



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Kleyton Magno Cantalice Severiano

**Revisão da família Achiridae (Teleostei: Pleuronectiformes) com ênfase em
espécies dulciaquícolas**

Rio de Janeiro

2015

Kleyton Magno Cantalice Severiano

**Revisão da família Achiridae (Teleostei: Pleuronectiformes) com ênfase em espécies
dulciaquícolas**

Tese apresentada, como requisito parcial para
obtenção do título de Doutor em Biociências,
ao programa de Pós-graduação em Biociências,
da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Rio de Janeiro

2015

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ/REDE SIRIUS/BIBLIOTECA CB-A

S498 Severiano, Kleyton Magno Cantalice.
Revisão da família Achiridae (Teleostei: Pleuronectiformes) com
ênfase em espécies dulciaquícolas / Kleyton Magno Cantalice Severiano.
– 2015.
279 f.

Orientador: Paulo Marques Machado Brito.

Tese (Doutorado) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro,
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. Pós-graduação em
Biociências.

1. Linguados - Teses. 2. Linguados - Classificação - Teses. 3.
Linguados - Distribuição geográfica - Teses. 4. Linguados - Anatomia e
histologia. 5. Linguados - Genética. I. Brito, Marques Machado. II.
Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto
Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 597.556.35

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta
tese, desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Kleyton Magno Cantalice Severiano

**Revisão da família Achiridae (Teleostei: Pleuronectiformes) com ênfase em espécies
dulciaquícolas**

Tese apresentada, como requisito parcial para
obtenção do título de Doutor em Biociências,
ao programa de Pós-graduação em Biociências,
da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 04 de março de 2015.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito (Orientador)
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Prof. Dr. Jesús Alvarado Ortega
Universidad Nacional Autónoma de México

Prof.^a Dra. Dayse Aparecida da Silva
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Prof. Dr. Leandro de Oliveira Salles
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro

2015

DEDICATÓRIA

Dedico ao meu filho Caetano, minha esposa Tais e meus pais, Magno e Cleide.

AGRADECIMENTOS

Agradeço em primeiro lugar à Deus, manifestação superior que nos permite vivenciar o momento presente.

Agradeço à minha família, meus pais Martinho e Cleide Cantalice, minha esposa Tais Costa, meu filho Caetano, meu irmão Pedro e minha sobrinha Marina. Meus maiores incentivadores e as pessoas mais queridas em minha vida.

Gostaria de agradecer também ao meu orientador Dr. Paulo Brito, por todos esses anos de convivência, aprendizado e crescimento que tive em seu laboratório desde a graduação. Muito obrigado Paulo por me apresentar tantas coisas novas, pela paciência e, principalmente, pela confiança.

Agradeço ao amigo Dr. Cesar Amaral (Chuck) e a professora Débora Lage. Pessoas fundamentais na minha formação acadêmica e pessoal. Seus ensinamentos refletem aqui no presente trabalho e, com certeza, influenciarão consideravelmente no futuro.

Muito obrigado também aos meus companheiros de laboratório e grandes amigos que apareceram na minha vida durante o período acadêmico. Os companheiros de estudos e viagem Ivan Vazquez, Yuri Alvez e Bouziane Khalouf; e as meninas, Camila Cupello e Giselle Machado, as quais eu compartilhei momentos maravilhosos e tensos que, com certeza, vão deixar saudades.

Não me esquecerei de agradecer também aos “veteranos” de laboratório que, apesar de terem seguido seus respectivos caminhos estão sempre dispostos a ajudar e trabalhar em conjunto. Muito obrigado Dra. Andrea Espínola, Dra. Maria Eduarda, Dr. Lucio Paulo, Dr. Diogo Mayrinck, Dr. Waldiney Mello, Dr. Jesus Alvarado Ortega e Dr. Leonardo Fragoso.

Agradeço ao Dr. Elizeu Fagundes e a Dra. Dayse Silva, pela oportunidade de poder realizar análises moleculares no Laboratório de Diagnose por DNA (LDD-UERJ). Foi um período de muito aprendizado, onde conheci ótimas pessoas como o amigo Rodrigo de Carvalho, Fernanda Manta, Saulo, João, Ana Carolina, Vanusca, enfim, muito obrigado a todo o pessoal que tive oportunidade trocar ideias e que estiveram sempre disponíveis para ajudar no que puderem.

Agradeço ao todo pessoal que permitiu a obtenção e visualização dos exemplares. Obrigado ao Dr. Acácio Tomás, ao Dr. Jonathan Ready e ao Dr. Tomazzo Giarrizzo, pela disponibilização de exemplares, amostras de tecido e sequencias utilizadas no presente estudo. Meus agradecimentos ao Dr. Wolmar Wosiacki, e também à Patrícia e Cris, pela disponibilidade e auxílio na observação dos exemplares do Museu Paraense Emilio Goeldi.

Obrigado Marcelo Andrade, Rorí e Alejandro pelo auxílio na observação dos exemplares presentes na coleção ictiológica do Grupo de Ecologia Aquática da Universidade Federal do Pará e também por apresentar o Tacacá da Carioca e a pizza de camarão com Jambu. Espero revê-los futuramente.

Agradeço à Dra. Lucia Rapp por disponibilizar o material presente na coleção ictiológica do Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA) e também ao Renildo, Rafaela e Ronaiana, que disponibilizaram espaço e atenção durante meu período de estudo na coleção.

Agradeço ao professor Hector Espinoza por disponibilizar o material presente na *Colección Nacional de Peces* da *Universidad Nacional Autónoma de México*. Nesta universidade conheci pessoas que tive oportunidade de trabalhar e compartilhar informações e cultura. Obrigado à Jatzri, Eduardo, Jair e todo o pessoal da UNAM. Muito obrigado ao Dr. Juan Jacobo Schmit-Soto e Dra. Martha Valdez, pela disponibilização do material presente na coleção ictiológica do *El Colegio de la frontera sur – ECOSUR, Unidad Chetumal*.

Muito obrigado ao Dr. Leandro de Oliveira Salles, Dr. Oscar da Rocha Barbosa e Dra. Giselle Mendes Lessa del Giúdice, pela disponibilidade em participar por participarem como membros avaliadores do presente trabalho.

Obrigado ao curso de Pós-graduação em Biociências e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo suporte financeiro fundamental para realização deste trabalho.

Por fim, mas não menos importantes, agradeço aos “Amigos de sempre”, Thiago Corrêa, Diogo Oliveira, Diogo Castello Branco, Rafael Neves, Rafael Mello, Alerson Mello, Manuel Júnior e Marllon Xavier.

Graças e louvores sejam dadas a todo o momento. Para cada alegria e vitória, como para toda tristeza e derrota. A simples chance de um amanhã é uma imensa benção, que consolida um aprendizado. Que é viver.

Caminho Suave

RESUMO

SEVERIANO, Kleyton Magno Cantalice. *Revisão da família Achiridae (Teleostei: Pleuronectiformes) com ênfase em espécies dulciaquícolas*. 2015. 279 f. Tese (Doutorado em Biociências) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2015.

Durante a história evolutiva dos Actinopterygii ocorreram diversas modificações que resultaram na atual presença de formas bastante peculiares de peixes, como é o caso da ordem Pleuronectiformes, popularmente conhecidos no Brasil como linguados. Este grupo se diferencia dos demais peixes ósseos pela presença dos dois olhos em apenas um lado da cabeça. Por apresentar este formato bizarro quando adulto, até a atualidade, muitas dúvidas perduram sobre qual grupo de Actinopterygii os linguados são mais relacionados. Além do escasso conhecimento sobre as relações de parentesco dos Pleuronectiformes, a família Achiridae, diferentes dos demais grupos da ordem, possui grande parte dos seus representantes associados ou distribuídos exclusivamente em ambientes dulciaquícolas. O entendimento do padrão de distribuição e das relações de parentesco desta família será útil para reconhecer como os Achiridae se diversificaram em distintos ambientes no continente Americano. Contudo, para que hipóteses deste tipo sejam propostas, ainda é necessária a reavaliação da diagnose e da filogenia destas espécies. Neste trabalho, foram revistos aspectos taxonômicos e morfológicos da família Achiridae. Foi realizada a descrição anatômica de *Hypoclinemus mentalis*, evidenciando também as variações encontradas nos demais gêneros. Os diferentes estados de caráter foram incluídos em uma matriz para a obtenção de informações acerca das relações filogenéticas da família Achiridae. Além disso, foram utilizados marcadores moleculares para verificar a eficiência destes para o estudo da sistemática desta família. O estado monofilético dos Achiridae foi corroborado em todas as análises realizadas. Da mesma forma, grande parte das espécies foi reconhecida. A determinação de certos gêneros e suas respectivas relações de parentesco, todavia, não foram congruentes. Em relação às alterações taxonômicas, no presente trabalho a espécie *Trinectes lineatus*, sinônimo júnior de *Trinectes paulistanus* foi, novamente, reconhecida e, além disso, foram propostas alterações em relações à autoria das atuais espécies *Achirus achirus* e *Achirus lineatus*. As variações morfológicas e a distâncias genéticas verificadas permitiram o reconhecimento de *Trinectes affinis*, atualmente considerada como sinônimo júnior de *Trinectes paulistanus*. Da mesma maneira, foi identificada a presença de duas espécies crípticas dentro do complexo *Achirus lineatus* distribuídos em encostas do Atlântico, no México. Entre todos os táxons avaliados foram diagnosticados quatro grupos separados pelo tipo de ambientes que habitam. Correlacionando estes grupos nas topologias obtidas foram verificados a possível origem dulciaquícola para a família e a presença de eventos independentes de colonização de estuários e oceanos no decorrer da história evolutiva dos Achiridae.

Palavras-chave: Achiridae. Genética. Morfologia. Taxonomia. Filogenia.

ABSTRACT

SEVERIANO, Kleyton Magno Cantalice. *Revision of the Family Achiridae (Teleostei: Pleuronectiformes) with emphasis on freshwater species*. 2015. 279 f. Tese (Doutorado em Biociências) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2015.

An amount of changes occurred during the evolutionary history of Actinopterygii which result on the currently presence of singular fish forms, such as the Pleuronectiformes, commonly knowledge as flatfishes. This order can be differentiated by the presence of both eyes on the same side of the head. This bizarre shape make that many doubts about the relationship of Pleuronectiformes with remains bone fishes are still present until the moment. The family Achiridae, between other Pleuronectiformes groups, is remarkable by the considerable number of species associated, or exclusively distributed on freshwater environments. Understand the relationships of this family can be useful to the knowledge about distribution patterns and how Achiridae diversified on distinct environments on America. Nevertheless, to propose hypothesis like these was important to known previously how these species were recognized and his phylogenetic relationships. In the present work, were revised taxonomic and morphological aspects of Achiridae species. Was performed also an anatomical description of *Hypoclinemus mentalis* and were evidenced variations founded on remain genera. Characters states were included on a matrix to retrieve information about phylogenetic relationships of the family Achiridae. Additionally were used molecular markers to verify the efficiency of this technique to the systematics of this group. The monophyletic status of Achiridae was corroborated in all analyzes performed. In the same way, most of the species were recognized. However, the recognition of some genus and his phylogenetic interrelationships were not congruent. In relation to taxonomic changes, here, *Trinectes lineatus*, originally described by Chabanaud, was again recognized by a distinct species. Additionally were proposed changes on the authorship of *Achirus achirus* and *Achirus lineatus*. The morphology and the genetic distances retrieved allowed the knowledge of *Trinectes affinis*, currently considered as synonymy of *Trinectes paulistanus*. Similarly, was identified two cryptic species inside the *Achirus lineatus* complex distributed on Atlantic coasts of Mexico. Between all available taxa was diagnosed four groups related to the type of environment occupied. Correlating this types with the topologies retrieved was verified the possibility of a freshwater origin of the family Achiridae, follow by independent events of estuarine and marine colonization during his evolutionary history.

Keywords: Achiridae. Genetics. Morphology. Taxonomy. Phylogeny.

LISTA DE FIGURAS

| | | |
|-------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 1 - | Desenho esquemático exibindo regiões distintas de <i>Pleuronectes platessa</i> LINNAEUS, 1758..... | 28 |
| Figura 2 - | Posição dos olhos e postura natatória nos diferentes estágios do desenvolvimento em <i>Paralichthys lethostigma</i> (JORDAN & GILBERT, 1884)..... | 29 |
| Figura 3 - | Inter-relações de linhagens de Pleuronectiformes propostas por LAUDER & LIEM (1983)..... | 31 |
| Figura 4 - | Hipótese de relações de parentesco dos Pleuronectiformes baseado no modelo “Regan – Norman”..... | 32 |
| Figura 5 - | Desenho evidenciando as sinapomorfias da família Achiridae observadas por CHAPLEAU & KEAST (1988)..... | 33 |
| Figura 6 - | Árvore filogenética representando a inter-relação dos Pleuronectiformes baseados em 18 caracteres igualmente parcimoniosos calculados a partir de uma matriz com 39 estados de caracteres ordenados e polarizados..... | 34 |
| Figura 7 - | Distribuição dos exemplares pertencentes à família Achiridae..... | 35 |
| Figura 8 - | Árvore consenso estrito representado as relações filogenéticas dos Pleuronectiformes baseadas em seis árvores igualmente parcimoniosas, calculadas a partir de uma matriz de 75 caracteres morfológicos..... | 36 |
| Figura 9 - | Relações filogenéticas da ordem Pleuronectiformes propostas por AZEVEDO <i>et al.</i> (2008)..... | 37 |
| Figura 10 - | Medidas analisadas no presente trabalho..... | 49 |
| Figura 11 - | Medidas para a região da cabeça analisadas no presente trabalho..... | 49 |
| Figura 12 - | Fotografia da espécie <i>Dermetes maculatus</i> DeGeer, 1774..... | 50 |
| Figura 13 - | Instrumentos utilizados para a remoção de tecido dos exemplares e soluções utilizadas para lavagem destes após a utilização..... | 55 |
| Figura 14 - | Amplificação por PCR da região COI do DNA mitocondrial submetidos a eletroforese em gel de agarose à 2%..... | 58 |
| Figura 15 - | Ciclo de temperatura e tempo envolvidos no processo de sequenciação..... | 59 |

| | | |
|-------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 16 - | Holótipo de <i>Pleuronectes (Solea) lineatus</i> descrito na 12 ^o edição do <i>Systema Naturae</i> (Linnaeus, 1766)..... | 62 |
| Figura 17 - | Ilustração da espécie <i>Pleuronectes mollis</i> (atual <i>Trinectes maculatus</i>)..... | 64 |
| Figura 18 - | Ilustração da espécie <i>Monochir maculipennis</i> | 66 |
| Figura 19 - | Ilustração da espécie <i>Monochirus punctifer</i> (atual <i>Achirus lineatus</i>).. | 67 |
| Figura 20 - | Ilustração da espécie <i>Achirus lineatus</i> (atual <i>Catathyridium jenynsii</i>)..... | 68 |
| Figura 21 - | Fotografia da espécie <i>Soleotalpa unicolor</i> (atual <i>Apionichthys dumerili</i>). N.2412. 71mm..... | 70 |
| Figura 22 - | Ilustrações das espécies atualmente pertencentes à família Achiridae descritas por Franz Steindachner..... | 71 |
| Figura 23 - | Ilustração da espécie <i>Achirus lorentzii</i> (atual <i>Catathyridium lorentzii</i>)..... | 72 |
| Figura 24 - | Fotografia do holótipo de <i>Achirus comifer</i> (atual <i>Achirus lineatus</i>). CAS-SU 2403..... | 73 |
| Figura 25 - | Fotografia do holótipo de <i>Soleonasmus finis</i> . N.2487. 80mm..... | 76 |
| Figura 26 - | Ilustração da espécie <i>Gymnachirus melas</i> . AMNH 5717, holótipo. 22cm..... | 77 |
| Figura 27 - | Ilustração e fotografia do holótipo de <i>Achirus barnharti</i> (atual <i>A.mazatlanus</i>). CAS-SU 23240..... | 78 |
| Figura 28 - | Exemplares atualmente pertencentes à família Achiridae descritos por MEEK & HILDEBRAND (1928)..... | 79 |
| Figura 29 - | Holótipo da espécie <i>Achirus zebrinus</i> Clark, 1936. CAS-ICH 4448... | 84 |
| Figura 30 - | Fotografia das espécies pertencentes ao gênero <i>Gymnachirus</i> | 85 |
| Figura 31 - | Fotografia do holótipo de <i>Achirus novoe</i> , FCLR 644, 94mmCP..... | 86 |
| Figura 32 - | Desenho esquemático das espécies figuradas por Figueiredo & Menezes (2000)..... | 87 |
| Figura 33 - | Desenho esquemático evidenciando a ausência/presença e localização de perfuração no septo interbranquial em diferentes espécies da família Achiridae..... | 87 |
| Figura 34 - | Fotografia de exemplares da espécie <i>Trinectes xanthurus</i> descritos | |

| | | |
|-------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| | por WALKER & BOLLINGER (2001)..... | 88 |
| Figura 35 - | Fotografia do holótipo da espécie <i>Achirus mucuri</i> , UFPB 6101, 90,3mm..... | 89 |
| Figura 36 - | Fotografia do holótipo e parátipo da espécie <i>Trinectes hubbsbollinger</i> | 90 |
| Figura 37 - | Fotografia da superfície corporal da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.378)..... | 91 |
| Figura 38 - | Fotografia exibindo variações em relação ao formato do corpo encontrado na família Achiridae..... | 92 |
| Figura 39 - | Fotografia da região anterior da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.289)..... | 93 |
| Figura 40 - | Fotografias da região anterior do lado cego evidenciando as variações relacionadas ao perfil anterior da cabeça encontrado em Achiridae..... | 94 |
| Figura 41 - | Variação do desenvolvimento da abertura opercular diagnosticado para membros da família Achiridae..... | 95 |
| Figura 42 - | Variações encontradas em relação ao septo interbranquial em Achiridae..... | 96 |
| Figura 43 - | Fotografia da região anterior da cabeça de <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.288)..... | 97 |
| Figura 44 - | Variações encontradas em relação ao desenvolvimento dos olhos na família Achiridae..... | 98 |
| Figura 45 - | Variações relacionadas à distancia entre as órbitas encontradas em diferentes espécies da família Achiridae..... | 98 |
| Figura 46 - | Variações encontradas em relação à posição das órbitas na família Achiridae..... | 99 |
| Figura 47 - | Fotografia evidenciando a região labial da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (INPA 21273)..... | 100 |
| Figura 48 - | Fotografia evidenciando variações encontradas em relação ao desenvolvimento das fimbrias no lábio inferior em Achiridae..... | 101 |
| Figura 49 - | Fotografia da região anterior da cabeça de <i>Hypoclinemus mentalis</i> (INPA 39675)..... | 102 |
| Figura 50 - | Variações das narinas no lado cego em diferente espécies | |

| | | |
|-------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| | pertencentes à família Achiridae..... | 102 |
| Figura 51 - | Nadadeiras encontradas na espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.373)..... | 103 |
| Figura 52 - | Variações observadas em relação às nadadeiras em espécies pertencentes à família Achiridae..... | 104 |
| Figura 53 - | Variações relacionadas à conformação das nadadeiras dorsal e anal em diferente espécies pertencentes à família Achiridae..... | 105 |
| Figura 54 - | Variações encontradas em relação à nadadeira peitoral do lado ocular em espécies pertencente à família Achiridae..... | 106 |
| Figura 55 - | Variações encontradas em relação à disposição da nadadeira caudal em espécies pertencentes à família Achiridae..... | 106 |
| Figura 56 - | Esquema demonstrando a conformação da linha lateral e canais sensoriais cefálicos na espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.377)..... | 107 |
| Figura 57 - | Fotografia e desenho esquemático das regiões dorsal e ventral do neurocrânio de <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.289)..... | 110 |
| Figura 58 - | Fotografia e desenho esquemático das regiões laterais do neurocrânio da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.289)..... | 112 |
| Figura 59 - | Fotografia e desenho esquemático do neurocrânio em vista anterior e posterior na espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.289) | 113 |
| Figura 60 - | Fotografia e desenho esquemático da espécie <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.295)..... | 114 |
| Figura 61 - | Fotografia e desenho esquemático evidenciando apresentando variações morfológicas no neurocrânio da espécie <i>Gymnachirus nudus</i> (PNT.UERJ.479)..... | 114 |
| Figura 62 - | Fotografia e desenho esquemático exibindo as variações morfológicas encontradas no neurocrânio da espécie <i>Trinectes microphthalmus</i> (PNT.UERJ.362)..... | 115 |
| Figura 63 - | Fotografia e desenho esquemático do pré-maxilar em ambos os lados da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.289)..... | 116 |
| Figura 64 - | Fotografia e desenho esquemático do maxilar no lado ocular e lado cego da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.289)..... | 117 |
| Figura 65 - | Fotografia e desenho esquemático dos ossos da região inferior do | |

| | | |
|-------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| | aparato bucal da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.289)... | 118 |
| Figura 66 - | Fotografia e desenho evidenciando variações morfológicas encontradas no pré-maxilar do lado ocular em diferentes espécies pertencentes à família Achiridae..... | 119 |
| Figura 67 - | Fotografia e desenho evidenciando variações morfológicas encontradas no maxilar do lado ocular em diferentes espécies pertencentes à família Achiridae..... | 120 |
| Figura 68 - | Fotografia e desenho das variações morfológicas encontradas no maxilar do lado ocular de espécies pertencentes ao gênero <i>Achirus</i> ... | 121 |
| Figura 69 - | Fotografia e desenho esquemático dos ossos da região inferior do aparato bucal da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.289)... | 122 |
| Figura 70 - | Desenho esquemático evidenciando o suspensório e o aparato bucal da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.373) em ambos os lados..... | 123 |
| Figura 71 - | Desenho evidenciando a série pterigoide e o suspensório em ambos os lados da espécie <i>Trinectes microphthalmus</i> (PNT.UERJ.362)..... | 124 |
| Figura 72 - | Fotografia e desenho esquemático da série opercular em ambos os lados na espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.373)..... | 125 |
| Figura 73 - | Figura e desenho das variações morfológicas verificadas na região opercular de diferente espécies pertencentes à família Achiridae..... | 126 |
| Figura 74 - | Fotografia e desenho esquemático evidenciando estruturas ósseas que compõem a nadadeira dorsal da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.378)..... | 129 |
| Figura 75 - | Desenho esquemático ilustrando os raios e radiais supracranianos na espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.377)..... | 130 |
| Figura 76 - | Fotografia e desenho ilustrando um raio da nadadeira dorsal da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.378)..... | 130 |
| Figura 77 - | Fotografia e desenho esquemático dos ossos que compõem a nadadeira anal da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.378).. | 131 |
| Figura 78 - | Desenho esquemático dos primeiros radiais e raios da nadadeira anal da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.378)..... | 132 |
| Figura 79 - | Fotografia e desenho ilustrando a conformação dos raios | |

| | | |
|-------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| | supracranianos na espécie <i>Gymnachirus nudus</i> (PNT.UERJ.479)..... | 132 |
| Figura 80 - | Desenho esquemático ilustrando estruturas verificadas na cintura peitoral e pélvica na espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.377)..... | 134 |
| Figura 81 - | Fotografia e desenho evidenciando a cintura peitoral da espécie <i>Gymnachirus nudus</i> (PNT.UERJ.479)..... | 134 |
| Figura 82 - | Desenho esquemático ilustrando estruturas ósseas e cartilaginosas verificadas na cintura pélvica da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.377)..... | 135 |
| Figura 83 - | Fotografia evidenciando as variações encontradas na nadadeira pélvica dos exemplares pertencentes à família Achiridae..... | 136 |
| Figura 84 - | Desenho esquemático ilustrando estruturas verificadas no esqueleto vertebral da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.478)..... | 136 |
| Figura 85 - | Desenho esquemático ilustrando estruturas presentes nas vértebras pré-caudais da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.379)..... | 137 |
| Figura 86 - | Fotografias exibindo a variações encontradas nas parapófises das vértebras pré-caudais em espécies pertencentes à família Achiridae.. | 138 |
| Figura 87 - | Fotografia e desenho esquemático do esqueleto caudal verificado na espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> (PNT.UERJ.336)..... | 139 |
| Figura 88 - | Fotografia e desenho esquemático ilustrando a variação do esqueleto caudal verificado na espécie <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.340)..... | 140 |
| Figura 89 - | Variações intraespecíficas encontradas em exemplares da espécie <i>Achirus lineatus</i> | 141 |
| Figura 90 - | Fotografia exibindo padrões de colorações distintos na espécie <i>Apionichthys dumerili</i> | 142 |
| Figura 91 - | Fotografia exibindo padrões de coloração distintos verificado nos exemplares da espécie <i>Hypoclinemus mentalis</i> | 143 |
| Figura 92 - | Fotografia evidenciando diferentes padrões de coloração encontrados em <i>Trinectes paulistanus</i> | 144 |
| Figura 93 - | Fotografias exibindo casos de ambicoloração registrados nas espécies pertencentes à família Achiridae..... | 145 |
| Figura 94 - | Fotografia exibindo casos de malformações em espécimes de | |

| | | |
|--------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| | <i>Achirus lineatus</i> | 146 |
| Figura 95 - | Fotografia exibindo casos de deslocamento das nadadeira em exemplares pertencentes à família Achiridae..... | 147 |
| Figura 96 - | Fotografias e desenho esquemático exibindo malformações encontradas no esqueleto caudal de <i>Achirus declivis</i> | 148 |
| Figura 97 - | Árvore filogenética de consenso estrito de espécies pertencentes à ordem Pleuronectiformes obtida a partir da análise de parcimônia com buscas heurísticas dos dados..... | 169 |
| Figura 98 - | Árvore filogenética de consenso de maioria (50%) de espécies pertencentes à ordem Pleuronectiformes obtida a partir da análise de parcimônia com buscas heurísticas dos dados..... | 174 |
| Figura 99 - | Dendograma exibindo a relação de similaridade entre os Pleuronectiformes a partir da análise de <i>Neighbor joining</i> de 72 sequências do gene COI..... | 177 |
| Figura 100 - | Dendograma exibindo a relação de similaridade entre os Pleuronectiformes a partir da análise de <i>Neighbor joining</i> de 69 sequências do gene COI..... | 179 |
| Figura 101 - | Dendograma exibindo a relação de similaridade entre os Pleuronectiformes, obtidas a partir da análise de <i>Neighbor joining</i> de 50 sequências do gene 16SrRNA..... | 182 |
| Figura 102 - | Dendograma exibindo a relação de similaridade entre os Pleuronectiformes a partir da análise de <i>Neighbor joining</i> de 46 sequências do gene 16SrRNA..... | 184 |
| Figura 103 - | Árvore filogenética consenso obtida a partir da análise de máxima parcimônia do marcador molecular 16SrRNA de espécies pertencentes à ordem Pleuronectiformes..... | 186 |
| Figura 104 - | Árvore filogenética obtida a partir da análise de máxima verossimilhança do marcador molecular 16SrRNA de espécies pertencentes à ordem Pleuronectiformes..... | 188 |
| Figura 105 - | Árvore filogenética consenso obtida a partir da análise de máxima parcimônia do marcador molecular COI de espécies pertencentes à ordem Pleuronectiformes..... | 190 |
| Figura 106 - | Árvore filogenética obtida a partir da análise de máxima | |

| | | |
|--------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| | verossimilhança do marcador molecular COI de espécies pertencentes à ordem Pleuronectiformes..... | 192 |
| Figura 107 - | Comparação entre o desenho da espécie <i>Monochirus maculipennis</i> e fotografia de <i>Achirus achirus</i> | 193 |
| Figura 108 - | Comparação entre as espécies <i>Pleuronectes lineatus</i> e <i>Achirus lineatus</i> | 194 |
| Figura 109 - | Comparação entre as espécies <i>Trinectes maculatus</i> e <i>Pleuronectes lineatus</i> | 195 |
| Figura 110 - | Dendograma exibindo a relação de similaridade entre espécies do gênero <i>Achirus</i> obtidas a partir da análise de <i>Neighbor joining</i> de oito sequências 16SrRNA (esquerda) e fotografia dos táxons correspondentes (direita)..... | 197 |
| Figura 111 - | Dendograma exibindo a relação de similaridade entre espécimes de <i>Achirus lineatus</i> , obtidas a partir da análise de <i>Neighbor joining</i> de 28 sequências COI (esquerda) e fotografia dos táxons correspondentes (direita)..... | 198 |
| Figura 112 - | Dendograma exibindo a relação de similaridade entre espécimes de <i>Hypoclinemus mentalis</i> , obtidas a partir da análise de <i>Neighbor joining</i> de cinco sequências 16SrRNA (esquerda) e fotografia dos táxons correspondentes (direita)..... | 199 |
| Figura 113 - | Dendograma exibindo a relação de similaridade entre espécies do gênero <i>Trinectes</i> , obtidas a partir da análise de <i>Neighbor joining</i> de seis sequências 16SrRNA (esquerda) e fotografia dos táxons correspondentes (direita)..... | 201 |
| Figura 114 - | Dendograma exibindo a relação de similaridade entre as espécies <i>Catathyridium jenynsii</i> e <i>Gymnachirus nudus</i> , obtidas a partir da análise de <i>Neighbor joining</i> de 12 sequências COI (esquerda) e fotografia dos táxons correspondentes (direita)..... | 205 |
| Figura 115 - | Distribuição geográfica de espécies pertencentes ao gênero <i>Achirus</i> | 209 |
| Figura 116 - | Distribuição geográfica de exemplares pertencentes ao gênero <i>Trinectes</i> | 211 |
| Figura 117 - | Distribuição geográfica das espécies pertencentes ao gênero | |

| | | |
|--------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| | <i>Apionichthys</i> | 213 |
| Figura 118 - | Distribuição geográfica dos exemplares pertencentes ao gênero <i>Catathyridium</i> | 214 |
| Figura 119 - | Distribuição geográfica dos exemplares pertencentes ao gênero <i>Gymnachirus</i> | 216 |
| Figura 120 - | Distribuição geográfica das espécies pertencentes ao gênero <i>Hypoclinemus</i> | 218 |
| Figura 121 - | Topologia obtida para representantes da família Achiridae a partir da análise de parcimônia dos dados morfológico correlacionada aos ambientes onde espécies desta família estão distribuídas..... | 220 |
| Figura 122 - | Topologia obtida para representantes da família Achiridae a partir da análise de máxima parcimônia do marcador molecular 16SrRNA correlacionada aos ambientes distintos onde espécies desta família estão distribuídas..... | 222 |
| Figura 123 - | Topologia obtida para representantes da família Achiridae a partir da análise de máxima parcimônia do marcador molecular COI correlacionada aos ambientes distintos onde espécies desta família estão distribuídas..... | 224 |

LISTA DE TABELAS

| | | |
|-------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Tabela 1 - | <i>Primers</i> utilizados nas reações de PCR..... | 57 |
| Tabela 2 - | Reagentes utilizados para a preparação do MIX e quantidade necessária de DNA para a reação de PCR de uma amostra..... | 57 |
| Tabela 3 - | Matriz de dados de 79 caracteres polarizados de 30 representantes da ordem Pleuronectiformes..... | 167 |
| Tabela 4 - | Distribuição das espécies pertencentes ao gênero <i>Achirus</i> avaliadas..... | 207 |
| Tabela 5 - | Distribuição das espécies pertencentes ao gênero <i>Trinectes</i> avaliadas..... | 210 |
| Tabela 6 - | Distribuição das espécies pertencentes ao gênero <i>Apionichthys</i> avaliadas..... | 211 |
| Tabela 7 - | Distribuição das espécies pertencentes ao gênero <i>Catathyridium</i> avaliadas..... | 214 |
| Tabela 8 - | Distribuição das espécies pertencentes ao gênero <i>Gymnachirus</i> avaliadas..... | 215 |
| Tabela 9 - | Distribuição das espécies pertencentes ao gênero <i>Hypoclinemus</i> avaliadas..... | 217 |
| Tabela 10 - | Diferente grupo de espécies separadas de acordo com o tipo de ambiente ocupado..... | 219 |

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍGLAS

| | |
|----------|-------------------------------------------------------------|
| 16SrRNA | Marcador molecular 16S do RNA ribossomal |
| ABI | <i>Applied Biosystems Invitrogen</i> |
| ACCTAN | <i>Accelerated Transformations</i> |
| ACO | Altura no Centro da Órbita |
| ACSN | Altura do Corpo Sem Nadadeiras |
| ADSL | <i>Asymmetric Digital Subscriber Line</i> |
| AMNH | <i>American Museum of Natural History</i> |
| AMRD | Altura do Maior Raio da Nadadeira Dorsal |
| AMRA | Altura do Maior Raio da Nadadeira Anal |
| Ang | Angular |
| AOS | Altura da Órbita Superior |
| AOI | Altura da Órbita Inferior |
| APSC | Altura Porção Superior da Cabeça |
| APv | Altura da nadadeira Pélvica |
| AT | Altura Total |
| Bb | Basibranquial |
| Bh | Basihial |
| BMNH | <i>British Museum of Natural History</i> |
| Boc | Basioccipital |
| BR | Grupo Brasil |
| CAPES | Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior |
| CAS | <i>California Academy of Science</i> |
| Cb | Ceratobranquial |
| CBPv | Comprimento da Base da nadadeira Pélvica |
| CC | Comprimento da Cabeça |
| Ch | Ceratohial |
| CI | <i>Consistence Index</i> (Índice de consistência) |
| Cl | Cleitro |
| CLS l.o. | Comprimento do Lábio Superior no lado ocular |
| CLS l.c. | Comprimento do Lábio Superior no lado cego |
| CLI l.o. | Comprimento do Lábio Inferior no lado ocular |

| | |
|-------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| CLI l.c. | Comprimento do Lábio Inferior no lado cego |
| CNC | Comprimento Nadadeira caudal |
| CNPE.IBUANM | <i>Colección Nacional de peces do Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma e México</i> |
| COi | Comprimento da Órbita inferior |
| COI I | Citocromo c Oxidase subunidade I |
| COS | Comprimento da Órbita superior |
| CP | Comprimento Padrão |
| CPosO | Comprimento Pós-orbital |
| CPreO | Comprimento Pré-orbital |
| CPt | Comprimento da Nadadeira Peitoral |
| CT | Comprimento Total |
| CTr | Comprimento do Tronco |
| DBAV.UERJ | Departamento de Biologia Animal e Vegetal da Universidade do Estado do Rio de Janeiro |
| Den | Dentário |
| DFN | Distância entre o Focinho e Narina |
| DFNA | Distância entre o Focinho e Nadadeira Anal |
| DFOs | Distância entre o Focinho e a Órbita superior |
| DFPop | Distância entre o Focinho e o Pré-opérculo |
| DFPv | Distância Focinho e nadadeira Pélvica |
| DNA | <i>Deoxyribonucleic Acid</i> |
| dNTP | Desoxirribonucleotídeos fosfatados |
| DZ-UERJ | Departamento de Zoologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro |
| Eb | Epibranchial |
| ECO.CHP | Coleção de peixes do “ <i>El Colegio e la frontera sur – Unidad Chetumal</i> ” |
| ECOSUR | <i>El Colegio de la Frontera sur</i> |
| Ecpt | Ectopterigóide |
| EDTA | <i>Ethylenediamine tetraacetic acid</i> |
| EIO | Espaço Interorbital |
| Enpt | Endopterigóide |
| Ep | Epural |
| Epo | Epioccipital |

| | |
|-----------|----------------------------------------------------------------------------------|
| Esc | Extra-escapular |
| Esf | Esfenótico |
| Etm | Etmóide |
| Etml l.o. | Etmóide lateral do lado ocular |
| Etml l.c. | Etmóide lateral do lado cego |
| EUA | Estados Unidos da América |
| Exo | Exoccipital |
| EXO I | Exonuclease I |
| Fb | Faringobranquial |
| FCLR | <i>Fundación Científica de Los Roques</i> |
| Fr | Frontal |
| GEA.ICT | Coleção Ictiológica do Grupo de Ecologia Aquática - UFPA |
| Hb | Hipobranquial |
| HI | <i>Homoplasy Index</i> (Índice de homoplasias) |
| Hio | Hiomandibular |
| Hp | Hipural |
| HUPE-UERJ | Hospital Universitário Pedro Ernesto da Universidade do Estado do Rio de Janeiro |
| Ic | Intercalar |
| Ih | Interhial |
| INPA | Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia |
| Iop | Interopérculo |
| K2P | Kimura 2 Parâmetros |
| l.c. | Lado cego |
| l.o. | Lado ocular |
| Lat. | Latitude |
| Long. | Longitude |
| Ma | Milhões de anos |
| MPEG | Museu Paraense Emilio Goeldi |
| Mpt | Metapterigóide |
| mtDNA | DNA mitocondrial |
| Mx | Maxilar |
| Na | Nasal |

| | |
|----------|----------------------------------------------------------------------------|
| nc | Não catalogado |
| NDE | <i>Nexus Data Editor</i> |
| No | Número |
| Op | Opérculo |
| Pa | Parietal |
| Pal | Palatino |
| Par | Parhipural |
| Pas | Paresfenóide |
| pb | Pares de base |
| PCR | <i>Polymerase Chain Reaction</i> |
| Pls | <i>Plates</i> |
| Pmx | Pré-maxilar |
| PNT.UERJ | Coleção de peixes neotropicais da Universidade do Estado do Rio de Janeiro |
| Pop | Pré-opérculo |
| POP7 | <i>Processing of precursor 7</i> |
| pp. | Páginas |
| Pro | Proótico |
| Pst | Pós-temporal |
| Pto | Pterótico |
| Pts | Pterosfenóide |
| Qua | Quadrado |
| Rar | Retroarticular |
| RC | <i>Rescalonated Consistency Index</i> (Índice de Consistência Rescalonado) |
| RI | <i>Retention Index</i> (Índice de retenção) |
| RNA | <i>Ribonucleic Acid</i> |
| Rpm | Rotações por minuto |
| SAP | <i>Shrimp Alkaline Phospatase</i> |
| Scl | Supra-cleitro |
| Si | Simplético |
| Soc | Supraoccipital |
| sp. | Espécie |
| spp. | Espécies |

| | |
|------|------------------------------------------|
| Sop | Sub-opérculo |
| TAE | Tampão Tris, Acetato e EDTA |
| TE | Tampão Tris, EDTA |
| u1 | Vértebra Ural 1 |
| u2 | Vértebra Ural 2 |
| u3 | Vértebra Ural 3 |
| UERJ | Universidade do Estado do Rio de Janeiro |
| UFPA | Universidade Federal do Pará |
| Uh | Urohial |
| UNAM | <i>Universidad Autónoma de México</i> |
| USNM | <i>United States Natural Museum</i> |
| v | Versão |
| Vo | Vômer |

LISTA DE SÍMBOLOS

| | |
|------------------------------------|------------------------|
| °C | Grau <i>Celsius</i> |
| CH ₃ CH ₂ OH | Etanol |
| g | Gramma |
| H ₂ O | Água |
| H ₂ O ₂ | Peróxido de Hidrogênio |
| KOH | Hidróxido de Potássio |
| Ng | Nano grama |
| Nm | Nanômetros |
| V | Volts |
| µg | Micrograma |
| µl | Microlitro |
| ml | Mililitro |
| mm | Milímetros |
| % | Porcentagem |

SUMÁRIO

| | | |
|---------|-----------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| | INTRODUÇÃO | 28 |
| 1 | OBJETIVOS | 40 |
| 1.2 | Objetivo geral | 40 |
| 1.3 | Objetivos específicos | 40 |
| 2 | MATERIAIS E MÉTODOS | 41 |
| 2.1 | Informações sobre taxonomia | 41 |
| 2.3 | Descrições morfológicas | 41 |
| 2.2.1 | <u>Observação dos exemplares</u> | 41 |
| 2.2.2 | <u>Espécimes analisados</u> | 42 |
| 2.2.3 | <u>Medidas utilizadas</u> | 46 |
| 2.2.4 | <u>Preparação de esqueletos</u> | 50 |
| 2.2.4.1 | Escarnação com auxílio de coleópteros dermestídeos..... | 50 |
| 2.2.4.2 | Diafanização..... | 51 |
| 2.2.5 | <u>Descrições osteológicas</u> | 53 |
| 2.3 | Análises filogenéticas | 53 |
| 2.4 | Análises moleculares | 54 |
| 2.4.1 | <u>Remoção de tecido</u> | 54 |
| 2.4.2 | <u>Extração e purificação de DNA</u> | 55 |
| 2.4.3 | <u>Quantificação</u> | 56 |
| 2.4.4 | <u>Reação de polimerização em cadeia (<i>Polomeryse Chain Reaction – PCR</i>)</u> | 56 |
| 2.4.5 | <u>Sequenciamento</u> | 58 |
| 2.4.6 | <u>Edição de sequencias e construção de banco de dados</u> | 60 |
| 2.4.7 | <u>Análise de distância genética entre sequências</u> | 61 |
| 2.4.8 | <u>Filogenia molecular</u> | 61 |
| 3 | RESULTADOS | 62 |
| 3.1 | A história taxonômica da família Achiridae | 62 |
| 3.2 | Descrição morfológica | 90 |
| 3.2.1 | <u>Morfologia externa</u> | 90 |
| 3.2.2 | <u>Osteologia</u> | 108 |
| 3.2.3 | <u>Variações intraespecíficas</u> | 140 |
| 3.2.4 | <u>Malformações</u> | 144 |

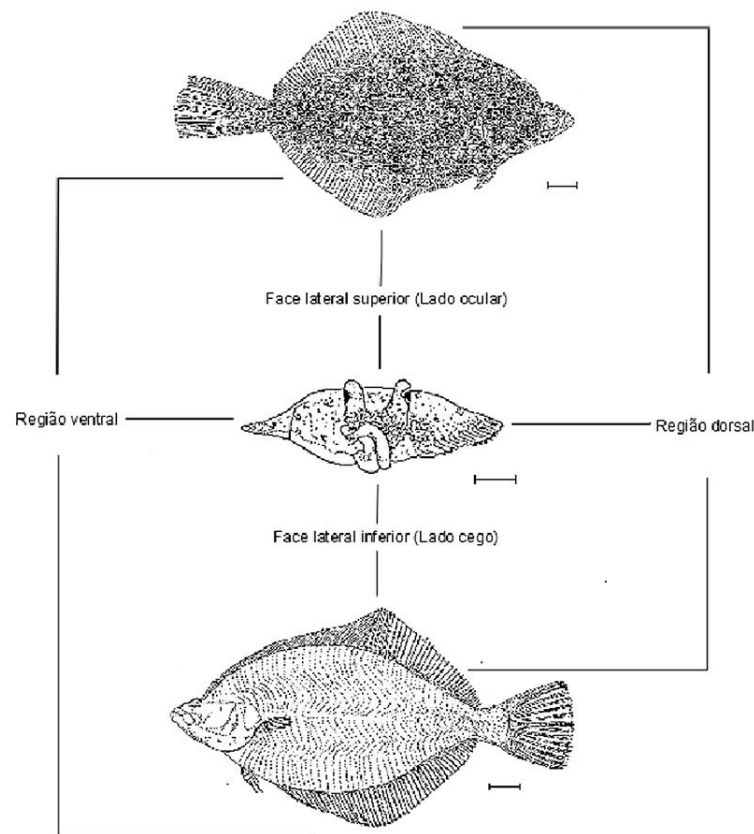
| | | |
|---------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 3.3 | Filogenia | 148 |
| 3.3.1 | <u>Dados morfológicos</u> | 148 |
| 3.3.1.1 | Descrição dos estados de caracteres..... | 148 |
| 3.3.1.2 | Matriz de dados..... | 167 |
| 3.3.1.3 | Relações filogenéticas..... | 168 |
| 3.4 | Utilização de marcadores moleculares para o reconhecimento de espécies | 175 |
| 3.4.1 | <u>Marcador molecular Citocromo c Oxidase I (Barcode)</u> | 175 |
| 3.4.1.1 | Todas as sequências..... | 175 |
| 3.4.1.2 | Sequências congruentes..... | 178 |
| 3.4.2 | <u>Marcador molecular 16SrRNA</u> | 180 |
| 3.4.2.1 | Todas as sequências..... | 180 |
| 3.4.2.2 | Sequências congruentes..... | 183 |
| 3.4.3 | <u>Filogenia molecular</u> | 185 |
| 3.4.3.1 | 16SrRNA – Máxima parcimônia..... | 185 |
| 3.4.3.2 | 16SrRNA – Máxima verossimilhança..... | 187 |
| 3.4.3.3 | COI – Máxima parcimônia..... | 189 |
| 3.4.3.4 | COI – Máxima verossimilhança..... | 191 |
| 4 | DISCUSSÃO | 193 |
| 4.1 | Reavaliando a taxonomia de espécies pertencentes à família Achiridae | 193 |
| 4.2 | Sistemática geral | 195 |
| 4.2.1 | <u>Reconhecimento de táxons</u> | 195 |
| 4.2.2 | <u>Monofilia e relações filogenéticas da família Achiridae</u> | 205 |
| 4.3 | Distribuição | 207 |
| 4.3.1 | <u>Localização das espécies analisadas</u> | 207 |
| 4.3.2 | <u>Padrões de distribuição</u> | 218 |
| 4.3.3 | <u>Correlação entre distribuição e filogenia</u> | 219 |
| | CONCLUSÕES | 225 |
| | REFERÊNCIAS | 227 |
| | APÊNDICE A – Sequências COI analisadas..... | 240 |
| | APÊNDICE B - Sequências 16SrRNA analisadas..... | 242 |
| | APÊNDICE C - Distância genética K2P do gene COI diagnosticada com todas as sequências incluídas..... | 244 |
| | APÊNDICE D - Distância genética K2P do gene COI diagnosticada com as | |

| | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| sequências incongruentes removidas..... | 259 |
| APÊNDICE E - Distância genética K2P do gene 16SrRNA diagnosticada com todas as sequências incluídas..... | 262 |
| APÊNDICE F - Distância genética K2P do gene 16SrRNA diagnosticada com as sequências incongruentes removidas..... | 268 |
| APÊNDICE G – Classificação proposta..... | 272 |
| APÊNDICE H – Lista de sinônimos..... | 273 |

INTRODUÇÃO

Estudos sobre a origem e diversificação dos peixes ósseos pertencentes à classe Actinopterygii, indicam a presença deste grupo no planeta há, pelo menos 151 Ma (ARRATIA, 2001). Os processos evolutivos ocorridos nos Actinopterygii durante o tempo fez com que certos grupos adquirissem formatos peculiares, como por exemplo, a ordem Pleuronectiformes, comumente conhecidos como linguados, composta por aproximadamente 655 espécies que apresentam os dois olhos somente em um lado do corpo, voltado para a parte superior (lado ocular; HESNLEY, 1997; NELSON, 2006). A face voltada para parte inferior é desprovida de pigmentação e permanece em contato com o substrato (lado cego; Figura 1).

Figura 1 – Desenho esquemático exibindo regiões distintas de *Pleuronectes platessa*
LINNAEUS, 1758



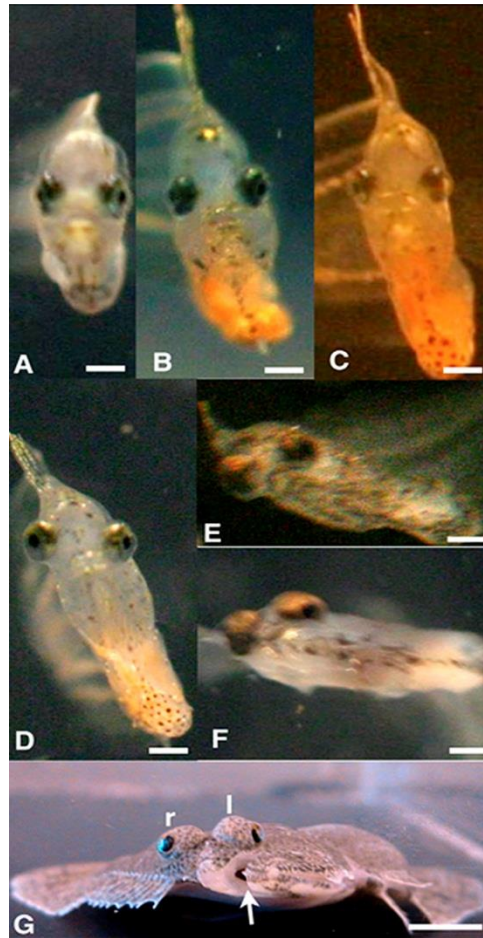
Legenda: As escalas representam 10cm.

Fonte: adaptado de CHANET, 1995.

Apesar de apresentarem métodos reprodutivos semelhantes aos demais Actinopterygii,

no desenvolvimento de um indivíduo adulto, espécies de Pleuronectiformes são acometidas por variações hormonais, seguido de alterações graduais nas estruturas ósseas e no comportamento destes peixes (SCHREIBER, 2006). Estas alterações são responsáveis pela metamorfose de uma larva simétrica e pelágica em um indivíduo adulto, assimétrico, que vive a maior parte do tempo em contato com o substrato (MUNROE, 2003; Figura 2).

Figura 2 – Posição dos olhos e postura natatória nos diferentes estágios do desenvolvimento em *Paralichthys lethostigma* (JORDAN & GILBERT, 1884)



Legenda: (A) – fase pré-metamórfica inicial; (B) – fase pré-metamórfica tardia; (C) – fase pró-metamórfica; (D) – clímax metamórfico inicial; (E) – clímax metamórfico tardio; (F) – juvenil pós-metamórfico; (G) – adulto estabelecido. A seta indica posição da boca, olho direito é *r* e o esquerdo *l*. As escalas indicam 0,02cm em A-F e 0,5cm em G.

Fonte: adaptado de SCHREIBER, 2006.

A denominação da ordem, do grego, *pleura*: lados e *néktos*: que nada, que nada sobre um dos lados do corpo (BLEEKER, 1859) é proveniente justamente pela observação deste distinto hábito de vida neste grupo. No entanto, as características exclusivas (apomorfias) que suportam a ordem Pleuronectiformes como um grupo monofilético entre os peixes ósseos são: ontogenia marcada pela migração de uma órbita; posição anterior da nadadeira dorsal (se

estendendo acima do neurocrânio); e presença do *recessus orbitalis*, uma estrutura muscular em forma de saco presente próximo a órbita, preenchida por fluido, permitindo que os olhos permaneçam protuberantes e se movimentem de maneira independente em um ângulo de 360° (CHAPLEAU, 1993; CHANET, 1995; RAMOS, 1998).

Se por um lado os Pleuronectiformes possuem características suficientes para seu reconhecimento como um táxon monofilético, a relação desta ordem com os demais peixes ósseos ainda são incongruentes. CUVIER (1816), o primeiro a reconhecer os linguados como uma família (Pleuronectidae), apontou Gadodidae, Gobioscopidae, Escheneide, Ophiocephalidae e os Cyclopteridae como possíveis grupos irmão dos Pleuronectiformes. AGASSIZ (1842), por sua vez, indicou uma aproximação com os Chaetodontidae e Scorpidae.

Posteriormente, GÜNTHER (1880) elevou os Pleuronectiformes ao nível de subordem, relacionada com os Gadoidei, dentro do grupo Anacanthini. COPE (1871), que nomeou os linguados como Heterosomata (do grego, *héteros*: diferente e *soma*, *somatos*: corpo, que apresenta o corpo diferente), os considerou próximo à família Gadidae. GILL (1887), por outro lado, considerou os Heterosomata relacionados com a família Trachipteridae. HOLT (1894) relacionou afinidades entre os Pleuronectiformes com peixes de corpo alto como *Platax*, *Dascyllus* e *Chaetodon*, da família Chaetodontidae, e ainda *Zeus faber*, representante da família Zeidae.

BOULENGER (1902) e THILO (1902) também consideraram *Zeus faber* relacionado com os Pleuronectiformes e, além disso, indicaram a espécie fóssil *Amphistium*, do Eoceno do Monte Bolca (Itália) como uma forma intermediária deste grupo. Recentemente, FRIEDMAN (2008) estudando exemplares do gênero *Amphistium* e demais fósseis de Pleuronectiformes concluiu que a migração ocular ocorreu de maneira gradativa durante a história evolutiva do grupo (FRIEDMAN, 2008).

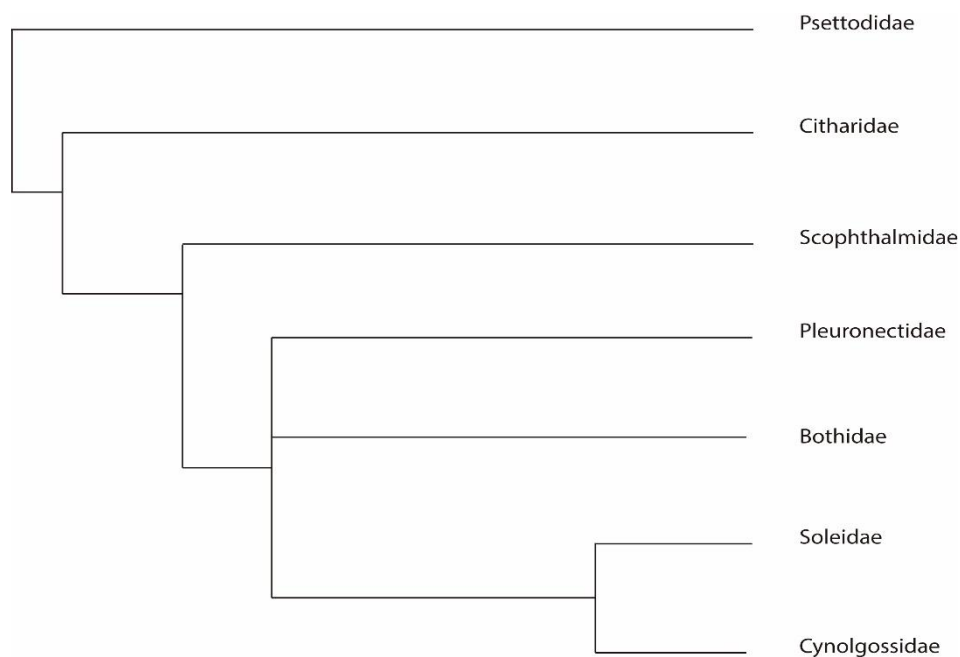
Para alguns pesquisadores, a dificuldade de encontrar um grupo-irmão para os Pleuronectiformes reside no fato de que esta ordem não é um grupo monofilético de fato e, sendo assim, a migração ocular seria um acontecimento ocorrido mais de uma vez na história evolutiva dos peixes ósseos (REGAN, 1910, KYLE, 1921; CHABANAUD, 1940a; CAMPBELL *et al.*, 2013; 2014a e b).

REGAN (1910) foi um dos primeiros pesquisadores a questionar a monofilia dos Pleuronectiformes, sugerindo que *Psettodes* era um percoide assimétrico de origem distinta dos demais linguados. KYLE (1921) também sustentou a polifilia do grupo e indicou o gênero *Symphurus* (Cynoglossidae) relacionado com as famílias Macrouridae e Trachipteridae. O gênero *Bothus*, em conjunto com *Psettodes*, seria uma linhagem distinta de

peixes assimétricos. CHABANAUD (1940a) também corroborou a separação de Cynoglossidae, Soleidae e Achiridae dos demais linguados, sendo relacionados com um grupo de pré-perciforme hipotético.

Apesar destas diversas propostas acerca da relação de parentesco dos Pleuronectiformes, LAUDER & LIEM (1983) foram os primeiros a proporem hipóteses evolutivas para os Pleuronectiformes com base em dados filogenéticos (Figura 3). Naquela análise, foram avaliadas sete famílias e, dentre elas, Psettodidae foi indicada como grupo basal. As famílias Soleidae e Cynoglossidae eram os grupos mais derivados. As famílias Pleuronectidae e Bothidae estavam mais relacionadas entre si do que com os outros Pleuronectiformes e, apresentado posição mais basal que o último grupo citado, estavam presentes as famílias Scopthalmidae e Citharidae (LAUDER & LIEM, 1983).

Figura 3 – Inter-relações de linhagens de Pleuronectiformes propostas por LAUDER & LIEM (1983)

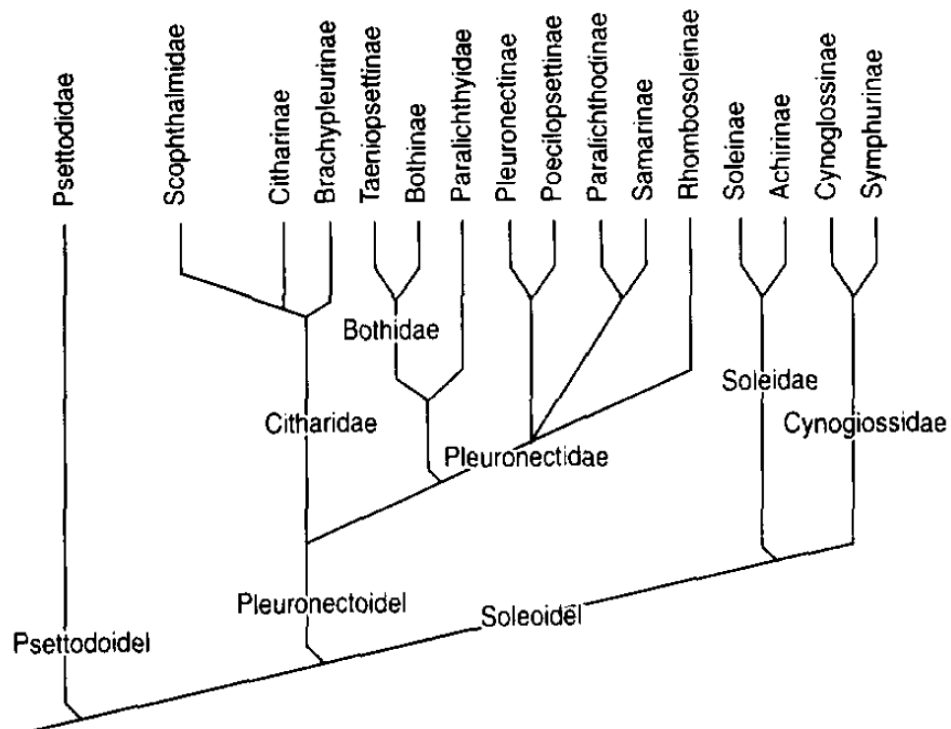


Fonte: adaptado de LAUDER & LIEM, 1983.

No ano seguinte, HENSLEY & AHLSTROM (1984) ao reagruparem os trabalhos de descrição morfológica, realizados por REGAN (1910, 1929), NORMAN (1934) e HUBBS (1945) propõem relações de similaridade entre os distintos grupos de Pleuronectiformes, atualmente referidas como modelo de relações “Regan-Norman” (HENSLEY, 1997; figura 4). Neste modelo, a ordem é composta pelas subordens Psettodoidei (Psettodidae), Pleuronectoidei (Scopthalmidae, Citharidae, Bothidae e Pleuronectidae) e Soleioidei

(Soleidae e Cynoglossidae; HENSLEY & AHLSTROM, 1984).

Figura 4 – Hipótese de relações de parentesco dos Pleuronectiformes baseado no modelo “Regan – Norman”



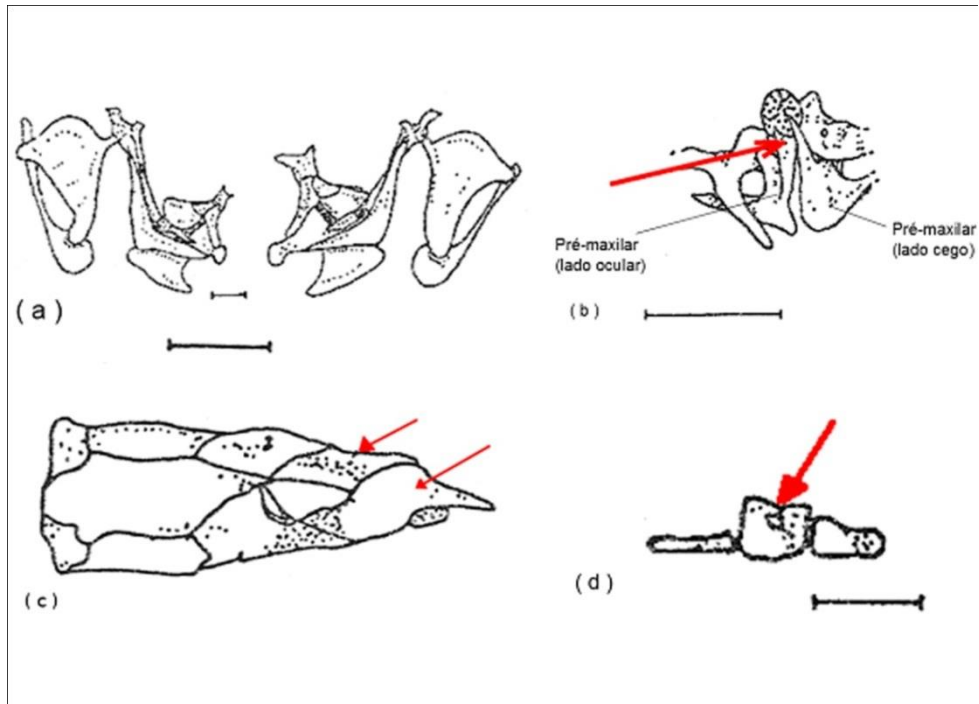
Fonte: HENSLEY, 1997.

Até o trabalho realizado por HENSLEY & AHLSTROM (1984) acreditava-se que a família Soleidae era composta por espécies Européias e Sul-Americanas. CHAPLEAU & KEAST (1988), contudo, seguindo um estudo osteológico dos Soleoidei, refutaram o status monofilético da família Soleidae (Soleinae + Achirinae), que, segundo os autores, era baseado somente na destralidade destes grupos.

CHAPLEAU & KEAST (1988) apontaram a subfamília Soleinae como grupo irmão da família Cynoglossidae, e indicaram a subfamília Achirinae como grupo monofilético, com base em cinco sinapomorfias: suspensório do lado ocular (exceto os ossos operculares) menor em relação ao lado cego; processo ascendente do pré-maxilar modificado para acomodar a margem ventral da cartilagem rostral; amplo etmoide formando a margem anterior e antero-ventral do olho superior; etmoide lateral do lado cego com uma margem dorsal côncava; amplo forame na superfície lateral do primeiro basebranquial (Figura 5).

Figura 5 – Desenho evidenciando as sinapomorfias da família Achiridae observadas por

CHAPLEAU & KEAST (1988)



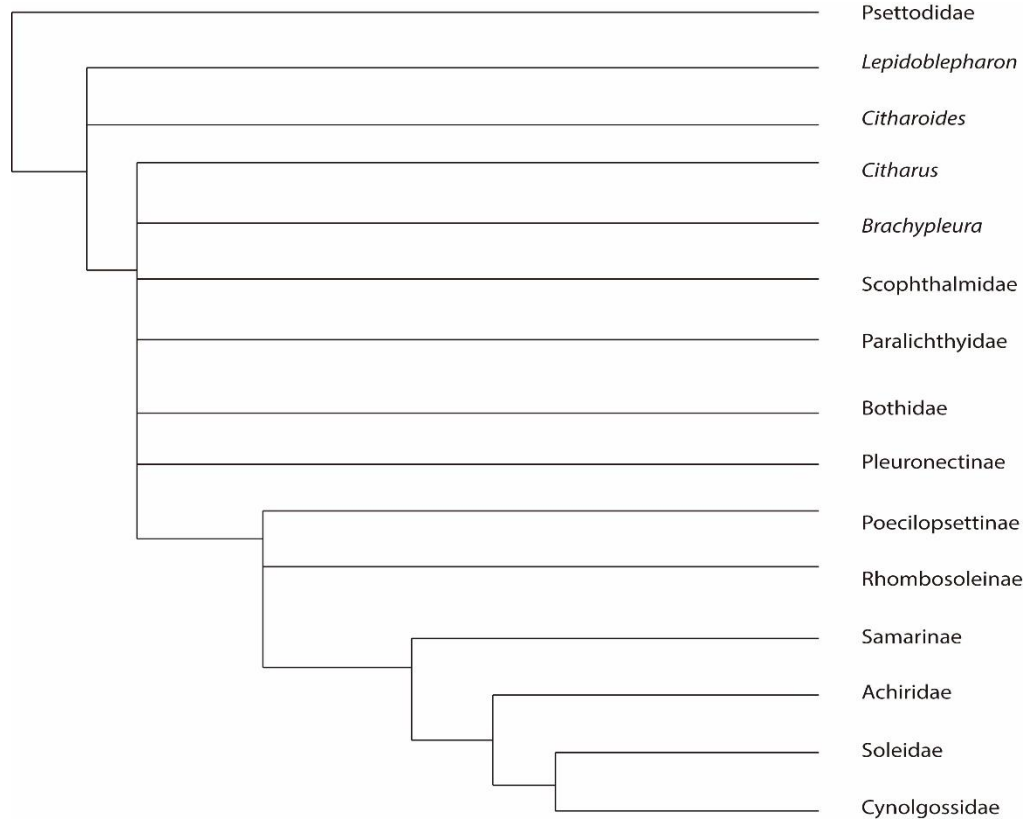
Legenda: (a) – suspensório assimétrico; (b) – achatamento do pré-maxilar; (c) – vista dorsal do neurocrânio evidenciando o aumento do etmoide e a concavidade do etmoide lateral do lado cego; (d) – perfuração do basibranquial. As escalas indicam 2mm.

Fonte: adaptado de CHAPLEAU & KEAST, 1988.

Consequentemente, CHAPLEAU & KEAST (1988) sugeriram a elevação das subfamílias Achirinae e Soleinae para o nível familiar Achiridae e Soleidae, respectivamente. Trabalhos anteriores já haviam mencionado a presença da família Achiridae, contudo, o estudo realizado por CHAPLEAU & KEAST (1988) foi o primeiro a reconhecer a monofilia deste grupo.

Esta proposta foi corroborada por CHAPLEAU (1993) a partir de uma reavaliação cladística, na qual a monofilia e as inter-relações dos Pleuronectiformes foram recuperadas (Figura 6). A família Achiridae foi apontada como grupo irmão do clado formado pelas famílias Soleidae (*sensu novo*) e Cynoglossidae (CHAPLEAU, 1993). Estudos filogenéticos baseados em dados morfológicos realizados por CHANET (1995), RAMOS (1998), COOPER & CHAPLEAU (1998) e HOSHINO (2001) também corroboram esta topologia.

Figura 6 – Árvore filogenética representando a inter-relação dos Pleuronectiformes baseados em 18 caracteres igualmente parcimoniosos calculados a partir de uma matriz com 39 estados de caracteres ordenados e polarizados



Fonte: adaptado de CHAPLEAU, 1993.

A família Achiridae, foco do presente estudo, destaca-se por ser o único grupo de Pleuronectiformes a apresentar, além de exemplares marinhos e estuarinos, representantes distribuídos em ambiente dulciaquícolos nas regiões Neotropical e Neártica do continente Americano (Figura 7). O entendimento do padrão de distribuição e as relações filogenéticas deste grupo irão contribuir com informações para o reconhecimento da origem e estabelecimento da fauna Neotropical dulcícola, como já foi evidenciada para outros grupos, como por exemplo, as raias da família Potamotrygonidae (LOVEJOY *et al.*, 2006) e os baiacus do gênero *Colomesus*, pertencentes à família Tetraodontidae (AMARAL *et al.*, 2013a e b). A única proposta vigorada até o momento para a família Achiridae é que exemplares distribuídos em sistemas fluviais são derivados de linhagens marinhas, que dispersaram para o ambiente dulciaquícolos durante incursões marinhas ocorridas no Mioceno (aproximadamente de 23 à 5ma; LOVEJOY *et al.*, 2006).

Figura 7 – Distribuição dos exemplares pertencentes à família Achiridae

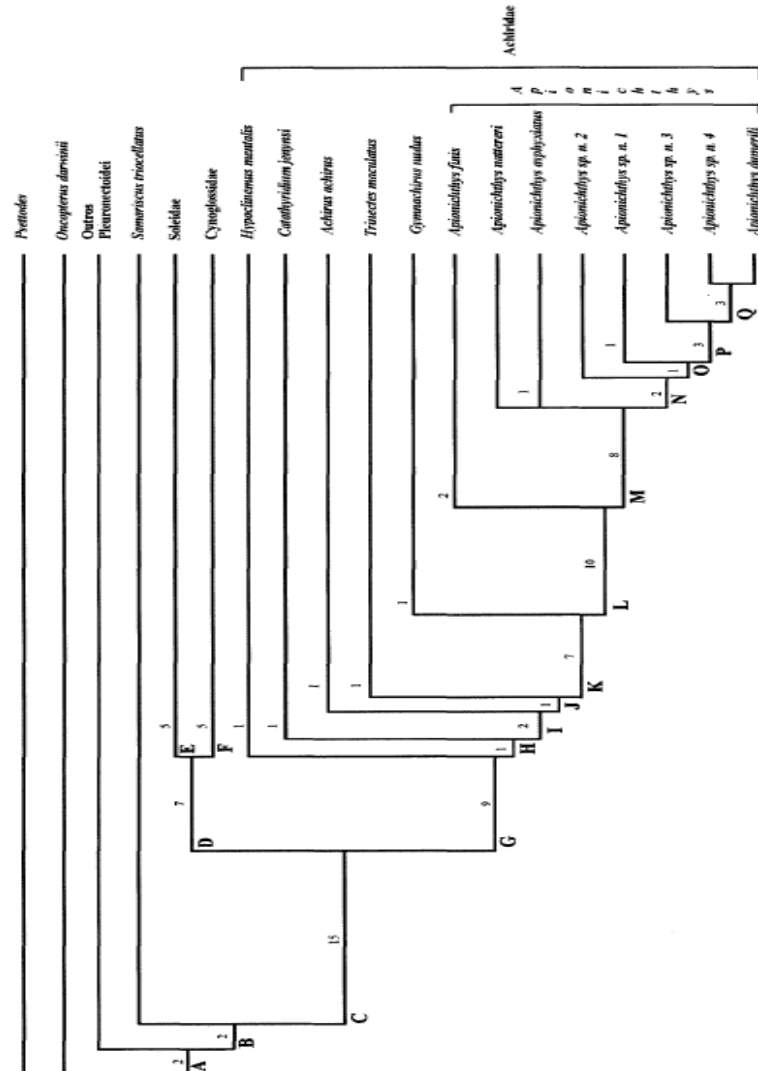


Legenda: Vermelho – *Achirus*; Lilás – *Catathyridium*; Branco – *Hypoclinemus*; Azul – *Trinectes*; Amarelo – *Apionichthys*.

Fonte: *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF; www.gbif.org).

No entanto, a tese realizada por RAMOS (1998) indicou uma possível origem duciaquícola para os Achiridae, visto que o gênero *Hypoclinemus* foi reconhecido como grupo basal da família (RAMOS, 1998). O gênero *Catathyridium* foi indicado como grupo irmão do clado (*Achirus* + (*Trinectes* + (*Gymnachirus* + *Apionichthys*))). Além disso, nesta tese, quatro novas espécies foram reconhecidas para o gênero *Apionichthys*, o qual também foi incluído as espécies anteriormente pertencentes aos gêneros *Soleonasus* e *Pnictes* (RAMOS, 1998, 2003a; Figura 8).

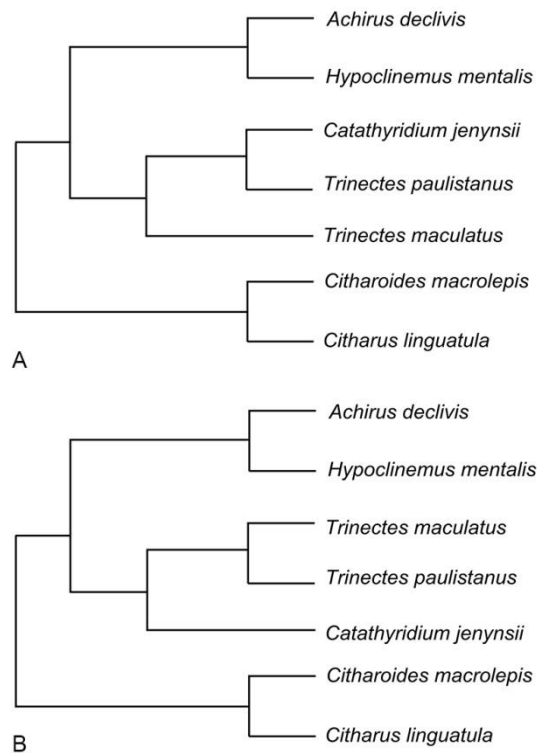
Figura 8 – Árvore consenso estrito representado as relações filogenéticas dos Pleuronectiformes baseadas em seis árvores igualmente parcimoniosas, calculadas a partir de uma matriz de 75 caracteres morfológicos



Legenda: Os números próximos aos ramos indicam o número de características que sustentam cada clado.
Fonte: adaptado de RAMOS et al., 2009.

Estudos filogenéticos baseados em dados moleculares 12S e 16SrRNA não confirmaram ao certo a origem da família Achiridae, contudo, as análises propostas no manuscrito realizado por AZEVEDO *et al.* (2008) concluíram, a partir relação de *Hypoclinemus mentalis* com *Achirus declivis*, e *Catathyridium jenynsii* com *Trinectes paulistanus*, que a colonização do ambiente dulciaquícola para a família Achiridae não ocorreu de maneira única na história evolutiva deste grupo (Figura 9).

Figura 9 – Relações filogenéticas da ordem Pleuronectiformes propostas por AZEVEDO *et al.* (2008)



Legenda: (A) - árvore consenso de máxima parcimônia; (B) – árvore consenso de máxima verossimilhança.
 Fonte: adaptado de AZEVEDO *et al.*, 2008.

Para que hipóteses de colonização de ambientes sejam realizadas de maneira mais robusta, alguns aspectos fundamentais devem ser previamente levados em consideração. Dentre estes, o reconhecimento das espécies que estão sendo estudadas é primordial, pois, caso não haja plena certeza sobre qual táxon estamos trabalhando de fato, poderemos estar gerando hipóteses frágeis para o estudo em questão (HENSLEY, 1997).

Por isto, diversos taxonomistas vêm empenhando esforços para o reconhecimento e compreensão dos diferentes organismos (e.g. ESCHMEYER, 2015, para Chondrichthyes e Osteichthyes, exceto Tetrapoda). Desde a descrição dos primeiros exemplares da família Achiridae (LINNAEUS, 1758), foram propostas diversas hipóteses de nomenclatura, assim como determinação de sinônimos e remanejamento de grupos que, atualmente, alguns táxons são inexplicavelmente considerados como válidos (e.g. gêneros *Baiostoma*, *Pnicetes* e *Soleonassus*; ESCHMEYER, 2015). Além destes casos, existem também determinações de sinonímias de possíveis táxons válidos realizadas sem justificativa, tanto de níveis específicos, como em níveis hierárquicos superiores (RAMOS, 2003; ESCHMEYER, 2015).

Apesar de existirem estudos em alfa-taxonomia relacionados aos representantes da

família Achiridae (e.g. JORDAN, 1923; CHABANAUD, 1928a), grande parte destes são chaves de identificação para espécies que ocorrem somente em determinadas regiões [e.g. FIGUEIREDO & MENEZES (2000), para região sudeste do Brasil e MUNROE (2003), para América Central e Norte]. Trabalhos como estes são importantes para o incremento do conhecimento científico, entretanto, não revelam as diferenças encontradas nos táxons da família de maneira geral e, na maioria das vezes, não contemplam aspectos morfológicos internos, importantes para a realização de estudos filogenéticos.

Entre os escassos trabalhos acerca da osteologia da família Achiridae publicados, o primeiro manuscrito foi realizado por FUTCH *et al.* (1972), no qual foi descrito o desenvolvimento osteológico desde larva até adulto da espécie *Achirus lineatus*. Outro manuscrito que contribuiu para o conhecimento sobre a anatomia dos Achiridae foi o anteriormente citado estudo filogenético das famílias Achiridae, Cynoglossidae e Soleidae (Soleioidei), realizado por CHAPLEAU & KEAST (1988), onde foram reveladas características osteológicas das espécies *Achirus lineatus* e *Gymnachirus texae*.

Informações sobre características anatômicas para o gênero *Apionichthys* também podem ser acessadas a partir do estudo filogenético realizado por RAMOS (2003b). Outros trabalhos envolvendo as espécies *Achirus lineatus*, *A.declivis*, *A.mazatlanus* e *Trinectes maculatus* também foram realizados, contudo, o enfoque das descrições foram regiões restritas, como o aparato branquial (BÜRGIN, 1987) e o complexo caudal (HOSHINO, 2001; GRACIAN-NEGRETTE *et al.*, 2012). Para as demais espécies ainda não existem registros sobre dados osteológicos.

Trabalhos não publicados, como monografias, dissertações e teses também são importantes fontes para o conhecimento osteológico de espécies pertencentes ao gênero *Apionichthys*, *Achirus* (RAMOS, 1998; RAMOS, 2007; CANTALICE, 2011; GRACIAN-NEGRETTE, 2012) e *Trinectes* (DUPLAIN, 2009). Contudo, mesmo com estes dados, as maneiras que as características se dispõem em diversas espécies pertencentes à família Achiridae continuam desconhecidas.

Recentemente, a análise de genes específicos tem se tornado uma importante ferramenta adicional para levantamento faunístico, reconhecimento de espécies e estabelecimento de relações filogenéticas (BERENDZEM & DIMMICK, 2002; APRIL *et al.*, 2010; AMARAL *et al.*, 2013a e b; PEREIRA *et al.*, 2014). Dentre estes, pequenas sequências 5' com aproximadamente 650pb do gene mitocondrial citocromo c oxidase I (COI), têm sido amplamente utilizada como ferramenta para identificação de espécies, sendo considerada por muitos pesquisadores como o código de barras da vida ou *DNA Barcode* (HEBERT *et al.*,

2003).

Estudos recentes para peixes Neotropicais (como é o caso da família Achiridae) verificaram que o marcador molecular mitocondrial COI é uma eficiente ferramenta para reconhecimento da ictiofauna na região (PEREIRA *et al.*, 2014). Apesar de utilizar um grande numero de táxons, naquele manuscrito, contudo, somente constava como membro da família Achiridae a espécie *Catathyridium jenynsii* (PEREIRA *et al.*, 2014).

Entre os Achiridae, além de *Catathyridium jenynsii*, somente *Achirus lineatus* e *Trinectes maculatus* estão presentes em análises de reconhecimento molecular de espécies (APRIL *et al.*, 2010, VÁLDEZ-MORENO *et al.*, 2010). Destes estudos realizados, cabe destaque o levantamento da ictiofauna distribuída na Península de Yucatán (México), no qual, a partir da análise da distância genética do gene COI, foi verificada a presença de possíveis espécies crípticas em encostas do Atlântico no México (VÁLDEZ-MORENO *et al.*, 2010).

A partir das informações indicadas nos parágrafos anteriores, foi verificada a necessidade da reavaliação dos dados reconhecidos sobre taxonomia, morfologia e filogenia de espécies pertencentes à família Achiridae. Somente desta maneira será possível avaliar de maneira mais robusta a origem e diversificação deste grupo em múltiplos ambientes na América.

1 OBJETIVOS

1.1 Objetivo geral

Reavaliar a taxonomia, diversidade, classificação e filogenia de espécies pertencentes à família Achiridae para verificar como os táxons dulciaquícolas se relacionam com espécies distribuídas em ambientes marinhos e estuarinos.

1.2 Objetivos específicos

- a) Contribuir para o reconhecimento das espécies pertencentes à família Achiridae;
- b) Avaliar a utilização de marcadores moleculares para identificação das espécies estudadas;
- c) Reunir características morfológicas capazes de diferenciar e/ou evidenciar ancestralidade comum entre estes táxons;
- d) Verificar aspectos osteológicos presente em espécies dulciaquícolas (e.g. *Hypoclinemus mentalis*) e compará-los com características observadas em representantes de gêneros distintos;
- e) Realizar a análise filogenética a fim de verificar a monofilia e a inter-relações da família Achiridae que, até o momento, não foi formalmente proposta;
- f) Buscar padrões de distribuição de espécies pertencentes à família Achiridae e verificar como estes se comportam nas topologias obtidas.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Informações sobre taxonomia

A maior parte da bibliografia levantada é proveniente do site *Biodiversity Heritage Library* (www.biodiversitylibrary.org), onde se encontram depositados documentos antigos, como por exemplo, *Systema Naturae* (LINNAEUS, 1758; 1766), os quais permitiram uma análise cronológica considerável das modificações taxonômicas ocorridas nos táxons pertencentes à família Achiridae.

Informações adicionais também foram obtidas a partir de outros domínios na internet (e.g. Periódicos CAPES, Google Acadêmico e PubMed), como também pela obtenção de material disponível em instituições estrangeiras, graças a fotocópias e digitalizações disponibilizadas pelos colegas Dr. Diogo de Mayrinck, Dr. Lucio Machado, Dr. Waldiney Mello, Dr. Jesus Alvarado, Ma. Jatzri Negrette e Me. Yuri Alves.

2.2 Descrições morfológicas

2.2.1 Observação dos exemplares

Os espécimes analisados se encontram depositados nas coleções da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (DZ-UERJ e PNT.UERJ), Universidade Federal do Pará (GEA.ICT), Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA), *Universidad Nacional Autónoma de México* (IBUNAM.CNPE), Museu Paraense Emilio Goeldi (MPEG) e em *El Colegio de la frontera Sur, unidad Chetumal* (ECOSUR-Chetumal). Como a ênfase desta tese são os exemplares de água doce, a espécie *Hypoclinemus mentalis* foi utilizada como modelo para a descrição morfológica dos Achiridae, contudo, as variações encontradas em outras espécies analisadas também foram devidamente descritas.

As observações dos exemplares foram realizadas com o auxílio de microscópio estereoscópio. Os dados morfométricos e merísticos foram obtidos com a utilização de paquímetro digital e os registros obtidos foram armazenados em planilha de dados. As fotografias dos exemplares foram capturadas com a câmera fotografia Sony ADSL Alfa 580, e as imagens obtidas foram posteriormente tratadas com auxílio do *software* Photoshop CS6. Os desenhos esquemáticos foram realizados com o auxílio do *software* Adobe Illustrator CS6.

2.2.2 Espécimes analisados

Achirus achirus: MPEG 4069, MPEG 4266, Boca da Vigia, Vigia, Baia de Marajó, Pará, Brasil. MPEG 5110, MPEG 4300 Baia de Marajó, Igarapé Aruená, Município de Vigia, Pará, Brasil. GEA.ICT01695, GEA.ICT01696, GEA.ICT01697, GEA.ICT01698, GEA.ICT01699, GEA.ICT01700, Rio Curuçá, Curuçá, Pará, Brasil.

Achirus declivis: PNT.UERJ.293, PNT.UERJ.294, PNT.UERJ.295, PNT.UERJ.296, PNT.UERJ.336, PNT.UERJ.337, PNT.UERJ.340, PNT.UERJ.342, PNT.UERJ.353, PNT.UERJ.366, Cananéia, São Paulo, Brasil. DBAV 0227 (7), Itaipú, Rio de Janeiro, Brasil.

Achirus lineatus: IBUNAM.CNPE.PE11114 (6), Lat. 21.4500008, Long. -97.4000015, El Idolo, Laguna de Tamiahua, Tampico Alto, Veracruz, México. IBUNAM.CNPE.PE4921 (3), Lat. 21.0025005, Long. -97.3616638, Canal Laguna de Tampachoco, Tuxpan, Veracruz, México. GEA.ICT01701, GEA.ICT01702, GEA.ICT01703, GEA.ICT011704, Rio Curuçá, Curuçá, Pará, Brasil.

