-opérculo, e o tipo *walkeri*, com os canais do ramo pré-opercular com ramificações no pré-opérculo atingindo o opérculo (Figura 4).

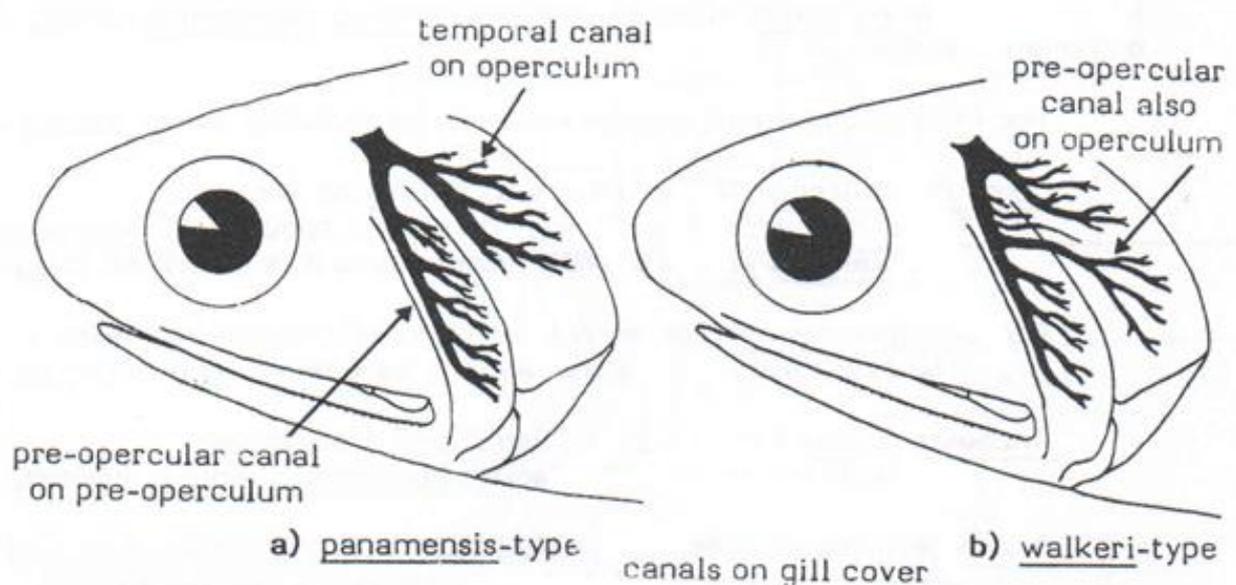


Figura 6. Canais epidérmicos presentes no pré-opérculo e opérculo presente em *Anchoviella*. A. tipo *panamensis*, B. tipo *walkeri*. Figura modificada de Whitehead *et al.* (1988).

Distribuição e hábitat. *Anchoviella* inclui espécies dulcícolas, estuarinas e marinhas amplamente distribuídas no Atlântico Ocidental norte, central e sul e Pacífico Oriental norte e sul. As espécies dulcícolas distribuem-se nas bacias Amazônica, do Rio Orinoco, do Rio Essequibo, do Rio Corantijn e do Rio São Francisco.

Comentários. Grande parte das descrições originais das espécies incluídas em *Anchoviella* foi publicada nos séculos 19 e 20, neste último até meados de 1950. Até este período as coleções zoológicas não apresentavam uma grande quantidade de material depositado e grande parte das descrições era feita com base na análise de poucos exemplares. Atualmente existe uma grande quantidade de material disponível em coleções zoológicas para análises e diversas redescrições vêm sendo realizadas englobando a variação de caracteres diagnósticos nas redescrições, caracteres estes antes descritos de maneira muito sucinta. É neste panorama que insere-se a presente revisão taxonômica das espécies. Como esperado, com a análise de mais material de diversas localidades, foi detectada uma ampla variação dos caracteres morfométricos e merísticos utilizados para diagnosticar as espécies de *Anchoviella*. A tabela 1 indica que um grande número de espécies nominalmente incluídas em *Anchoviella* no passado são atualmente reconhecidas como pertencendo a outros gêneros de Engraulidae.

Tabela 1. Espécies nominais de *Anchoviella* assinaladas no presente estudo e correspondente identificação mais atual das mesmas de acordo com dados de literatura.

Espécies nominais	Identificação atual
<i>Anchoviella abbotti</i> Jordan, Evermann & Clark, 1930	<i>Lycengraulis grossidens</i> (Agassiz, 1829)
<i>Anchoviella analis</i> Meek & Hildebrand, 1923	<i>Anchoa analis</i> (Meek & Hildebrand, 1923)
<i>Anchoviella arenicola</i> Meek & Hildebrand, 1923	<i>Anchoa argentivitatta</i> (Regan, 1904)
<i>Anchoviella argyrophanus</i> Jordan & Seale, 1926	<i>Engraulis eurystole</i> (Swain & Meek, 1884)
<i>Anchoviella astilbe</i> Jordan & Seale, 1926	<i>Anchoa cubana</i> (Poey, 1868)
<i>Anchoviella baganensis</i> Dutt & Babu Rao, 1958	<i>Stolephorus baganensis</i> Delsman, 1931
<i>Anchoviella bataviensis</i> Fowler, 1941	<i>Stolephorus waitei</i> Jordan & Seale, 1926
<i>Anchoviella belizensis</i> Thomerson & Greenfield, 1975	<i>Anchoa belizensis</i> (Thomerson & Greenfield, 1975)
<i>Anchoviella banaiensis</i> Marini, 1935	<i>Anchoa tricolor</i> (Agassiz, 1829)
<i>Anchoviella branchiomelas</i> (Eigenmann, 1918)	<i>Anchoa macrolepidota</i> (Kner, 1863)
<i>Anchoviella cayorum</i> (Fowler, 1906)	<i>Anchoa cayorum</i> (Fowler, 1906)
<i>Anchoviella chinensis</i> (Günther, 1880)	<i>Stolephorus chinensis</i> (Günther, 1880)
<i>Anchoviella choerostoma</i> Jordan, Evermann & Clark, 1930	<i>Anchoa lyolepis</i> (Evermann & Marsh, 1902)
<i>Anchoviella commersonii</i> (Lacèpede, 1803)	<i>Stolephorus commersonii</i> Lacèpede, 1803
<i>Anchoviella compressa</i> (Girard, 1858)	<i>Anchoa compressa</i> (Girard, 1858)
<i>Anchoviella cubana</i> (Poey, 1868)	<i>Anchoa cubana</i> (Poey, 1868)

-
- Anchoviella cultrata* (Gilbert, 1892)
Anchoviella curta (Jordan & Gilbert, 1882)
Anchoviella delicatissima (Girard, 1854)
Anchoviella eigenmannia (Meek & Hildebrand, 1923)
Anchoviella epsetus (Bonaterre, 1788)
Anchoviella estauquae Hildebrand, 1943
Anchoviella eurystole Hildebrand, 1943
Anchoviella exigua (Jordan & Gilbert, 1882):
Anchoviella filifera (Fowler, 1915)
Anchoviella guineensis Rossignol & Blache, 1961
Anchoviella helleri Hubbs, 1921
Anchoviella heteroloba (Rüppell, 1837)
Anchoviella holodon (Boulenger, 1900)
Anchoviella indica (Van Hasselt, 1823)
Anchoviella ischana (Jordan & Gilbert, 1882)
Anchoviella januararia (Steindachner, 1879)
Anchoviella longipinna Beebe & Tee-Van, 1928
Anchoviella lucida (Jordan & Gilbert, 1882)
Anchoviella mauii Fowler & Bean, 1923
Anchoviella mundeola Gilbert & Pierson, 1898
Anchoviella lyolepis (Evermann & Marsh, 1902)
Anchoviella miarcha (Jordan & Gilbert, 1882)
Anchoviella miarchus (Seale, 1940)
Anchoviella mitchilli Hildebrand & Schroeder, 1927
Anchoviella naso (Gilbert & Pierson, 1898)
Anchoviella pallida (Starks, 1913)
Anchoviella parri Hildebrand, 1943
Anchoviella parva (Meek & Hildebrand, 1923)
Anchoviella peruana (Steindachner, 1880)
Anchoviella perthecata (Goode & Bean, 1883)
Anchoviella platyargyrea (Fowler, 1911)
Anchoviella potiana Schultz & Menezes, 1951
Anchoviella purpurea (Fowler, 1900)
Anchoviella rastralis (Gilbert & Pierson, 1898)
Anchoviella robertsi (Jordan & Rutter, 1897)
Anchoviella salvatoris Fowler & Bean, 1923
Anchoviella scitula Fowler, 1911
Anchoviella scofieldi (Jordan & Culver, 1895)
Anchoviella spinifera (Valenciennes, 1848)
Anchoviella shantungensis Li, 1978
Anchoviella surinamensis (Bleeker, 1865)
Anchoviella tapirus (Cope, 1877)
Anchoviella trinitatis (Fowler, 1915)
Anchoviella tropica (Hildebrand, 1943)
Anchoviella venezuelae Fowler, 1931
Anchoviella waitei (Jordan & Seale, 1926)
- Anchoa nasus* (Kner & Steindachner, 1867)
Anchoa curta (Jordan & Gilbert, 1882)
Anchoa delicatissima (Girard, 1854)
Anchoa eigenmannia (Meek & Hildebrand, 1923)
Anchoa hepsetus (Linnaeus, 1758)
Engraulis eurystole (Swain & Meek, 1884)
Engraulis eurystole (Swain & Meek, 1884)
Anchoa exigua (Jordan & Gilbert, 1882)
Anchoa filifera (Fowler, 1915)
Engraulis encrasicolus (Linnaeus, 1758)
Anchoa helleri (Hubbs, 1921)
Encrasicholina heteroloba (Rüppell, 1837)
Stolephorus holodon (Boulenger, 1900)
Stolephorus indicus (Van Hasselt, 1823)
Anchoa ischana (Jordan & Gilbert, 1882)
Anchoa januararia (Steindachner, 1879)
Anchoa filifera (Fowler, 1915)
Anchoa lucida (Jordan & Gilbert, 1882)
Engraulis mordax Girard, 1854
Anchoa mundeola (Gilbert & Pierson, 1898)
Anchoa lyolepis (Evermann & Marsh, 1900)
Stolephorus miarchus Jordan & Gilbert, 1882
Stolephorus miarchus Jordan & Gilbert, 1882
Anchoa mitchilli (Valenciennes, 1848)
Anchoa nasus (Kner & Steindachner, 1867)
Anchoa surinamensis (Bleeker, 1865)
Anchoa lucida (Jordan & Gilbert, 1882)
Anchoa parva (Meek & Hildebrand, 1923)
Anchoa nasus (Kner & Steindachner, 1867)
Anchoa hepsetus (Linnaeus, 1758)
Anchoa lyolepis (Evermann & Marsh, 1900)
Anchoa surinamensis (Bleeker, 1865)
Encrasicholina purpurea (Fowler, 1900)
Anchoa macrolepidota (Kner, 1863)
Cetengraulis edentulus (Cuvier, 1829)
Anchoa tricolor (Spix & Agassiz, 1829)
Stolephorus indicus (Van Hasselt, 1823)
Anchoa scofieldi (Jordan & Culver, 1895)
Anchoa spinifer (Valenciennes, 1848)
Stolephorus shantungensis (Li, 1978)
Anchoa surinamensis (Bleeker, 1865)
Engraulis ringens Jenyns, 1842
Anchoa trinitatis (Fowler, 1915)
Anchoa exigua (Jordan & Gilbert, 1882)
Anchoa surinamensis (Bleeker, 1865)
Stolephorus waitei Jordan & Seale, 1926
-

Chave diagnóstica das espécies de *Anchoviella*

- 1a. Origem da nadadeira anal situada na vertical que passa pela margem posterior da base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente, ultrapassando a margem posterior da base do último raio da nadadeira dorsal por até 3,0% CP 2
- 1b. Origem da nadadeira anal situada sob a base da nadadeira dorsal, não ultrapassando a vertical que passa pela margem posterior da base do penúltimo raio da nadadeira anal 7
- 2a. Margem posterior da maxila superior situada em posição posterior à vertical que passa pela margem posterior da pupila 3
- 2b. Margem posterior da maxila superior situada em posição anterior à vertical sob a margem posterior da pupila, ou mais posteriormente, na vertical sob a margem posterior da pupila *Anchoviella juruasanga*
- 3a. Extremidade posterior da maxila superior além da vertical sob a margem posterior da órbita por 11,0 a 24,3% CC 4
- 3b. Extremidade posterior da maxila superior situada na vertical que passa pela margem posterior da órbita, ou mais posteriormente, além da vertical sob a margem posterior da órbita por até 9,0% CC *Anchoviella guianensis*
- 4a. 18 a 22 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial 5
- 4b. 25 a 35 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial 6
- 5a. Canais sensoriais do tipo *panamensis* na região pós-orbital; 12 a 19 raios ramificados na nadadeira anal *Anchoviella carrikeri*
- 5b. Canais sensoriais do tipo *walkeri* na região pós-orbital; 17 a 22 raios ramificados na nadadeira anal *Anchoviella vaillanti*
- 6a. 11 a 14 raios ramificados na nadadeira anal; margem posterior da maxila superior situada na vertical que passa pela margem posterior órbita por 11,0 a 18,7% CC *Anchoviella cayenensis*
- 6b. 14 a 16 raios ramificados na nadadeira anal; margem posterior da maxila superior situada na vertical que passa pela margem posterior órbita por 16,3 a 24,3% CC

.....	<i>Anchoviella perfasciata</i>	
7a. 12 a 19 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial		8
7b. 19 a 33 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial		11
8a. Margem posterior da maxila superior situada na vertical que passa pela margem posterior da pupila, ou mais posteriormente, além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 6,0% CC		9
8b. Margem posterior da maxila superior além da vertical sob a margem posterior da órbita por 8,2 a 14,0% CC		10
9a. Canais sensoriais na região pós-orbital do tipo <i>panamensis</i> ; altura do corpo 11,0 a 19,7% CP	<i>Anchoviella jamesi</i>	
9b. Canais sensoriais na região pós-orbital do tipo <i>walkeri</i> ; altura do corpo 17,3 a 22,7% CP	<i>Anchoviella manamensis</i>	
10a. Altura do corpo 18,1 a 22,2% CP	<i>Anchoviella</i> sp. “Peru”	
10b. Altura do corpo 13,6 a 17,6% CP	<i>Anchoviella</i> sp. “Bacia Amazônica”	
11a. 13 a 24 raios ramificados na nadadeira anal		12
11b. 30 a 32 raios ramificados na nadadeira anal	<i>Anchoviella analis</i>	
12a. Margem posterior da maxila superior na vertical que passa pela margem posterior da pupila, ou mais posteriormente, além da vertical sob a margem posterior da órbita por até 9,0% do CC		13
12b. Margem posterior da maxila superior além da vertical sob a margem posterior da órbita por 14,0 a 28,5% do CC		14
13a. 20 a 24 raios ramificados na nadadeira anal	<i>Anchoviella balboae</i>	
13b. 13 a 17 raios ramificados na nadadeira anal	<i>Anchoviella brevirostris</i>	
14a. Canais sensoriais na região pós-orbital do tipo <i>panamensis</i> ; 10 a 12 raios ramificados na nadadeira peitoral	<i>Anchoviella elongata</i>	
14b. Canais sensoriais na região pós-orbital do tipo <i>walkeri</i> ; 12 a 14 raios ramificados na		

nadadeira peitoral *Anchoiella lepidentostole*

***Anchoviella analis* Miller, 1945**

Tabelas 2 e 3, Figuras 7 a 11

Anchoviella analis Miller, 1945:266, fig. 1 [localidade-tipo: Laguna Mexcaltitán, Nayarit (formerly Territory of Tepic), Mexico].—Miller, 1960:250, fig. 1 [Rio Yaqui a sul de Tuxpan, Mexico; redescricao].—Whitehead *et al.*, 1988:325 [diagnose, biologia e distribuicao].—Castro-Aguirre *et al.*, 1999:125 [em lista da ictiofauna estuarino-lagunar do México].

Anchoa analis Whitehead & Rodríguez-Sánchez, 1995:1083 [nova designação genérica, diagnose, biologia e distribuicao].—De La Cruz Agüero *et al.*, 1997:131 [em catálogo de peixes marinhos de Baja California, México].—Nelson *et al.*, 2004:65 [em lista de peixes do mundo].—Page *et al.*, 2013:66 [em lista de peixes dos Estados Unidos, Canadá e México].

Holótipo. USNM 131168, 81,9 mm CP. Laguna Mexcaltitán, Nayarit (formerly Territory of Tepic), Mexico.

Parátipos. USNM 130857, 3, 60,5-73,7 mm CP. Laguna Mexcaltitán, Nayarit (formerly Territory of Tepic), Mexico.

Exemplares não-tipo. México. CAS 53829, 2, 80,7-96,2 mm CP, San Juan lagoon, Sonora, Gulf of California.

Diagnose. *Anchoviella analis* distingue-se de suas congêneres por 30 a 32 raios ramificados na nadadeira anal (vs. 10 a 24).

Redescricao. Dados morfométricos dos listados na Tabela 3. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical que passa pela extremidade posterior da narina posterior, convexo deste ponto à base do primeiro raio da nadadeira dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, aproximadamente reto deste ponto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do pré-opérculo, convexo deste ponto à base do primeiro raio da nadadeira anal, póstero-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho curto, arredondado em vista lateral. Olhos laterais na cabeça, situados em posição dorsal a horizontal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis ventral e dorsalmente. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *panamensis*. Narinas confluentes, situadas lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior mais larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior levemente arredondada, estendendo-se além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 11,9 a 14,9% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente 21,2 a 21,6% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 18 (1) ou 19 (2)* no ramo superior, 24 (1)* ou 25 (2) no ramo inferior, 43 (3)* no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 18,4 a 20,3% do CC.

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides.

Vértebras 39 (1); 18 (1) abdominais, 21 (1) caudais.

Nadadeira dorsal iii (2), 9 (1) ou 10 (1)* raios. Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal mais próxima da extremidade do focinho que da base da nadadeira caudal. Nadadeira anal iii (3), 30 (1), 31 (1) ou 32 (1)* raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada na vertical que passa pela metade anterior da base da nadadeira dorsal. Nadadeira peitoral i, 11 (2)* ou 12 (1) raios; raios externos mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa podendo ou não alcançar a vertical que passa pela margem anterior da base do primeiro raio da nadadeira pélvica, na maioria dos exemplares observados, não alcançando a vertical que passa pela margem anterior da base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (3)*, origem do raio mais externo situada anteriormente à vertical que passa pela margem anterior da base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a vertical que passa pela margem anterior da base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do raio mais externo da nadadeira pélvica mais próxima à

base do primeiro raio da nadadeira peitoral que da base do primeiro raio da nadadeira anal. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Corpo pálido a amarelado. Faixa lateral pálida a prateada, ausente em parte dos exemplares preservados, quando presente estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedúnculo caudal, sua maior largura cerca de 20,0% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira peitoral e 15,7% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira anal. Pontos pretos presentes no topo da cabeça e na base das nadadeiras dorsal e caudal, ausentes em alguns dos exemplares preservados. Iris e regiões pós-orbital, gular e dos infra-orbitais com retenção de guanina.



Figura 7. *Anchoiella analis* Miller, 1945, holótipo, USNM 131168, 81,9 mm CP. Fotografia de Marina Loeb.



Figura 8. *Anchoiella analis* Miller, 1945, parátipo, USNM 130857, 72,8 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).

Etimologia. O nome da espécie decorre da presença de uma longa nadadeira anal em *A. analis*.

Distribuição e hábitat. *Anchoiella analis* ocorre em ambiente marinho e de água salobra, sendo registrada no Pacífico Oriental (México) em lagoas, estuários e na região costeira. No presente estudo foram analisados exemplares coletados na Lagoa Mexcaltitán em Nayarit, Lagoa Caimanero em Sinaloa, Lagoa San Juan em Sonora e dois exemplares coletados em Mazatlán, Sinaloa (Figura 9).



Figura 9. Distribuição geográfica de *Anchoviella analis* Miller, 1945 com base nos exemplares examinados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipos).

Biologia. Não foram encontradas informações sobre a biologia de *A. analis*.

Comentários. *Anchoviella analis* foi descrita da Laguna Mexcaltitán, Nayarit (antigo Territory de Tepic), México. Na etiqueta colocada no recipiente contendo o holótipo da espécie, foram encontradas informações adicionais que possibilitam a localização bastante precisa da localidade-tipo de *A. analis*: "Laguna Mezcaltitán, Nayarit, near Tuxpan, 21.896148, -105.469011".

Miller (1945) na descrição original da espécie fez comparações entre *Anchoviella analis*, *A. nattereri* (Steindachner, 1880) e *Anchoa panamensis* (Steindachner, 1877) e chamou a atenção para o grande número de raios da nadadeira anal de *A. analis* e *A. nattereri*, entretanto, o autor elencou diversas outras características que diferenciam *A. analis* de *A. nattereri*, como a origem da nadadeira anal em relação à origem da nadadeira dorsal, comprimento do focinho e forma da maxila superior. Comparou também *A. analis* e *A. panamensis*, indicando algumas semelhanças entre estas espécies, como o número de raios da nadadeira anal, a origem da nadadeira anal em relação à origem da nadadeira dorsal, a forma

da cabeça, o corpo comprimido o comprimento da nadadeira peitoral. No entanto, comentou que *A. panamensis* apresenta a maxila superior comprida, com 1,2 a 1,4% CC, a extremidade posterior pontuda, enquanto *A. analis* apresenta a maxila superior menor e mais delgada, com 1,6 a 1,7% do CC. No presente estudo, ainda, exemplares de *A. panamensis* foram analisadas e foram contabilizados 19-20 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial em dois exemplares analisados da espécie, enquanto para *A. analis* foram contabilizados 24-25 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial.

A característica diagnóstica utilizada para separar as espécies pertencentes aos gêneros *Anchoa* e *Anchoviella* é a extensão da maxila superior (Hildebrand, 1943). Miller (1945) citou que *A. analis* apesar da curta extensão de sua maxila superior, deveria ser alocada em *Anchoa*, sendo considerada uma espécie aberrante dentro do gênero. No entanto, a análise do holótipo e outros exemplares da espécie permitiram a inclusão de *Anchoviella analis* (Miller, 1945) no gênero *Anchoviella*, seguindo Hildebrand (1943).

Não foi possível contar o número de raios da nadadeira caudal em *A. analis*. A radiografia do holótipo (USNM 131168) apesar da alta resolução não permitiu a obtenção da contagem pois os raios da nadadeira caudal do exemplar estão danificados.

O comprimento da maxila superior de *A. analis* pode ser considerado longo com relação às suas congêneres e é semelhante ao de *A. carrikeri*, *A. cayenensis*, *A. elongata*, *A. lepidentostole*, *A. perfasciata*, *A. manamensis*, *Anchoviella* sp. “Peru” e *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica”. O posicionamento entre a origem da nadadeira anal e a nadadeira dorsal de *A. analis* também pode ser considerado semelhante ao de *A. balboae*, *A. brevirostris*, *A. elongata*, *A. jamesi*, *A. lepidentostole*, *A. manamensis*, *Anchoviella* sp. “Peru” e *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica”. A partir da comparação destas duas características diagnósticas de *Anchoviella*, pode-se notar semelhanças mais evidentes entre *A. analis* e *A. elongata*, *A. lepidentostole*, *A. manamensis*, *Anchoviella* sp. “Peru” e *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica”, entretanto, o número de rastros branquiais presentes no primeiro arco branquial dos exemplares analisados possibilita a separação das duas últimas espécies do grupo de espécies com mais caracteres semelhantes à *A. analis* (Tabela 2).

Tabela 2. Frequência absoluta do número de rastros branquiais presentes no ramo inferior do primeiro arco branquial de *A. analis* Miller, 1945, *A. elongata* (Meek & Hildebrand, 1923), *A. lepidentostole* (Fowler, 1911), *A. manamensis* Cervigón, 1982, *Anchoviella* sp. “Peru” e *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica”. *Anchoviella* sp. “Peru” consta na tabela com o nome de *Anchoviella* sp. P e *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica” consta na tabela com o nome de *Anchoviella* sp. B.

Rastros branquiais	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<i>A. analis</i>													1	2				
<i>A. elongata</i>									1	1	4	9	7	2	2			
<i>A. lepidentostole</i>							1	4	9	20	18	22	6	1				
<i>A. manamensis</i>												1	3	2	2	2	2	
<i>Anchoviella</i> sp. P	4	8	5	8														
<i>Anchoviella</i> sp. B	3	7	3	3	1													

A. lepidentostole além de apresentar canais sensoriais de tipo diferenciado na região pós-orbital, comparado à *A. analis*, ainda apresenta a maxila superior mais longa (Figura 10). *A. elongata*, apresenta canais sensoriais do mesmo tipo que *A. analis* na região pós-orbital, no entanto, apresenta a maxila superior mais longa (Figura 11).

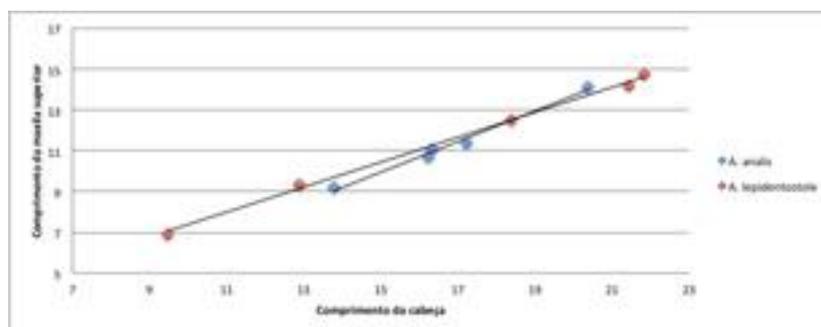


Figura 10. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de *Anchoviella analis* Miller, 1945 e *Anchoviella lepidentostole* (Fowler, 1911).

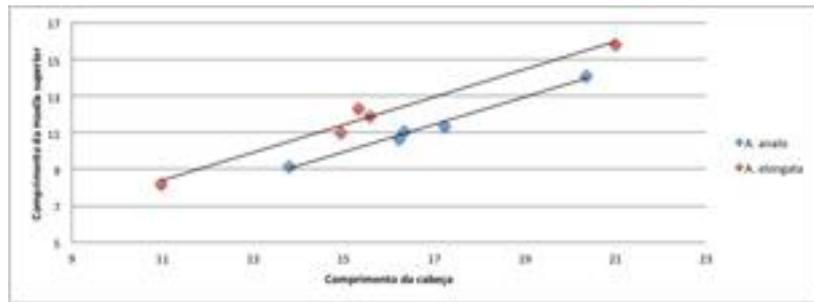


Figura 11. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de *Anchoviella analis* Miller, 1945 e *Anchoviella elongata* (Meek & Hildebrand, 1923).

Tabela 3. Dados morfométricos de *Anchoviella analis* Miller, 1945 (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caráteres morfométricos	Holótipo	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	81,7	4	64,2	81,7	73,4	-
Comprimento da cabeça (mm)	16,3	4	13,8	16,3	15,5	-
Porcentagem do comprimento padrão						
Altura do corpo	24,0	4	23,8	24,7	24,2	0,5
Altura do pedúnculo caudal	10,1	4	9,9	10,1	10,0	0,1
Comprimento da base da nadadeira dorsal	9,3	4	6,6	9,3	7,9	1,4
Comprimento da base da nadadeira anal	35,6	4	34,3	36,6	35,5	1,1
Comprimento da nadadeira peitoral	17,3	4	16,9	18,5	17,5	0,8
Comprimento da nadadeira pélvica	-	3	8,2	9,0	8,6	0,6
Distância pré-peitoral	21,6	4	21,5	21,7	21,6	0,1
Distância pré-pélvica	36,7	4	36,7	37,6	37,2	0,5
Distância pré-dorsal	51,5	4	51,5	53,0	52,5	0,9
Distância pré-anal	52,5	4	52,5	54,3	53,5	0,9
Comprimento da escama axilar peitoral	7,3	3	7,3	7,8	7,6	0,3
Comprimento da escama axilar pélvica	-	-	-	-	-	-
Comprimento da cabeça	20,0	4	20,0	21,9	21,1	1,0
Porcentagem do comprimento da cabeça						
Comprimento do focinho	16,8	4	15,5	17,1	16,5	0,8
Comprimento da maxila superior	61,7	4	61,7	66,6	64,7	2,7
Altura do maxilar	8,1	4	7,0	8,2	7,8	0,6
Diâmetro orbital	35,3	4	33,3	35,3	34,6	1,2
Distância pós-orbital	48,3	4	48,3	52,1	49,9	2,0
Distância Interorbital	30,4	4	23,8	30,4	26,9	3,3

***Anchoviella balboae* (Jordan & Seale, 1926)**

Tabelas 4 a 6, Figuras 12 a 16

Anchovia brevirostra Meek & Hildebrand, 1923:198, fig.1 [localidade-tipo: Balboa, Canal Zone (Pacific), Panamá; não *Engraulis brevirostris* de Günther, 1868].—Ibarra & Stewart, 1987:8 [em catálogo dos tipos de peixes depositados no FMNH].

Stolephorus brevirostris Hildebrand, 1925:284 [nova designação genérica; Cutuco, El Salvador].

Amplova balboae Jordan & Seale, 1926:411 [novo nome e designação genérica; *Anchovia brevirostra* Meek & Hildebrand, 1923 pré-ocupado por *Engraulis brevirostris* Günther, 1868].—Jordan *et al.*, 1930:49 [em lista de peixes da Venezuela e Colômbia].—Myers, 1940:439 [lista sinonímica, diagnose e comentários].

Amplova balboa Bussing & López, 1994:52 [em catálogo de peixes marinhos do Pacífico Oriental central].

Anchoviella balboae Hildebrand, 1943:135, fig. 60 [nova designação genérica; Miraflores Locks e Chame Point, Panamá e Cituro, El Salvador].—Whitehead *et al.*, 1988:326 [diagnose, biologia e distribuição].—Allen & Robertson, 1994:62 [em catálogo de peixes do Pacífico Leste Tropical].

Holótipo. USNM 79578, 1, 73,2 mm CP. Panama Bay, C.Z. Balboa.

Parátipos. USNM 79576, 20, 48,6-75,6 mm CP. Panama Bay, C.Z. Balboa. USNM 79577, 1, 71,4 mm CP. Panama Bay, Canal Zone, Balboa, 8.937391, -79.561799. USNM 79579, 1, 53,51 mm CP. Canal Zone, Balboa, 8.937391, -79.561799. USNM 81731, 1, 71,9 mm CP. Panama Bay, Balboa C.Z, 8.937391, -79.561799.

Exemplares não-tipo. Panamá. USNM 342543, 38, 23,3-66,2 mm CP, Lower Tuirá estuary across from La Palma, Darién Province, 08°26'N, 78°06'W. USNM 127616, 4, 72,9-75,3 mm CP, Miraflores Locks, Canal Zone, lower channel, 8.993764, -79.588696. AMNH 41522, 6, 66,5-72,1 mm CP, Bahia San Miguel. **El Salvador.** USNM 87333, 2, 37,5-37,9 mm CP, Caluco, 13.540223, -89.885373.

Diagnose. *Anchoviella balboae* distingue-se de *A. carrikeri*, *A. cayenensis*, *A. guianensis*, *A. juruasanga*, *A. perfasciata* e *A. vaillanti* pela origem da nadadeira anal situada na vertical que passa aproximadamente no ponto médio da base da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente,

não ultrapassando a vertical que passa pela margem posterior da base do penúltimo raio da nadadeira dorsal (vs. origem da nadadeira anal na vertical que passa pela margem anterior da base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente). Distingue-se de *A. elongata* e *A. lepidentostole* pela margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 8,2% do CP (vs. margem posterior da maxila superior na vertical entre as margens anterior e posterior da pupila em *A. juruasanga*; margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por mais de 14,0% do CP nas demais). Distingue-se de *A. balboae* de *A. jamesi*, *A. manamensis*, *Anchoviella* sp. “Peru” e *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica” por 24 a 33 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (vs. 12 a 21). Distingue-se também de *A. analis* e *A. brevis* por 20 a 24 raios ramificados na nadadeira anal (vs. 30 a 32 e 13 a 16, respectivamente).

Redescrição. Dados morfométricos listados na Tabela 4. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical sob a extremidade posterior da narina posterior, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, aproximadamente reto do último ponto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do osso dentário, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira anal, póstero-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho curto, arredondado lateralmente. Olhos localizados em posição dorsal à longitudinal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis em vista ventral e dorsal. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *walkeri*. Narinas confluentes, situadas lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior arredondada, situada na vertical que passa pela margem posterior da órbita ou mais posteriormente, situada além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 8,2% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente 16,6 a 24,6% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 15 (3), 16 (3), 17 (5), 18 (7), 19 (6), 20 (2) ou 21 (2)* no ramo superior, 24 (1), 25 (1), 26 (1), 27 (1), 28 (1), 29 (8)*, 30 (4), 31 (4), 32 (4) ou 33 (3) no ramo inferior, 39 (1), 40 (1), 42 (2), 45 (3), 46 (2), 47 (3), 48 (3), 49 (2), 50 (6)*, 51 (2), 52 (1) ou 53 (2) no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 16,9 a 25,9% do CC.

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides. 40 (6) séries transversais de escamas na linha longitudinal; 6 (11) séries longitudinais de escamas na maior altura do corpo e 12 (12) séries longitudinais de escamas circumpedunculares.

Vértebras 40 (1) no holótipo; 21 (1) abdominais, 19 (1) caudais.

Nadadeira dorsal iii (29), 11 (2), 12 (15)* ou 13 (11) raios. Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal equidistante da base da nadadeira caudal à extremidade do focinho. Nadadeira anal iii (30), 20 (2), 21 (7)*, 22 (13), 23 (4) ou 24 (3) raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada na vertical que passa aproximadamente pelo ponto médio da base da nadadeira dorsal. Nadadeira peitoral i, 11 (5)* ou 12 (13) raios, raios externos mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa podendo ou não alcançar a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica, na maioria dos exemplares observados não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (28)*; origem do raio mais externo situada anteriormente à vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do raio mais externo da nadadeira pélvica mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira anal que da base do primeiro raio da nadadeira peitoral. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Corpo pálido a amarelado. Faixa lateral pálida pouco visível, ausente em parte dos exemplares preservados, quando presente estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedúnculo caudal; sua maior largura cerca de 20% da altura do corpo na vertical

que passa pela origem da nadadeira dorsal. Pontos pretos presentes no topo da cabeça, nadadeiras dorsal, anal e caudal e em duas barras verticais paralelas na nadadeira caudal, ausentes em alguns dos exemplares preservados. Iris e regiões pós-orbital, gular e dos infra-orbitais com retenção de guanina.



Figura 12. *Anchoiella balboae* (Jordan & Seale, 1926), holótipo, USNM 79578, 73,2 mm CP.
Fotografia de Marina Loeb.



Figura 13. *Anchoiella balboae* (Jordan & Seale, 1926), parátipo, USNM 79576, 68,7 mm CP.
Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).

Etimologia. O epíteto "balboae" refere-se à localidade-tipo que é a região de Balboa, na boca do canal do Panamá no Pacífico Oriental.

Distribuição e hábitat. *Anchoiella balboae* ocorre no Pacífico Oriental central, podendo penetrar em água doce, no baixo curso de rios costeiros. No presente estudo foram analisados exemplares coletados no Panamá e El Salvador (Figura 14).



Figura 14. Distribuição geográfica de *Anchoviella balboae* (Jordan & Seale, 1926) com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipos).

Biologia. Não foram encontradas informações sobre a biologia de *A. balboae*.

Comentários. *A. balboae* apresenta a extensão da maxila superior e o posicionamento entre as nadadeiras anal e dorsal semelhante ao de *A. brevirostris*, espécie marinha que distribuiu-se no Atlântico Ocidental sul, *A. jamesi*, espécie dulcícola registrada nas bacias Amazônica, do Rio Orinoco e do Rio Essequibo e *A. manamensis*, espécie dulcícola registrada na bacia do Rio Orinoco (Figura 15 e Tabelas 5 e 6). *A. manamensis* apresenta ainda diferença marcante de *A. balboae* com relação ao número de rastros branquiais presentes no primeiro arco branquial.

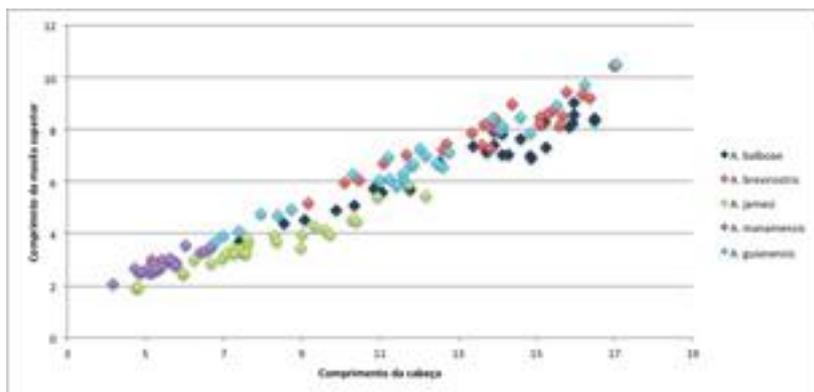


Figura 15. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de *Anchoviella balboae* (Jordan & Seale, 1926), *Anchoviella brevirostris* (Günther, 1868), *Anchoviella jamesi* Miller, 1945 e *Anchoviella manamensis* Cervigón, 1982.

A. balboae apresenta ainda a altura do corpo semelhante à de *A. carrikeri* e *A. vaillanti*, ambas espécies dulcícolas que distribuem-se na bacia Amazônica e no bacia do Rio São Francisco, respectivamente (Figura 16).

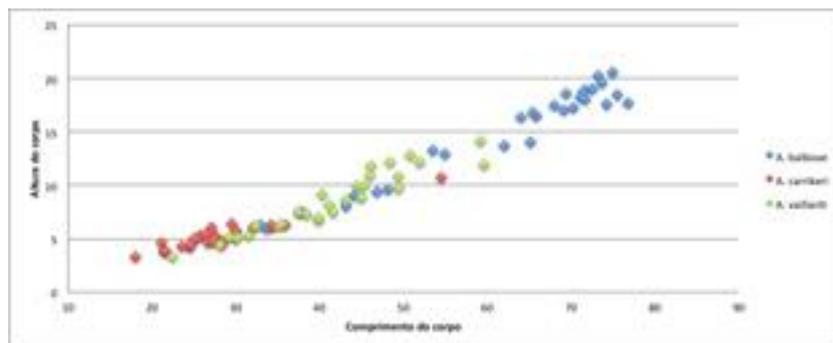


Figura 16. Relação entre a altura do corpo e o comprimento padrão dos exemplares analisados de *Anchoviella balboae* (Jordan & Seale, 1926), *Anchoviella carrikeri* Fowler, 1940 e *Anchoviella vaillanti* (Steindachner, 1908).

Tabela 4. Dados morfométricos de *Anchoviella balboae* (Jordan & Seale, 1926) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caracteres morfométricos	Holótipo	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	73,3	28	32,9	76,8	60,5	-
Comprimento da cabeça (mm)	15,9	28	7,4	16,5	13,0	-
Porcentagem do comprimento padrão						
Altura do corpo	27,6	28	17,7	27,4	23,4	2,9
Altura do pedúnculo caudal	12,3	28	9,1	13,1	11,3	1,4
Comprimento da base da nadadeira dorsal	11,8	28	11,3	16,1	13,3	1,4
Comprimento da base da nadadeira anal	23,9	28	18,3	25,3	23,0	1,7
Comprimento da nadadeira peitoral	10,8	28	8,6	12,5	10,3	0,8
Comprimento da nadadeira pélvica	20,0	26	15,0	23,2	18,3	1,7
Distância pré-peitoral	20,1	28	18,3	23,2	20,5	1,4
Distância pré-pélvica	39,9	28	36,0	42,5	39,1	1,7
Distância pré-dorsal	54,2	28	50,3	54,3	52,2	1,0
Distância pré-anal	59,8	28	56,4	62,2	59,0	1,5
Comprimento da escama axilar peitoral	10,7	23	6,1	18,0	10,2	2,2
Comprimento da escama axilar pélvica	9,5	13	5,4	12,0	9,2	2,0
Comprimento da cabeça	21,6	28	20,1	23,9	21,6	1,1
Porcentagem do comprimento da cabeça						
Comprimento do focinho	13,5	27	9,8	16,0	12,6	1,5
Comprimento da maxila superior	51,9	28	45,4	55,3	50,9	2,7
Altura do maxilar	12,5	28	8,4	15,1	12,4	1,7
Diâmetro orbital	40,8	27	34,4	43,7	37,2	2,2
Distância pós-orbital	52,1	28	44,6	53,7	49,1	2,8
Distância Interorbital	31,5	28	24,2	32,8	28,8	2,0

Tabela 5. Frequência absoluta do número de raios ramificados presentes na nadadeira anal de *Anchoiella balboae* (Jordan & Seale, 1926), *Anchoiella brevirostris* (Günther, 1868), *Anchoiella jamesi* Miller, 1945 e *Anchoiella manamensis* Cervigón, 1982.

Raios ramificados na nadadeira anal	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>A. balboae</i>								2	7	13	4	3
<i>A. brevirostris</i>	1	2	6	6	1							
<i>A. jamesi</i>			2	7	15	9	9	1	1			
<i>A. manamensis</i>			8	7	6	5	2					

Tabela 6. Frequência absoluta do número de rastros branquiais presentes no ramo inferior do primeiro arco branquial de *Anchoiella balboae* (Jordan & Seale, 1926), *Anchoiella brevirostris* (Günther, 1868), *Anchoiella jamesi* Miller, 1945 e *Anchoiella manamensis* Cervigón, 1982.

Rastros branquiais	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
<i>A. balboae</i>										1	1	1	1	1	8	4	4	4	3
<i>A. brevirostris</i>						1	2	5	7	8	15	18	5						
<i>A. jamesi</i>	3	4	5	11	1	6	3												
<i>A. manamensis</i>										1	3	2	2	2	2				

***Anchoiella brevirostris* (Günther, 1868)**

Tabela 7, Figuras 17 a 19

- Engraulis brevirostris* Günther, 1868:392 [localidade-tipo: “Caxoeira (=Cachoeira), Province of Bahia”].
- Stolephorus brevirostris* Eigenmann & Eigenmann, 1891:63 [nova designação genérica; em catálogo de peixes de água doce da América do Sul].
- Anchovia (Amplova) brevirostris* Ihering, 1930:231 [nova designação genérica; valor econômico e sistemática dos Clupeiformes do Brasil].
- Amplova brevirostris* Myers, 1940:440 [nova designação genérica; lista sinonímica e diagnose; sinonímia subjetiva de *Anchoiella guianensis* (Eigenmann, 1912)].
- Anchoiella brasiliensis* Hildebrand, 1943:138, fig. 62 [Rio Ribeira do Iguape, São Paulo, Brasil].—Fowler, 1948:20, fig. 11 [em lista de peixes de água doce do Brasil].—Carvalho, 1951:62, fig. 5 [redescrição].—Santos, 1952:75 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Nomura & Menezes, 1964:352 [dados de biologia].—Fowler, 1973:328 [catálogo de peixes do mundo].
- Anchoiella brevirostris* Hildebrand, 1943:119 [nova designação genérica; redescrição; sinonímia subjetiva de *Anchoiella carrikeri* Fowler, 1940; exemplares amazônicos não *Anchoiella brevirostris* (Günther, 1868)].—Fowler, 1948:20 [em lista de peixes de água doce do Brasil].—Carvalho, 1951:52, fig. 2 [redescrição].—Santos, 1952:74 [espécie citada para Bahia e Amazonas, porém a citação da espécie para o Amazonas está errada].—Hildebrand, 1964:216 [redescrição].—Whitehead, 1973:153, fig.57 e 58 [redescrição e sinonímia subjetiva de *Anchoiella hildebrandi* Carvalho, 1950; Guianas e Suriname].—Fowler, 1973:328 [catálogo de peixes do mundo].—Figueiredo & Menezes, 1978:28, fig.36 [em catálogo de peixes marinhos do sudeste do Brasil; Guiana à costa do Paraná, Brasil].—Cervigón, 1982:217 [Caño Mánamo, Orinoco, Venezuela].—Cervigón, 1987:22, fig.2B [bacia do Orinoco e costa da Venezuela; não figura 2A].—Whitehead *et al.*, 1988:328 [diagnose, biologia e distribuição].—Cervigón, 1991:119, fig. 84 [em lista de peixes da Venezuela].—Cervigón, 1992:313 [em lista de peixes da Venezuela].—Camargo & Isaac, 2001:140 [em lista de peixes estuarinos do norte do Brasil].—Kullander & Ferraris Jr., 2003:40 [em lista de peixes de água doce das Américas do Sul e Central].—Menezes & Figueiredo, 2003:39 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Nizinski & Munroe, 2003:784 [em lista de peixes do Atlântico Ocidental central].—Loeb, 2012:18 [material comparativo].—Loeb & Figueiredo, 2014:35 [material comparativo].

Anchoviella hildebrandi Carvalho, 1950:77, fig.1 [Rio Paraguaçu at Caxoeira (=Rio Paraguaçu at Cachoeira), Bahia].—Carvalho, 1951:61, fig.4 [redescricao].—Menezes, 1974:216 [material tipo perdido].

Síntipos. BMNH 1840.2.16.27, 2, 72,3-73,1 mm CP. “Caxoeira (=Cachoeira), Province of Bahia”.

Exemplares não-tipo. Brasil, Alagoas: UFBA 6688, 2, 72,4-82,5 mm CP, Rio São Francisco na vizinhança de Piaçabuçu. **Amapá:** USNM 186378, 20, 45.6-63.7 mm CP, Oregon Stn. 2056 Off Brazil, 02°32’N, 49°17’W. USNM 186384, 2, 48,6-60,2 mm CP, Oregon Stn. 2055 Off Brazil, 02°34’N, 49°18’W. **Bahia:** UEFS 6930, 26, 21,5-25,1 mm CP, Rio Pojuca em sua foz, Praia do Forte. UEFS 6918, 1, 16,8 mm CP, afluente do Rio Pojuca, Praia do Forte. UEFS 7132, 22, 68,9-74,7 mm CP, Rio Paraguaçu, São Félix. UEFS 9640, 1, 81,01 mm CP, rio Paraguaçu, Cachoeira. UEFS 8236, 7, 19,3-28,8 mm CP, Bom Jesus dos Pobres, Saubara. UEFS 14648, 49, 24,2-28,6 mm CP, Rio Paraguaçu. MZUSP 18511, 5, 63,6-72,7 mm CP, Rio Paraguassú, Nagé. MZUSP 11574, 1, 70,2 mm CP, Rio Paraguassú, Maragogipe. **Pará.** MZUSP 11573, 220, 70,0-77,8 mm CP, Rio Paraguassú, Coqueiro do Paraguassú. MZUSP 77999, 117, 44,8-60,4 mm CP, Rio Pará, ilha Cutijuba. MZUSP 78001, 138, 46,5-64,1 mm CP, Rio Pará, ilha Cutijuba. MZUSP 78021, 11, 45,1-66,8 mm CP, Baía de Marajó, Tupinambá. MZUSP 78037, 19, 35,5-61,0 mm CP, Baía de Marajó. MZUSP 93469, 14, 42,9-62,1 mm CP, Baía de Marajó, Coroinha. MZUSP 78017, 3, 52.3-59.8 mm CP, Baía de Marajó, furo do Mamão, 01°27’S, 48°38’W. **Paraná.** MZUSP 18436, 16, 103,4-132,7 mm CP, Ilha Guará, Baía de Paranaguá. **São Paulo.** MZUSP 808, 1, 64,5 mm CP, Largo Bagerinho, Santos. MZUSP 36519, 3, 54,4-65,2 mm CP, Cananéia. MZUSP 11577, 8, 70,9-80,6 mm CP, Rio Ribeira de Iguape, Iguape. **Sergipe.** MZUSP 11575, 1, 75.29 mm CP, Sergipe.

Venezuela. ANSP 195434, 2, 59,8-60,5 mm CP, Rio Orinoco, near mouth of Rio Arature, ca. km. 53. ANSP 195441, 1, 59,9 mm CP, Boca Grande, shallow river mouth, 17 naut. mi. from Sea Boy, 08°45’00’’N, 60°24’24’’W.

Suriname. USNM 227043, 5, 66,9-75,8 mm CP, Corantijn, Nickerie District, 05°58’N, 57°01’W. USNM 227049, 6, 67,7-70,8 mm CP, Corantijn River, Nickerie District, 05°50’N, 57°07’W. USNM 227051, 6, 62,4-67,2 mm CP, Corantijn, Nickerie District, 05°34’N, 57°10’W. USNM 227058, 4, 71,2-75,5 mm CP, Corantijn, Nickerie District, 05°38’N, 57°09’W. USNM 227070, 11, 65,1-70,8 mm CP, Corantijn, Nickerie District, 05°44’N,

57°08'W. USNM 227271, 4, 58,9-67,1 mm CP, Corantijn River, River mi. 43 – (start) – near Robertson Island, 05°50'N, 57°07'W. USNM 369316, 10, 61,8-73,8 mm CP, Corantijn river, Nickerie District, 05°53'N, 57°05'W.

Guiana Francesa. USNM 258043, 14, 50,8-66,9 mm CP, Oregon collection. Removed from 186380, 04°00'N, 50°35'W.

Diagnose. *Anchoviella brevirostris* distingue-se de *A. carrikeri*, *A. cayenensis*, *A. guianensis*, *A. juruasanga*, *A. perfasciata* e *A. vaillanti* pela origem da nadadeira anal na vertical que passa aproximadamente no ponto médio da base da nadadeira dorsal, não ultrapassando a vertical que passa pela margem posterior da base do penúltimo raio da nadadeira dorsal (vs. vertical que passa pela margem anterior da base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente). Distingue-se de *A. analis*, *A. elongata* e *A. lepidentostole* pela margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 9,0% do CP (vs. margem posterior da maxila superior na vertical entre as margens anterior e posterior da pupila em *A. juruasanga*; margem posterior da maxila superior situada além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por mais de 11,9% do CP nas demais). Distingue-se de *A. manamensis*, *Anchoviella* sp. “Peru” e *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica” por 20 a 27 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (vs. 15-21). Distingue-se também de *A. balboae* por 13 a 16 raios ramificados na nadadeira anal (vs. 20-24) e de *A. jamesi* por 12 a 15 raios ramificados na nadadeira dorsal (vs. 9-12).

Redescrição. Dados morfométricos de 74 exemplares medidos e contados dos 1.129 exemplares analisados estão listados na **Tabela 7**. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical sob a extremidade posterior da narina posterior, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, aproximadamente reto do último ponto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do osso dentário, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira anal, póstero-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, extremidade posterior da maxila superior

arredondada. Focinho curto, arredondado lateralmente. Olhos localizados em posição dorsal à longitudinal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis em vista ventral e dorsal. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *panamensis*. Narinas confluentes lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior arredondada, situada na vertical que passa pela margem posterior da órbita ou estendendo-se além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 9,0% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente 15,9 a 25,0% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 14 (1), 15 (11), 16 (22), 17 (12), 18 (13)* ou 19 (2) no ramo superior, 20 (1), 21 (2), 22 (5), 23 (7), 24 (8), 25 (15), 26 (18)* ou 27 (5) no ramo inferior, 36 (1), 37 (4), 38 (3), 39 (4), 40 (7), 41 (14), 42 (14)*, 43 (6), 44 (5), 45 (2) ou 46 (1) no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 15,4 a 25,7% do CC.

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides.

Vértebras 41 (4), 42 (1); 21 (5) abdominais, 20 (4), 21 (1) caudais.

Nadadeira dorsal ii (6)*, iii (11), 12 (9), 13 (5), 14 (1) ou 15(1)* raios. Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal mais próxima da extremidade do focinho do que da base da nadadeira caudal. Nadadeira anal ii (5), iii (10)*, 13 (1), 14 (2), 15 (6), 16 (6) ou 17 (1)* raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos, margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada na vertical que passa aproximadamente pelo ponto médio da base da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente, não ultrapassando a vertical que passa pela base do último raio da nadadeira anal. Nadadeira peitoral i, 12 (3), 13 (40) ou 14 (18)* raios; raios externos mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa podendo ou não alcançar a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica, na maioria dos exemplares observados não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (65)*; origem do raio mais externo situada anteriormente à vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante

captura ou armazenamento. Base do raio mais externo da nadadeira pélvica mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira anal que da base do primeiro raio da nadadeira peitoral. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Corpo de pálido a amarelado. Faixa lateral de pálida a prateada, ausente em parte dos exemplares preservados, quando presente estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedúnculo caudal; sua maior largura cerca de 33,6% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira peitoral, aumentando posteriormente, para cerca de 43,7% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira anal. Pontos pretos presentes no topo da cabeça, nadadeiras dorsal, anal e caudal e em duas barras verticais paralelas na nadadeira caudal, ausentes em alguns dos exemplares preservados. Iris e regiões pós-orbital, gular e dos infra-orbitais com retenção de guanina.



Figura 17. *Anchoiella brevirostris* (Günther, 1868), sítipo, BMNH 1840.2.16.27, 72,3 mm CP. Fotografia de Marina Loeb.



Figura 18. *Anchoiella brevirostris* (Günther, 1868), material não tipo, MZUSP 18511, 65,1 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).

Etimologia. O epíteto "brevirostris" refere-se ao focinho curto, característico da espécie. O termo latino é a junção de "brevis" que significa curto e "rostris" que significa focinho ou rostro.

Distribuição e hábitat. *Anchoiella brevirostris* ocorre em ambiente marinho, de água salobra ou dulcícola, no Atlântico Ocidental sul e central, podendo penetrar no baixo curso de rios costeiros. No presente estudo foram analisados exemplares da Venezuela (bacia do Rio Orinoco),; da bacia do Rio Corantijn, Suriname; da Guiana Francesa; e do Brasil, na costa do Amapá, Pará, Alagoas, Sergipe, Bahia, São Paulo e Paraná (Figura 19).



Figura 19. Distribuição geográfica de *Anchoiella brevirostris* (Günther, 1868) com base nos exemplares analisados. (estrela preta = sítipos, pontos pretos com região central em branco = material não-tipo).

Biologia. Segundo Paiva Carvalho (1941) a espécie alimenta-se de algas planctônicas e atinge de 7 a 9 cm de CP no litoral Sul de São Paulo e Rio Ribeira do Iguape, no entanto, não foram encontradas mais informações sobre a biologia da espécie.

Comentários. *Anchoiella brevirostris* possui o comprimento da maxila superior semelhante ao de *A. balboae*, *A. guianensis*, *A. jamesi* e *A. manamensis* (Figura 15) e o posicionamento da origem da nadadeira anal e da nadadeira dorsal semelhantes aos de *A. analis*, *A. balboae*, *A. elongata*, *A. jamesi*, *A. lepidentostole*, *A. manamensis*, *Anchoiella* sp. “Peru” e

Anchoviella sp. “Bacia Amazônica”. *A. balboae*, *A. jamesi* e *A. manamensis*. O número de rastros branquiais presentes no primeiro arco branquial diferencia *A. jamesi* e *A. manamensis* de *A. brevirostris*, no entanto, o número de raios ramificados na nadadeira anal diferencia *A. balboae* de *A. brevirostris* (Tabela 5).

Foram analisados ambos os sítios do lote BMNH 1840.2.16.27. O exemplar de 72,3 mm de CP será selecionado como lectótipo posteriormente para publicação da redescrição de *A. brevirostris*. O exemplar de 73,1 mm de CP, por sua vez, será selecionado como paralectótipo.

Tabela 7. Dados morfométricos de *Anchoiella brevirostris* (Günther, 1868) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caráteres morfométricos	Lectótipo	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	72,3	74	18,1	81,6	59,8	-
Comprimento da cabeça (mm)	15,7	74	3,8	17,0	13,3	-
Porcentagem do comprimento padrão						
Altura do corpo	18,0	74	13,9	22,0	17,7	1,8
Altura do pedúnculo caudal	8,2	74	6,8	11,3	8,9	0,8
Comprimento da base da nadadeira dorsal	13,6	72	10,6	15,5	13,3	1,0
Comprimento da base da nadadeira anal	14,5	74	12,3	19,1	15,2	1,4
Comprimento da nadadeira peitoral	-	67	6,7	14,0	12,2	1,9
Comprimento da nadadeira pélvica	8,3	64	3,7	13,9	8,7	2,0
Distância pré-peitoral	22,4	73	1,5	26,5	22,0	1,4
Distância pré-pélvica	44,3	74	38,5	44,6	41,5	1,5
Distância pré-dorsal	49,7	73	44,5	52,6	49,4	1,4
Distância pré-anal	61,9	73	55,0	64,4	60,6	1,5
Comprimento da escama axilar peitoral	-	38	4,8	11,9	9,4	1,6
Comprimento da escama axilar pélvica	-	22	3,3	8,8	6,2	1,7
Comprimento da cabeça	21,7	74	18,1	26,4	22,2	1,5
Porcentagem do comprimento da cabeça						
Comprimento do focinho	21,7	73	13,8	23,8	18,7	2,8
Comprimento da maxila superior	61,0	72	52,4	62,6	57,1	2,5
Altura do maxilar	11,2	23	8,9	15,3	12,3	1,6
Diâmetro orbital	33,4	74	28,1	38,0	32,2	2,5
Distância pós-orbital	44,2	74	40,0	51,6	46,4	2,6
Distância Interorbital	21,3	74	16,2	26,0	21,6	2,0

***Anchoviella carrikeri* Fowler, 1940**

Tabela 8, Figuras 20 a 24

Anchoviella carrikeri Fowler, 1940:73, fig.28 [localidade-tipo: Mouth of Río Chapare, Cochabamba, Bolívia].—Fowler, 1948:20, fig. 12 [em lista de peixes de água doce do Brasil].—Campos, 1942:205, fig. 18 [citação da descrição de Fowler, 1940].—Fowler, 1973:329 [catálogo de peixes do mundo].—Böhlke, 1984:100 [informações sobre o material tipo].—Ortega & Vari, 1986:6 [em lista de peixes dulcícolas do Peru].—Whitehead *et al.*, 1988:329 [diagnose, biologia e distribuição].—Kullander & Ferraris, 2003:40 [em lista de peixes de água doce das Américas do Sul e Central].—Menezes & Figueiredo, 2003:39 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Loeb, 2012:18 [material comparativo].

Holótipo. ANSP 68980, 1, 54,5 mm CP, Boca Chapare, Cochabamba, Bolívia.

Parátipo. ANSP 69020, 1, diafanizado, Boca Chapare, Cochabamba, Bolívia.

Exemplares não-tipo. Brasil. Amazonas. MZUSP 75538, 14, 53,7-65,4 mm SL, ressaca da Ilha da Marchantaria. MZUSP 75542, 11, 48,3-64,2 mm CP, ressaca da Ilha da Marchantaria. **Madeira.** MZUSP 34937, 1, 49,2 mm CP, Rio Madeira, Calama. **Negro.** MZUSP 29117, 7, 22,5-17,1mm CP, Rio Negro, Ilha de Cumuru. MZUSP 113515, 180, 30,9-33,4 mm CP, Igarapé Pretinho, afluente do Igarapé Caicubi, afluente do Rio Jufari, na Vila de Caicubi, Caracaraí, 01°01'46"S 62°06'06"W. INPA 8497, 8, 22,9-30,2 mm CP, Rio Negro, entre Tarumã-Açu e Tarumã Mirim, Manaus. MZUSP 112633, 32, 20,6-21,3 mm CP, Praia do Anari, Rio Jufari, 01°06'23"S 62°04'59"W. **Parauari-Maués-açu.** MZUSP 7391, 1, 28,0 mm SL, Rio Maués. **Purus.** INPA 28722, 15, 23,5-27,4 mm CP, Rio Caetano, Uauaçu, Beruri. **Tefé.** MZUSP 29109, 50, 32,5-38,6 mm CP, Rio Tefé, Mastro, praia-capim. MZUSP 29089, 2, 55,7-66,1 mm CP, Rio Tefé, Araná-tuba. **Tocantins.** ANSP 180397, 5, 49,0-34,5 mm CP, Lagoa Água Branca (Tocantins Dr.), Fazenda Água Branca, 11°49'20"S 48°38'40"W. MZUSP 95062, 16, 30,6-31,3 mm SL, afluente da margem direita do Rio Tocantinzinho, na região da UHE Serra da Mesa, 14°08'46"N, 48°02'52"W. **Xingu.** MZUSP 956922, 36, 25,1-27,0 mm SL, Ribeirão da Anta e lagoa marginal em sua foz no Rio Culuene, 13°30'53"N, 53°05'34"W.

Venezuela. MZUSP 114023, 2, 27,2-27,3 mm CP, Rio Orinoco, near confluence with Rio Atabapo, long narrow beach between channel and laguna, 04°02'48"S 67°42'17"W. ANSP 166698, 6, 42,2-60,8 mm CP, Rio Orinoco basin, Soledad, L. Terecaya, 08°11'30"N,

63°27'20"W. ANSP 166700, 5, 55,0-64,4 mm CP, Rio Orinoco, Soledad, L. Terecaya, 08°11'30"N, 63°27'20"W. ANSP 166699, 7, 62,3-69,6 mm CP, Orinoco river basin, Soledad, L. Terecaya, 08°11'30"N, 63°27'20"W. ANSP 195445, 2, 50,0-52,2 mm CP, Rio Orinoco, laguna on S side of Isla Isabela section between Palua & Ciudad Bolivar, 201 naut. mi. from Sea Buoy, 08°18'43"N, 62°56'52"W. ANSP 166695, 3, 63,8-73,5 mm CP, Rio Orinoco, San Pedro de Tauca, Paramuto, 07°33'05"N, 64°59'50"W. ANSP 195433, 1, 30,7 mm CP, Pools on Cocos, small island N side of Rio Orinoco, opposite Los Castillos, 162.1 naut. mi. from Sea Buoy between Pt. Ordaz and Barrancas, 08°30'42"N, 62°26'06"W. ANSP 166697, 9, 27,3-29,9 mm CP, Rio Orinoco, Soledad, L. Tineo, 08°11'25"N, 63°28'20"W. ANSP 166965, 1, 52,3 mm CP, Rio Orinoco, Soledad, L. Jobera, 08°09'55"N, 63°32'05"W.

Diagnose. *Anchoviella carrikeri* distingue-se de *A. analis*, *A. balboae*, *A. brevirostris*, *A. elongata*, *A. jamesi*, *A. lepidentostole*, *A. manamensis*, *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica” e *Anchoviella* sp. “Peru” pela origem da nadadeira anal na vertical que passa pela margem anterior da base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente (*vs.* origem da nadadeira anal na vertical que passa aproximadamente pelo ponto médio da base da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente, não ultrapassando, entretanto, a vertical que passa pela margem posterior da base do penúltimo raio da nadadeira dorsal). Distingue-se de *A. guianensi* e *A. juruasanga* pela margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 15,8 a 24,2% do CC (*vs.* margem posterior da maxila superior na vertical entre as margens anterior e posterior da pupila em *A. juruasanga*; margem posterior da maxila superior na vertical que passa pela margem posterior da órbita, ou mais posteriormente, além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 9,0% do CC em *A. guianensis*). Distingue-se de *A. cayenensis* e *A. perfasciata* por 18 a 22 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (*vs.* 25 a 35). Distingue-se ainda de *A. vaillanti* pelos canais sensoriais do tipo *panamensis* na região pós-orbital e 12 a 19 raios ramificados na nadadeira anal (*vs.* canais sensoriais do tipo *walkeri* na região pós-orbital e 17 a 22 raios ramificados na nadadeira anal).

Redescrição. Dados morfométricos de 30 exemplares medidos e contados dos 414 exemplares analisados estão listados na **Tabela 8**. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical sob a extremidade posterior da narina posterior, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira dorsal,

pósterio-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, aproximadamente reto do último ponto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do osso dentário, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira anal, pósterio-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho curto, levemente pontudo lateralmente. Olhos localizados em posição dorsal à longitudinal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis em vista ventral e dorsal. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *panamensis*. Narinas confluentes lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior arredondada, além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 15,8 a 24,2% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente 14,8 a 16,1% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 12 (6), 13 (4), 14 (4)* ou 15 (1) no ramo superior, 18 (3), 19 (9), 20 (2) ou 22 (1)* no ramo inferior, 30 (2), 31 (3), 32 (4), 33 (3), 34 (2) ou 36 (1)* no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 14,8 a 16,1% do CC.

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides.

Vértebras 39 (1); 20 (1) abdominais, 19 (1) caudais.

Nadadeira dorsal ii (5) ou iii (20)*, 8(1), 9 (14), 10 (7) ou 11 (3)* raios. Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal mais próxima da base da nadadeira caudal que da extremidade do focinho. Nadadeira anal iii (25)*, 12 (1), 13 (5), 14 (9)*, 15 (4), 16 (1), 18 (3) ou 19 (2) raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada na vertical que passa pela margem anterior da base do último raio da nadadeira dorsal ou mais posteriormente, além da vertical que passa pela margem posterior da base do último raio da nadadeira dorsal por até 1,5% do CP. Nadadeira peitoral i, 9 (20), 10 (3) ou 11 (1)* raios; raios externos mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa podendo ou não alcançar a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica, na maioria dos exemplares observados não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama

axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (25)*; origem do raio mais externo situada anteriormente à vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do raio mais anterior da nadadeira pélvica mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira peitoral que da origem da nadadeira anal. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Corpo de pálido a amarelado. Faixa lateral de pálida a prateada, ausente em parte dos exemplares preservados, quando presente estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedúnculo caudal; sua maior largura cerca de 22,4% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira peitoral, aumentando posteriormente, para cerca de 26,5% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira anal. Pontos pretos presentes no topo da cabeça, nadadeiras dorsal, anal e caudal e em duas barras verticais paralelas na nadadeira caudal, ausentes em alguns dos exemplares preservados. Iris e regiões pós-orbital, gular e dos infra-orbitais com retenção de guanina.



Figura 20. *Anchoviella carrikeri* Fowler, 1940, holótipo, ANSP 68980, 54,5 mm CP. Fotografia de Mark Sabaj Perez.

Etimologia. O nome "carrikeri" foi selecionado em homenagem a um dos coletores da série-tipo de *A. carrikeri*, M.A. Carriker.

Distribuição e hábitat. *Anchoviella carrikeri* ocorre em água doce nas bacias Amazônica e do Rio Orinoco. No presente estudo foram analisados exemplares coletados em diversas localidades do Rio Orinoco, na Venezuela e na bacia Amazônica, no Brasil, nas bacias do

Rio Amazonas, Rio Japurá, Rio Parauari-Maués-Açu, Rio Purus, Rio Tapajós, Rio Tefé, Rio Tocantins, Rio Trombetas e Rio Xingu (Figura 21).

