

Marina Vianna Loeb

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

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

Orientador: Prof. Dr. Naércio Aquino
Menezes

São Paulo

2015

Autorização

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

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

Ficha Catalográfica

Loeb, Marina Vianna

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

241 fls

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

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

Banca examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Agradecimentos

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

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

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

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

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

estavam nessas instituições durante minhas visitas.

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

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

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

Resumo

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

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

Abstract

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

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

1. Introdução

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

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

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

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

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

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

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

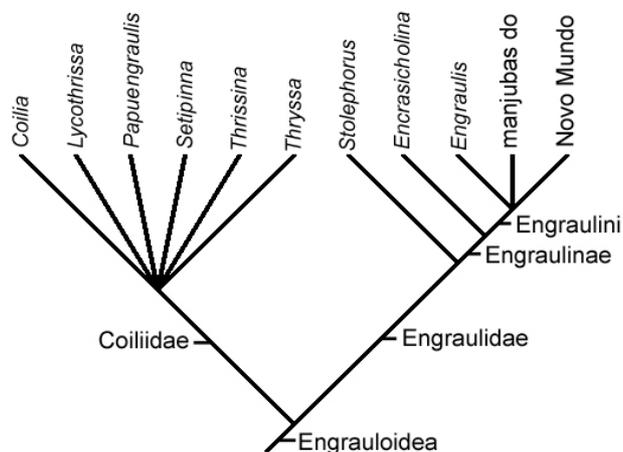


Figura 1. Relações filogenéticas em Engrauloidea de acordo com Grande & Nelson (1985).

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

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

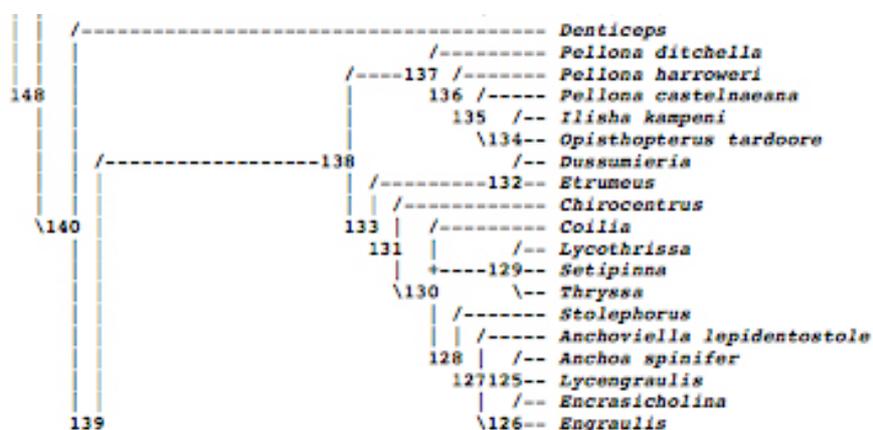


Figura 2. Relações filogenéticas em Engraulidae de acordo com Di Dario (2005). Topologia gerada por parcimônia com base na análise de caracteres morfológicos.

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

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

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

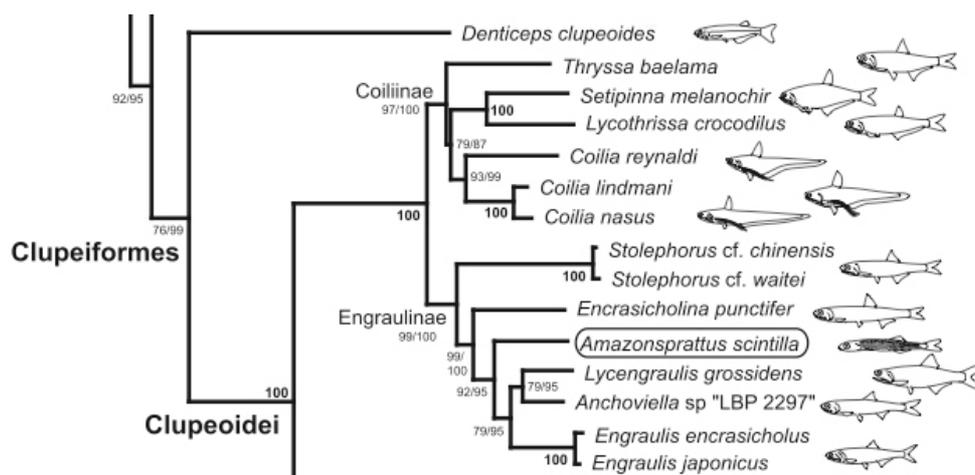


Figura 3. Relações filogenéticas em Engraulidae de acordo com Lavoué *et al.* (2010). Topologia gerada pelo método da máxima verossimilhança com base na análise de caracteres moleculares.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

4. Discussão

4.1. Relações filogenéticas da subfamília Engraulinae e táxons mais inclusivos

Nelson (1983) foi o primeiro autor a apresentar evidências das relações de parentesco em Engraulinae, citadas novamente em Grande (1985). Bloom & Lovejoy (2012), utilizando dados moleculares, corroborou o monofiletismo da subfamília, que, entretanto, não foi corroborada no presente estudo. Nelson (1970) cita a presença da fusão da placa dentígera ao primeiro epibrânquial e a fusão entre o primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural como caracteres de Engraulinae. Em Nelson (1970), entretanto, *Lycothyssa*, *Setipinna*, *Stolephorus*, *Thryssa* e *Thrissina* foram considerados como pertencentes a Engraulinae, e *Anchoa*, *Anchovia*, *Anchoviella*, *Cetengraulis*, *Engraulis*, *Lycengraulis* e *Pterengraulis* foram considerados como pertencentes a Engraulini, como definido em Whitehead (1972). Nelson (1983) cita ainda a presença de um arranjo particular dos canais sensoriais (condição "*panamensis*") como mais um caráter de Engraulinae, entretanto, o caráter não foi analisado em *Lycothyssa*, *Setipinna*, *Thryssa* ou *Thrissina*.

Grande & Nelson (1985) propuseram então a inclusão de *Engraulis* e as chamadas "manjubas do novo mundo" como representantes de Engraulini, tendo *Encrasicholina* como grupo irmão da tribo. Segundo os autores, Engraulini e os táxons pertencentes a *Encrasicholina* foram definidos como representantes de Engraulinae, tendo *Stolephorus*

como grupo irmão da subfamília. Ainda, os táxons pertencentes a Engraulinae e *Stolephorus* foram considerados como representantes da família Engraulidae.

Grande & Nelson (1985) definiram ainda as sinapomorfias de cada um dos clados citados no parágrafo anterior. A sinapomorfia citada pelos autores para Engraulini é a ausência de escudos pélvicos, característica citada previamente em Jordan & Seale (1926). Dentre as sinapomorfias que caracterizam Engraulinae, segundo Grande & Nelson (1985), estão o arranjo único dos canais sensoriais, a fusão da placa dentígera ao primeiro epibranchial e a fusão entre o primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural. Grande (1985) adicionou a esses caracteres ainda a perda do escudo dorsal. Grande & Nelson (1985) também definiram sinapomorfias para Engraulidae com base na existência de um ovo esférico, presença de um espinho neural desenvolvido no centro pré-ural 1, número de epurais no esqueleto caudal reduzido a dois, extremidade posterior dos hipurais 5 e 6 na vertical que passa pela extremidade dos hipurais mais ventrais, dois primeiros supraneurais próximos entre si, ectopterigóide e metapterigóide fusionados e a presença do espaço na série de dentes do dentário.