Achirus mazatlanus: IBUNAM.CNPE.PE1576 (3), Lat. 27.0833334, Long. -110.0333328, Bahia de Huivolai, Navojoa, Sonora, México. IBUNAM.CNPE.PE1493 (2), Lat. 27.85, Long. -110.9166667, Paraje novo, Guaymas, Sonora, México.

Achirus scutum: IBUNAM.CNPE.PE2180, Lat. 19.580555, Long. -105.1252747, Playa Perula, Baia de Chamela, Jalisco México.

Achrius sp.1 (identificado como *Achrius lineatus*): ECO-CHP 4275 (16) Punta flor, Bahia de Chetumal, Othón P. Blanco, México. ECO-CHP 4352 (2) Punta Catalan, México. ECO-CHP 4260 (2) Mainada, Baia de Chetumal, Chetumal, México. ECO-CHP 4296 (5) Siete esteros, Baia de Chetumal, Chetumal, México. ECO-CHP 3758 (6) Isla de Tamalcab, Baia de Chetumal, Othón P. Blanco, México. ECO-CHP 4262 (7) Punnta Calentura, Baia de Chetumal. ECO-CHP 4337 (8) Tamalcab (dentro), Baia de Chetumal. ECO-CHP 4293 (17) Mangote de Barlovento, Baia de Chetumal, Chetumal, México. ECO-CHP 5510, Baia de Chetumal, Chetumal, México.

Achirus sp.2 (identificado como *Achirus lineatus*): ECO-CHP 5766, 21° 26.439'N

87°18.818'W, Punta Chen, Laguna Yalahau, Quintana Roo, Lazaro Cardenas. ECO-CHP 5845, Rio Celestun, Yucatan, México. ECO-CHP 5846 (5), Rio Celestun, Yucatan, México.

Achirus spp.: MPEG 24294, Lat. 2° 46' 9,5"S, Long. 55° 9' 56,6"W, Bacia do Tapajós, Santarém, Pará, Brasil. INPA 18148, Ilha do Prego, Rio Solimões, Amazonas, Brasil. INPA19057, Comunidade Nogueira, Lago Tefé, Rio Tefé, Amazonas, Brasil. INPA27975, Lat. -3.700°, Long. -64.1206°, Lago Catuá, Coari, Amazonas, Brasil. INPA 9293, Igarapé Arapari, Breu Branco, Pará, Brasil. INPA 7100 (5), próximo à boca do rio Cupari, Rio Tapajós, Pará, Brasil.

Apionichthys asphyxiatus: INPA 24591 (2), Rio Madeira, em frente à comunidade Cachoeirinha, Amazonas, Brasil.

Apionichthys finis: MPEG 23849 (2), Lat. 1° 28' 18,59", Long. 53° 41' 49,85", Ponte Jauari, Bacia Jauari, Prainha, Pará, Brasil. INPA 10988 (2), Rio Jaci-Paraná, aproximadamente 40 km acima da cidade Jaci-Paraná (próximo à três praias). INPA10989, INPA10990, Rio Jaci-Paraná, aproximadamente 3km acima da cidade Jaci-Paraná. INPA36342, Praia em frente à boca do Carneirão, Rio Branco, Caracaraí, Roraima, Brasil.

Apionichthys dumerili: MPEG 3475 (2), Lat. 0° 21' 0" Long. 48° 47,43' 0", estuário Amazônico, Rio Amazonas. MPEG 13061 (17), MPEG 5107, Baía de Marajó, Boca da Vigia, Vigia, Pará, Brasil. GEA.ICT01705, GEA.ICT01706, Furo do Rio Curuçá, Curuçá, Pará, Brasil. INPA32366, Lat. -1°25'43". INPA32556, Lat. -1°25'43", Long. -56° 39'10", Porto Trombetas, Oriximiná, Pará, Brasil. INPA 7713, Rio Tapajós, Santarém, Pará, Brasil.

Apionichthys nattereri: MPEG 1814, Rio Japurá, Lago Amanã, Amazonas, Brasil.

Apionichthys rosai: INPA 24590 (2), Rio madeira, comunidade Cachoeirinha, Manicoré, Amazonas, Brasil.

Apionichthys sp.: INPA 8581, Rio Tapajós, Alter do Chão, Pará, Brasil.

Catathyridium garmani: DBAV.UERJ 0531, Sepetiba, Rio de Janeiro, Brasil; DBAV.UERJ 1448, Itaipu, Niterói, Rio de Janeiro, Brasil.

Catathyridium jenynsii: MPEG 15144, 2°12'29,2" 56°7'58,4", Rio Amazonas, Juriti, Pará, Brasil.

Gymnachirus melas: IBUNAM.CNPE.PE7541(2), Lat. 20.2000008, Long. -96.6505585, Plataforma continental de Veracruz, Veracruz, México.

Gymnachirus nudus: PNT.UERJ.478, Cananéia, São Paulo, Brasil; PNT.UERJ.479, Cananéia, São Paulo, Brasil. DBAV 1355, Baía da Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil.

Gymnachirus texae: IBUNAM.CNPE.PE11202. Lat. 18.7658329, Long. -93.5277786, Golfo do México, Tabasco, México. IBUNAM.CNPE.PE4496, Lat. 21.2336121, Long. -97.0186081. Plataforma continental Veracruz, Veracruz, México. IBUNAM.CNPE.PE2503 (2), Lat. 21.8516674, Long. -86.8008347, Plataforma Quintana de Roo, Quintana Roo, México. IBUNAM.CNPE.PE2521, Lat. 21.9183331, Long. -86.7519455, Plataforma Quintana de Roo, Quintana Roo, México. IBUNAM.CNPE.PE9414, Lat. 23; Long. -97.4833298, Plataforma continental e Tamaulipas, Tamaulipas, México.

Hypoclinemus mentalis: MPEG 13062, 2°48'49"S 54°47'31"W, Lago Piranha, Tefé, Amazonas, Brasil. MPEG 24294, 2°46'9,5"S 55°9'56,6"W. Bacia do Tapajós, Santarém, Pará, Brasil. MPEG 26286, 2°10'46,4"S 56°7'24,3"W, Rio Amazonas, Juriti, Pará, Brazil. MPEG 5834 (3), Rio Tapajós, Santarém, Pará, Brasil. MPEG 6139 (4), Rio Anapú, Baía de Caxiuanã, Pará, Brazil. MPEG 2141, Rio Juruá, Acre, Brasil. GEA.ICT.01707, Cachoeira Viramundo, Rio Trombetas, Oriximiná, Pará, Brazil. GEA.ICT.01708, Rio Tapajós, Itaituba, Pará, Brasil. GEA.ICT.01709, Cachoeira Porteira, Trombetas, Oriximiná, Pará, Brazil. INPA 39675, 3°7'24"S 58°27'00"W, Igarapé do Lago do Serpa, Itacoatiara, Amazonas, Brasil. INPA 22006, Rio Parauara, Roraima, Brazil. INPA 16744, Boca do Rio Tarumã, Rio Negro, Amazonas, Brasil. INPA 36616 (6), 4°27'39"N 61°59'4"W, Rio Purus, Beruri, Amazonas, Brazil. INPA 11017 (2), Rio Jaci-Paraná, Jaci-Paraná, Rondônia, Brasil. INPA 21684, Rio Novo, Vale do Guaporé, Rondônia. INPA 11014, Rio Jamari, Candeias do Jamari, Rondônia, Brasil. INPA 32054 (47), 5°23'7"S 63°3'26"W, praia do Abufari, Rio Purus, Tapauá, Amazonas, Brazil. PNT.UERJ.287, Rio Nanay, Iquitos, Peru; PNT.UERJ.288, Rio Nanay, Iquitos, Peru; PNT.UERJ.289, PNT.UERJ.290, PNT.UERJ.291, PNT.UERJ.292, PNT.UERJ.372, PNT.UERJ.374, PNT.UERJ.375, PNT.UERJ.376, PNT.UERJ.377,

PNT.UERJ.378, PNT.UERJ.379, PNT.UERJ. (HM1), PNT.UERJ. (HM4), PNT.UERJ. (HM10), PNT.UERJ. (HM11), PNT.UERJ. (HM12), PNT.UERJ. (HM13), PNT.UERJ. (HM14), Rio Nanay, Iquitos, Peru.

Hypoclinemus spp.: INPA21273 (2), Lat. 9°41'15"S, Long. 50°8'19"W, Parque Estadual do Cantão, Caseara, Tocantins, Brasil. INPA 21544, Lat. 9°41'15"S, Long. 50°8'19"W, Parque Estadual do Cantão, Caseara, Tocantins, Brasil;

Trinectes paulistanus: GEA.ICT01710; GEA.ICT01711, GEA.ICT01712, GEA.ICT01713, Rio Curuçá, Curuçá, Pará, Brasil; IBUNAM.CNPE.PE1346 Lat. 11.92571, Long. -83.73824, Canal de Laguna Bahia de San Juan, San Juan del Norte, Nicarágua; MPEG 13059 (16), Baía de Marajó, Boca da Vigia, Vigia, Pará, Belém. PNT.UERJ.301, PNT.UERJ.s.n, PNT.UERJ.335, PNT.UERJ.369, PNT.UERJ.370, PNT.UERJ.371, Brasil; PNT.UERJ.31, PNT.UERJ.34, PNT.UERJ.(TM1), PNT.UERJ.(TM2), Cananéia, São Paulo, Brasil; ECO-CHP 5620 Laguna de Chacmuc, sitio 4, Quintana Roo, México.

Trinectes inscriptus: IBUNAM.CNPE.PE2583 (2), lat. 20.0027771; long. -87.4775009. Laguna de Caila (2Km de la Boca), Quintana Roo, Mexico; ECO-CHP 3019 (2), Canal de Boca Paila, Solidaridad, Quintana Roo, México.

Trinectes fonsecensis: IBUNAM.CNPE.PE1649, lat. 25.6000004; long. -109, Bahia de Ohiuira, Isla de patos, Tompolabambo, Sinaloa, Mexico.

Trinectes microphthalmus: PNT.UERJ.361, PNT.UERJ.362, PNT.UERJ.363, PNT.UERJ.14, PNT.UERJ.nc., Cananéia, São Paulo, Brasil;

Paralichthys patagonicus: PNT.UERJ.nc. Saquarema, Rio de Janeiro, Brasil.

Paralichthys brasiliensis: PNT.UERJ.nc. Barra da Tijuca, Rio de Janeiro, Brasil.

Syacium papilosum: PNT.UERJ.nc. Barra da Tijuca, Rio de Janeiro, Brasil.

Bothus robinsi: DBAV.UERJ 323

Bothus ocelatus: DBAV.UERJ 5643

Symphurus sp.: PNT.UERJ.nc, Cananéia, São Paulo, Brasil.

2.2.3 Medidas utilizadas

As medidas realizadas foram registradas em milímetros e as diferentes regiões selecionadas foram recuperadas de LAHILLE (1939) e RAMOS (1998, Figuras 10 e 11).

Comprimento total (**CT**) – Linha horizontal alcançando desde a extremidade anterior do focinho até a borda posterior da nadadeira caudal.

Comprimento padrão (**CP**) – Linha horizontal alcançando desde a extremidade anterior do focinho até a base do pedúnculo caudal.

Comprimento do tronco (**CTr**) – Linha horizontal alcançando desde a borda posterior do opérculo até a base do pedúnculo caudal.

Altura total (**AT**) – Linha vertical alcançado desde a extremidade do maior raio da nadadeira dorsal até a extremidade do maior raio da nadadeira anal.

Altura do corpo sem nadadeiras (**ACSN**) – Linha vertical entre as extremidades superior e inferior do ponto de maior extensão entre as borda do corpo.

Comprimento da cabeça (**CC**) – Linha horizontal alcançando desde extremidade anterior do focinho até a borda posterior do opérculo.

Altura da cabeça no centro do olho não migratório (**ACO**) – Linha vertical alcançando a extremidades da nadadeira dorsal e a extremidade ventral da cabeça na altura do olho inferior.

Altura da parte superior da cabeça (**APSC**) – Linha vertical alcançando desde a borda posterior do opérculo até a extremidade da nadadeira dorsal.

Comprimento da nadadeira caudal (**CNC**) – Linha horizontal alcançando desde o pedúnculo

caudal até a extremidade posterior da nadadeira caudal.

Altura da base da nadadeira caudal (**ABC**) – Linha vertical entre as bordas do pedúnculo caudal.

Altura do maior raio da nadadeira dorsal (**AMRD**) – Linha entre a extremidade do maior raio da nadadeira dorsal até sua base.

Altura do maior raio da nadadeira anal (**AMRA**) – Linha entre a extremidade do maior raio da nadadeira anal até sua base.

Comprimento do maior raio da nadadeira peitoral (**CPT**) – Linha entre a extremidade do maior raio da nadadeira peitoral até sua base.

Altura do maior raio da nadadeira pélvica (**APv**) – Comprimento do maior raio da nadadeira pélvica até sua base. Medida calculada em ambos os lados do corpo.

Comprimento da base da nadadeira pélvica (**CBPv**) – Linha entre a base do primeiro e o último raio da nadadeira pélvica do lado ocular.

Distância entre o focinho e nadadeira anal (**DFNA**) – Linha horizontal entre a extremidade anterior do focinho até o ponto paralelo à inserção do primeiro raio da nadadeira anal.

Distância entre o focinho e a nadadeira pélvica (**DFPv**) – Linha horizontal alcançando desde o focinho até o ponto paralelo à inserção do primeiro raio da nadadeira pélvica.

Comprimento pré-orbital (**CPreO**) – Linha horizontal alcançando desde a extremidade anterior do focinho até a borda anterior da órbita inferior.

Comprimento pós-orbital (**CPosO**) – Linha horizontal alcançado desde a borda posterior da órbita inferior até a borda posterior do opérculo.

Distância entre o focinho e pré-opérculo (**DFPop**) – Linha horizontal alcançando desde a extremidade do focinho até o do ramo posterior do pré-opérculo.

Distância entre o focinho e a órbita superior (**DFOs**) – Linha horizontal entre a extremidade anterior do focinho e borda anterior da órbita superior.

Distância entre o focinho e narina (**DFN**) – Linha horizontal alcançando desde a borda anterior do focinho até a região medial do orifício nasal anterior do lado ocular.

Espaço interorbital (**EIO**) – Linha entre a borda ventral da órbita superior e a borda dorsal da órbita inferior.

Comprimento da órbita superior (**COS**) – Linha horizontal alcançando desde a borda anterior à posterior da órbita superior.

Comprimento da órbita inferior (**COI**) – Linha horizontal alcançando desde a borda anterior à posterior da órbita inferior.

Altura da órbita superior (**AOS**) – Linha vertical alcançando desde a borda dorsal à ventral da órbita superior.

Altura da órbita inferior (**AOI**) – Linha vertical alcançando desde a borda dorsal à ventral da órbita inferior.

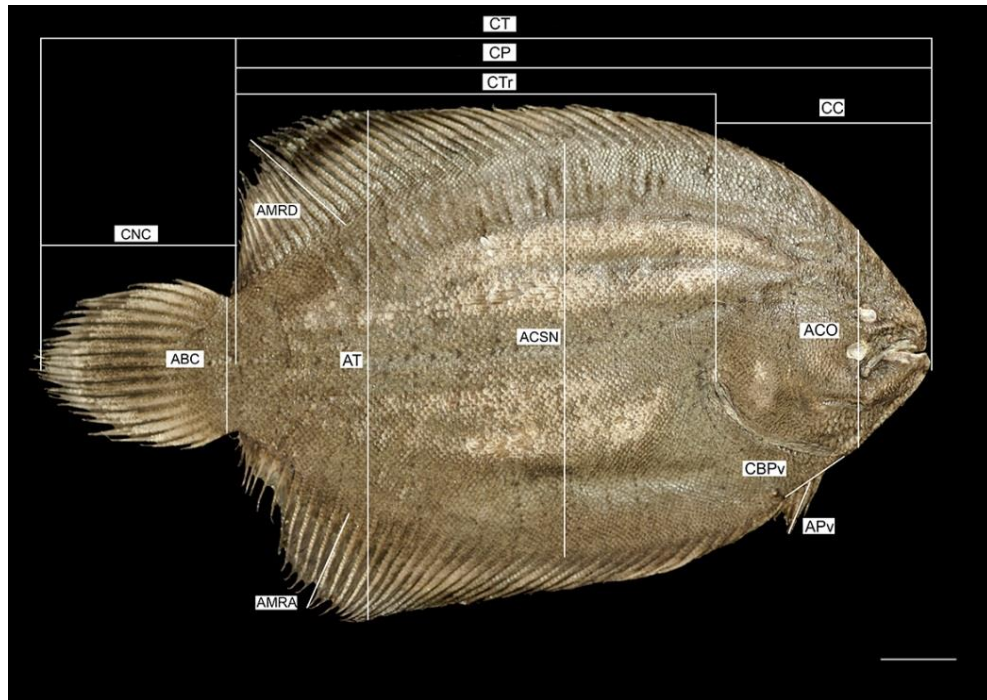
Comprimento do lábio superior do lado ocular (**CLS l.o.**) – Linha alcançando as extremidades anterior e posterior do lábio superior no lado ocular.

Comprimento do lábio superior do lado cego (**CLS l.c.**) – Linha alcançando as extremidades anterior e posterior do lábio superior no lado cego.

Comprimento do lábio inferior do lado ocular (**CLI l.o.**) – Linha alcançando as extremidades anterior e posterior do lábio inferior no lado ocular.

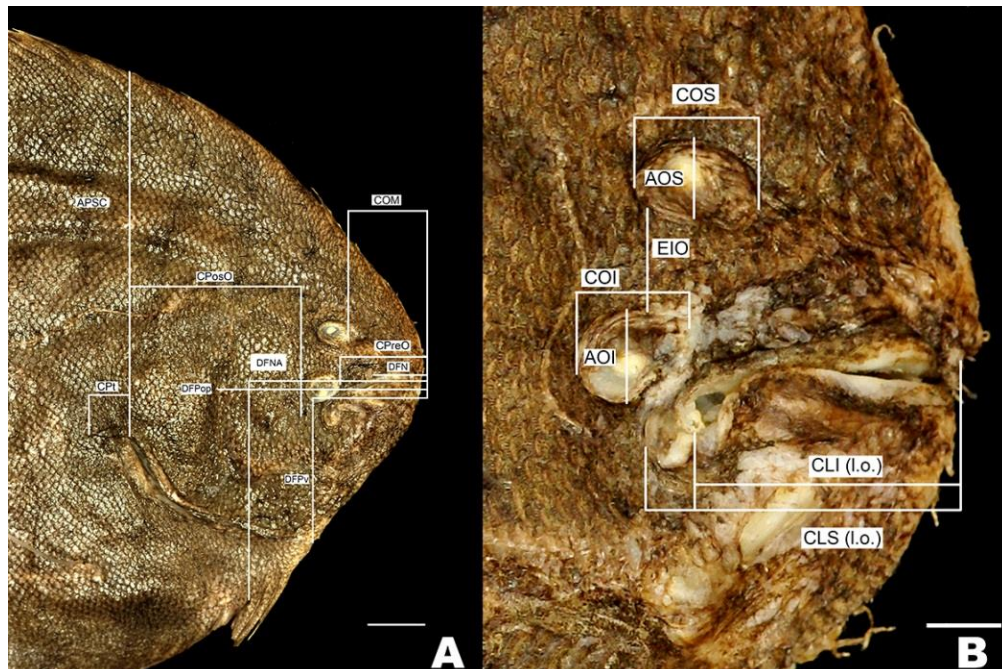
Comprimento do lábio inferior do lado cego (**CLI l.c.**) – Linha alcançando as extremidades anterior e posterior do lábio inferior no lado cego.

Figura 10 – Medidas analisadas no presente trabalho



Legenda: A escala indica 10mm.
Fonte: O autor, 2015.

Figura 11 – Medidas para a região da cabeça analisadas no presente trabalho



Legendas: (A) – fotografia da cabeça no lado ocular; (B) – fotografia da região anterior da cabeça. As escalas indicam 5mm (A) e 2mm (B).

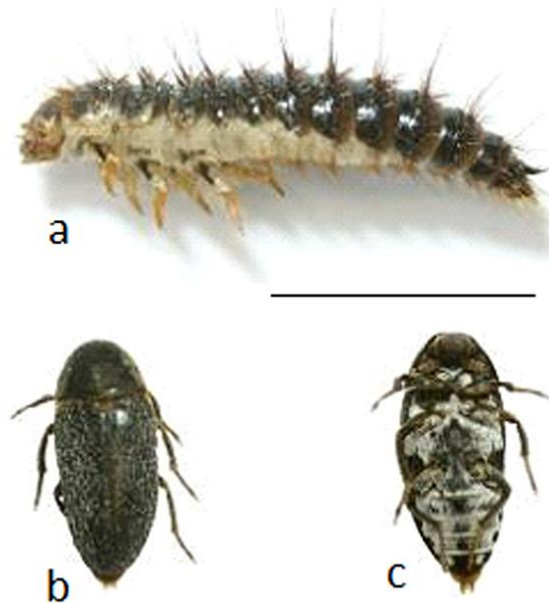
Fonte: O autor, 2015.

2.2.4. Preparação de esqueletos

2.2.4.1 Escarnação com auxílio de coleópteros dermestídeos

Este método consiste na deposição de exemplares dissecados e desidratados em uma caixa habitada por coleópteros dermestídeos da espécie *Dermestes maculatus* DeGeer, 1774 (Figura 12). A caixa, junto com os exemplares, ficou depositada na sala de dermestério do departamento de zoologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. As seguintes etapas foram necessárias para a conclusão deste processo:

Figura 12 – Fotografia da espécie *Dermestes maculatus* DeGeer, 1774



Legenda: (a) – larva em vista lateral; (b) – adulto em vista dorsal; (c) – adulto em vista ventral. A escala indica 5mm.

Fonte: O autor, 2015.

Preparo do exemplar – Para preparação de esqueletos desta maneira é necessário que o exemplar escolhido não tenha sido fixado anteriormente em formol, pois esta substância é repelente para estes insetos. A fixação dos exemplares foi realizada a partir de injeções de álcool intramusculares, seguido de submersão em álcool a 90% durante, pelo menos, três dias.

Dissecção e Desidratação – Após devidamente fixados, o próximo passo foi remoção das escamas, pele, músculos e vísceras, com auxílio de bisturi e pinça. Após a dissecção do exemplar, o mesmo foi colocado em local sobre influência de luz solar ou artificial por cerca

de dois dias para a evaporação do líquido impregnado em tecidos remanescentes.

Manutenção durante o preparo – Terminado o processo de desidratação, os exemplares foram colocados em bandejas e depositados na caixa com os coleópteros. Durante todo o processo de escarnação, foi necessário borrifar uma pequena quantidade de água para permitir a sobrevivência dos insetos. Quando o processo de escarnação se apresentou irregular, foi pincelada uma solução de formol a 4% nos ossos previamente expostos. Nas regiões onde o tecido muscular permaneceu, por outro lado, foi aplicado gordura animal, com o intuito de acelerar o processo de alimentação e, por consequência, a remoção do tecido muscular.

Remoção de insetos – Ao fim do processo de escarnação, com auxílio de um pincel foi removido, ainda na caixa, todo o excesso de insetos e larvas. Em seguida, os exemplares foram colocados em recipiente com tampa, onde, posteriormente foi adicionado algodão embebido em clorofórmio. Por último, os exemplares foram colocados no freezer à -5°C por 12 horas, exterminado, desta forma, a possibilidade de sobrevivência de larvas ou adultos de coleópteros dermestídeos que ainda permaneceram nos esqueletos obtidos.

Clareamento (opcional) – Em alguns exemplares, por razões diversas (e.g. acúmulo de gordura, tipo de alimentação), o esqueleto adquire um aspecto amarelado que, em alguns casos, dificulta a visualização de certas estruturas, como por exemplo, canais e suturas. Com objetivo de clarear as estruturas ósseas, alguns exemplares foram colocados em solução composta de 90% de álcool 10% de peróxido de hidrogênio, por aproximadamente 30 minutos. Em seguida os esqueletos foram colocados sobre papel absorvente e mantidos em temperatura ambiente para secar.

Armazenamento – Os esqueletos foram então catalogados e, em seguida, armazenados em caixas de plástico transparente ou caixas de papelão devidamente identificadas. Todo o material esquelético obtido foi depositado na coleção de esqueletos de peixes Neotropicais da Universidade do estado do Rio de Janeiro (PNT.UERJ).

2.2.4.2 Diafanização

Este processo envolve o clareamento da musculatura a partir de processos enzimáticos e coloração dos tecidos ósseos e cartilagosos com corantes específicos. Para este processo

foram priorizados os exemplares de menor tamanho, este que aprestam resultados mais satisfatórios neste tipo de técnica (SONG & PARENTI, 2005).

Fixação – O material fresco foi fixado em formalina a 10% por, no mínimo, três dias, dependendo do tamanho do material. Em exemplares que já se encontravam fixados, em formol ou álcool, não foi necessária a realização de uma nova fixação.

Lavagem – Em seguida, os exemplares passaram por diversas trocas de água destilada, durante dois dias, para a remoção do excesso de material fixante. Nesta etapa, a pele do animal foi removida para facilitar os processos seguintes.

Coloração cartilaginosa – Após a lavagem, os exemplares foram colocados em solução de *alcian blue* 8GX por um ou dois dias. Para preparar 100 ml de solução de *alcian blue* foi necessário 10mg de corante em pó *alcian blue* 8GX; 80ml de etanol a 95%; e 25ml de ácido acético glacial.

Reidratação – Passado o tempo de coloração do tecido cartilaginoso, os exemplares foram transferidos para soluções com diversas concentrações de etanol (95%; 75%; 50%; 30%) seguido por duas passagens em água destilada pura, permanecendo três horas em cada solução.

Digestão muscular – Para a digestão do tecido muscular os exemplares foram colocados em solução de pancreatina durante, aproximadamente oito dias, contudo, a cada dois dias a solução foi trocada para que não houvesse proliferação de fungos ou deterioração dos exemplares. Para a preparação de 100ml de solução de pancreatina foi utilizado 50ml de solução de bórax supersaturado, anteriormente preparada; 50ml de solução de KOH a 0,5% (um *drops* de KOH para 50ml de água destilada); e um grama de pancreatina suína em pó.

Remoção de enzima – Após a musculatura dos exemplares se tornarem translúcidas, estes foram colocados em solução de KOH a 0,5% por cerca de uma hora para a remoção do excesso de enzima e auxílio da penetração de corante nas estruturas ósseas.

Coloração óssea – Após a remoção de pancreatina, os exemplares foram transferidos em solução de alizarina *red S* por aproximadamente 24 horas ou até os exemplares apresentarem

os ossos completamente corados de vermelho ou rosa. Nesta etapa é necessário o acompanhamento para que não ocorra supercoloração dos ossos. A solução de alizarina foi preparada adicionando gradualmente o corante alizarina *red S* em pó a 100ml de KOH 0,5% até a solução atingir uma coloração rosa escuro.

Remoção do excesso de corante – Após devidamente corado, os exemplares foram colocados em uma solução de KOH a 0,5% para remoção do excesso de corante. Nesta etapa alguns exemplares também passaram por uma solução de clareamento preparada com KOH 0,5% e peróxido de hidrogênio, contudo, devido à formação excessiva de bolhas, esta etapa não foi realizada em todos os espécimes diafanizados.

Armazenamento – Para a etapa final de armazenamento os exemplares foram transferidos para uma solução composta por 30% de glicerina e 70% KOH 0,5%, em seguida para uma solução de 50% glicerina e 50% KOH 0,5% e uma solução de 70% glicerina e 30% KOH 0,5%. Para cada solução, os exemplares permaneceram aproximadamente oito horas. Por fim, todos os exemplares foram devidamente catalogados e depositados separadamente em solução de glicerina a 100%.

2.2.5 Descrições osteológicas

Os fundamentos sobre nomenclatura osteológica de peixes ósseos foram adquiridos a partir dos estudos realizados por DAGET (1964) e GRANDE & BEMIS (1998). As informações sobre a nomenclatura osteológica em português de exemplares da família Achiridae foram obtidas a partir de trabalhos realizados por RAMOS (1998).

2.3 **Análises filogenéticas**

A partir da descrição morfológica de espécies pertencentes à família Achiridae, uma matriz de dados foi construída com o auxílio do *software* NDE (*Nexus Data Editor*) v.0.5.0 (PAGE, 2001). Com base nos estados de caráter polarizados na matriz, foram realizadas análises de parcimônia entre os táxons a partir de buscas heurísticas dos dados, com o auxílio do *software* PaupUp v.1.0.3.1 (CALENDINI & MARTIN, 2005), este que é uma interface gráfica do *software* Paup (*Phylogenetic Analysis Using Parsimony*) v.4.0 (SWOFFORD,

2003).

O método de otimização de caracteres selecionado foi ACCTTRAN (*Accelerated Transformations*), o qual favorece as reversões ao invés de convergência (CHANET, 1995; 1997). Caracteres que apresentaram multi-estados foram tratados como incertos (?), da mesma forma que caracteres que não puderam ser observados.

A partir das árvores obtidas, foi computada árvores de consenso estrito e de consenso por maioria (50%). Esta última foi utilizada para avaliar como os dados foram trabalhados pelo programa mesmo com a presença de caracteres homoplásicos.

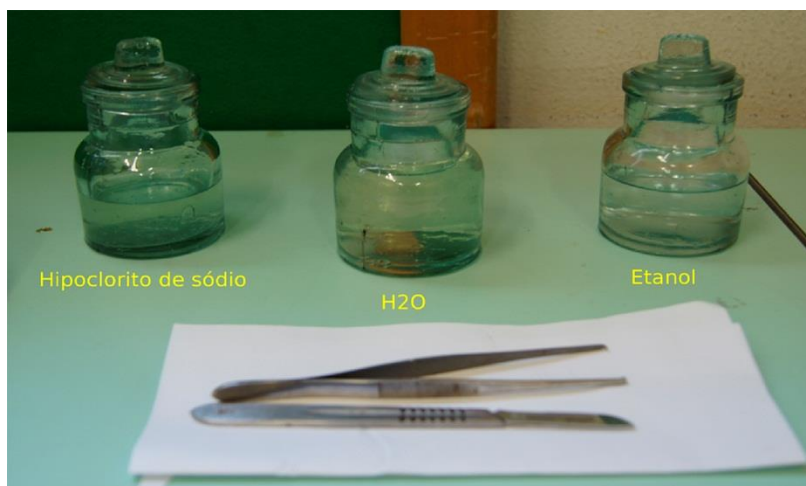
Baseado na monofilia proposta originalmente por CHAPLEAU (1993), neste trabalho, as espécies *Bothus robinsii*, *B. ocelatus*, *Paralichthys brasiliensis*, *P. patagonicus*, *Syacium papilosum* e *Symphurus* sp., foram utilizadas como grupo externo para a polarização dos caracteres.

2.4 Análises moleculares

2.4.1 Remoção de tecido

As amostras de tecido foram retiradas da região epaxial da face cega de 27 exemplares, representando quatro gêneros e sete espécies distintas pertencentes à família Achiridae. Os exemplares dos quais foram removidos os tecidos estavam previamente catalogados e fixados em álcool etílico 95%. A remoção do tecido foi realizada com bisturi e pinça e, depois de utilizadas, estas ferramentas passaram por três tipos de soluções diferentes: solução de hipoclorito de sódio (NaClO) a 2,5%, com objetivo de desnaturar todo resíduo de DNA remanescente; água (H₂O) destilada, para lavagem; e etanol (CH₃CH₂OH) a 95%, para secar os instrumentos para utilização na próxima amostra (Figura 13). Os instrumentos permaneceram aproximadamente 60 segundos em cada solução.

Figura 13 – Instrumentos utilizados para a remoção de tecido dos exemplares e soluções utilizadas para lavagem destes após a utilização.



Fonte: O autor, 2015.

O tecido removido foi depositado em tubos contendo etanol absoluto e mantido sobre refrigeração para análises futuras. Uma alíquota de aproximadamente 0,5mm² foi removida de cada amostra e, em seguida, foi macerada com bisturi em uma placa de Petri com auxílio do tampão de eluição TE-4 (*Certified Human DNA-free*). Após a maceração, o excesso de tampão TE-4 foi removido e, com auxílio de uma pinça, o tecido macerado foi colocado em um tubo eppendorf de 1,5mL previamente identificado. Para evitar a contaminação da amostra seguinte, os instrumentos utilizados foram colocados em uma espécie de “cama” feita de papel absorvente, onde foram devidamente lavados com etanol e secados posteriormente.

2.4.2 Extração e purificação de DNA

Após o acondicionamento do macerado em um tubo de plástico do tipo eppendorfs de 2,0ml, estas amostras passaram pelo processo de extração e purificação de DNA com o auxílio do kit QIAamp DNA FFPE Tissue, da Qiagen. Para isso, foram adicionados a cada amostra, 180µl de tampão ATL e 20µl de proteinase K. Depois de homogeneizada a solução, os foram incubados à 56°C (banho Maria) durante à noite, por aproximadamente 16 horas, processo conhecido como *overnight*.

Após o *overnight*, os tubos foram brevemente centrifugados para retirar possíveis resquícios de amostras presentes na tampa. Os tubos foram abertos para a adição de 200µl de tampão AL com breve vórtex subsequente. Em seguida, foram adicionados 200µl de etanol absoluto, seguido de vórtex por aproximadamente 30 segundos e uma breve centrifugação.

Concomitante à centrifugação, foram separadas e identificadas colunas acopladas ao tubo de coleta de 2ml, presentes no kit Qiagen. Após a centrifugação, o lisado foi retirado e transferido para a coluna respectiva. Esta transferência foi feita cuidadosamente, de modo que nenhum resquício de tecido não lisado fosse transferido para a coluna, pois estes presentes poderiam causar entupimento da membrana da coluna no processo de filtragem. Após a transferência do lisado, as colunas foram submetidas à centrifugação à 6000x g por um minuto e, posteriormente, foram transferidas para novos tubos de coleta.

Em seguida, foram adicionadas duas soluções de lavagem: 500µl de tampão AW1 e 500µl tampão AW2. Após a adição de cada solução, as amostras foram submetidas à centrifugação à 8000rpm por um minuto, com o reaproveitamento dos tubos de coleta em cada etapa. Ao final, as amostras foram centrifugadas a 14000rpm, por três minutos, para a secagem completa da membrana.

Depois de centrifugadas, as colunas foram transferidas para tubos de 1,5ml, previamente identificados, e foram adicionados 50µl de tampão ATE, no centro da membrana, para a suspensão do DNA. Posteriormente, as amostras permaneceram por cinco minutos em temperatura ambiente, com centrifugação subsequente à 14000rpm por um minuto.

2.4.3 Quantificação

A concentração de DNA das amostras foi quantificada por espectrofotometria, com o auxílio do aparelho NanoDrop 2000 (Thermo Fischer Scientific, Waltham, MA).

2.4.4 Reação de polimerização em cadeia (*Polomeryse Chain Reaction* – PCR)

Os fragmentos específicos para análise foram amplificados por reação de polimerização em cadeia, utilizando amostras de DNA normalizadas para aproximadamente 15ng/ul. Os *primers* selecionados para amplificação das regiões 16SrRNA foram o 16Sar (*forward*) e 16Sbr (*reverse*). Por outro lado, os *primers* utilizados para amplificar regiões COI foram Vf2-t1 (*forward*) e FishR2-t1 (*reverse*). Os *primers* de ambas as regiões foram recuperados a partir de dados disponíveis na literatura (Tabela 1).

Tabela 1 – *Primers* utilizados nas reações de PCR

| Primer | Sequencias | Referências |
|---------------|---------------------------------------------------------|---------------------------|
| 16Sar-5' | CGCCTGTTTATCAAAAACAT | PALUMBI (1996) |
| 16Sbr-3' | ACGTGATTGAGTTCAGACCGG | PALUMBI (1996) |
| VF2-t1 | TGTAAAACGACGGCCAGTCAACCAACCACAAA GACACAAAAGACATTGGCA | WARD <i>et al.</i> (2005) |
| FISH R2-t1 | CAGGAAACAGCTATGACACTTCAGGGTGACCAA GAATCAGAA | WARD <i>et al.</i> (2005) |

Fonte: O autor, 2015.

Após a preparação do MIX da reação, foram separados tubos de 0,2ml para cada amostra, além dos controles positivo e negativo. Em cada tubo foi adicionado 1µl de DNA (aproximadamente 15ng/ul), mais 19µl do MIX, exceto na amostra controle negativo, onde o DNA foi substituído por 1µl de H₂O MilliQ autoclavada (Tabela 2).

Tabela 2 – Reagentes utilizados para a preparação do MIX e quantidade necessária de DNA para a reação de PCR.

| Reagentes | Amostra (1x) |
|-----------------------|---------------------|
| Tampão platinum 4x | 5µl |
| <i>Primer forward</i> | 1µl |
| <i>Primer reverse</i> | 1µl |
| TAQ <i>Platinum</i> | 0,2µl |
| H ₂ O | 12µl |
| DNA | 1µl |

Fonte: O autor, 2015.

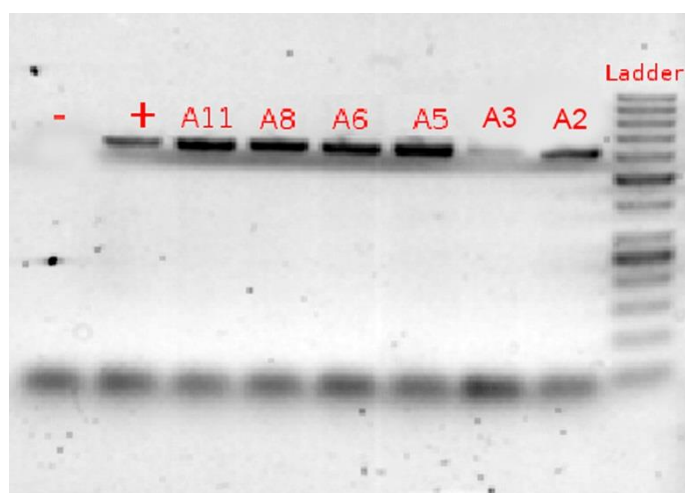
Em seguida, estas amostras foram colocadas no termociclador para o início do processo de amplificação, seguindo um programa de ciclagem de um ciclo de 94°C por dois minutos; 35 ciclos à 90°C por 30 segundos; 52°C por 40 segundos e 72°C por um minuto; e um ciclo à 72°C por dez minutos para ambos os marcadores moleculares. A visualização dos produtos de PCR foram feitas por eletroforese em gel de agarose a 2%, em tensão média de 95V, por aproximadamente 30 minutos.

Para o preparo das amostras, foram adicionados 3µl do produto de amplificação 2µl de loading buffer (10mM Tris-Cl pH8,0, 0,1% azul de bromofenol, 0,1% xileno cianol FF e 5%

Ficol 400). Após o seu preparo, as amostras foram aplicadas no gel e submetidas à eletroforese em uma cuba horizontal (Horizon 58 – *Life Technologies*). Também foi

A visualização dos produtos de amplificação após a eletroforese foi realizada em um sistema de detecção de fluorescência modelo FMBIOII *Multi View* (Hitachi), para o registro das imagens (Figura 14).

Figura 14 – Amplificação por PCR da região COI do DNA mitocondrial submetidos a eletroforese em gel de agarose à 2%



Legenda: A2, A3, A5, A6, A8, A11 – produtos de PCR extraídos de exemplares pertencentes à família Achiridae com o kit QIamp® DNA FFPE Tissue Kit (Qiagen); (-) – controle negativo da reação de PCR; (+) controle positivo de um indivíduo adulto da espécie *Achirus lineatus*; ladder – padrão de peso molecular de 50pb.

Fonte: O autor, 2015.

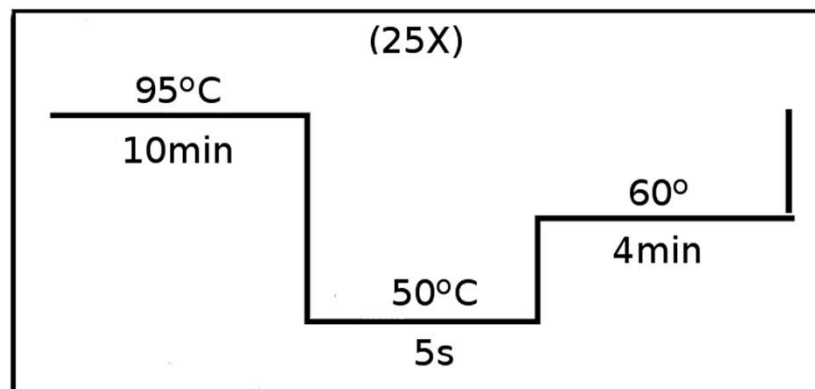
2.4.5 Sequenciamento

Após completa a reação de polimerização em cadeia, a maioria dos *primers* restantes continuam intactos, podendo interferir no método de sequenciação, que também fazem uso de *primeirs* e outro nucleotídeos. A fim de que tal interferência não ocorra, foi utilizado o reagente ExoSAP, composto por duas enzimas hidrolíticas: a exonuclease I (EXO I); e a fosfatase alcalina do camarão (do inglês, *Shrimp Alkaline Phosphatase* – SAP), ambas disponíveis em conjunto (*ExoSAP-IT®*; *usb®*). A enzima Exo I degrada os *primers* de DNA de cadeia simples, enquanto SAP desfosfotila os dNTPs em solução.

Após a reação de PCR, 2µl do complexo *ExoSAP-IT®* (volume sugerido pelo fabricante) foram adicionadas a 5µl do produto amplificado. Esta mistura foi incubada em um termociclador Veriti® (*Applied Biosystems*) à 37°C por 15 minutos e, em seguida à 85°C por 15 minutos adicionais para a inativação destas duas enzimas.

Para a etapa de sequenciação foram separados dois tubos de 0,2ml para cada amostra, corresponde as sequências *forward* e *reverse*, além de um tubo para o MIX. Para o preparo deste ultimo, foi utilizado 2µl de corante *Big Dye terminator v3.1 Sequencing Standard*, junto com 2µl de solução tampão para cada amostra. Em seguida, foram adicionados 3µl de *primers* (16S: 16Sar e 16Sbr; COI: M13) e 3µl de produto de PCR purificado. Posteriormente, as amostras foram colocadas no termociclador seguindo um programa de 25 ciclos de 95°C por dez minutos; 50°C por cinco segundos; e 60°C por quatro minutos (Figura 15).

Figura 15 – Ciclo de temperatura e tempo envolvidos no processo de sequenciação



Fonte: O autor, 2015.

Após o processo de sequenciação, as amostras foram submetidas à filtragem mecânica com auxílio de gel Sephadex G-50. Neste tipo de filtragem, as moléculas em uma solução são separadas de acordo com as diferenças em suas dimensões à medida que passam por uma coluna preenchida por gel. As moléculas pequenas se difundem entre as pérolas de gel e são atrasadas na sua passagem através da coluna em comparação as moléculas maiores, que não se difundem no gel e se movem continuamente para baixo da coluna. Desta forma, as moléculas grandes deixam a coluna em primeiro lugar, seguido das moléculas menores, na ordem de seus tamanhos.

Para o preparo da resina, 750 µL de mistura contendo 10g de *Sephadex* em 150ml de água miliQ (*Hi-Di Formamide, Applied Biosystems*) foram aplicados em uma coluna de purificação. Esta foi colocada dentro de um tubo de 1,5 ml e centrifugada à 5000x g, por 1 minuto e 30 segundos (Centrifuga Centrimicro 242 - FANEM). O filtrado foi descartado e a coluna, após a centrifugação nas mesmas condições, foi então transferida para um novo tubo de 1,5 ml, sendo a ela adicionado o volume total da reação de sequenciamento, seguindo de nova centrifugação à 5000x g, por 3 minutos.

Após a purificação em resina *Sephadex G-50*, foram adicionados ao filtrado 12 µl de formamida (Hi-Di *Formamide*; *Applied Biosystems*). Desta mistura, 12 µL foram aplicados em um dos 96 poços da placa para leitura no sequenciador, esta que foi posteriormente centrifugada à 1000x g, por um minuto (*Laboratory Centrifuge 2-16P Sigma*). Em seguida, as amostras foram desnaturadas por incubação por cinco minutos à 95°C e, posteriormente, foram mantidas em banho de gelo por cinco minutos, ou até o início da eletroforese capilar (50cm) no sequenciador automático ABI *Prism 3500* (*Applied Biosystems, Co.*).

Na eletroforese os dideoxirribonucleotídeos marcados com diferentes fluoróforos são excitados por uma fonte de alta energia, que emitem fluorescência em diferentes comprimentos de onda. O resultado é representado por um eletroferograma onde são observados picos resultantes do processo de emissão, detecção e transformação do sinal luminoso, que são visualizados em unidades relativas de fluorescência (RFU).

2.4.6 Edição de sequencias e construção de banco de dados

Com o auxílio do *software* Bioedit v.7.1.3.0 (HALL, 1999) foram visualizadas as sequências, bem como o eletroferograma, de cada amostra. Para a verificação da qualidade das sequências e obtenção de sequências consenso, para cada amostra, foi gerada uma cópia do complemento reverso da sequência *reverse* de cada amostra (*Edit > Copy reverse complement; File > Import from Clipboard*) e comparada manualmente com a sequência *forward*. Depois de comparadas, ambas foram selecionadas e, a partir destas, foi recuperada a sequência consenso (*Alignment > Create Consensus Sequence*) em arquivo formato FASTA.

Após a obtenção de todas as sequências consenso, ainda na plataforma do Bioedit v.7.1.3.0 (HALL, 1999), 46 sequências para o marcador COI e 19 sequências para o marcador 16SrRNA, representando membros da família Achiridae e das demais famílias de Pleuronectiformes, foram adicionadas ao arquivo e foram alinhadas com o auxílio do *software* ClustalW (LARKING *et al.*, 2007), implementado no Bioedit (*Acessory Application > ClustalW Multiple alignment > Run ClustalW*). Depois de alinhadas, as sequências agrupadas foram salvas em apenas um arquivo formato FASTA. As sequências obtidas e recuperadas em banco de dados utilizadas estão presentes nos anexos I e II.

2.4.7 Análise de distância genética entre sequências

Os valores divergentes das sequências inter e intra-específicos foram calculados no *software* MEGA 6 (TAMURA *et al.*, 2013), utilizando o modelo de distância Kimura 2-parâmetros (K2P; KIMURA,1980). Este modelo leva em consideração taxas de substituição de transições e transversões, enquanto assume a frequência dos quatro nucleotídeos são as mesmas e as taxas de substituição não variam entre os sítios (TAMURA *et al.*, 2013). Adicionalmente, este modelo é atualmente o mais utilizado para a delimitação de espécies de peixes (e.g. PEREIRA *et al.*, 2013) e de outros vertebrados (e.g. SHIRLEY *et al.*, 2013).

2.4.8 Filogenia molecular

As reconstruções filogenéticas foram realizadas pelos métodos de máxima parcimônia e máxima verossimilhança com ao auxílio do *software* MEGA 6 (TAMURA *et al.*, 2013). Além das sequências obtidas no presente trabalho, foram recuperadas sequências da região COI no banco de dados BOLD Systems (<http://www.boldsystems.org/>). Sequências adicionais para o marcador molecular 16SrRNA foram obtidas no GENBANK (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

Para ambos os métodos avaliados, a filogenia foi testada a partir do método de *bootstrap* (FELSENSTEIN, 1985) com 10000 replicações. Os números de suporte obtidos estão presentes nas árvores, próximo aos nós respectivos; *Gaps* e *missing data* foram tratados por completa deleção e todas as posições do códon foram analisadas, incluindo regiões não codificantes.

A escolha do modelo de substituição nucleotídica que melhor se adaptou as sequências avaliadas foi realizada com o auxílio do *software* MEGA 6, a partir da utilização da árvore inicial construída a partir do método *Neighbor joining*.

3 RESULTADOS

3.1 A história taxonômica da família Achiridae

Com os resultados obtidos podemos afirmar que a história dos táxons atualmente representantes da família Achiridae começa no século XVIII a partir de descrições realizadas por SLOANE (1725), BROWNE (1756) e LINNAEUS (1758). Na décima edição do “*Systema Naturae*” (LINNAEUS, 1758), manuscrito que marca o início sistema binomial de taxonomia, LINNAEUS (1758) agrupou todos os linguados conhecidos na época no gênero *Pleuronectes*. Dentre os exemplares descritos estão *Pleuronectes achirus* e *P.lineatus* (atuais *Achirus achirus* e *A.lineatus*). Estas descrições, no entanto, eram baseadas em exemplares não observados por LINNAEUS (1758), e sim definidos com base nos manuscritos de SLOANE (1725), BROWNE (1756) e GRONOVIVS (1756).

Posteriormente, LINNAEUS (1766) recuperou exemplares de diversas espécies anteriormente descritas e realizou um novo trabalho em 1766, reorganizando seu manuscrito de 1758, diagnosticando novas características de alguns táxons e colocando outros em sinonímia (LINNAEUS, 1766). Como foi o caso das espécies *Pleuronectes achirus* e *P.lineatus*, onde LINNAEUS (1766), ao observar de fato um exemplar destes, decidiu reconhecer *P.achirus* como sinônimo de *P.lineatus* (LINNAEUS, 1766; Figura 16).

Figura 16 – Holótipo de *Pleuronectes (Solea) lineatus* descrito na 12ª edição do *Systema Naturae* (LINNAEUS, 1766)



Fonte: *The Linnean Society of London* (linnean-online.org).

No início do século XIX foi publicado um documento por Marcus Elieser Bloch e

Johann Gottlob Schneider denominado “*Systema Ichthyologiae*” (BLOCH & SCHNEIDER, 1801), o que basicamente constituiria a continuidade do trabalho realizado por LINNAEUS (1758), contudo focado somente no estudo taxonômico de peixes. Neste trabalho, todas as espécies consideradas atualmente membros da família Achiridae estavam incluídas no grupo de *Pleuronectes*, diagnosticadas por não possuir nadadeiras peitorais.

Dentre as espécies reconhecidas, foi corroborada a validade *Pleuronectes lineatus* tal qual descrita por LINNAEUS (1758). A espécie *Pleuronectes achirus* (atual *Achirus achirus*) foi novamente definida com base em exemplares de coloração parda e linha lateral sinuosa (possivelmente um *Trinectes paulistanus* atual), localizado nas Índias Orientais (atual América). Estavam presentes neste grupo ainda as novas espécies *Pleuronectes maculatus* (atual *Trinectes maculatus*) e *P.nigricans* (considerada atualmente sinônimo júnior de *Achirus achirus* e *Achirus lineatus*; BLOCH & SCHNEIDER, 1801; ESCHMEYER, 2015).

O surgimento do nome genérico *Achirus*, atual gênero-tipo da família Achiridae, foi realizada um ano depois das propostas de BLOCH & SCHNEIDER (1801), com a publicação do quarto volume da “*Histoire naturelle des poissons*”, por LACÉPÈDE (1802), onde o naturalista separou o gênero *Achirus* (“Les Achires”) do grupo *Pleuronectes* (“Les Pleuronecte”). O gênero *Achirus* era composto por dois subgêneros separados pela disposição dos olhos no corpo. No subgênero de espécies destras estavam presentes *Achirus barbatus*, *A.marmoratus*, *A.pavoninus* e *A.fasciatus*. As três primeiras espécies são atuais membros do gênero *Pardachirus*. Já *Achirus fasciatus*, foi definido na época como sinônimo sênior de *Pleuronectes achirus* (LINNAEUS, 1758) e *Pleuronectes lineatus* (LINNAEUS, 1766). Atualmente, no entanto, este binômio é considerado sinônimo júnior de *Trinectes maculatus* (ESCHEMEYER, 2015).

Visto que o sistema de classificação dos organismos ainda era incipiente naquela época, alguns níveis hierárquicos ainda não tinham sido levados em consideração. A determinação do nível família para os linguados veio ser reportada somente em 1815, no manuscrito “*Analyse de la nature ou tableau de l’univers et des corps organisés*”, realizado por Constantine Samuel Rafinesque-Schmaltz. No qual o autor agrupou os Pleuronectiformes na família Pleuronectina (RAFINESQUE, 1815).

Nesta família, estavam incluídas as subfamílias Diplochiria (“*Les Diplochires*”), composta por gêneros que possuíam nadadeiras peitorais desenvolvidas em ambos os lados (*Pleuronectes*, *Scophthalmus* e *Bothus*) e também a subfamília Achiria (“*Les Achiriens*”), representada por grupos que possuíam nadadeiras peitorais reduzidas ou ausentes em no lado cego (*Achirus*, *Symphurus*, *Monochirus*; RAFINESQUE, 1815). Este documento é

considerado como primeiro registro do que atualmente se reconhece como família Achiridae, contudo, esta proposta não foi aceita de imediato.

Um exemplo disto foi o manuscrito “*The fishes of New York, described and arranged*”, publicado em 1816 por Samuel Latham Mitchill, onde os peixes ósseos foram classificados nas ordens Apodal, Jugular, Thoracic e Abdominal, de acordo com a ausência/presença e localização das nadadeiras pélvicas (MITCHILL, 1816). Dentro da ordem Thoracic, Mitchill descreveu a espécie *Pleuronectes mollis*, esta que posteriormente foi determinada como *Achirus mollis*, pelo Dr. David Humphreys Storer em “*A report on the fishes of Massachusetts*” (STORER, 1839; 1846) e atualmente reconhecida como *Trinectes maculatus* (ESCHMEYER, 2015, Figura 17).

Figura 17 – Ilustração da espécie *Pleuronectes mollis* (atual *Trinectes maculatus*)



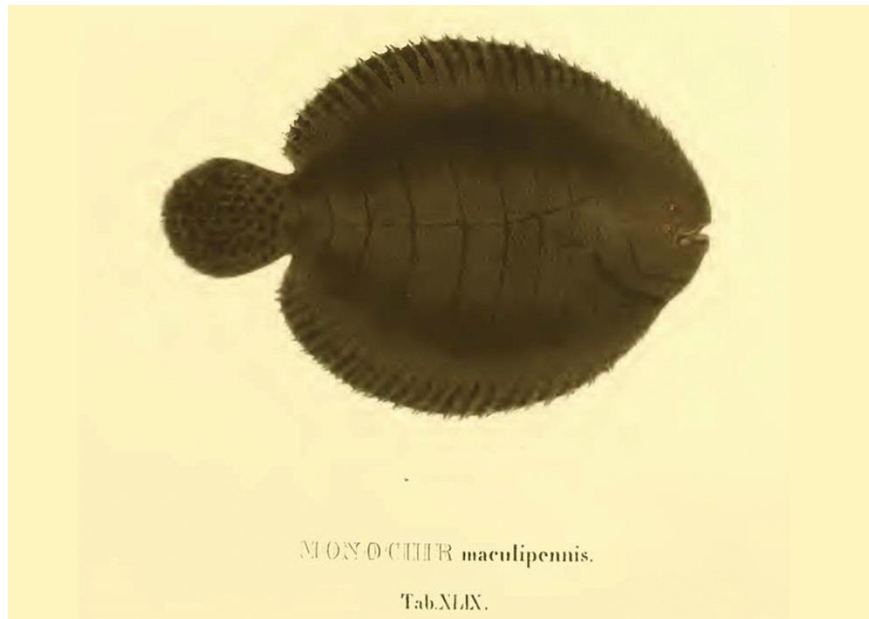
Fonte: MITCHILL, 1816.

Um ano após a descrição de *Pleuronectes mollis* (MITCHILL, 1816), Georges Cuvier publicou a primeira edição do “*Le Règne Animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée*” (CUVIER, 1816), onde agrupou os linguados na família “*Flatfish*”, distribuídos em sete gêneros distintos: *Pleuronectes*, *Achirus*, *Monochirus*, *Solea*, *Rhombus*, *Hyppoglossus* e *Platessa*. Atuais representantes da família Achiridae estavam presentes somente no gênero *Achirus*, este que era composto por espécies que não possuíam nadadeiras peitorais: *Pleuronectes lineatus* (atual *A.lineatus*; possível *Trinectes maculatus* devido à ausência de nadadeira), *P.achirus* (atual *A.achirus*) e *P.billineatus* (atual *Cynoglossus billineatus*).

Após o manuscrito de CUVIER (1816), em curto espaço de tempo, alguns dos atuais membros da família Achiridae foram descritos também para o gênero *Monochirus* (QUOY & GAIMARD, 1824). Em 1824, os dois médicos Jean René Constant Quoy e Paul Gaimard, publicaram a seção de zoologia do livro “*Voyage autour du monde fait par ordre du Roi sur les corvettes de S.M. l'Uranie et la Physicienne*”. Neste trabalho, foi diagnosticada uma nova espécie do subgênero Mononchire (*Monochirus*), *Monochirus lineatus*, caracterizada por apresentar o corpo arredondado, com nadadeira peitoral presente somente no lado ocular (composta por quatro raios) e coloração amarronzada, com manchas negras e brancas espalhadas sobre o lado ocular, coletada no Rio de Janeiro (QUOY & GAIMARD, 1824). Apesar dos dados indicarem que *Monochirus lineatus* é sinônimo júnior de *A. achirus* e *A. linetaus* (JORDAN & GOSS, 1889; JORDAN, 1923), provavelmente esta descrição é a primeira diagnose de um exemplar que atualmente é reconhecido como *Achirus lineatus*, devido ao padrão de coloração, a presença de nadadeiras no lado ocular e a distribuição geográfica verificada (*A. achirus* não ocorre no sudeste do Brasil).

Anos mais tarde, Dr. Johann Baptist von Spix, em conjunto com Louis Agassiz e Carl Friedrich Philip von Martius publicaram o livro “*Selecta genera et species piscium quos in itinere per Brasiliam*”, no qual foi descrito por Agassiz a espécie *Monochir maculipennis* (SPIX & AGASSIZ, 1829). A presença de nadadeiras e o padrão corporal e de coloração exibido nas pranchas indicam pertencer ao táxon que atualmente é reconhecido como *Achirus achirus* (Figura 18).

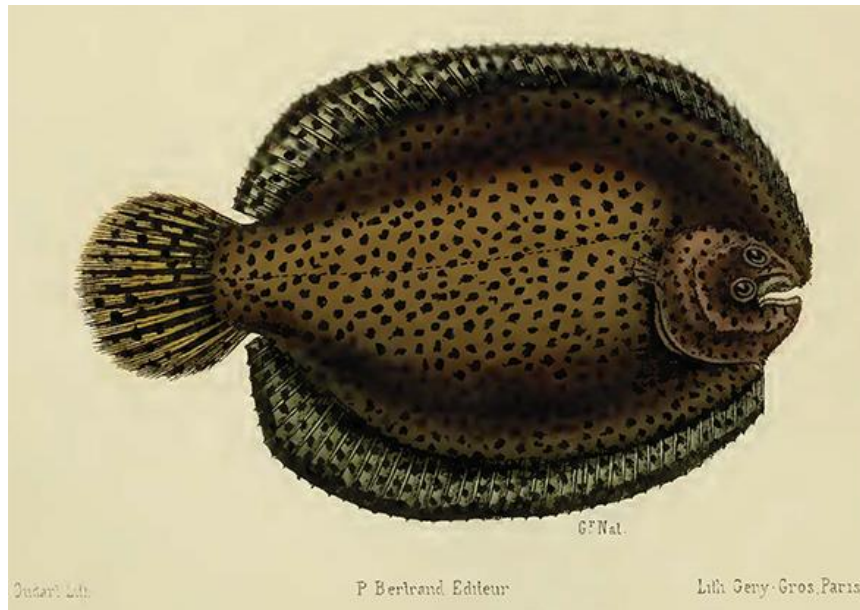
Figura 18 – Ilustração da espécie *Monochir maculipennis*



Fonte: SPIX & AGASSIZ, 1829.

As descrições de atuais táxons pertencentes à família Achiridae no gênero *Monochirus/Monochir* continuou com o reconhecimento de *Monochirus inscriptus*, por Phylip Henry Gosse em “*A naturalist's sojourn in Jamaica*” (GOSSE, 1851) e *Monochir punctifer* (atual *Achirus lineatus*), por Francis de Castelnau no livro “*Expédition dans le parties centrales l’Amérique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para*” (CASTELNAU, 1855; Figura 19). Além destas, *Monochir reticulatus*, também foi reconhecida por Felipe Poey em “*Memorias sobre la historia natural de la Isla de Cuba*” (POEY, 1861). Atualmente *M.inscriptus* e *M.reticulatus* são considerados sinônimo júnior da espécie *Trinectes inscriptus* (JORDAN, 1884; ESCHMEYER, 2015). Concomitante aos trabalhos relacionados ao gênero *Monochirus*, outros manuscritos também tiveram um papel fundamental no atual conhecimento da taxonomia dos Achiridae.

Figura 19 – Ilustração da espécie *Monochirus punctifer* (atual *Achirus lineatus*)

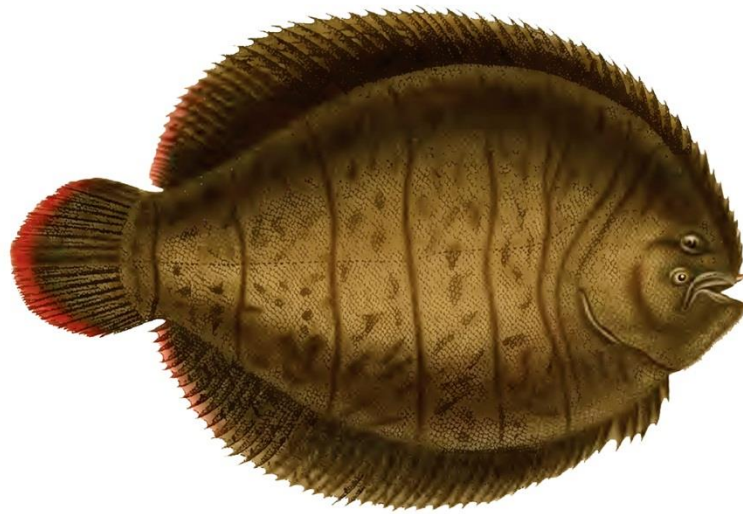


Fonte: CASTELNAU, 1855.

Dentre estes trabalhos, talvez um dos mais importantes seja “*Extracts from a second series of zoological letters written to Baron Cuvier of Paris*”, redigido pelo Professor Constantine Samuel Rafinesque-Schmaltz, em 1831 (RAFINESQUE, 1832). Esta carta marca a primeira menção do gênero *Trinectes*, a partir da descrição de *Trinectes scabra* (atual *Trinectes maculatus*), que, segundo RAFINESQUE (1832), se tratava de um novo gênero, próximo à *Achirus*, que possuía apenas nadadeiras dorsal, anal e caudal (a nadadeira pélvica foi possivelmente negligenciada devido à proximidade com a anal). Esta carta também é o primeiro registro da presença de exemplares que atualmente pertencem à família Achiridae em ambiente dulciaquícola (Rio Schuylkill, Pensilvânia, EUA).

O registro de exemplares em água doce seguinte foi um exemplar de *Achirus lineatus* comprado por Charles Darwin, em Buenos Aires, e descrito pelo Reverendo Leonard Jenyns no manuscrito denominado “*The zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle*” (JENYNS, 1847). Segundo o autor, este exemplar é semelhante ao espécime figurado no Atlas zoológico “*Voyage dans L’Amerique Méridional*” realizado por Dr. Alcide D’orbigny (D’ORBIGNY, 1947; Figura 20). No entanto, atualmente este espécime obtido na região sul da América do Sul é considerado como *Catathyridium jenynsii* (CHABANAUD, 1928a).

Figura 20 – Ilustração da espécie *Achirus lineatus* (Atual *Catathyridium jenynsii*)



Fonte: D'ORBIGNY, 1847.

O registro seguinte de espécie dulciaquícola descrita aproximadamente na mesma época foi *Apionichthys dumerili*, determinada por Johann Jakob Kaup no manuscrito “*Uebersicht der Soleinae, der vierten Subfamilie der Pleuronectidae*” (KAUP, 1858). Naquele trabalho, o autor definiu a subfamília Soleinae, composta por doze gêneros distintos. Dentre estes, estão as primeiras determinações de *Apionichthys* (*A.dumerili*), *Gymnachirus* (*G.nudus*) e *Grammichthys* (*G.lineatus*, atual *Achirus lineatus*, contudo, descrito com base em exemplares que atualmente são reconhecidos como *Trinectes maculatus*). Para KAUP (1858), *Achirus* é composto somente por espécies atualmente pertencentes ao gênero *Pardachirus*. O gênero *Monochirus* está representado por *M.maculipinnis* (= *M.maculipinnes*), esta que foi posteriormente determinada como *Achirus maculipinnis* (KNER, 1866) e, atualmente, é considerada como *Achiridae insertae sedis* (ESCHMEYER, 2015).

Um manuscrito subsequente que também foi importante para a taxonomia dos Achiridae foi o quarto volume do “*The catalog of fishes in the British Museum*” realizado pelo Dr. Albert Günther, em 1862. Neste trabalho, GÜNTHER (1862) incluiu os gêneros *Monochir/Monochirus*, *Achirus*, *Grammichthys* e *Aseraggodes* no gênero *Solea*, pois, segundo o autor, embora as formas deste gênero apresentem diferenças aparentemente importantes o suficiente para distinção genérica, as espécies intermediárias são tão numerosas e formam uma transição gradual dos verdadeiros “Soles”, com peitorais completamente desenvolvidas, para os “Achiri” (sem nadadeiras peitorais) propriamente ditos, que foi preferencial considerá-las como pertencendo a apenas um gênero.

As espécies atuais da família Achiridae estavam presentes na subdivisão II (seção B) do gênero *Solea* de GÜNTHER (1862), compostas por espécies que possuíam a altura do corpo maior do que 40% CP e nadadeiras peitorais rudimentares ou ausentes. Dentre estas estão *Solea reticulata*, *S.gronovii*, *S.inscripta*, *S.maculipinnis*, *S.achirus*, *S.jenynsii*, *S.browni* e as novas espécies *S.indica*, *S.scutum*, *S.mentalis*, *S.fonsecensis*, *S.fimbriata*.

Atualmente *Solea reticulata* e *S.inscripta* são sinônimos júnior de *Trinectes inscriptus* (GOSSE, 1851); *S.gronovi* refere-se à *Pleuronectes lineatus* de LINNAEUS (1758), contudo atualmente esta espécie é considerada como *Pleuronectidae Incertae sedis* (ESCHMEYER, 2015); *S.maculipinnis* está indicado como *Monochir maculipinnis*, entretanto, da mesma forma que *S.indica*, este nome é considerado como sinônimo júnior de *Achirus achirus* (JORDAN & GOSS, 1889). *Solea achirus* foi descrita com base de *Pleuronectes achirus* de LINNAEUS (1758), o qual provavelmente é sinônimo de *Trinectes maculatus*, semelhante à *S.browni* (JORDAN & GOSS, 1889). *Solea jenynsii* foi descrita a partir de espécimes do Rio Plata, originalmente diagnosticadas como *Achirus lineatus* (JENYNS, 1847) e, atualmente, é reconhecida como *Catathyridium jenynsii* (CHABANAUD, 1928a; ESCHMEYER, 2015). As espécies *S.scutum*, *S.mentalis* e *S.fonsecensis* estão atualmente incluídas nos gêneros *Achirus*, *Hypoclinemus* e *Trinectes* respectivamente.

Além do gênero *Solea*, GÜNTHER (1862) catalogou os gêneros *Gymnachirus*, *Soleotalpa* e *Apionichthys*. No gênero *Gymnachirus* foi incluída uma nova espécie, *G.fasciatus*, diferenciada de *G.nudus* pela presença de nadadeiras peitorais e pelo padrão de coloração com coloração branca e com bandas negras verticais alternadas em espessura (GÜNTHER, 1862). O gênero *Soleotalpa* foi determinado a partir da espécie *S.unicolor*, esta que foi posteriormente remanejada para o gênero *Apionichthys* (JORDAN & GOSS, 1889) e, finalmente, posta em sinonímia com *Apionichthys dumerili* (MIRANDA RIBEIRO, 1915; Figura 21).

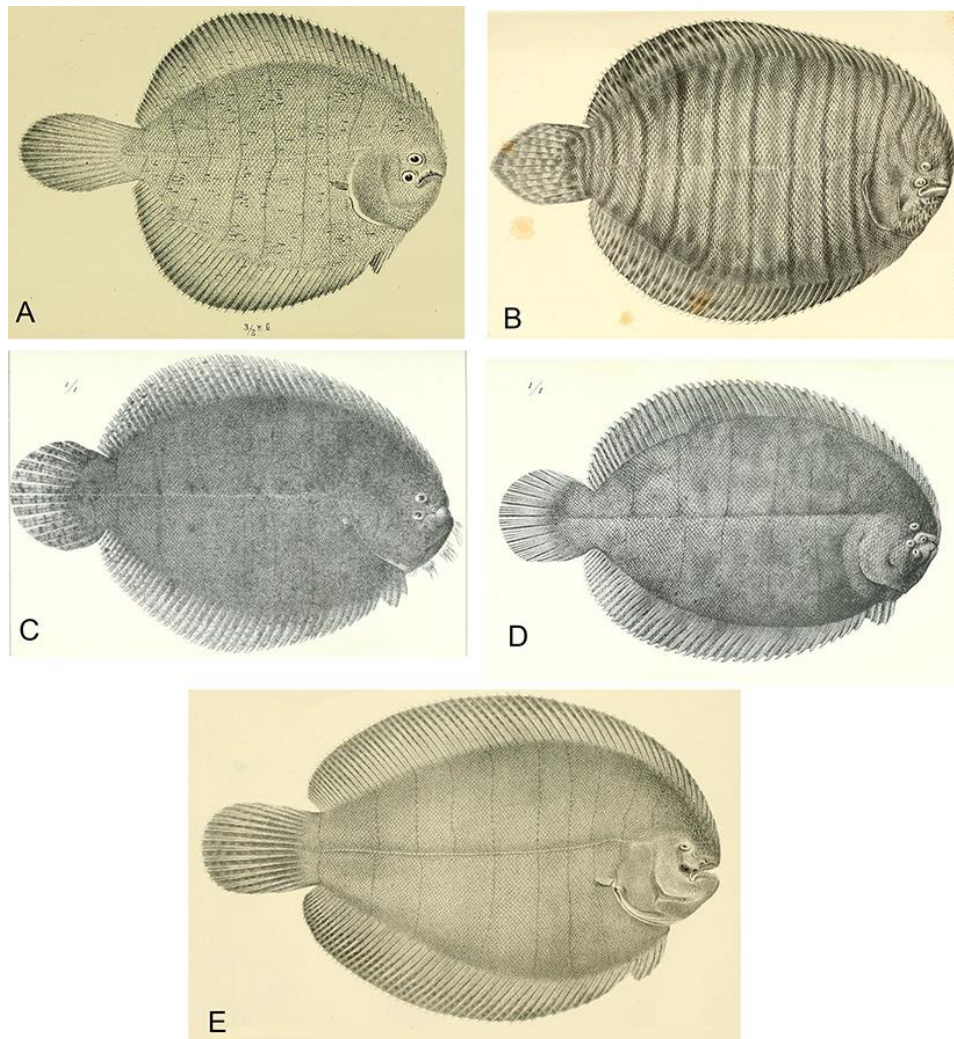
Figura 21 – Fotografia da espécie *Soleotalpa unicolor* (atual *Apionichthys dumerili*). N.2412.
71mm



Fonte: EIGENMANN, 1912.

Novas espécies de Pleuronectiformes também foram descritas posteriormente pelo pesquisador Alemão Dr. Franz Steindachner (STEINDACHNER, 1868; 1869; 1870; 1876; 1879; 1915). Dentre elas, os representantes da família Achiridae descritos foram *Solea mazatlana* (atual *Achirus mazatlanus*), *S.panamensis*, *S.fischeri* (atuais *Trinectes fonsecensis*), *Solea (Achiropsis) nattereri* (atual *Apionichthys nattereri*), *Apionichthys ottonis* (atual *A.dumerili*), *Achirus hasemani* (atual *Hypoclinemus mentalis*); *A.affinis* (atual *Trinectes paulistanus*) e *Solea klunzingeri* (atual *Achirus klunzingeri*; Figura 22).

Figura 22 – Ilustrações das espécies atualmente pertencentes à família Achiridae descritas por Franz Steindachner

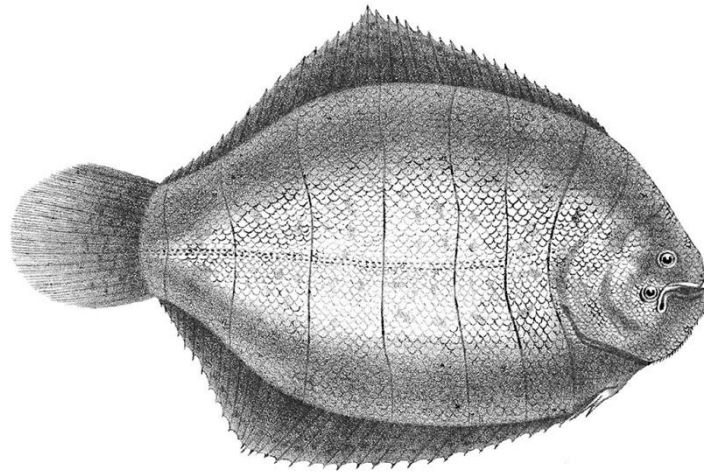


Legenda: (A) – *Solea mazatlana* (atual *Achirus mazatlanus*); (B) – *Solea panamensis* (atual *Trinectes fonsecensis*); (C) – *Achirus hasemani* (atual *Hypoclinemus mentalis*); (D) *Achirus affinis* (atual *Trinectes paulistanus*); (E) *Solea klunzingeri* (atual *Achirus klunzingeri*).

Fonte: adaptado de STEINDACHNER (1870, 1876, 1880 e 1915).

O final do século XIX foi marcado não somente por descrições, como por exemplo, as espécies de água doce provenientes da parte sul da América do Sul *Achirus trichospilus* (atual *Catathyridium jenynsii*) e *Achirus lorentzii* (atual *Catathyridium lorentzii*; Figura 23). Neste período também ocorreram modificações em níveis taxonômicos superiores (WEYENBERGH, 1877; BERG, 1895; GOODE & BEAN, 1882; JORDAN & GILBERT, 1884; JORDAN & GOSS, 1889).

Figura 23 – Ilustração da espécie *Achirus lorentzii* (atual *Catathyridium lorentzii*)



Achirus Lorentzii Weyenb.

Fonte: WEYENBERG, 1977.

George Brown Goode em colaboração com Tarlenton Hoffmann Bean, em 1882, descreveram um novo gênero, *Bæostoma*, com base em apenas uma espécie, *B.brachialis* (GOODE & BEAN, 1882). Segundo os autores, este gênero é semelhante à *Achirus*, contudo apresenta nadadeiras peitorais no lado ocular. Naquele manuscrito também foi mencionado que, possivelmente, a espécie *Monochirus reticulata* descrita por Poey (atual *Trinectes inscriptus*) se referia à *Baiostoma* (GOODE & BEAN, 1882). Atualmente *Baiostoma brachialis* é sinônimo júnior de *Achirus lineatus* (ESCHMEYER, 2015).

No mesmo ano, David Starr Jordan e Charles Henry Gilbert publicaram o manuscrito intitulado “*Synopsis of the fishes of North America*” no qual os Pleuronectiformes eram agrupados na ordem Heterosomata, composta por apenas uma família (Pleuronectidae), distribuída em 19 gêneros distintos (JORDAN & GILBERT, 1882). Os atuais Achiridae estavam presentes nos gêneros *Achirus* (espécie *A.lineatus* e subespécie *A.lineatus brownii*) e *Bæostoma* (*B.brachiale*). Apesar das diferenças reportadas entre aqueles grupos, atualmente todos estes nomes são considerados sinônimos de *Achirus lineatus* (JORDAN & GOSS, 1889; ESCHMEYER, 2015).

Dois anos mais tarde, os mesmo autores descreveram *Achirus (Bæostoma) comifer*, distribuídas em águas rasas e bancos de areia em *Key West*, Flórida (JORDAN & GILBERT, 1884, Figura 24). Atualmente este binômio é considerado sinônimo júnior de *Achirus lineatus* (JORDAN & GOSS, 1889; ESCHMEYER, 2015).

No mesmo ano *Achirus lineatus* foi catalogada em um *checklist* dos peixes de Nova Iorque (JORDAN, 1884), onde também foram determinadas a sinonímia de *Monochirus*

reticulatus com *Achirus inscriptus*, e as diferenças entre os gêneros Americanos *Achirus* e *Bæostoma* do gênero Europeu *Monochirus* (comprimento corporal, nadadeiras pélvicas distintas e escamas peculiares).

Figura 24 – Fotografia do holótipo de *Achirus comifer* (CAS-SU 2403)



Fonte: CAS Ichthyology Primary Types Imagebase (researcharchive.calacademy.org/research/Ichthyology/Types/Index.asp).

No ano seguinte, JORDAN (1885) determinou que as espécies *Solea mazatlana* e *S.klunzingeri*, descritas por STEINDACHNER (1869; 1879), fossem transferidas para o gênero *Achirus* (JORDAN, 1885). Em 1889, desta vez em colaboração com David Kop Goss, Jordan publicou “*A review of the Flounders and Soles (Pleuronectidae) of America and Europe*”, no qual a ordem Heterosomata era composta apenas pela família Pleuronectidae, entretanto, subdivida em sete subfamílias: *Hippoglossinae*, *Pleuronectinae*, *Samarinae*, *Platessinae*, *Oncopterinae*, *Soleinae* e *Cynoglossinae* (JORDAN & GOSS, 1889). As espécies pertencentes à família Achiridae atualmente naquele momento estavam presentes na subfamília *Soleinae*, respectivamente nos gêneros *Achirus*, *Apionichthys*, *Gymnachirus*.

JORDAN & GOSS (1889) verificaram características suficientes para separar todas as espécies Sul-americanas do gênero *Solea*, como anteriormente determinado por GÜNTHER (1862) e alocá-las em *Achirus*, considerado pelos autores sinônimo sênior de *Trinectes*, definido por RAFINESQUE (1832). Naquele manuscrito, a espécie *Achirus fasciatus* foi determinada como espécie-tipo deste gênero, e o mesmo era subdividido em dois subgêneros: *Baiostoma*, composto por 10 espécies que apresentavam nadadeiras peitorais desenvolvidas no lado ocular, e *Achirus*, cujo cinco componentes não possuíam traços de nadadeira peitoral

em ambos os lados do corpo (JORDAN & GOSS, 1889).

O gênero *Achirus*, subgênero *Baiostoma*, era diagnosticado pela presença de nadadeiras peitorais pequenas, presente ao menos no lado ocular. Este grupo era composto por *Achirus achirus*, *A.inscriptus*, *A.klunzingeri*, *A.mentalis*, *A.lineatus*, *A.mazatlanus*, *A.fonsecensis*, *A.punctifer*, *A.scutum* e a então nova espécie *Achirus garmani* (JORDAN & GOSS, 1889; atual *Catathyridium garmani*).

A espécie *Achirus achirus* foi determinada com base nas descrições de *Achirus gronovii* (GÜNTHER, 1862) e *Pleuronectes achirus* (LINNAEUS, 1758). A espécie *Achirus inscriptus* (atual *Trinectes inscriptus*), por outro lado, foi baseada nas descrições de *Monochirus inscriptus* (GOSSE, 1851) e *M.reticulatus* (POEY, 1861). *Achirus klunzingeri*, *A.mentalis* (atual *Hypoclinemus mentalis*), *A.mazatlanus*, *A.fonsecensis* (atual *Trinectes fonsecensis*) e *A.scutum* foram apenas remanejadas do gênero *Solea* (GÜNTHER, 1862), enquanto *A.punctifer* (atual *Achirus achirus*) era representante do gênero *Monochirus* (CASTELNAU, 1855).

Ainda para *Achirus* foram determinadas por JORDAN & GOSS (1889) três variações para espécie *Achirus lineatus*, baseadas nas descrições originais de *Pleuronectes lineatus* (LINNAEUS, 1758), *Baiostoma brachialis* (BEAN, 1882) e *Achirus comifer* (JORDAN & GILBERT, 1884) respectivamente. O subgênero *Achirus*, por outro lado, era composto pelas espécies *Achirus fimbriatus*, *A.panamensis*, *A.jenynsii*, e *A.fasciatus*. Estas se diferenciavam das demais por não possuírem resquícios de nadadeiras peitorais. As espécies *A.fimbriatus* (atual *Trinectes fimbriatus*), *A.panamensis* (atual *Trinectes fonsecensis*) e *A.jenynsii* (atual *Catathyridium jenynsii*) foram reordenadas do gênero *Solea* (GÜNTHER, 1862; STEINDACHNER, 1876), enquanto *A.fasciatus* (atual *Trinectes maculatus*) foi verificada com base na descrição da espécie *Pleuronectes lineatus* (LINNAEUS, 1766).

As alterações propostas por JORDAN & GOSS (1889) não se restringiram somente ao gênero *Achirus*. O antigo subgênero dulciaquícola *Achiropsis* (STEINDACHNER, 1876) foi erguido ao nível genérico e, além da espécie-tipo *Achiropsis nattereri*, foi descrita uma nova espécie, *Achiropsis asphyxiatus*, localizada em sistemas fluviais do estado Goiás, no Brasil (JORDAN & GOSS, 1889). No gênero *Apionichthys*, a espécie *A.dumerli* (Kaup, 1858) foi posta em sinonímia com *Apionichthys unicolor* e, além desta, foi novamente determinada à espécie *Apionichthys ottonis* (STEINDACHNER, 1868) como um táxon válido. Atualmente ambos são sinônimos de *Apionichthys dumerli* (ESCHMEYER, 2015). Para o gênero *Gymnachirus*, nenhuma alteração foi proposta.

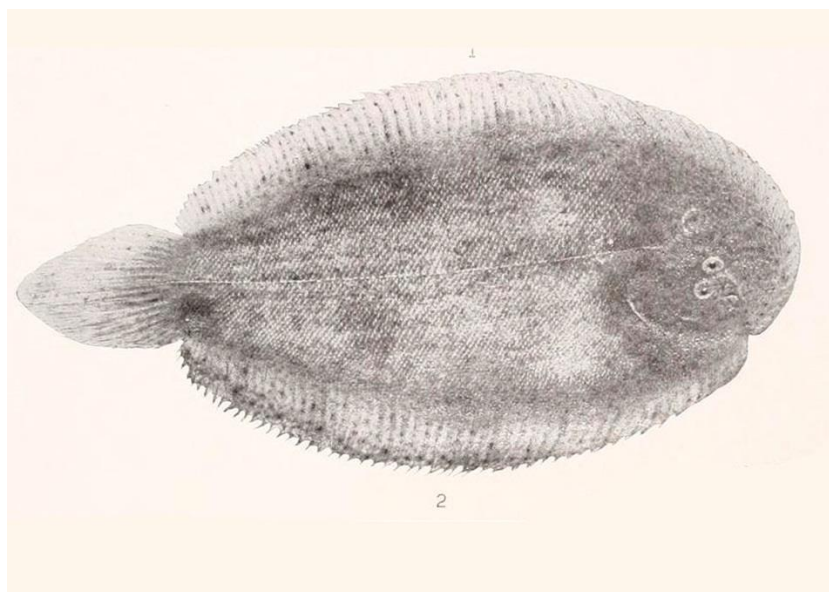
No final do século XIX, Jordan, em colaboração com Barton Warren Evermann

publicou “*The fishes of North and Middle America: A descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in water of North America, North of the isthmus of Panama*”, onde propôs o erguimento da antiga subfamília *Soleinae* (JORDAN & GOSS, 1889) para o nível familiar (Soleidae), esta composta por três subfamílias: *Achirinae* (American soles), *Soleinae* (European soles) e *Cynoglossidae* (Tongue soles; JORDAN & EVERMANN, 1898a e b). As demais informações sobre gêneros e espécies foram compiladas de JORDAN & GOSS (1889).