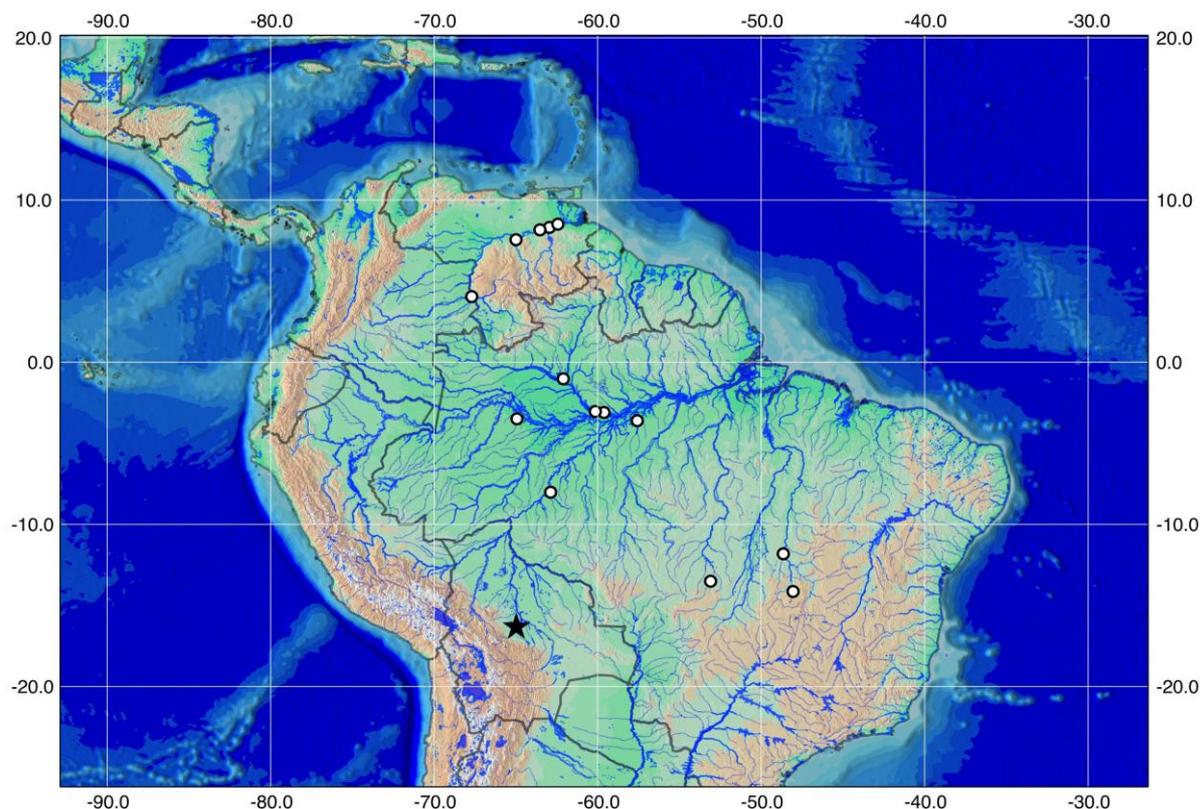


Figura 21. Distribuição geográfica de *Anchoviella carrikeri* Fowler, 1940 com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipo).

Biologia. Não foram encontrados dados sobre a biologia de *A. carrikeri*.

Comentários. Fowler (1940) citou a presença de 14 a 15 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial dos exemplares analisados de *A. carrikeri*. Whitehead *et al.* (1988) citou a presença de 20 a 24 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial da mesma espécie, considerando o valor apresentado por Fowler (1940) como um erro. De fato, a análise do holótipo da espécie revelou a presença de 22 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial e, a análise de material adicional revelou a variação de 18 a 22 rastros branquiais.

Os valores do comprimento da maxila superior e de raios ramificados na nadadeira anal de *A. carrikeri* apresentam certa variação, mas não foi observada descontinuidade morfológica destes dados nos exemplares analisados que permitisse a existência de dois

grupos distintos que possibilitariam o reconhecimento de uma nova espécie, como exemplificado pelo gráfico da relação entre o comprimento absoluto da maxila superior e o comprimento da cabeça (Figura 22).

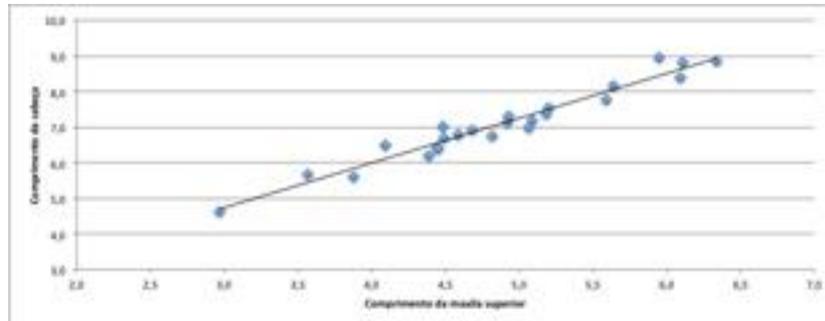


Figura 22. Relação entre o comprimento absoluto da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de *Anchoviella carrikeri* Fowler, 1940.

Fowler (1940) apontou semelhanças morfológicas entre *A. carrikeri* e *A. brevirostris* considerando, no entanto, ambas espécies como válidas. No entanto, *A. carrikeri* e *A. brevirostris* apresentam diferente posicionamento da origem da nadadeira anal em relação à nadadeira dorsal e diferente posicionamento da origem da nadadeira anal em relação à nadadeira dorsal.

A. carrikeri apresenta semelhanças morfológicas com relação a *Anchoviella guianensis* e *Anchoviella vaillanti*. *A. guianensis*, espécie com distribuição simpátrica à de *A. carrikeri*, apresenta semelhante posicionamento da origem da nadadeira anal em relação à nadadeira dorsal, porém, o comprimento da maxila superior é diferente (Figura 23). *A. vaillanti* apresenta semelhante comprimento da maxila superior (Figura 24) e posicionamento da origem da nadadeira anal em relação à nadadeira dorsal. Ainda, *A. vaillanti* e *A. carrikeri* apresentam semelhante altura do corpo (Figura 16).

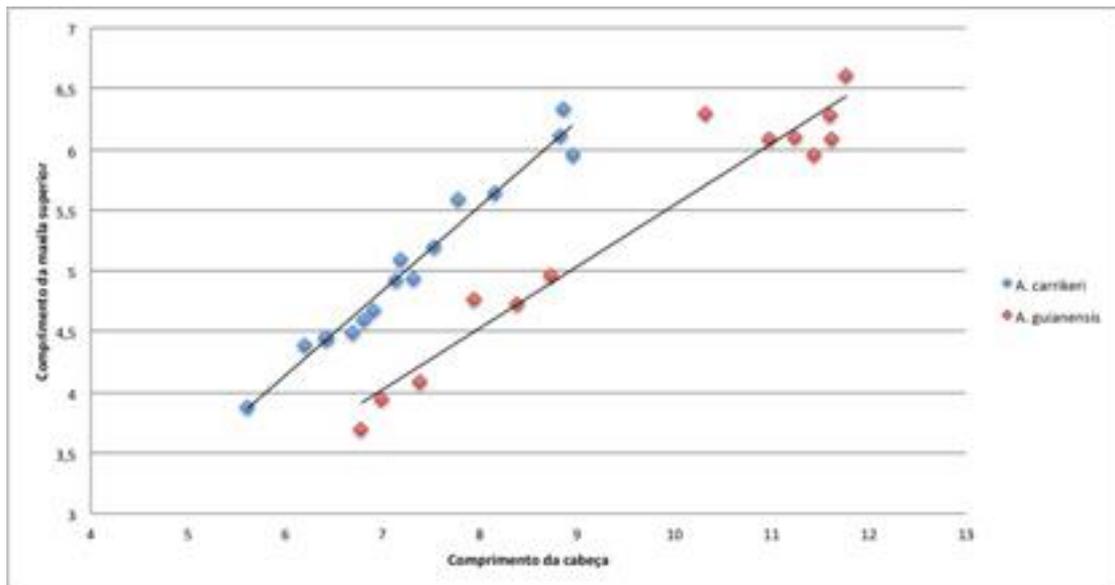


Tabela 8. Dados morfométricos de *Anchoiella carrikeri* Fowler, 1940 (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caráteres morfométricos	Holótipo	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	54,5	30	18,0	54,5	27,7	-
Comprimento da cabeça (mm)	11,9	30	4,6	11,9	7,2	-
Porcentagem do comprimento padrão						
Altura do corpo	19,6	30	15,8	22,5	18,5	1,6
Altura do pedúnculo caudal	10,0	30	7,8	16,7	9,6	1,5
Comprimento da base da nadadeira dorsal	11,0	30	10,5	15,1	12,2	1,3
Comprimento da base da nadadeira anal	14,6	30	14,6	21,6	17,2	1,8
Comprimento da nadadeira peitoral	15,5	29	7,0	16,5	13,7	1,9
Comprimento da nadadeira pélvica	12,0	30	7,4	15,5	11,1	2,2
Distância pré-peitoral	22,0	30	22,0	29,7	26,0	1,5
Distância pré-pélvica	37,8	30	37,8	48,8	44,5	2,1
Distância pré-dorsal	48,6	30	48,6	56,5	53,7	2,3
Distância pré-anal	61,3	27	57,9	66,4	63,0	2,0
Comprimento da escama axilar peitoral	-	8	3,6	8,7	5,8	1,9
Comprimento da escama axilar pélvica	-	2	2,7	2,9	2,8	0,2
Comprimento da cabeça	21,8	30	21,8	30,0	26,1	1,4
Porcentagem do comprimento da cabeça						
Comprimento do focinho	15,9	29	12,6	21,3	15,9	2,1
Comprimento da maxila superior	64,3	26	62,5	72,4	68,2	3,1
Diâmetro orbital	33,3	24	23,9	32,4	27,4	2,2
Distância pós-orbital	49,1	26	50,2	59,2	54,2	2,9
Distância Interorbital	26,1	29	20,0	29,5	25,0	2,2

***Anchoviella cayenensis* (Puyo, 1945)**

Tabela 9 e 10, Figuras 25 a 28

Stolephorus cayenensis Puyo, 1945:101, fig. 1-I [localidade-tipo: “rivière Cayenne à hauteur de la pointe Macouria, à environ quatre kilomètres de son embouchure” (=Rio Cayenne em Macouria, à cerca de quatro quilômetros de sua boca), assinalado também para “rivière Mahury et le fleuve Kourou”; hábito estuarino].—Puyo, 1949:157, fig.80 [redescrição].

Anchoviella victoriae Hildebrand & Carvalho, 1948:292, fig. 3 [Vitória, Brasil].—Carvalho, 1951:51, fig. 1 [redescrição].—Santos, 1952:75 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Menezes, 1974:216 [dado do holótipo].

Anchoviella cayenensis Hildebrand, 1964:212 [nova designação genérica; redescrição].—Whitehead, 1973:161, Fig. 61 e 62 [descrição baseada em um único exemplar do Suriname; sinonímia subjetiva de *Anchoviella victoriae*].—Whitehead & Bauchot, 1986:49 [Informações sobre exemplares da série-tipo].—Camargo & Isaac, 2001:140 [em lista de peixes estuarinos do norte do Brasil].—Whitehead *et al.*, 1988:330 [diagnose, biologia e distribuição; sinonímia subjetiva de *A. perfasciata*].—Kullander, & Ferraris Jr. 2003:40 [em lista de peixes de água doce das Américas do Sul e Central].—Menezes & Figueiredo, 2003:39 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Nizinski & Munroe, 2003:766 [em lista de peixes do Atlântico Ocidental central].—Loeb, 2012:18 [material comparativo].—Loeb & Figueiredo, 2014:35 [material comparativo].

Síntipos. Whitehead (1973) citou buscas pelo material analisado por Puyo no Museu de História Natural de Paris. Whitehad & Bauchot (1986) reforçam que os síntipos não foram encontrados nos Museus de História Natural de Paris e de Toulouse. A localidade-tipo dos síntipos é “rivière Cayenne à hauteur de la pointe Macouria, à environ quatre kilomètres de son embouchure” (=Rio Cayenne em Macouria, à cerca de quatro quilômetros de sua boca).

Exemplares não-tipo. Brasil. Alagoas. UFBA 06688, 2, 114,1-114,6 mm CP, Rio São Francisco na vizinhança de Piaçabuçu. **Bahia.** UEFS 6887, 1, 22,7 mm CP, Rio Massangano at Céu Aberto farm, Caravelas. UEFS 9860, 2, 94,4-94,4 mm CP, Praia do Malhado, Ilhéus. UEFS 12712, 4, 123,3-123,4 mm CP, Ponta da Tulha, Ilhéus. MZUSP 11580, 1, 79,3 mm CP, Praias do Malhado e Malhadinho, Ilhéus. MZUSP 11583, 1, 103,4 mm CP, Praia do Pontal, Ilhéus. Ceará: BMNH 1988.2.29, 2, 92,9-96,3 mm CP, Fortaleza. **Espírito Santo.** CAS 53938, 3, 102,6-106,1 mm CP, Praia Santa Helena, Vitória. USNM 143901, 1, 97,3 mm

CP, Vitória. USNM 143902, 3, 90,0-93,0 mm CP, Vitória. **Rio de Janeiro**. MZUSP 109205, 1, 127,7 mm CP, rio Paraíba do Sul, São Fidélis, 21°38'00"S, 41°45'30"W. **Sergipe**. MZUSP 11579, 1, 85,2 mm CP, Aracaju. MZUSP 113730, 2, 118,6-122,7 mm CP, Rio São Francisco, Penedo, Alagoas, Brasil.

Guiana Francesa. MNHN 19-3-3-2, 1, 98,5 mm CP, M. Guyane infremer.

Diagnose. *Anchoviella cayenensis* distingue-se de suas congêneres exceto *A. perfasciata*, por 28 a 35 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (vs. 12 a 27). Distingue-se ainda de *A. perfasciata* por 11 a 14 raios ramificados na nadadeira anal (vs. 14 a 16).

Redescrição. Dados morfométricos de 17 exemplares medidos e contados dos 45 exemplares analisados estão listados na **Tabela 10**. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical sob a extremidade posterior da narina posterior, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, aproximadamente reto do último ponto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do osso dentário, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira anal, póstero-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho curto, pontudo lateralmente. Olhos localizados em posição dorsal à longitudinal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis em vista ventral e dorsal. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *panamensis*. Narinas confluentes lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior arredondada, situada na vertical que passa pela margem posterior da órbita ou estendendo-se além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 11,0 a 18,7% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arrançados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente 14,8 a 23,3% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 20 (1), 21 (2),

22 (4), 23 (3), 24 (2), 25 (4) ou 27 (1) no ramo superior, 28 (2), 29 (3), 30 (2), 31 (4), 32 (1), 33 (1), 34 (2) ou 35 (2) no ramo inferior, 49 (1), 50 (2), 51 (1), 52 (1), 53 (1), 54 (3), 55 (2), 56 (3), 57 (2), 59 (1) ou 61 (1) no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 16,7 a 21,5% do CC.

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides. 41 (1), 42 (1) séries transversais de escamas na linha longitudinal.

Nadadeira dorsal iii (15), 8 (1), 9 (1), 10 (1), 12 (9) ou 13 (3) raios. Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal mais próxima da extremidade do focinho que da base da nadadeira caudal. Nadadeira anal iii (15), 11 (2), 12 (3), 13 (9) ou 14 (1) raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada além da vertical que passa pela base do último raio da nadadeira dorsal por até 2,0% do CP. Nadadeira peitoral i, 13 (1), 14 (12) ou 15 (4) raios; raios externos mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa podendo ou não alcançar a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica, na maioria dos exemplares observados não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (17); origem do raio mais externo situada anteriormente à vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do raio mais externo da nadadeira pélvica mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira peitoral que da origem da nadadeira anal. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Corpo de pálido a amarelado. Faixa lateral de pálida a prateada, ausente em parte dos exemplares preservados, quando presente estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedúnculo caudal; sua maior largura cerca de 40% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira peitoral, aumentando posteriormente, para cerca de 55% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira anal. Faixa lateral escura e estreita acima da faixa prateada, presente em alguns exemplares, estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedúnculo caudal, sua maior largura de cerca de 5% da

altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira peitoral. Pontos pretos presentes no topo da cabeça, ao longo do perfil dorsal, da origem da cabeça à nadadeira caudal, ao longo da base da nadadeira dorsal, e nas nadadeiras dorsal e caudal, ausentes em alguns dos exemplares preservados. Iris e regiões pós-orbital, gular e dos infra-orbitais com retenção de guanina.



Figura 25. *Anchoiella cayenensis* (Puyo, 1945), material não-tipo, MNHN 19-3-3-2, 98,5 mm CP. Fotografia de Marina Loeb.



Figura 26. *Anchoiella cayenensis* (Puyo, 1945), material não-tipo, MZUSP 11582, 95,9 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).

Etimologia. O nome "cayenensis" refere-se à localidade-tipo, rio Cayenne, Guiana Francesa.

Distribuição e hábitat. *Anchoiella cayenensis* foi descrita da boca do Rio Cayenne, ambiente de água salobra situado na região de Cayenne, Guiana Francesa. A espécie foi também registrada na boca do Rio Coppename, Suriname, no litoral do Amapá e na Ilha de Marajó, Brasil por Whitehead (1973) e Camargo & Isaac (2001). No presente estudo foram analisados exemplares coletados na costa do Atlântico Ocidental sul nos Estados de Sergipe, Alagoas, Bahia, Espírito Santo e Rio de Janeiro, no Brasil e na Guiana Francesa (Figura 27).

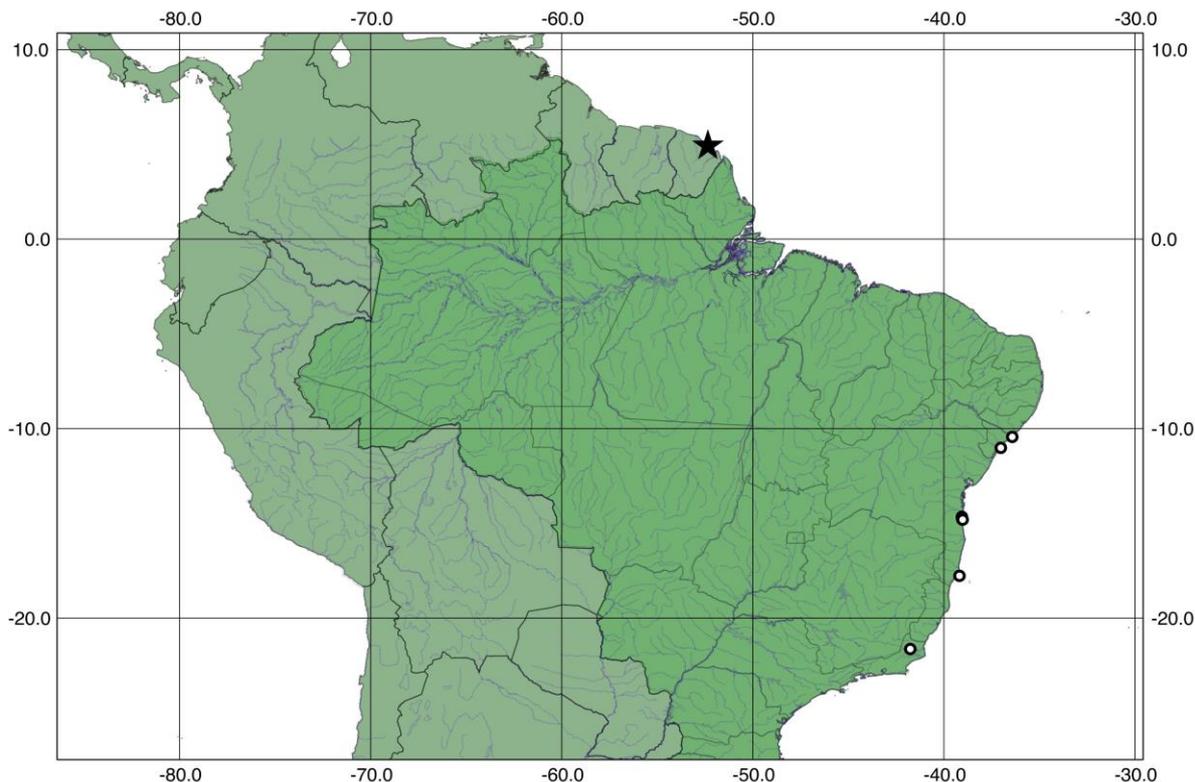


Figura 27. Distribuição geográfica de *Anchoviella cayenensis* (Puyo, 1945) com base nos exemplares analisados (estrela preta = localidade-tipo, pontos pretos com região central em branco = material não-tipo).

Biologia. Segundo Puyo (1945, 1949) e Whitehead *et al.* (1988) *A. cayenensis* parece ser uma espécie rara. (Puyo (1945) cita o nome comum da espécie, dado por pescadores locais de Cayenne, como “jamais goûté” (= “nunca degustada”), expressão que faz referência à raridade da espécie.

Não foram encontrados dados sobre a biologia da espécie.

Comentários. *Anchoviella cayenensis* foi descrita por Puyo (1945) com base no exame de três exemplares, um da região do Rio Cayenne em Macouria e outros dois do Rio Mahury e Rio Kourou na região de Kourou. Ambas localidades são bastante próximas da foz destes rios, em ambiente estuarino. O material analisado por Puyo foi depositado no Musée d'Histoire Naturelle (MNHN), entretanto, o material tipo da espécie foi perdido. Whitehead (1973) listou as espécies de Clupeóides registradas na Guiana, citando *A. cayenensis* e forneceu uma redescrição de *A. cayenensis* com base na análise de um exemplar do Suriname

(RMNH 26294) e oito exemplares da Ilha de Marajó, mas não foi designado um neótipo da espécie.

Foram realizadas buscas pelo exemplar descrito em Whitehead (1973) como *A. cayenensis* proveniente do Suriname, no entanto, o lote não foi encontrado. O indivíduo do lote analisado na coleção de peixes do MNHN (MNHN 19-3-3-2), portanto, é considerado o neótipo de *A. cayenensis* para a publicação da revisão taxonômica de *Anchoviella*. Whitehead *et al.* (1988) citou a presença de similaridades morfológicas entre *A. cayenensis* e *Anchoviella perfasciata*. De fato, ambas apresentam similaridades morfológicas mas foi detectada diferença com relação ao número de raios na nadadeira anal e comprimento da maxila superior entre os exemplares pertencentes às duas espécies (Tabela 9 e Figura 28).

Tabela 9. Frequência absoluta do número de raios ramificados presentes na nadadeira anal de *Anchoviella cayenensis* (Puyo, 1945) e *Anchoviella perfasciata* (Poey, 1860).

Raios ramificados na nadadeira anal	11	12	13	14	15	16
<i>A. cayenensis</i>	2	3	9	1		
<i>A. perfasciata</i>				7	4	2

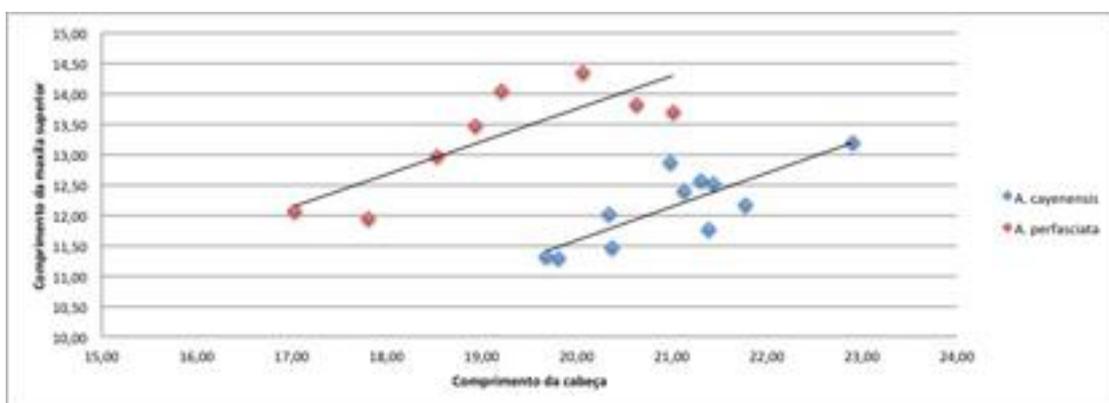


Figura 28. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de *Anchoviella cayenensis* (Puyo, 1945) e *Anchoviella perfasciata* (Poey, 1860).

Foram observadas similaridades morfológicas ainda entre *A. cayenensis* e *E. eurystole*. Whitehead (1943, 1973) e Whitehead *et al.* (1988) citam como características diagnósticas de *E. eurystole*, a maxila não ultrapassando a margem do supra-maxilar posterior, sua extremidade arredondada não alcançando o pré-opérculo, 28 a 31 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial, rastros branquiais ausentes na

margem externa do terceiro arco branquial, pseudobrânquia longa, alcançando o opérculo, nadadeira anal com 13 a 15 raios ramificados, sua origem um pouco atrás do último raio da dorsal. Segundo Whitehead *et al.* (1988) as espécies pertencentes à *Engraulis* apresentam ainda a pseudobrânquia maior que o diâmetro orbital (exceto *Engraulis mordax* Girard, 1854) (vs. pseudobrânquia menor que o diâmetro orbital em *Anchoviella*) e de 27 a 45 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (vs. 25 a 31 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial nos exemplares analisados de *A. perfasciata*). *A. cayenensis*, no entanto, apresenta rastros branquiais na margem externa do terceiro arco branquial e a pseudobrânquia menor que o diâmetro orbital. Cabe citar porém, que o tamanho da pseudobrânquia foi contestado como caráter diagnóstico de *A. perfasciata* no presente estudo.

Tabela 10. Dados morfométricos de *Anchoiella cayenensis* (Puyo, 1945) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caráteres morfométricos	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	19	84,2	127,7	97,3	-
Comprimento da cabeça (mm)	19	19,7	27,4	21,7	-
Altura do corpo	19	14,8	19,9	17,4	1,1
Altura do pedúnculo caudal	19	7,5	10,2	8,8	0,7
Comprimento da base da nadadeira dorsal	19	9,6	12,8	11,6	0,8
Comprimento da base da nadadeira anal	19	9,4	13,4	10,9	0,9
Comprimento da nadadeira peitoral	19	7,7	15,2	9,9	1,5
Comprimento da nadadeira pélvica	19	9,0	18,0	15,4	2,3
Distância pré-peitoral	19	20,1	25,4	22,9	1,4
Distância pré-pélvica	18	40,4	45,3	42,9	1,3
Distância pré-dorsal	18	49,6	54,7	51,9	1,5
Distância pré-anal	19	64,8	71,8	67,7	2,3
Comprimento da escama axilar peitoral	15	12,4	15,0	14,1	0,8
Comprimento da escama axilar pélvica	5	3,9	9,7	7,9	2,7
Comprimento da cabeça	19	20,6	25,0	22,2	1,2
Porcentagem do comprimento da cabeça					
Comprimento do focinho	19	11,4	21,4	16,4	2,9
Comprimento da maxila superior	19	53,3	65,5	58,6	3,3
Altura do maxilar	13	4,3	7,7	6,2	1,0
Diâmetro orbital	19	23,5	33,2	29,7	2,9
Distância pós-orbital	19	47,9	57,1	52,2	2,4
Distância Interorbital	19	22,5	27,8	25,0	1,4

***Anchoviella elongata* (Meek & Hildebrand, 1923)**

Tabela 11, Figuras 29 a 32

Anchovia elongata Meek & Hildebrand, 1923:198, fig.2 [localidade-tipo: Mindi Cut (near Gatun), Canal Zone, Panama].—Breder, 1925:141 [Gatun, Canal Zone].—Ibarra & Stewart 1987:8 [em catálogo dos tipos de peixes depositados no FMNH].

Anchoviella elongata Jordan *et al.*, 1930:49 [nova designação genérica; em lista de peixes da Venezuela e Colômbia].—Hildebrand, 1943:126, fig. 54 [redescrição; Puerto Pilon e Porto Bello (=Portobelo), Panamá].—Hildebrand, 1964:223, fig.49 [redescrição].—Gilbert & Kelso, 1971:23 [Tortuguero drainage, Costa Rica].—Dahl, 1971:165, fig.203 [Pasacaballos at mouth of Canal del Dique, Colômbia].—Fowler, 1973:329 [catálogo de peixes do mundo].—Whitehead *et al.* 1988:331 [diagnose, biologia e distribuição].—Cervigón 1992:314 [em lista de peixes da Venezuela].—Greenfield & Thomerson 1997:72 [em lista de peixes dulcícolas de Belize].—Camargo & Isaac 2001:140 [em lista de peixes estuarinos do norte do Brasil].—Nizinski & Munroe 2003:785 [em lista de peixes do Atlântico Ocidental central].—Matamoros *et al.*, 2009:8 [em lista de peixes marinhos de Honduras; Patuca, Gracias a Dios, Atlantic slope].—Angulo *et al.*, 2013:990 [em lista de peixes da Costa Rica].

Holótipo. USNM 81768, 1, 71,2 mm CP, Mindi Cut, Canal Zone, Panama.

Parátipo. USNM 79585, 1, 59,8 mm CP, Mindi Cut, Canal Zone, Panama.

Guatemala. AMNH 31643, 11, 58,4-60,9 mm CP, Rio Tatin, 7 km SW Livingston. BMNH 1975.9.24.26-35, 10, 54,9-67,0 mm CP, Rio Tatin, spring inlet from N. to Rio Dulce (ca. 500 m) near W. end. 7 km SW Livingston.

Panamá. USNM 127607, 10, 52,6-69,5 mm CP, Puerto Pilon, 9.398089, -79.818227. USNM 81746, 1, 62,2 mm CP, Mindi cut, Canal Zone. USNM 82093, 1, 83,1 mm CP, Porto Bello (=Portobelo), 9.555534, -79.658925. CAS 78337, 34, 28,6-68,0 mm CP, Quebrada Nigua into Almirante Bay. CAS 232638, 2, 65,7-73,0 mm SL, Puerto Pilon.

Diagnose. *Anchoviella elongata* distingue-se de *A. carrikeri*, *A. cayenensis*, *A. guianensis*, *A. juruasanga*, *A. perfasciata* e *A. vaillantii* pela origem da nadadeira anal na vertical que passa aproximadamente no ponto médio da base da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente, não ultrapassando, entretanto, a vertical que passa pela margem posterior da base do penúltimo raio da nadadeira anal (vs. origem da nadadeira anal na vertical que passa pela margem

anterior da base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente). Distingue-se de *A. analis*, *A. balboae*, *A. brevirostris*, *A. jamesi* e *A. manamensis* pela margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 19,3 a 28,5% do CP (vs. margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 15,0% do CP). Distingue-se de *Anchoviella* sp. “Peru” e *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica” por 21 a 27 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (vs. 12 a 16). Distingue-se também de *A. lepidentostole* por 10 a 12 raios ramificados na nadadeira peitoral (vs. 12 a 14).

Redescrição. Dados morfométricos de 31 exemplares medidos e contados dos 69 exemplares analisados estão listados na **Tabela 11**. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical sob a extremidade posterior da narina posterior, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, aproximadamente reto do último ponto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do osso dentário, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira anal, póstero-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho curto, levemente pontudo lateralmente. Olhos localizados em posição dorsal à longitudinal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis em vista ventral e dorsal. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *panamensis*. Narinas confluentes lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior arredondada, situada além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 19,3 a 28,5% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente 23,1 a 30,1% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 15 (1), 16 (7), 17 (11)*, 18 (6) ou 19 (1) no ramo superior, 21 (1)*, 22 (1), 23 (4), 24 (9), 25 (7), 26 (2) ou 27 (2) no ramo inferior, 38 (2)*, 39 (2), 40 (5), 41 (5), 42 (6), 43 (3), 44 (2) ou 45 (1) no total.

Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 15,6 a 25,1 % do CC.

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides. 35 (1) ou 37 (1) séries transversais de escamas na linha longitudinal.

Vértebras 38 (1); 19 (1) abdominais, 19 (1) caudais.

Nadadeira dorsal ii (4), iii (22)*, 10 (1), 11 (1), 12 (14)* ou 13 (11) raios. Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da base da nadadeira caudal que da extremidade do focinho. Nadadeira anal iii (27), 18 (1), 19 (2), 20 (7), 21 (13)*, 22 (4) ou 23 (1) raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada na vertical que passa aproximadamente pelo ponto médio da base da nadadeira dorsal. Nadadeira peitoral i, 10 (1), 11 (10) ou 12 (19)* raios; raios externos mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa podendo ou não alcançar a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica, na maioria dos exemplares observados não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (31)*; origem do raio mais externo situada anteriormente à vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do raio mais externo da nadadeira pélvica mais próxima da origem da nadadeira anal que da base do primeiro raio da nadadeira peitoral. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Corpo de pálido a amarelado. Faixa lateral de pálida a prateada, ausente em alguns exemplares preservados, quando presente estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedúnculo caudal, sua maior largura cerca de 20% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira peitoral, aumentando posteriormente, para cerca de 30% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira anal. Pontos pretos presentes no topo da cabeça, nadadeiras dorsal, anal e caudal e em duas barras verticais paralelas na nadadeira caudal, ausentes em alguns exemplares preservados. Iris e regiões pós-orbital, gular e dos infra-orbitais com retenção de guanina.



Figura 29. *Anchoviella elongata* (Meek & Hildebrand, 1923), holótipo, USNM 81768, 71,2 mm CP. Fotografia de Sandra Raredon (USNM).

Etimologia. O nome "elongata" refere-se ao corpo alongado da espécie. Angulo *et al.* (2013) citam como nomes comuns da espécie em Honduras "Anchoveta alargada" e o termo em inglês "Elongate anchovy".

Distribuição e hábitat. *Anchoviella elongata* ocorre em ambiente marinho, de água salobra e dulcícola no Atlântico Ocidental central, podendo penetrar no baixo curso de rios costeiros. No presente estudo foram analisados exemplares coletados na Guatemala e no Panamá (Figura 30).

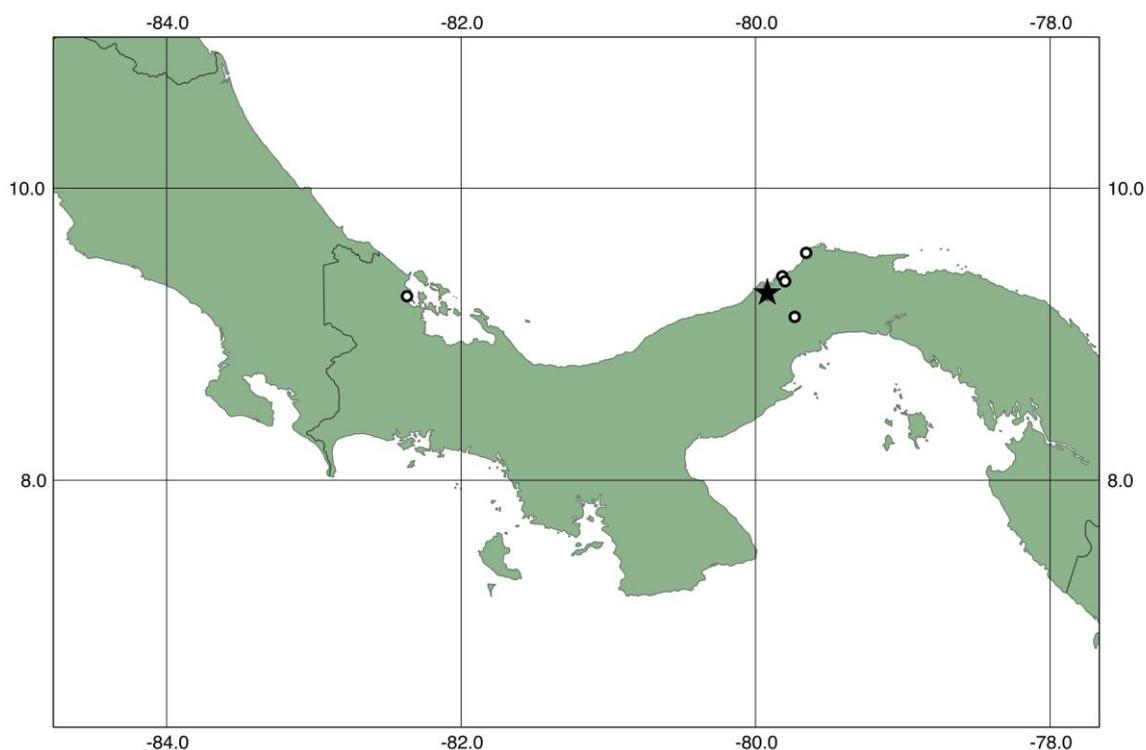


Figura 30. Distribuição geográfica de *Anchoviella elongata* (Meek & Hildebrand, 1923) com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipo).

Biologia. Não foram encontrados dados sobre a biologia da espécie. Whitehead *et al.* (1988) citam que os exemplares da espécie podem ser encontrados em praias e ambientes estuarinos

como lagoas, tolerando uma grande variação na salinidade da água, mas, que no entanto, estes não parecem ocorrer em água doce. Gilbert & Kelso (1971) no entanto, registraram a espécie em água doce. Whitehead *et al.* (1988) citam ainda que *A. elongata* deve contribuir para a pesca artesanal de manjubas local.

Comentários. *A. elongata* e *A. balboae* foram descritas do Atlântico Ocidental central e do Pacífico Oriental central, respectivamente, na latitude do Canal do Panamá. Ambas espécies apresentam caracteres morfológicos semelhantes, principalmente com relação ao posicionamento entre a origem da nadadeira anal e a nadadeira dorsal no entanto, a extensão da maxila superior diferencia facilmente as duas espécies (Figura 31).

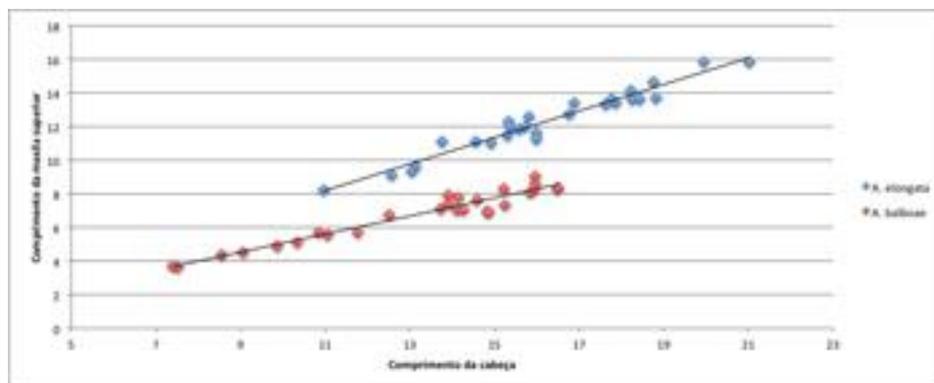


Figura 31. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de *Anchoviella elongata* (Meek & Hildebrand, 1923) e *Anchoviella balboae* (Jordan & Seale, 1926).

A. analis, segunda espécie de *Anchoviella* que ocorre no Pacífico Oriental, também possui o comprimento da maxila superior distinto em relação ao de *A. elongata* e outras características distintas, como o posicionamento entre a origem da nadadeira anal e a nadadeira dorsal e o número de raios ramificados na nadadeira anal.

A localidade-tipo de *A. elongata*, Mindi Cut, não consta atualmente em nenhum mapa da região do canal do Panamá. Ao pesquisar mapas datados da época da descrição original da espécie (Figura 32), no entanto, foram encontrados o Rio Mindi, um pântano chamado Mindi e a Sierra Mindi. A região que compreende os acidentes geográficos cunhados como Mindi acima citados têm atualmente o nome Colón. O Rio Mindi sofreu alterações para a construção do Canal do Panamá e atualmente na mesma região localiza-se um dos braços do Rio Chagres com uma eclusa para acesso ao Lago Gatún.



Figura 32. Mapa anterior à construção do Canal do Panamá, trecho do Atlântico ocidental. Região destacada inclui a Sierra Mindi, o Rio Mindi e o Mindi swamp. Fonte: Harrison, 1857.

Tabela 11. Dados morfométricos de *Anchoviella elongata* (Meek & Hildebrand, 1923) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caráteres morfométricos	Holótipo	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	71,2	29	41,3	82,1	60,8	-
Comprimento da cabeça (mm)	17,8	30	11,0	21,0	16,2	-
Porcentagem do comprimento padrão						
Altura do corpo	17,2	28	15,4	19,3	17,3	1,0
Altura do pedúnculo caudal	8,9	29	7,8	10,1	9,0	0,7
Comprimento da base da nadadeira dorsal	11,2	29	10,9	14,1	12,5	0,8
Comprimento da base da nadadeira anal	20,9	29	20,7	23,7	22,3	0,7
Comprimento da nadadeira peitoral	15,5	29	13,4	17,6	15,9	0,9
Comprimento da nadadeira pélvica	10,1	29	9,0	12,5	10,1	0,7
Distância pré-peitoral	25,4	29	23,4	27,2	25,8	0,8
Distância pré-pélvica	42,6	29	40,5	44,3	42,7	1,0
Distância pré-dorsal	53,5	29	50,6	56,8	53,1	1,3
Distância pré-anal	60,1	29	58,9	62,8	60,9	1,0
Comprimento da escama axilar peitoral	6,7	20	6,4	16,2	9,1	2,8
Comprimento da escama axilar pélvica	-	10	3,4	10,3	6,5	3,1
Comprimento da cabeça	25,1	29	24,5	28,4	26,7	1,0
Porcentagem do comprimento da cabeça						
Comprimento do focinho	19,3	30	11,3	22,3	15,8	2,4
Comprimento da maxila superior	78,9	27	70,2	80,6	75,8	2,7
Altura do maxilar	5,4	30	4,0	6,6	5,3	0,7
Diâmetro orbital	34,6	30	30,5	38,2	35,0	1,6
Distância pós-orbital	46,1	29	43,4	52,6	47,7	2,6
Distância Interorbital	25,5	27	19,8	28,0	23,7	1,7

***Anchoviella guianensis* (Eigenmann, 1912)**

Tabelas 12 e 13, Figuras 33 a 37

Stolephorus guianensis Eigenmann, 1912:447, fig. 5 [localidade-tipo: Bartica Rocks and Morawhanna, Guayana (=Guiana)].

Stoleferus guianensis Eigenmann, 1912:447, fig. 5 [erro de grafia].

Anchovia brevirostris Pearson, 1924:50 [Lago Rogoagua, Bolívia; não a de Günther, 1868].

Anchoviella guianensis Jordan *et al.*, 1930:49 [nova designação genérica, em lista de peixes da Venezuela e Colômbia].—Fowler, 1931:392 [Caño de Guanoco, Venezuela].—Hildebrand, 1943:122, fig. 52 [redescrição; Guiana e Itacoatiara, Amazonas].—Fowler, 1948:20 [em lista de peixes de água doce do Brasil].—Carvalho, 1951:53, fig. 3 [redescrição].—Santos, 1952:74 [Amazonas (Lagoa Grande), Venezuela e Bolívia].—Hildebrand, 1964:217, fig. 217 [redescrição; Rio Demerara, Guiana].—Cervigón, 1966:146 [em catálogo de espécies de peixes marinhos da Venezuela].—Whitehead, 1973:157, fig. 59 e 60 [redescrição; sinonímia subjetiva de *Anchoviella alleni*].—Fowler, 1973:329 [catálogo de peixes do mundo].—Cervigón, 1982:218, fig. 14A [delta do Orinoco].—Ortega & Vari, 1986:6 [em lista de peixes dulcícolas do Peru].—Cervigón, 1987:24, fig.1 [diversas localidades no delta inferior e médio do Orinoco e na altura de Ciudad Bolívar].—Whitehead *et al.*, 1988:332 [diagnose, biologia e distribuição].—Cervigón, 1991:120, fig. 85 [em lista de peixes da Venezuela].—Cervigón, 1992:314 [em lista de peixes da Venezuela].—Planquette *et al.*, 1996:60 [em catálogo de peixes da Guiana].—Camargo & Isaac, 2001:140 [em lista de peixes estuarinos do norte do Brasil].—Kullander & Ferraris, 2003:40 [em lista de peixes de água doce das Américas do Sul e Central].—Menezes & Figueiredo, 2003:39 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Nizinski & Munroe, 2003:786 [em lista de peixes do Atlântico Ocidental central].—Loeb, 2012:18 [material comparativo].

Amplova guianensis Myers, 1940:440 [lista sinonímica, diagnose e comentários; Lagoa Grande, near Óbidos].

Amplova alleni Myers, 1940:441 [Lake Cashiboa, Rio Ucayali, Peru; Gosulima Cocha, Alto Rio Morona e Rio Morona, Peru].—Eigenmann & Allen, 1942:333 [Alto Rio Amazon].

Stolephorus brownii Puyo, 1949:154, fig. 77 [Guiana Francesa].

Anchoviella alleni Hildebrand, 1943:124, fig. 53 [nova designação genérica; redescrição; sinonímia subjetiva de *Stolephorus guianensis* Eigenmann].—Fowler, 1948:18 [em lista de peixes de água doce do Brasil].—Santos, 1952:74 [Amazonas].—Hildebrand, 1964:219, fig. 217 [redescrição].—Fowler, 1973:328 [catálogo de peixes do mundo].—Ortega & Vari,

1986:6 [em lista de peixes dulcícolas do Peru].—Whitehead *et al.*, 1988:324 [diagnose, biologia e distribuição].—Kullander & Ferraris, 2003:40 [em lista de peixes de água doce das Américas do Sul e Central].—Loeb, 2012:17 [material comparativo].

Holótipo. FMNH 53932, 1, 29,7 mm CP, Bartica Rocks (Essequibo basin), Guyana, 6.415016, -58.624291.

Parátipo. CAS 60398, 1, 32,8 mm CP, Guyana (British Guyana), at Morawhanna.

Material não-tipo. Brasil. Amazonas: MZUSP 75533, 188, 34,3-41,7 mm CP, Lago do Castanho, São José, Janauacá. MZUSP 75530, 53, 41,8-60,1 mm CP, Lago do Castanho, São José, Janauacá. MZUSP 75524, 132, 34,0-52,5 mm CP, Lago do Castanho, São José, Janauacá. MZUSP 75529, 127, 39,4-56,3 mm CP, Lago do Castanho, São José, Janauacá. MZUSP 75525, 121, 39,6-46,1 mm CP, Lago do Murumuru, curral de gado, Janauacá. MZUSP 75541, 75, 40,4-44,1 mm CP, Lago do Castanho, São José, Janauacá. MZUSP 75601, 117, 37,9-62,4 mm CP, Lago do Castanho, São José, Janauacá. MZUSP 75557, 219, 18,7-24,2 mm CP, Camaleão, Ilha da Marchantaria. MZUSP 75528, 105, 41,9-48,0 mm CP, Lago Terra Preta, Janauari. MZUSP 75548, 47, 28,5-37,5 mm CP, paraná de Janauacá, entrada do lago Castanho. MZUSP 75547, 81, 31,6-40,6 mm CP, São José, lago do Castanho, Janauacá. MZUSP 75540, 59, 29,2-44,1 mm CP, Lago Janauari, perto da sua desembocadura. MZUSP 75559, 13, 44,0-46,9 mm CP, ressaca da Ilha da Marchantaria. MZUSP 75544, 70, 35,6-42,7 mm CP, ressaca da Ilha da Marchantaria. MZUSP 75539, 21, 40,6-46,0 mm CP, Lago Murumuru, curral de gado, Janauacá. MZUSP 75521, 171, 39,2-42,5 mm CP, Lago Murumuru, curral de gado, Janauacá. MZUSP 75526, 174, 37,5-41,8 mm CP, Lago Murumuru, curral de gado, Janauacá. MZUSP 75532, 138, 36,8-9,7 mm CP, Lago Murumuru, curral de gado, Janauacá. MZUSP 75600, 183, 41,8-53,1 mm CP, Lago do Castanho, São José, Janauacá. MZUSP 75543, 23, 50,8-55,7 mm CP, furo entre lago Murumuru e paraná de Janauacá. MZUSP 75537, 26, 44,4-45,1 mm CP, entrada de Janauari, entre o furo de Paracuuba e lagoa Terra Preta. **Anapu.** MPEG 6140, 14, 50,0-55,0 mm CP, Rio Anapú, baía de Caxiuanã, Melgaço, Estação Científica Ferreira Pena. **Coari.** INPA 8269, 4, 60,4-67,7 mm CP, Coari. **Guamá-Capim.** MPEG 3869, 1, 33,2 mm CP, Baía de Guajará. **Japurá.** MZUSP 11594, 1, 58,6 mm CP, Rio Japurá, cerca de 50 km da foz, Manacabi. MZUSP 99185, 2, 42,4-43,8 mm CP, foz do Rio Japurá, canal do Lago Amanã, 03°25'00"S, 64°40'00"W. MZUSP 103123, 4, 41,8-56,7 mm CP, Rio Japurá, Acanauai, 01°50'00"S, 66°36'00"W. **Negro.** MZUSP 31185, 1, 52,3 mm CP, Rio Negro, Anavilhanas. MZUSP

77450, 1, 42,6 mm CP, Rio Branco, Cachoeira do Bem Querer. MZUSP 31186, 1, 49,3 mm CP, Rio Negro, praia de Urumari, 2 horas acima de Barcelos. MZUSP 29112, 8, 41,9-48,7 mm CP, Rio Negro, Barcelos. MZUSP 11598, 4, 19,8-36,5 mm CP, Rio Branco, Boa Vista. MZUSP 29113, 2, 50,3-52,3 mm CP, Rio Branco. MZUSP 77450, 1, 42,6 mm CP, Rio Branco, Cachoeira do Bem Querer. MZUSP 11596, 4, 48,3-55,6 mm CP, Rio Jauaperi, praia 30 km. acima da boca. CAS 158086, 30, 27,7-49,3 mm CP, Lake Grande into Rio Amazon. CAS 158084, 2, 36,7-37,3 mm CP, Lake Grande into Rio Amazon. **Pará.** MPEG 3892, 2, 24,6-37,1 mm CP, Baía de Marajó, Vigia. **Parnaíba.** MCP 27146, 3, 41,6-42,4 mm CP, Rio Pindaré, a oeste de Santa Inês, na BR 316. UFPB 7865, 1, 41,1 mm CP, Rio Parnaíba, Magalhães de Almeida, 03°18'25"S, 42°05'36"W. UFPB 7866, 2, 44,3-49,0 mm CP, Rio Parnaíba, Magalhães de Almeida, 03°18'25"S, 42°05'36"W. UFPB 7867, 1, 44,7 mm CP, Rio Parnaíba, Correntes, Caxias, 04°33'42"S, 42°52'02"W. **Purus.** MZUSP 49662, 6, 41,7-45,8 mm CP, Rio Acre, seringal Bom Destino (1 hora acima de Porto Acre). **Solimões.** MZUSP 11605, 1, 20,4 mm CP, Rio Solimões, Coari. MZUSP 77480, 1, 38,0 mm CP, praia no Rio Solimões, na Ilha Muratu, em frente a boca do Lago Janauacá. **Tapajós.** MPEG 6363, 9, 58,2-65,7 mm CP, Rio Tapajós, próximo a Alter do Chão. MZUSP 8554, 1, 35,3 mm CP, Rio Tapajós, Santarém. MZUSP 5726-27, 9, 33,8-49,4 mm CP, Rio Tapajós, Santarém. MZUSP 5728, 2, 42,2-43,6 mm CP, rio Tapajós, Santarém. MZUSP 9227, 2, 41,0-49,3 mm CP, Rio Maicá, Santarém. **Tefé.** MZUSP 29097, 2, 36,5-37,0 mm CP, Rio Tefé, Jurupari. MPEG 745, 3, 66,6-70,7 mm CP, Rio Tefé, Mucura. **Tocantins-Araguaia.** MZUSP 18170, 4, 19,3-27,0 mm CP, Lagoa perto do canal do Capitariquara, próximo à Jatobal. MZUSP 4889, 2, 46,7-49,3 mm CP, Rio Araguaia, Aruanã. **Trombetas.** MZUSP 11597-9, 104, 30,6-47,6 mm CP, Oriximiná. **Xingu.** MZUSP 111880, 1, 21,7 mm CP, igarapé afluente de um furo do Rio Xingu, na localidade de Jericoá, Altamira, 3.3780556 S 51.7480556 W.

Guyana. CAS 78338, 7, 22,9-26,7 mm CP, Morrawhana.

Peru. CAS 6421, 1, 68,0 mm CP, Rio Ucayali, Ucayali. CAS 35612, 2, 70,7-72,2 mm CP, cutoff channel of Rio Morona; muddy flat lowland cocha along the base of the andean foothills, Amazon basin, Gosulimacocha. CAS 6419, 1, 60,2 mm CP, Rio Morona, Rio Amazonas basin. CAS 6418, 1, 71,5 mm CP, cutoff channel of Rio Morona, muddy flat lowland cocha along the base of the andean foothills, Amazon basin, Gosulimacocha. CAS 35613, 7, 58,7-73,8 mm CP, Contamana, Rio Ucayali. MZUSP 26141, 12, 45,3-74,8 mm CP, Rio Ucayali, Ucayali. MZUSP 25934, 2, 72.30-72.99 mm CP, Rio Ucayali, Ucayali, Masisea, prov. Cel. Portillo. MZUSP 18485, 5, 70,3-74,2 mm CP, Rio Ucayali, Masisea. MZUSP 26388, 1, 63,1 mm CP, Rio Ucayali, Pucallpa.

Suriname. USNM 342272, 42, 18,6-22,0 mm CP, Corantijn river, Nickerie District, 05°50'N, 57°07'W. USNM 342275, 1, 18,4 mm CP, Corantijn river, Nickerie District, 05°44'N, 57°08'W. USNM 342537, 13, 18,7-21,6 mm CP, Corantijn river just north of Camp Macclennen, Nickerie District, 05°34'N, 57°11'W. USNM 342274, 1, 41,9 mm CP, Corantijn river, Nickerie District, 05°34'N, 57°10'W.

Venezuela. ANSP 93861, 1, 31,7 mm SL, Cano Guanoco. ANSP 131682, 1, 53,2 mm CP, Rio Apure, S bank and backwater areas downstream side of bridge at San Fernando de Apure. ANSP 149492, 1, 40,4 mm CP, small inlet on NW corner of islote Fajardo, across river from Palua, Anzoategui. USNM 233581, 1, 49,4 mm CP, Rio Arature, primary Cano, 08°32'24"N, 60°52'12"W. USNM 342771, 1, 16,6 mm CP, Rio Orinoco, Sandy beach, Cano El Consejo, 134 naut. mi. upstream from Sea Buoy, Delta Amacuro. 08°41'N, 62°03'W. CAS 50775, 1, 51,5 mm CP, on beach at Orinoco river, Delta Amacuro. USNM 342772, 1, 40,8 mm CP, Rio Orinoco, Delta Amacuro. MZUSP 96432, 268, 33,8-44,2 mm CP, Rio Orinoco, Puerto Cedeño, Caicara del Orinoco, Bolivar, 07°39'06"N, 66°10'34"W. BMNH 1983.2.22:3-7, 5, 51,2-60,1 mm CP, Caño Mánamo, Tucupita.

Diagnose. *Anchoviella guianensis* distingue-se de *A. analis*, *A. balboae*, *A. brevirostris*, *A. elongata*, *A. jamesi*, *A. lepidentostole*, *A. manamensis*, *Anchoviella* sp. “Peru” e *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica” pela origem da nadadeira anal na vertical que passa pela margem anterior da base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente (vs. origem da nadadeira anal na vertical que passa aproximadamente no ponto médio da base da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente, não ultrapassando, entretanto, a vertical que passa pela margem posterior da base do penúltimo raio da nadadeira anal). Distingue-se de *A. carrikeri*, *A. juruasanga*, *A. perfasciata* e *A. vaillanti* pela margem posterior da maxila superior na vertical que passa sob a margem posterior da órbita, ou mais posteriormente, além da vertical que passa sob a margem posterior da órbita por até 9,0% do CC (vs. margem posterior da maxila superior na vertical entre as margens anterior e posterior da pupila em *A. juruasanga*; margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por mais de 14,5% do CP nas demais). Distingue-se ainda de *A. cayenensis* por 21 a 26 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (vs. 28 a 35).

Redescrição. Dados morfométricos de 30 exemplares medidos e contados dos 2.755 exemplares analisados estão listados na **Tabela 13**. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal.

Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical sob a extremidade posterior da narina posterior, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, aproximadamente reto do último ponto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do osso dentário, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira anal, póstero-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho curto, levemente pontudo lateralmente. Olhos localizados em posição dorsal à longitudinal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis em vista ventral e dorsal. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *walkeri*. Narinas confluentes lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior arredondada, situada na vertical que passa pela margem posterior da órbita, ou mais posteriormente, estendendo-se além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 9,0% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente 14,7 a 21,4% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 14 (4), 15 (1), 16 (6), 17 (4)*, 18 (5), 19 (1) ou 20 (1) no ramo superior, 21 (2), 22 (2), 23 (2), 24 (6), 25 (6)* ou 26 (4) no ramo inferior, 35 (1), 36 (1), 37 (1), 38 (3), 39 (2), 40 (1), 41 (3), 42 (3)*, 43 (2), 44 (4) ou 45 (1) no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 13,4 a 18,2% do CC.

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides.

Vértebras 40 (1); 21 (1) abdominais, 19 (1) caudais.

Nadadeira dorsal ii (2)* ou iii (27), 10 (2), 11 (10), 12 (16)* ou 13 (1) raios.

Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da extremidade do focinho que da base da nadadeira caudal. Nadadeira anal iii (25)*, 12 (1), 14 (3), 15 (5), 16 (14)* ou 17 (2) raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada na vertical que passa pela margem anterior da base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente, além da vertical que passa pela base do último raio da nadadeira dorsal por 1,5% do CP. Nadadeira peitoral i, 10 (2)*,

11 (18) ou 12 (9) raios; raios externos mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa podendo ou não alcançar a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica, na maioria dos exemplares observados não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (29)*; origem do raio mais externo situada anteriormente à vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do raio mais externo da nadadeira pélvica mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira peitoral que da origem da nadadeira anal. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Corpo de pálido a amarelado. Faixa lateral de pálida a prateada, ausente em parte dos exemplares preservados, quando presente estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedúnculo caudal, sua maior largura aproximadamente 22,3% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira peitoral, aumentando posteriormente, para cerca de 26,5% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira anal. Pontos pretos presentes no topo da cabeça, nadadeiras dorsal, anal e caudal e em duas barras verticais paralelas na nadadeira caudal, ausentes em alguns dos exemplares preservados. Iris e regiões pós-orbital, gular e dos infra-orbitais com retenção de guanina.



Figura 33. *Anchoviella guianensis* (Eigenmann, 1912), parátipo, CAS 60398, 32,8 mm CP. Fotografia de Jon Fong (CAS).



Figura 34. *Anchoviella guianensis* (Eigenmann, 1912), material não tipo, MZUSP 75559, 46,4 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).

Etimologia. O nome "guianensis" refere-se à localidade-tipo da espécie, na Guiana.

Distribuição e hábitat. *Anchoviella guianensis* é uma espécie dulcícola amplamente distribuída na bacia Amazônica e no Rio Orinoco. No presente estudo foram analisados exemplares coletados no Brasil, nas bacias dos seguintes rios: Amazonas, Anapu, Coari, Negro, Purus, Solimões, Tapajós, Tocantins, Araguaia, Trombetas e Xingu. Foi também analisado material da Guiana, bacia do Rio Ucayali, Peru, Rio Corantijn, Suriname e Rio Orinoco e Rio Arature, Venezuela. Apenas parte dos lotes de *A. guianensis* foi representado na figura devido ao grande aporte de material analisado (Figura 35).

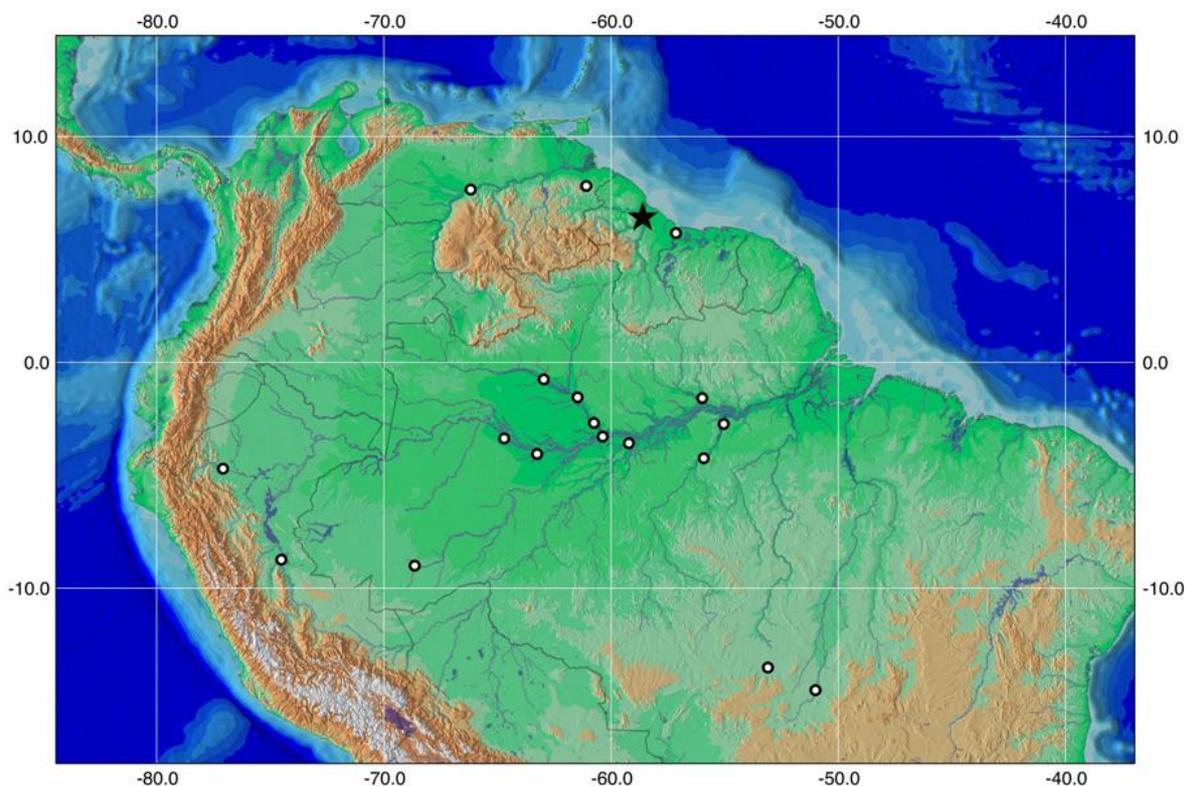


Figura 35. Distribuição geográfica de *Anchoviella guianensis* (Eigenmann, 1912) com base em alguns lotes de exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipo).

Biologia. Cervigón (1987) capturou 40 exemplares de *A. guianensis* no delta inferior e médio do Rio Orinoco e no Rio Orinoco à altura de Ciudad Bolívar. Citou que todos os exemplares capturados em dezembro de 1981 estavam em processo reprodutivo, com alguns exemplares machos e fêmeas maduros sexualmente e outros com a gônada parcialmente desovada. Em um exemplar de 58 mm de CP foram registrados 1980 óvulos. Cervigón (1987) também citou que alguns exemplares apresentaram uma grande quantidade de gordura na cavidade visceral. Não foram encontrados trabalhos de biologia da espécie da bacia Amazônica.

Comentários. Os valores obtidos para o comprimento da maxila superior dos exemplares analisados de *A. guianensis* não permitiram o reconhecimento de grupos de exemplares distintos que possibilitariam a caracterização de uma nova espécie (Figura 36).

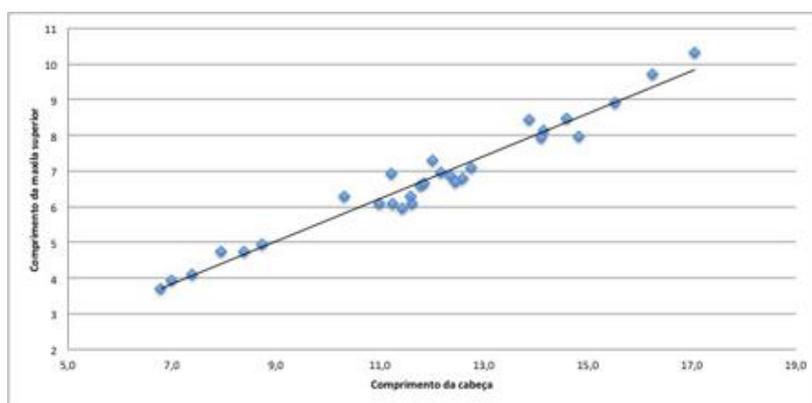


Figura 36. Relação entre o comprimento absoluto da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de *Anchoviella guianensis* (Eigenmann, 1912).

O número de rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial, o número de raios ramificados da nadadeira anal e o posicionamento da origem da nadadeira anal em relação à nadadeira dorsal também não apresentaram variação que permitisse diferenciar agrupamentos dentro de *A. guianensis*.

Anchoviella carrikeri apresenta semelhanças quanto ao posicionamento da origem da nadadeira anal em relação à nadadeira dorsal, altura do corpo e número de raios ramificados na nadadeira anal e de rastros branquiais no primeiro arco branquial em relação à *A. guianensis*. No entanto, o comprimento maxila superior tem valores distintos em ambas espécies (Figura 23). Outra congênere que apresenta semelhanças morfológicas com *A. guianensis* é *Anchoviella vaillanti*, caracterizada por apresentar semelhante posicionamento da origem da nadadeira anal em relação à nadadeira dorsal, altura do corpo e número de rastros branquiais no primeiro arco branquial de *A. guianensis*. *A. vaillanti* apresenta, no

entanto, o comprimento maxila superior e o número de raios ramificados na nadadeira anal com valor diferenciado em relação à *A. guianensis* (Tabela 12 e Figura 37).

Tabela 12. Frequência absoluta do número de raios ramificados presentes na nadadeira anal de *Anchoiella carrikeri* Fowler, 1940, *Anchoiella guianensis* (Eigenmann, 1912) e *Anchoiella vaillanti* (Steindachner, 1908).

Raios ramificados na nadadeira anal	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>A. carrikeri</i>	1	5	9	4	1	3	2				
<i>A. guianensis</i>	1	-	3	5	14	2					
<i>A. vaillanti</i>						2	11	13	8	1	1

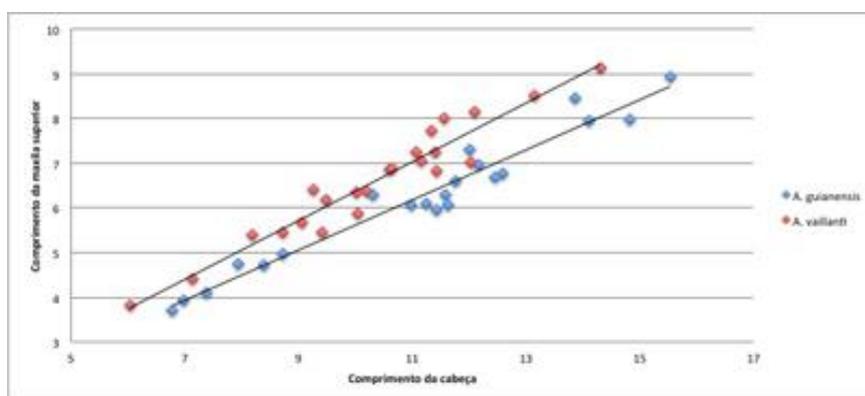


Figura 37. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento padrão entre os exemplares analisados de *Anchoiella guianensis* (Eigenmann, 1912) e *Anchoiella vaillanti* (Steindachner, 1908).

