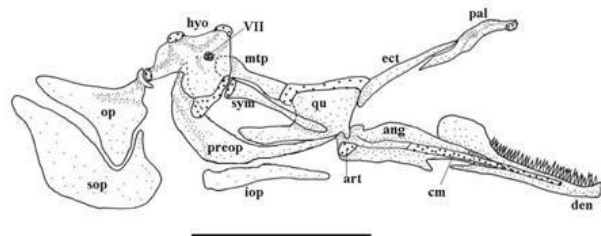
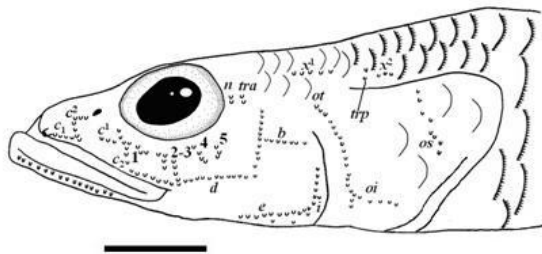


Rodrigo Antunes Caires

**REVISÃO TAXONÔMICA, ANATOMIA ESQUELÉTICA E FILOGENIA DO
GÊNERO *Microphilypnus* Myers, 1927 (TELEOSTEI: GOBIIFORMES:
ELEOTRIDAE).**



**Departamento de Zoologia
Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo
São Paulo
Abril/2012**

Rodrigo Antunes Caires

**REVISÃO TAXONÔMICA, ANATOMIA ESQUELÉTICA E FILOGENIA DO
GÊNERO *Microphilypnus* Myers, 1927 (TELEOSTEI: GOBIIFORMES:
ELEOTRIDAE).**

Tese apresentada no Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para obtenção de título de Doutor em Ciências, na área de Zoologia.

Orientador: José Lima de Figueiredo

**Departamento de Zoologia
Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo
São Paulo
Abril/2012**

Caires, Rodrigo Antunes

Revisão taxonômica, anatomia esquelética e filogenia do gênero
Microphilypnus (Teleostei: Gobiiformes: Eleotridae)

xiii + 265 pp., 57 fig.

Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Taxonomia, 2. Teleostei. 3. Filogenia I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia

Banca examinadora

Prof(a).Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a).Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. José Lima de Figueiredo
Orientador

AVISO

Esta dissertação é parte dos requerimentos necessários à obtenção do título de doutor, área de Zoologia e, como tal, não deve ser vista como uma publicação no senso do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (apesar de disponível publicamente sem restrições). Dessa forma, quaisquer informações inéditas, opiniões e hipóteses, bem como nomes novos, não estão disponíveis na literatura zoológica. Pessoas interessadas devem estar cientes de que referências públicas ao conteúdo deste estudo, na sua presente forma, devem ser somente feitas com anuência prévia do autor.

NOTICE

This dissertation is a partial requirement for the Ph.D. degree in Zoology and, as such, should not be considered as a publication in the sense of the International Code of Zoological Nomenclature (although it is available without restrictions). Therefore, any new information, opinions, and hypothesis, as well as new names, are not available in the zoological literature. Interested people are advised that any public reference to this study, in its current form, should only be done after previous acceptance of the author.

Este trabalho é dedicado àqueles que, ao longo da minha vida, me amaram do jeito que sou e me tornaram uma pessoa melhor: Érika, Fátima, Fernanda, Ferro, José Gonzaga, Renato, Vanessa.

“No fim, você pode não salvar sua alma e sua vida pelo pensamento. Mas, se você *pensa*, o menor dos prêmios de consolação é o mundo”.

Saul Bellow, *A Aventuras de Augie March*.

“Linguagem é coragem: a habilidade de conceber um pensamento, de proferi-lo e assim torná-lo verdadeiro

Salman Rushdie, *Os Versos Satânicos*.

RESUMO

No presente projeto, foram realizados estudos sobre a taxonomia, a anatomia esquelética e as relações filogenéticas de *Microphilypnus* Myers, 1927 (Teleostei: Gobiidae: Eleotrinae). Este gênero de peixes é muito comum em tributários da Bacia Amazônica e do Orenoco, mas até o momento não era bem conhecido em termos taxonômicos. Com base na revisão da literatura e o exame de vários exemplares, duas das três espécies nominais foram validadas, uma espécie nova e duas espécies não descritas foram descobertas: *Microphilypnus ternetzi* Myers (bacias dos rios Negro, Orenoco, Amazonas, Madeira, Tapajós e Tocantins) (*M. amazonicus* Myers é sinônimo júnior desta espécie), *Microphilypnus macrostoma* Myers (bacias do Negro e Orenoco) *Microphilypnus acanguara* Caires & Figueiredo (Baixo Tapajós), *Microphilypnus* sp. 1 (Baixo Tapajós) e *Microphilypnus* sp. 2 (rio Aripuanã). O estudo da anatomia esquelética baseou-se em 17 exemplares diafanizados e corados; foi constatado que as estruturas ósseas são semelhantes às dos demais membros de Gobioidae, e é postulado que o processo de miniaturização nesta espécie ocorreu por neotenia. Para a análise filogenética, foram incluídas, além de todas as espécies conhecidas de *Microphilypnus*, táxons de Gobioidae das instituições CAS, INPA, MZUSP e USNM, totalizando 56 terminais e 145 caracteres morfológicos. A análise filogenética resultou em 43 árvores mais parcimoniosas, com 1072 passos, IC: 0,22 e IR: 0,57. As relações de *Microphilypnus* resgatadas foram (*M. macrostoma* (*M. ternetzi* (*Microphilypnus* sp. 1(*M. acanguara* + *Microphilypnus* sp. 2))), indicando a possibilidade de especiação parapátrica neste gênero. No consenso estrito, *Microphilypnus* figurou em uma politomia com os demais gêneros de Eleotrinae, ainda que no consenso semi-estrito tenha surgido como mais proximamente relacionado a dois gêneros de água doce: *Leptophilypnus*, da América Central, e *Philypnodon*, da Austrália, sugerindo que invasão do gênero objeto de estudo em água doce pode ter sido antiga. Na hipótese filogenética de consenso estrito deste projeto, Eleotrinae figurou como um grupo não monofilético, com *Gobiomorus* constituindo um ramo mais basal; Gobiidae surgiu como grupo monofilético, mas as subfamílias Gobiinae, Gobionellinae e Gobiosomatini surgiram como agrupamentos polifiléticos. São discutidos caracteres diagnósticos e as relações dos gêneros de Eleotrinae estudados, bem como das subfamílias de Gobiidae, e estudos filogenéticos adicionais com base em dados morfológicos são propostos.

ABSTRACT

This project entails a study on taxonomy, skeletal anatomy and phylogeny of *Microphilypnus* Myers, 1927 (Teleostei: Gobiidae: Eleotrinae). Members from this genus are very common in tributaries of the Orinoco and the Amazon Basin, but remained poorly known in taxonomic terms. Two of the three nominal species have been validated, a new species and two undescribed species were discovered: *Microphilypnus ternetzi* Myers (Negro, Orinoco, Amazon, Madeira, Tapajós, and Tocantins basins) (*M. amazonicus* Myers is a junior synonym); *Microphilypnus macrostoma* Myers (Negro and Orinoco basins); *Microphilypnus acangaquara* Caires & Figueiredo (lower Tapajós); *Microphilypnus* sp. 1 (lower Tapajós) and *Microphilypnus* sp. 2 (Aripuanã River). The study of skeletal anatomy was based on 17 cleared and stained specimens; it was found that the bone structures are similar to those of other members of Gobiodei, and it is postulated that species of this genus miniaturized by neoteny. For phylogenetic analysis, all *Microphilypnus* species and Gobiodei taxa from the institutions CAS, INPA, MZUSP and USNM were examined, totaling 56 terminals and 145 morphological characters. Phylogenetic analysis resulted in 43 most parsimonious trees with 1072 steps, CI = 0.22 and RI: 0.57. The relationships among *Microphilypnus* species that were retrieved in cladogram were: (*Microphilypnus macrostoma* (*M. ternetzi* (*Microphilypnus* sp. 1 (*M. acangaquara* + *Microphilypnus* sp. 2))), indicating a possibly parapatric speciation in this genus. In strict consensus, *Microphilypnus* figured in a polytomy other eleotrinids, but in the majority-rule consensus it was nested with two freshwater genera: *Leptophilypnus*, from the Central America, and *Philypnodon*, from Australia, suggesting that invasion of freshwater in this genus may have been ancient. In the phylogenetic hypothesis of this project, Eleotrinae figured as a non-monophyletic group, with *Gobiomorus* constituting a more basal branch; Gobiidae emerged as a monophyletic group, but not the subfamilies Gobiinae, Gobionellinae and Gobiosomatini. Diagnostic characters and the relationships of Eleotrinae and subfamilies of Gobiidae are discussed herein. Additional phylogenetic studies based on morphological data are also proposed.

AGRADECIMENTOS

Este projeto só pôde ser realizado graças ao auxílio de inúmeras pessoas, e eu gostaria de agradecer a todas elas pessoalmente, porém faltam espaço e habilidade discursiva da minha parte para retribuir à altura. Desde já, peço perdão por eventuais esquecimentos de qualquer ajuda que eu tenha recebido. Da mesma forma, você, leitor que estiver com essa tese em mãos, pode se sentir ao menos parcialmente responsável por sua realização, pois foi com seus impostos que eu recebi financiamento para desenvolver o projeto.

Sou grato aos professores e curadores da Seção de Peixes do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) por toda a ajuda. Em particular, agradeço a meu orientador, Prof. José Lima de Figueiredo (Zé Lima). Enquanto eu estive trabalhando com ele, o Zé Lima foi extremamente atencioso, prestativo, referência como professor e pesquisador, e um dos melhores amigos que eu tive o prazer de conhecer. Ele provavelmente não imagina o quanto contribuiu, de forma decisiva, para o aprimoramento deste projeto, e na minha vida acadêmica e pessoal. Aos Profs. Heraldo Britski, Naércio Menezes e Mário de Pinna, pelas valiosas conversas, favores e sugestões para que eu pudesse tentar construir esse projeto e escrevê-lo.

Também sou agradecido a todos os ictiólogos que trabalham ou trabalharam no MZUSP enquanto eu estive lá, pela paciência, pela amizade, e por compartilharem comigo parte do grande conhecimento de que dispõem. São eles: Alberto Akama, Andrea Paixão, André Casas, André Netto-Ferreira, Ângela Zanata, Alexandre Marceniuk, Aléssio Datovo, Bárbara Calegari, Caio, Carine Chamon, Carolina Paiva, Cléber, Cristiano Moreira, Diego Vaz, Douglas Silva, Eduardo Baena, Fábio di Dario, Fernando D'Agosta, Fernando Jerep, Flávia Petean, Flávio Lima, George Mattox, Gizelani Guazelli, Henrique Varella, Ilana Fichberg, Jana Del Favaro, Janice Muriel-Cunha, João Paulo Capretz, José Birindelli, José Iglesias, José Cesar Nolasco, Kelly Mautari, Leandro Sousa, Lívia Cordeiro, Luciana Tosin, Maíra Pombo, Manoela Marinho, Marcelo Britto, Marcelo Melo, Mariangeles Arce, Marina Loeb, Mateus Soares, Michel Gianetti, Miriam Ghazzi, Murilo Pastana, Osvaldo Oyakawa, Pedro Hollanda-Carvalho, Priscila Camelier, Rodrigo Nakagawa, Ruth Pincinato, Sarah Figueiredo, Tiago Loboda, Tiago Nilton, Túlio, Verena Pfister e Verônica Slobodian, entre muitos outros. Flávio Lima contribuiu muito com as discussões sobre o projeto,

André Casas e Eduardo Baena auxiliaram em várias das fotografias que ilustram esta tese, e Fernando d'Agosta me passou as diretrizes para fazer a análise filogenética.

A todos os funcionários do MZUSP e do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IBUSP), pela paciência e ajuda valiosa durante o desenvolvimento deste projeto. Tenho especial gratidão ao pessoal da Biblioteca do MZUSP, que sempre me atendeu com toda a simpatia, mesmo quando eu era inconveniente (e agi assim muitas vezes, infelizmente) e fazia solicitações complicadas de resolver.

Aos diversos professores do IBUSP e alhures, pela contribuição teórica e prática a este projeto. Estou particularmente em débito, neste sentido, com Eudóxia Froehlich, Antônio Carlos Marques, Eleonora Trajano, Fernando Marques, Luís Fábio Silveira, Marcelo Carvalho, Oscar Shibatta, Pedro (Pêu), Renata Pardini e Ricardo Pinto-da-Rocha. Dois professores a quem devo lembrar com especial devoção da importância de seus ensinamentos no presente estudo são Mônica Toledo Piza-Ragazzo e Ralf Britz (British Museum). Graças ao curso de anatomia de peixes que eles ministraram, além de outras tantas discussões sobre ictiologia e assuntos sortidos, eu pude redirecionar o projeto a um caminho pouco menos impreciso.

A todos os funcionários de instituições nacionais e estrangeiras que me enviaram documentação e material científico: Jansen Zuanon, Lucia Rapp, Marcelo Rocha e Renildo (INPA), Zilda Lucena (MCP), Wolmar Wosiacki (MPEG), Sven Kullander (NRM), Gislene Torrente-Villara e William Ohara (UFRO), Cláudio Oliveira (UNESP-Botucatu), Constance Brichtford, Jeffrey Williams e Richard Vari (USNM), e Mark McGrouther (Australian Museum).

Meu obrigado ao pessoal da California Academy of Sciences (CAS), Dave Catania, John McCosker, Jon Fong, Mysi Hoang e Tomio Iwamoto, pela ajuda e por permitir o acesso ao laboratório e ao material-tipo de *Microphilypnus*. Jon Fong tirou várias das fotos que compõem a tese. Sasha Li, a dona da casa onde fiquei hospedado em San Francisco, e os alunos “moradores” João Aranha, Lu Lu, Noel e Tomas ajudaram-me nas andanças pela cidade e me receberam com uma hospitalidade que eu não merecia.

Desde a época da minha graduação até os dias de hoje, eu estive engajado em um trabalho voluntário em uma equipe de músicos na Igreja Dom Bosco. Essa atividade me fez muito bem e teve impacto positivo no projeto, por mais incrível que isso possa parecer. Atualmente, eu percebo que a crença em Deus me torna uma pessoa um pouco

melhor e me confere um sentido à vida que eu não tinha antes, ainda que à custa da sanidade auditiva de algumas dezenas de pobres fieis que eventualmente me ouvem cantar músicas religiosas nos finais de semana. Por ora, não me ocorreu escrever que as espécies de *Microphilypnus* foram criadas no quarto dia (Gn 1,19-22) e que desde então *sunt immutabilis*. Acho, no entanto, que jamais vou compreender os mistérios da natureza e os mistérios divinos. De qualquer forma, queria agradecer aos grandes amigos que estão (ou estiveram) comigo nesta empreitada musical-teológica: André Abreu de Oliveira, Daniel, Drielle Sá, Evandro Araújo, Fábio Kaiá, Fábio Lopes, Felipe, José Lopes, Juliana Caixeta, Juliana Righetto, Ney Fonseca, Nivalda Lemos, Pe. Piccinini, Renato Caires, Vittorio Cassone e Wellington Silva. O Sr. Vittorio, além da providencial ajuda nas celebrações, foi extremamente útil a este trabalho, conseguindo me arrumar em primeira mão um exemplar do livro *Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*.

Eu gostaria, finalmente, de agradecer à minha família por todo o apoio, amor e atenção que eu tenho recebido, sempre, e dizer que tenho muito orgulho por fazer parte da vida de vocês. Aos meus pais, Maria de Fátima Antunes Caires e José Gonzaga Caires, e irmãos, Renato Antunes Caires e Fernanda Antunes Caires Ferro: obrigado por tudo e amo muito vocês. Aos meus cunhados, José Luiz Ferro Filho e Vanessa Cunha Caires, por cuidarem das pessoas que eu mais adoro. À Érika Gabriel Taubert, minha patroa, por aceitar fazer parte da minha vida e pela alegria infinita que seu olhar, sua voz e sua presença me proporcionam. Não sei como vai ser o futuro, mas rogo para que você faça parte dele.

Este estudo foi chancelado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). Sou muito grato à ajuda e espero que eu possa ter sido realmente merecedor desse financiamento regamente concedido.

SUMÁRIO

Ficha catalográfica.....	iii
Dedicatória.....	v
Epígrafe	vi
Resumo	vii
Abstract.....	viii
Agradecimentos	xi
Sumário.....	xii
Capítulo 1. Taxonomia de <i>Microphilypnus</i>	01
1.1. Introdução.....	01
1.2. Objetivos.....	03
1.3. Métodos e material	04
1.4 Resultados.....	11
<i>Microphilypnus</i>	11
Chave de identificação das espécies de <i>Microphilypnus</i>	12
<i>Microphilypnus acangaquara</i> Caires & Figueiredo, 2011	17
<i>Microphilypnus macrostoma</i> Myers, 1927	24
<i>Microphilypnus ternetzi</i> Myers, 1927	32
<i>Microphilypnus</i> sp. 1	50
<i>Microphilypnus</i> sp. 2	57
1.5. Estudo da distribuição geográfica das espécies de <i>Microphilypnus</i>	63
Capítulo 2. Estudo do esqueleto de <i>Microphilypnus</i>	67
2.1. Introdução.....	67
2.2. Objetivos.....	68
2.3. Material e métodos	68
2.4. Resultados.....	70
2.4.1. Crânio	70
2.4.2. Região dorsal do crânio	72
2.4.3. Região ventral do crânio.....	73
2.4.4. Elementos da maxila superior	81
2.4.5. Suspensório.....	82
2.4.6. Arcos branquiais	84
2.4.7. Aparelho hióide	88
2.4.8. Nadadeira peitoral.....	90
2.4.9. Nadadeira pélvica	92
2.4.10. Esqueleto axial.....	92
2.4.11. Nadadeira caudal	93
2.4.12. Informações sobre o esqueleto dos exemplares jovens	95
2.5. Discussão	98
2.5.1. Comentários sobre miniaturização em Gobioidi	98
Capítulo 3. Filogenia de <i>Microphilypnus</i> e suas relações com outros membros de Eleotrinae.....	108
3.1. Introdução.....	108
3.2. Objetivos.....	121
3.3. Material e métodos	122
3.4. Resultados.....	126
3.4.1. Caracteres para determinação de homologias primárias	126
Crânio	126

Suspensório.....	146
Arcos branquiais	157
Arco hióide	164
Nadadeira peitoral.....	166
Nadadeira pélvica	170
Nadadeira caudal	170
Esqueleto axial.....	174
Papilas sensoriais cefálicas	180
Miscelânea	195
3.4.2. Reconstrução filogenética.....	196
3.5. Discussão	199
3.5.1. Filogenia, evolução morfológica e biogeografia histórica das espécies de <i>Microphilypnus</i>	199
3.5.2. Comentários sobre a relação de <i>Microphilypnus</i> com outros eleotríneos, e invasões de táxons marinhos na Bacia Amazônica	203
3.5.3. Comentários sobre a classificação da subfamília Eleotrinae.....	206
3.5.4. Comentários sobre a classificação da família Gobiidae	209
4. Referências Bibliográficas.....	213
5. Figuras do Capítulo 3	223
Anexo 1. Lista de sinapomorfias e transições de caracteres nos nós e terminais do cladograma de consenso estrito	244
Anexo 2. Matriz de caracteres dos 56 terminais examinados para a hipótese filogenética apresentada neste trabalho	266

CAPÍTULO 1. TAXONOMIA DE *Microphilypnus*

1.1. Introdução

Os representantes do gênero *Microphilypnus* (Teleostei: Gobioidi: Eleotridae) estão entre os menores e menos conhecidos peixes neotropicais da Bacia Amazônica. Esses peixes atingem no máximo 25 mm de comprimento total e são encontrados nas Bacias do Orenoco e Amazônica (Eschmeyer, 1998; Kullander, 2003; Menezes 2003). Os membros desse gênero são comuns em igarapés e lagoas da Amazônia, freqüentemente em associação com outros peixes e camarões (Carvalho *et al.*, 2006).

Microphilypnus foi erigido por Myers (1927) com base em sete exemplares coletados nas expedições do naturalista Carl Ternetz. Dois desses exemplares tinham sido coletados em Manaus (em um lugar denominado “igarapé Mai Joana”) em dezembro de 1924; os espécimes restantes haviam sido coligidos depois (maio de 1925), quando Ternetz estava no rio Orenoco, na Venezuela. Myers reconheceu três espécies: cada exemplar de Manaus foi por ele chamado, respectivamente, de *Microphilypnus amazonicus* e *M. macrostoma*, enquanto que *Microphilypnus ternetzi* foi descrita com base nos espécimes do Orenoco. Cada uma destas espécies foi descrita com base em alguns caracteres externos, como contagens de raios nas nadadeiras ímpares, escamas na série lateral e formato do focinho e da boca.

Essas espécies foram mantidas no mesmo gênero desde então, embora o próprio Myers tivesse expressado dúvidas a respeito das afinidades entre elas, particularmente de *M. macrostoma*. Apesar disso, e a despeito da descrição de cada espécie ser sucinta e com base em poucos exemplares, essas espécies foram consideradas válidas e não foram sequer citadas na literatura por décadas. Somente a partir das décadas de 70 e 80 algumas informações sobre esse gênero foram publicadas. Goulding *et al.* (1988)

estudaram a fauna de peixes do rio Negro e forneceram alguns dados ecológicos sobre duas presumíveis espécies de *Microphilypnus* (chamadas por eles de *Microphilypnus* sp. 1 e *Microphilypnus* sp. 2) que ocorriam na região, e Weitzman & Vari (1988), no clássico trabalho sobre miniaturização em peixes neotropicais, apresentaram informações adicionais sobre o grupo, listando as três espécies de *Microphilypnus* como formas miniaturas. Em 1999, Bergleiter publicou sua monografia sobre a ecologia de peixes do Baixo rio Xingu, na qual aparece a ilustração de uma espécie de *Microphilypnus* (Fig. 52), que o autor denominou *Microphilypnus cf. macrostoma*. Vale frisar que nenhum representante deste gênero havia sido assinalado no rio Xingu até então, e que mesmo nos dias de hoje não existem coleções de *Microphilypnus* provenientes da área estudada por Bergleiter.

Representantes de *Microphilypnus* foram mencionados em alguns estudos ecológicos subsequentes (Henderson & Hamilton, 1995; Carvalho *et al.*, 2006), bem como em listas e catálogos sobre a ictiofauna da Bacia Amazônica e do Orenoco (p.ex. Kullander, 2003; Moura *et al.*, 2003; Mojica *et al.*, 2005; Bogotá-Gregory & Maldonado-Ocampo, 2006; Py-Daniel *et al.*, 2006; Montag *et al.*, 2008, 2009). No entanto, o conhecimento taxonômico sobre este grupo permaneceu até então praticamente inalterado desde o trabalho inicial de Myers, e a identificação das espécies em muitos desses trabalhos era imprecisa. O grupo só voltou a ser objeto de estudo taxonômico em 2006, com a publicação do artigo de Thacker *et al.* sobre a revisão de *Leptophilypnus*, um gênero de Eleotridae encontrado em ambientes de água doce da América Central, e considerado por alguns pesquisadores (p. ex. Thacker, 2009) como grupo-irmão de *Microphilypnus*.

Embora a ênfase do trabalho de Thacker *et al.* (2006) tenha sido a revisão de *Leptophilypnus*, os autores se deram ao trabalho de examinar material de

Microphilypnus (incluindo o material-tipo de *M. amazonicus* e *M. macrostoma*), bem como as descrições originais. Eles consideram as três espécies descritas de *Microphilypnus* como válidas, mas corrigem e refutam alguns dos caracteres empregados por Myers para reconhecer essas espécies. Os mesmos autores salientaram que tais representantes pertencem de fato ao mesmo gênero, e insinuaram que *M. macrostoma*, por conta do mau estado de conservação do holótipo (e único exemplar) da espécie, poderia ser na verdade um exemplar anômalo de *M. amazonicus*.

Por mais que o trabalho de Thacker *et al.* (2006) seja uma contribuição importante para o entendimento do grupo, o status taxonômico das espécies de *Microphilypnus* precisava ainda ser avaliado, bem como a sua distribuição geográfica. *Microphilypnus* é um grupo relativamente bem representado em coleções, e a análise de boa parte desse material disponível permitiu uma revisão mais abrangente do gênero, além da descoberta de espécies não descritas. Parte dessas informações foi publicada recentemente (Caires & Figueiredo, 2011), porém dados adicionais serão apresentados mais detalhadamente adiante.

1.2. Objetivos

- Fazer a revisão taxonômica do gênero *Microphilypnus*, redescrevendo as espécies válidas e reconhecendo espécies potencialmente não descritas;
- Elaborar uma chave de identificação dos representantes conhecidos deste gênero;
- Delimitar de forma acurada o padrão de distribuição dessas espécies, relacionando-o com o padrão encontrado em outras espécies de peixes de água doce neotropicais.

1.3. Métodos e Material

Os caracteres morfométricos e merísticos foram obtidos de acordo com Hubbs & Lagler (1949) e Pezold & Cage (2002). As medidas foram tomadas do lado esquerdo do peixe, exceto quando a estrutura nesse lado encontrava-se danificada.

As características morfométricas examinadas nos exemplares de *Microphilypnus* estão indicadas abaixo:

- Comprimento padrão: distância horizontal entre a extremidade anterior do focinho e a base da nadadeira caudal;
- Comprimento da cabeça: distância horizontal entre a extremidade anterior do focinho e a borda posterior do opérculo;
- Distância pré-anal: distancia entre duas retas ortogonais, a primeira das quais passando pela extremidade anterior do focinho e a última passando pela abertura urogenital;
- Distância pós-anal: medida de forma similar à distância pré-anal, como a distância entre a vertical que passa pela origem da nadadeira anal e a que passa pela base da nadadeira caudal;
- Comprimento do pedúnculo caudal: distância horizontal entre a base da nadadeira caudal e a reta ortogonal que passa pela margem posterior da base do último raio da nadadeira anal;
- Comprimento da nadadeira peitoral: distância entre a base da nadadeira, com a ponta interna do paquímetro, e a extremidade do raio peitoral de maior tamanho;
- Comprimento da nadadeira pélvica: medido da mesma forma que o comprimento da nadadeira peitoral, ou seja, da base à ponta do maior raio;

- Comprimento da nadadeira caudal: distância horizontal entre a base da nadadeira, delimitada pela margem anterior do centro ural + hipurais e visível como um sulco vertical quando a caudal é dobrada para o lado, e a extremidade do raio mais comprido;
- Comprimento do focinho: distância horizontal entre a extremidade anterior do focinho e a borda anterior do olho;
- Diâmetro orbital: distância horizontal entre as bordas anterior e posterior do olho;
- Largura interorbital: menor distância entre as bordas laterais dos ossos frontais, entre os olhos;
- Comprimento da maxila superior: distância entre duas retas ortogonais, a anterior passando pela borda anterior do focinho e a posterior passando pela extremidade posterior do osso maxilar;
- Comprimento da mandíbula: medida de forma semelhante ao comprimento da maxila superior, como a distância entre a reta ortogonal que passa pela ponta do dentário e a reta que passa pela borda posterior do osso angular;
- Largura máxima da cabeça: maior distância horizontal das bordas laterais da cabeça, com as pontas do paquímetro pressionando as aberturas branquiais;
- Altura da cabeça ao nível da nuca: maior distância vertical entre a borda superior da cabeça, acima do opérculo, e a borda ventral do istmo branquial;
- Distância pré-dorsal: distancia entre duas retas ortogonais, a primeira das quais passando pela extremidade anterior do focinho e a última passando pela origem da primeira nadadeira dorsal;
- Largura do corpo na base da peitoral: distância horizontal entre as bases das nadadeiras peitorais;

- Largura do corpo na origem da segunda nadadeira dorsal: distância horizontal entre as bordas laterais do corpo, na altura da vertical que passa na origem da segunda nadadeira dorsal (com raios moles).

As medidas que se referem às subunidades da cabeça, à distância pré-dorsal e à largura do corpo na base da nadadeira peitoral e da segunda dorsal são indicadas em porcentagem do comprimento da cabeça (%HL). As demais medidas apresentadas acima são mencionadas em porcentagem do comprimento padrão (%SL).

As medições descritas acima, com exceção do comprimento da nadadeira caudal, que é frágil e estava quebrada em muitos exemplares, totalizando 14 medidas, também foram empregadas para fazer uma Análise de Componentes Principais (PCA) com 502 exemplares de populações de *Microphilypnus* provenientes dos seguintes rios: Negro/Orenoco, Madeira, Purus, Solimões e Tapajós. Os valores das medições escolhidas de cada exemplar foram transformadas em logaritmos e as covariâncias foram obtidas com o Programa PAST versão 1.28 2004 (Ryan *et al.*, 1995); o primeiro componente da análise (PC1) foi removido.

No caso dos caracteres merísticos, o número de exemplares examinados é indicado entre parênteses no texto. As informações merísticas referentes ao holótipo ou o lectótipo de cada espécie são indicadas no texto com um asterisco (*). Os caracteres merísticos obtidos do material examinado são:

- Escamas da série longitudinal: é o número de escamas em uma série horizontal que vai da axila da base da nadadeira peitoral à base da nadadeira caudal;
- Escamas da série transversal: é o número de escamas em uma série oblíqua que vai da origem da nadadeira anal à base da segunda nadadeira dorsal;

- Escamas circumpedunculares: número de escamas em volta da região mais estreita do pedúnculo caudal;
- Escamas pré-dorsais: número de escamas em uma série longitudinal que vai da região posterior do topo da cabeça, atrás dos olhos, à origem da primeira nadadeira dorsal;
- Escamas nas margens dorsais e ventrais do pedúnculo caudal: número de escamas em uma série longitudinal, que vai da base do último raio dorsal e anal, respectivamente, à base do primeiro raio procorrente da caudal.
- Espinhos e raios das nadadeiras dorsais, anal e peitoral: a contagem de elementos das nadadeiras dorsais é representada da seguinte forma: número de espinhos da primeira dorsal, e número de raios da segunda dorsal, separados por um sinal de adição (“+”). As contagens dos espinhos da primeira dorsal são indicadas em algarismos romanos e as dos raios da segunda dorsal são indicadas em algarismos arábicos. Como não há espinhos nas nadadeiras peitorais e na anal, as contagens de elementos dessas estruturas são indicadas em algarismos arábicos.
- Rastros branquiais: a contagem de rastros branquiais é representada como o número de elementos do ramo superior + número de elementos do ramo inferior, incluindo rudimentos. O rastro na junção entre o ramo superior e o ramo inferior do arco branquial foi incluído na contagem do ramo inferior.
- Vértabras: correspondente ao número de elementos pré-caudais (vértebras anteriores à primeira vértebra que porta arco hemal) + vértebras caudais, incluindo o uróstilo na contagem.

As estruturas sensoriais que podem ser encontradas na região cefálica dos gobiídeos são as séries de papilas e os poros. A terminologia dos poros é relativamente

variável de acordo com o autor, e informações mais detalhadas podem ser encontradas em Akihito *et al.* (1984) e Miller (1986). Todavia, os exemplares de *Microphilypnus* geralmente não possuem poros na cabeça e, quando eles estão presentes, são restritos aos canais supraoculares e do pré-opérculo. Por esse motivo, a terminologia que eu adotei para descrever tais estruturas é mais simples e de acordo com o descrito em Lachner & McKinney (1974), em que os poros são denominados segundo sua posição no canal (POP – pré-opercular, e SOT – supraocular).

A nomenclatura das papilas sensoriais é baseada no trabalho de Wongrat & Miller (1991), que oferece uma descrição detalhada da disposição dessas estruturas na cabeça e da inervação delas. Esses autores empregaram uma terminologia similar à utilizada em uma publicação mais antiga de Sanzo (1911), mas ela vem sendo adotada em estudos mais recentes de taxonomia de Eleotridae (ver, p. ex., Pezold & Cage, 2002). As informações de terminologia das papilas que estão neste trabalho serão pouco mais detalhadas abaixo (ver Figs. 1 a-c). Os grupos de papilas cefálicas são os seguintes:

- 1) Pré-orbitais: na região pré-orbital são encontradas as seguintes séries de papilas: r^{1-2} , que são longitudinais e se situam ao longo da região mediana do focinho, os ramos transversais c^1 e c^2 , que estão entre as narinas, os ramos longitudinais c_1 e c_2 , que estão próximos à maxila superior (Fig. 1b), e as séries s^{1-3} , transversais e dispostas no focinho, lateralmente à série r de cada lado (Fig. 1c).
- 2) Interorbitais: com uma a três séries transversais, denominadas p ($^{1-3}$) (Fig. 1c).
- 3) Infraorbitais: existem vários grupos de papilas infraorbitais. As séries longitudinais são denominadas com as letras a , b , c , d , respectivamente, da porção mais superior, logo abaixo dos olhos, a mais ventral, próxima do pré-opérculo (Fig. 1a). As séries

verticais são numeradas em sequência, da mais anterior para a mais posterior, com os números 1 a 7 (Fig. 1b).

- 4) Pré-opérculo-mandibulares: há três grupos principais, *e*, que é longitudinal e comprida, e as séries *f*, que são transversais e se situam na mandíbula, e as séries *i*, similares às *f*, porém localizadas no pré-opérculo (Figs. 1a,b).
- 5) Operculares: três séries, uma vertical na porção anterior (*ot*), outra que é longitudinal e está restrita à porção anteroventral (*oi*) e a última inclinada e de posição mediana neste osso (série *os*) (Figs. 1a, b).
- 6) Oculoscapulares: séries situadas atrás do olho e acima da borda dorsal do opérculo, até a base da nadadeira peitoral. As séries longitudinais são x^1 , x^2 (logo atrás dos olhos), la^{1-3} (atrás das séries *x*), e as séries transversais são, da mais anterior para a mais posterior, *tra*, *trp*, *z* e as^{1-3} (Fig. 1c).
- 7) Pré-dorsais: as séries *n* e *o* são transversais e as séries *g*, *m*, e *h* (situadas, respectivamente, da porção mais lateral para a mais medial da área pré-dorsal) são longitudinais (Fig. 1c).

Adicionalmente, há três séries transversais de papilas ao longo do tronco: dorsais (*ld*), mediais (*lm*) e ventrais (*lv*) e três séries caudais (*lc*), uma na margem dorsal, outra à frente dos raios medianos e a última na margem ventral.

A descrição das séries de papilas em *Microphilypnus* foi feita sob lupa, com os exemplares imersos em álcool 70 e, em alguns casos, corados com pigmento Sudan Black. As ilustrações da disposição das papilas nos exemplares desse gênero foram feitas em câmara clara com um estereomicroscópio Leica MZ6 (No. Série 10446193), em aumento de 40 vezes.