Grande & Nelson (1985) citam ainda a possível proximidade entre *Coilia* e parte das demais "manjubas do velho mundo", incluindo *Lycothyssa*, *Papuengraulis*, *Setipinna* e *Thryssa* com base na ausência de um espinho na extremidade proximal do raio mais dorsal do lobo ventral da nadadeira caudal. Nos demais Clupeoidea, segundo os autores, está presente um espinho na extremidade proximal do raio mais dorsal do lobo ventral da nadadeira caudal. Os autores definiram ainda o agrupamento formado por *Coilia*, *Lycothyssa*, *Papuengraulis*, *Setipinna* e *Thryssa* como representantes da família Coiliidae.

Grande (1985) propôs ainda a presença de suspensório inclinado obliquamente para trás e de focinho longo, com o mesetmóide projetado em posição anterior ao vômer, como sinapomorfias de Engrauloidea. Como pertencentes a Engrauloidea o autor definiu os táxons incluídos em Engraulidae e Coiliidae de acordo com Grande & Nelson (1985, fig. 4).

Os caracteres propostos como sinapomorfias de Engraulinae Grande & Nelson (1985) são comentados mais minuciosamente abaixo:

- Presença de um arranjo particular dos canais sensoriais (condição "*panamensis*"): diversos estudos apresentam a variação no arranjo dos canais sensoriais cefálicos em Engraulinae, mas este caráter não foi analisado no presente estudo.

- Fusão da placa dentígera ao primeiro epibrânquial (#58): Nelson (1970) foi o primeiro autor a citar que Engraulinae seria caracterizado pela fusão da placa dentígera ao primeiro epibrânquial. Foi analisada no presente estudo apenas a presença ou ausência de placa dentígera no primeiro epibrânquial. Ainda assim, em *Amazonsprattus scintilla*, *Anchovia* e em alguns táxons pertencentes a *Anchoviella* a placa dentígera não está presente no primeiro epibrânquial, o que já invalida o caráter de fusão da placa dentígera ao primeiro epibrânquial como sinapomorfia de Engraulinae *sensu* Grande & Nelson (1985).
- Fusão entre o primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural (#87): Nelson (1983) cita a presença desse caráter como evidência do monofiletismo de Engraulinae. Entretanto, Grande (1985) indicou que este representa uma sinapomorfia homoplástica adquirida independentemente dentre os Clupeomorpha, em Spratelloidini, na Divisão A de Pellonulinae, e na tribo Engraulini. O caráter está presente em todos os táxons pertencentes a Engraulini *sensu* Grande & Nelson (1985), e também em *Encrasicholina heteroloba*. No presente estudo, portanto, a fusão entre o primeiro centro pré-ural e o primeiro centro ural foi considerada como sinapomorfia de Engraulidae *sensu* Grande & Nelson (1985).
- Perda do escudo dorsal: Grande (1985) considera a perda do escudo dorsal como mais uma característica que sustentaria o monofiletismo de Engraulinae. No presente estudo foi observada a presença do escudo dorsal apenas nos táxons pertencentes a Coiliidae. Apesar de *Stolephorus* não apresentar esta característica, devido a topologia obtida, a perda do escudo dorsal é considerada como sinapomorfia de Engraulidae *sensu* Grande & Nelson (1985), com reversão em *Stolephorus*.

Segundo Grande & Nelson (1985) *Stolephorus* é o grupo irmão de Engraulinae, entretanto, na topologia obtida no presente estudo, este gênero não foi corroborado como grupo irmão da subfamília. *Stolephorus commersonii* está presente como táxon irmão de *Encrasicholina punctifer* no clado 46 em Engraulidae *sensu* Grande & Nelson (1985). O clado 46 tem como táxon irmão *Stolephorus indicus* e este segundo agrupamento está presente como clado 47. O clado 47 foi corroborado pela presença da base do raio mais anterior da nadadeira pélvica situada mais próxima da base do primeiro raio da nadadeira peitoral que da base do primeiro raio da nadadeira anal nos representantes deste clado (#81). O clado 47 tem como grupo irmão *Encrasicholina heteroloba*, constituindo o clado 48, que por sua vez foi corroborado pela presença do número de rastros na face anterior do ramo inferior do primeiro arco branquial maior ou igual a 17, porém menor que 32 (#67) e escudos

pré-pélvicos presentes entre o escudo pélvico e a extremidade posterior do coracóide (#95). O valor de suporte de Bremer do clado 48, que inclui *Encrasicholina* e *Stolephorus*, foi bastante baixo (11%), fato que denota a necessidade de analisar esse resultado mais minuciosamente. Ainda, a inclusão desses táxons em um clado interno de Engraulidae, mais proximamente relacionado a espécies de *Engraulis* e *Anchoa*, não corrobora estudos pretéritos com base em dados morfológicos (Grande & Nelson, 1985; Grande, 1985; Di Dario, 2005) e moleculares (elaborados por Lavoué *et al.*, 2007 e 2010; Bloom & Lovejoy, 2012).

Com relação a Engraulidae *sensu* Grande & Nelson (1985), os táxons que pertencem à família apresentam as sinapomorfias comentadas mais minuciosamente abaixo:

- Existência de um ovo esférico (#100): ovo com formato esférico é uma característica proposta como uma das sinapomorfias de Engraulidae *sensu* Grande & Nelson (1985) por esses autores. Esse caráter não foi observado no presente estudo e foi codificado de acordo com os resultados obtidos por Grande & Nelson (1985).
- Espinho neural longo presente no centro pre-ural 1 (#89): Grande & Nelson (1985) consideram a presença do espinho neural do primeiro centro pré-ural longo, com sua extremidade distal alcançando uma região ligeiramente mais ventral àquela da extremidade distal de espinhos neurais mais anteriores, como sinapomorfia dos táxons pertencentes a Engraulidae. No presente estudo a presença do caráter foi considerada como sinapomorfia de Engraulidae, de acordo os resultados da análise efetuada por Grande & Nelson (1985).
- Número de epurais no esqueleto caudal reduzido a dois (#92): Grande & Nelson (1985) citam a presença de dois epurais como sinapomorfia de Engraulidae. A grande maioria dos táxons analisados no presente trabalho apresenta dois epurais no esqueleto caudal, exceto *Amazonsprattus scintilla*, que possui apenas um epural no esqueleto caudal. No grupo externo apenas *Thryssa hamiltoni* e *Setipinna phasa* possuem três epurais no esqueleto caudal, entretanto, *Lycotrhissa crocodilus*, táxon pertencente a Coiliidae *sensu* Grande & Nelson (1985), no qual a árvore foi enraizada, é caracterizado pela presença de dois epurais no esqueleto caudal. Portanto, a presença de dois epurais não foi corroborada como sinapomorfia de Engraulidae *sensu* Grande & Nelson (1985) no presente estudo.
- Extremidade posterior dos hipurais 5 e 6 na vertical que passa pela extremidade dos hipurais mais ventrais: este caráter não foi incluído na análise filogenética elaborada no presente estudo pela ausência de variação morfológica nos táxons analisados, visto que todos

eles apresentam a extremidade posterior dos hipurais 5 e 6 na vertical que passa pela extremidade dos hipurais mais ventrais