Tabela 13. Dados morfométricos de *Anchoviella guianensis* (Eigenmann, 1912) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caráteres morfométricos	Holótipo	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	29,7	30	27,2	72,6	51,0	-
Comprimento da cabeça (mm)	7,4	30	6,8	17,1	12,0	-
Porcentagem do comprimento padrão						
Altura do corpo	18,1	30	15,7	19,6	17,7	0,9
Altura do pedúnculo caudal	10,8	30	7,8	10,8	9,0	0,7
Comprimento da base da nadadeira dorsal	11,6	30	10,1	14,0	12,3	1,0
Comprimento da base da nadadeira anal	10,6	30	10,6	18,2	15,1	1,6
Comprimento da nadadeira peitoral	13,3	30	8,6	15,3	11,9	2,1
Comprimento da nadadeira pélvica	10,2	30	9,4	17,3	13,3	2,2
Distância pré-peitoral	23,0	30	19,3	25,6	23,4	1,5
Distância pré-pélvica	40,6	30	38,3	45,9	41,7	1,7
Distância pré-dorsal	50,9	30	46,4	53,2	49,9	1,5
Distância pré-anal	62,6	30	59,2	66,3	62,6	2,1
Comprimento da escama axilar peitoral	5,4	26	3,3	11,8	8,6	1,9
Comprimento da escama axilar pélvica	-	13	3,1	7,4	4,9	1,1
Comprimento da cabeça	24,9	30	19,8	26,5	23,6	1,5
Porcentagem do comprimento da cabeça						
Comprimento do focinho	13,1	29	12,9	20,3	17,1	2,2
Comprimento da maxila superior	55,4	29	53,2	61,7	58,5	3,3
Diâmetro orbital	37,5	30	28,4	34,8	31,7	2,3
Distância pós-orbital	-	30	46,2	53,9	50,4	2,8
Distância Interorbital	23,2	30	23,0	29,0	25,4	2,1

***Anchoviella jamesi* (Jordan & Seale, 1926)**

Tabela 14, Figuras 38 a 43

Amplova jamesi Jordan & Seale, 1926:410 [localidade-tipo: Jutahy River (=Rio Jutaí), Brazil; parátipos do Rio Ucayali and Lago Alexo (=Lago Aleixo), Brazil].—Myers, 1940:441 [lista sinonímica, diagnose e comentários].—Fowler, 1941:135 [em lista de peixes dulcícolas do Brasil].

Anchovia (Amplova) jamesi Ihering, 1930:231 [nova designação genérica; valor econômico e sistemática dos Clupeiformes do Brasil].

Anchoviella jamesi Hildebrand, 1943:137, fig. 61 [nova designação genérica; redescrição; Rio Jutahy (=Rio Jutaí), Rio Ucayali and Lago Alexo (=Lago Aleixo), Brazil].—Fowler, 1948:22, fig. 14 [em lista de peixes de água doce do Brasil].—Carvalho, 1951:60, fig. 3 [redescrição].—Santos, 1952:75 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Hildebrand, 1964:227 [redescrição].—Lülling, 1969:577 [Yarina Cocha at Pucallpa, Ucayali River, Brazil].—Fowler, 1973:328 [em catálogo de peixes do mundo].—Ortega & Vari, 1986:6 [em lista de peixes dulcícolas do Peru].—Whitehead *et al.*, 1988:333, fig. 333 [diagnose, biologia e distribuição].—Kullander & Ferraris Jr., 2003:40 [em lista de peixes de água doce das Américas do Sul e Central].—Menezes & Figueiredo, 2003:39 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Loeb, 2012:18 [material comparativo].—Loeb & Figueiredo, 2014:35 [material comparativo].

Anchoviella perezii Cervigón, 1987:27, fig.2B [localidade-tipo: laguna La Ceiba, Los Castillos de Guayana, não figura 2A].—Kullander & Ferraris Jr., 2003:40 [em lista de peixes de água doce das Américas do Sul e Central].

Holótipo. MCZ 18014, 1, 39,7 mm CP, Amazonas, rio Hutahy (=rio Jutahy), tributário do rio Solimões, 02°43'S, 66°57'W, 01 Set.-31 Out. 1865, W. James, S.V.R. Thayer & S. Talisman (Expedição Thayer).

Parátipos. MCZ 17783, 1, 33,1 mm CP, MCZ 17784, 1, 36 mm CP, ambos da mesma localidade: Amazonas, Lago Aleixo, 03°05'S, 59°53'W, 27 Nov.-6 Dez. 1979, S.V.R. Thayer (Expedição Thayer).

Brasil. Amazonas. MZUSP 93491, 5, 18,7-31,2 mm CP, Lago Maiacá, margem direita do rio Amazonas próximo de Santarém. MZUSP 78050, 69, 18,0-22,6 mm CP, Banco das Araras.

MZUSP 75550, 319, 23,5-32,3 mm CP, lago Janauari, Primeira Olaria. MCZ 52718, 1, 41,2 mm CP, Rio Urubu at crossing of ferry, road between Manaus and Itacoatiara, 197 km. USNM 229366, 9, 36,3-41,9 mm CP, Rio Urubu, at ferry boat at the road between Manaus and Itacoatiara, about km. 197. USNM 263296, 1, 27,5 mm CP, Lago Basílio, entrada de Janauari. USNM 263297, 19, 25.4-35.8 mm CP, Lago Basílio, entrada de Janauari. USNM 229363, 6, 24,6-35,7 mm CP, Lago Basílio, entrance of Lago Janauari, near Manaus. **Guaporé.** AMNH 41522, 8, 20,0-26,0 mm CP, Rio Itenez (=Rio Guaporé), 9 Km SE from Costa Marques. **Negro.** MZUSP 29106, 1, 29,5 mm CP, Rio Arirará em sua foz no rio Preto. MZUSP 29094, 4, 41,3-48,4 mm CP), rio Branco, Marará. MZUSP 29096, 52, 20,7-23,0 mm CP, rio Branco, Marará. MZUSP 74315, 3, 34,6-46,3 mm CP, rio Branco em sua foz, Caracará, 01°20'S, 61°50'W. MZUSP 102988, 3, 20,7-48,7 mm CP, rio Branco em sua foz, Caracará, 01°20'S, 61°50'W. MPEG 737, 1, 39,6 mm CP, Rio Negro, Ilha de Tamaquaré, Santa Isabel do Rio Negro. MZUSP 29091, 13, 45,1-48,5 mm CP, Rio Negro, up rio Urubaxi, 00°31'S, 64°50'W. MZUSP 31189, 1, 46,2 mm CP, Rio Negro, lago central de Buiú-Açu, acima do rio Urubaxi, 00°31'S, 64°50'W. MZUSP 29090, 120, 21,6-27,8 mm CP, Rio Negro, lago da Ilha de Cumarú, 01°06'S, 62°45'W. MZUSP 6751, 1, 28,9 mm CP, Rio Negro, próximo a Manaus, 03°10'S, 60°W. MPEG 6277, 14, 31,7-44,0 mm CP, Rio Negro, Anavilhanas. MCZ 56027, 30, 16,6-21,8 mm CP, Rio Negro, small inlet about 1 km. upriver from mouth of the Rio Cuieiras, 2°50'S, 60°55'W. MCZ 54272, 2, 25,1-25,7 mm CP, Rio Cuieiras, first large tributary to left, going upriver, 2°50'S, 60°55'W. MCZ 56025, 1, 21,4 mm CP, Rio Cuieiras, small partially isolated pool about 1 km. upriver from mouth on West bank, 2°50'S, 60°35'W. INPA 26599, 10, 17,6-22,3 mm CP, Igarapé do Tarumã-mirim, confluência com o Rio Negro, Manaus, 03°02'00"S 60°10'08"W. INPA 41129, 10, 14,5-16,3 mm CP, Lago Catalão, igarapé Madalena, Iranduba. MZUSP 93466, 33, 26,8-50,0 mm CP, Igarapé Castanha, tributário do rio Tiquié próximo a sua foz, 00°12'S, 69°35'W. MZUSP 92167, 15, 39,8-49,9 mm CP, Igarapé Castanha, tributário do rio Tiquié na comunidade de Santa Rosa, 00°4'41"S, 69°41'26"W. MZUSP 92961, 1, 43,2 mm CP, Igarapé Castanha, tributário do rio Tiquié na comunidade São Joaquim. MZUSP 92385, 1, 32,1 mm CP, Rio Tiquié na comunidade de Serra do Mucura, 00°10'S, 69°07'W. MZUSP 93388, 8, 41,2-49,0 mm CP, Rio Tiquié entre as comunidades de Fronteira e São Luís, 00°13'S, 69°35'W. MZUSP 81247, 1, 47,5 mm CP, Igarapé Cabari, tributário do rio Tiquié na comunidade de Coração de Maria, 00°16'49"S, 69°50'4"W. **Pará.** MZUSP 18022, 1, 26,0 mm CP, igarapé Caiá próximo a vila Maiauatá, 01°51'S, 49°01'W. MZUSP 18020, 4, 16,9-22,0 mm CP, Igarapé Caiá próximo a vila Maiauatá, 01°51'S, 49°01'W. MZUSP 18013, 45, 20,2-28,1 mm CP, Rio Capim, Vila

Santana, 02°2'S, 47°45'W. **Tapajós**. MZUSP 102985, 11, 29,5-31,7 mm CP, Rio Jamanxin próximo a Vila Mil, 07°43'51"S, 55°16'36"W. MZUSP 11589, 3, 23,6-31,8 mm CP, Rio Tapajós na Ilha de Monte Cristo, 04°5'S, 55°37'W. MZUSP 102986, 2, 34,7-46,8 mm CP, Rio Tapajós na Ilha de Monte Cristo, 04°5'S, 55°37'W. MZUSP 11592, 2, 24,9-25,2 mm CP, Rio Tapajós na Ilha de Monte Cristo, 04°27'00"S, 56°15'00"W. MZUSP 102987, 3, 25,9-30,4 mm CP, Rio Tapajós em frente a Ilha de Monte Cristo, 04°16'14"S, 55°58'34". MZUSP 11588, 130, 25,8-31,8 mm CP, Rio Tapajós próximo a Itaituba, 04°17'S, 55°59'W. MZUSP 23682, 1, 23,9 mm CP, Rio Tapajós próximo a São Luís, Barreirinha, 04°27'S, 56°15'W. MZUSP 93485, 537, 27,7-34,2 mm CP, Rio Tapajós, entre Itaituba e as cachoeiras de Pimental 04°21'34"S, 56°10'3"W. MZUSP 76214, 1, 27,0 mm CP, Rio Tapajós próximo a Alter do Chão, 02°30'S, 54°57'W. MPEG 6338, 1, 18,9 mm CP, Rio Tapajós próximo a Alter do Chão. MPEG 6336, 9, 19,8-22,3 mm CP, Rio Tapajós, Itaituba. MCP 15350, 50, 23,6-33,6 mm CP, Rio Tapajós em braço no distrito de Piracuna, Itaituba, 04°16'00"S, 55°59'00"W. MCP 15349, 7, 32,3-33,3 mm CP, Rio Tapajós em praias arenosas a 5 Km de Itaituba, 04°16'00"S, 55°59'00"W. **Tefé**. MZUSP 29093, 4, 47,7-50,2 mm CP, Rio Tefé, Jurupari, 03°22'S, 64°43'W. MZUSP 29092, 11, 41,0-50,5 mm CP, Rio Tefé, Jurupari, 03°22'S, 64°43'W. **Tocantins-Araguaia**. MZUSP 92013, 4, 17,0-20,2 mm CP, Ribeirão Água Preta, tributário do rio Cristalino, Cocalinho, 14°08'57"S, 51°32'21"W. MZUSP 92012, 2, 17,9-18,4 mm CP, Corixo da Saudade, tributário do rio Araguaia, 14°17'20"S/51°9'12"W. MZUSP 11591, 28, 18,3-28,7 mm CP, Rio Tocantins próximo a Tucuruí, 03°46'S, 49°41'W. MPEG 6341, 2, 34,7-36,6 mm CP, Rio Itacaiunas na cachoeira Carreira Comprida, Parauapebas. **Trombetas**. MZUSP 15745, 2, 39,5-41,7 mm CP, Rio Trombetas nas proximidades da Reserva Biológica do Rio Trombetas, 1°S, 57°W. MZUSP 8235, 2, 26,7-30,6 mm CP, Lago Jacupá, Oriximiná, 01°46'S, 55°54'W.

Colômbia. USNM 323155, 1, 25,8 mm CP, Cano Cabluna approximately 30 km. towards Puerto Carreno from Puerto Guiatan, Rio Meta drainage.

Peru. AMNH 215815, 8, 31.1-34.3 mm CP, Rio Mazan, right bank Cocha 2 hours upstream of Puerto Alegre (Rio Napo System). ANSP 139099, 11, 20,4-30,7 mm CP, Vicinity Iquitos, Rio Nanay just above Coche Morona (ca. 9 mi. above Rio Amazonas).

Venezuela. MCP 15196, 5, 27,9-30,4 mm CP, Rio Casiquiare, cano Caripo próximo a confluência dos rios Casiquiare e Orinoco, 03°00'00"S, 65°55'00"W. MZUSP 106354, 7, 24,0-32,9 mm CP, Cano tributário da margem esquerda do rio Orinoco, 03°59'04"S, 67°31'12"W. AMNH 58619, 14, 19,4-34,6 mm CP, Laguna La Ceiba, Los Castillos de Guayana, Delta Amacuro. ANSP 165736, 2, 38,7-42,4 mm CP, Cano Potrerito, 24 km. S of

Rio Cinaruco on S. Fernando de Apure-Pto. Paez Hwy (trybutary of Rio Cinaruco), 06°25'00"N, 67°32'00"W. ANSP 166428, 58, 21,0-29,9 mm CP, Rio Orinoco basin, Soledad, L. Playa Blanca, 08°09'10"N, 63°35'00"W. ANSP 166963, 3, 36,2-39,8 mm CP, Orinoco River basin, Las Majadas, L. Potrero, 07°36'40"N, 64°49'50"W. ANSP 166962, 11, 29,3-33,1 mm CP, Rio Orinoco basin, Soledad, L. Playa Blanca, 08°09'10"N, 63°35'00"W. ANSP 166966, 15, 17,2-25,8 mm CP, Orinoco River basin, Aripao, L. Paso Acosta, 07°21'55"N, 65°11'40"W.

Diagnose. *Anchoviella jamesi* distingue-se de *A. carrikeri*, *A. cayenensis*, *A. guianensis*, *A. juruasanga*, *A. perfasciata* e *A. vaillanti* pela origem da nadadeira anal na vertical que passa aproximadamente no ponto médio da base da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente, não ultrapassando, entretanto, a vertical que passa pela margem posterior da base do penúltimo raio da nadadeira anal (vs. origem da nadadeira anal na vertical que passa pela base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente). Distingue-se de *A. analis*, *A. elongata*, *A. lepidentostole*, *Anchoviella* sp. "Peru" e *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica" pela margem posterior da maxila superior além da margem posterior da pupila ou estendendo-se além da vertical sob a margem posterior da órbita por até 6,0% do CC (vs. margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por mais de 8,2% do CP). Distingue-se de *A. balboae* por 15 a 21 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (vs. 24 a 33) e de *A. brevirostris* por 9 a 12 raios ramificados na nadadeira dorsal (vs. 12 a 14). Distingue-se ainda de *A. manamensis* pelos canais sensoriais do tipo *panamensis* na região pós-orbital e altura do corpo 11,0 a 19,7% do CP (vs. canais sensoriais do tipo *walkeri* na região pós-orbital e altura do corpo 17,3 a 22,7% do CP).

Redescrição. Dados morfométricos de 50 exemplares medidos e contados dos 1.745 exemplares analisados estão listados na **Tabela 14**. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical sob a extremidade posterior da narina posterior, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, aproximadamente reto do último ponto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do osso dentário, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira anal, posterodorsalmente inclinado na base da nadadeira

anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho curto, arredondado lateralmente. Olhos localizados em posição dorsal à longitudinal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis em vista ventral e dorsal. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *panamensis*. Narinas confluentes em cada lado da cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior arredondada, situada na vertical além da margem posterior da pupila ou estendendo-se além da vertical sob a margem posterior da órbita por até 6,0% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente entre 12,1 e 17,9% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 9(5), 10 (4)*, 11 (7), 12 (11), 13 (8) ou 15 (1) no ramo superior, 15 (3)*, 16 (4), 17 (5), 18 (11), 19 (1), 20 (6) ou 21 (3) no ramo inferior, 24 (3), 25 (2), 27 (4), 28 (3), 29 (5), 30 (5)*, 31 (6), 32 (3), 33 (4) ou 35 (1) no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 12,6 a 21,1% do CC.

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides.

Vértebras 38 (5); 20 (5) abdominais, 18 (5) caudais.

Nadadeira dorsal ii (25), iii (17)*, 9 (8), 10 (25)*, 11 (8) ou 12 (1) raios. Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da base da nadadeira caudal que da extremidade do focinho. Nadadeira anal ii (1), iii (43)*, 15 (2), 16 (7), 17 (15)*, 18 (9), 19 (9), 20 (1) ou 21 (1) raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada na vertical que passa aproximadamente pelo ponto médio da base da nadadeira dorsal, nunca ultrapassando a vertical que passa pela base do último raio da nadadeira anal. Nadadeira peitoral i, 10 (16)* ou 11 (22) raios; raios externos mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa podendo ou não alcançar a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica, na maioria dos exemplares observados não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (29)*; origem do raio mais externo situada anteriormente à vertical que

passa pela base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do raio mais externo da nadadeira pélvica mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira anal que da base do primeiro raio da nadadeira peitoral. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Coloração do corpo de pálida a amarelada. Faixa lateral de pálida a prateada, ausente na maioria dos exemplares preservados, quando presente estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedúnculo caudal; largura da faixa de cerca de 27,8% da altura do corpo na vertical sob a origem da nadadeira peitoral, aumentando posteriormente para cerca de 30,5% da altura do corpo na vertical sob a origem da nadadeira anal. Pontos pretos presentes no topo da cabeça, ao longo das bases das nadadeiras dorsal e anal e na nadadeira caudal; ausente em parte dos exemplares preservados. Iris e regiões pós-orbital, gular e dos infra-orbitais com retenção de guanina.



Figura 38. *Anchoiella jamesi* (Jordan & Seale, 1926), holótipo, MCZ 18014, 1, 39,7 mm CP. Fotografia de Karsten Hartel (MCZ).



Figura 39. Exemplar de *Anchoiella jamesi* (Jordan & Seale, 1926) proveniente do lote AMNH 58619 (30,6 mm CP), topótipo de *Anchoiella perezii* Cervigón, 1982, sinônimo júnior de *Anchoiella jamesi*. Fotografia de Marina Loeb.



Figura 40. *Anchoiella jamesi* (Jordan & Seale, 1926), material não tipo, MZUSP 92291, 45,1 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).

Etimologia. O epíteto "jamesi" refere-se ao coletor do holótipo da espécie, William James.

Distribuição. *Anchoiella jamesi* é uma espécie dulcícola amplamente distribuída na bacia Amazônica e no Rio Orinoco. Foram examinados exemplares coletados no Brasil, Rio Negro, Rio Cuieiras, Rio Tiquié e afluentes, Rio Tefé, Rio Urubu e Lago Basília (AM); Rio Branco (RR); Rio Guaporé (RO); Rio Amazonas, Rio Arirará, Rio Itacaiúnas, Rio Tapajós; Rio Tocantins; Rio Trombetas; Rio Capim e Lago Jacupá em Oriximiná (PA); afluentes do Rio Cristalino e Rio Araguaia (MT). Foram examinados exemplares coletados na bacia do Rio Meta, Colômbia; bacia do Rio Napo, Rio Nanay e Rio Casiquiare no Peru, Departamento de Loreto e bacia do Rio Orinoco, Venezuela (Figura 41).

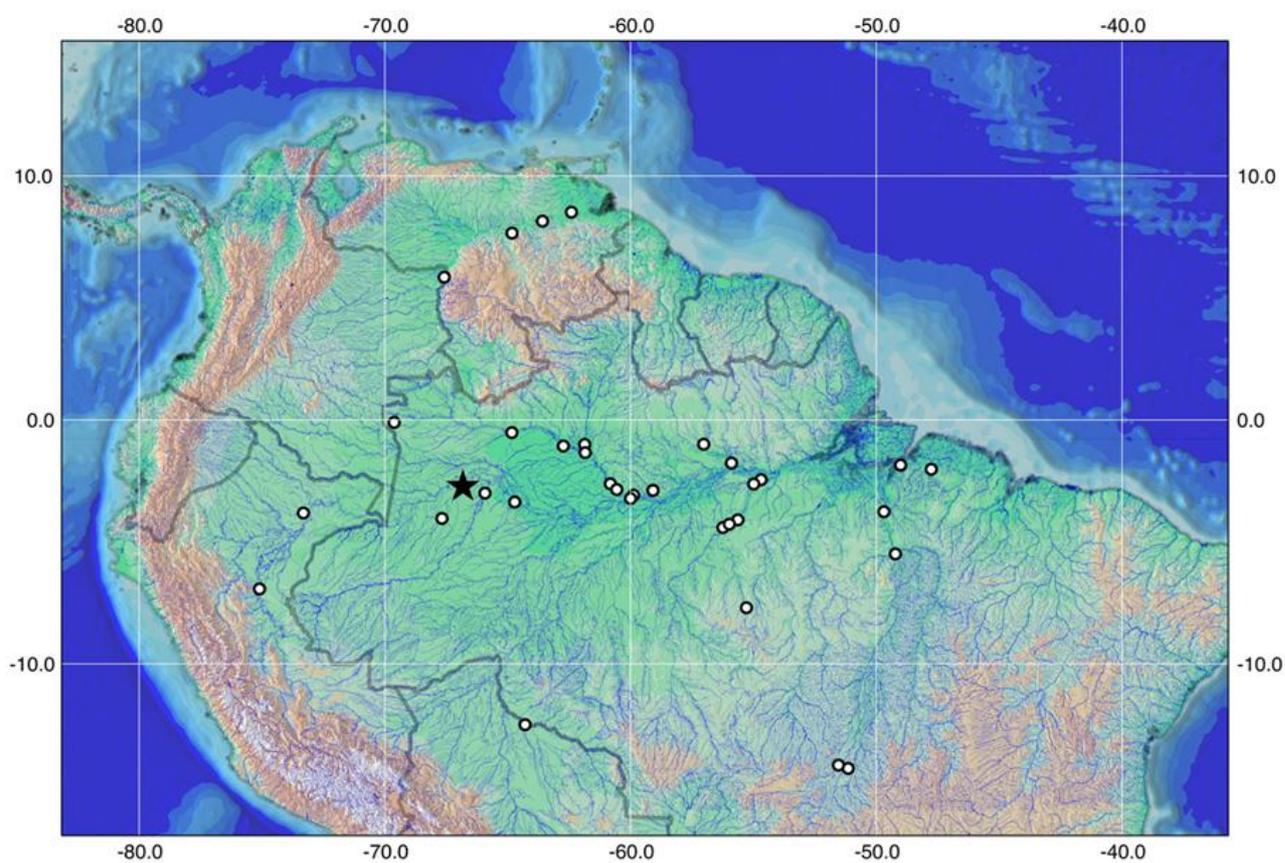


Figura 41. Distribuição geográfica de *Anchoiella jamesi* (Jordan & Seale, 1926) com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipos).

Biologia. Não foram encontrados dados sobre a biologia de *A. jamesi*.

Comentários. *Anchoiella jamesi* tem semelhança a *A. balboae*, *A. brevirostris*, *A. guianensis* e *A. manamensis* com relação à extensão da maxila superior e a *A. balboae*, *A.*

brevirostris, *A. elongata*, *A. lepidentostole* e *A. manamensis* quanto ao posicionamento entre as nadadeiras anal e dorsal (Figura 15).

Considerando ainda o número de rastros branquiais presentes no primeiro arco branquial e o número de raios ramificados da nadadeira anal, *A. jamesi* e *A. manamensis* apresentam maior semelhança morfológica entre si do que em relação às suas congêneres, no entanto, em todos exemplares examinados destas espécies há uma diferença no formato do focinho em vista lateral, que é mais pontudo nos exemplares de *A. manamensis* e mais arredondado nos exemplares de *A. jamesi*. Os dados morfométricos revelaram também diferenças relativas à cabeça em relação ao comprimento padrão, principalmente relacionadas ao diâmetro orbital e a distância pós-orbital (Figuras 42 e 43).

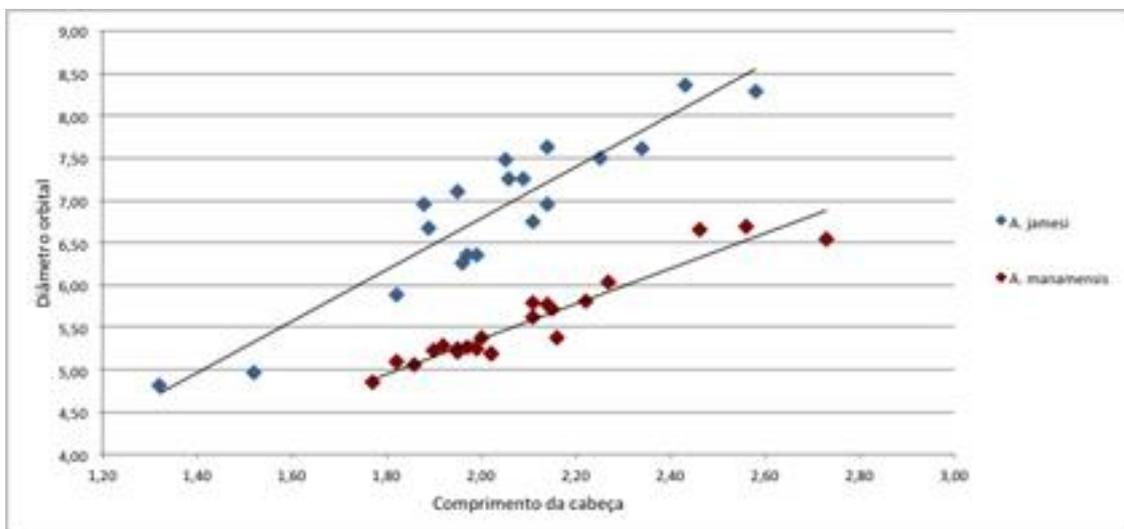


Figura 42. Relação entre o diâmetro orbital e o comprimento padrão entre os exemplares analisados de *Anchoviella jamesi* (Jordan & Seale, 1926) e *Anchoviella manamensis* Cervigón, 1987.

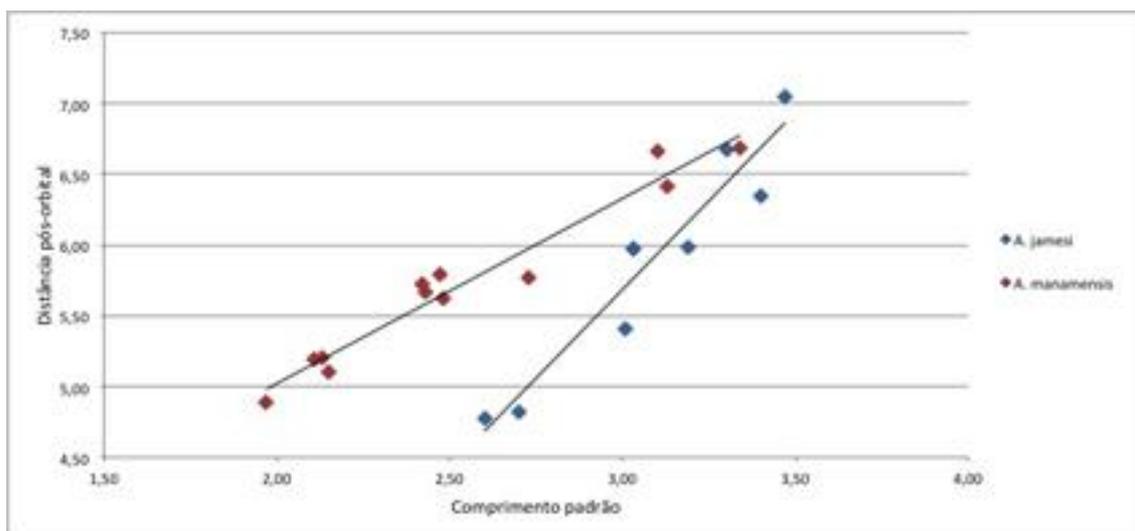


Figura 43. Relação entre o diâmetro pós-orbital e o comprimento padrão entre os exemplares analisados de *Anchoviella jamesi* (Jordan & Seale, 1926) e *Anchoviella manamensis* Cervigón, 1987.

Anchoviella perezii (Cervigón, 1987) foi descrita da localidade-tipo laguna La Ceiba, Guiana. Não foi possível examinar ou obter a Fotografiografia do holótipo (FCLR 650), no entanto foi possível analisar o lote AMNH 58619, um topótipo de *A. perezii* (Figura 39), proveniente de "Laguna La Ceiba, Los Castillos de Guayana, Delta Amacuro", coletado pelo autor da espécie, F. Cervigón juntamente com o material tipo. A etiqueta do referido lote contém a seguinte informação: "cited as a paratype but CAS catalogue says the specimens are not true paratypes". De fato, na descrição original de *A. perezii* o lote AMNH 58619 não foi citado como parátipo.

A análise de parte dos exemplares do lote AMNH 58619 identificados como *A. perezii*, inicialmente indicaram uma diferença de posicionamento entre as origens das nadadeiras anal e dorsal em relação a *A. jamesi*; no entanto, com a adição na análise de mais exemplares do lote citado, houve sobreposição dos dados.

A análise dos rastros branquiais no primeiro arco branquial nos exemplares de *A. jamesi* revelou a presença de 10-15 rastros no ramo superior (holótipo com 10 rastros). Os exemplares do lote AMNH 58619 examinados revelaram a presença de 9-10 rastros branquiais no ramo superior do primeiro arco branquial, mas em virtude da sobreposição dos valores não é possível reconhecer a existência de duas espécies distintas. Os demais caracteres morfométricos e merísticos dos exemplares do lote AMNH 58619 apresentam valores dentro da variação encontrada em *Anchoviella jamesi* (Jordan & Seale, 1926). A partir da análise dos exemplares do lote AMNH 58619 e outros (ANSP 165736, ANSP

166428, ANSP 166963, ANSP 166962, ANSP 166966) identificados como *Anchoiella perezii* (Cervigón, 1987), não foram encontradas diferenças significantes para continuar reconhecendo *A. perezii* como espécie distinta, possibilitou seu reconhecimento como um sinônimo júnior de *Anchoiella jamesii* (Jordan & Seale, 1926).

Tabela 14. Dados morfométricos de *Anchoviella jamesi* (Jordan & Seale, 1926) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caráteres morfométricos	Holótipo	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	39,7	50	17,8	52,5	31,7	-
Comprimento da cabeça (mm)	-	50	4,8	12,2	7,5	-
Porcentagem do comprimento padrão						
Altura do corpo	-	50	11,0	19,7	16,0	2,1
Altura do pedúnculo caudal	-	50	7,0	11,0	8,5	0,9
Comprimento da base da nadadeira dorsal	-	50	7,4	13,4	11,1	1,2
Comprimento da base da nadadeira anal	-	50	13,6	21,6	18,7	1,7
Comprimento da nadadeira peitoral	-	44	11,4	20,1	16,3	2,2
Comprimento da nadadeira pélvica	-	49	6,8	17,3	10,8	1,9
Distância pré-peitoral	-	50	22,0	27,0	24,3	1,1
Distância pré-pélvica	-	50	40,9	49,5	43,9	1,6
Distância pré-dorsal	-	50	52,7	61,6	56,7	2,0
Distância pré-anal	-	50	59,0	67,7	62,2	1,7
Comprimento da escama axilar peitoral	-	27	4,8	9,7	7,3	1,4
Comprimento da escama axilar pélvica	-	1	3,8	-	-	-
Comprimento da cabeça	-	50	21,8	26,9	23,7	1,1
Porcentagem do comprimento da cabeça						
Comprimento do focinho	-	49	8,0	18,2	12,5	3,0
Comprimento da maxila superior	-	44	40,2	50,3	45,0	2,8
Altura do maxilar	-	35	6,5	12,4	9,4	1,6
Diâmetro orbital	-	49	26,6	35,8	31,4	2,9
Distância pós-orbital	-	49	47,1	56,7	52,4	2,2
Distância Interorbital	-	50	18,7	27,6	23,1	2,2

***Anchoviella juruasanga* Loeb, 2012**

Tabela 15, Figuras 44 a 46

Anchoviella juruasanga Loeb, 2012:1, fig.1 e 2 [localidade-tipo: Rio Trombetas, upstream from mouth of Lago do Jacaré at Reserva Biológica do Trombetas, 01°20'S 56°51'W, Pará, Brazil].—Loeb & Figueiredo, 2014:35 [material comparativo].

Holótipo. MZUSP 109249, 1, 42,4 mm CP, Rio Trombetas, acima da boca do Lago do Jacaré na Reserva Biológica do Trombetas, Pará, Brasil, 01°20'S 56°51'W, 02 Agosto 1979, R.M.C. Castro.

Parátipos. Brasil. Madeira. MZUSP 31422, 1, 39,2 mm CP, Rio Madeira at Calama, 08°03'S 62°53'W. MZUSP 52015, 2, 23,1-26,7 mm CP, Rio Machado near its mouth, 08°04'S 62°4'W. MZUSP 85397, 5, 21,9-25,8 mm CP, Rio Machado near its mouth.

Tapajós. INPA 7104, 30, 26,1-42,3 mm CP, Rio Tapajós, near mouth of rio Cupari, 03°36'22.79"S 55°19'13.76"W. **Trombetas.** ANSP 192138, 20, 42,7-48,1 mm CP. MNRJ 39086, 20, 42,0-49,8 mm CP. MPEG 22814, 20, 44,0-48,5 mm CP. MZUSP 15831, 243, 42,0-52,8 mm CP, lotes provenientes de: Rio Trombetas, acima da boca do Lago do Jacaré na Reserva Biológica do Trombetas, 01°20'S 56°51'W.

Material não-tipo. Brasil. Amazonas. MCZ 90778, 1, 15,8 mm CP, Lago Jacaretinga, off Rio Amazonas, near Manaus. **Jari.** MZUSP 102330, 105, 24,1-50,6 mm CP, Rio Jari, downstream of Cachoeira Santo Antônio, 00°46'54"S, 52°31'48"W. MZUSP 103314, 12, 31,5-48,6 mm CP, praia na margem direita do rio Jari, a jusante da Cachoeira de Santo Antônio, Monte Dourado, 00°51'15"S, 52°29'47"W. **Madeira.** MZUSP 29123, 253, 24,3-32,4 mm CP, Rio Madeira, at the junction with rio Machado, 08°04'S, 62°54'W. MZUSP 85218, 3, 21,8-29,0 mm CP, Rio Machado near its mouth, 08°04'S 62°54'W. **Negro.** MZUSP 28049, 2, 12,4-23,3 mm CP, Rio Negro, north of ecological reserve of Anavilhanas, Ayrão Velho. MCZ 148867, 4, 12,3-19,0 mm CP, Rio Negro, small inlet about 1 km. upriver from mouth of the Rio Cuieiras, 02°50'S, 60°55'W. MZUSP 29121, 19, 24,3-30,9 mm CP, Rio Branco, Marará, 01°30'S 61°16'W. MZUSP 29122, 20, 20,2-26,1 mm CP, Rio Branco, Marará, 01°30'S 61°16'W. MZUSP 73533, 1, 19,2 mm CP, Rio Branco, Marará, 01°30'S 61°16'W. MZUSP 74315, 57, 18,9-22,2 mm CP, Rio Branco near its mouth, Caracaraí, 01°20'S 61°50'W. **Tapajós.** MZUSP 93487, 202, 18,8-26,9 mm CP, Rio Tapajós, Pimental, 04°34'15"S, 56°15'39"W. MZUSP 97302, 36, 21,7-30,2 mm CP, Rio Jamanxim, near Vila

Mil, Novo Progresso. MZUSP 97431, 78, 26,2-29,4 mm CP, Rio Jamanxim, Novo Progresso, 07°43'51"S 55°16'36"W. MZUSP 8554, 1, 33,7 mm CP, Rio Tapajós, Santarém, 02°25'S, 54°44'W. MZUSP 9228, 2, 19,8-19,9 mm CP, Rio Maicá, Santarém, 02°35'S 54°22'W. MZUSP 9420, 5, 38,7-40,8 mm CP, Rio Tapajós, Santarém, 02°25'S 54°44'W. **Tocantins-Araguaia**. MZUSP 18155, 3, 37,5-40,0 mm CP, Rio Tocantins, Jatobal, 04°34'S 49°39'W.

Guyana. USNM 377416, 5, 45,4-50,9 mm CP, Rupununi river, Taraqua Creek. ANSP 176033, 24, 26,4-39,1 mm CP, Essequibo River, extensive sandbar near Essequibo campsite, 04°45'41"N, 58°45'53"W. ANSP 176035, 19, 17,8-30,8 mm CP, Essequibo River, sandbars 1.0 to 1.5 hours upstream from Maipuri campsite, 04°30'16"N, 58°31'38"W. ANSP 176037, 12, 19,4-31,8 mm CP, Essequibo River, approx. 3 h upstream from Kurupukari field station, 04°34'17"N, 58°35'17"W. ANSP 177402, 18, 25,2-38,2 mm CP, Essequibo River, extensive sand bar 500m downstream from Paddle Rock campsite, 04°44'00"N, 58°43'00"W. ANSP 177403, 15, 34,5-47,8 mm CP, Essequibo River, rock landing, 04°44'22"N, 58°42'23"W. ANSP 177404, 1, 37,4 mm CP, Essequibo River, sand bar, 04°44'22"N, 58°42'23"W. ANSP 177406, 16, 26,0-41,6 mm CP, Essequibo River, extensive sandbar 2 km upstream from Paddle Rock campsite, 04°42'20"N, 58°42'26"W. ANSP 177407, 13, 36,7-42,4 mm CP, Siparuni River, Levi Falls, 04°44'41"N, 59°00'18"W.

Peru. ANSP 139084, 6, 13,6-26,2 mm CP, Vicinity Iquitos, Rio Nanay opposite naval base, backwater pools off coche (4 mi. above Amazon). ANSP 191981, 23, 46,1-50,0 mm CP, Rio Nanay (Amazonas, Dr.), large Sandy beach on downstream end of island. upstream from Santa Clara, SW of Iquitos, 03°46'45"S, 73°22'06"W. INHS 44058, 7, 44,0-48,1 mm CP, Rio Nanay, Pampa Chica, 4.54 km. W center of Iquitos at bearing 269°, 03°45'08.8"S, 73°17'00.1"W.

Venezuela. ANSP 190854, 1, 40,3 mm CP, Rio Orinoco, sand beach along small island and exposed rocky shoal across channel from Puerto Venado (near Samariapo), 56.7 km SW of Puerto Ayacucho, 05°12'34.27"N, 67°48'34.34"W. ANSP 191226, 1, 41,5 mm CP, Rio Orinoco near mouth of Rio Ventuari, Macurucu Landing, 75 km. E of San Fernando de Atabapo, 03°57'29"N, 67°01'56"W. ANSP 194126, 2, 31,9-36,4 mm CP, Rio Orinoco, beach in middle of channel, 32 km SSE of Manaka, 91 km ESE of San Fernando de Atabapo, 03°42'10"N, 66°57'40"W. ANSP 194127, 11, 33,5-42,9 mm CP, Rio Casiquiare, left bank, upstream from mouth of Rio Siapa, 02°09'21"N, 66°27'50"W. ANSP 194128, 13, 19,2-49,1 mm CP, Rio Orinoco, Raudales Culebra, 8.4 km. S of Puerto Ayacucho, 43.9 km NE of Samariapo. ANSP 194129, 3, 23,9-38,6 mm CP, Rio Ventuari (Orinoco Dr.), Isla de Canaripo, 192.7 km SE of Puerto Ayacucho, 04°39'02"N, 66°52'05.9"W. ANSP 199059, 1,

23,1 mm CP, Rio Orinoco at Puerto Venado, 4.3 km. S of Samariapo, 56.4 km SW of Puerto Ayacucho, 05°12'38"N, 67°48'18"W.

Diagnose. *Anchoviella juruasanga* distingue-se de suas congêneres pela maxila superior curta, sua margem posterior na vertical entre as margens anterior e posterior da pupila (vs. margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da pupila).

Redescrição. Dados morfométricos de 41 exemplares medidos e contados dos 1.320 exemplares analisados estão listados na **Tabela 15**. Corpo alongado, comprimido lateralmente; maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo convexo da extremidade do focinho à extremidade posterior da narina posterior, fortemente convexo deste à vertical sob a base do primeiro raio da nadadeira dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, aproximadamente reto do último ponto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior da órbita, fortemente convexo deste à extremidade anterior da base da nadadeira anal, póstero-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal, aproximadamente reto do último ponto à origem do lobo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, fortemente pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho longo, pontudo lateralmente. Olhos localizados em posição dorsal à longitudinal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis em vista ventral e dorsal. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *walkeri*. Narinas confluentes lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior arredondada, sua margem posterior situada entre as verticais que passam pelas margens anterior e posterior da pupila. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e mandíbula.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente 18 a 23% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 8 (1), 9 (7), 10 (6), 11 (11), 12 (8)* ou 13 (4) no ramo superior, 16 (2), 17 (4), 18 (6), 19 (8), 20 (6), 21 (6)*, 22 (2) ou 24 (3) no ramo inferior, 25 (3), 26 (2), 27 (3), 28 (4), 29 (3), 30 (4), 31 (3), 32 (5),

33 (5)*, 34 (2), 35 (1), 36 (2) ou 37 (1) no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 14 a 17% do CC.

Linha lateral ausente. Escamas ciclóides.

Vértebras 39 (2); 21 (2) abdominais, 18 (2) caudais.

Nadadeira dorsal ii (7) ou iii (34)*, 10 (4), 11 (30)*, 12 (5) ou 13 (1) raios. Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da base da nadadeira caudal que da extremidade do focinho. Nadadeira anal ii (16) ou iii (25)*, 10 (1), 11 (6)*, 12 (17), 13 (15) ou 14 (2) raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada na vertical que passa pela margem anterior do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente. Nadadeira peitoral i, 11 (7), 12 (21)* ou 13 (9) raios; raios externos mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (37)*; origem do raio mais externo situada anteriormente à vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do raio mais externo da nadadeira pélvica mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira anal que da base do primeiro raio da nadadeira peitoral. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Coloração do corpo amarelo pálido ou marrom pálido. Faixa lateral pálida ou prateada, ausente na maioria dos exemplares preservados, quando presente estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedúnculo caudal. Largura da faixa de cerca de 27% da altura do corpo na vertical sob a origem da nadadeira peitoral, aumentando posteriormente para cerca de 33% da altura do corpo na vertical sob a origem da nadadeira pélvica. Pequenas manchas arredondadas escuras presentes acima e abaixo da linha longitudinal em alguns exemplares, no topo da cabeça, ao longo do perfil dorsal, da origem da nadadeira dorsal à nadadeira caudal, ao longo do perfil ventral, da origem da nadadeira anal à nadadeira caudal, ao longo das bases das nadadeiras dorsal, anal e caudal, e em duas

barras verticais paralelas na nadadeira caudal; ausente em parte dos exemplares preservados. Iris e regiões pós-orbital, gular e dos infra-orbitais com retenção de guanina.



Figura 44. *Anchoiella juruasanga* Loeb, 2012, holótipo, MZUSP 109249, 42,4 mm CP. Fotografia de Marina Loeb.



Figura 45. *Anchoiella juruasanga* Loeb, 2012, recém-morto, MZUSP 103314, 46,0 mm CP, Rio Jari, Monte Dourado, Pará. Fotografia de José Birindelli (UEL).

Etimologia. No idioma Tupi "juru" significa boca e "a-sanga" significa curta. O epíteto "juruasanga", portanto, refere-se à maxila curta, um caráter diagnóstico da espécie.

Distribuição. *Anchoiella juruasanga* é uma espécie dulcícola amplamente distribuída na bacia Amazônica, Rio Essequibo e Rio Orinoco. Foram analisados exemplares provenientes das bacias do Rio Tapajós, Rio Negro, Rio Madeira, Rio Trombetas, Rio Tocantins, Rio Maicá e Rio Jari, Brasil. Ainda, foram analisados exemplares do Rio Nanay, Peru; da bacia do Rio Orinoco e do Rio Casiquiare, Venezuela e da bacia do Rio Essequibo, Guiana (Figura 46).

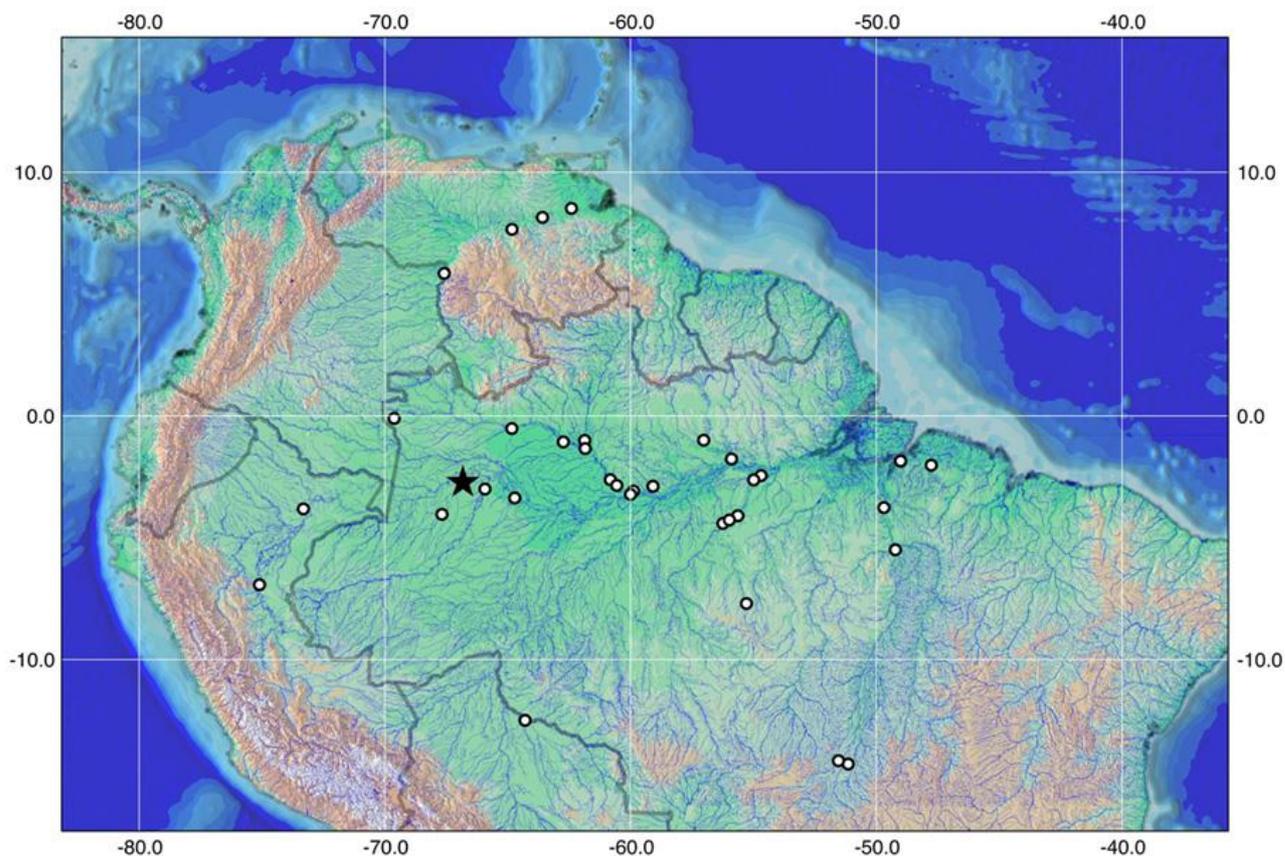


Figura 46. Distribuição geográfica de *Anchoviella juruasanga* Loeb, 2012 com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipos).

Biologia. Não foram encontrados dados sobre a biologia de *A. juruasanga*.

Comentários. A curta extensão da maxila superior diferencia *A. juruasanga* de todas suas congêneres. Todas as demais congêneres apresentam a margem posterior da maxila superior situada na vertical que passa pela margem posterior da órbita, ou mais posteriormente, com exceção de *A. jamesi*, que apresenta a margem posterior da maxila superior situada desde a vertical que passa pela margem posterior da pupila até além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 6,0% do CC. O posicionamento da origem da nadadeira anal em relação à nadadeira dorsal também a diferencia de *A. analis*, *A. balboae*, *A. brevirostris*, *A. elongata*, *A. jamesi*, *A. lepidentostole*, *A. manamensis*, *Anchoviella* sp. “Peru” e *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica”.

A. juruasanga também apresenta semelhanças morfológicas com *Amazonsprattus scintilla* Roberts, 1984, espécie amplamente distribuída ao longo bacia Amazônica. *A. scintilla* apresenta como características diagnósticas, a presença da pré-maxilares diminutos; maxila superior curta, não alcançando a vertical sob a extremidade anterior da órbita; a

origem da nadadeira anal na vertical sob entre a base do primeiro ao quarto raios da nadadeira dorsal e a aparência transparente quando em vida. Certas características morfológicas de *A. scintilla* parecem ter tido seu desenvolvimento truncado, como por exemplo os pré-maxilares e o maxilares (Roberts, 1984). Fica mais complexo, portanto, traçar semelhanças morfológicas entre *A. scintilla* e *A. juruasanga*. Futuros estudos ontogenéticos de estruturas ósseas, cartilagosas e miológicas das duas espécies poderão indicar diferenças mais evidentes entre as duas espécies.

Tabela 15. Dados morfométricos de *Anchoviella juruasanga* Loeb, 2012 (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caráteres morfométricos	Holótipo	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	42,4	41	19,3	51,5	34,0	-
Comprimento da cabeça (mm)	10,8	41	5,2	12,4	8,4	-
Porcentagem do comprimento padrão						
Altura do corpo	16,4	41	10,5	16,5	13,8	1,9
Altura do pedúnculo caudal	8,4	41	7,0	9,1	8,0	0,6
Comprimento da base da nadadeira dorsal	11,2	41	11,0	14,8	12,6	1,1
Comprimento da base da nadadeira anal	11,5	41	11,0	16,0	13,1	1,3
Comprimento da nadadeira peitoral	14,4	41	9,7	15,0	13,1	1,4
Comprimento da nadadeira pélvica	10,8	41	8,8	13,1	10,8	1,0
Distância pré-peitoral	24,1	41	22,1	27,8	24,5	1,4
Distância pré-pélvica	44,5	41	42,5	47,9	45,0	1,4
Distância pré-dorsal	53,4	41	49,4	55,4	52,2	1,6
Distância pré-anal	65,3	41	61,2	68,6	64,5	1,8
Comprimento da escama axilar peitoral	8,4	30	3,4	11,3	6,9	2,1
Comprimento da escama axilar pélvica	4,0	16	2,7	6,6	4,0	1,1
Comprimento da cabeça	24,4	41	22,4	28,0	24,8	1,4
Porcentagem do comprimento da cabeça						
Comprimento do focinho	22,1	41	17,2	25,0	21,3	2,5
Comprimento da maxila superior	46,9	41	40,2	47,9	44,0	2,7
Diâmetro orbital	33,0	41	29,2	36,7	31,5	2,2
Distância pós-orbital	48,2	41	43,3	52,4	46,9	2,1
Distância Interorbital	22,3	41	19,0	26,5	22,5	2,5

***Anchoviella lepidentostole* (Fowler, 1911)**

Tabela 16, Figuras 47 a 51

Anchovia lepidentostole Fowler, 1911:214, fig. 3 [localidade-tipo: Surinam].

Stolephorus maryuba Miranda Ribeiro, 1908:451 [nova espécie do Rio Ribeira (=Rio Ribeira de Iguape)].—Ihering, 1930:232, fig. sem numeração [valor econômico e sistemática dos Clupeiformes do Brasil].—Fowler, 1941:135 [em lista de peixes dulcícolas do Brasil].

Anchoviella lepidentostole Jordan *et al.*, 1930:49 [nova designação genérica, em lista de peixes da Venezuela e Colômbia].—Hildebrand, 1943:127, fig.55 [redescricao].—Boeseman, 1963:296 [descricao do exemplar RMNH 24.705, Suriname].—Hildebrand, 1964:224, fig. 50 [redescricao].—Whitehead, 1973:149, fig. 56 [descricao; sinonímia subjetiva de *Anchoviella hubbsi* Hildebrand, 1943, *Anchoviella nitida* Hildebrand & Carvalho, 1948 e *Anchoviella iheringi* Fowler, 1941; Venezuela, Guyana, Surinam, northern Brazil].—Fowler, 1973:329 [catálogo de peixes do mundo].—Figueiredo & Menezes, 1978:28, fig.35 [em catálogo de peixes marinhos do sudeste do Brasil].—Cervigón, 1982a:215, figs. 2 e 3 [descricao, biologia de exemplares coletados na bacia do Orinoco].—Cervigón, 1982b:117, fig. 83 [descricao, parasitas e ecologia].—Paiva-Filho *et al.*, 1986:71 [biologia].—Cervigón, 1986:117, fig. 83 [descricao, parasitas e ecologia].—Paiva Filho *et al.*, 1986:71 [biologia de exemplares coletados em São Vicente, Brasil].—Cervigón, 1987:20 [redescricao e informações ecológicas].—Giamas *et al.*, 1988:251 [produção pesqueira na Bacia do Rio Ribeira do Iguape].—Whitehead *et al.*, 1988:334 [diagnose, biologia e distribuição].—Beldazoli & Rossi-Wongtschowski, 1990:1 [biologia, comportamento e pesca na Bacia do Rio Ribeira do Iguape].—Cervigón, 1991:117, fig. 83 [em lista de peixes da Venezuela].—Cervigón, 1993:117, fig. 83 [em lista de peixes marinhos da Venezuela].—Cervigón, 1994:117, fig. 83 [em lista de peixes marinhos da Venezuela].—Cervigón, 1996:117, fig. 83 [em lista de peixes marinhos da Venezuela].—Ginciene, 1998:1 [pesca na costa sul de São Paulo, Brasil].—Cervigón & Alcalá, 1999:117, fig. 83 [em lista de peixes marinhos da Venezuela].—Silva & Araújo, 2000:1 [distribuição espacial de manjubas na Baía de Sepetiba, Brasil].—Camara *et al.*, 2001:219 [biologia e pesca na Bacia do Rio Ribeira do Iguape].—Camargo & Isaac, 2001:140 [em lista de peixes estuarinos do norte do Brasil; *Anchoviella cf. lepidentostole*].—Kullander & Ferraris Jr., 2003:40 [em lista de peixes de água doce das Américas do Sul e Central].—Menezes & Figueiredo, 2003:39 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Nizinski & Munroe, 2003:787 [em lista de peixes do Atlântico Ocidental central].—Saldanha, 2005:1 [etnologia sobre pesca da manjuba em Iguape, Brasil].—Barbieri *et al.*, 2007:269

[Rio Ribeira de Iguape].—Chaves & Vendel, 2008:10 [dieta dos exemplares coletados na Baía de Guaratuba, Brasil].—Cavalcanti-Filho *et al.*, 2009:134 [pesca e comercialização].—Loeb, 2012:18 [material comparativo].—Mendonça & Sobrinho, 2013:691 [gerenciamento da pesca].—Loeb & Figueiredo, 2014:35 [material comparativo].—Loeb & Menezes, 2015:299 [status taxonômico de *Anchoviella nattereri* (Steindachner, 1880)].

Amplova lepidentostole Myers, 1940:439 [nova designação genérica, diagnose condensada de Fowler, 1911].

Anchoviella iheringi Fowler, 1941:124, fig. 2 [Rio Jaguaribe, Brazil].—Fowler, 1948:22, fig. 13 [em lista de peixes de água doce do Brasil].—Carvalho, 1951:55, fig. 4 [redescricao].—Santos, 1952:75 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Fowler, 1973:329 [catálogo de peixes do mundo].

Anchoviella manjuba Fowler, 1941b:135 [em lista de peixes da costa do Brasil].

Anchoviella hubbsi Hildebrand, 1943:128, fig. 56 [Rio Ribeira do Iguape, Sao Paulo, Brasil].—Carvalho, 1945:76 [Tamanho de exemplares coletados no Rio Ribeira do Iguape].—Fowler, 1948:20 [em lista de peixes de água doce do Brasil].—Hildebrand & Carvalho, 1948:294 [comparações com *Anchoviella nitida*].—Carvalho, 1951:57 [redescricao].—Santos, 1952:73, figs. 37 e 38 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Nomura, 1962:365 [dados de pesca da espécie no Rio Ribeira do Iguape].—Nomura & Menezes, 1964:352 [sumário de informações sobre biologia].—Fowler, 1973:329 [catálogo de peixes do mundo].

Anchoviella blackburni Hildebrand, 1943:129 [Estauques bay and Jacque point, Gulf of Venezuela].—Schultz, 1949:48 [redescricao].—Hildebrand, 1964:226, fig. 51 [redescricao].—Cervigón, 1966:146 [em catálogo de peixes marinhos da Venezuela].—Fowler, 1973:328 [catálogo de peixes do mundo].

Anchoviella nitida Hildebrand & Carvalho, 1948:294, fig. 4 [Vitória, Brasil].—Carvalho, 1951:56, fig. 5 [redescricao].—Santos, 1952:75 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Menezes, 1974:216 [numeração e status do material-tipo].—Cervigón, 1980:227, fig. 2.77 [em lista de peixes marinhos da Venezuela].

Holótipo. ANSP 1346, 1, 85,8 mm CP. Surinam, 1830, C.J. Hering.

Parátipo. ANSP 1347, 1, 64,0 mm CP. Surinam, 1830, C.J. Hering.

Brazil. Alagoas. MZUSP 108160, 5, 91,0-103,4 mm CP, Rio São Francisco close its mouth. MZUSP 51744, 1, 91,5 mm CP, Rio São Francisco at the Ferry Port, Penedo. UFBA 6579, 12, 85,1-114,0 mm CP, Rio São Francisco close to Penedo. UFBA 6681, 3, 87,2-98,8 mm CP,

Rio São Francisco close to Piaçabuçu. **Amapá**. USNM 258046, 2, 41,3-57,5 mm CP, Oregon collection, removed from USNM 186378, 02°32'N, 49°17'W. USNM 258047, 1, 57,9 mm CP, Oregon collection, removed from USNM 186384, 02°34'N, 49°18'W. **Bahia**. MZUSP 11576, 2, 40,6-48,4 mm CP, Praias do Malhado e Malhadinho. MZUSP 11612, 1, 97,3 mm CP, Praias do Malhado e Malhadinho. MZUSP 11613, 13, 74,3-80,7 mm CP, Praias do Malhado e Malhadinho, Ilhéus. MZUSP 60773, 3, 19,8-42,0 mm CP, Caravelas at the mangrove. UEFS 1052, 16, 26,5-40,1 mm CP, beach of Monte Cristo, Saubara. UEFS 1144, 36, 19,4-35,4 mm CP, Praia de Itapema, Saubara. UEFS 1246, 14, 13,0-29,1 mm CP, Praia de Itapema, Saubara. UEFS 1250, 4, 26,3-26,4 mm CP, Praia de Itapema, Santo Amaro da Purificação. UEFS 1563, 10, 29,3-35,4 mm CP, Praia de Itapema, Saubara. UEFS 1845, 3, 33,1-34,1 mm CP, Praia de Itapema, Santo Amaro da Purificação. UEFS 4154, 8, 21,2-38,9 mm CP, Praia de Itapema, Saubara. UEFS 5100, 1, 28,1 mm CP, Baía de Cabuçu, Saubara. UEFS 5198, 1, 38,3 mm CP, Praia do Malhado, Ilhéus. UEFS 5685, 10, 30,1-35,7 mm CP, Praia de Berlinque, Vera Cruz, Ilha de Itaparica. UEFS 6243, 22, 24,1-36,6 mm CP, Praia de Aratuba, Vera Cruz, Ilha de Itaparica. UEFS 7039, 107, 54,6-85,9 mm CP, Paraguaçu. UEFS 7271, 34, 22,6-27,8 mm CP, Rio Pratigi in its mouth, Camamu, Barcelos do Sul. UEFS 8079, 1, 40,4 mm CP, Bom Jesus dos Pobres, Saubara. UEFS 8995, 2, 57,0-63,6 mm CP, Praia do Malhado, Ilhéus. UEFS 9059, 3, 28,5-42,2 mm CP, Praia de Cabuçu, Saubara. UEFS 9102, 1, 29,1 mm CP, Praia de Monte Cristo, Saubara. UEFS 9110, 12, 30,3-34,7 mm CP, Saubara, Praia de Cabuçu. UEFS 9394, 1, 91,5 mm CP, Praia do Malhado, Ilhéus. UEFS 9774, 8, 16,5-26,3 mm CP, Praia de Cabuçu, Saubara. UEFS 9851, 41, 68,5-76,5 mm CP, Praia do Malhado, Ilhéus. UEFS 9861, 8, 66,5-90,0 mm CP, Praia do Malhado, Ilhéus. UEFS 12710, 4, 92,1-95,6 mm CP, Ponta da Tulha, Ilhéus. UFBA 1278, 3, 87,2-98,8 mm CP, Ilha do Medo, Baía de Todos os Santos. UFBA 2251, 22, 29,3-36,4 mm CP, Ilha de Itaparica, Caixa-prego. UFBA 5610, 1, 96,4 mm CP, Rio Jequitinhonha at Veracel Celulose, Eunápolis.

Ceará. ANSP 69345, 1, 83,2 mm CP, Rio Jaguaribe. **Espírito Santo**. CAS 51672, 4, 80,3-95,9 mm CP, port of Vitoria, Praia do Canto. CAS 53893, 3, 86,0-96,7 mm CP, Praia do Canto. MZUSP 51759, 1, 95,5 mm CP, Rio São Mateus. MZUSP 108172, 6, 88,3-97,7 mm CP, Rio Cricaré (=Rio São Mateus), Pedra D'água Town. MZUSP 11614, 6, 74,6-78,2 mm CP, Vitória. USNM 143906, 1, 78,3 mm CP, Vitória. USNM 143907, 1, 79,2 mm CP, Vitória. **Pará**. MPEG 3930, 20, 24,6-35,4 mm CP, beach of Baía de Marajó, Vigia. MPEG 3933, 100, 18,7-25,6 mm CP, beach of Baía de Marajó, Vigia. MPEG 3940, 20, 24,8-41,3 mm CP, Baía de Marajó, beach at Vigia. MPEG 3944, 30, 24,8-30,9 mm CP, beach of Baía de Marajó, Vigia. MPEG 3967, 100, 16,5-31,8 mm CP, Vigia, Baía de Marajó, Boca da

Vigia. MPEG 3968, 100, 18,3-51,1 mm CP, Vigia, Baía de Marajó, Boca da Vigia. MZUSP 93473, 138, 9,7-84,0 mm CP, Abaetetuba, Rio Maratauí; MZUSP 93475, 43, 19,7-48,3 mm CP, Croinha, Baía de Marajó. MZUSP 98658, 1, 16,0 mm CP, Ilha de Marajó, Tupinambá, Baía de Marajó. MZUSP 115053, 1, 26,0 mm CP, Ilha Cutijuba, Rio Pará, Baía de Marajó. MZUSP 115054, 1, 28,5 mm CP, Ilha Cutijuba, Rio Pará, Baía de Marajó. **Paraná.** MZUSP 11621, 2, 87,6-93,2 mm CP, Paraná, Ponta da Cotinga. MZUSP 35858, 5, 85,9-93,8 mm CP, Ponta da Cruz, Baía de Paranaguá. **Pernambuco.** MZUSP 11585, 1, 20,9 mm CP, Ponta de Pedras. MZUSP 115052, 1, 47,5 mm CP, Porto de Galinhas. **Piauí.** MCZ 46842, 4, 70,6-78,9 mm CP, Paraíba at Barra do Longa, near Buriti dos Lopes. UFPB 7864, 1, 67,4 mm CP, Murici dos Portelas, 03°18'24S, 42°05'36W. **Rio de Janeiro.** MNRJ 17885, 9, 135,1-142,1 mm CP, Rio Paraíba do Sul, São Fidélis. MZUSP 11586, 1, 28,4 mm CP, Atafona. MZUSP 11609, 15, 21,3-34,6 mm CP, Ilha da Convivência, Atafona. MZUSP 11615, 14, 70,9-101,4 mm CP, Cabo de São Tomé. MZUSP 11616, 78, 91,7-103,8 mm CP, Rio Paraíba, São Fidélis. **São Paulo.** CAS 151675, 6, 90,3-113,6 mm CP, Rio Ribeira do Iguape at Santos. MZUSP 3027, 4, 89,4-103,7 mm CP, Iguape. MZUSP 3328, 4, 87,3-95,3 mm CP, Santos; MZUSP 3329, 15, 76,7-100,2 mm CP, Registro. MZUSP 51826, 10, 96,0-106,6 mm CP, Rio Ribeira de Iguape, Registro. MZUSP 10628, 2, 83,4-105,8 mm CP, Rio Ribeira de Iguape, Iguape. MZUSP 108291, 1, 27,2 mm CP, Praia de Itamambuca, Ubatuba. MZUSP 11603, 30, 16,4-23,9 mm CP, Praia do Itaguá, Ubatuba. MZUSP 11617, 8, 82,6-101,2 mm CP, Rio Ribeira de Iguape close to Registro. MZUSP 11618, 3, 85,8-97,2 mm CP, Praia de Itaguá, Ubatuba. MZUSP 11619, 10, 92,8-110,9 mm CP, Cananéia/ Registro. MZUSP 11620, 2, 90,8-98,4 mm CP, beach of Cananéia. MZUSP 11623, 22, 99,1-118,1 mm CP, Rio Ribeira de Iguape; MZUSP 16389, 9, 84,0-101,3 mm CP, Rio Ribeira, Iguape; MZUSP 16488, 3, 94,6-101,0 mm CP, Rio Ribeira de Iguape close to Registro; MZUSP 35848, 2, 105,6-114,0 mm CP, Valo Grande, Sistema lagunar Cananéia-Iguape; MZUSP 60331, 73, 86,1-97,6 mm CP, Rio Ribeira do Iguape, Laranjeiras, Registro. MZUSP 60356, 30, 77,3-95,0 mm CP, Rio Ribeira de Iguape, Laranjeiras, Registro. MZUSP 60357, 46, 79,8-96,0 mm CP, Rio Ribeira do Iguape, Laranjeiras, Registro. MZUSP 60358, 126, 81,7-93,3 mm CP, Rio Ribeira do Iguape, Laranjeiras, Registro. MZUSP 60359, 78, 88,0-102,0 mm CP, Rio Ribeira do Iguape, Laranjeiras, Registro; MZUSP 60360, 82, 85,5-93,9 mm CP, Rio Ribeira do Iguape, Laranjeiras, Registro. MZUSP 60361, 42, 96,3-105,7 mm CP, Rio Ribeira do Iguape, Laranjeiras, Registro. MZUSP 60362, 30, 97,3-103,0 mm CP, Rio Ribeira do Iguape, Laranjeiras, Registro. MZUSP 60363, 44, 97,6-113,7 mm CP, Rio Ribeira do Iguape, Laranjeiras, Registro. MZUSP 60364, 45, 80,6-98,5 mm CP, Rio Ribeira do Iguape,

Laranjeiras, Registro. MZUSP 60365, 88, 81,2-105,8, Rio Ribeira do Iguape, Laranjeiras, Registro. MZUSP 60366, 57, 83,6-93,3 mm CP, Rio Ribeira do Iguape, Laranjeiras, Registro; MZUSP 60367, 43, 87,8-98,3 mm CP, Rio Ribeira do Iguape, Laranjeiras, Registro. MZUSP 74716, 2, 37,5-38,9 mm CP, bacia do Rio Ribeira. MZUSP 73862, 53, 97,3-104,7 mm CP, Rio Ribeira do Iguape, bairro Barranco Alto. MZUSP 73863, 69, 88,7-106,1 mm CP, main chanel of Rio Ribeira do Iguape, close to yacht club. MZUSP 73864, 1, 106,0 mm CP, Barra do Una. MZUSP 73865, 3, 98,1-103,3 mm CP, Barra do Una. MZUSP 73866, 6, 101,4-106,8 mm CP, Rio Momura, Iguape. UEFS 846, 113, 37,0-55,1 mm CP, Santos. UEFS 871, 7, 36,3-52,0 mm CP, Santos. UEFS 887, 4, 44,2-52,8 mm CP, Santos. UEFS 924, 4, 43,5-56,1 mm CP, Santos. UMMZ 133664, 1, 102,4 mm CP, Rio Ribeira do Iguape. USNM 119806, 4, 90,0-95,0 mm CP, Rio Ribeira de Iguape.