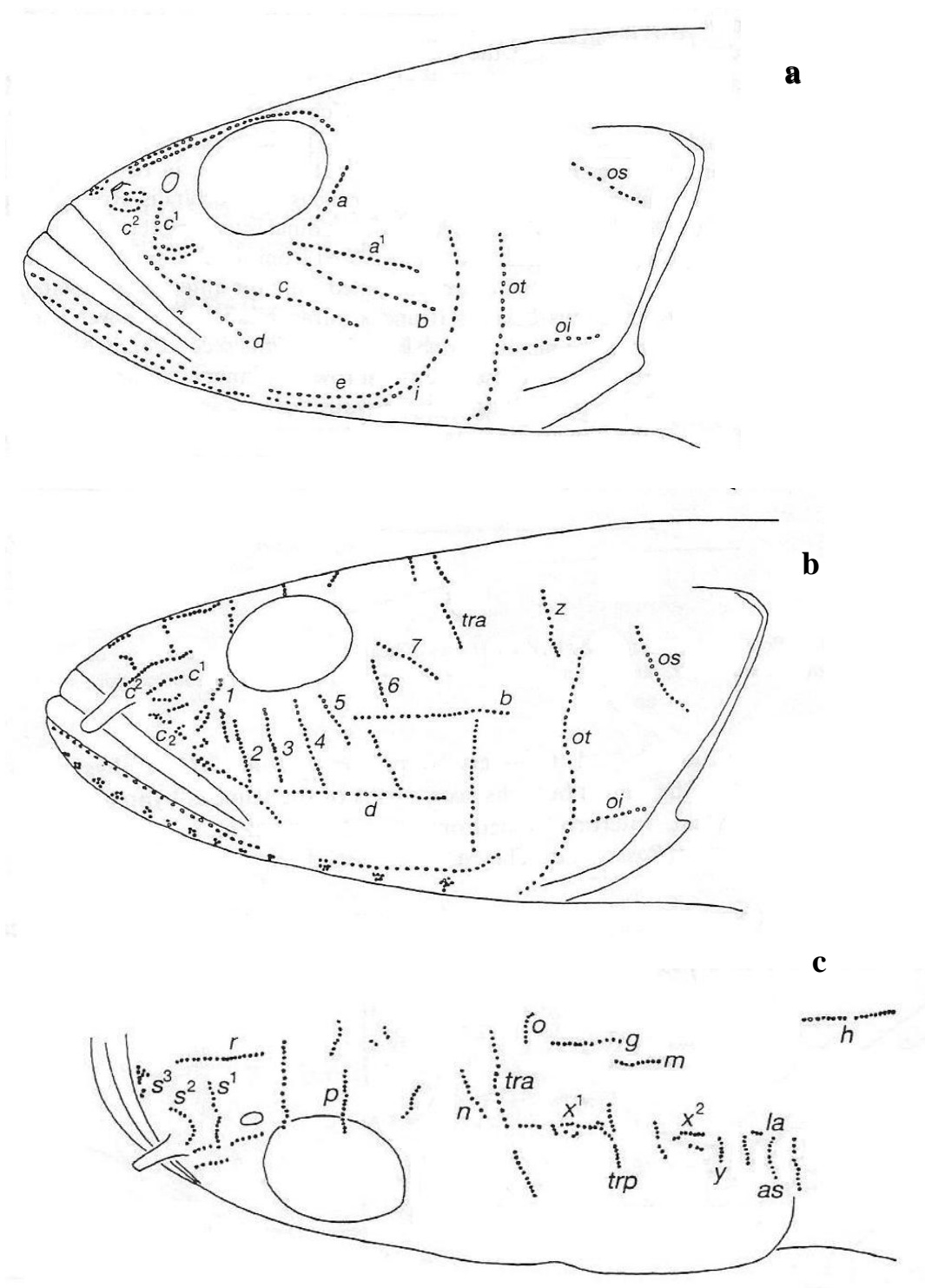


Fig. 1. Esquema das papilas sensoriais cefálicas em membros de Eleotridae; a) vista lateral da cabeça, com indicações das séries de papilas pré-orbitais e infraorbitais longitudinais; b) vista lateral da cabeça, com indicações das séries pré-orbitais e infraorbitais transversais; c) vista dorsal da cabeça, com as séries pré-dorsais, interorbitais e oculoscapulares. Adaptado de Wongrat & Miller (1991).

As abreviaturas das instituições de onde proveio o material examinado neste projeto estão de acordo com Leviton *et al.* (1988), com exceção de UFRO-I: Coleção Ictiológica da Universidade Federal de Rondônia, Brasil.

1.4. Resultados

Microphilypnus Myers, 1927.

Microphilypnus Myers, 1927: 134 [espécie-tipo: *Microphilypnus ternetzi* Myers, 1927, por designação original].- Schultz, 1949: 183 [ictiologia da Venezuela; listado].- Carrington, 1965: 172 [bibliografia dos gobiídeos da Américas; listado].- Birdsong *et al.* 1988: 202 [tabela 33; informações do esqueleto axial].- Hoese & Gill, 1993: 417, 423 [filogenia de Eleotridinae].- Miller, 1998: 292 [comentários sobre a distribuição de *Eleotris* em comparação com outros eleotríneos].- Thacker *et al.* 2006: 495 [comentários taxonômicos].- Caires & Figueiredo, 2011: 40 [revisão do gênero].-Thacker, 2011: 81[tabela 1.5.1; sistemática de Eleotridae; listado].-Van Tassel, 2011: 148 [tabela 2.1.1; Gobiiformes das Américas; espécies listadas].

Diagnose: Corpo diminuto (adultos com menos de 25 mm de comprimento total), comprido e comprimido, aberturas branquiais estendendo-se anteriormente até a vertical que passa pela borda posterior da pupila e não unidas ao istmo. Cabeça sem cristas ou espinhos evidentes (inclusive na região pré-opercular), interorbital estreito. Escamas grandes e ctenoides no tronco, 23-32 na série longitudinal, 5-9 na série transversal e 8-13 na série circumpeduncular; escamas cicloides ou ctenoides na região pré-dorsal (2-15) e no opérculo (3-10), mas ausentes nas bochechas e no focinho. Dorsal com III-VII espinhos e 6-10 raios segmentados (o primeiro não ramificado); anal com 6-10 raios (o primeiro não ramificado) e peitoral com 11-16 raios. Canais sensoriais na região interorbital e ao longo da borda posterior do pré-opérculo; canal pré-opercular não perfurado ou, em uma das espécies, com dois poros. Sistema laterossensorial cefálico com as seguintes séries de papilas sensoriais: pré-orbitais r^{1-2} , s^{1-2} , c^1 , c^2 , c_1 , c_2 ,

interorbitais *p* (duas a quatro séries), infraorbitais as séries transversais 1-5, 1-6 ou 1-7, e séries longitudinais *b* e *d*, operculares *oi*, *os* e *ot*, oculoscapulares x^1 , x^2 (ausente em *Microphilypnus* sp. 2), *tra* e *trp*, e pré-dorsais *g* (presente apenas em *M. acangaquara*), *m* (vista apenas em *M. acangaquara* e *Microphilypnus* sp. 1), *h* e *n*; vértebras 11-13+14-17=26-29; fórmula de pterigióforos da primeira nadadeira dorsal 3(12210), 3(121110) ou 3(22110). Machos com papila urogenital aproximadamente cônica, com uma ponta pequena e arredondada; fêmeas com papila robusta, tubular e com projeções digitiformes na ponta, ao redor da abertura urogenital.

Etimologia: o termo genérico originou-se da combinação das palavras *mikrós*, que vem do grego clássico e significa “pequeno” e *Philypnus*, nome de um gênero de Eleotridae da América Central (atualmente sinônimo de *Gobiomorus*), em alusão ao tamanho diminuto dos membros dessa espécie. O termo *Philypnus* é derivado das palavras gregas *phílos*, que significa “amigo” e *ipnós*, que quer dizer “sono” (“amigo do sono”), e possivelmente foi cunhado por conta do hábito de vários eleotrídeos de ficar imóveis no substrato. Gênero masculino.

Chave de identificação das espécies de *Microphilypnus*.

1. Poros presentes no canal sensorial supraorbital e no pré-opercular. 28-32 escamas na série longitudinal.....**2.**
 Poros nos canais sensoriais ausentes; geralmente 23-27 escamas na série longitudinal, raramente 28 ou mais escamas.....**3.**
2. Poro mediano na região interorbital presente; uma única série comprida de papilas x^1 ; opérculo com escamas cicloides em indivíduos adultos, ou com uma escama

ctenoide.....*Microphilypnus* sp. 2 (bacia do rio Madeira, rio Aripuanã).

Porro mediano na região interorbital ausente; duas séries curtas de papilas x^1 e x^2 ; opérculo com escamas ctenoides em indivíduos adultos.....*Microphilypnus acangaquara* (bacia do rio Tapajós).

3. Focinho deprimido, muito pontudo e triangular; maxila superior atingindo ou ultrapassando vertical que passa pelo meio do olho; escamas grandes, pouco maiores na série mediana lateral; 22-25 na série lateral, 5-7 (raramente mais do que seis) na série transversal e 8-11 no pedúnculo caudal; 26 vértebras; fórmula dos pterigióforos da primeira dorsal 3(12210).....*Microphilypnus macrostoma* (bacias Amazônica e do Orenoco)

Focinho de ponta geralmente arredondada ou, se pontuda, maxila superior mal atingindo vertical que passa pelo meio do olho; geralmente 25 ou mais escamas na série lateral, todas do mesmo tamanho, 7-8 escamas na série transversal e 11-13 circumpedunculares; 27-29 vértebras (raramente 26); fórmula dos pterigióforos da primeira dorsal geralmente 3(22110), nunca 3(12210).....4.

4. Focinho de ponta afilada; cabeça mais baixa, distância entre a borda inferior do olho e a margem ventral da cabeça menor que o diâmetro orbital; cabeça sempre pouco pigmentada, com manchas marrom-escuras ovais na maxila, abaixo dos olhos e opérculo; manchas de mesma cor e formato distribuídas esparsamente no tronco, ou formando uma série irregular; machos e fêmeas com coloração semelhante; escamas no opérculo cicloides ou ctenoides; região pré-dorsal frequentemente com algumas escamas ctenoides.....*Microphilypnus ternetzi* (bacias Amazônica e do Orenoco).

Focinho de ponta arredondada; cabeça alta, distância entre a borda inferior do olho e a margem ventral da cabeça igual ou maior que o diâmetro orbital; indivíduos machos com cabeça densamente pigmentada em praticamente toda sua extensão; machos com manchas no tronco marrom-escuras, muito nítidas e frequentemente formando faixas oblíquas; opérculo com escamas cicloides, às vezes embebidas na pele; região pré-dorsal com escamas cicloides.....*Microphilypnus sp. 1* (bacia do rio Tapajós).

Tabela 1. Números de escamas pré-dorsais nas espécies de *Microphilypnus* encontradas na Bacia Amazônica. Valores referem-se ao número de exemplares observados que apresentam a característica.

	Escamas pré-dorsais													15
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
<i>Microphilypnus acangaquara</i>			5	6	11	9	5	4	1	2				
<i>Microphilypnus macrostoma</i>						1	6	6	5	2				
<i>Microphilypnus ternetzi</i> total	2	12	30	25	17	8	35	69	88	60	36	9		1
Amazonas	1	1	2			1	4	11	11	7	4	1		
Capim			1				1							
Madeira	1	7	22	20	12	3	12	16	24	9	4			
Negro		1		3			2	12	12	20	11	4		1
Orenoco						1	3	5	6	7	7	3		
Purus		2	2	1	2	3	3	20	13	6	4			
Solimões		1	1		1		5		10	5	5	1		
Tapajós			2	1	2		5	5	12	6	1			
Trombetas														
<i>Microphilypnus sp. 1</i>			1	3	6	7	3	7	16	1	5			1
<i>Microphilypnus sp. 2</i>			3	1	2	1								

Tabela 2. Números de escamas da série lateral, escamas da série transversal e circumpedunculares nas espécies de *Microphilypnus* encontradas na Bacia Amazônica. Notações como na Tabela 1.

	Escamas na série lateral										
	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
<i>Microphilypnus acangaquara</i>						1	9	10	11	2	1
<i>Microphilypnus macrostoma</i>	3	7	4	6							
<i>Microphilypnus ternetzi</i> (total)		7	36	82	109	124	47	20*	4		
Amazonas			1	8	11	11	2	2	1		
Capim				3		1					
Madeira		3	17	34	40	19	6				
Negro			1	1	6	22	23	13	2		
Orenoco					4	13	13	5*	1		
Purus		1	6	12	30	6	1				
Solimões			4	17	10	4	1				
Tapajós		3	7	7	7	8	1				
Trombetas					1						
<i>Microphilypnus</i> sp. 1		4	18	25	10	3		1			
<i>Microphilypnus</i> sp. 2							2	4	2		

	Escamas da série transversal					Escamas circumpedunculares					
	5	6	7	8	9	8	9	10	11	12	13
<i>Microphilypnus acangaquara</i>			28	22	1				1	34	6
<i>Microphilypnus macrostoma</i>	8	12	3			5	3	4	3		
<i>Microphilypnus ternetzi</i>		11	142	171*	9			1	59	217	32
<i>Microphilypnus</i> sp. 1		3	16	39	1				12	45	1
<i>Microphilypnus</i> sp. 2			3	3	1					6	1

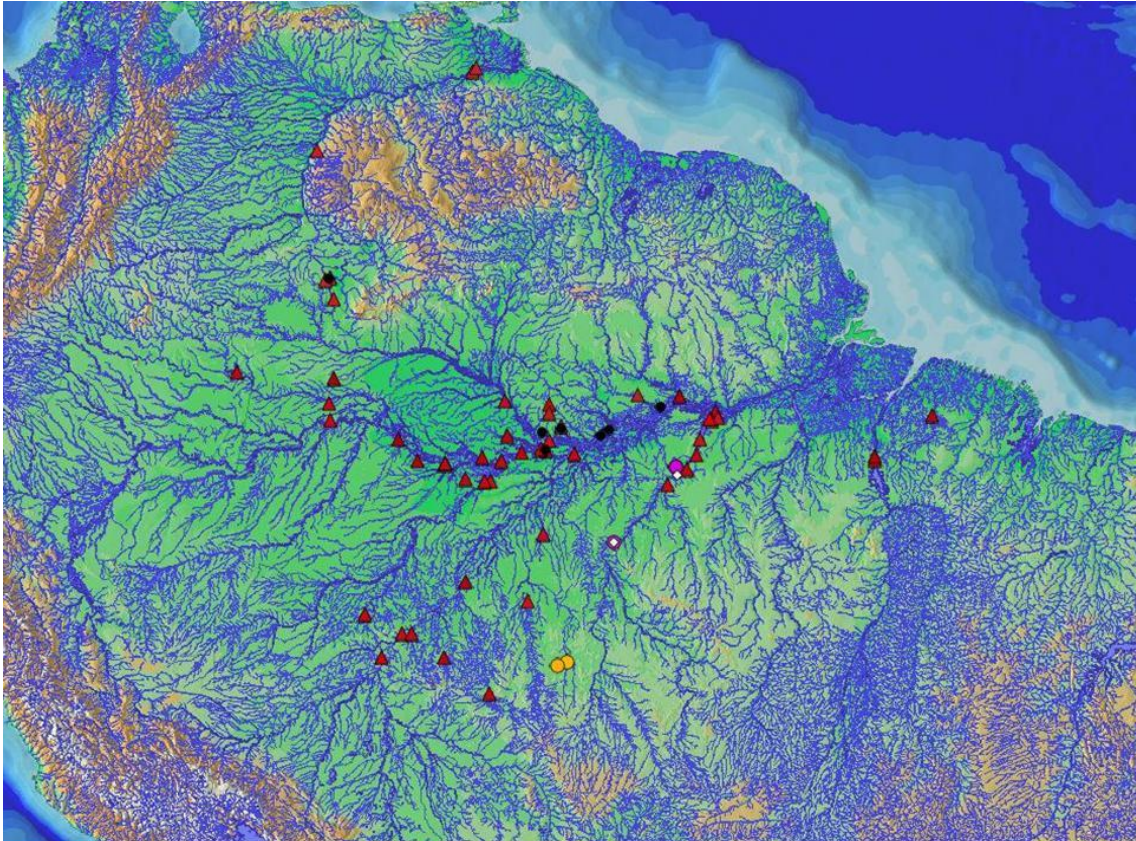


Fig. 2. Mapa das bacias do Orenoco e Amazônica com informações sobre a distribuição das espécies de *Microphilypnus*: *M. acangaquara*, círculos cor-de-rosa; *M. macrostoma*, círculos negros; *M. ternetzi*, triângulos vermelhos, *Microphilypnus* sp. 1, losangos brancos, *Microphilypnus* sp. 2, círculos alaranjados.

***Microphilypnus acangaquara* Caires e Figueiredo, 2011**

(Figs. 2-5; Tabelas 1, 2 e 3)

Microphilypnus acangaquara Caires & Figueiredo, 2011: 53 [localidade-tipo: Brasil, Pará, rio Tapajós, São Luís].

Diagnose: *Microphilypnus acangaquara* é distinguida dos demais membros do gênero, com exceção de *Microphilypnus* sp. 2, por apresentar poros sensoriais cefálicos nos canais pré-operculares e supraoculares e geralmente mais de 27 escamas na série longitudinal; difere de *Microphilypnus* sp. 2 por não possuir um poro mediano na região supraocular (presente em *Microphilypnus* sp. 2), na presença de duas séries de papilas oculoscapulares (uma única série em *Microphilypnus* sp. 2) e de escamas ctenoides no opérculo (cicloides em *Microphilypnus* sp. 2). *Microphilypnus acangaquara* pode também ser distinguida de *M. macrostoma* e *Microphilypnus* sp. 1 pelo formato da borda anterior do focinho, que é alta, curta e arredondada (deprimida e muito pontuda em *Microphilypnus macrostoma*) e pela contagem de escamas na série lateral (27- 31 em *M. acangaquara* vs. 22-25 em *M. macrostoma* e 23-26, raramente 27 ou mais, em *Microphilypnus* sp. 1).

Descrição: dados merísticos dos exemplares examinados nas Tabelas 1 e 2, e dados morfométricos na Tabela 3. Corpo alongado, comprimido, com pedúnculo caudal comprido e muito estreito. Cabeça comprida; olhos arredondados e em posição elevada na cabeça, visíveis em vista dorsal e em vista ventral; região interorbital muito estreita. Focinho geralmente mais curto que os olhos, com porção anterior arredondada em vista lateral, sem área elevada perceptível na região dorsal; narina anterior pequena, tubular, narina posterior como um orifício esférico ou levemente alongado. Maxila inclinada,

com extremidade posterior mal ultrapassando a vertical que passa pela borda anterior do olho. Mandíbula muito inclinada, levemente prognata, com lábio inferior espesso. Língua curta, de margem livre bífida. Abertura branquial grande, estendendo-se anteriormente ao nível da vertical que passa pelo meio do olho. Rastros branquiais 1+7-8, incluindo rudimentos (3 exemplares examinados).

Poros sensoriais presentes na cabeça, um na extremidade do canal supraocular (série SOT), dois no pré-opérculo, um em cada extremidade do canal pré-opercular (série POP). Disposição das papilas sensoriais na cabeça da seguinte forma: região pré-orbital com séries r^{1-2} longas, c_2 longa, retilínea, s^1 curta; duas séries interorbitais p^{1-2} pequenas, com 2-6 papilas; séries infraorbitais longitudinais b e d compridas, b atrás da série transversal 5, séries infraorbitais transversais curtas, irregulares (a de número 5 mais longa); região mandibular com série f comprida, pré-opérculo com série e longa e várias séries i curtas; série opercular ot muito longa, aproximadamente retilínea, oi longa, levemente curva, os inclinada, comprida; séries oculoscapulares n , tra , x^1 e x^2 curtas, com cerca de 3 papilas; séries pré-dorsais g , m , n como as oculoscapulares, série h comprida (ver Figs. 4-5); séries transversais de papilas ao longo da região dorsal e da região ventral do tronco.

Nadadeiras dorsais separadas, origem da primeira dorsal atrás da vertical que passa pela base das pélvicas por distância pouco maior que o diâmetro do olho; origem da segunda nadadeira dorsal aproximadamente acima no nível do ânus. Nadadeiras dorsais com VI-VII+6-9 elementos; contagens VI+6 (1), VI+7 (6), VI+8 (36), VI+9 (10) ou VII+8 (1); fórmula dos pterigióforos da primeira nadadeira dorsal 3(22110); fórmula dos pterigióforos da segunda dorsal 111211, 111212, 111221 (7 exemplares examinados). Nadadeira anal originando-se abaixo e pouco atrás da origem da segunda dorsal, e com 6-9 raios; contagens 6 (3), 7 (7), 8 (40) ou 9. Nadadeira peitoral

emarginada, com raios medianos pouco maiores que os demais raios; raios da peitoral 12-15; contagens 12 (3), 13 (18), 14 (33) ou 15 (2). Nadadeira caudal comprida e truncada. Vértices 12+14-15=26-27 (6 exemplares examinados).

Tronco com escamas grandes, ctenoides, ausentes no ventre e na região próxima à base da peitoral; 27-32 escamas na série longitudinal, 7-9 na série transversal, 11-13 na série circumpeduncular. Opérculo com 4-5 séries de escamas grandes e ctenoides; escamas pré-dorsais cicloides, 4-11, raramente mais do que nove; área pré-dorsal parcialmente nua; escamas pós-orbitais ausentes (Figs. 4-5).

Coloração em álcool (Fig. 3a-c): corpo amarelado, pontilhado de cromatóforos nos flancos, formando série irregular de pontos escuros; alguns cromatóforos dispersos na base da nadadeira peitoral e da segunda dorsal; região lateral do pedúnculo caudal com agrupamento de cromatóforos, formando mancha marrom-escura inconspícua. Topo da cabeça amarronzado, densamente coberto por cromatóforos. Alguns exemplares com pontuações negras na borda posterior das escamas, e manchas entre a margem inferior do olho e a maxila e abaixo do olho. Nadadeiras dorsais com duas faixas oblíquas escurecidas; raios das nadadeiras peitorais e da caudal com séries de manchas negras muito diminutas; base da nadadeira anal com série de três linhas horizontais de cor escura. Alguns exemplares com íris prateada, enegrecida ou dourada na metade inferior. Pupila escurecida.

Distribuição: *Microphilypnus acangaquara* foi encontrada somente em tributários do rio Tapajós (Fig. 2).

Comentários: a presença de poros sensoriais na cabeça nunca havia sido registrada em nenhum representante de *Microphilypnus* (ver Thacker *et al.*, 2006; Fig. 2D), até porque isso não havia sido estudado de forma detalhada – talvez pelo fato de que outras linhagens de gobiídeos miniaturas (e.g. *Lythrypnus*, *Trimmatom* etc.) geralmente não

possuem poros na cabeça. Tais estruturas sensoriais não são visíveis em todos os exemplares de *M. acangaquara* que eu examinei, mas a maioria deles as apresenta. Os canais supraoculares e pré-operculares nos demais representantes desse gênero, com exceção de *Microphilypnus* sp. 2 (que será descrita em maior detalhe adiante), não são perfurados.

Microphilypnus sp. 1 e *M. ternetzi* são comuns no rio Tapajós, mas costumam estar em áreas mais à jusante do que *Microphilypnus acangaquara*. Essas espécies podem ser distinguidas entre si com base nas características indicadas na chave de identificação e na diagnose de cada espécie.

Etimologia: o epíteto específico é uma combinação de duas palavras do Tupi antigo: *akang*, que quer dizer “cabeça”, e *quara*, que significa “buraco”, em virtude da presença, nesta espécie, de poros sensoriais na cabeça. Usado como um nome apostro.

Material examinado: 59 exemplares (12,9-18,5 mm). **MCP 15317**, Pará, Tapajós, rio Itapacurá, 08 Dez. 1991 (C.A. Lucena *et al.*) (3 ex.; 14,4-16,8 mm). **MZUSP 27015**, Pará, rio Tapajós, São Luís, 05. Nov. 1970 (Expedição Permanente à Amazônia) (25 ex.; 13,4-14,4 mm). **MZUSP 42732**, Pará, rio Tapajós, São Luís, 5 Nov. 1970 (Expedição Permanente à Amazônia) (2 ex.; 12,9; 13,1 mm). **MZUSP 42733**, Pará, rio Tapajós, São Luís, 5 Nov. 1970 (Expedição Permanente à Amazônia) (4 ex.; 13,7-18,5 mm). **MZUSP 92677**, Amazonas, Rio Tapajós, entre Itaituba e as cachoeiras de Pimental, 04°21'34" S 56°10'03" W, 08 Ago. 2006 (L.M. Sousa & J.L. Birindelli) (25 ex.; 11,3-15,2 mm)

Tabela 3. Dados morfométricos de *Microphilypnus acangaquara* expressos em porcentagem do comprimento padrão (%SL) e em porcentagem do comprimento da cabeça (%HL). SD é o desvio padrão da amostra.

	<i>M. acangaquara</i> (36 exemplares)			
	Mínimo	Máximo	Média	SD
Comprimento padrão (mm)	11,35	18,51	13,82	1,47
%SL				
Comprimento da cabeça	22,85	33,90	29,81	1,75
Distância pré-anal	40,09	55,16	51,80	2,67
Distância pós-anal	40,26	54,93	47,50	2,96
Comprimento do pedúnculo caudal	27,93	44,95	32,04	2,86
Comprimento da nadadeira peitoral	17,27	27,94	23,69	2,30
Comprimento da nadadeira pélvica	16,26	22,19	18,31	1,31
Comprimento da nadadeira caudal	20,44	28,76	25,14	1,89
%HL				
Comprimento do focinho	11,47	21,08	15,63	2,34
Diâmetro orbital	22,35	30,68	27,64	1,70
Largura interorbital	3,57	7,56	5,26	0,88
Comprimento da maxila superior	22,43	31,01	27,00	2,72
Comprimento da mandíbula	23,29	42,14	35,24	4,17
Largura máxima da cabeça	42,73	55,21	48,90	3,10
Altura da nuca	47,01	65,67	52,27	3,17
Distância pré-dorsal	115,04	139,89	124,44	5,57
Largura do corpo na base da peitoral	36,52	47,94	43,03	2,99
Largura do corpo na origem da 2ª dorsal	25,55	40,05	33,53	3,10



Fig. 3. *Microphilypnus acangaquara*. a) MZUSP 108204, holótipo, Brasil, Pará, Rio Tapajós, São Luís, 15,1 mm SL. b) MZUSP 27015, parátipo, coletado junto com o holótipo, 14,1 mm SL. c) MCP 15317, Brasil, Pará, Tapajós, rio Itapacurá, 16,8 mm SL.

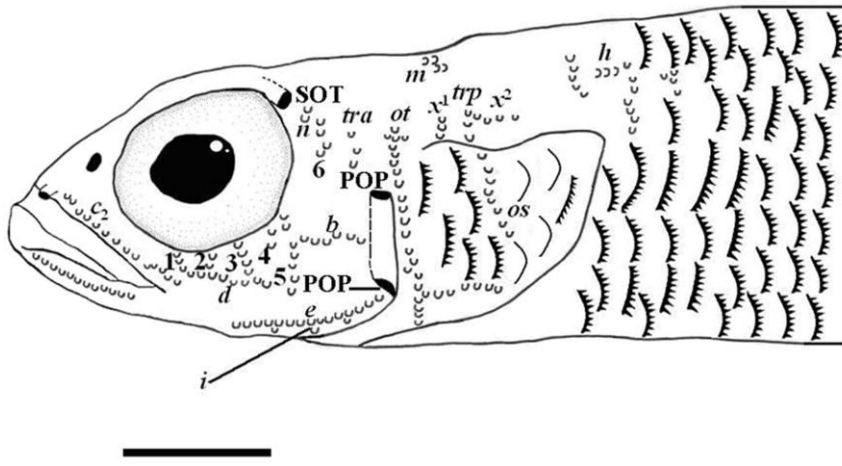


Fig. 4. *Microphilypnus acangaquara*. MZUSP 27015, parátipo, 14,1 mm SL, vista lateral da cabeça. Escala: 1,0 mm.

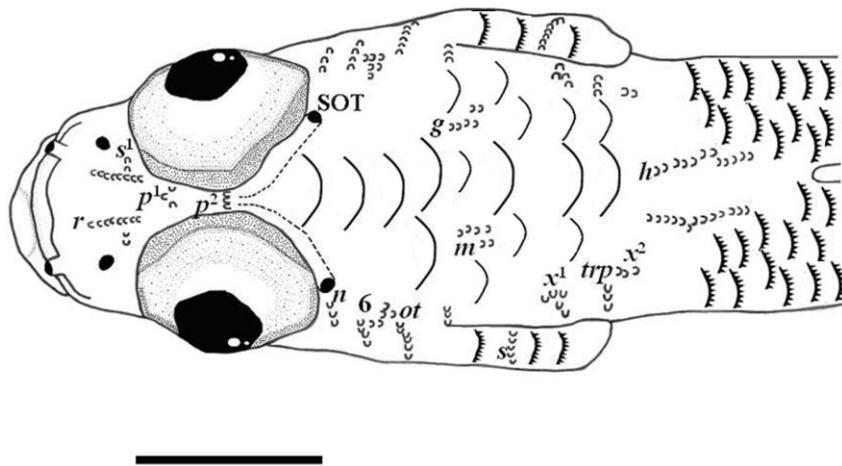


Fig. 5. *Microphilypnus acangaquara*. Exemplar MZUSP 27015, parátipo, vista dorsal da cabeça. Escala: 1,0 mm.

***Microphilypnus macrostoma* Myers, 1927**

(Figs. 2, 6-8; Tabelas 1-2 e 4)

Microphilypnus macrostoma Myers, 1927: 135 [localidade-tipo: Brasil, Manaus, Igarapé da Mãe Joana].- Fowler, 1954: 322 [catálogo de peixes de água doce do Brasil; listado].- Weitzman & Vari, 1988: 449 [peixes neotropicais miniaturas; Tabela 1; listado].- Menezes, 2003: 97 [checklist dos peixes marinhos do Brasil]; Taphorn *et al.*, 1997: 97 [catálogo zoológico da Venezuela; listado].- Kullander, 2003: 662 [checklist de peixes da América do Sul e Central].- Lasso *et al.*, 2004: 191 [peixes de água doce da Venezuela; rios Negro e Orenoco; listado].- Thacker *et al.*, 2006: 495 [comentários taxonômicos].- Eschmeyer, 2010: não paginado [Catalog of Fishes]. Caires & Figueiredo, 2011: 41 [redescrição e validação da espécie].-Van Tassel, 2011: 148 [tabela 2.1.1; Gobiiformes das Américas; listada].
Microphilypnus amazonicus (*non* Myers, 1927).- Carvalho *et al.*, 2006: 221, 2007: 16, 25 [em parte; ecologia].

Diagnose: *Microphilypnus macrostoma* difere das demais espécies do gênero com base na seguinte combinação de caracteres: focinho de ponta muito afilada, deprimida e triangular, maxila alcançando ou ultrapassando a vertical que passa pelo meio do olho; poros ausentes nos canais sensoriais cefálicos (presentes em *M. acangaquara* e *Microphilypnus* sp. 2); geralmente duas séries pequenas de papilas interorbitais p^{1-2} (três séries em *M. ternetzi* e *Microphilypnus* sp. 1), 22-25 escamas na série longitudinal, 5-7 escamas na série transversal e 8-11 escamas circumpedunculares; opérculo revestido de escamas cicloides ou ctenoides (nos espécimes maiores); vértebras 12+14=26 (27-29 vértebras em *M. ternetzi*), e fórmula dos pterigióforos da primeira nadadeira dorsal 3(12210).

Descrição: os dados merísticos dos exemplares examinados encontram-se nas Tabelas 1 e 2, e dados morfométricos na Tabela 4.. Corpo muito alongado, comprimido, com pedúnculo caudal comprido, muito estreito. Cabeça comprida, levemente deprimida, com extremidade anterior muito pontuda em vista lateral, arredondada em vistas dorsal e ventral. Olhos pequenos em relação ao focinho, arredondados, em posição elevada na cabeça, visíveis em vista dorsal e em vista ventral; região interorbital muito estreita.

Focinho muito pontudo, deprimido, triangular em vista lateral, com uma área mais elevada na margem dorsal, mas sem crista; narina anterior pequena e tubular, narina posterior um orifício oval. Maxila grande, inclinada, com extremidade alcançando ou ultrapassando a vertical que passa no meio do olho. Mandíbula prognata, muito inclinada, com lábio inferior um pouco espesso. Língua curta, de margem livre bífida. Abertura branquial grande, alcançando a vertical que atravessa o meio do olho. Rastros branquiais 0-3+8-11, incluindo rudimentos (9 exemplares examinados).

Poros sensoriais ausentes na cabeça. Disposição das papilas sensoriais na cabeça da seguinte forma: região pré-orbital com séries r^{1-2} longas, c^{1-2} curtas, curvas, c_1 longa, curva, c_2 muito longa, mais ou menos retilínea, s^1 curta; duas séries interorbitais p^{1-2} com 4-6 papilas; séries infraorbitais longitudinais b e d presentes, série b curta, retilínea, atrás da última série infraorbital transversal, série d comprida, irregular, 5-6 séries infraorbitais transversais curtas e irregulares (a última mais longa); região mandibular com série f comprida, pré-opérculo com série e longa e várias séries i curtas. Série opercular ot muito longa, curva, oi mais curta, curva, os inclinada e comprida; séries oculoscapulares n e tra curtas, com 2-3 papilas, x^1 e x^2 longas, x^2 frequentemente ausente; séries pré-dorsais não observadas (ver Figs. 7-8); séries transversais de papilas ao longo da região dorsal e da região ventral do tronco.

Nadadeiras dorsais separadas, origem da primeira dorsal atrás da vertical que passa pela base das pélvicas por distância igual ao comprimento do olho; origem da segunda dorsal aproximadamente acima do ânus. Nadadeiras dorsais com V-VII+6-9 elementos; contagens das dorsais: V + 6 (2), VI + 7 (5), VI + 8 (14*), VI + 9 (2), ou VII + 8 (1). Nadadeira anal com 6-10 raios: contagens 6 (1), 7 (6), 8 (15*), 9 (2) ou 10. Fórmula dos pterigióforos da primeira nadadeira dorsal 3(12210), fórmula da segunda dorsal 11122 ou 111121 (2 exemplares examinados) (Fig. 31a). Nadadeira peitoral

lanceolada, com raios medianos maiores que os outros raios; raios da peitoral 12-14; contagens 12 (3), 13 (14*) ou 14 (7). Nadadeira caudal comprida, com raios mediais mais desenvolvidos. Vértex 12+14=26 (holótipo mais dois exemplares examinados).

Tronco com séries de escamas grandes, ausentes na região mediana do ventre e próximas à base da peitoral; 22-25 escamas na série longitudinal. Série oblíqua com 5-7 escamas, série circumpeduncular com 8-11 escamas. Cada escama do flanco com série de 3-4 papilas semelhantes às observadas na região cefálica; linha lateral ausente. Opérculo com 4-5 séries de escamas geralmente cicloides ou ctenoides; 9-10 escamas na região pré-dorsal, de mesmo aspecto e disposição das encontradas no opérculo; bochechas e região anterior do focinho sem escamas (Figs. 7-8).

Coloração em álcool (Figs. 6a-d): fundo de cor bege a marrom-escura; manchas marrom-escuras pequenas na região infraorbital, maxila superior, opérculo, tronco, alguns raios da segunda dorsal e da caudal. Exemplares coletados recentemente com manchas marrom-escuras grandes, nítidas; manchas de mesmo formato, esparsas, no tronco, às vezes formando uma série irregular; mancha negra inconspícua no pedúnculo caudal; série de faixas negras estreitas ao longo da região mediana do ventre.

Distribuição: *Microphilypnus macrostoma* foi encontrada no Orenoco, Negro e em tributários do Baixo Amazonas como os rios Jamari, Sanabani e Tapurucuara (Fig. 2).

Comentários: embora o nome da localidade-tipo de *M. macrostoma* e *M. amazonicus*, Igarapé da Mãe Joana, seja dado a vários lugarejos na Bacia Amazônica (M. Rocha, *comun. pess.*), é certo que o holótipo de *Microphilypnus macrostoma* foi coletado no rio Negro, com base nas informações do roteiro de viagem do Dr. Carl Ternetz. Sabe-se que ele viajou a Manaus em 1924, subindo depois para a cidade colombiana de Cucuí (onde coletou um espécime de *Microphilypnus ternetzi*; ver Material examinado dessa

espécie), que fica no rio Negro, em fevereiro de 1925, e chegando ao Orenoco três meses depois (ver Stehlin, 1929, p. 31).

Thacker *et al.* (2006) expressam nos seguintes termos suas considerações sobre o estado de conservação do material - e suas dúvidas a respeito do *status* taxonômico de *M. macrostoma*: “shape of *M. macrostoma* is atypical” and suggested that “the upper jaw may be malformed [...] the specimen is torn and appears to be smashed – perhaps during capture” [...] Whether this unique representative of *M. macrostoma* represents a valid taxon or an accidental anomaly, it is nonetheless a specimen of *Microphilypnus*”. A falta de exemplares adicionais com morfologia semelhante à encontrada no holótipo de *M. macrostoma* e o fato de que esse holótipo foi coletado na mesma localidade-tipo de *M. amazonicus* contribuíram para que tal dúvida pairasse no ar até os dias de hoje.

Ao reexaminar o holótipo de *M. macrostoma*, chama atenção que, contrariamente ao que afirmaram Thacker *et al.* (2006), esse exemplar está em bom estado de conservação se comparado ao restante do material-tipo de *Microphilypnus*; as escamas estão íntegras e, embora o espécime esteja amassado, não há indícios de que a boca e o focinho de tal indivíduo sejam anômalos. Há sobreposição de todos os caracteres morfométricos entre o exemplar em questão e outros exemplares de *Microphilypnus*, mas o formato de sua cabeça é distinto, com focinho deprimido e muito mais pontudo, e mandíbula fortemente prognata. Ademais, esse indivíduo tem menos escamas circumpedunculares (10) que as demais espécies de *Microphilypnus* (11-13), bem como de vértebras (26, contra 27-29, raramente 26).