- Dois primeiros supraneurais próximos entre si (#69): a presença dos dois primeiros supraneurais laminares próximos entre si, com expansões laminares laterais anterior e posterior desenvolvidas, foi uma condição proposta como sinapomorfia de Engraulidae por Grande & Nelson (1985). Entretanto, algumas espécies pertencentes a diversos gêneros em Engraulidae apresentam os dois primeiros supraneurais tubulares, mais distantes entre si que outros táxons da subfamília. O caráter então, não foi corroborado como sinapomorfia de Engraulidae *sensu* Grande & Nelson (1985) no presente estudo e deve ser mais extensivamente estudado dentro de Engrauloidea para a melhor compreensão da proposição desses autores.
- Ectopterigóide e metapterigóide fusionados (#26): a fusão entre ectopterigóide e metapterigóide foi considerada como sinapomorfia de Engraulidae por Grande & Nelson (1985), corroborado também por Di Dario (2005), bem como no presente trabalho.
- Presença do espaço sem dentes na série de dentes do dentário (#19): a presença do espaço sem dentes na série de dentes do dentário, foi proposta como sinapomorfia de Engraulidae por Grande & Nelson (1985), mas, está ausente em *Anchoa spinifer* e *Stolephorus indicus*. O caráter foi corroborado como sinapomorfia de Engraulidae *sensu* Grande & Nelson (1985), com reversões consideradas como autapomorfias nos clados citados.

Ainda, Coiliidae *sensu* Grande & Nelson (1985) tem como sinapomorfia a ausência de um espinho na extremidade proximal do raio mais dorsal do lobo ventral da nadadeira caudal. Os representantes dos táxons analisados pertencentes a Coiliidae de fato possuem um espinho na extremidade proximal do raio mais ventral do lobo dorsal da nadadeira caudal, mas o espinho na extremidade proximal do raio mais dorsal do lobo ventral da nadadeira caudal está ausente. Nos demais táxons analisados pertencentes a Engraulidae, os dois espinhos estão presentes na nadadeira caudal. Os resultados indicam ainda o agrupamento de *Setipinna* e *Thryssa* no clado 44. Dentre as sinapomorfias que caracterizam o clado estão: parapófise correspondente e terceiro centro vertebral não-fusionados (#75), primeiro pós-cleito presente (#79), origem da nadadeira dorsal situada mais próxima da extremidade do focinho que da base da nadadeira caudal e escudos pré-pélvicos presentes entre o escudo

pélvico (#83) e a extremidade anterior do coracóide, ou mais anteriormente ao coracóide (#95).

4.2. Relações filogenéticas da tribo Engraulini e táxons menos inclusivos

O monofiletismo de Engraulini foi corroborado unicamente pela ausência de escudos abdominais, com exceção do escudo pélvico, segundo Grande & Nelson (1985). Esse caráter previamente citado por Jordan & Seale (1926), no entanto, não foi corroborado como sinapomorfia da tribo em Di Dario (2005), nem no presente estudo. Estudos moleculares (Lavoué *et al.*, 2007 e 2010; Bloom & Lovejoy, 2012) ainda assim, corroboram a hipótese de monofiletismo de Engraulini de Grande & Nelson (1985).

O caráter correspondente a ausência de escudos abdominais, com exceção do escudo pélvico de fato foi encontrado apenas nos táxons pertencentes a Engraulini *sensu* Grande & Nelson (1985), entretanto, de acordo com a topologia obtida no presente estudo o caráter foi considerada como sinapomorfia de Engraulidae *sensu* Grande & Nelson (1985), com reversões em *Encrasicholina* e *Stolephorus*.

Bloom & Lovejoy (2012) em um extenso trabalho baseado em dados moleculares, analisaram as relações filogenéticas de mais de 100 exemplares de peixes pertencentes a Engraulidae. Apenas os gêneros *Lycengraulis* e *Cetengraulis* foram corroborados como monofiléticos e *Engraulis* não foi corroborado como monofilético. Os demais gêneros pertencentes à subfamília foram agrupados em dois clados, um deles segundo os autores, denominado "clado marinho", que inclui espécies de *Anchoa*, *Cetengraulis*, *Anchovia*, *Engraulis* e duas espécies marinhas de *Anchoviella*. O segundo grupo denominado "clado dulcícola" inclui espécies dulcícolas de *Anchoviella*, *Lycengraulis*, *Pterengraulis*, *Anchovia*, *Jurengraulis* e *Amazonsprattus* e algumas espécies marinhas: *Lycengraulis poeyi*, *Lycengraulis grossidens*, *Anchoviella brevirostris* e *Anchoviella lepidentostole*.

O táxon mais derivado dentro de Engraulidae é *Pterengraulis atherinoides*, que é grupo irmão do clado que tem *Lycengraulis grossidens* como táxon mais derivado. Pertencem a esse grupo de táxons não incluídos nos dois grandes clados (55 e 72) obtidos no presente estudo e ainda *Anchoa spinifer* e *Anchoa compressa*. *Lycengraulis grossidens* é grupo irmão do clado que tem *Anchoa spinifer* como táxon mais derivado, táxon esse que é grupo irmão do clado que tem *Anchoa compressa* como táxon mais derivado.

Pterengraulis atherinoides e *Lycengraulis grossidens* compartilham caracteres morfológicos em todos os complexos de caracteres descritos no presente estudo (osso do crânio, maxilas superior e inferior, suspensório, arco hióide, arcos branquiais, padrão geral do corpo e vértebras e nadadeiras pares e ímpares). *Lycengraulis grossidens* e *Anchoa spinifer* também compartilham caracteres morfológicos presentes em todos os complexos de caracteres descritos no presente estudo. *Anchoa spinifer* foi considerada previamente como não pertencente a *Anchoa* (Di Dario, *com. pess.*) e, de fato, apresenta mais semelhanças morfológicas com *Lycengraulis*, do que com as demais espécies de *Anchoa*, incluindo a presença de dentição desenvolvida no crânio, maxilas superior e inferior e arcos branquiais. Ainda, *Anchoa compressa* é a espécie tipo do gênero *Anchoa* e seu posicionamento filogenético de acordo com a topologia obtida restringe a definição do gênero *Anchoa* a apenas essa espécie.

O clado 56 então é formado por dois grandes clados, 55 e 72. O clado 55 inclui espécies dos gêneros *Anchoa*, *Encrasicholina*, *Engraulis* e *Stolephorus*. *Anchoa januarina* e *Anchoa marini* aparecem na topologia obtida como táxons mais derivados dentro do clado, respectivamente. Foram obtidos ainda dois clados internos a este, o clado 75, que inclui *Anchoa lamprotaenia*, *Anchoa exigua* e *Anchoa filifera* e o clado 52, que inclui, ainda, representantes dos gêneros *Anchoa*, *Encrasicholina*, *Engraulis* e *Stolephorus*. O clado 52 apresenta como táxon mais externo *Anchoa lyolepis*, seguido das três espécies de *Engraulis* (*E. anchoita*, *E. encraicolus* e *E. mordax*) incluídas no presente estudo e o clado formado por *Encrasicholina* e *Stolephorus*, comentado na seção anterior.

Nelson (1967) analisando os órgãos epibranquiais revelou a presença do mesmo padrão morfológico em *Engraulis* e *Cetengraulis*. Nelson (1984) citou novamente a semelhança de caracteres entre espécies pertencentes a *Engraulis* e *Cetengraulis*, entretanto definiu com base em Whitehead (1973) dois grupos de espécies em *Engraulis*, considerando apenas o grupo formado por *Engraulis anchoita*, *Engraulis mordax* e *Engraulis ringens* (as espécies de *Engraulis* do novo mundo) como proximamente relacionado às espécies pertencentes a *Cetengraulis*. A hipótese de Nelson (1984) baseia-se na morfologia do tubo digestivo. O autor citou, ainda, semelhanças entre *Cetengraulis*, as espécies de *Engraulis* do novo mundo e *Anchoa* pela ausência de rastros branquiais na face posterior do terceiro arco branquial.