Guiana Francesa. USNM 186380, 12, 51,3-62,0 mm CP, Oregon Stn. 2048, 04°00'N, 50°35'W. USNM 186400, 2, 74,0-87,9 mm CP, Oregon collection, Atlantic Ocean, off French Guiana, 04°00'N, 50°35'W. MNHN 19-3-2-2, 1, 76,2 mm CP, MNHN 19-3-2-1, 7, 47,8-65,7 mm CP, MNHN 19-3-4-1, 1, 93,0 mm CP, ambos de: Rojas.

Guiana. BMNH 1963.4.18, 6, 68,6-88,2 mm CP, Bourda Market, Guiana.

Suriname. USNM 186403, 2, 72,4-82,4 mm CP, North Atlantic Ocean, 06°22'N, 055°06'W. USNM 186457, 2, 55,1-65,0 mm CP, Oregon Stn. 2280, 06°16'N, 55°30'W. USNM 227039, 1, 90,7 mm CP, Corantijn River (=Courantyne River), 05°20'N, 57°20'W; USNM 227040, 3, 75,8-80,6 mm CP, mouth of the Corantijn river, close to the airport. 05°58'N, 57°01'W. USNM 227050, 3, 80,2-95,0 mm CP, Corantijn River, 05°50'N, 57°07'W. USNM 227052, 20, 77,8-104,8 mm CP, Corantijn, Nickerie District, 05°34'N, 57°10'W. USNM 227057, 20, 71,1-99,1 mm CP, Corantijn river, Nickerie District, 05°38'N, 57°09'W. USNM 227066, 5, 78,3-94,8 mm CP, Corantijn, 05°28'N, 57°16'W. USNM 227069, 1, 78,1 mm CP, Corantijn river, 05°44'N, 57°08'W. USNM 227272, 74, 17,7-40,2 mm CP, Corantijn River, river mi. 43 - (start) – near Robertson ICPand, Nickerie District, 05°50'N, 057°07'W. USNM 227281, 1, 41,3 mm CP, Corantijn, 05°31'N, 57°12'W. USNM 227282, 24, 39,5-74,3 mm CP, Corantijn River, side channel near Baviaan ICPand, Nickerie District, 05°33'N, 57°11'W. USNM 369318, 8, 30,8-54,6 mm CP, Corantijn River ca. 5 km. N of Camp Mac Clemmen Landing, Nickerie District, 05°35'N, 57°11'W.

Venezuela. ANSP 195444, 1, 95,7 mm CP, Rio Orinoco, ca. km. 137, 08°42'00"N, 62°06'00"W. CAS 50738, 1, 76,3 mm CP, Rio Orinoco just upstream of El Consejo ca. Km. 135-137. Cr. E-2B-78 buoy 137.4-135.7, Orinoco basin, Terr. Delta Amacuro. MCZ 59508, 1, 97,0 mm CP, Rio Orinoco, just upstream from Los Castillos on South side of channel, ca.

162 km., Delta Amacuro; USNM 119793, 1, 29,3 mm CP, Jacque point, Gulf of Venezuela, 11.897283, -71.191566. USNM 123090, 1, 82,6 mm CP, Gulf of Paria. USNM 127606, 1, 32,3 mm CP, Estanques bay (Santa Cruz de Los Taques bay), Gulf of Venezuela, 11.818324, -70.267947. USNM 232864, 1, 42,4 mm CP, Rio Orinoco, deep river channel near Curiapo 60 naut. mi. upstream from sea buoy, 08°35'N, 60°59'W. USNM 233635, 1, 80,7 mm CP, Rio Orinoco, river channel in front of ferry station Los Barrancos, 180 naut. mi. upstream from sea buoy, 08°23'N, 62°41'W. USNM 233773, 3, 40,6-44,0 mm CP, Rio Orinoco, inlet, 82 naut. mi. upstream from sea buoy, 08°29'N, 61°18'W. USNM 233776, 1, 20,6 mm CP, shallow lagoon on north side of Rio Orinoco, West of Cano Araguaito, 131 NM from sea Bouy, 08°40'42"N, 62°00'24"W. USNM 233779, 1, 27,1 mm CP, Rio Orinoco, river channel below mouth of rio Arature, 52 naut. mi. upstream from sea buoy, 08°36'N, 60°54'W. USNM 233780, 2, 18,9-24,1 mm CP, Rio Orinoco, river channel below mouth of rio Arature, 52 naut. mi. upstream from sea buoy, 08°36'N, 60°54'W.

Diagnose. *Anchoviella lepidentostole* distingue-se de *A. carrikeri*, *A. cayenensis*, *A. guianensis*, *A. juruasanga*, *A. perfasciata* e *A. vaillanti* pela origem da nadadeira anal na vertical que passa pela metade posterior da base da nadadeira dorsal, não ultrapassando, entretanto, a vertical que passa pela margem posterior da base do penúltimo raio da nadadeira anal (vs. origem da nadadeira anal na vertical que passa pela margem anterior da base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente). Distingue-se de *A. balboae*, *A. brevisrostris*, *A. jamesi* e *A. manamensis* pela margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 14,3 a 26,6% do CP (vs. margem posterior da maxila superior na vertical que passa pela margem posterior da órbita, ou mais posteriormente, além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 9,0% do CP). Distingue-se de *Anchoviella* sp. "Peru" e *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica" por 19 a 26 rastos branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (vs. 12 a 16). Distingue-se ainda de *A. analis* e *A. elongata* por 12 a 14 raios ramificados na nadadeira peitoral (vs. 11 a 12 e 10 a 12, respectivamente).

Redescrição. Dados morfométricos de 108 exemplares medidos e contados dos 2.490 exemplares analisados estão listados na **Tabela 16**. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical sob a extremidade posterior da narina posterior, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira

dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, convexo do último onto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do osso dentário, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira anal, póstero-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, fortemente pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho longo, levemente pontudo lateralmente. Olhos localizados em posição dorsal à longitudinal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis em vista ventral e dorsal. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *walkeri*. Narinas confluentes lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior arredondada, situada além da vertical sob a margem posterior da órbita por 14,3 a 26,6% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente 12,1 a 21,8% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 14 (1), 15 (8), 16 (12)*, 17 (19), 18 (19), 19 (14) ou 20 (8) no ramo superior, 19 (1), 20 (4), 21 (9), 22 (20), 23 (18), 24 (22)*, 25 (6) ou 26 (1) no ramo inferior, 35 (1), 36 (2), 37 (8), 38 (11), 39 (9), 40 (10)*, 41 (13), 42 (8), 43 (12), 44 (4) ou 46 (2) no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 14,1 a 24,6% do CC.

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides. 39-43 (n = 14) séries transversais de escamas na linha longitudinal.

Vértebras 40 (2); 19 (2) abdominais, 21 (2) caudais.

Nadadeira dorsal ii (20) ou iii (63)*, 11 (3), 12 (59)*, 13 (20) ou 14 (1) raios.

Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da base da nadadeira caudal que da extremidade do focinho. Nadadeira anal ii (9) ou iii (72)*, 16 (1), 17 (2), 19 (2), 20 (14), 21 (38), 22 (18)* ou 23 (6) raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada na vertical sob a metade posterior da base da nadadeira dorsal, não ultrapassando, entretanto, a vertical que passa pela margem posterior da base do penúltimo raio da nadadeira anal. Nadadeira peitoral i, 12 (8), 13 (50) ou 14 (9) raios; raios externos mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da

nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (75); origem do raio mais externo situada anteriormente à vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do raio mais exterior da nadadeira pélvica equidistante da base do primeiro raio da nadadeira peitoral que à base do primeiro raio da nadadeira anal, ou mais próxima à base do primeiro raio da nadadeira peitoral. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Coloração do corpo amarelo pálido ou marron pálido. Faixa longitudinal de pálida a prateada, ausente em parte dos exemplares preservados, quando presente estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedúnculo caudal. Largura da faixa de cerca de 30% da altura do corpo na vertical sob a origem da nadadeira peitoral, aumentando posteriormente para cerca de 36% da altura do corpo na vertical sob a origem da nadadeira pélvica. Pequenas manchas arredondadas escuras presentes acima da linha longitudinal em alguns exemplares, no topo da cabeça e dorsalmente, da origem da nadadeira dorsal à base da nadadeira caudal. Pequenas manchas arredondadas escuras presentes também nas bases das nadadeiras dorsal, anal e caudal, nas membranas destas e ao longo da porção central de cada lobo da nadadeira caudal. Iris e regiões pós-orbital, gular e dos infra-orbitais com retenção de guanina.



Figura 47. *Anchoviella lepidentostole* (Fowler, 1911), holótipo, ANSP 1346, 85,8 mm CP. Fotografia de Marina Loeb.



Figura 48. *Anchoiella lepidentostole* (Fowler, 1911), material não tipo, USNM 227282, 61,0 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).

Distribuição e hábitat. *Anchoiella lepidentostole* ocorre em ambiente marinho, de água salobra e dulcícola, no Atlântico Ocidental sul, podendo penetrar o baixo curso de rios costeiros por até centenas de quilômetros (Paiva Carvalho & Andrade Ramos, 1941; Cervigón 1982a). No presente estudo foram analisados exemplares coletados Atlântico Ocidental sul, desde a Lagoa de Maracaibo na Venezuela à Baía de Paranaguá no Brasil, passando por Guiana, Suriname e Guiana Francesa. Foram também analisados exemplares coletados em água doce no Rio Orinoco, Venezuela, no Rio Corantijn no Suriname e no Brasil, na Baía de Marajó, PA, no rio São Francisco, em Piaçabuçu e Penedo, AL; no rio Paraguaçu em Saubara, BA; no rio São Mateus, ES e no Rio Ribeira de Iguape em Cananéia, Iguape e Registro, SP (Figura 49).

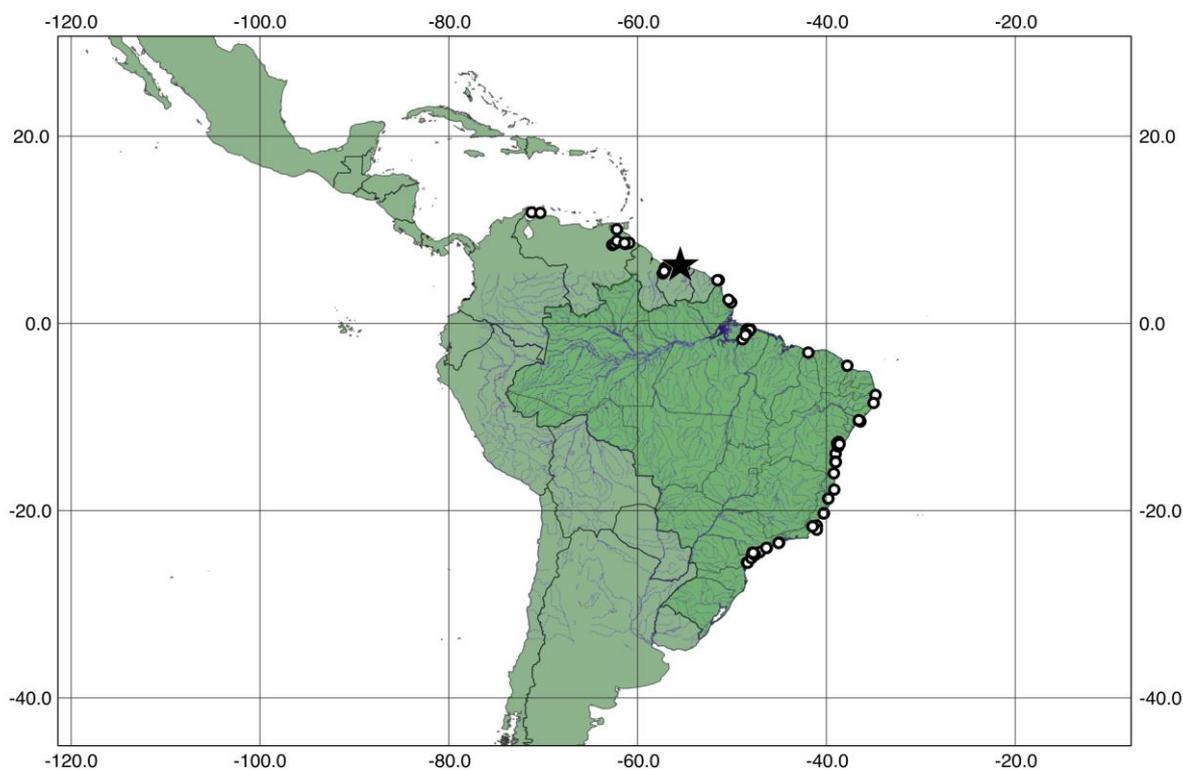


Figura 49. Distribuição geográfica de *Anchoiella lepidentostole* (Fowler, 1911) com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipo).

Biologia. Paiva Carvalho & Andrade Ramos (1941) foram os primeiros autores a descrever o comportamento anádromo de *A. lepidentostole*. Nomura & Menezes (1964) mencionaram que a espécie pode subir a porção baixa de rios costeiros em até 100 km.

Camara *et al.* (2001) analisando exemplares de *A. lepidentostole* capturados de 1993 a 1996 no Rio Ribeira do Iguape registraram fêmeas maiores (80,5 to 138,5 mm CP) que machos (74,5 a 122,5 mm CP) e a existência de dois picos reprodutivos, um em Abril (inverno) e outro em Novembro (verão).

Comentários. Exemplares juvenis de *Lycengraulis grossidens* (Spix & Agassiz, 1829) têm sido identificados erroneamente como *A. lepidentostole* em diversas coleções científicas de peixes. Todas as características morfométricas e merísticas analisadas em juvenis de *A. lepidentostole* apresentam sobreposição em comparação com juvenis de *L. grossidens*, entretanto, caracteres úteis para diferenciá-las são o comprimento dos dentes, o comprimento da maxila superior e a forma do focinho em vista lateral. Espécies de *Anchoiella* apresentam pequenos dentes caniniformes, dispostos em uma fileira única nas maxilas superior e inferior, assim como as espécies de *Lycengraulis*. No entanto, os dentes da maxila superior de *Lycengraulis* aumentam de tamanho no sentido ântero-posterior, atingindo um comprimento maior, de cerca de duas vezes, em relação aos exemplares de *Anchoiella lepidentostole* com o mesmo comprimento padrão. Ainda, os dentes da maxila superior das espécies de *Lycengraulis* são mais espaçados entre si que os das espécies de *Anchoiella*. Este padrão pode ser facilmente observado e permite diferenciar *A. lepidentostole* e *Lycengraulis grossidens*.

Exemplares pertencentes à *A. lepidentostole* apresentam valores do comprimento da maxila superior em relação ao comprimento da cabeça entre 64,4 e 77,1%, enquanto os exemplares de *L. grossidens* analisados apresentam valores entre 75,8 a 84,5%. Outro caráter que permite uma fácil diferenciação é a forma do focinho em vista lateral, pois exemplares pertencentes à *A. lepidentostole* apresentam o focinho mais pontudo em vista lateral quando comparados aos exemplares pertencentes à *L. grossidens*.

Dentre suas congêneres, *A. lepidentostole* é mais semelhante a *A. vaillanti* com relação ao comprimento da maxila superior (Figura 50), posicionamento da origem da nadadeira anal em relação à nadadeira dorsal, número de raios ramificados na nadadeira anal e rastros branquiais no primeiro arco branquial

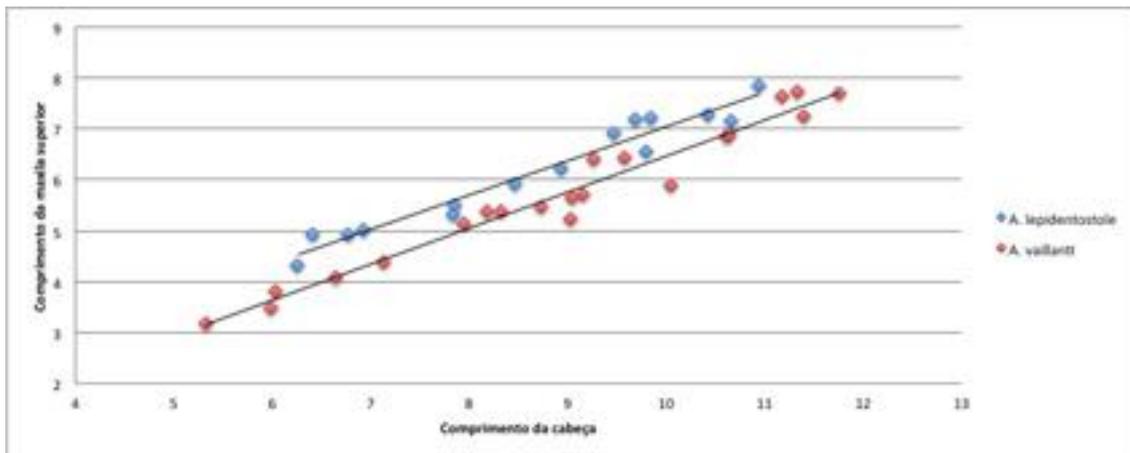


Figura 50. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de *Anchoviella lepidentostole* (Fowler, 1911) e *Anchoviella vaillanti* (Steindachner, 1908).

Tabela 16. Dados morfométricos de *Anchoviella lepidentostole* (Myers, 1940) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caráteres morfométricos	Holótipo	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	85,8	108	24,8	108,1	81,9	-
Comprimento da cabeça (mm)	17,7	103	6,2	23,4	18,1	-
Porcentagem do comprimento padrão						
Altura do corpo	23,3	106	15,0	25,0	21,9	2,2
Altura do pedúnculo caudal	11,1	108	7,1	12,9	10,0	1,0
Comprimento da base da nadadeira dorsal	13,8	107	10,4	15,8	13,2	0,9
Comprimento da base da nadadeira anal	23,0	108	15,5	24,7	20,8	1,7
Comprimento da nadadeira peitoral	13,0	97	6,8	16,3	13,4	2,6
Comprimento da nadadeira pélvica	7,7	102	4,7	15,8	13,2	0,9
Distância pré-peitoral	23,7	108	17,5	27,8	23,4	1,6
Distância pré-pélvica	41,5	104	38,5	46,0	41,2	1,4
Distância pré-dorsal	50,0	106	46,9	54,9	49,9	1,5
Distância pré-anal	58,8	106	55,0	62,7	59,0	1,5
Comprimento da escama axilar peitoral	9,4	71	6,1	15,6	11,4	2,0
Comprimento da escama axilar pélvica	-	39	3,1	9,4	5,3	1,7
Comprimento da cabeça	20,7	103	17,4	26,9	23,0	1,5
Porcentagem do comprimento da cabeça						
Comprimento do focinho	12,0	101	10,6	20,9	15,1	2,4
Comprimento da maxila superior	70,7	102	64,4	77,1	70,3	3,2
Altura do maxilar	7,6	100	2,9	11,0	6,3	1,7
Diâmetro orbital	37,5	103	28,0	37,5	32,5	2,0
Distância pós-orbital	59,4	99	43,6	54,9	49,8	2,8
Distância Interorbital	-	96	22,0	29,8	25,9	1,7

***Anchoviella manamensis* Cervigón, 1982**

Tabela 17, Figuras 51 a 53

Anchoviella manamensis Cervigón, 1982:220, figuras 5 e 6 [localidade-tipo: Caño Mánamo, cerca de Tucupita].—Cervigón, 1987:26 [redescrição].—Whitehead *et al.*, 1988:335 [diagnose, biologia e distribuição].—Kullander & Ferraris, 2003:40 [em lista de peixes de água doce das Américas do Sul e Central].

Holótipo. FCLR 638, 1, 25,0 mm CP, Caño Mánamo, cerca de Tucupita.

Parátipos. FCLR 639, 6, 17,5 a 22,0 mm CP, Caño Mánamo, cerca de Tucupita. FCLR 640 (5, 19,0 a 23,0 mm CP), Caño Mánamo, cerca de Tucupita.

Material não-tipo. Guyana. AMNH 72884, 5, 22,6-24,6 mm CP, Kartabo point, confluence of Mazaruni and Cuyuni rivers. AMNH 73057, 1, 24,7 mm CP, Sandbar north bank Cuyuni river, just upstream of Cawory Creek. AMNH 73008, 3, 20,0-23,9 mm CP, Sandbar north bank Cuyuni river, just upstream of Cawory Creek. USNM 403795, 8, 18,0-22,4 mm CP, Cuyuni River. USNM 404286, 6, 18,5-23,1 mm CP, Cuyuni River.

Suriname. USNM 227068, 18, 14,1-19,5 mm CP, Corantijn river, Nickerie District, 05°44'N, 57°08'W. USNM 227053, 3, 19,6-19,9 mm CP, Corantijn river, Nickerie District, 05°50'N, 57°07'W. USNM 342271, 3, 19,3-22,3 mm CP, Corantijn river, Nickerie District, 05°28'N, 57°16'W. AMNH 40907, 1, 14,3 mm CP, Nickerie district, Corintijn river, trawl around island. opposite camp McCllemen.

Venezuela. AMNH 48902, 40, 26,2-28,1 mm CP, Rio Orinoco, 82 miles N upstream of Sea Buoy, off Boca Grande. AMNH 48901, 61, 23,3-26,8 mm CP, Rio Orinoco, Brazo Imataca. USNM 232862, 1, 24,8 mm CP, shallow lagoon on north side of river, West of Cano Araguaito, 131 NM from Sea Buoy, 08°40'42"N, 62°00'24"W. USNM 232853, 1, 29,1 mm CP, Rio Orinoco, 161 naut. mi. upstream from Sea Buoy, Monagas, 08°32'N, 62°26'W. MCZ 59663, 1, 22,7 mm CP, Rio Orinoco, lagoon, 8°19'N, 65°57'W. USNM 232852, 1, 28,0 mm CP, Rio Orinoco, deep river channel Brazo Itamaca, 82 naut. mi. upstream from Sea Buoy, Delta Amacuro, 08°29'N, 61°18'W.

Diagnose. *Anchoviella manamensis* distingue-se de *A. carrikeri*, *A. cayenensis*, *A. guianensis*, *A. juruasanga*, *A. perfasciata* e *A. vaillanti* pela origem da nadadeira anal na vertical que passa aproximadamente no ponto médio da base da nadadeira dorsal, não

ultrapassando, entretanto, a vertical que passa pela margem posterior da base do penúltimo raio da nadadeira anal (*vs.* origem da nadadeira anal na vertical sob a margem anterior da base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente). Distingue-se de *A. analis*, *A. elongata*, *A. lepidentostole*, *Anchoviella* sp. “Peru” e *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica” pela margem posterior da maxila superior na vertical que passa pela margem posterior da órbita ou mais posteriormente, além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 5,9% do CP (*vs.* margem posterior da maxila superior na vertical que passa pela margem posterior da órbita por mais de 8,2% do CP). Distingue-se de *A. balboae* e *A. brevirostris* por 15 a 19 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (*vs.* 20 a 33). Distingue-se ainda de *A. jamesi* pelos canais sensoriais do tipo *walkeri* na região pós-orbital e a altura do corpo 17,3 a 22,7% do CP (canais sensoriais do tipo *panamensis* na região pós-orbital e altura do corpo 11,0 a 19,7% do CP).

Redescrição. Dados morfométricos de 31 exemplares medidos e contados dos 160 exemplares analisados estão listados na **Tabela 17**. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical sob a extremidade posterior da narina posterior, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, convexo do último ponto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do osso dentário, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira anal, póstero-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, fortemente pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho longo, arredondado lateralmente. Olhos localizados em posição dorsal à longitudinal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis em vista ventral e dorsal. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *walkeri*. Narinas confluentes lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior arredondada, situada na vertical que passa pela margem posterior da órbita, ou mais posteriormente, situada além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 5,9% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente 19,2 a 19,4% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 9 (9), 10 (2), 11 (1)* ou 12 (1) no ramo superior, 15(1), 16 (3), 17 (5)*, 18 (1) ou 19 (3) no ramo inferior, 24 (1), 25 (3), 26 (2), 27 (2), 28 (2) ou 29 (2) no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 17,5 a 19,3% do CC.

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides.

Nadadeira dorsal ii (15) ou iii (15), 10 (22), 11 (7) ou 12 (1) raios. Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal equidistante da base da nadadeira caudal à extremidade do focinho. Nadadeira anal ii (7) ou iii (21), 15 (8), 16 (7), 17 (6), 18 (5) ou 19 (2) raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada na vertical que passa aproximadamente pelo ponto médio da base da nadadeira dorsal. Nadadeira peitoral i, 10 (6), 11 (9) ou 12 (2) raios; raios externos mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (15); origem do raio mais externo situada anteriormente à vertical sob a base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do raio mais externo da nadadeira pélvica mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira peitoral que da origem da nadadeira anal. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Corpo pálido a amarelado. Faixa lateral de pálida a prateada, ausente em parte dos exemplares preservados, quando presente estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedúnculo caudal, sua maior largura de cerca de 22% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira peitoral, aumentando posteriormente, para cerca de 26% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira anal. Pontos pretos presentes no topo da cabeça, nadadeiras dorsal, anal e caudal e em duas barras verticais paralelas na nadadeira caudal, ausentes em alguns dos exemplares preservados. Iris e regiões pós-orbital, gular e dos infra-orbitais com retenção de guanina.



Figura 51. *Anchoiella manamensis* (Cervigón, 1982), material não-tipo, BMNH 1983.2.22, 23,7 mm CP. Fotografia de Marina Loeb.



Figura 52. *Anchoiella manamensis* (Cervigón, 1982), material não-tipo, USNM 232853, 27,9 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).

Etimologia. o nome da espécie refere-se à localidade tipo da mesma, Caño Mánamo.

Distribuição e hábitat. *Anchoiella manamensis* é uma espécie dulcícola que ocorre nas bacias do Rio Orinoco, Rio Essequibo e do Rio Corantijn. No presente estudo foram analisados exemplares coletados no Rio Orinoco, na Venezuela, nos rios Cuyuni e Mazaruni, na Guyana e no Rio Corantijn, Suriname (Figura 53).

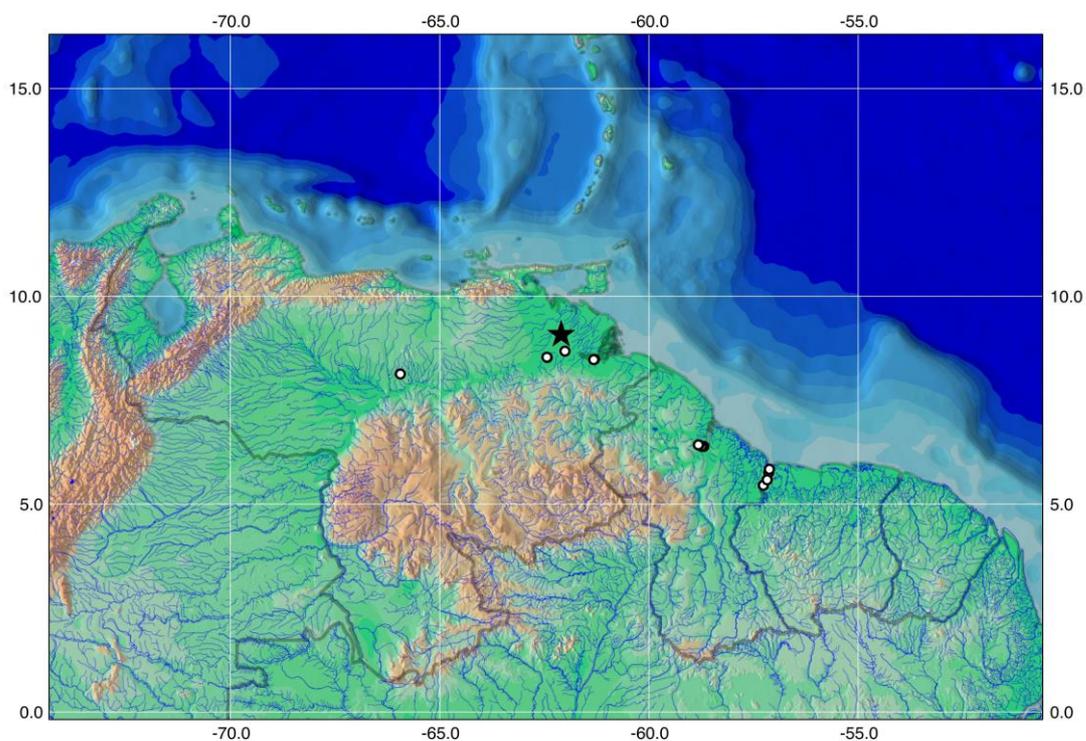


Figura 53. Distribuição geográfica de *Anchoiella manamensis* (Cervigón, 1982) com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos = material não-tipo e parátipos).

Biologia. Não foram encontrados dados sobre a biologia de *A. manamensis*.

Comentários. *Anchoviella manamensis* possui a extensão da maxila superior semelhante à de *A. balboae*, *A. brevirostris*, *A. guianensis* e *A. jamesi*; entretanto, o posicionamento entre as origens das nadadeiras anal e dorsal de *A. manamensis* é diferente do de *A. guianensis* (Figura 15). Apesar das semelhanças morfológicas citadas anteriormente, *A. manamensis* possui menos raios na nadadeira anal e mais rastros branquiais no primeiro arco branquial que *A. balboae*, mais raios nas nadadeiras dorsal, anal e peitoral e mais rastros branquiais no primeiro arco branquial que *A. brevirostris*, e diferente posicionamento entre as origens das nadadeiras anal e dorsal e menos rastros branquiais no primeiro arco branquial que *A. guianensis*. *A. jamesi* é, portanto, a congênere que apresenta mais similaridades morfológicas com *A. manamensis*, incluindo a extensão da maxila superior, o posicionamento entre as origens das nadadeiras anal e dorsal e o número de rastros branquiais no primeiro arco branquial e de raios ramificados nas nadadeiras dorsal, anal e peitoral. No entanto, a observação dos exemplares examinados de ambas espécies revelou diferenças que foram descritas com mais detalhes previamente nos comentários sobre *A. jamesi* (Tabelas 5 e 6, Figuras 42 e 43).

Não foi possível ter acesso ao holótipo de *A. manamensis*, FCLR 638, no entanto, no lote BMNH 1983.2.22 foi encontrada uma etiqueta na qual estava escrito "parátipos" e o número 639. FCLR 639 é o número de um dos lotes de parátipos de *A. manamensis*. Os exemplares do lote BMNH 1983.2.22 foram coletados em Caño Mánamo, Tucupita, mesma localidade do lote FCLR 639, o que leva a crer que os exemplares do lote BMNH 1983.2.22 foram desmembrados do lote FCLR 639, representando, portanto, topótipos da espécie. Algumas informações do holótipo que estão citadas no texto foram extraídas da descrição original da espécie.

Tabela 17. Dados morfométricos de *Anchoviella manamensis* Cervigón, 1982 (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caráteres morfométricos	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	31	14,6	28,6	20,6	-
Comprimento da cabeça (mm)	31	4,2	6,7	5,5	-
Porcentagem do comprimento do corpo					
Altura do corpo	30	17,3	22,7	19,8	1,2
Altura do pedúnculo caudal	30	8,1	15,2	9,7	1,2
Comprimento da base da nadadeira dorsal	31	10,1	13,9	12,3	0,8
Comprimento da base da nadadeira anal	31	15,6	22,3	19,5	1,5
Comprimento da nadadeira peitoral	21	10,2	17,3	14,6	1,7
Comprimento da nadadeira pélvica	31	7,4	13,7	10,7	1,3
Distância pré-peitoral	31	22,0	28,5	25,1	1,5
Distância pré-pélvica	30	40,4	45,3	42,4	1,2
Distância pré-dorsal	30	48,8	55,4	51,8	1,4
Distância pré-anal	30	56,2	61,6	58,6	1,8
Comprimento da escama axilar peitoral	1	12,5	-	-	-
Comprimento da escama axilar pélvica	-	-	-	-	-
Comprimento da cabeça	31	22,2	30,6	26,8	2,2
Porcentagem do comprimento da cabeça					
Comprimento do focinho	30	10,4	17,4	13,5	1,9
Comprimento da maxila superior	29	47,8	58,8	52,3	2,5
Altura do maxilar	30	5,0	12,1	8,1	1,8
Diâmetro orbital	31	30,6	41,7	37,1	2,8
Distância pós-orbital	29	39,4	49,9	44,1	3,0
Distância Interorbital	27	16,0	25,1	20,1	2,6

***Anchoviella per fasciata* (Poey, 1860)**

Tabela 18, Figuras 54 a 56

Engraulis per fasciatus Poey, 1860:312 [Cuba].*Engraulis per fasciatus* Poey, 1868:422 [em lista de peixes de Cuba].*Stolephorus per fasciatus* Jordan, 1885:106 [nova designação genérica; em lista de peixes de Key West, Flórida].—Swain & Meek, 1884:34 [em lista de manjubas de Havana e Key West].*Anchovia per fasciata* Jordan & Thompson, 1905:233 [nova designação genérica; Garden Key, Flórida].—Fowler, 1911:211 [Porto Rico].—Hildebrand, 1941:224 [Beaufort, Carolina do Norte].*Anchoviella per fasciata* Jordan & Seale, 1926:394 [nova designação genérica; redescrição, lista dos exemplares analisados por Poey].—Howell Rivero, 1938:172 [em lista do material-tipo designado por Poey presente no Museum of Comparative Zoology, Cambridge].—Hildebrand, 1943:116 [redescrição; Jamaica e Santa Lucia].—Hildebrand, 1964:213 [redescrição].—Daly, 1970:88, fig. 5 e 6f [redescrição].—Fowler, 1973:330 [em catálogo de peixes do mundo].—Whitehead, 1973:149 [em chave dicotômica].—Robins & Ray, 1986:75 [em guia de campo dos peixes marinhos do Atlântico Ocidental norte].—Rodríguez & Valdés, 1987:126 [em catálogo de peixes marinhos de cuba; biologia].—Whitehead *et al.*, 1988:337 [diagnose, distribuição e biologia].—Cervigón, 1992:315 [em lista de peixes da Venezuela].—Hoese & Moore, 1998:157 [em catálogo de peixes do Golfo do México].—Nizinski & Munroe, 2003:794 [em lista de peixes do Atlântico Ocidental central].—Nelson *et al.*, 2004:66 [em lista de peixes do mundo].—Page *et al.*, 2013:66 [em lista de peixes dos Estados Unidos, Canadá e México].**Holótipo.** MCZ 17965, 79,4 mm CP, Cuba.**Parátipos.** MCZ 17955, 65,7 mm CP, Cuba. MCZ 17966, 71,2 mm CP, Cuba. MCZ 31549, 63,5 mm CP, Cuba.**Material não-tipo. Cuba.** USNM 37472, 6, 80,2-90,0 mm CP, Cuba. USNM 37507, 1, 84,0 mm CP, Cuba. USNM 127657, 19, 69,8-84,7 mm CP, Cuba.**Estados Unidos da América. Porto Rico.** USNM 117449, 9, 32,3-35,1 mm CP, Smith.-Hartford Expedition. USNM 50119, 3, 65,7-66,0 mm CP, P.R. Aguadilla. USNM 127656, 6, 60,2-86,1 mm CP, P.R. Aguadilla, Fish Hawk.

Jamaica. USNM 258056, 1, 44,7 mm CP, Caribbean Jamaica. Albatross, removed from USNM 134058. MCZ 150128, 4, 50.1-63.6 mm CP, Discovery bay, off discovery bay marine lab, West fore reef at LTS mooring.

Bermudas. MCZ 161202, 1, 31.9 mm CP, north of Sargasse Sea, north of Bermudas.

Martinica. BMNH 1974.7.31.509, 1, 64,7 mm CP. USNM 117685, 3, 42,7-53,1 mm CP, Tortugas, Antilles.

Diagnose. *Anchoviella perfasciata* distingue-se de *A. balboae*, *A. carrikeri*, *A. jamesi*, *A. juruasanga*, *A. manamensis*, *A. vaillanti*, *Anchoviella* sp. “Peru” e *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica” por 25 a 31 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (vs. 12 a 24). Distingue-se de *A. analis*, *A. brevirostris*, *A. elongata* e *A. lepidentostole* pela origem da nadadeira anal na vertical que passa pela margem anterior da base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente (vs. origem da nadadeira anal na base da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente, não ultrapassando, entretanto, a vertical que passa pela margem posterior da base do penúltimo raio da nadadeira anal). Distingue-se de *A. guianensis* pela margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 16,3 a 24,3% do CP (vs. margem posterior da maxila superior na vertical que passa pela margem posterior da órbita, ou mais posteriormente, ultrapassando a margem posterior da órbita por até 9,0% do CP). Distingue-se ainda de *A. cayenensis* por 14 a 16 raios ramificados na nadadeira anal (vs. 11 a 14).

Redescrição. Dados morfométricos de 30 exemplares medidos e contados dos 79 exemplares analisados estão listados na **Tabela 18**. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical sob a extremidade posterior da narina posterior, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, aproximadamente reto do último ponto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do osso dentário, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira anal, póstero-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho curto, levemente pontudo lateralmente. Olhos laterais na cabeça, localizados em posição dorsal a horizontal sob a inserção da nadadeira peitoral, visíveis ventral e dorsalmente. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *panamensis*. Narinas confluentes lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior arredondada, situada além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 16,3 a 24,3% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor ou igual ao diâmetro da órbita, aproximadamente 18,9 a 25,5% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 19 (2), 20 (4), 21 (5)* ou 22 (3) no ramo superior, 25 (1), 26 (1), 27 (1), 28 (5)*, 29 (2), 30 (1) ou 31 (1) no ramo inferior, 44 (1), 46 (1), 48 (3), 49 (3)*, 50 (2), 51 (1) ou 52 (1) no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 16,2 a 22,8% do CC. Raios branquiostégios delgados 9 (2) ou 10 (2).

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides.

Vértebras 39 (1)*, 23 (1)* abdominais e 19 (1)* caudais.

Nadadeira dorsal ii (9)*, iii (8), 11 (5)*, 12 (11) ou 13 (1) raios. Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal equidistante à base da nadadeira caudal e à extremidade do focinho, ou variando pouco mais anteriormente ou posteriormente. Nadadeira anal ii (2), iii (11), 14 (7), 15 (4) ou 16 (2) raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada além da vertical que passa pela base do último raio da nadadeira dorsal por até 3% do CP. Nadadeira peitoral i, 14 (8) ou 15 (2) raios; raios externos mais longos. Extremidade da nadadeira peitoral adpressa podendo ou não alcançar a base do primeiro raio da nadadeira pélvica, na maioria dos exemplares observados, não alcançando a base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (10); situada anteriormente à vertical sob a base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios anteriores da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do

raio mais anterior da nadadeira pélvica equidistante da origem da nadadeira anal à base do primeiro raio da nadadeira peitoral. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Corpo de pálido a amarelado. Faixa lateral de pálida a prateada, ausente em parte dos exemplares preservados, quando presente estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedúnculo caudal, sua maior largura de cerca de 28% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira peitoral, aumentando posteriormente, para cerca de 34% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira anal. Pontos pretos presentes no topo da cabeça, acima e abaixo da linha longitudinal do corpo e nas bases das nadadeiras dorsal, anal e caudal, ausentes em alguns dos exemplares preservados. Iris e regiões pós-orbital, gular e dos infra-orbitais com retenção de guanina.



Figura 54. *Anchoiella perfasciata* (Poey, 1860), holótipo, MCZ 17965, 79,4 mm CP. Fotografia de Karsten Hartel (MCZ).



Figura 55. *Anchoiella perfasciata* (Poey, 1860), material não tipo, USNM 127657, 72,5 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).

Etimologia. Na descrição original de Poey (1860) não foi citada a etimologia do epíteto *perfasciata*.

Distribuição e hábitat. *Anchoiella perfasciata* é uma espécie marinha que foi descrita de Cuba, sendo citada também em Porto Rico (Fowler, 1911; Hildebrand, 1943) e Jamaica (Hildebrand, 1943). Segundo Whitehead *et al.* (1988), a espécie ocorre também no Atlântico Ocidental central e norte, desde o Panamá até a Carolina do Norte, Estados Unidos. No

presente estudo foram analisados exemplares coletados em Cuba, na Jamaica, em Porto Rico e nos Estados Unidos, na costa da Flórida (Figura 56).

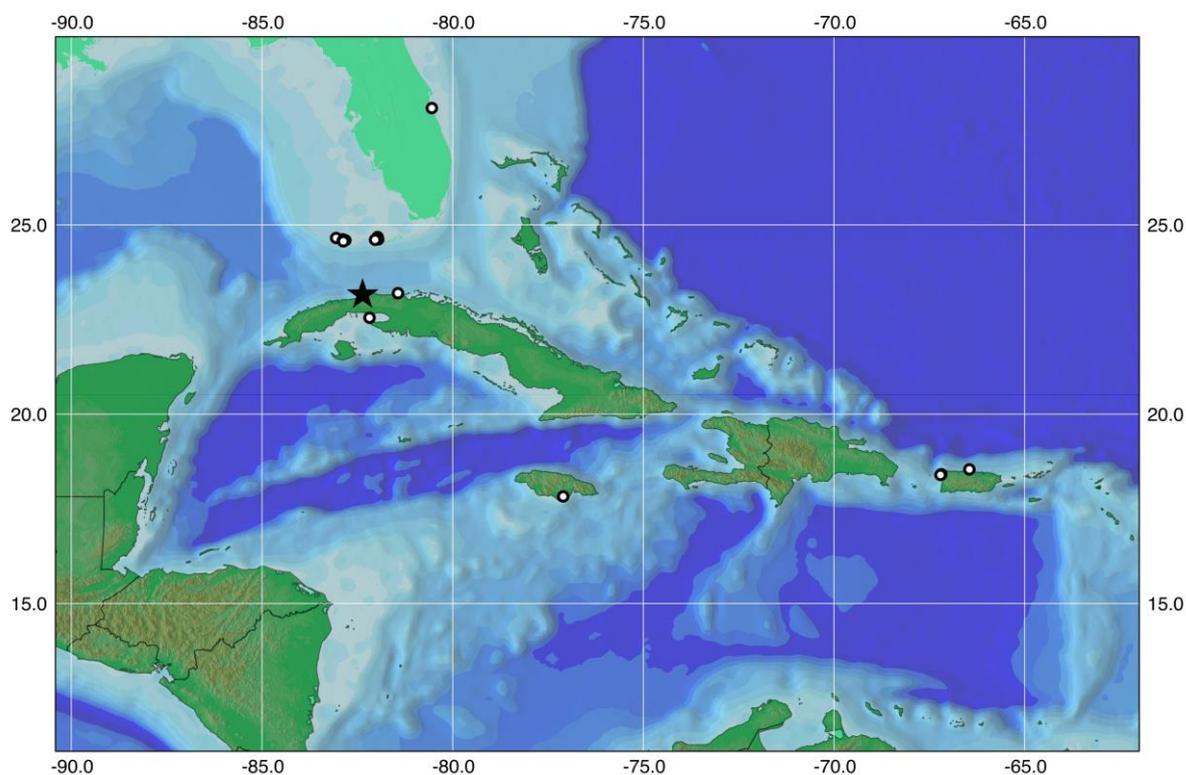


Figura 56. Distribuição geográfica de *Anchoviella perfasciata* (Poey, 1860) com base nos exemplares analisados (estrela preta = holótipo, pontos pretos com região central em branco = material não-tipo e parátipos).

Biologia. Não foram encontradas informações sobre a biologia da espécie, no entanto Whitehead *et al.* (1988) citam que *A. perfasciata* é uma espécie marinha, pelágica e costeira que, aparentemente, não entra em água salobra e não foi observado dimorfismo sexual nos exemplares analisados.

Comentários. *A. perfasciata* apresenta maior semelhança morfológica com *Anchoviella cayenensis* dentre suas congêneres, no entanto, algumas características diferenciam ambas espécies, como por exemplo a presença de 11 a 14 raios ramificados na nadadeira anal em *A. perfasciata* (vs. 14 a 16 raios ramificados na nadadeira anal) e a extremidade posterior da maxila superior ultrapassando a vertical sob a margem posterior da órbita por 16,3 a 24,3% do CC (vs. extremidade posterior da maxila superior além da margem posterior da órbita por 10,0 a 18,7% do CC) (Tabela 9 e Figura 29).

Hildebrand (1943) citou ainda semelhanças entre *Anchoviella perfasciata* e *Engraulis eurystole* (Swain & Meek, 1884), elencando, porém, as seguintes diferenças: maior diâmetro orbital; nadadeira dorsal mais alta, com seus raios mais longos alcançando a base do último raio da nadadeira, quando adpressa; nadadeira anal localizada mais anteriormente, sua origem na vertical sob o último raio da nadadeira dorsal ou ligeiramente atrás deste; maior comprimento da nadadeira peitoral e a presença de menor quantidade de rastros branquiais no primeiro arco branquial em *A. perfasciata*.

Whitehead (1943, 1973) e Whitehead *et al.* (1988) citam como características diagnósticas de *E. eurystole*, a maxila não ultrapassando a margem do segundo pré-maxilar, sua extremidade arredondada não alcançando o pré-opérculo, 28 a 31 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial, rastros branquiais ausentes na margem externa do terceiro arco branquial, pseudobrânquia alcançando o opérculo, nadadeira anal com 13 a 15 raios ramificados, sua origem um pouco atrás do último raio da dorsal. Segundo Whitehead *et al.* (1988) as espécies pertencentes à *Engraulis* apresentam ainda a pseudobrânquia maior que o diâmetro orbital (exceto *Engraulis mordax* Girard, 1854) (vs. pseudobrânquia menor que o diâmetro orbital em *Anchoviella*) e 27 a 45 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (vs. 25 a 31 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial nos exemplares analisados de *A. perfasciata*).

No entanto, contrariamente ao citado por Whitehead *et al.* (1988), foi observada variação do tamanho da pseudobrânquia em exemplares com características diagnósticas de *A. perfasciata*, os exemplares apresentando a pseudobrânquia com comprimento pouco menor, igual ou pouco maior que o diâmetro orbital e a extremidade distal da pseudobrânquia não ultrapassando a face interna do opérculo. A presença de pseudobrânquia com comprimento maior que o diâmetro orbital, portanto, não foi considerada como diagnóstica para separar *A. perfasciata* das espécies pertencentes à *Engraulis*. Ainda, o valor de rastros branquiais presentes no ramo inferior do primeiro arco branquial em *A. perfasciata* é semelhante ao registrado em *E. eurystole*.

Tabela 18. Dados morfométricos de *Anchoviella perfasciata* (Poey, 1860) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caráteres morfométricos	Holótipo	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	79,4	30	32,3	86,3	56,9	-
Comprimento da cabeça (mm)	19,5	29	7,1	21,1	13,9	-
Porcentagem do comprimento padrão						
Altura do corpo	13,8	30	11,2	16,9	14,7	1,6
Altura do pedúnculo caudal	8,0	30	7,4	9,8	8,2	0,6
Comprimento da base da nadadeira dorsal	10,2	29	8,8	16,0	11,4	1,5
Comprimento da base da nadadeira anal	13,1	29	11,7	16,0	14,1	1,1
Comprimento da nadadeira peitoral	11,2	22	6,2	14,9	11,5	2,0
Comprimento da nadadeira pélvica	6,6	24	6,0	9,2	7,7	0,8
Distância pré-peitoral	23,7	29	21,2	29,8	24,1	1,6
Distância pré-pélvica	46,1	27	41,5	48,7	44,3	1,8
Distância pré-dorsal	51,6	28	46,7	53,9	51,1	2,1
Distância pré-anal	64,0	29	61,2	68,8	63,9	1,8
Comprimento da escama axilar peitoral	10,1	9	6,6	13,0	9,9	2,1
Comprimento da escama axilar pélvica	-	3	4,1	8,7	6,5	2,3
Comprimento da cabeça	24,5	29	21,9	28,2	24,1	1,3
Porcentagem do comprimento da cabeça						
Comprimento do focinho	14,4	28	10,6	19,6	14,8	2,1
Comprimento da maxila superior	69,9	26	63,6	74,8	69,3	3,2
Altura do maxilar	4,3	28	4,3	9,0	5,8	1,2
Diâmetro orbital	31,7	28	27,6	36,7	31,6	2,3
Distância pós-orbital	48,4	26	45,7	54,6	49,8	2,4
Distância Interorbital	23,5	23	18,2	24,4	21,6	1,8

***Anchoviella vaillanti* (Steindachner, 1908)**

Tabela 19, Figuras 57 a 59

Engraulis vaillanti Steindachner, 1908:193 [descrição; localidade-tipo: Sehr häufig im Rio San Francisco nächst Joazeiro (= Juazeiro) und Barra an seichten Uferstellen, im Rio grande do Norte und Rio Preto, ver comentários].

Stolephorus vaillanti Eigenmann, 1910:451 [nova designação genérica].

Anchovia vaillanti Starks, 1913:10 [nova designação genérica; descrição de Steindachner, 1908].—Ihering, 1930:233 [valor econômico e sistemática dos Clupeiformes do Brasil]

Amplova vaillanti Myers, 1940:439 [nova designação genérica; lista sinonímica, diagnose e comentários].

Anchoviella vaillanti Hildebrand, 1943:125 [nova designação genérica; redescricao].—Fowler, 1948:22 [em lista de peixes de água doce do Brasil].—Carvalho, 1951:54 [descrição de Steindachner, 1908].—Santos, 1952:74 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Whitehead, 1970:30 [redescricao; seleção e descrição dos lectótipos e paralectótipos; localidade-tipo: Fazenda Ingazeira, Barra, Bahia, Brasil, 44°10'W/11°08'S, ver comentários].—Whitehead, 1973:149 [em chave de identificação das espécies de *Anchoviella* da costa e bacias costeiras da América do Sul].—Fowler, 1973:330 [catálogo de peixes do mundo].—Britski, 1984:43, fig. 96 [em chave de identificação da bacia do Rio São Francisco, curta redescricao com base em cinco exemplares coletados na região da represa de Três Marias].—Whitehead *et al.*, 1988:338, fig. 338 [diagnose, biologia e distribuição].—Fernandes-Júnior, L. *et al.*, 1995:42 [hidrologia e histoquímica da ovogênese].—Bazzoli *et al.*, 1997:17 [biologia reprodutiva].—Kullander & Ferraris, 2003:40 [em lista de peixes de água doce das Américas do Sul e Central].—Menezes & Figueiredo, 2003:39 [em lista de peixes marinhos do Brasil].—Silva *et al.*, 2010:805 [desenvolvimento ontogenético da morfologia da larva e juvenis].—Silva, 2010:1 [caracterização do desenvolvimento ontogenético inicial].

Lectótipo. NMW 1931, 69,1 mm CP. Fazenda Ingaziera (=Fazenda Ingazeira), 23 Abr. 1903.

Paralectótipos. NMW 1931, 22, 39,0-68,0 mm CP, Fazenda Ingaziera (=Fazenda Ingazeira). NMW 1928, 16, 43,0-59,0 mm CP, Lagoa Viana (=Lagoa Viana). NMW 1929, 6, 42,0-51,5 mm CP, Lagoa do Porto. NMW 1930, 3, 43,1-44,5 mm CP, Rio Preto. NMW 1932, 4, 39,2-43,1 mm CP, Lagoa Viana and Lagoa do Porto (=Lagoa Viana and Lagoa do Porto). NMW

1936, 4, 23,5-36,2 mm CP, Barrinha. NMW 1938, 2, 40,0-42,2 mm CP, Lagoa do Porto (=Lagoa do Porto).

Exemplares não-tipo. Brasil. Bahia. MCP 16623, 4, 26,9-47,7 mm CP, Rio São Francisco, 13°15'12"S, 43°25'20"W. MNRJ 22359, 4, 29,5-41,1 mm CP, Rio São Francisco, Barra, 11°5'4"S, 43°7'W. MNRJ 22360, 5, 27,1-38,5 mm CP, Rio São Francisco, Barra. MZUSP 98754, 8, 41,1-71,9 mm CP, Rio Grande, Barra, 11°5'8"S, 43°4'26"W. MZUSP 3800, 3, 38,7-47,3 mm CP, Rio São Francisco. MZUSP 54605, 1, 36,4 mm CP, Rio Pau de Colher, Guanambi, 14°12'48"S, 42°49'30"W. MZUSP 94701, 1, 59,4 mm CP, Riacho da Lagoa Grande, tributary of rio Coribe, Coribe. MCP 16611, 24, 27,5-58,8 mm CP, Riacho Santana, 13°31'13"S, 43°21'28"W. MZUSP 112886, 1, 103,6 mm CP, Rio São Francisco at right margin, downstream Rodelas, 08°51'04"S, 38°44'06"W. MZUSP 112884, 40, 24,6-49,3 mm CP, Rio São Francisco in a temporary lake at a sandy beach, 10°48'48"S, 42°51'20"W. **Minas Gerais.** MNRJ 16347, 1, 84,8 mm CP, Rio São Francisco, Mocambinho. MNRJ 16125, 1, 19,8 mm CP, Rio São Francisco, Mocambinho. MNRJ 16126, 10, 43,6-50,4 mm CP, Rio São Francisco, Mocambinho. MNRJ 15752, 2, 22,1-26,3 mm CP, Lagoa do Sossego, Mocambinho. MNRJ 15772, 1, 32,0 mm CP, Lagoa do Caju, Mocambinho. MNRJ 27308, 1, 48,2 mm CP, Rio São Francisco, Pirapora. MNRJ 28069, 1, 43,8 mm CP, Rio São Francisco, Pirapora. MZUSP 85974, 2, 49,4-59,1 mm CP, Rio São Francisco, Pirapora e Buritizeiro. MZUSP 105890, 4, 38,7-51,7 mm CP, Rio São Francisco, Três Marias dam. MZUSP 38038, 2, 46,2-56,0 mm CP, Rio São Francisco, Três Marias dam, 18°34'S, 45°20'W. MZUSP 18953, 5, 42,3-97,8 mm CP, Rio São Francisco, Três Marias dam, 18°30'S, 45°17'W. MZUSP 37982, 54, 14,5-42,6 mm CP, Rio São Francisco, Três Marias dam, 18°30'S, 45°17'W. MZUSP 39210, 5, 22,5-42,4 mm CP, Rio São Francisco, downstream Cachoeira Grande. MZUSP 39485, 24, 29,1-40,4 mm CP, Rio São Francisco, Barra do Rio Formoso, 17°26'S, 44°57'W. MNRJ 15748, 2, 48,4-49,9 mm CP, Rio Verde Grande. MZUSP 74738, 14, 18,2-43,0 mm CP, Lagoa em Lagoa da Prata, 20°2'S, 45°32'W. MZUSP 54602, 3, 20,2-27,9 mm CP, Riacho Salinas, Monte Azul, 15°12'53"S, 43°15'49"W. MZUSP 39193, 5, 4,9-19,3 mm CP, Córrego Gameleira. MZUSP 90827, 4, 32,3-45,5 mm CP, Lagoa do Saco, Rio das Velhas, 17°17'22"S, 44°47'08"W. MZUSP 101706, 10, 36,9-57,1 mm CP, Córrego Macaúnas, 15°30'48"S, 42°49'30"W. MZUSP 54604, 1, 28,7 mm CP, Rio São Francisco, Bom Jesus da Lapa. **Pernambuco.** MZUSP 112885, 2, 92,4-116,8 mm CP, Rio São Francisco at left margin, downstream Belém do São Francisco, 08°47'46"S, 38°56'42"W.

Diagnose. *Anchoviella vaillanti* distingue-se de *A. analis*, *A. balboae*, *A. brevirostris*, *A. elongata*, *A. jamesi*, *A. lepidentostole* e *A. manamensis*, *Anchoviella* sp. “Peru” e *Anchoviella* sp. “Bacia Amazônica” pela origem da nadadeira anal na vertical que passa sob a margem anterior da base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente (vs. origem da nadadeira anal na vertical que passa pela base da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente, não ultrapassando a vertical que passa pela margem posterior da base do penúltimo raio da nadadeira anal). Distingue-se de *A. guianensis* e *A. juruasanga* pela margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 14,5 a 23,7% do CC (vs. margem posterior da maxila superior na vertical entre as margens anterior e posterior da pupila em *A. juruasanga*; margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 9,0% do CC em *A. guianensis*). Distingue-se de *A. cayenensis* e *A. perfasciata* por 17 a 22 raios ramificados na nadadeira anal (vs. 11 a 14 e 14-16, respectivamente). Distingue-se ainda de *A. carrikeri* por canais sensoriais do tipo *walkeri* na região pós-orbital e 17 a 22 raios ramificados na nadadeira anal distingue (vs. canais sensoriais do tipo *panamensis* na região pós-orbital e 12 a 19 raios ramificados na nadadeira anal).

Redescrição. Dados morfométricos de 50 exemplares medidos e contados dos 272 exemplares analisados estão listados na **Tabela 19**. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical sob a extremidade posterior da narina posterior, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, aproximadamente reto do último ponto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do osso dentário, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira anal, póstero-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho curto, levemente arredondado lateralmente. Olhos localizados em posição dorsal à longitudinal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis em vista ventral e dorsal. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *walkeri*. Narinas confluentes lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente.

Margem posterior da maxila superior arredondada, situada além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 14,5 a 23,7% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente 9,3 to 16,3% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 12 (2), 13 (1), 14 (13)*, 15 (9) ou 16 (7) no ramo superior, 18 (1)*, 19 (11), 20 (6), 21 (8), 22 (3), 23 (2) ou 24 (1) no ramo inferior, 31 (3), 32 (1)*, 33 (7), 34 (3), 35 (7), 36 (2), 37 (4), 38 (3) ou 39 (2) no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 10,6 to 22,5% do CC.

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides. 33 (2), 34 (1), 35 (2), 36 (7) ou 37 (3) séries transversais de escamas na linha longitudinal, 6 (2) ou 7 (8) séries longitudinais de escamas na maior altura do corpo, 10 (10) séries longitudinais de escamas circumpedunculares. Base das nadadeiras dorsal e anal com bainha de escamas.

Vértebras 38 (3); 21 (3) abdominais, 17 (3) caudais.

Nadadeira dorsal ii (6)*, iii (31), 7 (1), 8 (14), 9 (19), 10 (2) ou 11 (1)* raios. Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da base da nadadeira caudal que da extremidade do focinho. Nadadeira anal ii (2), iii (34)*, 17 (2), 18 (11), 19 (13), 20 (8)*, 21 (1) ou 22 (1) raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada na vertical sob a margem anterior da base do último raio da nadadeira dorsal. Nadadeira peitoral i, 8 (1), 9 (1), 10 (9), 11 (18), 12 (11)* ou 13 (1) raios; raios externos mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa podendo ou não alcançar a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica, na maioria dos exemplares observados não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (39); origem do raio mais externo situada anteriormente à vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do raio mais externo da nadadeira pélvica mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira peitoral que da base do primeiro raio da nadadeira anal. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Corpo de pálido a amarelado. Faixa lateral de pálida a prateada, ausente na maioria dos exemplares preservados, quando presente estendendo-se da margem posterior da cabeça ao pedunculo caudal, sua maior largura de cerca de 21,3% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira peitoral, aumentando posteriormente, para cerca de 25,3% da altura do corpo na vertical que passa pela origem da nadadeira anal. Pontos pretos de forma irregular dispersos nos dois terços da porção distal do corpo. Pontos pretos presentes acima e abaixo da linha longitudinal em alguns exemplares, no topo da cabeça e ao longo do perfil dorsal, da origem da nadadeira dorsal à base da nadadeira caudal. Uma segunda série de pontos pretos ao longo do perfil ventral, da origem da nadadeira anal à base da nadadeira caudal. Pontos pretos presentes também ao longo das bases das nadadeiras dorsal, anal e caudal, nas membranas da nadadeira caudal e em duas barras verticais paralelas na nadadeira caudal, ausentes em alguns dos exemplares preservados. Iris e regiões pós-orbital, gular e dos infra-orbitais com retenção de guanina.



Figura 57. *Anchoiella vaillanti* (Steindachner, 1908), lectótipo, NMW 1931, 69,1 mm CP. Fotografia de autor anônimo (NMW).



Figura 58. *Anchoiella vaillanti* (Steindachner, 1908), material não tipo, MNRJ 16126, 45,1 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).

Etimologia. *Anchoiella vaillanti* foi nomeada em homenagem a Louis Léon Vaillant (1834-1914), zoólogo que ocupou a cadeira de répteis e peixes no Museu de História Natural em Paris.

Distribuição e hábitat. *Anchoviella vaillanti* é uma espécie dulcícola que ocorre na bacia do Rio São Francisco, na calha principal do Rio São Francisco e em seus tributários. Foram examinados exemplares coletados na bacia do Rio São Francisco, desde Lagoa da Prata, ao sul de Minas Gerais, à Belém do São Francisco, em Pernambuco (Figura 59).

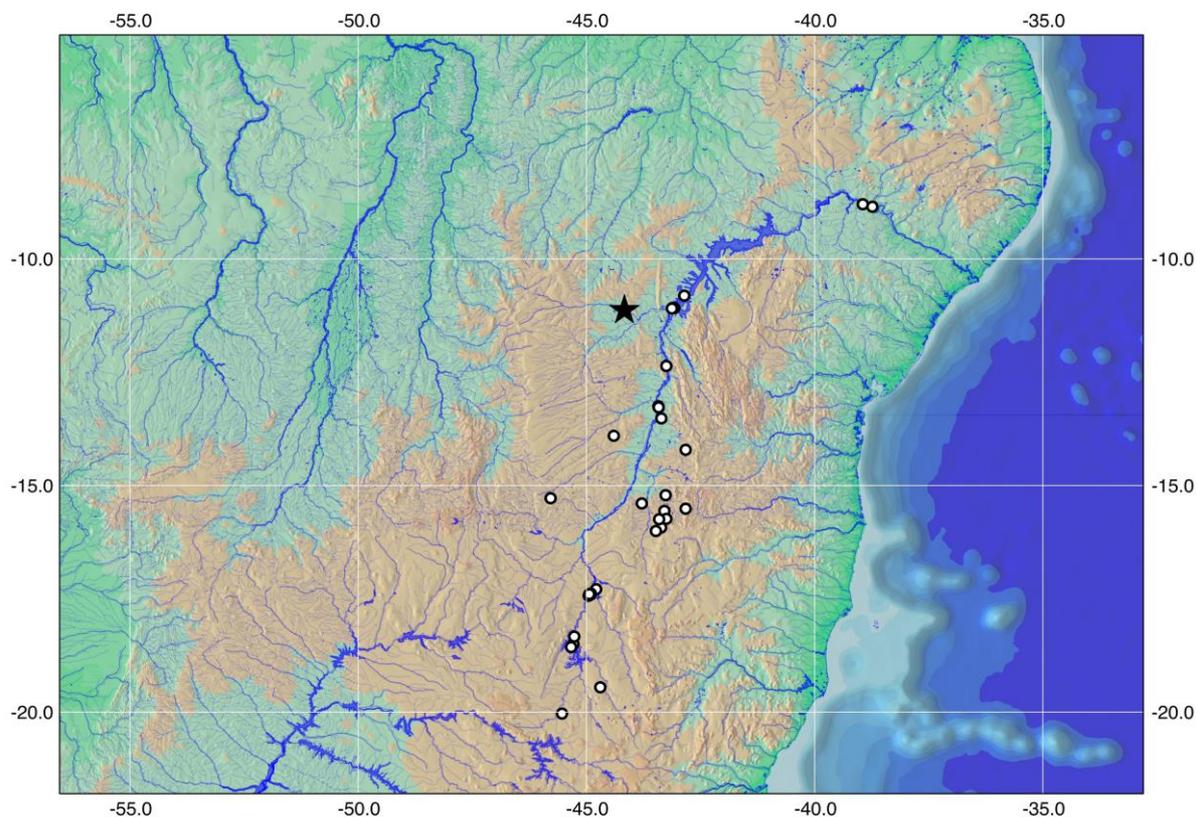


Figura 59. Distribuição geográfica de *Anchoviella vaillanti* (Steindachner, 1908) com base nos exemplares analisados (estrela preta = lectótipo, pontos pretos = material não-tipo e paralectótipos).

Biologia. Bazzoli (1997) estudando exemplares de *A. vaillanti* coletados na região de Três Marias, observou uma alta frequência de fêmeas parcialmente desovadas durante quase todo o período estudado (fevereiro de 1994 a janeiro de 1996), fato que aliado à presença de ovócitos em todas as fases do desenvolvimento e folículos pós-ovulatórios, indica desova do tipo parcelada para a espécie estudada.

Não foram registrados outros estudos sobre a biologia de *A. vaillanti*.

Comentários. Na descrição original, Steindachner, (1908) descreveu *Anchoviella vaillanti* sem designar tipos, citando apenas a localidade-tipo “Sehr häufig im Rio San Francisco nächst Joazeiro und Barra an seichten Uferstellen, im Rio grande do Norte und Rio Preto” mas como assinalado por Hildebrand (1943) e Carvalho (1951) não é possível assegurar a

localização precisa da localidade-tipo.

Whitehead (1970) selecionou um lectótipo e paralectótipos do material estudado por Steindachner em sua descrição original mas também não determinou com precisão a localidade-tipo de *A. vaillanti*. No entanto, ao traçar a rota da expedição austríaca (Vanzolini, 1992) no mapa SUDENE/SUVALE (1973) a localidade-tipo de *A. vaillanti* foi determinada como sendo Fazenda Ingazeira, Barra, Bahia, Brasil, 44°10'W/11°08'S. Os exemplares foram coletados em 23-04-1903 e estão depositado no Museu de História Natural de Viena, Naturhistorisches Museum Wien (NMV.1928-32, NMV.1936 and NMV.1938).

Quanto às semelhanças de caracteres morfológicos em relação às congêneres, *A. vaillanti* tem comprimento da maxila superior, altura do corpo e posicionamento da origem da nadadeira anal em relação à nadadeira dorsal semelhantes a *A. carrikeri* (Figuras 16 e 24). *A. vaillanti* apresenta também posicionamento da origem da nadadeira anal em relação à nadadeira dorsal, número de raios da nadadeira anal e de rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial semelhantes a *A. guianensis*, mas difere desta com relação ao comprimento da maxila superior é diferente (Figura 37).