Até então, nenhum outro exemplar com morfologia similar a descrita por Myers em *M. macrostoma* havia sido encontrado, porém eu me deparei com exemplares provenientes do Negro, Baixo Amazonas e Orenoco que são idênticos ao holótipo dessa espécie (ver Material examinado). Particularmente, o exemplar do Orenoco (USNM

269999) foi encontrado em um frasco juntamente com um indivíduo de *M. ternetzi* – do qual pôde ser prontamente separado com base no formato do focinho e na contagem de escamas laterais e circumpedunculares. Dois dos exemplares encontrados no Rio Negro foram diafanizados, e eu pude observar que, além de eles apresentarem menos vértebras que outros espécimes coletados na mesma drenagem - e previamente identificados como *M. amazonicus* (26, vs. 27-29), a fórmula de pterigióforos é distinta da dos demais exemplares de *Microphilypnus* examinados até o momento (3(12210) contra 3(22110)) (comparar Figs. 31a e b) – a mesma disposição que eu observei na radiografia do holótipo de *M. macrostoma*, embora essa imagem não esteja com boa resolução. Essas informações me levam a supor que *M. macrostoma* é realmente diferente de *M. amazonicus*, de maneira que esta espécie é tida aqui como válida; *Microphilypnus amazonicus* é considerada sinônimo junior de *M. ternetzi*, como será detalhado adiante.

Carvalho *et al.* (2006) em um estudo sobre uma associação críptica entre camarões e algumas espécies de peixes em várzeas do Rio Negro, coletou alguns exemplares de *Microphilypnus* e os identificou como *M. amazonicus*. Ao examinar parte deste material, no entanto, verifiquei que alguns espécimes possuíam focinho muito pontudo, 22-25 escamas na série longitudinal e 8-11 escamas circumpedunculares, e outros tinham focinho mais arredondado e 28 escamas na série longitudinal, de modo que, o que os autores identificaram como *M. amazonicus* deve ser, na verdade, duas espécies: *M. macrostoma* e *M. ternetzi*.

Etimologia: o epíteto específico é uma combinação das palavras gregas *macro*, que significa “grande”, e *stoma*, que quer dizer “boca”, em alusão à boca desenvolvida do holótipo desta espécie. Usado como nome em aposição.

Material examinado: 32 exemplares (8,5-18,1 mm). BRASIL: CAS 76820, Brasil, Manaus, igarapé do Mai Joana, 23 Dez. 1924 (C. Ternetz) (holótipo de *M. macrostoma*; 15,5 mm). INPA 26253, Amazonas, Manaus, rio Negro, igarapé Tarumã-Mirim,

02°53'47"S 60°13'52"W, 2 Set. 2006 (Py-Daniel *et al.*) (7 ex.; 8,5-9,4 mm). **INPA 26256**, Amazonas: rio Negro, Igarapé Tarumã-Mirim, 02°53'47"S 60°13'52"W, 2 Set. 2006 (Py-Daniel *et al.*) (3ex., 15,9-17,0 mm). **INPA 30035**, Amazonas: rio Preto da Eva, Igarapé Toari, 02°47'35" S 59°38'21" W, 4 Out. 2006 (L.N. Carvalho) (10 ex.; 13,9-17,1 mm). **MZUSP 5831**, Amazonas, Lago Saracá, Silves, 17-18 Mar. 1967 (Expedição Permanente à Amazônia) (1 ex.; 13,8 mm). **MZUSP 7457**, Amazonas, Rio Sanabani, Silves, 7-8 Dez. 1967 (Expedição Permanente à Amazônia) (2 ex.; 14,8 mm; 17,5 mm). **MZUSP 7950**, Pará, igarapé do Rio Jamari, acima de Terra Santa, 14 Dez. 1967 (Expedição Permanente à Amazônia) (4 ex.; 13,2-14,6 mm). **MZUSP 74234**, Amazonas, Tapurucuara, Igarapé de várzea, Out. 1972 (Expedição Permanente à Amazônia) (1 ex.; 18,1 mm). **MZUSP 109713**, Amazonas, Santa Isabel do Rio Negro, boca de igarapé na margem esquerda do Rio Daraá, 2 km abaixo da primeira cachoeira, 00°26'41" S 64°45'24" W, 10 Fev. 2011 (5 ex., 2 c. & s.; 11,5-17,5 mm). **VENEZUELA: USNM 269999**, Departamento Rio Negro, cano Chola, no cruzamento da estrada de San Carlos de Rio Negro a Solano, 01°58' N 67°00' W, 05 Dez. 1984 (R.P. Vari *et al.*) (1 ex.; 14,9 mm).

Tabela 4. Dados morfométricos de *Microphilypnus macrostoma* expressos em porcentagens do comprimento padrão (%SL) e em porcentagens do comprimento da cabeça (%HL). SD representa o desvio padrão da amostra

	Holótipo	USNM 269999	<i>M. macrostoma</i> MZUSP (25 ex.)			
			Mínimo	Máximo	Média	SD
Comprimento padrão (mm)	15,5	13,2	11,5	18,1	15,1	1,5
%SL						
Comprimento da cabeça	32,7	28,5	28,5	34,0	31,3	1,5
Distância pré-anal	56,1	48,6	61,6	55,4	2,9	56,1
Distância pós-anal	48,1	39,4	53,7	44,5	3,4	48,1
Comprimento do pedúnculo caudal	17,8	19,1	30,3	25,0	3,0	17,8
Comprimento da nadadeira peitoral	16,4	18,8	29,2	24,5	2,5	16,4
Comprimento da nadadeira pélvica	18,3	13,3	17,6	16,3	1,3	18,3
Comprimento da nadadeira caudal	17,4	22,1	30,7	26,1	2,4	17,4
%HL						
Comprimento do focinho	19,1	12,3	12,3	23,1	19,5	2,8
Diâmetro orbital	24,5	18,9	18,9	28,0	22,7	2,4
Largura interorbital	3,7	3,0	1,9	10,3	4,8	1,6
Comprimento da maxila superior	30,2	29,4	28,5	39,6	33,5	2,4
Comprimento da mandíbula	40,6	35,0	35,0	48,2	41,3	3,5
Largura máxima da cabeça	40,0	38,3	38,3	59,8	46,3	4,9
Altura da nuca	46,5	42,9	39,0	55,9	47,0	4,3
Distância pré-dorsal	115,6	86,8	86,8	151,5	127,6	12,3
Largura do corpo na base da peitoral	35,5	34,5	34,5	53,0	40,5	4,5
Largura do corpo na origem da 2ª dorsal	24,3	24,7	24,3	45,1	31,0	4,3



Fig. 6. *Microphilypnus macrostoma*: a) holótipo, CAS 76820, Brasil, Amazonas, igarapé do Mai Joana, 15,5 mm SL. b) MZUSP 74234, Brasil, Amazonas, Tapurucuara, Igarapé de várzea, 18,1 mm SL. c) INPA 26256, Brasil, Amazonas, igarapé Tarumã-Mirim, 17,0 mm SL. d) INPA 30035, Brasil, Amazonas, Rio Preto da Eva, 17,1 mm SL.

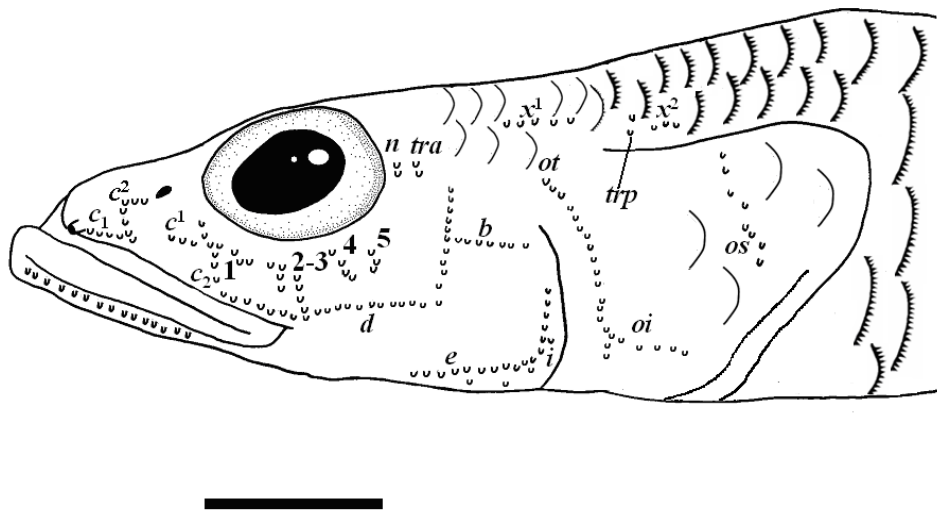


Fig. 7. *Microphilypnus macrostoma*. USNM 269999, Venezuela: Departamento Rio Negro, cano Chola, 14,9 mm de comprimento padrão, vista lateral da cabeça. Escala: 1,0 mm.

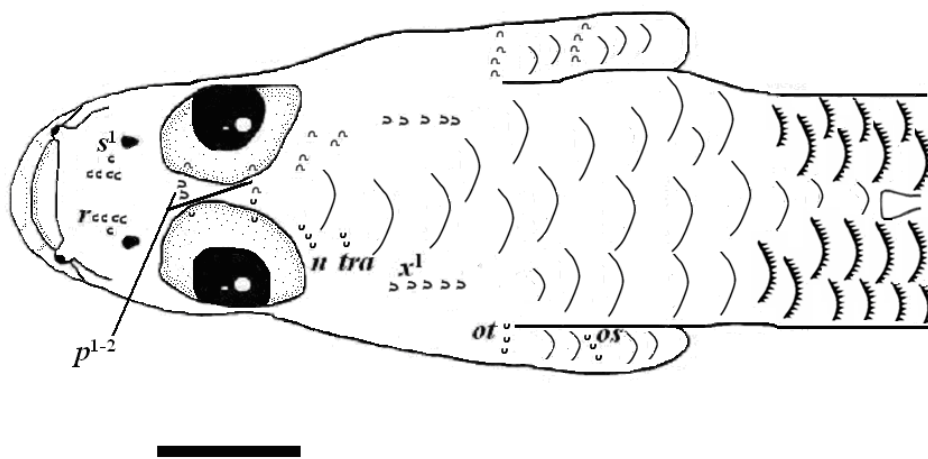


Fig. 8. *Microphilypnus macrostoma*. Exemplar USNM 269999, vista dorsal da cabeça. Escala: 1,0 mm.

***Microphilypnus ternetzi* Myers, 1927**

(Figs. 2, 9-14; Tabelas 1, 2 e 5)

Microphilypnus ternetzi Myers, 1927: 134 [descrição original; localidade-tipo: Venezuela, Orenoco, Caño de Quiribana, próximo a Caicara].- Schultz, 1949: 183 [ictiologia da Venezuela; listado].- Carrington, 1965: 172 [bibliografia dos gobiídeos da Américas; listado].- Weitzman & Vari, 1988: 449 (Tab. 1) [peixes neotropicais miniaturas; listado].- Kullander, 2003: 662 [checklist dos peixes da América do Sul e América Central].- Thacker *et al.*, 2006: 495 (Fig. 4) [comentários taxonômicos].- Barros, 2008: 39, 51, 72 (Anexo B) [peixes de igarapés do interflúvio Madeira-Purus; lista].- González *et al.*, 2009: 730 (tabela 8) [assembléia de peixes de duas lagoas do Baixo Rio Orenoco; listado].- Kullander *in* Vari *et al.* 2009: 51 [checklist dos peixes de água doce das Guianas].- Prada-Pedrerros *et al.*, 2009: 178 [tabela 3; peixes de Puerto Carreño, Orenoco; listado].- Montana *et al.* 2010: 14 [ictiofauna de Caño La Guardia, rio Capanaparo; listado].- Caires & Figueiredo, 2011: 45 [redescrição].-Van Tassel, 2011: 148 [tabela 2.1.1; Gobiiformes das Américas; listada].

Microphilypnus amazonicus Myers, 1927: 134 [descrição original; localidade-tipo Brasil, Manaus, Igarapé da Mãe Joana].- Fowler, 1954: 321 [Catálogo de peixes de água doce do Brasil].- Weitzman & Vari, 1988: 449 (Tab. 1) [peixes neotropicais miniaturas; listado].- Moura *et al.*, 2003: 97 [checklist das espécies de peixes marinhos do Brasil].- Kullander, 2003: 662 [checklist dos peixes da América do Sul e América Central].- Carvalho *et al.*, 2006: 221 (Fig. 2), 2007: 16, 25 (Fig. 4a) [ecologia; em parte].- Galvis *et al.*, 2006: 410, 545 (Lâmina 120b) [peixes de Leticia, Amazônia Colombiana; listado].- Maldonado-Ocampo *et al.*, 2006: 126 [peixes do rio Tomo, Bacia do Orenoco; lista].- Thacker *et al.*, 2006: 495 (Fig. 2) [comentários taxonômicos].- Ferreira *et al.*, 2007: 186 [peixes do Rio Branco; lista].- Duarte, 2008: 73 (Anexo 1) [peixes de praias do rio Purus; listado].- Montag *et al.*, 2008: 24 [Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará; ocorrência; observação em mergulho].- Montag *et al.*, 2009: 617 [Tabela 1; mesmas informações de Montag *et al.*, 2008]. Oliveira *et al.*, 2009: 156-7, 161 [Tabela 1; peixes da Reserva Catua-Ipixuna; listado].- Caires & Figueiredo, 2001: 45 [sinonímia com *M. ternetzi*].- Van Tassel, 2011: 148 [tabela 2.1.1; Gobiiformes das Américas; listada].

Microphilypnus sp. Mago-Leccia, 1971: 10 [peixes do Casiquiare; listado como “cerca de *M. amazonicus*”].- Mojica *et al.*, 2005: 207 [peixes da Amazônia colombiana, região de Leticia; listado].- Bogotá-Gregory & Maldonado-Ocampo, 2006: 89 [peixes da Amazônia colombiana; listado].

Microphilypnus sp. 1 Goulding *et al.*, 1988: 127 [peixes do rio Negro; listado]; 132 comunidade de peixes; Anavilhanas, rio Negro]; 148 [peixes do rio Negro; dieta; cladócera]; 150 [peixes do rio Negro; dieta; pupas de dípteros].

Microphilypnus sp. 2 Goulding *et al.*, 1988: 127 [peixes do rio Negro; listado].

Referências duvidosas sobre a espécie:

Microphilypnus cf. macrostoma (non Myers, 1927) Bergleiter, 1999: 64 (Fig. 52) [ecologia de peixes do igarapé Nazaré, rio Xingu].

Microphilypnus macrostoma (non Myers, 1927) Py-Daniel *et al.*, 2007: 97, 116 [peixes do Médio Rio Madeira; listado].

Diagnose: *Microphilypnus ternetzi* pode ser diferenciada dos demais representantes deste gênero com base na seguinte combinação de caracteres: ausência de poros na cabeça (poros presentes em *M. acanguara* e *Microphilypnus* sp. 2); mandíbula prognata, com extremidade anterior à frente da vertical que passa pela margem anterior do focinho; focinho arredondado ou levemente pontudo, não deprimido, com maxila superior não atingindo a vertical que passa pelo meio do olho (focinho deprimido e maxila superior atingindo ou ultrapassando a vertical que passa pela borda anterior do olho em *M. macrostoma*); vértebras 12-13+15-17=27-29 (26 vértebras em *M. macrostoma*); 23-30 escamas laterais (25-29 em 382 de 429 exemplares examinados; 22-25 em *M. macrostoma*); opérculo amplamente revestido por escamas cicloides ou ctenoides; região pré-dorsal com 2-15 escamas, geralmente com algumas escamas ctenoides; região interorbital com séries interorbitais p^{1-3} , algumas compridas (séries interorbitais p^{1-2} e curtas em *M. acanguara*, *M. macrostoma* e *Microphilypnus* sp. 2). *M. ternetzi* difere ainda de *Microphilypnus* sp. 1 por ter a distância entre a borda inferior do olho e a margem ventral da cabeça menor que o comprimento do olho (maior que o olho em *Microphilypnus* sp. 1), cabeça pouco pigmentada nos machos (vs. amplamente pigmentada nos machos), com agregados de cromatóforos na maxila superior, abaixo dos olhos e opérculo, e por não ter, nos machos, manchas amarronzadas irregulares e alongadas no tronco.

Descrição: dados merísticos dos exemplares examinados nas Tabelas 1 e 2, e dados morfométricos na Tabela 5. Corpo alongado, comprimido, com pedúnculo caudal comprido, muito estreito. Cabeça comprida, alta, olhos grandes, arredondados, em posição elevada na cabeça, visíveis em vista dorsal e também em vista ventral; região interorbital muito estreita. Focinho pontudo, triangular em vista lateral, arredondado em vista dorsal; crista pequena e elevada de cada lado do focinho, em contato com a borda

anterior do olho; narina anterior pequena, tubular, narina posterior um orifício oval. Maxila grande, inclinada, com extremidade atingindo vertical que passa pela borda anterior do olho. Mandíbula inclinada, com margem ventral aproximadamente retilínea, prognata, mais nitidamente nos exemplares maiores, com lábio inferior espesso. Língua curta, de margem livre côncava. Abertura branquial grande, estendendo-se anteriormente até o nível da vertical que passa pelo meio do olho. Rastros branquiais 0-8+6-10, incluindo rudimentos (66 exemplares examinados).

Poros sensoriais cefálicos ausentes. Disposição das papilas sensoriais na cabeça da seguinte forma: região pré-orbital com séries r^{1-2} longas, irregulares, c^1 e c^2 curtas, retilíneas, c_2 longa, inclinada, s^1 curta; três séries interorbitais p^{1-3} curtas a moderadamente longas, com 4-11 papilas; séries infraorbitais longitudinais b e d presente, b curta, atrás da última série infraorbital transversal, d comprida e em forma de “V” aberto; 6-7 séries infraorbitais transversais irregulares, compridas (séries 2, 5 e 6 maiores); região mandibular com série f comprida, pré-opérculo com série e longa e várias séries i curtas; série opercular ot muito longa, irregular, oi curta, levemente curva, os inclinada, geralmente curta (ver tópico “Variação geográfica na espécie” adiante); séries oculoscapulares n , tra , e trp curtas, com cerca de 3 papilas, x^1 e x^2 longas; série pré-dorsal m curta, frequentemente ausente, h comprida (ver Figs. 10-11); séries transversais de papilas ao longo da região dorsal e da região ventral do tronco.

Nadadeiras dorsais separadas, origem da primeira dorsal atrás da vertical que passa pela base das nadadeiras peitorais, e também da vertical que passa pela base das pélvicas; origem da segunda dorsal aproximadamente o nível da vertical que passa pelo ânus. Nadadeiras dorsais com IV-VII+6-10 elementos; contagens IV + 8 (1), V + 7 (15), V + 8 (18), V + 9 (4), VI + 6 (2), VI + 7 (36*), VI + 8 (275), VI + 9 (103), VI + 10 (4), VII + 8 (4), ou VII + 9 (1); fórmula dos pterigióforos da primeira nadadeira dorsal

3(22110) (5), 3(21210) (1); fórmula dos pterigióforos da segunda dorsal 11111111 (1), 1112111 (2), 1111211 (2), 11121111 (1) (6 exemplares examinados). Nadadeira anal com 6-10 raios; contagens 6 (8), 7 (94*), 8 (294), 9 (60), ou 10 (1). Nadadeira peitoral lanceolada, com raios medianos bem maiores que os demais raios; raios da peitoral 11-15; contagens (1), 12 (35), 13 (93*), 14 (42) ou 15 (3). Nadadeira caudal muito comprida, fortemente lanceolada, com formato semelhante ao da peitoral. Vértex 12-13+15-17=27-29 (20 exemplares examinados).

Escamas no tronco grandes, ctenoides no tronco, ausentes no ventre e na região próxima à base da peitoral; 23-30 escamas na série longitudinal, geralmente 26 ou mais. Série oblíqua com 6-9 escamas, série circumpeduncular com 11-13 escamas; linha lateral ausente. Opérculo 3-10 escamas grandes, cicloides ou ctenoides, em três ou quatro séries. Região pré-dorsal com 2 a 15 escamas, algumas geralmente ctenoides em indivíduos adultos (Figs. 10-11).

Coloração em álcool (Figs. 9a-d): corpo amarelo-claro ou bege, com séries irregulares de um ou mais cromatóforos marrom-escuros no centro ou na borda da escama, formando manchas geralmente inconspícuas na região lateral do tronco. Escamas da margem dorsal do corpo densamente pigmentadas de cromatóforos, delimitando os limites das escamas. Topo da cabeça marrom-claro, densamente revestido de cromatóforos; duas faixas escuras irregulares, uma da borda anterior ventral do olho à mandíbula, outra vertical, abaixo do olho; região ventral da cabeça com pintas marrom-escuras pequenas no mento (às vezes com duas séries de manchas ao longo da área gular), uma mancha amarronzada irregular na margem posterior da mandíbula. Mancha escura atrás de olho, manchas pouco definidas, de mesma cor e formadas por aglomerados de cromatóforos, no opérculo e na base da nadadeira peitoral. Nadadeiras hialinas, às vezes com manchas escuras ou faixas irregulares pouco

nítidas; nadadeira caudal dos machos com pintas escuras, arredondadas, caudal das fêmeas hialinas ou com manchas amarronzadas inconspícuas. Linha mediana do ventre, até a margem ventral do pedúnculo caudal, com três linhas negras interrompidas ao longo de sua extensão. Concentração de cromatóforos de cada lado da base da nadadeira caudal, freqüentemente formando uma mancha oval alongada.

Distribuição: essa espécie distribuiu-se na Bacia Amazônica, em tributários dos rios: Capim, Madeira, Negro, Solimões, Tapajós, Trombetas e Tocantins, e também na bacia do rio Orenoco, no Canal de Casiquiare (Fig. 2), e na Bacia do rio Paraguai.

Comentários: Myers (1927) distinguiu *M. amazonicus* de *M. ternetzi* com base no seguinte conjunto de caracteres: número de escamas na série lateral do corpo (27 escamas nesta série em *M. amazonicus*, contra 29 em *M. ternetzi*), fórmula da nadadeira dorsal (que seria VI+8 em *M. amazonicus* e V+8 em *M. ternetzi*), número de raios da nadadeira anal (8 em *M. amazonicus* e 7 em *M. ternetzi*), e presença, em *M. amazonicus*, de crista óssea longitudinal à frente da órbita e de uma projeção óssea espinhosa na margem ventral do pré-opérculo. Subsequentemente, Thacker *et al.* (2006) reexaminaram o material-tipo dessas espécies e invalidaram algumas das características que Myers considerara diagnósticas do grupo, em particular a presença da projeção espinhosa no pré-opérculo, que de fato não é encontrada nos representantes de *Microphilypnus*. Esses autores salientaram as semelhanças entre *M. amazonicus* e *M. ternetzi*, como a presença de 13 raios na peitoral, 5-7 escamas pré-dorsais e menos de 30 escamas na série longitudinal, mas mantiveram as duas espécies como válidas, sem muitos comentários a respeito.

Tanto o holótipo de *M. amazonicus* quanto o material-tipo de *M. ternetzi* estão em mau estado de conservação, de modo que muitos dos caracteres aqui empregados para diagnosticar as espécies do grupo não estão bem visíveis nestes exemplares. A

solução neste caso foi comparar exemplares de *Microphilypnus* provenientes das respectivas localidades-tipo (baixo Rio Negro e Orenoco). Os exemplares que eu examinei de ambas as drenagens são indistinguíveis entre si e compartilham as seguintes características: focinho pontudo, porém não deprimido, opérculo coberto com escamas ctenoides (o que é visível em um dos paralectótipos de *M. ternetzi*), canal pré-opercular sem poros, 25-29 escamas na série longitudinal, 7-8 na série transversal e 12-13 escamas circumpedunculares. Ademais, espécimes com 27 ou 29 escamas na série longitudinal, 5 ou 6 espinhos na primeira nadadeira dorsal, e 7 ou 8 raios na anal, foram encontrados nas mesmas localidades – quando não no mesmo lote. Isso indica que as características utilizadas por Myers para diagnosticar *M. amazonicus* e *M. ternetzi* não são informativas, pois com base nelas não é possível diferenciar as populações de *Microphilypnus* do Rio Negro das do Orenoco.

Na ausência de diferenças adicionais entre *M. amazonicus* e *M. ternetzi*, essas duas espécies são aqui reconhecidas como sinônimas. O termo *Microphilypnus ternetzi* é aqui admitido como válido por dois motivos (ver também Kullander, 2003): 1) trata-se do primeiro nome citado na descrição original do gênero (Myers, 1927) e 2) foi selecionado por Myers como a espécie-tipo de *Microphilypnus*. Com base nisso, e usando as prerrogativas do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica em seus Art. 24.1 e 24.2 (ICZN, 1999), eu considero *Microphilypnus amazonicus* sinônimo junior de *M. ternetzi*.

No livro sobre os peixes do Rio Negro, Goulding *et al.* (1988) indicaram a ocorrência de duas espécies de *Microphilypnus* na região (representadas como “sp. 1” e “sp. 2”), sem maiores explicações a respeito. Entretanto, com base no exame de exemplares que Dr. Goulding coletou ao longo do rio Negro, é indubitável que esses

dois entes reconhecidos pelos autores do livro são uma única espécie, que é aqui identificada como *M. ternetzi*.

Bergleiter (1999) em sua monografia sobre a estrutura ecológica das comunidades de peixes do igarapé Nazaré e de outras regiões do rio Xingu, forneceu algumas informações sobre uma espécie de *Microphilypnus*, que ele identificou como *Microphilypnus cf. macrostoma*, bem como uma ilustração da porção anterior da cabeça desta espécie (ver Bergleiter, 1999; Fig. 52). Embora a figura não seja muito detalhada, pode-se verificar que o espécime ilustrado no trabalho em questão possui focinho curto e arredondado, de maneira que ele não pode ser *M. macrostoma*. Todavia, a suspeita de que os exemplares coletados por Bergleiter sejam *M. ternetzi*, ou mesmo uma espécie não descrita, não pôde ser desvendada no momento, pois inexistia material de *Microphilypnus* proveniente do Xingu.

Carvalho e colaboradores apresentaram informações ecológicas sobre *Microphilypnus* em dois trabalhos sobre ecologia de peixes da Amazônia (ver Carvalho *et al.*, 2006, 2007). Os exemplares de *Microphilypnus* obtidos pelos autores foram identificados por eles como *M. amazonicus*, mas, como indicado acima no texto (ver comentários sobre *M. macrostoma*), eles coletaram, além de *M. ternetzi*, *M. macrostoma*. A figura do trabalho de 2006, embora muito boa, não me permitia saber com certeza qual das duas espécies estava representada, porém, com base na figura mais nítida e de tamanho maior, eu concluo que o exemplar figurado nas publicações de Carvalho *et al.* é *M. ternetzi*.

Py-Daniel *et al.* (2007) registram as ocorrências de *Microphilypnus amazonicus* e *M. macrostoma* no Médio Rio Madeira, mencionando que encontraram a primeira espécie apenas no Rio Aripuanã, e a segunda em outras localidades dentro da bacia do rio Madeira. Entretanto, *M. macrostoma* não foi encontrada no Madeira, como indicado

acima na descrição sobre essa espécie. Apesar da grande variação morfológica encontrada nos exemplares de *Microphilypnus* do Madeira, e de eu não ter examinado o material coletado por Py-Daniel e colaboradores dessa região, eu considero que os exemplares do Médio Rio Madeira reconhecidos por esses autores como *M. macrostoma* sejam *M. ternetzi*.

Variação geográfica na espécie: foram encontradas algumas diferenças nas populações de *M. ternetzi* de diferentes drenagens em características como contagens de escamas pré-dorsais e da série longitudinal, e arranjo de escamas e de papilas sensoriais da cabeça (ver Figs. 12-13). Em espécimes adultos provenientes do Baixo Rio Negro e do Orenoco, a área pré-dorsal é totalmente coberta de escamas, o opérculo é coberto de escamas ctenoides e série opercular *os* de papilas é curta e recurvada; já em exemplares adultos dos rios Purus, Solimões e do Alto Rio Negro (rio Tiquié), a área pré-dorsal é parcialmente nua, as escamas a cobrir o opérculo são cicloides e a série *os* é grande e aproximadamente retilínea. Por sua vez, alguns exemplares das bacias do Solimões, Madeira e Paraguai têm área pré-dorsal nua posteriormente. Os exemplares com escamas ctenoides no opérculo tendem a apresentar mais escamas na série longitudinal do que os com escamas cicloides no opérculo ($X=27,36$; $SD=0,95$, vs. $X=25,37$; $SD=0,89$), embora a sobreposição entre as amostras seja grande para garantir uma separação entre esses morfotipos.

As informações indicadas acima sugerem que uma (ou mais) espécie não descrita tem sido alocada em *M. ternetzi*; a presença de duas modas nas contagens de escamas pré-dorsais dos exemplares de *M. ternetzi*, uma delas pouco distinta, e a outra mais nítida, seria uma evidência adicional a essa suposição (ver Tabela 1). Todavia, algumas considerações precisam ser feitas: em primeiro lugar, esses diferentes morfotipos são extremamente parecidos no formato da cabeça e virtualmente idênticos

em termos de pigmentação do corpo. Ademais, embora o formato das escamas no opérculo seja um caráter útil na taxonomia dos membros de Gobioidae, esta feição sofre modificações durante o desenvolvimento ontogenético, iniciando como escamas cicloides e então se tornando ctenoides (Rósen, 1910; Hase, 1911), além do que uma escama cicloide pode surgir da regeneração de uma área de pele danificada que continha escamas ctenoides, ou mesmo pelo desgaste de *ctenii* da escama ctenoide (Baudelot, 1873); espécimes com ambos os tipos de escamas, e idênticos nas demais características, podem ser encontrados no mesmo local ou mesmo no mesmo lote (W. Ohara *comun. pess.; obs. pess.*). Finalmente, a Análise de Componentes Principais a partir de amostras de *M. ternetzi* de diferentes drenagens revelou que existe grande sobreposição nos caracteres morfométricos entre as populações das diferentes drenagens (Fig. 14). Desse modo, *Microphilypnus ternetzi* é aqui reputada como uma espécie de ampla distribuição na Bacia Amazônica, apesar de que análises mais refinadas possam revelar no futuro que uma ou algumas dessas populações representem espécies não descritas.

Etimologia: o nome *ternetzi* foi cunhado em homenagem ao Dr. Carl Ternetz, o pesquisador responsável pelas expedições aos rios Negro e Orenoco - que renderam o material que Myers examinou para erigir o gênero *Microphilypnus*.

Material examinado: 438 exemplares (8,1-22,8 mm). BRASIL: **CAS 76819**, Amazonas, Manaus, Igarapé da Mãe Joana, 23 Dez. 1924 (C. Ternetz) (holótipo de *M. amazonicus*; 18,1 mm). **INPA 7271**, Pará, rio Tapajós, Mucum, próximo a Aveiro, atrás da praia de areia, 27 Out. 1991 (L. Rapp Py-Daniel *et al.*) (8 ex.; 14,8-16,1 mm). **INPA 11628**, Amazonas, rio Cuieiras, 06 Mar. 1967 (Equipe de Ictiologia do INPA) (1 ex.; 17,6 mm). **INPA 11629**, Amazonas, Barcelos, rio Caurés, data de coleta desconhecida (Equipe de Ictiologia do INPA, sta. 3) (20 ex.; 12,9-22,8 mm). **INPA 27536**, Amazonas, Coari, igarapé do Boinha, acima da comunidade de Sta. Luzia do Boia, Catua, 03°47'52" S 64°10'32" W, 11 Set. 2006 (M.S. Rocha & R.R. Oliveira) (12 ex.; 11,3-19,0 mm). **INPA 28869**, Amazonas, Beruri, Ayapuá, rio Itauba, 30 Out. 2004 (L. Rapp Py-Daniel) (10 ex.; 12,9-15,6 mm). **INPA 29168**, Amazonas, Purus, Beruri, lago Uauaçu, igarapé Mirocaia, 04°22'58" S 62°40'35" W, 19 Nov. 2007 (L. Rapp Py-Daniel *et al.*) (10 ex.; 12,3-15,1 mm). **MCP 13601**, Pará, foz de igarapé nos arredores de Santarém, 02°26' S 54°44' W, 19 set. 1989 (S.O. Kullander) (2 ex.; 14,1 mm; 16,1 mm). **MCP 30361**,