O início do século XX é marcado pela considerável quantidade de *checklists* incluindo espécies atuais da família Achiridae (e.g. BEAN, 1903; GILBERT & STARKS, 1904; FOWLER, 1906; SMITH, 1907; TRACY, 1907). Entretanto, nestes trabalhos, nenhuma informação adicional para o conhecimento da taxonomia destes exemplares foi realizado. Somente em 1912 que, Carl H. Eigenmann, em um catálogo de peixes de água doce, determinou a então espécie *Achirus lorentzi* (atual *Catathyridium lorentzii*) como sinônimo júnior de *Achirus jenynsii* (atual *Catathyridium jenynsii*) (EIGENMANN, 1910). Esta proposta não foi acolhida, visto que atualmente estas são consideradas espécies validas (ESCHMEYER, 2015).

Após dois anos, Eigenmann, publicou um manuscrito intitulado “*The freshwater fishes of British Guyana,...*”, no qual propôs um novo gênero para a família Soleidae (cf. *Soleonasmus*) baseado na descrição da espécie *Soleonasmus finis* (EIGENMANN, 1912; Figura 25). Segundo o autor, este era semelhante aos representantes do gênero *Apionichthys*, embora não possuíssem nadadeira pélvica no lado cego e apresentassem os olhos grandes, aproximadamente do mesmo tamanho do espaço interorbital (EIGENMANN, 1912).

Figura 25 – Fotografia do holótipo de *Soleonasmus finis*. N.2487. 80mm

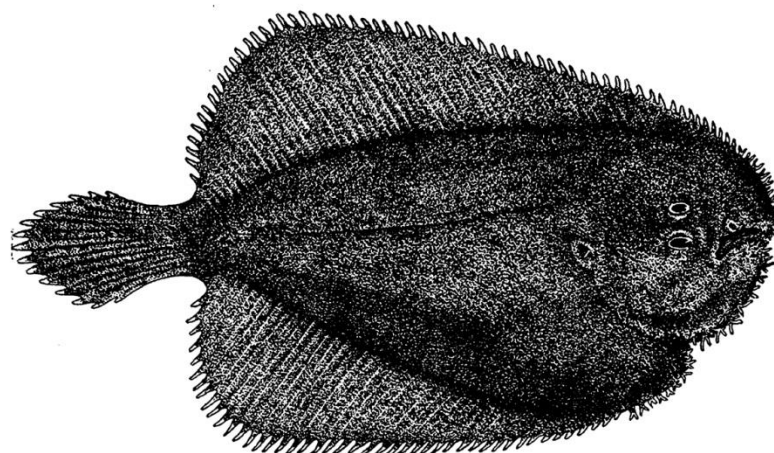


Fonte: EIGENMANN, 1912.

Após os manuscritos de EIGEMANN (1910, 1912), mais cinco novas espécies que atualmente pertencem à família Achiridae, foram descritas em apenas um ano (STEINDACHNER, 1915; MIRANDA RIBERIO, 1915). As espécies *Achirus affinis* (atual *Trinectes paulistanus*) e *A.hasemani* (atual *Hypoclinemus mentalis*) foram descritas por STEINDACHNER (1915), como citado anteriormente, enquanto as espécies *Achirus errans* (atual *Catathyridium jenynsii*), *A.paulistanus* (atual *Trinectes paulistanus*) e *Gymnachirus zebrinus* (atual *G.nudus*) foram propostas por Alípio de Miranda Ribeiro, no manuscrito “Fauna Brasiliensis” (MIRANDA RIBEIRO, 1915). Naquele trabalho, além de descrever novas espécies, Miranda Ribeiro revisou todos os Pleuronectiformes que ocorriam no Brasil e determinou que a família Soleidae fosse representada aqui por seis gêneros distintos: *Achirus*, *Apionichthys*, *Achiropsis*, *Solea*, *Symphurus* e *Gymnachirus* (MIRANDA RIBEIRO, 1915; 1918).

Ainda em 1915, Mr. Russel J. Coles presenteou o *American Museum of Natural History* com uma espécie ainda não descrita do gênero *Gymnachirus* (NICHOLS, 1916). Esta espécie, contudo, foi descrita no ano seguinte como *Gymnachirus melas* por John Treadwell Nichols, que se diferenciava das demais espécies congêneres pelo contorno do corpo e das nadadeiras e por apresentar coloração mais escura (NICHOLS, 1916; Figura 26). Apesar do aumento na diversidade, as classificações em níveis hierárquicos superiores ainda se mantinham da mesma forma que descrita no século XIX.

Figura 26 – Ilustração da espécie *Gymnachirus melas*. AMNH 5717, holótipo. 22cm



Gymnachirus melas sp. nov.

Fonte: NICHOLS, 1916.

Somente na segunda década do século XX que foram propostas alterações consideráveis que influenciaram na atual classificação da família Achiridae (JORDAN, 1923; CHABANAUD, 1928a e b; 1930; 1935; MYERS, 1929). Inicialmente, David Starr Jordan publicou “*On the Family Achiridae or broad-soles, with description of a new species Achirus barnharti from California*”, no qual propôs a divisão dos “soles” (família Soleidae) em quatro famílias distintas: Achiridae (*Broad soles*); Soleidae (*True soles*); Synapturidae (*Zebra soles*) e Cynoglossidae (*Tongue soles*; JORDAN, 1923). Apesar da determinação da família “Achiria” por RAFINESQUE (1815), o manuscrito de JORDAN (1923) foi o primeiro a agrupar táxons exclusivamente sul-americanos na família Achiridae, com exceção do gênero *Amate*, este que atualmente é considerado membro da família Soleidae (JORDAN, 1923; ESCHEMEYER, 2015).

A família Achiridae, segundo JORDAN (1923), era subdividida em três subfamílias: *Gymnachirinae*, *Achirinae* e *Apionichtyna*. A subfamília *Gymnachirinae* era composta por apenas um gênero, *Gymnachirus*, caracterizado pela ausência de escamas. *Achirinae*, por sua vez era composta pelos gêneros *Achirus* e *Amate*, enquanto *Apionichthyinae* era representada pelos gêneros *Achiropsis*, *Pnictes*, *Soleonassus* e *Apionichthys*. Os detalhes sobre as descrições das espécies Americanas foram quase totalmente compilados de JORDAN & GOSS (1889), contudo, algumas alterações taxonômicas foram levadas em consideração.

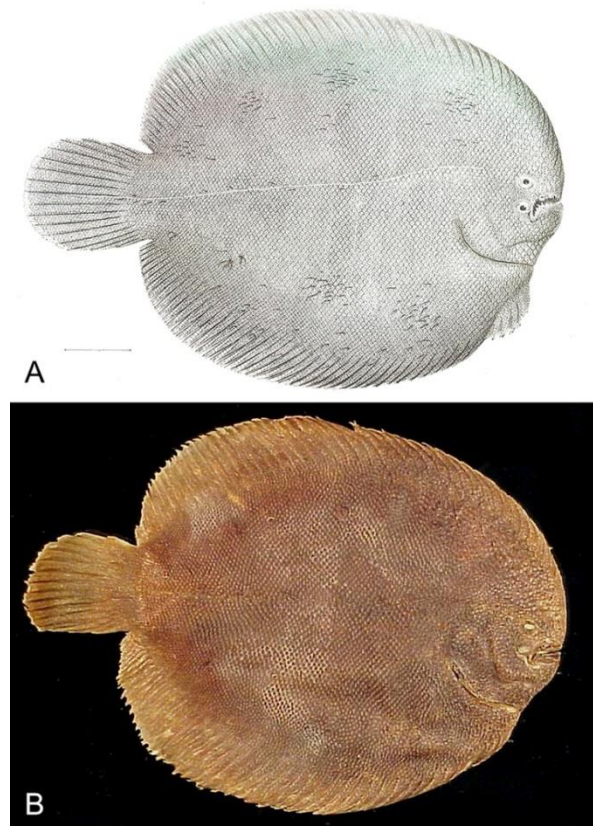
Dentro da subfamília *Achirinae*, o gênero *Achirus* era subdividido em três subgêneros: *Achirus*, *Grammichthys* e *Trinectes* (JORDAN, 1923). O subgênero *Achirus* determinado por JORDAN (1923) era diagnosticado pela presença de nadadeiras peitorais em ambos os lados,

sendo a do lado cego composta por apenas um raio. Dentre deste gênero estavam presentes as espécies *Achirus achirus* e *A.inscriptus*. O subgênero *Grammichthys*, por sua vez, era composto por *Achirus klunzingeri*, *A. mentalis*, *A.lineatus*, *A.comifer*, *A.mazatlanus*, *A.fonsecensis*, *A.punctifer*, *A.paulistanus*, *A.scutum* e *A.garmani*. Estas se diferenciavam das demais espécies do gênero por apresentar a nadadeira peitoral presente somente no lado ocular composta por um a seis raios (JORDAN, 1923).

O último subgênero de *Achirus* determinado por JORDAN (1923) foi *Trinectes*, que era diagnosticado pela completa ausência de nadadeira peitoral. Este grupo era representado pelas espécies *Achirus fimbriatus*, *A.fasciatus* (com as subespécies *A.fasciatus fasciatus* e *A.fasciatus browni*, atualmente todas são consideradas *Trinectes maculatus*), as espécies *Achirus jenynsi* e *A.errans*, atualmente pertencentes ao gênero *Catathyridium*, e a nova espécie descrita *Achirus barnharti*, considerada sinônimo júnior de *Achirus mazatlanus* (ESCHMEYER, 2015; Figura 27).

Figura 27 – Ilustração e fotografia do holótipo de *Achirus barnharti* (atual *A.mazatlanus*).

CAS-SU 23240



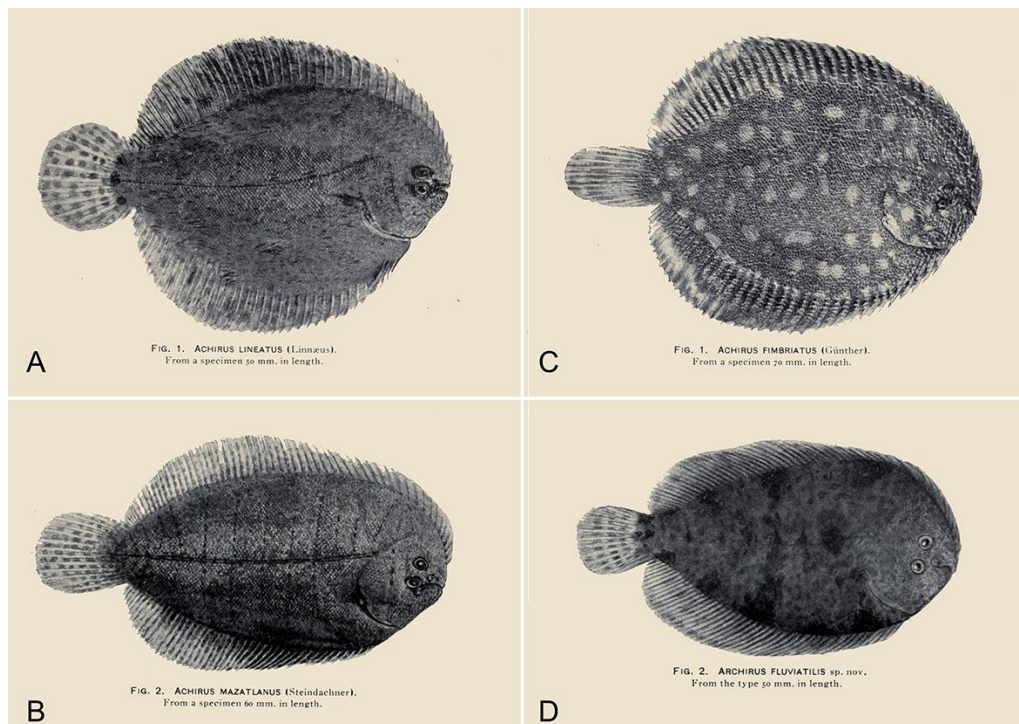
Legenda: A escala indica 2,54cm.

Fonte: adaptado de JORDAN, 1923; CAS Ichthyology Primary Types Imagebase ([http:// researcharchive.calacademy.org/research /Ichthyology/Types/Index.asp](http://researcharchive.calacademy.org/research/Ichthyology/Types/Index.asp)).

Cinco anos após a publicação de Jordan, outros manuscritos importantes para a diversidade e classificação dos atuais Achiridae foram publicados. Na América, John T. Nichols, em colaboração com Van Campen Heinler diagnosticaram a presença de *Gymnachirus nudus* em Bahamas (NICHOLS & HEINLER, 1928).

Além destes, os ictiólogos Seth Eugene Meek e Samuel Frederick Hildebrand realizaram um *checklist* dos peixes distribuídos no Panamá e, para a família Soleidae foram registradas espécies dos gêneros *Achirus*, *Apionichthys* e *Symphurus* (atual Cynoglossidae; MEEK & HILDEBRAND, 1928). Neste trabalho foram recuperadas fotografias das espécies *Achirus lineatus*, *A. mazatlanus* e da nova espécie descrita *A. fluviatilis*, proveniente do Rio Juan Diaz (MEEK & HILDEBRAND, 1928; Figura 28).

Figura 28 – Exemplos atualmente pertencentes à família Achiridae descritos por MEEK & HILDEBRAND (1928)



Legenda: (A) – *Achirus lineatus*; (B) – *Achirus mazatlanus*; (C) – *Achirus fimbriatus* (atual *Trinectes fimbriatus*); (D) *Achirus fluviatilis* (atual *Trinectes fluviatilis*).

Fonte: adaptado de Meek & Hildebrand, 1928.

Ainda em 1928, na Europa, Dr. Paul Chabanaud, realizou um dos trabalhos mais detalhados relacionados à taxonomia dos membros da família Achiridae. No manuscrito intitulado “*Revision des Poissons Hétérosomes de la sous-famille des Achirinae, d’après les types de Kaup, de Günther et de Steindachner*”, CHABANAUD (1928a) realocou a subfamília *Synapturinae*, anteriormente descrita por JORDAN (1923) em *Soleinae*, enquanto

Gymnachirinae e *Apionichthyinae* foram englobadas dentro da subfamília *Achirinae* (CHABANAUD, 1928a).

Em relação aos subgrupos da então subfamília *Achirinae* foram reconhecidos os gêneros *Achirus*, *Bæostoma*, *Hypoclinemus*, *Gymnachirus*, *Nodogymnus*, *Apionichthys*, *Achiropsis*, *Soleonasmus* e *Pnictes* (CHABANAUD, 1928a). O gênero *Achirus* era composto por espécies que não possuíam o forame do septo interbranquial (CHABANAUD, 1928a). Este grupo era representado pelas espécies *Achirus fasciatus*, *A.fonsecensis*, *A.inscriptus*, *A.fimbriatus*, além das novas espécies *A.austrinus* (posta em sinonímia com *Achirus paulistanus* no mesmo manuscrito) e *A.microphthalmus* (atual *Trinectes microphthalmus*; CHABANAUD, 1928a; ESCHMEYER, 2015).

O gênero *Bæostoma*, por outro lado, era formado por espécies que apresentavam as duas câmaras branquiais comunicadas entre si por uma larga fenestra aberta dentro do septo interbranquial (CHABANAUD, 1928a). Dentro deste grupo foram reconhecidos dois novos subgêneros: *Anathyridium* e *Catathyridium*. O primeiro era diagnosticado por apresenta a fenestra do septo interbranquial localizada na região dorso-caudal da câmara interbranquial e era composto pelas espécies *Bæostoma (Anathyridium) klunzingeri*, *Bæostoma (Anathyridium) mazatlanum*, *Bæostoma (Anathyridium) maculipinne* e *Bæostoma (Anathyridium) scutum*.

Diferente de *Anathyridium*, o subgênero *Catathyridium* era caracterizado por apresentar a abertura localizada na região rostro-ventral do septo interbranquial (CHABANAUD, 1928a). Apenas *Bæostoma (Catathyridium) jenynsi* e a nova espécie *Bæostoma (Catathyridium) grandirivi* compunham este grupo (CHABANAUD, 1928a).

Em relação ao novo gênero *Hypoclinemus*, segundo CHABANAUD (1928a), este se diferenciava de *Achirus* por possuir perfuração no septo interbranquial, contudo, também se distinguiu de *Bæostoma* por apresentarem a membrana branquiostegal soldada ao ramo pélvico do urohial e fechando ventralmente as câmaras branquiais. O gênero *Hypoclinemus* era composto por *H.mentalis* e *H.paraguayensis*. Esta última atualmente é considerada como sinônimo júnior de *Catathyridium lorentzii* (ESCHMEYER, 2015).

No gênero *Gymnachirus*, CHABANAUD (1928a), reconheceu apenas a espécie *Gymnachirus nudus*. Para o autor, a antiga espécie *Gymnachirus fasciatus* pertencia ao a um novo gênero, *Nodogymnus*, que se distinguiu de *Gymnachirus* por não apresentar dentes e pela proximidade dos olhos. Dentro de *Nodogymnus* foi incluído também a espécie *N.zebrinus*, descrita inicialmente como *Gymnachirus zebrinus* (MIRANDA RIBEIRO, 1915). Atualmente

G.zebrinus e *G.fasciatus* são sinônimos júnior de *G.nudus* (ESCHMEYER, 2015).

Os gêneros *Apionichthys*, *Achiropsis*, *Soleonasmus* e *Pnicetes* não sofreram alterações, exceto a descrição da espécie *Achiropsis normani* (CHABANAUD, 1928b), caracterizado por possuir as escamas na face ocular proporcionalmente mais larga que em *A.nattereri* (atual *Apionichthys*). Atualmente *A.normani* é sinônimo júnior de *A.nattereri* (ESCHMEYER, 2015).

Um ano após a publicação de CHABANAUD (1928a e b), o ictiólogo Americano George Sprague Myers publicou “*Notes on soles related to Achirus*”, criticando o trabalho realizado pelo pesquisador Frances. Segundo MYERS (1929), era óbvio que *Pleuronectes achirus*, a qual CHABANAUD (1928) pôs em questão, por tautonomia, deveria ser a espécie tipo do gênero *Achirus*. Além disso, para MYERS (1929), o nome *Achirus* já era consagrado pelo tempo e, por isso, não deveria ser modificado por CHABANAUD (1928). Com isso, MYERS (1929) propôs que *Baiostoma* de CHABANAUD (1928) deveria ser reconhecido como *Achirus*; e *Achirus* deveria ser denominado como *Trinectes* (MYERS, 1929).

Em resposta às críticas de MYERS (1929), CHABANAUD (1930), propôs uma nova classificação para os Soleidae, onde o gênero *Achirus* pertencia à subfamília Soleinae e era composto pelas espécies do gênero *Pardachirus*, determinado por GÜNTHER (1862): *Achirus marmoratus* (LACÉPÈDE, 1802), *A.pavoninus* (LACÉPÈDE, 1802) e *A.hedleyi* (OGILBY, 1916). A subfamília *Achirinae* foi renomeada como *Trinectinae*; o seu antigo gênero *Achirus* foi determinado como *Trinectes*, cujo genótipo era *Trinectes lineatus*, referente à *Pleuronectes lineatus* (LINNAEUS, 1766) e *Achirus fasciatus* (LACÉPÈDE, 1802). O subgênero *Anathyridium* foi removido e *Catathyridium* foi erguido para o nível genérico.

A diferenciação do gênero *Nodogymnus* com *Gymnachirus* foi corroborada um ano após seu reconhecimento, com a descrição de *Nodogymnus nicholsi* (NORMAN, 1931), identificada anteriormente como um exemplar de *Gymnachirus nudus*, capturado em Bahamas (NICHOLS & HEINLER, 1928). Naquele manuscrito, NORMAN (1931) ainda notificou que a espécie *Gymnachirus melas* foi negligenciada por CHABANAUD (1928).

Um ano mais tarde, o pesquisador Carl Leavitt Hubbs escreveu uma nota visando organizar o conhecimento sobre o gênero *Achirus*, principalmente sobre a espécie *Achirus fasciatus* (HUBBS, 1932). HUBBS (1932) demonstrou, com base no código de nomenclatura zoológica, que não era correta a atitude tomada por CHABANAUD (1928) de colocar como pertencente ao gênero *Achirus* somente as espécies do Indo-Pacífico determinadas como *Pardachirus* por GÜNTHER (1832). Segundo HUBBS (1932), se o gênero *Achirus* foi

descrito com base em *Pleuronectes achirus* (LINNAEUS, 1758), então esta espécie deveria estar presente no gênero *Achirus*; pois somente desta forma seria seguida a exigência do código, a qual indica que, se um gênero no qual originalmente não foi apontada uma espécie tipo contém, entre seus representantes, uma espécie que possua o nome genérico, como seu nome específico ou subespecífico, válido ou sinônimo, aquela espécie deve ser o tipo do gênero (tipo por tautonomia).

HUBBS (1932) ainda mencionou que se a identificação de *Pleuronectes achirus* de LINNAEUS (1758) com *Solea gronovii* de GÜNTHER (1862) for aceita, como foi feito por JORDAN & GOSS (1889), JORDAN & EVERMANN (1898), JORDAN (1923), MYERS (1929) e por CHABANAUD (1930), então seria necessário sinonimizar *Baiostoma* com *Achirus* e empregar *Trinectes* para o grupo que *fasciatus* está presente. Caso contrário, ambos os nomes específicos e genéricos, como apontados por MYERS (1929), seriam aparentemente não usuais, pois não seriam identificáveis com nenhuma outra espécie do gênero. A fim de evitar a troca do nome *Achirus* consagrado pelo tempo, a habitual identificação de *P.achirus*, se possível, deveria ser mantida (HUBBS, 1932).

Por fim, HUBBS (1932), indicou que a espécie de Soleidae comumente conhecida em mares do Atlântico Norte deveria ser chamada, de fato, *Trinectes maculatus*, e que a determinação de *Trinectes lineatus* por CHABANAUD (1930) parecia inadmissível, baseado nas evidências de JORDAN & GOSS (1889), esta que foi aceita em maior parte dos manuscritos posteriores (JORDAN & EVERMANN, 1898; JORDAN, 1923; MYERS, 1929).

Em 1935, o pesquisador Francês Paul Chabanaud novamente modificou as relações propostas para a família Achiridae no manuscrito “Achiridae nec Trinectidae caracteres et synonymie de deux génotypes systématiques certains: *Achirus achirus* Linné 1758 et *Trinectes maculatus* [Bloch MS] Schneider 1801”. Aceitando, em parte, as propostas de JORDAN (1923), MYERS (1929) e HUBBS (1932).

CHABANAUD (1935) corroborou as idéias de JORDAN (1923) em relação nível familiar dos “soles” Americanos, adotando o nome Achiridae para este grupo. Em relação à espécie tipo, CHABANAUD (1935), verificou que o problema taxonômico desta se deve pela validade incerta de *Pleuronectes achirus* (LINNAEUS, 1758), o qual o autor, da mesma forma que HUBBS (1932) considerou como espécie tipo da família, com o nome de *Achirus achirus*.

Baseado no formato das escamas, CHABANAUD (1935) determinou que a espécie *Achirus achirus*, era composta por duas subespécies localizadas em oceanos distintos. Para CHABANAUD (1935), *Achirus achirus achirus* era caracterizada por apresentar escamas

brevemente retangulares e por estar distribuída no oceano Atlântico. *Achirus achirus klunzingeri* seria a subespécie do Pacífico, que apresentava as escamas largamente retangulares.

A subespécie do Atlântico apresentava ainda dois morfotipos distintos: “*morpha*” *achirus*, que apresentava nadadeira peitoral no lado ocular e coloração quase uniforme, com apenas alguns pontos escuros pouco aparentes, presente na nadadeira caudal de forma paralela aos raios; e “*morpha*” *maculipinnis*, este que não possuía nadadeiras peitorais, contudo, seu corpo apresentava manchas escuras no lado ocular, destacadas principalmente na nadadeira caudal (CHABANAUD, 1935). Foram descritas ainda para o gênero *Achirus* as espécies *A.mazatlanus* e *A.scutum* (CHABANAUD, 1935). As espécies *Achirus barharti* (JORDAN, 1923) e *Baeostoma brachiale* foram postas em sinonímia com *A.mazatlanus* e *A.achirus* respectivamente (CHABANAUD, 1935).

Assim como reportado para *Achirus achirus*, o estudo realizados por CHABANAUD (1935) também identificou *Trinectes maculatus* como um “*proles*”, sendo subdividida em duas subespécies e três “*nationes*”. A primeira subespécie identificada foi *Trinectes maculatus maculatus*, que apresentava como *natio* α *Trinectes maculatus maculatus*, *natio maculatus*, que se diferenciava do *natio* β *T.m.maculatus*, *natio browni*, por possuir pigmentação no lado cego (CHABANAUD, 1935).

O *natio* γ *Trinectes maculatus maculatus*, *natio paulistanus*, por sua vez, apresentava a coloração marrom uniforme, com linhas transversais finas (CHABANAUD, 1935). Diferente do padrão ornamentado por diversas manchas sombreadas, formando bandas mais ou menos largas e brevemente separadas uma das outras, encontradas nos outros “*nationes*” descritos por CHABANAUD (1935).

A segunda subespécie de *Trinectes maculatus* identificada por CHABANAUD (1935) foi *Trinectes maculatus foncesensis*, distribuída na costa do Pacífico da América Central, que se diferenciava por apresentar escamas longamente retangulares e por possuir na face ocular linhas transversais mais ou menos aparentes. Na descrição da superfície do lado ocular foi reportada ainda a presença de linhas transversais finas e manchas escuras concentradas na cabeça (CHABANAUD, 1935).

Além de *Trinectes maculatus*, CHABANAUD (1935) também apontou *T.inscriptus*, *T.microphthalmus* e *T.fimbriatus* como representantes do gênero *Trinectes*. No gênero *Gymnachirus* foi reportada a espécie *G.melas* e, em *Nodogymnus*, foram notificadas *N.zebrinus* e *N.nicholsi*. Para os gêneros *Catathyridium*, *Hypoclinemus*, *Apionichthys*, *Achiropsis*, *Soleonasmus* e *Pnictes* nenhuma nova informação foi adicionada.

Um ano após a publicação do manuscrito de CHABANAUD (1935), CLARK (1936) descreveu uma nova espécie, *Achirus zebrinus* com base em um exemplar semelhante à espécie *Achirus scutum*, contudo não apresentando nadadeira peitoral no lado ocular (Figura 29). Ainda para o gênero *Achirus*, CHABANAUD (1940a) revisou as espécies e subespécies do Atlântico e verificou a presença de três subespécies de *Achirus achirus*.

Figura 29 – Holótipo da espécie *Achirus zebrinus* Clark, 1936. CAS-ICH 4448



Fonte: *Ichthyology Collection of California Academia of Science Web browser* (<http://collections.calacademy.org/ich/>).

A subespécie *Achirus achirus achirus* se distinguiu de *A.achirus brachialis* e *A.achirus declivis* por apresentar o espaço interorbital maior que o diâmetro ocular (CHABANAUD, 1940a). A nova subespécie *A.achirus declivis* se distinguiu das demais por apresentar o perfil anterior da cabeça inclinado (CHABANAUD, 1940a).

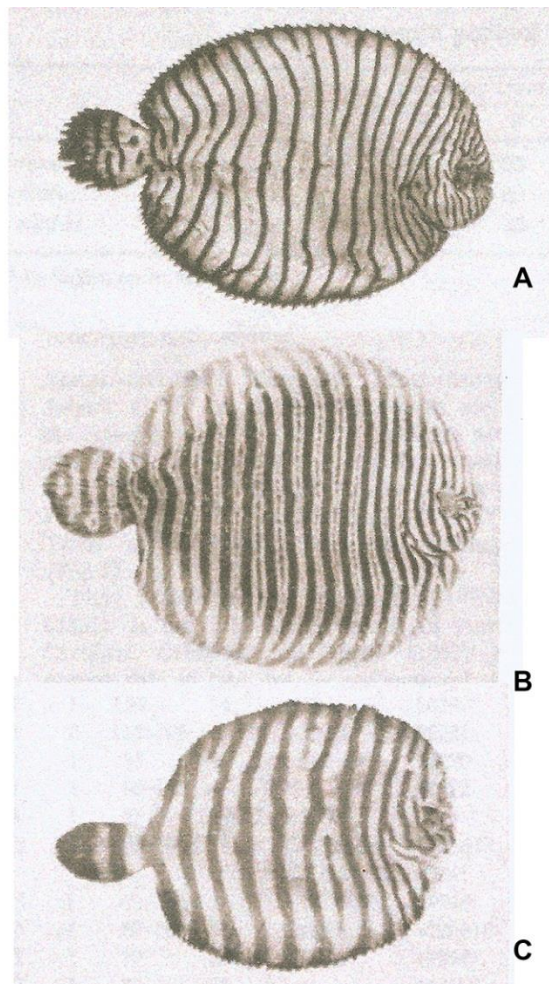
Da mesma forma que em *Achirus achirus*, a espécie *Achirus maculipinnis* era composta por duas subespécies: *A.m.maculipinnis* e *A.m.gunteri* (CHABANAUD, 1940a). A primeira se distinguiu por apresentar a órbita migratória à frente da órbita inferior. *Achirus maculipinnis gunteri* apresentava as órbitas paralelas (CHABANAUD, 1940a). Atualmente, entretanto, todos estes nomes são considerados sinônimo júnior de *Achirus lineatus* (ESCHMEYER, 2015).

Dr. Paul Chabanaud, no mesmo ano, publicou um manuscrito intitulado “*Sur les Achiridae (Pleuronectoidea Soleiformes) totalement démunis d’écailles*”, apresentando suas observações adquiridas sobre os gêneros *Gymnachirus* e *Nodogymnus* (CHABANAUD, 1940b). Naquele manuscrito, Chabanaud concluiu que todas as espécies reconhecidas para

estes gêneros deveriam ser postas em sinonímia com a espécie *Gymnachirus nudus* (CHABANAUD, 1940b).

Esta proposta, entretanto, foi refutada a partir da revisão do gênero *Gymnachirus* realizada DAWSON (1964). Com base em caracteres morfométricos e merísticos, DAWSON (1964) concluiu que o gênero *Gymnachirus* era formado pela espécie-tipo *Gymnachirus nudus* e as espécies *G.melas* e *G.texae* [inicialmente descrita como *Nodogymnus texae*, por GÜNTER (1936)], distribuídas nas regiões central e norte da América (DAWSON, 1964; ESCHMEYER, 2015; Figura 30).

Figura 30 – Fotografia das espécies pertencentes ao gênero *Gymnachirus*



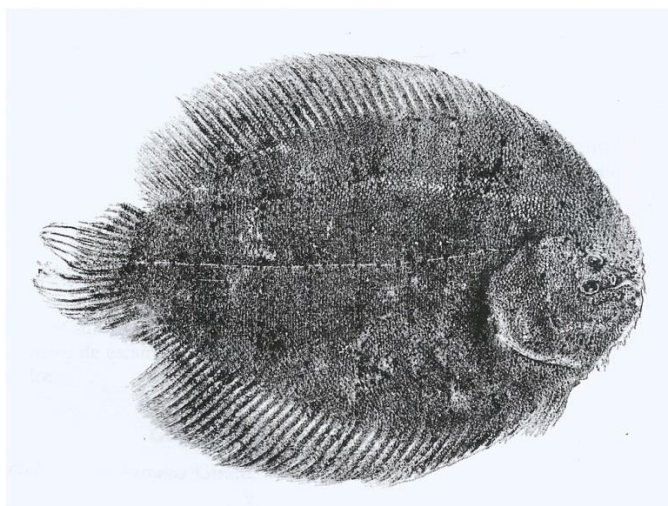
Legenda: (A) – *Gymnachirus texae* (72,4mmCP); (B) – *Gymnachirus melas* (125,3mmCP); e (C) – *Gymnachirus nudus* (61,3mmCP).

Fonte: adaptado de DAWNSON, 1964.

Após um período de duas décadas sem novas informações acerca da taxonomia da família Achiridae, Dr. Fernando Cervigón revisou a ictofauna estuarina presente em Caño Manamo, Venezuela (CERVIGÓN *in* NOVOA, 1982). Naquele trabalho, Cervigón identificou

uma nova espécie para o gênero *Achirus*, *A.novoae*, distribuída em água doce no delta do Orinoco (Figura 31). Além da presença somente no ambiente dulcícola, Cervigón descreveu a coloração marrom uniforme e menor número de vértebras (26) como características diagnósticas para *Achirus novoae* (CERVIGÓN In NOVOA, 1982).

Figura 31 – Fotografia do holótipo de *Achirus novoae*, FCLR 644, 94mmCP



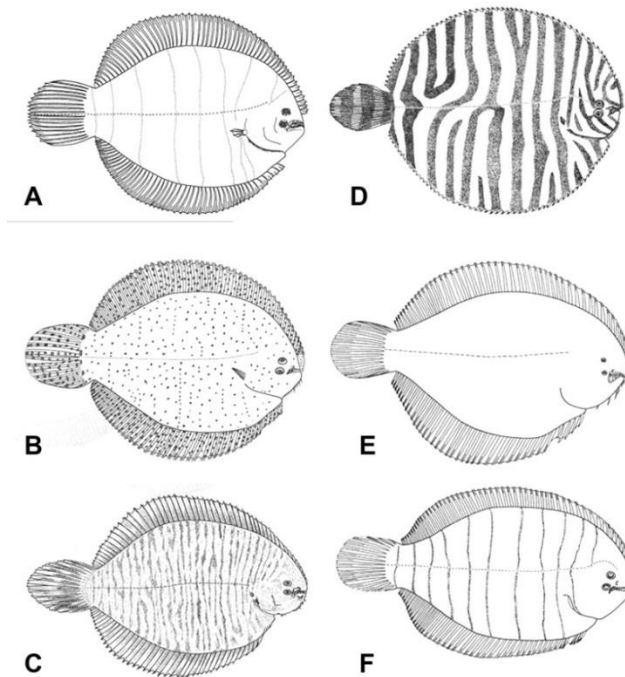
Fonte: NOVOA, 1982.

Além de *Achirus novoae*, foram reportadas nesta localidade as espécies *Achirus achirus* e *A.declivis*. No gênero *Trinectes* foi catalogada a espécie *Trinectes pauslistanus* e, em *Apionichthys*, *A. dumerili* e *A.sp.*. Todas estas representantes da família Soleidae (CERVIGÓN In NOVOA, 1982).

Em 1988, contudo, CHAPLEAU & KEAST (1988), demonstraram a partir de características osteológicas que os “soles” Americanos apresentavam características suficientes para serem tratados como uma família distinta (Achiridae). Esta proposta foi, em seguida, corroborada na análise filogenética proposta por CHAPLEAU (1993) e é que atualmente está em vigor (ESCHEMEYER, 2015; FROESE & PAULY, 2015)

Após quase um século sem a presença de pesquisadores brasileiros publicações relacionadas à família Achiridae, J.L. Figueiredo e Naércio A. Menezes, em um catálogo de peixes marinhos do sudeste do Brasil (FIGUEIREDO & MENEZES, 2000) indicaram *Achirus declivis* como uma espécie distinta de *Achirus achirus* por apresentar maior número de raios da nadadeira dorsal e anal e por *A.achirus* não estar presente na região sudeste do Brasil (Figura 32).

Figura 32 – Desenho esquemático das espécies figuradas por FIGUEIREDO & MENEZES (2000)

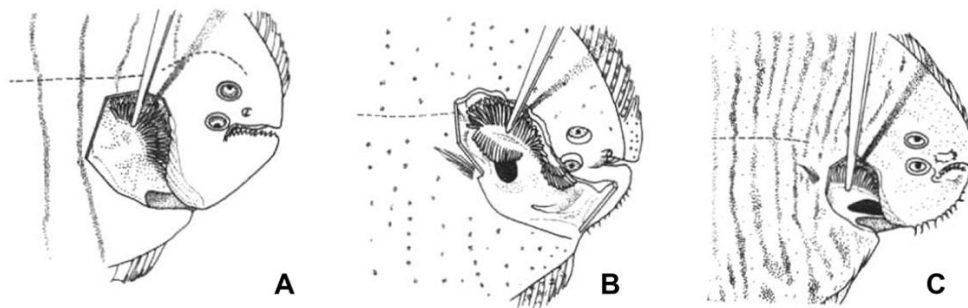


Legenda: (A) – *Achirus declivis* (10,2cm); (B) – *Achirus lineatus* (13,2cm); (C) – *Catathyridium garmani* (12,5cm); (D) – *Gymnachirus nudus* (11,5cm); (E) – *Trinectes microphthalmus* (7,0cm); (F) – *Trinectes paulistanus* (16,1cm).

Fonte: adaptado de FIGUEIREDO & MENEZES, 2000.

Além de *Achirus declivis*, foi também catalogada para o gênero a espécie *Achirus lineatus* (FIGUEIREDO & MENEZES, 2000; Figura 32). Em relação aos demais grupos, foram pela primeira vez ilustradas as variações encontradas no septo interbranquial nos diferentes gêneros (FIGUEIREDO & MENEZES, 2000; Figura 33).

Figura 33 – Desenho esquemático evidenciando a ausência/presença e localização de perfuração no septo interbranquial em diferentes espécies da família Achiridae

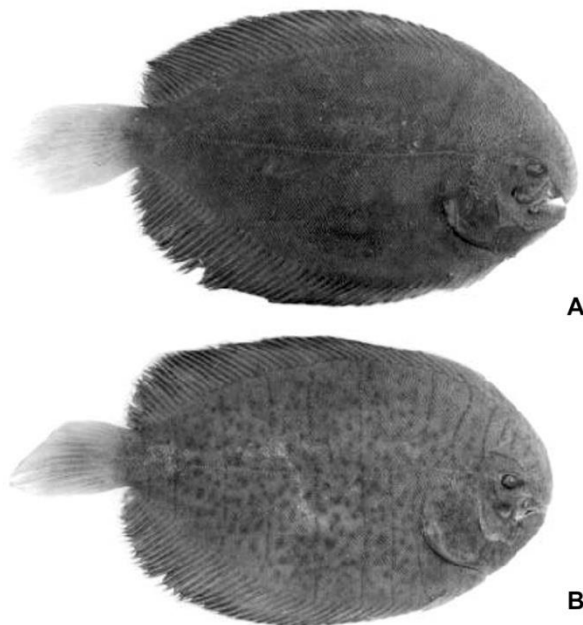


Legenda: (A) – ausência de perfuração em *Trinectes paulistanus*; (B) – perfuração dorsal em *Achirus lineatus*; (C) – perfuração ventral em *Catathyridium garmani*.

Fonte: FIGUEIREDO & MENEZES, 2000.

Um ano após a publicação de FIGUEIREDO & MENEZES (2000), WALKER & BOLLINGER (2001) descreveram uma nova espécie, *Trinectes xanthurus*, distribuídas em estuários do Rio Orapu, na Colômbia (Figura 34). Segundo os autores, *T.xanthurus*, se distingue das demais espécies do Pacífico por apresentar maior número de vertebrae caudais (21-22). Além desta descrição, os autores construíram uma chave de identificação contendo apenas as espécies do gênero *Trinectes* distribuídas no Pacífico *T.fimbriatus*, *T.opercularis*, *T.fonsecensis* e *T.fluviatilis* (WALKER & BOLLINGER, 2001).

Figura 34 – Fotografia de exemplares da espécie *Trinectes xanthurus* descritos por WALKER & BOLLINGER (2001)



Legenda: (A) – Holótipo (75,4mm); (B) – parátipo (73mm)
 Fonte: WALKER & BOLLIGNER, 2001.

Em 2003, Dr. Tomas Munroe catalogou as espécies da família Achiridae presentes na América do Norte. Foram registradas para esta área as espécies *Achirus achirus*, *A.declivis*, *A.lineatus*, *Apionichthys dumerili*, *Gymnachirus melas*, *G.nudus*, *G.texae*, *Trinectes inscriptus*, *T.maculatus* e *T.paulistanus*. As espécies *Soleonasmus finis* e *Trinectes microphthalmus* estavam descritas no manuscrito, contudo suas distribuições se restringiam, respectivamente, à ambiente dulciaquícola da Guiana Inglesa e encostas de Trinidad e Tobago, até a região sudeste do Brasil (MUNROE, 2003).

No mesmo ano, o Dr. Robson Tamar da Costa Ramos, publicou uma revisão sobre o gênero *Apionichthys* (RAMOS, 2003). Naquele manuscrito, Ramos considerou *Achiropsis*,

Soleonasus, *Pnictes* como sinônimos júnior de *Apionichthys* e, além disto, descreveu quatro novas espécies para o gênero: *Apionichthys rosai*, *A.menezesi*, *A.seripierriae* e *A.sauli*. Atualmente estas espécies são consideradas como válidas (ESCHMEYER, 2015; FROESE & PAULY, 2015), contudo a sinonímia dos gêneros *Achiropsis*, *Soleonasus*, *Pnictes* ainda são desconsideradas em alguns catálogos e sítios eletrônicos que especializados em classificação de peixes (e.g. ESCHMEYER, 2015; FROESE & PAULY, 2015).

Três anos após a revisão de *Apionichthys*, Dr. Ramos, desta vez em colaboração com os pesquisadores Telton Ramos e Paulo Lopes, descreveu *Achirus mucuri*, proveniente do estuário do rio Mucuri, ao sul do estado da Bahia, no nordeste do Brasil (RAMOS *et al.*, 2009; Figura 35). Segundo os autores, esta espécie se distingue dos demais congêneres, exceto de *Achirus novae*, por apresentar uma conexão entre a membrana branquiostegal e o istmo. *Achirus mucuri* difere de *A.novae* por apresentar fimbrias labiais ramificadas e pelo formato do canal interorbital, este que nesta espécie se estende ao redor da margem da órbita inferior (RAMOS *et al.*, 2009).

Figura 35 – Fotografia do holótipo da espécie *Achirus mucuri*, UFPB 6101, 90,3mm

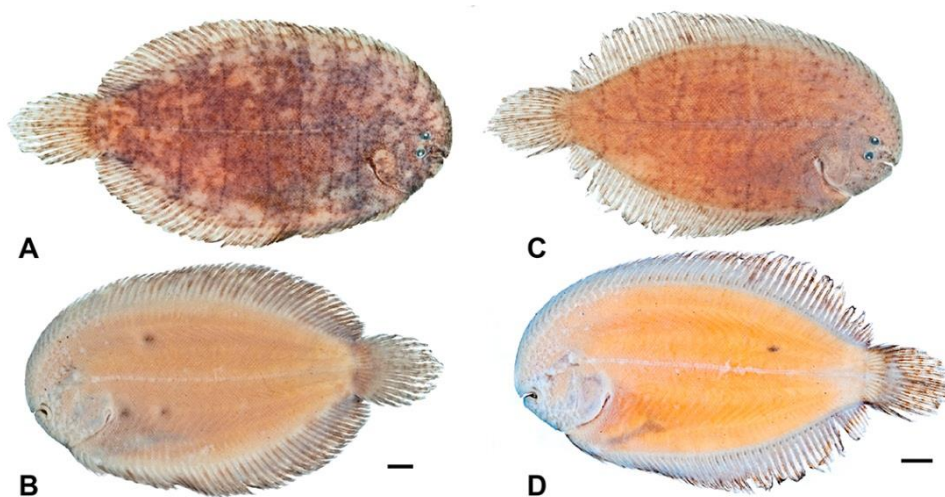


Fonte: RAMOS *et al.*, 2009.

O manuscrito mais recente tratando sobre novos táxons para a família Achiridae foi a espécie a descrição de *Trinectes hubbsbollinger*, distribuída na parte superior do rio San Juan e do rio Codonto na Colômbia, realizada por René R. Duplain em colaboração com Dr. François Chapleau e Dr. Tomas A. Munroe (DUPLAIN *et al.*, 2012; Figura 36). Segundo os autores, esta espécie se distinguia das demais por apresentar pequenas fimbrias com apenas

um ou dois ramos, corpo alongado e coloração amarronzada com manchas escuras espalhadas sobre o corpo (DUPLAIN *et al.*, 2012).

Figura 36 – Fotografia do holótipo e parátipo da espécie *Trinectes hubbsbollinger*



Legenda: (A e B) – Holótipo (BMNH 1915.10.19); (C e D) – Parátipo (BMNH 1915.10.19). As escalas indicam 5mm.

Fonte: DUPLAIN *et al.*, 2012.

3.2 Descrição morfológica

3.2.1 Morfologia externa

Corpo

Exemplares da espécie *Hypoclinemus mentalis* apresentam o corpo oval, lateralmente achatado, recoberto por escamas e filamentos dérmicos em ambos os lados. Estes filamentos são mais numerosos próximos à linha lateral e na região anterior da cabeça no lado cego. Existem de seis à 11 linhas escuras verticais na superfície corporal do lado ocular.

O lado ocular possui coloração variando do cinza ao marrom escuro uniforme (Figura 41). Neste lado, as nadadeiras seguem o mesmo padrão de coloração do corpo. No lado cego, contudo, a superfície corporal apresenta coloração de fundo branca, exibindo, na maioria dos exemplares, manchas escuras de tamanhos e formatos diversos, concentradas principalmente na região posterior, próximo à nadadeira caudal (Figura 37). Os raios posteriores da nadadeira dorsal e anal, além dos raios da nadadeira caudal, apresentam coloração escura na região

posterior do lado cego.

Figura 37 – Fotografia da superfície corporal da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.378)



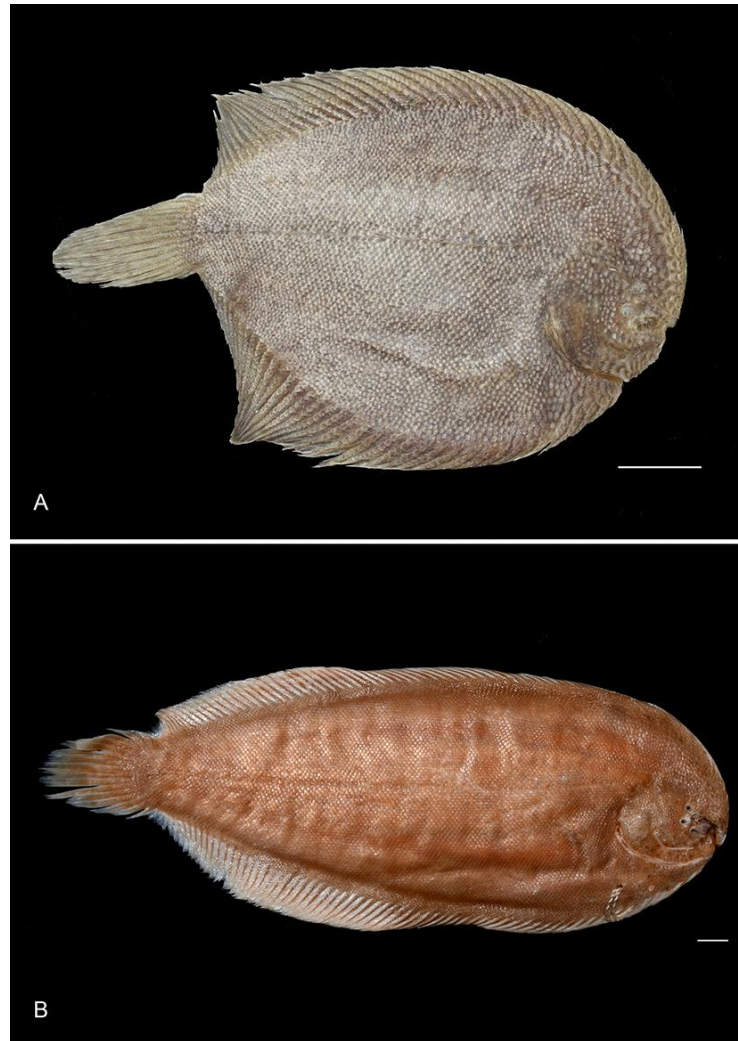
Legenda: (A) – lado ocular; (B) – lado cego. As escalas indicam 10mm.
Fonte: O autor, 2015

Variações

As espécies *Achirus lineatus*, *A.mazatlanus*, *Catathyridium garmani*, *Gymnachirus melas*, *G.texae*, *Trinectes fonsecensis*, *T.microphthalmus* possuem o corpo arredondado, com

o comprimento padrão quase do mesmo tamanho do que a altura total (Figura 38). Espécies do gênero *Apionichthys*, por outro lado, apresentam o corpo alongado, com o comprimento padrão consideravelmente maior do que altura total (Figura 42).

Figura 38 – Fotografia exibindo variações em relação ao formato do corpo encontrado na família Achiridae



Legenda: (A) – corpo arredondado em *Trinectes microphthalmus* (PNT.UERJ.362); (B) – corpo alongado em *Apionichthys nattereri* (MPEG 1814). As escalas indicam 10mm.

Fonte: O autor, 2015.

Em relação às linhas transversais, nas espécies *Apionichthys asphyxiatus*, *A.nattereri* e *Trinectes inscriptus* não foram observadas tais estruturas. As espécies *Trinectes maculatus* e *T.lineatus*, por outro lado apresentaram linhas transversais superdesenvolvidas, algumas destas sinuosas, bifurcadas ou confluentes com linhas adjacentes. Esta ultima espécie, difere de *T.maculatus* pelo numero elevado destas linhas transversais e pelo maior distancia entre as orbitas.

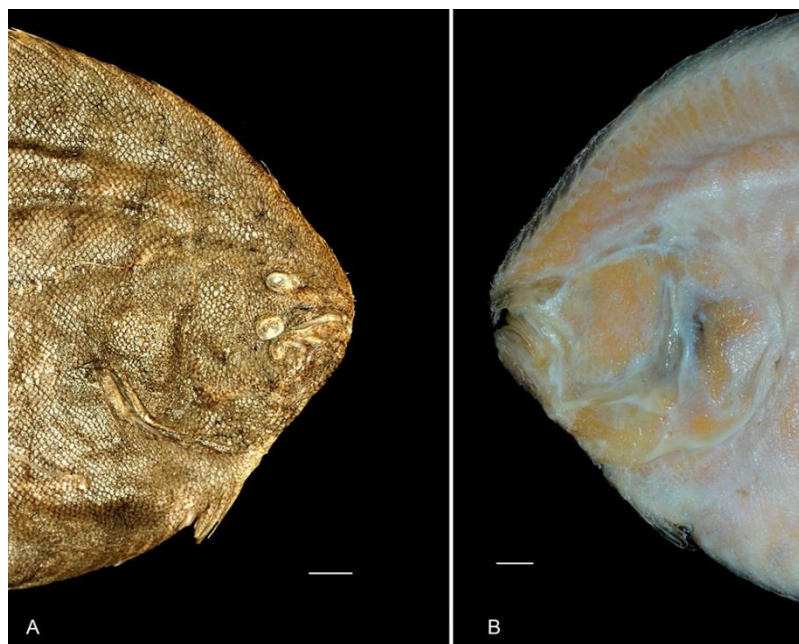
Nas espécies do gênero *Gymnachirus*, as linhas transversais, da mesma forma que a linha lateral e os canais sensoriais, são substituídos por pequenas perfurações no tecido dérmico. Além desta característica, o gênero *Gymnachirus* facilmente se distingue dos demais por não apresentar escamas em sua superfície corporal e pelo seu padrão de listras monocromáticas.

A coloração da nadadeira caudal de *Achirus achirus*, *A.lineatus*, *Catathyridium garmani* e *Trinectes maculatus*, não seguem o padrão de coloração do corpo. Estas são mais claras e ornamentadas com pigmentos escuros arredondados. Nestas espécies, este tipo de ornamentação se estende às nadadeiras dorsal e anal, sendo visível principalmente na região posterior.

Cabeça

A cabeça em *Hypoclinemus mentalis* apresenta o perfil obtuso, visível principalmente no lado cego (Figura 39). Na região anterior de ambos os lados, as escamas localizadas na parte anterior da cabeça são mais desenvolvidas do que nas demais partes do corpo. A abertura opercular alcança desde a base da nadadeira peitoral até a membrana branquiostegal e está conectada ao istmo por pele. O septo inter-branquial é perfurado postero-dorsalmente.

Figura 39 – Fotografia da região anterior da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.289)



Legenda: (A) – lado ocular; (B) – lado cego. As escalas indicam 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

Variações

Com exceção do gênero *Gymnachirus* e *Hypoclinemus*, os demais representantes da família Achiridae avaliados apresentam o perfil anterior da cabeça arredondado (Figura 40). Nas espécies *Achirus declivis* e *A. scutum*, contudo, existe um ligeiro rebaixamento do perfil anterior da cabeça, somente na região dos raios supracranianos. As espécies do gênero *Gymnachirus* possuem um perfil anterior da cabeça inclinado, porém com um aspecto distinto do que encontrado na espécie *Hypoclinemus mentalis*. No lado cego das demais espécies da família Achiridae avaliadas as franjas e cirros são mais abundantes. A abertura opercular é reduzida à um pequeno orifício em *Apionichthys apshyxiatus*, *A. dumerili*, *A. finis* e *A. nattereri* (Figura 41).

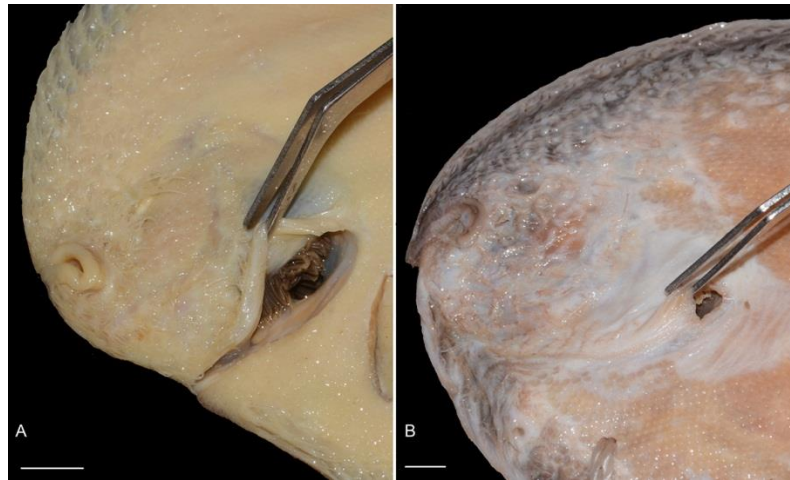
Figura 40 – Fotografias da região anterior do lado cego evidenciando as variações relacionadas ao perfil anterior da cabeça encontrado em Achiridae



Legenda: (A) – perfil anterior arredondado em *Trinectes maculatus* (IBUNAM.CNPE.585); (B) – perfil anterior da cabeça inclinado em *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.478). As escalas indicam 5mm.

Fonte: O autor, 2015.

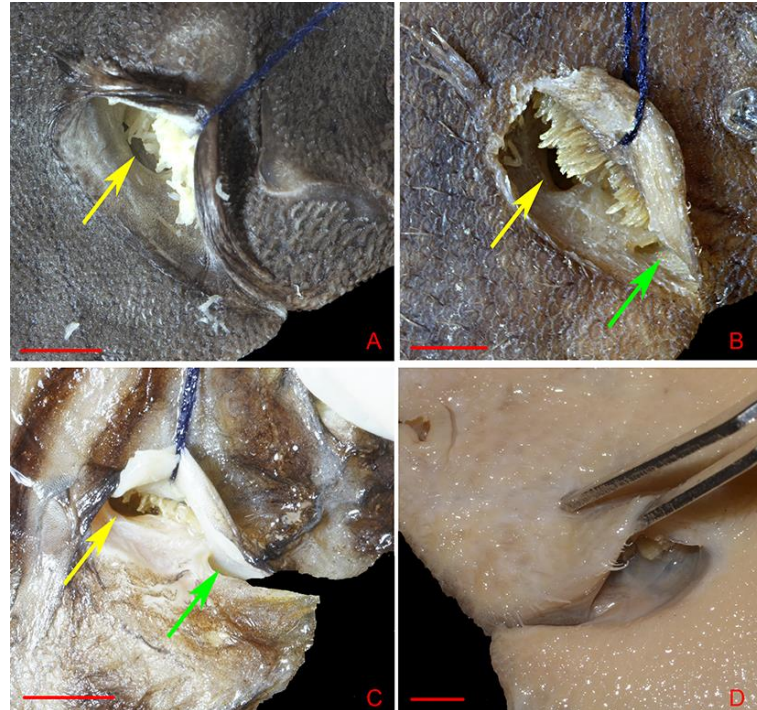
Figura 41 – Variação do desenvolvimento da abertura opercular diagnosticado para membros da família Achiridae



Legenda: (A) – abertura opercular ampla em *Achirus achirus* (MPEG 5110); (B) – abertura opercular reduzida em *Apionichthys nattereri* (MPEG 1814). As escalas indicam 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

Diferente do que encontrado em *Hypoclinemus mentalis* e nas espécies do gênero *Achirus* *Catathyridium garmani* apresenta uma perfuração secundária, presente na região ventral do septo intebraquial (Figura 46). Esta abertura é formada pela concavidade do urohial, com a ligação do istmo com a região anterior da nadadeira pélvica. A concavidade do urohial também pôde ser visualizada nas espécies do gênero *Gymnachirus*, entretanto, como não apresentam conexão entre o istmo e nadadeira pélvica, a perfuração secundária não está presente. Nas espécies pertencentes ao gênero *Trinectes* não foram encontrados registros de perfuração no septo interbranquial, as câmaras brânquias não se comunicam nestas espécies (Figura 42)

Figura 42 – Variações encontradas em relação ao septo interbranquial em Achiridae



Legenda: (A) – septo interbranquial perfurado dorsalmente em *Achirus achirus* (PNT.UERJ.336); (B) – septo interbranquial com perfuração ventral secundária em *Catathyridium garmani* (DBAV.UERJ.531); (C) – abertura ventral em *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.479); (D) – ausência de perfuração no septo interbranquial em *Trinectes paulistanus* (MPEG 13059). As escalas indicam 5mm. As setas amarelas indicam o forame do septo interbranquial. As setas verdes indicam a concavidade do urohial.

Fonte: O autor, 2015.

Olhos

Os olhos são ovais e, quando o animal está vivo, são protuberantes, devido a presença do *recessus orbiculares*, uma evaginação em forma de saco da parede membranosa presente em cada órbita, a qual é repleta de fluido proveniente de infiltração de linfa (CHAPLEAU, 1993; CHANET, 1995). O olho superior é ligeiramente maior e está posicionado anteriormente ao olho inferior. O espaço interocular é menor que o diâmetro ocular e recoberto por três ou mais séries de escamas (Figura 43).

Figura 43 – Fotografia da região anterior da cabeça de *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.288)



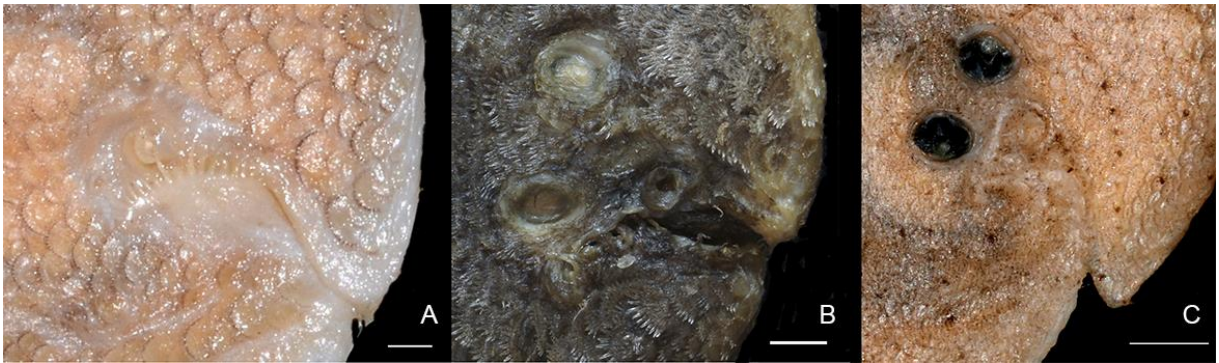
Legenda: A escala indica 5mm.

Fonte: O autor, 2015.

Variações

As espécies *Apionichthys asphyxiatus*, *A.dumerili*, *A.rosai* apresentam os olhos reduzidos a pequenos pontos (Figura 44). Nas espécies *Apionichthys nattereri*, *Trinectes paulistanus* e *T.microphthalmus* os olhos não são como pontos, contudo, são arredondados e menos desenvolvidos que em *Hypoclinemus mentalis* (Figura 44). As espécies *Achirus mazatlanus*, *Catathyridium garmani* e *Apionichthys finis*, por outro lado, apresentam os olhos ligeiramente mais desenvolvidos que *Hypoclinemus mentalis* (Figura 44).

Figura 44 – Variações encontradas em relação ao desenvolvimento dos olhos na família Achiridae



Legenda: (A) – Olhos arredondados e pontuais em *Apionichthys dumerili* (MPEG 3475); (B) – olhos arredondado e desenvolvido em *Trinectes paulistanus* (PNT.UERJ.370); (C) – olhos ovais e muito desenvolvidos em *Apionichthys finis* (MPEG 23849). As escalas indicam 2mm.

Fonte: O autor, 2015.

Nas espécies *Apionichthys asphyxiatus*, *A.dumerili*, *A.rosai*, *A.nattereri*, *Achirus achirus*, *A.declivis*, *A.lineatus* e *Trinectes paulistanus*, o espaço interorbital é maior que o diâmetro orbital, enquanto que em *Trinectes maculatus*, e em representantes do gênero *Gymnachirus*, os olhos estão muito próximos (Figura 45). Neste último gênero, os olhos são recobertos por um tecido dérmico de coloração distinta. Nas espécies dos gêneros *Achirus*, *Catathyridium* e algumas espécies de *Trinectes* o espaço interorbital é coberto por apenas um ou duas séries de escamas. *Trinectes maculatus*, contudo, não apresenta escamas no espaço interorbital devido à proximidade dos olhos (Figura 45).

Figura 45 – Variações relacionadas à distancia entre as órbitas encontradas em diferentes espécies da família Achiridae



Legenda: (A): Espaço interorbital maior que o diâmetro orbital em *Trinectes paulistanus* (MPEG 13059), (B) – órbitas muito próximas em *Trinectes maculatus* (IBUANM.CNPE.585); (C) – órbitas recobertas por tecido dérmico distinto em *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.479). As escalas indicam 2mm.

Fonte: O autor, 2015.

Em relação à posição dos olhos, foram observados casos em que as órbitas estavam dispostas paralelamente, como em espécies do gênero *Gymnachirus*, alguns exemplares de *Achirus achirus* e *A. lineatus* (Figura 50). Também foi observada a disposição inversa do que diagnosticado em *Hypoclinemus mentalis*, onde a órbita inferior se encontra em posição anterior da superior. Casos como estes foram registrados para as espécies *Achirus lineatus* e *A. mazatlanus* e *Catathyridium garmani* (Figura 46).

Figura 46 – Variações encontradas em relação à posição das órbitas na família Achiridae



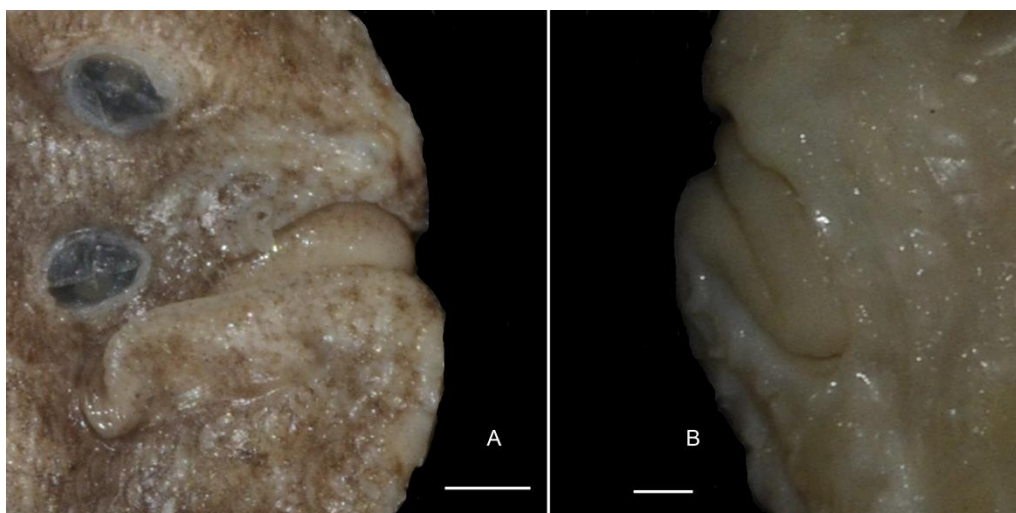
Legenda: (A) – órbitas paralelas em *Achirus lineatus* (PNT.UERJ.357); (B) – órbita inferior posicionada anterior à superior em *Catathyridium garmani* (DBAV.UERJ.531). As escalas indicam 2mm.

Fonte: O autor, 2015.

Boca

A boca é subterminal e assimétrica (Figura 47). Os lábios são recobertos por cartilagem e ligeiramente mais inclinados no lado cego. O lábio superior é descoberto até a abertura nasal posterior do lado ocular. A região do lábio superior correspondente ao osso maxilar é recoberta por pele e está dorso-posteriormente em contato com a borda antero-ventral da órbita inferior. O lábio inferior está ligeiramente projetado à frente do focinho e é retilíneo até o extremo anterior do olho inferior, onde se curva abruptamente e se articula com o lábio superior na linha que marca a metade do comprimento da órbita inferior. As fimbrias labiais são vestigiais.

Figura 47 – Fotografia evidenciando a região labial da espécie *Hypoclinemus mentalis* (INPA 21273)



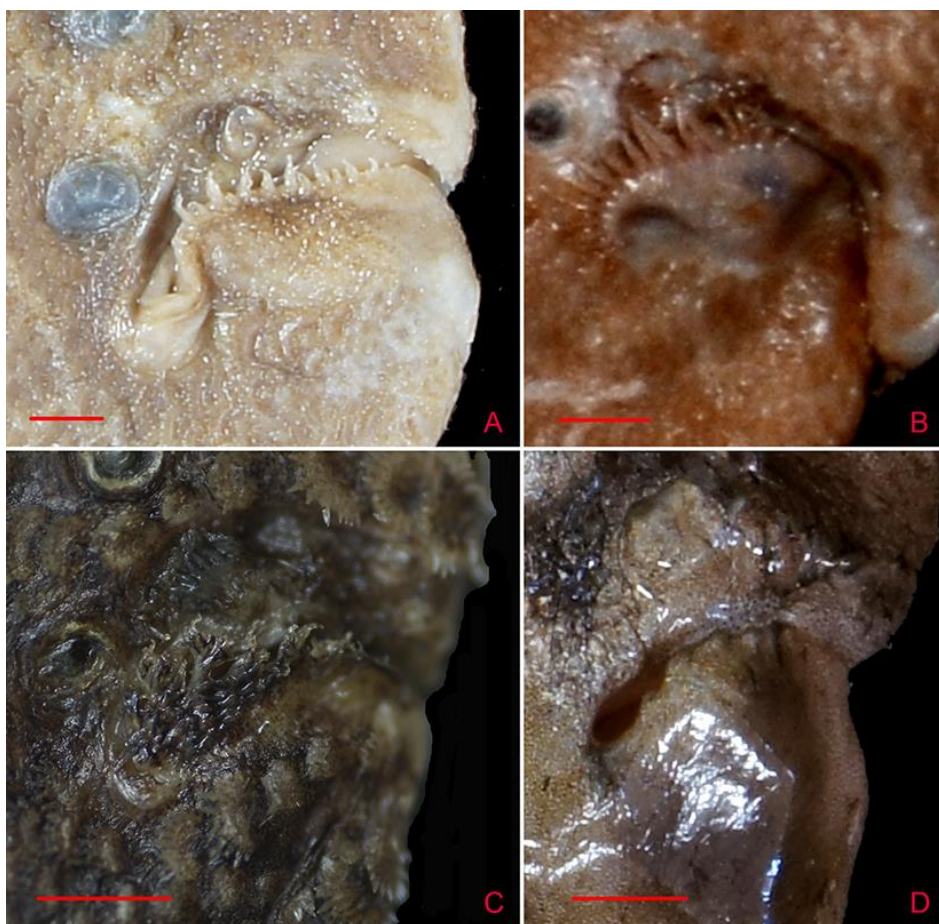
Legenda: (A) – lado ocular; (B) – lado cego. As escalas indicam 2mm.
Fonte: O autor, 2015.

Variações

Nos demais Achiridae avaliados o lábio inferior não se encontra projetado para frente. Nas espécies do gênero *Apionichthys*, inclusive, os lábios superiores recobrem a região anterior do lábio inferior. Posteriormente, é o lábio inferior que recobre o superior neste gênero. Acima do lábio superior nas espécies dos gêneros *Achirus* e *Trinectes* existem uma série de escamas modificadas, semelhantes às encontradas na região anterior da cabeça.

No lábio inferior, as fímbrias labiais nas demais espécies observadas, com exceção dos representantes do gênero *Gymnachirus*, são consideravelmente mais desenvolvidas que em *Hypoclinemus mentalis* (Figura 48). Na espécie *Trinectes microphthalmus*, inclusive, estas fímbrias são ramificadas (Figura 48). As espécies do gênero *Gymnachirus*, além de possuir fímbrias labiais pouco desenvolvidas, não apresentam o tecido cartilaginoso recobrindo os lábios, encontrado nas demais espécies da família Achiridae estudadas (Figura 52).

Figura 48 – Fotografia evidenciando variações encontradas em relação ao desenvolvimento das fímbrias no lábio inferior em Achiridae



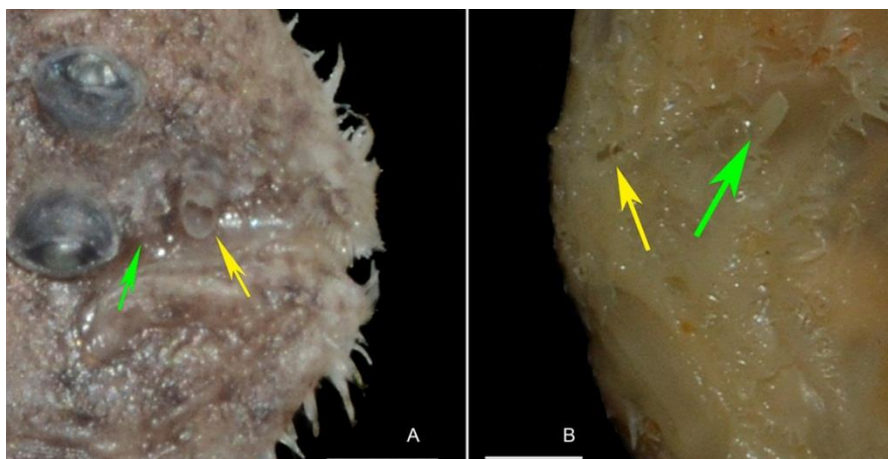
Legenda: (A) – fímbrias desenvolvidas em *Achirus declivis* (DBAV.UERJ.227); (B) – fímbrias muito desenvolvidas em *Apionichthys nattereri* (MPEG 1814); (C) – fímbrias ramificadas em *Trinectes microphthalmus* (PNT.UERJ.362); (D) – fímbrias vestigiais em *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.478). As escalas indicam 2mm.

Fonte: O autor, 2015.

Narinas

As narinas são mais desenvolvidas no lado ocular, as quais estão situadas acima do lábio superior e à frente da órbita ventral. No lado ocular, a narina anterior está lateralmente direcionada terminando em um tubo, pouco desenvolvido, com franjas vestigiais em sua borda. A narina posterior no lado ocular está ventralmente direcionada e recoberta por pele, possuindo alguns cílios curtos na fissura nasal (Figura 49). A região nasal no lado cego é amplamente recoberta por cirros. A narina anterior é uma pequena perfuração coberta por cílios, enquanto a narina posterior apresenta formato tubular (Figura 49).

Figura 49 – Fotografia da região anterior da cabeça de *Hypoclinemus mentalis* (INPA 39675)



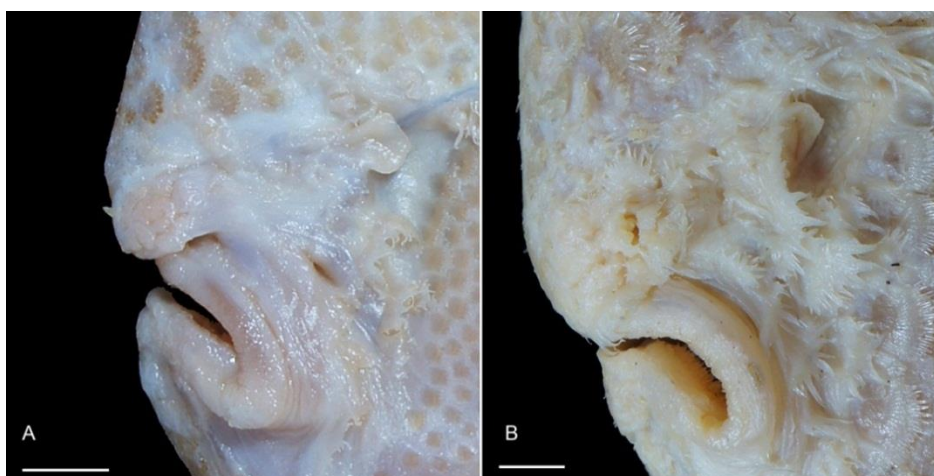
Legenda: (A) – lado ocular; (B) – lado cego. A seta verde indica a narina posterior e a amarela anterior. As escalas indicam 2mm.

Fonte: O autor, 2015.

Variações

Nas espécies do gênero *Achirus* a narina do lado cego não é recoberta por cirros e é mais desenvolvida que em *Hypoclinemus mentalis* (Figura 50). Nas espécies *Trinectes paulistanus* e *T.maculatus* as narinas anteriores apresentaram maior grau de desenvolvimento (Figura 50). Em alguns exemplares de *Achirus lineatus*, *A.mazatlanus*, *Apionichthys finis* e *Hypoclinemus mentalis* as narinas do lado cego não foram visualizadas.

Figura 50 – Variações das narinas no lado cego em diferente espécies pertencentes à família Achiridae



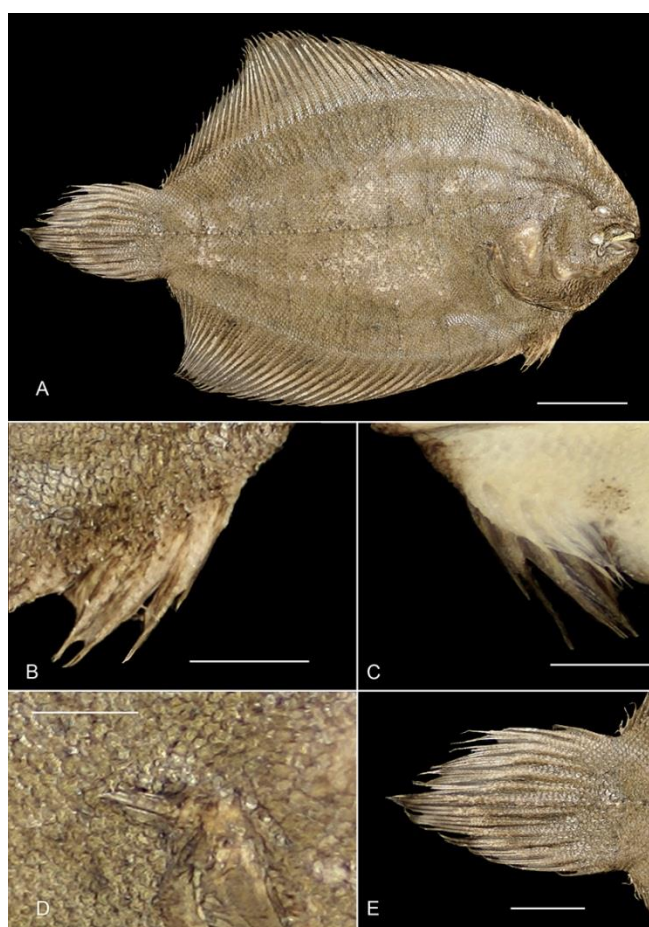
Legenda: (A) – narina recoberta por uma quantidade reduzida de cirros em *Achirus declivis* (DBAV 561); e (B) narina anterior muito desenvolvida em *Trinectes paulistanus* (PNT.UERJ.360). As escalas indicam 2mm.

Fonte: O autor, 2015.

Nadadeiras – aspectos externos

A nadadeira dorsal de *Hypoclinemus mentalis* inicia no extremo anterior do focinho, alcançando o lábio inferior quando a boca está fechada (Figura 51). As nadadeiras pélvicas se iniciam após a abertura da câmara branquial e são separadas uma das outras (Figura 51). No lado ocular, a nadadeira pélvica está conectada com a nadadeira anal por membrana. A nadadeira anal, apesar de apresentar menor número de raios, é paralela a nadadeira dorsal e ambas possuem raios mais desenvolvidos após a metade do comprimento do corpo. A nadadeira peitoral apresenta de três à seis raios e está presente somente no lado ocular (Figura 51). A nadadeira caudal possui de 16 à 17 raios. Seu formato é arredondado e seu comprimento ultrapassa a altura do pedúnculo caudal. Anteriormente a nadadeira caudal não está conectada à dorsal e anal por membrana (Figura 51).

Figura 51 – Nadadeiras encontradas na espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.373)



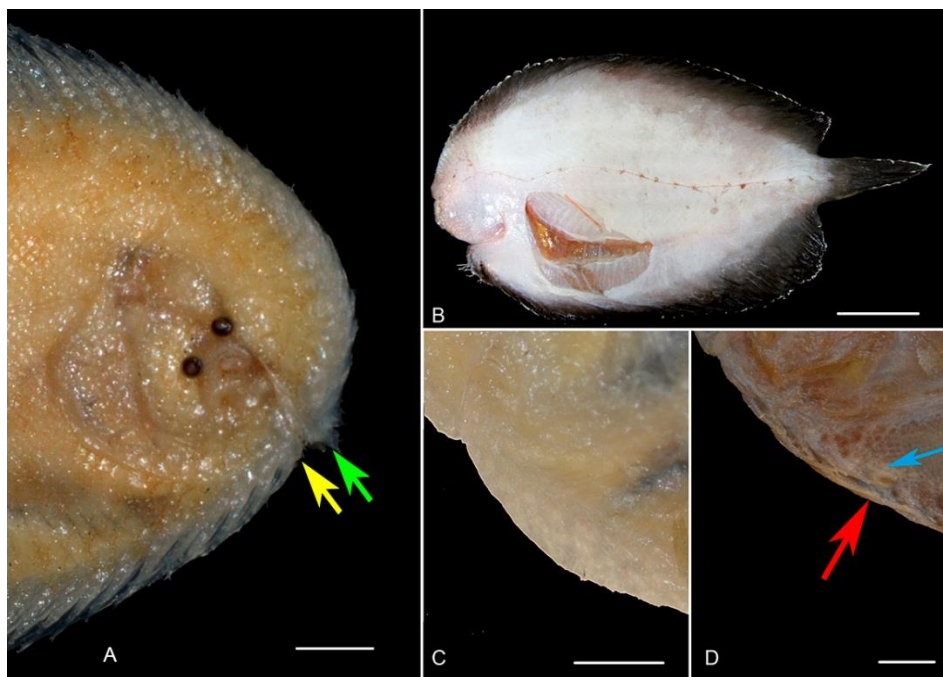
Legenda: (A) – vista lateral do lado ocular; (B e C) – nadadeira pélvica; (D) – nadadeira peitoral; (E) – nadadeira caudal. As escalas indicam 10mm (A) e 5mm (demais).

Fonte: O autor, 2015.

Variações

Nas espécies do gênero *Apionichthys* a nadadeira dorsal inicia abaixo do lábio inferior e as nadadeiras pélvicas, na região ventral do lábio inferior, anterior à sínfise mandibular (Figura 52). Na espécie *Apionichthys finis* e em *Gymnachirus* as nadadeiras pélvicas são recobertas por um único envelope dérmico (Figura 52). No gênero *Gymnachirus*, além das nadadeiras pélvicas, as nadadeiras dorsal e anal também estão recobertas por apenas um envelope dérmico. Nas espécies *Apionichthys asphyxiatus* e *A.dumerili* a nadadeira pélvica do lado cego é reduzida (Figura 52).

Figura 52 – Variações observadas em relação às nadadeiras em espécies pertencentes à família Achiridae

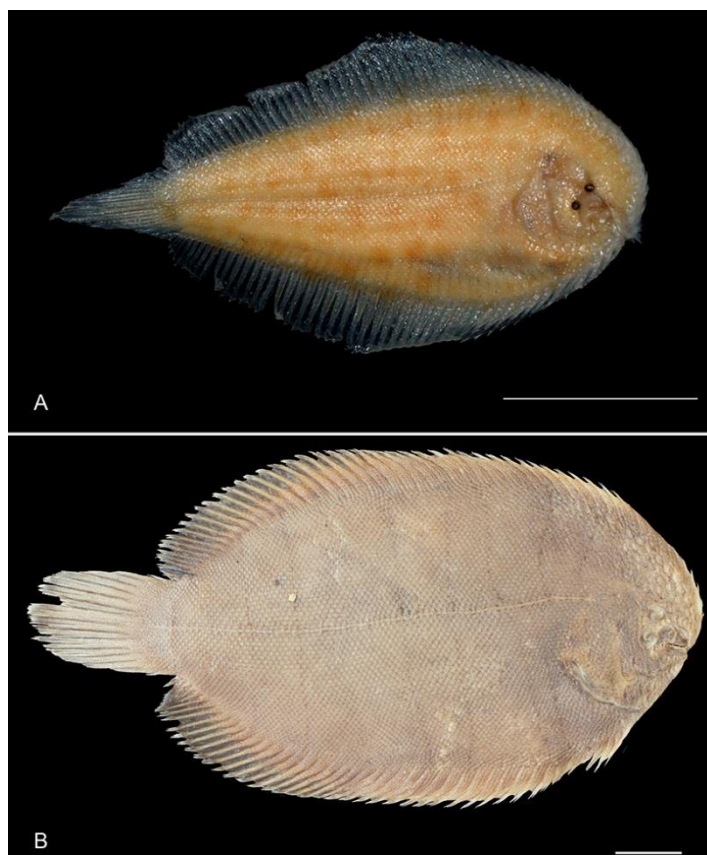


Legenda: (A) – Inserção dos primeiros raios da nadadeira dorsal (seta verde) e pélvica (seta amarela) em *Apionichthys asphyxiatus* (INPA 24591); (B) – nadadeiras envolvidas por apenas um envelope dérmico em *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.478); (C) – nadadeira pélvicas unidas em *Apionichthys finis* (MPEG 23849); (D) – nadadeira pélvica do lado cego (seta azul) menos desenvolvida que no lado ocular (seta vermelha) em *Apionichthys dumerili* (MPEG 3475). As escalas indicam 2mm (A), 10mm (B) e 5mm (C e D).

Fonte: O autor, 2015.

As espécies *Apionichthys asphyxiatus* e *A.finis* apresentam os raios das nadadeiras dorsal e anal na região central do corpo (Figura 53). *Trinectes maculatus*, *T.fonsecaensis*, *T.paulistanus*, por outro lado, não possuem alargamento das nadadeiras dorsal e anal. Nestas espécies, os raios seguem o contorno do corpo (Figura 53).