Tabela 19. Dados morfométricos de *Anchoviella vaillanti* (Steindachner, 1908) (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Carâteres morfométricos	Holótipo	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	62,7	50	18,3	97,9	42,0	-
Comprimento da Cabeça (mm)	16,9	50	4,9	23,3	10,3	-
Porcentagem do comprimento padrão						
Altura do corpo	17,7	50	14,1	25,6	19,8	3,0
Altura do pedúnculo caudal	10,0	50	6,6	12,2	9,5	1,2
Comprimento da base da nadadeira dorsal	11,3	50	5,9	11,6	9,3	1,0
Comprimento da base da nadadeira anal	20,9	49	15,2	21,9	19,0	1,6
Comprimento da nadadeira peitoral	16,1	44	13,6	20,6	17,3	1,5
Comprimento da nadadeira pélvica	11,7	50	8,2	13,3	11,4	1,1
Distância pré-peitoral	25,0	50	21,4	28,1	24,7	1,5
Distância pré-pélvica	42,1	50	41,4	47,5	43,9	1,6
Distância pré-dorsal	52,3	50	49,3	58,6	55,3	1,7
Distância pré-anal	63,4	50	60,1	68,5	65,0	1,8
Comprimento da escama axilar peitoral	8,5	33	5,2	12,2	7,4	1,3
Comprimento da escama axilar pélvica	-	23	2,3	5,6	4,1	0,7
Comprimento da cabeça	24,5	50	21,8	27,2	24,8	1,4
Porcentagem do comprimento da cabeça						
Comprimento do focinho	11,9	50	9,6	16,6	13,2	1,7
Comprimento da maxila superior	69,1	48	57,9	69,2	63,8	3,2
Altura do maxilar	5,2	48	3,3	11,9	6,7	1,6
Diâmetro orbital	32,3	50	26,0	37,0	32,3	2,3
Distância pós-orbital	53,7	47	45,0	56,5	50,1	2,8
Distância Interorbital	24,7	48	23,0	30,9	27,7	1,8

***Anchoviella* sp. "Peru"**

Tabela 20 e 21, Figuras 60 a 63

Anchoviella sp. 3 Loeb, 2009:58 [descrição da espécie em dissertação de mestrado].

Peru. MUSM 29009, 8, 24,8-25,6 mm CP, Rio Corrientes, Andoas. MUSM 31046, 9, 27,9-29,6 mm CP, Rio Corrientes, Loreto. MUSM 08498, 20, 26,8-28,5 mm CP, Rio Manu, Manu, Madre de Dios. MUSM 31399, 22, 25,0-27,2 mm CP, Qda. Mishahua, Sepahua, Atalaya. MUSM 29086, 14, 42,2-45,0 mm CP, Rio Corrientes, playa aguas arriba Cocha Atiliano, Loreto. MUSM 13469, 40, 23,7-26,9 mm CP, Rio Sepahua (afluente do Rio Ucayali), Atalaya. MUSM 34774, 8, 70,0-36,4 mm CP, Rio Morona. MUSM 34620, 6, 56,0-29,9 mm CP, Rio Urubamba. MUSM 27323, 30, 29,0-31,5 mm CP, r. Urubamba, r. Mishahua, Sepahua, Atalaya. MUSM 13736, 12, 22,1-24,1 mm CP, Rio Bajo Urubamba, Sepahua, Atalaya, Ucayali. MUSM 28558, 49, 97,0-29,5 mm CP, Rio Urubamba. MUSM 34865, 80, 24,0-28,1 mm CP, Rio Morona. MUSM 34935, 40, 85,0-24,1 mm CP, Rio Morona. MUSM 26226, 50, 54,0-31,0 mm CP, Rio Urubamba. MZUSP 114025, 5, 28,5-31,8 mm CP, Rio Nanay, large sandy beach on downstream end of island upstream from Santa Clara, WSW of Iquitos., 03°46'45"S, 73°22'06"W.

Diagnose. *Anchoviella* sp. "Peru" distingue-se de *A. balboae*, *A. brevirostris*, *A. carrikeri*, *A. cayenensis*, *A. elongata*, *A. guianensis*, *A. juruasanga*, *A. lepidentostole*, *A. perfasciata* e *A. vaillanti* por 12 a 15 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial (vs. 16 a 35). Distingue-se de *A. jamesi* e *A. manamensis* pela margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 9,5 a 14,8% do CC (vs. margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 6,0% do CC). Distingue-se ainda de *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica" pela altura do corpo 18,1 a 22,2% do CC (vs. 13,6 a 17,6%).

Descrição. Dados merísticos e morfométricos de 30 dos 371 exemplares estudados estão listados na **Tabela 21**. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical sob a extremidade posterior da narina posterior, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, aproximadamente reto do último ponto ao pedúnculo

caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do osso dentário, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira anal, póstero-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho mediano, levemente arredondado lateralmente. Olhos localizados em posição dorsal à longitudinal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis em vista ventral e dorsal. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *walkeri*. Narinas confluentes lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior arredondada, situada além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 9,5 a 14,0% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente 12,0 to 19,3% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 8 (12), 9 (9) ou 10 (4) no ramo superior, 12 (4), 13 (8), 14 (5) ou 15 (8) no ramo inferior, 20 (1), 21 (5), 22 (8), 23 (9), 24 (1) ou 25 (1) no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 12,3 to 17,3% do CC.

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides. Base das nadadeiras dorsal e anal com bainha de escamas.

Vértebras 38 (3); 21 (3) abdominais, 17 (3) caudais.

Nadadeira dorsal iii (11), 10 (4), 11 (4) ou 12 (3) raios. Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da extremidade do focinho que da base da nadadeira caudal. Nadadeira anal iii (11), 17 (5), 18 (5) ou 19 (1) raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada na vertical que passa aproximadamente pelo ponto médio da base da nadadeira dorsal. Nadadeira peitoral i, 9 (8) ou 10 (3) raios; raios anteriores mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa podendo ou não alcançar a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica, na maioria dos exemplares observados não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (11); origem do raio

mais externo situada anteriormente à vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do raio mais externo da nadadeira pélvica mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira peitoral que da base do primeiro raio da nadadeira anal. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Corpo de pálido a amarelado. Faixa lateral de pálida a prateada, ausente nos exemplares analisados. Pontos pretos presentes no topo da cabeça. Poucos pontos pretos presentes também ao longo da base da nadadeira caudal, ausentes em alguns dos exemplares preservados. Órbita e região pós-orbital da cabeça translúcida a prateada.



Figura 60. *Anchoviella* sp. "Peru", MUSM 34620, 26,4 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).

Distribuição e hábitat. *Anchoviella* sp. "Peru" foi registrada apenas no trecho superior da bacia Amazônica, mais precisamente no Peru. Foram examinados exemplares coletados nos rios Bajo Urubamba, Corrientes, Manu, Morona, Sepahua e Urubamba, no Peru (Figura 61).

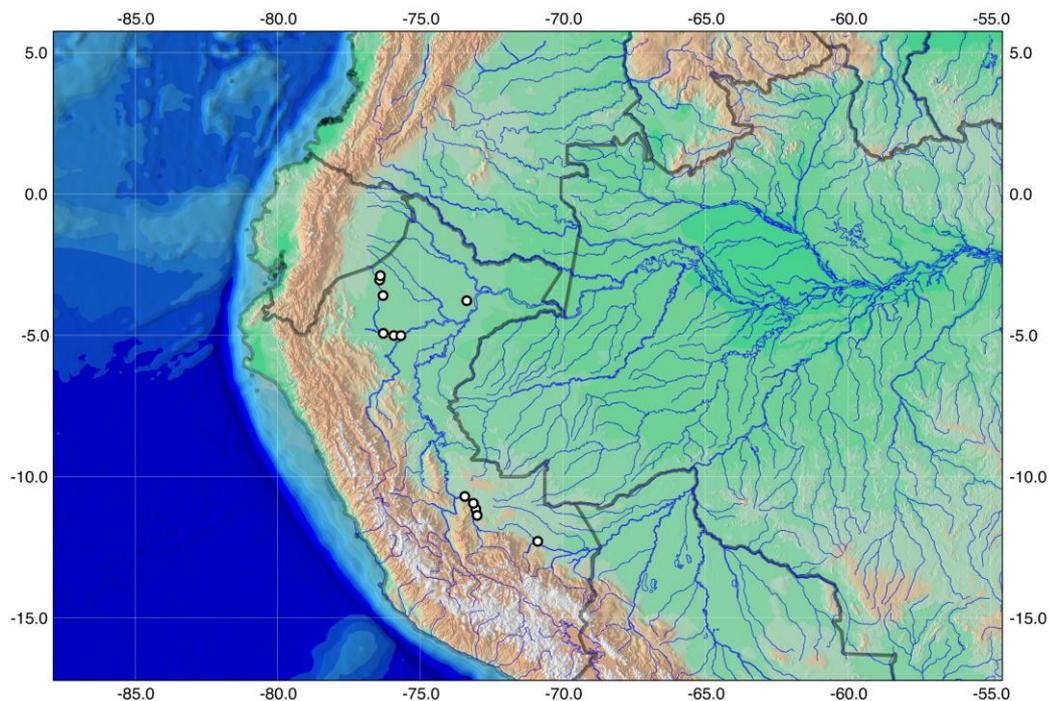


Figura 61. Distribuição geográfica de *Anchoviella* sp. "Peru" com base nos exemplares analisados.

Biologia. Não há informações sobre a biologia de *Anchoviella* sp. "Peru".

Comentários. *Anchoviella* sp. "Peru" possui o comprimento da maxila superior e o posicionamento da origem da nadadeira anal em relação à nadadeira dorsal semelhantes à *A. analis*, *A. elongata*, *A. lepidentostole*, *A. manamensis* e *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica". Com relação ao número de raios ramificados na nadadeira anal e de rastros branquiais no primeiro arco branquial, é mais semelhante a *A. manamensis* e *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica" (Tabelas 2 e 20 e Figura 62).

Tabela 20. Frequência absoluta do número de raios ramificados presentes na nadadeira anal de *A. elongata* (Meek & Hildebrand, 1923), *A. lepidentostole* (Fowler, 1911), *A. manamensis* Cervigón, 1982, *Anchoviella* sp. "Peru" e *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica".

Raios ramificados na nadadeira anal	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>A. elongata</i>				1	2	7	13	4	1
<i>A. lepidentostole</i>		1	2	2	14	38	18	6	
<i>A. manamensis</i>	8	7	6	5	2				
<i>Anchoviella</i> sp. "Peru"			5	5	1				
<i>Anchoviella</i> sp. "Bacia Amazônica"	1	4	3	6	3	2			

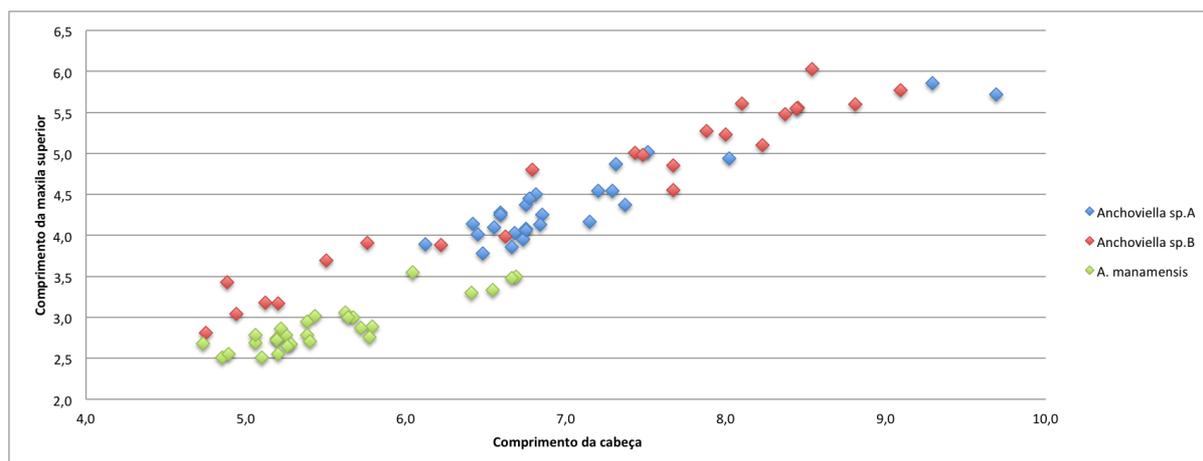


Figura 62. Relação entre o comprimento da maxila superior e o comprimento da cabeça entre os exemplares analisados de *Anchoviella manamensis* Cervigón, 1982, *Anchoviella* sp. "Peru" e *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica".

Anchoviella sp. "Peru" distingue-se ainda de *A. manamensis* pelo número de rastros branquiais presentes no primeiro arco branquial e de *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica" pela altura do corpo (Figura 63).

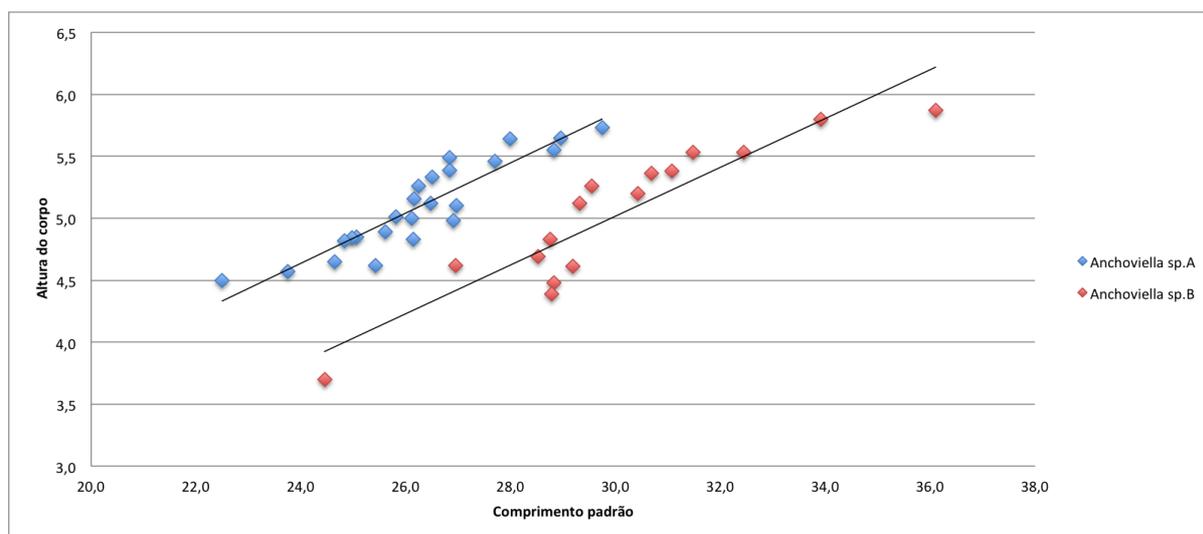


Figura 63. Relação entre a altura do corpo e o comprimento padrão dos exemplares analisados de *Anchoviella* sp. "Peru" e *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica".

Tabela 21. Dados morfométricos de *Anchoviella* sp. "Peru" (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caráteres morfométricos	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	30	22,5	45,0	28,1	-
Comprimento da Cabeça (mm)	29	6,1	11,0	7,2	-
Porcentagem do comprimento padrão					
Altura do corpo	30	18,1	22,2	18,6	1,4
Altura do pedúnculo caudal	30	6,8	10,1	8,4	0,8
Comprimento da base da nadadeira dorsal	30	12,2	16,8	14,3	1,2
Comprimento da base da nadadeira anal	30	15,8	23,8	20,4	2,0
Comprimento da nadadeira peitoral	30	12,3	18,3	15,5	1,4
Comprimento da nadadeira pélvica	30	9,0	12,3	10,8	0,9
Distância pré-peitoral	30	22,3	28,5	25,6	1,4
Distância pré-pélvica	29	40,0	47,2	43,5	1,9
Distância pré-dorsal	28	49,0	55,3	52,0	1,6
Distância pré-anal	28	57,2	64,9	60,0	2,0
Comprimento da escama axilar peitoral	20	4,3	11,0	6,1	1,8
Comprimento da escama axilar pélvica	11	3,0	9,6	8,2	2,1
Comprimento da cabeça	29	22,0	30,0	25,8	1,6
Porcentagem do comprimento da cabeça					
Comprimento do focinho	27	15,6	24,5	19,5	2,7
Comprimento da maxila superior	26	58,0	66,8	62,2	2,8
Diâmetro orbital	27	27,0	36,0	31,4	3,0
Distância pós-orbital	26	41,5	47,8	44,5	1,9
Distância Interorbital	29	24,5	33,0	28,2	2,0

***Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica"**

Tabela 22, Figuras 64 e 65

Anchoviella sp. 2 Loeb, 2009:55 [descrição da espécie em dissertação de mestrado].

Brasil. Amazonas. INPA 18598, 5, 26,9-31,0 mm CP, Rio Negro, Praia Grande, Manaus. INPA 37191, 7, 29,0-32,3 mm CP, ressaca do Jatapu, São José do Jaboti, 02°10'31"S 58°10'26"W. MCP 39795, 50, 26, 9-31,5 mm CP, Rio Ipixuna no Balneário Porto Alegre.

Negro. MZUSP 11584, 1, 31,1 mm CP, Rio Jauaperi, cerca de 80 km da boca. MZUSP 77515, 1, 29,5 mm CP, Rio Cuieiras, próximo à boca do Rio Negro. MZUSP 29106, 1, 27,8 mm CP, Rio Arirará, encontro com o Rio Negro. MZUSP 29105, 3, 25,3-29,0 mm CP, Rio Negro, Anavilhanas. MZUSP 29104, 3, 27,1-29,6 mm CP, Rio Negro, Anavilhanas. MZUSP 29107, 4, 21,9-28,7 mm CP, Rio Negro, Urubaxi. MZUSP 29103, 1, 23,7 mm CP, Rio Negro, lago abaixo de Daraá. MZUSP 31188, 1, 30,4 mm CP, Rio Negro, Anavilhanas. MZUSP 29101, 2, 28,2-29,0 mm CP, Rio Negro, paraná do Jacaré. MZUSP 29100, 58, 18,9-26,3 mm CP, Rio Negro, Ilha de Cumuru. MZUSP 29099, 1, 43,1 mm CP, Rio Branco, Marará. MZUSP 29096, 3, 17,0-19,0 mm CP, Rio Branco, Marará. **Tapajós.** MZUSP 11604, 21, 18,9-24,4 mm CP, Rio Tapajós, em frente à Ilha de Monte Cristo. MZUSP 93488, 517, 22,0-26,4 mm CP, praia no Rio Tapajós, na enseada de Alter do Chão, Alter do Chão. MZUSP 18291, 1, 22,8 mm CP, Rio Tapajós, lago em frente à Ilha de Monte Cristo, Monte Cristo. MZUSP 93490, 4, 26,1-29,9 mm CP, Rio Tapajós, Itaituba, 04°16'14"S, 55°58'34"W.

Tefé. MZUSP 29098, 2, 41,6-42,2 mm CP, Rio Tefé, Vista Escura. MZUSP 29111, 4, 31,3-35,7 mm CP, Rio Tefé, Vista Escura. MZUSP 31421, 1, 43,3 mm CP, Rio Tefé, Jurupari. MZUSP 29110, 3, 31,7-36,4 mm CP, Rio Tefé, Jurupari. **Tocantins.** MZUSP 114207, 3, 41,8-42,7 mm CP, Rio Manoel Alves, Natividade, Tocantins, 11.902694° S, 47.601306° W.

Xingu. MZUSP 111860, 1, 27,5 mm CP, igarapé na margem direita do Rio Xingu, logo abaixo da Cachoeira do Naninduba e próximo da Transamazônica, Altamira. MZUSP 111859, 57, 24,1-27,5 mm CP, Rio Xingu, praia de ilha logo a jusante da vila de Belo Monte, Altamira. MZUSP 111875, 1, 22,2 mm CP, Rio Xingu, praia em Porto de Moz, Altamira, 1.7633333°S 52.2391667°W.

Diagnose. *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica" distingue-se de *A. balboae*, *A. brevirostris*, *A. cayenensis*, *A. carrikeri*, *A. elongata*, *A. guianensis*, *A. lepidentostole*, *A. perfasciata* e *A. vaillanti* por possuir de 12 a 16 rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial

(vs. 17 ou mais rastros branquiais no ramo inferior do primeiro arco branquial). Distingue-se de *A. jamesi*, *A. juruasanga* e *A. manamensis* pela margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 8,2 a 12,6% do CC (vs. margem posterior da maxila superior na vertical entre as margens anterior e posterior da pupila em *A. juruasanga*; margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 6,0% do CC nas demais). Distingue-se ainda de *Anchoviella* sp. "Peru" pela altura do corpo 13,6 a 17,6% do CC (vs. 18,1 a 22,2% do CC).

Descrição. Dados morfométricos de 30 dos 762 exemplares analisados estão listados na **Tabela 22**. Corpo alongado, comprimido lateralmente, maior altura do corpo sob a vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal do corpo fortemente convexo da extremidade do focinho à vertical sob a extremidade posterior da narina posterior, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira dorsal, póstero-ventralmente inclinado na base da nadadeira dorsal, aproximadamente reto do último ponto ao pedúnculo caudal. Perfil ventral do corpo fortemente convexo da extremidade anterior da maxila inferior à margem posterior do osso dentário, convexo deste à base do primeiro raio da nadadeira anal, póstero-dorsalmente inclinado na base da nadadeira anal e aproximadamente reto do último ponto à origem do ramo inferior da nadadeira caudal. Pedúnculo caudal mais longo que alto.

Cabeça mais longa que alta, pontuda lateral e dorsalmente. Boca inclinada em relação ao eixo longitudinal do corpo, subterminal, a extremidade posterior da maxila superior arredondada. Focinho curto, levemente pontudo lateralmente. Olhos localizados em posição dorsal à longitudinal que passa pela inserção da nadadeira peitoral, visíveis em vista ventral e dorsal. Canais presentes no pré-opérculo e opérculo do tipo *walkeri*. Narinas confluentes lateralmente na cabeça, anterior elíptica e posterior larga em forma de crescente. Margem posterior da maxila superior arredondada, situada além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por 8,2 a 12,6% do CC. Dentes pontiagudos, pequenos, afilados, curvados posteriormente, arranjados em uma única fileira no pré-maxilar, maxilar e dentário.

Pseudobrânquia presente, menor que o diâmetro da órbita, aproximadamente 9,1 to 14,5% do CC. Rastros branquiais longos e afilados no primeiro arco branquial, 8 (11), 9 (4) ou 10 (2) no ramo superior, 12 (3), 13 (7), 14 (3), 15 (3) ou 16 (1) no ramo inferior, 20 (3), 21 (6), 22 (1), 23 (3), 24 (3) ou 25 (1) no total. Comprimento do rastro inserido no ângulo do primeiro arco branquial de 9,1 to 16,6% do CC.

Linha lateral ausente. Escamas decíduas, ciclóides. Base das nadadeiras dorsal e anal com bainha de escamas.

Vértebras 38 (3); 21 (3) abdominais, 17 (3) caudais.

Nadadeira dorsal iii (19), 9 (1), 10 (14) ou 11 (4) raios. Nadadeira truncada e ligeiramente pontuda distalmente; margem distal aproximadamente reta. Origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da extremidade do focinho que da base da nadadeira caudal. Nadadeira anal iii (19), 15 (1), 16 (4), 17 (3), 18 (6), 19 (3) ou 20 (2) raios. Raios anteriores da nadadeira anal mais longos; margem distal da nadadeira anal côncava. Origem da nadadeira anal situada na vertical sob a metade posterior da base da nadadeira dorsal, não ultrapassando, entretanto, a vertical que passa pela margem posterior da base do penúltimo raio da nadadeira anal. Nadadeira peitoral i, 9 (9), 10 (7) ou 11 (1) raios; raios anteriores mais longos. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira peitoral adpressa podendo ou não alcançar a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica, na maioria dos exemplares observados não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira pélvica. Escama axilar da nadadeira peitoral ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou acondicionamento. Nadadeira pélvica i, 6 (17); origem do raio mais externo situada anteriormente à vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira dorsal. Extremidade dos raios mais longos da nadadeira pélvica adpressa não alcançando a vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira anal. Raios externos da nadadeira pélvica mais longos. Escama axilar da nadadeira pélvica ausente na maioria dos exemplares analisados, provavelmente perdidas durante captura ou armazenamento. Base do raio mais externo da nadadeira pélvica equidistante da base do primeiro raio da nadadeira peitoral à base do primeiro raio da nadadeira anal. Nadadeira caudal furcada, lobos superior e inferior de mesmo tamanho.

Coloração em álcool. Corpo de pálido a amarelado. Faixa lateral de pálida a prateada, ausente nos exemplares preservados. Pontos pretos presentes no topo da cabeça e em parte do perfil dorsal, na metade posterior da distância entre a base do último raio da nadadeira dorsal e a base da nadadeira caudal. Uma segunda série de pontos pretos ao longo do perfil ventral, da origem da nadadeira anal à base da nadadeira caudal. Pontos pretos presentes também ao longo das bases das nadadeiras dorsal, anal e caudal, nas membranas da nadadeira caudal e em duas barras verticais paralelas na nadadeira caudal, ausentes em alguns dos exemplares preservados. Órbita e região pós-orbital da cabeça translúcida a prateada.



Figura 64. *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica", MZUSP 93490, 27,2 mm CP. Fotografia de Fernando Dagosta (MZUSP).

Distribuição e hábitat. *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica" foi amplamente registrada na bacia Amazônica. Foram examinados exemplares provenientes das bacias do Rio Amazonas, Rio Negro, Rio Tapajós, Rio Tefé, Rio Tocantins e Rio Xingu (Figura 66).

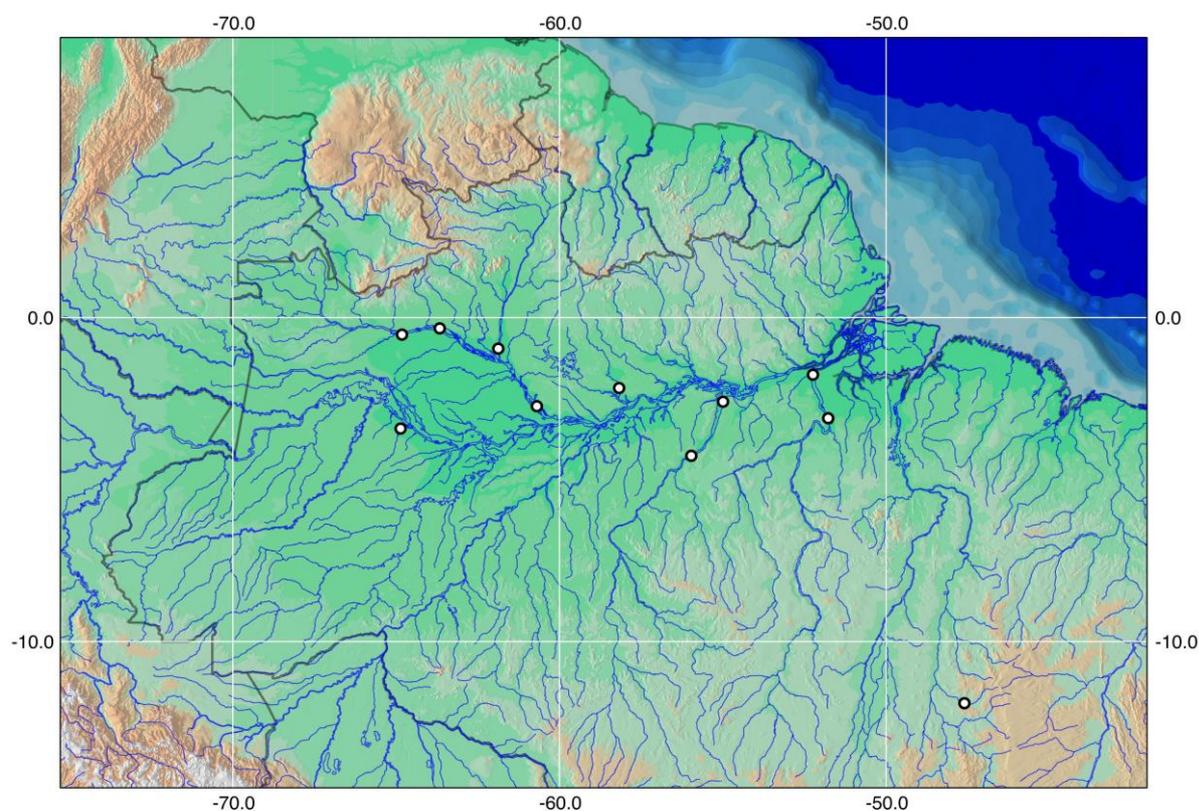


Figura 65. Distribuição geográfica de *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica" com base nos exemplares analisados.

Biologia. Não há informações sobre a biologia de *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica".

Comentários. *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica" tem o comprimento da maxila superior e o posicionamento da origem da nadadeira anal em relação à nadadeira dorsal mais semelhantes à *A. analis*, *A. elongata*, *A. lepidentostole*, *A. manamensis* e *Anchoviella* sp. "Peru". Com relação ao número de raios ramificados na nadadeira anal e de rastros branquiais

presentes no primeiro arco branquial é mais semelhante a *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica", *A. manamensis* e *Anchoviella* sp. "Peru". *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica" distingue-se ainda de *A. manamensis* pelo número de rastros branquiais presentes no primeiro arco branquial e de *Anchoviella* sp. "Peru" pela altura do corpo (Tabelas 2 e 20 e Figura 63).

Tabela 22. Dados morfométricos de *Anchoviella* sp. "Bacia Amazônica" (N: número de exemplares; DP: desvio padrão).

Caráteres morfométricos	N	Variação		Média	DP
Comprimento padrão (mm)	27	17,3	42,9	25,9	-
Comprimento da Cabeça (mm)	27	3,6	9,5	6,8	-
Porcentagem do comprimento padrão					
Altura do corpo	26	13,6	17,6	16,4	1,5
Altura do pedúnculo caudal	27	7,0	10,0	8,5	0,8
Comprimento da base da nadadeira dorsal	27	10,3	16,5	12,8	1,6
Comprimento da base da nadadeira anal	27	14,0	23,3	19,0	2,6
Comprimento da nadadeira peitoral	26	6,9	16,2	12,7	2,8
Comprimento da nadadeira pélvica	26	6,5	12,6	9,4	1,4
Distância pré-peitoral	27	20,8	29,7	26,4	2,2
Distância pré-pélvica	25	38,6	47,3	44,2	1,9
Distância pré-dorsal	27	45,3	55,4	51,7	2,5
Distância pré-anal	27	52,5	63,4	60,4	2,8
Comprimento da escama axilar peitoral	16	3,2	6,7	5,2	1,2
Comprimento da escama axilar pélvica	8	5,9	8,9	6,9	1,1
Comprimento da cabeça	27	20,7	29,0	25,9	2,1
Porcentagem do comprimento da cabeça					
Comprimento do focinho	25	11,3	22,3	17,6	2,5
Comprimento da maxila superior	21	59,2	70,7	64,6	3,7
Diâmetro orbital	25	24,4	33,6	28,9	2,6
Distância pós-orbital	19	44,2	54,3	48,4	3,4
Distância Interorbital	18	16,3	26,3	22,4	2,8

Considerações sobre espécies duvidosas de *Anchoviella*

Algumas espécies inicialmente descritas em *Anchoviella* foram depois reexaminadas e incluídas em outros gêneros de Engraulidae. Para eliminar dúvidas quanto à identificação destas espécies, holótipos, parátipos e exemplares adicionais das mesmas foram examinados e comparados com as espécies de *Anchoviella* redescritas neste trabalho, possibilitando esclarecimentos adicionais.

***Anchoviella parri* Hildebrand, 1943**

Anchoviella parri foi descrita de San Felipe Bay no Golfo da Califórnia em 1943. Após a descrição, a espécie não foi mais registrada em nenhuma outra localidade ou mesmo na mesma localidade. Whitehead *et al.* (1985) sugeriu a sinonimização da espécie com *Anchoa lucida*, sem citar as características de *A. parri* que o fizeram sugerir tal alteração. Eschmeyer (2015), no entanto, considera *Anchoviella parri* Hildebrand, 1943 como espécie válida.

A fim de investigar o status taxonômico de *A. parri* foram analisados o holótipo (YPM 3852) e os parátipos (USNM 118998) de *A. parri*, os síntipos de *Anchoa exigua* (Jordan & Gilbert, 1882) (MCZ 31393), *Anchoa ischana* (Jordan & Gilbert, 1882) (USNM 29246) e *Anchoa lucida* (Jordan & Gilbert, 1882) (MCZ 36010). Foi constatada maior semelhança de caracteres morfológico entre *A. parri* e *A. ischana*, do que entre *A. parri* e *A. lucida*, contrariamente à proposição de Whitehead *et al.* (1985). O holótipo de *A. parri* possui a maxila alcançando a margem anterior do pré-opérculo, 19 rastros no ramo inferior do primeiro arco branquial e 15 raios ramificados na nadadeira anal, origem da nadadeira anal sob o terço posterior da base da nadadeira dorsal. Maxila superior atingindo a extremidade do pré-opérculo, é uma característica que já permitiria identificar este exemplar como pertencente à *Anchoa* e não à *Anchoviella*. Os demais caracteres observados em *A. parri* permitem considerar maior semelhança de caracteres morfológicos entre esta espécie e *A. ischana*, visto que esta última possui 17 a 23 rastros no ramo inferior do primeiro arco branquial e 15 a 19 raios ramificados na nadadeira anal, a origem desta sob o terço posterior da base da nadadeira dorsal, enquanto *A. lucida* possui 18 a 23 rastros no ramo inferior do primeiro arco branquial e 22 a 28 raios ramificados na nadadeira anal a origem desta um pouco atrás da base do último raio da nadadeira dorsal.

Mais análises são necessárias para determinar a variação das características diagnósticas em cada uma das espécies citadas, a fim de que o status taxonômico de *A. parri* possa ser definido. *Anchoviella parri* Hildebrand, 1943 é considerada aqui então como uma

espécie nominal não-válida de *Anchoviella*, provável sinônimo de *Anchoa ischana* (Jordan & Gilbert, 1882).

***Stolephorus miarchus* Jordan & Gilbert, 1882**

Stolephorus miarchus Jordan & Gilbert, 1882 foi descrita de Mazatlán, México, no Pacífico Leste. Jordan & Gilbert (1882) citam dentre as características dos exemplares analisados pertencentes à *S. miarchus*, a presença de uma nadadeira dorsal curta, com 12 a 14 raios, e a maxila superior atingindo a margem posterior do pré-opérculo. A espécie foi posteriormente alocada no gênero *Anchoviella* por Hildebrand (1943), no entanto, esse autor mencionou a instabilidade desta decisão taxonômica.

A fim de investigar o status taxonômico de *S. miarchus* buscas pelo sítipo da espécie (USNM 28119) foram realizadas na coleção de peixes do USNM, no entanto, o sítipo não foi encontrado.

A maxila superior de *S. miarchus* atingindo a margem posterior do pré-opérculo, como citado na descrição original da espécie, permitiria identificá-la como pertencente a *Anchoa* e não a *Anchoviella* segundo a definição do gênero por Hildebrand (1943). As únicas espécies válidas de *Anchoviella* que ocorrem no Pacífico, *A. analis* e *A. balboae*, possuem a maxila superior curta, não atingindo a margem anterior do pré-opérculo. Ainda, *A. analis* possui apenas 9 ou 10 raios ramificados na nadadeira dorsal.

Stolephorus miarchus Jordan & Gilbert, 1882 é considerada no presente estudo, portanto, uma *species inquirenda*. No entanto, comparações adicionais entre a descrição original de *S. miarchus* e as espécies válidas de *Anchoa* podem permitir nova interpretação sobre o status taxonômico da espécie.

3.2. Relações filogenéticas de Engraulinae

Foram levantados 103 caracteres de morfologia externa e interna nos táxons analisados, com base nos estudos de Weitzman (1962), Grande (1985), Grande & Nelson (1985), Di Dario (1999, 2002, 2004, 2009) e na tese de doutorado não publicada de Di Dario (2005). Foram analisados no presente estudo 8 caracteres relativos ao crânio, 13 caracteres ao arco mandibular, 12 caracteres ao suspensório, cinco caracteres ao arco hióide, 30 caracteres aos arcos branquiais, 10 caracteres a vértebras e estruturas associadas, cinco caracteres às nadadeira pares, 11 caracteres às nadadeira ímpares, quatro caracteres aos escudos abdominais e dorsais e cinco caracteres incluídos na categoria "outros".

3.2.1. Caracteres

3.2.1.1. Crânio

0. Fontanela póstero-frontal; #26 Di Dario (2005), modificado: [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=0,50 , ri=0.

A fontanela póstero-frontal é um espaço medial localizado posterodorsalmente no crânio, que origina-se na margem posterior dos frontais e prolonga-se por entre os parietais até a margem posterior do supra-occipital.

Foi observada presença da fontanela póstero-frontal em todos os táxons terminais analisados, exceto nos táxons em que o estado do caráter foi caracterizado como indeterminado e em *Setipinna melanochir* e *Setipinna phasa*, táxons em que o caráter está ausente. Dentre os táxons em que o estado do caráter foi indeterminado estão *Anchoa tricolor*, *Anchoiella analis* e os clados 46, 74 e 76. A presença do estado 0 é uma sinapomorfia do gênero *Setipinna*, no entanto, não está presente nos demais Coiliidae.

1. Processo posterior do parasfenóide; #40 Di Dario (2005), modificado: [0] não ultrapassando a margem posterior do basioccipital; [1] ultrapassando a margem posterior do basioccipital; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0,33.

O parasfenóide prolonga-se posteriormente como duas lâminas ósseas paralelas que apresentam comprimento variável nos táxons analisados no presente estudo. Em alguns táxons analisados o prolongamento posterior do parasfenóide está presente como lâminas triangulares delgadas e curtas, estado caracterizado como 0, no entanto, a maioria dos táxons

analisados no presente estudo está incluída no estado 1, no qual o parasfenóide prolonga-se além da margem posterior do basioccipital.

Anchoa spinifer é o único táxon pertencente ao grupo interno caracterizado pelo estado 0. O estado 1 está presente tanto no grupo interno, quanto no grupo externo, neste último caracterizando apenas *Thryssa hamiltoni*. O estado do caráter não pôde ser determinado em *Thryssa mystax*, *Engraulis mordax*, *Jurengraulis juruensis*, *Anchoviella analis*, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella manamensis*, *Amazonsprattus scintilla* e no clado 47. O estado 1 é, portanto, uma sinapomorfia do clado 89 (Família Engraulidae), com uma reversão em *Anchoa spinifer*. O caráter é homoplástico, sendo que o estado 1 aparece novamente como autapomorfia de *Thryssa hamiltoni*, táxon pertencente ao grupo externo.

2. Formato do prolongamento posterior do parasfenóide; #41 Di Dario (2005): [0] formato de faca; [1] formato de haste; [?] indeterminado. ci=0,25, ri=0,57.

O parasfenóide prolonga-se posteriormente em duas lâminas ósseas paralelas que apresentam comprimento variável dentre os táxons analisados no presente estudo, como citado no caráter anterior. O prolongamento do parasfenóide pode apresentar um formato laminar, em forma de faca, considerado como estado 0, ou mais delgado, em forma de haste, como considerado como estado 1.

Considerando o grupo interno, *Anchovia macrolepidota*, *Anchoa spinifer* e o clado 62, composto por *Cetengraulis edentulus* e *Jurengraulis juruensis*, são caracterizados pelo estado 0. Ainda, o estado 0 caracteriza todos os táxons do grupo externo. O estado 1 caracteriza apenas os táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 é, portanto, uma sinapomorfia do clado 89 (Família Engraulidae), com reversão em *Anchoa spinifer*, *Anchovia macrolepidota* e no clado 46.

3. Crista do supra-occipital; #63 Di Dario (2005), modificado: [0] reduzida; [1] desenvolvida; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Alguns táxons analisados apresentam uma crista desenvolvida na margem dorso-posterior do supra-occipital que prolonga-se posteriormente, estado caracterizado como 1. Nos demais táxons essa crista está reduzida, estado caracterizado como 0.

O estado 0 caracteriza todos os táxons do grupo interno, exceto *Pterengraulis atherinoides*. O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus*. O estado foi considerado indeterminado em *Thryssa mystax* e *Engraulis mordax*. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 60.

4. Perfil do focinho em vista lateral: [0] arredondado; [1] pontudo. ci=0,14, ri=0,25.

O estado 0 está presente em *Setipinna melanochir* (pertencente ao grupo externo), *Pterengraulis atherinoides*, *Lycengraulis grossidens* e em alguns táxons pertencentes ao clado 67. O estado 1 está presente em todos os táxons do grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia para *Setipinna melanochir*, *Pterengraulis atherinoides* e *Lycengraulis grossidens*. O estado 0 é, ainda, considerado como uma sinapomorfia para o clado 67 com duas reversões independentes dentro deste, uma em *Anchoviella juruasanga*, outra no clado 76.

5. Pseudobrânquia: [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Não foi possível determinar o estado que caracteriza *Lycothyssa crocodilus*, *Setipinna melanochir*, *Stolephorus indicus* e *Thryssa hamiltoni*, táxons pertencentes ao grupo externo, entretanto, *Setipinna phasa* e *Stolephorus commersonnii* são caracterizados pelo estado 1, enquanto apenas *Thryssa mystax* é caracterizada pelo estado 0. O estado 1 caracteriza todos os táxons do grupo interno, no entanto, o estado foi considerado indeterminado em *Encrasicholina heteroloba* e *Anchoa exigua*. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia para o clado 45, com uma única reversão em *Thryssa mystax*.

6. Extensão da margem distal da pseudobrânquia: [0] pseudobrânquia curta, sua margem distal não ultrapassando o opérculo; [1] pseudobrânquia longa, sua margem distal ultrapassando o opérculo; [?] indeterminada; [-] inaplicável. ci= 0,20, ri=0,50.

A extensão da pseudobrânquia é um caráter especialmente importante para diferenciar as espécies pertencentes aos gêneros *Anchoa* e *Engraulis* das espécies pertencentes à *Anchoviella* (Whitehead *et al.*, 1988). A pseudobrânquia pode ser curta ou longa, sua margem distal não ultrapassando o opérculo, estado caracterizado como 0, situada sob este ou ainda situada mais posteriormente, ultrapassando o opérculo, estado caracterizado como 1. Este caráter foi codificado nos dois estados descritos acima, sendo que o estado desse caráter para *Thryssa mystax*, que não apresenta pseudobrânquia, foi determinado como inaplicável.

Não foi possível determinar o estado que caracteriza *Lycothyssa crocodilus*, *Setipinna melanochir*, *Stolephorus indicus* e *Thryssa*, táxons pertencentes ao grupo externo, entretanto *Setipinna phasa* e *Stolephorus commersonnii* são caracterizados pelo estado 0. O estado 1 caracteriza todos os táxons do grupo interno, entretanto, não foi possível determinar o estado que caracteriza *Encrasicholina*, *Anchoa exigua* e *Anchovia clupeoides*. O estado 1 é,

portanto, considerado como sinapomorfia para o clado 54, com uma reversão no clado 49, e como autapomorfia para *Cetengraulis edentulus*.

7. Dentes no vômer; #21 Di Dario (2005): [0] ausentes; [1] presentes; [?] indeterminado. ci=0,16, ri=0,54.

Dentes no vômer podem ou não estar presentes nos táxons analisados. Como citado por Di Dario (2005), o padrão de distribuição dos dentes vômerianos presentes nos representantes de Engrauloidea que o possuem é semelhante: os dentes são voltados para trás e distribuídos em dois blocos, cada um situado em uma das “asas” do vômer. Os táxons que apresentam dentes no vômer foram caracterizados no estado 1, enquanto os que não os apresentam caracterizados no estado 0.

O estado 0 caracteriza *Thryssa mystax*, *Anchoviella lepidentostole* e os clados 46, 62 e 69, entretanto, nesse último, apenas *Anchoviella jamesi* é caracterizada pelo estado 1. No grupo externo, o estado 0 caracteriza apenas *Thryssa mystax* e *Stolephorus commersonii*. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia para *Thryssa mystax* e *Anchoviella lepidentostole*, e como sinapomorfia para os clados 46, 62 e 69, com uma reversão em *Anchoviella jamesi* nesse último clado.

3.2.1.2. Arco mandibular

8. Forma da margem posterior da maxila superior em vista lateral: [0] arredondada; [1] pontuda. ci=0,14, ri=0,60.

O estado 0 caracteriza *Lycothyssa crocodilus* e *Setipinna melanochir*, táxons pertencentes ao grupo externo, e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 é, portanto, considerado como autapomorfia para *Anchoa spinifer*, *Anchovia clupeioides* e *Lycengraulis grossidens*. Ainda, o estado 1 é considerado como sinapomorfia para os clados 43 e 55, esse último com reversão em *Encrasicholina punctifer* e *Engraulis encrasicolus*.

9. Posição da vertical que passa pela margem posterior da maxila superior; multiestado ordenado: [0] vertical que passa pela margem posterior da maxila superior anterior à vertical que passa pela margem posterior da pupila; [1] vertical que passa pela margem posterior da maxila superior posterior à margem posterior da pupila, além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por até 30% do CC; [2] vertical que passa

pela margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por mais de 35% do CC. ci=0,28, ri=0,75.

A posição da vertical que passa pela margem posterior da maxila superior é um dos caracteres mais utilizados para diferenciar espécies nos gêneros que compõem Engraulinae. Foi observada uma grande variação do caráter nos táxons observados no presente estudo, o que possibilitou a codificação do mesmo nos três estados descritos acima.

O estado 0 caracteriza *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga* e *Amazonsprattus scintilla*, sendo considerado como sinapomorfia para o clado formado por essas espécies (64). O estado 1 caracteriza *Lycothyssa crocodilus*, *Setipinna melanochir*, táxons pertencentes ao grupo externo, e algumas espécies pertencentes ao grupo interno. O estado 2 está presente em diversos táxons dos grupos interno e externo. O estado 1 é uma sinapomorfia do clado 45, com reversões (1>2) em *Setipinna melanochir*, *Cetengraulis edentulus* e no clado 57. Dentro do clado 5, há ainda reversões (2>1) nos cladogramas 54 e 73.

10. Dentição no pré-maxilar; #91 Di Dario (2005), modificado: [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminada. ci=1,00, ri=1,00.

Os pré-maxilares podem ou não possuir dentes. Este caráter foi, portanto, codificado nos dois estados descritos acima, sendo que apenas *Jurengraulis juruensis* e *Cetengraulis edentulus* não apresentam dentes no pré-maxilar. O estado 0 caracteriza apenas os táxons pertencentes ao clado 62 (*Jurengraulis juruensis* e *Cetengraulis edentulus*), sendo considerado, portanto sinapomorfia desse clado.

11. Grau de desenvolvimento dos dentes no pré-maxilar; #91 Di Dario (2005), modificado: [0] reduzidos; [1] desenvolvidos; [?] indeterminado; [-] inaplicável. ci=0,33, ri=0,85.

Os dentes presentes nos pré-maxilares foram caracterizados como reduzidos, pouco conspícuos no estado 0, ou desenvolvidos, conspícuos, no estado 1. O estado do caráter para *Jurengraulis juruensis* e *Cetengraulis edentulus*, táxons que não apresentam dentes no pré-maxilar, foi caracterizado como indeterminado.

O estado 0 caracteriza apenas os táxons pertencentes ao grupo interno, entretanto, o estado 1 caracteriza parte dos táxons pertencentes ao grupo interno e os táxons pertencentes ao grupo externo. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia para o clado 58, com duas reversões, uma em *Anchoviella elongata*, outra no clado 51.

12. Supra-maxilar anterior; #41 Fink & Fink (1981); #m Grande (1985); Whitehead (1985); #107 Di Dario (2005): [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Todos os táxons terminais analisados pertencentes a Engraulidae apresentam um supra-maxilar anterior laminar delgado, entretanto, os táxons terminais analisados pertencentes a Coiliidae não apresentam supra-maxilar anterior.

O estado 0 caracteriza os táxons pertencentes apenas ao grupo externo, entretanto, o estado 1 caracteriza parte dos táxons pertencentes ao grupo externo e os táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61.

13. Posicionamento entre os supra-maxilares anterior e posterior: [0] margem posterior do supra-maxilar posterior à vertical que passa pelo ponto médio do comprimento do supra-maxilar posterior; [1] margem posterior do supra-maxilar anterior situada na vertical que passa pelo ponto médio do comprimento do supra-maxilar posterior, ou mais anteriormente; [?] indeterminado; [-] inaplicável. ci=0,25, ri=0,25.

A margem posterior do supra-maxilar anterior pode estar situada em uma posição posterior a vertical que passa pelo ponto médio do comprimento do supra-maxilar posterior, caracterizado como estado 0, ou na vertical que passa pelo ponto médio do comprimento do supra-maxilar posterior, ou mais anteriormente, caracterizado como estado 1. Estes estados foram, portanto, codificados nos estados descritos acima utilizando a relação entre a posição dos supra-maxilares anterior e posterior. O estado do caráter para os táxons terminais que não apresentam um supra-maxilar anterior foi determinado como inaplicável.

O estado foi caracterizado como indeterminado em *Lycothyssa crocodilus*, *Setipinna melanochir*, *Stolephorus commersonnii* e *Thryssa*, táxons pertencentes ao grupo externo, sendo que apenas *Stolephorus indicus* foi caracterizada pelo estado 1 nesse grupo. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia para o clado 61, com reversões em *Lycengraulis grossidens*, *Anchoviella brevirostris*, *Amazonsprattus scintilla* e no clado 62.

14. Margem posterior da maxila superior em relação à margem posterior da supra-maxila posterior; #106 Di Dario (2005), modificado; multiestado ordenado: [0] margem posterior da maxila superior não estendendo-se além da margem posterior da supra-maxila posterior; [1] margem posterior da maxila superior estendendo-se além da margem posterior da supra-maxila posterior por uma distância menor que a metade da altura da supra-maxila posterior, tomada na vertical sobre sua margem posterior; [2]

margem posterior da maxila superior estendendo-se além da margem posterior da supra-maxila posterior por uma distância maior que a metade da altura da supra-maxila posterior, tomada na vertical sobre sua margem posterior; [?] indeterminada. ci=0,28, ri=0,64.

A margem posterior da maxila superior pode estender-se além da margem posterior da supra-maxila posterior ou não. Este caráter foi, portanto, codificado em dois estados, um deles incluindo os táxons com a margem posterior da maxila superior não estendendo-se além da supra-maxila posterior, caracterizado como estado 1, e outro incluindo os táxons com a margem posterior da maxila superior estendendo-se além da supra-maxila posterior, caracterizado como estado 2.

O estado 0 está presente apenas em *Jurengraulis juruensis* e no clado 63, sendo considerado, portanto, como autapomorfia de *J. juruensis* e como sinapomorfia do clado 63. O estado 1 caracteriza um único táxon do grupo externo, *Setipinna melanochir*, dois táxons (*Anchoviella perfasciata* e *Engraulis encrasicolus*) e um clado do grupo interno (69). O estado 2 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes aos grupos interno e externo. O estado 1 é, portanto, considerado como autapomorfia para *Anchoviella perfasciata*, *Engraulis encrasicolus* e *Setipinna melanochir* e como sinapomorfia do clado 69, com uma transformação (1>0) considerada como sinapomorfia do clado 63.

15. Dentição no maxilar; #105 Di Dario (2005), modificado; multiestado ordenado: [0] muito reduzida, pouco conspícua; [1] reduzida; [2] desenvolvida; [?] indeterminada. ci=0,28, ri=0,66.

Os exemplares analisados podem apresentar dentes muito reduzidos, pouco conspícuos, caracterizado como estado 0; reduzida, com a altura do dente na vertical que passa pela margem anterior da órbita menor que a metade da altura do maxilar, caracterizado como estado 1, ou desenvolvida, altura do dente na vertical que passa pela margem anterior da órbita igual ou maior que a metade da altura do maxilar, caracterizado como estado 2. Em *Amazonsprattus scintilla* a margem posterior do maxilar está situada anterior à vertical que passa pela margem posterior da órbita. No entanto, os dentes presentes na margem ventral do maxilar no táxon referido são reduzidos, sua altura menor que a metade da altura do maxilar, portanto, o estado do caráter para *Amazonsprattus scintilla* foi determinado como reduzido.

O estado 2 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo e poucos clados pertencentes ao grupo interno, enquanto estado 1 caracteriza alguns táxons pertencentes aos grupos interno e externo e o estado 2 caracteriza apenas alguns táxons

pertencentes ao grupo interno. O estado 1 é considerado como autapomorfia de *Setipinna melanochir* e como sinapomorfia do clado 57. No clado 57 há uma transformação (1>2) considerada como autapomorfia para *Anchoa marinii* e *Anchoa lamprotaenia*. A transformação (1>0) é considerada como sinapomorfia do clado 70, que apresenta ainda uma segunda transformação (0>1) no clado 65.

16. Retroarticular e ângulo-articular; #118 Di Dario (2005), modificado: [0] não fusionados; [1] fusionados; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0.

O estado 0, no qual o retroarticular e o ângulo-articular não estão fusionados, está presente na maioria dos táxons analisados no presente estudo. No estado 1, observado em *Lycothyssa crocodilus*, *Thryssa hamiltoni* e *Engraulis anchoita*, os dois ossos estão fusionados. O estado 1 é, portanto, considerado sinapomorfia do clado 45 com duas reversões, uma em *Thryssa hamiltoni* e outra em *Engraulis anchoita*.

17. Lâmina projetada dorsalmente no dentário, recobrimdo a cartilagem de Meckel; #131 Di Dario (2005): [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0,66.

O dentário não possui uma projeção laminar dorsal recobrimdo a cartilagem de Meckel em parte dos táxons analisados, caracterizado como estado 0. No estado 1 o dentário possui uma projeção laminar dirigida dorsalmente recobrimdo a cartilagem de Meckel. Esta projeção aumenta gradativamente de altura no sentido pósterio-anterior, apresentando altura maior na porção anterior do dentário. *Jurengraulis juruensis* possui a projeção laminar no dentário e, foi portanto caracterizado como 1, mas, diferentemente dos demais táxons analisados esta projeção tem sua maior altura na porção posterior do dentário.

O estado 0 caracteriza todos os táxons do grupo externo, exceto *Stolephorus indicus* e está presente também em *Amazonsprattus scintilla* e no clado 62, compostos por táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61 com duas reversões, em *Amazonsprattus scintilla* e no clado 62.

18. Grau de desenvolvimento dos dentes no dentário; #114 Di Dario (2005), modificado; multiestado ordenado: [0] muito reduzida, pouco conspícua; [1] reduzida; [2] desenvolvida; [?] indeterminado; [-] inaplicável. ci=0,66, ri=0,90.

Para codificar o tamanho dos dentes presentes no dentário dos exemplares analisados optou-se por estabelecer a relação entre a altura do dente e a altura do dentário na vertical sob a margem anterior da órbita. O caráter foi então codificado em três estados: dentes muito

reduzidos em tamanho, pouco conspícuos, caracterizado como estado 0; dentes reduzidos, o dente localizado na vertical que passa pela margem anterior da órbita menor que um terço da altura do dentário nesta mesma posição, caracterizado como estado 1, ou dentes desenvolvidos, o dente localizado na vertical que passa pela margem anterior da órbita igual ou maior que um terço da altura do dentário nesta mesma posição, caracterizado como estado 2. Dentre as espécies analisadas apenas *Anchoviella jamesi* não possui dentes no dentário, o estado do caráter para essa espécie foi, então, determinado como inaplicável.

Em *Amazonsprattus scintilla* a margem posterior do dentário está situada anterior a vertical que passa pela margem posterior da órbita. No entanto, os dentes presentes na margem ventral do maxilar no táxon referido são reduzidos, sua altura menor que a metade da altura do dentário, portanto, o estado do caráter para *Amazonsprattus scintilla* foi determinado como reduzido.

O estado 2 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo e alguns táxons pertencentes o grupo interno. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 58, sendo que este inclui ainda duas transformações (1>0) independentes nos clados 62 e 73.

19. Espaço na série de dentes do dentário; Grande & Nelson (1985); #92 Di Dario (2005): [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado; [-] inaplicável. ci=0,33, ri=0,60.

A presença do espaço na série de dentes do dentário, caracterizada como estado 1, foi proposta como sinapomorfia de Engraulidae por Nelson (1983) e Grande & Nelson (1985), no entanto, está ausente em *Anchoa spinifer* e *Stolephorus indicus* (Figura 66). Esse caráter também está ausente nos táxons terminais pertencentes a Coiliidae.

O estado 0 caracteriza todos os táxons do grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61, com reversões, em *Anchoa spinifer* e *Stolephorus commersonii*.

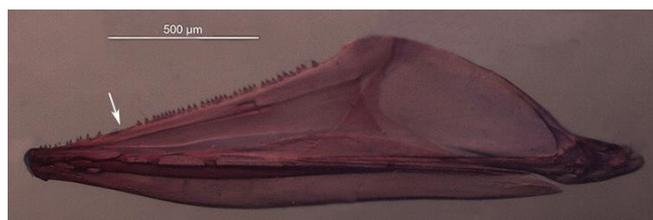


Figura 66. Espaço na série de dentes do dentário em *Anchoviella balboae* (USNM 79576).
Fotografia de Marina Loeb.

20. Posição dos dentes no dentário em relação ao espaço sem dentes na margem dorsal do dentário: [0] dentes presentes em quase toda a margem dorsal do dentário, exceto na área onde existe um espaço sem dentes; [1] dentes presentes em uma área reduzida nas regiões anterior e posterior ao espaço sem dentes na margem dorsal do dentário; [2] dentes presentes apenas na porção anterior ao espaço sem dentes na margem dorsal do dentário; [?] indeterminado; [-] inaplicável. ci=0,66, ri=0,85.

A posição do espaço sem dentes na margem do dentário descrita no caráter anterior foi utilizada para delimitar as áreas anterior e posterior do dentário com relação a este caráter como descrito acima. O estado deste caráter foi considerado como indeterminado para *Amazonsprattus scintilla* pois não foi possível determinar adequadamente a posição dos dentes existentes no dentário da espécie em relação ao espaço sem dentes no dentário observado em outros táxons analisados.

Nelson (1973) cita a presença do estado 1 como um caráter ancestral de Clupeomorpha, elencando sua presença nas espécies de Engraulidae e Chirocentridae e em alguns táxons de Dussumierinae e Clupeidae. A presença do estado 2 segundo esse autor está restrita a algumas espécies de Clupeidae e Pristigasteridae. No presente estudo, no entanto, foram observados quatro estados quanto ao posicionamento dos dentes do dentário.

O estado 0 caracteriza *Stolephorus indicus*, único táxon do grupo externo no qual o estado do caráter pôde ser determinado, e diversos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 68 com uma única transformação (1>2) em um ramo interno do clado. Essa mesma transformação (1>2) ocorre independentemente no clado 62. O estado 2 é, ainda, considerado como autapomorfia de *Anchoviella jamesi* e como sinapomorfia do clado 62.

3.2.1.3. Suspensório

21. Posição do simplético em relação ao quadrado; #162 Di Dario (2005), modificado: [0] extremidade posterior da expansão laminar posterior do simplético anterior à vertical que passa pela margem posterior do quadrado; [1] extremidade posterior da expansão laminar posterior do simplético posterior à vertical que passa pela margem posterior do quadrado; [?] indeterminado; [-] inaplicável. ci=0,20, ri=0,11.

Nos exemplares analisados foi avaliada a posição da vertical que passa pela margem posterior do simplético em relação à vertical que passa pela margem posterior do quadrado (Figura 78,

Apêndice 4). Os exemplares analisados foram então codificados nos estados descritos acima. Em *Amazonsprattus scintilla* o hiomandibular, o simplético e o quadrado estão fusionados formando o hiosimplético, portanto, o estado desse caráter para o táxon foi determinado como inaplicável.

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus commersonnii* e *Thryssa mystax*, nos quais o estado do caráter é considerado como indeterminado. O estado 0 caracteriza apenas os táxons pertencentes ao grupo interno, incluindo *Anchoa spinifer*, *Anchoa marini* e o clado 74. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia para *Anchoa spinifer* e *Anchoa marini* e como sinapomorfia para o clado 74.

22. Extremidade pósterodorsal do simplético: [0] desenvolvida; [1] reduzida; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0.

Os exemplares analisados podem possuir a extremidade pósterodorsal do simplético desenvolvida, estado caracterizado como 0, ou reduzida, estado caracterizado como 1. Em *Amazonsprattus scintilla* o estado desse caráter para o táxon foi determinado como inaplicável.

O estado 0 caracteriza todos os táxons do grupo externo e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 caracteriza apenas *Anchoa januaria*, *Anchoviella lepidentostole* e *Encrasicholina heteroloba*, táxons pertencentes ao grupo interno, e é, portanto, considerado como autapomorfia para cada um desses táxons.

23. Extremidade pósteroventral do simplético; #167 Di Dario (2005): [0] desenvolvida e afilada; [1] reduzida; [?] indeterminada. ci=0,20, ri=0,33.

Os exemplares analisados podem possuir uma projeção pósteroventral desenvolvida e afilada no simplético (Figura 78A), estado caracterizado como 0, ou esta projeção pode ser reduzida, estado caracterizado como 1 (Figura 78B). Em *Amazonsprattus scintilla* o estado desse caráter para o táxon foi determinado como inaplicável.

O estado 0 caracteriza todos os táxons do grupo externo e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 caracteriza apenas alguns táxons do grupo interno: *Anchoa spinifer*, *Cetengraulis edentulus* e os clados 50 e 75. No clado 50 há ainda uma reversão em *Stolephorus indicus*, que é caracterizado pelo estado 0. O estado 1 é, portanto, considerado como autapomorfia para *Anchoa spinifer* e *Cetengraulis edentulus* e como

sinapomorfia para os clados 50 e 75, com uma reversão no último 50, com *Stolephorus indicus* caracterizado pelo estado 0.

24. Posição relativa do quadrado: [0] extremidade ântero-ventral do corpo principal do quadrado na vertical que passa pela metade anterior do metapterigóide, ou mais anteriormente; [1] extremidade ântero-ventral do corpo principal do quadrado na vertical que passa pela metade posterior do metapterigóide, ou mais posteriormente; [?] indeterminada; [-] inaplicável. ci=1,00, ri=1,00.

Foi observada variação no posicionamento da vertical que passa pela extremidade ântero-ventral do corpo principal do quadrado em relação ao corpo principal do metapterigóide e esta variação foi codificada nos dois estados descritos acima. Em *Amazonsprattus scintilla* o estado desse caráter para o táxon foi determinado como inaplicável.

O estado 1 caracteriza todos os táxons do grupo externo e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, exceto *Anchoviella juruasanga*. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia de *Anchoviella juruasanga*.

25. Articulação entre o quadrado e o metapterigóide; #159 Di Dario (2005): [0] lâmina na margem anterior do quadrado e processos laminares dendríticos na margem ventral do metapterigóide presentes; [1] lâmina na margem anterior do quadrado presente, processos laminares na margem ventral do metapterigóide ausentes; [?] indeterminado; [-] inaplicável. ci=0,25, ri=0,50.

A articulação entre o quadrado e o metapterigóide ocorre na região compreendida entre a lâmina presente na margem anterior do quadrado e a margem ventral do metapterigóide, com ou sem a presença de processos laminares dendríticos na margem ventral do metapterigóide. Esse caráter foi então codificado nos dois estados descritos acima. Em *Amazonsprattus scintilla* o estado desse caráter para o táxon foi determinado como inaplicável.

O estado 0 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Thryssa hamiltoni*, e poucos táxons pertencentes ao grupo interno, *Pterengraulis atherinoides*, *Anchoa spinifer*, *Engraulis anchoita* e o clado 62. O estado 1 pode ser considerado, portanto, como autapomorfia para *Thryssa hamiltoni* e *Lycengraulis grossidensi*, e como sinapomorfia do clado 57, com uma reversão em *Engraulis anchoita*.

26. Relação entre o ectopterigóide e o metapterigóide; Grande & Nelson (1985), #144 Di Dario (2005), modificado: [0] não fusionados; [1] fusionados anteriormente; [2]

fusionados em suas porções anterior e média da margem de contato entre ambos ossos; [?] indeterminado. ci=0,66, ri=0,83.

A fusão entre o ectopterigóide e o metapterigóide foi citada como uma sinapomorfia de Engraulinae por Nelson (1983) e Grande & Nelson (1985). Este caráter já corroborado por Di Dario (2005), apresentou a variação descrita a seguir e não mencionada previamente em literatura: o ectopterigóide e o metapterigóide estão fusionados na maior parte dos exemplares analisados, no entanto em alguns táxons os dois ossos estão fusionados apenas anteriormente, estado caracterizado como 0, enquanto em outros táxons, estes dois ossos estão fusionados apenas em suas porções anterior e média da margem de contato entre ambos ossos, estado caracterizado como 1. Não foi possível determinar o estado do caráter em *Amazonsprattus scintilla*.

O estado 0 (Figura 78A) caracteriza todos os táxons do grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*, que possui o estado 1 (Figura 78B). O estado 0 não ocorre nos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, com apenas *Anchoa januaria* e o clado 66 dentro do grupo interno, sendo caracterizados pelo estado 2. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61, com uma transformação (1>2) ocorrendo em *Anchoa januaria* e no clado 66.

27. Altura relativa da margem ventral do corpo laminar presente na parede interna do hiomandibular; multiestado ordenado: [0] margem ventral da projeção laminar do hiomandibular encontra a margem do corpo tubular do hiomandibular em uma posição dorsal à metade da distância entre a margem ventral do corpo tubular do hiomandibular e o côndilo de articulação com o opercular; [1] margem ventral da projeção laminar do hiomandibular encontra a margem do corpo tubular do hiomandibular posicionada no ponto médio da distância entre a margem ventral do corpo tubular do hiomandibular e o côndilo de articulação com o opercular; [2] margem ventral da projeção laminar do hiomandibular encontra a margem do corpo tubular do hiomandibular em uma posição ventral à metade da distância entre a margem ventral do corpo tubular do hiomandibular e o côndilo de articulação com o opercular; [?] indeterminado; [-] inaplicável. ci=0,20, ri=0.

Foi observada a presença de uma projeção laminar ventral no corpo laminar do hiomandibular. A altura relativa da margem ventral desta projeção foi codificada em três estados, descritos acima. Em *Amazonsprattus scintilla* o hiomandibular não apresenta um

corpo laminar e outro corpo tubular como nos demais táxons analisados, portanto, o estado desse caráter foi determinado como inaplicável para o táxon.

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, incluindo *Lycothyssa crocodilus*, *Setipinna phasa* e *Stolephorus indicus*. Ainda, o estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado [1] não ocorre nos táxons pertencentes ao grupo externo, enquanto no grupo interno, ocorre apenas em *Anchoa lyolepis* e *Anchoviella elongata*. O estado 2 caracteriza *Setipinna melanochir* e *Thryssa hamiltoni*, táxons pertencentes ao grupo externo, e *Anchoviella balboae* e *Anchoviella jamesi*, táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 é, portanto, considerado como autapomorfia para *Anchoa lyolepis* e *Anchoviella elongata*. Ainda, o estado 2 é considerado como sinapomorfia para o clado 68, com uma reversão em *Anchoviella brevirostris*.