Amazonas, Solimões, Alvarães, 2,5 km da comunidade Boca do Mamirauá, 03°06'44"S 64°47'32" W, 12 Dez. 1999 (W.G. Crampton) (3 ex.; 17,6-20,7 mm), **MCP 30638**, Amazonas, Solimões, Alvarães, Lago Pirarara, 03°06'44"S 64°47'32" W, Jul. 1997 (W.G. Crampton) (2 ex.; 16,7 mm; 16,9 mm). **MCP 38047**, Rondônia, Madeira, Igarapé das Araras na BR-425, cerca de 35 km ao S. da BR-364, em direção a Guajará-Mirim, 10°00'49" S 65°20'40" W, 25 Jul. 2004 (R.E. Reis *et al.*) (44 ex.; 13,6-16,3 mm). **MCP 38871**, Rondônia, Nova Mamoré, Madeira, Rio da Lage na BR-425, entre a BR-364 e Guajará-Mirim, cerca de 87 km da BR-364, 10°26'00" S 65°20'40" W, 25 Jul. 2004 (A. Cardoso *et al.*) (2 ex.; 15,2 mm; 18,4 mm). **MCP 38888**, Amazonas, Madeira, rio Maicimirim, cerca de 45 km a leste do Rio Madeira pela Rodovia Transamazônica, 07°37'56" S 62°39'44" W, 27 Jul. 2004 (R.E. Reis *et al.*) (4 ex.; 19,1-19,7 mm). **MPEG 663**, Amazonas, Negro, rio Urubaxi, perto da boca, 11 Fev. 1980 (M. Goulding) (2 ex.; 16,1; 15,0 mm). **MPEG 666**, Amazonas, rio Negro, Anavilhanas, lago do Prato, praia, 01 Out. 1980 (M. Goulding) (10 ex.; 16,4-21,3 mm). **MPEG 10421**, Pará, Melgaço, rio Caxiuanã, 12 Jun. 2006 (L.F.A. Montag) (3 ex.; 13,7-16,0 mm). **MPEG 10690**, Pará. Tucuruí, rio Amazonas, furos, estuário, 03°38'13" S 49°37'11" W, 08 Ago. 2006. (L.F.A. Montag) (2 ex.; 12,8 mm; 13,5 mm). **MPEG 14530**, Pará, Oriximiná, Trombetas, rio Saracá, 20 Out. 2007 (W.B. Wosiacki) (1 ex.; 15,7 mm). **MPEG 15326**, Pará, Faro, rio Amazonas, Nhamundá, 01°42'23" S 57°12'10" W, 26 Jan. 2008 (L.F.A. Montag) (1 ex.; 16,2 mm). **MZUSP 5753**, Amazonas, Urucará, lago Carauaçú, 15 Mar. 1967 (Expedição Permanente à Amazônia) (11 ex.; 12,2-22,0mm). **MZUSP 6366**, Amazonas, Lagoa Castro, boca do Rio Purus, 7-8 Dez. 1967 (Expedição Permanente à Amazônia) (2 ex.; 14,6 mm; 14,8 mm). **MZUSP 6440**, Amazonas, Purus, igarapé Chefe, cabeça do Lago Beruri, 09 Nov. 1967 (Expedição Permanente à Amazônia) (10 ex.; 12,6-16,2 mm). **MZUSP 8428**, Pará, Santarém, igarapé Jacundá, Alter do Chão, 23 Dez. 1967 (Expedição Permanente à Amazônia) (5 ex.; 8,1-16,6 mm). **MZUSP 9698**, Amazonas, Lago Supiá, em frente à Codajás, 24 Set. 1968 (Expedição Permanente à Amazônia) (5 ex.; 11,7-13,8 mm). **MZUSP 21935**, Pará, Rio Tapajós, Maloquinha, perto de Itaituba, 11-13 Nov. 1970 (Expedição Permanente à Amazônia) (9 ex.; 11,7-13,1 mm). **MZUSP 22078**, Pará, Rio Tapajós, lago de Santa Clara, Monte Cristo, 6 Dez. 1970 (Expedição Permanente à Amazônia) (4 ex.; 12,5-13,4 mm). **MZUSP 27022**, Amazonas, Lago Miuá, acima de Codajás, 25 Set. 1968 (Expedição Permanente à Amazônia) (18 ex.; 10,9-13,7 mm). **MZUSP 28056**, Roraima, foz do Rio Branco, município de Caracaraí, 12 Nov. 1982 (2 ex.; 16,0 mm; 18,6 mm). **MZUSP 28058**, Roraima, rio Jufari, Baía Grande, São Bento, município de Caracaraí (2 ex.; 13,1; 14,2 mm). **MZUSP 31176**, Amazonas, rio Negro, Anavilhanas, lago do Prato, Out. 1980 (M. Goulding) (2 ex.; 22,1 mm; 23,2 mm). **MZUSP 42725**, Pará, lagoas na margem do rio Tocantins, perto de Tucuruí, 14 Set. 1970 (Expedição Permanente à Amazônia) (1 ex.; 12,5 mm). **MZUSP 42726**, Amazonas, igarapé Tucuxi, Ati-Paraná, noroeste da Fonte Boa, 10 Out. 1968 (Expedição Permanente à Amazônia) (1 ex.; 15,1 mm). **MZUSP 42730**, Pará, Lago Maria Preta, rio Capim, 18 Ago 1970 (Expedição Permanente à Amazônia) (1 ex.; 14,1 mm). **MZUSP 42731**, Pará, Lago Jurunundéua, rio Capim, 19 Ago. 1970 (Expedição Permanente à Amazônia) (8 ex.; 11,8-14,9 mm). **MZUSP 42735**, Amazonas, Lago Janauacá, margem direita do Rio Solimões, 07-25 Jan. 1977 (Expedição Alpha Helix) (17 ex.; 13,5-16,9 mm). **MZUSP 42736**, Amazonas, lago junto ao canal do lago Janauacá, margem direita do rio Solimões (Alpha Helix Amazon Expedition) (2 ex.; 17,7; 19,4 mm). **MZUSP 43500**, Amazonas, rio Negro, Paricatuba, 14 Nov. 1972 (Expedição Permanente à Amazônia) (3 ex.; 15,7-19,4 mm). **MZUSP 47992**, Amazonas, rio Negro, na confluência com o rio Urubaxi, 06 Fev. 1980 (M. Goulding) (2 ex.; 16,4 mm; 17,0 mm). **MZUSP 54565**, Amazonas, Paricatuba, lagoa na

margem do rio Negro, 11 Nov. 1972 (Expedição Permanente à Amazônia) (1 ex.; 18,2 mm). **MZUSP 56950**, Amazonas, rio Purus, 1,1 km abaixo da lagoa de São Tomé, 25 Out. 1993 (Jewell, *et al.*) (1 ex.; 14,1 mm). **MZUSP 59158**, Amazonas, rio Negro, Cantagalo, lago de várzea, 18 Jan. 1972 (Expedição Permanente à Amazônia) (5 ex.; 14,0-18,2 mm). **MZUSP 62260**, Amazonas, Paricatuba, lagoa em Ilha do rio Negro, 14 Nov. 1972 (Expedição Permanente à Amazônia) (2 ex.; 15,2 mm; 16,1 mm). **MZUSP 62422**, Amazonas, Paricatuba, lagoa em Ilha do rio Negro, 14 Nov. 1972 (Expedição Permanente à Amazônia) (2 ex.; 16,7 mm; 18,0 mm). **MZUSP 64912**, Amazonas, rio Negro, Urubaxi, 03 Fev. 1980 (M. Goulding) (16 ex., 13,9–19,6 mm). **MZUSP 65531**, Amazonas, Urucará, lago Carauaçú, 15 Mar. 1967 (Expedição Permanente à Amazônia) (3 ex.; 13,8-14,3 mm) **MZUSP 74269**, Amazonas, Manaus, igarapé Jarada, afluente da margem direita do Rio Cuieiras, cerca de 40 km da boca, 31 Jan 1977 (Alpha Helix Expedition) (3ex.; 8,0-18,9 mm). **MZUSP 75563**, Amazonas, Janauacá, lago Murumuru, plantação de juta, 29 Mar. 1978 (P. Bayley) (19 ex.; 17,5-22,0 mm). **MZUSP 88728**, Amazonas, Rio Preto da Eva, igapó na pousada do Paraíso, próximo ao igarapé do Tauari, 02°47'25"S 59°38'11" W, 05 Jul. 2003 (Expedição MZUSP/USP) (16 ex.; 13,0-16,5 mm). **MZUSP 92262**, Amazonas, Negro, rio Tiquié, entre os portos das comunidades de São José "do meio" e Floresta, 00°13'00" N 69°36'00" W, 28 Ago. 2006 (F.C.T. Lima *et al.*) (4 ex.; 13,0-18,5 mm). **MZUSP 92523**, Amazonas, Rio Negro, igarapé Castanha (afluente do Rio Tiquié), próximo à foz, 00°12' 00" S 69°35'00" W, Ago. 2006 (F.C.T. Lima *et al.*) (3 ex.; 14,0-16,3 mm). **MZUSP 92849**, Pará, rio Tapajós, praia na enseada de Alter do Chão, 17 Nov. 2006 (J.L. Birindelli & L.M. Sousa) (2 ex.; 13,3 mm; 14,4 mm). **MZUSP 92978**, Amazonas, Negro, rio Tiquié, entre as comunidades de São José e Bela Vista, 00°13'00" N 69°36'00" W, 15-25 Nov. 2006 (F.C.T. Lima *et al.*) (9 ex.; 13,7-18,8 mm). **MZUSP 92835**, Pará, Santarém, igarapé Juá, a 7 km de Santarém, pela estrada ao aeroporto, 02°26'00" S 54°46'52" W, 13 Nov. 2006 (L.M. Sousa & J.L. Birindelli) (4 ex.; 12,6-19,8 mm). **MZUSP 93062**, Amazonas, Negro, igarapé Castanha (afluente rio Tiquié), arredores do Sítio São Pedro 00°11'00" N 69°35'00" W, 14-30 Nov. 2006 (F.C.T. Lima *et al.*) (3 ex.; 13,5-17,0 mm). **MZUSP 93385**, Amazonas, Negro, rio Tiquié, entre os pontos das comunidades de Fronteira e São Luís, 00°13'00" N 69°35'00" W, 20 Nov. 2006 (F.C.T. Lima *et al.*) (4 ex.; 13,2-15,1 mm). **MZUSP 100240**, Amazonas, lago Itacaré no lago Janauacá, margem direita do rio Solimões, 03°21'00" S 60°19'00" W, 10 Jan. 1977 (Alpha Helix Expedition) (1 ex.; 17,6 mm). **MZUSP 100412**, Pará, Santarém, rio Tapajós, Alter do Chão, 02°28'05" S 54°55'34" W, 1994 (R.E. Reis *et al.*) (17 ex.; 12,2-16,0 mm). **MZUSP 101258**, Mato Grosso, rio Mutum, junto à ponte, na estrada entre Colônia Mimoso e Joselândia, 16°19' 30" S 55°49'59" W, 07 Dez. 2006 (C. Moreira & M. Pires) (7 ex. 14,1-16,4 mm). **MZUSP 102966**, Amazonas, Solimões, São José, lago do Castanho, complexo do lago Janauacá, 05 Jul. 1977 (P. Bayley) (2 ex.; 13,4; 15,2 mm). **MZUSP 104927**, Amazonas, entrada do Igarapé Demuriari, margem esquerda do rio Negro, à montante de São Gabriel da Cachoeira, folharal submerso, 00°15'51" S 67°10'16" W, 12 Fev. 2005 (J.Muriel-Cunha & J. Zuanon) (6 ex.; 14,6-19,6 mm). **MZUSP 104928**, Amazonas, São Gabriel da Cachoeira, igarapé Baxiria, margem direita do rio Negro, 00°07'24" S 67°07'54" W, 14 Fev. 2005 (J. Muriel-Cunha *et al.*) (3 ex.; 9,2-17,4 mm). **NRM 18376**, Pará, Tapajós, rio Arapuins na Vila Brasil, 60-100 km de Santarém, 03 Out. 2002 (R. Stawikowski *et al.*) (5 ex.; 11,3-14,0 mm). **UFRO 1363, 2913**, Rondônia, Porto Velho, rio Jaciparaná, 09°12'59" S 64°38' 56" W, sem mais dados de coleta (13 ex.; 15,6-17,2 mm). **UFRO 1944**, Rondônia, Porto Velho, rio Jaciparaná, Lago Madalena, 09°17'07" S 64°23'59" W, sem mais dados de coleta (1 ex.; 12,9 mm). **UFRO 2624**, Rondônia, Porto Velho, igarapé Belmont, margem direita do Rio Madeira, 08°39'43" S 63°51'42" W, sem

mais dados de coleta (4 ex.; 10,2-13,8 mm). **UFRO 6389**, Rondônia, Porto Velho, foz do igarapé Arara, 10°00'50"S 65°19'04" W, sem mais dados de coleta (7 ex.; 12,5-15,4 mm). **UFRO 6393**, Rondônia, Porto Velho, Vila Teotônio, igarapé Jatuarana, afluenta da margem esquerda do rio Madeira, sem mais dados de coleta (10 ex.; 11,9-15,6 mm). **USNM 317427**, Rondônia, rio Machado, lago Antonio, 03 Dez. 1980 (M. Goulding) (1 ex.; 16,95 mm). COLÔMBIA: **CAS 70618**, Rio Negro, Cucuhy, Santo Antonio, 13 Fev. 1925 (C. Ternetz) (1 ex.; 17,04 mm). **NRM 17954**, Puerto Nariño, Quebrada Najarito, 21 Jul. 1976 (T. Hongsio) (1 ex.; 13,6 mm). VENEZUELA: **CAS 76818**, Cano de Quiribana próximo de Caicara, Mai. 1925 (C. Ternetz) (paralectótipos de *M. ternetzi* 11,2; 14,1 mm). **CAS 118080 (anteriormente SU 18080)**, Cano de Quiribana próximo de Caicara, Mai. 1925 (C. Ternetz) (lectótipo de *M. ternetzi*; 15,2 mm, paralectótipo de *M. ternetzi*, 14,1 mm). **MCZ 37410**, Cano de Quiribana próximo de Caicara, Mai. 1925 (C. Ternetz) (paralectótipo de *M. ternetzi*; 12,0 mm; fotografias). **USNM 269999**, Departamento Rio Negro, cano Chola, no cruzamento da estrada de San Carlos de Rio Negro a Solano, 01°58' N 67°00' W, 05 Dez. 1984 (R.P. Vari *et al.*) (1 ex.; 14,6 mm). **USNM 270002**, Departamento Rio Negro, pedra grande no meio do rio entre Santa Rosa e Santa Lucia, 0-1,5 metros de profundidade, 01°20' N 66°52' W, 06 Dez. 1984 (R.P. Vari *et al.*) (4 ex.; 12,8-15,3 mm). **USNM 270003**, Departamento Rio Negro, cano Manu, tributário do Canal Casiquiare aproximadamente 250 m à montante de Solano, 02°00' N 66°57' W, 07 Dez. 1984 (R.P. Vari *et al.*) (8 ex.; 13,2-15,9 mm). **USNM 270004**, Departamento Ature, riacho cerca de 15 km ao sul de El Burro na estrada de Puerto Ayacucho para El Burro, 0-1 metros de profundidade, 06°02' N 67°23' W, 09 Dez. 1984 (R.P. Vari *et al.*) (6 ex.; 12,1-16,2 mm). **USNM 270005**, rio Orenoco, margem à montante da cidade, 01°55' N 67°03' W, 0-1,5 metros de profundidade, 03 Dez. 1984 (A. Machado *et al.*) (16 ex.; 13,0-16,1 mm).

Tabela 5. Dados morfométricos de *Microphilypnus ternetzi* Myers, expressos em porcentagem do comprimento padrão (%SL) e em porcentagem do comprimento da cabeça (%HL). SD representa o desvio padrão da amostra.

	Síntipos de <i>M. ternetzi</i>	Holótipo de <i>M</i> <i>amazonicus</i>	<i>M. ternetzi</i> 163 ex.			
			Mínimo	Máximo	Média	SD
Comprimento padrão (mm)	11,2-15,24	18,08	8,02	23,22	15,74	2,79
%SL						
Comprimento da cabeça	28,48-31,77	30,14	27,45	36,02	30,79	1,48
Distância pré-anal	49,96-55,65	51,71	47,40	61,54	54,17	2,57
Distância pós-anal	41,25-48,32	37,17	38,23	54,17	45,47	2,52
Comprimento do pedúnculo caudal	23,1-32,88	25,83	21,53	42,01	29,60	2,80
Comprimento da nadadeira peitoral	12,29-27,95	21,24	15,67	30,99	23,69	2,97
Comprimento da nadadeira pélvica	11,43-22,34	20,52	11,82	32,85	19,33	2,63
Comprimento da nadadeira caudal	26,06-29,28	14,21	13,35	32,36	25,75	2,64
%HL						
Comprimento do focinho	18,67-21,94	17,61	10,52	30,47	17,52	2,97
Diâmetro orbital	22,32-23,6	23,67	15,60	42,70	24,85	3,56
Largura interorbital	3,86-7,25	3,49	2,56	9,73	5,34	1,57
Comprimento da maxila superior	25,0-32,21	27,52	20,37	37,59	30,25	2,60
Comprimento da mandíbula	35,84-42,45	34,13	25,68	47,74	38,70	3,27
Largura máxima da cabeça	42,28-49,44	40,00	33,28	62,41	46,30	4,81
Altura da nuca	43,62-55,56	46,61	40,51	64,64	49,61	4,46
Distância pré-dorsal	112,2-130,6	112,48	100,23	142,22	124,50	6,51
Largura do corpo na base da peitoral	33,33-44,79	38,53	29,91	59,19	41,27	5,08
Largura do corpo na origem da 2ª dorsal	26,71-33,12	28,81	17,29	44,20	31,54	5,20



Fig. 9. *Microphilypnus ternetzi* Myers, 1927. a) sítipo, MCZ 31710, Venezuela, Orenoco, Cano Quiribana próximo à Caiçara, 12,0 mm SL. b) holótipo de *M. amazonicus*, CAS 76819, Brasil, Amazonas, igarapé da Mai Joana, 18,1 mm SL. c) MZUSP 31176, Brasil, Amazonas, rio Negro, Anavilhanas, lago do Prato, 22,1 mm SL. d) MZUSP 88728, Brasil, Amazonas, rio Preto da Eva, igapó na pousada do Paraíso, próximo ao igarapé do Tauari, 16,5 mm SL.

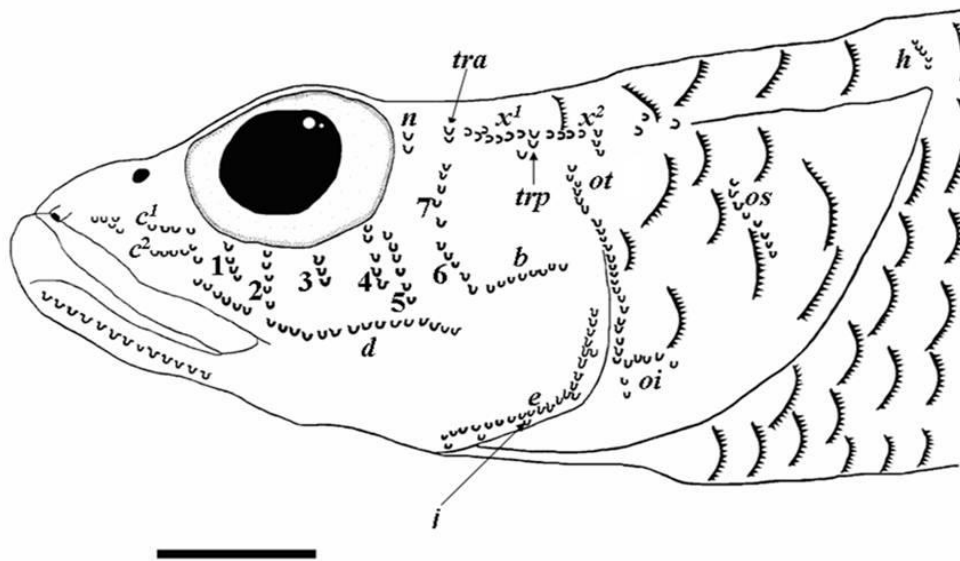


Fig. 10. *Microphilypnus ternetzi* Myers, 1927. MZUSP 31176, Brasil, Amazonas, rio Negro, Anavilhanas, lago do Prato. Exemplar de 22,1 mm SL, vista lateral da cabeça (nadadeira peitoral não representada). Escala: 1,0 mm.

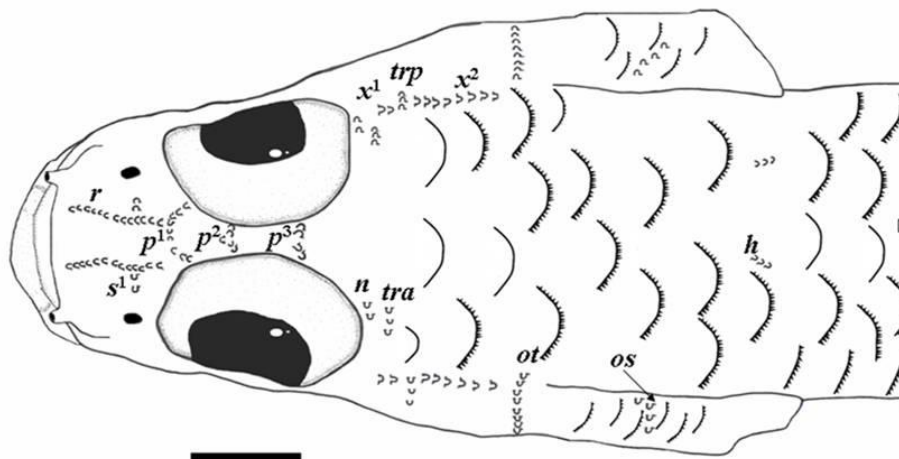


Fig. 11. *Microphilypnus ternetzi* Myers, 1927. Exemplar MZUSP 31176, vista dorsal da cabeça. Escala: 1,0 mm.



Fig. 12. Variação morfológica em espécimes de *M. ternetzi* de diferentes drenagens. a) MZUSP 6440, Brasil, Amazonas, Purus, igarapé Chefe do Lago Beruri, 15,6 mm SL. b) MZUSP 92262, Brasil, Amazonas, rio Tiquié, entre os portos das comunidades de São José "do meio" e Floresta, 19,0 mm SL c) MZUSP 92835, Brasil, Pará, Santarém, igarapé Juá, a 7 km de Santarém, 19,8 mm SL.

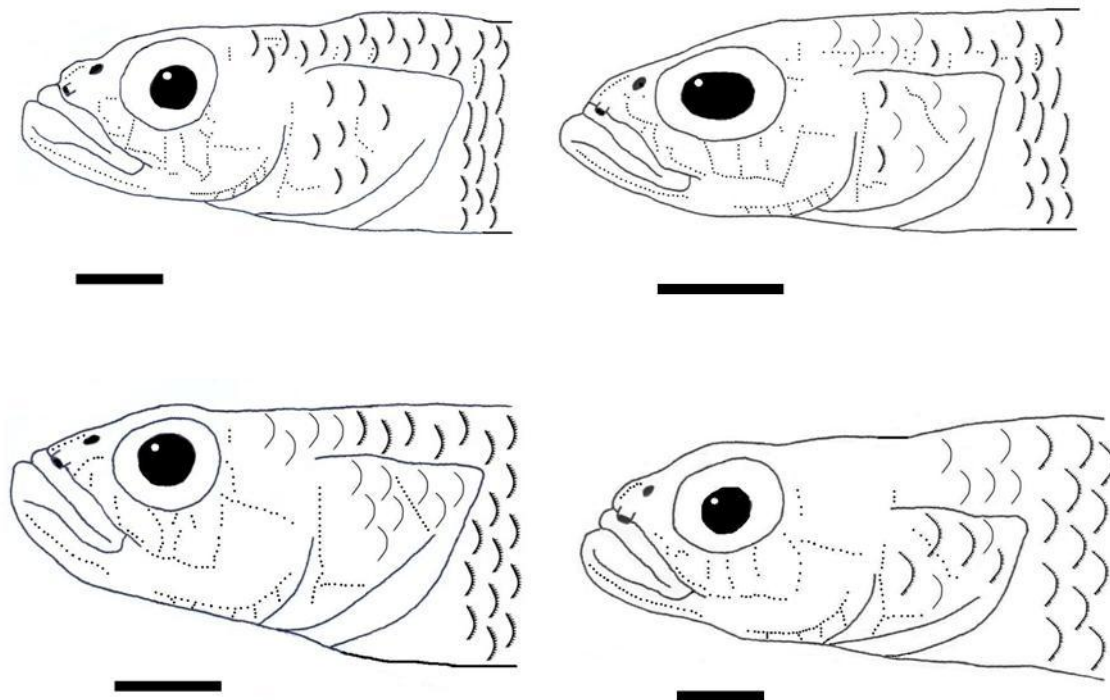


Fig. 13. Cabeça em vista lateral de diferentes espécimes de *M. ternetzi*. a) MZUSP 59158, rio Negro, 18.3 mm SL; b) MZUSP 92262; rio Tiquié, 19.3 mm SL; c) MZUSP 6440, rio Purus, 14.5 mm SL, UFRO-I 6388, rio Madeira, 14.4 mm SL. Notar a disposição de escamas no opérculo e na região pré-dorsal de cada exemplar. Escamas ctenoides são representadas com traçado mais cheio. Escala: 1.0 mm.

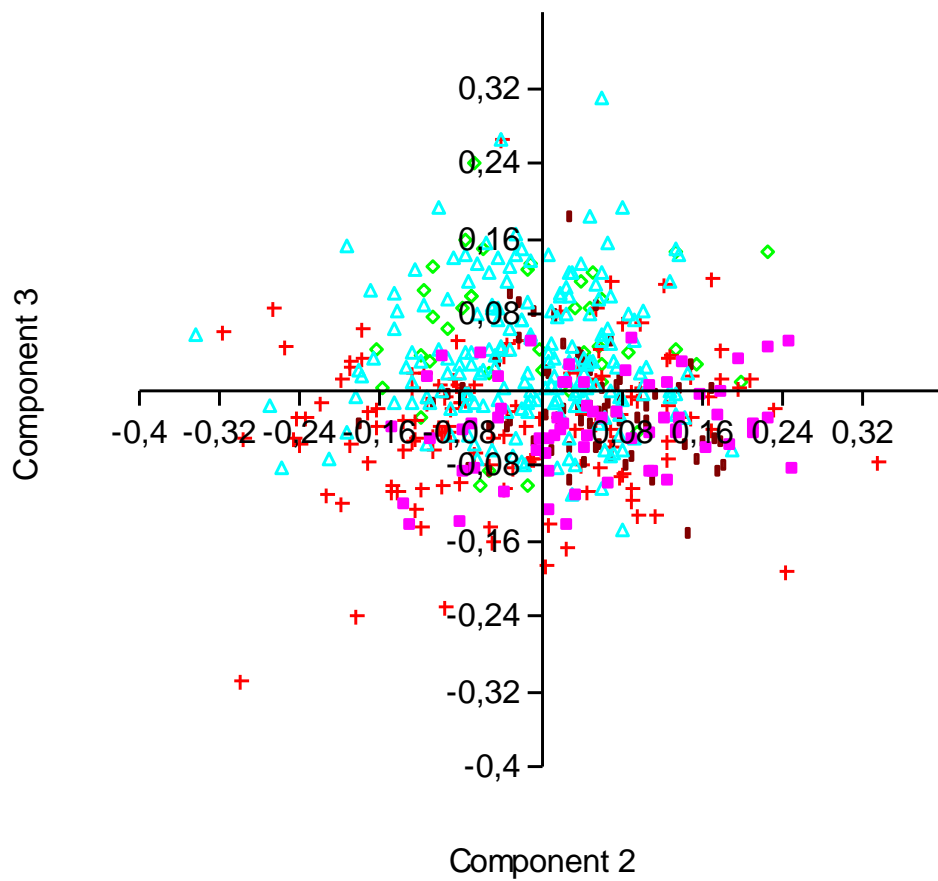


Fig. 14. Gráfico de Análise de Componentes Principais de 14 dados morfométricos de 502 exemplares de *Microphilypnus ternetzi* das seguintes drenagens: Madeira (triângulos azul-celeste), Negro/Orenoco (cruzes avermelhadas), Purus (retângulos amarronzados), Solimões (quadrados cor-de-rosa) e Tapajós (losangos verde-claros).

***Microphilypnus* sp. 1**

(Figs. 2, 15-17; Tabelas 1, 2 e 6)

Diagnose: *Microphilypnus* sp. 1 pode ser reconhecida com base no seguinte conjunto de caracteres: canais sensoriais cefálicos ausentes (presentes em *M. acangaquara* e *Microphilypnus* sp. 2); focinho curto, de ponta geralmente arredondada e inflada, maxila superior não alcançando a vertical que passa pelo meio do olho (focinho deprimido e maxila alcançando a vertical que passa pelo meio do olho em *M. macrostoma*); fórmula dos pterigióforos da primeira nadadeira dorsal 3(22110) (3(12210) em *M. macrostoma*); 23-29 escamas na série longitudinal (usualmente 24-26); escamas cicloides no opérculo, frequentemente embebidas na pele; região pré-dorsal parcial a totalmente coberta de escamas cicloides (algumas escamas ctenoides em *M. ternetzi*); região interorbital com três séries de papilas sensoriais (duas séries em *M. acangaquara* e *M. macrostoma*). *Microphilypnus* sp. 1 também se distingue dos outros representantes deste gênero por apresentar cabeça alta e de margem ventral muito convexa, com distância entre a borda ventral do olho e a margem ventral da cabeça maior que o diâmetro do olho, e pelo padrão de pigmentação do corpo: amplamente salpicado de melanóforos na cabeça e com muitas faixas marrom-escuras irregulares no tronco e nas nadadeiras dorsais (vs. cabeça com manchas esparsas abaixo do olho e maxila superior, corpo e nadadeiras com manchas espaçadas).

Descrição: dados merísticos dos exemplares examinados nas Tabelas 1 e 2, e dados morfométricos na Tabela 6. Corpo alongado, moderadamente robusto, com pedúnculo caudal comprido, estreito. Cabeça comprida, muito alta; olhos grandes, em posição dorsal na cabeça, visíveis tanto em vista dorsal quanto em vista ventral. Região

interorbital estreita, plana. Focinho alto, de ponta arredondada, geralmente mais curto que o diâmetro orbital, sem região mais elevada na margem dorsal; narina anterior pequena, tubular, narina posterior um orifício arredondado. Maxila inclinada, mal ultrapassando a vertical que passa pela borda anterior do olho. Mandíbula pouco prognata, inclinada, com lábio inferior espesso; perfil ventral da cabeça muito convexo. Língua curta, de margem livre emarginada ou bífida. Abertura branquial grande, estendendo-se anteriormente até um pouco atrás do nível da vertical que passa pelo meio do olho. Rastros branquiais 2-5+7-9, incluindo rudimentos (4 exemplares examinados).

Poros sensoriais cefálicos ausentes. Disposição das papilas sensoriais na cabeça da seguinte forma: região pré-orbital com séries r^{1-2} longas, irregulares, c^1 e c^2 curtas, retilíneas, c_2 longa, inclinada, s^1 longa; três séries interorbitais p^{1-3} curtas a moderadamente longas, com 4-11 papilas; séries infraorbitais longitudinais b e d presentes, b moderadamente longa, retilínea, atrás da última série infraorbital transversal, d comprida, aproximadamente retilínea; 6-7 séries infraorbitais transversais irregulares, compridas (séries 3, 4 e 6 maiores); região mandibular com série f comprida, pré-opérculo com série e longa e várias séries i curtas; série opercular ot muito longa, irregular, oi curta, levemente curva, os inclinada, retilínea, longa; séries oculoscapulares n , tra , x^1 e x^2 extremamente curtas, série trp mais comprida; série pré-dorsal m curta, frequentemente ausente ou subdividida, h curta (ver Figs. 16-17); séries transversais de papilas ao longo da região dorsal e da região ventral do tronco.

Nadadeiras dorsais separadas, origem da primeira dorsal na vertical que passa entre as bases das nadadeiras pélvicas, origem da segunda nadadeira dorsal no nível da vertical que passa pelo ânus. Nadadeiras dorsais com V-VII+7-9 elementos; contagens V + 8 (2), V + 9 (2), VI + 7 (13), VI + 8 (39), VI + 9 (6), e VII + 8 (1). Fórmula dos

pterióforos da primeira nadadeira dorsal 3(22110) e fórmula dos pterióforos da segunda dorsal 1111211, 112111, ou 111212 (5 exemplares examinados) (Fig. 31b). Origem da nadadeira anal pouco atrás da vertical que passa pela origem da segunda nadadeira dorsal; raios da anal 7 (19) ou 8 (43). Nadadeira peitoral aproximadamente losangular, raios medianos pouco maiores que os demais raios; raios da peitoral 12-14; contagens 12 (7), 13 (33), ou 14 (20). Nadadeira caudal de margem convexa, com raios mediais pouco maiores que os demais. Vértebras 11-12+15=26-27 (quatro exemplares examinados).

Tronco com escamas grandes, ctenoides, ausentes na região mediana do ventre e próximas à base das peitorais; 23-29 escamas na série longitudinal (geralmente 24-26); 6-9 escamas na série transversal, 11-13 na série circumpeduncular. Opérculo com seis séries longitudinais de escamas cicloides, finas, parcialmente cobertas de pele; região pré-dorsal com 4-13 escamas cicloides, bochechas e região anterior do focinho sem escamas (Figs. 16-17).

Coloração em álcool (Fig. 16a-d): fêmeas de cor amarelada a bege, com manchas ovais amarronzadas pequenas, fracas, esparsamente distribuídas pelo corpo. Machos amarelados, com cabeça extensamente pigmentada de melanóforos de diferentes tamanhos e intensidades; flancos dos machos com várias faixas marrom-escuras transversais, onduladas ou reticuladas, mais concentradas na borda posterior das escamas; mancha pouco evidente no pedúnculo caudal; ventre com série de três faixas longitudinais escuras, às vezes pouco nítidas; nadadeiras ímpares dos machos geralmente com 2-3 faixas oblíquas marrom-escuras; nadadeira peitoral amarelada, com manchas marrom-escuras, pequenas, arredondadas na base, séries de manchas de mesma cor, muito inconspícuas nos raios. Nadadeira caudal hialina, com séries de manchas amarronzadas em alguns espécimes.

Distribuição: *Microphilypnus* sp. 1 é encontrada na bacia do Rio Tapajós (Fig. 1).

Comentários: *Microphilypnus* sp. 1 é muito semelhante a *M. ternetzi*, porém pode ser diferenciada dessa espécie com base na pigmentação do corpo e no formato da cabeça, que geralmente é mais alta e mais convexa, apesar de essas feições não se terem refletido em diferenças morfométricas estatisticamente significativas. O dimorfismo sexual de pigmentação apresentado por *M.* sp. 1 não é conhecido em nenhum outro membro de Eleotridae. *Microphilypnus ternetzi* também ocorre no Rio Tapajós (assim como *M. acangaquara*), mas os exemplares de *M. ternetzi* dessa região podem ser prontamente distinguidos de *Microphilypnus* sp. 1 não apenas com base nos caracteres mencionados acima, mas também porque costumam apresentar escamas ctenoides no opérculo e na região pré-dorsal. Embora essas três espécies estejam presentes na mesma área, elas ainda não foram coletadas juntas no mesmo local.

Material examinado: 81 exemplares (12,3-22,7 mm). BRASIL: **MCP 15318**, Pará, Tapajós, braço morto do rio Tapajós, bairro de Piracuna, Itaituba 04°16' S 55°59' W, 11 Dez. 1991 (C.A. Lucena) (30 ex.; 12,5-17,0 mm). **MZUSP 21859**, Pará, Rio Tapajós, Cachoeira Lombo de Anta, perto de São Luís, 16 Nov. 1970 (Expedição Permanente à Amazônia) (1 ex.; 21,7 mm). **MZUSP 23734**, Pará, poça do Rio Tapajós, Barreirinha, próximo a São Luís, 23 Nov. 1970 (Expedição Permanente à Amazônia) (31 ex.; 1 c & s; 15,5-20,3 mm). **MZUSP 64910**, Pará, Rio Tapajós, cachoeira do Maranhãozinho, perto de São Luís, Nov. 1970 (Expedição Permanente à Amazônia) (7 ex.; 11,5-18,7 mm). **NRM 19351**, Pará, poças temporárias na margem do Rio Tapajós, entre Vila Nova e Uruá, 8 km acima de São Luís, 26-28 Set. 1992 (R. Stawikowski *et al.*) (5 ex.; 12,6-22,7 mm).

Tabela 6. Dados morfométricos de *Microphilypnus* sp. 1, expressos em porcentagens do comprimento padrão (%SL) e em porcentagens do comprimento da cabeça (%HL). SD é o desvio padrão da amostra.

<i>Microphilypnus</i> sp. 1 (66 exemplares)				
	Mínimo	Máximo	Média	SD
Comprimento padrão (mm)	12,46	22,69	16,16	2,28
%SL				
Comprimento da cabeça	27,90	34,03	31,56	1,24
Distância pré-anal	51,35	61,87	55,59	1,79
Distância pós-anal	39,51	47,62	44,06	1,53
Comprimento do pedúnculo caudal	19,61	35,09	29,52	2,98
Comprimento da nadadeira peitoral	13,74	29,66	23,53	2,95
Comprimento da nadadeira pélvica	15,13	23,50	19,49	1,97
Comprimento da nadadeira caudal	11,93	32,26	26,85	2,97
%HL				
Comprimento do focinho	9,06	21,28	15,84	1,90
Diâmetro orbital	19,86	30,58	24,82	1,72
Largura interorbital	2,93	8,49	5,45	0,99
Comprimento da maxila superior	24,38	36,49	30,33	2,45
Comprimento da mandíbula	28,24	47,87	37,36	3,87
Largura máxima da cabeça	39,28	58,29	49,25	4,25
Altura da nuca	45,63	66,18	55,37	4,27
Distância pré-dorsal	110,02	163,37	121,21	7,29
Largura do corpo na base da peitoral	32,57	53,36	43,47	5,16
Largura do corpo na origem da 2ª dorsal	21,62	39,92	31,30	4,61



Fig. 15a-c. *Microphilypnus* sp. 1. a) NRM 19351, Pará, poças temporárias na margem do Rio Tapajós, entre Vila Nova e Uruá, macho de 22,3 mm SL. b) MZUSP 23734, Pará, poça do Rio Tapajós, Barreirinha, próximo a São Luís, macho de 19,6 mm SL. c) MZUSP 23734, fêmea de 14,2 mm SL.