Figura 53 – Variações relacionadas à conformação das nadadeiras dorsal e anal em diferente espécies pertencentes à família Achiridae

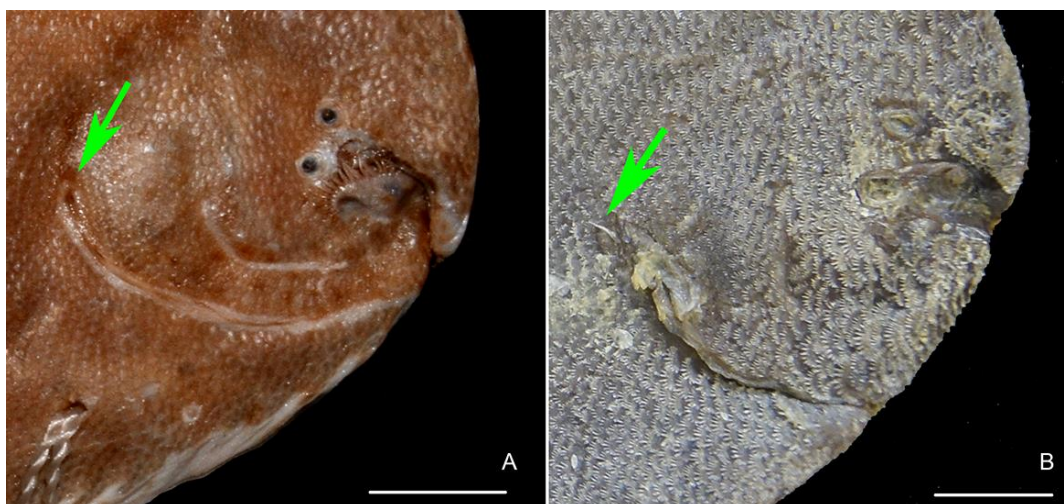


Legenda: (A) – nadadeiras dorsal e anal com extensão na região mediana do corpo em *Apionichthys asphyxiatus* (INPA 24591); (B) – nadadeira dorsal e anal sem extensão em seu comprimento em *Trinectes paulistanus* (PNT.UERJ.370). As escalas indicam 10mm.

Fonte: O autor, 2015.

A nadadeira peitoral não está presente em *Apionichthys asphyxiatus*, *A.dumerili*, *A.finis*, *A.nattereri* (Figura 54), e na maior parte das espécies do gênero *Trinectes*, exceto *T.fimbriatus* e *T.inscriptus*, que apresentam nadadeira peitoral do lado ocular, e alguns exemplares de *T.maculatus* e *T.paulistanus*, onde o raio da nadadeira peitoral está representado apenas por um pequeno raio (Figura 54).

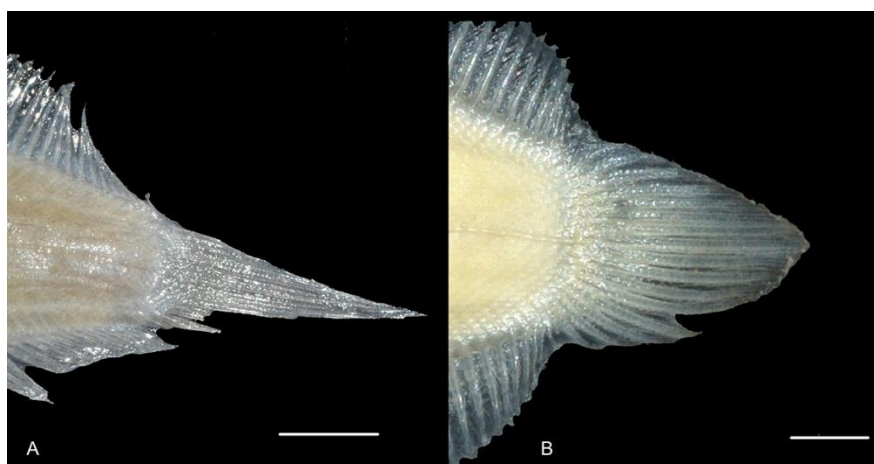
Figura 54 – Variações encontradas em relação à nadadeira peitoral do lado ocular em espécies pertencente à família Achiridae



Legenda: (A) – nadadeira peitoral ausente em *Apionichthys nattereri* (MPEG 1814); (B) – nadadeira peitoral reduzida a apenas um raio em *Trinectes paulistanus* (PNT.UERJ.360). As escalas indicam 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

Em *Apionichthys*, a nadadeira caudal é afinada (exceto *A. finis*) e esta conectada às nadadeiras dorsal e anal por membrana. *Apionichthys finis* apresenta nadadeira caudal arredondada, semelhante aos demais representantes da família Achiridae, contudo, da mesma maneira que os demais exemplares do gênero, esta nadadeira está conectada às nadadeiras dorsal e anal (Figura 55).

Figura 55 – Variações encontradas em relação à disposição da nadadeira caudal em espécies pertencentes à família Achiridae



Legenda: (A) – nadadeira caudal afinada em *Apionichthys dumerili* (GEA.ICT.1705); (B) – conexão das nadadeiras dorsal e anal à nadadeira caudal em *Apionichthys finis* (INPA 24591). As escalas indicam 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

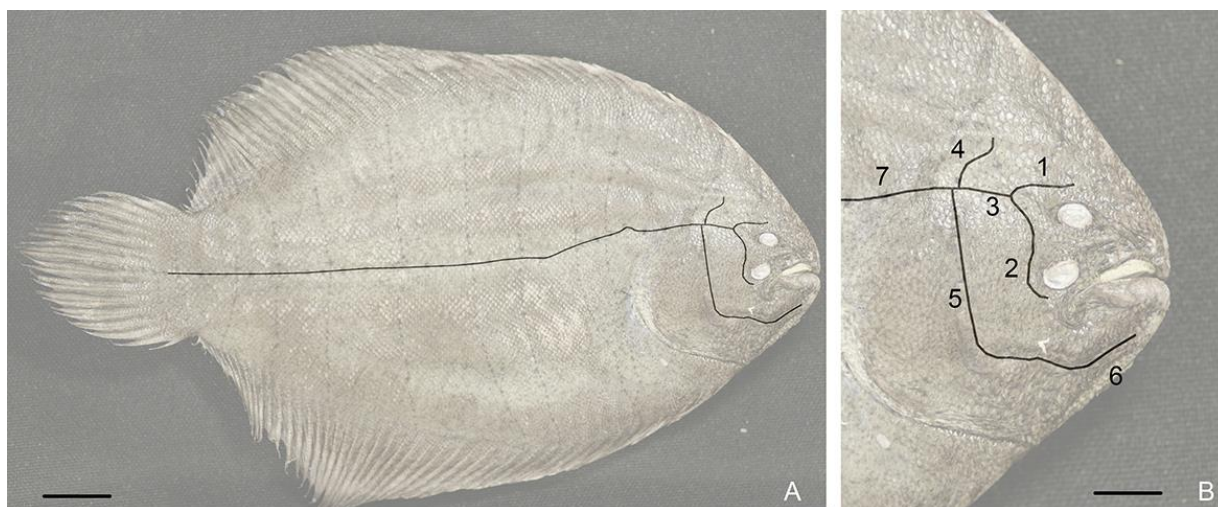
Ânus e orifício urinário

A posição e forma verificada destas estruturas foram semelhantes. O orifício urinário é um pequeno tubo dérmico, localizado no lado ocular, acima do primeiro raio da nadadeira anal. O ânus é uma abertura localizada entre os raios da nadadeira pélvica, direcionado para o lado cego.

Canais sensoriais cefálicos e linha lateral

Os canais sensoriais cefálicos e a linha lateral são representados por estreitos tubos, em formato cilíndrico, não recoberto por escamas, que são externamente visíveis na maioria dos espécimes estudados (Figura 56).

Figura 56 – Esquema demonstrando a conformação da linha lateral e canais sensoriais cefálicos na espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.377)



Legenda: (A) – lado ocular; (B) – região anterior da cabeça no lado ocular; (1) – canal supra-orbital (ramo epifiseano); (2) – canal infra-orbital; (3) – canal supra-orbital (ramo posterior); (4) – canal supra-temporal; (5) – canal pré-opercular; (6) – canal mandibular; e (7) – linha lateral. As escalas indicam 10mm (A) e 5mm (B).

As ramificações mais anteriores, os canais sensoriais cefálicos, supraorbital e infra-orbital, contornam as regiões lateral e posterior das órbitas. Na altura da órbita superior, esses canais se conectam formando o canal supraorbital, o qual está presente acima do frontal e se estende até aproximadamente ao pterótico.

Posteriormente existem ainda duas ramificações. O canal supratemporal, de formato variado e diagonalmente direcionado para a região dorsal da cabeça, além do canal sensorial

pré-opercular, o qual percorre quase todo comprimento do pré-operculo e se conecta anteriormente com o canal mandibular, situado na região ventral do dentário. A linha lateral é retilínea em quase todo seu comprimento, apresentado apenas uma ligeira curvatura próxima ao seu extremo anterior, onde a linha lateral se ramifica.

Variações

Foram verificadas ausência de canais em alguns exemplares e, em outros, conformações diferentes, contudo não foi encontrado nenhum padrão entre as espécies, exceto por *Gymnachirus nudus*, onde os canais são substituídos por perfurações sobre a superfície corporal do lado ocular. A linha lateral, em alguns exemplares dos gêneros *Achirus* e *Trinectes*, não apresentou curvatura em toda sua extensão.

3.2.2 Osteologia

Neurocrânio

O neurocrânio é caracterizado redução do número de ossos (e.g. ossos infra-orbitais, basisfenóide) e pelo grau de assimetria dos ossos pares, principalmente na porção anterior da cabeça. Esta região é formada pelo etmoide mediano e os assimétricos etmoides laterais. Os ossos que compõem o teto craniano são os pareados frontais, parietais, epioccipitais e o impar supraoccipital. Visando seguir uma ordem unidirecional da descrição osteológica de *Hypoclinemus mentalis*, o osso dérmico nasal está incluído na descrição da região etmoideana.

Nos teleósteos em geral, o nasal (**Na**) é um osso par, os quais são separados um do outro pelo etmoide mediano (DAGET, 1964), contudo, em *Hypoclinemus mentalis*, o osso nasal está presente somente no lado ocular. Nesta espécie, este osso é autógeno e de formato cilíndrico, conectado à borda ventral do etmoide mediano.

Apresentando formato triangular, arredondado anteriormente e posteriormente expandido, o etmoide mediano (ou mesoetmoide; **Etm**) é o maior osso da região etmoideana, sendo este responsável pela formação da borda anterior e antero-ventral da órbita superior (Figura 57).

Ventralmente, próximo ao centro do etmoide mediano, existe uma projeção, a qual se articula lateralmente com os etmoides laterais e, ventralmente, com o paraesfenóide.

Posteriormente, o etmoide mediano se articula com o etmoide lateral do lado cego e, postero-ventralmente, se articula com o frontal do lado ocular, formando a margem ântero-ventral da órbita superior (Figura 57).

Daget (1964) afirmou que, dentre os Pleuronectiformes, é admitido a existência dos componentes pré-frontais e paretmóides, contudo, na espécie *Hypoclinemus mentalis*, e nas demais espécies avaliadas, estes ossos são fusionados, formando os etmóides laterais (Figura 62). O etmoide lateral do lado ocular (**Etml l.o.**) apresenta formato cilíndrico e afinado, com suas bases expandidas se articulando dorsalmente com o frontal do lado ocular e ventralmente com o etmoide mediano e o paresfenóide.

O etmoide lateral do lado cego (**Etml l.c.**) é mais espesso e achatado do que seu semelhante do lado ocular (Figura 57). Em vista lateral do lado cego, este osso é anteriormente afinado e se articula com o etmoide mediano. Sua região ventral recobre o paresfenóide e se articula com o palatino do lado cego. Em vista dorsal, o etmoide lateral do lado cego apresenta sua região anterior arredondada, articulada com o etmoide mediano e sua região posterior se articulando com o frontal do lado cego (Figura 57).

O osso frontal (**Fr**) é par e forma grande parte da margem da órbita superior. Em vista lateral, ambos os frontais são afinados anteriormente, contudo, no lado ocular, o frontal é mais estreito e forma a borda ventral da órbita superior, se articulando anteriormente com o etmoide mediano (Figura 58). Diferente do seu semelhante do lado oposto, o qual se articula anteriormente com etmoide lateral do lado cego. A região posterior de ambos os frontais é expandida e se articula ventralmente com o pterofenóide, posteriormente com os ossos esfenótico, pterótico e parietal.

Os frontais estão articulados um ao outro somente na região mediana do neurocrânio, formando a borda posterior da órbita superior. Dorsalmente, estes ossos estão separados pelo supraoccipital até a borda posterior, a qual é limitada pelo parietal (Figura 57).

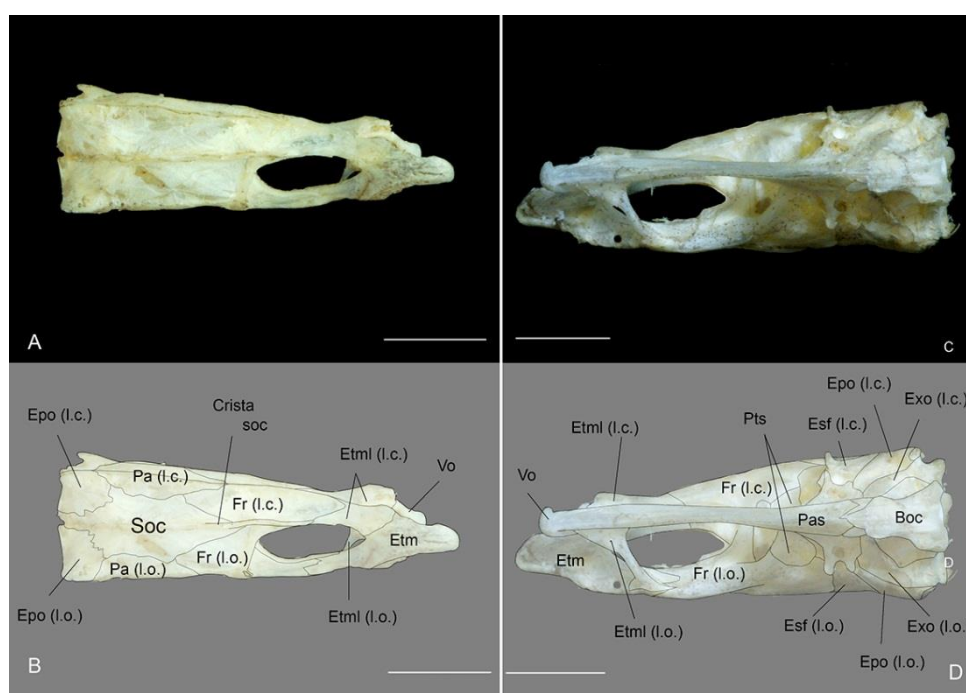
O parietal (**Pa**) é pareado, de formato aproximadamente trapezoidal e está situado na região dorso-medial do neurocrânio (Figura 58). Anteriormente, o parietal se articula com o frontal e, em vista lateral do neurocrânio, este se articula ventralmente com o pterótico e com o esfenótico. Em vista dorsal do neurocrânio, cada parietal está separado um do outro pelo supraoccipital. Posteriormente, os parietais se articulam com os respectivos epioccipitais.

O epioccipital (**Epo**) ocupa a região postero-dorsal da capsula ótica. Anteriormente, este osso se articula com o pterótico e o parietal. Em vista dorsal (Figura 57), os epioccipitais de cada lado do corpo estão separados pelo supraoccipital. Cada epioccipital apresenta uma crista acima do neurocrânio, a qual percorre todo o comprimento do parietal e termina

aproximadamente na metade do comprimento do frontal (Figura 58). Em vista posterior do neurocrânio (figura 60), se observa que os epioccipitais formam a borda superior do forame magno e se articulam ventralmente com os exoccipitais. Posteriormente, o epioccipital se articula com o pós-temporal, articulando o neurocrânio à cintura peitoral.

O supraoccipital (**Soc**) é mediano e ocupa maior parte do teto craniano (Figura 57). Sua região anterior é afinada e separa posteriormente os frontais. Medialmente, o supraoccipital se expande e separa os parietais de cada lado do corpo. Posteriormente, o supraoccipital reduz abruptamente de tamanho e divide somente a porção anterior dos epioccipitais (Figura 59). A crista supraoccipital está presente na região mediana e apresenta formato serrado, onde se articulam os primeiros raios da nadadeira dorsal.

Figura 57 – Fotografia e desenho esquemático das regiões dorsal e ventral do neurocrânio de *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.289)



Legenda: (A e B) – vista dorsal; (C e D) – vista ventral. As escalas indicam 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

As regiões posterior, lateral e ventral da caixa craniana são compostas pelos ossos pares pterosfenóide, esfenótico, proótico, pterótico, intercalar, exoccipital, além dos ossos ímpares basioccipital, vômer e paraesfenóide.

O osso pterosfenóide (**Pts**) é par, articulado ventralmente um ao outro (Figura 57). Dorsalmente estes ossos se direcionam para lados opostos e se articulam com o frontal de cada lado do corpo, formando um amplo forame medial. O pterosfenóide limita a região

posterior da fenestra ótica, se articulando ventralmente com o paraesfenoide (Figura 58).

O esfenótico (**Esf**) apresenta formato irregular e se articula anteriormente com o frontal e o pteroesfenoide correspondentes de cada lado do neurocrânio (Figura 58). Medialmente, está localizada a apófise pós-orbital, a qual é saliente, servindo de ponto de inserção para o músculo constritor central (DAGET, 1964). Posteriormente, o esfenótico se articula com o pterótico e, postero-ventralmente, com o proótico, onde está presente a fossa hiomandibular anterior, que vai servir de encaixe para o ramo ântero-dorsal do hiomandibular (figura 58).

O proótico (**Pro**) apresenta formato irregular e é recoberto lateralmente pelo hiomandibular. Anteriormente, o proótico se articula com o paraesfenoide e com o pteroesfenoide, formando um forame por onde passam os nervos oculomotores (III), trocleares (IV), trigêmeos (V), abducentes (VI) e faciais que saem do crânio (DAGET, 1964), além da artéria carótida interna (DAGET, 1964), identificada também na espécie *Achirus lineatus* por FUTCH *et al.* (1972), e uma veia cefálica que drenam o mesencéfalo (DAGET, 1964). Posteriormente, o proótico se limita com o basioccipital e, postero-dorsalmente com o pterótico (Figura 58).

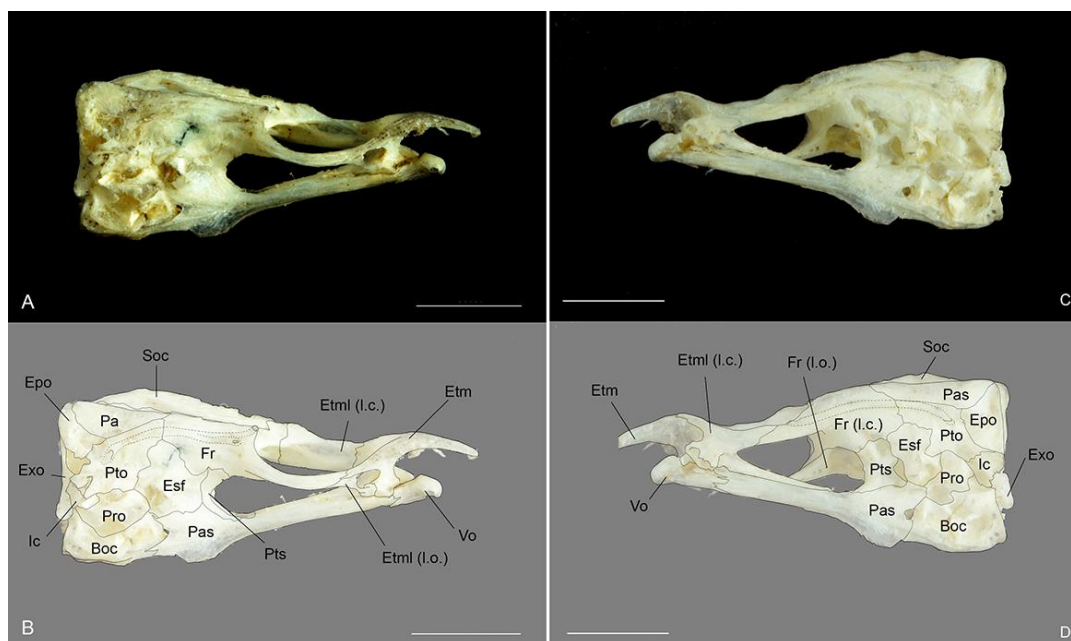
O pterótico (**Pto**), junto com o proótico e o esfenótico, vai recobrir o labirinto membranoso (DAGET, 1964). Sua região anterior é mais estreita e se articula com a região posterior do frontal e com o esfenótico. Medialmente, o pterótico é expandido, se articulando dorsalmente com o parietal e, ventralmente, com o proótico e o pterótico. Neste ultimo ponto de articulação está presente a fossa hiomandibular posterior, aonde vai se encaixar o ramo póstero-dorsal do hiomandibular. A face lateral do pterótico possui um canal, que segue diagonalmente em direção ao frontal. A região posterior do pterótico é ligeiramente mais estreita que a medial e apresenta uma protuberância lateral, onde o pterótico se articula com intercalar (Figura 58).

O intercalar (**Ic**) é um pequeno osso situado posteriormente à protuberância lateral do pterótico (Figura 63). FUTCH *et al.* (1972) nomearam este osso como opistótico, contudo, segundo DAGET (1964) um opistótico verdadeiro é um osso cartilaginoso situado atrás do proótico e acima do extremo anterior do basioccipital presente em certas linhagens de Holósteos.

O exoccipital (**Exo**) forma a parede médio posterior do neurocrânio. Este osso par está limitado lateralmente pelo pterótico e, ventralmente, pelo basioccipital. Na superfície ventral de cada exoccipital existe um forame para a passagem do nervo vago. Em vista posterior do neurocrânio, os exoccipitais de cada lado do corpo se articulam ventralmente, formando a

borda ventral do forame magno (Figura 59). Logo abaixo desta borda, cada exoccipital apresenta uma apófise articular, a qual vai repousar a pré-zigapófise da primeira vértebra.

Figura 58 – Fotografia e desenho esquemático das regiões laterais do neurocrânio da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.289)



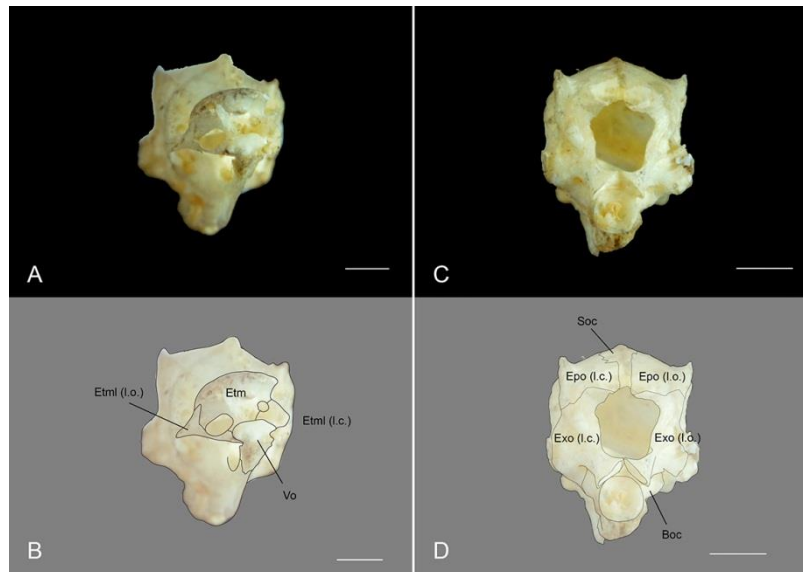
Legenda: (A e B) – vista lateral do lado ocular; (C e D) – vista lateral do lado cego As escalas indicam 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

O basioccipital (**Boc**) está presente na região postero-ventral do neurocrânio. Em vista lateral, o basioccipital forma a região postero-ventral da capsula ótica, se articulando anteriormente com paresfenóide, dorsalmente com o proótico e dorso-posteriormente com o com o epioccipital (Figura 58). Em vista posterior, o basioccipital ocupa a região ventral do neurocrânio. Neste ponto, este osso apresenta formato circular e uma concavidade, aonde vai se articular com a primeira ossificação da coluna vertebral (Figura 59).

O vômer (**Vo**) está situado na região anterior do neurocrânio, abaixo do etmoide mediano. Este osso apresenta formato arredondado anteriormente e, em sua região posterior, se articula dorsalmente com o etmoide mediano, lateralmente com os etmoides laterais de cada lado corpo e, posteriormente, com o paresfenoide (Figura 59).

O paresfenóide (**Pas**) é mediano, impar e afinado lateralmente. Sua região anterior é estreita e se articula anteriormente com o vômer e com os etmoides laterais (Figura 58). Sua região posterior é expandida e se articular dorsalmente com o pterofenóide e posteriormente com o basioccipital. Neste ponto existe uma pequena perfuração em ambos os lados do corpo.

Figura 59 – Fotografia e desenho esquemático do neurocrânio em vista anterior e posterior na espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.289)

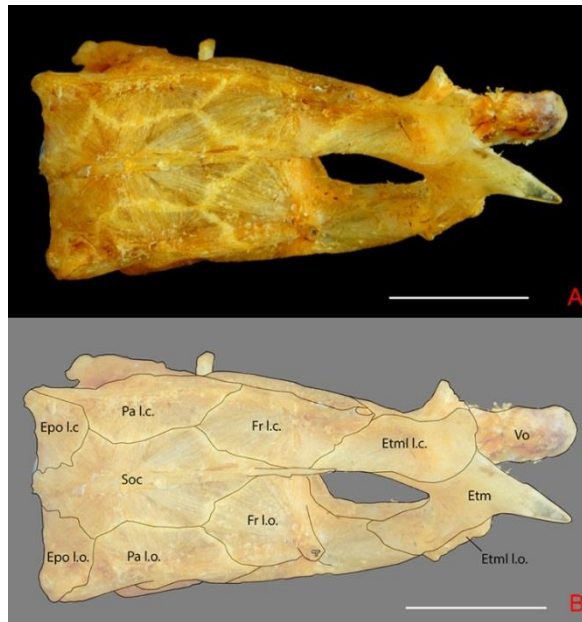


Legenda: (A e B) –vista anterior; (C e D) – vista posterior. As escalas indicam 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

Variações

Em *Achirus*, *Trinectes* e *Gymnachirus nudus* o neurocrânio é ligeiramente mais largo e a margem ventral da órbita superior é mais robusta (Figura 64). Em *Achirus* e *Trinectes*, o extremo anterior do etmoide é afinado e menor em relação à *Hypoclinemus mentalis* (Figura 60).

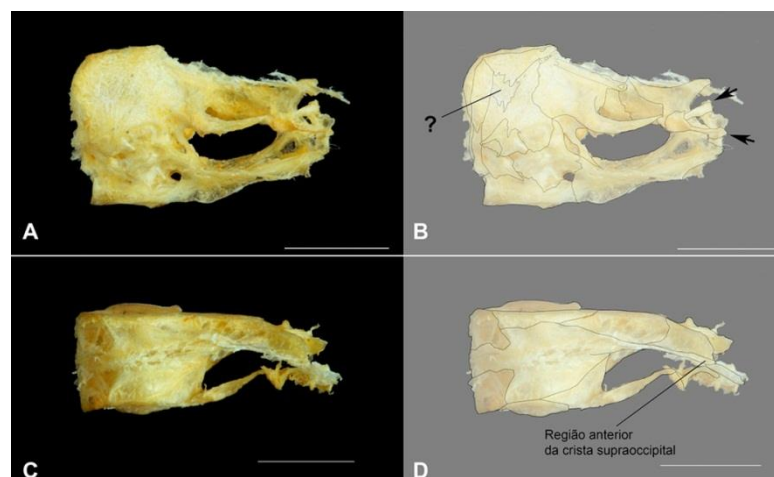
Figura 60 – Fotografia e desenho esquemático da espécie *Achirus declivis* (PNT.UERJ.295)



Legenda: (A) – fotografia; (B) – desenho esquemático. As escalas indicam 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

A espécie *Gymnachirus nudus* apresenta o etmoide e etmoide lateral do lado ocular reduzidos a um formato de barra óssea (Figura 61). Além disso, a crista supraoccipital nesta espécie ultrapassa os frontais, alcançando os etmoides laterais (Figura 61). Por fim, *G.nudus* apresenta um ossificação distinta entre os ossos da região lateral do neurocrânio, cercado pelos ossos pteróico, parietal e epioccipital.

Figura 61 – Fotografia e desenho esquemático evidenciando apresentando variações morfológicas no neurocrânio da espécie *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.479).

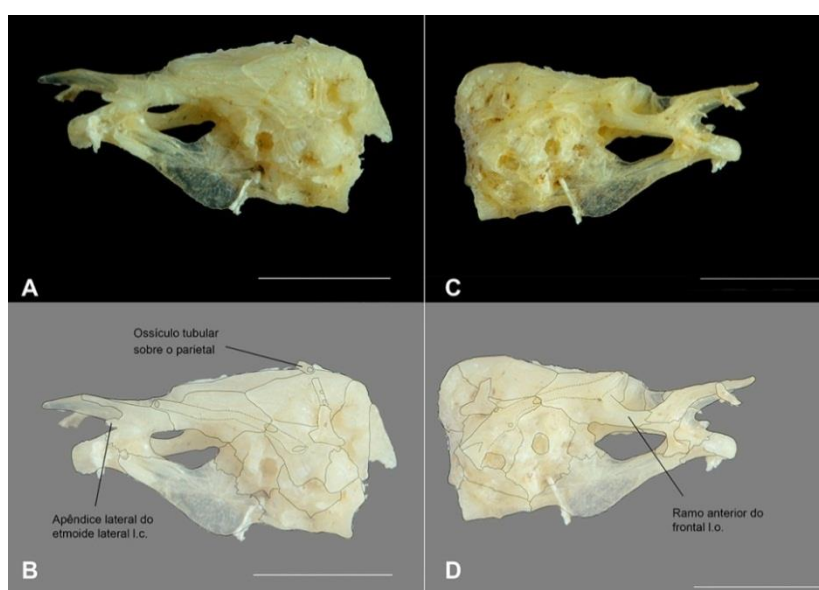


Legenda: (A e B) – vista lateral do lado ocular; (C e D) – Vista superior. As setas indicam o etmoide e etmoide lateral do lado ocular reduzidos à uma barra óssea. O ponto de interrogação indica um osso extra, encontrado nesta espécie. As escalas indicam 5mm.

Fonte: O autor, 2015.

A espécie *Trinectes microphthalmus* possui um apêndice na superfície lateral da região anterior do etmoide lateral do lado cego (Figura 62). Nesta espécie, ainda foi registrado a redução do ramo anterior do frontal e a presença de um ossículo tubular presente próximo à margem dorsal do parietal do lado cego (Figura 62).

Figura 62 – Fotografia e desenho esquemático exibindo as variações morfológicas encontradas no neurocrânio da espécie *Trinectes microphthalmus* (PNT.UERJ.362)



Legenda: A escala indica 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

Arco mandibular

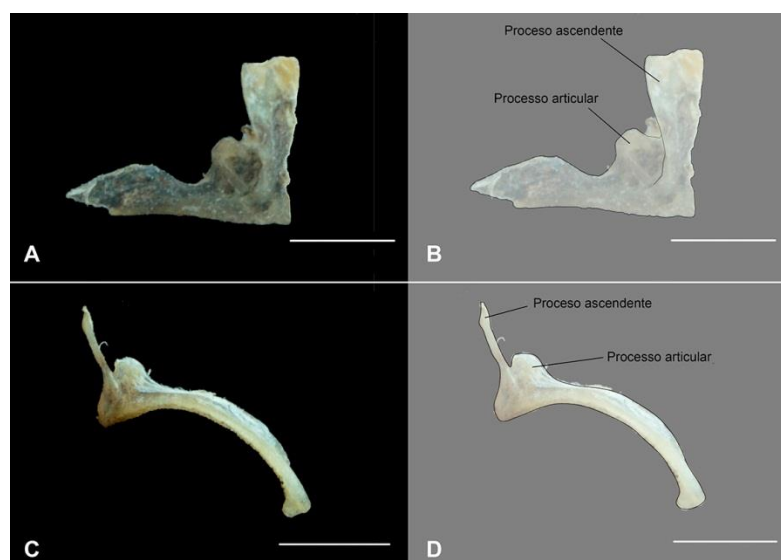
Os ossos do arco mandibular, da mesma forma que os presentes na porção anterior do neurocrânio, são bastante assimétricos em indivíduos adultos. A porção superior é formada pelos ossos pré-maxilares e maxilares, que são completamente distintos em cada lado do corpo, enquanto a região inferior é composta pelos ossos dentário, angular e retro-articular, que se encontram mais inclinados no lado cego em relação aos semelhantes do lado ocular.

O osso pré-maxilar (**Pmx**) é par e possui alto grau de assimetria (Figura 63). Seu extremo anterior é arredondado e, em sua região antero-dorsal, está presente o processo ascendente, mais afinado no lado cego. Próximo a este, está presente o processo articular, articulando o pré-maxilar na faceta do maxilar, entre o espinho e o processo articular do maxilar.

No lado ocular, o pré-maxilar é relativamente menor e posteriormente mais afinado do que seu semelhante do lado oposto (Figura 63). Além disso, no lado ocular, existe uma cartilagem conectando o pré-maxilar à região ventral do maxilar e à região posterior do dentário.

Diferentemente, o pré-maxilar do lado cego apresenta o processo ascendente articulado diretamente com o maxilar e a região posterior com largura aproximadamente igual em todo seu comprimento (exceto por um pequeno alargamento próximo a região distal; Figura 67). O pré-maxilar do lado cego é parcialmente recoberta pelo maxilar. Seu extremo posterior é arredondado, se articulando lateralmente na região dorsal dos ossos dentário e angular.

Figura 63 – Fotografia e desenho esquemático do pré-maxilar em ambos os lados da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.289)



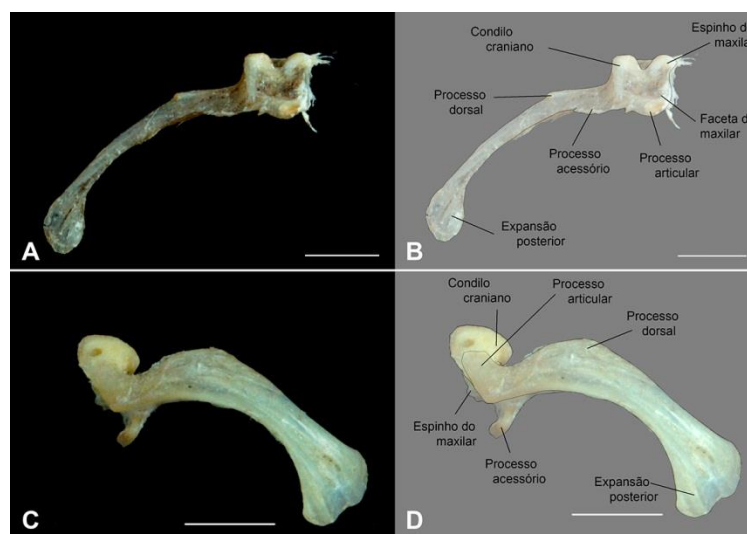
Legenda: (A e B) – pré-maxilar no lado ocular; (C e D) – pré-maxilar no lado cego. As escalas indicam 2mm.
Fonte: O autor, 2015.

O osso maxilar (**Mx**) é par, assimétrico e não possui dentes sobre a superfície ventral. No lado ocular (Figura 64), o maxilar é afinado e possui o espinho do maxilar, este que, junto com o processo articular e a faceta do maxilar, envolvem a cartilagem rostral e o processo articular do pré-maxilar. O côndilo craniano está situado na região antero-dorsal e se articula lateralmente com a cartilagem rostral. O processo articular está localizado na região antero-ventral do osso e possui formato retangular. Posterior ao processo articular está presente o processo acessório que, em *Hypoclinemus mentalis* tem um formato achatado. O processo dorsal se encontra na região medial do maxilar do lado ocular, onde este osso é estreito e

curvado (Figura 64). Posteriormente, o maxilar do lado ocular termina em uma pequena expansão que sobrepõe o ectopterigoide do lado ocular e se articula com os ossos dentário e angular.

No lado cego, o maxilar é mais largo e robusto em comparação com seu semelhante do lado ocular. O espinho do maxilar é reduzido, contudo, o côndilo craniano é consideravelmente mais desenvolvido do que no lado oposto (Figura 64). O processo articular do maxilar do lado cego está presente na região antero-ventral do osso e é voltado para a porção anterior do exemplar. O processo acessório no lado cego é uma projeção lateral de formato arredondado, localizada entre côndilo craniano e processo articular. Medialmente, o maxilar do lado cego é largo e recobre quase completamente a superfície dorsal do pré-maxilar do lado cego. A expansão posterior do maxilar do lado cego é ampla e apresenta formato aproximadamente arredondado (Figura 64).

Figura 64 – Fotografia e desenho esquemático do maxilar no lado ocular e lado cego da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.289)



Legenda: (A e B) – maxilar do lado ocular; (C e D) – maxilar do lado cego. As escalas indicam 2mm.
Fonte: O autor, 2015.

O osso dentário (**Den**) é par, de formato aproximadamente triangular, o qual forma o lábio inferior. Anteriormente, existe uma concavidade em ambos os dentários, onde reside um tecido cartilaginoso, o qual serve de ponto de articulação entre eles. O gênero *Hypoclinemus* é o único entre os Achiridae que apresenta placas de dentes viliformes na superfície interna de ambos dentários e pré-maxilares. Os demais gêneros apresentam dentes somente na face cega.

No lado ocular, o dentário possui a superfície lateral mais arredondada e protuberante em relação ao lado cego. Próximo ao extremo posterior do dentário se encontra a abertura do

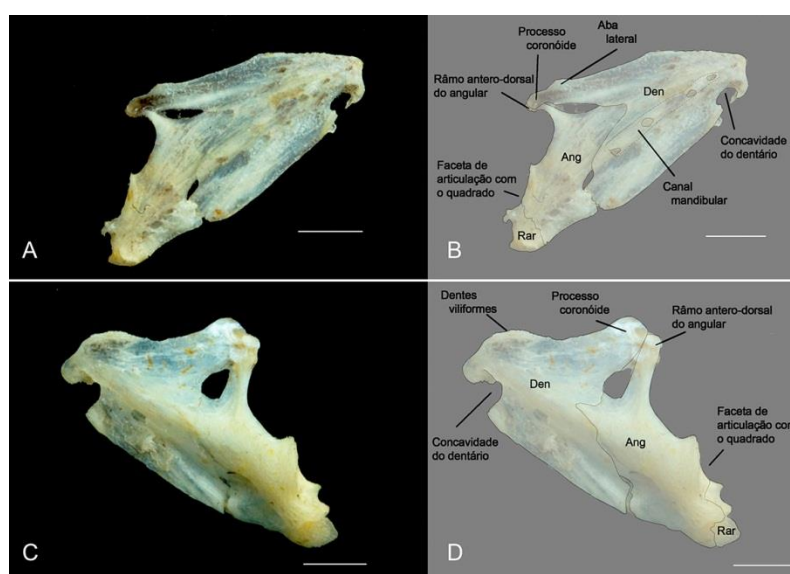
canal mandibular, este que percorre diagonalmente o comprimento do dentário (Figura 65). Posteriormente o dentário é côncavo e se articula com angular. Existe uma pequena aba lateral na região postero-dorsal do dentário. Nesta região se encontra o processo coronóide, este que, juntamente com o ramo ântero-dorsal do angular, vai servir de ponto de articulação entre o lábio superior e inferior de cada lado do corpo (Figura 65).

Na face desprovida de olhos, o dentário é ligeiramente maior e mais achatado em comparação ao lado ocular (Figura 65). Nesta região não está presente a aba lateral, tampouco o canal mandibular. Posteriormente, a conformação e as articulações do dentário são semelhantes às encontradas na face portadora de olhos.

O osso angular (**Ang**) apresenta formato semelhante em ambos os lados do corpo (Figura 65). Seu extremo anterior se encontra inserido na região posterior do dentário e, dorsalmente, está presente um tecido cartilaginoso, servindo de ponto de articulação para os ossos angular, maxilar, ectopterigoide e quadrado. Postero-dorsalmente, o ramo ântero-dorsal do angular se articula com o processo coronóide do dentário e, postero-ventralmente, se articula com o retro-articular.

O retro-articular (**Rar**) é um pequeno osso articulado anteriormente com o angular que, da mesma forma que o osso precedente, é bastante semelhante em forma e tamanho em ambos os lados do corpo (Figura 65).

Figura 65 – Fotografia e desenho esquemático dos ossos da região inferior do aparato bucal da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.289)

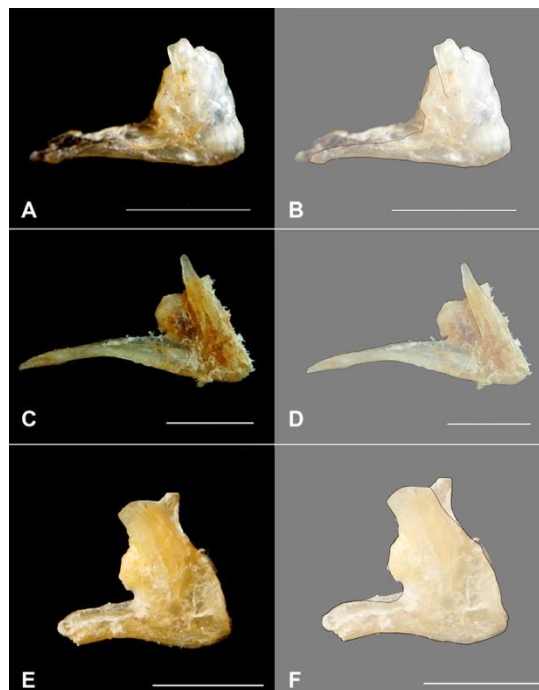


Legenda: (A e B) – lado ocular; (C e D) – lado cego A escalas indicam 2mm.
Fonte: O autor, 2015.

Variações

Esta região foi a que apresentou mais variações dentre as espécies representantes da família Achiridae. O processo ascendente do pré-maxilar do lado ocular nos gênero *Achirus*, *Trinectes*, *Gymnachirus* e *Apionichthys* é medialmente achatado, formando dois pequenos processos. Em *Achirus* estes processos são de formato aproximadamente retangular e o processo externo se encontra ligeiramente mais desenvolvido que o interno. Nas espécies do gênero *Trinectes*, os processos formados pelo achatamento são pontiagudos, com aproximadamente o mesmo tamanho. Em *Gymnachirus nudus* os processos são semelhantes em desenvolvimento, contudo suas extremidades são achatadas (Figura 66).

Figura 66 – Fotografia e desenho evidenciando variações morfológicas encontradas no pré-maxilar do lado ocular em diferentes espécies pertencentes à família Achiridae



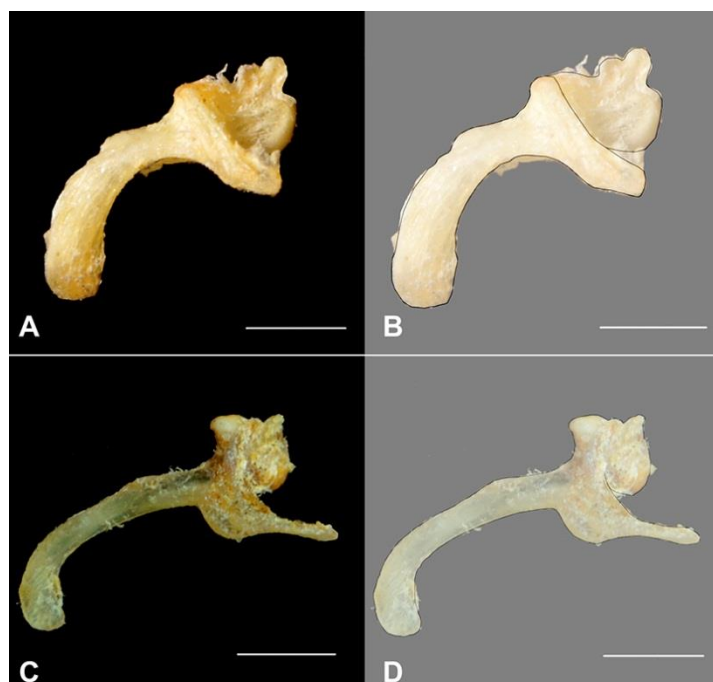
Legenda: (A e B) – *Achirus lineatus* (PNT.UERJ. 210); (C e D) – *Trinectes paulistanus* (PNT.UERJ. 301); (E e F) – *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ. 479). As escalas indicam 2mm.

Fonte: O autor, 2015.

Em todas as demais espécies estudadas o corpo do maxilar do lado ocular se apresentou mais robusto (Figura 67). Nas espécies do gênero *Achirus* foi registrado maior desenvolvimento no espinho do maxilar (Figura 67). Nas espécies *Gymnachirus nudus*, *Trinectes microphthalmus* e *T.paulistanus* o espinho do maxilar se encontra reduzido a uma pequena projeção óssea de formato aproximadamente triangular (Figura 67). Com exceção de

Achirus lineatus, todas as demais espécies observadas apresentavam o processo articular com maior grau de desenvolvimento do que encontrado em *Hypoclinemus mentalis*, contudo, foram observados formatos diferentes.

Figura 67 – Fotografia e desenho evidenciando variações morfológicas encontradas no maxilar do lado ocular em diferentes espécies pertencentes à família Achiridae



Legenda: (A e B) – *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.479) e *Trinectes paulistanus* (PNT.UERJ.301). As escalas indicam 2mm.

Fonte: O autor, 2015.

A espécie *Achirus declivis* apresenta o processo articular com formato triangular, afinado anteriormente. A espécie *Gymnachirus nudus*, por outro lado, possui esta estrutura em forma cilíndrica com a região anterior arredondada. Nas espécies pertencentes ao gênero *Trinectes* o processo articular é afinado e se estende, a partir do processo acessório, para além dos limites do maxilar. Em *Achirus lineatus* o côndilo pré-maxilar se restringe a uma pequena expansão afinada muito próxima ao processo acessório.

O processo acessório também apresentou diversos formatos. Em *Achirus declivis* esta região está direcionada para parte posterior do exemplar e apresenta formato arredondado (Figura 72). Em *Achirus lineatus*, por sua vez, o processo acessório possui formato retangular e está direcionada para região ventral (Figura 68). Nas espécies do gênero *Trinectes*, o processo acessório é uma projeção lateral curvada, semelhante a um cotovelo, como mencionado em trabalhos anteriores (RAMOS, 1998). Por fim, em *Gymnachirus nudus* o processo acessório está restrito a um pequena protuberância na região antero-ventral do

maxilar do lado ocular.

O processo dorsal está presente em todas as espécies observadas, contudo, em *Achirus declivis* e *A. lineatus* esta estrutura era mais desenvolvida que nas demais espécies (Figura 68). Os exemplares pertencentes ao gênero *Trinectes* apresentavam o processo dorsal muito reduzido (Figura 68). O côndilo pré-maxilar se apresentou mais amplo nas demais espécies observadas.

Figura 68 – Fotografia e desenho das variações morfológicas encontradas no maxilar do lado ocular de espécies pertencentes ao gênero *Achirus*

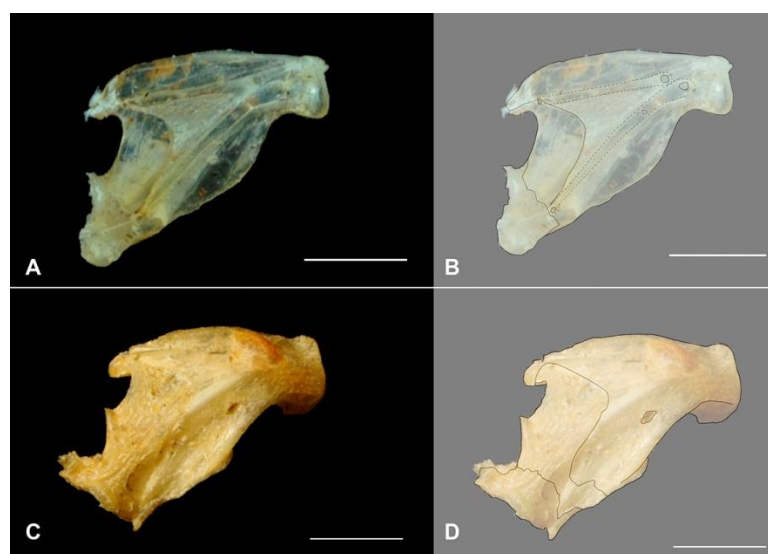


Legenda: (A e B) *Achirus declivis* (PNT.UERJ.295); (C e D) – *Achirus lineatus* (PNT.UERJ.365). As escalas indicam 2mm.

Fonte: O autor, 2015.

Nas espécies do gênero *Trinectes* e *Gymnachirus* observadas, o retro-articular é mais desenvolvido do que nas demais espécies. Em *Trinectes* este osso se articula anteriormente como o dentário e, posteriormente, somente o retro-articular que vai se articular com quadrado, unindo o arco mandibular ao suspensório (Figura 69). Em *Gymnachirus nudus* o retro-articular também apresenta influencia considerável para a articulação com o suspensório, contudo, a maneira que este osso está articulado é a mesma que observada para as demais espécies da família Achiridae (Figura 69), exceto o gênero *Trinectes*.

Figura 69 – Fotografia e desenho ilustrando as variações morfológicas na porção inferior do aparato bucal de espécies pertencentes à família Achiridae



Legenda: (A e B) – *Trinectes microphthalmus* (PNT.UERJ.362); (C e D) – *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.479; C e D). As escalas indicam 5mm.

Fonte: O autor, 2015.

Ossos palatais e suspensório

Esta região é composta pelos ossos pares palatino, ectopterigóide, endopterigóide, metapterigóide, hiomandibular, quadrado e simplético, e é caracterizada por apresentar ossos do lado cego mais desenvolvidos que no lado ocular.

O palatino (**Pal**) apresenta formato semelhante em ambos os lados, contudo, o palatino do lado ocular é recoberto pelos ossos pré-maxilar e maxilar, enquanto o palatino do lado cego é externo, projetando-se acima do maxilar. Anteriormente ambos palatinos são afinados, curvando-se posteriormente, onde sofrem um ligeiro alargamento e se articulam com o endopterigóide e o ectopterigóide (Figura 70).

O ectopterigoide (**Ecpt**) é curvado medialmente. Seu ramo dorsal se articula anteriormente com o palatino e, dorsalmente, com o endopterigóide. O ramo ventral é afinado e se articula dorsalmente com o quadrado (Figura 70).

O endopterigóide (**Enpt**) é anteriormente afinado e se articula, neste mesma região, com o palatino (Figura 70). Em seguida este osso bifurca-se, apresentando a face externa afinada e a interna aprofundada, as quais atingem o mesmo nível na região medial do endopterigóide. Esta última região possui formato semicircular que se articula ventralmente com o quadrado e, posteriormente, com metaptrigóide.

O metapterigóide (**Mpt**) é o osso mais amplo da série pterigóide. Seu formato é

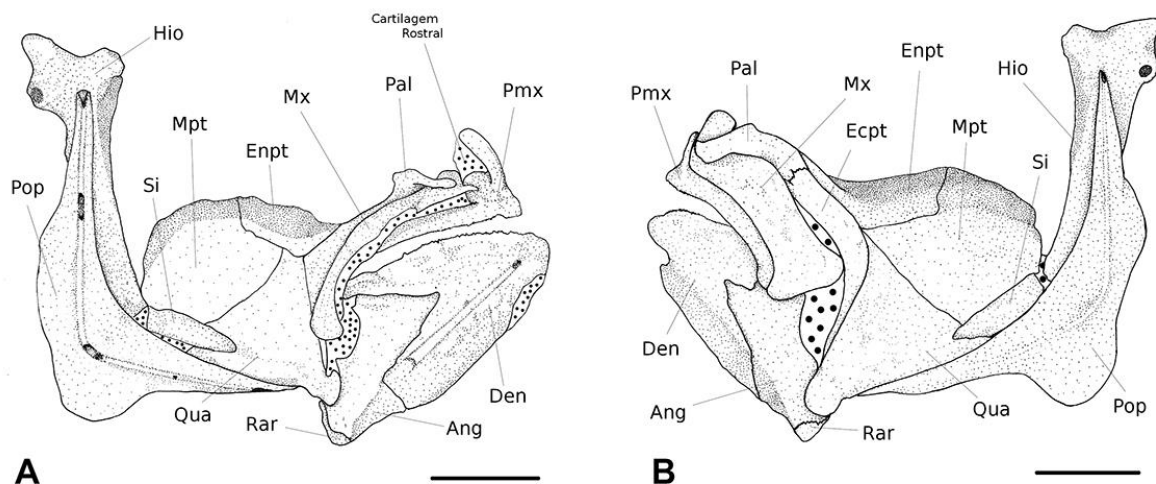
aproximadamente circular e sua região dorsal é aprofundada (Figura 70). Anteriormente, o metapterigóide se articula com o endopterigóide e o ectopterigóide, ventralmente com o quadrado e, postero-ventralmente, com o simplético. Em alguns exemplares, metapterigóide pode estar posteriormente em contato com o hiomandibular.

O hiomandibular (**Hio**) é alongado verticalmente e parcialmente recoberto pelo pré-opérculo. Sua região dorsal é expandida (cabeça do hiomandibular) e possui três ramos direcionados em direções distintas (Figura 70). Os ramos antero-dorsal e postero-dorsal conectam o suspensório ao neurocrânio e o ramo postero-ventral se articula com o opérculo. Ventralmente o hiomandibular é reto e alcança até a metade do comprimento do pré-opérculo. Em alguns exemplares, a região ventral do hiomandibular alcança o simplético.

O quadrado (**Qua**) apresenta formato aproximadamente triangular, afinado anteriormente, se articulando com o quadrado e com o retro-articular. Sua região mediana é expandida, onde o quadrado se articula antero-dorsalmente com ectopterigóide e, postero-dorsalmente com o metapterigóide. Existe uma concavidade posterior, onde está inserido o a região anterior do simplético. O espinho postero-ventral do quadrado está situado entre o simplético e o ramo anterior do pré-opérculo (Figura 70).

O simplético (**Si**) é pontiagudo, com sua região anterior recoberta pelo quadrado (Figura 70). Este osso está situado posteriormente entre o metapterigóide e o pré-opérculo, podendo alcançar o hiomandibular em alguns exemplares.

Figura 70 – Desenho esquemático evidenciando o suspensório e o aparato bucal da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.373) em ambos os lados

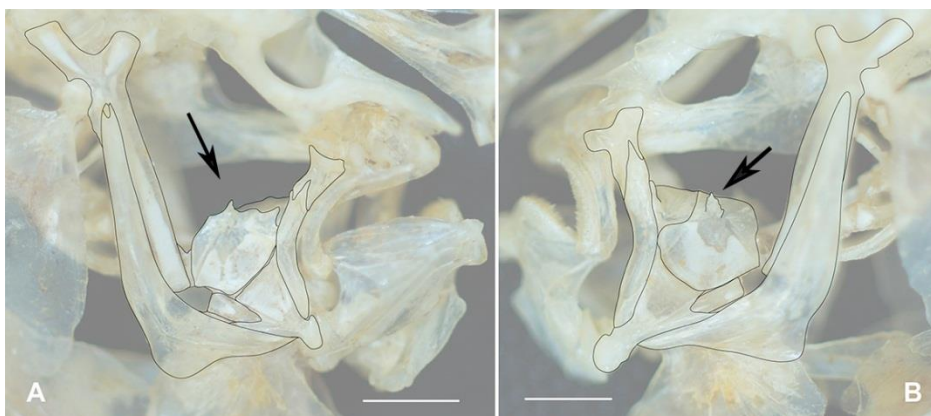


Legenda: (A) – lado ocular; (B) – lado cego. As escalas indicam 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

Variações

Nesta região, com exceção de tamanho, a única variação encontrada foi a presença de uma protuberância na região dorsal do metapterigóide da espécie *Trinectes microphthalmus* (Figura 71).

Figura 71 – Desenho evidenciando a série pterigoide e o suspensório em ambos os lados da espécie *Trinectes microphthalmus* (PNT.UERJ.362)



Legenda: (A) – lado ocular; (B) – lado cego. As setas indicam a protuberância do metapterigóide característica da espécie. A escala indica 3mm.

Fonte: O autor, 2015.

Série opercular

A série opercular é formada pelos ossos pares pré-opérculo, opérculo, sub-opérculo e inter-opérculo. No lado cego, os ossos que compõem a série opercular são ligeiramente maiores do que no lado ocular.

O pré-opérculo (**Pop**) é côncavo, afinado nas pontas e expandido medialmente. Anteriormente, este osso percorre parte da região ventral do quadrado e do simplético, além de se articular ventralmente com o inter-opérculo. Medialmente, o pré-opérculo se curva e apresenta expansões laterais, as quais recobrem parte da região branquial. Posteriormente, o preopérculo recobre a borda posterior do hiomandibular. O canal pré-opercular se abre no extremo posterior do pré-opérculo, percorrendo o comprimento deste, se abrindo novamente na região antero-ventral, próximo ao seu extremo anterior.

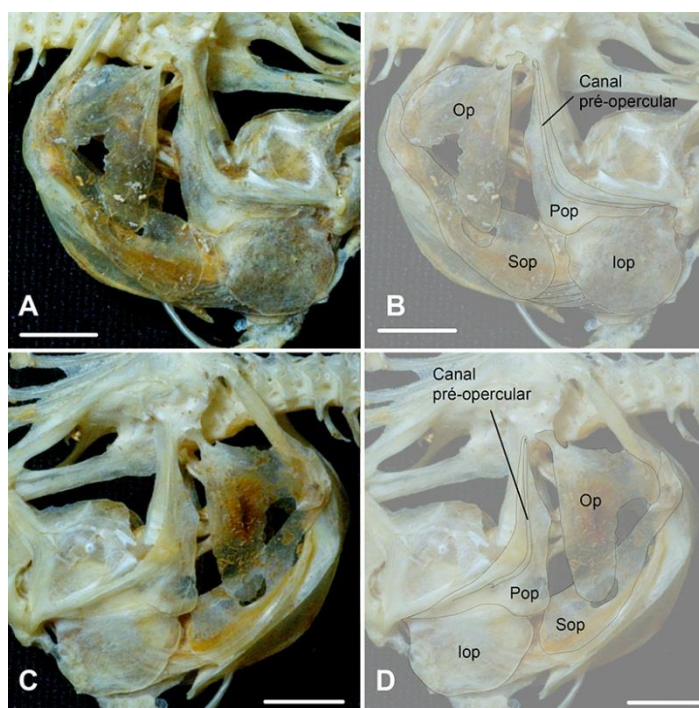
O opérculo (**Op**) é fino, de formato aproximadamente triangular e recobre a porção posterior da região branquial (Figura 72). Anteriormente, este osso é afinado e se articula com o ramo postero-ventral do hiomandibular. Em todos os exemplares examinados verificou-se a

presença de uma concavidade próximo ao extremo anterior, terminando em um espinho na região antero-dorsal do opérculo. Posteriormente, este osso é expandindo, apresentando uma pequena concavidade posterior. Postero-dorsalmente, o opérculo recobre a região de articulação entre o cleitro e o supra-cleitro, além do extremo posterior do sub-operculo. Postero-ventralmente o opérculo recobre parcialmente a perfuração do sub-operculo (figura 72).

O sub-operculo (**Sop**) é arredondado anteriormente, contudo, se afina abruptamente na região medial e se alarga ligeiramente em sua região posterior (Figura 72). Anteriormente, o sub-operculo possui uma perfuração arredondada. Medialmente o sub-operculo, recobre as brânquias e, posteriormente, este osso recobre a região posterior do cleitro, terminando em formato afinado.

O inter-operculo (**Iop**) apresenta formato semicircular e está situado na região ventral da cabeça. Sua região anterior é convexa e, antero-ventralmente, o inter-operculo está em contato com o seu semelhante do lado oposto. A superfície dorsal do inter-operculo é aproximadamente retilínea e se encontra recoberta pelo pré-opérculo (Figura 72). Médio-posteriormente, o inter-operculo recobre a região anterior dos raios branquiostegais.

Figura 72 – Fotografia e desenho esquemático da série opercular em ambos os lados na espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.373)

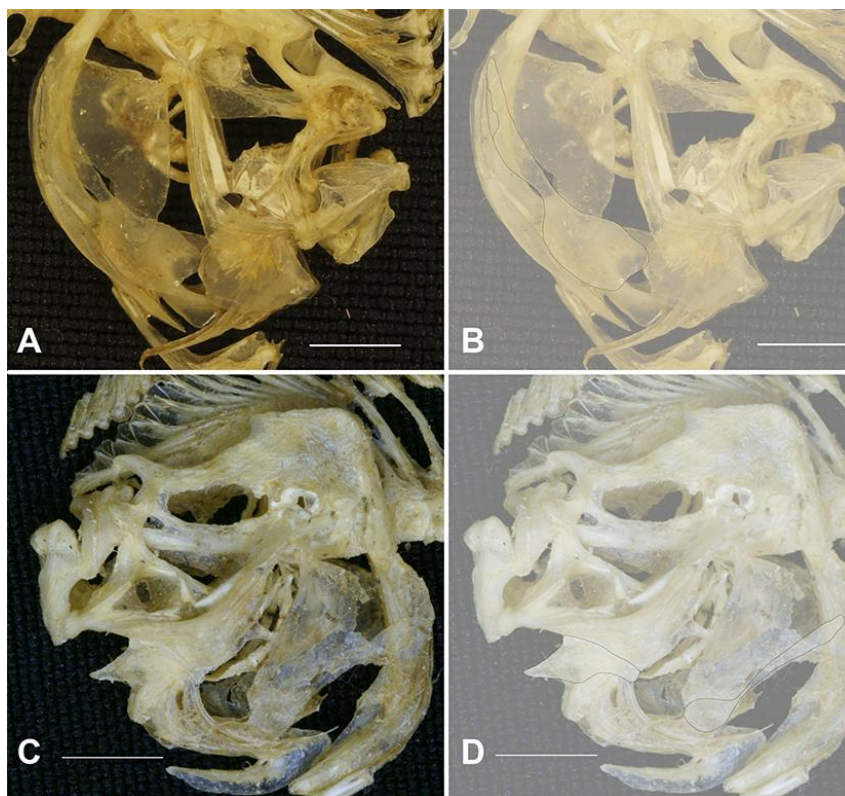


Legenda: (A e B) – lado ocular; (C e D) – lado cego. A escala indica 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

Variações

As espécies do gênero *Trinectes* e *Gymnachirus* avaliadas não apresentavam perfuração na região anterior do sub-opérculo (Figura 73). Em *Gymnachirus nudus* esta região é reduzida e, posteriormente o sub-opérculo é mais longo e afinado. Outra variação encontrada na espécie *Gymnachirus nudus* é a presença de um afinamento na região anterior do inter-opérculo (Figura 73).

Figura 73 – Figura e desenho das variações morfológicas verificadas na região opercular de diferentes espécies pertencentes à família Achiridae



Legenda: (A e B) sub-opérculo não perfurado em *Trinectes microphthalmus* (PNT.UERJ.362); (C e D) sub-opérculo anteriormente afinado em *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.479). As escalas indicam 5mm. Fonte: O autor, 2015.

Região braquial e arco hioide

A região branquial é composta por uma série de ossos responsáveis pela formação da parede da faringe. A primeira série de ossos, conhecida como arco hioide, é composta pelos ossos pares hipohiais (superiores e inferiores), ceratobranquiais (anteriores e posteriores) e os inter-hiais, além dos ímpares basiial e urohial e sete raios branquiostegais. Os demais ossos

que formam a região braquial são quatro ossos basebranquiais, três pares de hipobranquiais, cinco pares de ceratobranquiais e quatro pares de faringobranquiais.

Os hipohiais (**Hh**) são pequenas ossificações anteriores que se articulam lateralmente ao primeiro basebranquial e, posteriormente, com o ceratoial anterior.

O ceratoial (**Ch**) anterior é maior osso do arco hioide. Sua região ventral sustenta os seis raios branquiostegais e, postero-ventralmente, existe um tecido cartilaginoso ligando o ceratoial ao epial. O ceratoial posterior apresenta sua região anterior afinada e fortemente articulada com o ceratoial anterior. Posteriormente, este osso se expande, assumindo formato circular.

O osso inter-hial (**Ih**) é pequeno e autógeno. Seu formato é cilíndrico e está localizado na região postero-dorsal do arco hioide, recoberto pelo pré-opérculo e conectado ao ceratoial posterior por tecido cartilaginoso.

O basiial (**Bh**) é pequeno e de formato cilíndrico. Posteriormente o basiial se articula com o primeiro basebranquial.

O urohial (**Uh**) é mediano, articulado anteriormente à face interna da região anterior do arco hioide por cartilagem. Existe uma concavidade anterior que separa este osso em dois ramos, cardíaco e ciático. O ramo cardíaco é afinado e está situado na região dorsal do urohial, enquanto o ramo ciático é expandido, com sua região ventral convexa, se conectando posteriormente com o basipterígio por tecido cartilaginoso.

Os basebranquiais (**Bb**) são ímpares e medianos. O primeiro é achatado lateralmente e possui uma perfuração lateral. Anteriormente, o primeiro basebranquial se articula com o basiial, lateralmente, com o hipohial superior e, posteriormente, com o segundo basebranquial.

O segundo basebranquial é relativamente maior que o primeiro. Sua região anterior se articula lateralmente com o primeiro hipobranquial. Posteriormente, este osso se expande e se articula com o hipobranquial 2 e o basebranquial 3.

O basebranquial 3 é o maior osso da série. Este se articula posteriormente como hipobranquial 3 e com o basebranquial 4, o que é representado por uma pequena peça cartilaginosa, de formato aproximadamente triangular.

Os hipobranquiais (**Hb**) são ossificações menores e mais largas em comparação aos basebranquiais. A série hipobranquial diminui progressivamente de tamanho, assumindo uma posição mais posterior aos ceratobranquiais, os quais estão posteriormente articulados. O primeiro hipobranquial é mais alongado e estreito que os demais. O segundo é afinado posteriormente e o último possui formato quadrangular e são separados um do outro pelo

basebranquial 4.

Os ceratobranquiais (**Cb**) estão situados entre os hipobranquiais e os epibranquiais. Com exceção do último osso da série, os ceratobranquiais apresentam a região anterior ligeiramente expandida. Os dois primeiros ossos da série possuem formato aproximadamente cilíndrico, enquanto o terceiro e o quarto são achatados. O quinto ceratobranquial é anteriormente recoberto por seu antecessor e sua região dorsal é recoberta por dentes viliformes.

Os epibranquiais (**Eb**) são os ossos que formam a parede lateral da cavidade faringiana. Com exceção do último, os epibranquiais possuem uma aba posterior posicionada em regiões distintas em cada epibranquial: ventralmente no primeiro, medialmente no segundo e dorsalmente no terceiro. O epibranquial 4 é menor e mais estreito do que os demais. Cada epibranquial se articula dorsalmente com os respectivos faringobranquiais.

Os faringobranquiais (**Fb**) estão dorsalmente posicionados na região branquial. Com exceção do primeiro, os faringobranquiais são aproximadamente arredondados e apresentam dentes viliformes em sua superfície ventral. O primeiro faringobranquial é cilíndrico e se articula dorsalmente entre o paresfenóide e o basioccipital, unindo a região branquial ao neurocrânio.

Variações

Em relação à região branquial, as variações predominantes foram em níveis de desenvolvimento dos ossos. As espécies *Hypoclinemus mentalis* e *Gymnachirus nudus* apresentaram os ossos branquiais mais robustos e ligeiramente achatados, enquanto nas espécies pertencentes aos gêneros *Achirus* e *Trinectes* estes ossos são mais frágeis e possuem formato cilíndrico. Em *Trinectes microphthalmus* existe ainda outro par de faringobranquiais conectado ao neurocrânio, localizado anterior à protuberância ventral do paresfenóide.

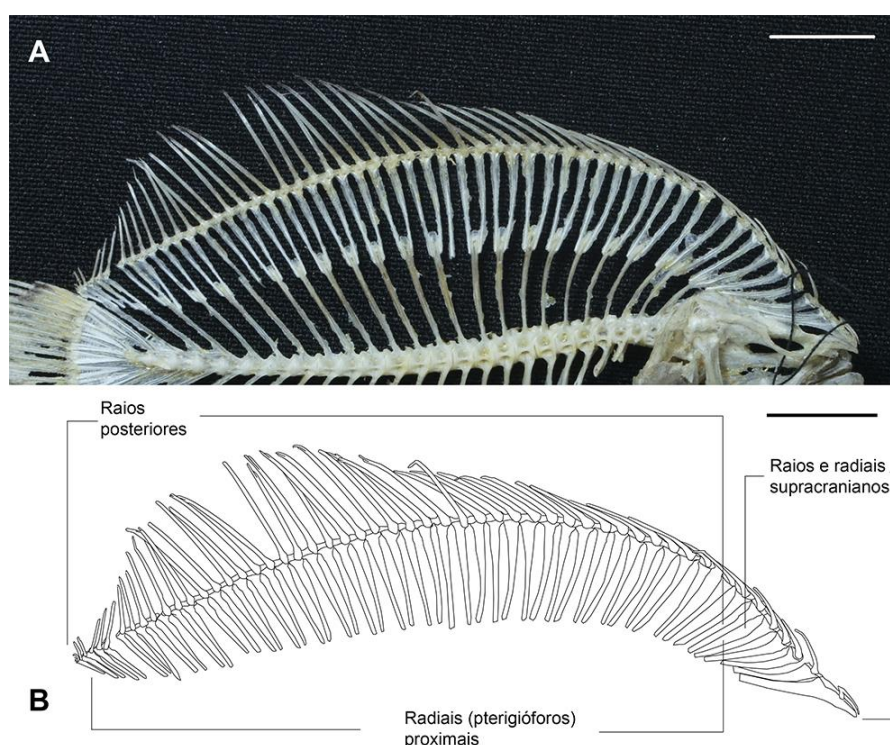
Variações foram registradas também em relação aos números de raios branquiostegais. Na espécie *Gymnachirus nudus* foi verificado a presença de apenas seis raios branquiostegais, enquanto que nas demais espécies observadas foram diagnosticadas a presença de sete raios.

Nadadeiras dorsal e anal – aspectos internos

A nadadeira dorsal possui de 46 a 60 raios suportados por radiais proximais (Figura 74). Estes últimos, com exceção de alguns situados na região dorsal do crânio e no extremo

posterior das nadadeiras, são ligeiramente curvados e apresentam a região ventral cilíndrica, se articulando geralmente com um espinho neural ou hemal. Os radiais proximais localizados acima do crânio (raios supracranianos) também são mais inclinados que os demais e estão articulados ventralmente com a crista supraoccipital. Os cinco últimos raios, entretanto, possuem formato retilíneo e estão fortemente aderidos uns aos outros. Apenas o maior raio desta região que está conectado a um espinho neural ou hemal.

Figura 74 – Fotografia e desenho esquemático evidenciando estruturas ósseas que compõem a nadadeira dorsal da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.378)



Legenda: As escalas indicam 10mm.

Fonte: O autor, 2015.

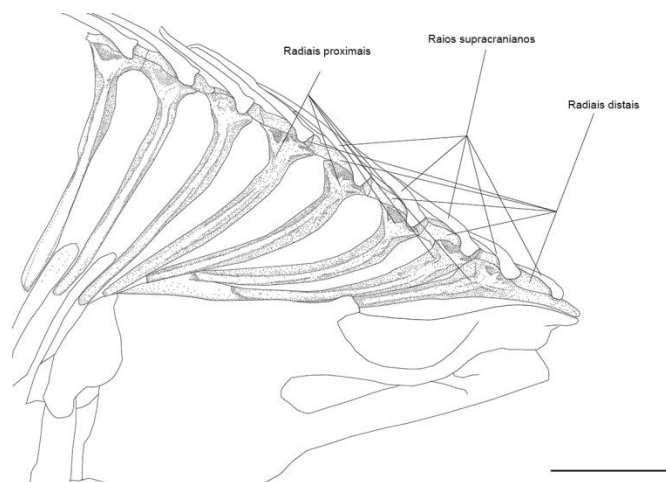
Os primeiros cinco ou seis radiais proximais e raios da nadadeira dorsal de *Hypoclinemus mentalis* estão situados na região dorsal do crânio (Figura 75). O primeiro radial proximal é o maior osso da série. Sua região anterior pode ser dividida em dois ramos: o ramo anterior é afinado e logo, onde está inserido o primeiro raio da nadadeira dorsal; e o ramo posterior é aproximadamente triangular e sustenta o segundo raio da nadadeira dorsal. Existe um tecido cartilaginoso no extremo anterior do primeiro radial proximal que pode se estender além do etmoide em alguns exemplares.

Os segundo e o terceiro radial proximal da nadadeira dorsal estão ventralmente articulados com o radial anterior e possuem formato semelhante aos demais radiais proximais.

O quarto e o quintal radial proximal estão em contato com o espinho hemal da segunda vértebra pré-caudal.

Acima de cada radial proximal estão presentes os radiais distais, os quais são peças cartilaginosas aproximadamente cilíndricas, articuladas entre si e lateralmente com os raios da nadadeira dorsal.

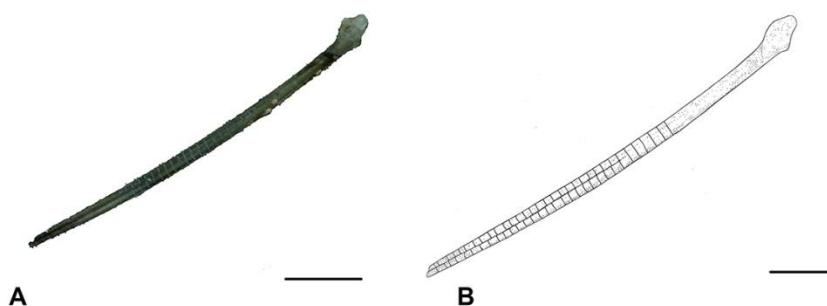
Figura 75 – Desenho esquemático ilustrando os raios e radiais supracranianos na espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.377)



Legenda: A escala indica 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

Os raios da nadadeira dorsal, bem como os raios das demais nadadeiras, apresentam seu extremo proximal arredondado e ligeiramente achatado. Medialmente, os raios são cilíndricos e apresentam listras longitudinais, as quais são interrompidas na região posterior por uma listra vertical que se prolonga até a região distal do raio (Figura 76).

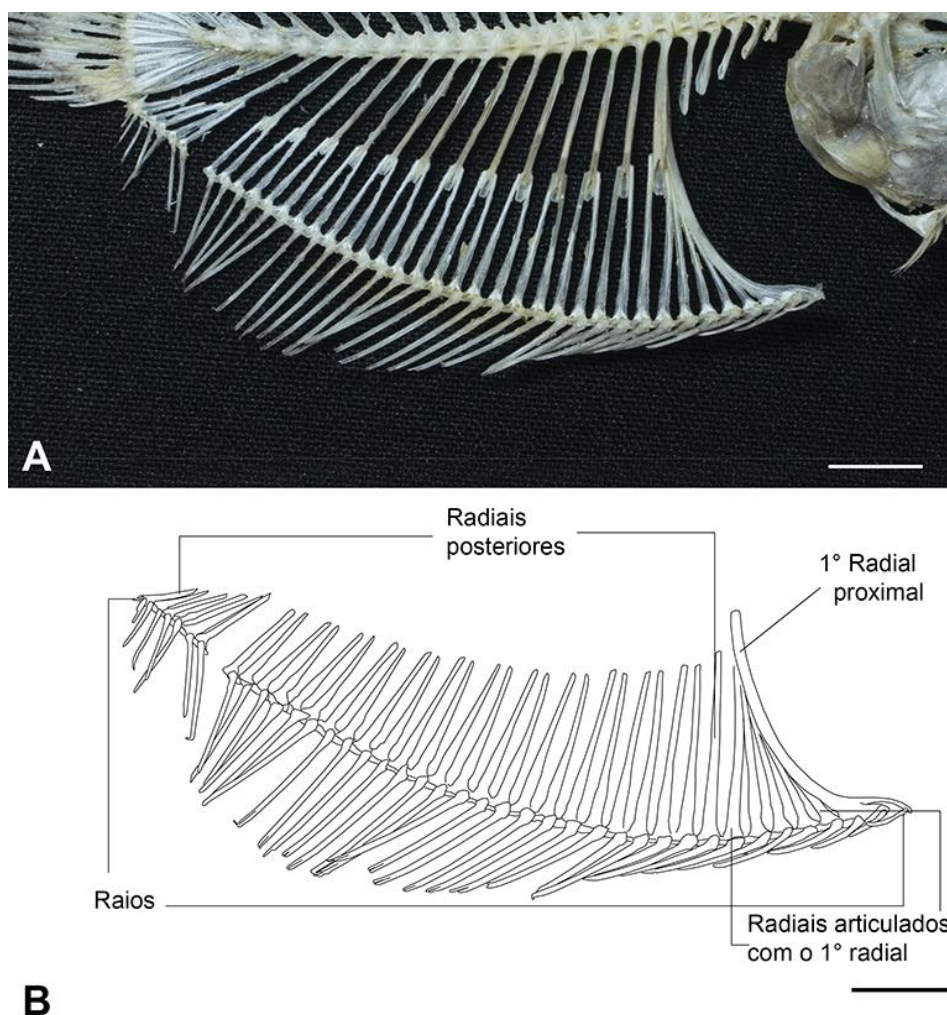
Figura 76 – Fotografia e desenho ilustrando um raio da nadadeira dorsal da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.378)



Legenda: (A) – fotografia; (B) – desenho. As escalas indicam 1mm.
Fonte: O autor, 2015.

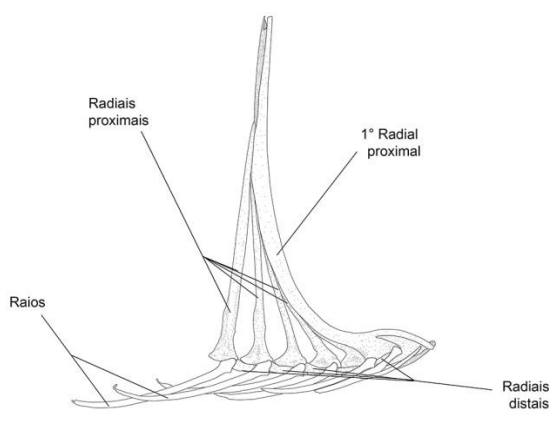
A configuração dos radiais proximais, radiais distais e raios da nadadeira anal são semelhantes da nadadeira dorsal, exceto o primeiro radial proximal que é mais desenvolvido que os demais (Figura 77). Sua base apresenta um prolongamento afinado onde está articulado o primeiro raio da nadadeira anal. Posteriormente a base do primeiro radial da nadadeira anal apresenta formato triangular e sustenta mais dois raios. Na região posterior deste osso estão articulados os cinco radiais posteriores, cada um destes sustentando apenas um raio (Figura 78). No total, os radiais proximais da nadadeira anal sustentam de 37 a 44 raios em *Hypoclinemus mentalis*.

Figura 77 – Fotografia e desenho esquemático dos ossos que compõem a nadadeira anal da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.378)



Legenda (A) – fotografia; (B) – desenho esquemático. As escalas indicam 10mm.
Fonte: O autor, 2015.

Figura 78 – Desenho esquemático dos primeiros radiais e raios da nadadeira anal da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.378)

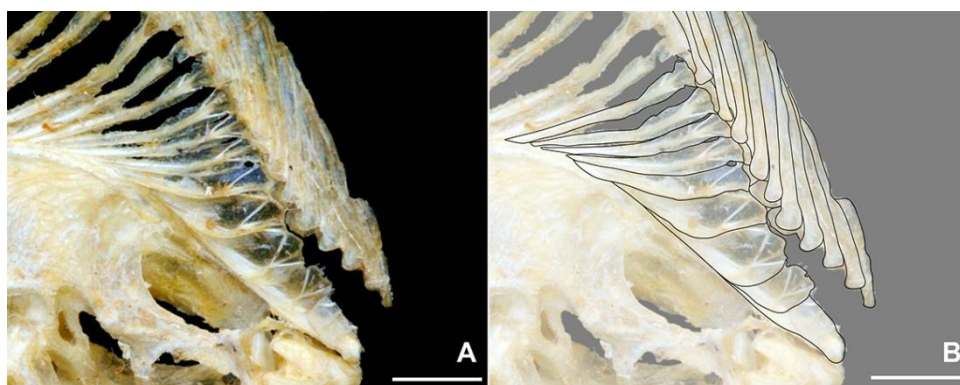


Legenda: A escala indica 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

Variações

Nesta região as variações mais expressivas foram em relação ao número e formato dos raios supracranianos. Em *Achirus* foram registrados o número de cinco raios, em *Trinectes paulistanus* sete e em *T.maculatus* seis. Na espécie *Gymnachirus nudus*, contudo, foi diagnosticada a presença de oitos raios, consideravelmente distintos do que foi encontrado nas demais espécies. Nesta espécie os raios supracranianos são achatados e estão em contato em toda sua extensão (Figura 79).

Figura 79 – Fotografia e desenho ilustrando a conformação dos raios supracranianos na espécie *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.479)



Legenda: (A) – fotografia; (B) – desenho. As escalas indicam 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

Em relação à nadadeira anal o primeiro raio apresentou variação de desenvolvimento entre as espécies e o número de raios ligados ao primeiro radial proximal da nadadeira anal observado foi quatro nas espécies *Achirus declivis*, *Trinectes paulistanus* e *Gymnachirus nudus*.

Cintura e nadadeira peitoral

A cintura peitoral é caracterizada pela redução e ausência de alguns elementos ósseos, como por exemplo, o coracóide e o escapular. Esta região é composta pelos ossos pares extra-escapular, supracléitro e cléitro, além dos raios (1 a 4 raios) que compõem a nadadeira peitoral, presentes somente no lado ocular.

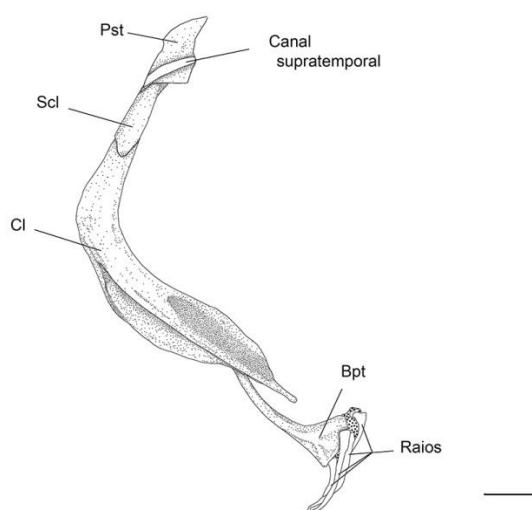
O extra-escapular (**Esc**) apresenta formato tubular e está situado sobre o epioccipital. Anteriormente, este osso é bifurcado, onde um ramo se direciona para região dorsal, rumo ao canal supra-temporal e o outro para região ventral, em direção ao canal do pterótico.

O pós-temporal (**Pst**) é triangular e se articula anteriormente com o epioccipital, articulando a cintura peitoral com o neurocrânio. Lateralmente, o pós-temporal possui um canal sensorial que vai em direção à linha lateral. Postero-ventralmente, o pós-temporal se articula com o supra-cléitro.

O supra-cléitro (**ScI**) é afinado e dorsalmente recoberto pelo o pós-temporal. Ventralmente, o supra-cléitro recobre o extremo dorsal do cléitro.