28. Projeção na superfície externa do opercular dorsal ao côndilo de articulação do opercular com o hiomandibular; #199 Di Dario (2005), modificado: [0] caracterizada como uma dobra pronunciada em forma de triângulo; [1] caracterizada como uma dobra discreta; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0,77.

Nos exemplares analisados foi observada a presença de uma projeção na superfície externa do opercular, logo acima do côndilo de articulação do opercular com o hiomandibular. Esta projeção foi caracterizada como uma dobra pronunciada em forma de triângulo, estado caracterizado como 0, ou como uma dobra discreta, estado caracterizado como 1. Em posição dorsal à projeção há uma depressão no opercular, observada em todos os exemplares analisados.

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*, e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, com exceção dos clados 50, 66 e 75. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia para esses três clados.

29. Margem dorsal do hiomandibular, entre os côndilos de articulação com o crânio; multiestado ordenado: [0] reta; [1] ligeiramente côncava; [2] fortemente côncava; [?] indeterminado. ci=0,66, ri=0,83.

A margem dorsal do hiomandibular entre os dois soquetes de articulação com o crânio foi codificada neste estudo como reta, estado caracterizado como 0, ligeiramente côncava, estado caracterizado como 1, ou ainda, fortemente côncava, estado caracterizado como 2 (Figura 67).

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*, que possui o estado 1. Ainda, o estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, com exceção de *Anchoviella vaillanti* e do clado 78. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia para o clado 61, com a transformação (1>2) ocorrendo em *Anchoviella vaillanti* e no clado 61.

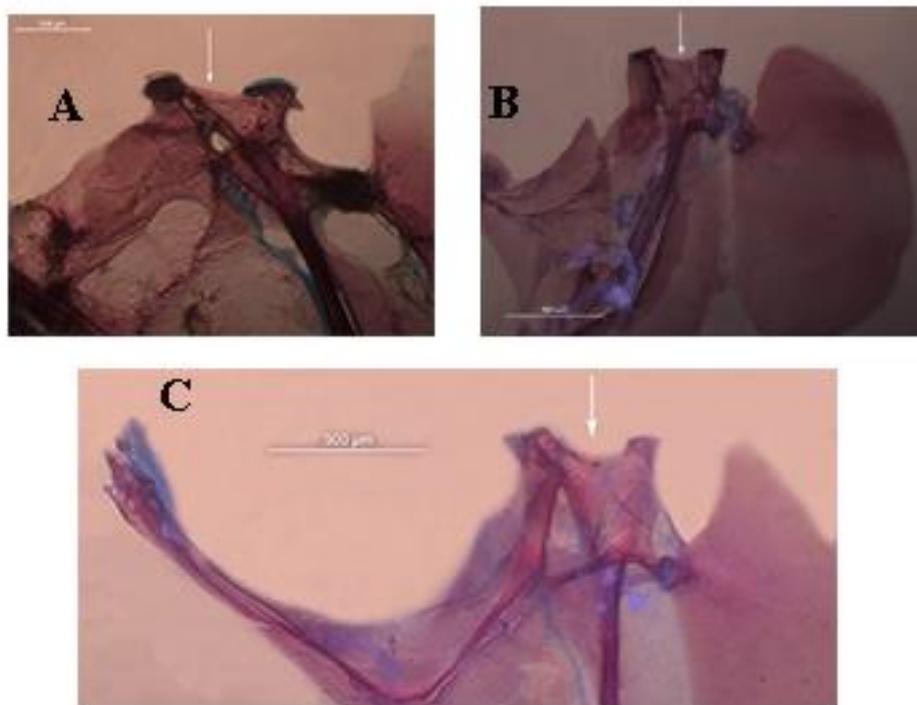


Figura 67. Margem dorsal do hiomandibular, entre os côndilos de articulação com o crânio. A) *Lycotrissa crocodilus* (MZUSP 62482); B) *Anchoviella brevirostris* (MZUSP 11578); C) *Anchoviella lepidentostole* (USNM 227282).. Escala=500 μ m. Fotografia de Marina Loeb.

30. Dentição do endopterigóide; #157 Di Dario (2005), modificado: [0] presente; [1] ausente; [?] indeterminado. ci=0,25, ri=0,57.

Alguns táxons analisados possuem dentes no endopterigóide, que podem estar presentes apenas na margem ventral ou em toda a face medial do endopterigóide, estado caracterizado como 0. *Jurengraulis juruensis*, *Cetengraulis edentulus*, *Amazonsprattus scintilla*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga* e *Anchoviella vaillanti* entretanto, não possuem dentes no endopterigóide, sendo caracterizados como 1.

O estado 0 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, com exceção de *Anchoa januaria* e dos clados 62 e 69. Esse último clado apresenta uma reversão em *Anchoviella brevirostris*. O estado 1 é,

portanto, caracterizado como autapomorfia para *Anchoa januaria* e como sinapomorfia para os clados 62 e 69, com *Anchoviella brevirostris* apresentando a reversão citada como uma autapomorfia.

31. Dentição no dermopalatino; #137 Di Dario (2005), modificado: [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminada. ci=0,16, ri=0,28.

O dermopalatino é um osso dérmico, que geralmente possui dentes, e que pode ou não estar associado ao autopalatino, formando o palatino (Di Dario, 2005). A presença ou ausência de dentes no dermopalatino foram então caracterizadas em dois estados nesse caráter.

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, com exceção de *Anchoa januaria*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella perfasciata*, *Anchovia clupeoides* e dos clados 62 e 63. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia para *Anchoa januaria*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella perfasciata* e *Anchovia clupeoides* e como sinapomorfia para os clados 62 e 69.

32. Dentição no ectopterigóide; #141 Di Dario (2005), modificado: [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminada. ci=0,25, ri=0,57.

O ectopterigóide pode ou não possuir dentes, que apresentam tamanho reduzido ou desenvolvido, e podem estar presentes apenas no terço anterior da margem ventral do osso ou em uma área maior, ocupando os dois terços anteriores da margem ventral do ectopterigóide. Nesse caráter foi determinada a presença ou ausência de dentes no ectopterigóide.

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, com exceção dos clados 62, 69 e 73. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia para cada um desses clados, entretanto, o clado apresenta duas reversões, uma em *Anchoviella jamesi* e outra em *Anchoviella vaillanti*. Ainda com relação ao clado 69 há duas hipóteses igualmente parcimoniosas, a primeira citada anteriormente com o estado 0 como sinapomorfia desse clado, com as duas reversões em *Anchoviella jamesi* e *Anchoviella vaillanti* ocorrendo dentro do clado ou ainda, o estado 0 pode ser interpretado como tendo surgido independentemente nos clados 68 e 73, com uma única reversão dentro do clado 68, em *Anchoviella jamesi*.

3.2.1.4. Arco hióide

33. Número de raios branquiostégios; #228 Di Dario (2005): [0] igual ou menor que dez; [1] igual ou maior que onze; [?] indeterminado. ci=0,20, ri=0,50.

Di Dario (2002) apontou que o elevado número de raios branquiostégios poderia ser uma sinapomorfia do clado formado por Clupeoidea e Engrauloidea. Em Di Dario (2005) este caráter foi codificado em dois estados: igual ou menor que nove, estado caracterizado como 0, e igual ou maior que dez, estado caracterizado como 1. Nos táxons analisados existem entre oito e 15 raios branquiostégios e dois estados foram determinados: o estado caracterizado como 0, que inclui táxons com 11 ou mais raios branquiostégios e o estado caracterizado como 1, que inclui táxons com 10 ou menos raios branquiostégios.

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, com exceção de *Engraulis mordax* e dos clados 62 e 69. No clado 69 o estado 0 aparece como uma reversão em *Anchoiella brevirostris* e no clado 76. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia para *Engraulis mordax* e como sinapomorfia para os clados 62 e 69, com esse último apresentando duas reversões, uma em *Anchoiella brevirostris*, e outra no clado 76.

34. Comprimento do terceiro raio branquiostégio; multiestado ordenado: [0] menor ou igual ao comprimento do cerato-hial posterior; [1] maior que o comprimento do cerato-hial posterior, porém, menor ou igual ao comprimento do cerato-hial anterior; [2] maior que o comprimento do cerato-hial anterior; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0,20.

Foi observada variação no comprimento dos rastros branquiostégios dos táxons analisados. Para a codificação deste caráter foi observado o comprimento do terceiro raio branquiostégio com relação aos cerato-hial anterior e posterior, sendo esse último sempre com comprimento menor em comparação com o primeiro nos táxons analisados. *Lycothyssa crocodilus*, *Setipinna melanochir*, *Setipinna phasa*, *Anchoa marinii* e *Anchoa spinifer* possuem o terceiro raio branquiostégio curto, seu comprimento menor ou igual ao do cerato-hial posterior, estado considerado como 0. Em contrapartida, apenas *Cetengraulis edentulus* e *Amazonsprattus scintilla* possuem o terceiro raio branquiostégio longo, seu comprimento maior que o do cerato-hial anterior, estado considerado como 2. Os demais táxons possuem o terceiro raio branquiostégio com comprimento mediano, maior que o comprimento do cerato-hial posterior, porém, menor ou igual ao comprimento do cerato-hial anterior, estado considerado como 1.

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Thryssa hamiltoni* e *Stolephorus indicus*, que possuem o estado 1. Ainda, o estado 1

caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, com exceção de *Amazonsprattus scintilla* e *Cetengraulis edentulus*. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia para o clado 61, com a reversão (1>0) ocorrendo como autapomorfias para *Anchoa spinifer* e *Anchoa marini*. Ainda, o estado 2 aparece como autapomorfia para *Amazonsprattus scintilla* e *Cetengraulis edentulus*.

35. Posição do último raio branquiostégio; multiestado ordenado: [0] base do último raio branquiostégio localizada no cerato-hial posterior; [1] base do último raio branquiostégio localizada no tecido entre o cerato-hial posterior e o hipial ventral; [2] base do último raio branquiostégio localizada no hipial ventral; [?] indeterminada. ci=0,15, ri=0,35.

Os táxons terminais analisados possuem raios branquiostégios desde a margem anterior do cerato-hial anterior à margem anterior do hipial ventral, sendo que em alguns táxons foi observado que a base do último raio branquiostégio pode estar localizada no cerato-hial posterior, estado determinado como 0, na cartilagem entre o cerato-hial posterior e o hipial ventral, estado determinado como 1 ou ainda, no hipial ventral, estado determinado como 2.

O estado 0 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, com exceção de *Lycengraulis grossidens*, *Engraulis mordax* e *Anchoviella lepidentostole*, que possuem o estado 1. O estado 2 caracteriza *Engraulis encrasicolus*, *Encrasicholina heteroloba* e o clado 71, táxons pertencentes apenas ao grupo interno. O clado 71 apresenta ainda duas transformações (2>0) nos cladogramas 64 e 73. O estado 1 é, portanto, considerado como autapomorfia para *Lycengraulis grossidens*, *Engraulis mordax* e *Anchoviella lepidentostole*. A presença do estado 2 é considerado como autapomorfia para *Engraulis encrasicolus* e *Encrasicholina heteroloba* e como sinapomorfia para o clado 71, que apresenta duas transformações (2>0) nos cladogramas 64 e 73.

36. Encaixe dos raios branquiostégios no cerato-hial anterior: [0] orifícios na porção ventral do cerato-hial posterior presentes a partir do terceiro raio branquiostégio; [1] orifícios na porção ventral do cerato-hial posterior presentes a partir do quarto raio branquiostégio; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0.

Foi observada a presença de orifícios para o encaixe dos raios branquiostégios no cerato-hial anterior. No padrão geral observado o terceiro raio branquiostégio do arco hióide não apresenta um orifício para ancoramento no cerato-hial anterior, e sim um sulco na margem interna do cerato-hial anterior. Nesse estado o orifício na porção ventral do cerato-hial

posterior está presente apenas a partir do quarto raio branquiostégio ancorado no arco hióide, estado caracterizado como 1. No estado 0 o orifício na porção ventral do cerato-hial posterior estão presentes a partir do terceiro raio branquiostégio ancorado no arco hióide.

O estado 0 caracteriza *Lycothyssa crocodilus* e *Setipinna melanochir*, táxons pertencentes ao grupo externo. Esse estado caracteriza também em um único táxon pertencente ao grupo interno, *Anchoa januaria*. O estado 1 é considerado, portanto, como sinapomorfia do clado 45, com duas reversões independentes, uma em *Setipinna melanochir* e outra em *Anchoa januaria*.

37. Comprimento do cerato-hial anterior em relação ao cerato-hial posterior; #229 Di Dario (2005), modificado: [0] comprimento do cerato-hial anterior equivalente a aproximadamente 2,6-4,5 vezes o comprimento do cerato-hial posterior; [1] comprimento do cerato-hial anterior equivalente a aproximadamente 1,5-2,5 vezes o comprimento do cerato-hial posterior; [?] indeterminado. ci=0,16, ri=0,28.

A diferença do comprimento entre os cerato-hiais anterior e posterior foi codificada de acordo com a razão: comprimento do cerato-hial anterior equivalente a aproximadamente 2,6-4,5 vezes o comprimento do cerato-hial posterior, estado caracterizado como 0, ou comprimento do cerato-hial anterior equivalente a aproximadamente 1,5-2,5 vezes o comprimento do cerato-hial posterior, estado caracterizado como 1. Como referência entre os estados, assim como em Di Dario (2005), a margem dorsal do cerato-hial posterior foi medida entre a margem anterior do processo do cerato-hial posterior que se articula com o inter-hial e a margem anterior que se articula com o cerato-hial anterior. Poucos táxons apresentaram a razão codificada como 0: *Lycothyssa crocodilus*, *Setipinna melanochir*, *Setipinna phasa*, *Lycengraulis grossidens*, *Anchoa filifera*, *Anchoa marinii*, *Anchoa spinifer* e *Anchoa tricolor*.

O estado 0 está presente na maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Thryssa hamiltoni* e *Stolephorus indicus*. Esse estado está ainda presente apenas em *Lycengraulis grossidens*, *Anchoa spinifer*, *Anchoa marinii*, *Anchoa filifera* e *Anchoa tricolor* com relação aos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 é considerado, portanto, como autapomorfia presente em *Thryssa hamiltoni* e *Pterengraulis atherinoides* e como sinapomorfia do clado 58. O clado 58 apresenta ainda três reversões independentes, em *Anchoa marinii*, *Anchoa filifera* e *Anchoa tricolor*.

3.2.1.5. Arcos branquiais

38. Comprimento do primeiro basibrânquial: [0] primeiro basibrânquial com até cerca de metade do comprimento do segundo basibrânquial; [1] primeiro basibrânquial maior que a metade do comprimento do segundo basibrânquial; [?] indeterminado. ci=0,11, ri=0.

Foi observada variação no comprimento dos basibrânquiais dos táxons analisados e para codificar esse caráter foi comparado o comprimento do primeiro e segundo basibrânquiais. A maioria dos táxons analisados apresenta o estado 1: "primeiro basibrânquial com comprimento maior que a metade do comprimento do segundo basibrânquial".

O estado 0 caracteriza um único táxon pertencente ao grupo externo, *Lycothyssa crocodilus*, e poucos táxons pertencentes ao grupo interno, *Anchoa compressa*, *Anchoa januaria*, *Anchoa spinifer*, *Anchoa tricolor*, *Anchovia clupeoides*, *Cetengraulis edentulus*, *Engraulis anchoita* e *Engraulis encrasicolus*. O estado 1 é considerado, portanto, como sinapomorfia do clado 45, com reversões independentes presentes em *Anchoa compressa*, *Anchoa januaria*, *Anchoa spinifer*, *Anchoa tricolor*, *Anchovia clupeoides*, *Cetengraulis edentulus*, *Engraulis anchoita* e *Engraulis encrasicolus*.

39. Rastros branquiais ancorados no primeiro basibrânquial: [0] ausentes; [1] presentes; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0,80.

O primeiro basibrânquial pode ter rastros branquiais ancorados, que em conjunto com os rastros branquiais ancorados nos primeiros hipobranquial e ceratobranquial formam o conjunto de rastros branquiais presentes no ramo inferior do primeiro arco branquial. A grande maioria dos táxons analisados não possui rastros branquiais ancorados no primeiro basibrânquial, estado caracterizado como 0, mas, alguns táxons apresentam um ou dois rastros branquiais ancorados no primeiro basibrânquial, estado caracterizado como 1.

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, incluindo *Anchoa spinifer*, *Anchoa tricolor*, *Engraulis encrasicolus*, *Lycengraulis grossidens*, *Pterengraulis atherinoides* e o clado 62. O estado 1 é considerado, portanto, como sinapomorfia do clado 56, com reversões independentes em *Anchoa tricolor* e *Engraulis encrasicolus*.

40. Placa dentígera situada entre o segundo e o terceiro basibrânquiais: [0] duas placas dentígeras presentes entre o segundo e o terceiro (anterior e posterior) basibrânquiais,

com separação visível entre estas; [1] uma única placa dentígera (anterior) contínua presente entre o segundo e o terceiro basibrânquiais; [?] indeterminado; [-] inaplicável. ci=0,10, ri=0,10.

Os táxons analisados podem possuir uma ou duas placas dentígeras alinhadas ao eixo dos basibrânquiais, ocupando a mesma área sobre o primeiro e o segundo basibrânquiais nos dois estados. No estado 1 estão presentes duas placas dentígeras, com uma separação nítida entre elas. Essas placas foram denominadas de placas dentígeras anterior e posterior de acordo com seu posicionamento. No estado 0 não há uma separação nítida entre as placas anterior e posterior, sendo possível reconhecer apenas uma placa dentígera sobre os basibrânquiais. Nesse caso, esta placa foi considerada como a placa dentígera anterior para a caracterização dos demais caracteres. O estado do caráter foi considerado como inaplicável em *Amazonsprattus scintilla* e *Anchoviella juruasanga*, que não apresentam placa dentígera sobre os basibrânquiais.

O estado 1 caracteriza um único táxon pertencente ao grupo externo, *Lycothyssa crocodilus*. Esse estado caracteriza ainda alguns táxons pertencentes ao grupo interno, incluindo *Anchoa compressa*, *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoa marinii*, *Anchoa tricolor*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella vaillanti*, *Anchoviella perfasciata*, *Encrasicholina heteroloba* e *Engraulis encrasicolus*. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 45, com reversões em *Anchoa compressa*, *Anchoa tricolor*, *Anchoviella vaillanti* e *Anchoviella perfasciata* e nos cladogramas 54 e 65. O clado 54 apresenta ainda novas reversões em *Anchoa januaria*, *Engraulis anchoita* e *Stolephorus indicus* e no clado 74.

41. Comprimento da placa dentígera anterior: [0] extremidade posterior da placa dentígera anterior não alcançando o terceiro basibrânquial; [1] extremidade posterior da placa dentígera anterior alcançando o terceiro basibrânquial; [?] indeterminado; [-] inaplicável. ci=0,14, ri=0.

Nos táxons analisados podem existir uma ou duas placas dentígeras alinhadas ao eixo dos basibrânquiais, ocupando a mesma área sobre o primeiro e o segundo basibrânquiais, sendo que no caso da presença de duas placas dentígeras, uma foi chamada de anterior e a outra, posterior, de acordo com seu posicionamento, como descrito no caráter anterior. O comprimento da placa dentígera anterior foi então codificado nos dois estados descritos acima. O estado do caráter foi considerado como inaplicável nos táxons que não apresentam placa dentígera sobre os basibrânquiais.

O estado 1 caracteriza um único táxon pertencente ao grupo externo, *Lycothyssa crocodilus*. Esse estado caracteriza ainda alguns táxons pertencentes ao grupo interno, incluindo *Anchoa januaria*, *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoviella perfasciata*, *Encrasicholina heteroloba* e *Engraulis encrasicolus*. O estado 0 é, portanto, uma sinapomorfia do clado 45, com reversão em *Anchoviella perfasciata* e no clado 55. O clado 55 apresenta ainda novas reversões em *Anchoa marinii*, *Engraulis anchoita* e *Stolephorus indicus* e no clado 74.

42. Comprimento da placa dentígera posterior: [0] margem posterior da placa dentígera posterior situada na vertical situada sob a porção anterior do terceiro basibrânquial, não atingindo a vertical situada sob a porção mediana do terceiro basibrânquial; [1] margem posterior da placa dentígera posterior atingindo a vertical situada sobre a porção mediana do terceiro basibrânquial; [?] indeterminado; [-] inaplicável. ci=0,33, ri=0,60.

Nos táxons analisados podem existir uma ou duas placas dentígeras alinhadas ao eixo dos basibrânquiais, ocupando a mesma área sobre o primeiro e o segundo basibrânquiais, sendo que no caso da presença de duas placas dentígeras, uma foi chamada de anterior e a outra, posterior, de acordo com seu posicionamento, como descrito no caráter 46. O comprimento da placa dentígera posterior foi então codificado nos dois estados descritos acima. O estado do caráter foi considerado como inaplicável nos táxons que não apresentam placa dentígera sobre os basibrânquiais.

O estado 1 caracteriza um único táxon pertencente ao grupo externo, *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda alguns táxons pertencentes ao grupo interno, incluindo *Anchoa lyolepis*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella brevirostris*, *Engraulis anchoita* e *Pterengraulis atherinoides*. O estado do caráter em *Lycothyssa crocodilus* foi caracterizado como indeterminado. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 45, com reversões em *Anchoviella balboae*, *Anchoviella brevirostris* e *Pterengraulis atherinoides* e no clado 52.

43. Dentição da placa dentígera anterior; #81 Johnson e Patterson (1996), #247 Di Dario (2005), modificado: [0] reduzida; [1] desenvolvida; [?] indeterminado; [-] inaplicável. ci:0,14, ri:0,45.

Este caráter foi codificado tendo em vista o tamanho da área ocupada por dentes na placa dentígera anterior (vide caráter 49) em dois estados, reduzida, estado caracterizado como 0, e

desenvolvida, estado caracterizado como 1, no qual o termo reduzida é utilizado para definir o estado em que os dentes estão distribuídos em uma área restrita da placa dentígera anterior. Podem estar presentes de 3 a 4 dentes até cerca de 15 dentes, restritos à região anterior da placa dentígera anterior ou distribuídos ao longo de uma fileira única mediana e desenvolvida é o termo utilizado para definir o estado em que os dentes estão amplamente distribuídos sobre a placa dentígera anterior. O estado do caráter foi considerado como inaplicável nos táxons que não apresentam placa dentígera sobre os basibrânquiais.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda alguns táxons pertencentes ao grupo interno, na base do clado 59, exceto em *Anchoa januaria*, *Anchoviella lepidentostole*, *Jurengraulis juruensis*, *Stolephorus indicus* e o clado 71. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia para *Anchoviella lepidentostole*, *Jurengraulis juruensis*, *Lycengraulis grossidens*, *Pterengraulis atherinoides*, *Stolephorus indicus* e como sinapomorfia do clado 71.

44. Dentes sobre o quarto basibrânquial: [0] ausentes; [1] dentes presentes, dispostos aleatoriamente, sem a formação de placas; [2] dentes presentes, dispostos em placas; [?] Indeterminado. ci=0,40, ri=0,62.

Com relação a este caráter foi caracterizada a presença [1 ou 2] ou ausência de dentes no quarto basibrânquial [0], sendo que foram observados dentes no quarto basibrânquial em duas conformações espaciais, dispostos em placas ou dispostos aleatoriamente, sem a formação de placas.

O estado 2 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*, que é caracterizado pelo estado 0. O estado 2 caracteriza também apenas *Anchoa spinifer* e *Pterengraulis atherinoides* no grupo interno. O estado 1 caracteriza apenas *Engraulis encrasicolus*, *Jurengraulis juruensis* e o clado 73 no grupo interno. Ainda, o estado 0 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo interno, exceto os citados acima que são caracterizados pelos estados 1 e 2. O estado 2 é, portanto, considerado como sinapomorfia para o clado 60, com reversão em *Anchoa spinifer*, que é caracterizada pelo estado 2. Considerando o clado 60, o estado 1 é considerado como autapomorfia para *Engraulis encrasicolus* e *Jurengraulis juruensis* e como sinapomorfia para o clado 73.

45. Placa dentígera no primeiro hipobranquial; #267 Di Dario (2005), modificado: [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Foi codificada apenas a presença ou ausência de placa dentígera sobre o primeiro hipobranquial. O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda alguns táxons pertencentes ao grupo interno, incluindo *Anchoa spinifer*, *Jurengraulis juruensis*, *Lycengraulis grossidens* e *Pterengraulis atherinoides*. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 68 com uma única reversão em *Jurengraulis juruensis*.

46. Comprimento relativo do segundo hipobranquial: [0] comprimento do segundo hipobranquial 1/4 ou menos que o comprimento do segundo ceratobranquial; [1] comprimento do segundo hipobranquial maior que 1/4 do comprimento do segundo ceratobranquial; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=0,18.

Para codificar esse caráter foram comparados o comprimento do primeiro em relação ao segundo hipobranquiais. Foram codificados dois estados, sendo que o número de táxons presentes nestes foi semelhante.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencente ao grupo externo, exceto *Setipinna phasa* e *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda alguns táxons pertencentes ao grupo interno, incluindo *Anchoa compressa*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoa tricolor*, *Anchoviella juruasanga*, *Engraulis anchoita*, *Encrasicholina heteroloba*, *Lycengraulis grossidens* e o clado 74. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61 com reversões em *Anchoa compressa*, *Anchoa tricolor*, *Anchoviella juruasanga*, *Lycengraulis grossidens* e no clado 52. Com relação ao clado 52, há ainda reversões em três táxons terminais: *Anchoa lamprotaenia*, *Engraulis encrasicolus* e *Stolephorus indicus*.

47. Placa dentígera no segundo hipobranquial; #268 Di Dario (2005), modificado: [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Em alguns táxons analisados foi observada a presença de placa dentígera sobre o segundo hipobranquial. A presença ou ausência da placa dentígera sobre o segundo hipobranquial foi então codificada nos dois estados descritos acima. *Encrasicholina heteroloba* possui expansões laterais da placa dentígera situada do primeiro ao terceiro basibranquiais que recobrem parte do segundo hipobranquial. Como estão presentes placas dentígeras sobre o segundo hipobranquial separadas desta placa sob os basibranquiais no táxon, o estado de caráter para o táxon foi determinado como ausente.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda alguns táxons pertencentes ao grupo

interno, incluindo *Anchoa compressa*, *Anchoa spinifer*, *Jurengraulis juruensis*, *Lycengraulis grossidens*, *Pterengraulis atherinoides*. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 56.

48. Placa dentígera no terceiro hipobranquial; #269 Di Dario (2005): [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=0,50, ri=0,83.

Em alguns táxons analisados foi observada a presença de placa dentígera sobre o terceiro hipobranquial. A presença ou ausência da placa dentígera sobre o terceiro hipobranquial foi então codificada nos dois estados descritos acima. Assim como em Di Dario (2005), também foi constatada a presença de inúmeras pequenas placas dentígeras diminutas sobre o terceiro hipobranquial em *Anchoa spinifer*, mas não foi possível determinar com precisão se essas placas estão associadas ao hipobranquial. Neste táxon porém, o estado do caráter foi considerado como indeterminado.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda alguns táxons pertencentes ao grupo interno, incluindo *Jurengraulis juruensis*, *Lycengraulis grossidens*, *Pterengraulis atherinoides*. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 59 com uma única reversão em *Jurengraulis juruensis*.

49. Cartilagem da região proximal do quinto ceratobranquial; #258 Di Dario (2005): [0] dividida; [1] única; [?] indeterminado. ci=0,50, ri=0,85.

A cartilagem da região proximal do quinto ceratobranquial pode ser única, contínua, estado caracterizado como 1, ou apresentar-se dividida em duas regiões, uma mais anterior e outra posterior, estado caracterizado como 0, nos táxons analisados no presente estudo. Na maioria dos táxons analisados a cartilagem da região proximal do quinto ceratobranquial é dividida, com apenas *Pterengraulis atherinoides* e *Amazonsprattus scintilla* dentro dos Engraulinae apresentando a cartilagem da região proximal do quinto ceratobranquial única. Os táxons pertencentes a Coiliidae também apresentaram a cartilagem da região proximal do quinto ceratobranquial única.

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo e alguns táxons pertencentes ao grupo interno, incluindo *Pterengraulis atherinoides* e o clado 63. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 60 com uma única reversão no clado 63.

50. Grau de desenvolvimento dos rastros branquiais anteriores do quarto ceratobranquial; #262 Di Dario (2005): [0] desenvolvidos; [1] reduzidos; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Rastros branquiais estão presentes na margem anterior do quarto ceratobranquial e podem ser de tamanho desenvolvido, estado caracterizado como 0, ou reduzido, estado caracterizado como 1 (Figura 68). Em *Lycothyryssa crocodilus*, como citado por Di Dario (2005), foi observada a presença de rastros branquiais bastante reduzidos na margem anterior do quarto ceratobranquial. Em *Setipinna melanochir* foi observada a presença de placas dentíferas na mesma posição dos rastros branquiais na margem anterior do quarto ceratobranquial, que quando comparadas com os mesmos elementos em *Lycothyryssa crocodilus*, tornam provável a hipótese de que a condição em *Setipinna melanochir* seja uma modificação extrema do observado em *Lycothyryssa crocodilus*. Por esse motivo, o estado em *Setipinna melanochir* foi caracterizado como pertencente ao estado 1. Na maioria dos táxons analisados, entretanto, os rastros branquiais são desenvolvidos na margem anterior do quarto ceratobranquial.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza apenas *Lycengraulis grossidens* e *Pterengraulis atherinoides* no grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 59.

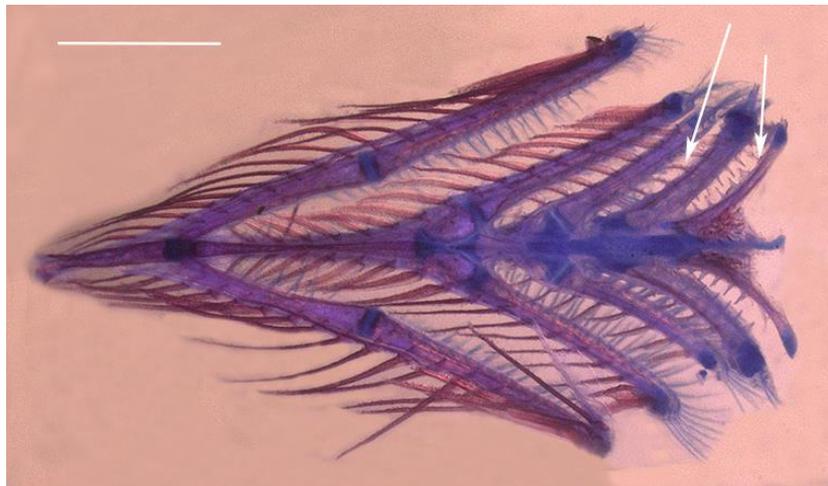


Figura 68. Grau de desenvolvimento dos rastros branquiais anteriores do quarto e quinto ceratobranquiais. A) *Anchoviella lepidentostole* (USNM 227282). Escala=500 μ m. Fotografia de Marina Loeb.

51. Grau de desenvolvimento dos rastros branquiais do quinto ceratobranquial; #263 Di Dario (2005): [0] desenvolvidos; [1] reduzidos; [?] indeterminado. ci=0,16, ri=0,50.

Rastros branquiais com comprimento reduzido ou desenvolvido estão presentes na margem anterior do quinto ceratobranquial (Figura 68). Assim como no caráter anterior, em *Lycothyssa crocodilus*, como citado por Di Dario (2005), foi observada a presença de rastros branquiais bastante reduzidos na margem anterior do quarto ceratobranquial. Ainda em *Setipinna melanochir* foi observada a presença de placas dentíferas na mesma posição dos rastros branquiais na margem anterior do quarto ceratobranquial que, quando comparadas com os mesmos elementos em *Lycothyssa crocodilus*, tornam provável a hipótese de que a condição em *Setipinna melanochir* seja uma modificação extrema do observado em *Lycothyssa crocodilus*. Por esse motivo, o estado em *Setipinna melanochir* foi caracterizado como pertencente ao estado 1. A maioria dos táxons analisados, entretanto, apresenta rastros branquiais desenvolvidos na margem anterior do quarto ceratobranquial.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda *Anchoa compressa*, *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella vaillanti*, *Lycengraulis grossidens* e *Pterengraulis atherinoides*, táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 59, com reversões em *Anchoa compressa*, *Anchoa lamprotaenia* e no clado 69. No clado 69 ainda, há novas reversões em *Anchoviella brevirostris* e *Anchoviella juruasanga*.

52. Dentição nos rastros branquiais do quinto ceratobranquial; #261 Di Dario (2005), modificado: [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado; [-] inaplicável. ci=0,50, ri=0,66.

A dentição presente na margem dorsal dos rastros branquiais presentes no quinto ceratobranquial foi codificada de acordo com sua presença ou ausência nos dois estados descritos acima. Não foi observada uma diferença significativa no tamanho dos dentes presentes na margem dorsal dos rastros branquiais do quinto ceratobranquial.

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, exceto os táxons dos clados 50 e 62. O estado do caráter em *Lycothyssa crocodilus* foi caracterizado como indeterminado. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia dos clados 50 e 62.

53. Placa dentífera no primeiro ceratobranquial; #273 Di Dario (2005): [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=0,20, ri=0,60.

Foi observada a presença de uma placa dentígera localizada sobre o primeiro ceratobranquial em parte dos exemplares analisados no presente estudo. Os estados do caráter nos táxons analisados foram codificados de acordo com a presença ou ausência deste caráter.

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo e alguns táxons pertencentes ao grupo interno, incluindo *Anchoa spinifer*, *Anchoa tricolor*, *Anchoviella lepidentostole*, *Jurengraulis juruensis*, *Lycengraulis grossidens*, *Pterengraulis atherinoides*, *Stolephorus indicus*. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 58, com reversões em *Anchoa tricolor*, *Anchoviella lepidentostole*, *Jurengraulis juruensis* e *Stolephorus indicus*.

54. Placa dentígera no segundo ceratobranquial; #274 Di Dario (2005): [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=0,25, ri=0,72.

Foi observada a presença de uma placa dentígera localizada sobre o segundo ceratobranquial em parte dos exemplares analisados no presente estudo. Os táxons analisados foram codificados nos estados citados acima, de acordo com a presença ou ausência deste caráter.

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo e alguns táxons pertencentes ao grupo interno, incluindo *Anchoa spinifer*, *Jurengraulis juruensis*, *Lycengraulis grossidens*, *Pterengraulis atherinoides*, *Stolephorus indicus* e o clado 78. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 58, com reversões em *Jurengraulis juruensis*, *Stolephorus indicus* e no clado 78.

55. Placa dentígera no terceiro ceratobranquial; #275 Di Dario (2005): [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0,77.

Foi observada a presença de uma placa dentígera localizada sobre o terceiro ceratobranquial em parte dos exemplares analisados no presente estudo. Os táxons analisados foram codificados nos estados citados acima, de acordo com a presença ou ausência deste caráter.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda *Anchoa spinifer*, *Jurengraulis juruensis*, *Lycengraulis grossidens*, *Pterengraulis atherinoides* e o clado 79 e no grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 58, com uma reversões em *Jurengraulis juruensis* e no clado 79.

56. Placa dentígera no quarto ceratobranquial; #276 Di Dario (2005): [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Foi observada a presença de uma placa dentígera localizada sobre o quarto ceratobranquial em alguns exemplares, entretanto, a maioria dos táxons analisados não apresenta esta placa. A codificação dos estados do caráter foi determinada de acordo com a presença ou ausência do caráter.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*, e apenas *Pterengraulis atherinoides* no grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 60.

57. Rastros branquiais na face posterior do terceiro epibrânquial: [0] presentes; [1] ausentes; [?] indeterminado. ci=0,16, ri=0,37.

Whitehead *et al.* (1988) mencionam que as espécies dos gêneros *Engraulis*, *Anchoa* e *Anchoviella* possuem rastros branquiais na face posterior do terceiro epibrânquial, enquanto as espécies dos gêneros *Anchovia*, *Cetengraulis* e *Jurengraulis* não possuem tais estruturas. A presença de rastros branquiais na face posterior do terceiro epibrânquial foi então codificada nos estados descritos acima, sendo que na maioria dos táxons analisados estão presentes rastros branquiais na face posterior do terceiro epibrânquial.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus* e *Thryssa hamiltoni*. Esse estado caracteriza ainda *Engraulis anchoita*, *Amazonsprattus scintilla* e os clados 62 e 73 no grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61, com reversões em *Engraulis anchoita*, *Amazonsprattus scintilla*, e nos clados 62 e 73.

58. Dentição no primeiro epibrânquial; #298 Di Dario (2005), modificado: [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Os estados foram codificados de acordo com a ausência ou presença de dentes localizados sobre a margem ventral do primeiro epibrânquial. A maioria destes possui dentes sobre a margem ventral do primeiro epibrânquial, estado caracterizado como 1, sendo que *Anchovia clupeoides*, *Anchoviella brevirostris*, *Anchoviella jamesi* e *Anchoviella vaillanti* não apresentam dentes no primeiro epibrânquial, estado caracterizado como 0.

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, exceto o clado 69, para qual o estado é considerado como sinapomorfia.

59. Dentição no segundo epibranquial; #300 Di Dario (2005), modificado: [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=0,25, ri=0,72.

Foi codificada a presença ou ausência de dentes localizados sobre a margem ventral do segundo epibranquial, codificada nos dois estados descritos acima.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza também *Anchoa filifera*, *Anchoa spinifer*, *Anchoviella elongata*, *Encrasicholina heteroloba*, *Lycengraulis grossidens*, *Pterengraulis atherinoides* e o clado 62 no grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 57, com reversões em *Anchoa filifera*, *Anchoviella elongata* e *Encrasicholina heteroloba*.

60. Dentição no terceiro epibranquial; #301 Di Dario (2005): [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Foi codificada a presença ou ausência de dentes localizados sobre a margem ventral do terceiro epibranquial, codificada nos dois estados descritos acima, sendo que a maioria dos táxons observados não possui dentes sobre a margem ventral do terceiro epibranquial.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*, e alguns táxons pertencentes ao grupo interno, incluindo *Anchoa spinifer*, *Lycengraulis grossidens*, *Pterengraulis atherinoides* e o clado 62. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 57.

61. Processo lateral na base do processo elevador ou região equivalente no quarto epibranquial; #308 Di Dario (2005): [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0,60.

Grande parte dos táxons analisados no presente estudo apresenta a região próxima à base do processo elevador no quarto epibranquial lisa, estado caracterizado como 0, entretanto, em alguns táxons foi observada a presença de um processo curto dirigido dorsalmente, na região próxima à base do processo elevador no quarto epibranquial, estado caracterizado como 1.

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda *Anchoa compressa* no grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61, com reversões em *Anchoa compressa* e *Stolephorus indicus*.

62. Dentição no segundo infra-faringobranquial; #286 Di Dario (2005), modificado: [0] reduzida; [1] desenvolvida; [?] indeterminado. ci=0,25, ri=0,80.

Nos táxons analisados a dentição no segundo infra-faringobranquial foi codificada em reduzida e desenvolvida de acordo com a quantidade e distribuição dos dentes na margem ventral do segundo infra-faringobranquial. O termo reduzida foi utilizado para definir o estado em que os dentes estão distribuídos em área restrita da margem ventral do segundo infra-faringobranquial e o termo desenvolvida foi utilizado para definir o estado em que os dentes estão amplamente distribuídos sobre a margem ventral do segundo infra-faringobranquial.

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, exceto *Jurengraulis juruensis*, *Lycengraulis grossidens* e o clado 72. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia de *Jurengraulis juruensis*, *Lycengraulis grossidens* e *Stolephorus indicus* e como sinapomorfia do clado 61.

63. Rastros branquiais na face anterior do segundo infra-faringobranquial: [0] ausentes; [1] presentes; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0,66.

Nos táxons analisados os estados foram codificados de acordo com a ausência ou presença de rastros branquiais na face anterior do segundo infra-faringobranquial (Figura 69). Apenas *Amazonsprattus scintilla*, *Anchoviella lepidentostole*, *Anchoviella juruasanga* e os táxons terminais pertencentes a Coiliidae não possuem rastros branquiais na face anterior do segundo infra-faringobranquial.

O estado 0 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda *Anchoviella lepidentostole* e no clado 63 no grupo interno. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61, com reversões em *Anchoviella lepidentostole* e no clado 63.

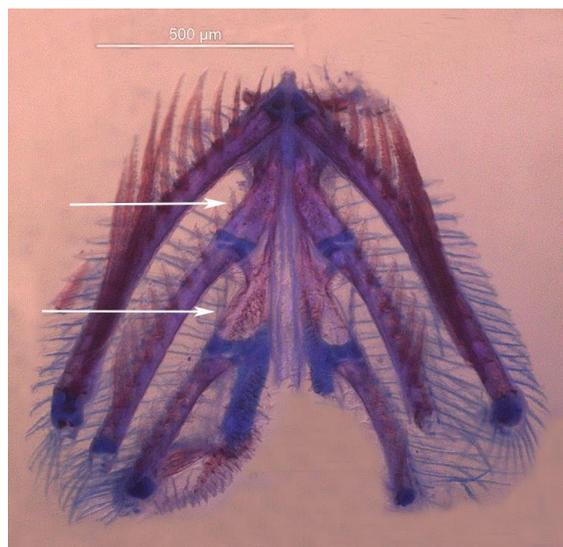


Figura 69. Rastros branquiais na face anterior do segundo e terceiro infra-faringobranquiais. A) *Anchoiella lepidentostole* (USNM 227282). Fotografia de Marina Loeb.

64. Dentição no terceiro infra-faringobranquial; #289 Di Dario (2005), modificado: [0] reduzida; [1] desenvolvida; [?] indeterminado. ci=0,20, ri=0,55.

Nos táxons analisados a dentição no terceiro infra-faringobranquial foi codificada em reduzida e desenvolvida de acordo com a quantidade e distribuição dos dentes na margem ventral do terceiro infra-faringobranquial (Figura 69). O termo reduzida foi utilizado para definir o estado em que os dentes estão distribuídos em uma área restrita da margem ventral do terceiro infra-faringobranquial e o termo desenvolvida foi utilizado para definir o estado em que dentes estão amplamente distribuídos sobre a margem ventral do terceiro infra-faringobranquial.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda alguns táxons pertencentes ao grupo interno, incluindo *Anchoa compressa*, *Anchoa spinifer*, *Cetengraulis edentulus*, *Engraulis anchoita*, *Engraulis encrasicolus* e *Pterengraulis atherinoides*. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia de *Jurengraulis juruensis* e *Lycengraulis grossidens* e como sinapomorfia do clado 72, com reversões em *Engraulis anchoita* e *Engraulis encrasicolus*.

65. Rastros branquiais na face anterior do terceiro infra-faringobranquial: [0] ausentes; [1] presentes; [?] indeterminado. ci=0,50, ri=0,75.

Nos táxons analisados os estados foram codificados de acordo com a ausência ou presença de rastros branquiais na face anterior do terceiro infra-faringobranquial. Apenas *Amazonsprattus*

scintilla, *Anchoviella lepidentostole*, *Anchoviella juruasanga* e os táxons terminais pertencentes a Coiliidae não possuem rastros branquiais na face anterior do segundo infra-faringobranquial.

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, exceto *Amazonsprattus scintilla*. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61, com reversão em *Amazonsprattus scintilla*.

66. Cartilagem gongilóide; #281 Di Dario (2005): [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Nos táxons analisados os estados foram codificados de acordo com a ausência ou presença da cartilagem gongilóide, uma estrutura cartilaginosa circular situada dorsalmente ao segundo par de infra-faringobranquiais presente em alguns representantes de Clupeomorpha. Di Dario (2002) cita a presença da cartilagem gongilóide para as espécies de Pristigasteroidea e Engrauloidea em Clupeomorpha, entretanto, não foi observada a presença da cartilagem gongilóide em *Setipinna melanochir*, *Setipinna phasa* e *Thryssa hamiltoni*, táxons terminais pertencentes a Coiliidae.

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*, enquanto o estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado do caráter em *Lycothyssa crocodilus* foi caracterizado como indeterminado. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 60.

67. Número de rastros na face anterior do ramo inferior do primeiro arco branquial; #265 Di Dario (2005); multiestado ordenado: [0] maior ou igual a 10, porém menor que 14; [1] maior ou igual a 17, porém menor que 32; [2] maior ou igual a 36 rastros branquiais; [?] indeterminado. ci=0,40, ri=0,70.

O número de rastros branquiais presentes na face anterior do ramo inferior do primeiro arco branquial dos táxons analisados foi codificado em três estados. O primeiro estado com número reduzido de rastros branquiais presentes na face anterior do ramo inferior do primeiro arco branquial (maior ou igual a 10, porém menor que 14) ocorre apenas nos táxons terminais pertencentes a Coiliidae e *Pterengraulis atherinoides*. Na maioria dos táxons analisados foi codificado número moderado de rastros branquiais presentes na face anterior do ramo inferior do primeiro arco branquial (maior ou igual a 17, porém menor que 32). O terceiro estado caracteriza *Cetengraulis edentulus*, *Jurengraulis juruensis*, e os táxons pertencentes a

Engraulis e *Anchovia*, que possuem elevado número de rastros branquiais presentes na face anterior do ramo inferior do primeiro arco branquial (maior ou igual a 36).

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*, que é caracterizado pelo estado 1. Ainda, o estado 0 caracteriza apenas táxons pertencentes ao grupo externo. O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, exceto *Engraulis* e os clados 62 e 73, caracterizados pelo estado 2. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 59, entretanto, *Engraulis* possui o estado 2 como autapomorfia, assim como os clados 62 e 73, que possuem o estado 2 como sinapomorfia.

3.2.1.6. Vértex e estruturas associadas

68. Supradorsal associado à primeira vértebra; #317 Di Dario (2005), modificado: [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Com relação a este caráter foi determinada a presença do supradorsal associado à primeira vértebra apenas nos táxons terminais pertencentes a Coiliidae. O supradorsal é um elemento par associado à região dorsal dos arcos neurais, que ao longo da ontogenia ossifica-se e fundiona-se ao arco neural correspondente (Di Dario, 2005).

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*, enquanto o estado 0 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61.

69. Primeiro e segundo supraneurais; Grande & Nelson (1985), #328 Di Dario (2005), modificados: [0] tubulares; [1] laminares; [?] indeterminado. ci=0,14, ri=0,57.

Os supraneurais foram definidos por Mabee (1988) como estruturas cartilaginosas ou ossificadas afiladas, localizadas entre o crânio e a nadadeira dorsal, em posição dorsal no corpo. O estado do caráter foi codificado em função da forma dos dois primeiros supradorsais, sendo que os dois primeiros supraneurais podem ser tubulares e, situados mais distantes entre si, estado caracterizado como 0, ou laminares, com expansões laminares laterais anterior e posterior desenvolvidas, localizados próximos entre si, estado caracterizado como 1 (Figura 70). O estado 1 foi proposto como uma sinapomorfia de Engraulidae por Nelson (1983) e Grande e Nelson (1985).

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. O estado [1] caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo

interno, exceto *Anchoa januaria*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoa tricolor*, *Anchoviella lepidentostole*, *Encrasicholina heteroloba*, *Lycengraulis grossidens*, *Pterengraulis atherinoides* e o clado 66. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 59, com reversões em *Anchoa januaria*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoa tricolor*, *Anchoviella lepidentostole*, *Encrasicholina heteroloba* e no clado 66.

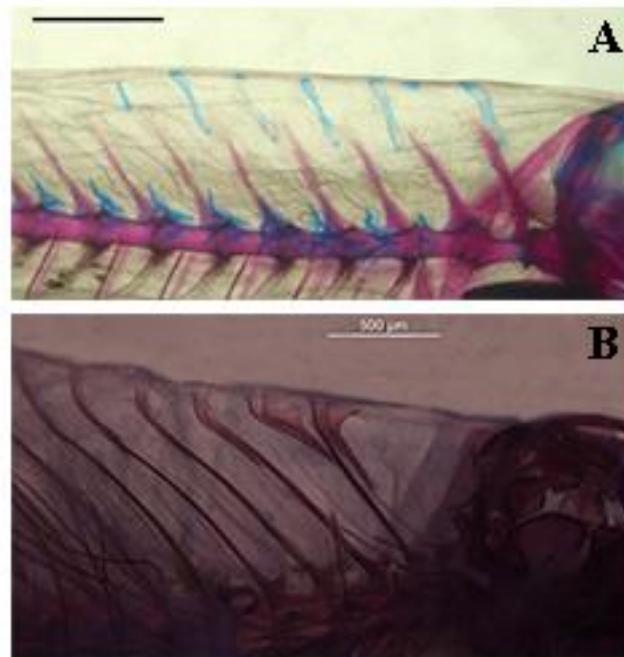


Figura 70. Posicionamento dos supraneurais. A) *Amazonsprattus scintilla* (ANSP 181134); B) *Anchoviella lepidentostole* (USNM 227282). Escala=500 µm. Fotografia de Marina Loeb.

70. Número de supraneurais; #330 Di Dario (2005), modificado: [0] igual ou maior que dez; [1] igual ou menor que nove; [?] indeterminado. ci=0,11, ri=0,27.

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Setipinna melanochir* e *Thryssa hamiltoni*. Esse estado também caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, exceto *Amazonsprattus scintilla*, *Anchoa filifera*, *Anchoa januaria*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoa marinii*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella elongata*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella lepidentostole* e *Anchoviella vaillanti*. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia dos clados 44 e 56. O clado 44 apresenta uma reversão em *Setipinna phasa*. O clado 56 apresenta reversões em *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoa tricolor*, *Anchoviella juruasanga* e *Anchoviella perfasciata* e nos clados 51, 62 e 73.

71. Arco neural e quarto centro vertebral; #335 Di Dario (2005): [0] não fusionados; [1] fusionados; [?] indeterminado. ci=0,50, ri=0,85.

Na maioria dos táxons analisados, o quarto centro vertebral é fusionado ao arco neural correspondente, estado caracterizado como 1.

O estado 0 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo, enquanto o estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, exceto o clado 51. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61, com uma única reversão, considerada como sinapomorfia para o clado 51.

72. Arco neural e quinto centro vertebral; #77 Fink & Fink (1981), #336 Di Dario (2005): [0] não fusionados; [1] fusionados; [?] indeterminado. ci=0,50, ri=0.

Na maioria dos táxons analisados no presente estudo o quinto centro vertebral não está fusionado ao arco neural correspondente, estado caracterizado como 0. Em *Stolephorus indicus* e *Anchoa spinifer* o arco neural está fusionado ao quinto centro vertebral, estado caracterizado como 1. O estado 0 caracteriza, portanto, a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*, e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, exceto *Anchoa spinifer*. O estado 1 é então considerado como autapomorfia para *Anchoa spinifer* e *Stolephorus indicus*.

73. Processos bifurcados ou ramificados na extremidade distal dos epicentrais abdominais; Patterson & Johnson (1995), Di Dario (1999, 2002), #348 Di Dario (2005), modificado: [0] ausentes; [1] processos cartilagosos com estas características presentes na região, formando as "cartilagens chevrons"; [?] indeterminado. ci=0,50, ri=0,75.

Patterson & Johnson (1995) observaram a presença de processos cartilagosos bifurcados ou ramificados na extremidade distal dos epicentrais abdominais, caracterizados pelos autores como "cartilage chevrons". Essas estruturas foram consideradas como uma sinapomorfia do clado formado por Clupeoidea e Engrauloidea (Di Dario, 2002 e 2003). No presente estudo não foi constatada a presença de "cartilage chevrons" nos táxons terminais pertencentes a Coiliidae e *Stolephorus indicus*.

O estado 0 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo, enquanto o estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61, com uma única reversão em *Stolephorus indicus*.

74. Parapófises associada à primeira vértebra; #82 Fink & Fink (1981), #353 Di Dario (2005): [0] presentes; [1] ausentes ou indiferenciadas do restante do centro vertebral; [?] indeterminado. ci=0,50, ri=0,50.

A maioria dos táxons analisados não possui parapófises associadas à primeira vértebra, estado caracterizado como 1, sendo que apenas *Lycothyssa crocodilus*, *Setipinna phasa* e *Thryssa hamiltoni* possuem parapófises associadas à primeira vértebra. Projeções discretas na região anterior de cada lado da primeira parapófise podem estar presentes, entretanto, essas estruturas não foram consideradas homóloga às parapófise associadas à primeira vértebra, pois correspondem apenas a um alargamento e projeção de uma área restrita do centro vertebral (Di Dario, 2005).

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Setipinna melanochir* e *Stolephorus indicus*, enquanto o estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 45, com reversões em *Setipinna phasa* e *Thryssa hamiltoni*.

75. Parapófise e o terceiro centro vertebral; #366 Di Dario (2005): [0] não fusionados; [1] fusionados; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

A maior parte dos táxons analisados possui as parapófises do terceiro centro vertebral fusionadas ao centro correspondente, estado caracterizado como 1. O estado 0 está presente na maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Lycothyssa crocodilus* e *Stolephorus indicus*. O estado 1 está presente em todos os táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como uma sinapomorfia do clado 44.

76. Processo laminar digitiforme dirigido anteriormente na parapófise da terceira vértebra; #367 Di Dario (2005): [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=0,11, ri=0,33.

Nos táxons analisados os estados foram codificados de acordo com a ausência ou presença do processo laminar digitiforme dirigido anteriormente nas parapófises do terceiro centro vertebral (Figura 75, Apêndice 4).

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo. Esse estado caracteriza ainda *Anchoa januaria*, *Anchoviella lepidentostole*, *Jurengraulis juruensis*, *Pterengraulis atherinoides* e parte dos táxons pertencentes ao clado 71 no grupo interno. O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado do caráter em *Lycothyssa crocodilus* foi caracterizado como indeterminado. O estado 0 é, portanto,

considerado como sinapomorfia do clado 60, com reversões em *Anchoa januaria*, *Anchoviella lepidentostole*, *Jurengraulis juruensis*, e nos cladogramas 47 e 71. No clado 71, são ainda identificadas reversões nos cladogramas 63, 73 e 76.

77. Razão entre o número de vértebras caudais e o número de costelas; #22 Grande, (1985); Di Dario (2009): [0] igual ou menor que 0,46; [1] maior que 0,46; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0,60.

O valor da razão entre o número de costelas e o número de vértebras caudais reflete o aumento da cavidade abdominal nos táxons mais derivados de Clupeiformes, de acordo com Grande (1985). Entretanto, como evidenciado por Di Dario (2009), as duas proposições de aumento ou diminuição da razão entre o número de costelas e o número de vértebras caudais em Clupeiformes podem ser igualmente parcimoniosas, portanto, não é possível determinar de forma conclusiva se o valor mais baixo ou mais alto da razão representa estado primitivo para a ordem. Para o estudo do caráter e comparação com trabalhos pretéritos, foi seguida a codificação proposta por Grande (1985) e seguida por Di Dario (2009).

O estado 0 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo. O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo interno, exceto *Anchoa spinifer*, *Pterengraulis atherinoides* e o clado 73. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 60, com uma reversões em *Anchoa spinifer* e no clado 73.

3.2.1.7. Nadadeiras pares

78. Comprimento da nadadeira peitoral; multiestado ordenado: [0] nadadeira curta, sua margem distal, quando a nadadeira está adpressa, não alcançando a base do primeiro raio da nadadeira pélvica; [1] nadadeira mais longa, sua margem distal, quando a nadadeira está adpressa, alcançando ou ultrapassando a base do primeiro raio da nadadeira pélvica, sem entretanto ultrapassar a margem distal desta nadadeira; [2] margem distal da nadadeira peitoral adpressa ultrapassando a base do primeiro raio da nadadeira pélvica, a extremidade do primeiro raio em forma de filamento prolongado, ultrapassando a origem da nadadeira anal [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0,69.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Setipinna phasa*, que é caracterizada pelo estado 2, e *Stolephorus indicus*, que é caracterizada pelo estado 0. O estado 1 caracteriza ainda a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno,

assim como o estado 2. O estado 2 é, portanto, considerado como autapomorfia de *Setipinna phasa*. O estado 0 é considerado como sinapomorfia para os clados 53 e 72, com o clado 72 apresentando reversões em *Anchoviella analis* e *Anchovia macrolepidota*.

79. Primeiro pós-cleito; #151 Johnson & Patterson (1996), #422 Di Dario (2005): [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=0,50, ri=0,66.

A ausência ou presença do pós-cleito foi codificada, sendo que a maioria dos táxons analisados no presente estudo não apresenta o pós-cleito. A maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Lycotrhissa crocodilus*, são caracterizados pela ausência do pós-cleito, estado caracterizado como 1. O estado 0 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 é, portanto, considerado como autapomorfia de *Stolephorus indicus* e como sinapomorfia do clado 44.

80. Margem anterior do cleito; #428 Di Dario (2005), modificado: [0] lisa; [1] possuindo uma ou duas protuberâncias ("dentes") que articulam-se com reentrâncias no cleito oposto; [?] indeterminado. ci=0,14, ri=0,33.

A ausência ou presença de uma protuberância na margem anterior do cleito foi codificada, sendo que na maioria dos táxons analisados a margem dorsal anterior do cleito é lisa.

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Setipinna phasa* e *Thryssa hamiltoni*. Esse estado caracteriza ainda a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 caracteriza apenas *Anchoviella balboae*, *Cetengraulis edentulus* e parte do clado 53, táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 é, portanto, considerado como autapomorfia de *Anchoviella balboae* e *Cetengraulis edentulus* e como sinapomorfia dos clados 44 e 53. O clado 44 apresenta uma reversão em *Thryssa mystax*, e o clado 53 apresenta reversões nos clados 49 e 74.

81. Posição da nadadeira pélvica no corpo: [0] base do raio mais anterior da nadadeira pélvica mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira peitoral que da base do primeiro raio da nadadeira anal; [1] base do raio mais anterior da nadadeira pélvica equidistante ou mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira anal que da base do primeiro raio da nadadeira peitoral; [?] indeterminado. ci=0,11, ri=0,50.

Neste caráter foi codificado o posicionamento da base do raio mais anterior da nadadeira pélvica em relação às bases do primeiro raio da nadadeira peitoral e do primeiro raio da nadadeira anal.

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Lycothrissa crocodilus*, e parte dos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 45, com uma reversão no clado 56. No clado 56 há ainda novas reversões em *Anchoa filifera*, *Anchoa marinii*, *Anchoviella lepidentostole*, *Anchoviella vaillanti*, *Engraulis encrasicolus* e nos cladogramas 47, 62 e 76.

82. Região anterior do osso pélvico; #102 Fink & Fink (1981), #432 Di Dario (2005): [0] não bifurcada; [1] bifurcada; [?] indeterminado. ci=0,50, ri=0,50.

A região anterior do osso pélvico pode ser bifurcada ou não bifurcada. Apenas *Lycothrissa crocodilus*, *Thryssa hamiltoni* e *Setipinna melanochir* apresentam a região anterior do osso pélvico bifurcada. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia de *Setipinna phasa* e como sinapomorfia do clado 61.

3.2.1.8. Nadadeiras ímpares

83. Posição da nadadeira dorsal em relação corpo; #434 Di Dario (2005), modificado; multiestado ordenado: [0] origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da base da nadadeira caudal que da extremidade do focinho; [1] origem da nadadeira dorsal equidistante da base da nadadeira caudal e da extremidade do focinho; [2] origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da extremidade do focinho que da base da nadadeira caudal; [?] indeterminada. ci=0,11, ri=0,30.

Este caráter foi codificado em três estados a fim de expressar as condições possíveis para o posicionamento da nadadeira dorsal em relação corpo nos táxons analisados.

O estado 0 caracteriza *Lycothrissa crocodilus* e *Stolephorus indicus*, táxons pertencentes ao grupo externo, e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 caracteriza os demais táxons pertencentes ao grupo externo, além de *Anchoa compressa*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoviella brevirostris*, *Anchovia macrolepidota*, *Encrasicholina heteroloba*, *Jurengraulis juruensis* e o clado 77, táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 2 caracteriza apenas *Thryssa mystax*, táxon pertencente ao grupo interno, e *Anchoviella balboae* e *Anchoviella manamensis*, táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 é, portanto, considerado como autapomorfia para *Anchoa compressa*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoviella brevirostris*, *Anchovia macrolepidota*, *Encrasicholina heteroloba*, *Jurengraulis juruensis* e como sinapomorfia dos cladogramas 44 e 77. O estado 2 é considerado como autapomorfia para *Thryssa mystax*, *Anchoviella balboae* e *Anchoviella manamensis*.

84. Número de raios ramificados da nadadeira anal; #437 Di Dario (2005), modificado: [0] presença de 11 a 37 raios ramificados na nadadeira anal; [1] presença de 44 ou mais raios ramificados na nadadeira anal; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0,50.

O estado 0 caracteriza *Thryssa mystax* e *Stolephorus*, táxons pertencentes ao grupo externo, e apenas *Engraulis encrasicolus* no grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia de *Thryssa mystax* e como sinapomorfia do clado 61, com uma reversão em *Engraulis encrasicolus*.

85. Origem da nadadeira anal em relação à origem da nadadeira dorsal; multiestado ordenado: [0] origem da nadadeira anal situada anteriormente à vertical que passa pela base do primeiro raio da nadadeira dorsal; [1] origem da nadadeira anal situada na vertical que passa entre as bases do primeiro e do penúltimo raios da nadadeira dorsal; [2] origem da nadadeira anal situada na vertical que passa pela base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente; [?] indeterminada. ci=0,15, ri=0,38.

Os três estados deste caráter expressam todas as condições encontradas nos táxons analisados, com o estado 0 encontrado apenas em *Pterengraulis atherinoides*, *Lycotrissa crocodilus*, *Setipinna melanochir* e *Setipinna phasa* e o estado 1 presente na maioria dos táxons analisados.

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Thryssa*, caracterizada pelo estado 2, e *Stolephorus*, caracterizado pelo estado 1. *Encrasicholina punctifer* e *Pterengraulis atherinoides* são os únicos táxons pertencentes ao grupo interno caracterizados pelo estado 0. Os estados 1 e 2 caracterizam apenas táxons pertencentes ao grupo interno com o estado 2 caracterizando *Anchoa filifera*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoviella juruasanga*, *Anchoviella vaillanti*, *Anchoviella perfasciata*, *Encrasicholina heteroloba*, *Engraulis anchoita*, *Engraulis encrasicolus* e *Jurengraulis juruensis* e o clado 76. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 60, com reversões (1>2) em *Anchoa filifera*, *Anchoviella juruasanga*, *Anchoviella vaillanti*, *Anchoviella perfasciata*, *Jurengraulis juruensis* e nos clados 52 e 76. Ainda no clado 52 foram detectadas novas reversões (2>1) em *Engraulis mordax* e no clado 47, com *Encrasicholina punctifer* caracterizada pelo estado 0. O estado 2 é ainda considerado como autapomorfia de *Anchoa lyolepis*, *Encrasicholina heteroloba*, *Engraulis anchoita*, *Engraulis encrasicolus* e como sinapomorfia dos clados 42 e 76.

86. Região dorsal da peça terminal da nadadeira anal ("anal-fin stay"); #438 Di Dario (2005), modificado: [0] presente, sem região dorsal expandida; [1] presente com região dorsal expandida e extremidade dorsal digitiforme dirigida ântero-dorsalmente; [2] presente com região dorsal expandida e extremidade dorsal ampla dirigida pósterodorsalmente; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0.

A peça terminal da nadadeira anal, ou "anal fin stay" denominada por Weitzman (1962), é um elemento ossificado medial, comprimido lateralmente localizado posteriormente ao último pterigióforo da nadadeira anal. Este elemento ossificado pode apresentar uma região dorsal expandida, caracterizado pelos estados 1 e 2, ou não, caracterizado pelo estado 0. No caso do estado 0, não há um processo dorsal da peça terminal da nadadeira anal, que termina de forma abrupta, presente em *Pterengraulis atherinoides* e *Anchoviella vaillanti*. Ainda, essa região dorsal pode ser expandida, apresentando um formato digitiforme, nesse caso orientada ântero-dorsalmente, ou com uma expansão ampla laminar, nesse caso orientada pósterodorsalmente. Em *Thryssa hamiltoni* a extremidade dorsal da peça terminal da nadadeira anal é digitiforme dirigida dorsalmente, não ântero-dorsalmente, como em , entretanto, o estado do caráter no táxon foi considerado como pertencente ao estado 1.

O estado 0 caracteriza apenas *Anchoviella vaillanti*, *Anchovia macrolepidota* e *Pterengraulis atherinoides*, táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Thryssa hamiltoni*, assim como a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 2 caracteriza *Thryssa*, no grupo externo, e *Anchoa spinifer* e *Amazonsprattus scintilla*, no grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia em *Anchoviella vaillanti*, *Anchovia macrolepidota* e *Pterengraulis atherinoides*. O estado 2 é considerado como autapomorfia em *Anchoa spinifer* e *Amazonsprattus scintilla* e como sinapomorfia do clado 42.

87. Relação entre o primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural; Grande (1985), #396 Di Dario (2005): [0] não fusionados; [1] fusionados; [?] indeterminado. ci=0,50, ri=0,75.

O primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural do esqueleto caudal podem estar fusionados ou não. No estado 0 o primeiro centro pré-ural e o centro posterior a este, o primeiro centro ural, não são fusionados (Figura 77, Apêndice 4), enquanto no estado 1 estes ossos são fusionados (Figura 76, Apêndice 4). Nelson (1983) cita a presença do primeiro centro pré-ural fusionado ao primeiro centro ural do esqueleto caudal como uma evidência do monofiletismo de Engraulinae. Entretanto, de acordo com Grande (1985) o estado 1 é uma

sinapomorfia homoplástica adquirida independentemente, dentre os Clupeomorpha, em Spratelloidini, na Divisão A de Pellonulinae, e na tribo Engraulini. No presente estudo, apenas os táxons terminais pertencentes a Coiliidae e *Stolephorus indicus* apresentam o primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural não fusionados.

O estado 0 caracteriza apenas os táxons pertencentes ao grupo externo. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61, com uma única reversão em *Stolephorus indicus*.

88. Primeiro e segundo centro urais; #399 Di Dario (2005): [0] não fusionados; [1] fusionados; [?] indeterminado. ci=0,33, ri=0,75.

O estado 0 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo, e a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, exceto *Anchoa spinifer* e parte dos táxons que compõem o clado 55. O estado 1 é, portanto, considerado como autapomorfia de *Anchoa spinifer* e como sinapomorfia do clado 55, com uma única reversão em *Stolephorus indicus*.

89. Espinho neural do primeiro centro pré-ural; #400 Di Dario (2005): [0] longo; [1] curto; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

O espinho neural do primeiro centro pré-ural pode ser longo, com sua extremidade distal alcançando uma região ligeiramente mais ventral àquela da extremidade distal de espinhos neurais mais anteriores, estado caracterizado como 0 (Figura 76, Apêndice 4), ou reduzido, com sua extremidade distal alcançando cerca de metade do comprimento dos espinhos neurais mais anteriores, estado caracterizado como 1 (Figura 77, Apêndice 4). Nelson (1983) considera o estado 0 como sinapomorfia de Engraulinae.

O estado 1 caracteriza apenas os táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61.