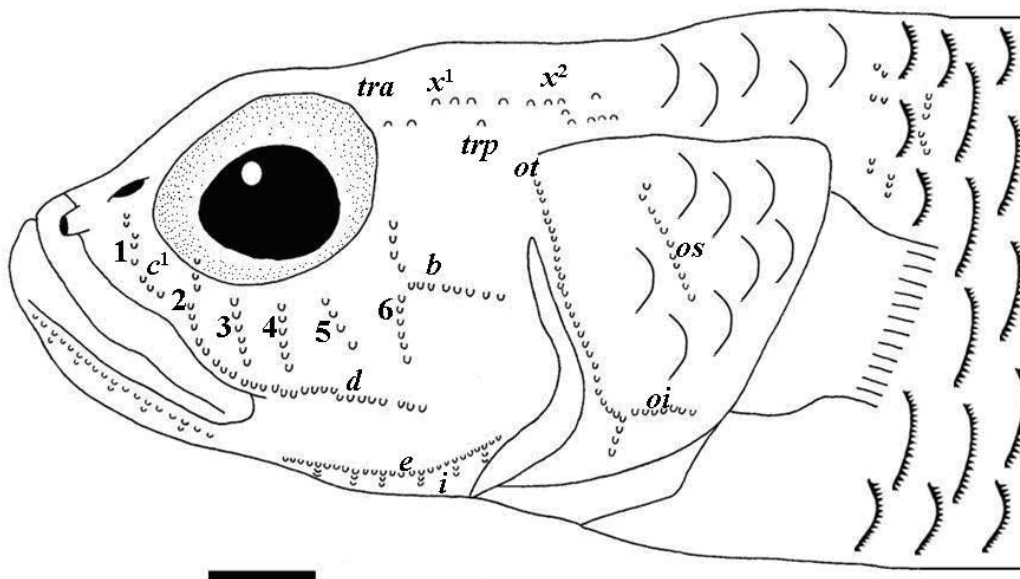


Fig. 16. *Microphilypnus* sp. 1, NRM 19351, Pará, poças temporárias na margem do Rio Tapajós, entre Vila Nova e Uruá, 22,3 mm SL. Vista lateral da cabeça. Escala: 1,0 mm

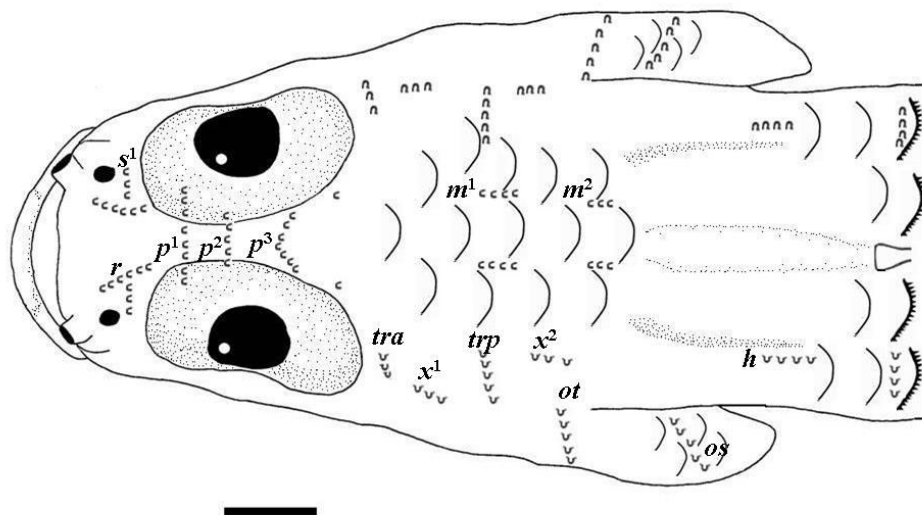


Fig. 17. *Microphilypnus* sp. 1, NRM 19351, vista dorsal da cabeça. Escala: 1,0 mm.

***Microphilypnus* sp. 2**

(Figs. 2, 18-20; Tabelas 1, 2 e 7)

Diagnose: *Microphilypnus* sp. 2 é diferenciada dos demais integrantes do gênero, com exceção de *M. acangaquara*, pela presença de poros nos canais sensoriais nos canais supraoculares e pré-operculares, e de mais de 27 escamas na série longitudinal. Esta espécie pode ser distinguida de *M. acangaquara* pela presença de um poro mediano na região interorbital, de escamas cicloides (ou uma ctenoide) no opérculo (vs. várias escamas ctenoides) e pela ocorrência de uma única série de papilas x^1 na região oculoscapular (vs. duas séries x^1 e x^2 , separadas por uma pequena fileira transversal de papilas *trp*).

Descrição: dados merísticos dos exemplares examinados nas Tabelas 1 e 2, e dados morfométricos na Tabela 7. Corpo muito alongado, comprimido, com pedúnculo caudal comprido, muito estreito. Cabeça comprida, alta, levemente comprimida. Olhos grandes, arredondados, pouco maiores que o focinho, em posição elevada na cabeça, visíveis em vista dorsal e também em vista ventral; região interorbital muito estreita. Focinho de ponta arredondada em vista lateral, com uma área mais elevada na margem dorsal, sem crista; narina anterior pequena, tubular, narina posterior um pequeno orifício circular. Maxila grande, inclinada, com extremidade posterior quase alcançando vertical que passa no meio do olho. Mandíbula prognata, muito inclinada, com lábio inferior pouco espesso. Língua curta, de margem livre bífida. Abertura branquial estendendo-se anteriormente ao nível da vertical que passa pelo meio do olho. Rastros branquiais 1+8 (1).

Poros sensoriais presentes na cabeça, um na extremidade do canal supraocular, um na região interorbital (série SOT), dois no pré-opérculo, em cada extremidade do canal pré-opercular (série POP). Disposição das papilas sensoriais na cabeça da seguinte

forma: região pré-orbital com séries r^{1-2} longas, aproximadamente retilíneas, c^1 , c^2 curtas, c_1 curta, c_2 longa, s^1 curta; quatro séries interorbitais p^{1-4} pequenas, com 1-5 papilas; séries infraorbitais longitudinais b e d , b curta, atrás da última série transversal, d comprida, levemente ondulada, 6 séries infraorbitais transversais irregulares (série 6 mais longa); região mandibular com série f comprida, pré-opérculo com série e longa e várias séries i curtas; série opercular ot longa, retilínea, oi curta, os inclinada, curta, em posição inferior; séries oculoscapulares n e tra curtas, série x^1 longa, demais séries ausente; série pré-dorsal h curta (ver Figs. 19-20); séries transversais de papilas ao longo da região dorsal e da região ventral do tronco.

Nadadeiras dorsais separadas, a primeira das quais com espinhos delgados e originando-se atrás da vertical que passa pela base das pélvicas por distância aproximadamente igual ao comprimento do olho; pterigióforos da primeira dorsal 3(22110). Segunda nadadeira dorsal com raios moles, com origem aproximadamente acima da abertura urogenital; pterigióforos da segunda dorsal 111212. Nadadeiras dorsais com VI+8-9 elementos; contagens VI + 8 (6) ou VI + 9 (2). Nadadeira anal com 7-9 raios; contagens 7 (2), 8 (5) ou 9 (1). Nadadeira peitoral lanceolada, com raios medianos pouco maiores que os demais raios; peitoral com 13-16 raios, contagens 13 (4), 14 (1), 15 (2), ou 16 (1). Nadadeira caudal comprida e com raios mediais mais desenvolvidos. Vértebras 12+17 (1 exemplar examinado).

Várias séries de escamas grandes e ctenoides no tronco, ausentes apenas na região mediana do ventre e próximas à base da peitoral; 28-30 escamas na série longitudinal, 7-9 na série transversal e 12-13 escamas na série circumpeduncular. Cada escama do flanco com uma série de quatro a cinco papilas semelhantes às observadas na região cefálica; linha lateral ausente. Opérculo com cerca de cinco séries de escamas cicloides, com uma escama ctenoide nas proximidades do limite entre o opérculo e o

pré-opérculo; 4-7 escamas pré-dorsais cicloides e visíveis apenas na região anterior; bochechas e região anterior do focinho sem escamas (Figs. 19-20).

Coloração: corpo amarelo-claro, fosco no topo da cabeça, região parietal; faixa marrom-escura pouco evidente à frente dos olhos, faixa de mesma cor, porém mais estreita e vertical, da margem inferior do olho à extremidade posterior da maxila superior, outra faixa amarronzada pouco mais nítida ao longo da margem anterior do opérculo. Corpo escassamente salpicado de manchas escuras inconspícuas na cabeça (mais evidentes no opérculo), tronco (eventualmente formando faixas estreitas e oblíquas) e nadadeiras, em particular na base da peitoral. Nadadeiras claras, quase hialinas, com pouca pigmentação evidente; nadadeiras caudais com séries longitudinais de melanóforos pequenos (Fig. 18a, b).

Distribuição: *Microphilypnus* sp. 2 foi encontrada no rio Aripuanã, bacia do rio Madeira (Fig. 1).

Comentários: *M. ternetzi* também foi assinalada no rio Aripuanã, mas em outras localidades e mais à jusante do que *Microphilypnus* sp. 2 (Fig. 1). Essas espécies, que ainda não foram encontradas juntas, podem ser distinguidas entre si com base nas informações apresentadas na chave de identificação e nas respectivas diagnoses.

Microphilypnus sp. 2 é muito semelhante a *M. acangaquara*, que ocorre no rio Tapajós, porém difere desta espécie nas feições já indicadas acima. Até o momento não encontrei exemplares de *Microphilypnus* com poros sensoriais cefálicos nas áreas intermediárias aos locais de ocorrência das espécies em questão, o que constitui uma evidência adicional de que elas são válidas e distintas entre si. Alguns exemplares ainda não catalogados provenientes de Humaitá (Baixo rio Madeira) têm formato de cabeça semelhante ao de *M. acangaquara* e *Microphilypnus* sp. 2, além de contagens elevadas de escamas na série longitudinal (29-30), como nessas duas espécies. Contudo, esses

espécimes, mesmo imaturos e de tamanho pequeno portam muitas escamas ctenoides no opérculo, o que em tese os excluiria de pertencer a espécie *Microphilypnus* sp. 2, que possui escamas cicloides (ou apenas um escama ctenoide). Ademais, eu não consegui observar poros na cabeça desses exemplares, de modo que eles provavelmente são *M. ternetzi*.

Material examinado: INPA 4543, Mato Grosso, rio Aripuanã, 10 km acima da boca do Canuma, 10°16'40" S 59°45'57" W, 16 Nov. 1976 (Equipe de Ictiologia do INPA) (5 ex.; 15,9-19,4 mm, 1 c & s). INPA 11630, Mato Grosso, rio Aripuanã, igarapé Praia Grande, 1 h abaixo da cachoeira de Dardanelos (10°09'48" S 59°27'12" W), 09 Ago. 1978 (W. Junk & Equipe de Ictiologia do INPA) (3 ex.; 15,1-20,9 mm).

Tabela 7. Dados morfométricos de *Microphilypnus* sp. 2, expressos em porcentagem do comprimento padrão (%SL) e em porcentagem do comprimento da cabeça (%HL). SD representa o desvio padrão da amostra

	8 exemplares			
	Mínimo	Máximo	Média	SD
Comprimento padrão (mm)	15,06	20,90	17,59	1,87
%SL				
Comprimento da cabeça	28,57	32,24	30,08	1,38
Distância pré-anal	48,49	58,18	52,80	2,92
Distância pós-anal	40,67	50,25	46,28	2,97
Comprimento do pedúnculo caudal	24,40	32,29	28,89	2,52
Comprimento da nadadeira peitoral	18,59	26,45	23,12	2,23
Comprimento da nadadeira pélvica	15,01	21,41	18,63	2,06
Comprimento da nadadeira caudal	17,42	27,39	23,09	3,35
%HL				
Comprimento do focinho	14,95	21,08	17,56	2,10
Diâmetro orbital	4,93	6,73	5,91	0,54
Largura interorbital	25,97	31,95	29,80	1,81
Comprimento da maxila superior	36,07	40,81	37,83	1,66
Comprimento da mandíbula	39,10	52,07	47,83	4,96
Largura máxima da cabeça	39,70	53,20	49,01	4,31
Altura da nuca	119,10	133,54	125,74	5,18
Distância pré-dorsal	39,85	56,60	45,09	5,66
Largura do corpo na base da peitoral	31,34	46,00	36,52	5,17
Largura do corpo na origem da 2ª dorsal	4,93	6,73	5,91	0,54



Fig. 18. *Microphilypnus* sp. 2. a) INPA 4543, Mato Grosso, rio Aripuanã, 10 km acima da boca do Canuma, 17,1 mm SL, b) INPA 11630, rio Aripuanã, igarapé Praia Grande, 1 h abaixo da cachoeira de Dardanelos, 20,9 mm SL.

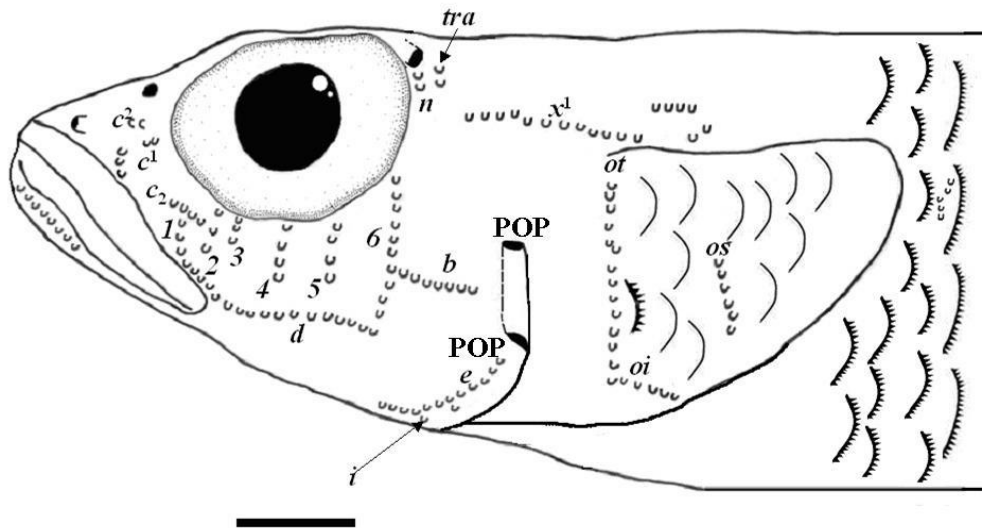


Fig. 19. *Microphilypnus* sp. 2 Aripuanã. INPA 4543, Mato Grosso, rio Aripuanã, 10 km acima da boca do Canuma, 19,4 mm SL, vista lateral da cabeça. Escala: 1,0 mm.

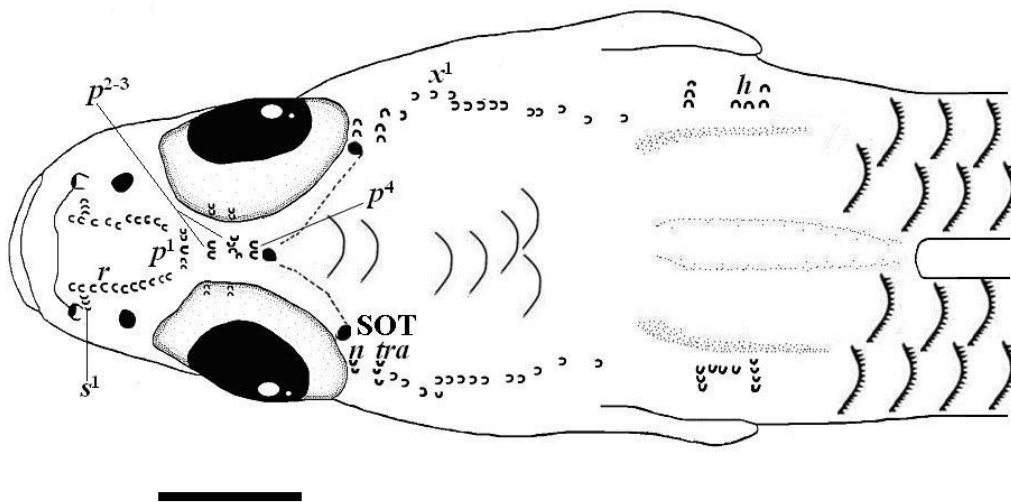


Fig. 20. *Microphilypnus* sp. 2 Aripuanã. Exemplo INPA 4543, 19,4 mm SL, vista dorsal da cabeça. Escala: 1,0 mm.

1.5. Estudo da distribuição geográfica das espécies de *Microphilypnus*.

Uma revisão taxonômica dos membros do gênero *Microphilypnus*, nos moldes da que foi proposta neste projeto, oferece a oportunidade de se estudar a distribuição geográfica desse grupo e compará-la com informações disponíveis de outros peixes neotropicais. Para se ter uma ideia da ausência de estudos taxonômicos aliados a dados geográficos no gênero em questão basta examinar uma das últimas referências de peso sobre o assunto, o livro recém publicado *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (Albert & Reis, 2011). O nome *Microphilypnus* figura apenas duas vezes no livro – em um único capítulo (Cap. 5; Albert *et al.*, 2011; ver Tabela 5.1, p. 93) – em que são apresentadas informações pontuais sobre o número de espécies descritas, tamanho máximo, e o fato de que os integrantes do gênero são fisiologicamente “*peripheral*” (ou seja, invadiram a água doce a partir de ancestrais marinhos ou estuarinos); ironicamente, no entanto, nem mesmo no capítulo sobre incursões marinhas na América do Sul (Cap. 8; Bloom & Lovejoy, 2011) houve menção ao grupo.

As considerações sobre distribuição geográfica dos membros de *Microphilypnus* que eu vou apresentar logo mais serão feitas com base em duas fontes principais: as informações de distribuição das espécies de peixes neotropicais apresentadas no livro *Checklist of the Freshwater Fishes of the South and Central America* (Reis *et al.*, 2003), e o trabalho recente de Lima & Ribeiro (*in* Albert *et al.*, 2011; Cap. 9), que representa uma contribuição extremamente interessante e original sobre biogeografia de peixes neotropicais sulamericanos.

A ideia central do trabalho de Lima & Ribeiro é que, em termos geológicos e de biogeografia histórica, existem dois tipos de faunas de peixes de água doce na América do Sul: a fauna que ocorre em rios presentes nos crátons (como, por exemplo, os rios

encachoeirados das cabeceiras do Xingu e do Tapajós), e a fauna de terras baixas presente nas bacias sedimentares, de história geológica mais recente que os crátons. As espécies (ou clados) presentes nos rios cratônicos geralmente estão restritas a essas áreas altas e, grosso modo, a ictiofauna da cabeceira de um rio é mais aparentada com a das cabeceiras de outros rios vizinhos do que com aquela que ocorre nos trechos mais baixos do rio. Por sua vez, espécies de rios de terras baixas não seriam encontradas em rios de cabeceiras.

É esperado que espécies de peixes das “terras baixas” tenham ampla distribuição ao longo de todos os rios da Amazônia Central, desde os trechos mais baixos dos rios: Negro, Solimões, Purus, Tapajós, Tocantins, Trombetas e Xingu, até a foz do Amazonas, e mesmo em alguns rios mais próximos da costa que tenham conexão com a foz do rio Amazonas, como o rio Capim. Embora os integrantes de *Microphilypnus* não tenham sido mencionados no trabalho de Lima & Ribeiro, as distribuições de *M. ternetzi* e *M. macrostoma* (em particular da primeira espécie, Fig. 1) encaixam-se no padrão de fauna de terras baixas idealizado por estes autores (F. Lima, *comun. pess.*). Padrões semelhantes são encontrados em outras espécies, como o aruanã (*Osteoglossum bicirrhosum*), no tucunaré (*Cichla monoculus*), no acará *Acarichthys heckeli*, bem como em caraciformes como *Agoniates halecinus*, *Curimatella meyeri*, *Hydrolycus scomberoides*, *Iguanodectes spilurus*, entre outras (ver Reis *et al.*, 2003; Lima & Ribeiro, 2011, p. 160-161, e Tabela 9.2).

Da mesma forma, é observado tal padrão de distribuição em outras linhagens de peixes que invadiram secundariamente a água doce através de transgressões marinhas, uma vez que, obviamente, as inundações decorrentes de tais transgressões atingem mais facilmente as regiões mais baixas de bacias intercratônicas (para mais informações, ver Lovejoy *et al.*, 2006; Bloom & Lovejoy, 2011). Muitas dessas espécies

“secundariamente” dulciaquícolos têm ampla distribuição como, por exemplo: *Pachypops fourcroyi*, *Plagioscion montei*, as raias do gênero *Potamotrygon*, o peixe-agulha *Potamorhaphis petersi* e o linguado *Hipoclinemus mentalis*; mesmo os membros desses grupos que possuem distribuição mais restrita costumam ocorrer somente nos trechos mais baixos das principais drenagens da Bacia Amazônica (e.g. o peixe-agulha *Belonion apodion*, restrito ao Médio Madeira/Guaporé). Entretanto, se *M. macrostoma* e *M. ternetzi* obedecem a esse padrão de ampla distribuição em “terras baixas”, os demais membros deste gênero têm distribuição mais restrita e, surpreendentemente, mais próxima das áreas mais altas, ainda que não propriamente nas cabeceiras dos rios. *Microphilypnus acangaquara* ocorre somente na bacia do rio Tapajós, inclusive próximo das cachoeiras do Pimental, assim como *Microphilypnus* sp. 1 (que talvez também esteja no Baixo Paraguai); padrão semelhante pode ser visualizado, por exemplo, nos cascudos do gênero *Leporacanthicus* Isbrücker & Nijssen, 1989 em que uma das espécies (*L. galaxias*) está espalhada pelas drenagens do Orenoco e Bacia Amazônica (Madeira, Tocantins etc.), porém com a uma das espécies (*L. joselimai*) exclusiva do Tapajós (Isbrücker & Nijssen, 1989; Fisch-Muller, 2003). Já *Microphilypnus* sp. 2 é restrita a duas localidades no rio Aripuanã, nas proximidades da Cachoeira de Dardanelos, embora a jusante dela. Ao menos outras 14 espécies de peixes são conhecidas exclusivamente dessa área, duas delas: o cascudo *Lasiancistrus scolymus* Nijssen & Isbrücker, 1989 e o limpa-vidro *Parotocinclus aripuanensis* Garavello, 1988, abaixo de Dardanelos. Tanto *Lasiancistrus* quanto *Parotocinclus* incluem espécies que ocorrem ao longo do Baixo Amazonas e seus principais afluentes, como em *Microphilypnus*.

Microphilypnus macrostoma e *M. ternetzi* também ocorrem no Orenoco e no canal de Casiquiare, o que coaduna com a suposição de que esse canal representa uma

conexão entre as bacias do Negro e do Orenoco (Winemiller *et al.*, 2008; Winemiller & Willis, 2011). A ocorrência presuntiva de *M. ternetzi* também na bacia do rio Paraguai seria explicada pela dispersão de populações desta espécie, embora nem todos os pesquisadores admitam que a conexão entre essa bacia e a Bacia Amazônica seja efetiva (ver mais detalhes em Rosa, 1985, p. 454-455; Carvalho & Albert, 2011). Grosso modo, são concebidas quatro “rotas” de conexões entre os rios amazônicos e o rio Paraguai, pelos seguintes rios: Guaporé, Mamoré, Tapajós e Tocantins. A dispersão pelo Guaporé pode ser excluída neste caso porque *Microphilypnus* não foi encontrado nesta região, ao passo que é difícil assumir a dispersão pelo Tapajós e Tocantins porque os tributários desses rios que se conectam na Bacia do Paraguai são de cabeceiras, onde *Microphilypnus* não ocorre. É mais plausível, portanto, que, na contingência de uma conexão ou dispersão do Baixo Amazonas para o Paraguai, que esse processo tenha se desenrolado no rio Mamoré, onde há registros de *M. ternetzi* nas proximidades (ver Material examinado desta espécie).

Com base nas informações de distribuição de espécies de *Microphilypnus* (particularmente de *Microphilypnus* sp. 2), pode-se depreender que a história evolutiva dos membros desse gênero é mais complexa do que se supõe, por mais que o modelo de faunas de “terras baixas” e de rios cratônicos como entes historicamente distintos seja uma explicação elegante dos padrões biogeográficos de peixes neotropicais. O padrão de distribuição dessas espécies de terras mais altas sugere que essas linhagens tiveram evolução parapátrica a partir de um ancestral amplamente distribuído, talvez com área de ocorrência semelhante à de *M. ternetzi*. Contudo, faltavam até o momento informações sobre taxonomia que permitissem uma avaliação dessa hipótese, bem como dados de morfologia e anatomia dessas espécies para a elaboração de hipóteses filogenéticas das relações entre esses táxons. As informações relativas à hipótese das

relações genealógicas das espécies de *Microphilypnus* – e das relações entre os membros desse gênero e outros clados de Eleotridae da América do Sul - serão apresentadas adiante.

CAPÍTULO 2. ESTUDO DO ESQUELETO DAS ESPÉCIES DE *Microphilypnus*

2.1. Introdução

A superordem Gobioidi, na qual o gênero *Microphilypnus* é incluído, é um dos grupos mais diversificados de vertebrados, com 240 gêneros e mais de 2.000 espécies descritas (Nelson, 2006), sendo que muitas dessas espécies notabilizam-se por serem peixes miniaturas, com no máximo 1-3 cm de comprimento. O grosso dessa diversidade de formas miniaturas dentro de Gobioidi, no entanto, são peixes marinhos das famílias Gobiidae e Microdesmidae. Já na família Eleotridae, em que preponderam formas que vivem em água doce ou estuários, poucas espécies são diminutas – e apenas *Microphilypnus* tem representantes miniaturas.

Estudar os mecanismos responsáveis pela miniaturização em *Microphilypnus* pode fornecer informações valiosas sobre a evolução desse gênero. Os processos através dos quais os representantes de determinadas linhagens diminuem de tamanho são diversos, e serão apresentados em mais detalhes adiante. O problema é que faltam informações básicas de anatomia dos membros desse gênero, visto que os únicos estudos em que dados osteológicos de *Microphilypnus* foram incluídos são os de Birdsong *et al.* (1988), sobre esqueleto axial, e de Hoese & Gill (1993) sobre filogenia de Eleotridinae; exceto por uma nota de Birdsong *et al.* (1988, p. 199) sobre o etmoíde (mesetmoíde) não ossificado em *Microphilypnus*, não existe praticamente nenhuma

informação sobre o crânio (e estruturas associadas) deste gênero. Pode-se dizer, a partir disso, que a anatomia de *Microphilypnus* é basicamente desconhecida, o que justifica um estudo detalhado do esqueleto dos membros desse gênero.

2.2. Objetivos

- Estudar o esqueleto de alguns dos representantes conhecidos de *Microphilypnus*, descrevendo detalhadamente as suas estruturas;
- Comparar as estruturas do esqueleto de *Microphilypnus* com as de indivíduos imaturos de outras espécies de Eleotridae e com a de espécies miniaturas de Gobioidae, investigando preliminarmente o processo de miniaturização nesses grupos.

2.3. Material e métodos

A descrição osteológica foi feita com base em 17 exemplares. Os lotes empregados para esse estudo são: MZUSP 23734 (*Microphilypnus* sp. 1; 1 exemplar, 17,1 mm SL), MZUSP 27015 (*Microphilypnus acangaquara*; 4 exemplares, 13,3-14,5 mm SL), 64912 (*M. ternetzi*; 3 exemplares, 14,5-16,0 mm SL), MZUSP 92677 (*Microphilypnus acangaquara*; 3 exemplares, 11,7-13,1 mm SL), MZUSP 92978 (*Microphilypnus ternetzi*; 1 exemplar, 17,6 mm SL), MZUSP 100412 (*Microphilypnus ternetzi*; 3 exemplares, 8,2-10,6 mm SL), e MZUSP 109713 (*Microphilypnus macrostoma*; 2 exemplares, 17,1-17,7 mm SL); ver mais detalhes a respeito dos lotes no material examinado de cada espécie acima. Este material foi diafanizado e corado com Alcian Blue, que é reagente a cartilagens, deixando-as com coloração azul, e alizarina, que reage com as estruturas ossificadas, conferindo-lhes coloração avermelhada, de acordo com a metodologia de Taylor & Van Dyke (1985), e dissecado segundo os

procedimentos descritos em Weitzman (1974). A nomenclatura osteológica segue Birdsong (1975), com algumas modificações (segundo Patterson & Johnson, 1993).

Sempre que possível, foram feitas ilustrações e fotografias dos exemplares preparados. As ilustrações foram realizadas com material a seco ou imerso em uma solução de 75% glicerina (P.A., concentração de 99,5%) e 25% de álcool (92,8° INPM), utilizando câmara clara em um estereomicroscópio Leica MZ6 (No. Série 10446193). Em determinadas situações, a orientação de determinada estrutura na ilustração é indicada, respectivamente, pelas letras a (anterior), d (dorsal) e l (lateral) precedidas de um eixo horizontal ou vertical. Os elementos ossificados são retratados pelas estruturas sem pontinhos ou com pontinhos pequenos, enquanto que os elementos de cartilagem são indicados com pontos grandes. As contagens de séries de elementos do esqueleto são feitas do sentido anterior para o posterior (como, por exemplo, os basibranquiais 1 a 4) e no sentido dorsal para o ventral (no caso dos radiais proximais 1 e 4 da peitoral).

Lista de abreviaturas dos elementos do esqueleto

a – região anterior	dpt - dermopalatino
ang – angular	dra – radial distal
apal - autopalatino	ect - ectopterigoide
art - articular	epl – epiótico
bb – basibranquiais	eb – epibranquiais
bh – basi-hial	el – etmoide lateral
bo - basioccipital	ep – epurais
bpt - basipterígio	epn - epineurais
cb - ceratobranquiais	exo – exoccipital
ch1 – ceratoial anterior	fac – forame da artéria carótida
ch2 – ceratoial posterior	fapt – fossa de articulação do pós-temporal
cia – cartilagem interarcual	fcsd – espaço do canal semicircular dorsal
cle- cleitro	fcsl - espaço do canal semicircular lateral
cm – cartilagem de Meckel	fb – faringobranquiais
cpi – cartilagem pélvica intercleitral	fos – fossa subtemporal
cpr – cartilagem procorrente	fvp – fossa vomeriana do Parasenoide
cor – coracoide	fr – frontal
cr – cartilagem rostral	
d – região dorsal	
de – dentário	

ha – arco neural
 hb - hipobranquiais
 hh1 – hipo-hial dorsal
 hh2 – hipo-hial ventral
 hyo – hiomandibular
 hyp - hipurais
 I – forame do nervo olfatório
 icl – cartilagem intercleitral
 inom – processo medial da pélvica
 IX – forame do nervo glossofaríngeo
 ih- inter-hial
 int – intercalar
 iop – interopérculo
 l – eixo lateral
 lig - ligamento
 mes - mesetmoide
 mesc – cartilagem do mesetmoide
 mtp - metapterigoide
 mx – maxilar
 na – arco neural
 op - opérculo
 pal - palatino
 parh – parhipural
 pcl – pós-cleito dorsal
 pdd – placa dentária dorsal
 pdv – placa dentária ventral
 pmx- pré-maxilar
 post – pós-temporal

preop – pré-opérculo
 prib – costelas pluerais
 pro - proótico
 ps – Parasfenoide
 pter – pterótico
 pty- pterigióforo
 pra – radial proximal
 psph – pterosfenoide
 pur1-2: centros pré-urais 1 e 2
 qu – quadrado
 ra – radial medial
 rb – raios branquiostégios
 rib – costelas
 sca – escápula
 sla – espaço da lagena
 soc – supraoccipital
 socs – espinho supraoccipital
 sop – sub-opérculo
 sph - esfenótico
 sym – simplético
 ur – uróstilo
 ucp – último centro pré-caudal
 V – forame do nervo trigêmeo
 VII – forame do nervo facial
 vo – vômer
 X – forame do nervo vago

2.4. Resultados

2.4.1. Crânio (Figs. 21-26).

Os elementos do crânio nos peixes são de três tipos: *endocondrais*, quando se formam a partir de uma matriz de cartilagem presente desde o início do desenvolvimento do esqueleto, *dérmicos*, quando o osso é formado sem precursor de cartilagem a partir de osteoblastos presentes na derme, e *membranosos*, quando ocorre a ossificação de um ligamento ou de alguns dos miosseptos.

Ordinariamente, é feita a divisão entre o *condrocrânio*, composto pelos ossos pré-formados em cartilagem, e o *dermatocrânio*, constituído pelos ossos dérmicos (ver também Beresford, 1993). Essa classificação, entretanto, tem o problema de não contemplar os ossos membranosos, além de que vários dos ossos do condrocrânio também têm contribuição de ossificação dérmica, como será visto em maior detalhe adiante. Por esses motivos, será dada a descrição de cada osso, primeiramente os que formam o teto do crânio, e depois os que compõem a região ventral do crânio.

Nos membros de *Microphilypnus*, os elementos pré-formados em cartilagem são: mesetmoide, etmoides laterais, epiótico, esfenótico, proótico, pterosfenoide, pterótico, exoccipital e basioccipital; os elementos dérmicos do crânio são: frontais, supra-occipital, lacrimal, pré-maxilar, maxilar, vômer e Parasfenoide. Alguns dos ossos dérmicos: infraorbitais 2-5, nasal e parietal estão ausentes em *Microphilypnus* e na maioria dos outros representantes de Gobioidae. Um único elemento do crânio, o intercalar, é membranoso e originado de uma ossificação de parte do ligamento entre o crânio e o pós-temporal. Estes elementos ósseos serão vistos em mais detalhe abaixo.

2.4.2. Região dorsal do crânio (Figs. 21-25a)

Mesetmoide alongado, aproximadamente cônico, pouco ossificado, com espaço largo na região central para passagem do forame olfatório (Fig. 26d), um forame de cada lado na região ventral, por onde passa o nervo olfatório, delimitando parte da borda anterior do espaço orbital; conexão sindesmótica do mesetmoide aos etmoides laterais por um processo curto, voltado para trás, à margem dorsal do vômer e do Parasfenoide por um processo grande e trifurcado na margem ventral; um ligamento de cada lado do mesetmoide ao maxilar, e outro do mesetmoide à cartilagem rostral. Etmoides lateral

cônico, perpendicular ao eixo longitudinal medial do mesetmoide, de ossificação pericondral pouco desenvolvida; dois côndilos pequenos na base do etmoide lateral, conexão sindesmótica ao mesetmoide (Fig. 26j). Cartilagem rostral pequena, aproximadamente cilíndrica, com um sulco de cada lado na margem dorsal por onde se fixa o processo ascendente do pré-maxilar.

Frontais (Fig. 26p) constituindo a maior parte do teto do crânio, espatulados, em forma de clava em vista dorsal, afilados anteriormente; margem anterior do frontal fracamente ligada ao mesetmoide em *M. macrostoma* (Fig. 22), mais intimamente ligada a esse osso nas demais espécies do gênero; sutura sinostótica levemente sinuosa entre os frontais. Supra-occipital laminar, de formato piriforme ou cordiforme em vista dorsal, pouco ossificado, com conexão sincondral ao epiótico e pterótico e sinostótica em relação aos frontais; crista supraoccipital pouco elevada na porção posterior do osso (Fig. 26c), atingindo a vertical que passa pela borda anterior dos exocciptais. Lacrimal laminar, triangular em vista lateral, pouco ossificado, fracamente conectado ao etmoide lateral por tecido conjuntivo. Epióticos na porção posterolateral da cabeça com conexões sincondrais ao pterótico, supraoccipital e exocciptais; epióticos pequenos, abaulados em vista dorsal, porção endocondral pouco calcificada, porção dérmica com canal ao longo de sua extensão por onde passa o canal semicircular dorsal e uma fossa de articulação do pós-tempora; crista epiótica ausente (Fig. 26k). Exocciptais (Figs. 26a,b) truncados, com dois côndilos, um na borda dorsal na conexão com o pterótico, outro na borda ventral, conectado à margem lateral do basioccipital e delimitando em parte o forame magno; trabécula ao longo da região central do exocciptal, conectada à face dorsal do basioccipital; dois forames na região central do exocciptal por onde passam os nervos cranianos IX e X, o último nem sempre visível; uma trabécula óssea na margem interna, sob o forame de passagem do nervo IX (Fig. 26b).

Esfenótico (Fig. 26f) composto (autosfenótico não ossificado + dermosfenótico ossificado) pequeno, triangular, com crista lateral que termina em dois espinhos pequenos (mais desenvolvidos em *Microphilypnus* sp. 1; ver Fig. 25), formando a borda posterior da órbita, com ligação sincondral ao pterótico, Parasfenoide e proótico. Pterosfenóide pequeno, em formato de gota, quase inteiramente cartilaginosa, no espaço entre o esfenótico, os frontais e o proótico, delimitando o forame de passagem do nervo V. Pterótico convexo, semicircular e em posição lateral na cabeça, com conexão sincondral entre os elementos: frontal, supraoccipital, epiótico, proótico, intercalar e exoccipital; pterótico com ossificação endocondral avançada, com crista longitudinal na face externa que termina em um espinho pequeno, porção dérmica com canal longitudinal interno por onde passa o canal semicircular lateral (Figs. 26m,n).