O cléitro (**Cl**) é amplo e curvado medialmente (Figura 80). Seu ramo dorsal é uniforme e está parcialmente recoberto pelo supra-cléitro. Próximo ao centro deste osso existe uma pequena concavidade, onde se encaixam os raios da nadadeiras peitorais (1 a 4 raios somente no lado ocular). O ramo ventral do cléitro possui projeções laterais que formam sucros na região ventral deste osso, a qual se articula com o basipterígio.

Figura 80 – Desenho esquemático ilustrando estruturas verificadas na cintura peitoral e pélvica na espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.377)

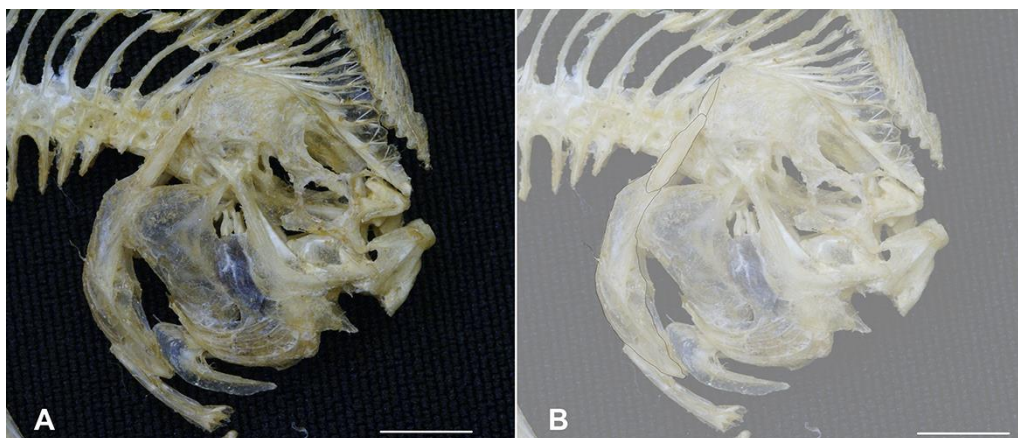


Legenda: A escala indica 10mm.
Fonte: O autor, 2015.

Variações

As variações diagnosticadas nesta região foram a presença do extra-escapular afinado e um ligeiro aumento na curvatura dos ossos cleitro e supracleito na espécie *Gymnachirus nudus* (Figura 81).

Figura 81 – Fotografia e desenho evidenciando a cintura peitoral da espécie *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.479)

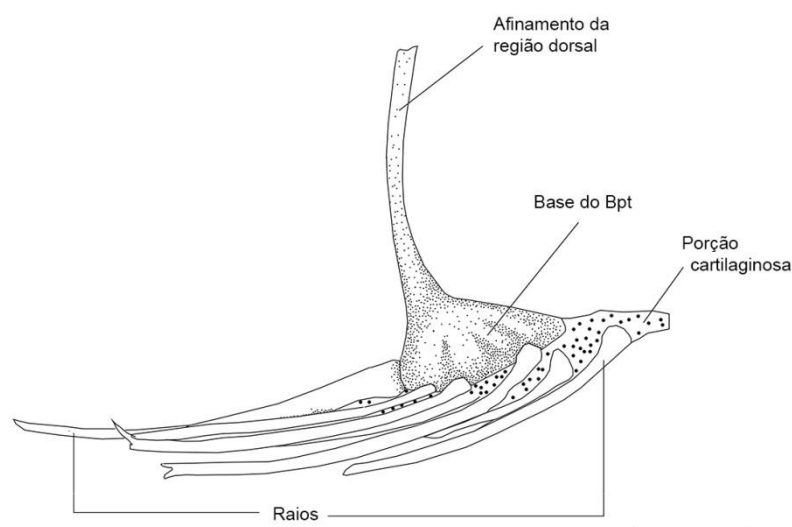


Legenda: A escala indica 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

3.3.2.15 Cintura e nadadeiras pélvicas

A cintura pélvica é formada somente pelo basipterígio (**Bpt**), o qual é simétrico e está anteriormente conectado com o urohial por cartilagem (Figura 82). Sua região dorsal é afinada e se articula com a região ventral do cleitro. Ventralmente, o basipterígio se expande, assumindo formato triangular, sustentando, em sua base, os raios da nadadeira pélvica (3 a 5 raios em cada lado do corpo).

Figura 82 – Desenho esquemático ilustrando estruturas ósseas e cartilaginosas verificadas na cintura pélvica da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.377)

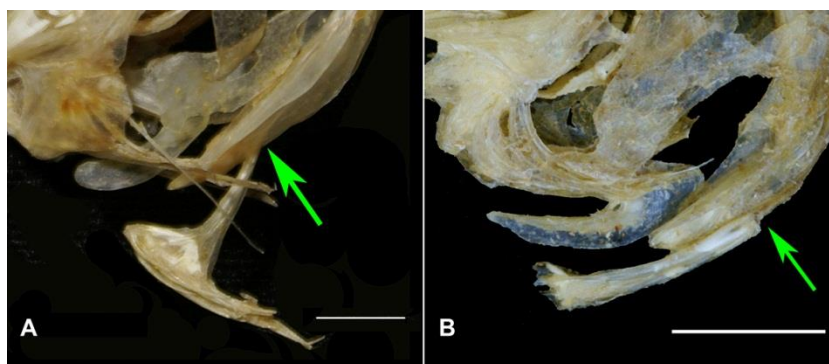


Legenda: A escala indica 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

Variações

Em todos os exemplares os basipterígios eram simétrico. A inserção da região dorsal do basipterígio com a região ventral do cleitro, entretanto, era paralela em *Gymnachirus nudus*, enquanto que nas demais espécies, o basipterígio se insere perpendicularmente no cleitro (Figura 83).

Figura 83 – Fotografia evidenciando as variações encontradas na nadadeira pélvica dos exemplares pertencentes à família Achiridae



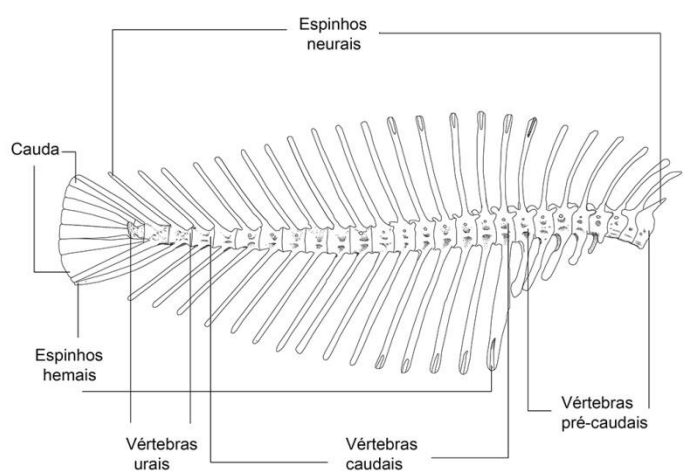
Legenda: (A) – articulação perpendicular com cleitro em *Achirus lineatus* (PNT.UERJ.315); (B) – articulação paralela em *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.479). A seta indica o ponto de articulação. As escalas indicam 5mm.

Fonte: O autor, 2015.

Vértebras

A coluna vertebral é formada por nove vértebras pré-caudais e dezoito vértebras caudais. Não existem costelas pleurais nas vértebras pré-caudais e as vértebras caudais são subdivididas em região pré-ural e região ural (Figura 84).

Figura 84 – Desenho esquemático ilustrando estruturas verificadas no esqueleto vertebral da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.478)



Legenda: A escala indica 10mm.

Fonte: O autor, 2015.

A primeira vértebra é menor das vértebras pré-caudais (Figuras 84 e 85). Esta não

possui zigapófises, tampouco arco hemal. Seu espinho neural é fino e curto, alcançando a região postero-dorsal do neurocrânio.

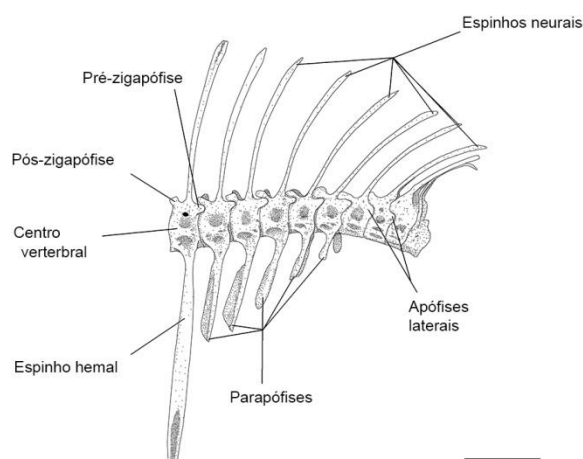
A segunda vértebra é mais desenvolvida que a precedente. As zigapófises estão presentes, contudo a pré-zigapófise possui tamanho reduzido (Figura 85).

A terceira vértebra possui pré e pós-zigapófises igualmente desenvolvidas, além de apresentar apófises laterais em alguns exemplares, esta que está presente na quarta vértebra de todos os exemplares examinados.

Da quinta à décima vértebra pré-caudal as parapófises estão presentes (Figura 85), as quais, a se articulam ventralmente, formando a abertura anterior do arco hemal. A partir da sétima vértebra, as apófises laterais não estão presentes.

A última vértebra pré-caudal é mais desenvolvida que as demais. Seu espinho hemal é robusto e apresenta uma concavidade anterior, a qual serve de encaixe para o primeiro radial proximal da nadadeira anal.

Figura 85 – Desenho esquemático ilustrando estruturas presentes nas vértebras pré-caudais da espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.379)



Legenda: A escala indica 5mm.

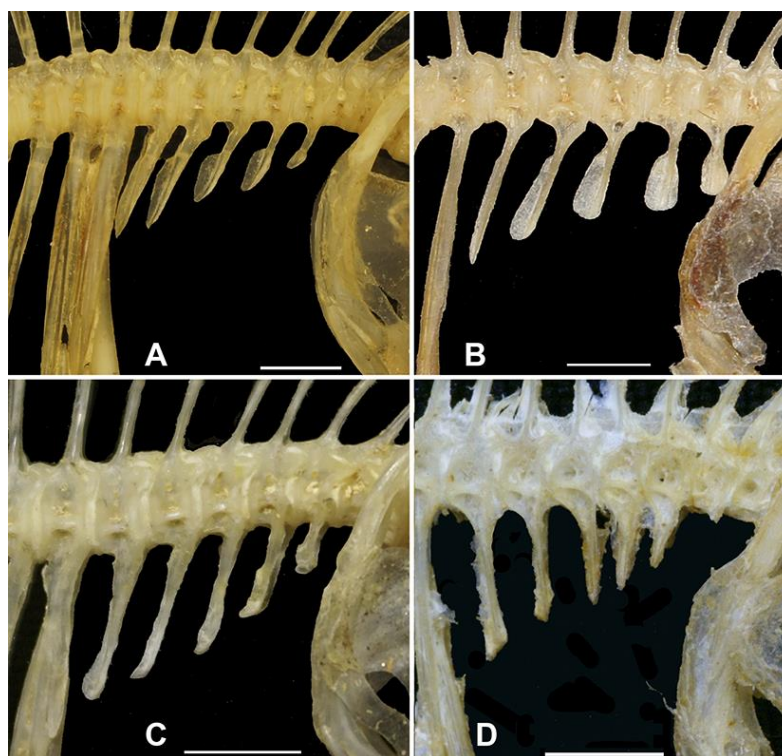
Fonte: O autor, 2015.

As vértebras caudais pré-urais e todos seus elementos gradualmente diminuem de tamanho e detalhamento. Seus espinhos hemais também reduzem progressivamente de tamanho e se direcionam para a região posterior do exemplar.

Variações

Nesta região as diferenças mais notáveis encontradas foram nas parapófises das vértebras pré-caudais (Figura 86). A aba posterior destas estruturas são mais pronunciadas nas espécies do gênero *Trinectes* do que foi verificado para *Hypoclinemus mentalis*. Na espécie *Trinectes paulistanus*, inclusive, existe ainda uma expansão anterior na região ventral das parapófises das primeiras vértebras. Nas espécies avaliadas pertencentes ao gênero *Achirus* e em *Gymnachirus nudus*, por outro lado, não foi verificado nenhum tipo de expansão das parapófises. O número total de vértebras caudais verificados foram 19 em *Achirus lineatus*, 20 em *Achirus declivis* e *Trinectes paulistanus*, e 26 em *Gymnachirus nudus*.

Figura 86 – Fotografias exibindo a variações encontradas nas parapófises das vértebras pré-caudais em espécies pertencentes à família Achiridae



Legenda: (A e B) – parapófises posteriormente expandidas em *Trinectes microphthalmus* (PNT.UERJ.362) e *T.paulistanus* (PNT.UERJ.301); (C) – parapófises sem expansão em *Achirus lineatus* (PNT.UERJ.315); (D) – parapófises direcionadas para região anterior em *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.479). As escalas indicam 5mm.

Fonte: O autor, 2015.

O esqueleto caudal é composto pelas três últimas vértebras, as quais estão diretamente relacionadas com a formação da nadadeira caudal. Além destas vértebras, a região ural é composta ainda pelos ossos epural, parhipural, cinco placas hipurais, além dos raios da

nadadeira caudal.

A região posterior do espinho hemal antepenúltima vértebra ural (**u3**) apresenta seu extremo posterior em contato com a região ventral do espinho hemal da vértebra seguinte e sustenta um raio da nadadeira caudal.

O centro vertebral da penúltima vértebra ural (**u2**) é o mais longo em relação às demais vértebras. Os espinhos neural e hemal desta vértebra estão situados na porção mais externa do esqueleto caudal. A última vértebra ural (**u1**) não possui espinhos e sua região posterior é reduzida e se articula com as placas hipurais 2, 3 e 4 (Figura 87).

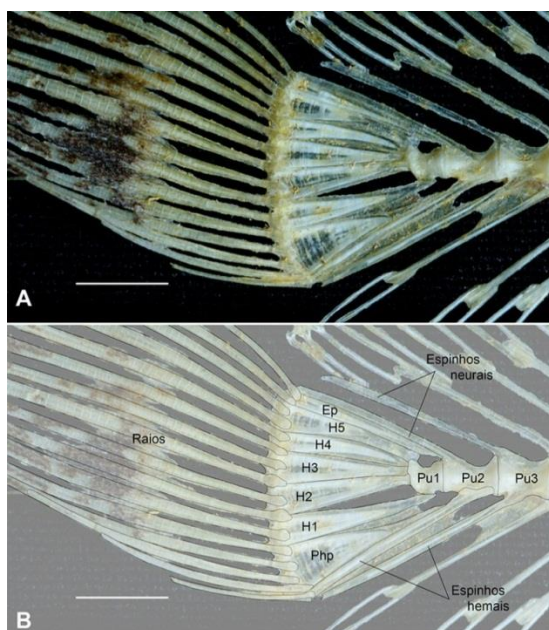
O parhipural (**Par**) é expandido e não alcança o corpo da penúltima vértebra, somente o espinho hemal desta. Dorsalmente o parhipural se articula com o hipural 1.

O hipural (**Hp**) 1 é mais estreito que o parhipural e se articula anteriormente com a região ventral da última vértebra. Postero-dorsalmente, este osso se articula com o hipural 2.

Os hipurais 2, 3 e 4 estão articulados entre si e anteriormente articulados na região posterior da última vértebra. O hipural 4 se articula dorsalmente com o hipural 5, este que se articula na região postero-dorsal da última vértebra.

O epural (**Ep**) é afinado e está situado entre o espinho neural da penúltima vértebra e o hipural 5 (Figura 87).

Figura 87 – Fotografia e desenho esquemático do esqueleto caudal verificado na espécie *Hypoclinemus mentalis* (PNT.UERJ.336)

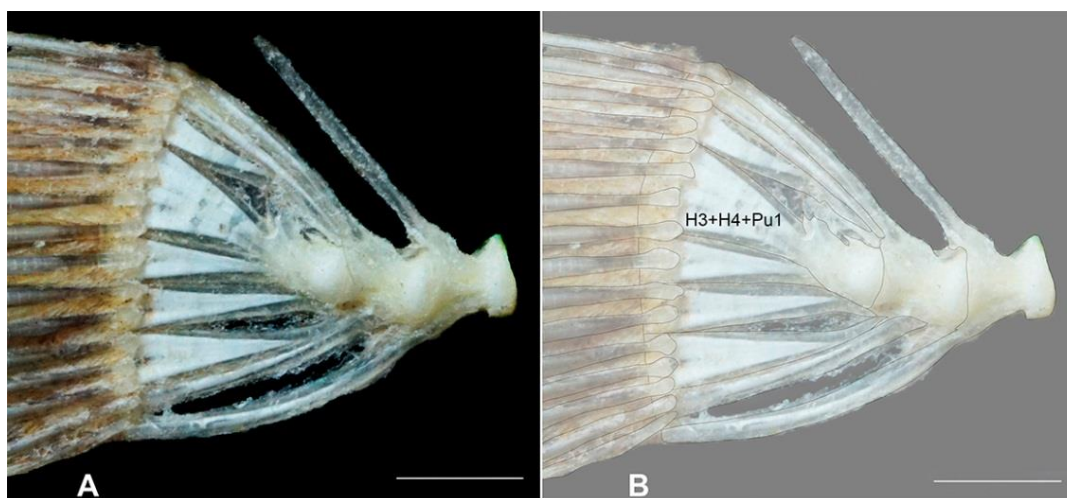


Legenda: As escalas indicam 10mm.
Fonte: O autor, 2015.

Variações

Um dos espécimes de *Achirus declivis* apresentou dois espinhos hemais na vértebra ural três. Em outro exemplar desta mesma espécie foi encontrado as placas hipurais de dois à quatro fusionadas entre si e ao centro da vértebra ural um (Figura 88).

Figura 88 – Fotografia e desenho esquemático ilustrando a variação do esqueleto caudal verificado na espécie *Achirus declivis* (PNT.UERJ.340)



Legenda: As escalas indicam 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

3.2.3 Variações intraespecíficas

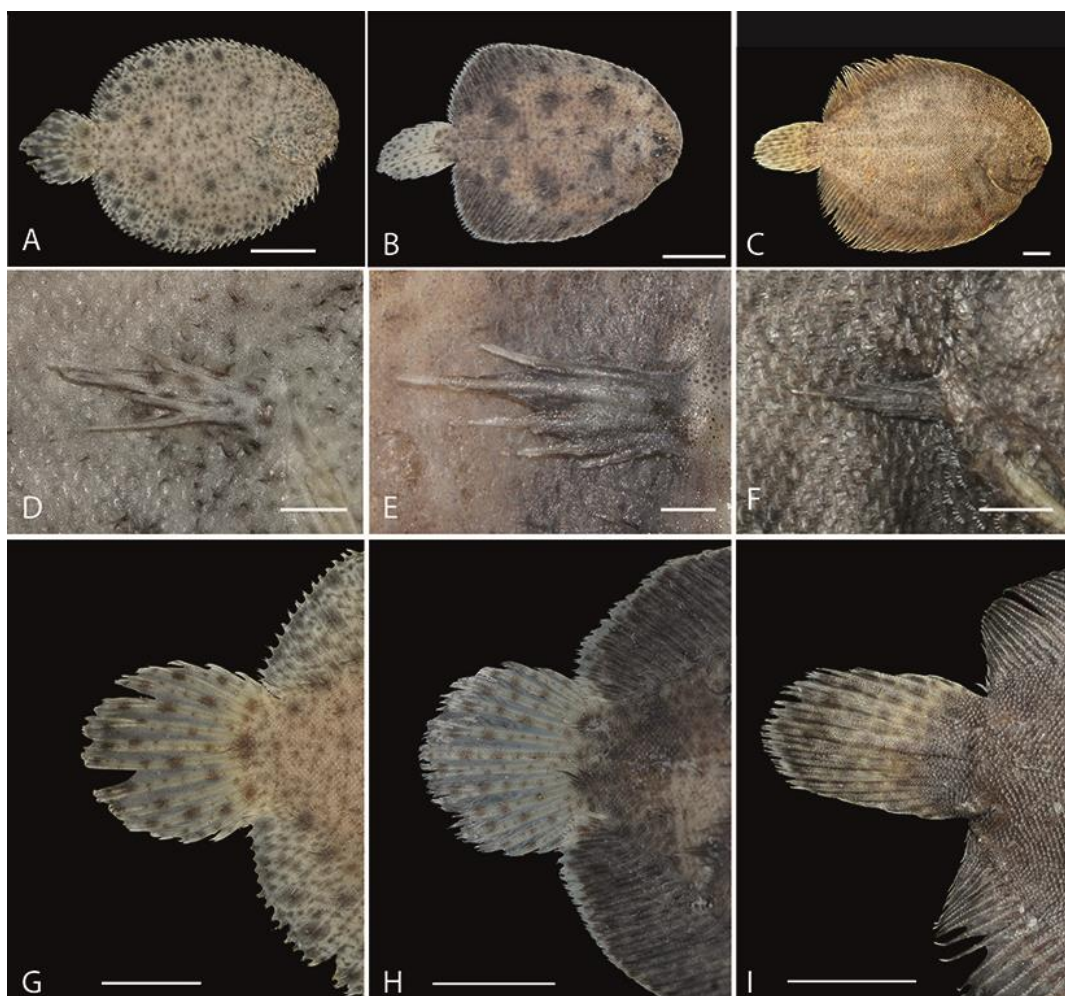
Além das variações encontradas nas espécies avaliadas, foram registradas variações morfológicas entre exemplares das espécies *Achirus lineatus*, *Apionichthys dumerili*, *Hypoclinemus mentalis* e *Trinectes paulistanus*.

Em exemplares da espécie *Achirus lineatus* foram diagnosticados três padrões morfológicos distintos (Figura 89). Alguns exemplares distribuídos em encostas do México apresentaram a coloração de fundo do lado ocular branca, coberta de manchas escuras de tamanhos variados sobre o corpo e as nadadeiras, incluindo a peitoral (ornamentação não encontrada nos demais espécimes). Nestes exemplares a coloração da cauda é semelhante à coloração de fundo do corpo.

Ainda em encostas do México foram encontrados exemplares cujo a nadadeira caudal não segue o padrão de coloração do corpo (Figura 89). Nestes exemplares, da mesma maneira que nos exemplares distribuídos em regiões estuarinas do sudeste do Brasil, a nadadeira

caudal mais clara que a superfície corporal. Os exemplares mexicanos que apresentam esta característica, contudo, são facilmente distinguíveis dos espécimes Sul-americanos pela presença de agrupamento e cromatóforos, maiores que o diâmetro ocular, formando um círculo sobre a superfície do lado ocular. Os espécimes distribuídos na América do Sul foram os que mais se assemelharam às descrições realizadas atualmente sobre a espécie *Achirus lineatus* (e.g. MUNROE, 2003; RAMOS, 2009).

Figura 89 – Variações intraespecíficas encontradas em exemplares da espécie *Achirus lineatus*



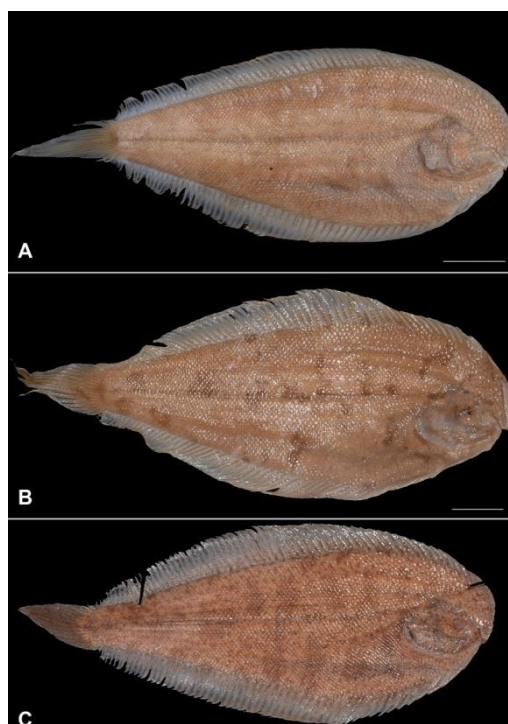
Legenda: (A, B e C) – padrão de coloração; (D, E e F) – pigmentação das nadadeiras peitorais; (G, H, I) – ornamentação da nadadeiras caudal. As escalas indicam 10mm (A,B e C), 2mm (D, E e F) e 5mm (G, H e I).

Fonte: O autor, 2015.

Na espécie *Apionichthys dumerili* também foram encontrados três padrões de coloração distintos (Figura 90). Partes dos exemplares analisados foram diagnosticadas com a coloração de fundo parda uniforme enquanto outras foram verificadas ornamentações compostas por cromatóforos de coloração escura.

Entre as espécies ornamentadas foram verificados tanto exemplares que apresentavam somente manchas irregulares dispersas pelo corpo, como espécimes que apresentavam estas manchas irregulares em conjunto com diversos pequenos pontos escuros espalhados pelo corpo e pela nadadeira caudal (Figura 90). Estas possuíam ainda estreitas linhas transversais à linha lateral, como encontrado em grande parte das espécies pertencentes à família Achiridae.

Figura 90 – Fotografia exibindo padrões de colorações distintos na espécie *Apionichthys dumerili*

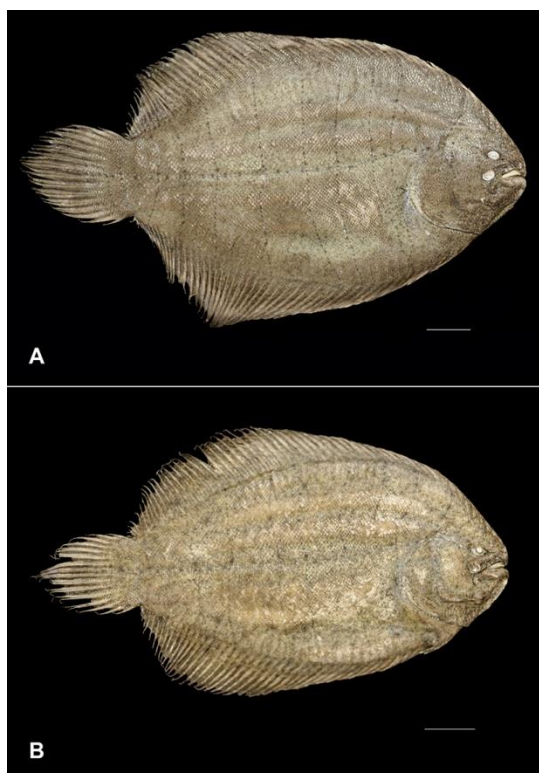


Legenda: (A) – padrão de coloração uniforme (MPEG 3475); (B) – presença de manchas irregulares (MPEG 13061); (C) – espécime ornamentado com manchas irregulares e pontos escuros espalhados pelo corpo e nadadeira caudal (MPEG 5107). As escalas indicam 10mm.

Fonte: O autor, 2015.

Também foram diagnosticados padrões morfológicos distintos nos exemplares da espécie *Hypoclinemus mentalis* provenientes do Rio Nanay, em Iquitos, Peru. Grande parte dos exemplares apresentava o padrão de coloração acinzentado uniforme sobre toda superfície do lado ocular (Figura 91), assim como encontrada nos exemplares distribuídos no Brasil e em dados da literatura (CHABANAUD, 1928). Alguns outros exemplares, contudo, apresentavam a coloração de fundo oliva repleta de pequenas manchas escuras sobre a superfície do lado ocular (Figura 91). Espécimes que apresentaram este último padrão de coloração, também possuem a altura do corpo ligeiramente menor que as demais espécies avaliadas.

Figura 91 – Fotografia exibindo padrões de coloração distintos verificado nos exemplares da espécie *Hypoclinemus mentalis*



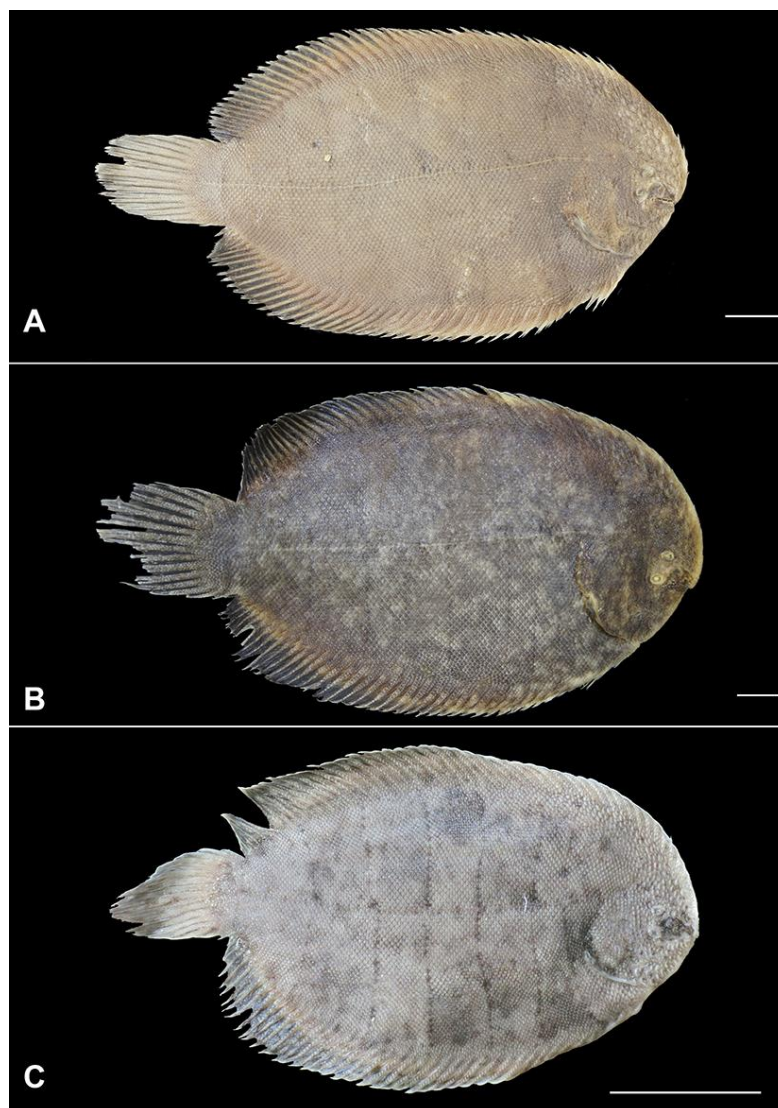
Legenda: (A) – coloração uniforme (PNT.UERJ.377); (B) – coloração de fundo oliva com pequenos pontos escuros (PNT.UERJ.375). As escalas indicam 10mm.

Fonte: O autor, 2015.

Em exemplares identificados como *Trinectes paulistanus* foram encontrados três padrões de coloração distintos (Figura 92). Entre os exemplares distribuídos na região sudeste do Brasil foi identificado espécimes com padrão de coloração parda uniforme, além de exemplares com a coloração de fundo marrom escuro coberta com diversas machas brancas sobre a superfície do lado ocular (Figura 92).

As espécies provenientes da região Norte do Brasil, contudo, apresentaram o padrão de coloração acinzentado, com manchas escuras sombreadas sobre o corpo e pequenas machas escuras recobrimdo a linha lateral e as linhas verticais (Figura 92). Nestas espécies a nadadeira caudal apresenta coloração mais clara que o corpo e estas são ornamentados com manchas escuras arredondadas dispostas de maneira paralela.

Figura 92 – Fotografia evidenciando diferentes padrões de coloração encontrados em *Trinectes paulistanus*



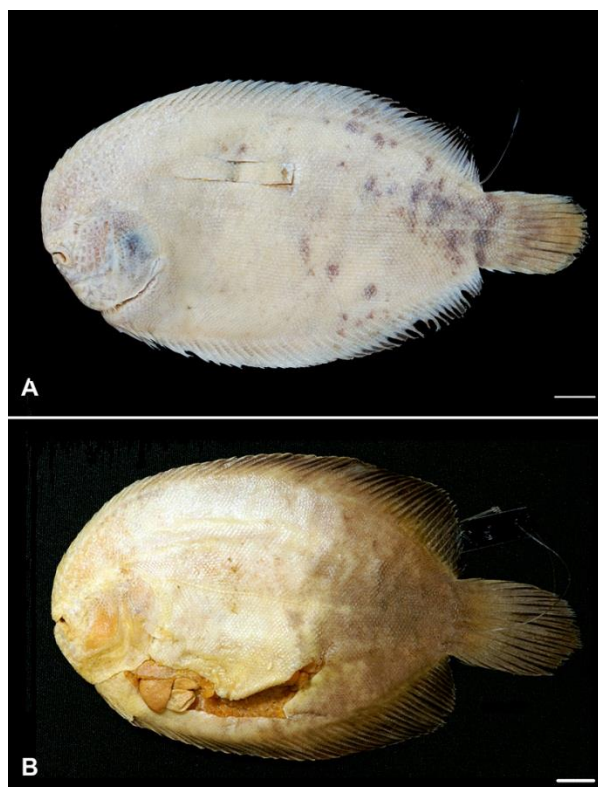
Legenda: (A) – padrão de coloração pardo uniforme (PNT.UERJ.370); (B) – coloração marrom escuro com manchas claras espalhadas pelo corpo (PNT.UERJ.302); (C) – coloração cinza com manchas escuras sombreadas espalhadas pelo corpo e contornando a linha lateral e as linhas verticais (GEA.ICT.01710). As escalas indicam 10mm.

Fonte: O autor, 2015.

3.2.4 Malformações

O caso mais comum de malformação encontrado foi a presença de coloração do lado cego (ambicoloração), localizada na região posterior do lado ocular. Esta coloração pode variar de pequenos pontos até ocupar a metade da superfície do corpo (Figura 93).

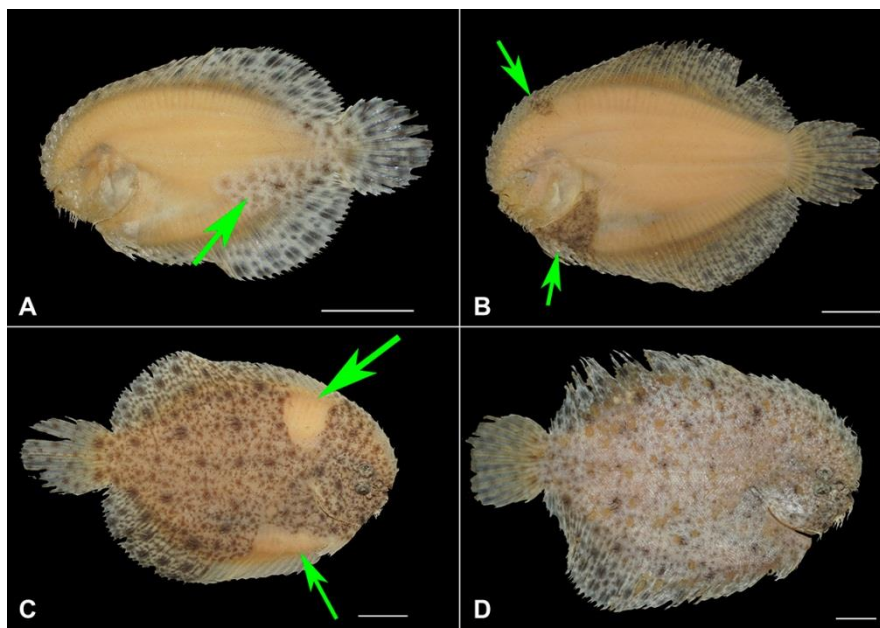
Figura 93 – Fotografias exibindo casos de ambicoloração registrados nas espécies pertencentes à família Achiridae



Legenda: (A) – PNT.UERJ.301 e em *Achirus declivis* (B; PNT.UERJ.337). As escalas indicam 10mm.
Fonte: O autor, 2015.

Alguns exemplares de *Achirus lineatus*, contudo também apresentaram casos de ambicoloração na região anterior (Figura 94). Nestes mesmos exemplares, foi registrada também a ausência de pigmentação no lado ocular (Figura 94). Somente em um exemplar de *A. lineatus* foi registrado a presença de pequenas ulcerações espalhadas pela superfície corporal (Figura 94).

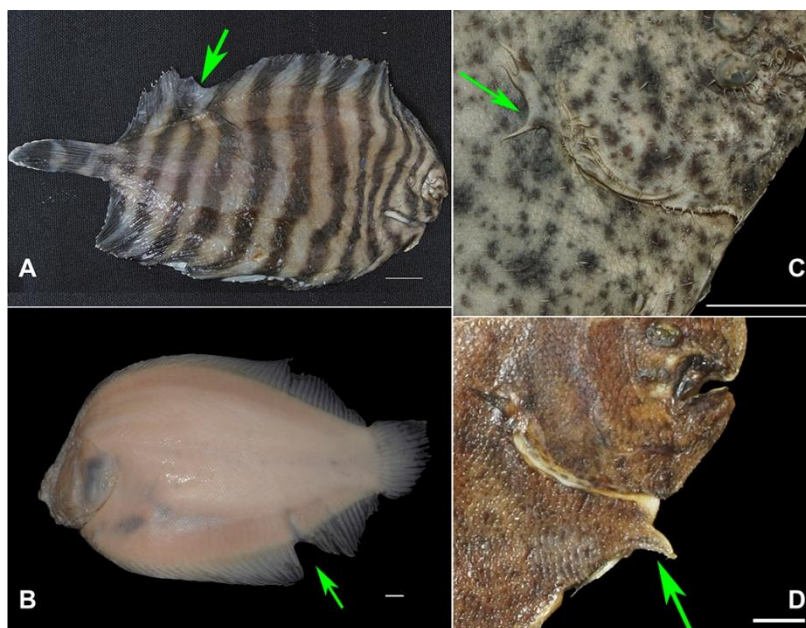
Figura 94 – Fotografia exibindo casos de malformações em espécimes de *Achirus lineatus*



Legenda: (A e B) – ambicoloração na região posterior (ECO-CHP 4293) e anterior (ECO-CHP 4337);(C) – ausência de coloração; (D) – ulcerações (ECO-CHP 4337) As escalas indicam 5mm.
Fonte: O autor, 2015.

Em relação às nadadeiras, foram registrados casos de malformação de nadadeiras dorsal em *Gymnachirus nudus* (Figura 95). Em *Achirus* sp. (INPA18148), por outro lado, foi registrado um caso de malformação da nadadeira anal (Figura 95). Na espécie *Achirus lineatus* foram registrados ainda casos de deslocamento das nadadeiras peitorais e pélvicas (Figura 95).

Figura 95 – Fotografia exibindo casos de deslocamento das nadadeiras em exemplares pertencentes à família Achiridae

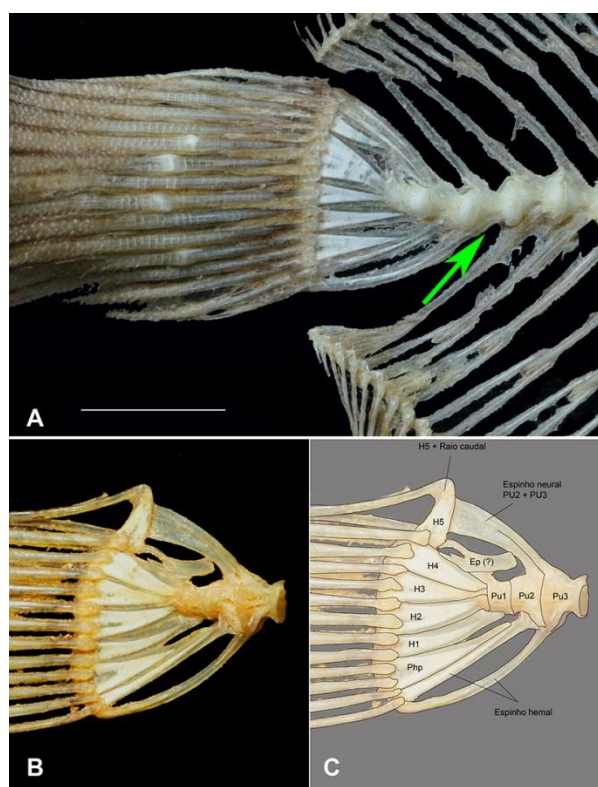


Legenda: (A) – nadadeira dorsal em *Gymnachirus nudus* (PNT.UERJ.479); (B) – nadadeira anal em *Achirus* sp. (INPA 18148); (C) – nadadeira peitoral em *Achirus lineatus* (ECO.CHP. 4275); (D) – nadadeira pélvica em *Achirus lineatus* (PNT.UERJ.324). As escalas indicam 10mm.

Fonte: O autor, 2015.

As variações mais notáveis registradas, contudo, são referentes ao aspecto interno das nadadeiras caudais. Em um exemplar desta espécie foi encontrado um caso de curvatura da coluna vertebral, próximo à nadadeira caudal (PNT.UERJ.240) e, no exemplar PNT.UERJ.293, foi diagnosticado um caso de deslocamento da placa hipural quatro para a região posterior (Figura 96). A região anterior desta placa sustenta um raio da nadadeira caudal, este que também se encontra mais curvado que os demais. Os espinhos neurais das vértebras u2 e u3 são anteriormente fusionados e o epural apresenta o formato distinto.

Figura 96 – Fotografias e desenho esquemático exibindo malformações encontradas no esqueleto caudal de *Achirus declivis*



Legenda: (A) – deslocamento da vértebra u3 (PNT.UERJ.240); (B e C) – modificação das placas hipurais e raios caudais (PNT.UERJ.293). As escalas indicam 10mm.

Fonte: O autor, 2015.

3.3 Filogenia

3.3.1 Dados morfológicos

3.3.1.1 Descrição dos estados de caracteres

1. *Suspensório lado ocular/lado cego*: (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000)

(0) Simétricos;

(1) Assimétricos.

Segundo CHAPLEAU & KEAST (1988), dentro da linhagem formada por Samaridae, Cynoglossidae, Soleidae e Achiridae, somente a última família possui o suspensório menor no lado ocular. Esta característica foi verificada em todos os exemplares Achiridae avaliados. Nas demais famílias não foram observadas diferenças destes ossos.

2. *Margem dorsal do etmóide lateral do lado cego* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Convexa;

(1) Côncava.

Dentro dos Pleuronectiformes, é considerado que a presença de uma concavidade na margem dorsal do etmóide lateral do lado cego constitui uma apomorfia da família Achiridae (CHAPLEAU & KEAST, 1988). Nas demais famílias, o etmoide lateral do lado cego possui uma margem fina e convexa, seguindo a margem antero-ventral da órbita superior (CHAPLEAU & KEAST, 1988).

3. *Tecido rígido sobre o lábio inferior* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Ausente;

(1) Presente.

RAMOS (1998) indicou que a família Achiridae se distingue das demais pela presença de uma barra cartilaginosa, acima da margem dorsal do dentário, formando o lábio inferior do lado ocular. Os demais Pleuronectiformes geralmente não possuem lábio ou, se possuem, é pouco desenvolvido e formado apenas por pele (RAMOS, 1998).

4. *Sub-opérculo, constrição central* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Ausente;

(1) Presente.

RAMOS (1998) registrou diferentes formatos para o sub-opérculo dos Pleuronectiformes, entretanto, os exemplares pertencentes à família Achiridae se distinguem pela presença de uma constrição na região mediana do sub-opérculo, formando dois alargamentos distais. A presença deste estado de caráter foi corroborada como uma apomorfia para família Achiridae. O estado plesiomórfico, encontrado nos demais Pleuronectiformes, é a ausência de constrição no sub-opérculo.

5. *Fímbrias sobre o lábio inferior* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Ausente;

(1) Presente.

Entre os Pleuronectiformes analisados, foi observada a presença de fimbrias no lábio inferior somente nas espécies da família Achiridae. Nos demais exemplares estas estruturas não foram observadas.

6. *Contribuição do frontal do lado cego para formação da órbita superior* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Maior que 40%;

(1) Menor que 40%.

CHAPLEAU & KEAST (1988) observaram que, com exceção da família Achiridae, todos os demais representantes da ordem Pleuronectiformes, o osso frontal do lado ocular era o principal responsável para a formação da órbita inferior. Na família Achiridae, por outro lado, o osso com maior influência para a formação da órbita inferior é etmóide mediano, que neste grupo, com exceção de *Gymnachirus* se encontra muito desenvolvido. Este estado de caráter é considerado aqui como um apomorfia para a família Achiridae.

7. *Espinho hemal da vértebra U2* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Fusionado;

(1) Autógeno. Achiridae.

Nos Pleuronectiformes, geralmente o espinho hemal da vértebra pré-ural dois é fusionado com o centro vertebral (CHANET, 1995; RAMOS, 1998). Contudo, na família Achiridae, nos gêneros *Psettodes* (Psettodidae), *Lepidoblepharon*, *Citharoides* (Citharidae) e na espécie *Oncopterus darwinii* (Rhombosoleidae), o espinho hemal da vértebra u2 é autógeno, não fusionado ao corpo vertebral (CHAPLEAU, 1993; CHANET, 1995; RAMOS, 1998). Por estar presente no grupo basal, este último estado de caráter é considerado plesiomórfico e sua presença em Achiridae é apontada no presente trabalho como reversão.

8. *Etmóide mediano* (CI: 0.500; RI: 0.750; RC: 0.375; HI: 0.500):

(0) Reduzido;

(1) Expandido.

A família Achiridae, exceto o gênero *Gymnachirus*, se distingue dos demais Pleuronectiformes por apresentar um amplo etmóide formando a margem anterior e antero-ventral da órbita superior (CHAPLEAU & KEAST, 1988). O gênero *Gymnachirus* possui o etmóide reduzido a uma pequena barra óssea. Este estado de caráter foi verificado inicialmente na espécie *Gymnachirus texae* (CHAPLEAU & KEAST, 1988) e corroborado no presente trabalho para *Gymnachirus nudus*. Nos demais Pleuronectiformes se encontra o estado de caráter plesiomórfico, no qual a contribuição do etmóide para a formação da órbita superior é mínima, nunca formando a margem antero-ventral da órbita superior (CHAPLEAU & KEAST, 1988). A expansão do etmóide lateral no presente trabalho é considerada como uma apomorfia para os membros da família Achiridae, com reversão para o gênero *Gymnachirus*.

9. *Primeiro basebranquial, perfuração* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Ausente;

(1) Presente.

CHAPLEAU & KEAST (1988) diferenciaram os Achiridae dos demais Pleuronectiformes pela presença de uma perfuração lateral no primeiro basebranquial. Entretanto, HOSHINO (2001), identificou este estado de caráter em exemplares da família Citharidae. Os demais Pleuronectiformes possuem o estado de caráter plesiomórfico, no qual não existe perfuração no primeiro basebranquial (CHAPLEAU & KEAST, 1988; HOSHINO, 2001).

10. *Escamas no pré-opérculo do lado cego* (CI: 0.500; RI: 0.667; RC: 0.333; HI: 0.500):

(0) Presente;

(1) Ausente.

Em todos os exemplares das famílias Achiridae e Paralichthyidae foram verificados a ausência de escamas na região que recobre o pré-opérculo. Nas demais espécies analisadas, esta região é recoberta por escamas, da mesma maneira que às demais regiões do corpo.

11. *Linhas transversais á linha lateral* (CI: 0.333; RI: 0.714; RC: 0.238; HI: 0.667):

(0) Ausente;

(1) Presente.

Na maioria das espécies pertencentes à família Achiridae avaliadas, com exceção de *Apionichthys asphyxiatus*, *A.nattereri* e *A.rosai*, foi verificado a presença listras verticais, transversais à linha lateral, nomeada por alguns pesquisadores como “linhas achiridianas” (*achirid lines*; CHAPLEAU & KEAST, 1988; MUNROE, 2003). Nas demais famílias não foram observadas estas estruturas. A presença de linhas transversais à linha lateral é considerada como apomorfia da família Achiridae, com reversão nas espécies *Apionichthys asphyxiatus*, *A.rosai* e *A.nattereri*.

12. *Nadadeiras anal e dorsal, expansão* (CI: 0.250; RI: 0.769; RC: 0.192; HI: 0.750):

(0) Ausente;

(1) Presente.

Na maior parte das famílias da ordem Pleuronectiformes, as nadadeiras dorsal e anal seguem o contorno do corpo. Na família Achiridae, com exceção de algumas espécies do gênero *Trinectes*, estas nadadeiras apresentam um projeção na região medial ou posterior do corpo. A presença desta expansão é considerada como uma apomorfia da família Achiridae, com reversão no clado *Trinectes*, exceto *T.maculatus* e *T.inscriptus*;

13. *Ossos infra-orbitais* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Presente;

(1) Ausente.

CHAPLEAU (1993) mencionou a presença de ossos infra-orbitais desenvolvidos no lado ocular em *Lepidoblepharon*, *Citharoides*, *Citharus*, nos Scopthalmidae, nos Paralichthyidae (exceto o gênero *Cyclopsetta*) e nos Pleuronectidae. Segundo CHAPLEAU (1993), a família Achiridae, da mesma forma que em *Brachypleura*, Bothidae, *Poecilopsettinae*, Rhombosoleidae, Samaridae Soleidae e Cynoglossidae, possuem os infra-orbitais reduzidos a um ou dois ossos. No presente trabalho não foram observados infra-orbitais no lado ocular dos exemplares pertencentes à família Achiridae. A presença de ossos infra-orbitais no lado ocular é considerada como um estado plesiomórfico dentro dos Pleuronectiformes. Desta maneira, a ausência destes ossos constitui uma apomorfia para a família Achiridae.

14. *Primeiro raio da nadadeira dorsal, posição* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

- (0) Posterior à região mandibular;
- (1) Em frente à região mandibular;
- (2) Ultrapassando a região mandibular.

RAMOS (1998; 2003) notou que a área supracraniana e a nadadeiras dorsal se projetam sobre a região anterior da cabeça, se estendendo além e ocultando a margem anterior da boca dos *Apionichthys*. Desta forma, o primeiro raio da nadadeira dorsal está inserido em posição ventral à sínfise mandibular, abaixo da linha longitudinal que passa pelo olho fixo (RAMOS, 2003). NORMAN (1934) documentou este estado de caráter (nomeado de “*rostral hook*”) nos gêneros, *Ammotetris*, *Colistium* e *Peltorhamphus*, pertencentes à família Rhombosloeidae, o qual foi considerado como homoplasia entre *Apionichthys* e os demais gêneros citados por RAMOS (1998). Nos demais Achiridae, a porção anterior da nadadeira dorsal não se estende ventralmente além da sínfise mandibular, contudo, pode existir em alguns exemplares uma aba tegumentar recobrimdo a margem anterior da maxilar superior (e.g. *Trinectes*). Nos demais Pleuronectiformes a nadadeira dorsal está inserida posterior à sínfise mandibular.

15. *Proeminência do dentário* (CI: 1.000; RI: 0/0; RC: 0/0; HI: 0.000):

- (0) Ausente;
- (1) Presente.

Nos exemplares da família Achiridae estudados, com exceção de *Hypoclinemus mentalis*, foi observado que o extremo anterior da cabeça se iniciava a partir da nadadeira dorsal, próximo à região do focinho. Em *Hypoclinemus mentalis*, no entanto, o extremo anterior da cabeça se localiza no lábio inferior devido a uma proeminência do osso dentário, encontrada somente nesta espécie. Nos demais Pleuronectiformes, de uma maneira geral, o extremo anterior da cabeça se inicia no focinho.

16. *Fimbrias sobre o lábio inferior, desenvolvimento* (CI: 0.500; RI: 0.667; RC: 0.333; HI: 0.500):

- (0) Desenvolvidas;
- (1) Vestigiais.

Como descrito no caráter cinco, o lábio inferior de todas as espécies pertencentes à família Achiridae são ornamentados com fimbrias labiais. No entanto, nos gêneros *Hypoclinemus* e *Gymnachirus* estas fimbrias são consideravelmente reduzidas, sendo pouco perceptíveis em alguns casos. Nos demais grupos as fimbrias labiais apresentam maior grau de desenvolvimento. No presente trabalho foi considerado que a redução das fimbrias labiais ocorreu de forma independente em *Hypoclinemus* e *Gymnachirus*.

17. *Expansão da nadadeira dorsal e anal* (CI: 0.500; RI: 0.846; RC: 0.423; HI: 0.500):

(0) Posterior;

(1) Medial.

A partir da descrição do caráter 12 foi verificado que somente Achiridae possui expansão nas nadadeiras dorsal e anal. Contudo, nas espécies dos gêneros *Achirus*, *Gymnachirus*, e as espécies *Hypoclinemus mentalis* e *Catathyridium garmani*, esta expansão está localizada na região posterior do corpo. As espécies *Apionichthys asphyxiatus* e *A.rosai*, por outro lado, apresentam a expansão das nadadeiras dorsal e anal situada na região medial. A expansão dorsal da nadadeira provavelmente surgiu de maneira independente nos táxon acima citados, e a expansão medial, no presente trabalho, é uma apomorfia para o clado *Apionichthys asphyxiatus* + *A.rosai*.

18. *Pré-maxilar do lado ocular, dentes* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Presente;

(1) Ausente.

Presença ou ausência de dentes sobre o pré-maxilar e dentário do lado cego é um caráter variável dentro dos Pleuronectiformes (CHAPLEAU & KEAST, 1988; CHAPLEAU 1993; CHANET, 1995; RAMOS, 1998). Todavia, dentro da família Achiridae, somente o gênero *Hypoclinemus* possui dentes nos ossos pré-maxilar e dentário do lado ocular. Este estado de caráter, apesar de considerado plesiomórfico para a ordem, dentro da família Achiridae constitui uma apomorfia para *Hypoclinemus*.

19. *Pré-maxilar do lado ocular, processo ascendente* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Alongado;

(1) Achatado.

CHAPLEAU & KEAST (1988) apontaram que a família Achiridae se distingue das demais pela presença de um processo ascendente do pré-maxilar do lado ocular achatado, acomodando a região ventral da cartilagem rostral. Entretanto, RAMOS (1998) identificou que o gênero *Hypoclinemus* possuía o estado de caráter plesiomorfo, no qual o processo ascendente de ambos os pré-maxilares são alongados, situado anterior à cartilagem rostral. No presente trabalho, a presença de achatamento do processo ascendente do pré-maxilar do lado ocular é considerada uma apomorfia de Achiridae, exceto *Hypoclinemus mentalis*.

20. *Focinho* (CI: 0.333; RI: 0.333; RC: 0.111; HI: 0.667):

(0) Afinado;

(1) Expandido.

Comumente nos Pleuronectiformes o focinho é projetado para frente com seu extremo anterior afinado. Na família Achiridae, com exceção de *Hypoclinemus mentalis* o focinho é arredondado e segue o contorno da nadadeira dorsal. Em *H. mentalis* existe um ligeiro afinamento desta região. A presença de focinho arredondado é considerada como uma apomorfia para Achiridae, exceto *Hypoclinemus mentalis*.

21. *Cabeça, perfil anterior* (CI: 0.500; RI: 0.667; RC: 0.333; HI: 0.750):

(0) Estreito;

(1) Expandido.

Da mesma maneira que *Hypoclinemus mentalis* se diferencia pelo afinamento do focinho (caráter 20), nesta espécie, a região anterior da cabeça também apresenta um estreitamento. Este estado de caráter não foi observado nos demais exemplares da família, sendo então considerado como uma apomorfia para Achiridae, exceto *Hypoclinemus mentalis*.

22. *Sub-operculo, perfuração* (CI: 0.250; RI: 0.500; RC: 0.125; HI: 0.750):

(0) Ausente;

(1) Presente.

RAMOS (1998) afirmou que a presença do forame no sub-opérculo apareceu independente nos gêneros *Achirus*, *Hypoclinemus* e *Apionichthys*. O gênero *Trinectes*, semelhante às outras famílias de Pleuronectiformes, possui o estado plesiomórfico, onde o sub-opérculo é uma estrutura compacta, sem perfuração. No gênero *Gymnachirus*, RAMOS (1998) identificou alguns exemplares com estado de caráter semelhante ao gênero *Trinectes*. No presente trabalho estas observações foram corroboradas, da mesma forma que o aparecimento independente de perfuração no sub-opérculo dos táxons acima citados.

23. *Número de pterigióforos anterior ao espinho neural da terceira vértebra pré-caudal* (CI: 0.250; RI: 0.400; RC: 0.100; HI: 0.750):

(0) Menor de 7;

(1) 7 ou mais.

DUPLAIN (2009) diagnosticou a presença de mais de oito pterigióforos anterior ao espinho neural da terceira vértebra pré-caudal como uma apomorfia para o gênero *Trinectes*. No entanto, este estado de caráter se mostrou variável dentre as espécies do *Trinectes* avaliadas. Neste trabalho a presença de mais de sete pterigióforos acima da cabeça é considerada como uma apomorfia para a família Achiridae, com reversão no gênero *Achirus* e nas espécies *Catathyridium garmani* e *Trinectes microphthalmus*.

24. *Septo interbranquial* (CI: 0.333; RI: 0.778; RC: 0.259; HI: 0.667):

(0) Perfurado;

(1) Não perfurado.

A presença e a posição relativa do forame no septo interbranquial é comumente utilizada em chaves de identificação dos táxons pertencentes a família Achiridae (RAMOS, 1998; FIGUEIREDO & MENEZES, 2000; MUNROE, 2003). Dentro desta família, o gênero *Trinectes* se diferencia dos demais por não possuir perfuração no septo interbranquial. Os demais gêneros apresentam um forame posicionado na posição dorsal da câmara interbranquial. Este último estado de caráter é considerado plesiomórfico para os Achiridae, enquanto que a ausência de perfuração do septo interbranquial é considerada como apomorfia para o gênero *Trinectes*.

25. *Processo articular do maxilar do lado ocular* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI:

0.000):

(0) Forma espessa e reduzida;

(1) Afinado e longo.

Apesar de não utilizar em sua análise filogenética, RAMOS (1998) apontou como característica diagnóstica para o gênero *Trinectes* a presença de um processo articular afinado e longo, com seu extremo anterior quase alcançando o extremo anterior do pré-maxilar. *Catathyridium garmani* também apresentou este estado de caráter, todavia, RAMOS (1998) considerou este como convergência neste táxon. No presente trabalho, como não foi possível obter informações osteológicas sobre *C.garmani*, a presença do processo articular do maxilar do lado ocular de formato afinado e longo é considerada uma apomorfia para *Trinectes*.

26. *Articulação dentário, angular e retro-articular* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000 HI: 0.000):

(0) Den+Ang+Rar;

(1) Den+(Ang+Rar).

Em exemplares da família Achiridae em geral o osso angular está situado entre o dentário e retro-articular. Contudo, em membros do gênero *Trinectes*, o retro-articular tem uma posição ventral ao angular, e ambos estão articulados anteriormente com o dentário. A presença deste estado de caráter é considerada como apomorfia para *Trinectes*.

27. *Etmóide lateral do lado ocular, projeção anterior* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000 HI: 0.000):

(0) Ausente;

(1) Presente.

Dentre os exemplares da família Achiridae, foi diagnosticado nas espécies *Trinectes microphthalmus* e *T.paulistanus* a presença de uma projeção óssea na região anterior do etmóide lateral do lado cego. Na presente análises este estado de caráter é considerado como apomórfico para espécies do gênero *Trinectes*.

28. *Maxilar, processo acessório, formato* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000 HI: 0.000):

(0) Cone.

- (1) Afinado;
- (2) Cotovelo.

Na região anterior do maxilar do lado ocular das espécies que pertencentes à família Achiridae existem dois processos distintos. O processo acessório esta presente posterior ao processo ascendente, e apresenta formatos variados entre as espécies. Em *Achirus achirus* e *A.declivis*, o processo acessório apresenta formato de cone. No gênero *Trinectes*, este processo é curvo e alongado, formando um espécie de “cotovelo” (*sensu* RAMOS, 1998). Na presente análise, o estado de caráter processo acessório em formato de cone é apomórfico para o clado composto pelas espécies *Achirus achirus*, *A.declivis* e *A.scutum*. A presença do processo acessório do maxilar em formato de cotovelo, por outro lado, é considerado como apomorfia para o gênero *Trinectes*.

29. *Escamas modificadas acima do lábio superior* (CI: 0.500; RI: 0.929; RC: 0.464 HI: 0.500):

- (0) Ausente;
- (1) Presente.

Entre as espécies da família Achiridae analisadas, foi verificada a presença de escamas mais desenvolvidas em toda região anterior da cabeça no lado ocular. No entanto, somente em espécies do gênero *Achirus* e *Trinectes* foram verificadas a presença de uma série destas escamas modificadas se estendendo acima do lábio superior. A partir dos dados obtidos, foi indicado que este estado de caráter apareceu de maneira independentemente em *Achirus* e *Trinectes*.

30. *Nadadeira peitoral do lado ocular* (CI: 0.333; RI: 0.778; RC: 0.259; HI: 0.667):

- (0) Presente;
- (1) Ausente.

A ausência de nadadeira peitoral do lado ocular foi o estado de caráter que serviu de base para o atual nome da família (do latim *A*= ausência; *chiri*= mão; RAFINESQUE, 1915). No entanto, atualmente são reconhecidas espécies com dois estados de caráter distinto dentro da família Achiridae. Na maior parte dos exemplares estudados foi registrado a presença de nadadeira peitoral no lado ocular, contudo, esta estrutura não foi observada no gênero

Apionichthys e *Trinectes*, com exceção das espécies *Trinectes inscriptus* e *T.fonsecensis*.

31. *Listras escuras da linha transversal* (CI: 0.500; RI: 0.000; RC: 0.000; HI: 0.500):

(0) Estreitas;

(1) Alargadas.

32. *Relação EIO / DO* (CI: 0.250; RI: 0.750; RC: 0.188; HI: 0.750):

(0) EIO>DO;

(1) EIO<DO.

33. *Opérculo do lado cego* (CI: 0.333; RI: 0.778; RC: 0.259; HI: 0.667):

(0) Totalmente recoberto por escamas;

(1) Com regiões descamadas.

34. *Olhos* (CI: 0.333; RI: 0.750; RC: 0.250; HI: 0.667):

(0) Ovais;

(1) Arredondados.

35. *Subo-perculo, estreitamento anterior* (CI: 0.333; RI: 0.500; RC: 0.167; HI: 0.667):

(0) Ausente;

(1) Presente.

36. *Padrão das linhas transversais* (CI: 1.000; RI: 0/0; RC: 0/0; HI: 0.000):

(0) Uniforme;

(1) Falhado.

37. *Linhas de cromatóforos transversais* (CI: 1.000; RI: 0/0; RC: 0/0; HI: 0.000):

(0) Numero reduzido, espaçadas;

(1) Numero elevado, próximas.

38. *Formato do corpo* (CI: 0.286; RI: 0.615; RC: 0.176; HI: 0.714):

(0) Oval;

(1) Arredondado;

(2) Afinado.

39. *Fímbrias sobre o lábio inferior, ramificações* (CI: 1.000; RI: 0/0; RC: 0/0; HI: 0.000):
(0) Não ramificadas;
(1) Ramificadas.
40. *Metapterigóide, projeção dorsal* (CI: 1.000; RI: 0/0; RC: 0/0; HI: 0.500):
(0) Ausente;
(1) Presente.
41. *Raios branquiostegais, número* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):
(0) Sete;
(1) Seis.
42. *Aba lateral do dentário* (CI: 0.333; RI: 0.778; RC: 0.259; HI: 0.667):
(0) Pouco desenvolvida;
(1) Muito desenvolvida.
43. *Septo interbranquial, abertura ventral* (CI: 0.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):
(0) Presente;
(1) Ausente.
44. *Ornamentação na nadadeira peitoral do lado ocular* (CI: 1.000; RI: 0/0; RC: 0/0; HI: 0.000):
(0) Ausente;
(1) Presente.
- Em todos os exemplares analisados, a presença de manchas escuras desenvolvidas sobre a nadadeira peitoral foi diagnosticada somente na espécie *Achirus* sp.1. Sendo assim, este estado de caráter constitui uma apomorfia para este táxon.
45. *Cromatóforos formando círculo sobre o lado ocular* (CI: 1.000; RI: 0/0; RC: 0/0; HI: 0.000):
(0) Ausente;
(1) Presente.

A presença de círculos escuros recobertos por cirros sobre a superfície do lado ocular foi diagnosticada somente na espécie *Achirus* sp.2, sendo então considerado um estado de caráter apomórfico para este táxon.

46. *Região antero-dorsal da cabeça, aprofundamento* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Ausente;

(1) Presente.

CHABANAUD (1940), reconheceu a subespécie *Achirus achirus declivis* [atualmente reconhecida como *Achirus declivis* (e.g. FIGUEIREDO & MENEZES, 2000)] pela presença de uma ligeira declividade na região anterior da cabeça destes exemplares. No presente trabalho, esta característica também foi observada em *Achirus scutum*. Sendo assim, o aprofundamento da região anterior da cabeça é considerado uma apomorfia para o grupo composto pelas espécies *Achirus declivis* e *A.scutum*.

47. *Padrão listrado* (CI: 0.500; RI: 0.667; RC: 0.333; HI: 0.500):

(0) Ausente;

(1) Presente.

Dentro dos táxons que compõe a família Achiridae existem diversos padrões de coloração. A presença do padrão listrado, no entanto foi observado apenas nas espécies pertencentes ao gênero *Gymnachirus* e em *Achirus scutum*. Neste ultima espécie, contudo, o padrão de listras é mais estreito e as linhas são sinuosas e, em alguns casos, coalescentes com linhas adjacentes. No gênero *Gymnachirus* as listras são espessas e bem definidas. A presença do padrão listrado é considerada uma apomorfia para *Achirus scutum*, contudo também justifica a monofilia do gênero *Gymnachirus*.

48. *Comprimento basipterígio do lado ocular* (CI: 0.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Menor que a metade ventral do cleitro;

(1) Maior que a metade ventral do cleitro.

Dentro dos Pleuronectiformes, a presença do basipterígio do lado ocular com comprimento menor que a metade ventral do cleitro é considerado como estado plesiomórfico (RAMOS, 1998). O estado derivado, encontrado em *Gymnachirus* e *Apionichthys*, é a presença do basipterígio maior que a metade ventral do cleitro (RAMOS, 1998).

49. *Articulação do supraoccipital* (CI: 0.500; RI: 0.800; RC: 0.400; HI: 0.500):

(0) Limitada aos frontais;

(1) Ultrapassando os frontais.

Segundo RAMOS (1998), nos Pleuronectiformes em geral, o supraoccipital está limitado anteriormente aos frontais. Os gêneros *Gymnachirus* e *Apionichthys* possuem o estado derivado, onde o supraoccipital está projetado anteriormente entre os frontais, alcançando ou se aproximando do etmóide e etmóides laterais. Este estado de caráter é considerado uma apomorfia compartilhada pelos gêneros *Apionichthys* e *Gymnachirus*.

50. *Maxilar, processo acessório* (CI: 0.500; RI: 0.833; RC: 0.417; HI: 0.500):

(0) Ausente;

(1) Presente.

51. *Articulação basipterígio/cleitro* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Perpendicular;

(1) Paralela.

Os gêneros *Gymnachirus* e *Apionichthys* se distinguem dos demais Achiridae por apresentar o extremo posterior do basipterígio livre das lamelas do cleitro (RAMOS, 1998). As espécies *Heteromycteris japonicus* (Soleidae) e *Rhombosolea plebeia* (Rhombosoleidae), também apresentam este estado de caráter (RAMOS, 1998). Nos demais Pleuronectiformes analisados extremo posterior do basipterígio se posiciona sob as lamelas do cleitro.

52. *Escamas sobre a base da região anterior da nadadeira dorsal no lado cego* (CI: 0.500; RI: 0.667; RC: 0.333; HI: 0.500):

(0) Presente;

(1) Ausente.

53. *Raios da nadadeira dorsal, filamentos dérmicos* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Ausente;

(1) Presente.

54. *Abertura opercular do lado cego, desenvolvimento* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Expandida;

(1) Reduzida.

55. *Inserção do primeiro raio da nadadeira pélvica* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Posterior ao istmo;

(1) Porção ventral da região mandibular.

56. *Relação entre lábio superior e inferior do lado ocular* (CI: 0.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Lábio inferior não ocultando lábio superior;

(1) Lábio inferior ocultando o lábio superior.

Nos demais Achiridae, o lábio inferior apresenta vários níveis de desenvolvimento, entretanto nunca oculta completamente o lábio superior. A porção posterior do lábio inferior frequentemente oculta a porção correspondente do lábio superior, contudo, a porção anterior do primeiro é sempre visível. Em algumas espécies do gênero *Trinectes*, o lábio inferior não cobre o superior, contudo existem fimbrias desenvolvidas que cobrem este último. Os demais Pleuronectiformes examinados não possuem lábios ou, se possuem, o inferior não oculta o superior.

57. *Concavidade após a narina* (CI: 0.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Ausente;

(1) Presente.

58. *Conexão nadadeira dorsal e anal com caudal* (CI: 0.500; RI: 0.800; RC: 0.400; HI: 0.500):

(0) Ausente;

(1) Presente.

59. *Nadadeiras pélvicas* (CI: 0.500; RI: 0.667; RC: 0.333; HI: 0.500):

(0) Separadas;

(1) Unidas.

60. *Região antero-dorsal da nadadeira dorsal, manchas escuras* (CI: 0.000; RI: 0/0; RC: 0/0; HI: 0.000):

(0) Ausente;

(1) Presente.

61. *Pré-maxilar do lado cego, largura* (CI: 0.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Expandido posteriormente;

(1) Uniforme em todo o comprimento.

62. *Formato da nadadeira caudal* (CI: 0.333; RI: 0.000; RC: 0.000; HI: 0.667):

(0) Arredondado;

(1) Afinado.

63. *Olhos, desenvolvimentos* (CI: 0.500; RI: 0.000; RC: 0.000; HI: 0.500):

(0) Desenvolvidos;

(1) Reduzidos.

64. *Espaço interorbital, escamas* (CI: 0.250; RI: 0.000; RC: 0.000; HI: 0.750):

(0) Presente;

(1) Ausente.

65. *Abertura opercular do lado ocular* (CI: 0.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Presente;

(1) Ausente.

66. *Processo ascendente do pré-maxilar do lado ocular, divisão* (CI: 0.500; RI: 0.000; RC: 0.000; HI: 0.500):

- (0) Simétrica;
- (1) Assimétrica.

67. *Corpo, escamas* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

- (0) Presente;
- (1) Ausente.

68. *Linhas transversais à linha lateral, formato* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

- (0) Listras escuras;
- (1) Perfurações.

69. *Envelope dérmico englobando as órbitas* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

- (0) Ausente;
- (1) Presente.

70. *Epiderme* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

- (0) Rígida;
- (1) Delgada.

71. *Raios das nadadeiras* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

- (0) Livres uns dos outros;
- (1) Unidos por apenas um envelope dérmico.

72. *Extremidade das nadadeiras dorsal e anal* (CI: 1.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

- (0) Pigmentadas;
- (1) Despигmentadas.

73. *Olhos* (CI: 0.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

- (0) Separados;
- (1) Unidos.

74. *Listras secundárias* (CI: 0.000; RI: 1.000; RC: 1.000; HI: 0.000):

(0) Ausente;

(1) Presente.

3.3.1.2 Matriz de dados

Tabela 3 – Matriz de dados de 74 caracteres polarizados de 30 representantes da ordem Pleuronectiformes.

| Táxon | 1-10 | 11-20 | 21-30 | 31-40 | 41-50 | 51-60 | 61-70 | 71-74 |
|----------------------------------|-------------|------------|-------------|------------|------------|------------|-------------|-------|
| <i>Achirus achirus</i> | 1?111????1 | 11110011?1 | 1??0????010 | 0010?0000? | ?1100000?? | ?000000000 | 0?0000?0000 | 000- |
| <i>Achirus</i> sp1 | 1?1?1????1 | 11110011?1 | 1??0?????10 | 0110?0010? | ?1110000?? | ?000000000 | 0?0000?0000 | 000- |
| <i>Achirus</i> sp2 | 1?1?1????1 | 11110011?1 | 1??0?????10 | 0110?0010? | ?1101000?? | ?000000000 | 0?0000?0000 | 000- |
| <i>Achirus declivis</i> | 1111111111 | 1111001111 | 1100000010 | 1100000000 | 01100100?? | 0000000000 | 00000010000 | 000- |
| <i>Achirus scutum</i> | 11111111?1 | 11110011?1 | 1?00?0??10 | 1100000000 | ?1100110?? | 0000000000 | 000000?0000 | 0000 |
| <i>Achirus lineatus</i> | 1111111111 | 1111001111 | 1100000110 | 0?10000100 | 1100000001 | 0000000000 | 00000010000 | 000- |
| <i>Achirus mazatlanus</i> | 1?1?1????1 | 1?1?0011?1 | 1??0?????10 | 0110?0010? | ?110000??? | ?000000000 | 0?0000?0000 | 000- |
| <i>Apionichthys asphyxiatus</i> | 1?111?1?11 | 01?20021?1 | 11?0?00-01 | -011?00200 | ?010000101 | 11?1111100 | 0?1001?0-00 | 000- |
| <i>Apionichthys nattereri</i> | 1111111111 | 12000111 | 11?0?00-01 | -0110--200 | ?0100001?? | ?111111101 | 11000010000 | 000- |
| <i>Apionichthys dumerili</i> | 1111111111 | 1012000111 | 11?0?00-01 | -11100200 | ?0100001?0 | ?011111100 | 00111010000 | 000- |
| <i>Apionichthys finis</i> | 1111111111 | 1012000111 | 11?0?00-01 | -10000200 | 10000110 | 1111111110 | 00000010000 | 000- |
| <i>Apionichthys rosai</i> | 1?111?1?11 | ?1?20021?1 | 10?0?00-01 | -11100200 | ?010000110 | ?111111100 | 00011100?00 | 000- |
| <i>Gymnachirus nudus</i> | 111111101- | 1111011111 | 1010000-00 | -1-0100000 | 0000001110 | 1-00000010 | 0000-001111 | 1110 |
| <i>Gymnachirus melas</i> | 1?1?1????- | 1?1?0111?1 | 1??0?????00 | -1-0?0000? | ?000001??0 | ?-00000010 | 0?00-0?1111 | 1111 |
| <i>Gymnachirus texae</i> | 111111101- | 11110111?1 | 1010??0?00 | -1-0100000 | ?000001110 | 1-00000010 | 0?00-0?1111 | 1111 |
| <i>Catathyridium garmani</i> | 1?1?1????1 | 1?1?0011?1 | 1??0?????10 | 0110?00100 | ?0000000?? | 0000000000 | 0?0000?0000 | 000- |
| <i>Trinectes maculatus</i> | ??1?11????1 | 11?10001?1 | 1?11?????11 | 1100?00000 | ?010000?1? | ?000000000 | 0?0010?0000 | 000- |
| <i>Trinectes paulistanus</i> | 1111111111 | 1011000111 | 1011111211 | 0000000000 | ?0100000?? | 0000000000 | 00000010000 | 000- |
| <i>Trinectes inscriptus</i> | 1?1?11????1 | 11?10011?1 | 1?11?????10 | 0100?00000 | ?010000?01 | ?000000000 | 0?0000?0000 | 000- |
| <i>Trinectes fonsecensis</i> | 1?1?1????1 | 10?10001?1 | 1?11?????10 | 110?00100 | ?010000??? | ?000000000 | 0?0000?0000 | 000- |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> | 1111111111 | 1011000111 | 1001111211 | 11100111 | 10100000?? | 0000000000 | 00000010000 | 000- |
| <i>Trinectes affinis</i> | 1?1?1????1 | 10?10001?1 | 1??1?????11 | 1011?10000 | ?010000?01 | ?000000000 | 0?0000?0000 | 0?0- |
| <i>Trinectes lineatus</i> | ??1?1????1 | 10?1000?1 | 1??1?????11 | 00?1?01000 | ?010000??? | ?0?0000000 | 0?0000?0000 | 00?0 |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> | 1111111111 | 1111111000 | 100000100 | 100000000 | 10100000?? | 10100000?? | 000000-0000 | 000- |
| <i>Paralichthys patagonicus</i> | 0000000001 | 00000-0000 | 0010?00-00 | -100?00000 | ?-00000001 | ?000000000 | 000000-0-00 | 000- |
| <i>Paralichthys brasiliensis</i> | 0000000001 | 00000-0000 | 0010?00-00 | -100?00000 | ?-0000000? | ?000000000 | 000000-0-00 | 000- |
| <i>Syacium papilosum</i> | 0?0?0????0 | 00000-0000 | 1?10?????00 | -000?0000? | ?-00000?0? | ?000000000 | 000000?0-00 | 001- |
| <i>Bothus robsnii</i> | 0?0?0????0 | 00?00-0001 | 1??1?????00 | -001?0010? | ?-00000?0? | ?000000000 | 000000?0-00 | 000- |
| <i>Bothus ocelatus</i> | 0?0?0????0 | 00?00-0001 | 1??1?????00 | -001?0010? | ?-00000?0? | ?000000000 | 000000?0-00 | 000- |
| <i>Symphurus</i> sp. | 0?0?0-0000 | 00110-0001 | 0001?0--00 | -100?00200 | 1-00000?10 | ?0000001-0 | 001010-0-00 | 000- |

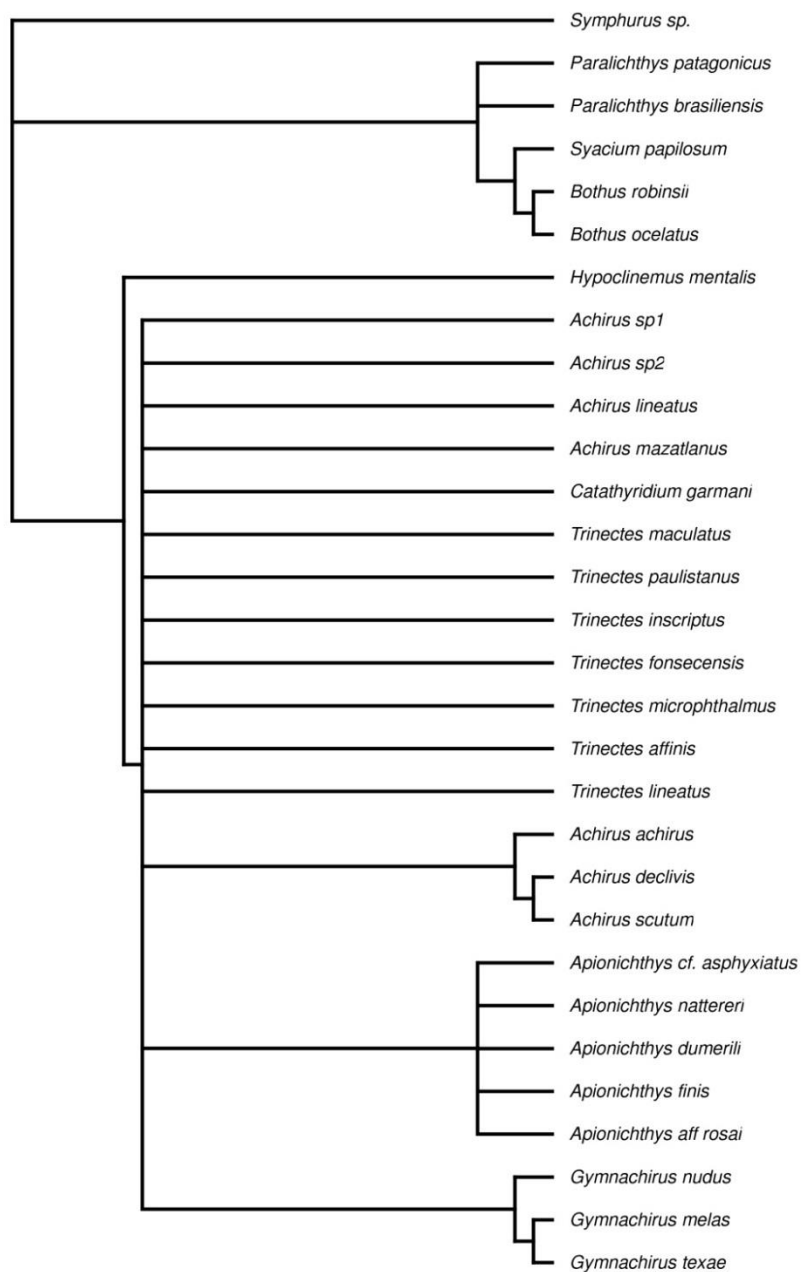
Fonte: O autor, 2015.

3.3.1.3 Relações filogenéticas

A partir da análise da matriz de dados, foram obtidas 100 árvores mais parcimoniosas, com um total de 136 passos. O índice de consistência obtido foi igual a 0.56, enquanto o índice de homoplasia verificado foi 0.44. O valor obtido para o índice de retenção foi 0.81, e o índice de consistência rescalonado registrado foi 0.48.

A árvore de consenso estrito obtida indica a monofilia da família Achiridae, com a espécie *Hypoclinemus mentalis* como grupo basal, relacionado com um clado formado por uma politomia com todas as demais espécies da família avaliadas. Dentro deste clado somente três subgrupos foram definidos. O clado formado pelas espécies do gênero *Apionichthys*, outro composto por espécies do gênero *Gymnachirus*, e o último composto por *Achirus achirus*, relacionado como *A.declivis* mais *A.scutum* (Figura 97).

Figura 97: Árvore filogenética de consenso estrito de espécies pertencentes à ordem Pleuronectiformes obtida a partir da análise de parcimônia com buscas heurísticas dos dados



Fonte: O autor, 2015.

A árvore obtida a partir do consenso de maioria, apesar de menos rígida na determinação de topologia em comparação ao consenso estrito, permite identificar relações que aparecem com mais frequência nas diferentes árvores recuperadas. A partir da topologia obtida por consenso de maioria (50%), a família Achiridae foi considerada como um grupo

monofilético com base em: presença de suspensório assimétrico (1); margem dorsal do etmoide lateral do lado cego côncava (2); presença de tecido rígido sobre lábio inferior (3); presença de constrição central no sub-opérculo (4); presença de fimbrias no lábio inferior (5); baixa influencia do frontal do lado ocular na formação da órbita (6); espinho hemal da vértebra ural 2 autógeno (7); etmoide mediano desenvolvido (8); primeiro basibrânquial perfurado (9); ausência de escamas sobre pré-opérculo do lado cego (10); presença de linhas verticais, transversais à linha lateral (11); expansão da nadadeira dorsal (12); ausência de ossos infra-orbitais (13); primeiro raio da nadadeira dorsal inserido à frente da região mandibular (14).

Entre estes caracteres, no entanto, o caráter oito não foi registrado para as espécies do gênero *Gymnachirus*. O caráter 11, por outro lado não está presente nas espécies *Apionichthys asphyxiatus*, *A.rosai* e *A.nattereri*. O caráter 12 não está presente em algumas espécies do gênero *Trinectes*. Os caracteres nove, dez e 14 foram diagnosticados também em outros grupos de Pleuronectiformes, como por exemplo as famílias Citharidae, Soleidae e Cynoglossidae (CHAPLEAU, 1993; HOSHINO, 2001).

A espécie *Hypoclinemus mentalis* foi apontada como a espécie basal da família Achiridae, indicada como um grupo monofilético com base na proeminência do dentário (15); fimbrias vestigiais no lábio inferior (16); expansão posterior das nadadeiras dorsal e anal grupo basal (17, estado 0). O clado onde estão as demais espécies analisadas pertencentes à família Achiridae é suportado pela ausência de dentes no pré-maxilar do lado ocular (18), processo ascendente do pré-maxilar achatado (19); focinho expandido (20); perfil anterior da cabeça expandido (21); ausência de perfuração do sub-opérculo (22); sete ou mais raios supracranianos (23).