90. Fenda interlobar; #414 Di Dario (2005): [0] presente; [1] ausente; [?] indeterminado. ci=0,50, ri=0,75.

A fenda interlobar está presente na metade distal entre o segundo e o terceiro hipurais (Monod, 1967). Dentre os táxons analisados, apenas os táxons terminais pertencentes a Coiliidae e *Encrasicholina heteroloba* a fenda interlobar não possuem a fenda interlobar, estado caracterizado como 1 (Figura 77, Apêndice 4). Segundo Grande (1985) a ausência da fenda interlobar no esqueleto caudal é uma sinapomorfia de Pristigasteroidea, convergente

em algumas espécies de Coiliidae. Ainda de acordo com Grande (1985) os táxons pertencentes a Engraulidae apresentam fenda interlobar (Figura 76, Apêndice 4).

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo e *Encrasicholina heteroloba*, táxon pertencente ao grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61 com uma reversão no clado 48.

91. Processo acessório na base dos raios medianos da nadadeira caudal; Grande (1985), #416 Di Dario (2005): [0] presente nos raios medianos dorsal e ventral; [1] presente somente no raio mediano dorsal; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Os raios medianos da nadadeira caudal incluem o raio mais dorsal da série ventral, e o raio mais ventral da série dorsal. Nestes raios, em ambos ou apenas no raio mediano dorsal, pode estar presente um processo digitiforme ou triangular bem definido. No raio mediano dorsal, este processo está dirigido dorso-medialmente, e no raio mediano ventral, este processo está dirigido ventro-medialmente. No estado 0, os raios medianos dorsal e ventral possuem este processo, enquanto no estado 1, apenas o raio mediano dorsal possui este processo (Figura 71). Grande (1985) sugeriu o estado 0 como provável sinapomorfia de Clupeoidei, convergente em algumas espécies de Coiliidae.

O estado 1 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo externo mas, não caracteriza nenhum táxon pertencente ao grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61.

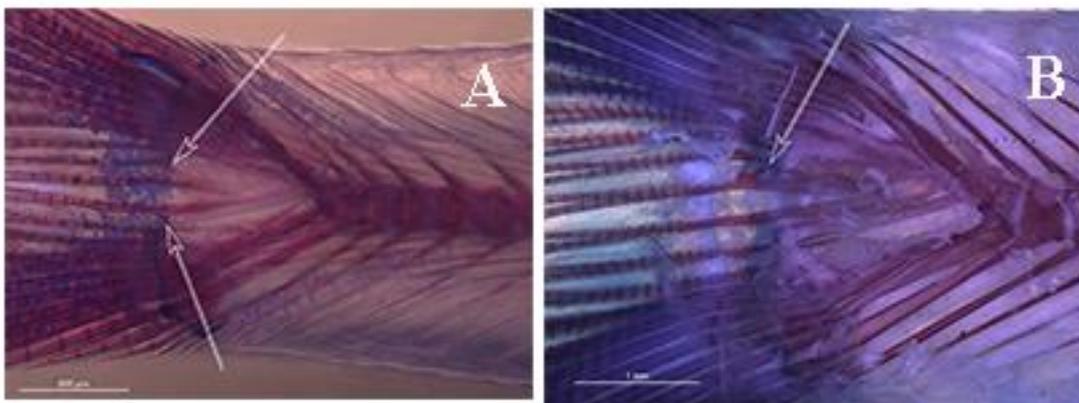


Figura 71. Processo acessório na base dos raios medianos da nadadeira caudal. A) *Anchoviella lepidentostole* (USNM 227282); B) *Lycothrissa crocodilus* (MZUSP 62482). Escala=500 μ m. Fotografia de Marina Loeb.

92. Número de epurais; #419 Di Dario (2005): [0] um ou dois epurais; [1] três epurais; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

A grande maioria dos táxons analisados apresenta dois epurais no esqueleto caudal, exceto *Amazonsprattus scintilla* que possui apenas um epural no esqueleto caudal. Nelson (1983) cita a presença de dois epurais como sinapomorfia de Engraulinae.

Os táxons com um ou dois epurais no esqueleto caudal foram agrupados no mesmo estado 0. Em *Thryssa hamiltoni* e *Setipinna phasa*, no entanto, possuem três epurais no esqueleto caudal, estado caracterizado como 1. O estado 0 caracteriza apenas *Setipinna phasa* e *Thryssa*, táxons pertencentes ao grupo externo. O estado 1 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 43.

93. Expansão laminar ao longo da margem anterior do último espinho hemal: [0] presente; [1] ausente; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=0,18.

O último espinho hemal está associado ao segundo centro pré-ural, localizado em uma posição anterior ao paripural. Em poucos táxons terminais foi notada a presença de uma crista laminar delgada e discreta ao longo da margem anterior desse espinho, estado caracterizado como 0, enquanto na maioria dos táxons analisados essa crista está ausente e o último espinho hemal apresenta um formato tubular, sem projeções laterais, estado caracterizado como 1.

O estado 0 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Setipinna phasa* e *Stolephorus indicus*. Esse estado caracteriza ainda a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, exceto *Anchovia macrolepidota*, *Anchoa compressa*, *Anchoa spinifer*, *Anchoviella juruasanga* e *Cetengraulis edentulus* e os clados 49, 76 e 78. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia de *Anchovia macrolepidota*, *Anchoa compressa*, *Anchoa spinifer*, *Anchoviella juruasanga*, *Cetengraulis edentulus* e *Setipinna phasa* e como sinapomorfia dos clados 49, 76 e 78. O clado 78 ainda apresenta uma reversão em *Anchoviella lepidentostole*.

3.2.1.9. Escudos abdominais e dorsais

94. Escudo dorsal; #441 Di Dario (2005), modificado: [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Com relação a esse caráter, a ausência do escudo dorsal nos táxons analisados foi codificada como estado 0, e a presença como estado 1. O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons

pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus*, como citado por Grande (1985). O estado 0 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61.

95. Área da região abdominal ocupada pelos escudos pré-pélvicos; #442 Di Dario (2005); multiestado ordenado: [0] escudos pré-pélvicos ausentes; [1] escudos pré-pélvicos presentes entre o escudo pélvico e a extremidade posterior do coracóide; [2] escudos pré-pélvicos presentes entre o escudo pélvico e a extremidade anterior do coracóide, ou mais anteriormente ao coracóide; [?] indeterminado. ci=0,66, ri=0,90.

A região do perfil ventral do corpo anterior ao escudo pélvico pode ou não ser ocupada por escudos, denominados escudos pré-pélvicos. Quando presentes, os escudos pré-pélvicos podem estar distribuídos desde o escudo pélvico até a porção anterior ao coracóide (Grande, 1985). Este caráter foi modificado a partir de Di Dario (2005), descrito em três estados. Grande parte dos táxons analisados não apresenta escudos pré-pélvicos, estado caracterizado como 0. O estado 2 foi observado apenas em *Thryssa* e *Setipinna*.

O estado 2 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Lycotrissa crocodilus* e *Stolephorus*, que são caracterizados pelo estado 1. O estado 1 caracteriza ainda *Encrasicholina*, táxon pertencente ao grupo interno. O estado 0 caracteriza os táxons pertencentes ao grupo interno, exceto *Encrasicholina*. O estado 2 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 44. Ainda, o estado 0 é considerado como sinapomorfia do clado 61, com uma única reversão no clado 48.

96. Quilha no escudo abdominal pélvico; #446 Di Dario (2005), modificado: [0] ausente; [1] presente; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=,00.

O escudo abdominal pélvico está presente em todos os táxons analisados no presente estudo, sendo que nos táxons terminais pertencentes a Coiliidae está presente uma quilha desenvolvida, estado caracterizado como 1. No estado 0 foi incluída a maioria dos táxons analisados no presente estudo, que não apresentam quilha no escudo pélvico.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus indicus*, porém não caracteriza nenhum táxon pertencente ao grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61.

97. Escudos abdominais pós-pélvicos; #450 Di Dario (2005): [0] ausentes; [1] presentes; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

Escudos abdominais pós-pélvicos foram observados nos táxons terminais pertencentes a Coiliidae. O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus*, porém não caracteriza nenhum táxon pertencente ao grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61.

3.2.1.10. Outros

98. Posição do ânus em relação à extremidade das pélvicas e origem da anal; multiestado ordenado: [0] ânus mais próximo da margem distal das nadadeiras pélvicas que da origem da nadadeira anal; [1] ânus mais próximo da origem da nadadeira anal que da margem distal das nadadeiras pélvicas; [?] indeterminado. ci=0,50, ri=0.

Dentre os exemplares analisados foram encontradas espécies que apresentam o ânus mais próximo da margem distal das nadadeiras pélvicas e outras, que apresentam o ânus mais próximo da origem da nadadeira anal. Esse caráter foi, portanto, codificado nos dois estados descritos acima. O caráter de posicionamento do ânus em relação às nadadeiras pélvica e anal é utilizado principalmente para a identificação das espécies de *Anchoa* (Whitehead *et al.*, 1988).

O estado 1 caracteriza *Setipinna phasa*, único táxon pertencente ao grupo externo em que foi possível determinar o estado do caráter. O estado 1 caracteriza ainda a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, exceto *Anchoa lamprotaenia* e *Anchoviella jamesi*. O estado 0 é, portanto, considerado como autapomorfia de *Anchoa lamprotaenia* e *Anchoviella jamesi*.

99. Ancoragem das escamas: [0] fracamente ancoradas à derme; [1] fortemente ancoradas à derme; [?] indeterminado. ci=0,50, ri=0,50.

As escamas do corpo podem ser fortemente ou fracamente ancoradas à derme e foram descritas nos dois estados descritos acima. A maioria dos táxons analisados possui escamas fracamente ancoradas à derme, estado caracterizado como 0. O estado 0 caracteriza ainda a maioria dos táxons pertencentes ao grupo interno, exceto *Pterengraulis atherinoides* e o clado 62. O estado 1 é, portanto, considerado como autapomorfia de *Pterengraulis atherinoides* e como sinapomorfia do clado 62.

100. Formato do ovo; Grande & Nelson (1985), #453 Di Dario (2005): [0] oval; [1] esférico; [?] indeterminado. ci=1,00, ri=1,00.

A presença de um ovo com formato oval foi proposta como uma das sinapomorfias de *Engraulidae sensu* Grande & Nelson (1985) por esses autores. Esse caráter, assim como em Di Dario (2005), não foi checado no presente estudo, e foi codificado de acordo com Grande & Nelson (1985).

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus*, enquanto o estado 0 caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61.

101. Habitat; #460 Di Dario (2005), modificado: [0] exclusivamente marinho; [1] marinho e/ou estuarino, podendo adentrar em água doce; [2] exclusivamente dulcícola; [?] indeterminado. ci=0,20, ri=0,42.

Para a codificação do caráter foram utilizados dados contidos em Whitehead *et al.* (1988) e os dados gerados na revisão taxonômica de *Anchoviella*, contida no presente estudo. Todas as espécies de *Anchoa*, *Anchovia*, *Cetengraulis*, *Lycengraulis*, *Encrasicolina* e *Stolephorus* analisadas no presente estudo apresentam hábito exclusivamente marinho, apesar de outras espécies de *Anchovia* e *Lycengraulis* não analisadas nesse estudo apresentam hábito marinho/estuarino ou dulcícola.

Segundo Whitehead *et al.* (1988) todas as espécies válidas pertencentes a *Anchoa*, *Cetengraulis*, *Engraulis*, *Thryssa*, *Lycothyssa* e *Setipinna* apresentam hábito exclusivamente marinho. Três gêneros monotípicos de manjuba da região neotropical, *Amazonsprattus scintilla*, *Jurengraulis juruensis* e *Pterengraulis atherinoides*, apresentam espécies com hábito exclusivamente dulcícola. Ainda, *Anchoviella* e *Lycengraulis* são os dois únicos gêneros da região neotropical com espécies de diferentes hábitos, exclusivamente marinhos, exclusivamente dulcícolas ou marinho/estuarino, com espécies que podem adentrar lagoas de baixa salinidade e/ou a água doce.

O estado 2 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Thryssa hamiltoni* e *Stolephorus*, caracterizados pelo estado 0. O estado 1 caracteriza *Anchoviella brevirostris*, *Anchoviella lepidentostole* e *Engraulis encrasicolus*, táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 0 caracteriza apenas alguns dos táxons pertencentes ao grupo interno. O estado 2 é, portanto, considerado como autapomorfia de *Anchoviella vaillanti*, *Pterengraulis atherinoides*, *Jurengraulis juruensis* e como sinapomorfia do clado 65. O clado 65 apresenta ainda uma reversão ($2 > 0$) em *Anchoviella cayenensis*. Ainda, o estado 0 é considerado como sinapomorfia do clado 60, com reversões em *Anchoviella lepidentostole*, *Engraulis encrasicolus* e outros táxons dentro do clado caracterizados pelo

estado 2. No clado 66 há uma reversão (0>1), prévia à reversão que ocorre no clado 65 (1>2), citada anteriormente.

102. Faixa prateada longitudinal nos flancos; #467 Di Dario (2005), modificado: [0] presente; [1] ausente; [?] indeterminada. ci=0,50, ri=0,75.

Alguns dos táxons analisados apresentam uma faixa longitudinal pálida ou prateada nos flancos. No estado 0 foram incluídas as espécies que apresentam exemplares com faixa longitudinal destacada nos flancos, enquanto no estado 1 foram incluídas as espécies que não apresentam esta estrutura.

O estado 1 caracteriza a maioria dos táxons pertencentes ao grupo externo, exceto *Stolephorus*. O estado [0] caracteriza todos os táxons pertencentes ao grupo interno, exceto *Amazonsprattus scintilla*. O estado 0 é, portanto, considerado como sinapomorfia do clado 61, com uma única reversão em *Amazonsprattus scintilla*.

3.2.2. Análise de parcimônia

A análise de parcimônia da matriz de 103 caracteres codificados para 41 táxons terminais, resultou em 1 cladograma mais parcimonioso com 436 passos, índice de consistência 0,28 e índice de retenção 0,57, apresentado na figura 66. O valor do suporte de Bremer foi calculado e apresentado na figura 67. A matriz completa de caracteres foi inserida no apêndice 2, e a lista das sinapomorfias comuns a todas as árvores fundamentais no apêndice 3.

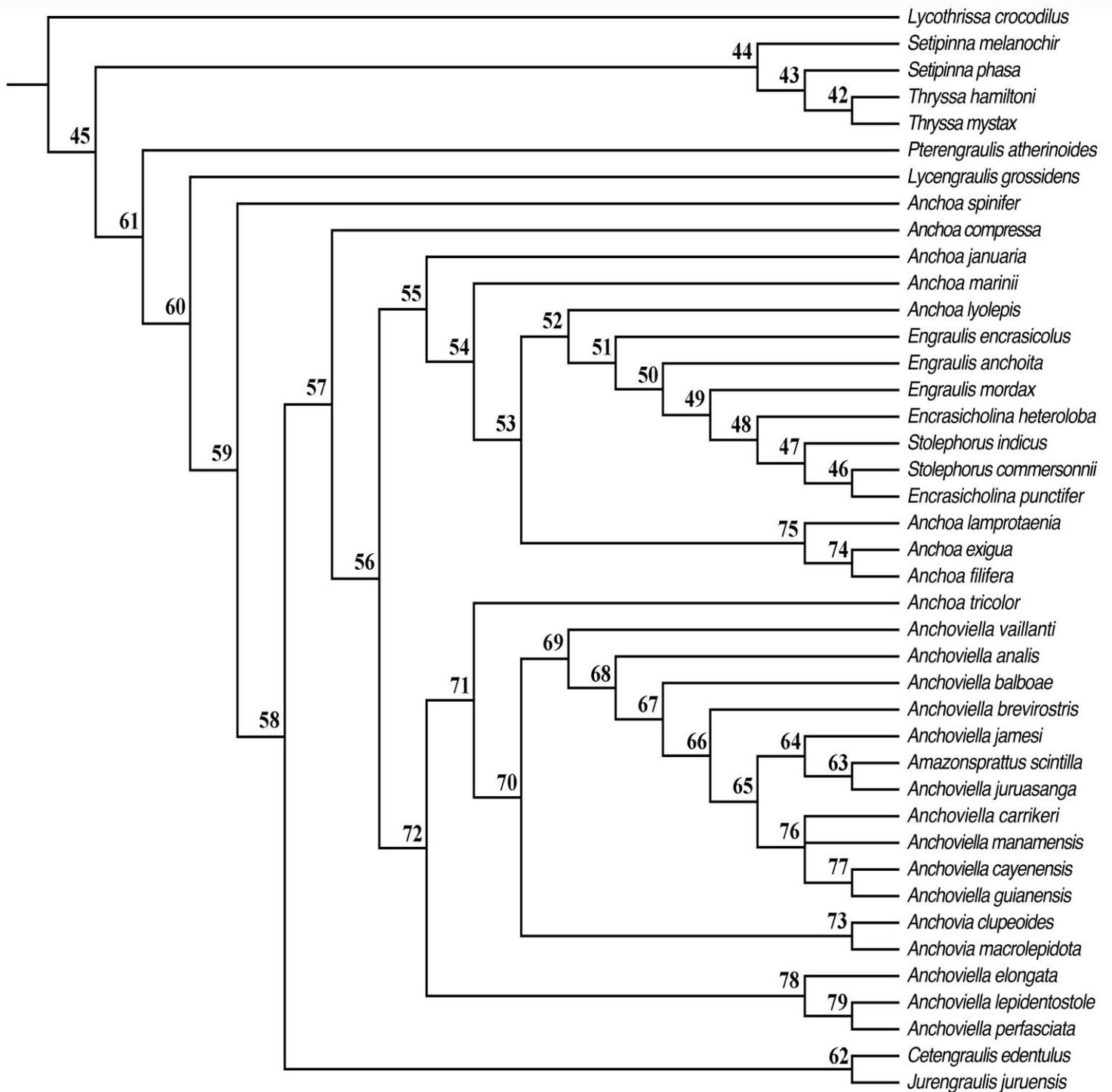


Figura 72. Cladograma da árvore fundamental obtida no presente estudo com a numeração dos clados.

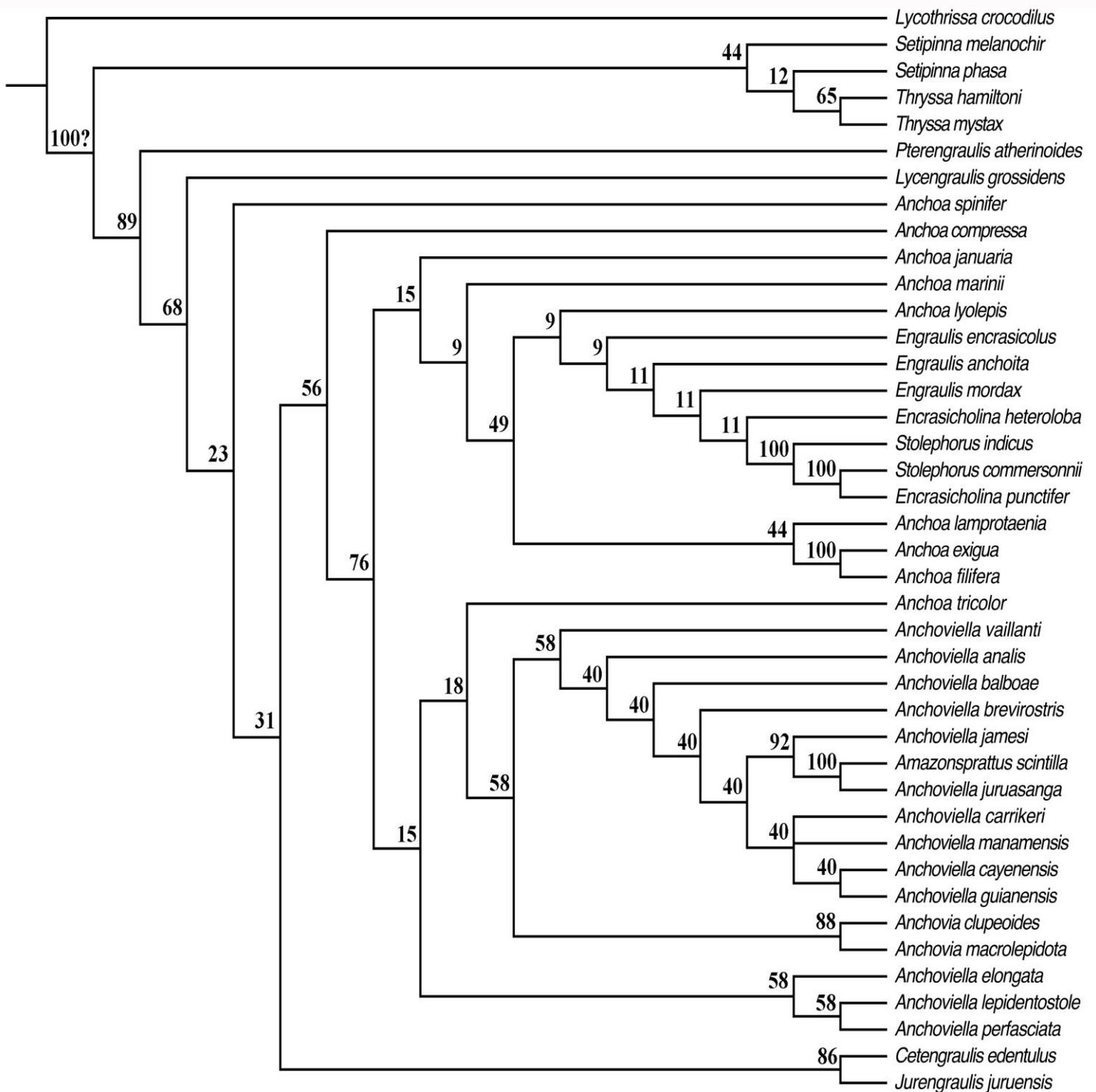


Figura 73. Cladograma da árvore fundamental obtida no presente estudo com o índice de suporte de Bremer indicado em cada clado.

3.2.3. Sistemática da subfamília Engraulinae

Subfamília Engraulinae

Táxons incluídos: *Encrasicholina*, *Engraulis*, *Cetengraulis*, *Pterengraulis*, *Jurengraulis*, *Lycengraulis*, *Amazonsprattus*, *Anchovia*, *Anchoa* e *Anchoviella*.

Comentários: Nelson (1983) foi o primeiro autor a apresentar evidências das relações de parentesco em Engraulinae. Segundo o autor, o monofiletismo da subfamília é sustentado por um arranjo particular dos canais sensoriais (chamado de condição "*panamensis*"), a fusão de uma placa dentígera ao primeiro epibranchial e a fusão entre o primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural. Outros caracteres citados por Nelson (1983) que caracterizam os táxons pertencentes a Engraulinae incluem a existência de um ovo esférico, presença de um espinho longo no centro pre-ural 1, dois epurais, extremidade posterior dos hipurais 5 e 6 situada na vertical que passa pela extremidade dos hipurais mais ventrais, dois primeiros supraneurais próximos entre si, ectopterigóide e metapterigóide fusionados e a existência de espaço na série de dentes do dentário. Grande (1985) considera ainda a perda dos escudos abdominais na região do coracóide e a perda do escudo dorsal (ausente também em algumas espécies de *Stolephorus*) como mais uma característica que sustentaria o monofiletismo da subfamília.

Os estudos baseados em dados moleculares elaborados por Lavoué *et al.* (2007 e 2010) e Bloom & Lovejoy (2012) também corroboraram o monofiletismo de Engraulinae.

Apesar de inúmeros trabalhos indicarem o monofiletismo da subfamília Engraulinae *sensu* Grande & Nelson (1985), esta não foi corroborada no presente estudo.

Clado 46

Diagnose: baseada em uma característica não exclusiva: dentes ausentes no vômer (#7).

Táxons incluídos: *Encrasicholina punctifer* e *Stolephorus commersonii*.

Clado 47

Diagnose: baseada uma característica não exclusiva: base do raio mais anterior da nadadeira pélvica mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira peitoral que da base do primeiro raio da nadadeira anal (#81).

Táxons incluídos: *Encrasicholina punctifer* e *Stolephorus*.

Clado 48

Diagnose: baseada em duas características não exclusivas: número de rastros na face anterior do ramo inferior do primeiro arco branquial maior ou igual a 17, porém menor que 32 (#67) e escudos pré-pélvicos presentes entre o escudo pélvico e a extremidade posterior do coracóide (#95).

Táxons incluídos: *Encrasicholina* e *Stolephorus*.

Comentários: Algumas espécies pertencentes a *Stolephorus* possuem escudos pré-pélvicos entre o escudo pélvico e a extremidade posterior do coracóide. No entanto, Grande (1985) citou a perda de escudos pré-pélvicos entre o escudo pélvico e a extremidade posterior do coracóide em algumas espécies de *Stolephorus* como um caráter que reforça a hipótese de monofiletismo de Engraulinae.

Tribo Engraulini

Táxons incluídos: *Engraulis*, *Cetengraulis*, *Pterengraulis*, *Jurengraulis*, *Lycengraulis*, *Amazonsprattus*, *Anchovia*, *Anchoa* e *Anchoviella*.

Comentários: o monofiletismo de Engraulini foi corroborado unicamente pela ausência de escudos abdominais, com exceção do escudo pélvico segundo Grande & Nelson (1985); entretanto, segundo Di Dario (2005), Engraulini não é monofilético. No presente estudo Engraulini *sensu* Grande & Nelson (1985) não foi corroborado como monofilético. Nos estudos baseados em dados moleculares elaborados por Lavoué *et al.* (2007 e 2010) e Bloom & Lovejoy (2012), entretanto, Engraulini foi considerada como um grupo monofilético.

Clado 49

Diagnose: baseada em duas características não exclusivas: pseudobrânquia curta, sua margem distal não ultrapassando o opérculo (#6) e margem anterior do cleitro lisa (#80).

Táxons incluídos: *Encrasicholina*, *Engraulis mordax* e *Stolephorus*.

Clado 50

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: extremidade póstero-ventral do simplético reduzida (#23); projeção na superfície externa do opercular dorsal ao côndilo de articulação do opercular com o hiomandibular caracterizada como uma dobra discreta (#28) e ausência de dentes nos rastros branquiais do quinto ceratobranquial (#52).

Táxons incluídos: *Encrasicholina*, *Engraulis anchoita*, *Engraulis mordax* e *Stolephorus*.

Clado 51

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: dentes desenvolvidos no pré-maxilar (#11); número de rastros na face anterior do ramo inferior do primeiro arco branquial maior ou igual a 36 (#67); Número de supraneurais igual ou maior que dez (#70); arco neural e quarto centro vertebral não fusionados (#71).

Táxons incluídos: *Encrasicholina*, *Engraulis* e *Stolephorus*.

Clado 52

Diagnose: baseada em duas características não exclusivas: margem posterior da placa dentígera posterior atingindo a vertical situada sobre a porção mediana do terceiro basibranquial (#42) e origem da nadadeira anal situada na vertical que passa pela base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente (#85).

Táxons incluídos: *Anchoa lyolepis*, *Encrasicholina*, *Engraulis* e *Stolephorus*.

Clado 74

Diagnose: baseada em duas características não exclusivas: duas placas dentígeras presentes entre o segundo e o terceiro basibranquiais, com separação visível entre estas (#40) e margem anterior do cleitro lisa (#80).

Táxons incluídos: *Anchoa exigua* e *Anchoa filifera*.

Clado 75

Diagnose: baseada em duas características não exclusivas: extremidade póstero-ventral do simplético reduzida (#23) e projeção na superfície externa do opercular dorsal ao côndilo de articulação do opercular com o hiomandibular caracterizada como uma dobra discreta (#28).

Táxons incluídos: *Anchoa exigua*, *Anchoa filifera* e *Anchoa lamprotaenia*.

Clado 53

Diagnose: baseada em uma característica não exclusiva: nadadeira peitoral curta, sua margem distal, quando a nadadeira está adpressa, não alcançando a base do primeiro raio da nadadeira pélvica (#78).

Táxons incluídos: *Anchoa exigua*, *Anchoa filifera*, *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoa lyolepis*, *Encrasicholina*, *Engraulis* e *Stolephorus*.

Clado 54

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: pseudobrânquia longa, sua margem distal ultrapassando o opérculo (#6); margem posterior da maxila superior pontuda em vista lateral (#8); uma única placa dentígera presente entre o segundo e o terceiro basibrânquiais (#40).

Táxons incluídos: *Anchoa exigua*, *Anchoa filifera*, *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoa marinii*, *Engraulis*, *Stolephorus* e *Encrasicholina*.

Clado 55

Diagnose: baseada em duas características não exclusivas: margem anterior do cleitro lisa (#80) e primeiro e segundo centro urais fusionados (#88).

Táxons incluídos: *Anchoa exigua*, *Anchoa filifera*, *Anchoa januarina*, *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoa marinii*, *Engraulis*, *Stolephorus* e *Encrasicholina*.

Clado 56

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: placa dentígera ausente no segundo hipobranquial (#47); dentição reduzida no terceiro infra-faringobranquial (#64) e base do raio mais anterior da nadadeira pélvica equidistante ou mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira anal que da base do primeiro raio da nadadeira peitoral (#81).

Táxons incluídos: *Amazonsprattus*, *Anchoa exigua*, *Anchoa filifera*, *Anchoa januarina*, *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoa marinii*, *Anchoa tricolor*, *Anchovia*, *Anchoviella analis*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella brevirostris*, *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella elongata*, *Anchoviella guianensis*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga*, *Anchoviella lepidentostole*, *Anchoviella manamensis*, *Anchoviella perfasciata*, *Anchoviella vaillanti*, *Engraulis*, *Stolephorus* e *Encrasicholina*.

Clado 57

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: lâmina na margem anterior do quadrado presente, processos laminares na margem ventral do metapterigóide ausentes (#25); presença de rastros branquiais ancorados no primeiro basibrânquial (#39); placa dentígera ausente no primeiro hipobranquial (#45); dentição ausente no segundo epibrânquial (#59); dentição ausente no terceiro epibrânquial (#60).

Táxons incluídos: *Amazonsprattus*, *Anchoa compressa*, *Anchoa exigua*, *Anchoa filifera*, *Anchoa januarina*, *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoa marinii*, *Anchoa tricolor*, *Anchovia*, *Anchoviella analis*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella brevirostris*, *Anchoviella*

carrikeri, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella elongata*, *Anchoviella guianensis*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga*, *Anchoviella lepidentostole*, *Anchoviella manamensis*, *Anchoviella perfasciata*, *Anchoviella vaillanti*, *Engraulis*, *Stolephorus* e *Encrasicholina*.

Clado 58

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: dentição reduzida no maxilar (#15); dentes reduzidos no dentário (#18) e comprimento do cerato-hial anterior equivalente a aproximadamente 1,5-2,5 vezes o comprimento do cerato-hial posterior (#37).

Táxons incluídos: *Cetengraulis*, *Jurengraulis*, *Amazonsprattus*, *Anchoa compressa*, *Anchoa exigua*, *Anchoa filifera*, *Anchoa januaria*, *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoa marinii*, *Anchoa tricolor*, *Anchovia*, *Anchoviella analis*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella brevirostris*, *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella elongata*, *Anchoviella guianensis*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga*, *Anchoviella lepidentostole*, *Anchoviella manamensis*, *Anchoviella perfasciata*, *Anchoviella vaillanti*, *Engraulis*, *Stolephorus* e *Encrasicholina*.

Clado 59

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: rastros branquiais anteriores do quarto ceratobranquial desenvolvidos (#50); rastros branquiais do quinto ceratobranquial desenvolvidos (#51) e primeiro e segundo supraneurais laminares (#69).

Táxons incluídos: *Anchoa exigua*, *Anchoa filifera*, *Anchoa januaria*, *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoa marinii*, *Engraulis*, *Stolephorus* e *Encrasicholina*.

Clado 60

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: crista do supra-occipital reduzida (#3); cartilagem da região proximal do quinto ceratobranquial dividida (#49); placa dentígera no quarto ceratobranquial ausente (#56); Número de rastros na face anterior do ramo inferior do primeiro arco branquial maior ou igual a 17, porém menor que 32 (#67); processo laminar digitiforme dirigido anteriormente na parapófise da terceira vértebra ausente (#76); origem da nadadeira anal situada na vertical que passa entre as bases do primeiro e do penúltimo raios da nadadeira dorsal (#85).

Táxons incluídos: *Anchoa exigua*, *Anchoa filifera*, *Anchoa januaria*, *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoa marinii*, *Engraulis*, *Stolephorus* e *Encrasicholina*.

Clado 61

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: processo posterior do parasfenóide ultrapassando a margem posterior do basioccipital (#1); supra-maxilar anterior presente (#12); lâmina projetada dorsalmente no dentário, recobrimdo a cartilagem de Meckel, presente (#17); espaço na série de dentes do dentário presente (#19); ectopterigóide e metapterigóide fusionados anteriormente (#26); margem dorsal do hiomandibular, entre os côndilos de articulação com o crânio, ligeiramente côncava (#29); terceiro raio branquiostégio maior que o cerato-hial posterior, porém, menor ou igual ao cerato-hial anterior; (#34); rastros branquiais presentes na face posterior do terceiro epibranchial (#57); Processo lateral na base do processo elevador ou região equivalente no quarto epibranchial ausente (#61); rastros branquiais na face anterior do segundo infra-faringobranchial presentes (#63); rastros branquiais na face anterior do terceiro infra-faringobranchial presentes (#65); supradorsal associado à primeira vértebra ausente (#68); número de supraneurais igual ou menor que nove (#71); região anterior do osso pélvico não bifurcada (#82); presença de 11 a 37 raios ramificados na nadadeira anal (#84); primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural fusionados (#87); espinho neural do primeiro centro pré-ural longo (#89); fenda interlobar presente (#90); processo acessório na base dos raios medianos da nadadeira caudal presente nos raios medianos dorsal e ventral (#91); escudo dorsal ausente (#94); escudos pré-pélvicos ausentes (#95); quilha ausente no escudo abdominal pélvico (#96); escudos abdominais pós-pélvicos ausentes (#97); presença de ovo oval (#100); faixa prateada longitudinal nos flancos presente (#102).

Táxons incluídos: *Anchoa exigua*, *Anchoa filifera*, *Anchoa januaria*, *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoa lyolepis*, *Anchoa marinii*, *Engraulis*, *Stolephorus* e *Encrasicholina*.

Clado 62

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: dentes no vômer ausentes (#7); dentição no pré-maxilar ausente (#10); margem posterior do supra-maxilar posterior à vertical que passa pelo ponto médio do comprimento do supra-maxilar posterior (#13); dentição no maxilar muito reduzida, pouco conspícua (#15); lâmina projetada dorsalmente no dentário, recobrimdo a cartilagem de Meckel, ausente (#17); dentição no dentário muito reduzida, pouco conspícua (#18); dentes presentes apenas na porção anterior ao espaço sem dentes na margem dorsal do dentário (#20); dentição do endopterigóide ausente (#30); dentição do dermopalatino ausente (#31); dentição do ectopterigóide ausente (#32); número de raios branquiostégios igual ou menor que dez (#33); dentição nos rastros

branquiais do quinto ceratobranquial ausente (#52); rastros branquiais na face posterior do terceiro epibrânquial ausentes (#57); número de rastros na face anterior do ramo inferior do primeiro arco branquial maior ou igual a 36 rastros branquiais (#67); escamas fortemente ancoradas à derme (#99).

Táxons incluídos: *Cetengraulis* e *Jurengraulis*.

Comentários: Nelson (1967 e 1969) analisando o desenvolvimento dos órgãos epibrânquiais revelou a presença de um mesmo padrão em *Cetengraulis* e *Engraulis*. Nelson (1984) cita novamente o provável agrupamento de *Cetengraulis* e *Engraulis* baseado na ausência de rastros branquiais na face posterior do terceiro arco branquial, mas cita ainda que os dois táxons são ainda proximamente relacionados a *Jurengraulis*. Em Bloom & Lovejoy (2012) apenas os gêneros *Lycengraulis* e *Cetengraulis* foram corroborados como monofiléticos. Os demais gêneros pertencentes a subfamília foram agrupados em dois clados, um deles segundo os autores, denominado "clado marinho", que inclui espécies de *Cetengraulis*, *Engraulis* e outras. O segundo grupo denominado "clado dulcícola" inclui espécies dulcícolas *Lycengraulis*, *Jurengraulis* e outras espécies. No presente estudo *Cetengraulis* e *Jurengraulis* pertencem a um mesmo grupo, não corroborando integralmente os estudos prévios citados.

Clado 72

Diagnose: baseada em duas características não exclusivas: dentição reduzida no segundo infra-faringobranquial (#62) e nadadeira peitoral curta, sua margem distal, quando a nadadeira está adpressa, não alcançando a base do primeiro raio da nadadeira pélvica (#78).

Táxons incluídos: *Amazonsprattus*, *Anchoa tricolor*, *Anchovia*, *Anchoviella analis*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella brevisrostris*, *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella elongata*, *Anchoviella guianensis*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga*, *Anchoviella lepidentostole*, *Anchoviella manamensis*, *Anchoviella perfasciata* e *Anchoviella vaillanti*.

Clado 79

Diagnose: baseada em apenas uma característica não exclusiva: placa dentígera presente no terceiro ceratobranquial (#55).

Táxons incluídos: *Anchoviella lepidentostole* e *Anchoviella perfasciata*.

Clado 78

Diagnose: baseada em duas características não exclusivas: margem dorsal do hiomandibular,

entre os côndilos de articulação com o crânio, fortemente côncava (#29) e placa dentígera no segundo ceratobranquial presente (#54).

Táxons incluídos: *Anchoviella elongata*, *Anchoviella lepidentostole* e *Anchoviella perfasciata*.

Clado 71

Diagnose: baseada em uma característica não exclusiva: dentição da placa dentígera anterior reduzida (#43).

Táxons incluídos: *Amazonsprattus*, *Anchoa tricolor*, *Anchovia*, *Anchoviella analis*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella brevirostris*, *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella guianensis*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga*, *Anchoviella manamensis* e *Anchoviella vaillanti*.

Clado 70

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: dentes no vômer ausentes (#7); dentição no maxilar muito reduzida, pouco conspícua (#15) e dentição no primeiro epibranchial ausente (#58).

Táxons incluídos: *Amazonsprattus*, *Anchovia*, *Anchoviella analis*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella brevirostris*, *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella guianensis*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga*, *Anchoviella manamensis* e *Anchoviella vaillanti*.

Comentários: é interessante citar que em Bloom & Lovejoy (2012) *Anchovia clupeoides* e *Anchovia macrolepidota* formam um agrupamento com espécies de *Amazonsprattus*, *Anchoa*, *Anchoviella*, *Lycengraulis* e *Jurengraulis*, mostrando certa congruência com os resultados obtidos no presente estudo.

Clado 73

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: vertical que passa pela margem posterior da maxila superior além da vertical que passa pela margem posterior da órbita por mais de 35% do CC (#9); dentição no dentário muito reduzida, pouco conspícua (#18); dentes presentes sobre o quarto basibranchial, dispostos aleatoriamente, sem a formação de placas (#44); rastros branquiais na face posterior do terceiro epibranchial ausentes (#57); número de rastros na face anterior do ramo inferior do primeiro arco branquial maior ou igual a 36 rastros branquiais (#67); razão entre o número de vértebras

caudais e o número de costelas igual ou menor que 0,46 (#77).

Táxons incluídos: *Anchovia*.

Comentários: Neste clado estão incluídas as duas espécies de *Anchovia* analisadas no presente estudo, contrariando o resultado obtido por Bloom & Lovejoy (2012).

Clado 69

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: margem posterior da maxila superior estendendo-se além da margem posterior da supra-maxila posterior por uma distância menor que a metade da altura da supra-maxila posterior, tomada na vertical sobre sua margem posterior (#14); dentição do endopterigóide ausente (#30) e número de raios branquiostégios igual ou menor que dez (#33).

Táxons incluídos: *Amazonsprattus*, *Anchoviella analis*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella brevisrostris*, *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella guianensis*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga*, *Anchoviella manamensis* e *Anchoviella vaillanti*.

Comentários: Este clado une grande parte das espécies pertencentes a *Anchoviella* (exceto *Anchoviella elongata*, *Anchoviella lepidentostole* e *Anchoviella perfasciata*) e *Amazonsprattus scintilla*, reforçando a hipótese de parte das espécies pertencentes a *Anchoviella* e *Amazonsprattus scintilla* formarem um clado monofilético, já indicada por Di Dario (*com. pess.*).

Clado 68

Diagnose: baseada em uma característica não exclusiva: dentes presentes em uma área reduzida nas regiões anterior e posterior ao espaço sem dentes na margem dorsal do dentário (#20).

Táxons incluídos: *Amazonsprattus*, *Anchoviella analis*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella brevisrostris*, *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella guianensis*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga* e *Anchoviella manamensis*.

Clado 67

Diagnose: baseada em duas características não exclusivas: perfil do focinho arredondado em vista lateral (#4) e origem da nadadeira dorsal equidistante da base da nadadeira caudal e da extremidade do focinho (#83).

Táxons incluídos: *Amazonsprattus*, *Anchoviella balboae*, *Anchoviella brevisrostris*,

Anchoviella carrikeri, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella guianensis*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga* e *Anchoviella manamensis*.

Clado 66

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: ectopterigóide e metapterigóide fusionados em suas porções anterior e média da margem de contato entre os dois ossos (#26); projeção na superfície externa do opercular dorsal ao côndilo de articulação do opercular com o hiomandibular caracterizada como uma dobra discreta (#28) e primeiro e segundo supraneurais tubulares (#69).

Táxons incluídos: *Amazonsprattus*, *Anchoviella brevirostris*, *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella guianensis*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga* e *Anchoviella manamensis*.

Clado 65

Diagnose: baseada em uma característica não exclusiva: dentição no maxilar reduzida (#15).

Táxons incluídos: *Amazonsprattus*, *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella guianensis*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga* e *Anchoviella manamensis*.

Comentários: esse agrupamento reúne espécies dulcícolas pertencentes a *Anchoviella*, com exceção de *Anchoviella cayenensis* e *Amazonsprattus scintilla*. Em Bloom & Lovejoy (2012) o clado formado por *Anchoviella alleni*, *Anchoviella carrikeri* e *Anchoviella guianensis* e outras linhagens, que aparentam ser espécies não descritas segundo os autores, foi obtido com alto suporte.

Clado 63

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: margem posterior da maxila superior não estendendo-se além da margem posterior da supra-maxila posterior (#14); dentição no dermopalatino ausente (#31) e rastros branquiais na face anterior do segundo infra-faringobranquial ausentes (#63).

Táxons incluídos: *Anchoviella juruasanga* e *Amazonsprattus scintilla*.

Comentários: Assim como em Bloom & Lovejoy (2012), *Amazonsprattus scintilla* foi obtida como mais proximamente relacionada a uma espécie pertencente ao gênero *Anchoviella*, relação essa já proposta por Nelson (1986) com base na forma do suspensório e da maxila inferior, apesar da maxila superior ser extremamente curta em relação às demais espécies de

Anchoviella descritas até o momento.

Anchoviella juruasanga foi descrita em 2012 com a característica diagnóstica correspondendo a presença de uma maxila superior curta em relação às demais espécies do gênero, sua margem posterior situada na vertical entre as margens anterior e posterior da pupila. Em *Amazonsprattus scintilla* a margem posterior da maxila superior está posicionada anteriormente à vertical que passa pela margem anterior da pupila, sendo a presença da maxila superior curta um dos caracteres pertencentes ao clado formado pelas duas espécies. É interessante observar ainda o alto valor de suporte obtido para o clado.

Clado 64

Diagnose: baseada em um conjunto de características não exclusivas: vertical que passa pela margem posterior da maxila superior anterior à vertical que passa pela margem posterior da pupila (#9); base do último raio branquiostégio localizada no cerato-hial posterior (#35) e origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da base da nadadeira caudal que da extremidade do focinho (#83).

Táxons incluídos: *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga* e *Amazonsprattus*.

Comentários: *Anchoviella jamesi* não foi analisada em Bloom & Lovejoy (2012), entretanto, juntamente com *Anchoviella juruasanga* e *Amazonsprattus scintilla* é uma das espécies de manjuba que apresentam maxila superior curta. Este clado também apresenta um alto valor de suporte.

Clado 77

Diagnose: baseada em uma característica não exclusiva: origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da extremidade do focinho que da base da nadadeira caudal (#83).

Táxons incluídos: *Anchoviella cayenensis* e *Anchoviella guianensis*.

Clado 76: baseada em um conjunto de características não exclusivas: Perfil do focinho pontudo em vista lateral (#4); base do raio mais anterior da nadadeira pélvica mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira peitoral que da base do primeiro raio da nadadeira anal (#81); origem da nadadeira anal situada na vertical que passa pela base do último raio da nadadeira dorsal, ou mais posteriormente (#85) e expansão laminar ao longo da margem anterior do último espinho hemal presente (#93).

Táxons incluídos: *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella guianensis* e *Anchoviella manamensis*.

4. Discussão

4.1. Relações filogenéticas da subfamília Engraulinae e táxons mais inclusivos

Nelson (1983) foi o primeiro autor a apresentar evidências das relações de parentesco em Engraulinae, citadas novamente em Grande (1985). Bloom & Lovejoy (2012), utilizando dados moleculares, corroborou o monofiletismo da subfamília, que, entretanto, não foi corroborada no presente estudo. Nelson (1970) cita a presença da fusão da placa dentígera ao primeiro epibranchial e a fusão entre o primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural como caracteres de Engraulinae. Em Nelson (1970), entretanto, *Lycothyssa*, *Setipinna*, *Stolephorus*, *Thryssa* e *Thrissina* foram considerados como pertencentes a Engraulinae, e *Anchoa*, *Anchovia*, *Anchoviella*, *Cetengraulis*, *Engraulis*, *Lycengraulis* e *Pterengraulis* foram considerados como pertencentes a Engraulini, como definido em Whitehead (1972). Nelson (1983) cita ainda a presença de um arranjo particular dos canais sensoriais (condição "*panamensis*") como mais um caráter de Engraulinae, entretanto, o caráter não foi analisado em *Lycothyssa*, *Setipinna*, *Thryssa* ou *Thrissina*.

Grande & Nelson (1985) propuseram então a inclusão de *Engraulis* e as chamadas "manjubas do novo mundo" como representantes de Engraulini, tendo *Encrasicholina* como grupo irmão da tribo. Segundo os autores, Engraulini e os táxons pertencentes a *Encrasicholina* foram definidos como representantes de Engraulinae, tendo *Stolephorus* como grupo irmão da subfamília. Ainda, os táxons pertencentes a Engraulinae e *Stolephorus* foram considerados como representantes da família Engraulidae.

Grande & Nelson (1985) definiram ainda as sinapomorfias de cada um dos clados citados no parágrafo anterior. A sinapomorfia citada pelos autores para Engraulini é a ausência de escudos pélvicos, característica citada previamente em Jordan & Seale (1926). Dentre as sinapomorfias que caracterizam Engraulinae, segundo Grande & Nelson (1985), estão o arranjo único dos canais sensoriais, a fusão da placa dentígera ao primeiro epibranchial e a fusão entre o primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural. Grande (1985) adicionou a esses caracteres ainda a perda do escudo dorsal. Grande & Nelson (1985) também definiram sinapomorfias para Engraulidae com base na existência de um ovo esférico, presença de um espinho neural desenvolvido no centro pré-ural 1, número de epurais no esqueleto caudal reduzido a dois, extremidade posterior dos hipurais 5 e 6 na

vertical que passa pela extremidade dos hipurais mais ventrais, dois primeiros supraneurais próximos entre si, ectopterigóide e metapterigóide fusionados e a presença do espaço na série de dentes do dentário.

Grande & Nelson (1985) citam a possível proximidade entre *Coilia* e parte das demais "manjubas do velho mundo", incluindo *Lycothyssa*, *Papuengraulis*, *Setipinna* e *Thryssa* com base na ausência de um espinho na extremidade proximal do raio mais dorsal do lobo ventral da nadadeira caudal. Nos demais Clupeoidea, segundo os autores, está presente um espinho na extremidade proximal do raio mais dorsal do lobo ventral da nadadeira caudal. Os autores definiram ainda o agrupamento formado por *Coilia*, *Lycothyssa*, *Papuengraulis*, *Setipinna* e *Thryssa* como representantes da família Coiliidae.

Grande (1985) propôs ainda a presença de suspensório inclinado obliquamente para trás e de focinho longo, com o mesetmóide projetado em posição anterior ao vômer, como sinapomorfias de Engrauloidea. Como pertencentes a Engrauloidea o autor definiu os táxons incluídos em Engraulidae e Coiliidae de acordo com Grande & Nelson (1985, fig. 4).

Os caracteres propostos como sinapomorfias de Engraulinae *sensu* Grande & Nelson (1985) são comentados mais minuciosamente abaixo:

- Presença de um arranjo particular dos canais sensoriais (condição "*panamensis*"): diversos estudos apresentam a variação no arranjo dos canais sensoriais cefálicos em Engraulinae, mas este caráter não foi analisado no presente estudo.
- Fusão da placa dentígera ao primeiro epibrânquial (#58): Nelson (1970) foi o primeiro autor a citar que Engraulinae seria caracterizado pela fusão da placa dentígera ao primeiro epibrânquial. Foi analisada no presente estudo apenas a presença ou ausência de placa dentígera no primeiro epibrânquial. Ainda assim, em *Amazonsprattus scintilla*, *Anchovia* e em alguns táxons pertencentes a *Anchoviella* a placa dentígera não está presente no primeiro epibrânquial, o que já invalida o caráter de fusão da placa dentígera ao primeiro epibrânquial como sinapomorfia de Engraulinae.
- Fusão entre o primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural (#87): Nelson (1983) cita a presença desse caráter como evidência do monofiletismo de Engraulinae. Entretanto, Grande (1985) indicou que este representa uma sinapomorfia homoplástica adquirida independentemente dentre os Clupeomorpha, em Spratelloidini, na Divisão A de Pellonulinae, e na tribo Engraulini. O caráter está presente em todos os táxons pertencentes a Engraulini, e também em *Encrasicholina heteroloba*. No presente estudo, portanto, a fusão

entre o primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural foi considerada como sinapomorfia de Engraulidae *sensu* Grande & Nelson (1985).

- Perda do escudo dorsal: Grande (1985) considera a perda do escudo dorsal como mais uma característica que sustentaria o monofiletismo de Engraulinae. No presente estudo foi observada a presença do escudo dorsal apenas nos táxons pertencentes a Coiliidae. Apesar de *Stolephorus* não apresentar esta característica, devido a topologia obtida, a perda do escudo dorsal é considerada como sinapomorfia de Engraulidae *sensu* Grande & Nelson (1985), com reversão em *Stolephorus*.

Segundo Grande & Nelson (1985) *Stolephorus* é o grupo irmão de Engraulinae, entretanto, na topologia obtida no presente estudo, este gênero não foi corroborado como grupo irmão da subfamília. *Stolephorus commersonii* está presente como táxon irmão de *Encrasicholina punctifer* no clado 46 em Engraulidae *sensu* Grande & Nelson (1985). O clado 46 tem como táxon irmão *Stolephorus indicus* e este segundo agrupamento está presente como clado 47. O clado 47 foi corroborado pela presença da base do raio mais anterior da nadadeira pélvica situada mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira peitoral que da base do primeiro raio da nadadeira anal nos representantes deste clado (#81). O clado 47 tem como grupo irmão *Encrasicholina heteroloba*, constituindo o clado 48, que por sua vez foi corroborado pela presença do número de rastros na face anterior do ramo inferior do primeiro arco branquial maior ou igual a 17, porém menor que 32 (#67) e escudos pré-pélvicos presentes entre o escudo pélvico e a extremidade posterior do coracóide (#95). O valor de suporte de Bremer do clado 48, que inclui *Encrasicholina* e *Stolephorus*, foi bastante baixo (11%), fato que denota a necessidade de analisar esse resultado mais minuciosamente. Ainda, a inclusão desses táxons em um clado interno de Engraulidae, mais proximamente relacionado a espécies de *Engraulis* e *Anchoa*, não corrobora estudos pretéritos com base em dados morfológicos (Grande & Nelson, 1985; Grande, 1985; Di Dario, 2005) e moleculares (elaborados por Lavoué *et al.*, 2007 e 2010; Bloom & Lovejoy, 2012).

Com relação a Engraulidae, os táxons que pertencem à família apresentam as sinapomorfias comentadas mais minuciosamente abaixo:

- Existência de um ovo esférico (#100): ovo com formato esférico é uma característica proposta como uma das sinapomorfias de Engraulidae (Grande & Nelson, 1985). Esse caráter

não foi observado no presente estudo e foi codificado de acordo com os resultados obtidos por esses autores.

- Espinho neural longo presente no centro pre-ural 1 (#89): Grande & Nelson (1985) consideram a presença do espinho neural do primeiro centro pré-ural longo, com sua extremidade distal alcançando uma região ligeiramente mais ventral àquela da extremidade distal de espinhos neurais mais anteriores, como sinapomorfia dos táxons pertencentes a Engraulidae. No presente estudo a presença do caráter foi considerada como sinapomorfia de Engraulidae, de acordo com Grande & Nelson (1985).
- Número de epurais no esqueleto caudal reduzido a dois (#92): Grande & Nelson (1985) citam a presença de dois epurais como sinapomorfia de Engraulidae. A grande maioria dos táxons analisados no presente trabalho apresenta dois epurais no esqueleto caudal, exceto *Amazonsprattus scintilla*, que possui apenas um epural no esqueleto caudal. No grupo externo apenas *Thryssa hamiltoni* e *Setipinna phasa* possuem três epurais no esqueleto caudal, entretanto, *Lycotrhissa crocodilus*, táxon pertencente a Coiliidae, no qual a árvore foi enraizada, é caracterizado pela presença de dois epurais no esqueleto caudal. Portanto, a presença de dois epurais não foi corroborada como sinapomorfia de Engraulidae no presente estudo.
- Extremidade posterior dos hipurais 5 e 6 na vertical que passa pela extremidade dos hipurais mais ventrais: este caráter não foi incluído na análise filogenética elaborada no presente estudo pela ausência de variação morfológica nos táxons analisados, visto que todos eles apresentam a extremidade posterior dos hipurais 5 e 6 na vertical que passa pela extremidade dos hipurais mais ventrais
- Dois primeiros supraneurais próximos entre si (#69): a presença dos dois primeiros supraneurais laminares próximos entre si, com expansões laminares laterais anterior e posterior desenvolvidas, foi uma condição proposta como sinapomorfia de Engraulidae por Grande & Nelson (1985). Entretanto, algumas espécies pertencentes a diversos gêneros em Engraulidae apresentam os dois primeiros supraneurais tubulares, mais distantes entre si que outros táxons da subfamília. O caráter então, não foi corroborado como sinapomorfia de Engraulidae no presente estudo e deve ser mais extensivamente estudado dentro de Engrauloidea para a melhor compreensão da proposição desses autores.

- Ectopterigóide e metapterigóide fusionados (#26): a fusão entre ectopterigóide e metapterigóide foi considerada como sinapomorfia de Engraulidae por Grande & Nelson (1985), corroborado também por Di Dario (2005), bem como no presente trabalho.
- Presença do espaço sem dentes na série de dentes do dentário (#19): a presença do espaço sem dentes na série de dentes do dentário, foi proposta como sinapomorfia de Engraulidae por Grande & Nelson (1985), mas, está ausente em *Anchoa spinifer* e *Stolephorus indicus*. O caráter foi corroborado como sinapomorfia de Engraulidae, com reversões consideradas como autapomorfias nos clados citados.

Ainda, Coiliidae tem como sinapomorfia a ausência de um espinho na extremidade proximal do raio mais dorsal do lobo ventral da nadadeira caudal. Os representantes dos táxons analisados pertencentes a Coiliidae de fato possuem um espinho na extremidade proximal do raio mais ventral do lobo dorsal da nadadeira caudal, mas o espinho na extremidade proximal do raio mais dorsal do lobo ventral da nadadeira caudal está ausente. Nos demais táxons analisados pertencentes a Engraulidae, os dois espinhos estão presentes na nadadeira caudal. Os resultados indicam ainda o agrupamento de *Setipinna* e *Thryssa* no clado 44. Dentre as sinapomorfias que caracterizam o clado estão: parapófise correspondente e terceiro centro vertebral não-fusionados (#75), primeiro pós-cleitro presente (#79), origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da extremidade do focinho que da base da nadadeira caudal e escudos pré-pélvicos presentes entre o escudo pélvico (#83) e a extremidade anterior do coracóide, ou mais anteriormente ao coracóide (#95).

4.2. Relações filogenéticas da tribo Engraulini e táxons menos inclusivos

O monofiletismo de Engraulini foi corroborado unicamente pela ausência de escudos abdominais, com exceção do escudo pélvico, segundo Grande & Nelson (1985). Esse caráter previamente citado por Jordan & Seale (1926), no entanto, não foi corroborado como sinapomorfia da tribo em Di Dario (2005), nem no presente estudo. Estudos moleculares (Lavoué *et al.*, 2007 e 2010; Bloom & Lovejoy, 2012) ainda assim, corroboram a hipótese de monofiletismo de Engraulini de Grande & Nelson (1985).

O caráter correspondente a ausência de escudos abdominais, com exceção do escudo pélvico de fato foi encontrado apenas nos táxons pertencentes a Engraulini, entretanto, de

acordo com a topologia obtida no presente estudo o caráter foi considerada como sinapomorfia de Engraulidae, com reversões em *Encrasicholina* e *Stolephorus*.

Bloom & Lovejoy (2012) em um extenso trabalho baseado em dados moleculares, analisaram as relações filogenéticas de mais de 100 exemplares de peixes pertencentes a Engraulidae. Apenas os gêneros *Lycengraulis* e *Cetengraulis* foram corroborados como monofiléticos e *Engraulis* não foi corroborado como monofilético. Os demais gêneros pertencentes à subfamília foram agrupados em dois clados, um deles segundo os autores, denominado "clado marinho", que inclui espécies de *Anchoa*, *Cetengraulis*, *Anchovia*, *Engraulis* e duas espécies marinhas de *Anchoviella*. O segundo grupo denominado "clado dulcícola" inclui espécies dulcícolas de *Anchoviella*, *Lycengraulis*, *Pterengraulis*, *Anchovia*, *Jurengraulis* e *Amazonsprattus* e algumas espécies marinhas: *Lycengraulis poeyi*, *Lycengraulis grossidens*, *Anchoviella brevirostris* e *Anchoviella lepidentostole*.

O táxon mais derivado dentro de Engraulidae é *Pterengraulis atherinoides*, que é grupo irmão do clado que tem *Lycengraulis grossidens* como táxon mais derivado. Pertencem a esse grupo de táxons não incluídos nos dois grandes clados (55 e 72) obtidos no presente estudo e ainda *Anchoa spinifer* e *Anchoa compressa*. *Lycengraulis grossidens* é grupo irmão do clado que tem *Anchoa spinifer* como táxon mais derivado, táxon esse que é grupo irmão do clado que tem *Anchoa compressa* como táxon mais derivado.

Pterengraulis atherinoides e *Lycengraulis grossidens* compartilham caracteres morfológicos em todos os complexos de caracteres descritos no presente estudo (osso do crânio, maxilas superior e inferior, suspensório, arco hióide, arcos branquiais, padrão geral do corpo e vértebras e nadadeiras pares e ímpares). *Lycengraulis grossidens* e *Anchoa spinifer* também compartilham caracteres morfológicos presentes em todos os complexos de caracteres descritos no presente estudo. *Anchoa spinifer* foi considerada previamente como não pertencente a *Anchoa* (Di Dario, *com. pess.*) e, de fato, apresenta mais semelhanças morfológicas com *Lycengraulis*, do que com as demais espécies de *Anchoa*, incluindo a presença de dentição desenvolvida no crânio, maxilas superior e inferior e arcos branquiais. Ainda, *Anchoa compressa* é a espécie tipo do gênero *Anchoa* e seu posicionamento filogenético de acordo com a topologia obtida restringe a definição do gênero *Anchoa* a apenas essa espécie.

O clado 56 então é formado por dois grandes clados, 55 e 72. O clado 55 inclui espécies dos gêneros *Anchoa*, *Encrasicholina*, *Engraulis* e *Stolephorus*. *Anchoa januarina* e *Anchoa marini* aparecem na topologia obtida como táxons mais derivados dentro do clado, respectivamente. Foram obtidos ainda dois clados internos a este, o clado 75, que inclui

Anchoa lamprotaenia, *Anchoa exigua* e *Anchoa filifera* e o clado 52, que inclui, ainda, representantes dos gêneros *Anchoa*, *Encrasicholina*, *Engraulis* e *Stolephorus*. O clado 52 apresenta como táxon mais externo *Anchoa lyolepis*, seguido das três espécies de *Engraulis* (*E. anchoita*, *E. encraicolus* e *E. mordax*) incluídas no presente estudo e o clado formado por *Encrasicholina* e *Stolephorus*, comentado na seção anterior.

Nelson (1967) analisando os órgãos epibrânquiais revelou a presença do mesmo padrão morfológico em *Engraulis* e *Cetengraulis*. Nelson (1984) citou novamente a semelhança de caracteres entre espécies pertencentes a *Engraulis* e *Cetengraulis*, entretanto definiu com base em Whitehead (1973) dois grupos de espécies em *Engraulis*, considerando apenas o grupo formado por *Engraulis anchoita*, *Engraulis mordax* e *Engraulis ringens* (as espécies de *Engraulis* do novo mundo) como proximamente relacionado às espécies pertencentes a *Cetengraulis*. A hipótese de Nelson (1984) baseia-se na morfologia do tubo digestivo. O autor citou, ainda, semelhanças entre *Cetengraulis*, as espécies de *Engraulis* do novo mundo e *Anchovia* pela ausência de rastros branquiais na face posterior do terceiro arco branquial.

Engraulis não foi corroborado como monofilético no presente estudo, assim como em Bloom & Lovejoy (2012) e outros autores (Whitehead, 1973; Nelson, 1984; Grande & Nelson, 1985; Grande, 1985). A hipótese proposta por Nelson (1984) que sugere maior relação de parentesco entre *Cetengraulis*, as espécies de *Engraulis* do novo mundo e *Anchovia* por similaridades no padrão geral do corpo e arcos branquiais também não foi corroborada no presente estudo. Bloom & Lovejoy (2012) obtiveram em suas topologias relação de parentesco mais próxima entre *Cetengraulis*, *Anchoa lyolepis*, que ocorre no Atlântico Central e Sul e *Anchoa nasus*, que ocorre no Pacífico central. No presente estudo, entretanto, *Cetengraulis* é considerado grupo irmão de *Jurengraulis*, não sendo corroborado como mais proximamente relacionado a espécies de *Anchoa*, *Anchovia* ou *Engraulis*. O clado formado por *Cetengraulis* e *Jurengraulis* apresenta alto valor de suporte (86%) com sinapomorfias relacionadas a morfologia das maxilas superior e inferior, suspensório, crânio, arcos branquiais e padrão geral do corpo.

O clado 72, citado anteriormente, inclui espécies dos gêneros *Amazonsprattus*, *Anchoa*, *Anchovia* e *Anchoviella* e é formado pelo agrupamento dos cladogramas 71 e 78. O clado 78 inclui *Anchoviella perfasciata*, espécie tipo do gênero *Anchoviella*, e as congêneres *Anchoviella elongata* e *Anchoviella lepidentostole*, espécies marinhas do gênero que ocorrem no Oceano Atlântico. Esse clado foi corroborado no presente estudo com valor mediano de suporte de Bremer de 58%. com base em semelhanças morfológicas relacionadas ao

suspensório e arcos branquiais. Pelo agrupamento incluir a espécie tipo de *Anchoviella*, de acordo com a topologia obtida, o gênero deve ser restrito apenas a essas espécies.

O clado 71 é formado por *Anchoa tricolor*, como táxon mais derivado e o clado 70 é formado pelos cladogramas 69 e 73, esse último sendo o agrupamento formado por *Anchovia clupeoides* e *Anchovia macrolepidota*. No presente estudo apenas o gênero *Anchovia* foi corroborado como monofilético em Engraulinae. Esse clado apresenta sinapomorfias relacionadas a morfologia das maxilas superior e inferior, arcos branquiais e vértebras. Bloom & Lovejoy (2012) não corroboraram *Anchovia* como gênero monofilético, mas encontraram *Anchovia clupeoides* e *Anchovia macrolepidota* formando um clado monofilético. Bloom & Lovejoy (2012), incluíram ainda em seu estudo *Anchovia surinamensis*, táxon que não está proximalmente relacionado ao clado formado por *Anchovia clupeoides* e *Anchovia macrolepidota*, e portanto, o gênero não foi corroborado como monofilético no estudo.

O clado 69 inclui espécies de *Amazonsprattus* e *Anchoviella*. Como o clado 78, mencionado anteriormente, inclui a espécie tipo do gênero *Anchoviella*, as espécies de *Anchoviella* incluídas no clado 69 não são corroboradas como pertencentes ao gênero. As espécies de *Anchoviella* incluídas no clado 69 são as que ocorrem no Oceano Pacífico, *Anchoviella analis* e *Anchoviella balboae* e, as demais espécies que ocorrem no Oceano Atlântico, *Anchoviella brevirostris* e *Anchoviella cayenensis*, exceto as que foram incluídas no clado 78, e as espécies dulcícolas, *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella guianensis*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga*, *Anchoviella manamensis* e *Anchoviella vaillanti*.

Ainda com relação ao clado 69 um clado interno (clado 65), inclui quase todas as espécies dulcícolas de *Anchoviella*, exceto *Anchoviella vaillanti*. *Anchoviella cayenensis*, espécie de hábito marinho, também está incluída neste clado. Ainda assim, é interessante notar que o clado 65 inclui sete espécies, *Amazonsprattus scintilla* e outras cinco espécies dulcícolas de *Anchoviella*.

Bloom & Lovejoy (2012) obtiveram alto suporte no clado formado por *Anchoviella alleni*, *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella guianensis* e espécies dulcícolas de *Anchoviella* não descritas. *Anchoviella alleni* foi considerada sinônimo júnior de *Anchoviella guianensis* no presente estudo e, portanto, não foi analisada. Foi obtido no presente estudo o agrupamento entre *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella manamensis* e *Anchoviella guianensis*. *Anchoviella cayenensis* é a única espécie marinha do clado, as demais ocorrendo em água doce. O resultado obtido, portanto, indica maior relação de

parentesco entre as espécies dulcícolas de *Anchoviella*, corroborando o resultado obtido por Bloom & Lovejoy (2012). Ainda, com relação a *Anchoviella vaillanti*, espécie dulcícola do Rio São Francisco, o resultado obtido no presente estudo revela menor relação de parentesco entre o táxon e as demais espécies dulcícolas do gênero, que ocorrem nas bacias Amazônica, do Rio Orinoco e do Rio Essequibo.

O clado 64 formado por *Amazonsprattus scintilla* e *Anchoviella juruasanga* apresenta *Anchoviella jamesi* como grupo irmão. Esse clado apresenta um alto valor de suporte de Bremer (92%) com sinapomorfias relacionadas a morfologia da maxila superior, arco hióide e padrão geral do corpo. *Amazonsprattus scintilla* foi incluída em Engraulidae em sua descrição original (Roberts, 1984), entretanto, este autor sugere a espécie como um provável Clupeidae pedomórfico. Lavoué *et al.* (2010) incluíram *Amazonsprattus scintilla* em sua análise, corroborando a inclusão da espécie em Engraulinae e citando o táxon como grupo-irmão do clado formado pelas "manjubas do novo mundo". Bloom & Lovejoy (2012) obtiveram maior relação de parentesco ente *Amazonsprattus scintilla* e *Anchoviella* sp.. No presente estudo, *Amazonsprattus scintilla* é considerada grupo irmão de *Anchoviella juruasanga*. Esse agrupamento apresenta um alto valor de suporte de Bremer (100%) e sinapomorfias relacionadas a morfologia da maxila superior, suspensório e arcos branquiais. Lavoué *et al.* (2010) citam ainda como a pouca quantidade de informação sobre a evolução de caracteres nos Clupeiformes amplia a dificuldade sobre inferência de hipóteses do posicionamento filogenético de táxons que apresentam processos de miniaturização.