2.4.3. Região ventral do crânio (Figs. 21-25c)

Vômer, que forma a extremidade anterior do assoalho do crânio, de formato aproximadamente losangular, edêntulo, com conexão sincondral ao mesetmoide; processo posterior do vômer em forma de espinho e encaixado em fossa longitudinal na porção anterior do Parasfenoide (Fig. 26i). Parasfenoide constitui a maior parte da região ventral do crânio, com conexão sincondral ao proótico, pterosfenoide, esfenótico e pterótico, e encaixado posteriormente sob o basioccipital; Parasfenoide de porção anterior afilada, com um processo anterior de cada lado que delimita a fossa de articulação do vômer, e porção posterior dilatada, em forma de “T”; Parasfenoide com processo lateral retangular de cada lado, delimitando o forame da artéria carótida, e duas cristas longitudinais diminutas ao longo de sua margem ventral, onde se inserem os músculos oculomotores *rectus lateralis*. Proótico com conexão sincondral ao

Parasfenoide, esfenótico e intercalar, aproximadamente retangular em vista ventral, parcialmente ossificado (menos ossificado em *M. macrostoma*); canal ao longo da superfície ventral do proótico, e forame de passagem do nervo craniano VII na borda anterior, *pars jugularis* ausente. Intercalar ao lado de cada asa lateral do basioccipital, laminar; perfil em vista ventral do intercalar oval (em *M. macrostoma*) ou em forma de bumerangue (demais espécies analisadas), com cômulo diminuto de articulação ao ligamento do ramo inferior do pós-temporal. Fossa subtemporal (ver Birdsong, 1975) entre exoccipital, intercalar, Parasfenoide, proótico e pterótico. Basioccipital curto, em formato de Y, sobre a porção posterior do Parasfenoide, com ligação endocondral ao exoccipital, proótico e pterótico. Exoccipital com cômulo bem definido em sua margem anteroventral, que se conecta à pré-zigapófise do atlas.

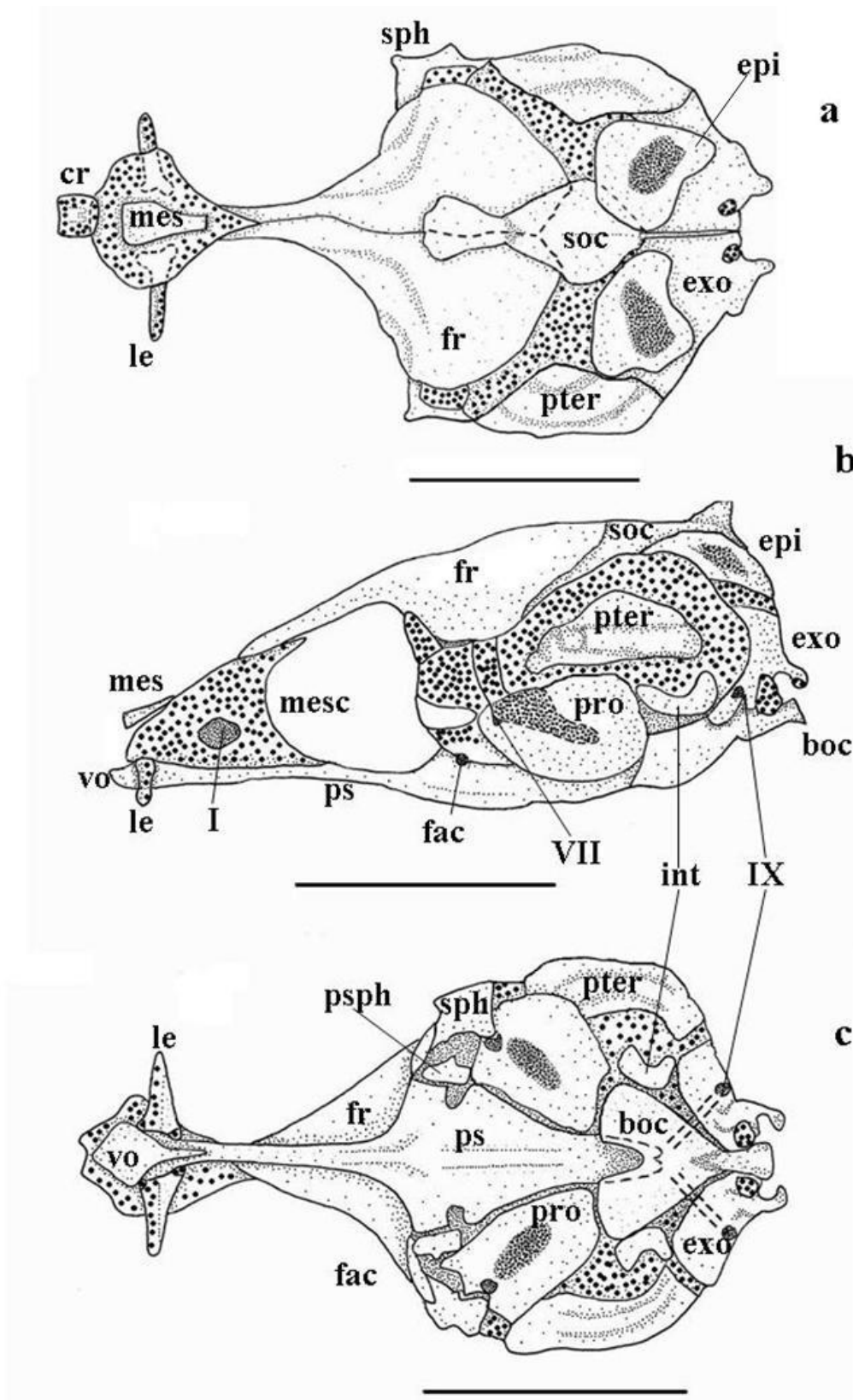


Fig. 21. Crânio de *Microphilypnus acangaquara* em vistas dorsal (a), lateral (b) e ventral (c). Escalas: 1 mm.

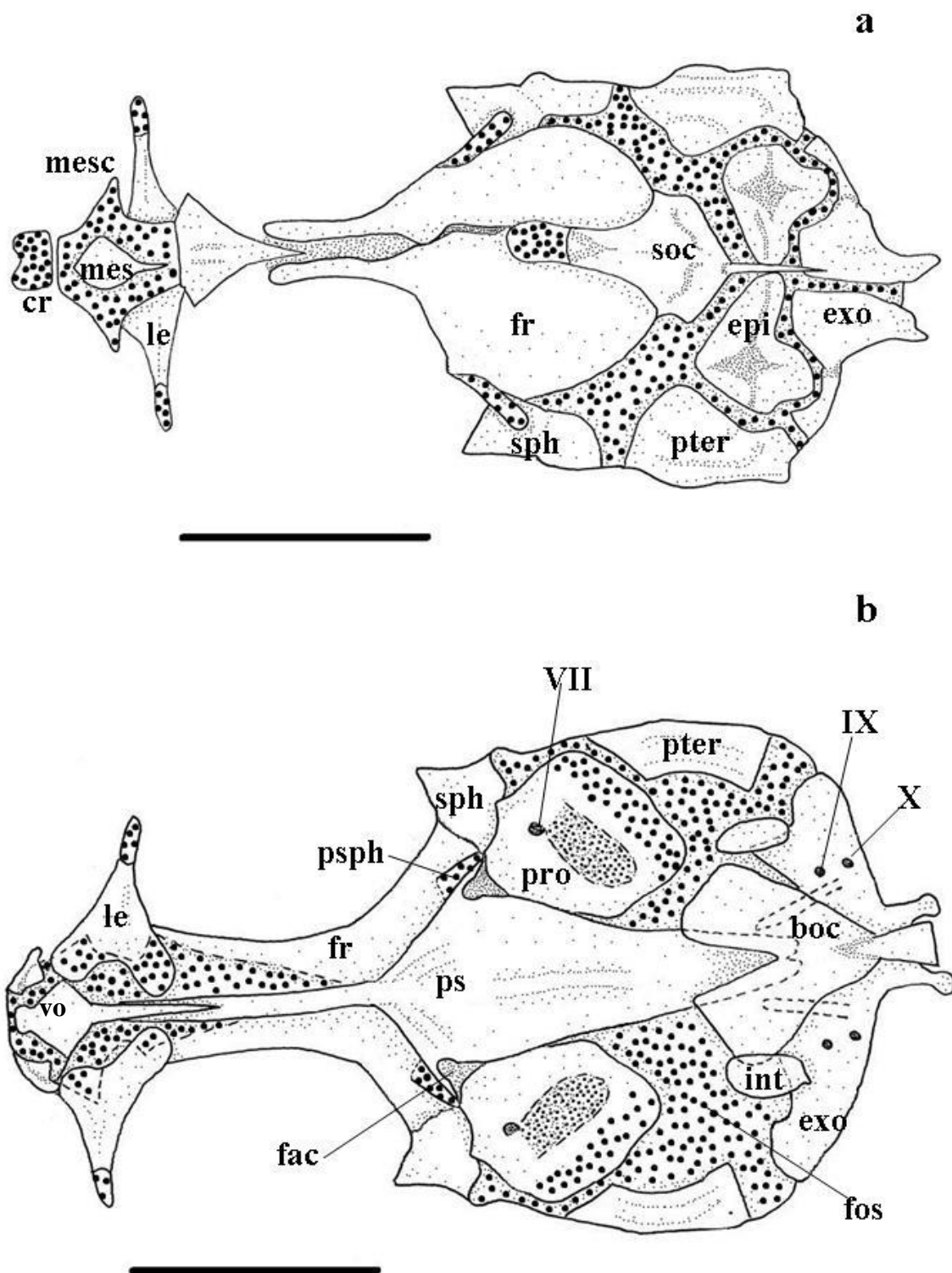


Fig. 22. Crânio de *Microphilypnus macrostoma* em vistas dorsal (a) e ventral (b).
 Escalas: 1 mm.

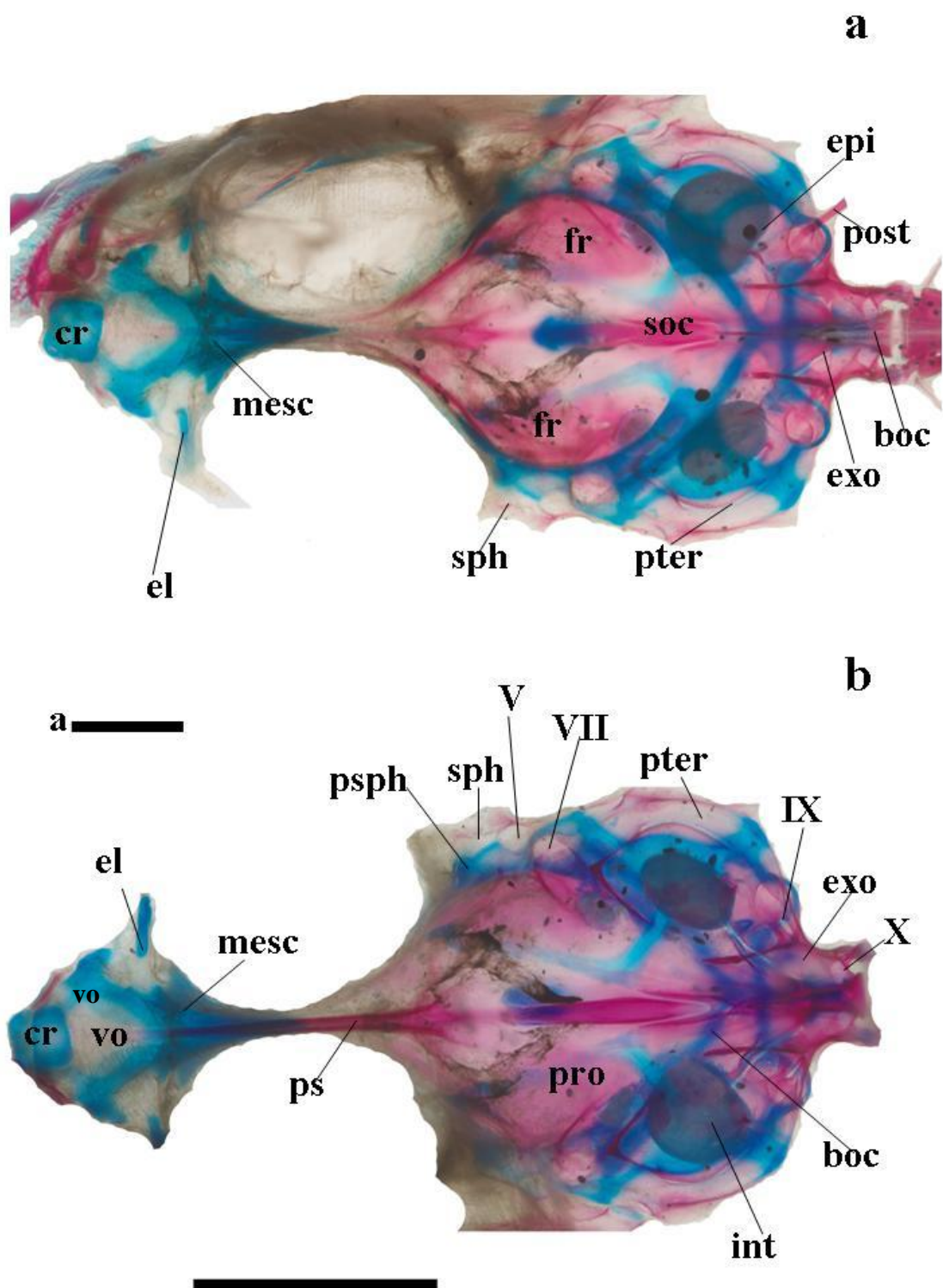


Fig. 23. Crânio de *Microphilypnus macrostoma* (MZUSP 109713) em vistas dorsal (a) e ventral (b). Lacrimal não representado. Escala: 1 mm. Fotos: Eduardo Baena.

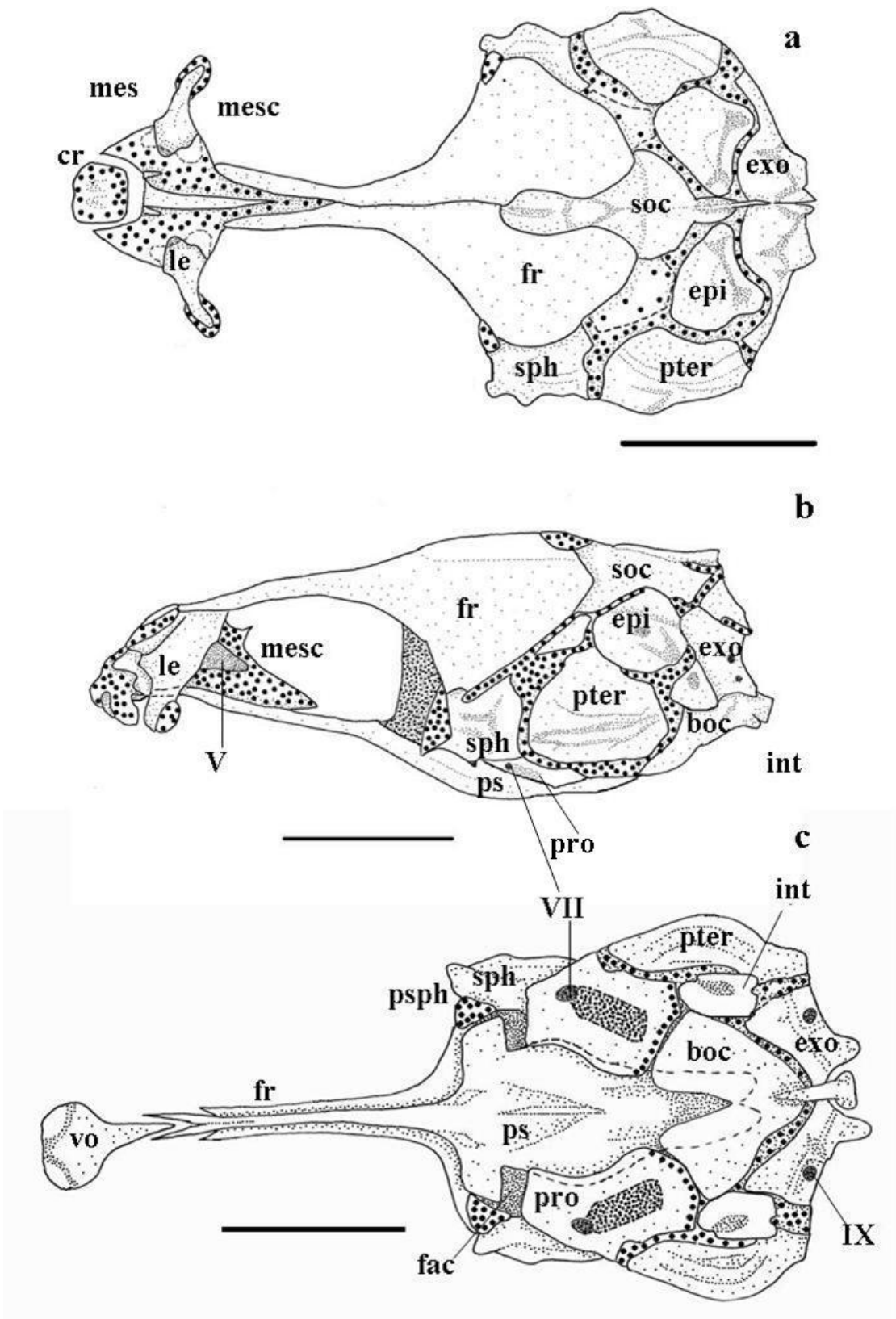


Fig. 24. Crânio de *Microphilypnus ternetzi* em vistas dorsal (a), lateral (b) e ventral (c). Lacrimal não representado; etmoides laterais não representados na figura (c). Escalas: 1 mm.

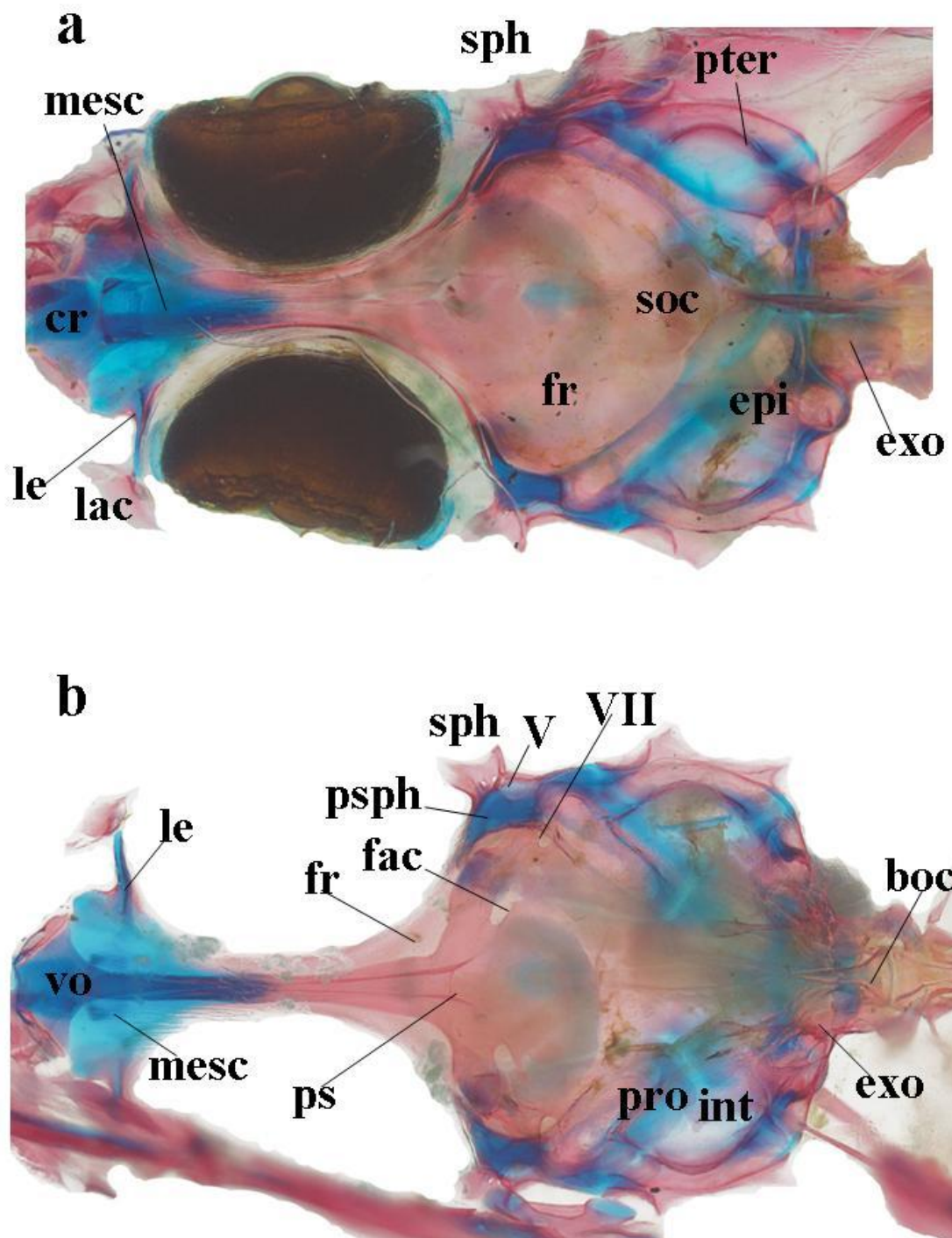


Fig. 25. Crânio de *Microphilypnus* sp. 1 (MZUSP 23734) em vistas dorsal (a) e ventral (b). Escala: 1 mm. Fotos: Eduardo Baena.

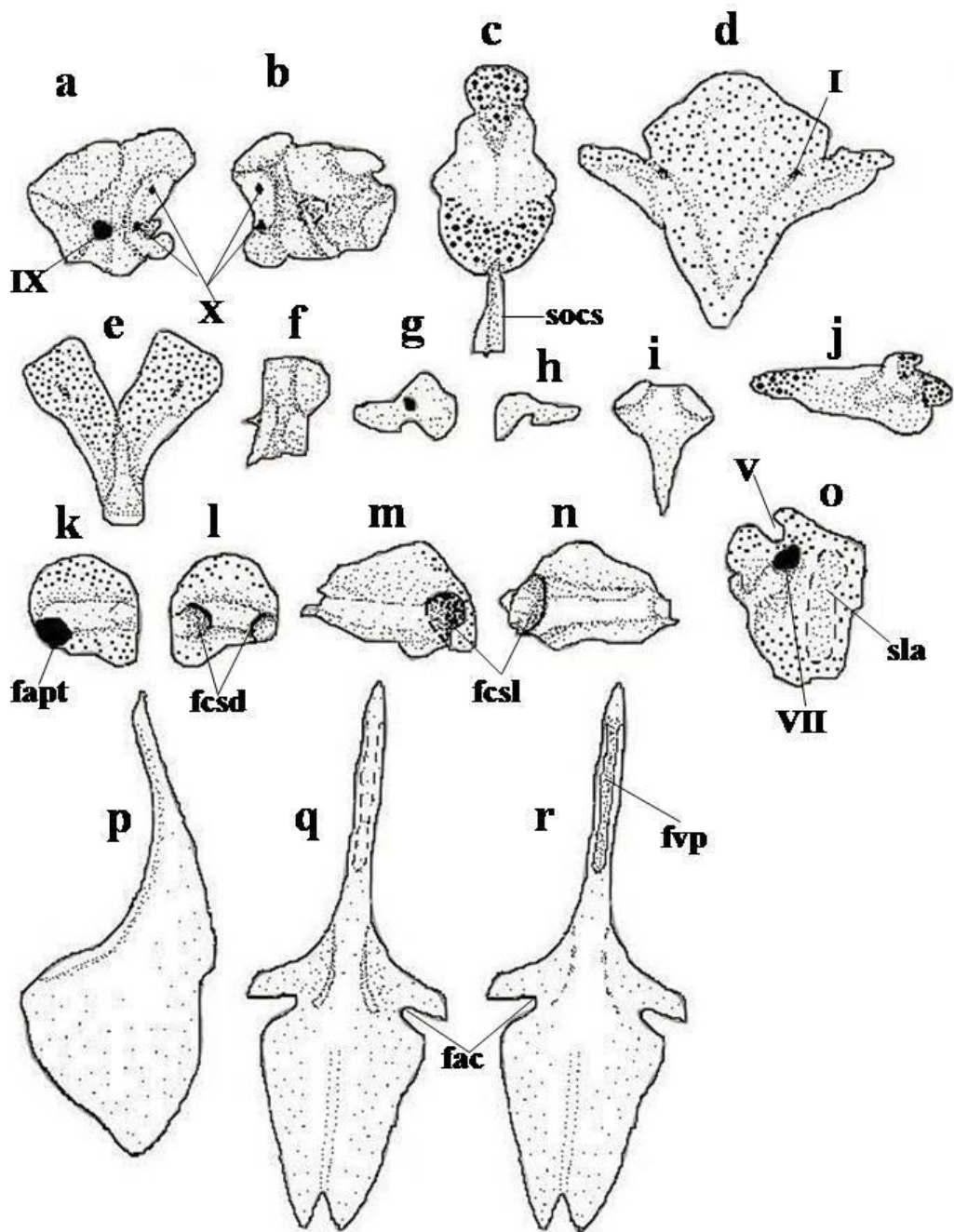


Fig. 26. Elementos desarticulados do crânio de *Microphilypnus acangarquara*. a) exoccipital direito em vista dorsal; b) exoccipital direito em vista ventral; c) supraoccipital em vista dorsal; d) mesetmoide em vista ventral; e) basioccipital em vista ventral; f) esfenótico em vista lateral; g) lacrimal esquerdo em vista lateral; h) intercalar direito em vista ventral; i) vômer em vista ventral; j) etmoide lateral esquerdo em vista lateral; k) epiótico esquerdo em vista dorsal; l) epiótico esquerdo em vista ventral; m) pterótico direito em vista externa; n) pterótico direito em vista interna; o) proótico esquerdo em vista ventral; p) frontal esquerdo em vista dorsal; q) Parasfenoide em vista ventral; r) Parasfenoide em vista dorsal. Escala: 1 mm.

2.4.4. Elementos da maxila superior (Fig. 27).

Pré-maxilar triangular, com processo ascendente em posição anterior, curto, ligeiramente antrorso, conectado à cartilagem rostral; processo articular abaulado, elevado, geralmente embutido ao processo ascendente, separado deste processo em *M. macrostoma*; processo maxilar pouco desenvolvido, e de margem dorsal truncada (*M. macrostoma*) ou abaulada; pré-maxilar com 2-3 séries de dentes cônicos, aproximadamente homogêneos em tamanho. Maxilar edêntulo, em forma de bastão, laminar na porção posterior, levemente curvo na porção anterior; duas apófises na extremidade anterior da maxila, uma dorsal, pequena, abaulada em *M. acangaquara* (Fig. 27b), maior, mais pontuda nas demais espécies (Fig. 27d) que conecta o maxilar ao mesetmoide, e outra lateral, diminuta, que liga esse osso ao processo anterior do palatino; fossa em forma de soquete entre as apófises do maxilar, delimitando uma junta que acomoda o processo anterior do pré-maxilar.

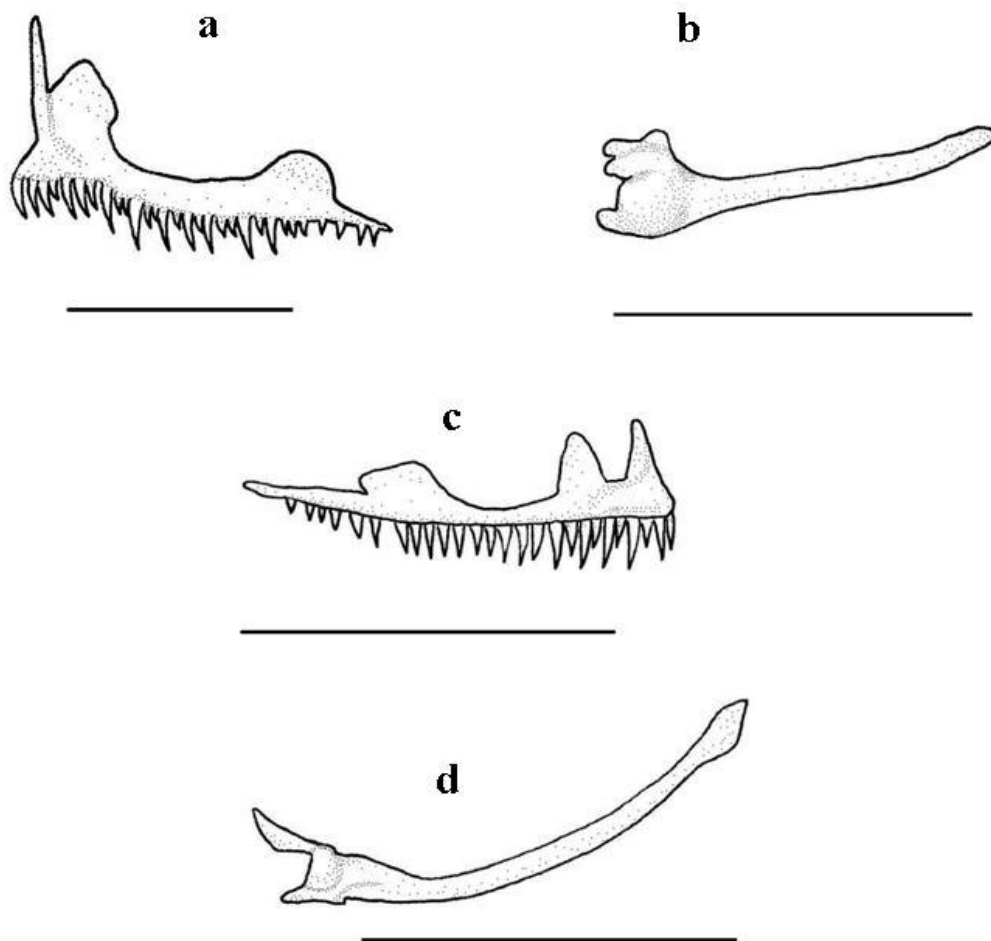


Fig. 27. a) Pré-maxilar de *Microphilypnus acangaquara*, b) maxilar de *M. acangaquara*, c) pré-maxilar de *M. macrostoma*, d) maxilar de *M. macrostoma*. Escalas: 1 mm.

2.4.5. Suspensório (Fig. 28).

Opérculo grande, aproximadamente triangular, côncavo ao longo da margem ventral em contato com o subopérculo, com crista longitudinal medial baixa. Subopérculo grande, aproximadamente elíptico, com concavidade pronunciada na região anterior dorsal em contato com o opérculo, um pequeno espinho ascendente na margem anteroventral. Pré-opérculo longo, curvo, em forma de clava, canal na margem

posterior do pré-opérculo restrito à porção vertical. Interopérculo comprido, laminar, abaixo do pré-opérculo, conectado ao articular por um ligamento.

Hiomandibular grande, truncado, com formato aproximado de “T”, apófises desenvolvidas, cartilaginosas em contato com esfenótico, pterótico e opérculo; forame de passagem do nervo VII abaixo da base das apófises de contato ao esfenótico, formando um canal em *M. ternetzi*. Inter-hial diminuto, em forma de ampulheta, com ossificação pericondral incipiente, conectando o hiomandibular ao cerato-hial posterior. Metapterigoide em forma de clava, sobre o simplético, sua porção posterior sob o hiomandibular e sua porção anterior com uma sutura sincondral em contato com a margem posterior do quadrado. Simplético situado abaixo do metapterigoide, com ossificação pericondral incompleta, em forma de bastão, mais dilatado na porção posterior, processo opercular pequeno (*Microphilypnus* sp. 1, Fig. 28b) ou ausente; simplético conectado posteriormente ao hiomandibular por junta sincondral e anteriormente ao quadrado, em uma fossa na margem posterior desse osso.

Quadrado trifurcado, com processo posterior muito comprido, estreito, margem dorsal não ossificada; côndilo do quadrado pequeno e em contato com sinartrose em forma de soquete na margem dorsal do anguloarticular. Anguloarticular aproximadamente triangular, com um espinho antrorso na margem ventral (obtusos em *Microphilypnus* sp. 1). Retroarticular em forma de ampulheta, abaixo da junta do anguloarticular, não ossificado em *M. acangaquara* e *M. macrostoma*, ossificado em *M. ternetzi* e *Microphilypnus* sp. 1. Dentário à frente do angular, em forma de bastão (mais robusto em *Microphilypnus* sp. 1), com fossa onde se acomoda a porção anterior do anguloarticular; processo coronoide, na porção posterodorsal do dentário, baixo, de margem dorsal truncada (mais alto em *M. ternetzi*). Cartilagem de Meckel ao longo da

mandíbula, desde a região abaixo da articulação articular-quadrado até quase a ponta do dentário. Dentário com 2-3 séries de dentes cônicos

Ectopterigoide alongado, afilado anteriormente, arredondado posteriormente, conectado anteriormente ao palatino por sinostose ampla, inclinada, plana, e ligado posteriormente, ou avançando um pouco, na borda anterior do quadrado. Palatino composto: autopalatino em forma de bastão, não ossificado ou parcialmente ossificado, dermopalatino ossificado, porção posterior do dermopalatino de formato triangular, formando a sinostose com o ectopterigoide, processo anterior do palatino arredondado, articulado ao processo ventral do maxilar; processo ascendente do palatino, que se articula ao mesetmoide, ausente. Ossos do suspensório (com exceção do dentário) sem dentes.