Alguns destes caracteres, no entanto, foram registrados em espécies pertencentes a outros gêneros da família Achiridae. O caráter 16 está presente também em *Gymnachirus*. O caráter 17, além de estar presente em *Gymnachirus*, é compartilhado também por *Achirus* e *Catathyridium garmani*. O caráter 22, por outro lado, é compartilhado com *Achirus* e *Apionichthys* e o caráter 23 está presente *Achirus*, *C.garmani* e em *Trinectes microphthalmus*.

O clado basal, composto pelas espécies pertencentes à família Achiridae, exceto *Hypoclinemus mentalis*, é composto por espécies pertencentes ao gênero *Trinectes* (Figura 101). Este é indicado como um grupo monofilético pela presença do septo interbrânquial não perfurado (24); processo articular do maxilar do lado ocular apresentando formato afinado e longo (25); configuração Den+ (Ang+Rar) do aparato bucal inferior (26); projeção lateral do etmoide lateral do lado ocular (27); processo acessório do pré-maxilar do lado ocular em

formato de cotovelo (28); escamas presentes acima do lábio superior (29). Este último caráter, contudo, foi diagnosticado também para espécies pertencentes ao gênero *Achirus*.

O clado que separa *Trinectes inscriptus* das demais espécies foi suportado pela ausência de nadadeira peitoral no lado ocular (30). *Trinectes maculatus* foi considerado um táxon monofilético com base na presença de listras escuras transversais alargadas (31) e ausência de expansão da nadadeira dorsal (12, estado 0). No entanto, o caráter 30 foi verificado também para *Trinectes fonsecensis*, e o caráter 31, em *T.affinis*.

O clado composto pelas espécies do gênero *Trinectes*, exceto *T.inscriptus* e *T.maculatus* foi sustentado apenas pela presença do espaço interorbital maior que o diâmetro ocular (32, estado 0). Com exceção de *Trinectes paulistanus*, as demais espécies congêneres formam um grupo monofilético por apresentarem a região acima do opérculo do lado cego totalmente recoberta por escamas (33); olhos ovais (34); e estreitamento anterior do subopérculo (35). A espécie *Trinectes affinis*, por sua vez, foi considerada como um táxon monofilético pelo padrão falhado de listras transversais (36).

Casos de reversão e aparecimento em outros táxons também foram registrados para estes caracteres. O estado plesiomórfico do caráter 32 não foi registrado em *Trinectes maculatus* e *Trinectes fonsecensis* e, além disso, este foi observado também em *Apionichthys*. O caráter 33 foi verificado em *Achirus*, *Apionichthys* e *Gymnachirus*. O caráter 34, da mesma forma que o 32, foi registrado para *Apionichthys*, e não observado em *Trinectes fonsecensis*. O caráter 35, por sua vez, foi encontrado também nos gêneros *Gymnachirus* e *Apionichthys*.

A monofilia de *Trinectes lineatus* foi suportada pela presença de listras transversais alargadas e próximas uma das outras (37). O clado composto por *Trinectes microphthalmus* e *T.fonsecensis* foi suportado pela presença de formato arredondado do corpo (38). *Trinectes microphthalmus* formou um ramo distinto de *T.fonsecensis* com base na presença de fímbrias ramificadas sobre o lábio inferior (39); projeção dorsal do metapterigóide (40) e número de raios supracranianos inferior a sete (23, estado 0).

Os demais Achiridae estudados formaram um grupo monofilético com base na presença e regiões descamadas no pré-opérculo do lado ocular (33) e por apresentar o seis raios branquiostegais (41). Estes estados de caráter, no entanto, foram registrados também nos gêneros *Achirus*, *Apionichthys* e *Gymnachirus*.

O clado composto por *Achirus* e *Catathyridium garmani* foi diagnosticado como monofilético com base na presença de uma aba lateral do dentário desenvolvida (42); presença de perfuração no sub-opérculo (22); formato do corpo arredondado (38); presença de escamas acima do lábio superior (29); expansão posterior dos raios das nadadeiras dorsal e

anal (17); e menos de sete raios supracranianos (23). Não foi registrada, no entanto, a presença do estado apomórfico do caráter 42 para *Catathyridium garmani*.

No clado composto majoritariamente por espécies do gênero *Achirus* foi observada a divisão em duas linhagens distintas. Uma destas é composta por *Catathyridium garmani*, filogeneticamente relacionada com uma politomia entre as espécies *Achirus* sp1, *Achirus* sp2., *A.lineatus* e *A.mazatlanus* (Figura 98). Neste grupo, a monofilia de *Catathyridium garmani* foi suportada pela abertura ventral do septo interbranquial (43). Este caráter, contudo, foi verificado também em *Gymnachirus*. *Achirus* sp.1, por outro lado apresentou a ornamentação da nadadeira peitoral (44) como apomorfia e, *Achirus* sp.2 foi considerado um táxon monofilético pela presença cromatóforos formando um círculo sobre a superfície do lado ocular (45).

A outra linhagem verificada era formada por *Achirus achirus* como espécie irmã do clado composto por *Achirus declivis* e *A.scutum*. Seu estado monofilético foi indicado com base na presença do processo acessório em forma de cone (28, estado 0). A relação entre *Achirus declivis* e *A.scutum* foi suportada pela presença de um aprofundamento na região antero-dorsal da cabeça (46). *Achirus scutum* foi diagnosticado como uma espécie distinta de *A.declivis* pela presença do padrão de coloração listrado (47). Apesar destes resultados, a presença do estado plesiomórfico do caráter 28 não foi observado em *Achirus scutum*, e o estado apomórfico do caráter 47 foi verificado também em *Gymnachirus*.

Foi verificada uma estreita relação entre espécies dos gêneros *Achirus* e *Catathyridium garmani* com o clado composto por *Apionichthys* e *Gymnachirus* (Figura 98). Este último é suportado com base na presença do basipterígio maior que a metade ventral do cleitro (48); articulação dos supraoccipitais ultrapassando os frontais (49); ausência de processo acessório no maxilar do lado ocular (50); articulação paralela entre basipterígio e o cleitro (51).

O clado que sustenta a monofilia de *Apionichthys* foi suportado a partir da presença de escamas sobre a base da região anterior da nadadeira dorsal do lado cego (52); presença de filamentos dérmicos nos raios da nadadeira dorsal e anal (53); abertura opercular reduzida (54); primeiro raio da nadadeira pélvica inserido abaixo da sínfise mandibular (55); lábio inferior ocultado lábio superior (56); presença de concavidade após a narina (57); primeiro raio da nadadeira dorsal ultrapassando a região mandibular (14, estado 2); conexão entre as nadadeira dorsal, caudal e anal (58); ausência de perfuração do sub-opérculo (22); ausência de expansão das nadadeiras dorsal e anal (12). O estado apomórfico do caráter 52, no entanto, não foi verificado em *Apionichthys dumerili*.

Apionichthys finis foi indicada como espécie basal e sua monofilia foi suportada pela

presença de nadadeiras pélvicas unidas (59). Este estado de caráter, no entanto, também foi diagnosticado para as espécies pertencentes ao gênero *Gymnachirus*. *Apionichthys nattereri*, por outro lado, foi considerado como um táxon monofilético por apresentar manchas escuras sobre a superfície antero-dorsal da cabeça no lado cego (60); pré-maxilar uniforme em todo seu comprimento (61); e ausência de linhas transversais à linha lateral (11). Dentre estes, contudo, o estado apomórfico do caráter 59 foi observado também em *Gymnachirus*.

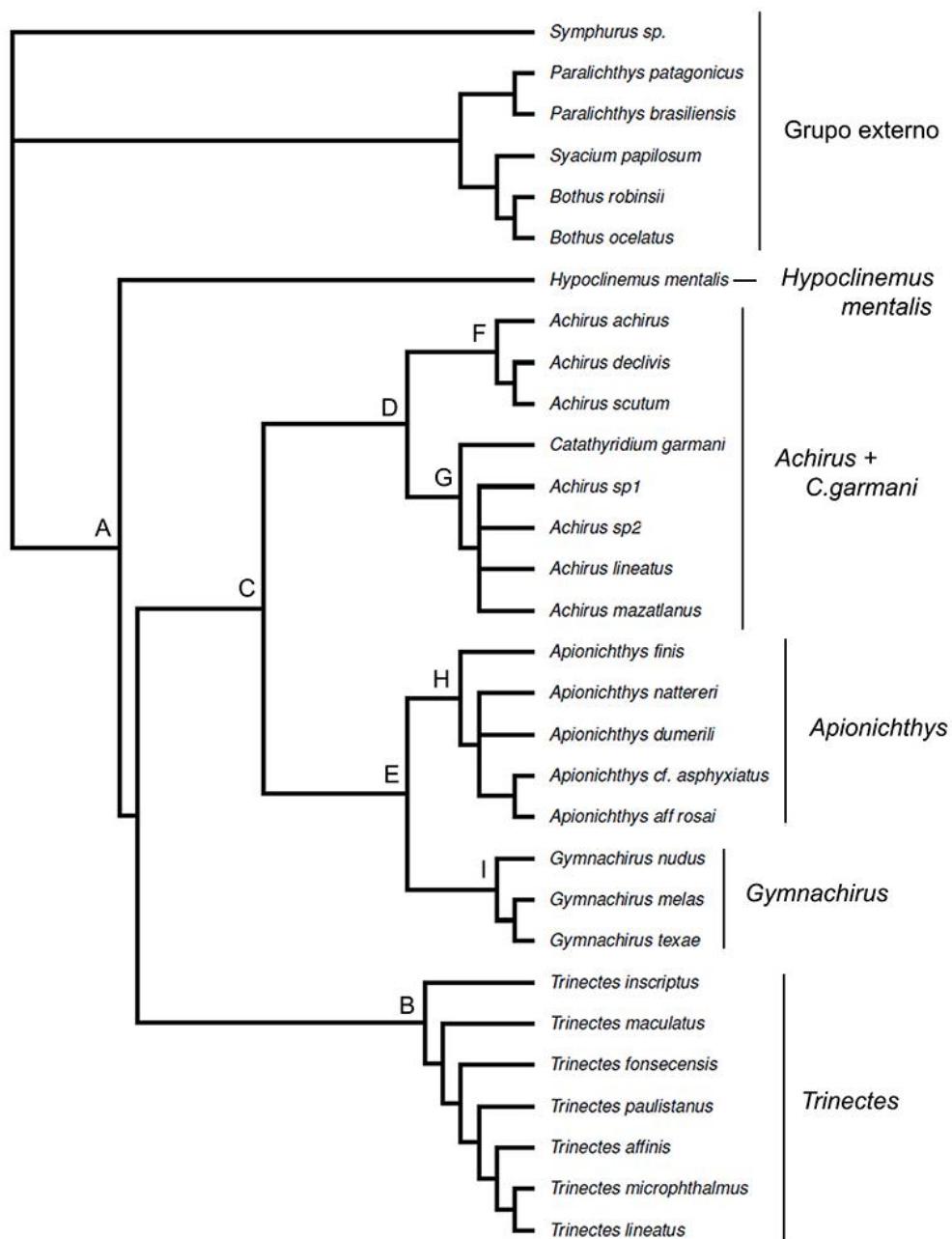
O clado estreitamente relacionado com *Apionichthys finis* é composto por uma politomia entre *Apionichthys nattereri*, *A.dumerili* e o clado formado pelas espécies *A.apshyxiatus* e *A.rosai*, a qual é suportada pelo formato da nadadeira caudal afinado (62); olhos reduzidos (63); escamas no espaço interorbital (64); e o estreitamento na região anterior do sub-opérculo (35). O estado apomórfico dos caracteres 63 e 64, no entanto, não foram observados em *Apionichthys rosai*.

A relação entre *Apionichthys asphyxiatus* e *A.rosai* foi suportada pela ausência de abertura opercular no lado ocular (65); divisão simétrica do processo ascendente do pré-maxilar do lado ocular (66); presença de linhas transversais no lado ocular (11); presença de expansão da nadadeira dorsal (12); expansão posterior da nadadeira dorsal (17).

O gênero *Gymnachirus* foi considerado monofilético por apresentar o corpo não recoberto por escamas (67); as linhas verticais em formato de perfurações (68); presença de um envelope dérmico recobrindo as órbitas (69); epiderme delgada (70); raios das nadadeiras recobertos por apenas um envelope dérmico (71); ausência de pigmentação das extremidades das nadadeiras dorsal e anal (72); olhos unidos (73); etmoide mediano reduzido a uma barra óssea (8); fímbrias vestigiais sobre o lábio inferior (16); abertura ventral do septo interbranquial (42); presença de nadadeiras pélvicas unidas (59); presença de padrão listrado (47); expansão posterior da nadadeira dorsal (38, estado 0); divisão simétrica do processo ascendente do pré-maxilar do lado ocular (66); e estreitamento anterior do sub-opérculo (35).

Entre as espécies do gênero *Gymnachirus*. *G.nudus* foi considerado o grupo basal, relacionado com clado composto por *Gymnachirus melas* e *G.texae*. Este último grupo é considerado monofilético com base na presença de listras secundárias na superfície do lado ocular (74).

Figura 98 – Árvore filogenética de consenso de maioria (50%) de espécies pertencentes à ordem Pleuronectiformes obtida a partir da análise de parcimônia com buscas heurísticas dos dados



Fonte: O autor, 2015.

3.4 Utilização de marcadores moleculares para o reconhecimento de espécies

3.4.1 Marcador molecular Citocromo c Oxidase I (Barcode)

3.4.1.1 Todas as sequências

A partir da análise de 67 sequências do marcador COI de 21 espécies distintas de Pleuronectiformes, a família Achiridae apresentou 25,9% de distância genética dos demais grupos avaliados. Foi observada uma média geral de 12,9% de distância genética entre os Achiridae, e os gêneros geneticamente mais próximos diagnosticados foram *Catathyridium* e *Gymnachirus*, com 14,1% de diferença entre as sequências. Por outro lado, os gêneros *Achirus* e *Catathyridium* foram os que apresentaram maiores distância, com 18,8% de divergências K2P entre eles (Anexo III).

O gênero *Achirus* apresentou um total de 2,3% de divergência entre sequências. As sequências de *Achirus lineatus* divergiram de *A.achirus* de 13,9% até 14,1%. Na espécie *Achirus lineatus* a divergência entre as sequências variaram de 0 até 2,7%, com a média de 1,4% (Anexo III).

As espécies do gênero *Apionichthys* apresentaram 9,5% de média de divergência entre as sequências. Entre as pertencentes à espécie *Apionichthys finis*, não foram diagnosticadas diferenças. Estas, entretanto, apresentaram uma divergência de 14,3% com a espécie *Apionichthys dumerili* (Anexo III).

A espécie *Catathyridium jenynsii* apresentou a média de 0,1% de distância genética entre sequências. Algumas destas foram diagnosticadas como semelhantes, enquanto outras variaram apenas 0,2% (Anexo III).

As sequências da espécie *Gymnachirus nudus* variaram 0,2% (Anexo III).

A espécie *Hypoclinemus mentalis* apresentou um total de 0,8% de divergência entre sequências, apresentando desde sequências semelhantes, até divergências de até 1,3% (Anexo III).

O gênero *Trinectes* apresentou um total de 14,8% de divergência entre sequências. Entre as espécies, as distâncias divergiram 19,6% entre *T.maculatus* e *T.microphthalmus*; 9,7% entre *T.maculatus* e *T.paulistanus*; e 13,3% entre *T.paulistanus* e *T.microphthalmus*. Entre as sequências da mesma espécie, *T.paulistanus* (ACMT016-14 e ACMT018-14; PNT.UERJ.360 e PNT.UERJ.367) se apresentaram geneticamente semelhantes. Entre sequências de espécies distintas, *T.maculatus* (BNAFA462-08) e *T.paulistanus* (ACMT017-

14) foram diagnosticadas como as mais próximas, com 9,3% de divergência. As sequências que mais divergiram das demais foram de *Trinectes microphthalmus* (PNT.UERJ.361 e PNT.UERJ.362), alcançando um desvio de até 19,7% com *T.maculatus*. (BNAF021-08 e FCCA071-09; Anexo III).

No dendograma obtido a partir da análise de *Neighbor joining* do marcador molecular COI, foi verificado o reconhecimento da família Achiridae e, dentre as espécies analisadas, foram reconhecidas *Apionichthys finis*, *Catathyridium jenynsii*, *Gymnachirus nudus*, *Trinectes microphthalmus* e *T.maculatus* (Figura 99). Informações sobre reconhecimento das espécies *Achirus achirus*, *Apionichthys dumerili* e *Trinectes inscriptus* não foram evidenciadas, pois foi recuperada apenas uma sequência para cada táxon.

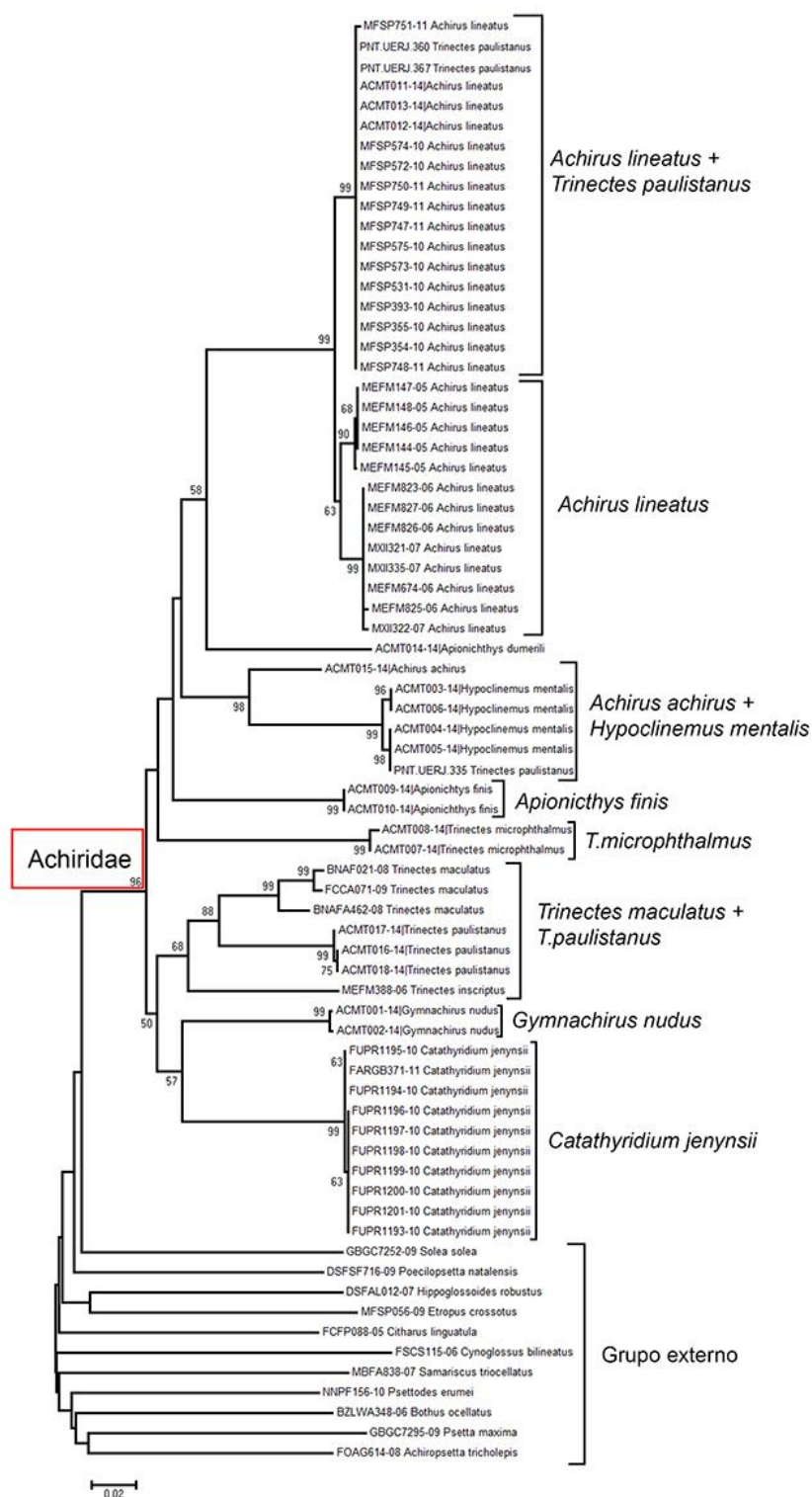
As espécies *Achirus lineatus* e *Trinectes paulistanus*, por outro lado, não foram reconhecidas, pois foi diagnosticada a presença de sequências previamente identificadas como *Trinectes paulistanus* (PNT.UERJ.360 e PNT.UERJ.367), dentro do grupo formado por membros da espécie *Achirus lineatus* (Figura 99). As demais sequências pertencentes à *T.paulistanus*, no entanto, foram diagnosticadas como geneticamente mais próximas das espécies congêneres *T.maculatus* e *T.inscriptus*.

Além destas incongruências obtidas, o não reconhecimento do gênero *Trinectes* foi reforçado com a presença de sequências da espécie *Trinectes microphthalmus* não agrupada às demais sequências do gênero *Trinectes* e a presença do exemplar da espécie *T.paulistanus* PNT.UERJ.355 em conjunto com representantes de *Hypoclinemus mentalis* (Figura 99).

O não reconhecimento do gênero *Achirus* foi evidenciado também a partir da diagnose da espécie *Achirus lineatus* como geneticamente mais semelhante à *Apionichthys dumerili*. (Figura 99). *Achirus achirus*, por sua vez, apresentou maior afinidade com *Hypoclinemus mentalis* e a sequência PNT.UERJ.355 (*Trinectes paulistanus*).

As espécies *Catathyridium jenynsii* e *Gymnachirus nudus*, além de serem satisfatoriamente reconhecidas, formaram um grupo geneticamente próximo às espécies do gênero *Trinectes*. Adicionalmente, em *C.jenynsii* foi verificada a presença de um subgrupo formado pelas sequências FUPR1193-10, FUPR1196-10, FUPR1197-10, FUPR1198-10, FUPR1199-10, FUPR1200-10 (Figura 99).

Figura 99– Dendograma exibindo a relação de similaridade entre os Pleuronectiformes a partir da análise de *Neighbor joining* de 72 seqüências do gene COI



Legenda: A análise de *bootstrap* foi realizada a partir de 10000 réplicas. O valor de *bootstrap* obtido encontra-se próximo aos respectivos nós (valores menores que 50% foram omitidos).

Fonte: O autor, 2015.

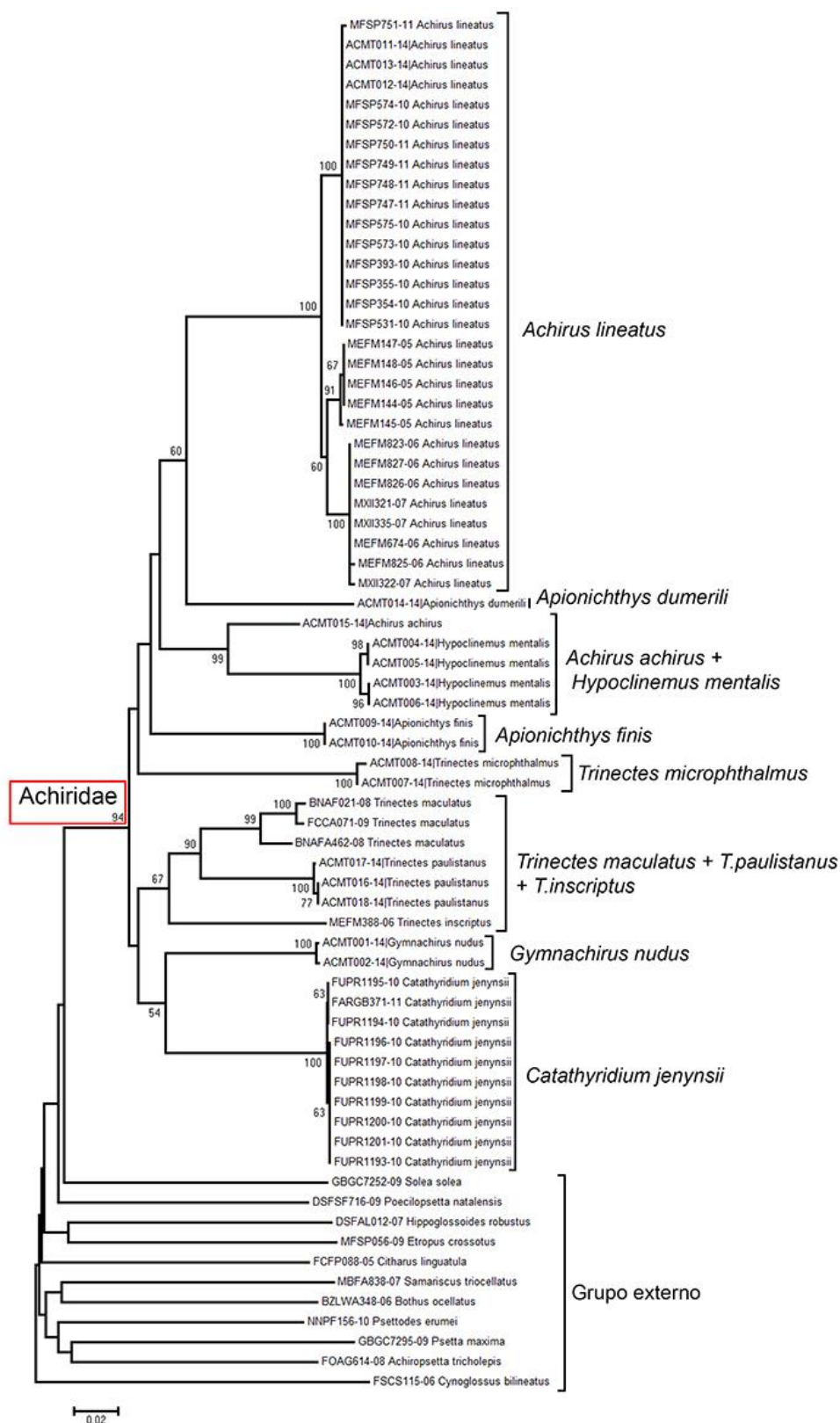
3.4.1.2 Sequências congruentes

Nesta análise, foi verificada uma média geral de 12,7% de distância genética entre os Achiridae avaliados. Os subgrupos geneticamente mais próximos foram *Catathyridium* e *Gymnachirus*, com 14,2% de diferença entre as sequências. Por outro lado, os gêneros *Trinectes* e *Hypoclinemus* foram os que apresentaram maiores distâncias, com 19,8% de divergências entre eles (Anexo IV).

O gênero *Trinectes* apresentou um total de 12,4% de divergência entre sequências. Entre as espécies, as distâncias divergiram 19,6% entre *T.maculatus* e *T.microphthalmus*; 9,7% entre *T.maculatus* e *T.paulistanus*; e 13,3% entre *T.paulistanus* e *T.microphthalmus*. Entre as sequências da mesma espécie, as amostras ACMT016-14 e ACMT018-14 (*T.paulistanus*) se apresentaram geneticamente semelhantes. Entre sequências de espécies distintas, *T.maculatus* (BNAFA462-08) e *T.paulistanus* (ACMT017-14) foram diagnosticadas como as mais próximas, com 9,2% de divergência. As sequências que mais divergiram das demais foram *Trinectes microphthalmus* (PNT.UERJ.361 e PNT.UERJ.362), alcançando um desvio de até 19,8% com *T.maculatus*. (BNAF021-08 e FCCA071-09; Anexo IV).

As diferenças que residem no dendograma obtido a partir destas sequências é o reconhecimento das espécies *Achirus lineatus* e *Hypoclinemus mentalis*, os demais resultados são semelhantes aos obtidos com todas as sequências recuperadas. Nesta topologia, foram verificados dois subgrupos formados por sequências da espécie *Hypoclinemus mentalis*. Um deste representado pela união das sequências ACMT003-14 e ACMT006-14, e o outro composto pelas amostras ACMT004-14 e ACMT005-14 (Figura 100).

Figura 100 – Dendograma exibindo a relação de similaridade entre os Pleuronectiformes a partir da análise de *Neighbor joining* de 69 seqüências do gene COI



Legenda: A análise de *bootstrap* foi realizada a partir de 10000 réplicas. O valor de *bootstrap* obtido encontra-se próximo aos respectivos nós (valores menores que 50% foram omitidos).

Fonte: O autor, 2015.

3.4.2 Marcador molecular 16SrRNA

3.4.2.1 Todas as sequências

A partir da análise de 50 sequências do marcador 16SrRNA de 30 espécies distintas, a família Achiridae apresentou 17,4% de distância genética K2P em comparação com os demais Pleuronectiformes avaliados. Foi observada uma média geral de 7,8% de distância genética entre as sequências de Achiridae estudadas. Os subgrupos geneticamente mais próximos diagnosticados foram *Achirus* e *Trinectes*, com 7,2% de diferença entre as sequências. Por outro lado, os gêneros *Apionichthys* e *Catathyridium* foram os que apresentaram maiores distância, com 13,5% de divergência entre eles (Anexo V).

O gênero *Achirus* apresentou um total de 3,6% de divergência entre sequências. Entre as espécies *A.achirus* e *A.declivis* as distâncias variaram 0,3%; *A.achirus* e *A.lineatus* 4,5%; e *A.declivis* e *A.lineatus* 4,8%. Entre as sequências da mesma espécie, GEA.ICT.01695 e GEA.ICT.1696 (*A.achirus*) se apresentaram geneticamente semelhantes. Entre sequências de espécies distintas, *A.achirus* (GEA.ICT.01695 e GEA.ICT.1696) e *A.declivis* (PNT.UERJ.336) foram diagnosticadas como as mais próximas, com apenas 0,2% de divergência. A sequência obtida mais divergente foi *A.declivis* (AY998021), alcançado um desvio de até 8,1% com *A.achirus* (GEA.ICT.01695 e GEA.ICT.1696; Anexo V).

O gênero *Trinectes* apresentou um total de 7,6% de distância K2P entre sequências, esta variando 12% entre as espécies *T.maculatus* e *T.microphthalmus*; 5,8% entre *T.maculatus* e *T.paulistanus*; e 12,3% entre *T.paulistanus* e *T.microphthalmus*. Sequências das espécies *Trinectes microphthalmus* (PNT.UERJ.361 e PNT.UERJ.362), *T.paulistanus* (AY359672 e AY998030; GEA.ICT.01711 e GEA.ICT.01710; PNT.UERJ.367 e PNT.UERJ.334) se apresentaram geneticamente semelhantes. Entre sequências de espécies distintas, *T.maculatus* (AY430244) e *T.paulistanus* (GEA.ICT.01710 e GEA.ICT.01711) foram diagnosticadas como as mais próximas, com 4,2% de divergência. As sequências que mais divergiram das demais foram *Trinectes microphthalmus* (PNT.UERJ.361 e PNT.UERJ.362), alcançando um desvio de até 13,2% com *T.paulistanus* (PNT.UERJ.360; Anexo V).

A espécie *Hypoclinemus mentalis* apresentou um total de 1,0% de divergência K2P entre sequências, esta variando 0,2% entre as sequências PNT.UERJ.376 e PNT.UERJ.380 e 0,4% entre PNT.UERJ.377 e PNT.UERJ.379. As amostras que apresentaram maior divergência foram AY998023 e PNT.UERJ.380, com 1,6% de distância entre as sequências (Anexo V).

Entre as espécies dos gêneros *Apionichthys* e *Gymnachirus* foram encontradas divergências de 2,5% entre as sequências de *Apionichthys dumerili* (Anexo V) e 0,3% em *Gymnachirus nudus* (Anexo V).

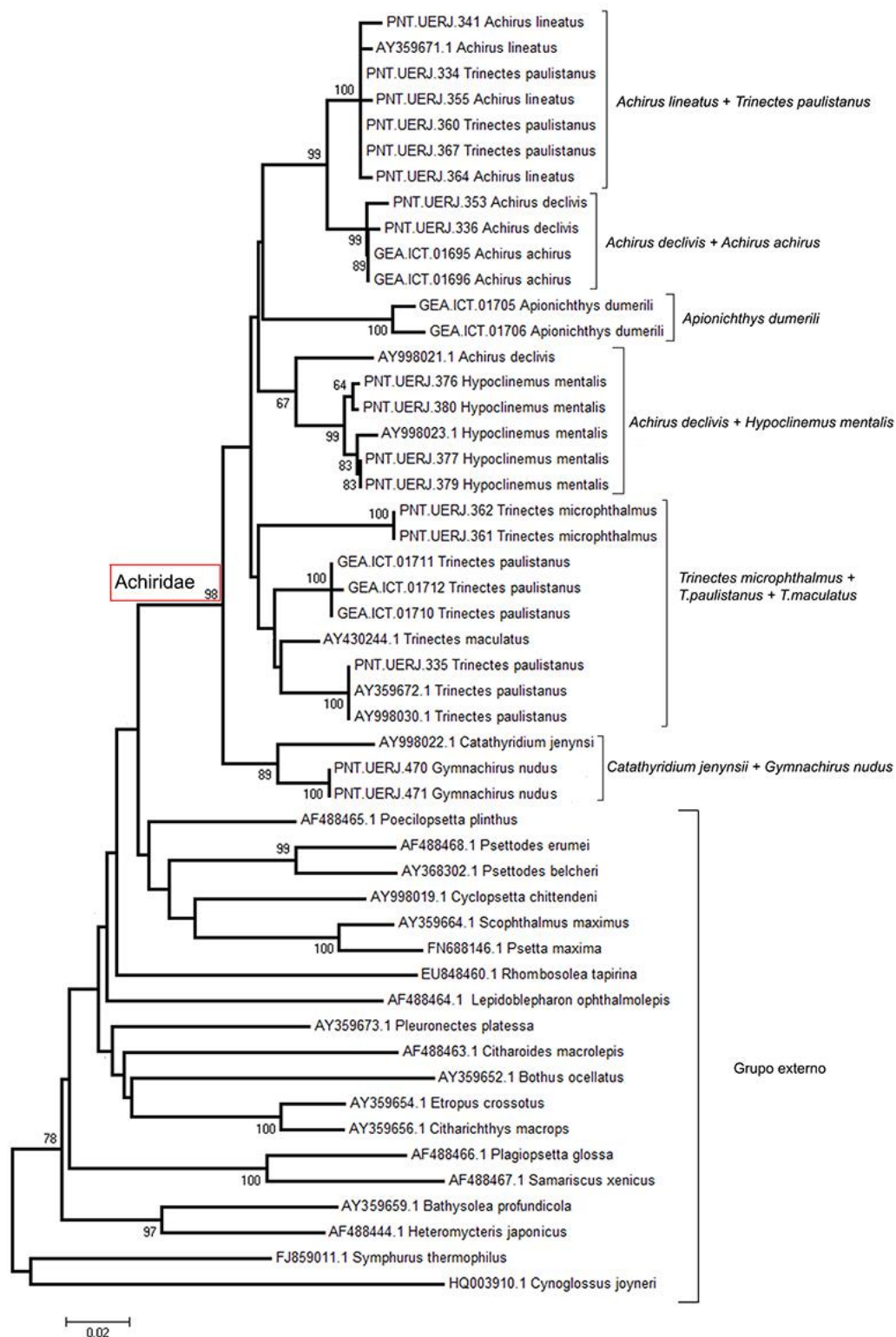
A partir do dendograma obtido com as análises das sequências recuperadas para o marcador 16SrRNA, foi corroborado o reconhecimento da família Achiridae como um grupo de Pleuronectiformes distinto (Figura 101). Em relação aos subgrupos, foram reconhecidas as espécies *Achirus achirus*, *Apionichthys dumerili*, *Hypoclinemus mentalis*, *Trinectes microphthalmus* e *Gymnachirus nudus*. Poucas informações acerca do reconhecimento das espécies *Trinectes maculatus* e *Catathyridium jenynsii* foram obtidas a partir deste marcador, pois apenas uma sequência de cada espécie foi recuperada.

No gênero *Achirus*, somente *A.achirus* foi reconhecida. A espécie *A.declivis* não foi reconhecida com a utilização deste marcador, pois uma das sequências avaliadas (AY899021.1) se apresentou mais relacionada com *Hypoclinemus mentalis* do que com as demais da própria espécie, as quais foram verificadas uma estreita relação de similaridade genética com *A.achirus*. Além de *A.declivis*, *A.lineatus* também não foi reconhecida, pois, da mesma forma que foi registrado para o marcador COI, algumas sequências da espécie *Trinectes paulistanus* foram registradas no mesmo grupo (Figura 101).

As demais sequências pertencentes à *Trinectes paulistanus* estavam agrupadas com seus congêneres, entretanto, não formaram um grupo homogêneo. As sequências provenientes da região sudeste do Brasil, formaram um grupo distinto das sequências de espécies distribuídas na região Norte (Figura 101).

Assim como registrado para o marcador molecular COI, nesta análise foi diagnosticado o reconhecimento de *Apionichthys dumerili* e sua relação com espécies do gênero *Achirus*. Além disso; também foram reconhecidas a espécie *Hypoclinemus mentalis* e seus respectivos subgrupos, e a relação de proximidade entre *Catathyridium jenynsii* com *Gymnachirus nudus* (Figura 101).

Figura 101 – Dendograma exibindo a relação de similaridade entre os Pleuronectiformes, obtidas a partir da análise de *Neighbor joining* de 50 seqüências do gene 16SrRNA



Legenda: A análise de *bootstrap* foi realizada a partir de 10000 réplicas. O valor de *bootstrap* obtido encontra-se próximo aos respectivos nós (valores menores que 50% foram omitidos).
Fonte: O autor, 2015.

3.4.2.2 Sequências congruentes

Removendo da análise as sequências que foram incongruentes com o conhecimento atual da família Achiridae, foi verificada uma média geral de divergência genética entre as sequências de 9,5% e uma distância de 23,5% de divergência entre os demais Pleuronectiformes avaliados (Anexo VI).

Neste banco de dados, os gêneros mais próximos diagnosticados foram *Catathyridium* e *Gymnachirus*, com 8,5% de divergência, seguido por *Achirus* e *Hypoclinemus*, com 9,3%. Os gêneros mais distantes encontrados foram *Apionichthys* e *Catathyridium*, com divergência de 16,9% (Anexo VI).

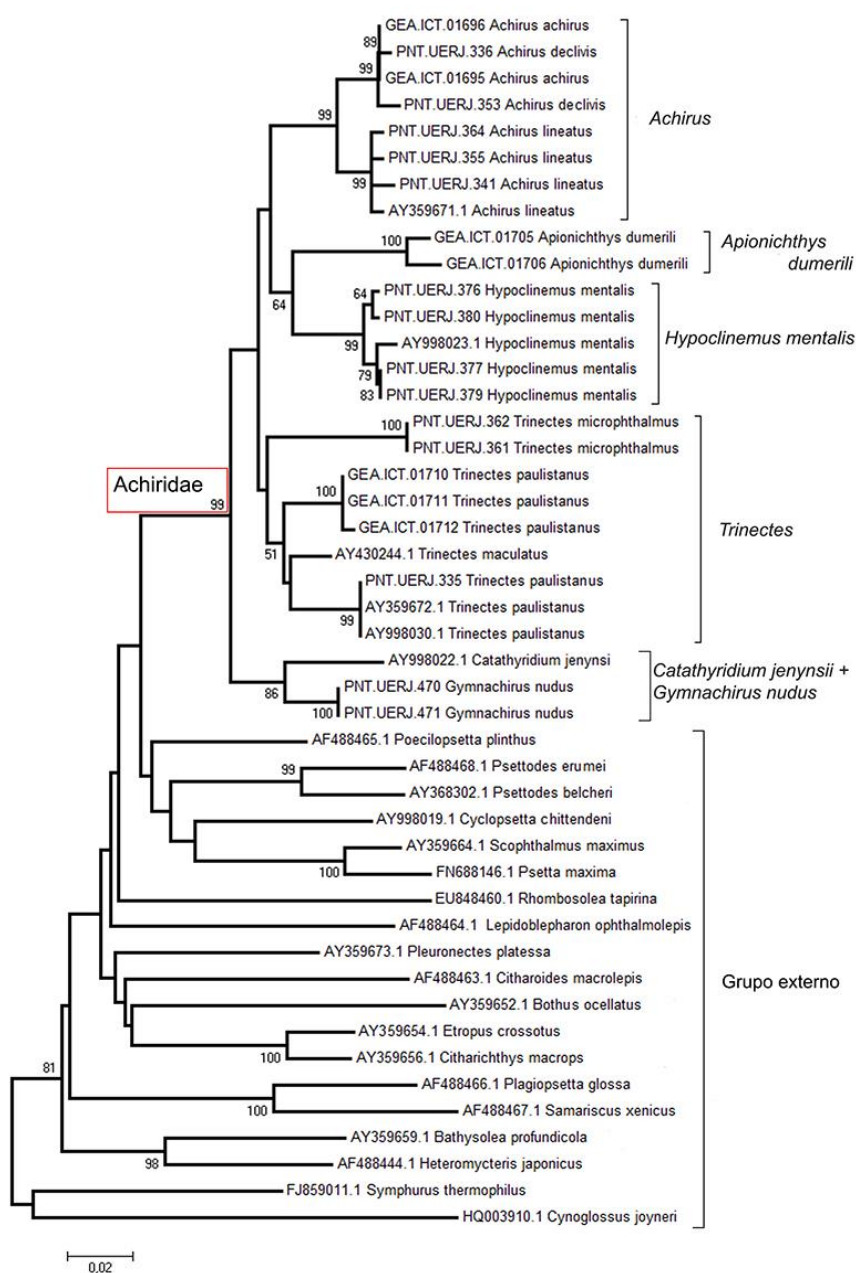
O gênero *Achirus* apresentou um total de 2,6% de divergência entre sequências, variando 0,3% entre as espécies *A.achirus* e *A.declivis*; 4,0% entre *A.achirus* e *A.lineatus*; e 4,3% entre *A.declivis* e *A.lineatus*. Entre as sequências da mesma espécie, *A.achirus* (GEA.ICT.01695 e GEA.ICT.1696) se apresentaram geneticamente semelhantes. Entre espécies distintas, *A.achirus* (GEA.ICT.01695 e GEA.ICT.1696) e *A.declivis* (PNT.UERJ.336) foram diagnosticadas como as mais próximas, com 0,2% de divergência. Os pares de sequências mais divergentes obtidos (PNT.UERJ.355 e PNT.UERJ.353; PNT.UERJ.353 e PNT.UERJ.341; PNT.UERJ.353 e AY359671) alcançaram 4,4% de distância (Anexo VI).

O gênero *Trinectes* apresentou um total de 6,4% de divergência entre sequências, com desvio de 11,7% entre as espécies *T.maculatus* e *T.microphthalmus*; 12,1% entre *T.paulistanus* e *T.microphthalmus*; e 4,2% entre *T.maculatus* e *T.paulistanus*. Entre as sequências, *Trinectes microphthalmus* (PNT.UERJ.361 e PNT.UERJ.362), *T.paulistanus* (AY359672 e AY998030; GEA.ICT.01711 e GEA.ICT.01710; PNT.UERJ.367 e PNT.UERJ.334) se apresentaram geneticamente semelhantes. Entre sequências de espécies distintas, *T.maculatus* (AY430244) e *T.paulistanus* (GEA.ICT.01710 e GEA.ICT.01711) foram diagnosticadas como as mais próximas, com 4,0% de divergência. As sequências que mais divergiram das demais foram *Trinectes microphthalmus* (PNT.UERJ.361 e PNT.UERJ.362), alcançando um desvio de até 12,1% com *T.paulistanus* (PNT.UERJ.360; Anexo VI).

Nas demais sequências não foram verificadas alterações de valores. No dendograma obtido a partir das análises das distâncias K2P somente entre as sequências 16SrRNA congruentes, além da família Achiridae, nesta análise, os gêneros *Achirus* e *Trinectes* também foram reconhecidos (Figura 102). No entanto, as sequências da espécie *Trinectes paulistanus* não se encontraram agrupadas em um único ramo. Os exemplares PNT.UERJ.355;

AY359672.1 e AY998030.1 foram diagnosticados como geneticamente mais semelhante à *Trinectes maculatus* (AY430244.1) em relação às demais sequências de *T.paulistanus* recuperadas (GEA.ICT.101710-12). Além destas modificações na topologia, sequências da espécie *Apionichthys dumerili*, nesta análise, foram diagnosticadas como próximas à *Hypoclinemus mentalis* (Figura 102).

Figura 102 – Dendograma exibindo a relação de similaridade entre os Pleuronectiformes a partir da análise de *Neighbor joining* de 46 sequências do gene 16SrRNA



Legenda: A análise de *bootstrap* foi realizada a partir de 10000 réplicas. O valor de *bootstrap* obtido encontra-se próximo aos respectivos nós (valores menores que 50% foram omitidos).

Fonte: O autor, 2015.

3.4.3 Filogenia molecular

3.4.3.1 16SrRNA – Máxima parcimônia

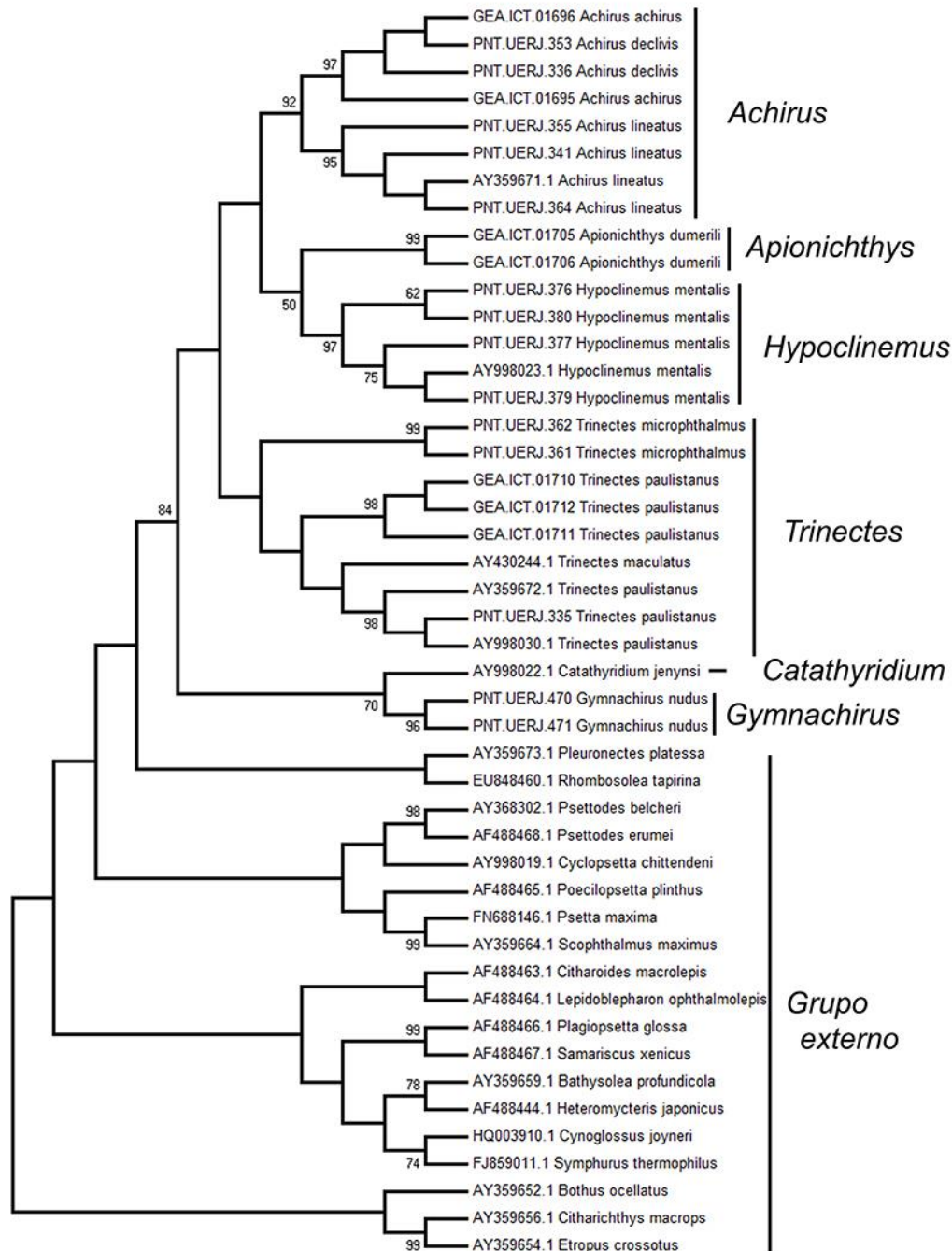
A partir da análise de máxima parcimônia do marcado molecular 16SrRNA, a família Achiridae foi diagnosticada como um grupo monofilético, com o clado composto pelas espécies *Pleuronectes platessa* (Pleuronectidae) e *Rhombosolea tapirina* (Rhombosoleidae) sendo considerado como seu grupo-irmão mais próximo (Figura 103).

Nas relações internas, o clado composto por *Gymnachirus nudus* e *Catathyridium jenkinsii* foram identificados como o grupo basal da família Achiridae, relacionado com o clado composto apenas por membros do gênero *Trinectes*, além do clado formado por membros dos gêneros *Achirus*, *Apionichthys* e *Hypoclinemus*.

Neste último clado, o gênero *Achirus* foi diagnosticado como grupo monofilético separado em duas linhagens distintas. Uma composta por sequências da espécie *A. lineatus* e a outra formada por *A. achirus* e *A. declivis*. Nesta linhagem, foi verificada sequência de *A. achirus* (GEA.ICT.01696) relacionada com membros da espécie *A. declivis* (PNT.UERJ.353), em comparação com amostras da mesma espécie (GEA.ICT.01695). Relacionado com *Achirus*, foi verificado o clado composto pelas espécies *Apionichthys dumerili* e *Hypoclinemus mentalis*.

No grupo composto apenas por membros do gênero *Trinectes*, *T. microphthalmus* foi diagnosticada como grupo monofilético basal, relacionado com o clado composto por *T. paulistanus* e *T. maculatus*. Da mesma forma que verificado no gênero *Achirus*, algumas amostras de *T. paulistanus* (PNT.UERJ.335 e AY998030.1) foram diagnosticadas como filogeneticamente mais próximas de *T. maculatus* (AY430244.1) em relação às demais sequências da mesma espécie avaliada (GEA.ICT.; Figura 103). Este resultado reforça a hipótese de subestimação da diversidade do gênero *Trinectes*.

Figura 103 – Árvore filogenética consenso obtida a partir da análise de máxima parcimônia do marcador molecular 16SrRNA de espécies pertencentes à ordem Pleuronectiformes



Legenda: Os valores de *bootstrap* estão localizados próximo aos nós respectivos. Os valores menores que 50% foram omitidos.

Fonte: O autor, 2015.

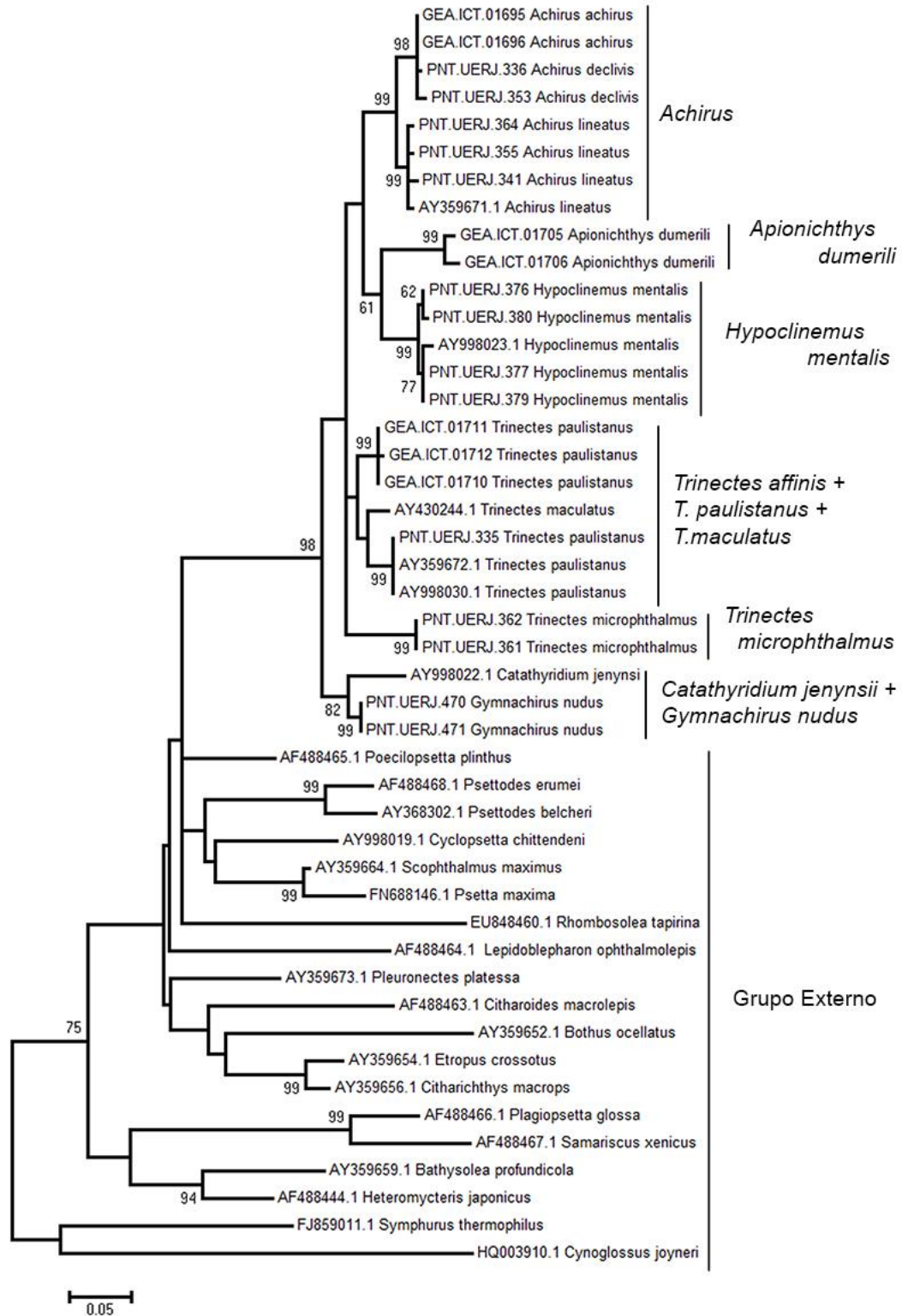
3.4.3.2 16SrRNA – Máxima verossimilhança

O modelo selecionado pelo software MEGA6 como o melhor adaptado para evidenciar as relações filogenéticas das sequências avaliadas foi *General Time Reversible* (GTR; RODRIGUEZ *et al.*, 2009) com sítios variáveis respeitando a distribuição Gamma (+G) e a presença de sítios invariáveis ao longo das sequências (+I).

A diferença presente neste tipo de análise residiram, principalmente, no grupo irmão mais próximo da família Achiridae que, neste caso foi indicado como uma politomia composta por *Poecilopsetta plinthus*, *Rhombosolea tapirina*, além do clado composto por *Psettodes belcheri*, *P.erumei*, *Cyclopsetta chittendeni*, *Scophthalmus maximus* e *Psetta maxima* (Figura 104).

Adicionalmente, nesta análise, o gênero *Trinectes* não foi considerado como um grupo monofilético, pois o clado composto pelas espécies da família Achiridae, com exceção de *Catahyridium jenynsii* e *Gymnachirus nudus*, formaram um politomia entre a espécie *Trinectes microphthalmus*, o clado formado por *Trinectes paulistanus* e *T.maculatus* e o clado com espécies pertencentes aos gênero *Achirus Apionichthys* e *Trinectes*. As demais relações diagnosticadas foram semelhantes às encontradas na análise de máxima parcimônia do marcador molecular 16SrRNA.

Figura 104 – Árvore filogenética obtida a partir da análise de máxima verossimilhança do marcador molecular 16SrRNA de espécies pertencentes à ordem Pleuronectiformes



Legenda: Os valores de *bootstrap* estão localizados próximo aos nós respectivos. Os valores menores que 50% foram omitidos.

Fonte: O autor, 2015.

3.4.3.3 COI – Máxima parcimônia

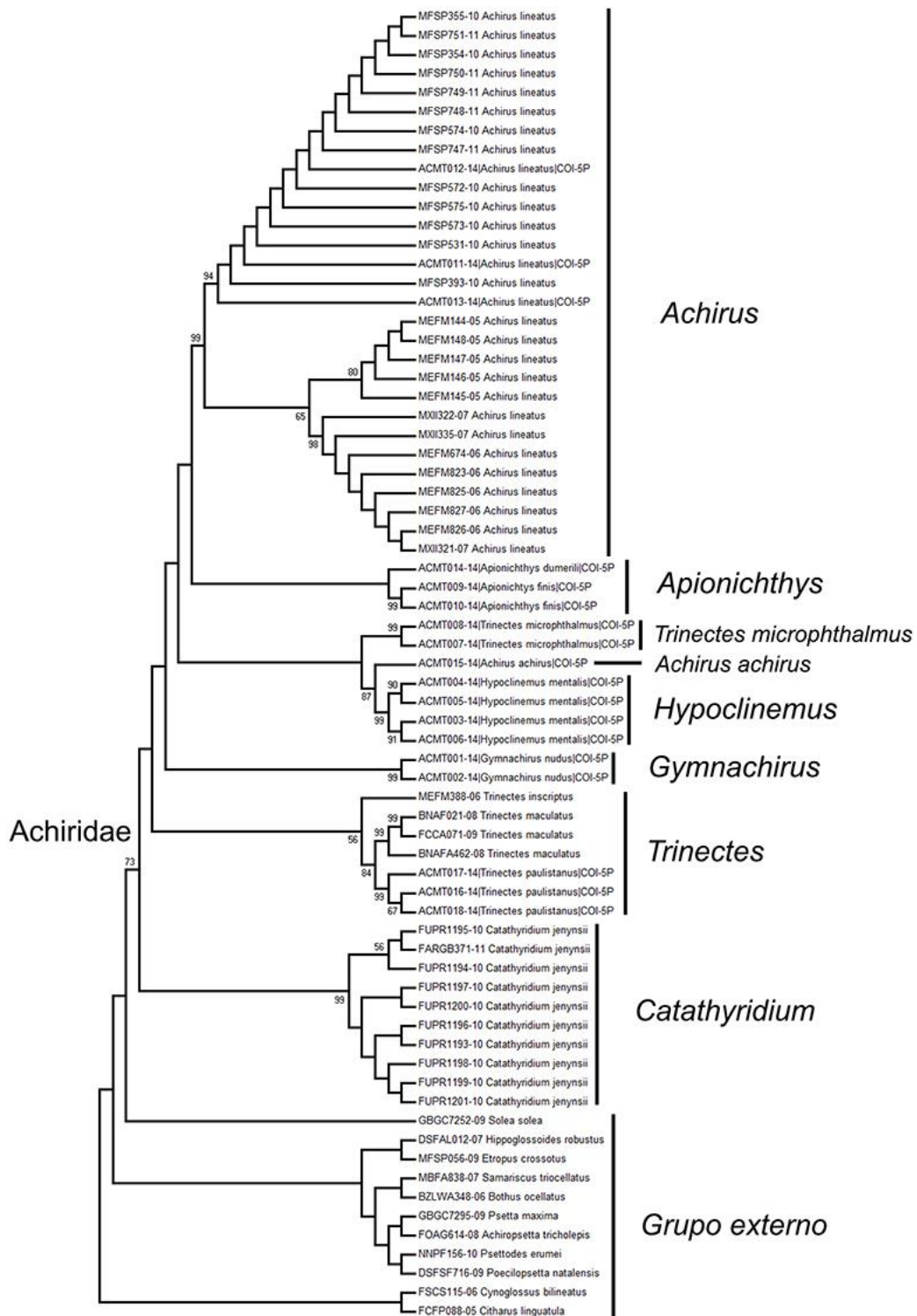
A análise obtida a partir do marcador molecular COI também corroborou a monofilia da família Achiridae, no entanto, somente a espécie *Solea solea* (Soleidae) foi diagnosticada como grupo-irmão mais próximo destes Pleuronectiformes Sul-americanos (Figura 105).

Além disto, a partir deste marcador, os gêneros *Achirus* e *Trinectes* não foram apontados como grupos monofiléticos. Sequências das espécies *Achirus lineatus*, apesar de apresentarem uma ancestralidade comum, foram apontadas como grupo-irmão do clado composto por espécies do gênero *Apionichthys*. A única sequência recuperada da espécie *Achirus achirus* foi verificada como filogeneticamente mais próxima do clado composto por *Hypoclinemus mentalis*.

No gênero *Trinectes*, apesar da identificação da relação basal de *T.inscriptus* com as espécies *T.maculatus* e *T.paulistanus*, as sequências recuperadas da espécie *T.microphthalmus* foram diagnosticadas como filogeneticamente mais próxima das espécies *Achirus achirus* e *Hypoclinemus mentalis*.

Diferente do que encontrado no marcador molecular 16SrRNA, a análise filogenética a partir do marcador molecular COI verificou uma estreita relação entre a espécie *Gymnachirus nudus* com o clado composto por *Trinectes microphthalmus*, *Hypoclinemus mentalis*, *Achirus achirus*, *Apionichthys* e *Achirus lineatus*. A espécie *Catathyridium jenynsii*, por sua vez, foi diagnosticada como grupo monofilético, apresentado uma relação basal com os demais membros da família Achiridae verificados (Figura 105).

Figura 105 – Árvore filogenética consenso obtida a partir da análise de máxima parcimônia do marcador molecular COI de espécies pertencentes à ordem Pleuronectiformes



Legenda: Os valores de *bootstrap* estão localizados próximo aos nós respectivos. Os valores menores que 50% foram omitidos.

Fonte: O autor, 2015.

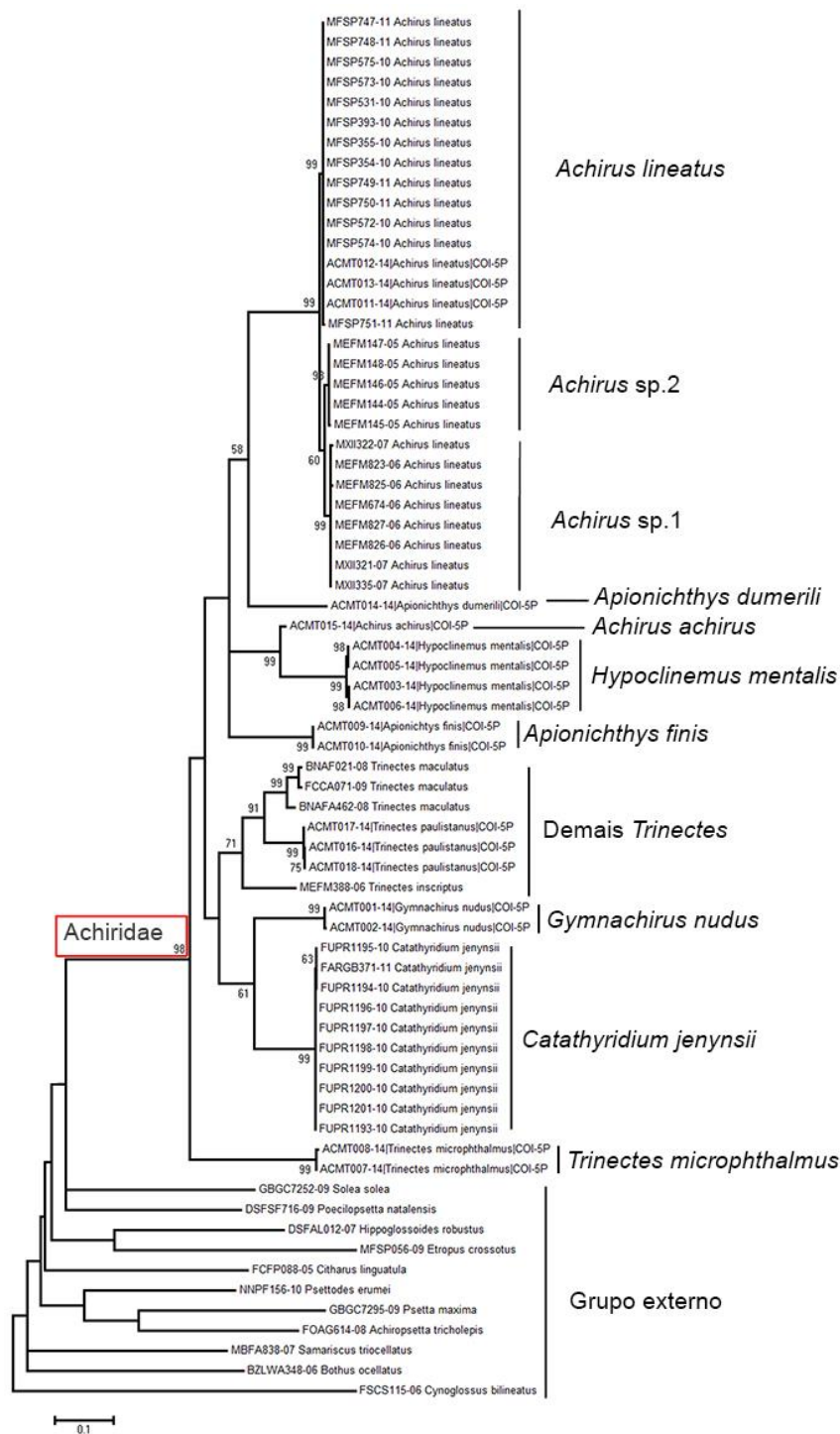
3.4.3.4 COI – Máxima verossimilhança

O modelo selecionado neste marcador foi semelhante ao encontrado em 16SrRNA (GTR+G+I). Diferente do que encontrado na análise de máxima parcimônia do marcador molecular COI, a partir da utilização do método de máxima verossimilhança, o grupo irmão mais próximo verificado para os Achiridae é uma politomia entre as espécies *Solea solea* e *Poecilopsetta natalensis*.

Além disso, a espécie *Trinectes microphthalmus* foi diagnosticada como grupo basal da família Achiridae. No gênero *Achirus*, *A. lineatus* foi observada como relacionada com *Apionichthys dumerili*, enquanto *Achirus achirus* foi diagnosticada como filogeneticamente mais próxima de *Hypoclinemus mentalis* (Figura 106).

Com exceção de *Trinectes microphthalmus*, as demais espécies do gênero *Trinectes* formam um clado com o grupo composto por sequências das espécies *Gymnachirus nudus* e *Catathyridium jenynsii*. As demais espécies analisadas, nesta topologia, formaram uma politomia entre *Apionichthys finis*, o clado composto por *Achirus achirus* e *Hypoclinemus*, e o clado representado por *Apionichthys dumerili* e *Achirus lineatus* (Figura 106).

Figura 106 – Árvore filogenética obtida a partir da análise de máxima verossimilhança do marcador molecular COI de espécies pertencentes à ordem Pleuronectiformes



Legenda: O quadrado vermelho evidencia a monofilia da família Achiridae; os valores de *bootstrap* estão localizados próximo aos nós respectivos; valores menores que 50% foram omitidos.

Fonte: O autor, 2015.

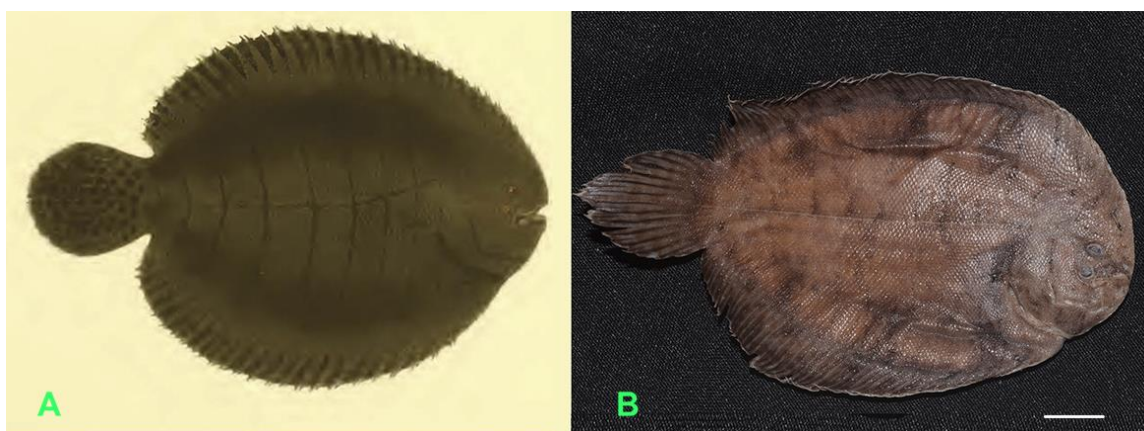
4 DISCUSSÃO

4.1 Reavaliando a taxonomia de espécies pertencentes à família Achiridae

Como podemos observar, dúvidas perduram até hoje sobre a taxonomia da família Achiridae, principalmente sobre os gêneros *Achirus* e *Trinectes*. Seguindo as normas do código de nomenclatura zoológica, verificamos que, de fato, *Achirus* é o gênero-tipo por tautonomia, pois o binômio é proveniente da espécie *Pleuronectes achirus* (LINNAEUS, 1758), a qual LACEPÉDE (1802) descreveu como *Achirus fasciatus*. Entretanto, esta última espécie não pode ser considerada como espécie-tipo do gênero *Achirus*, visto que atualmente *Achirus fasciatus* é considerada sinônimo de *Trinectes maculatus*, representante, e espécie-tipo, de um gênero distinto da família Achiridae (*Trinectes*).

A partir deste estudo, podemos considerar que, da mesma forma que o gênero-tipo da família Achiridae, a espécie *Achirus achirus* deve ser tratada, por tautonomia absoluta, como a espécie-tipo do gênero *Achirus*. Contudo, o binômio *Achirus achirus* deve ser referente a espécie *Monochirus maculipennis*, originalmente descrita por SPIX & AGASSIZ (1829), pois esta se assemelha com os espécimes atualmente reconhecidos como *A.achirus* pela presença de nadadeiras no lado ocular e pelo padrão de pigmentação (Figura 107). Além disso, como citado anteriormente, *Pleuronectes achirus* (LINNAEUS, 1758) é atualmente sinônimo de *Trinectes maculatus* (BLOCH & SCHNEIDER, 1801).

Figura 107 – Comparação entre o desenho da espécie *Monochirus maculipennis* e fotografia de *Achirus achirus*



Legenda: (A) – desenho da espécie *Monochirus maculipennis*; (B) – fotografia de *Achirus achirus* (MPEG 5110). A escala indica 10mm.

Fonte: (A) adaptado de SPIX & AGASSIZ (1829); (B) O autor, 2015.

Seguindo o mesmo raciocínio, a espécie *Achirus lineatus*, atualmente tratada como sinônimo sênior de *Pleuronectes lineatus* (LINNAEUS, 1758; 1766), dever ser referente à descrição de *Monochirus lineatus*, realizada por QUOY & GAIMARD (1824), pois esta apresenta um exemplar de corpo arredondado, com nadadeiras peitorais no lado ocular e um padrão de coloração pardo com pequenos cromatóforos arredondados espalhados pelo corpo e pelas nadadeiras ímpares, assim como foi verificado nos exemplares diagnosticados como *Achirus lineatus* atualmente.

Além disso, ao observar o holótipo de *Pleuronectes lineatus* (LINNAEUS, 1766) podemos verificar que este não se assemelha ao que se conhece como *Achirus lineatus* atualmente (Figura 108). Este exemplar não possui nadadeiras peitorais, apresenta a corpo ligeiramente mais alongado, olhos menores e arredondados. Estas características sugerem a inclusão deste exemplar no gênero *Trinectes*, assim como foi determinado anteriormente por JORDAN & EVERMAN (1898a e b) e JORDAN (1923) ao considerar este exemplar como sinônimo de *Trinectes maculatus*.

Figura 108 – Comparação entre as espécies *Pleuronectes lineatus* e *Achirus lineatus*



Legenda: (A) – *Pleuronectes lineatus*; (B) – *Achirus lineatus* (PNT.UERJ.471). As escalas indicam 10mm.
 Fonte: Fotografia (A) adaptada de *The Linnean Society of London* (linnean-online.org); (B) O autor, 2015.

Ao observar um atual espécime reconhecido como *Trinectes maculatus* verifica-se que este é consideravelmente distinto do holótipo de *Pleuronectes lineatus* descrito por LINNAEUS (1766). Este exemplar apresenta diversas listras transversais formadas por cromatóforos escuros sobre o lado ocular, enquanto que em *Trinectes maculatus* estas listras são reduzidas em número e estão distantes uma das outras (Figura 109). Essas diferenças foram anteriormente observadas na espécie *Trinectes lineatus*, descrita por CHABANAUD (1930), baseadas neste exemplar. O presente trabalho corrobora as observações proposta por CHABANAUD (1930) e sugere que o binômio *Trinectes lineatus* (LINNAEUS, 1766) seja

tratado como um táxon distinto dentro da família Achiridae.

Figura 109 – Comparação entre as espécies *Trinectes maculatus* e *Pleuronectes lineatus*



Legenda: (A) – fotografia de *Trinectes maculatus* (IBUNAM.CNPE 585); (B) – fotografia de *Pleuronectes lineatus*. A escala indica 20mm.

Fonte: (A) O autor, 2015; (B) adaptada de *The Linnean Society of London* (linnean-online.org).

Em relação às demais incongruências na nomenclatura foram verificadas que o padrão de coloração e a ausência de nadadeiras peitorais encontradas em *Pleuronectes achirus* descritos por BLOCH & SCHNEIDER (1801) pode ser relacionada com um exemplar atualmente reconhecido como *Trinectes paulistanus* (MIRANDA RIBEIRO, 1915). A espécie *Pleuronectes nigricans* (BLOCH & SCHNEIDER, 1801) não deve ser considerada como sinônimo de *Achirus lineatus*, visto que *P.nigricans* é diagnosticada como uma espécie que apresenta os olhos no lado esquerdo do corpo. Este padrão de disposição dos olhos não é encontrado em nenhum representante atual da família Achiridae.

Os gêneros *Baiostoma*, *Achiropsis*, *Pnictes* e *Soleonasus*, apesar de serem sinônimos dos gêneros *Achirus* (*Baiostoma*) e *Apionichthys* (*Achiropsis*, *Pnictes* e *Soleonasus*), em alguns trabalhos recentes (e.g. NELSON, 2006; BERRA, 2010 e ESCHEMEYER, 2015) ainda são tratados como válidos. No presente trabalho, foram corroboradas as ideias propostas por MYERS (1929) e RAMOS (2003), nos quais foram encontradas evidências que não suportam *Baiostoma*, *Achiropsis*, *Pnictes* e *Soleonasus* como válidos.

4.2 Sistemática geral

4.2.1 Reconhecimento de táxons

Com os dados obtidos podemos verificar que a família Achiridae pode ser

externamente diagnosticada por serem linguados destros, alcançando até aproximadamente 25cm, que apresentam a nadadeira dorsal iniciando, ou contornando, a extremidade anterior do corpo e a nadadeira peitoral, quando presente, reduzida e localizada somente no lado ocular. No entanto, nenhuma destas características é exclusiva para a família. Já foram registrados linguados destros para as famílias Citharidae e Soleidae (RAMOS, 1998; HOSHINO, 2001). Além disso, o pequeno tamanho e os formatos das nadadeiras foram evidenciados também em exemplares da família Soleidae e Cynoglossidae (CHAPLEAU, 1993; CHANET, 1995; RAMOS, 1998).

O reconhecimento dos Achiridae como táxon distinto a partir de dados morfológicos ficou restrito às estruturas ósseas. No presente trabalho, esta família foi diagnosticada pela presença do suspensório do lado ocular menor que no lado cego, formato côncavo da margem dorsal do etmoide lateral do lado cego, primeiro basibrânquial perfurado, ausência de ossos infra-orbitais e sub-opérculo em forma de lâmina, com dois alargamentos distais e uma constrição central.

As análises de distância genética e filogenia molecular dos marcadores COI e 16SrRNA corroboraram as informações obtidas por dados morfológicos, da mesma forma que AZEVEDO *et al.* (2008), para os genes 12S e 16S, e BETANCUR *et al.* (2013; 2014), para múltiplos genes.

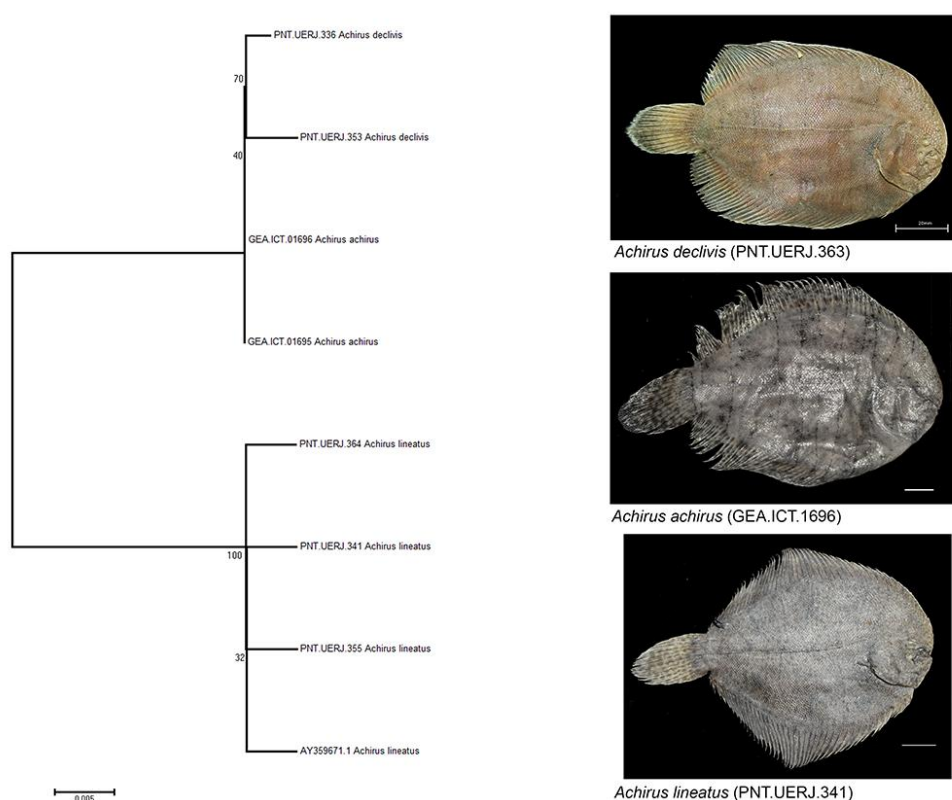
Entre os seis atuais gêneros, *Achirus* pôde ser diagnosticado pelo elevado grau de desenvolvimento da aba lateral do dentário, como mencionando anteriormente por RAMOS (1998). A partir de análises moleculares, no entanto, o reconhecimento do gênero *Achirus* foi corroborado somente a partir do marcador 16SrRNA. No gene COI a espécie *Achirus achirus* foi diagnosticada como geneticamente mais próxima das sequências pertencentes à *Hypoclinemus mentalis*, enquanto *Achirus lineatus* foi diagnosticada como mais semelhante à *Apionichthys dumerili*.

Morfologicamente a espécie *Achirus achirus* foi diagnosticada somente pelo seu padrão de coloração variando do cinza ao marrom com manchas escuras no lado ocular, concentradas principalmente na região posterior do corpo. A presença de um processo acessório do maxilar do lado ocular em formato de cone era uma característica registrada somente para esta espécie (RAMOS, 1998), contudo, no presente trabalho, foi registrada também para *Achirus declivis*.

A semelhança entre estas espécies foram observadas também a partir das análises do marcador molecular 16SrRNA (Figura 110). A proximidade genética registrada (0,2% de distância K2P) é congruente com a proposta originalmente descrita por CHABANAUD

(1940), na qual *Achirus declivis* era considerada apenas a subespécie de *Achirus achirus*. No entanto, a partir de características morfológicas, no presente trabalho, estes táxons foram considerados como espécies distintas.

Figura 110 – Dendograma exibindo a relação de similaridade entre espécies do gênero *Achirus* obtidas a partir da análise de *Neighbor joining* de oito sequências 16SrRNA (esquerda) e fotografia dos táxons correspondentes (direita)



Legenda: As escalas indicam 10mm.

Fonte: O autor, 2015.

Entre os espécimes de *chirus lineatus* onde características osteológicas puderam ser recuperadas, foi diagnosticada a redução do processo acessório no maxilar do lado ocular. Este estado de caráter não foi diagnosticado em nenhuma das outras espécies avaliadas. A partir da morfologia externa, no entanto, foram verificados padrões de colorações distintos entre exemplares localizados no México e no Brasil.

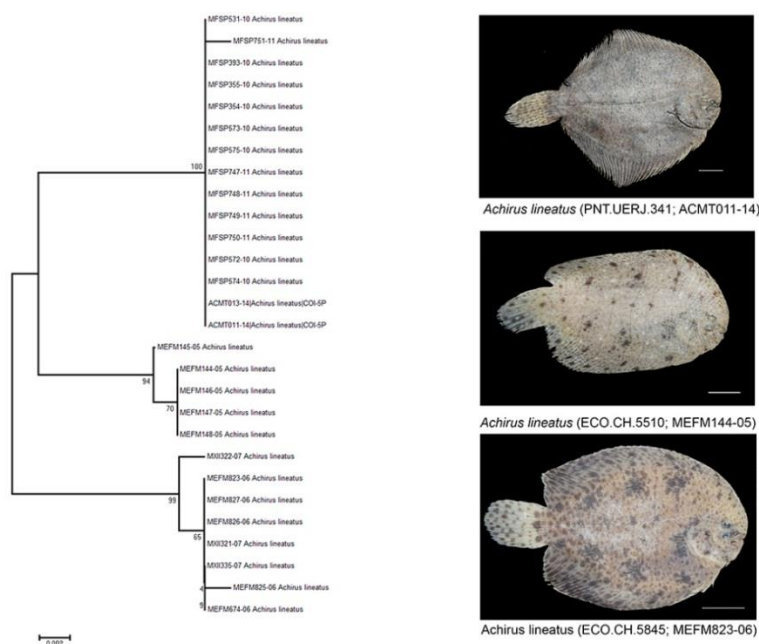
Em encostas do México foi verificado um grupo de espécimes identificados como *Achirus lineatus* que apresentavam coloração de fundo branca, recoberta por agrupamento de cromatóforos escuros com diversos tamanho, distribuídos igualmente sobre as nadadeiras, incluindo a peitoral (*Achirus* sp.1). O outro grupo, também reconhecido como *A.lineatus*, presente no México, apresentou coloração de fundo variando do marrom ao cinza, com

agrupamentos de cromatóforos e cirros formando um círculo sobre a superfície do lado ocular (*Achirus* sp.2). Os espécimes distribuídos no Brasil, por outro lado, apresentaram coloração castanha, recoberta por pequenas manchas escuras, menores que o diâmetro orbital, igualmente distribuída sobre a toda superfície corporal do lado ocular, semelhante à descrição original de *Achirus lineatus*, realizada por QUOY & GAIMARD (1824).

Analisando as sequências COI foi verificado que, além das distâncias entre sequências de exemplares distribuídos em encostas do México (VALDEZ-MORENO *et al.*, 2010), a divergência entre estes espécimes com sequências de *Achirus lineatus* distribuídos no Brasil também apresentou um valor relativamente mais alto em comparação com exemplares analisados distribuídos na mesma localidade.

A partir do dendograma obtido, foi corroborada a validade de *Achirus lineatus* e, além disso, foi verificada a presença de três grupos distintos dentro desta espécie. Dois destes são compostos por espécies do México (*Achirus* sp.1. e *Achirus* sp.2), como anteriormente verificado em trabalhos anteriores (VÁLDEZ-MORENO *et al.*, 2010), enquanto o outro é composto por apenas espécies distribuídas na região Sudeste do Brasil (*Achirus lineatus*; Figura 111).