Engraulis não foi corroborado como monofilético no presente estudo, assim como em Bloom & Lovejoy (2012) e outros autores (Whitehead, 1973; Nelson, 1984; Grande & Nelson, 1985; Grande, 1985). A hipótese proposta por Nelson (1984) que sugere maior

relação de parentesco entre *Cetengraulis*, as espécies de *Engraulis* do novo mundo e *Anchovia* por similaridades no padrão geral do corpo e arcos branquiais também não foi corroborada no presente estudo. Bloom & Lovejoy (2012) obtiveram em suas topologias relação de parentesco mais próxima entre *Cetengraulis*, *Anchoa lyolepis*, que ocorre no Atlântico Central e Sul e *Anchoa nasus*, que ocorre no Pacífico central. No presente estudo, entretanto, *Cetengraulis* é considerado grupo irmão de *Jurengraulis*, não sendo corroborado como mais proximamente relacionado a espécies de *Anchoa*, *Anchovia* ou *Engraulis*. O clado formado por *Cetengraulis* e *Jurengraulis* apresenta alto valor de suporte (86%) com sinapomorfias relacionadas a morfologia das maxilas superior e inferior, suspensório, crânio, arcos branquiais e padrão geral do corpo.

O clado 72, citado anteriormente, inclui espécies dos gêneros *Amazonsprattus*, *Anchoa*, *Anchovia* e *Anchoviella* e é formado pelo agrupamento dos cladros 71 e 78. O clado 78 inclui *Anchoviella perfasciata*, espécie tipo do gênero *Anchoviella*, e as congêneres *Anchoviella elongata* e *Anchoviella lepidentostole*, espécies marinhas do gênero que ocorrem no Oceano Atlântico. Esse clado foi corroborado no presente estudo com valor mediano de suporte de Bremer de 58%. com base em semelhanças morfológicas relacionadas ao suspensório e arcos branquiais. Pelo agrupamento incluir a espécie tipo de *Anchoviella*, de acordo com a topologia obtida, o gênero deve ser restrito apenas a essas espécies.

O clado 71 é formado por *Anchoa tricolor*, como táxon mais derivado e o clado 70 é formado pelos cladros 69 e 73, esse último sendo o agrupamento formado por *Anchovia clupeioides* e *Anchovia macrolepidota*. No presente estudo apenas o gênero *Anchovia* foi corroborado como monofilético em Engraulinae. Esse clado apresenta sinapomorfias relacionadas a morfologia das maxilas superior e inferior, arcos branquiais e vértebras. Bloom & Lovejoy (2012) não corroboraram *Anchovia* como gênero monofilético, mas encontraram *Anchovia clupeioides* e *Anchovia macrolepidota* formando um clado monofilético. Bloom & Lovejoy (2012), incluíram ainda em seu estudo *Anchovia surinamensis*, táxon que não está proximamente relacionado ao clado formado por *Anchovia clupeioides* e *Anchovia macrolepidota*, e portanto, o gênero não foi corroborado como monofilético no estudo.

O clado 69 inclui espécies de *Amazonsprattus* e *Anchoviella*. Como o clado 78, mencionado anteriormente, inclui a espécie tipo do gênero *Anchoviella*, as espécies de *Anchoviella* incluídas no clado 69 não são corroboradas como pertencentes ao gênero. As espécies de *Anchoviella* incluídas no clado 69 são as que ocorrem no Oceano Pacífico, *Anchoviella analis* e *Anchoviella balboae* e, as demais espécies que ocorrem no Oceano

Atlântico, *Anchoviella brevirostris* e *Anchoviella cayenensis*, exceto as que foram incluídas no clado 78, e as espécies dulcícolas, *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella guianensis*, *Anchoviella jamesi*, *Anchoviella juruasanga*, *Anchoviella manamensis* e *Anchoviella vaillanti*.

Ainda com relação ao clado 69 um clado interno (clado 65), inclui quase todas as espécies dulcícolas de *Anchoviella*, exceto *Anchoviella vaillanti*. *Anchoviella cayenensis*, espécie de hábito marinho, também está incluída neste clado. Ainda assim, é interessante notar que o clado 65 inclui sete espécies, *Amazonsprattus scintilla* e outras cinco espécies dulcícolas de *Anchoviella*.

Bloom & Lovejoy (2012) obtiveram alto suporte no clado formado por *Anchoviella alleni*, *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella guianensis* e espécies dulcícolas de *Anchoviella* não descritas. *Anchoviella alleni* foi considerada sinônimo júnior de *Anchoviella guianensis* no presente estudo e, portanto, não foi analisada. Foi obtido no presente estudo o agrupamento entre *Anchoviella carrikeri*, *Anchoviella cayenensis*, *Anchoviella manamensis* e *Anchoviella guianensis*. *Anchoviella cayenensis* é a única espécie marinha do clado, as demais ocorrendo em água doce. O resultado obtido, portanto, indica maior relação de parentesco entre as espécies dulcícolas de *Anchoviella*, corroborando o resultado obtido por Bloom & Lovejoy (2012). Ainda, com relação a *Anchoviella vaillanti*, espécie dulcícola do Rio São Francisco, o resultado obtido no presente estudo revela menor relação de parentesco entre o táxon e as demais espécies dulcícolas do gênero, que ocorrem nas bacias Amazônica, do Rio Orinoco e do Rio Essequibo.

O clado 64 formado por *Amazonsprattus scintilla* e *Anchoviella juruasanga* apresenta *Anchoviella jamesi* como grupo irmão. Esse clado apresenta um alto valor de suporte de Bremer (92%) com sinapomorfias relacionadas a morfologia da maxila superior, arco hióide e padrão geral do corpo. *Amazonsprattus scintilla* foi incluída em Engraulidae em sua descrição original (Roberts, 1984), entretanto, este autor sugere a espécie como um provável Clupeidae pedomórfico. Lavoué *et al.* (2010) incluíram *Amazonsprattus scintilla* em sua análise, corroborando a inclusão da espécie em Engraulinae e citando o táxon como grupo-irmão do clado formado pelas "manjubas do novo mundo". Bloom & Lovejoy (2012) obtiveram maior relação de parentesco entre *Amazonsprattus scintilla* e *Anchoviella* sp.. No presente estudo, *Amazonsprattus scintilla* é considerada grupo irmão de *Anchoviella juruasanga*. Esse agrupamento apresenta um alto valor de suporte de Bremer (100%) e sinapomorfias relacionadas a morfologia da maxila superior, suspensório e arcos branquiais. Lavoué *et al.* (2010) citam ainda como a pouca quantidade de informação sobre a evolução

de caracteres nos Clupeiformes amplia a dificuldade sobre inferência de hipóteses do posicionamento filogenético de táxons que apresentam processos de miniaturização.

5. Referência bibliográficas

Allen, G.R. & Robertson, D.R. 1994. **Fishes of the tropical eastern Pacific**. Bathurst, Crawford House. 332 p.

Amorim, D.S. 1997. **Elementos Básicos de Sistemática Filogenética**. 2.ed. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Entomologia & Holos Editora. 158 p.