2.4.6. Arcos branquiais (Fig. 29).

Basi-hial achatado dorsoventralmente, aproximadamente triangular em vista dorsal, com margem anterior truncada, não ossificada. Basibranquial 1 pequeno, arredondado ou oval, não ossificado, basibranquial 2 maior que basibranquial 1, em forma de ampulheta, não ossificado em *M. acangaquara* e *Microphilypnus* sp. 1, parcialmente ossificado em *M. macrostoma* e *M. ternetzi*; basibranquial 3 em forma de bastão ou de ampulheta, muito maior que o basibranquial 2, parcialmente ossificado em *M. acangaquara*, muito comprido e quase totalmente ossificado em *M. macrostoma* e *M. ternetzi*, mais

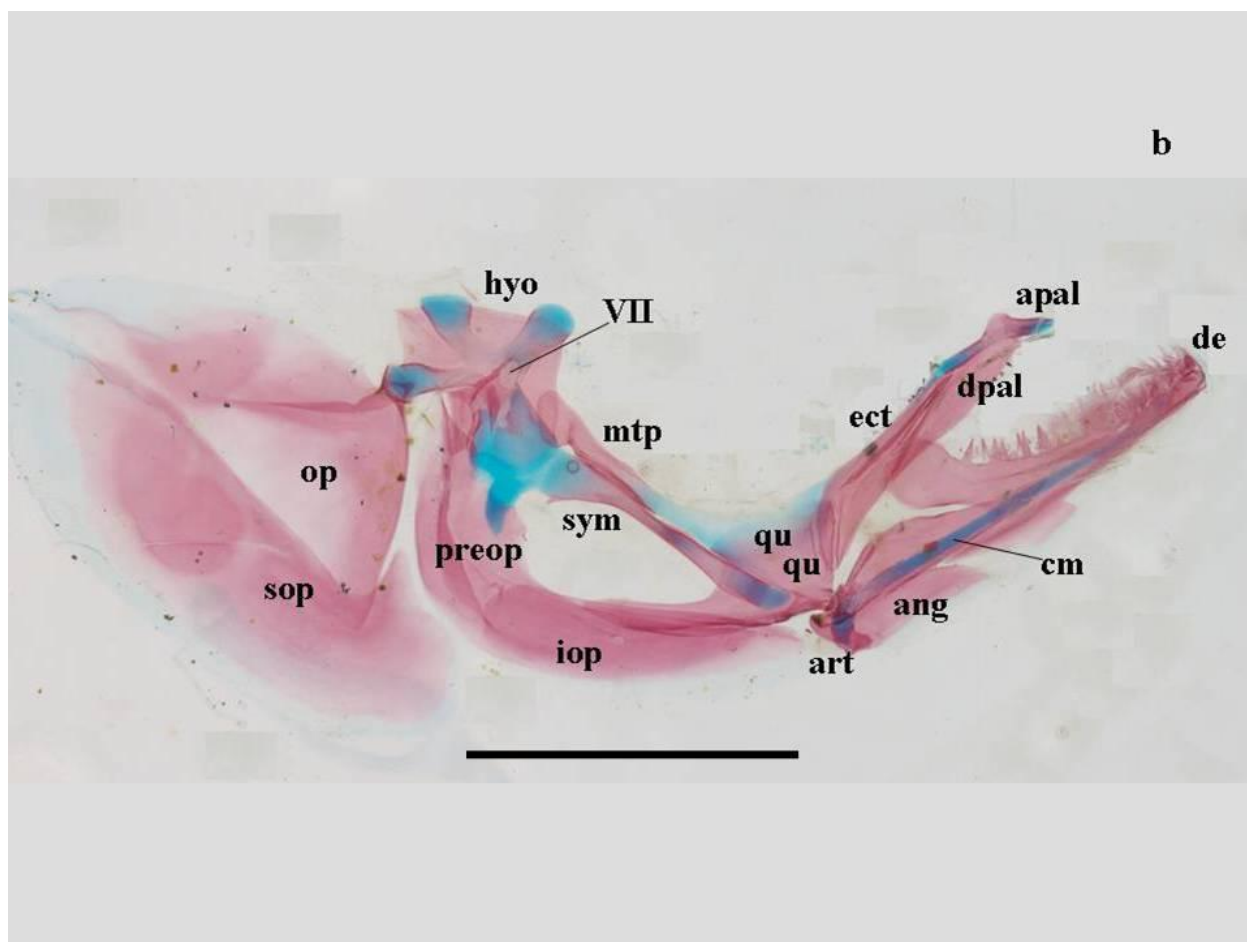
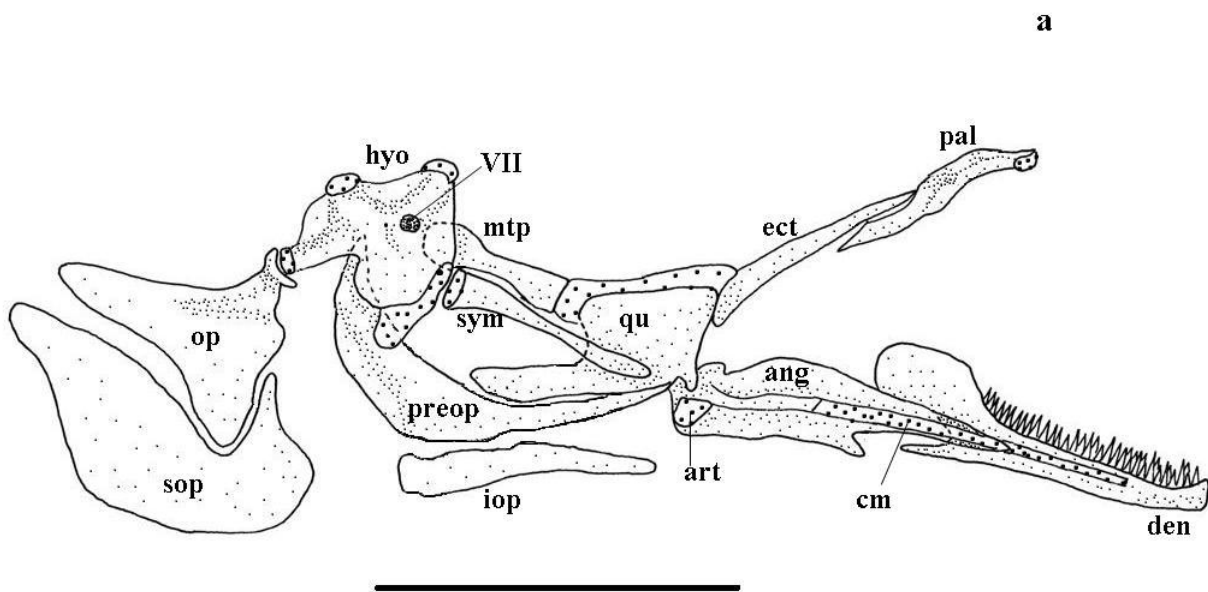


Fig. 28. a) Suspensório de *Microphilypnus macrostoma*; escala: 1 mm; b) suspensório de *Microphilypnus* sp. 1. Escalas: 1 mm. Fotografia: Eduardo Baena.

curto e pouco ossificado em *Microphilypnus* sp. 1. Basibrânquial 4 arredondado, cartilaginoso. Três hipobrânquiais; hipobrânquiais 1, 2 curtos, com ossificação pericondral incipiente em *M. macrostoma* e *M. ternetzi*, quase não ossificados em *M. acangaquara* e *Microphilypnus* sp. 1; hipobrânquial 3 em formato de campânula, com côndilo anterior pequeno, não ossificado. Cinco ceratobrânquiais grandes, em forma de bastão, com ossificação pericondral parcial (mais ossificados em *M. macrostoma* e *M. ternetzi*), primeiro com 6-10 rastros curtos, segundo e terceiro com 3-5 tubérculos espinhosos; ceratobrânquial 5 com placa dentária triangular, comprida, com três séries de dentes cônicos; placas dentárias ventrais dos arcos brânquiais separadas.

Quatro epibrânquiais, parcialmente ossificados em *M. macrostoma* e *M. ternetzi*, quase não ossificados em *M. acangaquara* e *Microphilypnus* sp. 1; epibrânquial 1 em forma de forquilha, cartilagem faringobrânquial entre o ramo do epibrânquial 1 e o faringobrânquial 2, epibrânquial 2 em forma de bastão, com processo pequeno em *M. macrostoma* e *Microphilypnus* sp. 1; epibrânquial 3 curto, robusto, em forma de bastão, com apófise diminuta em *M. macrostoma* e *Microphilypnus* sp. 1; epibrânquial 4 robusto, em forma de bastão, com apófise pequena em *M. macrostoma*.

Faringobrânquiais não ossificados, primeiro elemento ausente; faringobrânquial 2 em forma de cunha, com duas projeções, uma delas em contato com a cartilagem interarcual, faringobrânquial 3 alongado, faringobrânquial 4 pequeno, oval. Três placas dentárias dorsais pequenas, uma em cada faringobrânquial, com 2-3 séries longitudinais de dentes cônicos; 1ª placa diminuta (minúscula em *M. macrostoma*), oval; 2ª-3ª placas ovais, de tamanho similar, em *M. acangaquara* e *M. ternetzi*, última placa dentária dorsal menor em *M. macrostoma* e *Microphilypnus* sp. 1). Uroial em posição ventral na

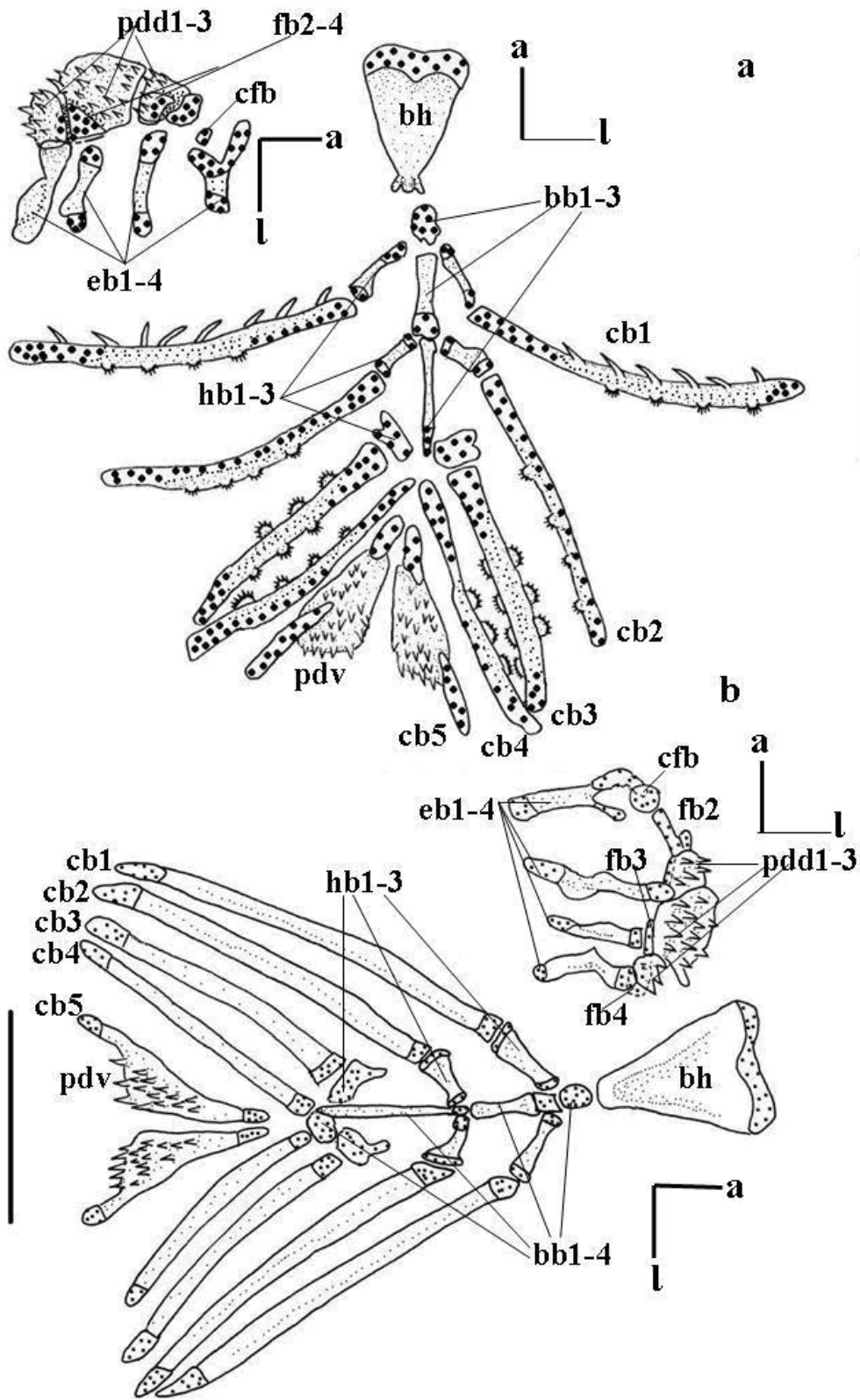


Fig. 29. a) arcos branquiais de *Microphilypnus acangaquara*, b) arcos branquiais de *M. macrostoma*. Arcos branquiais em vista dorsal e placas dentíferas superiores em vista ventral. Escalas: 1 mm.

brânquia, em forma de quilha; extremidade posterior do uroial côncava, com dois espinhos, um voltado para cima e para trás, outro voltado para trás.

2.4.7. Aparelho hioide (Fig. 30).

Hipoial ventral pequeno, em forma de gota, formando a borda anterior do aparelho hioide, não ossificado em *M. acangaquara*, calcificado nos demais representantes do gênero; borda posterior do hipoial ventral com espinho pequeno na maioria das espécies, porém maior em *M. ternetzi*. Hipoial dorsal curto, robusto, em forma de clava, mais largo anteriormente, com ossificação endocondral parcial, acomodado em calha na margem anterodorsal do ceratoial anterior. Ceratoial anterior em formato de bastão na porção anterior, retangular na porção posterior. Ceratoial posterior triangular; suturas entre ceratoiais do tipo sincondral plana. Seis raios branquiostégios laminares, dois primeiros finos, inseridos sob a porção anterior do ceratoial anterior, raios branquiostégios 3-5 mais robustos, na porção posterior do ceratoial anterior, último raio branquiostégio, inserido no ceratoial posterior, pouco dilatado em *M. macrostoma*, mais amplo nas demais espécies.

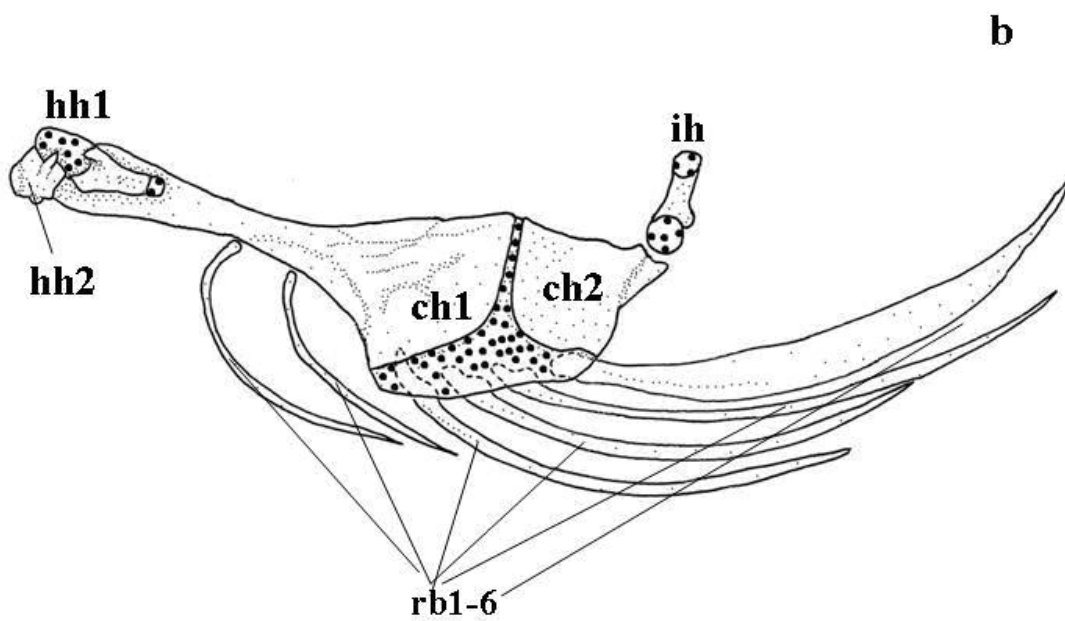
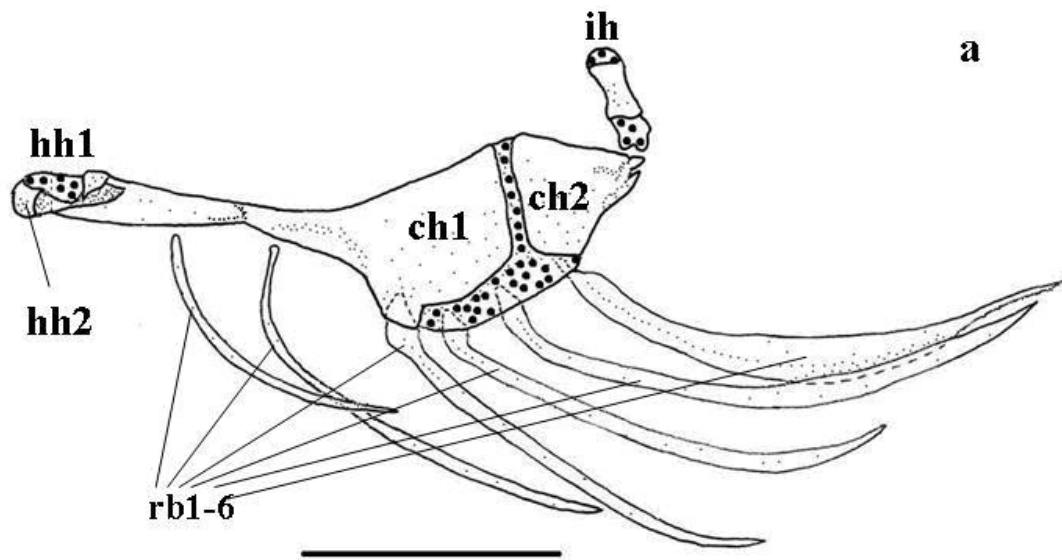


Fig. 30. a) aparelho hioide em vista lateral de *Microphilypnus macrostoma*, b) aparelho hioide de *Microphilypnus ternetzi*. Escalas: 1 mm.

2.4.8. Nadadeira peitoral (Fig. 31a, b).

Pós-temporal laminar ossificado, fino, com canal longitudinal, dois processos finos, ossificados, superior longo, com sinostose entre tal processo e o epiótico, inferior curto, conectado por ligamento ao intercalar. Supracleitro ossificado, longo, laminar. Cleitro ossificado, em forma de bumerangue, com dois processos ascendentes na porção superior que delimitam o forame de passagem do *ligamentum primordiale*, anterior fino posterior mais largo, em contato com radial proximal 1, aproximadamente de mesma altura (posterior mais baixo em *M. macrostoma*); processo ventral de articulação com cartilagem pré-pélvica pequeno, de ponta obtusa. Escápula em forma de cunha em *M. macrostoma*, quadrada nas demais espécies, não ossificada em *Microphilypnus* sp. 1, ossificada no restante das espécies; forame de passagem dos nervos espinhais I-III vazado em *M. macrostoma*, arredondado nas demais espécies. Coracoide à frente e abaixo do processo ventral do cleitro, triangular (mais abaulado em *M. macrostoma*), parcialmente ossificado nos adultos, com espinho ventral curto. Área ampla de cartilagem entre escápula e coracoide. Quatro radiais proximais; radial 1 quadrado em *M. ternetzi* e *Microphilypnus* sp.1, triangular nas demais espécies; demais radiais retangulares, com ossificação endocondral parcial. Radiais distais pequenos, esféricos, não ossificados, 9-14 elementos, associados aos raios, com exceção do primeiro e do último. Raios da peitoral com no máximo duas ramificações.

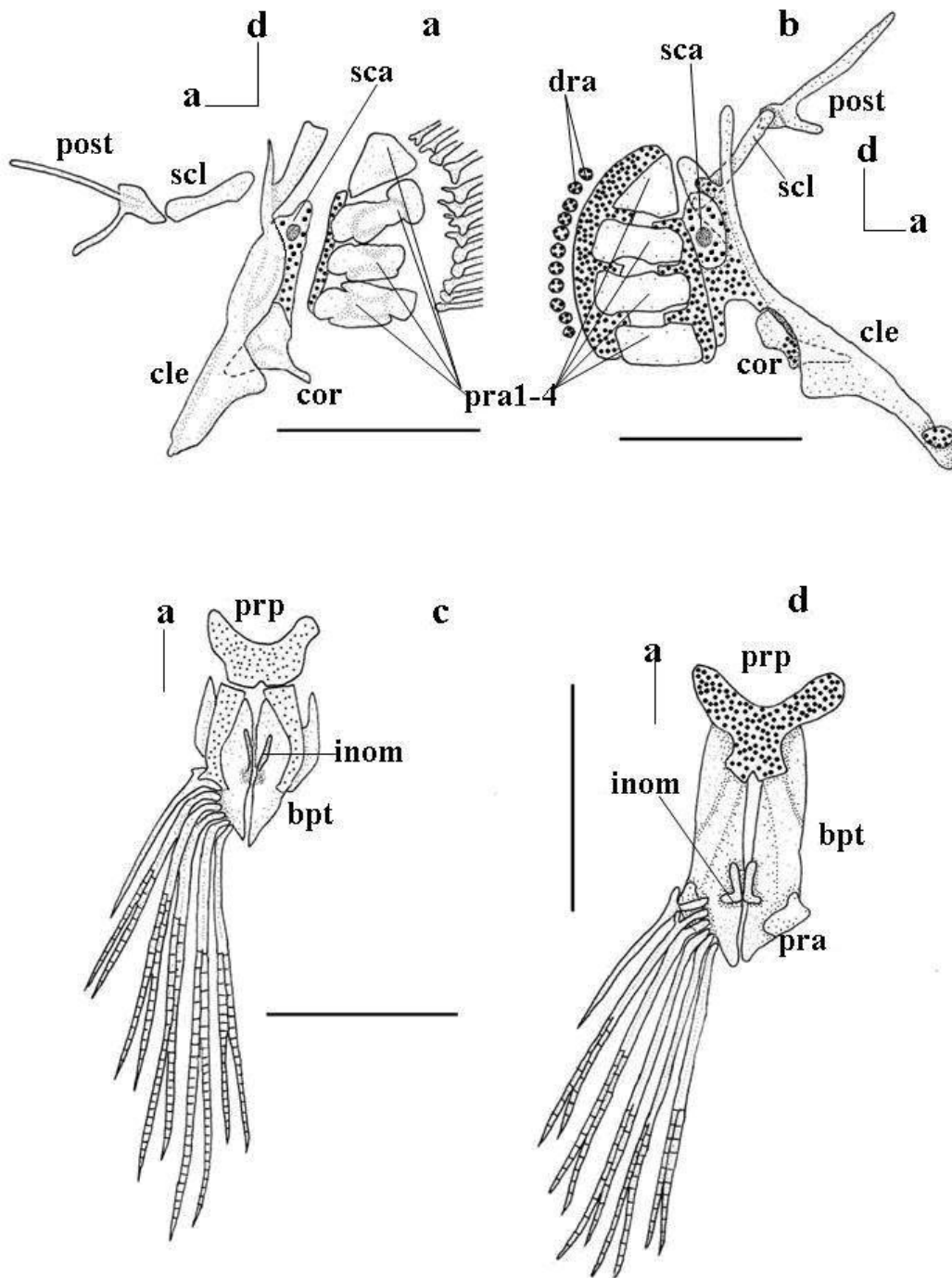


Fig. 31. a) nadadeira peitoral em vista lateral da face interna de *Microphilypnus acangaquara* e b) *M. macrostoma*. c) nadadeira pélvica em vista ventral de *M. acangaquara* e d) *M. macrostoma*. Escalas: 1 mm

2.4.9. Nadadeira pélvica (Fig. 31c, d).

Basipterígio com ossificação endocondral parcial, processos mediais (inominados) ossificados, alongados, finos, formando uma bifurcação medial na margem ventral; bordas laterais do basipterígio elevadas, formando um espinho antrorso de cada lado. Cartilagem pélvica intercleitral grande, em forma de borboleta, fortemente bifurcada anteriormente; raios da pélvica ligados ao basipterígio por radial oval, grande, cartilaginoso. Um raio não segmentado e cinco raios segmentados, de ponta bifurcada.

2.4.10. Coluna vertebral (Fig. 32 a,b).

Vértebras 12+14-15=26-27 em *M. acangaquara* e *Microphilypnus* sp. 1, 12+14=26 em *M. macrostoma*, 12-13+15-17=27-29 em *M. ternetzi*. Fórmula de pterigióforos da primeira dorsal 3(12210) em *M. macrostoma* (Fig. 32a); 3(22110) em *M. acangaquara*, *M. ternetzi* (parte) e *Microphilypnus* sp. 1 (Fig. 32b), 3(21210) em *M. ternetzi* (parte); primeiros pterigióforos da segunda dorsal em disposição de um elemento por espaço interneural (disposição “Eleotridae” de Murdy & Shibukawa, 2001); fórmula dos pterigióforos nesta nadadeira 111220 ou 1112120 em *M. macrostoma*, 1112210, 1112120 ou 11112110 em *M. acangaquara*, 11112110, 11121110, 111111110 ou 111211110 em *M. ternetzi*, 1121110, 1112120 ou 11112110 em *Microphilypnus* sp. 1. Vértebras ossificadas, pré-caudais mais robustas, prézigapófises em vértebras pré-caudais diminutas, 8-9 costelas finas e compridas, pouco ossificadas em *M. macrostoma* (Fig. 31b), 6-8 epineurais finos, o terceiro em diante em posição pleural, não visíveis em *M. macrostoma*; espinhos neurais e hemais finos, compridos, não totalmente ossificados em *M. macrostoma*. Cinco primeiros

pterigióforos da primeira dorsal curtos, robustos, em forma de cunha, estreitos, em forma de bastão em *M. macrostoma* e *M. ternetzi*, último pterigióforo da primeira dorsal mais curto, estreito. Pterigióforos da segunda dorsal mais compridos, em forma de bastão, parcialmente ossificados em *M. ternetzi* e *Microphilypnus* sp. 1, pouco ossificados em *M. acangaquara* e *M. macrostoma*. Dois primeiros pterigióforos da segunda dorsal conectados diretamente aos radiais distais, radiais mediais ausentes; demais pterigióforos conectados aos radiais mediais.

2.4.11. Nadadeira caudal (Fig. 32 c,d).

Nadadeira caudal composta de dois centros pré-urais e um uróstilo. Primeiro centro pré-ural com espinho neural curto, em forma de cunha, arco hemal do primeiro centro pré-ural alongado, em forma de bastão, parcialmente ossificado (totalmente ossificado em *M. acangaquara* e *M. ternetzi*); segundo centro pré-ural idêntico aos centros caudais. Dois epurais não ossificados em *M. macrostoma*, mesmo em adultos, parcialmente ossificados nos indivíduos adultos demais espécies; primeiro deles pequeno, em forma de cunha (com concavidade dorsal em *M. macrostoma*; Fig. 32c), segundo em forma de coluna, deslocado posteriormente, ossificado; cartilagens procorrentes dorsal e ventral desenvolvidas, com 5-6 raios procorrentes em e *M. macrostoma* e *Microphilypnus* sp. 1 (Fig. 32d) e 9-10 raios procorrentes em *M. acangaquara* e *M. ternetzi*, e cinco hipurais. Parhipural muito estreito, em forma de bastão, cartilaginoso em *M. macrostoma*, parcialmente ossificado nas demais espécies; hipurais 1-2 formando uma placa grande laminar, parcialmente ossificada, hipurais 3-4 de formato similar, hipural 5 estreito, em forma de cunha, não ossificado em *M. macrostoma* e *Microphilypnus* sp. 1, parcialmente ossificado em *M. acangaquara* e *M.*

ternetzi. Uroneural ausente. Nadadeira caudal com i.10-11.i raios, os mais desenvolvidos com duas ramificações na ponta.

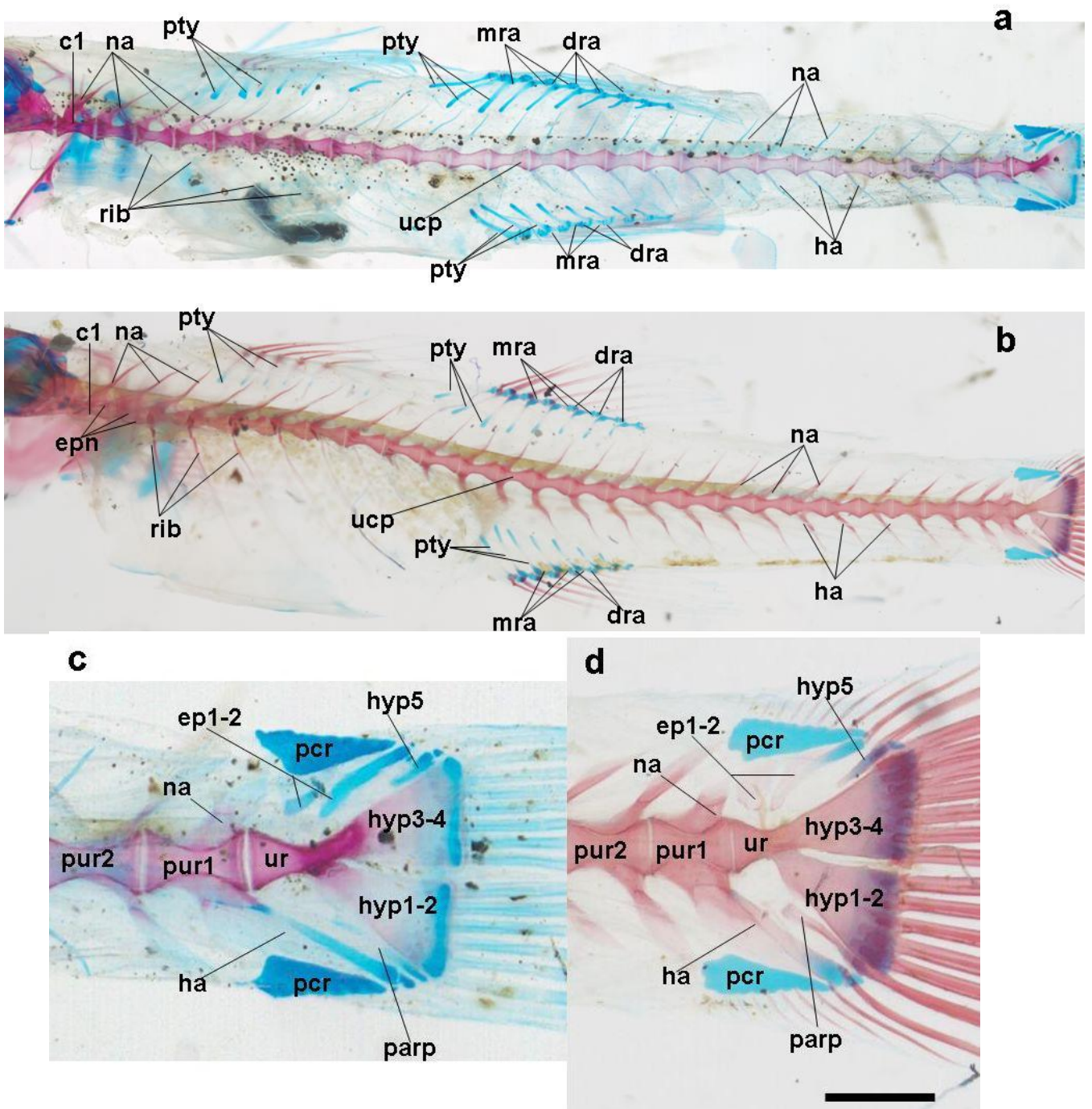


Fig. 32. a) esqueleto axial de *Microphilypnus macrostoma*, b) esqueleto axial de *Microphilypnus* sp. 1, c) nadadeira caudal de *Microphilypnus macrostoma*, d) nadadeira caudal de *Microphilypnus* sp. 1. Escalas: 1 mm. Fotos: Eduardo Baena.

2.4.12. Informações sobre o esqueleto dos exemplares jovens.

Quatro dos menores indivíduos examinados de *Microphilypnus*, com 9,2-10,8 mm de comprimento padrão, apresentam esqueleto semelhante ao observado em

espécimes adultos. Nestes exemplares, a maioria dos ossos dérmicos do crânio, como supraoccipital, Parasfenoide, e maxilar (Fig. 33a,b), estão ossificados praticamente como nos espécimes adultos, e os frontais e pré-maxilares já estão ossificados, embora apenas parcialmente. Por sua vez, os elementos do condrocrânio têm graus de ossificação variável nesses exemplares: mesetmoide, pteróticos, proóticos, basioccipital e exoccipitais estão parcial ou totalmente ossificados, mas não os etmóides laterais (Fig. 32a). Os intercalares já estão ossificados nesses espécimes diminutos (Fig. 33b).

Também com base nesses exemplares examinados de tamanho menor, nota-se que o suspensório já tem conformação semelhante (porém não idêntica) a do adulto em exemplares de 9-10 mm de comprimento padrão; elementos como quadrado, angular, ectopterigoide, metapterigoide, hiomandibular e dentário já estão parcialmente ossificados; o pré-opérculo, por outro lado, não é visível nos espécimes em questão, e o opérculo e subopérculo estão pouco ossificados. Os arcos branquiais são pouco menos ossificados que nos indivíduos maiores, em particular os hipobranquiais; já o aparelho hióide encontra-se da seguinte forma: hipoiais não ossificados, cerato-hial anterior ossificado e cerato-hial posterior não ossificado (Fig. 34c).

Uma inspeção na cintura peitoral dos menores indivíduos de *Microphilypnus* cotejados neste estudo evidencia que, enquanto o cleitro está ossificado como no exemplar adulto, elementos como escápula e coracoide ainda estão formados por cartilagem; pós-temporal e supracleitro não foram visíveis nesses espécimes (Fig. 34e).

O esqueleto axial dos espécimes de tamanho menor, em sua porção anterior, é basicamente o que observamos em exemplares adultos, com as seguintes diferenças: 1) os pterigióforos dos raios são menos ossificados, 2) existem áreas de cartilagem nos centros urais 1-2 e no centro pré-ural 1, e 3) os epurais têm ossificação muito incipiente (Fig. 34d).

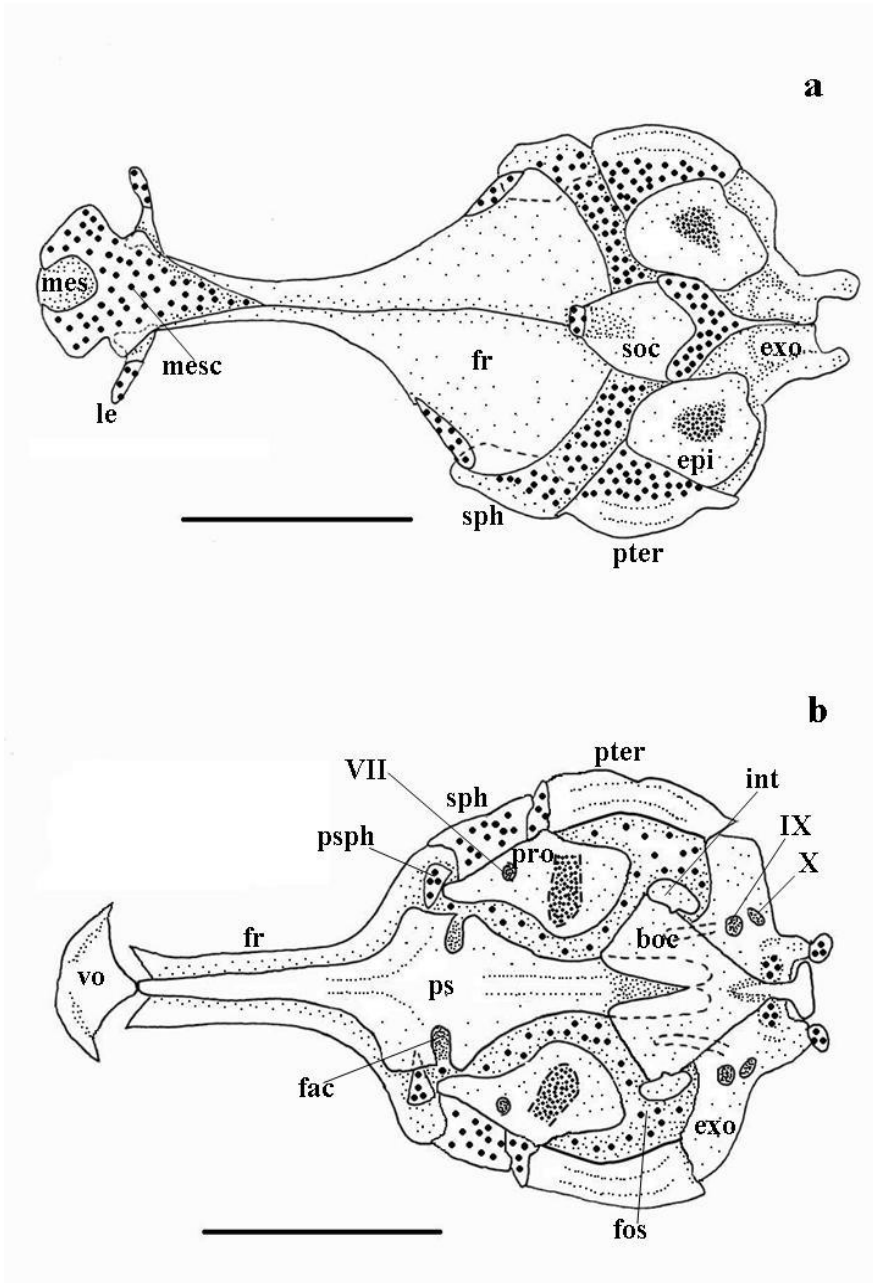


Fig. 33. Vista dorsal a) e vista ventral b) do crânio de exemplar jovem (9,3 mm) de *Microphilypnus ternetzi*. Etmoide lateral não representado em b). Escalas: 1 mm.