Figura 111 – Dendograma exibindo a relação de similaridade entre espécimes de *Achirus lineatus*, obtidas a partir da análise de *Neighbor joining* de 28 sequências COI (esquerda) e fotografia dos táxons correspondentes (direita)

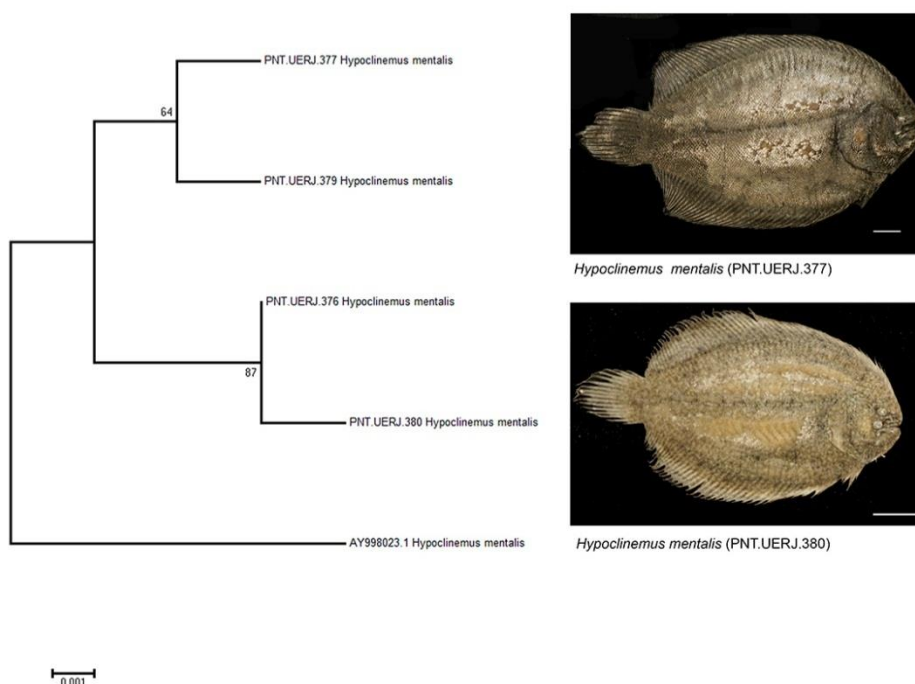


Legenda: As escalas indicam 10mm.
Fonte: O autor, 2015.

Dentro de cada grupo a maior variação encontrada foi de 0,5% de distância K2P. As variações entre grupos, contudo, alcançaram 2,0% entre *Achirus* sp.1 e *Achirus lineatus*; 2,3% entre *Achirus* sp.1 e *Achirus* sp.2, e 2,6% entre *Achirus* sp.2 e *Achirus lineatus*. Apesar do valor relativamente baixo entre as sequências, os resultados obtidos foram completamente congruentes com as variações dos padrões morfológicos descritos. Ambos os dados indicam a presença de espécies distribuídas no México ainda não descrita para gênero *Achirus*.

A espécie *Hypoclinemus mentalis* foi diagnosticada principalmente pela presença de dentes em ambos os lados da cabeça e pela proeminência do dentário. Dados moleculares obtidos a partir de ambos os marcadores utilizados corroboram o reconhecimento deste táxon. Da mesma maneira, em ambas as topologias recuperadas, foram diagnosticados dois subgrupos que, assim como verificado em *Achirus lineatus*, são correspondentes com as variações morfológicas interespecíficas diagnosticadas (Figura 112).

Figura 112 – Dendograma exibindo a relação de similaridade entre espécimes de *Hypoclinemus mentalis*, obtidas a partir da análise de *Neighbor joining* de cinco sequências 16SrRNA (esquerda) e fotografia dos táxons correspondentes (direita)



Legenda: As escalas indicam 10mm.
Fonte: O autor, 2015.

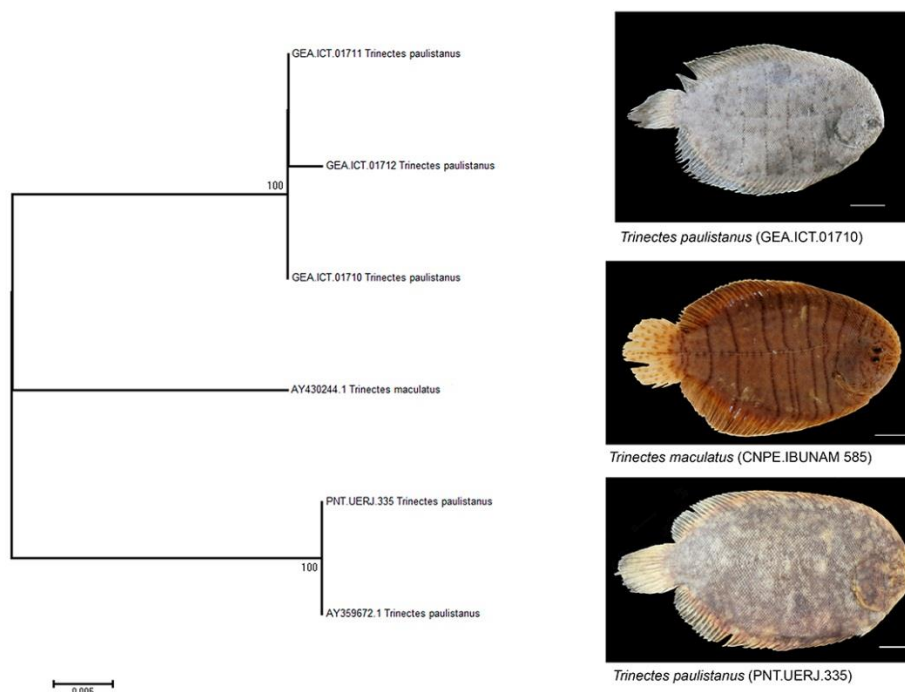
No entanto, o maior valor de distância genética entre grupos sequenciados desta espécie foi 1,4%. A similaridade genética em conjunto com semelhança entre características osteológicas, além da mesma distribuição destes exemplares (Iquitos, Peru), indica a presença variações intraespecífica neste caso.

O gênero *Trinectes* se diferencia dos demais pela ausência de perfuração no septo interbranquial. DUPLAIN (2009) ainda mencionou a presença de sete a oito raios supracranianos como característica diagnóstica para *Trinectes*, contudo esta distribuição não se mostrou fixa nas espécies estudadas e, além disso, apesar de possuir conformação diferente, a presença de oito raios supracranianos foi registrada também na espécie *Gymnachirus nudus*.

O reconhecimento do gênero *Trinectes* foi corroborado somente pelo marcador molecular 16SrRNA. As análises com COI diagnosticaram a espécie *Trinectes microphthalmus* relacionada com o grupo (*Apionichthys finis* + ((*Achirus achirus* +, *Hypoclinemus mentalis*) + (*Apionichthys dumerili* + *Achirus lineatus*))). Entre as espécies avaliadas, *Trinectes microphthalmus* foi reconhecida em todas as análises; *Trinectes maculatus* foi reconhecida apenas pelo marcador molecular COI, pois, a partir do estudo do gene 16S, somente uma sequência desta espécie foi avaliada.

A espécie *Trinectes paulistanus*, da mesma forma, foi reconhecida somente na análise com o marcador COI. No gene 16S, as sequências proveniente de espécimes distribuídos no Pará, região norte do Brasil, estão mais relacionadas com a espécie *Trinectes maculatus* em relação às demais sequências de *T.paulistanus* (Figura 113). O grupo composto por espécimes da região norte Brasil apresentou 0,3% de distância K2P entre os táxons terminais. Nos espécimes da região Sul não foi diagnosticado diferença entre as sequências. Entre estes grupos foi encontrada uma divergência genética de 5,0%, maior que o valor encontrado entre estes exemplares em comparação com *Trinectes maculatus* (4,7% em ambos os grupos).

Figura 113 – Dendograma exibindo a relação de similaridade entre espécies do gênero *Trinectes*, obtidas a partir da análise de *Neighbor joining* de seis sequências 16SrRNA (esquerda) e fotografia dos táxons correspondentes (direita)



Legenda: As escalas nas fotografias indicam 10mm.
Fonte: O autor, 2015.

Exemplares da espécie *Trinectes paulistanus* distribuídos na região sudeste do Brasil foram diagnosticados pelo padrão de coloração pardo uniforme descrito anteriormente em estudo realizados por FIGUEIREDO & MENEZES (2000) e MUNROE (2003), contudo outros padrões de coloração foram verificados para esta espécie. Dois exemplares coletados no litoral de São Paulo, mesmo local que os espécimes de coloração uniforme foram obtidos, apresentaram o padrão de coloração marrom escuro com manchas claras de formato aproximadamente arredondadas espalhadas pelo lado ocular. Diferenças na pigmentação do corpo também foram diagnosticadas para exemplares da mesma localidade da espécie *Trinectes hubbsbollinger* (DUPLAIN *et al.*, 2012) e *Trinectes xanthurus* (WALKER & BOLLINGER, 2001).

Os espécimes de *Trinectes paulistanus* proveniente da região Norte do Brasil, por outro lado, apresentaram um padrão de coloração consideravelmente distinto. Nestes exemplares, a coloração de fundo era acinzentada ou amarronzada, com manchas escuras sombreadas, maiores que o diâmetro ocular, dispersas pelo corpo. A nadadeira caudal apresentou coloração mais clara que o corpo e, diferente dos exemplares da região Sul, esta nadadeira apresentou manchas arredondadas escuras dispostas de forma paralela.

A linha lateral e as linhas transversais destes exemplares são pigmentadas, o que os assemelham a espécie *Trinectes maculatus*. Entretanto, nesta última espécie, o contorno das linhas transversais e lateral é mais pronunciado, diferente do que encontrado em *Trinectes paulistanus* da região norte do Brasil, que apresenta o contorno falhado sobre estas estruturas. Além disso, *T. maculatus* difere de *T. paulistanus* por apresentar o espaço interorbital menor que o diâmetro ocular.

As características morfológicas diagnosticadas para os exemplares da região Norte do Brasil são congruentes com a descrição da espécie *Trinectes affinis*, realizada por STEINDACHNER (1915), distribuídas na mesma região. Este binômio atualmente é sinônimo júnior de *Trinectes paulistanus*, no entanto, não foram encontradas evidências na literatura que suportem esta hipótese.

Apesar de descritas no mesmo ano, a espécie *Trinectes paulistanus* é diagnosticada por MIRANDA RIBEIRO (1915), como um exemplar de coloração parda, com listras verticais finas sobre a superfície do lado ocular. Consideravelmente diferente *T. affinis*, descrita por STEINDACHNER (1915), as quais, segundo o autor, apresentavam coloração acinzentada, manchas sombreadas sobre o corpo e listras verticais desenvolvidas (STEINDACHNER, 1915). As reuniões de todas estas informações dão suporte à revalidação da espécie *Trinectes affinis*, originalmente descrita por STEINDACHNER (1915).

A espécie *Trinectes lineatus*, descrita por CHABANAUD (1930) e verificada como o primeiro registro de um exemplar da família Achiridae (LINNAEUS, 1766) pôde ser diagnosticada pelo padrão de coloração formado por listras escuras transversais sobre toda a superfície do lado ocular. Diferente de *Trinectes maculatus*, estas listras transversais são muito próxima uma das outras em *T. lineatus* e, além disso, são alternadas por finas listras mais claras, algumas destas bifurcadas. Além destas características, *Trinectes lineatus* se distingue de *T. maculatus* por apresentar escamas sobre o espaço interorbital. Em *T. maculatus*, esta região não possui escamas devido à proximidade das órbitas.

Em relação ao gênero *Apionichthys*, foi corroborado o reconhecimento deste grupo a partir da observação da área supracraniana e sua porção correspondente da nadadeira dorsal acima do crânio se estendendo além da extremidade anterior do focinho, recobrando a porção anterior da boca; da nadadeira pélvica projetada anteriormente, com o primeiro raio inserido abaixo da sínfise mandibular; da redução da abertura opercular; e da presença de uma concavidade, resultando em uma depressão do tecido posterior à narina. A partir de dados moleculares, contudo, este gênero não satisfatoriamente diagnosticado.

O gênero *Apionichthys* não foi reconhecido em 16SrRNA por apresentar somente

A. dumerili, relacionado com *Hypoclinemus mentalis*. A partir do marcador COI, *Apionichthys* também não foi reconhecido, pois *A. dumerili* foi diagnosticada como geneticamente mais semelhante às sequências de *Achirus lineatus*, enquanto *Apionichthys finis* foi reconhecida como um táxon, geneticamente próximo com o grupo ((*Achirus achirus* +, *Hypoclinemus mentalis*) + (*Apionichthys dumerili* + *Achirus lineatus*)). As distâncias encontradas entre estes grupos apontam para separação destes táxons em gêneros distintos, assim como foram originalmente descritos (*Achiropsis nattereri* e *Soleonasmus finis*) e ainda continuam sendo utilizados por alguns pesquisadores atualmente (e.g. ESCHMEYER, 2015), apesar da determinação de sinonímia proposta por RAMOS (2003).

A espécie *Apionichthys finis* foi diagnosticada pela presença de escamas em todas as áreas da cabeça; ausência de conexão entre as nadadeiras dorsal, anal e caudal; fechamento das nadadeiras pélvicas em um único envelope dérmico (RAMOS, 2003). As espécies avaliadas no presente trabalho apresentaram escamas sobre toda região do corpo, contudo, foi diagnosticada a presença de conexão entre as nadadeiras ímpares nos exemplares estudados. Como não foi possível acessar as informações sobre a morfologia interna desta espécie, a presença de duas nadadeiras pélvicas não foi observada, contudo, externamente, a aparência era que a nadadeira pélvica do lado cego não estava presente, como diagnosticado anteriormente por EIGENMAN (1912).

Apionichthys dumerili, por sua vez, foi diagnosticada pela presença de uma ampla abertura da narina anterior e por seu padrão de coloração, com fundo marrom claro coberto por manchas escuras, duas a sete vezes o tamanho do espaço interorbital (RAMOS, 2003). A ampla abertura da narina também foi verificada nas espécies avaliadas, entretanto, foram diagnosticados três padrões de coloração nesta espécie, como descrito anteriormente (ver variações intraespecíficas). *Apionichthys dumerili* possui a nadadeira caudal pontiaguda, contudo, esta característica é compartilhada também por *A. seripierrieae* e *A. rosai* (RAMOS, 2003).

O exemplar *Apionichthys asphyxiatus* apresentou as características anteriormente apontadas como diagnósticas para espécie (RAMOS, 2003), que são: ausência de orifício opercular e o espaço interorbital ocupando metade do diâmetro orbital. O padrão de coloração amarelo pálido com manchas escuras sobre o corpo (RAMOS, 2003) também foi verificado. O reconhecimento deste exemplar constituiu uma importante fonte de informações sobre esta espécie que, até o momento, era reconhecida por apenas dois exemplares [MCZ 11106 e MZUSP 51843, segundo RAMOS (2003)].

A espécie *Apionichthys rosai*, da mesma maneira que *A. asphyxiatus*, também não

apresenta abertura opercular no lado cego, contudo, se distingue desta por possuir o espaço interorbital mais desenvolvido, como diagnosticado por RAMOS (2003) e corroborado na presente análise. A presença de escamas desenvolvidas sobre a cabeça, caráter diagnóstico sugerido por RAMOS (2003), foi observada em outros membros do gênero (e.g. *Apionichthys dumerili*) e em espécies de outros grupos (e.g. *Achirus achirus*, *Trinectes paulistanus*)

O gênero *Catathyridium* atualmente é composto, de acordo com ESCHMEYER (2015), por cinco espécies que são diagnosticadas pela presença da perfuração ventral no septo interbranquial (CHABANAUD, 1928; FIGUEIREDO & MENEZES, 2000). No presente trabalho foram avaliadas as espécies *Catathyridium jenynsii* e *C.garmani* e, somente na última foi identificada esta característica. O septo interbranquial na região dorso posterior, entretanto, também estava presente.

A perfuração ventral encontrada em *Catathyridium garmani* é proveniente do ligamento inferior do istmo com urohial. Nas demais espécies o septo interbranquial cobre completamente o urohial, não formando o forame na posição ventral. A espécie *Catathyridium jenynsii* avaliada não apresentava o forame na posição ventral, contudo, pelo local de coleta, possivelmente este exemplar não corresponde à *C.jenynsii*.

De acordo com RAMOS (1998; 2003a), a distribuição de *Catathyridium jenynsii* é restrita a sistemas hídricos da bacia do Uruguai e da região sul do Brasil. As sequências COI recuperadas em banco de dados reconheceram *C.jenynsii* como uma espécie distinta. Para o marcador molecular somente uma sequência foi recuperada não podendo, desta forma, ser confirmado o reconhecimento neste caso. No entanto, assim como no marcador COI (figura 114), foi verificada uma relação estreita semelhança entre *C.jenynsii* e *Gymnachirus nudus*.

O trabalho mais abrangente sobre aspectos morfológicos e taxonômicos realizados para o gênero *Gymnachirus* foi uma revisão realizada por DAWSON (1964), na qual este grupo foi diagnosticado por possuir espécies com o corpo sem escamas, pele delgada e nadadeiras pélvicas envoltas por apenas um envelope dérmico. Este grupo era composto pelas espécies *G.texae*, *G.melas* e *G.nudus*.

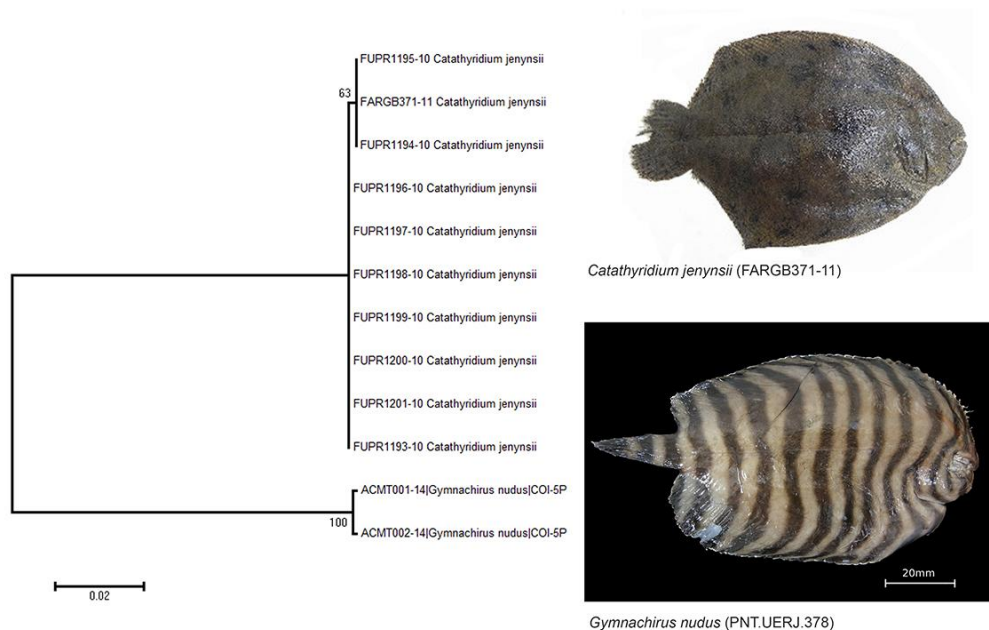
A espécie *Gymnachirus texae* se diferencia das demais por apresentar elevado número de listras secundárias sobre a superfície do lado ocular. Em *G.melas* as linhas secundárias são vestigiais e as linhas negras são mais desenvolvidas. A espécie *G.nudus* não apresenta listras secundárias e as suas listras negras são muito desenvolvidas. Todas estas características foram corroboradas no presente trabalho.

Para a espécie *Gymnachirus nudus* foi verificado ainda a presença do etmoide mediano e etmoide lateral do lado ocular em formato de barra, assim como foi verificado em

G.texae por CHAPLEAU & KEAST (1988). Um osso extra, também diagnosticado para *G.texae* (CHAPLEAU & KEAST, 1988) foi identificado em *G.nudus*. Além disso, o sub-órpéculo nas espécies *G.nudus* avaliados apresenta a região anterior afinada. Os raios supraccranianos em *G.nudus* verificados são expandidos, arredondados e em contato entre si. Esta conformação também foi verificada em *G.texae* (CHAPLEAU & KEAST, 1988).

Somente a espécie *Gymnachirus nudus* foi avaliada a partir de dados moleculares, impossibilitando, desta forma o reconhecimento do gênero com esta ferramenta. No entanto, em ambos os marcadores moleculares avaliadas, *G.nudus* foi reconhecido e identificado como geneticamente próximo à *Catathyridium jenynsii* (Figura 114).

Figura 114 – Dendograma exibindo a relação de similaridade entre as espécies *Catathyridium jenynsii* e *Gymnachirus nudus*, obtidas a partir da análise de *Neighbor joining* de 12 sequências COI (esquerda) e fotografia dos táxons correspondentes (direita)



Legenda: As escalas indicam 10mm.

Fonte: O autor, 2015.

4.2.2 Monofilia e relações filogenéticas da família Achiridae

Com os dados recuperados pôde se verificar o estado monofilético da família Achiridae em análises morfológicas e moleculares. A relação entre Achiridae com o clado composto pelas famílias Soleidae e Cynoglossidae, proposta por CHAPLEAU & KEAST

(1988), no entanto, não foi corroborada em nenhuma das análises. A partir de dados morfológicos não foi possível estabelecer uma relação de parentesco entre os Achiridae com os demais Pleuronectiformes. As análises a partir do marcador molecular 16SrRNA pelo método de máxima parcimônia indica exemplares das famílias Pleuronectidae e Rhombosoleidae intimamente mais relacionados com os Achiridae. Pelo método de máxima verossimilhança, contudo, foi verificado a relação dos Achiridae com membros das família Pleuronectidae, Rhombosoleidae, Psettodidae e Scopthalmidae. Por fim, as análises do marcador molecular COI indica, contudo, a estreita relação dos Achiridae com as famílias Soleidae e Poecilopsettidae.

Da mesma forma que a determinação do grupo-irmão mais próximo dos Achiridae, as relações inter-genéricas verificadas nas diferentes análises realizadas também foram incongruentes. A partir de dados morfológicos, foi corroborado a presepça de *Hypoclinemus* como gênero basal, no entanto, esta topologia não foi corroborada em nenhuma árvore obtida a partir de marcadores moleculares. O gene 16SrRNA indicou a relação de *Hypoclinemus* com *Apionichthys*, enquanto que a partir do marcador COI foi reconhecida uma estreita relação com a espécie *Achirus achirus*. A relação entre *Hypoclinemus* e *Achirus* já havia sido demonstrada a partir de análise multigênica realizada por BETANCUR *et al.*(2013).

O gênero *Achirus* não foi confirmado como um grupo monofilético a partir de dados morfológicos, visto que *Catathyridium garmani* estava incluída no clado onde espécies deste gênero. Da mesma forma as espécies do gênero *Achirus* não formaram um clado. *Achirus lineatus* foi diagnosticado como próximos à *Apionichthys dumerili*, e *Achirus achirus* com *Hypoclinemus mentalis*, nas análises do marcador molecular COI. A estreita relação entre *Catathyridium* e *Achirus* foi identificada pela primeira vez por CHAPLEAU (1986)

O gênero *Trinectes* foi corroborado como um táxon monofilético a partir de dados osteológicos e pela análise de máxima parcimônia do marcador molecular 16SrRNA. Nas demais topologias obtidas, a espécie *Trinectes microphthalmus* não foi verificada no clado composto pelas demais espécies do gênero.

A partir de dados morfológicos foi verificada um relação basal de *Trinectes* com *Achirus*, *Catathyridium*, *Apionichthys* e *Gymnachirus*. Por outro lado, análises com o marcador molecular 16SrRNA, embora não corroborada a monofilia na análises de máxima verossimilhança, indicam um relação basal de *Trinectes* com *Achirus*, *Apionichthys* e *Hypoclinemus*. A partir do marcador COI, no entanto, *Trinectes microphthalmus* foi diagnosticado como o táxon basal dos Achiridae.

Os dados obtidos a partir da filogenia morfológica corroboraram também a proposta

de relação entre as espécies *Apionichthys* e *Gymnachirus* apontadas por RAMOS (1998). Análises moleculares, com a exceção de máxima parcimônia do marcador COI, apontaram, contudo, para uma afinidade de *Gymnachirus* com *Catathyridium*. A árvore obtida com o marcador COI, o gênero *Gymnachirus* foi relacionado com o clado composto por espécies pertencentes aos gêneros *Hypoclinemus*, *Achirus*, *Trinectes* e *Apionichthys*.

4.3 Distribuição

4.3.1 Localização das espécies analisadas

Nesta seção foram registradas a distribuição dos exemplares analisados. Entre estes, somente membros pertencentes aos gênero *Achirus* e *Trinectes* estão presentes em ambas encostas do continente Americano. A espécie *Achirus declivis* foi diagnosticada como restrita à região sudeste e ao litoral sul da região norte do Brasil. *Achirus achirus*, por outro lado, está distribuídas somente na região nordeste e norte da América do Sul (Tabela 24).

Na região central e norte do continente Americano as espécies, *Achirus* sp.1, *Achirus* sp.2., *Achirus mazatlanus*. *Achirus scutum* estão presentes em encostas do Pacífico da América Central e *Achirus lineatus* está igualmente distribuída nas regiões sul central e norte da América (Figura 115).

Tabela 4 – Distribuição das espécies pertencentes ao gênero *Achirus* avaliadas

| Exemplares | Localização | Ambiente |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|----------|
| <i>Achirus achirus</i> | | |
| MPEG 4069, MPEG 4266 | Boca da Vigia, Vigia, Baía de Marajó, Pará, Brasil. | Estuário |
| MEPG 5110, MPEG 4300 | Baía de Marajó, Igarapé Aruená, Município de Vigia, Pará, Brasil. | Estuário |
| GEA.ICT01695, GEA.ICT01696, GEA.ICT01697, GEA.ICT01698, GEA.ICT01699, GEA.ICT01700 | Rio Curuçá, Curuçá, Pará, Brasil. | Estuário |
| <i>Achirus declivis</i> | | |
| PNT.UERJ.293, PNT.UERJ.294, PNT.UERJ.295, PNT.UERJ.296, PNT.UERJ.336, PNT.UERJ.337, PNT.UERJ.340, PNT.UERJ.342, PNT.UERJ.353, PNT.UERJ.366 | Cananéia, São Paulo, Brasil. | Estuário |

| | | |
|---------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|
| DBAV 0227 | Itaipu, Rio de Janeiro, Brasil. | Marinho |
| <i>Achirus lineatus</i> | | |
| IBUNAM.CNPE.PE11114 | Lat. 21.4500008, Long. -97.4000015, El Idolo, Laguna de Tamiahua, Tampico Alto, Veracruz, México. | Estuário |
| IBUNAM.CNPE.PE4921 | Lat. 21.0025005, Long. -97.3616638, Canal Laguna de Tampachoco, Tuxpan, Veracruz, México. | Estuário |
| GEA.ICT01701, GEA.ICT01702, GEA.ICT01703, GEA.ICT011704 | Rio Curuçá, Curuçá, Pará, Brasil. | Estuário |
| Série PNT.UERJ | Cananéia, São Paulo, Brasil. | Estuário |
| <i>Achirus sp.1</i> | | |
| ECO-CHP 4275 | Punta flor, Bahia de Chetumal, Othón P. Blanco, México. | Marinho |
| ECO-CHP 4352 | Punta Catalan, México. | Marinho |
| ECO-CHP 4260 | Mainada, Baía de Chetumal, Chetumal, México. | Marinho |
| ECO-CHP 4296 | Siete esteros, Baía de Chetumal, Chetumal, México. | Marinho |
| ECO-CHP 3758 | Isla de Tamalcab, Baía de Chetumal, Othón P. Blanco, México. | Marinho |
| ECO-CHP 4262 | Punta Calentura, Baía de Chetumal. | Marinho |
| ECO-CHP 4337 | Tamalcab (dentro), Baía de Chetumal. | Estuário |
| ECO-CHP 4293 | Mangote de Barlovento, Baía de Chetumal, Chetumal, México. | Marinho |
| ECO-CHP 5510 | Baía de Chetumal, Chetumal, México. | Estuário |
| <i>Achirus sp.2</i> | | |
| ECO-CHP 5766 | 21° 26.439'N 87°18.818'W, Punta Chen, Laguna Yalahau, Quintana Roo, Lazaro Cardenas. | Estuário |
| ECO-CHP 5845, ECO-CHP 5846 | Rio Celestun, Yucatan, México. | Estuário |
| <i>Achirus mazatlanus</i> | | |
| IBUNAM.CNPE.PE1576 | Lat. 27.083334, Long. -110.0333328, Bahia de Huivolai, Navojoa, Sonora, México. | Estuário |
| IBUNAM.CNPE.PE1493 | Lat. 27.85, Long. -110.9166667, Paraje novo, Guaymas, Sonora, México. | Estuário |
| <i>Achirus scutum</i> | | |
| IBUNAM.CNPE.PE2180 | Lat. 19.580555, Long. -105.1252747, Playa Perula, Baía de Chamela, Jalisco México. | Marinho |

Fonte: O autor, 2015.

Figura 115 – Distribuição geográfica de espécies pertencentes ao gênero *Achirus*



Legenda: círculo – *A.lineatus*; losango – *A.declivis*; estrela – *A.achirus*; hexágono – *Achirus.sp.1*; asterisco – *Achirus.sp.2*; quadrado – *A.scutum*; triângulo – *A.mazatlanus*.

Fonte: O autor, 2015.

Para o gênero *Trinectes* foi registrada a presença dos exemplares *Trinectes paulistanus* e *Trinectes microphthalmus* na região sudeste do Brasil (Tabela 5). Outros exemplares identificados como *T.paulistanus*, contudo, reconhecidos no presente trabalho como *T.affinis*, foram registradas em estuários na região Norte do Brasil. Foram registrados também exemplares identificados como *T.paulistanus* distribuídas em encostas da América Central, no entanto, não são morfologicamente semelhantes às demais.

Ainda em encostas do Atlântico da América Central e do Norte foram registradas as espécies *T.maculatus*, *T.inscriptus* e *T.lineatus* (Figura 116). *Trinectes fonsecensis* foi a única espécie do gênero registrada para encostas do pacífico neste trabalho, contudo outras espécies de *Trinectes* foram diagnosticadas para esta região [e.g. *Trinectes xanthurus* (WALKER & BOLLINGER, 2001)].

Tabela 5– Distribuição das espécies pertencentes ao gênero *Trinectes* avaliadas

| Exemplares | Localização | Ambiente |
|-----------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|
| <i>Trinectes paulistanus</i> | | |
| GEA.ICT01710, GEA.ICT01711, GEA.ICT01712, GEA.ICT01713 | Rio Curuçá, Curuçá, Pará, Brasil. | Estuário |
| IBUNAM.CNPE.PE1346 | Lat. 11.92571, Long. -83.73824, Canal de Laguna Bahia de San Juan, San Juan del Norte, Nicarágua | Estuário |
| MPEG 13059 | Baía de Marajó, Boca da Vigia, Vigia, Pará, Belém. | Estuário |
| ECO-CHP 5620 | Laguna de Chacmuc, sitio 4, Quintana Roo, México. | Estuário |
| Série PNT.UERJ | Cananéia, São Paulo, Brasil. | Estuário |
| <i>Trinectes inscriptus</i> | | |
| IBUNAM.CNPE.PE2583 | Lat. 20.0027771; long. -87.4775009. Laguna de Caila (2Kms de la Boca), Quintana Roo, México. | Estuário |
| ECO-CHP 3019 | Canal de Boca Paila, Solidaridad, Quintana Roo, México. | Estuário |
| <i>Trinectes fonsecensis</i> | | |
| IBUNAM.CNPE.PE1649 | Lat. 25.6000004; long. -109. Bahia de Ohiuira, isla de patos, Tompolabambo, Sinaloa, México. | Estuário |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> | | |
| Série PNT.UERJ | Cananéia, São Paulo, Brasil. | Estuário |
| <i>Trinectes maculatus</i> | | |
| IBUNAM.CNPE.PE4922 | Lat. 21.0025005; long. -97.3616638, Rio, Laguna de Tuxpan, Tampamachoro, Veracruz, Mexico. | Estuário |
| IBUNAM.CNPE.PE585 | Lat. 18.455555; long. -91.7799988, Cerca de boca San Francisco, Laguna de Terminos, Campeche, México | Estuário |

Fonte: O autor, 2015.

Figura 116 – Distribuição geográfica de exemplares pertencentes ao gênero *Trinectes*

Legenda: círculo – *Trinectes paulistanus*; quadrado – *T. microphthalmus*; losango – *T. affinis*; asterisco – *T. lineatus*; triângulo – *T. maculatus*; estrela – *T. inscriptus*; hexágono – *T. fonsecensis*.

Fonte: O autor, 2015.

O gênero *Apionichthys* é composto majoritariamente por espécies distribuídas no ambiente dulciaquícola. Somente *Apionichthys dumerili* está presente também em ambientes estuarinos (Tabela 6; Figura 117). Todas estas espécies estão restritas a região norte da América do Sul incluído o região do Rio Amazonas e seus afluentes no Brasil, e regiões estuarinas do Rio Orinoco, na Venezuela (RAMOS, 2003).

Tabela 6 – Distribuição das espécies pertencentes ao gênero *Apionichthys* avaliadas

| Exemplares | Localização | Ambiente |
|---------------------------------|---------------------------------------------------------------------|-----------|
| <i>Apionichthys asphyxiatus</i> | | |
| INPA 24591 | Rio Madeira, em frente à comunidade Cachoeirinha, Amazonas, Brasil. | Dulcícola |
| <i>Apionichthys finis</i> | | |
| MPEG 23849 | Lat. 1° 28' 18,59", Long. 53° | Dulcícola |

| | | |
|-------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| | 41° 49,85", Ponte Jauari, Bacia Jauari, Prainha, Pará, Brasil. | |
| INPA 10988 | Rio Jaci-Paraná, aproximadamente 40 km acima da cidade Jaci-Paraná (próximo a três praias). | Dulcícola |
| INPA 10989, INPA 10990 | Rio Jaci-Paraná, aproximadamente 3km acima da cidade Jaci-Paraná. | Dulcícola |
| INPA 36342 | Praia em frente à boca do Carneirão, Rio Branco, Caracaraí, Roraima, Brasil. | Dulcícola |
| <i>Apionichthys dumerili</i> | | |
| MPEG 3475 | Lat. 0° 21' 0" Long. 48° 47,43' 0", estuário Amazônico, Rio Amazonas. | Estuário |
| MPEG 13061, MPEG 5107 | Baía de Marajó, Boca da Vigia, Vigia, Pará, Brasil. | Estuário |
| GEA.ICT 01705, GEA.ICT 01706 | Furo do Rio Curuçá, Curuçá, Pará, Brasil. | Estuário |
| INPA 32366 | Lat. -1°25'43", Long. -56° 39'10", Porto Trombetas, Oriximiná, Pará, Brasil. | Dulcícola |
| INPA 7713 | Rio Tapajós, Santarém, Pará, Brasil. | Dulcícola |
| <i>Apionichthys nattereri</i> | | |
| MPEG 1814 | Rio Japurá, Lago Amanã, Amazonas, Brasil. | Dulcícola |
| <i>Apionichthys rosai</i> | | |
| INPA 24590 | Rio madeira, comunidade Cachoeirinha, Manicoré, Amazonas, Brasil. | Dulcícola |
| <i>Apionichthys sp.</i> | | |
| INPA 8581 | Rio Tapajós, Áter do Chão, Pará, Brasil. | Dulcícola |

Fonte: O autor, 2015.

Figura 117 – Distribuição geográfica das espécies pertencentes ao gênero *Apionichthys*



Legenda: círculo – *Apionichthys asphyxiatus*; estrela – *A. dumerili*; hexágono – *A. finis*; losango – *A. nattereri*; quadrado – *A. rosai*; triângulo – *Apionichthys* sp.

Poucos exemplares do gênero *Catathyridium* puderam ser observados, contudo, foram registradas espécimes de *Catathyridium garmani* em regiões de estuário no Sudeste do Brasil, enquanto o único exemplar examinado da espécie *Catathyridium jenynsii* foi coletado na região Norte do Brasil (Tabela 7; Figura 118). Este é o primeiro registro desta espécie para a região norte, visto que todos os exemplares identificados como *C. jenynsii* estão presentes em ambientes dulciaquícolas do Sul do Brasil, Paraguai e Uruguai.

Tabela 7 – Distribuição das espécies pertencentes ao gênero *Catathyridium* avaliadas

| Exemplares | Localização | Ambiente |
|-------------------------------|------------------------------------------|-----------|
| <i>Catathyridium garmani</i> | | |
| DBAV 0531 | Sepetiba, Rio de Janeiro, Brasil. | Marinho |
| DBAV 1448 | Itaipu, Niterói, Rio de Janeiro, Brasil. | Marinho |
| <i>Catathyridium jenynsii</i> | | |
| MPEG 15144 | Rio Amazonas, Juriti, Pará, Brasil. | Dulcícola |

Fonte: O autor, 2015.

Figura 118 – Distribuição geográfica dos exemplares pertencentes ao gênero *Catathyridium*

Legenda: losango – *Catathyridium garmani*; círculo – *C. jenynsii*.

Fonte: O autor, 2015.

Espécies do gênero *Gymnachirus* foram verificadas somente no ambiente marinho. As espécies *G. texae* e *G. melas* estão restritas às encostas do Atlântico da América Central e Norte, enquanto *G. nudus* está localizada na região sul e sudeste do Brasil (Tabela 8; Figura 119).

Tabela 8 – Distribuição das espécies pertencentes ao gênero *Gymnachirus* avaliadas

| Exemplares | Localização | Ambiente |
|---------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------|----------|
| <i>Gymnachirus melas</i> | | |
| IBUNAM.CNPE.PE7541 | Lat. 20.2000008, Long. -96.6505585, Plataforma continental de Veracruz, Veracruz, México. | Marinho |
| <i>Gymnachirus nudus</i> | | |
| PNT.UERJ.478 | Cananéia, São Paulo, Brasil. | Marinho |
| PNT.UERJ.479 | Cananéia, São Paulo, Brasil. | Marinho |
| DBAV 1355 | Baía da Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil. | Marinho |
| <i>Gymnachirus texae</i> | | |
| IBUNAM.CNPE.PE11202 | Lat. 18.7658329, Long. -93.5277786, Golfo do México, Tabasco, México | Marinho |
| IBUNAM.CNPE.PE4496 | Lat. 21.2336121, Long. -97.0186081, Plataforma continental Veracruz, Veracruz, México. | Marinho |
| IBUNAM.CNPE.PE2503 | Lat. 21.8516674, Long. -86.8008347, Plataforma Quintana de Roo, Quintana Roo, México. | Marinho |
| IBUNAM.CNPE.PE2521 | Lat. 21.9183331, Long. -86.7519455, Plataforma Quintana de Roo, Quintana Roo, México. | Marinho |
| IBUNAM.CNPE.PE9414 | Lat. 23; Long. -97.4833298, Plataforma continental e Tamaulipas, Tamaulipas, México. | Marinho |

Fonte: O autor, 2015.

Figura 119 – Distribuição geográfica dos exemplares pertencentes ao gênero *Gymnachirus*

Legenda: círculo – *G.nudus*; losango – *G.melas*; asterisco – *G.texae*.
 Fonte: O autor, 2015.

O gênero *Hypoclinemus* apresenta somente a espécie *H.mentalis* como representante. Esta espécie habita ambientes dulciaquícolas da região norte do Brasil. Sua distribuição se estende por todo Rio Amazonas, com registros desde o Pará, no Brasil, até em Iquitos, Peru (Tabela 9; Figura 120).

Tabela 9: Distribuição das espécies pertencentes ao gênero *Hypoclinemus* avaliadas

| Exemplares | Localização | Ambiente |
|------------------------------|----------------------------------------------------------------|---------------|
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> | | |
| MPEG 13062 | 2°48'49"S 54°47'31"W, Lago Piranha, Tefé, Amazonas, Brasil. | Dulciaquícola |
| MPEG 24294 | 2°46'9,5"S 55°9'56,6"W. Tapajós basin, Santarém, Pará, Brasil. | Dulciaquícola |
| MPEG 26286 | 2°10'46,4"S 56°7'24,3"W, Rio Amazonas, Juriti, Pará, Brasil. | Dulciaquícola |
| MPEG 5834 | Rio Tapajós, Santarém, Pará, Brasil. | Dulciaquícola |
| MPEG 6139 | Rio Anapú, Baía de Caxiuanã, Pará, Brasil. | Dulciaquícola |

| | | |
|--------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|---------------|
| MPEG 2141 | Rio Juruá, Acre, Brasil. | Dulciaquícola |
| GEA.ICT.01707 | Cachoeira Viramundo, Rio Trombetas, Oriximiná, Pará, Brasil. | Dulciaquícola |
| GEA.ICT.01708 | Rio Tapajós, Itaituba, Pará, Brasil. | Dulciaquícola |
| GEA.ICT.01709 | Cachoeira Porteira, Trombetas, Oriximiná, Pará, Brasil. | Dulciaquícola |
| INPA 39675 | 3°7'24"S 58°27'00"W, Igarapé do Lago do Serpa, Itacoatiara, Amazonas, Brasil | Dulciaquícola |
| INPA 22006 | Rio Parauara, Roraima, Brasil | Dulciaquícola |
| INPA 16744 | Boca do Rio Tarumã, Rio Negro, Amazonas, Brasil | Dulciaquícola |
| INPA 36616 | 4°27'39"N 61°59'4"W, Rio Purus, Beruri, Amazonas, Brasil | Dulciaquícola |
| INPA 11017 | Rio Jaci-Paraná, Jaci-Paraná, Rondônia, Brasil. | Dulciaquícola |
| INPA 21684 | Rio Novo, Vale do Guaporé, Rondônia, Brasil. | Dulciaquícola |
| INPA 11014 | Rio Jamari, Candeias do Jamari, Rondônia, Brasil. | Dulciaquícola |
| INPA 32054 | 5°23'7"S 63°3'26"W, praia do Abufari, Rio Purus, Tapauá, Amazonas, Brasil | Dulciaquícola |
| Série PNT.UERJ | Rio Nanay, Iquitos, Peru. | Dulciaquícola |
| <i>Hypoclinemus sp.</i> | | |
| INPA 21544 | Lat. 9°41'15"S, Long. 50°8'19"W, Parque Estadual do Cantão, Caseara, Tocantins, Brasil. | Dulciaquícola |

Fonte: O autor, 2015.

Figura 120 – Distribuição geográfica das espécies pertencentes ao gênero *Hypoclinemus*



Legenda: círculo vermelho – *Hypoclinemus mentalis*; círculo verde – *Hypoclinemus* sp.
 Fonte: O autor, 2015.

4.3.2 Padrões de distribuição

O levantamento das informações sobre a distribuição dos exmples pertencentes à família Achiridae avaliados permitiu que fossem identificados quatro grupos distintos relacionados ao habitat que ocupam (Tabela 9). O grupo I é formado por espécies pertencentes ao gênero *Gymnachirus*, e estão distribuídas exclusivamente em ambiente marinho. O grupo II é composto por espécies distribuídas em estuário e ambientes marinhos próximos à rios. Fazem parte deste grupo exmples espécies pertencentes ao gêneros *Achirus* e *Trinectes*, exceto *T.fluviatilis* (WALKER & BOLLIGER, 2001) .

Trinectes fluviatilis, da mesma forma que a espécie avaliada no presente *Apionichthys dumerili*, é componente do grupo III, diagnosticado pela presença em ambientes dulciaquícolas e estuários próximo aos rios. O ultimo, grupo IV, é formado por espécies exclusivamente dulciaquícolas. Fazem parte deste grupo a maior parte das espécies pertencentes ao gênero *Apionichthys*, *Catathyridium jenynsii* e *Hypoclinemus mentalis* (Tabela 10).

Tabela 10 – Diferente grupo de espécies separados de acordo com o tipo de ambiente ocupado

| Grupo de espécies | Tipos de ambiente | Espécies |
|-------------------|-------------------|------------------------------------------------------------------------------------|
| Grupo I | Marinho | <i>Gymnachirus</i> |
| Grupo II | Mar/Estuário | <i>Achirus</i> e <i>Trinectes</i> |
| Grupo III | Estuário/Rio | <i>Apionichthys dumerili</i> e <i>Trinectes fluviatilis</i> |
| Grupo IV | Dulciaquícola | <i>Apionichthys</i> , <i>Catathyridium jenynsii</i> e <i>Hypoclinemus mentalis</i> |

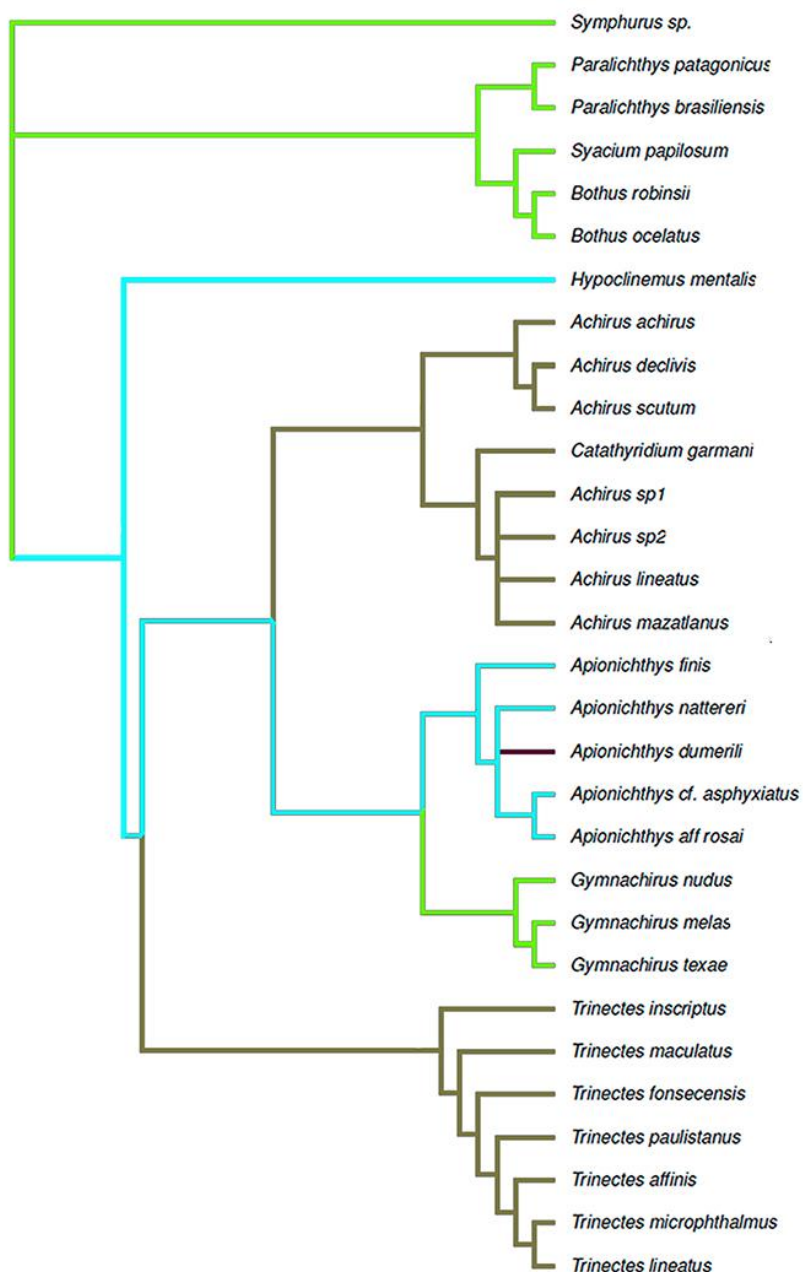
Fonte: O autor, 2015.

4.3.3 Correlação entre distribuição e filogenia

Ao avaliar os distintos grupos recuperados nas árvores filogenéticas obtidas, a partir de dados morfológicos observa-se que o grupo basal é representado pela espécie dulciaquícola *Hypoclinemus mentalis*. O clado basal dos Achiridae, com exceção do gênero *Hypoclinemus*, é composto por espécies distribuídas em ambientes estuarino/marinho pertencentes ao gênero *Trinectes*. O gênero majoritariamente dulcícola *Apionichthys*, apresentou estreita relação com o gênero exclusivamente marinho *Gymnachirus*. O clado formado por estes gêneros é grupo irmão do clado composto pelas espécies estuarinas representantes dos gêneros *Achirus* e *Catathyridium* (Figura 121).

A partir destas informações podemos considerar uma origem dulcícola da família Achiridae, seguida de dois eventos de colonização de ambientes estuarinos/marinhos (*Achirus*, *Catathyridium* e *Trinectes*) e uma migração para o ambiente marinho (*Gymnachirus*). De acordo com a topologia obtida, todos estes eventos teriam ocorrido em momentos distintos na história evolutiva do grupo.

Figura 121 – Topologia obtida para representantes da família Achiridae a partir da análise de parcimônia dos dados morfológico correlacionada aos ambientes onde espécies desta família estão distribuídas



Legenda: Verde – Marinho; Marrom – Estuário/marinho; Lilás – estuário/dulciaquícola; Azul – dulciaquícola.
Fonte: O autor, 2015.

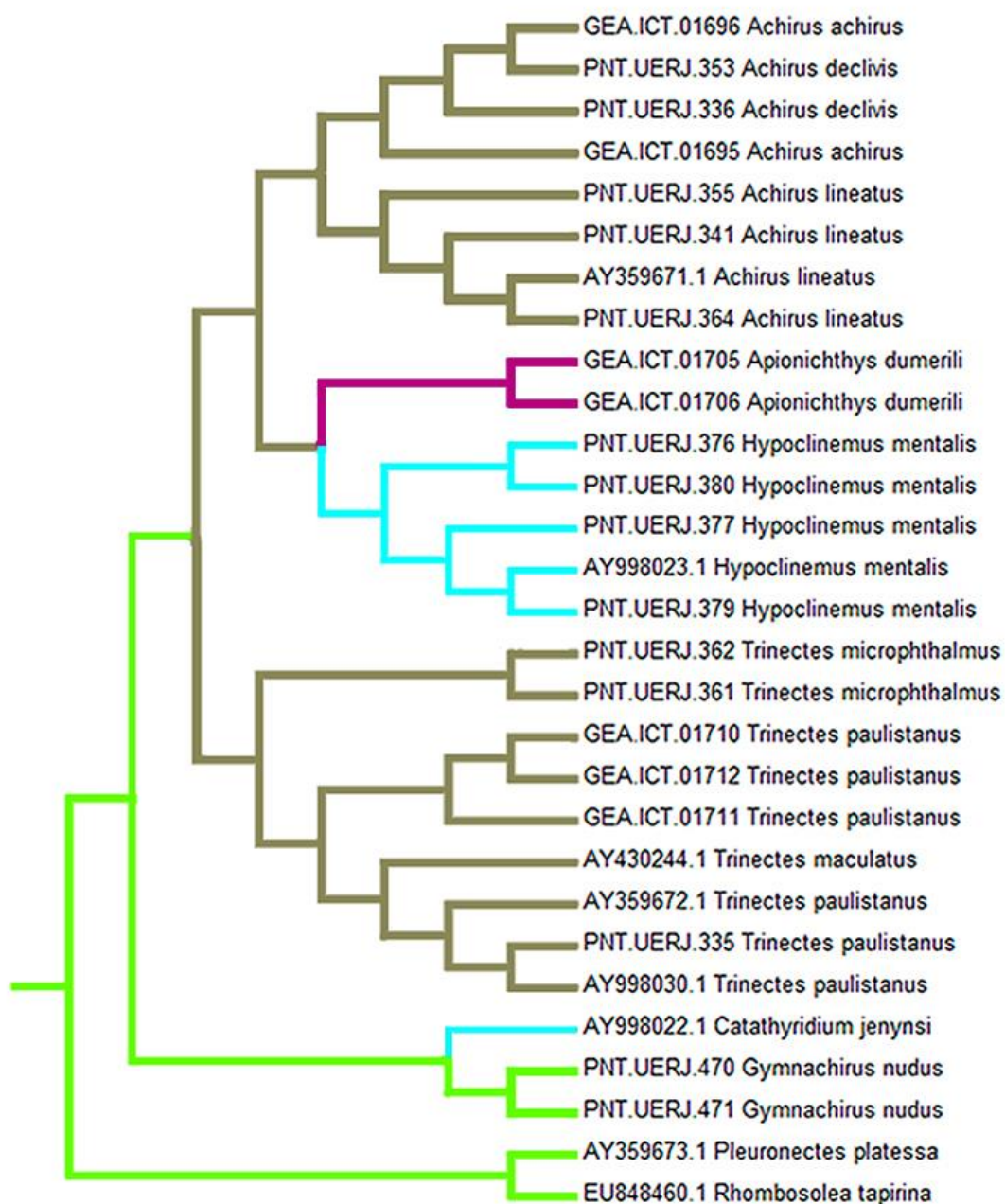
Os dados recuperados a partir do marcador molecular 16SrRNA, por outro lado, apontam para uma hipótese diferente para a colonização de múltiplos ambientes dos Achiridae

(Figura 122). A partir deste marcador, foi diagnosticada a presença das espécies marinhas *Pleuronectes platessa* e *Rhombosolea tapirina* como o grupo irmão mais próximo dos Achiridae. O clado basal desta família foi representado pela espécie marinha *Gymnachirus nudus*, relacionada com *Catathyridium jenynsii*, esta última distribuída exclusivamente em ambientes dulciaquícolas.

O clado composto pelas demais espécies avaliadas é formado majoritariamente por espécies do grupo II, com exceção do clado intimamente relacionado com as espécies do gênero *Achirus*. Este que apresenta *Apionichthys dumerili* distribuída em ambientes estuarino/dulciaquícola, relacionada com a espécie exclusivamente dulciaquícola *Hypoclinemus mentalis*.

Todas estas informações apontam para uma história evolutiva com origem marinha para família Achiridae (Figura 122). Durante este processo, teriam ocorrido duas migrações para o ambiente dulciaquícola (*Hypoclinemus* e *Catathyridium*), ocorridas de maneira independente, além de um processo de colonização de ambientes estuarinos/marinhos (*Achirus* e *Trinectes*) e estuarino dulciaquícola (*Apionichthys dumerili*).

Figura 122 – Topologia obtida para representantes da família Achiridae a partir da análise de máxima parcimônia do marcador molecular 16SrRNA correlacionada aos ambientes distintos onde espécies desta família estão distribuídas



Legenda: Verde – Marinho; Marrom – Estuário/marinho; Lilás – estuário/dulciaquícola; Azul – dulciaquícola.
Fonte: O autor, 2015.

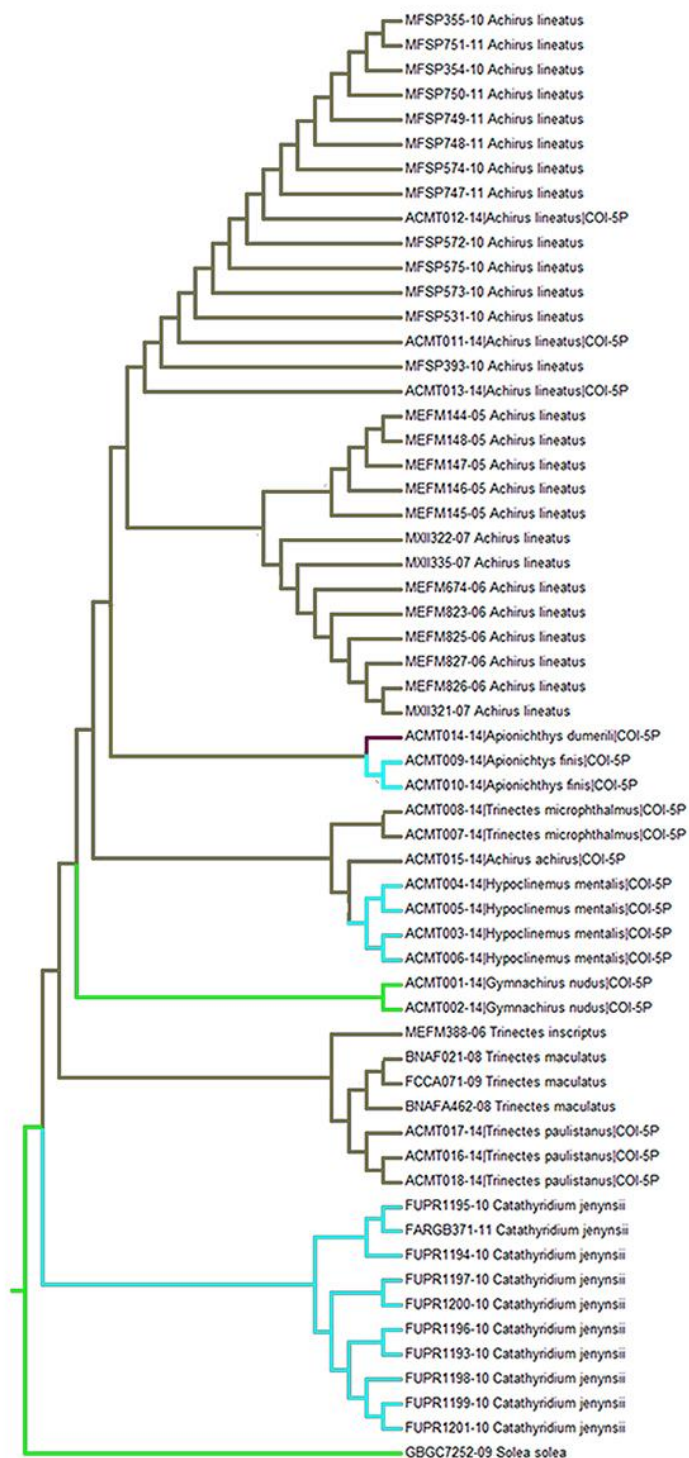
Com a utilização do marcador molecular COI, a espécie marinha *Solea solea* foi diagnosticada como filogeneticamente mais próxima da família Achiridae. O grupo basal nesta análise está representado pela espécie dulciaquícola *Catathyridium jenynsii*. Com

exceção desta última espécie, exemplares estuarinos/marinhos do gênero *Trinectes* (exceto *T. microphthalmus*) estão relacionados com o clado compostos pelos demais Achiridae. *Trinectes microphthalmus* foi verificada como espécie irmã de do grupo composto por *Achirus achirus* e *Hypoclinemus mentalis* (Figura 123).

O gênero marinho *Gymnachirus* foi diagnosticado como grupo basal formado pelo clado (*Trinectes microphthalmus* + (*Achirus achirus* + *Hypoclinemus mentalis*)) e o agrupamento que evidencia relações estreitas entre a espécie estuarina/marinha *Achirus lineatus* e clado agrupando as espécies do gênero *Apionichthys*.

Desta forma, a partir deste marcador molecular, apesar do grupo-irmão marinho, a presença de *Catathyridium jenynsii* como espécie basal corrobora a propostas de origem dulciaquícolas, originalmente propostas por RAMOS (1998) e verificadas neste trabalho a partir de dados morfológicos. Assim como encontrado marcador molecular 16SrRNA, foi diagnosticado apenas um processo de migração para ambiente estuarino/marinho, e um para exclusivamente marinho. O processo de colonização do ambiente dulciaquícola, no entanto, teria ocorrido múltiplas vezes e de forma independente entre os táxons representante da família Achiridae (Figura 123).

Figura 123 – Topologia obtida para representantes da família Achiridae a partir da análise de máxima parcimônia do marcador molecular COI correlacionada aos ambientes distintos onde espécies desta família estão distribuídas



Legenda: Verde – Marinho; Marrom – Estuário/marinho; Lilás – estuário/dulciaquícola; Azul – dulciaquícola.
Fonte: O autor, 2015.

CONCLUSÕES

- a) Revendo as alterações taxonômicas ocorridas desde as primeiras definições de *Pleuronectes achirus* e *P.lineatus* por LINNAEUS (1758) se pode concluir que, para que o menor número de alterações em nomes consagrados pela história seja realizado e, respeitando o princípio da tautonomia determinado no código internacional de nomenclatura zoológica, é necessário considerar *Achirus* (LACÉPÈDE, 1802) como gênero-tipo da família Achiridae, apesar desta originalmente não apresentar membros do atual gênero *Achirus* e sim *Trinectes*;
- b) Dentro do gênero *Achirus*, a espécie *Achirus achirus* (SPIX & AGASSIZ, 1839) também por tautonomia, deve ser considerada como a espécie tipo do gênero e, além disso, este binômio deve ser reconhecido como de autoria de SPIX & AGASSIZ (1839), ao invés de LINNAEUS (1758). A autoria do atual *Achirus lineatus* também deve ser alterada, visto que a descrição semelhante da espécie reconhecida originalmente foi reportada por QUOY & GAIMARD (1824), ao invés de LINNAEUS (1758 e 1766). Este último teria descrito, de fato, espécies pertencentes ao gênero *Trinectes*;
- c) Levando em consideração o trabalho de LINNAEUS (1766), que determinou *Pleuronectes achirus* (LINNAEUS, 1758) como sinônimo de *P.lineatus* (1766) e a descrições realizadas por BLOCH & SHCNEIDER (1801) podemos verificar que *P.lineatus* descrito por LINNAEUS (1766) não é semelhante ao que atualmente se conhece como *Trinectes maculatus* (BLOCH & SCHNEIDER, 1801);
- d) Seguindo o levantamento realizado podemos concluir que *Pleuronectes lineatus* (LINNAEUS, 1766) é uma espécie distinta que, apesar de não ser possível visualizar características importantes para a determinação robusta, esta apresenta o formato do corpo e a ausência da nadadeira comumente encontrados no gênero *Trinectes*. No presente trabalho, este exemplar é reconhecido como uma espécie distinta, denominada *Trinectes lineatus* (LINNAEUS, 1766), na qual a descrição é semelhante ao que foi reportada por CHABANAUD (1930). A espécie *Trinectes maculatus* (BLOCH & SCHNEIDER, 1801), contudo, permanece como espécie tipo do gênero *Trinectes*;

- e) A utilização dos marcadores moleculares para o reconhecimento de táxons nos exemplares analisados se mostrou satisfatória para o reconhecimento da monofilia da família Achiridae e de grande parte das espécies analisadas. Contudo, foram diagnosticadas diversas incongruências no reconhecimento de certos gêneros e suas relações filogenéticas. A realização de análises moleculares com dados concatenados, englobando maior número de marcadores moleculares (i.e. mitocondriais e nucleares), pode ser útil para evidenciar as relações intergenéricas da família;
- f) Em relação ao reconhecimento dos táxons distintos a partir de dados morfológicos, foram encontradas características suficientes para o reconhecimento do estado monofilético da família Achiridae e os distintos gêneros atualmente reconhecidos (com exceção de *Catathyridium*). A diferenciação entre espécies, no entanto, ficou restrita principalmente a diferenças no padrão de coloração, espaço entre órbitas e presença ou ausência de nadadeiras peitorais;
- g) A partir das análises de dados morfológicos e moleculares foi reconhecido o binômio *Trinectes affinis* (STEINDACHNER, 1915) como uma espécie distinta. Além disso, duas novas espécies atualmente reconhecidas como *Achirus lineatus* distribuídas em encostas do Atlântico do México foram verificadas.;
- h) A partir da correlação dos padrões de distribuição encontrados com as topologias obtidas a partir das análises filogenéticas foram encontradas três hipóteses para a colonização de múltiplos ambientes. A topologia obtida a partir de dados morfológicos indicou uma possível origem dulciaquícola para os Achiridae, seguida de um evento de colonização de estuário e um marinho. A árvore filogenética obtida com o marcador molecular COI corrobora a origem dulciaquícola da família, contudo foram diagnosticados nesta análise diversos eventos independentes de migração para rio, estuários e oceanos.

REFERÊNCIAS

- AGASSIZ, L. *Recherches sur les poissons fossils*. [S.l.: s.n], 1842, 1896p.
- AMARAL, C. R. L.; BRITO, P. M.; SILVA, D. A.; CARVALHO, E. F. A new cryptic species of South American freshwater pufferfish of the genus *Colomesus* (Tetraodontidae), based on both morphology and DNA data. *PLoS ONE*, 2013a, v.8, n.9, doi: 10.1371/journal.pone.0074397.
- AMARAL, C. R. L.; BRITO, P. M.; SILVA, D. A.; CARVALHO, E. F. Border biosecurity and the use of species identification techniques in the ornamental fish trade: The case of the South American freshwater pufferfishes. *Forensic Science International Genetics Supplementary Series*, 2013b, <http://dx.doi.org/10.1016/j.fsigss.2013.10.121>.
- APRIL, J.; HANNER, R. H.; MAYDEN, R. L.; BERNATCHEZ, L. Metabolic Rate and Climatic Fluctuations Shape Continental Wide Pattern of Genetic Divergence and Biodiversity in Fishes. *PLoS ONE*, 2013, 8(7): e70296. doi: 10.1371/journal.pone.0070296
- ARRATIA, G. The sister-group of Teleostei: consensus and disagreements. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v.21, n.4, 2001, p.767-773.
- AZEVEDO, M. F. C.; OLIVEIRA, C.; PARDO, B. G.; MARTÍNEZ, P.; FORESTI, F. Phylogenetic analysis of the Order Pleuronectiformes (Teleostei) based on sequences of 12S and 16S mitochondrial genes. *Genetics and Molecular Biology*, v.31, n.1, 2008, p.284 – 292.
- BEAN, T. H. Notes on a collection of fishes made by Captain Henry E. Nichols, U. S. N., in British Columbia and southern Alaska, with descriptions of new species and a new genus (*Delolepis*). *Proceedings of the United States National Museum*, v. 4, n. 255, 1882, p.463-474.
- BEAN, T. H. Catalogue of the fishes of New York. *Bulletin of the New York State Museum*, n. 60, 1903, p.1-784.
- BEAN, T. H. & DRESEL, H. G. A catalogue of fishes received from the Public Museum of the Institute of Jamaica, with descriptions of *Pristipoma approximans* and *Tylosurus euryops*, two new species. *Proceedings of the United States National Museum*, v. 7, n. 418, 1884, p. 151-170.
- BERENDZEN, P. B. & DIMMICK, W. W. Phylogenetic relationships of Pleuronectiformes based on molecular evidence. *Copeia*, v. 2002, n. 3, 2002, p.642-652.
- BERG, C. Sobre peces de agua dulce nuevos ó poco conocidos de la República Argentina. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, v. 4, 1895, p.121-165, Pls. 2-3.
- BERRA, T. Freshwater fish distribution. *The University Chicago Press*, 2007, 604p.
- BETANCUR-R, R., BROUGHTON, R. E., WILEY, E. O., CARPENTER, K., LÓPEZ, J. A., LI, C. & ORTÍ, G. The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS currents*, v.5, 2013, doi 10.1371/currents.tol.53ba26640df0ccae75bb165c8c26288.

BETANCUR-R, R., LI, C., MUNROE, T. A., BALLESTEROS, J. A., & ORTÍ, G. Addressing gene tree discordance and non-stationarity to resolve a multi-locus phylogeny of the flatfishes (Teleostei: Pleuronectiformes). *Systematic biology*, v.62, n.5, 2013, p. 763-785, doi: 10.1093/sysbio/syt039.

BIGELOW, H. B. & SCHROEDER, W. C. Fishes of the western North Atlantic. Part two. Sawfishes, guitarfishes, skates and rays. *Memoirs of the Sears Foundation of Marine Research Memoires, Yale University*, v.1, 1953, 514p.

BLEEKER P. Twaalf de bijdrage tot de kennis der vischfauna von Borneo, visschen van Sinkaeang. *Acta Societatis Scientiarum Indo-Neerlandicae*, n.5, 1859, p. 422-429.

BLOCH, M. E. & SCHNEIDER, J. G. M. E. *Blochii, Systema Ichthyologiae Iconibus ex Illustratum*. Post obitum auctoris opus inchoatum absolvit, correxit, interpolavit Jo. Gottlob Schneider, Saxo. Berolini. Sumtibus Auctoris Impressum et Bibliopolio Sanderiano Commissum, 1801, 584p., pls. 1-110.

BROWNE, P. *The civil and natural history of Jamaica*. In three parts. T. Osborne & J. Shipton, London, 1756, 490p., pls. 1-49.

BOULENGER, G. A. Notes on the Classification of Teleostean Fishes I. On the Systematics Position of the Pleuronectidae. *The Annals and Magazine of Natural History*. London, v.7, n.10, 1902, p. 295-304.

BÜRGIN, T. Asymetry and functional design – The pharyngeal jaw apparatus in Soleoid flatfishes. *Netherlands Journal of Zoology*, v.37, n. 3, p. 322-364.

CALENDINI, F. & MARTIN, J. F. *PaupUp v1. 0.3. 1. A free graphical frontend for Paup*. Dos software, 2005, <[http://www. agro-montpellier. fr/sppe/Recherche/JFM/PaupUp/main. htm](http://www.agro-montpellier.fr/sppe/Recherche/JFM/PaupUp/main.htm)>.

CAMPBELL, M. A., CHEN, W. J. & LÓPEZ, J. A. Are flatfishes (Pleuronectiformes) monophyletic? *Molecular phylogenetics and evolution*, v.69, n.3, 2013, p.664-673. doi: 10.1016/j.ympev.2013.07.011.

CAMPBELL, M. A., CHEN, W. J. & LÓPEZ J. A. Molecular data do not provide unambiguous support for the monophyly of flatfishes (Pleuronectiformes): a reply to Betancur-R and Ortí. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, n. 75, 2014a, p. 149-153, doi:10.1016/j.ympev.2014.02.011.

CAMPBELL, M. A., LÓPEZ, J. A., SATOH, T. P., CHEN, W. J. & MIYA, M. Mitochondrial genomic investigation of flatfish monophyly. *Gene*, v. 551, n.2, 2014b, p.176-182.

CANTALICE, K. M. *Revisão taxonômica do gênero Achirus (Pleuronectiformes: Achiridae) e a descrição anatômica das espécies Achirus declivis e Achirus lineatus da região sudeste do Brasil*. Dissertação (Mestrado em Biociências Nucleares). Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2011, 108pp.

CASTELNAU, F. L. *Poissons*. In: Animaux nouveaux or rares recueillis pendant l'expédition

dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para; exécutée par ordre du gouvernement Français pendant les années 1843 a 1847. Part 7, Zoologie. Paris (P. Bertrand), v. 2, 1855, 112p., pls. 1-50.

CERVIGÓN, F.. *La ictiofauna estuarina del Caño Manamo y areas adyacentes*. Pp. 205-260. In: D. NOVOA R. (ed.) Los recursos pesqueros del Rio Orinoco y su explotacion. CVG, 1982, 386p.

CHABANAUD, P. Revisión des Poissons Héterosomes de la soud-famille des Achiridae, d'apres les types de Kaup, de Günther et de Steindachner. *Bulletin de L'Institut Océanographique*, v. 523, 1928a, 55p.

CHABANAUD, P. Sur les genres *Apionichthys*, Kp., et *Achiropsis*, Stdr. [Pisces soleiformes]; description d'une espèce nouvelle. *Annals and Magazine of Natural History*, v.1, n.5, 1928b, p.638-641.

CHABANAUD, P. Sur la taxonomie des Soléidés de Nouveau-Monde. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, v.2, n.3, 1930, p. 260-268.

CHABANAUD, P. Achiridae nec Trinectidae. Caracteres et synonymie de deux genotypes systématiques certains: *Achirus Achirus* Linné 1758 et *Trinectes maculatus* [Bloch MS] Schneider 1801. *Bulletin d'Institute Oceanographique de Monaco*, n. 661, 1935, p.1-24.

CHABANAUD, P. Les espèces et les sous-espèces atlantiques du genre *Achirus* [Pisces Pleuronectoidea Achiridae]. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, v.12, 1940a, p. 86-90.

CHABANAUD, P. Sur les Achiridae (Pleuronectoidea Soleiformes) totalement démunis d'écailles. *Bulletin de la Société zoologique de France*. 1940b, 65:13-31.

CHANET, B. *Les Apports des Fossiles a la comprehension de phylogenie des Pleuronectiformes* (Osteichthyes: Teleostei). Tese de Doutorado. Muséum National d'Histoire Naturelle, 1995, 315 p., Paris, França.

CHANET, B. A cladistic reappraisal of the fossil flatfish's record consequences on the phylogeny of the Pleuronectiformes (Osteichthyes, Teleostei). *Annals of Science of the Nature*, v.18, 1997, p.105-117.

CHAPLEAU, F. *Comparative osteology and phylogenetic relationships of the Pleuronectiformes* (Pisces, Acanthopterigii). PhD. Thesis. Queen's University, Kingston, Ontario, Canada, 1986, 362 p.

CHAPLEAU, F. Pleuronectiformes relationships: A cladistic reassessment. *Bulletin of Marine Science*, v. 2, n. 1, 1993, p.516-540.

CHAPLEAU, F. & KEAST, A. A phylogenetic reassessment of the monophyletic status of the family Soleidae, with comments on the suborder Soleioei (Pisces: Pleuronectiformes). *Canadian Journal of Zoology*, v.66, 1988, p.2797-2810.

CLARK H. W. The Templeton Crocker Expedition of the California Academy of Sciences,

1932, No. 29, New and Noteworthy Fishes. *California Academy of Sciences*, v. 21, n.29, 1936, p.383 – 396.

COOPER, J.A. & CHAPLEAU, F. Phylogenetic status of *Paralichthodes algoensis* (Pleuronectiformes, Paralichthyidae). *Copeia*, v. 1998, n. 2, 1998, p.477-481.

COPE, E. D. Contributions to the Ichthyology of the Lesser Antilles. *Transactions of the American Philological Association. Boston*, v. 2, n. 14, 1871, p.445-483.

CUVIER, G. *Le Règne Animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Les reptiles, les poissons, les mollusques et les annelids*, [S.l, s.n], v. 2. 1816, 532p.

CUVIER, G. *Le Règne Animal, distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée*, [S.l, s.n], v. 2, 1829, 406p.

DAGET, J. Le crane des Téléostéens. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série, Série A, Zoologie*, 1964, Tome XXXI, p.163-341.

DAWSON, C. E. A revision of the western Atlantic flatfish genus *Gymnachirus* (the naked soles). *Copeia*, n. 4, 1964, p.646-665.

D'ORBIGNY, A. *Voyage dans l'Amérique Méridionale (Le Brésil, La République Orientale De L'uruguay, La République Argentine, La Patagonie, La République Du Chili, La République De Bolivia, La République Du Pérou)*, Exécuté Pendant Les Années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833. Ouvrage dédié au Roi et public sous les auspices de M. le Ministre de l'Instruction publique. Atlas zoologique, 1847, 562p.

DUPLAIN, R. *Taxonomic revision and phylogenetic analysis of the flatfish genus Trinectes (Pleuronectiformes: Achiridae)*. Unpubl. M.Sc. thesis, University of Ottawa, Ottawa, Ontario, Canada, 2009, 177p.

DUPLAIN, R. R.; CHAPLEAU, F. & MUNROE, T. A. A new species of *Trinectes* (Pleuronectiformes: Achiridae) from the upper Río San Juan and Río Condoto, Colombia. *Copeia*, n. 3, 2012, p.541-546.

EIGENMANN, C. H. Catalogue of the fresh-water fishes of Tropical and South Temperate America. *Contributions from the Zoological Laboratory of Indiana University*, n. 76, 1910, p.376-483.

EIGENMANN, C. H. 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*, v. 5, n.1, 1912, 578p., pls. 1-103.

ESCHMEYER, W. N. (ed). *Catalog of Fishes*. California Academy of Sciences <<http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>>. Acessado em 10.02.2015.

FELSENSTEIN J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap.

Evolution, v. 39, n. 4, 1985, p.783-791.

FIGUEREDO, J. L. & MENEZES, N. A. *Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil*. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, 2000, 116p.

FOWLER, H. W. *The fishes of New Jersey*. MacRellish & Quigley, 1906, 435p.

FRIEDMAN, M. The evolutionary origin of flatfish asymmetry. *Nature*, 454, 2008, p.209-212. doi:10.1038/nature07108.

FROESE, R. & PAULY, D. *FishBase*. <www.fishbase.org>, 2015. Acessado em 10 fev. 2015.

FUTCH, C. R.; TOPP, R. & HOUDE, D. Developmental osteology of the lined sole *Achirus lineatus* (Pisces; Soleidae). *Contributions to Marine Sciences*. v. 16, 1972, p. 33-58.

GILL, T. N. The Classification and Relations of the Ribbon-fishes. *American naturalist*, v. 21, 1887, 86p.

GILBERT, C. H. & STARKS, E. C. The fishes of Panama Bay. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, v. 4, 1904, 304p., Pls. 1-33.

GOSSE, P. H. *A naturalist's sojourn in Jamaica*. <<http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.33264>>, London, 1851, 508p.

GOODE, G. B. & BEAN T. H. Descriptions of twenty-five new species of fish from the southern United States, and three new genera, *Letharcus*, *Ioglossus*, and *Chriodorus*. *Proceedings of the United States National Museum*, v. 5, n. 297, 1882, p. 412-437.

GOODE, G. B. & BEAN, T. H. On the American fishes in the Linnean collection. *Proceedings of the United States National Museum*, v. 8, n. 510, 1885, p. 193-208.

GRACIAN-NEGRETE, J. M. *Estatus taxonómico de Achirus lineatus (Linnaeus, 1758) y Achirus mazatlanus (Steindachner, 1869) (Pleuronectiformes: Achiridae)*. Dissertação (Mestrado em ciências em manejo de recursos marinhos). Instituto Politécnico Nacional, La Paz, México, 2012, 89pp.

GRACIAN-NEGRETE, J. M.; GONZÁLEZ-ACOSTA, A. F.; GONZÁLEZ-ISÁIS. M.; ORTIZ-GALINDO, J. L. & DEL MORAL- FLORES, L. F. Osteología comparada del esqueleto caudal de *Achirus lineatus* y *Achirus mazatlanus* (Pleuronectiformes: Achiridae). *International Journal of Morphology*, v. 30, 2012, p.705-708.

GRANDE, L. & BEMIS, W. E. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v.18, 1998, 696p.

GRIFFITH, E & SMITH C. H. *The class Pisces, arranged by the Baron Cuvier, with supplementary additions, by Edward Griffith, F.R.S., &c. and Lieut.-Col. Charles Hamilton Smith, F.R., L.S.S.*, (2nd ed.) Whittaker & Co., London, 1834, 1-680, Pls. 1-62 + 3.

GRONOVIOUS, L. T. *Museum Ichthyologicum, sistens piscium indigenorum et quorundam*

exoticorum, qui in Museo Laur. Theod. Gronovii adservantur, descriptiones, ordine systematico; accedunt nonnullorum exoticorum piscium icones, aeri incisae, v. 2, 1756, 88p., pls. 5-7.

GÜNTHER, A. *Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Acanthopterygii, Pharyngognathi and Anacanthini in the collection of the British Museum*, v. 4, 1862, 534p.

GÜNTHER, A. *Catalog of fishes of British Museum*, IV Pleuronectidae, 1880, 399-504,.

GUNTER, G. Two new species of naked soles from the Gulf of Mexico, with notes on a third species. *Copeia*, v.1936, n. 4, 1936, p.203-209.

GUNTER, G. A Description of four specimens of the sole, *Nodogymnus williamsoni*, with notes on the species. *Copeia*, v.1939, n.4, 1939, p.188-193.

HALL, T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, v. 41, 1999, p.95-98.

HEBERT, P. D. N.; RATNASINGHAM, S. & WAARD, J. R. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v. 270, 2003, p.S96-S99.

HENSLEY, D. A. An overview of the systematics and biogeography of the flatfishes. *Journal of Sea Research*, v. 37, 1997, p.187-194.

HENSLEY, D. A. & AHLSTROM, E. H. Pleuronectiformes: Relationships. In: Ontogeny and systematics of fishes. *American Society of Ichthyology and Herpetology*, Special Publication, n. 1, 1984, p.670-687.

HOLT, E. W. Studies in teleosteans Morphology from Marine Laboratory at Cleethorpes. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1894, p.413-446.

HOSHINO, K. Homologies of the caudal fin rays of Pleuronectiformes (Teleostei). *Ichthyological Research*, v. 48, 2001, p.231 – 246.

HORST, R. Eene nieuwe Pleuronectoide, *Apionichthys bleekeri*. *Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging*, v. 4, 1878, p.30-32.

HUBBS, C. L. The scientific name of the common sole of the Atlantic coast of the United States. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, v. 55, 1932, p.19-22.

HUBBS, C. L. Phylogenetic position of the Citharidae, a family of flatfishes. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology of University of Michigan*, v. 63, 1945, 38p.

IVANOVA, N. V.; ZASEMLAK, T. S.; ROBERT, H. & HEBERT P. D. N. Universal primer cocktails for fish dna barcoding. *Molecular ecology notes*, v. 7, n. 4, 2007, p. 594-548, doi: 0.1111/j.1471-8286.2007.01748.x

JENYNS, L. *Fish*. In: *The zoology of the voyage of H. M. S. Beagle, under the command of*

Captain Fitzroy, R. N., during the years 1832 to 1836. Smith, Elder, and Co, Londres, 1847. 172p., pls. 1-29.

JORDAN, D. S. List of fishes collected at Key West, Florida, with notes and descriptions. *Proceedings of the United States National Museum*, v. 7, n. 416, p.103-150.

JORDAN, D. S. List of fishes from Egmont Key, Florida, in the Museum of Yale College, with description of two new species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, v. 36, 1884, p.42-46.

JORDAN, D. S. A list of the fishes known from the Pacific coast of tropical America, from the Tropic of Cancer to Panama. *Proceedings of the United States National Museum*, v.8, n. 526, 1885, p. 361-394.

JORDAN, D. S. A preliminary list of the fishes of the West Indies. *Proceedings of the United States National Museum*, v. 9, n. 595, 1887, p. 554-608.

JORDAN, D. S. Notes on *Achirus lorentzii*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, v.39, n.3, 1887, p. 389-391.

JORDAN, D. S. The fishes of Sinaloa. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, v. 5, 1895, p. 377-514, pls. 26-55.

JORDAN, D. S. New genera of fishes. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, v. 70, n. 3, 1919, p. 341-344.

JORDAN D. S. On the family Achiridae or the broad-soles, with description of a new species *Achirus banharti* from California. *University of California Publications in Zoology*, v. 26, 1923, 14p.

JORDAN, D. S. & EVERMANN, B. W. The fishes of North and Middle America: a descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the waters of North America, north of the Isthmus of Panama. Part II. *Bulletin of the United States National Museum*, n. 47, 1898a,; p. 1241-2183.

JORDAN, D. S. & EVERMANN, B. W. The fishes of North and Middle America: a descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the waters of North America, north of the Isthmus of Panama. Part III. *Bulletin of the United States National Museum*, n. 47, 1898b, p.2183-3136.

JORDAN, D. S. & GILBERT, C. H. Descriptions of ten new species of fishes from Key West, Florida. *Proceedings of the United States National Museum*,v. 7, n. 402, , 1884, p. 24-32.

JORDAN, D. S. & GOSS D. K. A review of the flounders and soles (Pleuronectidae) of America and Europe. *United States Commission of Fish and Fisheries*, Report of the Commissioner, v. 14, 1889, p. 225-342, Pls. 1-9.