Angulo, A.; Garita-Alvarado, C.A.; Bussing, W.A. & López, M.I. 2013. Annotated checklist of the freshwater fishes of continental and insular Costa Rica: additions and nomenclatural revisions. **Check List**, 9 (5): 987-1019.

Barbieri, E.; Mendonça, J.T. & Paes, E.T. 2007. Ocorrência de espécies exóticas na comunidade do Jairé no Rio Ribeira de Iguape. **Estudos de Biologia: Ambiente e Diversidade**, 29 (68/69): 269-276.

Bazzoli, N.; Sato, Y.; Santos, J.E.; Cruz, A.M.G.; Cangussu, L.C.V. ; Pimenta, R.S. & Ribeiro, V.M.A. 1997. Biologia reprodutiva de quatro espécies de peixes forrageiros da represa de Três Marias, MG. **Bios**, 5 (5): 17-28.

Bendazoli, A. & Rosse-Wongtschowski, C.L.D.B. 1990. **A manjuba no Rio Ribeira de Iguape: biologia, comportamento e avaliação do estoque**. São Paulo, IBAMA/IOUSP/IP-SAA/SEMA. 196 p.

Bloom, D.D. & Lovejoy, N.R. 2012. Molecular phylogenetics reveals a pattern of biome conservatism in New World anchovies (family Engraulidae). **Journal of Evolutionary Biology**, 25: 701-715.

Böhlke, E.B. 1984. **Catalog of type specimens in the ichthyological collection of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**. Philadelphia, Academy of Natural Sciences, 216p. (Special Publication, 14)

Boeseman, M. 1963. Notes on new or rare marine fishes from Surinam. **Zoologische Mededelingen**, 38 (18): 295-301.

Bremer, K. 1994. **Asteraceae. Cladistics and Classification**. Portland, Timber Press. 752 p.

Britski, H.; Sato, Y. & Rosa, A.B.S. 1984. **Manual de identificação de peixes da região de Três Marias (com chave de identificação para os peixes da Bacia do Rio São Francisco)**. Brasília, Coordenação de Publicações da Companhia de Desenvolvimento do Vale de São Francisco, Divisão de Piscicultura e Pesca. 143 p.

Bussing, W.A. & López S, M.I. 1994. Demersal and pelagic inshore fishes of the Pacific coast of lower central America. An illustrated guide. **Revista de Biologia Tropical**, Costa Rica, (Special Publication): 1-164.

Camara, J.J.C.; Cergole, M.C.; Campos, E.C. & Barbieri, G. 2001. Estrutura Populacional, Crescimento, Mortalidade e Taxa de Exploração do Estoque de Manjuba, *Anchoviella lepidentostole* (Pisces, Engraulidae), do rio Ribeira de Iguape, sudeste do Estado de São Paulo, Brasil, durante o período de 1993 a 1996. **Boletim do Instituto de Pesca**, 27 (2): 219-230.

Camargo, M. & Isaac, V. 2001. Os peixes estuarinos da região norte do Brasil: lista de espécies e considerações sobre sua distribuição geográfica. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Nova Série, Zoologia**, 17 (2): 133-157.

Campos, A.A. 1942. Contribuição ao estudo dos Clupeóides das Aguas brasileiras. **Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo**, (3): 185-218.

Cavalcanti-Filho, W.G.; de Lucena, P.E.U.; Cardoso, F.R.S.; Brito, C.S.F.; Albuquerque, W.F.; Leal, S.H.B.S. & Sales, L.T. 2009. Pesca, beneficiamento e comercialização da manjuba na região de Parnaíba-Piauí. **Revista Brasileira de Engenharia de Pesca**, 4 (1): 134-143.

Carvalho, J.P. 1950. *Anchoviella hildebrandi* n. sp. Engraulídeo do Rio Paraguaçu -- Bahia. **Boletim do Instituto Paulista Oceanografia**, 1 (2): 77-81.

Carvalho, J.P. 1951. Engraulídeos Brasileiros do Gênero *Anchoviella*. **Boletim do Instituto Paulista de Oceanografia**, 2 (1): 41-68.

Castro-Aguirre, J.L.; Espinosa Pérez, H. & Schmitter-Soto, J.J. 1999. **Ictiofauna estuarino-Lagunar y vicaria de México**. Cidade do México, Colección Textos Politécnicos, 711 p. (Serie Biotecnologías).

Castro, R.M.C. & Castro, M.M.C. 1987. Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia** 3 (1): 25-32.

Cervigón, F. 1966. **Los peces marinos de Venezuela**. Caracas, Fundación Científica Los Roques, Estacion de Investigaciones Marihas de Margarita. 951 p.

Cervigón, F. 1980. **Ictiología marina. Con atención especial a la fauna del Continente Americano, 1**. Caracas, Impresión Editorial Arte. 360 p.

Cervigón, F. 1982a. La ictiofauna estuarina del Caño Manamo y areas adyacentes. *In*: Novoa, R.D. **Los recursos pesqueros del Rio Orinoco y su explotacion**. Caracas, Corporación Venezolana de Guayana, Division de Desarrollo Agrícola. p. 205-260.

Cervigón, F. 1982b. Los peces marinos de Venezuela. Complemento V. **Contribuciones Científicas, Universidad de Oriente, Nucleo de Nueva Esparta, 1-15**.

Cervigón, F. 1986. Los peces marinos de Venezuela. Complemento VI. **Contribuciones Científicas, Universidad de Oriente, Nucleo de Nueva Esparta, 7: 1-25**.

Cervigón, F. 1987. Las especies del genero *Anchoviella* de Venezuela (Pisces: Engraulidae). **Contribuciones Científicas, Escuela de Ciencias ADD, 14: 1-32**.

Cervigón, F. 1991. **Los peces marinos de Venezuela**. Caracas, Fundación Científica Los Roques. v. 1, 425p.

Cervigón, F. 1992. Tiburones, Peces batoideos y Peces óseos. *In*: Cervigón, F. **Fichas FAO de identificación de especies para los fines de la pesca. Guía de campo de las especies comerciales marinas y de aguas salobres de la costa septentrional de Sur América**. Rome, FAO. p. 163-456.

Cervigón, F. 1993. **Los peces marinos de Venezuela**. Caracas, Fundación Científica Los Roques. v. 2, 499 p.

Cervigón, F. 1994. **Los peces marinos de Venezuela**. Caracas, Fundación Científica Los Roques. v. 3, 295 p.

Cervigón, F. 1996. **Los peces marinos de Venezuela**. Caracas, Fundación Científica Los

Roques. v. 4, 255 p.

Cervigón, F. & Alcalá, A. 1999. **Los peces marinos de Venezuela. Tiburones y rayas.** Caracas, Fundacion Museo del Mar. v. 5, 230 p.

Chaves, P.T. & Vendel, A.L. 2008. Análise comparativa da alimentação de peixes (Teleostei) entre ambientes de marisma e de manguezal num estuário do sul do Brasil (Baía de Guaratuba, Paraná). **Revista Brasileira de Zoologia**, 25 (1): 10-15.

Dahl, G. 1971. **Los peces del norte de Colombia.** Bogota, Inderena. 391 p.

Daly, R.J. 1970. Systematics of southern Florida anchovies (Pisces: Engraulidae). **Bulletin of Marine Science**, 20 (1): 70-104

De La Cruz Agüero, J.; M.A. Martínez, Gómez, V.M.C. & De La Cruz Agüero, G. 1997. **Catálogo de los peces marinos de Baja California Sur.** Cidade de México, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 346 p.

De Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, 7: 367-394.

Di Dario, F. 1999. **Filogenia de Pristigasteroidea (Teleostei, Clupeomorpha).** Dissertação de mestrado. Departamento de Zoologia, Universidade de São Paulo. 217 p.

Di Dario, F. 2002. Evidence supporting a sister-group relationship between Clupeoidea and Engrauloidea (Clupeomorpha). **Copeia**, (2): 496-503.

Di Dario, F. 2004. Homology between the *recessus lateralis* and cephalic sensory canals, with the proposition of additional synapomorphies for the Clupeiformes and the Clupeoidei. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 141: 257-270.

Di Dario, F. 2005. **Relações filogenéticas entre os grandes grupos de Clupeomorpha e suas possíveis relações com Ostariophysii.** Tese de Doutorado. Departamento de Zoologia, Universidade de São Paulo. 629 p.

Di Dario, F. 2009. Chirocentrids as engrauloids: evidence from suspensorium, branchial arches, and infraorbital bones (Teleostei, Clupeomorpha). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 156: 363-383.

Eigenmann, R.S. 1910. Catalogue and bibliography of the freshwater fishes of the Americas south of tropic of Cancer. *In: Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia, 1896-1899*, Princeton, NJ, The University. v.3, pt. 2, 451p.

Eigenmann, C.H. 1912. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species, and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 5 (1): 1-578.

Eigenmann, C.H. & Allen, W.R. 1942. **Fishes of Western South America. I. The intercordilleran and Amazonian lowlands of Peru. II.- The high pampas of Peru, Bolivia, and northern Chile. With a revision of the Peruvian Gymnotidae, and of the genus *Orestias***. Lexington, University of Kentucky. 494 p.

Eigenmann, C.H. & Eigenmann, R.S. 1891. A catalogue of the fresh-water fishes of South America. *Proceedings of the United States National Museum*, 14 (842): 1-81.

FAO. 2015. *Engraulis ringens* (Jenyns, 1842). *Species fact sheets*. Disponível em <<http://www.fao.org/fishery/species/2917/en>>. Acesso em 11 de outubro de 2015.

Farris, J.S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematics Zoology*, 18: 374-385.

Figueiredo, J.L. & Menezes, N.A. 1978. **Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. Teleostei (1)**. São Paulo, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. 110 p.

Fernandes-Júnior, L.; Sato, Y.; Rizzo, E. & Bazzoli, N. 1995. Estudo hidrológico e histoquímico da ovogênese da manjuba *Anchoviella vaillanti* (Steindachner, 1908) (Pisces: Engraulidae) da represa de Três Marias, MG. *In: Encontro Anual de Aquicultura de Minas Gerais*. Passos, 1995. 42 p.

Fowler, H.W. 1911. Notes on clupeoid fishes. *Proceedings of the Academy of Natural Science Philadelphia*, 63: 204-221.

Fowler, H.W. 1931. Fishes obtained by the Barber Asphalt Company in Trinidad and Venezuela in 1930. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 83: 391-410.

Fowler, H.W. 1940. Zoological results of the second Bolivian expedition for the Academy of

-
- Natural Sciences of Philadelphia, 1936-1937. Part I. The fishes. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 92: 43-103.
- Fowler, H.W. 1941. A collection of fresh-water fishes obtained in eastern Brazil by Dr. Rodolpho von Ihering. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 93: 123-199.
- Fowler, H.W. 1948. Os peixes de água doce do Brasil. **Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo**, 6: 1-204.
- Fowler, H.W. 1973. A catalog of world fishes. **Quarterly Journal of the Taiwan Museum**, 26 (1/2): 1-111.
- Fink, W.L. & Weitzman, S.H. 1974. The so-called cheirodontin fishes of Central America, with descriptions of two new species (Pisces: Characidae). **Smithsonian Contributions to Zoology**, (172): 1-46.
- Giamas, M.T.D.; Santos, L.E.; Vermulm Jr., H. & Souza, J.N. 1988. Correlação da fluviometria e de alguns fatores climáticos sobre a produção pesqueira de *Anchoviella lepidentostole* (Fowler, 1911) (Teleostei, Engraulidae), no Rio Ribeira de Iguape, São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 4 (4): 251-258.
- Gilbert, C.R. & Kelso, D.P. 1971. Fishes of the Tortuguero area, Caribbean Costa Rica. **Bulletin of the Florida State Museum**, 16 (1): 1-54.
- Ginciene, E.R. 1998. Ordenamento pesqueiro da manjuba *Anchoviella lepidentostole* (Fowler, 1911) em área de proteção ambiental (APA) Cananéia/Iguape/Peruíbe, sudeste do estado de São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca**, 25: 1-15.
- Goloboff, P.A. 2003. Parsimony, likelihood, and simplicity. **Cladistics**, 19: 91-103.
- Goloboff, P.; Farris, S. & Nixon, K. 2000. **TNT: Tree analysis using New Technology**. versão Beta. Disponível em < <http://www.cladistics.com/aboutTNT.html>>. Acesso em 09 de setembro de 2014.
- Girard, C.F. 1858. Notes upon various new genera and new species of fishes, in the museum of the Smithsonian Institution, and collected in connection with the United States and Mexican boundary survey: Major William Emory, Commissioner. **Proceedings of the**

Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 10: 167-171.

Grande, L. 1985. Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 181: 231-372.

Grande, L. & Nelson, G. 1985. Interrelationships of fossil and recent anchovies (Teleostei: Engrauloidea) and description of a new species from the Miocene of Cyprus. **American Museum Novitates**, 2826: 1-16.

Greenfield, D.W. & J.E. Thomerson. 1997. **Fishes of the continental waters of Belize**. Gainesville, University Press of Florida. 311 p.

Günther, A.C.L.G. 1868. Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Physostomi, containing the families Heteropygii, Cyprinidae, Gonorrhynchidae, Hyodontidae, Osteoglossidae, Clupeidae,...Halosauridae, in the collection of the British Museum. **Catalogue of the fishes in the British Museum**, 7: 1-512.

Hennig, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Urbana, University of Illinois Press. 280 p.

Hildebrand, S.F. 1925. Fishes of the Republic of El Salvador, Central America. **Bulletin of the Bureau of Fisheries**, 41 (985): 237-287.

Hildebrand, S.F. 1941. An annotated list of salt and brackish water fishes, with a new name for a menhaden, found in North Carolina since the publication of "The Fishes of North Carolina" by Hugh M. Smith in 1907. **Copeia**, (4): 220-232.

Hildebrand, S.F. 1943. A review of the American anchovies (family Engraulidae). **Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection of Yale University**, 8 (2): 1-165.

Hildebrand, S.F. 1964. **Fishes of the Western North Atlantic, part. 3**. New Haven, Sears Foundation for Marine Research, New Haven Memoir 1. 630 p.

Hildebrand, S.F. & Carvalho, J. de P. 1948. Notes on some Brazilian anchovies (family Engraulidae) with descriptions of four new species. **Copeia**, (4): 285-296.

Howell Rivero, L. 1938. List of the fishes, types of Poey, in the Museum of Comparative Zoölogy. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 82 (3): 169-227.