4.3. Nova proposta classificatória

A hipótese filogenética obtida revelou Engraulinae *sensu* Grande & Nelson (1985) e Engraulini *sensu* Grande & Nelson (1985), bem como alguns táxons internos em Engraulinae como não monofiléticos. De acordo com os resultados da análise filogenética realizada neste estudo, uma nova classificação de Engraulinae é proposta (Figura 69). Nessa classificação, a relação de grupos irmãos entre Coiliidae *sensu* Grande & Nelson, 1985 e Engraulidae *sensu* Grande & Nelson, 1985, além do monofiletismo de Engraulidae são corroborados.



Figura 74. Nova proposta classificatória de acordo com a topologia obtida no presente estudo.

Em Engraulidae são reconhecidos dois clados, um deles representado apenas por *Pterengraulis atherinoides* e outro pelos clados incluídos na subfamília Engraulinae. *Pterengraulis atherinoides* foi incluído ainda em uma nova subfamília denominada Pterengraulinae. Engraulinae contém dois clados, um representado apenas por *Lycengraulis grossidens* e outro pelos clados incluídos na tribo Engraulini. *Lycengraulis grossidens* foi incluído em uma nova tribo denominada Lycengraulini.

A tribo Engraulini inclui '*Anchoa spinifer*' como táxon mais derivado, seguido do clado formado por *Cetengraulis edentulus* e *Jurengraulis juruensis*. Mais internamente *Anchoa compressa*, espécie tipo de *Anchoa*, é grupo irmão do clado que inclui a maior parte dos táxons analisados no presente estudo, dividido em dois grandes clados, o primeiro representado pelas espécies de *Anchoa*, *Engraulis*, *Stolephorus* e *Encrasicholina* e o segundo pelas espécies de *Amazonsprattus*, *Anchoa*, *Anchovia* e *Anchoviella*.

O primeiro grande clado inclui '*Anchoa januaria*' como táxon mais derivado, seguido de '*Anchoa marinii*'. O clado interno a esses dois gêneros é representado por dois clados secundários, um deles incluindo três espécies de '*Anchoa*' (*Anchoa lamprotaenia*, '*Anchoa*' *exigua* e '*Anchoa*' *filifera*). O segundo clado interno, denominado “grupo *Stolephorus*”, é representado por espécies de *Anchoa*, *Engraulis*, *Stolephorus* e *Encrasicholina*. Nesse clado estão presentes as espécies tipo de *Engraulis*, *Stolephorus* e *Encrasicholina*.

O segundo grande clado formado por espécies de *Amazonsprattus*, *Anchoa*, *Anchovia* e *Anchoviella*, é representado por dois clados em sua base. O primeiro inclui três espécies do gênero *Anchoviella* (*A. elongata*, *A. lepidentostole* e *A. perfasciata*). *A. perfasciata* é a espécie tipo do gênero e, portanto, apenas essas espécies são consideradas como pertencentes a *Anchoviella* na presente proposta classificatória. O segundo clado inclui '*Anchoa tricolor*' como táxon mais derivado, grupo irmão dos demais táxons incluídos mais internamente na topologia obtida. Nesses táxons mais internos, estão incluídos o clado representado por duas espécies de *Anchovia*, contendo a espécie tipo do gênero, *A. macrolepidota* e outro representado por espécies de *Amazonsprattus* e *Anchoviella*. Esse último agrupamento é denominado de grupo '*Anchoviella*' *guianensis*.

De acordo com a topologia obtida, portanto, *Amazonsprattus scintilla* fica incluído no grupo '*Anchoviella*' *guianensis*; *Anchoa* fica restrito à espécie tipo do gênero, *Anchoa compressa*; *Anchovia* é reconhecido como monofilético e *Anchoviella* fica restrito ao clado formado por *A. elongata*, *A. lepidentostole* e *A. perfasciata*. *Cetengraulis*, *Jurengraulis*, *Lycengraulis* e *Pterengraulis* têm suas relações definidas. As espécies atualmente incluídas em *Anchoa*, *Anchoviella*, *Encrasicholina*, *Engraulis* e *Stolephorus*, indicadas entre aspas na Figura 69 necessitam de revisão taxonômica, assim como as espécies do clado denominado “grupo *Stolephorus*”, que necessitam de um estudo mais aprofundado de suas relações filogenéticas.

5. Referência bibliográficas

- Allen, G.R. & Robertson, D.R. 1994. **Fishes of the tropical eastern Pacific**. Bathurst, Crawford House. 332 p.
- Amorin, D.S. 1997. **Elementos Básicos de Sistemática Filogenética**. 2.ed. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Entomologia & Holos Editora. 158 p.
- Angulo, A.; Garita-Alvarado, C.A.; Bussing, W.A. & López, M.I. 2013. Annotated checklist of the freshwater fishes of continental and insular Costa Rica: additions and nomenclatural revisions. **Check List**, 9 (5): 987-1019.
- Barbieri, E.; Mendonça, J.T. & Paes, E.T. 2007. Ocorrência de espécies exóticas na comunidade do Jairé no Rio Ribeira de Iguape. **Estudos de Biologia: Ambiente e Diversidade**, 29 (68/69): 269-276.
- Bazzoli, N.; Sato, Y.; Santos, J.E.; Cruz, A.M.G.; Cangussu, L.C.V. ; Pimenta, R.S. & Ribeiro, V.M.A. 1997. Biologia reprodutiva de quatro espécies de peixes forrageiros da represa de Três Marias, MG. **Bios**, 5 (5): 17-28.
- Bendazoli, A. & Rosse-Wongtschowski, C.L.D.B. 1990. **A manjuba no Rio Ribeira de Iguape: biologia, comportamento e avaliação do estoque**. São Paulo, IBAMA/IOUSP/IP-SAA/SEMA. 196 p.
- Bloom, D.D. & Lovejoy, N.R. 2012. Molecular phylogenetics reveals a pattern of biome conservatism in New World anchovies (family Engraulidae). **Journal of Evolutionary Biology**, 25: 701-715.
- Böhlke, E.B. 1984. **Catalog of type specimens in the ichthyological collection of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**. Philadelphia, Academy of Natural Sciences, 216p. (Special Publication, 14)
- Boeseman, M. 1963. Notes on new or rare marine fishes from Surinam. **Zoologische Mededelingen**, 38 (18): 295-301.
- Bremer, K. 1994. **Asteraceae. Cladistics and Classification**. Portland, Timber Press. 752 p.

Britski, H.; Sato, Y. & Rosa, A.B.S. 1984. **Manual de identificação de peixes da região de Três Marias (com chave de identificação para os peixes da Bacia do Rio São Francisco)**. Brasília, Coordenação de Publicações da Companhia de Desenvolvimento do Vale de São Francisco, Divisão de Piscicultura e Pesca. 143 p.

Bussing, W.A. & López S, M.I. 1994. Demersal and pelagic inshore fishes of the Pacific coast of lower central America. An illustrated guide. **Revista de Biologia Tropical**, Costa Rica, (Special Publication): 1-164.

Camara, J.J.C.; Cergole, M.C.; Campos, E.C. & Barbieri, G. 2001. Estrutura Populacional, Crescimento, Mortalidade e Taxa de Exploração do Estoque de Manjuba, *Anchoviella lepidentostole* (Pisces, Engraulidae), do rio Ribeira de Iguape, sudeste do Estado de São Paulo, Brasil, durante o período de 1993 a 1996. **Boletim do Instituto de Pesca**, 27 (2): 219-230.

Camargo, M. & Isaac, V. 2001. Os peixes estuarinos da região norte do Brasil: lista de espécies e considerações sobre sua distribuição geográfica. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Nova Série, Zoologia**, 17 (2): 133-157.

Campos, A.A. 1942. Contribuição ao estudo dos Clupeóides das Aguas brasileiras. **Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo**, (3): 185-218.

Cavalcanti-Filho, W.G.; de Lucena, P.E.U.; Cardoso, F.R.S.; Brito, C.S.F.; Albuquerque, W.F.; Leal, S.H.B.S. & Sales, L.T. 2009. Pesca, beneficiamento e comercialização da manjuba na região de Parnaíba-Piauí. **Revista Brasileira de Engenharia de Pesca**, 4 (1): 134-143.

Carvalho, J.P. 1950. *Anchoviella hildebrandi* n. sp. Engraulídeo do Rio Paraguaçu -- Bahia. **Boletim do Instituto Paulista Oceanografia**, 1 (2): 77-81.

Carvalho, J.P. 1951. Engraulídeos Brasileiros do Gênero *Anchoviella*. **Boletim do Instituto Paulista de Oceanografia**, 2 (1): 41-68.

Castro-Aguirre, J.L.; Espinosa Pérez, H. & Schmitter-Soto, J.J. 1999. **Ictiofauna estuarino-Lagunar y vicaria de México**. Cidade do México, Colección Textos Politécnicos, 711 p. (Serie Biotecnologías).

Castro, R.M.C. & Castro, M.M.C. 1987. Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia** 3 (1): 25-32.

Cervigón, F. 1966. **Los peces marinos de Venezuela**. Caracas, Fundación Científica Los Roques, Estacion de Investigaciones Marihas de Margarita. 951 p.

Cervigón, F. 1980. **Ictiología marina. Con atención especial a la fauna del Continente Americano, 1**. Caracas, Impresión Editorial Arte. 360 p.

Cervigón, F. 1982a. La ictiofauna estuarina del Caño Manamo y areas adyacentes. *In*: Novoa, R.D. **Los recursos pesqueros del Rio Orinoco y su explotacion**. Caracas, Corporación Venezolana de Guayana, Division de Desarrollo Agrícola. p. 205-260.

Cervigón, F. 1982b. Los peces marinos de Venezuela. Complemento V. **Contribuciones Científicas, Universidad de Oriente, Nucleo de Nueva Esparta**, 1-15.

Cervigón, F. 1986. Los peces marinos de Venezuela. Complemento VI. **Contribuciones Científicas, Universidad de Oriente, Nucleo de Nueva Esparta**, 7: 1-25.

Cervigón, F. 1987. Las especies del genero *Anchoviella* de Venezuela (Pisces: Engraulidae). **Contribuciones Científicas, Escuela de Ciencias ADD**, 14: 1-32.

Cervigón, F. 1991. **Los peces marinos de Venezuela**. Caracas, Fundación Científica Los Roques. v. 1, 425p.

Cervigón, F. 1992. Tiburones, Peces batoideos y Peces óseos. *In*: Cervigón, F. **Fichas FAO de identificación de especies para los fines de la pesca. Guía de campo de las especies comerciales marinas y de aguas salobres de la costa septentrional de Sur América**. Rome, FAO. p. 163-456.

Cervigón, F. 1993. **Los peces marinos de Venezuela**. Caracas, Fundación Científica Los Roques. v. 2, 499 p.

Cervigón, F. 1994. **Los peces marinos de Venezuela**. Caracas, Fundación Científica Los Roques. v. 3, 295 p.

Cervigón, F. 1996. **Los peces marinos de Venezuela**. Caracas, Fundación Científica Los

Roques. v. 4, 255 p.

Cervigón, F. & Alcalá, A. 1999. **Los peces marinos de Venezuela. Tiburones y rayas.** Caracas, Fundacion Museo del Mar. v. 5, 230 p.

Chaves, P.T. & Vendel, A.L. 2008. Análise comparativa da alimentação de peixes (Teleostei) entre ambientes de marisma e de manguezal num estuário do sul do Brasil (Baía de Guaratuba, Paraná). **Revista Brasileira de Zoologia**, 25 (1): 10-15.

Dahl, G. 1971. **Los peces del norte de Colombia.** Bogota, Inderena. 391 p.

Daly, R.J. 1970. Systematics of southern Florida anchovies (Pisces: Engraulidae). **Bulletin of Marine Science**, 20 (1): 70-104

De La Cruz Agüero, J.; M.A. Martínez, Gómez, V.M.C. & De La Cruz Agüero, G. 1997. **Catálogo de los peces marinos de Baja California Sur.** Cidade de México, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 346 p.

De Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, 7: 367-394.

Di Dario, F. 1999. **Filogenia de Pristigasteroidea (Teleostei, Clupeomorpha).** Dissertação de mestrado. Departamento de Zoologia, Universidade de São Paulo. 217 p.

Di Dario, F. 2002. Evidence supporting a sister-group relationship between Clupeoidea and Engrauloidea (Clupeomorpha). **Copeia**, (2): 496-503.

Di Dario, F. 2004. Homology between the *recessus lateralis* and cephalic sensory canals, with the proposition of additional synapomorphies for the Clupeiformes and the Clupeoidei. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 141: 257-270.

Di Dario, F. 2005. **Relações filogenéticas entre os grandes grupos de Clupeomorpha e suas possíveis relações com Ostariophysii.** Tese de Doutorado. Departamento de Zoologia, Universidade de São Paulo. 629 p.

Di Dario, F. 2009. Chirocentrids as engrauloids: evidence from suspensorium, branchial arches, and infraorbital bones (Teleostei, Clupeomorpha). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 156: 363-383.

Eigenmann, R.S. 1910. Catalogue and bibliography of the freshwater fishes of the Americas south of tropic of Cancer. *In: Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia, 1896-1899*, Princeton, NJ, The University. v.3, pt. 2, 451p.

Eigenmann, C.H. 1912. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species, and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 5 (1): 1-578.

Eigenmann, C.H. & Allen, W.R. 1942. **Fishes of Western South America. I. The intercordilleran and Amazonian lowlands of Peru. II.- The high pampas of Peru, Bolivia, and northern Chile. With a revision of the Peruvian Gymnotidae, and of the genus *Orestias***. Lexington, University of Kentucky. 494 p.

Eigenmann, C.H. & Eigenmann, R.S. 1891. A catalogue of the fresh-water fishes of South America. *Proceedings of the United States National Museum*, 14 (842): 1-81.

FAO. 2015. *Engraulis ringens* (Jenyns, 1842). **Species fact sheets**. Disponível em <<http://www.fao.org/fishery/species/2917/en>>. Acesso em 11 de outubro de 2015.

Farris, J.S. 1969. A successive approximations approach to caharacter weighting. *Systematics Zoology*, 18: 374-385.

Figueiredo, J.L. & Menezes, N.A. 1978. **Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. Teleostei (1)**. São Paulo, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. 110 p.

Fernandes-Júnior, L.; Sato, Y.; Rizzo, E. & Bazzoli, N. 1995. Estudo hidrológico e histoquímico da ovogênese da manjuba *Anchoviella vaillanti* (Steindachner, 1908) (Pisces: Engraulidae) da represa de Três Marias, MG. *In: Encontro Anual de Aquicultura de Minas Gerais*. Passos, 1995. 42 p.

Fowler, H.W. 1911. Notes on clupeoid fishes. *Proceedings of the Academy of Natural Science Philadelphia*, 63: 204-221.

Fowler, H.W. 1931. Fishes obtained by the Barber Asphalt Company in Trinidad and Venezuela in 1930. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 83: 391-410.

Fowler, H.W. 1940. Zoological results of the second Bolivian expedition for the Academy of

-
- Natural Sciences of Philadelphia, 1936-1937. Part I. The fishes. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 92: 43-103.
- Fowler, H.W. 1941. A collection of fresh-water fishes obtained in eastern Brazil by Dr. Rodolpho von Ihering. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 93: 123-199.
- Fowler, H.W. 1948. Os peixes de água doce do Brasil. **Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo**, 6: 1-204.
- Fowler, H.W. 1973. A catalog of world fishes. **Quarterly Journal of the Taiwan Museum**, 26 (1/2): 1-111.
- Fink, W.L. & Weitzman, S.H. 1974. The so-called cheirodontin fishes of Central America, with descriptions of two new species (Pisces: Characidae). **Smithsonian Contributions to Zoology**, (172): 1-46.
- Giamas, M.T.D.; Santos, L.E.; Vermulm Jr., H. & Souza, J.N. 1988. Correlação da fluviometria e de alguns fatores climáticos sobre a produção pesqueira de *Anchoviella lepidentostole* (Fowler, 1911) (Teleostei, Engraulidae), no Rio Ribeira de Iguape, São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 4 (4): 251-258.
- Gilbert, C.R. & Kelso, D.P. 1971. Fishes of the Tortuguero area, Caribbean Costa Rica. **Bulletin of the Florida State Museum**, 16 (1): 1-54.
- Ginciene, E.R. 1998. Ordenamento pesqueiro da manjuba *Anchoviella lepidentostole* (Fowler, 1911) em área de proteção ambiental (APA) Cananéia/Iguape/Peruíbe, sudeste do estado de São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca**, 25: 1-15.
- Goloboff, P.A. 2003. Parsimony, likelihood, and simplicity. **Cladistics**, 19: 91-103.
- Goloboff, P.; Farris, S. & Nixon, K. 2000. **TNT: Tree analysis using New Technology**. versão Beta. Disponível em < <http://www.cladistics.com/aboutTNT.html>>. Acesso em 09 de setembro de 2014.
- Girard, C.F. 1858. Notes upon various new genera and new species of fishes, in the museum of the Smithsonian Institution, and collected in connection with the United States and Mexican boundary survey: Major William Emory, Commissioner. **Proceedings of the**

Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 10: 167-171.

Grande, L. 1985. Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 181: 231-372.

Grande, L. & Nelson, G. 1985. Interrelationships of fossil and recent anchovies (Teleostei: Engrauloidea) and description of a new species from the Miocene of Cyprus. **American Museum Novitates**, 2826: 1-16.

Greenfield, D.W. & J.E. Thomerson. 1997. **Fishes of the continental waters of Belize**. Gainesville, University Press of Florida. 311 p.

Günther, A.C.L.G. 1868. Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Physostomi, containing the families Heteropygii, Cyprinidae, Gonorhynchidae, Hyodontidae, Osteoglossidae, Clupeidae,...Halosauridae, in the collection of the British Museum. **Catalogue of the fishes in the British Museum**, 7: 1-512.

Hennig, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Urbana, University of Illinois Press. 280 p.

Hildebrand, S.F. 1925. Fishes of the Republic of El Salvador, Central America. **Bulletin of the Bureau of Fisheries**, 41 (985): 237-287.

Hildebrand, S.F. 1941. An annotated list of salt and brackish water fishes, with a new name for a menhaden, found in North Carolina since the publication of "The Fishes of North Carolina" by Hugh M. Smith in 1907. **Copeia**, (4): 220-232.

Hildebrand, S.F. 1943. A review of the American anchovies (family Engraulidae). **Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection of Yale University**, 8 (2): 1-165.

Hildebrand, S.F. 1964. **Fishes of the Western North Atlantic, part. 3**. New Haven, Sears Foundation for Marine Research, New Haven Memoir 1. 630 p.

Hildebrand, S.F. & Carvalho, J. de P. 1948. Notes on some Brazilian anchovies (family Engraulidae) with descriptions of four new species. **Copeia**, (4): 285-296.

Howell Rivero, L. 1938. List of the fishes, types of Poey, in the Museum of Comparative Zoölogy. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 82 (3): 169-227.

-
- Ibarra, M. & Stewart, D.J. 1987. Catalogue of type specimens of Recent fishes in Field Museum of Natural History. **Fieldiana Zoology (New Series)**, 35: 1-112.
- Ihering, R. von. 1930. As sardinhas e manjubas brasileiras: seu valor econômico e noções de systematica. **Revista de Industria Animal**, 1 (3): 221-234.
- Goloboff, P.A. 2008. Calculating SPR-distances between trees. **Cladistics**, 24: 591-597.
- Goloboff, P.A. 2013. Extended implied weighting. **Cladistics**, 30: 260-272.
- Jordan, D.S.; Evermann, B.W. & Clark, H.W. 1930. **Check list of the fishes and fishlike vertebrates of North and Middle America north of the northern boundary of Venezuela and Colombia**. Washington D.C. 670 p. (Report of the United States Commissioner of Fisheries).
- Jordan, D.S. 1885. **A catalogue of the fishes known to inhabit the waters of North America, north of the Tropic of Cancer, with notes on species discovered in 1883 and 1884**. Report of the United States Fish Commission, 13: 789-973, 1887. [Doc. No. 94.; also as separate, 1885, pp. 1-185.]
- Jordan, D.S. & Thompson, J.C. 1905. The fish fauna of the Tortugas Archipelago. **Bulletin of the Bureau of Fisheries**, 24: 229-256
- Jordan, D.S. & Seale, A. 1925. Analysis of the genera of anchovies or Engraulidae. **Copeia**, 141: 27-32.
- Jordan, D.S. & Seale, A. 1926. Review of the Engraulidae, with descriptions of new and rare species. **Bulletin of Museum of Comparative Zoology**, 67 (11): 353-418.
- Kitching, I.J.; Forey, P.L.; Humphries, C.J. & Williams, D.M. 1998. **Cladistics, the teory and practice of parsimony analysis**. 2. ed. Oxford, Oxford University Press. 228 p. (The Systematics Association Publication, n. 11).
- Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. 2003. Family Engraulididae. *In*: Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. **Check List of Freshwater Fishes of South and Central America**. Porto Alegre, Edipucrs. p. 39-42.

Lavoué, S.; Masaki, M. & Kenji, S. 2007. Phylogenetic relationships among anchovies, sardines, herrings and their relatives (Clupeiformes), inferred from whole mitogenome sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 43: 1096-1105.

Lavoué, S.; Masaki, M. & Mutsumi, N. 2010. Mitochondrial phylogenomics of anchovies (family Engraulidae) and recurrent origins of pronounced miniaturization in the order Clupeiformes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 56: 480-485.

Lavoué, S.; Miya, M.; Musikasinthorn, P.; Chen, W. & Nishida, M. 2013. Mitogenomic evidence for an Indo-West Pacific origin of the Clupeoidei (Teleostei: Clupeiformes). **Plos One**, 8 (2): 1-15.

Loeb, M.V. 2009. **Revisão taxonômica das espécies do gênero *Anchoviella* Fowler, 1911 (Clupeiformes, Engraulidae) das bacias Amazônica e do São Francisco**. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. 98 p.

Loeb, M.V. 2012. A new species of *Anchoviella* Fowler, 1911 (Clupeiformes: Engraulidae) from the Amazon basin, Brazil. **Neotropical Ichthyology**, 10 (1): 13-18.

Loeb, M.V. 2014. Engraulidae. *In*: Queiroz, L.J.; Torrente-Vilara, G.; Ohara, W.M.; Pires, T.H.S.; Zuanon, J. & Doria, C.R.C. **Peixes do rio Madeira**. Porto Velho, Santo Antônio Energia. v. 1, p. 89-99.

Loeb, M.V. & Figueiredo, J.L. 2014. Redescription of the freshwater anchovy *Anchoviella vaillanti* (Steindachner, 1908) (Clupeiformes: Engraulidae) with notes on the distribution of estuarine congeners in the Rio São Francisco basin, Brazil. **Arquivos de Zoologia**, São Paulo, 45: 33-40.

Loeb, M.V. & Menezes, N.A. 2015. Taxonomic status of *Engraulis nattereri* Steindachner, 1880 (Osteichthyes: Clupeiformes: Engraulidae). **Zootaxa**, 3941 (2): 299-300.

Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2014. **Mesquite**: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.01. Disponível em <<http://mesquiteproject.org>>. Acesso em 09 de setembro de 2014.

Matamoros, W.A.; Schaefer, J.F. & Kreiser, B.R. 2009. Annotated checklist of the freshwater fishes of continental and insular Honduras. **Zootaxa**, 2307: 1-38.

-
- McEachran, J.D. & Fechhelm, J.D. 1998. **Fishes of the Gulf of Mexico**. Volume 1. Myxiniformes to Gasterosteiformes. Austin, University of Texas Press. 1112 p.
- Meek, S.E. & Hildebrand, S.F. 1923. The marine fishes of Panama. Part I. **Publications. Field Museum of Natural History, Zoological Series**, 15: 1-330, Pls. 1-24.
- Menezes, N.A. 1974. Current status of Joao de Paiva Carvalho's fish types. **Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia**, 27 (16): 215-217.
- Menezes, N.A. & Figueiredo, J.L. 2003. Familia Engraulididae. *In*: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. **Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil**. São Paulo, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. p. 38-40.
- Mendonça, J.T. & Sobrinho, R.P. 2013. Management of fishing of the Broadband anchovy (*Anchoiella lepidentostole*) (Fowler, 1911), in south São Paulo State, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 73 (4): 691-697.
- Miller, R.R. 1945. *Anchoiella analis*, a new engraulid fish from the west coast of Mexico. **Journal of the Washington Academy of Sciences**, 35 (8): 265-267.
- Miller, R.R. 1960. Variation, distribution, and ecology of *Anchoiella analis* an engraulid fish from the Pacific slope of Mexico. **Copeia**, 3: 250-253.
- Myers, G.S. 1940. The neotropical anchovies of the genus *Amplova*. **Proceedings of the California Academy of Science**, 23 (29): 437-442.
- Nelson, G.J. 1967. Epibranchial organs in lower teleostean fishes. **Journal of Zoology (London)**, 153: 71-89.
- Nelson, G.J. 1970. The hyobranchial apparatus of teleostean fishes of the families Engraulidae and Chirocentridae. **American Museum Novitates**, 2410: 1-30
- Nelson, G.J. 1983. *Anchoa argentivittata*, with notes on other Eastern Pacific Anchovies and the Indo-Pacific Genus *Encrasicholina*. **Copeia**, 1: 48-54.
- Nelson, G.J. 1984. Notes on the rostral organ of anchovies (Family Engraulidae). **Japanese Journal of Ichthyology**, 31 (1): 86-87.
- Nelson, J.S. 2006. **Fishes of the World**. 4. ed. Hoboken, John Wiley & Sons. 601 p.

Nelson, G.J. & Platnick, N.I. 1991. Three-taxon statements: a more precise use of parsimony? **Cladistics**, 7: 351–366.

Nelson, J.S.; Crossman, E.J.; Espinosa Pérez, H.; Findley, L.T.; Gilbert, C.R.; Lea, R.N. & Williams, J.D. 2004. **Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and Mexico**. 6.ed. Bethesda, MD, American Fisheries Society. 386 p. (Special Publication, 29).

Nizinski, M.S. & Munroe, T.A. 2003. Engraulidae. *In*: Carpenter, K.E. **The living marine resources of the Western Central Atlantic**. Volume 2. Bony fishes part 1 (Acipenseridae to Grammatidae). Rome, FAO. p. 764-794. (FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication No. 5).

Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. 1993. On outgroups. **Cladistics**, 9: 413-426.

Nixon, K. C. 1999-2002. **WinClada**. Versão 1.0000. Disponível em <<http://www.cladistics.com/aboutWinc.htm>>. Acesso em 09 de outubro de 2014.

Nomura, H. 1962. "Manjuba" or anchovy fishery of southern Brazil. **Commercial Fisheries Review**, 24 (7): 54-55.

Nomura, H. & Menezes, N.A. 1964. Peixes marinhos. *In*: Vanzolini, P.E. **História natural dos organismos aquáticos do Brasil**. São Paulo, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo. p. 343-385.

Norman, J.R. 1957. **A draft synopsis of the orders, families and genera of recent fishes and fish-like vertebrates (excluding Ostariophysi, Scleropagei, Ammodytidae and a few other families, notably Centrachidae, Percidae and Cichlidae) covering literature up to 1938, and, as far as it was available to the author, from 1939 to 1944**. London, British Museum of Natural History. (Formally published in 1966).

Ortega, H. & R.P. Vari. 1986. Annotated checklist of the freshwater fishes of Peru. **Smithsonian Contributions to Zoology**, 437: 1-25.

Page, L. M. ; Espinosa-Pérez, H.; Findley, L.D.; Gilbert, C.R.; Lea, R.N.; Mandrak, N.E.; Mayden, R.L. & Nelson, J.S. 2013. **Common and scientific names of fishes from the**

-
- United States, Canada, and Mexico.** 7. ed. Bethesda, MD, American Fisheries Society. 243p. (Special Publication, 34).
- Pearson, N.E. 1924. The fishes of the eastern slope of the Andes. I. The fishes of the Rio Beni basin, Bolivia, collected by the Mulford expedition. **Indiana University Studies**, 11 (64): 1-83.
- Planquette, P.; Keith, P. & Le Bail, P-Y. 1996. **Atlas des poissons d'eau douce de Guyane.** Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle, Ministère de l'Environnement. v. 1, 431p.
- Poey, F. 1860. *Engraulius per fasciatus*. In: **Memorias sobre la historia natural de la Isla de Cuba, acompañadas de sumarios Latinos y extractos en Francés.** La Habana. Habana, Imprenta de la Viuda de Barcina. Tomo 2, p. 312-314. [1856-1858 *cf.* a obra]
- Puyo, J. 1945. Les poissons du genre *Stolephorus* de la Guyane française. **Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse**, 80: 100-107.
- Puyo, J. 1949. **Poissons de la Guyane Française. Faune De L'Empire Français, XII.** Paris, Office de la Recherche Scientifique Outre-Mer. 280 p.
- Robins, C.R. & Ray, G.C. 1986. **A field guide to Atlantic coast fishes of North America.** Boston, The Peterson Field Guide Series. 354 p.
- Ribeiro, A.M. 1908. Peixes da Ribeira. Resultados de excursão do Sr. Ricardo Krone, membro correspondente do Museu Nacional do Rio de Janeiro. **Kosmos**, 5 (2): 5 unnum. pp.
- Roberts, T.R. 1984. *Amazonsprattus scintilla*, new genus and species from the Rio Negro, Brazil, the smallest known clupeomorph fish. **Proceedings of the California Academy of Sciences**, 43 (20): 317-321.
- Saldanha, I.R.R. 2005. **Espaços, recursos e conhecimento tradicional dos pescadores de manjuba (*Anchoviella lepidentostole*) em Iguape/SP.** Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo. 179 p.
- Santos, E. 1952. **Nossos peixes marinhos (vida e costumes dos peixes do Brasil).** Belo Horizonte, Itatiaia Editora. 267p.
- Schultz, L.P. 1949. A further contribution to the ichthyology of Venezuela. **Proceedings of**

the **United States National Museum**, 99 (3235): 1-211.

Silva, A.C.G.; Severi, W. & Castro, M.F. 2010. Morphological development of *Anchoviella vaillanti* (Steindachner, 1908) (Clupeiformes: Engraulidae) larvae and early juveniles. **Neotropical Ichthyology**, 8 (4): 805-812.

Silva, A.C.G. 2010. **Caracterização do desenvolvimento ontogenético inicial de *Anchoviella vaillanti* (Steindachner, 1908)**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal Rural de Pernambuco. 477 p.

Silva, M.A. & Araújo, F.G. 2000. Distribution and relative abundance of anchovies (Clupeiformes - Engraulidae) in the Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 43 (4): 1-7.

Starks, E.C. 1913. **The fishes of the Stanford expedition to Brazil**. Stanford, Stanford University Publications, University Series. 77 p.

Steindachner, F. 1880. Ichthyologische Beiträge (VIII). *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, Wien, 70: 119-190.

Steindachner, F. 1908. Über drei neue Characinen und drei Siluroiden aus dem Stromgebiete des Amazonas innerhalb Brasilien. **Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien**, 45(6): 61-69.

Swain, J. & Meek, S.E. 1884. Notes on a collection of anchovies from Havana and Key West, with an account of a new species (*Stolephorus eurystole*) from Woods Hole, Mass. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 36: 34-36.

Taylor, W.R. & Van Dyke, G.C. 1985. Revised Procedures for Staining and Clearing Small Fishes and Other Vertebrates for Bone and Cartilage. **Cybium**, 9 (2): 107-119.

Warburton, K. 1978. Community structure, abundance and diversity in a Mexican coastal lagoon system. **Estuarine and Coastal Marine Science**, 7: 497-519.

Warburton, K. 1979. Growth and reproduction of some important species of fish in a Mexican coastal lagoon system. **Journal of Fish Biology**, 14: 449-464.

Weitzman, S.H. 1974. Osteology and evolutionary relationships of the Sternoptychidae, with a new classification of stomiatooid families. **Bulletin of American Museum of Natural History**, 153 (3): 327-478.

Whitehead, P.J.P. 1970. The clupeoid fishes described by Steindachner. **Bulletin of the British Museum, Natural History**, 20 (1): 29-31.

Whitehead, P.J.P. 1973. The clupeoid fishes of the Guianas. **Bulletin of the British Museum, Natural History**, 5 (1): 148-149.

Whitehead, P.J.P.; Nelson, G.J. & Wongratana, T. 1988. **Clupeoid fishes of the world (suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catálogo of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings. Part 2 - Engraulididae.** Rome, FAO. p. 305-579. (FAO Fish Synopsis n. 125, v.7, pt. 2)

Whitehead, P.J.P. & Teugels, G.G. 1985. The West African pygmy herring *Sierrathrissa leonensis*: general features, visceral anatomy, and osteology. **American Museum Novitates**, 2835: 1-44.

Whitehead, P.J.P. & Rodriguez-Sanchez, R. 1995. Engraulidae; *In*: Fischer, W.; Krupp, F.; Schneider, W.; Sommer, C.; Carpenter K.E. & Niem, V. (Eds.). **Guia FAO para Identificación de Especies para lo Fines de la Pesca. Pacifico Centro-Oriental.** Rome, FAO. p. 1067-1087.

Wiley, E. O. 1981. **The theory and practice of phylogenetic systematics.** New York, John Wiley & Sons Inc. 439 p.

Wiley, E.O.; Siegel-Causey, D.; Brooks, D.R. & Funk, V.A. 1991. **The Compleat Cladist: A primer of phylogenetic procedures.** Kansas, University of Kansas, Museum of Natural History. (Special Publication, 19).

Apêndice 1. Lista de material analisado

Os exemplares analisados durante o estudo das relações filogenéticas de Engraulinae estão listados a seguir, organizados por grupo interno, grupo externo, e em ordem alfabética de gêneros e espécies. Para cada lote, aparece o número de registro, o número de exemplares e o comprimento padrão (CP) do menor e maior exemplar. Os exemplares estão devidamente indicados conforme sua preparação: preservados em álcool (alc) ou diafanizados (cs).

Grupo interno: *Amazonsprattus scintilla*. ANSP 181134. *Anchoa compressa*. MCZ 26886, 1 ex. alc.; CAS 232635, 2 ex. C&S. *Anchoa exigua*. USNM 28120, 1 ex. alc.; USNM 119013, 1 ex. C&S. *Anchoa filifera*. ANSP 45080, 1 ex. alc.; USNM 170574, 1 ex. alc.; MZUSP 18528, 1 ex. C&S. *Anchoa januaria*. MZUSP 10630, 1 ex. C&S. *Anchoa lamprotaenia*. USNM 117661, 1 ex. alc.; MZUSP 11508, 1 ex. C&S. *Anchoa lyolepis*. USNM 143903, 1 ex. alc.; MZUSP 11476, 1 ex. C&S. *Anchoa marinii*. USNM 87786, 1 ex. alc.; MZUSP 11489, 1 ex. C&S. *Anchoa spinifer*. USNM 121777, 1 ex. alc.; MZUSP 11454, 1 ex. C&S. *Anchoa tricolor*. USNM 83165, 1 ex. alc.; MZUSP 11547, 1 ex. C&S. *Anchovia clupeioides*. USNM 121761, 1 ex. alc.; USNM 127552, 1 ex. alc.; MZUSP 11559, 1 ex. C&S. *Anchovia macrolepidota*. CAS 63731, 2 ex. C&S. *Anchoviella analis*. USNM 130857, 3 ex., 2 alc., 1 C&S. *Anchoviella balboae*. USNM 79576, 2 ex. C&S. *Anchoviella brevirostris*. MZUSP 11578, 1 ex. C&S. *Anchoviella carrikeri*. MZUSP 75538. *Anchoviella cayenensis*. MZUSP 11579. *Anchoviella elongata*. USNM 127607, 2 ex. C&S. *Anchoviella guianensis*. MZUSP 75601, 3 ex. C&S. *Anchoviella jamesi*. MZUSP 93485, 2 ex. C&S. *Anchoviella juruasanga*. USNM MZUSP 25539, 3 ex. C&S. *Anchoviella lepidentostole*. USNM 227282. *Anchoviella manamensis*. MZUSP 114024. *Anchoviella perfasciata*. USNM 127657, 2 ex. C&S. *Anchoviella vaillanti*. MZUSP 11578, 2 ex. C&S. *Cetengraulis edentulus*. MZUSP 11634, 1 ex. C&S. *Encrasicholina heteroloba*. MZUSP 68118, 1 ex. C&S. *Encrasicholina punctifer*. ANSP 68309. *Engraulis anchoita*. USNM 79576, 2 ex. C&S. *Engraulis encrasicolus*. USNM 198858, 2 ex. C&S. *Engraulis mordax*. CAS 26110, 1 ex. C&S. *Jurengraulis juruensis*. MZUSP 27858, 1 ex. C&S. *Lycengraulis grossidens*. ANSP 45079, 1 ex. alc.; MZUSP 51826, 1 ex. C&S. *Pterengraulis atherinoides*. MZUSP 18040, 1 ex. C&S.

Grupo externo: *Lycothyryssa crocodilus*. MZUSP 62482, 1 ex. C&S. *Setipinna melanochir*. MZUSP 64119, 1 ex. C&S. *Setipinna phasa*. USNM 305757, 1 ex. C&S. *Stolephorus commersonii*. USNM 138514. *Stolephorus indicus*. ANSP 1576, 1 alc.; MZUSP 63112, 2 ex. C&S. *Thryssa mystax*. 107938.

Apêndice 2. Matriz de caracteres filogenéticos

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Lycothrissa crocodilus</i>	1	0	0	1	1	?	?	1	0	1	1	1	0	-	2	2	0	0	2	0
<i>Thryssa hamiltoni</i>	1	1	0	1	1	?	?	1	1	2	1	1	0	-	2	2	0	0	2	0
<i>Thryssa mystax</i>	?	?	?	?	1	0	-	0	1	2	1	1	0	-	2	2	?	?	2	?
<i>Setipinna melanochir</i>	0	0	0	1	0	?	?	1	0	1	1	1	0	-	1	2	1	0	2	0
<i>Setipinna phasa</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	-	2	1	?	0	2	0
<i>Stolephorus commersonii</i>	?	?	?	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	-	?	1	?	?	1	0
<i>Stolephorus indicus</i>	1	?	1	0	1	?	?	1	1	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Encrasicholina heteroloba</i>	1	1	1	0	1	?	?	1	1	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Encrasicholina punctifer</i>	?	?	?	0	1	1	?	0	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Engraulis anchoita</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1
<i>Engraulis encrasicolus</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Engraulis mordax</i>	1	?	?	?	1	1	0	?	1	2	1	1	1	1	2	1	?	?	1	1
<i>Cetengraulis edentulus</i>	?	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	-	1	0	2	0	1	0	0	-
<i>Jurengraulis juruensis</i>	1	?	0	0	0	1	0	0	0	2	0	-	1	0	0	0	1	0	0	?
<i>Pterengraulis atherinoides</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	0	2	1	1	1	1	2	2	1	1	2	1
<i>Lycengraulis grossidens</i>	1	1	1	0	0	1	0	1	1	2	1	1	1	0	2	2	1	1	2	1
<i>Amazonsprattus scintilla</i>	1	?	1	0	0	1	0	-	0	0	?	?	1	0	0	1	1	0	1	-
<i>Anchovia clupeioides</i>	1	1	1	0	1	1	?	0	1	2	1	0	1	1	2	0	1	1	0	1
<i>Anchovia macrolepidota</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	0	2	1	0	1	1	2	0	1	1	0	1
<i>Anchoa compressa</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	2	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Anchoa exigua</i>	?	?	?	0	1	?	?	?	1	2	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Anchoa filifera</i>	?	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Anchoa januaria</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Anchoa lamprotaenia</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	2	2	1	1	1	1
<i>Anchoa lyolepis</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Anchoa marini</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	2	2	1	1	1	1
<i>Anchoa tricolor</i>	?	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Anchoa spinifer</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	2	2	1	1	2	0
<i>Anchoviella analis</i>	?	?	?	?	1	1	0	?	0	1	1	0	1	?	1	0	?	?	1	1
<i>Anchoviella balboae</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Anchoviella brevirostris</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1
<i>Anchoviella carrikeri</i>	?	1	1	0	1	1	0	?	0	1	1	0	1	?	1	1	1	1	1	1
<i>Anchoviella cayenensis</i>	?	?	?	0	1	1	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Anchoviella elongata</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Anchoviella guianensis</i>	?	1	1	0	1	1	0	?	0	1	1	0	1	?	1	1	1	1	1	1
<i>Anchoviella jamesi</i>	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	-	1
<i>Anchoviella juruasanga</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Anchoviella lepidentostole</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Anchoviella manamensis</i>	?	?	?	0	1	1	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Anchoviella perfasciata</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Anchoviella vaillanti</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1

	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
<i>Lycothrissa crocodilus</i>	-	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Thryssa hamiltoni</i>	-	1	0	0	1	1	0	2	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Thryssa mystax</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?
<i>Setipinna melanochir</i>	-	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>Setipinna phasa</i>	-	1	0	0	1	?	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0
<i>Stolephorus commersonii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Stolephorus indicus</i>	0	1	0	0	1	?	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Encrasicholina heteroloba</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	1
<i>Encrasicholina punctifer</i>	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Engraulis anchoita</i>	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1
<i>Engraulis encrasicolus</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0
<i>Engraulis mordax</i>	0	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	1	0	1	1	1	1	?	?
<i>Cetengraulis edentulus</i>	2	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	0	0
<i>Jurengraulis juruensis</i>	2	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Pterengraulis atherinoides</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Lycengraulis grossidens</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Amazonsprattus scintilla</i>	-	-	-	-	-	-	?	-	1	?	1	0	0	0	2	0	?	1	1	1
<i>Anchovia clupeioides</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	?
<i>Anchovia macrolepidota</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	?	?	0	1	1	0	1	1	1	1
<i>Anchoa compressa</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1
<i>Anchoa exigua</i>	0	0	?	?	1	1	1	0	1	1	0	?	?	1	1	0	1	1	1	?
<i>Anchoa filifera</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1
<i>Anchoa januaria</i>	0	1	1	0	1	1	2	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>Anchoa lamprotaenia</i>	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Anchoa lyolepis</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Anchoa marinii</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1
<i>Anchoa tricolor</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	2	1	0	0	0
<i>Anchoa spinifer</i>	-	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0
<i>Anchoviella analis</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	1	?
<i>Anchoviella balboae</i>	1	1	0	0	1	1	1	2	0	1	1	0	0	0	1	2	1	1	1	1
<i>Anchoviella brevirostris</i>	1	1	0	0	1	1	2	0	1	1	0	1	0	1	1	2	1	1	1	1
<i>Anchoviella carrikeri</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	1	1	2	?	1	1	1
<i>Anchoviella cayenensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Anchoviella elongata</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	0	2	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Anchoviella guianensis</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	1	1	2	?	1	1	1
<i>Anchoviella jamesi</i>	2	1	0	0	1	1	2	2	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1
<i>Anchoviella juruasanga</i>	1	1	0	0	0	1	2	-	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Anchoviella lepidentostole</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Anchoviella manamensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Anchoviella perfasciata</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Anchoviella vaillantii</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	0	2	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1

	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
<i>Lycothrissa crocodilus</i>	1	1	-	1	2	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1
<i>Thryssa hamiltoni</i>	0	0	0	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Thryssa mystax</i>	?	?	?	-	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Setipinna melanochir</i>	0	0	0	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Setipinna phasa</i>	0	0	0	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Stolephorus commersonnii</i>	?	?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Stolephorus indicus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	0	0	?	1	1	0	0	0	?	0
<i>Encrasicholina heteroloba</i>	1	1	-	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Encrasicholina punctifer</i>	?	?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Engraulis anchoita</i>	0	0	1	1	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Engraulis encrasicolus</i>	1	1	-	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Engraulis mordax</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cetengraulis edentulus</i>	?	?	-	1	0	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Jurengraulis juruensis</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>Pterengraulis atherinoides</i>	0	0	1	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Lycengraulis grossidens</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
<i>Amazonsprattus scintilla</i>	-	-	-	-	0	0	0	0	0	1	0	-	?	0	0	0	0	1	0	0
<i>Anchovia clupeioides</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Anchovia macrolepidota</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	?	?	0	0	0	?	1	0	0
<i>Anchoa compressa</i>	1	0	-	1	0	0	1	1	0	?	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Anchoa exigua</i>	0	0	?	1	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Anchoa filifera</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Anchoa januaria</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Anchoa lamprotaenia</i>	1	1	-	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Anchoa lyolepis</i>	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Anchoa marinii</i>	1	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Anchoa tricolor</i>	1	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>Anchoa spinifer</i>	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1
<i>Anchoviella analis</i>	?	?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Anchoviella balboae</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anchoviella brevirostris</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anchoviella carrikeri</i>	?	?	-	-	?	0	0	?	?	0	0	?	?	0	0	0	0	0	?	?
<i>Anchoviella cayenensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Anchoviella elongata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1
<i>Anchoviella guianensis</i>	?	?	-	-	?	0	0	?	?	0	?	?	?	0	0	0	0	0	?	?
<i>Anchoviella jamesi</i>	1	0	-	-	0	0	0	0	0	?	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anchoviella juruasanga</i>	-	-	-	-	0	0	1	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anchoviella lepidentostole</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	1	1	0	0	1	0
<i>Anchoviella manamensis</i>	?	?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Anchoviella perfasciata</i>	1	1	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	0	0	1	?
<i>Anchoviella vaillanti</i>	1	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0

	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79
<i>Lycotrissa crocodilus</i>	1	1	1	0	1	0	?	0	1	0	0	0	?	0	0	1	?	?	1	0
<i>Thryssa hamiltoni</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	?	0	0	0	1	0	1	1
<i>Thryssa mystax</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?
<i>Setipinna melanochir</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	?	0	1	0	1	?	1	1
<i>Setipinna phasa</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Stolephorus commersonnii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Stolephorus indicus</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	?	0	1
<i>Encrasicholina heteroloba</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Encrasicholina punctifer</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Engraulis anchoita</i>	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Engraulis encrasicolus</i>	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Engraulis mordax</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Cetengraulis edentulus</i>	1	0	1	1	1	1	1	2	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Jurengraulis juruensis</i>	1	0	0	1	0	1	?	2	0	1	0	1	0	1	1	1	1	?	1	0
<i>Pterengraulis atherinoides</i>	1	0	1	1	1	1	?	0	0	0	0	1	0	?	1	1	1	0	1	0
<i>Lycengraulis grossidens</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	?	1	1	1	0	1	1	0
<i>Amazonsprattus scintilla</i>	0	0	?	0	0	0	?	?	0	0	1	?	?	1	1	1	0	1	0	0
<i>Anchovia clupeioides</i>	0	0	0	1	0	1	1	2	0	1	0	1	?	?	1	1	0	0	?	0
<i>Anchovia macrolepidota</i>	0	0	0	1	0	1	?	2	?	1	0	?	?	1	1	1	0	0	1	0
<i>Anchoa compressa</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Anchoa exigua</i>	?	?	?	1	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Anchoa filifera</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	?	0
<i>Anchoa januaria</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	?	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Anchoa lamprotaenia</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Anchoa lyolepis</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Anchoa marinii</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Anchoa tricolor</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	?	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Anchoa spinifer</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0
<i>Anchoviella analis</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Anchoviella balboae</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Anchoviella brevisrostris</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	?	?	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Anchoviella carrikeri</i>	?	0	0	1	0	1	1	1	0	?	?	1	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Anchoviella cayenensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Anchoviella elongata</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	?	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Anchoviella guianensis</i>	?	0	0	1	0	1	1	1	0	?	?	1	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Anchoviella jamesi</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	?	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Anchoviella juruasanga</i>	0	0	0	0	-	1	1	1	0	0	0	?	?	1	1	1	0	1	0	0
<i>Anchoviella lepidentostole</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	?	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Anchoviella manamensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Anchoviella perfasciata</i>	?	0	0	1	0	1	?	1	?	1	0	?	?	1	1	1	0	1	0	0
<i>Anchoviella vaillantii</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	?	0	1	1	1	1	1	0	0

	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102
<i>Lycotrhissa crocodilus</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	?	?	1	1	1
<i>Thryssa hamiltoni</i>	1	0	1	2	1	2	2	0	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	?	?	1	1	?
<i>Thryssa mystax</i>	0	0	?	1	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	1	2	1	1	?	0	1	0	1
<i>Setipinna melanochir</i>	?	0	1	2	1	0	1	0	0	1	1	?	0	1	1	2	1	1	?	?	1	1	1
<i>Setipinna phasa</i>	1	0	0	2	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	2	1	1	2	0	1	1	1	1
<i>Stolephorus commersonii</i>	?	0	?	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	0	?	0	0	0	0
<i>Stolephorus indicus</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	?	?	0	0	0	1	0	0	?	?	0	0	0
<i>Encrasicholina heteroloba</i>	0	1	?	2	0	2	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	?	?	0	0	0
<i>Encrasicholina punctifer</i>	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	0	?	?	0	0	0
<i>Engraulis anchoita</i>	1	1	0	0	0	2	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0
<i>Engraulis encrasicolus</i>	1	0	0	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0
<i>Engraulis mordax</i>	0	?	?	?	0	1	?	?	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0
<i>Cetengraulis edentulus</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
<i>Jurengraulis juruensis</i>	0	0	0	2	0	2	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	0	2	0
<i>Pterengraulis atherinoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	0	2	0
<i>Lycengraulis grossidens</i>	0	0	?	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Amazonsprattus scintilla</i>	0	1	0	0	0	1	2	?	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	2	0	0	2	1
<i>Anchovia clupeoides</i>	0	?	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Anchovia macrolepidota</i>	0	1	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	2	0	0	0	0
<i>Anchoa compressa</i>	0	0	0	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Anchoa exigua</i>	0	1	0	0	0	1	?	?	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0
<i>Anchoa filifera</i>	0	0	0	0	0	2	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Anchoa januaria</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Anchoa lamprotaenia</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anchoa lyolepis</i>	1	1	0	2	0	2	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0
<i>Anchoa marinii</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Anchoa tricolor</i>	0	1	?	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Anchoa spinifer</i>	0	0	0	0	0	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Anchoviella analis</i>	?	1	?	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0
<i>Anchoviella balboae</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Anchoviella brevirostris</i>	0	1	0	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0
<i>Anchoviella carrikeri</i>	?	0	0	0	0	2	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0
<i>Anchoviella cayenensis</i>	?	0	?	2	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	0	2	0	0	0	0
<i>Anchoviella elongata</i>	?	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Anchoviella guianensis</i>	?	0	0	2	0	2	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0
<i>Anchoviella jamesi</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Anchoviella juruasanga</i>	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0
<i>Anchoviella lepidentostole</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0
<i>Anchoviella manamensis</i>	?	0	?	1	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	0	2	0	0	2	0
<i>Anchoviella perfasciata</i>	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	2	0	0	0	0
<i>Anchoviella vaillanti</i>	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	2	0

Apêndice 3. Lista de sinapomorfias

A seguir são listadas todas as sinapomorfias da árvore fundamental gerada (os números dos clados podem ser conferidos de acordo com a topologia da figura 69).

Thryssa mystax: #7: 1>0; #83: 2>1; #84: 1>0; #101: 1>0

Setipinna melanochir: #14: 2>1

Setipinna phasa: #15: 2>1; #21: 1>2; #46: 1>0; #78: 1>2; #82: 1>0; #93: 1>0

Stolephorus commersonii: #19: 1>0

Encrasicholina heteroloba: #22: 0>1; #35: 01>2; #59: 0>1; #69: 1>0; #83: 0>2

Encrasicholina punctifer: #8: 1>0; #85: 1>0

Engraulis anchoita: #16: 1>0; #25: 1>0; #57: 0>1

Engraulis encrasicolus: #8: 1>0; #14: 2>1; #35: 01>2; #39: 1>0; #44: 0>1; #81: 1>0; #84: 0>1; #101: 0>1

Engraulis mordax: #21: 1>2; #33: 1>0

Cetengraulis edentulus : #6: 0>1; #9: 2>1; #23: 0>1; #34: 1>2; #78: 1>0; #80: 0>1

Jurengraulis juruensis: #4: 1>0; #14: 2>0; #21: 1>2; #43: 1>0; #44: 0>1; #62: 1>0; #64: 1>0; #76: 0>1; #83: 0>2; #85: 1>2; #101: 0>2

Pterengraulis atherinoides: #37: 0>1; #42: 0>1; #86: 1>0; #99: 0>1

Lycengraulis grossidens : #13: 1>0; #25: 0>1; #35: 0>1; #62: 1>0; #64: 1>0

Amazonsprattus scintilla: #13: 1>0; #17: 1>0; #34: 1>2; #57: 0>1; #65: 1>0; #86: 1>2; #102: 0>1

Anchovia clupeioides: #8: 0>1

Anchovia macrolepidota: #2: 1>0; #83: 0>2; #86: 1>0; #93: 1>0

Anchoa compressa: #40: 0>1; #46: 0>1; #51: 0>1; #61: 0>1; #83: 0>2

Anchoa filifera: #37: 1>0; #81: 1>0; #85: 1>2

Anchoa januaria: #22: 0>1; #26: 1>2; #30: 0>1; #31: 1>0; #36: 1>0; #43: 1>0; #69: 1>0; #76: 0>1

Anchoa lamprotaenia: #15: 1>2; #51: 0>1; #70: 1>0; #98: 2>0

Anchoa lyolepis: #27: 0>1; #69: 1>0; #83: 0>2

Anchoa marinii: #15: 1>2; #34: 1>0; #37: 1>0; #81: 1>0

Anchoa tricolor: #21: 1>2; #37: 1>0; #39: 1>0; #40: 0>1; #46: 0>1; #53: 0>1; #69: 1>0

Anchoa spinifer: #1: 1>0; #19: 1>0; #21: 1>0; #23: 0>1; #34: 1>0; #72: 0>1; #86: 1>2; #88: 0>1

Anchoviella analis: #78: 0>1

Anchoviella balboae: #31: 1>0; #80: 0>1

Anchoviella brevirostris: #13: 1>0; #30: 1>0; #83: 1>2

Anchoviella carrikeri: #83: 1>0

Anchoviella cayenensis: #101: 2>0

Anchoviella elongata: #11: 0>1; #21: 1>2; #27: 0>1; #59: 0>1

Anchoviella jamesi: #7: 0>1; #20: 1>2; #32: 0>1; #98: 2>0

Anchoviella juruasanga: #4: 0>1; #46: 0>1; #70: 1>0; #85: 1>2; #93: 1>0

Anchoviella lepidentostole: #7: 1>0; #22: 0>1; #35: 0>1; #76: 0>1; #81: 1>0; #101: 0>1

Anchoviella perfasciata: #14: 2>1; #31: 1>0; #40: 0>1; #41: 0>1; #85: 1>2

Anchoviella vaillanti: #29: 1>2; #40: 0>1; #81: 1>0; #85: 1>2; #86: 1>0; #101: 0>2

Clado 42: #85: 0>2

Clado 43: #8: 0>1; #92: 0>1

Clado 44: #75: 1>0; #79: 0>1; #83: 0>2; #95: 1>2

Clado 46: #7: 1>0

Clado 47: #81: 1>0

Clado 48: #67: 2>1; #95: 0>1

Clado 49: #6: 1>0; #80: 1>0

Clado 50: #23: 0>1; #28: 0>1; #52: 1>0

Clado 51: #11: 0>1; #67: 1>2; #70: 1>0; #71: 1>0

Clado 52: #42: 0>1; #85: 1>2

Clado 53: #78: 1>0

Clado 54: #6: 0>1; #8: 0>1; #40: 0>1

Clado 55: #80: 0>1; #88: 0>1

Clado 56: #47: 1>0; #64: 1>0; #81: 0>1

Clado 57: #25: 0>1; #39: 0>1; #45: 1>0; #59: 1>0; #60: 1>0

Clado 58: #15: 2>1; #18: 2>1; #37: 0>1

Clado 59: #50: 1>0; #51: 1>0; #69: 0>1

Clado 60: #3: 1>0; #49: 1>0; #56: 1>0; #67: 0>1; #76: 1>0; #85: 0>1

Clado 61: #1: 0>1; #12: 0>1; #17: 0>1; #19: 0>1; #26: 0>1; #29: 0>1; #34: 0>1; #57: 1>0; #61: 1>0; #63: 0>1; #65: 0>1; #68: 1>0; #71: 0>1; #82: 1>0; #84: 1>0; #87: 0>1; #89: 1>0; #90: 1>0; #91: 1>0; #94: 1>0; #95: 1>0; #96: 1>0; #97: 1>0; #100: 1>0; #102: 1>0

Clado 62: #7: 1>0; #10: 1>0; #13: 1>0; #15: 1>0; #17: 1>0; #18: 1>0; #20: 0>2; #30: 0>1; #31: 1>0; #32: 1>0; #33: 1>0; #52: 1>0; #57: 0>1; #67: 1>2; #99: 0>1

Clado 63: #14: 1>0; #31: 1>0; #63: 1>0

Clado 64: #9: 1>0; #35: 2>0; #83: 1>0

Clado 65: #15: 0>1

Clado 66: #26: 1>2; #28: 0>1; #69: 1>0

Clado 67: #4: 1>0; #83: 0>1

Clado 68: #20: 0>1

Clado 69: #14: 2>1; #30: 0>1; #33: 1>0

Clado 70: #7: 1>0; #15: 1>0; #58: 1>0

Clado 71: #43: 1>0

Clado 72: #62: 1>0; #78: 1>0

Clado 73: #9: 1>2; #18: 1>0; #44: 0>1; #57: 0>1; #67: 1>2; #77: 1>0

Clado 74: #40: 1>0; #80: 1>0

Clado 75: #23: 0>1; #28: 0>1

Clado 76: #4: 0>1; #81: 1>0; #85: 1>2; #93: 1>0

Clado 77: #83: 1>2

Clado 78: #29: 1>2; #54: 0>1

Clado 79: #55: 0>1

Apêndice 4.

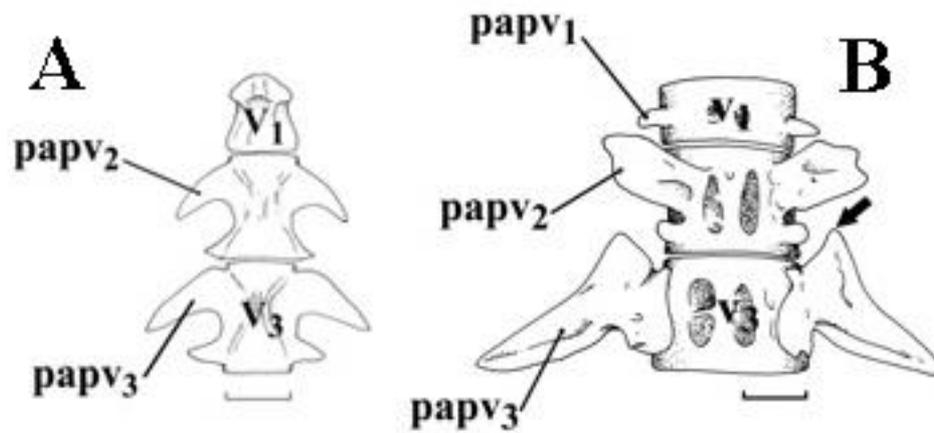


Figura 75. Processo laminar digitiforme dirigido anteriormente na parapófise da terceira vértebra. A) ausente 0; B) presente. Figura modificada de Di Dario (2005).

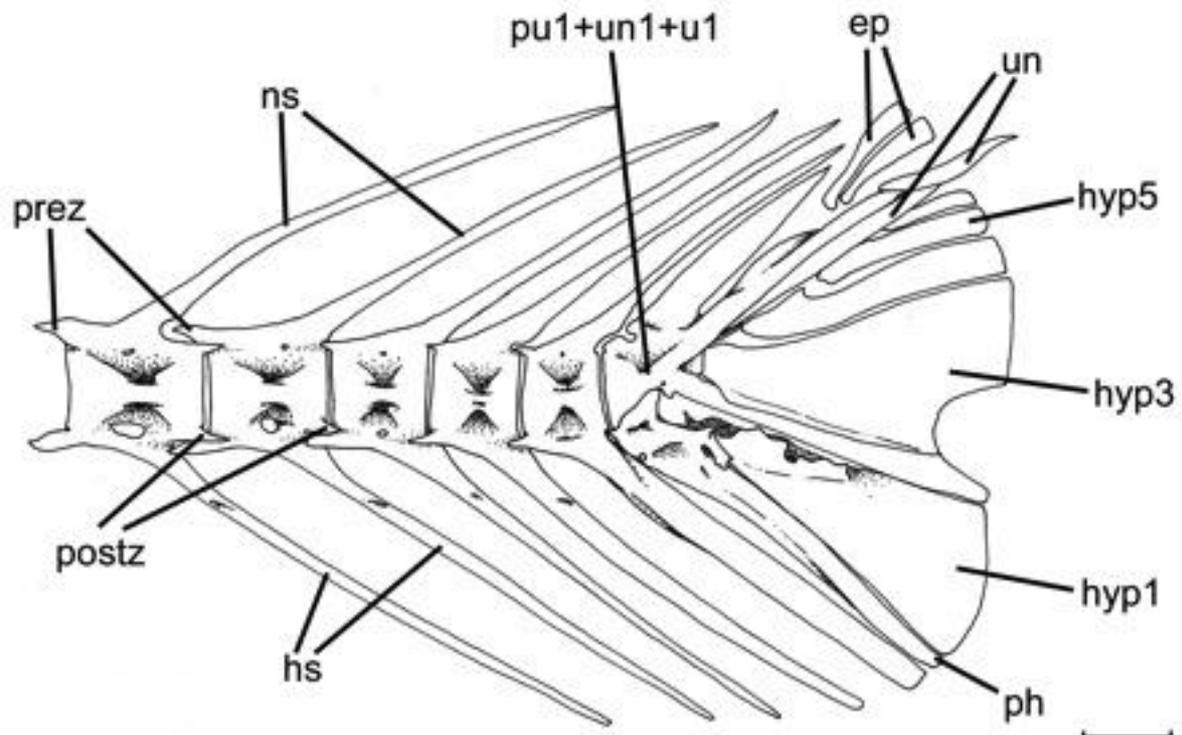


Figura 76. Vista lateral das vértebras caudais e esqueleto caudal de *Anchoiella lepidentostole* (MZUSP 51826). Figura modificada de Di Dario (2005). Escala=1 mm.

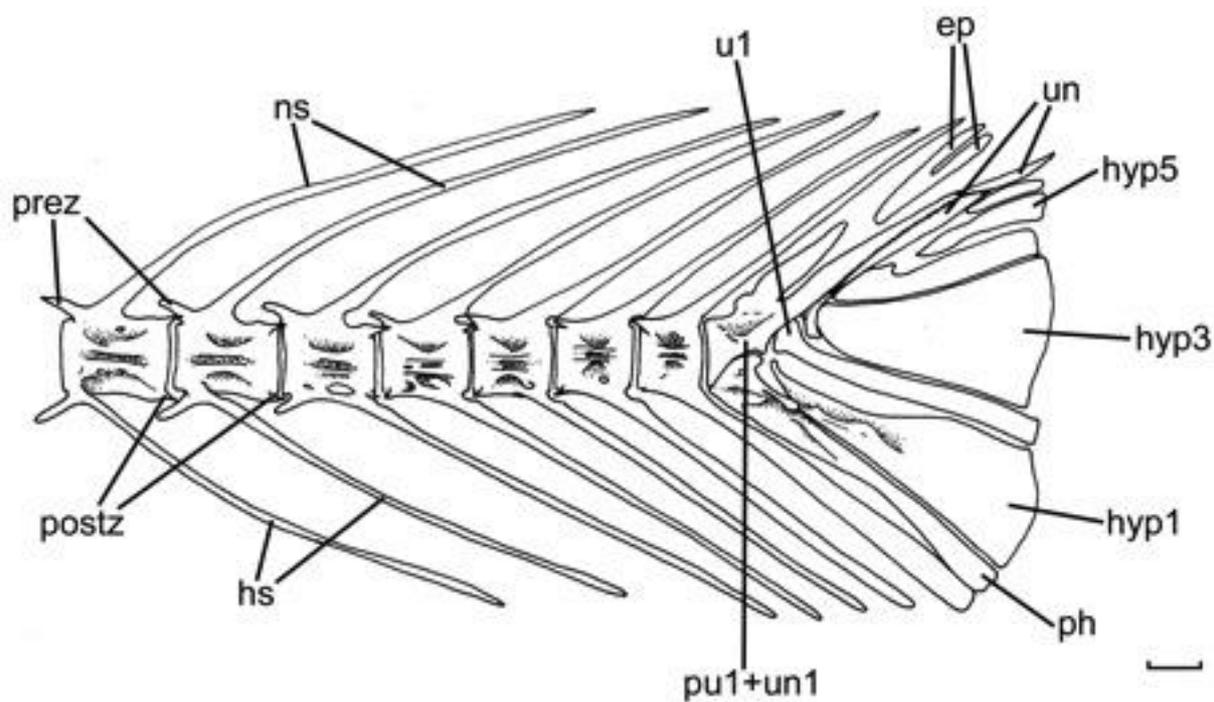


Figura 77. Vista lateral das vértebras caudais e esqueleto caudal de *Lycothryssa crocodilus* (MZUSP 624826). Figura modificada de Di Dario (2005). Escala=1 mm.

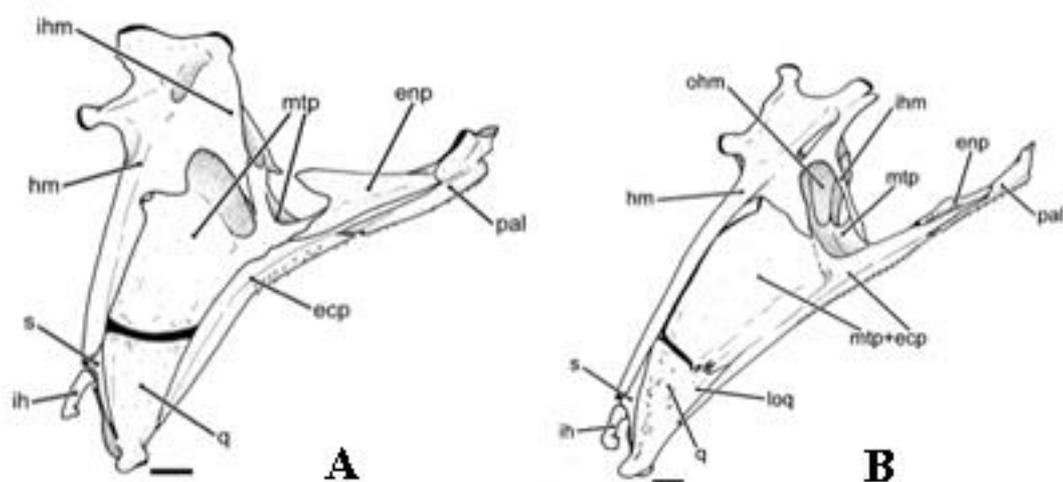


Figura 78. Vista medial do suspensório de *Thyryssa hamiltoni* (USNM 364595) e *Anchoa spinifer* (MZUSP 11454). Figura modificada de Di Dario (2009). Escala=1 mm.