JORDAN, D. S., EVERMANN, B. W. AND CLARK, H. W. Check list of the fishes and fishlike vertebrates of North and Middle America north of the northern boundary of Venezuela and Colombia. *Report of the United States Commissioner of Fisheries*, 1930, 670p.

KAUP, J. J. Uebersicht der Soleinae, der vierten Subfamilie der Pleuronectidae. *Archives für Naturgeschichte*, v. 24, n. 1, 1858, p. 94-104.

KIMURA, M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, v.16, 1980, p.111-120.

KNER, R. Specielles Verzeichniss der während der Reise der kaiserlichen Fregatte "Novara" gesammelten Fische. III. und Schlussabtheilung. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. *Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, v. 53, 1866, p. 543-550.

KYLE, H. M. The Asymmetry, Metamorphosis and Origin of Flatfishes. *Phylosophical Transactions of the Royal Society*, B, v. 111, 1921, p.75-129.

LACÉPÈDE, B. G. E. *Histoire naturelle des poisons*, v. 5, 1802, 803p., pls. 1-21.

LAHILLE, F. Los peces argentinos de cara torcida. *Physis* (Argentina), v. 16, 1939, p. 179-205.

LARKIN, M. A.; BLACKSHIELDS, G.; BROWN, N. P.; CHENNA, R.; MCGETTIGAN, P. A.; MCWILLIAM, H.; VALENTIN, F; WALLACE, I. M.; WILM, A.; LOPEZ, R.; THOMPSON, J. D.; GIBSON T. J. & HIGGINS, D. G. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics applications note*, v. 23, n. 21, 2007. p. 2947–2948 doi: 10.1093/bioinformatics/btm404.

LAUDER G. V. & LIEM K. F. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, v.150, 1983, p.95-197.

LEA, R. N. KARPOV, K. A., & QUIROLLO, L. F. 1989. Record of the roughscale sole, *Clidoderma asperrimum*, from northern California with a note on the Pacific lined sole, *Achirus mazatlanus*. *California Fish and Game*, v. 75, n. 4, p. 239-241.

LINNAEUS, C. *Systema Naturae*, Ed. X. (Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata.) Holmiae, v. 1, 1758, 824p.

LINNAEUS, C. *Systema naturae sive regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Laurentii Salvii*, Holmiae, 1766, 12th ed., v. 1, 532p.

LOVEJOY, N. R.; ALBERT, J. S. & CRAMPTON, W. G. R. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South America Earth Sciences*, v.21, 2006, p.5-13.

MEEK, S. E. The fresh-water fishes of Mexico north of the isthmus of Tehuantepec. *Field Columbian Museum, Zoological Series*, v. 5, 1904, 252p., pls. 1-17.

MEEK, S. E. & HILDEBRAND, S. F. The marine fishes of Panama. Part III. *Field Museum of natural History, Publications, Zoölogical Series*, v. 15, , 1928, p.709-1045, pls. 72-102.

MIRANDA RIBEIRO, A. de. Pescas do "Annie.". *Boletim Sociedade Nacional Agricultura*, Rio de Janeiro [Lavoura], n. 4-7, 1903, p. 144-196.

MIRANDA RIBEIRO, A. de. Fauna brasiliense. Peixes. Tomo V. [Eletherobranchios aspirophoros]. Physoclisti. *Arquivos do Museu Nacional de Rio de Janeiro*, v. 17, 1915, 679p.

MIRANDA RIBEIRO, A. de. Fauna brasiliense. Peixes. Tomo V. [Eletherobranchios Aspirophoras]. Physoclisti. Summario do Tomo V. *Arquivos do Museu Nacional de Rio de Janeiro*, v. 21, 1918, 227p.

MITCHILL, S. L. The fishes of New-York, described and arranged. *Transactions of the Literary and Philosophical Society of New-York*, v. 1, 1816, p. 355-492, pls. 1-6.

MITCHILL, S. L. Memoir on ichthyology. The fishes of New York, described and arranged. In a supplement to the *Memoir American Monthly Magazine and Critical Review*, v. 2, n. 4, 1818, p.241-248.

MUNROE, T. A. *Achiridae*. In: CARPENTER, K. E. (Ed.). The living marine resources of Western Central Atlantic. Volume 2: Bony fishes part 1. FAO Species guide for fishery purposes. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, v.5, 2003, 773p.

MUNROE, T. A. Systematic diversity of the Pleuronectiformes. In: GIBSON, R. N. Flatfishes Biology and Exploitation. *Scottish Association for Marine Science*. Blackwell Science Ltd., 2005, 387p. ISBN 0-632-05926-5.

MYERS, G. S. Notes on soles related to *Achirus*. *Copeia Northampton Mass.*, v.171, 1929, p.36-38.

NELSON, J. S. *Fishes of the world*. 4th Ed. New York, Ed. John Wiley and Sons, Inc, 2006, 600p.

NICHOLS, J. T. A new *Gymnachirus* from North Carolina. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 35, 1916, p.71-72.

NICHOLS, J. T. & MURPHY R. C. A collection of fishes from the Panama Bight, Pacific Ocean. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 4, 1944, 260p.

NICHOLS, J. T. & HEINLER, C. A rare sole from Bahamas. *American Museum of Natural History*, n. 326, 1928, 1p.

NORMAN, J. R. A new sole from the Bahamas. *American Museum Novitates*, n. 477, 1931, 1p.

NORMAN, J. R. *A systematic monograph of the flatfishes (Heterosomata)*. Psettodidae, Bothidae, Pleuronectidae. *British Museum (Natural History)*, v. I, 1934, 459p.

OGILBY, J. D. *Edible fishes of Queensland*. Parts IV through IX. *Memoirs of the Queensland Museum*, v. 5, , 1916, p. 127-177, pls. 14-23.

- PAGE, R. D. M. *NDE: NEXUS Data Editor 0.5.0*. University of Glasgow, Glasgow, 2001.
- PALUMBI, S. R. *Nucleic acids II: the polymerase chain reaction*. In: Molecular Systematics, HILLIS, D. M.; MORITZ, C.; MABLE, B. K. (Eds), Sinauer & Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, 1996, p. 205-247.
- PEARSON, N. E. The fishes of the Atlantic and Pacific slopes near Cajamarca, Peru. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, v. 23, n. 7, 1937, p. 87-98, pls. 12-13.
- PEARSON, J. C. The young of some marine fishes taken in lower Chesapeake bay, Virginia, with special reference to the gray sea trout *Cynoscion regalis*. *Fishery Bulletin of The Fish And Wildlife Service*, v. 50, n.36, 1941, p.79-101.
- PEREIRA, L. H. G.; HANNER, R.; FORESTI, F. & OLIVEIRA, C. Can DNA barcoding accurately discriminate megadiverse Neotropical freshwater fish fauna? *BMC Genetics* v.14, , 2013, 20p. doi:10.1186/1471-2156-14-20.
- PETERS, W. C. Über neue oder weniger bekannte Fische des Berliner Zoologischen Museums. *Monatsberichte der Königlich-Preuss[ischen] Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1869, p.703-711.
- POEY, F. Memorias sobre la historia natural de la Isla de Cuba, acompañadas de sumarios Latinos y extractos en Francés. Tomo 2. *La Habana*, v. 2, 1861, p.337-442.
- QUOY, J. R. C. & GAIMARD J. P. Description des Poissons. Chapter IX. In: FREYCINET, L. de, *Voyage autour du Monde. Exécuté sur les corvettes de L. M. "L'Uranie" et "La Physicienne," pendant les années 1817, 1818, 1819 et 1820*. Paris, 1824, p.192-401.
- RAFINESQUE, C. S. Analyse de la Nature ou tableau de l'Univers et dès corps organises. *Institut de Sciences naturelles de Naples*, 1815, 224pp.
- RAFINESQUE, C. S. Extracts from a second series of zoological letters written to Baron Cuvier of Paris, by Prof. Rafinesque in 1831. *Atlantic Journal and Friend of Knowledge, Philadelphia*, v. 1, n. 1, 1832, p.19-22.
- RAMOS, R. T. C. *Estudo filogenético da família Achiridae (Teleostei: Pleuronectiformes: Pleuronectoidei), com a revisão das formas de água doce da América do Sul Cis-Andina e a reavaliação do monofiletismo de Soleomorpha ("Soeloidei")*. Tese de Doutorado, Departamento de Zoologia, Universidade de São Paulo, 1998, 158p.
- RAMOS, R. T. C. Family Achiridae (American soles). In: Reis, R. E., Kullander, S. O., Ferraris Jr., C.J. (Eds) *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, 2003a, p.666-669.
- RAMOS, R. T. C. Systematic Review of Apionichthys (Pleuronectiformes: Achiridae) with descriptions of four new species. *Ichthyology Exploration of Freshwaters*, v. 14, n. 2, 2003b, p.97-126.
- RAMOS, R. T. C.; RAMOS, T. P. A.; LOPES, P. R. D. New species of *Achirus*

(Pleuronectiformes: Achiridae) from Northeastern Brazil. *Zootaxa*, v. 2113, 2009, p.55-62.

RAMOS T. P. A. *Osteologia da família Achiridae (Pleuronectiformes: Pleuronectoidei), com ênfase no gênero Apionichthys Kaup, 1858*. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). Universidade Federal da Paraíba. 117pp.

RODRÍGUEZ, F.; OLIVER, S.L. MARÍN, A. E MEDINA, J.R. The general stochastic model of nucleotide substitution. *Journal of Theoretical Biology*, v.142, 1990, p. 485-501.

REGAN, C. T. *Biologia Centrali-Americana. Pisces*. London, 1908, p.161-203, pls. 21-26.

REGAN, C. T. The origin and evolution of the teleostean fishes of the order Heterosomata. *Annals and Magazine of Natural History*, v. 6, n. 35, 1910, p. 484-496.

REGAN, C.T. *Fishes*. Encyclopedia Britannica, 14th ed., v. 9, p. 324-325.

SCHREIBER, A. M. Asymmetric craniofacial remodeling and lateralized behavior in larval flatfish. *Journal of Experimental Biology*, v. 209, n. 4, 2006, p. 610-621.

SCHULTZ, L. P. A further contribution to the ichthyology of Venezuela. *Proceedings of the United States National Museum*, v. 99, no. 3235, 1952, p. 1-211, pls. 1-3.

SHIRLEY, M. H.; VLIET, K. A.; CARR, A. N. & AUSTIN, J. D. Rigorous approaches to species delimitation have significant implications for African crocodylian systematics and conservation. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*, 281, 2014, 9p.

SLOANE, H. *The natural history of Jamaica*. Book V, Part II. Of the fishes of Jamaica. P. 275-291, Pl. 246-253. In: Sloane, H.: *A voyage to the islands Madera, Barbadoes, Nieves, St Christofers, and Jamaica; with the natural history of the herbs and trees, four-footed beasts, fishes, birds, insects, reptiles &c. of the last of those islands*, Vol. 2. London. A voyage to the islands Madera, Barbadoes, Nieves, St Christofers, and Jamaica, v. 2, 1725;: 499 p., pls. 157-274.

SMITH, H. M. The fishes found in the vicinity of Woods Hole. *Bulletin of the U. S. Fish Commission*, v. 17, 1898, p.85-111.

SMITH, H. M. The fishes of North Carolina. *North Carolina Geological and Economical Survey*, Raleigh, v. 2, 1907, 453p., Pls. 1-21.

SONG, J. & PARENTI, R. L. Clearing and Staining Whole Fish Specimens for Simultaneous Demonstration of Bone, Cartilage, and Nerves. *Copeia*, n. 1, 1995, p.114-118.

SPIX, J. B. VON & AGASSIZ, L. *Selecta genera et species piscium quos in itinere per Brasiliam annos MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I colleget et pingendo curavit Dr J. B. de Spix Monachii*. 1829. Part 1: i-xvi + i-ii + 1-82, Pls. 1-48; Part 2: 83-138, Pls. 49-101.

STEINDACHNER, F. Ichthyologische Abhandlung. *Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien*, v. 5, n. 14, 1868, 120p.

STEINDACHNER, F. Eine Abhandlung über einige neue Fischarten aus den Sammlungen des Wiener-Museums. *Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien*, v. 6 , n. 19, 1869, p. 149-150.

STEINDACHNER, F. Ichthyologische Notizen (IX). *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche*, v. 60, 1870, p.290-318.

STEINDACHNER, F. Ichthyologische Beiträge (V). *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche*, v. 74, 1876, 49-240p.

STEINDACHNER, F. Beiträge zur Kenntniss der Flussfische Südamerika's. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche*, v. 41, 1879, p.151-179.

STEINDACHNER, F. Ichthyologische Beiträge (IX). I. Über eine Sammlung von Flussfischen von Tohizona auf Madagascar. II. Über zwei neue Agonus-Arten aus Californien. III. Über einige Fischarten aus dem nördlichen Japan, gesammelt von Professor Dybowski. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, v. 82, 1880, p. 238-266.

STEINDACHNER, F. Ichthyologische Beiträge (XVIII). *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche*, v. 124, n 10, 1915, p.567-591.

STORER, D. H. A report on the fishes of Massachusetts. *Boston Journal of Natural History*, v. 2, n. 3-4, 1839, p.289-558.

STORER, D. H. A synopsis of the fishes of North America. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences*, v. 2, 1846, p.253-550.

STORER, D. H. *A history of the fishes of Massachusetts*. Cambridge and Boston, 1867, 287p., 39 pls

SWOFFORD, D. L. *PAUP. Phylogenetic analysis using parsimony and other methods*. Version 4.0, 2003.

TAMURA, K.; PETERSON, D.; PETERSON, N.; STECHER, G.; NEI, M.; KUMAR, S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*, v. 28, 2013, p. 2731-2739.

THILO, O. Die Vorfahren der Schollen. *Bulletin de l'Académie Impériale des sciences de Saint Petesburg*, v. 5, n. 14, 1902, p. 315-350, 2pl.

TRACY, H. C. The Fishes of Rhode Island: V.-the Flat-fishes. Special papper. Reprinted from *the thirty-eight annual report of commissioner of the inland fisheries of Rhode island*, n.36, 1907, p.46-82.

VÁLDEZ-MORENO, M.; VÁSQUEZ-YEOMANS, L.; ELÍAS-GUTIÉRREZ, M.; IVANOVA, N. V.; HEBERT, P. D. N. Using DNA barcodes to connect adults and early life

stages of marine fishes from the Yucatan Peninsula, Mexico: potential in fisheries management. *Marine and Freshwater Researchs*, v.61, 2010, p. 655–671.

WARD, R. D.; ZEMLAK, T. S.; INNES, B. H.; LAST, P. R. & HEBERT, P. D. DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 360, n. 1462, p. 1847-1857.

WALKER, H. J., JR. & BOLLINGER J. A new species of *Trinectes* (Pleuronectiformes: Achiridae), with comments on the other eastern Pacific species of the genus. *Revista de Biología Tropical*, v. 49, . 2001, p.177-185.

WEYENBERGH, H. Algunos nuevos pescados del Museo Nacional y algunas noticias ictiológicas. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias Exactas existente en la Universidad de Córdoba*, Buenos Aires, v. 3, v. 1, 1877, p.1-21, Pls. 1-4.

APÊNDICE A – Sequências COI analisadas

| Taxon | ID. Amostra | No. Acesso | Localização |
|---------------------------------|--------------------|-------------|----------------------------------------------------------------------|
| <i>Achiropsetta tricholepis</i> | AL147218 | FOAG614-08 | Australian Antarctic Territory, Heard and Macdonald Islands |
| <i>Achirus acvívus*</i> | GEA.ICT 01695 | ACMT015-14 | Brasil, Pará, Curuçá, Rio Curuçá. |
| <i>Achirus lineatus*</i> | PNT.UERJ.341 | ACMT011-14 | Brasil, São Paulo, Cananéia |
| <i>Achirus lineatus*</i> | PNT.UERJ.355 | ACMT012-14 | Brasil, São Paulo, Cananéia |
| <i>Achirus lineatus*</i> | PNT.UERJ.364 | ACMT013-14 | Brasil, São Paulo, Cananéia |
| <i>Achirus lineatus</i> | MX1333 | MXII321-07 | México, Campeche, Calkini |
| <i>Achirus lineatus</i> | CINV-NEC7322 | MXII322-07 | México, Campeche, Calkini |
| <i>Achirus lineatus</i> | CINV-NEC7313 | MXII335-07 | México, Campeche, Calkini |
| <i>Achirus lineatus</i> | LBPV40512 | MFSP354-10 | Brasil, São Paulo, Bertioiga |
| <i>Achirus lineatus</i> | LBPV40513 | MFSP355-10 | Brasil, São Paulo, Bertioiga |
| <i>Achirus lineatus</i> | LBPV40552 | MFSP393-10 | Brasil, São Paulo, Bertioiga |
| <i>Achirus lineatus</i> | LBPV46946 | MFSP531-10 | Brasil, São Paulo, Bertioiga |
| <i>Achirus lineatus</i> | LBPV46943 | MFSP572-10 | Brasil, São Paulo, Bertioiga |
| <i>Achirus lineatus</i> | LBPV46944 | MFSP573-10 | Brasil, São Paulo, Bertioiga |
| <i>Achirus lineatus</i> | LBPV46945 | MFSP574-10 | Brasil, São Paulo, Bertioiga |
| <i>Achirus lineatus</i> | LBPV46947 | MFSP575-10 | Brasil, São Paulo, Bertioiga |
| <i>Achirus lineatus</i> | LBPV51326 | MFSP747-11 | Brasil, São Paulo, Cananéia |
| <i>Achirus lineatus</i> | LBPV51327 | MFSP748-11 | Brasil, São Paulo, Cananéia |
| <i>Achirus lineatus</i> | LBPV51328 | MFSP749-11 | Brasil, São Paulo, Cananéia |
| <i>Achirus lineatus</i> | LBPV51329 | MFSP750-11 | Brasil, São Paulo, Cananéia |
| <i>Achirus lineatus</i> | LBPV51335 | MFSP751-11 | Brasil, São Paulo, Cananéia |
| <i>Achirus lineatus</i> | ECO-CH-P5510A | MEFM144-05 | México, Quintana Roo, Othon P. Blanco, Chetumal Bay |
| <i>Achirus lineatus</i> | ECO-CH-P5510B | MEMF145-05 | México, Quintana Roo, Othon P. Blanco, Chetumal Bay |
| <i>Achirus lineatus</i> | ECO-CH-P5510C | MEMF146-05 | México, Quintana Roo, Othon P. Blanco, Chetumal Bay |
| <i>Achirus lineatus</i> | ECO-CH-P5510D | MEMF147-05 | México, Quintana Roo, Othon P. Blanco, Chetumal Bay |
| <i>Achirus lineatus</i> | ECO-CH-P5510E | MEMF148-05 | México, Quintana Roo, Othon P. Blanco, Chetumal Bay |
| <i>Achirus lineatus</i> | MX674 | MEMF674-06 | México, Quintana Roo, Lazaro Cardenas, near Chiquila |
| <i>Achirus lineatus</i> | MX771 | MEMF823-05 | Mexico, Yucatan, Celestun, Cajun-Chiquitan |
| <i>Achirus lineatus</i> | MX773 | MEMF825-06 | Mexico, Yucatan, Celestun, Cajun-Chiquitan |
| <i>Achirus lineatus</i> | MX774 | MEMF826-06 | Mexico, Yucatan, Celestun, Cajun-Chiquitan |
| <i>Achirus lineatus</i> | MX775 | MEMF827-06 | Mexico, Yucatan, Celestun, Cajun-Chiquitan |
| <i>Apionichthys dumerili*</i> | GEA.ICT 01705 | ACMT014-14 | Brasil, Pará, Curuçá, Rio Curuçá |
| <i>Apionichthys finis**</i> | MPEG 23849.1 | ACMT009-14 | Brasil, Pará, Prainha, Jauru basin |
| <i>Apionichthys finis**</i> | MPEG 23849.2 | ACMT010-14 | Brasil, Pará, Prainha, Jauru basin |
| <i>Bothus ocellatus</i> | USNM:FISH:BZLW4350 | BZLWA348-06 | Belize, Stann Creek district, Dangriga Constituency, Carrrie Bow Cay |
| <i>Catathyridium jenynsii</i> | UNMDP-T 539 | FARGB371-11 | Argentina, Buenos Aires, Rio Parana (San Nicolas) |
| <i>Catathyridium jenynsii</i> | LBPV-9849 | FUPR119-10 | Brasil, Parana, Upper Paraná Basin |
| <i>Catathyridium jenynsii</i> | LBPV-9850 | FUPR1194-10 | Brasil, Parana, Upper Paraná Basin |
| <i>Catathyridium jenynsii</i> | LBPV-9854 | FUPR1195-10 | Brasil, Parana, Upper Paraná Basin |

| | | | |
|----------------------------------|-------------------|-------------|----------------------------------------------------------------------|
| <i>Catathyridium jenynsii</i> | LBPV-9858 | FUPR1196-10 | Brasil, Parana, Upper Paraná Basin |
| <i>Catathyridium jenynsii</i> | LBPV-9859 | FUPR1197-10 | Brasil, Parana, Upper Paraná Basin |
| <i>Catathyridium jenynsii</i> | LBPV-9860 | FUPR1198-10 | Brasil, Parana, Upper Paraná Basin |
| <i>Catathyridium jenynsii</i> | LBPV-9861 | FUPR1199-10 | Brasil, Parana, Upper Paraná Basin |
| <i>Catathyridium jenynsii</i> | LBPV-9863 | FUPR1200-10 | Brasil, Parana, Upper Paraná Basin |
| <i>Catathyridium jenynsii</i> | LBPV-9866 | FUPR1201-10 | Brasil, Parana, Upper Paraná Basin |
| <i>Citharoides macrolepis</i> | ADC 258.1-2 | TZMSB268-04 | South Africa, KwaZulu-Natal, Durban |
| <i>Cynoglossus billineatus</i> | FSCS 51-w-2 | FSCS115-06 | China, Guangdong, Wushi, Zhanjiang |
| <i>Etropus crossotus</i> | LBPV35066 | MFSP056-09 | Brasil, São Paulo |
| <i>Gymnachirus nudus*</i> | PNT.UERJ.470 | ACMT001-14 | Brasil, São Paulo, Cananéia |
| <i>Gymnachirus nudus*</i> | PNT.UERJ.471 | ACMT002-14 | Brasil, São Paulo, Cananéia |
| <i>Hypoclinemus mentalis*</i> | PNT.UERJ.376 | ACMT003-14 | Peru, Iquitos, Rio Nanay |
| <i>Hypoclinemus mentalis*</i> | PNT.UERJ.377 | ACMT004-14 | Peru, Iquitos, Rio Nanay |
| <i>Hypoclinemus mentalis*</i> | PNT.UERJ.379 | ACMT005-14 | Peru, Iquitos, Rio Nanay |
| <i>Hypoclinemus mentalis*</i> | PNT.UERJ.380 | ACMT006-14 | Peru, Iquitos, Rio Nanay |
| <i>Hipoglossoides robustus</i> | CAS 230249 | DSFAL012-07 | United States, Alaska, Gulf of Alaska |
| <i>Poecilopsetta natalensis</i> | ADC09_260.3#1 | DSFSF716-09 | South Africa, Tugela Banks |
| <i>Psetta máxima</i> | EU513706 | GBGC7295-09 | - |
| <i>Psettodes erumei</i> | NPPF1156 | NNPF156-10 | Iran, Bushehr, Nayband National Park coast |
| <i>Samariscus triocellatus</i> | MBIO1413.4 | MBFA838-07 | French Polynesia, Society Islands, Moorea, Papetoai |
| <i>Solea solea</i> | EU513749 | GBGC7252-09 | - |
| <i>Trinectes inscriptus</i> | ECOCH5736 | MEMF388-06 | México, Quintana Roo, Othon P. Blanco, Xcalak bridge |
| <i>Trinectes maculatus</i> | BNAF-0903-1 | BNAF021-08 | United States, New York, Hudson River, near Newburg |
| <i>Trinectes maculatus</i> | USNM:FISH:FCC8071 | FCCA071-09 | United States, Florida, Brevard County, Port Canaveral Trident Basin |
| <i>Trinectes maculatus</i> | SLUM:688.04 | BNafa462-08 | United States, Florida, Gadsden, North Mosquito Creek |
| <i>Trinectes microphthalmus*</i> | PNT.UERJ.361 | ACMT008-14 | Brasil, São Paulo, Cananéia |
| <i>Trinectes microphthalmus*</i> | PNT.UERJ.362 | ACMT007-14 | Brasil, São Paulo, Cananéia |
| <i>Trinectes paulistanus*</i> | GEA.ICT 01710 | ACMT016-14 | Brasil, Pará, Curuçá, Rio Curuçá |
| <i>Trinectes paulistanus*</i> | GEA.ICT 01711 | ACMT017-14 | Brasil, Pará, Curuçá, Rio Curuçá |
| <i>Trinectes paulistanus*</i> | GEA.ICT 01712 | ACMT018-14 | Brasil, Pará, Curuçá, Rio Curuçá |

Legenda: (*) – sequências obtidas no presente trabalho; (**) – sequencias doadas pelo Dr. Johnathan Ready.

Legenda: (*) – sequências recuperadas no presente trabalho.

APÊNDICE B - sequências 16srRNA analisadas

| Táxons | ID. Amostra | No. Acesso Genbank | Localização |
|-------------------------------------------|--------------------|-------------------------------|-----------------------------|
| <i>Achirus achirus</i> * | GEA.ICT.01695 | KP213862 | Curuçá, Pará , Brasil |
| <i>Achirus achirus</i> * | GEA.ICT.01696 | KP213863 | Curuçá, Pará , Brasil |
| <i>Achirus declivis</i> * | PNT.UERJ.336 | KP213864 | Cananéia, São Paulo, Brasil |
| <i>Achirus declivis</i> * | PNT.UERJ.353 | KP213865 | Cananéia, São Paulo, Brasil |
| <i>Achirus declivis</i> | - | AY998021.1 | Pará, Brasil |
| <i>Achirus lineatus</i> * | PNT.UERJ.355 | KP213866 | Cananéia, São Paulo, Brasil |
| <i>Achirus lineatus</i> * | PNT.UERJ.341 | KP213867 | Cananéia, São Paulo, Brasil |
| <i>Achirus lineatus</i> * | PNT.UERJ.364 | KP213868 | Cananéia, São Paulo, Brasil |
| <i>Achirus lineatus</i> | - | AY359671.1 | Atlântico Sul |
| <i>Apionichthys dumerili</i> * | GEA.ICT.01705 | KP213869 | Cananéia, São Paulo, Brasil |
| <i>Apionichthys dumerili</i> * | GEA.ICT.01706 | KP213870 | Cananéia, São Paulo, Brasil |
| <i>Bothus ocellatus</i> | - | AY359652.1 | Atlântico Sul |
| <i>Bathysolea profundicola</i> | - | AY359659.1 | Atlântico Norte |
| <i>Catathyridium jenynsi</i> | - | AY998022.1 | Paraná, Brasil |
| <i>Citharichthys macrops</i> | - | AY359656.1 | Atlântico Sul |
| <i>Citharoides macrolepis</i> | KU T2466 | AF488463.1 | - |
| <i>Cyclopsetta chittendeni</i> | - | AY998019.1 | São Paulo, Brasil |
| <i>Cynoglossus joyneri</i> | - | HQ003910. | Mar da Korea |
| | | 1 | |
| <i>Etropus crossotus</i> | - | AY359654.1 | Atlântico Sul |
| <i>Gymnachirus nudus</i> * | PNT.UERJ.470 | KP213871 | Cananéia, São Paulo, Brasil |
| <i>Gymnachirus nudus</i> * | PNT.UERJ.471 | KP213872 | Cananéia, São Paulo, Brasil |
| <i>Heteromycteris japonicus</i> | KU T2491 | AF488444.1 | - |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> | PNT.UERJ.377 | KP213873 | Rio Nanay, Iquitos, Peru |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> * | PNT.UERJ.376 | KP213874 | Rio Nanay, Iquitos, Peru |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> * | PNT.UERJ.379 | KP213875 | Rio Nanay, Iquitos, Peru |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> * | PNT.UERJ.380 | KP213876 | Rio Nanay, Iquitos, Peru |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> * | - | AY998023.1 | Acre, Brasil |
| <i>Lepidoblepharon ophthalmolepis</i> | KU T2495 | AF488464.1 | - |

| | | | |
|----------------------------------|---------------|------------|-----------------------------|
| <i>Plagiopsetta glossa</i> | KU T2470 | AF488466.1 | - |
| <i>Pleuronectes platessa</i> | - | AY359673.1 | Northeast Atlantic |
| <i>Poecilopsetta plinthus</i> | KU T2472 | AF488465.1 | - |
| <i>Psetta maxima</i> | - | FN688146.1 | - |
| <i>Psettodes belcheri</i> | - | AY368302.1 | - |
| <i>Psettodes erumei</i> | USNM T4736 | AF488468.1 | - |
| <i>Rhombosolea tapirina</i> | - | EU848460.1 | - |
| <i>Samariscus xenicus</i> | KU T2482 | AF488467.1 | - |
| <i>Scophthalmus maximus</i> | - | AY359664.1 | Northeast Atlantic |
| <i>Symphurus thermophilus</i> | - | FJ859011.1 | Tonga-Kermadec arcs |
| <i>Trinectes maculatus</i> | - | AY430244.1 | - |
| <i>Trinectes microphthalmus*</i> | PNT.UERJ.362 | KP213881 | Cananéia, São Paulo, Brasil |
| <i>Trinectes microphthalmus*</i> | PNT.UERJ.361 | KP213882 | Cananéia, São Paulo, Brasil |
| <i>Trinectes paulistanus*</i> | GEA.ICT.01710 | KP213877 | Curuçá, Pará , Brasil |
| <i>Trinectes paulistanus*</i> | GEA.ICT.01711 | KP213878 | Curuçá, Pará , Brasil |
| <i>Trinectes paulistanus*</i> | GEA.ICT.01712 | KP213879 | Curuçá, Pará , Brasil |
| <i>Trinectes paulistanus*</i> | PNT.UERJ.335 | KP213880 | Cananéia, São Paulo, Brasil |
| <i>Trinectes paulistanus</i> | - | AY359672.1 | Southwest Atlantic |
| <i>Trinectes paulistanus</i> | - | AY998030.1 | São Paulo, Brasil |

APÊNDICE C - distância genética K2P do gene COI diagnosticada com todas as sequências incluídas

Entre gêneros:

| Gênero 1 | Gênero 2 | Distância K2P (%) |
|----------------------|---------------------|--------------------------|
| <i>Catathyridium</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,141 (14,1%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Trinectes</i> | 0,151 (15,1%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,155 (15,5%) |
| <i>Catathyridium</i> | <i>Trinectes</i> | 0,167 (16,7%) |
| <i>Gymnachirus</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,171 (17,1%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Hypoclinemus</i> | 0,172 (17,2%) |
| <i>Trinectes</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,173 (17,3%) |
| <i>Gymnachirus</i> | <i>Hypoclinemus</i> | 0,176 (17,6%) |
| <i>Trinectes</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,176 (17,6%) |
| <i>Trinectes</i> | <i>Hypoclinemus</i> | 0,177 (17,7%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,179 (17,9%) |
| <i>Catathyridium</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,180 (18,0%) |
| <i>Catathyridium</i> | <i>Hypoclinemus</i> | 0,182 (18,2%) |
| <i>Hypoclinemus</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,185 (18,5%) |
| <i>Catathyridium</i> | <i>Achirus</i> | 0,188 (18,8%) |

Gênero *Achirus*

| Espécie 1 (No. Acesso BOLD) | Espécie 2(No. Acesso BOLD) | Distancia K2P (%) |
|--------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------|
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM144-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM145-05) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM144-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM146-05) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM145-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM146-05) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM144-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM147-05) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM145-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM147-05) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM146-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM147-05) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM144-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM148-05) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM145-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM148-05) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM146-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM148-05) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM147-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM148-05) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM144-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM823-06) | 0,022 (2,2%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM145-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM823-06) | 0,023 (2,3%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM146-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM823-06) | 0,022 (2,2%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM147-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM823-06) | 0,022 (2,2%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM148-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM823-06) | 0,022 (2,2%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM144-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM825-06) | 0,023 (2,3%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM145-05) | <i>Achirus lineatus</i> (MEFM825-06) | 0,025 (2,5%) |

| | | |
|--------------------------------------|--------------------------------------|---------------|
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP748-11) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT013-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP749-11) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT013-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP750-11) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT013-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP751-11) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT013-14) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MXII321-07) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT013-14) | 0,025 (2,5%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MXII322-07) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT013-14) | 0,025 (2,5%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MXII335-07) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT013-14) | 0,025 (2,5%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM674-06) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT013-14) | 0,025 (2,5%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP572-10) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT013-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP574-10) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT013-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (ACMT012-14) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT013-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM144-05) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,020 (2,0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM145-05) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,018 (1,8%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM146-05) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,020 (2,0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM147-05) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,020 (2,0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM148-05) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,020 (2,0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM823-06) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,025 (2,5%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM825-06) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,027(2,7%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM827-06) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,025 (2,5%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM826-06) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,025 (2,5%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP354-10) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP355-10) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP393-10) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP531-10) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP573-10) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP575-10) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP747-11) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP748-11) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP749-11) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP750-11) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP751-11) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MXII321-07) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,025 (2,5%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MXII322-07) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,025 (2,5%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MXII335-07) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,025 (2,5%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM674-06) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0,025 (2,5%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP572-10) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP574-10) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (ACMT012-14) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (ACMT013-14) | <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | 0 (0%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM144-05) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM145-05) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,136 (13,6%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM146-05) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM147-05) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM148-05) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM823-06) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,147 (14,7%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM825-06) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,149 (14,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM827-06) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,147 (14,7%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM826-06) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,147 (14,7%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP354-10) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP355-10) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |

| | | |
|--------------------------------------|-------------------------------------|---------------|
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP393-10) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP531-10) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP573-10) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP575-10) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP747-11) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP748-11) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP749-11) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP750-11) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP751-11) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,141 (14,1%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MXII321-07) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,147 (14,7%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MXII322-07) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,149 (14,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MXII335-07) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,147 (14,7%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MEFM674-06) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,147 (14,7%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP572-10) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (MFSP574-10) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (ACMT012-14) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (ACMT013-14) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (ACMT011-14) | <i>Achirus achirus</i> (ACMT015-14) | 0,139 (13,9%) |

Gêneros *Apionichthys*, *Catathyridium*, *Gymnachirus* e *Hypoclinemus*

| Espécie 1(No. Acesso BOLD) | Espécie 2(No. Acesso BOLD) | Distância K2P (%) |
|----------------------------------------|----------------------------------------------------|-------------------|
| <i>Apionichthys finis</i> (ACMT009-14) | <i>Apionichthys finis</i> (ACMT010-14) | 0 (0%) |
| <i>Apionichthys finis</i> (ACMT009-14) | <i>Apionichthys dumerili</i> (ACMT014-14) | 0,143 (14,3%) |
| <i>Apionichthys finis</i> (ACMT010-14) | <i>Apionichthys dumerili</i> (ACMT014-14) | 0,143 (14,3%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1194-10) | <i>jenynsii</i> <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1194-10) | <i>jenynsii</i> <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | <i>jenynsii</i> <i>Catathyridium</i> (FUPR1196-10) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1194-10) | <i>jenynsii</i> <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | <i>jenynsii</i> <i>Catathyridium</i> (FUPR1197-10) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | <i>jenynsii</i> <i>Catathyridium</i> (FUPR1197-10) | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1194-10) | <i>jenynsii</i> <i>Catathyridium</i> (FUPR1197-10) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | <i>jenynsii</i> <i>Catathyridium</i> (FUPR1198-10) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | <i>jenynsii</i> <i>Catathyridium</i> (FUPR1198-10) | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1197-10) | <i>jenynsii</i> <i>Catathyridium</i> (FUPR1198-10) | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1194-10) | <i>jenynsii</i> <i>Catathyridium</i> (FUPR1199-10) | 0,002 (0,2%) |

| | | | | |
|---------------------------------------|-----------------|---------------------------------------|-----------------|--------------|
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1199-10) | <i>jenynsii</i> | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1199-10) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1197-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1199-10) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1198-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1199-10) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1194-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1200-10) | <i>jenynsii</i> | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1200-10) | <i>jenynsii</i> | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1200-10) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1197-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1200-10) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1198-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1200-10) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1199-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1200-10) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1194-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1201-10) | <i>jenynsii</i> | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1201-10) | <i>jenynsii</i> | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1201-10) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1197-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1201-10) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1198-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1201-10) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1199-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1201-10) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1200-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FUPR1201-10) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1194-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FARGB371-11) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FARGB371-11) | <i>jenynsii</i> | 0 (0%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1195-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FARGB371-11) | <i>jenynsii</i> | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1197-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FARGB371-11) | <i>jenynsii</i> | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1198-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FARGB371-11) | <i>jenynsii</i> | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1199-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FARGB371-11) | <i>jenynsii</i> | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1200-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FARGB371-11) | <i>jenynsii</i> | 0,002 (0,2%) |
| <i>Catathyridium</i> (FUPR1201-10) | <i>jenynsii</i> | <i>Catathyridium</i> (FARGB371-11) | <i>jenynsii</i> | 0,002 (0,2%) |

| | | |
|-------------------------------------------|-------------------------------------------|--------------|
| <i>Gymnachirus nudus</i> (ACMT001-14) | <i>Gymnachirus nudus</i> (ACMT002-14) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> (ACMT004-14) | <i>Hypoclinemus mentalis</i> (ACMT003-14) | 0,007 (0,7%) |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> (ACMT004-14) | <i>Hypoclinemus mentalis</i> (ACMT006-14) | 0,013 (1,3%) |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> (ACMT003-14) | <i>Hypoclinemus mentalis</i> (ACMT006-14) | 0,007 (0,7%) |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> (ACMT004-14) | <i>Hypoclinemus mentalis</i> (ACMT005-14) | 0 (0%) |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> (ACMT003-14) | <i>Hypoclinemus mentalis</i> (ACMT005-14) | 0,007 (0,7%) |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> (ACMT006-14) | <i>Hypoclinemus mentalis</i> (ACMT005-14) | 0,013 (1,3%) |

Gênero *Trinectes*

| Espécie 1(No. Acesso BOLD) | Espécie 2(No. Acesso BOLD) | Distância K2P (%) |
|----------------------------------------------|----------------------------------------------|-------------------|
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | 0,034 (3,4%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | 0,034 (3,4%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | 0,032 (3,2%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | 0,137 (13,7%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | 0,118 (11,8%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | 0,137 (13,7%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | 0,195 (19,5%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | 0,191 (19,1%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | 0,196 (19,6%) |
| <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | 0,191 (19,1%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT007-14) | 0,195 (19,5%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT007-14) | 0,191 (19,1%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT007-14) | 0,196 (19,6%) |
| <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT007-14) | 0,191 (19,1%) |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT007-14) | 0,003 (0,3%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes paulistanus</i> | 0,102 (10,2%) |

| | | | |
|----------------------------------------------|------------------------------------|--------------------|---------------|
| | (ACMT016-14) | | |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes</i> (ACMT016-14) | <i>paulistanus</i> | 0,095 (9,5%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes</i> (ACMT016-14) | <i>paulistanus</i> | 0,100 (10,0%) |
| <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | <i>Trinectes</i> (ACMT016-14) | <i>paulistanus</i> | 0,131 (13,1%) |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | <i>Trinectes</i> (ACMT016-14) | <i>paulistanus</i> | 0,186 (18,6%) |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT007-14) | <i>Trinectes</i> (ACMT016-14) | <i>paulistanus</i> | 0,186 (18,6%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes</i> (ACMT017-14) | <i>paulistanus</i> | 0,100 (10,0%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes</i> (ACMT017-14) | <i>paulistanus</i> | 0,093 (9,3%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes</i> (ACMT017-14) | <i>paulistanus</i> | 0,098 (9,8%) |
| <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | <i>Trinectes</i> (ACMT017-14) | <i>paulistanus</i> | 0,129 (12,9%) |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | <i>Trinectes</i> (ACMT017-14) | <i>paulistanus</i> | 0,189 (18,9%) |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT007-14) | <i>Trinectes</i> (ACMT017-14) | <i>paulistanus</i> | 0,189 (18,9%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT016-14) | <i>Trinectes</i> (ACMT017-14) | <i>paulistanus</i> | 0,002 (0,2%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes</i> (ACMT018-14) | <i>paulistanus</i> | 0,102 (10,2%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes</i> (ACMT018-14) | <i>paulistanus</i> | 0,095 (9,5%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes</i> (ACMT018-14) | <i>paulistanus</i> | 0,100 (10,0%) |
| <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | <i>Trinectes</i> (ACMT018-14) | <i>paulistanus</i> | 0,131 (13,1%) |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | <i>Trinectes</i> (ACMT018-14) | <i>paulistanus</i> | 0,186 (18,6%) |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT007-14) | <i>Trinectes</i> (ACMT018-14) | <i>paulistanus</i> | 0,186 (18,6%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT016-14) | <i>Trinectes</i> (ACMT018-14) | <i>paulistanus</i> | 0 (0%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT017-14) | <i>Trinectes</i> (ACMT018-14) | <i>paulistanus</i> | 0,002 (0,2%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.367) | <i>paulistanus</i> | 0,181 (18,1%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.367) | <i>paulistanus</i> | 0,175 (17,5%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.367) | <i>paulistanus</i> | 0,177 (17,7%) |
| <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.367) | <i>paulistanus</i> | 0,185 (18,5%) |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,186 (18,6%) |

| | | | |
|----------------------------------------------|---------------------------------|--------------------|---------------|
| 14) | (PNT.UERJ.367) | | |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT007-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.367) | <i>paulistanus</i> | 0,182 (18,2%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT016-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.367) | <i>paulistanus</i> | 0,184 (18,4%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT017-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.367) | <i>paulistanus</i> | 0,182 (18,2%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT018-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.367) | <i>paulistanus</i> | 0,184 (18,4%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.368) | <i>paulistanus</i> | 0,181 (18,1%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.368) | <i>paulistanus</i> | 0,175 (17,5%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.368) | <i>paulistanus</i> | 0,177 (17,7%) |
| <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.368) | <i>paulistanus</i> | 0,185 (18,5%) |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.368) | <i>paulistanus</i> | 0,186 (18,6%) |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT007-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.368) | <i>paulistanus</i> | 0,182 (18,2%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT016-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.368) | <i>paulistanus</i> | 0,184 (18,4%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT017-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.368) | <i>paulistanus</i> | 0,182 (18,2%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT018-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.368) | <i>paulistanus</i> | 0,184 (18,4%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (PNT.UERJ.367) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.368) | <i>paulistanus</i> | 0,002 (0,2%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.335) | <i>paulistanus</i> | 0,208 (20,8%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.335) | <i>paulistanus</i> | 0,185 (18,5%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.335) | <i>paulistanus</i> | 0,197 (19,7%) |
| <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.335) | <i>paulistanus</i> | 0,173 (17,3%) |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.335) | <i>paulistanus</i> | 0,195 (19,5%) |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT007-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.335) | <i>paulistanus</i> | 0,191 (19,1%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT016-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.335) | <i>paulistanus</i> | 0,186 (18,6%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT017-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.335) | <i>paulistanus</i> | 0,188 (18,8%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT018-14) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.335) | <i>paulistanus</i> | 0,186 (18,6%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (PNT.UERJ.367) | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.335) | <i>paulistanus</i> | 0,168 (16,8%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (PNT.UERJ.368) | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,168 (16,8%) |

(PNT.UERJ.335)

APÊNDICE D - distância genética K2P do gene COI diagnosticada com as sequências incongruentes removidas

Entre gêneros

| Gênero 1 | Gênero 2 | Distância K2P (%) |
|----------------------|---------------------|--------------------------|
| <i>Catathyridium</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,142 (14,2%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,159 (15,9%) |
| <i>Catathyridium</i> | <i>Trinectes</i> | 0,162 (16,2%) |
| <i>Gymnachirus</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,172 (17,2%) |
| <i>Gymnachirus</i> | <i>Hypoclinemus</i> | 0,174 (17,4%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Hypoclinemus</i> | 0,175 (17,5%) |
| <i>Trinectes</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,177 (17,7%) |
| <i>Trinectes</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,179 (17,9%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Trinectes</i> | 0,180 (18,0%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,182 (18,2%) |
| <i>Catathyridium</i> | <i>Hypoclinemus</i> | 0,183 (18,3%) |
| <i>Catathyridium</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,183 (18,3%) |
| <i>Hypoclinemus</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,185 (18,5%) |
| <i>Catathyridium</i> | <i>Achirus</i> | 0,189 (18,9%) |
| <i>Trinectes</i> | <i>Hypoclinemus</i> | 0,198 (19,8%) |

Gênero *Trinectes*

| Espécie 1(No. Acesso GENBANK) | Espécie 2(No. Acesso GENBANK) | Distância K2P (%) |
|------------------------------------------|----------------------------------------------|--------------------------|
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | 0,033 (3,3%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | 0,008 (0,8%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | 0,032 (3,2%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | 0,139 (13,9%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | 0,121 (12,1%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | 0,140 (14,0%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | 0,198 (19,8%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | 0,193 (19,3%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes microphthalmus</i> (ACMT008-14) | 0,198 (19,8%) |

| | | | |
|-------------------------------------------|-------------------------------------------|-----------------------|---------------|
| <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | <i>Trinectes</i> (ACMT008-14) | <i>microphthalmus</i> | 0,196 (19,6%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes</i> (ACMT007-14) | <i>microphthalmus</i> | 0,198 (19,8%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes</i> (ACMT007-14) | <i>microphthalmus</i> | 0,193 (19,3%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes</i> (ACMT007-14) | <i>microphthalmus</i> | 0,198 (19,8%) |
| <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | <i>Trinectes</i> (ACMT007-14) | <i>microphthalmus</i> | 0,196 (19,6%) |
| <i>Trinectes</i> (ACMT008-14) | <i>Trinectes</i> (ACMT007-14) | <i>microphthalmus</i> | 0,003 (0,3%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT016-14) | | 0,101 (10,1%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT016-14) | | 0,094 (9,4%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT016-14) | | 0,099 (9,9%) |
| <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT016-14) | | 0,133 (13,3%) |
| <i>Trinectes</i> (ACMT008-14) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT016-14) | <i>microphthalmus</i> | 0,189 (18,9%) |
| <i>Trinectes</i> (ACMT007-14) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT016-14) | <i>microphthalmus</i> | 0,189 (18,9%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT017-14) | | 0,099 (9,9%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT017-14) | | 0,092 (9,2%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT017-14) | | 0,097 (9,7%) |
| <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT017-14) | | 0,131 (13,1%) |
| <i>Trinectes</i> (ACMT008-14) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT017-14) | <i>microphthalmus</i> | 0,191 (19,1%) |
| <i>Trinectes</i> (ACMT007-14) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT017-14) | <i>microphthalmus</i> | 0,191 (19,1%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT016-14) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT017-14) | | 0,002 (0,2%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAF021-08) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT018-14) | | 0,101 (10,1%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (BNAFA462-08) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT018-14) | | 0,094 (9,4%) |
| <i>Trinectes maculatus</i> (FCCA071-09) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT018-14) | | 0,099 (9,9%) |
| <i>Trinectes inscriptus</i> (MEFM388-06) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT018-14) | | 0,133 (13,3%) |
| <i>Trinectes</i> (ACMT008-14) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT018-14) | <i>microphthalmus</i> | 0,189 (18,9%) |
| <i>Trinectes</i> (ACMT007-14) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT018-14) | <i>microphthalmus</i> | 0,189 (18,9%) |

| | | |
|-------------------------------------------|-------------------------------------------|--------------|
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT016-14) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT018-14) | 0 (0%) |
| <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT017-14) | <i>Trinectes paulistanus</i> (ACMT018-14) | 0,002 (0,2%) |

APÊNDICE E - distância genética K2P do gene 16SrRNA diagnosticada com todas as sequências incluídas

Entre gêneros

| Gênero 1 | Gênero 2 | Distância K2P (%) |
|---------------------|----------------------|--------------------------|
| <i>Achirus</i> | <i>Trinectes</i> | 0,072 (7,2%) |
| <i>Gymnachirus</i> | <i>Catathyridium</i> | 0,075 (7,5%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Hypoclinemus</i> | 0,079 (7,9%) |
| <i>Apionichthys</i> | <i>Hypoclinemus</i> | 0,084 (8,4%) |
| <i>Trinectes</i> | <i>Hypoclinemus</i> | 0,089 (8,9%) |
| <i>Trinectes</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,093 (9,3%) |
| <i>Gymnachirus</i> | <i>Hypoclinemus</i> | 0,097 (9,7%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,098 (9,8%) |
| <i>Apionichthys</i> | <i>Trinectes</i> | 0,098 (9,8%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,106 (10,6%) |
| <i>Trinectes</i> | <i>Catathyridium</i> | 0,109 (10,9%) |
| <i>Hypoclinemus</i> | <i>Catathyridium</i> | 0,113 (11,3%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Catathyridium</i> | 0,127 (12,7%) |
| <i>Apionichthys</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,128 (12,8%) |
| <i>Apionichthys</i> | <i>Catathyridium</i> | 0,135 (13,5%) |

Gênero *Achirus*

| Espécie 1 | Espécie 2 | Distância K2P (%) |
|------------------------------------|---------------------------------|--------------------------|
| <i>Achirus achirus</i> | <i>Achirus declivis</i> | 0,003 (0,3%) |
| <i>Achirus achirus</i> | <i>Achirus lineatus</i> | 0,045 (4,5%) |
| <i>Achirus declivis</i> | <i>Achirus lineatus</i> | 0,048 (4,8%) |
| <i>A.achirus</i> (GEA.ICT.01695) | <i>A.achirus</i> (GEA.ICT.1696) | 0,0 (0%) |
| <i>A.achirus</i> (GEA.ICT.01695-6) | <i>A.declivis</i> (AY998021) | 0,081 (8,1%) |

| | | |
|------------------------------------|----------------------------------|--------------|
| <i>A.achirus</i> (GEA.ICT.01695-6) | <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.336) | 0,002 (0,2%) |
| <i>A.achirus</i> (GEA.ICT.01695-6) | <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.353) | 0,004 (0,4%) |
| <i>A.achirus</i> (GEA.ICT.01695-6) | <i>A.lineatus</i> (AY359671) | 0,036 (3,6%) |
| <i>A.achirus</i> (GEA.ICT.01695-6) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | 0,036 (3,6%) |
| <i>A.achirus</i> (GEA.ICT.01695-6) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | 0,036 (3,6%) |
| <i>A.achirus</i> (GEA.ICT.01695-6) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | 0,036 (3,6%) |
| <i>A.declivis</i> (AY998021) | <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.336) | 0,083 (8,3%) |
| <i>A.declivis</i> (AY998021) | <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.353) | 0,085 (8,5%) |
| <i>A.declivis</i> (AY998021) | <i>A.lineatus</i> (AY359671) | 0,079 (7,9%) |
| <i>A.declivis</i> (AY998021) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | 0,079 (7,9%) |
| <i>A.declivis</i> (AY998021) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | 0,079 (7,9%) |
| <i>A.declivis</i> (AY998021) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | 0,079 (7,9%) |
| <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.336) | <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.353) | 0,006 (0,6%) |
| <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.336) | <i>A.lineatus</i> (AY359671) | 0,038 (3,8%) |
| <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.336) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | 0,038 (3,8%) |
| <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.336) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | 0,038 (3,8%) |
| <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.336) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | 0,038 (3,8%) |
| <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.353) | <i>A.lineatus</i> (AY359671) | 0,040 (4,0%) |
| <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.353) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | 0,041 (4,1%) |
| <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.353) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | 0,040 (4,0%) |

| | | |
|----------------------------------|----------------------------------|--------------|
| <i>A.declivis</i> (PNT.UERJ.353) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | 0,040 (4,0%) |
| <i>A.lineatus</i> (AY359671) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | 0,008 (0,8%) |
| <i>A.lineatus</i> (AY359671) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | 0,008 (0,8%) |
| <i>A.lineatus</i> (AY359671) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | 0,008 (0,8%) |
| <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | 0,008 (0,8%) |
| <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | 0,008 (0,8%) |
| <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | <i>A.lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | 0,008 (0,8%) |

Gênero *Trinectes*

| Espécie 1 | Espécie 2 | Distância (%) | K2P |
|--------------------------------|-------------------------------------------|----------------------|------------|
| <i>Trinectes maculatus</i> | <i>Trinectes microphthalmus</i> | 0,120 (12%) | |
| <i>Trinectes maculatus</i> | <i>Trinectes paulistanus</i> | 0,058 (5,8%) | |
| <i>Trinectes paulistanus</i> | <i>Trinectes microphthalmus</i> | 0,125 (12,5%) | |
| <i>T. maculatus</i> (AY430244) | <i>T.microphthalmus</i> (PNT.UERJ.361) | 0,120 (12%) | |
| <i>T. maculatus</i> (AY430244) | <i>T.microphthalmus</i> (PNT.UERJ.362) | 0,120 (12%) | |
| <i>T. maculatus</i> (AY430244) | <i>T.paulistanus</i> (AY359672) | 0,045 (4,5%) | |
| <i>T. maculatus</i> (AY430244) | <i>T.paulistanus</i> (AY998030) | 0,045 (4,5%) | |
| <i>T. maculatus</i> (AY430244) | <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01712) | 0,044 (4,4%) | |
| <i>T. maculatus</i> (AY430244) | <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01711) | 0,042 (4,2%) | |
| <i>T. maculatus</i> (AY430244) | <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01710) | 0,042 (4,2%) | |
| <i>T. maculatus</i> (AY430244) | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.367) | 0,084 (8,4%) | |
| <i>T. maculatus</i> (AY430244) | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.360) | 0,088 (8,8%) | |

| | | |
|---------------------------------------------|--------------------------------------------|---------------|
| <i>T. maculatus</i> (AY430244) | <i>T. paulistanus</i> (PNT.UERJ.335) | 0,045 (4,5%) |
| <i>T. maculatus</i> (AY430244) | <i>T. paulistanus</i> (PNT.UERJ.334) | 0,084 (8,4%) |
| <i>T. microphthalmus</i> (PNT.UERJ.361) | <i>T. microphthalmus</i> (PNT.UERJ.362) | 0,0 (0%) |
| <i>T. microphthalmus</i> (PNT.UERJ.361-2) | <i>T. paulistanus</i> (AY359672) | 0,125 (12,5%) |
| <i>T. microphthalmus</i> (PNT.UERJ.361-2) | <i>T. paulistanus</i> (AY998030) | 0,125 (12,5%) |
| <i>T. microphthalmus</i> (PNT.UERJ.361-2) | <i>T. paulistanus</i> (GEA.ICT.01712) | 0,116 (11,6%) |
| <i>T. microphthalmus</i> (PNT.UERJ.361-2) | <i>T. paulistanus</i> (GEA.ICT.01711) | 0,112 (11,2%) |
| <i>T. microphthalmus</i> (PNT.UERJ.361-2) | <i>T. paulistanus</i> (GEA.ICT.01710) | 0,112 (11,2%) |
| <i>T. microphthalmus</i> (PNT.UERJ.361-2) | <i>T. paulistanus</i> (PNT.UERJ.367) | 0,129 (12,9%) |
| <i>T. microphthalmus</i> (PNT.UERJ.361-2) | <i>T. paulistanus</i> (PNT.UERJ.360) | 0,132 (13,2%) |
| <i>T. microphthalmus</i> (PNT.UERJ.361-2) | <i>T. paulistanus</i> (PNT.UERJ.335) | 0,125 (12,5%) |
| <i>T. microphthalmus</i> (PNT.UERJ.361-2) | <i>T. paulistanus</i> (PNT.UERJ.334) | 0,129 (12,9%) |
| <i>T. paulistanus</i> (AY359672) | <i>T. paulistanus</i> (AY998030) | 0,0 (0%) |
| <i>T. paulistanus</i> (AY359672 - AY998030) | <i>T. paulistanus</i> (GEA.ICT.01712) | 0,051 (5,1%) |
| <i>T. paulistanus</i> (AY359672 - AY998030) | <i>T. paulistanus</i> (GEA.ICT.01711) | 0,048 (4,8%) |
| <i>T. paulistanus</i> (AY359672 - AY998030) | <i>T. paulistanus</i> (GEA.ICT.01710) | 0,048 (4,8%) |
| <i>T. paulistanus</i> (AY359672 - AY998030) | <i>T. paulistanus</i> (PNT.UERJ.367) | 0,091 (9,1%) |
| <i>T. paulistanus</i> (AY359672 - AY998030) | <i>T. paulistanus</i> (PNT.UERJ.360) | 0,094 (9,4%) |

| | | | |
|------------------------------------------|---|--------------------------------------|--------------|
| <i>T.paulistanus</i> (AY359672 AY998030) | - | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.335) | 0,0 (0%) |
| <i>T.paulistanus</i> (AY359672 AY998030) | - | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.334) | 0,091 (9,1%) |
| <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01712) | | <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01711) | 0,003 (0,3%) |
| <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01712) | | <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01710) | 0,003 (0,3%) |
| <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01712) | | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.367) | 0,084 (8,4%) |
| <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01712) | | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.360) | 0,087 (8,7%) |
| <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01712) | | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.335) | 0,051 (5,1%) |
| <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01712) | | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.334) | 0,084 (8,4%) |
| <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01711) | | <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01710) | 0,0 (0%) |
| <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01711-10) | | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.367) | 0,081 (8,1%) |
| <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01711-10) | | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.360) | 0,084 (8,4%) |
| <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01711-10) | | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.335) | 0,048 (4,8%) |
| <i>T.paulistanus</i> (GEA.ICT.01711-10) | | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.334) | 0,081(8,1%) |
| <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.367) | | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.360) | 0,003 (0,3%) |
| <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.367) | | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.335) | 0,091 (9,1%) |
| <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.367) | | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.334) | 0,0 (0%) |
| <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.360) | | <i>T.paulistanus</i> | 0,094 (9,4%) |

| | | |
|-------------------------------------|----------------------------------------|--------------|
| | (PNT.UERJ.335) | |
| <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.360) | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.334) | 0,003 (0,3%) |
| <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.335) | <i>T.paulistanus</i> (PNT.UERJ.334) | 0,091 (9,1%) |

Gêneros *Hypoclinemus*, *Apionichthys* e *Gymnachirus*

| Espécie 1 | Espécie 2 | Distância K2P (%) |
|-----------------------------------------|------------------------------------------------------|-------------------|
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> (AY998023) | <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.377) | 0,014 (1,4%) |
| <i>H.mentalis</i> (AY998023) | <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.376) | 0,014 (1,4%) |
| <i>H.mentalis</i> (AY998023) | <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.379) | 0,014 (1,4%) |
| <i>H.mentalis</i> (AY998023) | <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.380) | 0,016 (1,6%) |
| <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.377) | <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.376) | 0,008 (0,8%) |
| <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.377) | <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.379) | 0,004 (0,4%) |
| <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.377) | <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.380) | 0,010 (1,0%) |
| <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.376) | <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.379) | 0,008 (0,8%) |
| <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.376) | <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.380) | 0,002 (0,2%) |
| <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.379) | <i>H.mentalis</i> (PNT.UERJ.380) | 0,010 (1,0%) |
| <i>Apionichthys</i> (GEA.ICT.01705) | <i>dumerili</i> <i>A.dumerili</i> (GEA.ICT.01706) | 0,025 (2,5%) |
| <i>Gymnachirus</i> (PNT.UERJ.470) | <i>nudus</i> <i>G.nudus</i> (PNT.UERJ.471) | 0,003 (0,3%) |

APÊNDICE F - distância genética K2P do gene 16SrRNA diagnosticada com as sequências incongruentes removidas

Entre gêneros

| Gênero 1 | Gênero 2 | Distância K2P (%) |
|----------------------|----------------------|--------------------------|
| <i>Catathyridium</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,085 (8,5%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Hypoclinemus</i> | 0,093 (9,3%) |
| <i>Hypoclinemus</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,096 (9,6%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Trinectes</i> | 0,098 (9,8%) |
| <i>Trinectes</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,102 (10,2%) |
| <i>Hypoclinemus</i> | <i>Trinectes</i> | 0,111 (11,1%) |
| <i>Hypoclinemus</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,112 (11,2%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,115 (11,5%) |
| <i>Trinectes</i> | <i>Apionichthys</i> | 0,119 (11,9%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,126 (12,6%) |
| <i>Trinectes</i> | <i>Catathyridium</i> | 0,126 (12,6%) |
| <i>Hypoclinemus</i> | <i>Catathyridium</i> | 0,136 (13,6%) |
| <i>Apionichthys</i> | <i>Gymnachirus</i> | 0,158 (15,8%) |
| <i>Achirus</i> | <i>Catathyridium</i> | 0,161 (16,1%) |
| <i>Apionichthys</i> | <i>Catathyridium</i> | 0,169 (16,9%) |

Gênero *Achirus*

| Espécie 1 | Espécie 2 | Distância K2P (%) |
|----------------------------------------|----------------------------------------|--------------------------|
| <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01695) | <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01696) | 0,0 (0%) |
| <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01695) | <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.336) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01696) | <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.336) | 0,002 (0,2%) |
| <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01695) | <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.353) | 0,004 (0,4%) |
| <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01696) | <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.353) | 0,004 (0,4%) |
| <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.336) | <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.353) | 0,006 (0,6%) |
| <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01695) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | 0,040 (4,0%) |
| <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01696) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | 0,040 (4,0%) |
| <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.336) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | 0,042 (4,2%) |

| | | |
|----------------------------------------|----------------------------------------|--------------|
| <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.353) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | 0,044 (4,4%) |
| <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01695) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | 0,040 (4,0%) |
| <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01696) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | 0,040 (4,0%) |
| <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.336) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | 0,042 (4,2%) |
| <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.353) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | 0,044 (4,4%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | 0,008 (0,8%) |
| <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01695) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | 0,040 (4,0%) |
| <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01696) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | 0,040 (4,0%) |
| <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.336) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | 0,042 (4,2%) |
| <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.353) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | 0,044 (4,4%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | 0,008 (0,8%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | 0,008 (0,8%) |
| <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01695) | <i>Achirus lineatus</i> (AY359671) | 0,040 (4,0%) |
| <i>Achirus achirus</i> (GEA.ICT.01696) | <i>Achirus lineatus</i> (AY359671) | 0,040 (4,0%) |
| <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.336) | <i>Achirus lineatus</i> (AY359671) | 0,042 (4,2%) |
| <i>Achirus declivis</i> (PNT.UERJ.353) | <i>Achirus lineatus</i> (AY359671) | 0,044 (4,4%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.355) | <i>Achirus lineatus</i> (AY359671) | 0,008 (0,8%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.341) | <i>Achirus lineatus</i> (AY359671) | 0,008 (0,8%) |
| <i>Achirus lineatus</i> (PNT.UERJ.364) | <i>Achirus lineatus</i> (AY359671) | 0,008 (0,8%) |

Gênero *Trinectes*

| Espécie 1 | | Espécie 2 | | Distância K2P (%) |
|-------------------------------------|--------------------|-------------------------------------|-----------------------|-------------------|
| <i>Trinectes</i> (GEA.ICT.01710) | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> (GEA.ICT.01711) | <i>paulistanus</i> | 0,0 (0,0%) |
| <i>Trinectes</i> (GEA.ICT.01710) | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> (GEA.ICT.01712) | <i>paulistanus</i> | 0,003 (0,3%) |
| <i>Trinectes</i> (GEA.ICT.01711) | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> (GEA.ICT.01712) | <i>paulistanus</i> | 0,003 (0,3%) |
| <i>Trinectes</i> (GEA.ICT.01710) | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.362) | <i>microphthalmus</i> | 0,111 (11,1%) |
| <i>Trinectes</i> (GEA.ICT.01711) | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.362) | <i>microphthalmus</i> | 0,111 (11,1%) |
| <i>Trinectes</i> (GEA.ICT.01712) | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.362) | <i>microphthalmus</i> | 0,114 (11,4%) |
| <i>Trinectes</i> (GEA.ICT.01710) | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.361) | <i>microphthalmus</i> | 0,111 (11,1%) |
| <i>Trinectes</i> (GEA.ICT.01711) | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> (PNT.UERJ.361) | <i>microphthalmus</i> | 0,111 (11,1%) |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>microphthalmus</i> | 0,114 (11,4%) |

| | | | | |
|------------------|-----------------------|------------------|-----------------------|---------------|
| (GEA.ICT.01712) | | (PNT.UERJ.361) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>microphthalmus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>microphthalmus</i> | 0,0 (0,0%) |
| (PNT.UERJ.362) | | (PNT.UERJ.361) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,045 (4,5%) |
| (GEA.ICT.01710) | | (PNT.UERJ.335) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,045 (4,5%) |
| (GEA.ICT.01711) | | (PNT.UERJ.335) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,048 (4,8%) |
| (GEA.ICT.01712) | | (PNT.UERJ.335) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>microphthalmus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,121 (12,1%) |
| (PNT.UERJ.362) | | (PNT.UERJ.335) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>microphthalmus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,121 (12,1%) |
| (PNT.UERJ.361) | | (PNT.UERJ.335) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,045 (4,5%) |
| (GEA.ICT.01710) | | (AY359672.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,045 (4,5%) |
| (GEA.ICT.01711) | | (AY359672.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,048 (4,8%) |
| (GEA.ICT.01712) | | (AY359672.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>microphthalmus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,121 (12,1%) |
| (PNT.UERJ.362) | | (AY359672.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>microphthalmus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,121 (12,1%) |
| (PNT.UERJ.361) | | (AY359672.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,0 (0,0%) |
| (PNT.UERJ.335) | | (AY359672.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>maculatus</i> | 0,040 (4,0%) |
| (GEA.ICT.01710) | | (AY430244.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>maculatus</i> | 0,040 (4,0%) |
| (GEA.ICT.01711) | | (AY430244.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>maculatus</i> | 0,042 (4,2%) |
| (GEA.ICT.01712) | | (AY430244.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>microphthalmus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>maculatus</i> | 0,117 (11,7%) |
| (PNT.UERJ.362) | | (AY430244.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>microphthalmus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>maculatus</i> | 0,117 (11,7%) |
| (PNT.UERJ.361) | | (AY430244.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>maculatus</i> | 0,042 (4,2%) |
| (PNT.UERJ.335) | | (AY430244.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>maculatus</i> | 0,042 (4,2%) |
| (AY359672.1) | | (AY430244.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,045 (4,5%) |
| (GEA.ICT.01710) | | (AY998030.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,045 (4,5%) |
| (GEA.ICT.01711) | | (AY998030.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,048 (4,8%) |
| (GEA.ICT.01712) | | (AY998030.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>microphthalmus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,121 (12,1%) |
| (PNT.UERJ.362) | | (AY998030.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>microphthalmus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,121 (12,1%) |
| (PNT.UERJ.361) | | (AY998030.1) | | |
| <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> | <i>paulistanus</i> | 0,0 (0,0%) |

| | | | | |
|----------------------------------|--------------------|----------------------------------|--------------------|--------------|
| (PNT.UERJ.335) | | (AY998030.1) | | |
| <i>Trinectes</i> (AY359672.1) | <i>paulistanus</i> | <i>Trinectes</i> (AY998030.1) | <i>paulistanus</i> | 0,0 (0,0%) |
| <i>Trinectes</i> (AY430244.1) | <i>maculatus</i> | <i>Trinectes</i> (AY998030.1) | <i>paulistanus</i> | 0,042 (4,2%) |

APÊNDICE G – classificação proposta

Ordem Pleuronectiformes (BLEEKER, 1859)

Familia Achiridae (CHAPLEAU & KEAST, 1988)

Gênero *Achirus* (LACÉPÈDE, 1802; gênero-tipo por tautonomia)

Achirus achirus (SPIX & AGASSIZ, 1829; espécie-tipo por tautonomia)*

Achirus lineatus (QUOY & GAIMARD, 1824)*

Achirus scutum (GÜNTHER, 1862)

Achirus mazatlanus (STEINDACHNER, 1869)

Achirus klunzingeri (STEINDACHNER, 1880)

Achirus zebrinus CLARK, 1936

Achirus declivis (CHABANAUD, 1928)

Achirus novoae CERVIGÓN, 1982

Achirus mucuri RAMOS, RAMOS & LOPES, 2009

Gênero *Trinectes* (RAFINESQUE, 1852)

Trinectes maculatus (BLOCH & SCHNEIDER, 1801; espécie-tipo)

Trinectes lineatus (LINNAEUS, 1766)*

Trinectes inscriptus (GOSSE, 1851)

Trinectes fonsecensis (GÜNTHER, 1862)

Trinectes fimbriatus (GÜNTHER, 1862)

Trinectes paulistanus (MIRANDA RIBEIRO, 1915)

Trinectes fluviatilis (MEEK & HILDEBRAND, 1928)

Trinectes microphthalmus (CHABANAUD, 1928)

Trinectes opercularis (NICHOLS & MURPHY, 1944)

Trinectes xanthurus WALKER & BOLLINGER, 2001

Trinectes hubbsbollinger DUPLAIN, CHAPLEAU & MUNROE, 2012

Gênero *Catathyridium* (CHABANAUD, 1928)

Catathyridium jenynsii (CHABANAUD, 1928; espécie-tipo)

Catathyridium lorentzii (WEYENBERGH, 1877)

Catathyridium garmani (JORDAN & GOSS, 1889)

Catathyridium grandirivi (CHABANAUD, 1928)

Gênero *Apionichthys* KAUP, 1858

Apionichthys dumerili KAUP, 1858 (espécie-tipo)

Apionichthys nattereri (STEINDACHNER, 1876)

Apionichthys asphyxiatus (JORDAN & GOSS, 1889)

Apionichthys finis (EIGENMANN, 1912)

Apionichthys rosai RAMOS, 2003

Apionichthys menezesi RAMOS, 2003

Apionichthys seripierriae RAMOS, 2003

Apionichthys sauli RAMOS, 2003

Gênero *Gymnachirus* KAUP, 1858

Gymnachirus nudus KAUP, 1858 (espécie-tipo)

Gymnachirus melas NICHOLS, 1916

Gymnachirus texae (GÜNTHER, 1936)

Gênero *Hypoclinemus* CHABANAUD, 1928

Hypoclinemus mentalis (GÜNTHER, 1862; espécie-tipo)

* Alterações proposta no presente trabalho.

APÊNDICE H – lista de sinônimos***Achirus*** LACÉPÈDE 1802:

Monochirus (QUOY & GAIMARD, 1824: 238 KAUP, 1858: 101);
Baiostoma (GOODE & BEAN, 1882: 413; NELSON, 2006: 449; BERRA, 2010: 497);
Monochir (CUVIER, 1829: 76; SPIX & AGASSIZ, 1829: 88);
Grammichthys (KAUP, 1858: 101);
Bæostoma (*Anathyridium*)(CHABANAUD, 1928a: 19).

Achirus achirus (LINNAEUS, 1758):

Monochir maculipennis (AGASSIZ & SPIX, 1829: 88);
Solea gronovii (GÜNTHER, 1862: 472);
Solea maculipinnis (GÜNTHER, 1862: 473);
Solea indica (GÜNTHER, 1862: 474);
Baiostoma brachiale (BEAN, 1882: 413);
Achirus gronovi (JORDAN, 1887: 602);
Bæostoma(*Anathyridium*)*gronovii* (CHABANAUD, 1928a: 21);
Bæostoma achirus (CHABANAUD, 1930: 266);
Achirus achirus achirus (CHABANAUD, 1940a: 89).

Achirus declivis CHABANAUD, 1940:

Achirus achirus declivis (CHABANAUD, 1940a: 89).

Achirus klunzingeri (STEINDACHNER, 1880):

Solea klunzingeri (STEINDACHNER, 1880: 96);
Bæostoma (*Anathyridium*) *klunzingeri* (CHABANAUD, 1928: 23);
Achirus (*Grammichthys*) *klunzingeri* (JORDAN *et al.*, 1930: 229);
Achirus achirus klunzingeri (CHABANAUD, 1940).

Achirus lineatus (LINNAEUS, 1758):

?“*Passer lineis transversis notatus*” (The Flounder; SLOANE, 1725: 77)”;
“*Fuscus subrotundus glaber; oculis a dextro, lineis septem nigris trasnversalibus inter penam pectoralem & caudam*” (The Flounder; BROWNE, 1756: 445);
Monochir lineatus (QUOY & GAIMARD, 1824: 238);

Monochir punctifer (CASTELNAU, 1855: 80);
Solea maculipinnis (GÜNTHER, 1862: 473);
Baiostoma brachialis (GOOD & BEAN, 1882: 965);
Baiostoma brachiale (JORDAN & GILBERT, 1884: 65);
Achirus (Bæostoma) comifer (JORDAN & GILBERT, 1884:31);
Achirus brachialis (JORDAN, 1884: 149);
Achirus maculipinnis (KNER, 1866: 289; JORDAN, 1887: 602);
Achirus lineatus lineatus (JORDAN & GOSS, 1889: 312);
Achirus lineatus brachialis (JORDAN & GOSS, 1889: 312; JORDAN & EVERMANN, 1898: 312);
Achirus punctifer (MIRANDA RIBEIRO, 1915: 23);
Bæostoma (Anathyridium) maculipinne (CHABANAUD, 1928: 25);
Achirus (Trinectes) comifer (JORDAN *et al.*, 1930: 231);
Achirus (Trinectes) lineatus (JORDAN *et al.*, 1930: 231);
Achirus achirus brachialis (CHABANAUD, 1940: 89);
Achirus maculipinnis gunteri (CHABANAUD, 1940: 90);
Achirus achirus maculipinnis (SCHULTZ, 1952: 190).

Achirus mazatlanus (STEINDACHNER, 1869):
Solea mazatlana (STEINDACHNER, 1869:23; STEINDACHNER, 1870: 312);
Solea pilosa (PETERS, 1869: 709);
Bæostoma (Anathyridium) mazatlanum (CHABANAUD, 1928: 24);
Achirus barnharti (JORDAN, 1923: 10; LEA *et al.*, 1989: 240);
Achirus (Trinectes) mazatlanus (JORDAN *et al.*, 1930: 230);
Achirus (Trinectes) barnharti (JORDAN *et al.*, 1930: 231).

Achirus mucuri RAMOS, RAMOS & LOPES, 2009:
 Sem sinônimos.

Achirus novoae CERVIGÓN, 1982:
 Sem sinônimos.

Achirus scutum (GÜNTHER, 1862):
Solea scutum (GÜNTHER, 1862: 474);

Bæostoma (Anathyridium) scutum (CHABANAUD, 1928a: 26);

Achirus (Trinectes) scutum (JORDAN *et al.*, 1930: 229).

Achirus zebrinus CLARK, 1936:

Sem sinônimos.

Apionichthys KAUP, 1858:

Soleotalpa (GÜNTHER, 1862: 489);

Solea (Achiropsis) (STEINDACHNER, 1876: 158);

Achiropsis (JORDAN & GOSS, 1898: 317; MIRANDA RIBEIRO, 1915: 28; JORDAN, 1923: 11; CHABANAUD, 1928: 45);

Soleonasmus (EIGENMANN, 1912: 528; CHABANAUD, 1928: 46);

Pnictes (JORDAN, 1919: 343; CHABANAUD, 1928a: 41).

Apionichthys apshyxiatus (JORDAN & GOSS, 1889):

Achiropsis apshyxiatus (JORDAN & GOSS, 1889: 318; MIRANDA RIBEIRO, 1915: 28);

Pnictes apshyxiatus (CHABANAUD, 1928: 46)

Apionichthys dumerili KAUP, 1858:

Soleotalpa unicolor (GÜNTHER, 1862: 489);

Apionichthys ottonis (STEINDACHNER, 1868: 1005);

Apionichthys nebulosus (PETERS, 1869: 709);

Apionichthys bleekeri (HORST, 1878:31);

Apionichthys unicolor (JORDAN & EVERMANN, 1898b: 2702).

Apionichthys finis (EIGENMANN, 1912):

Soleonasmus finis (EIGENMANN, 1912: 328; CHABANAUD, 1928a: 46; MUNROE, 2003: 1927).

Apionichthys nattereri (STEINDACHNER, 1876):

Solea (Achiropsis) nattereri (STEINDACHNER, 1876: 158);

Achiropsis nattereri (MIRANDA RIBEIRO, 1915: 28; JORDAN, 1923: 11; CHABANAUD, 1928a: 45);

Achiropsis normani (CHABANAUD, 1928a: 46; CHABANAUD, 1928b: 641).

Apionichthys menezesi (RAMOS, 2003):

Sem sinônimos.

Apionichthys rosai RAMOS, 2003:

Sem sinônimos.

Apionichthys sauli RAMOS, 2003:

Sem sinônimos.

Apionichthys seripierriae RAMOS, 2003:

Sem sinônimos.

Catathyridium (CHABANAUD, 1928a):

Bæostoma (*Catathyridium*)(CHABANAUD, 1928a:28).

Catathyridium jenynsii (GÜNTHER, 1862):

Achirus trichospilus (BERG, 1895: 130);

Solea jenynsi (GÜNTHER, 1862: 476);

Achirus errans (MIRANDA RIBEIRO, 1915: 23);

Achirus jenynsi (JORDAN, 1923: 78; PEARSON, 1937: 112).

Catathyridium lorentzii (WEYENBERGH, 1877):

Achirus lorentzii (WEYENBERGH, 1877: 13; JORDAN, 1887: 389; JORDAN & GOSS, 1889: 309);

Hypoclinemus paraguayensis (CHABANAUD, 1928a: 35).

Catathyridium garmani (JORDAN, 1889):

Achirus garmani (JORDAN & GOSS, 1889: 314; MIRANDA RIBEIRO, 1915: 26).

Catathyridium grandirivi (CHABANAUD, 1928a):

Bæostoma (*Catathyridium*) *grandirivi* (CHABANAUD, 1928a: 38).

***Gymnachirus* KAUP, 1858:**

Nodogymnus (CHABANAUD, 1928: 39; NORMAN, 1931: 1).

***Gymnachirus melas* NICHOLS, 1916:**

Nodogymnus nicholsi (NORMAN, 1931: 1);

Nodogymnus williamsoni (GUNTER, 1936: 203; GUNTHER, 1939: 188).

***Gymnachirus nudus* KAUP, 1858:**

Gymnachirus zebrinus (MIRANDA RIBEIRO, 1903: 50; MIRANDA RIBEIRO, 1915: 21; MIRANDA RIBEIRO, 1918: 162);

Nodogymnus fasciatus (CHABANAUD, 1928: 39; NORMAN, 1931: 1);

Nodogymnus zebrinus (CHABANAUD, 1928: 51; NORMAN, 1931: 1);

Gymnachirus fasciatus (JORDAN *et al.*, 1930: 229).

***Gymnachirus texae* (GUNTER, 1936):**

Nodogymnus texae (GUNTER, 1936: 206).

***Hypoclinemus* CHABANAUD, 1928a:**

Sem sinônimos.

***Hypoclinemus mentalis* (GÜNTHER, 1862):**

Solea mentalis (GÜNTHER, 1862: 33);

Achirus hasemani (STEINDACHNER, 1915: 347);

Achirus mentalis (MIRANDA RIBEIRO, 1915: 23; JORDAN, 1923:7)

***Trinectes* RAFINESQUE, 1832:**

Pleuronectes (BROWNE, 1756: 445; LINNAEUS, 1758: 270; LINNAEUS, 1766: 455);

Achirus (CUVIER, 1837: 217; STORER, 1839: 487).

***Trinectes fimbriatus* (GÜNTHER, 1862):**

Solea fimbriata (GÜNTHER 1862: 477);

Achirus fimbriatus (JORDAN & EVERMANN, 1898b: 2700; MEEK & HILDEBRAND,

1928:1001; CHABANAUD, 1928a:18).

Trinectes fluviatilis (MEEK & HILDEBRAND, 1928):

Achirus fluviatilis (MEEK & HILDEBRAND, 1928: 1002).

Trinectes fonsecensis (GÜNTHER, 1862):

Solea fonsecensis (GÜNTHER, 1862: 475);

Solea panamensis (STEINDACHNER, 1876: 10);

Solea fischeri (STEINDACHNER, 1879: 161);

Achirus fonsecensis (JORDAN, 1895: 505; JORDAN & EVERMANN, 1898: 2699; MEEK, 1904: 236; REGAN, 1908: 3; CHABANAUD, 1928a: 12, MEEK & HILDEBRAND, 1928: 996; GILBERT & STARKS, 1904: 201);

Achirus panamensis (JORDAN & EVERMANN, 1898: 2702);

Achirus fischeri (JORDAN & EVERMANN, 1898: 2699; REGAN, 1908: 185);

Achirus (Trinectes) fonsecensis(JORDAN et al., 1930: 230).

Trinectes hubbsbollinger DUPLAIN, CHAPLEAU & MUNROE, 2012:

Sem sinônimos.

Trinectes inscriptus (GOSSE, 1851):

Monochirus inscriptus (GOSSE, 1851: 52);

Monochir reticulatus (POEY, 1861: 317);

Solea reticulata (GÜNTHER, 1862: 472);

Solea inscripta (GÜNTHER, 1862: 493);

Bæostoma reticulatum (BEAN & DRESEL, 1884: 153);

Achirus inscriptus (JORDAN, 1923: 7; CHABANAUD, 1928a:14);

Achirus (Achirus) inscriptus (JORDAN et al., 1930: 229).

Trinectes lineatus (LINNAEUS, 1766):

? “*Pleuronectes. oculis dextris, corpore glabro, pinnis pectorals nullis*” (GRONOVIOUS, 1756: 192);

? *Pleuronectes achirus* (LINNAEUS, 1758: 268; BLOCH & SCHNEIDER, 1801: 158);

Pleuronectes lineatus (LINNAEUS, 1766: 1345; LINNAEUS, 1788: 1234).

Trinectes maculatus (BLOCH & SCHNEIDER, 1801):

Pleuronectes maculatus (BLOCH & SCHNEIDER, 1801: 157);

Achirus fasciatus (LACÉPÈDE, 1803: 662; JORDAN & GOSS, 1889: 315; SMITH, 1898: 108; JORDAN & EVERMANN, 1898: 2700; BEAN, 1903: 732 MEEK, 1904: 236; FOWLER, 1906: 397; SMITH, 1907: 396; REGAN, 1908: 3;; CHABANAUD, 1928A: 10; MEEK & HILDEBRAND, 1928: 1001; PEARSON, 1941: 84; BIGELOW & SCHROEDER, 1953: 296);

Pleuronectes mollis (MITCHILL, 1815: 388)

Pleuronectes apoda (MITCHILL, 1818: 244);

Trinectes scabra (RAFINESQUE, 1832: 20);

Achirus mollis (STORER, 1839: 487; STORER, 1867: 206);

Solea achirus (GÜNTHER, 1862: 476);

Solea brownie (GÜNTHER, 1862: 477);

Trinectes fasciatus (MYERS, 1929: 11);

Achirus (Trinectes) fasciatus (JORDAN *et al.*, 1930: 229);

Trinectes maculatus brownii (SCHULTZ, 1952: 190);

Trinectes maculatus fasciatus (KILBY, 1955: 231).

Trinectes microphthalmus (CHABANAUD, 1928a):

Achirus microphthalmus (CHABANAUD, 1928a: 16).

Trinectes operculares NICHOLS & MURPHY, 1944

Sem sinônimos.

Trinectes paulistanus (MIRANDA RIBEIRO, 1915):

Achirus austrinus (CHABANAUD, 1928a: 12);

Achirus paulistanus (MIRANDA RIBEIRO, 1915: 25; CHABANAUD, 1928: 49);

Achirus affinis (STEINDACHNER, 1915: 346);

Trinectes austrinus (MYERS, 1929: 11).

Trinectes xanthurus WALKER & BOLLINGER, 2001:

Sem sinônimos.