-
- Ibarra, M. & Stewart, D.J. 1987. Catalogue of type specimens of Recent fishes in Field Museum of Natural History. **Fieldiana Zoology (New Series)**, 35: 1-112.
- Ihering, R. von. 1930. As sardinhas e manjubas brasileiras: seu valor econômico e noções de systematica. **Revista de Industria Animal**, 1 (3): 221-234.
- Goloboff, P.A. 2008. Calculating SPR-distances between trees. **Cladistics**, 24: 591-597.
- Goloboff, P.A. 2013. Extended implied weighting. **Cladistics**, 30: 260-272.
- Jordan, D.S.; Evermann, B.W. & Clark, H.W. 1930. **Check list of the fishes and fishlike vertebrates of North and Middle America north of the northern boundary of Venezuela and Colombia**. Washington D.C. 670 p. (Report of the United States Commissioner of Fisheries).
- Jordan, D.S. 1885. **A catalogue of the fishes known to inhabit the waters of North America, north of the Tropic of Cancer, with notes on species discovered in 1883 and 1884**. Report of the United States Fish Commission, 13: 789-973, 1887. [Doc. No. 94.; also as separate, 1885, pp. 1-185.]
- Jordan, D.S. & Thompson, J.C. 1905. The fish fauna of the Tortugas Archipelago. **Bulletin of the Bureau of Fisheries**, 24: 229-256
- Jordan, D.S. & Seale, A. 1925. Analysis of the genera of anchovies or Engraulidae. **Copeia**, 141: 27-32.
- Jordan, D.S. & Seale, A. 1926. Review of the Engraulidae, with descriptions of new and rare species. **Bulletin of Museum of Comparative Zoology**, 67 (11): 353-418.
- Kitching, I.J.; Forey, P.L.; Humphries, C.J. & Williams, D.M. 1998. **Cladistics, the teory and practice of parsimony analysis**. 2. ed. Oxford, Oxford University Press. 228 p. (The Systematics Association Publication, n. 11).
- Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. 2003. Family Engraulididae. *In*: Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. **Check List of Freshwater Fishes of South and Central America**. Porto Alegre, Edipucrs. p. 39-42.

Lavoué, S.; Masaki, M. & Kenji, S. 2007. Phylogenetic relationships among anchovies, sardines, herrings and their relatives (Clupeiformes), inferred from whole mitogenome sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 43: 1096-1105.

Lavoué, S.; Masaki, M. & Mutsumi, N. 2010. Mitochondrial phylogenomics of anchovies (family Engraulidae) and recurrent origins of pronounced miniaturization in the order Clupeiformes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 56: 480-485.

Lavoué, S.; Miya, M.; Musikasinthorn, P.; Chen, W. & Nishida, M. 2013. Mitogenomic evidence for an Indo-West Pacific origin of the Clupeoidei (Teleostei: Clupeiformes). **Plos One**, 8 (2): 1-15.

Loeb, M.V. 2009. **Revisão taxonômica das espécies do gênero *Anchoiella* Fowler, 1911 (Clupeiformes, Engraulidae) das bacias Amazônica e do São Francisco**. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. 98 p.

Loeb, M.V. 2012. A new species of *Anchoiella* Fowler, 1911 (Clupeiformes: Engraulidae) from the Amazon basin, Brazil. **Neotropical Ichthyology**, 10 (1): 13-18.

Loeb, M.V. 2014. Engraulidae. *In*: Queiroz, L.J.; Torrente-Vilara, G.; Ohara, W.M.; Pires, T.H.S.; Zuanon, J. & Doria, C.R.C. **Peixes do rio Madeira**. Porto Velho, Santo Antônio Energia. v. 1, p. 89-99.

Loeb, M.V. & Figueiredo, J.L. 2014. Redescription of the freshwater anchovy *Anchoiella vaillanti* (Steindachner, 1908) (Clupeiformes: Engraulidae) with notes on the distribution of estuarine congeners in the Rio São Francisco basin, Brazil. **Arquivos de Zoologia**, São Paulo, 45: 33-40.

Loeb, M.V. & Menezes, N.A. 2015. Taxonomic status of *Engraulis nattereri* Steindachner, 1880 (Osteichthyes: Clupeiformes: Engraulidae). **Zootaxa**, 3941 (2): 299-300.

Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2014. **Mesquite**: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.01. Disponível em <<http://mesquiteproject.org>>. Acesso em 09 de setembro de 2014.

Matamoros, W.A.; Schaefer, J.F. & Kreiser, B.R. 2009. Annotated checklist of the freshwater fishes of continental and insular Honduras. **Zootaxa**, 2307: 1-38.

-
- McEachran, J.D. & Fechhelm, J.D. 1998. **Fishes of the Gulf of Mexico**. Volume 1. Myxiniformes to Gasterosteiformes. Austin, University of Texas Press. 1112 p.
- Meek, S.E. & Hildebrand, S.F. 1923. The marine fishes of Panama. Part I. **Publications. Field Museum of Natural History, Zoological Series**, 15: 1-330, Pls. 1-24.
- Menezes, N.A. 1974. Current status of Joao de Paiva Carvalho's fish types. **Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia**, 27 (16): 215-217.
- Menezes, N.A. & Figueiredo, J.L. 2003. Familia Engraulididae. *In*: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. **Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil**. São Paulo, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. p. 38-40.
- Mendonça, J.T. & Sobrinho, R.P. 2013. Management of fishing of the Broadband anchovy (*Anchoiella lepidentostole*) (Fowler, 1911), in south São Paulo State, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 73 (4): 691-697.
- Miller, R.R. 1945. *Anchoiella analis*, a new engraulid fish from the west coast of Mexico. **Journal of the Washington Academy of Sciences**, 35 (8): 265-267.
- Miller, R.R. 1960. Variation, distribution, and ecology of *Anchoiella analis* an engraulid fish from the Pacific slope of Mexico. **Copeia**, 3: 250-253.
- Myers, G.S. 1940. The neotropical anchovies of the genus *Amplova*. **Proceedings of the California Academy of Science**, 23 (29): 437-442.
- Nelson, G.J. 1967. Epibranchial organs in lower teleostean fishes. **Journal of Zoology (London)**, 153: 71-89.
- Nelson, G.J. 1970. The hyobranchial apparatus of teleostean fishes of the families Engraulidae and Chirocentridae. **American Museum Novitates**, 2410: 1-30
- Nelson, G.J. 1983. *Anchoa argentivittata*, with notes on other Eastern Pacific Anchovies and the Indo-Pacific Genus *Encrasicholina*. **Copeia**, 1: 48-54.
- Nelson, G.J. 1984. Notes on the rostral organ of anchovies (Family Engraulidae). **Japanese Journal of Ichthyology**, 31 (1): 86-87.
- Nelson, J.S. 2006. **Fishes of the World**. 4. ed. Hoboken, John Wiley & Sons. 601 p.

-
- Nelson, G.J. & Platnick, N.I. 1991. Three-taxon statements: a more precise use of parsimony? **Cladistics**, 7: 351–366.
- Nelson, J.S.; Crossman, E.J.; Espinosa Pérez, H.; Findley, L.T.; Gilbert, C.R.; Lea, R.N. & Williams, J.D. 2004. **Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and Mexico**. 6.ed. Bethesda, MD, American Fisheries Society. 386 p. (Special Publication, 29).
- Nizinski, M.S. & Munroe, T.A. 2003. Engraulidae. *In*: Carpenter, K.E. **The living marine resources of the Western Central Atlantic**. Volume 2. Bony fishes part 1 (Acipenseridae to Grammatidae). Rome, FAO. p. 764-794. (FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication No. 5).
- Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. 1993. On outgroups. **Cladistics**, 9: 413-426.
- Nixon, K. C. 1999-2002. **WinClada**. Versão 1.0000. Disponível em <<http://www.cladistics.com/aboutWinc.htm>>. Acesso em 09 de outubro de 2014.
- Nomura, H. 1962. "Manjuba" or anchovy fishery of southern Brazil. **Commercial Fisheries Review**, 24 (7): 54-55.
- Nomura, H. & Menezes, N.A. 1964. Peixes marinhos. *In*: Vanzolini, P.E. **História natural dos organismos aquáticos do Brasil**. São Paulo, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo. p. 343-385.
- Norman, J.R. 1957. **A draft synopsis of the orders, families and genera of recent fishes and fish-like vertebrates (excluding Ostariophysi, Scleropagei, Ammodytidae and a few other families, notably Centrachidae, Percidae and Cichlidae) covering literature up to 1938, and, as far as it was available to the author, from 1939 to 1944**. London, British Museum of Natural History. (Formally published in 1966).
- Ortega, H. & R.P. Vari. 1986. Annotated checklist of the freshwater fishes of Peru. **Smithsonian Contributions to Zoology**, 437: 1-25.
- Page, L. M. ; Espinosa-Pérez, H.; Findley, L.D.; Gilbert, C.R.; Lea, R.N.; Mandrak, N.E.; Mayden, R.L. & Nelson, J.S. 2013. **Common and scientific names of fishes from the**

-
- United States, Canada, and Mexico.** 7. ed. Bethesda, MD, American Fisheries Society. 243p. (Special Publication, 34).
- Pearson, N.E. 1924. The fishes of the eastern slope of the Andes. I. The fishes of the Rio Beni basin, Bolivia, collected by the Mulford expedition. **Indiana University Studies**, 11 (64): 1-83.
- Planquette, P.; Keith, P. & Le Bail, P-Y. 1996. **Atlas des poissons d'eau douce de Guyane.** Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle, Ministère de l'Environnement. v. 1, 431p.
- Poey, F. 1860. *Engraulius per fasciatus*. In: **Memorias sobre la historia natural de la Isla de Cuba, acompañadas de sumarios Latinos y extractos en Francés.** La Habana. Habana, Imprenta de la Viuda de Barcina. Tomo 2, p. 312-314. [1856-1858 *cf.* a obra]
- Puyo, J. 1945. Les poissons du genre *Stolephorus* de la Guyane française. **Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse**, 80: 100-107.
- Puyo, J. 1949. **Poissons de la Guyane Française. Faune De L'Empire Français, XII.** Paris, Office de la Recherche Scientifique Outre-Mer. 280 p.
- Robins, C.R. & Ray, G.C. 1986. **A field guide to Atlantic coast fishes of North America.** Boston, The Peterson Field Guide Series. 354 p.
- Ribeiro, A.M. 1908. Peixes da Ribeira. Resultados de excursão do Sr. Ricardo Krone, membro correspondente do Museu Nacional do Rio de Janeiro. **Kosmos**, 5 (2): 5 unnum. pp.
- Roberts, T.R. 1984. *Amazonsprattus scintilla*, new genus and species from the Rio Negro, Brazil, the smallest known clupeomorph fish. **Proceedings of the California Academy of Sciences**, 43 (20): 317-321.
- Saldanha, I.R.R. 2005. **Espaços, recursos e conhecimento tradicional dos pescadores de manjuba (*Anchoviella lepidentostole*) em Iguape/SP.** Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo. 179 p.
- Santos, E. 1952. **Nossos peixes marinhos (vida e costumes dos peixes do Brasil).** Belo Horizonte, Itatiaia Editora. 267p.
- Schultz, L.P. 1949. A further contribution to the ichthyology of Venezuela. **Proceedings of**

the **United States National Museum**, 99 (3235): 1-211.

Silva, A.C.G.; Severi, W. & Castro, M.F. 2010. Morphological development of *Anchoviella vaillanti* (Steindachner, 1908) (Clupeiformes: Engraulidae) larvae and early juveniles. **Neotropical Ichthyology**, 8 (4): 805-812.

Silva, A.C.G. 2010. **Caracterização do desenvolvimento ontogenético inicial de *Anchoviella vaillanti* (Steindachner, 1908)**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal Rural de Pernambuco. 477 p.

Silva, M.A. & Araújo, F.G. 2000. Distribution and relative abundance of anchovies (Clupeiformes - Engraulidae) in the Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 43 (4): 1-7.

Starks, E.C. 1913. **The fishes of the Stanford expedition to Brazil**. Stanford, Stanford University Publications, University Series. 77 p.

Steindachner, F. 1880. Ichthyologische Beiträge (VIII). **Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe**, Wien, 70: 119-190.

Steindachner, F. 1908. Über drei neue Characinen und drei Siluroiden aus dem Stromgebiete des Amazonas innerhalb Brasilien. **Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien**, 45(6): 61-69.

Swain, J. & Meek, S.E. 1884. Notes on a collection of anchovies from Havana and Key West, with an account of a new species (*Stolephorus eurystole*) from Woods Hole, Mass. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 36: 34-36.

Taylor, W.R. & Van Dyke, G.C. 1985. Revised Procedures for Staining and Clearing Small Fishes and Other Vertebrates for Bone and Cartilage. **Cybium**, 9 (2): 107-119.

Warburton, K. 1978. Community structure, abundance and diversity in a Mexican coastal lagoon system. **Estuarine and Coastal Marine Science**, 7: 497-519.

Warburton, K. 1979. Growth and reproduction of some important species of fish in a Mexican coastal lagoon system. **Journal of Fish Biology**, 14: 449-464.

Weitzman, S.H. 1974. Osteology and evolutionary relationships of the Sternoptychidae, with a new classification of stomiatooid families. **Bulletin of American Museum of Natural History**, 153 (3): 327-478.

Whitehead, P.J.P. 1970. The clupeoid fishes described by Steindachner. **Bulletin of the British Museum, Natural History**, 20 (1): 29-31.

Whitehead, P.J.P. 1973. The clupeoid fishes of the Guianas. **Bulletin of the British Museum, Natural History**, 5 (1): 148-149.

Whitehead, P.J.P.; Nelson, G.J. & Wongratana, T. 1988. **Clupeoid fishes of the world (suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catálogo of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings. Part 2 - Engraulididae.** Rome, FAO. p. 305-579. (FAO Fish Synopsis n. 125, v.7, pt. 2)

Whitehead, P.J.P. & Teugels, G.G. 1985. The West African pygmy herring *Sierrathrissa leonensis*: general features, visceral anatomy, and osteology. **American Museum Novitates**, 2835: 1-44.

Whitehead, P.J.P. & Rodriguez-Sanchez, R. 1995. Engraulidae; *In*: Fischer, W.; Krupp, F.; Schneider, W.; Sommer, C.; Carpenter K.E. & Niem, V. (Eds.). **Guia FAO para Identificación de Especies para lo Fines de la Pesca. Pacifico Centro-Oriental.** Rome, FAO. p. 1067-1087.

Wiley, E. O. 1981. **The theory and practice of phylogenetic systematics.** New York, John Wiley & Sons Inc. 439 p.

Wiley, E.O.; Siegel-Causey, D.; Brooks, D.R. & Funk, V.A. 1991. **The Compleat Cladist: A primer of phylogenetic procedures.** Kansas, University of Kansas, Museum of Natural History. (Special Publication, 19).