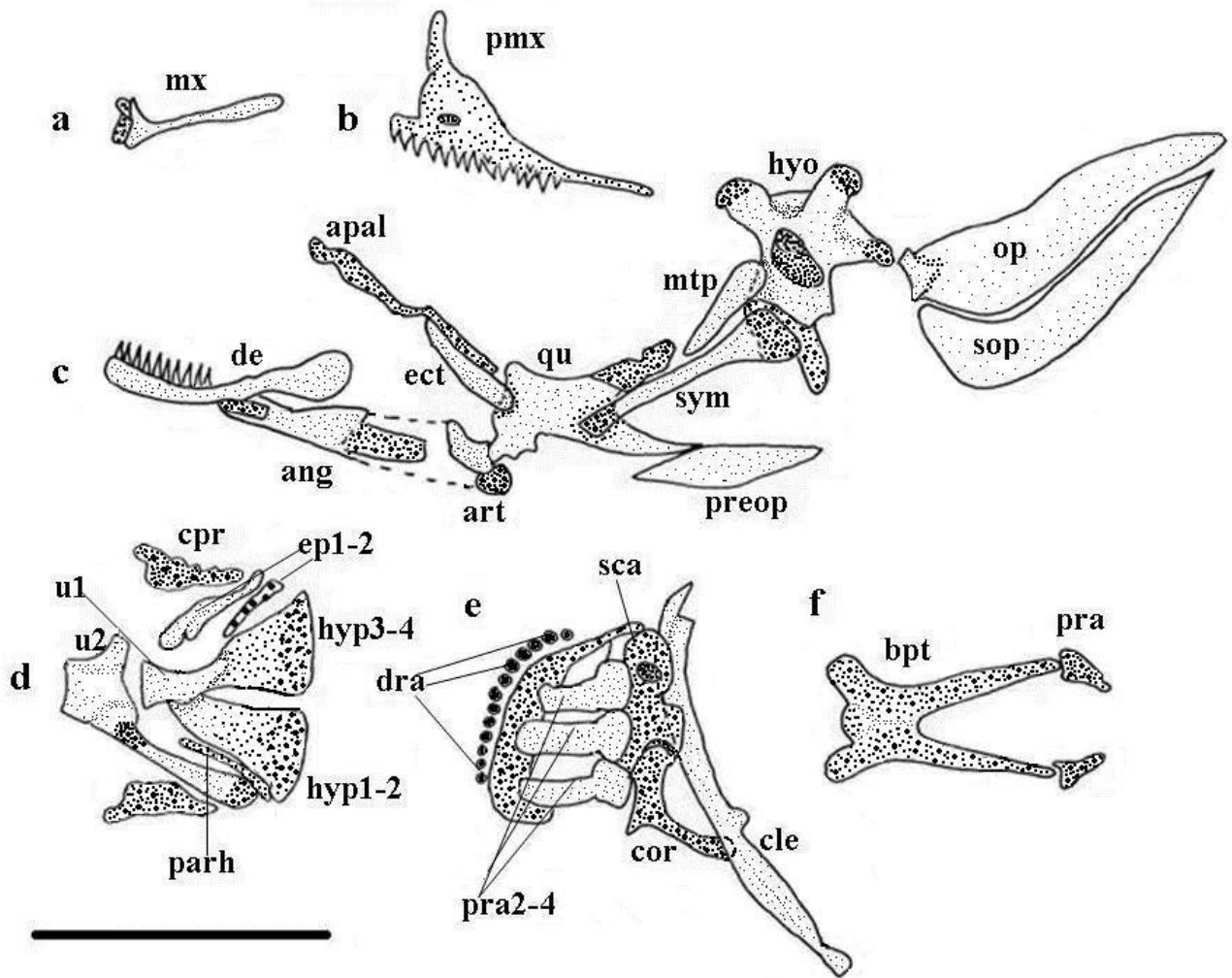


Fig. 34. Exemplar jovem (9,3 mm) de *Microphilypnus ternetzi*. a) maxilar, vista lateral; b) pré-maxilar, vista lateral; c) suspensório, vista lateral; d) nadadeira caudal, vista lateral; e) nadadeira peitoral, vista lateral da face interna; e) nadadeira pélvica, vista ventral. Escala: 1 mm.

2.5. Discussão

2.5.1. Comentários sobre miniaturização em Gobioidi.

O processo de miniaturização é definido como a evolução de uma linhagem com corpo extremamente pequeno (Hanken & Wake, 1993). Embora tal definição pareça precisa e informativa, existem alguns problemas no que diz respeito à sua aplicação no

estudo dos organismos, uma vez que a história evolutiva de uma linhagem dificilmente poderá ser resgatada – e sim apenas inferida com base nas informações disponíveis na natureza e ancorada em modelos teóricos. Como a absoluta maioria das espécies de seres vivos descritas não é bem conhecida em termos de relações de parentesco, adaptações morfológicas e seus ancestrais fósseis, a atribuição de determinado organismo como miniatura raramente se faz da forma preconizada por Hanken & Wake.

Os critérios mais tradicionais para se considerar espécies animais como miniaturas são arbitrários e baseados, sobretudo, em tamanho máximo do indivíduo maduro. No caso específico dos peixes, Weitzman & Vari (1988) definiram como pré-requisito para a classificação de espécies como miniaturas o porte inferior a 26 mm de comprimento padrão. Com base nisso, estes autores incluíram em sua lista de peixes neotropicais miniaturas as três espécies nominais atribuídas na época a *Microphilypnus*. Outras espécies de Gobioidae foram assinaladas por outros autores como espécies ou grupos miniaturas, dentre eles: *Paedogobius* (Iwata *et al.*, 2001), *Trimmatom* (família Gobiidae; Winterbottom, 1989, 1990), *Schindleria* (família Schindleridae; Johnson & Brothers, 1993; Watson & Walker, 2004), e membros das famílias Kraemeridae, Microdesmidae (Thacker, 2000, 2003) e Xenisthmidae (Springer, 1987, 1988).

Embora critérios de qualificação de espécies miniaturas como os apresentados em Weitzman & Vari (1988) sejam úteis para o pronto reconhecimento dessas linhagens minúsculas – e utilizados até hoje - existem algumas limitações para sua aplicação. A mera indicação de uma espécie miniatura e seu respectivo tamanho máximo, é evidente, não fornece informações sobre as modificações morfológicas (padrões) implicadas no processo de miniaturização na linhagem à qual a espécie em questão pertence. Além disso, em estudos mais detalhados de anatomia tem sido revelado que algumas espécies de peixes de tamanho superior a 26 mm de comprimento possuem características

tipicamente miniaturas, sugerindo que os critérios de tamanho máximo na maturação talvez não sejam muito adequados para a identificação de espécies miniaturas.

A descrição dos processos evolutivos que promovem a evolução de formas miniaturas foi modificada e refinada nas últimas décadas, ainda que os termos empregados para categorizar tais processos tenham sido cunhados há bastante tempo (*progênese*, *neotenia* etc.). A primeira classificação mais compreensível desses processos foi feita por Gould, em 1977, no livro *Ontogeny and Phylogeny* (ver também Alberch *et al.*, 1979; McKinney & McNamara, 1991). Este autor reconhece os seguintes processos como os responsáveis pela miniaturização: 1) *neotenia*, quando a taxa de crescimento da linhagem miniatura é menor que a taxa do grupo ancestral, 2) *progênese*, quando a taxa de crescimento somático da linhagem não muda em relação ao ancestral, mas a maturação sexual ocorre mais cedo (aceleração da maturação) do que na linhagem ancestral.

Fazer uma classificação mais compreensível e uniforme dos padrões de miniaturização (e dos processos subjacentes) já foi uma contribuição extremamente importante desta obra de Gould, porém, talvez o aspecto mais significativo deste trabalho tenha sido discutir o significado evolutivo de heterocronia, em particular da miniaturização. De acordo com os exemplos fornecidos pelo autor, formas progenéticas são comuns em ambientes instáveis, ou com recursos de distribuição muito restrita ou ocasional, e em resposta a pressões seletivas para maturação rápida, ou tamanhos diminutos. Por exemplo, uma espécie de inseto que ponha seus ovos em cogumelos que surgem apenas uma vez ao ano sofreria pressão seletiva para se tornar sexualmente maduro em um ano ou menos, e assim ser capaz de pôr seus ovos quando seu alimento (os cogumelos) está florescendo. Por conta disso, é comum ver entre espécies de insetos que parasitam fungos formas miniaturas, que atingem a maturidade sexual mais cedo do

que seus parentes mais próximos não parasitas (ver também Gould, 1977, p. 306). Já espécies que evoluíram por neotenia parecem ser K-estrategistas (Gould *op. cit.*, p.345, tabela 8) que vivem em ambientes estáveis ou com pouca pressão de predação. Exemplos de animais neotênicos são diversas espécies de salamandras que, permanentemente ou sob determinadas condições genéticas e ambientais, mantêm as brânquias características dos jovens, mas possuem tamanhos correspondentes aos dos adultos e maturação sexual tardia.

Outros conceitos trabalhados por Gould, inclusive antes da sua obra seminal, (ver Gould, 1971) são os das espécies de *desenvolvimento truncado*, muitas vezes chamadas na literatura de *pedomórficas*, e as com *nanismo proporcional* (“proportioned dwarfs”). As formas pedomórficas seriam assemelhadas às larvas ou exemplares jovens dos ancestrais, ou das formas mais proximamente relacionadas a elas de tamanho maior, ao passo que espécies miniaturas “proporcionais” seriam réplicas, em termos de formato, dos ancestrais de tamanho normal. Gould (1977, p. 220) atribui à maioria dos casos de desenvolvimento truncado a aceleração ou o retardo da maturação. Nas espécies miniaturas truncadas, portanto, pode-se depreender que o processo envolvido na evolução delas é a progênese.

Embora, com base nas informações indicadas acima, os conceitos relacionados à miniaturização e sua evolução já estivessem relativamente claros a partir do final da década de 70, nota-se que existiu certa confusão na aplicação desses termos em trabalhos sobre peixes miniaturas. Por exemplo, Roberts, 1981, 1984 a,b, e Parenti, 1989 denominavam genericamente as espécies de peixes miniaturas que descobriam como neotênicas, sem apresentar evidências de que essas espécies tinham de fato crescimento somático mais lento; havia também o fato de que alguns dos táxons em questão eram morfologicamente similares a larvas de peixes – o que levanta a incômoda

possibilidade de que o termo neotenia estava sendo aplicado indiscriminadamente a formas que “diminuíram de tamanho” por processos distintos.

O problema é que, para a exata discriminação de neotenia e progênese, é necessário ter, além de dados sobre o tamanho, informações da taxa de crescimento e da idade (inclusive da idade de maturação), que estão indisponíveis na absoluta maioria dos peixes estudados. Ainda que seja possível estabelecer modelos de evolução heterocrônica na falta de alguns desses dados padronizando pelo estágio de desenvolvimento (quando faltam informações da idade), idade (quando faltam informações de estágio de desenvolvimento), ou mesmo por tamanho (quando não há nenhuma informação adicional; ver Gould, 1977, p. 260-261), não existe praticamente nenhuma informação biológica ou mesmo anatômica disponível em alguns peixes miniaturas, o que dificulta de forma cabal o estudo dos processos evolutivos que teriam desencadeado a miniaturização.

Com o advento das filogenias elaboradas com as metodologias da escola cladista, diversos autores reiteraram a necessidade de incorporar hipóteses de relações filogenéticas no estudo da miniaturização (ver, p.ex. Fink, 1982, 1988; Winterbottom, 1990; Buckup, 1993). A questão é que, por melhores que sejam as propostas filogenéticas, a simples polarização de um caráter ou sua inclusão em um cladograma não nos permite saber, sem lançar mão de outras informações, qual processo (se neotenia ou progênese, por exemplo) é determinante na evolução da forma miniatura que é objeto de estudo

Mais recentemente, uma série de estudos anatômicos detalhados em várias espécies de peixes minúsculos tem permitido uma compreensão mais detalhada sobre os processos de miniaturização nos vertebrados. As contribuições mais interessantes são do pesquisador alemão Ralf Britz, atualmente no Museu Britânico de História Natural

(BMNH), juntamente com vários colaboradores (e.g. Kottelat *et al.*, 2006; Rüber *et al.*, 2007; Britz & Conway, 2009). Britz e colegas verificaram que as espécies miniaturas por desenvolvimento truncado (progenéticas pedomórficas) têm modificações morfológicas brutais (com perdas e rearranjos de várias estruturas esqueléticas), e características bizarras usualmente relacionadas ao dimorfismo sexual ou a adaptações estranhas; eles afirmaram, com base nessas informações, que a progênese é uma força motriz importante na diversificação morfológica. No entanto, eu acredito que a maior importância dessas obras é que representam uma retomada dos estudos do **processo** de miniaturização em peixes, ou seja, não apenas por hipóteses gerais de relações, mas também pela investigação metódica da anatomia e da ontogenia de tais organismos.

A dúvida é se o processo de miniaturização em *Microphilypnus* seria resultado de progênese ou neotenia. Birdsong *et al.* (1988, p. 199) chamaram a atenção para o fato de que a “região do etmoide” (mesetmoide) nos membros desse gênero não é ossificada e afirmou que a miniaturização em *Microphilypnus* seria “possibly a result of progenesis”. Nota-se, entretanto, que *Microphilypnus* tem praticamente os mesmos elementos do esqueleto, em conformação razoavelmente semelhante, das espécies não miniaturas desse grupo, o que é uma evidência contrária à suposição de que os membros de *Microphilypnus* tenham desenvolvimento truncado e, com isso, sejam progenéticos, como acreditava Birdsong.

Winterbottom (1990), por outro lado, ao elaborar uma hipótese filogenética dos membros do complexo de espécies miniaturas *Trammatom nanus*, baseou-se na premissa de Funk & Brooks (1990) de que apenas as espécies progenéticas são de fato menores que seus ancestrais e considerou que as duas menores espécies do complexo têm desenvolvimento truncado. O autor considerou como evidências de desenvolvimento truncado as seguintes características do esqueleto: 1) simplético sem

projeção ventral em contato com o pré-opérculo; 2) basibrânquais 2-3 não ossificados e unidos entre si; 3) hipobranquiais 1-3 pouco ossificados; 4) sutura epiótico-supraoccipital ampla e cartilaginosa; 5) escápula não ossificada; 6) radiais proximais não ossificados; e 7) pterigióforos não ossificados na segunda nadadeira dorsal. O problema é que, nesse conjunto de sinapomorfias obtido por Winterbottom, não há descrição de nenhuma perda de elemento do esqueleto, modificação morfológica brutal ou adaptação evolutiva clara, como apontado por Britz e colaboradores. As características apresentadas acima podem ter aparecido tanto por progênese, como o autor invoca, quanto por neotenia, uma vez que elas também são observadas irrestritamente **nos estágios iniciais de todos os táxons** de Gobioidae, inclusive em *Microphilypnus*, como indicado acima (ver também Figs. 31-32). Ademais, a premissa de Funk & Brooks não está necessariamente correta porque nada impede a existência de um animal neotênico de crescimento lento, mas com a mesma idade de maturação do seu ancestral de tamanho normal e que, dessa forma, será muito menor que o ancestral.

Para Britz & Conway (2009), o único gênero de Gobiidae com representantes que teriam sofrido desenvolvimento truncado é *Schindleria* (Johnson & Brothers, 1993; Watson & Walker, 2004). Os membros desse gênero apresentam várias modificações no esqueleto caudal, e perda de vários ossos do crânio como o ectopterigoide, o metapterigoide, o subopérculo e o interopérculo. Outros possíveis candidatos são *Paedogobius kimurai*, que apresenta dimorfismo sexual nítido, com uma série de dentes caniniformes imensos nos machos (Iwata *et al.*, 2001), *Tyson belos* (Springer, 1983), que tem muitas modificações esqueléticas, como fusão do etmóide com o vômer, perda de metapterigoide, entre outras, e *Rotuma lewisi* (Springer 1988). Cabe lembrar, por sua vez, que os membros de Gobioidae perderam vários ossos, são geralmente menores e se atingem maturação sexual mais cedo que a maioria dos outros Perciformes, indicando

que esse grupo seria progenético dentro de Percomorpha (ver também Springer, 1983; Winterbottom, 1993; Britz & Conway, *op.cit.*).

A partir da comparação das informações prévias sobre o desenvolvimento ontogenético do esqueleto em *Microphilypnus* (Figs. 31-32) e dados correspondentes em *Bathygobius* (Peters, 1983), é evidente que *Microphilypnus* não tem desenvolvimento truncado, uma vez que todas as estruturas presentes no crânio de *Bathygobius* estão presentes nos membros desse gênero, com exceção do nasal. Ainda assim, apenas com as informações anatômicas apresentadas acima não é possível excluir a possibilidade de progênese em *Microphilypnus* porque, segundo Gould (1977), basta uma evidência forte de que a maturação sexual no gênero em questão ocorre mais cedo que nos demais membros de Gobioidei para que essa hipótese seja corroborada. Há, no entanto, problemas adicionais em atribuir a evolução da miniaturização em *Microphilypnus* à progênese, o que será detalhado abaixo.

Se o processo de progênese implica o adiantamento da maturação, isso significa que, em peixes (particularmente em Gobioidei), é provável que a maturação sexual venha a ocorrer ainda no estágio larval. De fato, em estudos de morfologia e biologia de alguns gobiídeos considerados como progenéticos, foi observado que eles amadurecem sexualmente com cerca de seis meses de vida (a metade da idade média de maturação das outras espécies de Gobiidae; ver Giovanotti *et al.* 2007) e geralmente são animais pelágicos, com poucas escamas no corpo e de coloração translúcida (ver Winterbottom, 1990; Miller, 1997; La Mesa, 2011). Reitero que não existem informações sobre idade e reprodução de *Microphilypnus*, mas é manifesto que as espécies desse gênero são bentônicas e não translúcidas, apresentando escamas em todo o corpo. Esses fatos são evidências contrárias à suposição de que *Microphilypnus* sofreu miniaturização por progênese.

Outro aspecto a se considerar é que, nos menores indivíduos de *Microphilypnus* examinados por mim, o esqueleto craniano é semelhante ao observado nos exemplares de *Bathygobius soporator* de tamanho correspondente, embora os elementos do crânio estejam muito menos ossificados e alguns deles, como o interopérculo, não sejam visíveis. Assim, indivíduos jovens de *Microphilypnus* estão com as estruturas esqueléticas menos ossificadas (desenvolvidas) que exemplares de *Bathygobius* de mesmo tamanho, porém nos dois gêneros os adultos são relativamente semelhantes, guardadas as proporções, em termos do número de elementos do crânio e até do grau de ossificação desses elementos. Fica a impressão, portanto, de que o desenvolvimento ontogenético do esqueleto em *Microphilypnus* (e neste caso se refere ao crescimento somático) é **mais lento** do que em *Bathygobius*, sugerindo que o processo por trás da miniaturização nos membros desse gênero seja, na verdade, neotenia.

Um problema em se assumir a ocorrência de neotenia em *Microphilypnus* é que, como foi relatado acima, esse fenômeno é geralmente associado a espécies de ambientes estáveis, com pouca pressão seletiva de predação; condições muito diferentes, portanto, das várzeas e lagoas da Amazônia onde esses peixes são encontrados, que apresentam variações do nível da água e abrigam grande diversidade de predadores.

Das cerca de 130 espécies de peixes miniaturas conhecidas até o momento, 35 são predominantes ou exclusivas de águas escuras e ácidas (bacias do Rio Negro e Orenoco). É um número pequeno à primeira vista, mas isso significa que o Rio Negro abrange a maior diversidade de peixes miniaturas na América do Sul. Se levarmos em conta as espécies secundariamente dulciaquícolas (como *Microphilypnus*, *Amazonsprattus* e *Anchoviella*), a contribuição das bacias dos rios Negro/Orenoco é maior, pois todos esses táxons miniaturas estão circunscritos às águas ácidas de tais drenagens. Collette (1962) levantou a possibilidade de que “acidic Waters of low

productivity may result in... perhaps of overall body size” (in Weitzman & Vari, 1998, p. 459), porém não há nenhum trabalho que relacione de forma clara, em peixes amazônicos, valores baixos de pH e diminuição do crescimento ou da ossificação. Sabe-se, entretanto, que as águas escuras, ácidas e oligotróficas da Amazônia representam condições muito adversas para a regulação eletrolítica e a excreção de ureia. Os mecanismos de que os peixes do rio Negro dispõem para contornar esses problemas são mal conhecidos (mas ver, p.ex., González, 1996; Randall *et al.*, 1996; Wilson, 1996), mas é de se supor que a regulação metabólica desses processos fisiológicos implicaria um alto gasto de energia e teria reflexo no crescimento. É possível imaginar que para as espécies secundariamente dulciaquícolas seja ainda mais complicado fazer o ajuste eletrolítico e a excreção do que nos peixes primariamente de água doce, mas essa questão nunca foi adequadamente avaliada.

De qualquer forma, é possível postular que o tamanho diminuto em *Microphilypnus* seria fruto de crescimento somático mais lento (neotenia), por restrição metabólica ou de desenvolvimento ao ambiente de águas ácidas, em vez de uma adaptação a alguma pressão seletiva para adiantamento da maturação sexual ou seleção para tamanho pequeno (progênese). A elucidação do processo evolutivo que eliciou a miniaturização nos membros desse gênero, todavia, não pode ser feita com os dados disponíveis no momento. São necessários estudos de ontogenia, idade de reprodução e fisiologia do grupo para que essa questão seja respondida no futuro.

CAPÍTULO 3. FILOGENIA DE *Microphilypnus* E SUAS RELAÇÕES COM OUTROS MEMBROS DE ELEOTRINAE.

3.1. Introdução

A subordem Gobioidi, que inclui *Microphilypnus*, é um dos grupos mais diversos de vertebrados, com mais de 270 gêneros e cerca de 2.200 espécies descritas (Nelson, 2006). Embora o número de famílias alocadas em Gobioidi varie de um trabalho para outro (de duas famílias, em Miller, 1973, para oito em classificações mais recentes), as mais diversas do grupo são Eleotridae, com cerca de 140 espécies e 35 gêneros, e Gobiidae, que abarca a maior parte da diversidade conhecida. Por sua vez, a delimitação dessas duas famílias foi modificada ao longo dos anos e tem sido objeto de dúvidas, como será visto adiante.

É necessário ressaltar em primeiro lugar que não será feito aqui um levantamento exaustivo do histórico de classificação dos Gobioidi, mesmo porque parte da literatura mais antiga sobre tal assunto foi cotejada e analisada por autores como Iljin (1930), Koumans (1931) e Miller (1973). A ideia do projeto é apresentar um histórico geral da classificação de tal grupo, discutindo as características empregadas por diferentes autores no reconhecimento das categorias taxonômicas de Gobioidi e debater as propostas filogenéticas de classificação mais recentes sobre o grupo, erigidas principalmente com base em metodologias cladísticas. Serão enfatizados os trabalhos em que foram incluídos integrantes da família Eleotridae (particularmente *Microphilypnus*).

O início da classificação dos membros de Gobioidi se deu com a descrição das primeiras espécies do gênero *Gobius*¹, na 13ª edição do *Systema Naturae* de Linnaeus (1738). Nesta obra, 23 táxons foram incluídos em tal gênero. Em trabalhos subsequentes, outros gêneros como *Apocryptes* Cuvier & Valenciennes, *Bostrychus* Lacépède, *Gobioides* Lacépède, *Eleotris* Bloch & Schneider, *Philypnus* Valenciennes in Cuvier & Valenciennes e *Trypauchen* Valenciennes in Cuvier & Valenciennes foram erigidos e incluídos no grupo. Desde então, o número de gêneros descritos em Gobioidi aumentou vertiginosamente. Na primeira grande obra de revisão do grupo, publicada por Theodore Gill (1858), já havia 44 gêneros conhecidos em sua “subfamília *Gobinarum*”, incluindo *Dormitator*, *Gobiomorphus*, *Mogurnda*, *Odontoeleotris*, *Ophiocara* e *Ptereleotris*, então alocados na subfamília Eleotrinae. Posteriormente, Günther (1861) acrescentou à sua família Gobiidae os gêneros *Latrunculus* e *Lentipes*; essa classificação, no entanto, incluía os eleotrídeos na família Gobiidae e era menos acurada em relação a outras de seu tempo, com a curiosidade de que o autor inseriu, além disso, representantes da família Callyonimidae junto com Gobiidae.

A primeira classificação mais abrangente de Gobioidi foi realizada por Bleeker (1874 a,b). O autor reconhece no grupo 99 gêneros, 45 dos quais erigidos por ele mesmo, sendo 15 pertencentes à sua ordem Eleotriiformes, que totalizava 25 gêneros: *Asterropteryx* Rüppell, *Belobranchus* Bleeker, *Bostrychus* Duméril, *Brachyeleotris* Bleeker, *Butis* Bleeker, *Culius* Bleeker, *Dormitator* Gill, *Eleotrioides* Bleeker, *Eleotris* Gronovius, *Gobiomorphus* Gill, *Guavina* Bleeker, *Gymneleotris* Bleeker, *Gymnobutis* Bleeker, *Heteroeleotris* Bleeker, *Mogurnda* Gill, *Odonteleotris* Gill, *Odontobutis* Bleeker, *Orthostomus* Kner, *Ophiocara* Gill, *Oxymetopon* Bleeker, *Philypnodon* Gill, *Philypnus* Valenciennes, *Prionobutis* Bleeker, *Ptereleotris* Gill, e *Valenciennesia*

¹ Antes de Linnaeus, Cetti (1777) já se referia a algumas espécies desse gênero como *Gobbius*.

Bleeker. O autor incluiu três tribos em Eleotrífomes: Eleotríni (com as subtribos Butii, Eleotrii e Philypni), Hypseleotríni e Pareleotríni. Outras classificações, como as de Jordan & Evermann (1898), Jordan & Snyder (1901) e Jordan (1923) eram mais semelhantes àquela apresentada por Günther: todos os representantes conhecidos de Gobioidéi eram alocados à família Gobiidae. Jordan & Snyder (1901), por exemplo, em seu trabalho sobre a fauna de peixes do Japão, reconhece essa família, subdividindo-a nas subfamílias Eleotrinae, Gobioidinae, Gobiinae, Luciogobiinae, Oxymetopontinae, Periophthalminae e Trypaucheninae; a sua subfamília Eleotrinae continha os gêneros *Asterropteryx*, *Eleotris*, *Odontobutis* e *Valenciennesia* (chamado erroneamente de *Valenciennesia*, como indicado acima).

Antes de prosseguir nesta introdução histórica da classificação e filogenia de Eleotridae, eu gostaria de reiterar que o trabalho dos naturalistas mencionados acima na classificação de Gobioidéi é absolutamente inestimável para uma melhor compreensão da diversidade deste grupo. Embora haja alguns gêneros inventados por esses autores tenham sido sinonimizados com outros como, por exemplo, *Brachyeleotris* (sinônimo de *Asterropteryx*), *Culius* (sinônimo de *Eleotris*; Maugé, 1986), *Gymnobotis* (sinônimo de *Philypnodon*: Hoese & Reader, 2006) e *Philypnus* (sinônimo de *Gobiomorus*, Chen *et al.*, 2002), a maioria desses gêneros permanece válida até hoje – e os trabalhos indicados acima formaram a base da taxonomia desses gêneros. É forçoso considerar, no entanto, que existem problemas significativos nestas obras. A principal questão é que os gêneros são caracterizados por um complexo relativamente restrito de caracteres externos como formato de nadadeiras, contagens de raios, disposição das escamas do corpo, disposição e formato dos dentes, tamanho do pedúnculo caudal e formação (ou não) de disco adesivo pela fusão das nadadeiras pélvicas. As duas últimas características em particular eram basilares na diferenciação entre Gobiinae e Eleotrinae já na época do

Bleeker. Faltava, contudo, a inclusão de mais características morfológicas e anatômicas para a diagnose das linhagens de Gobioidi. Outra questão, que será tratada com mais detalhe adiante, é que muitos os gêneros previamente alocados em Eleotridae pertencem, na verdade, a famílias distintas em Gobioidi, e mesmo à família Gobiidae.

Coube a Regan (1911) iniciar o estudo osteológico dos membros de Gobioidi e detectar as primeiras características anatômicas diagnósticas de ao menos algumas das famílias desse grupo. Ele descobriu uma combinação de feições osteológicas exclusivas de Gobioidi tais como: a ausência de parietais, o espaço entre o pré-opérculo e o simplético, e notou que, contrariamente aos membros de Eleotridae, os integrantes da família Gobiidae continham um processo mesetmoide desenvolvido no palatino e haviam perdido o endopterigoide. Apesar da qualidade do trabalho e dos caracteres que Regan encontrou, a classificação do grupo foi relativamente pouco influenciada e informações de esqueleto não foram empregadas ainda por um bom tempo. Basta examinar as chaves, descrições e diagnoses das famílias tribos de Gobioidi feitas por autores como Koumans (1931), por exemplo, para verificar que esses dados anatômicos tinham sido pouco ou nada incorporados em sua classificação.

Vários outros estudos anatômicos em Gobioidi foram iniciados nesta época. Por exemplo, Sanzo (1911) e Takagi (1957) estudaram o sistema sensorial, Akihito (1953, 1969, 1971) fez vários estudos sobre ossos como a escápula, o pós-cleito e o endopterigoide (chamado por ele de mesopterigoide) em diversas espécies do grupo. Takagi (1950) estudou o basi-hial (chamado por ele de glossoial) de vários integrantes de Gobioidi, e Gosline (1955) fez um estudo de anatomia comparada, com ênfase em nos membros *Kraemeria* e *Microdesmus*. Embora muitos desses trabalhos tivessem um enfoque mais descritivo, eles permitiram um entendimento mais completo da evolução morfológica dos membros de Gobioidi e forneceram subsídios para um estudo

preliminar das relações filogenéticas entre esses grupos, numa época em que a teoria cladística ainda não tinha sido criada. Por exemplo, Takagi (1950) já havia postulado em seu trabalho da década de 50 que os táxons com basi-hial em forma de forquilha eram mais “derivados” que os que portam basi-hial em forma de cunha ou de bastão; já Gosline (1955) reparou que todos os membros de Gobiidae têm 5 raios branquiostégios, ao passo que os eleotrídeos têm 6 raios. Outra consequência dos estudos osteológicos se refletiu nas diagnoses das famílias de Gobioidae, que se tornaram mais elaboradas (comparar, por exemplo, as chaves de Gosline, 1955, com a de Koumans, 1931, ou Jordan & Evermann, 1898). Já a partir desta época, alguns pesquisadores começaram a perceber que membros de gêneros previamente categorizados como eleotrídeos, como *Asterropteryx*, *Ptereleotris* e *Rhyacichthys*, entre outros, tinham mais afinidades anatômicas com membros de Gobiidae do que com gêneros de Eleotridae como *Eleotris*.

A pedra angular no estudo da classificação de Gobioidae foi esculpida por Miller (1973), em um trabalho que consiste originalmente na descrição da osteologia de *Rhyacichthys aspro*, um gobióideo tido como basal e reputado por diversos autores (e.g. Regan, 1911) como pertencente à família Eleotridae. Miller concluiu que *Rhyacichthys*, a despeito do fato de apresentar especializações morfológicas para a vida em rios de corredeiras, devia ser considerado um grupo basal e o colocou em uma família à parte (*Rhyacichthyidae*; ver Larson, 2011). Adicionalmente, ele apresentou diagnoses detalhadas de cada um dos grupos de Gobioidae. Em sua classificação, Gobioidae foi dividido em duas famílias: *Rhyacichthyidae*, que continha apenas *Rhyacichthys*, e *Gobiidae*, com as subfamílias *Eleotrinae*, *Pirskena* (um grupo fóssil), *Xenisthminae*, *Gobionellinae*, *Tridentigerinae* e *Gobiinae*. *Eleotrinae* é definido por uma pleora de características osteológicas como: presença de dois hipurais separados, endopterigoide e

pós-cleito presentes, seis raios branquiostégios, e canal sensorial oculoscapular estendendo-se até a porção anterior da cabeça. Vários dos outros gêneros antes incluídos nesta subfamília, como *Ioglossus*, *Oxymetopon* e *Ptereleotris* foram realocados à subfamília Gobiinae. Apesar da importância deste trabalho de Miller (1973) na sistemática de Gobioidi até os dias de hoje, o problema da classificação apresentada nesta publicação é que muitos dos caracteres empregados pelo autor não representam novidades evolutivas (sinapomofias). Assim, a classificação que ele construiu não refletiria, de acordo com o paradigma cladista vigente nos dias de hoje, a evolução genealógica dos grupos de Gobioidi.

Outra grande contribuição à sistemática de Gobioidi foi o trabalho de Birdsong (1975): o cerne deste trabalho é a descrição osteológica de *Microgobius signatus*, uma espécie de amborê da costa dos Estados Unidos. Esta descrição é ainda mais detalhada e compreensível que a de Miller, o que já tornaria o seu trabalho meritório apenas por isso. Todavia, Birdsong não apenas fez uma comparação minuciosa do esqueleto da sua espécie objeto de estudo com dezenas de outros gêneros de Gobioidi: ele propôs uma série de características “especializadas” interessantes (vários desses caracteres serão discutidos adiante), erigiu uma nova tribo, Gobiosomatini (chamada por ele de Gobiosomini), e discutiu de forma extremamente crítica, porém construtiva, a classificação pretérita de Miller. Birdsong considerou falha a conformação de Gobioidi em duas famílias, com Gobiidae incluindo várias subfamílias, e argumentou que os caracteres utilizados por Miller são variáveis, de modo que os limites que ele havia estabelecido para as subfamílias seriam fluidos e não garantiriam estabilidade à classificação.

Springer (1983) fez um trabalho detalhado da descrição sistemática e anatômica de uma nova espécie miniatura de Gobioidi, denominada por ele *Tyson belos*. Contudo,

o maior préstimo deste trabalho é inaugurar o uso da metodologia cladística no estudo sistemático deste grupo, reunindo, apresentando e discutindo uma série de caracteres osteológicos distintos. O autor levantou 25 potenciais sinapomorfias de Gobioidi, dentre elas: ausência dos ossos parietal, orbitosfenoide e basisfenoide, espaço entre o pré-opérculo e o simplético, presença de cartilagem intercleitral, além de nove potenciais sinapomorfias dos membros de Gobioidi em relação ao gênero basal *Rhyacichthys* (e.g. ausência de ossos interorbitais, com exceção do lacrimal, 1-2 epurais, ausência de linha lateral). Ademais, Springer também fez críticas ao trabalho de Miller (1973), afirmando que um estudo mais detalhado de *Rhyacichthys* era necessário para elucidar a sistemática de Gobioidi.

Hoese (1984), em um capítulo de um importante livro sobre ontogenia e sistemática de peixes (*Ontogeny and Systematics of Fishes*), reuniu a literatura disponível até o momento sobre sistemática de Gobioidi e apresentou uma classificação do grupo. Ele reconheceu seis famílias: Rhyacichthyidae, Eleotrididae (Eleotridae), Xenisthmidae, Microdesmidae, Gobiidae e Kraemeriidae (chamada por ele incorretamente de Kraemariidae). Eleotridae foi diagnosticada por um conjunto grande de características, dentre elas: seis raios branquiostégios, nadadeira pélvica com processo pós-pélvico curto, endopterigoide presente, palatino em forma de “L” com processo mesetmoide curto. Hoese afirmou ainda que os membros de Eleotridae não têm nenhuma novidade evolutiva óbvia e, com base nesse fato, comentou a posição filogenética deste grupo emitindo a seguinte sentença:

“Until a proposed phylogeny of primitive genera becomes available, the eleotridids can only be regarded as a primitive stock [...] there is no obvious evidence to combine 40 eleotridid genera with any particular group. It is clear that the interrelationships of this large group will not be further clarified in the near future”.

Nota-se, a partir destes trabalhos um pouco mais recentes, um questionamento sobre se famílias de Gobioidi consagradas pelo uso, como Eleotridae, são grupos

monofiléticos. Ainda assim, as diagnoses de tais grupos são feitas com a utilização de um mosaico de caracteres supostamente apomórficos e outros claramente plesiomórficos. O panorama não mudou muito ao final da década de 80, embora um trabalho importante, que será mencionado logo mais, tenha sido publicado.

Birdsong e os seus colegas Eduard O. Murdy e Frank L. Pezold fizeram um estudo do esqueleto axial de 200 gêneros e 500 espécies de Gobioidae, de praticamente todas as famílias e subfamílias reconhecidas até então. Essa publicação (Birdsong *et al.*, 1988) é o trabalho mais extenso sobre anatomia de Gobioidae jamais feito. Os autores exortaram que eram necessários mais estudos filogenéticos para fazer uma classificação natural da superordem e de suas famílias. Diante da enormidade do problema com o qual se depararam, no entanto, eles acabaram se rendendo à elaboração de um esquema fenético para classificar os grupos de Gobioidae de acordo com as características de esqueleto axial (e outras feições do esqueleto) que eles encontravam. Desse modo, eles criaram dezenas de “grupos presumidos” de Gobioidae. Em Eleotridae há os seguintes grupos: 1) *Butis*, com os gêneros *Butis*, *Gobiomorus*, *Oxyeleotris* e *Prionobutis*, caracterizado pela presença de parapófises alargadas na terceira vértebra; 2) *Dormitator*, com os gêneros *Batanga*, *Bostrychus*, *Dormitator*, *Guavina*, *Kribia* e *Ophieleotris*, diagnosticado pelo alongamento do primeiro espinho hemal, quase tocando o segundo espinho hemal; 3) *Eleotris*, com os gêneros *Belobranthus*, *Bunaka*, *Calumia*, *Eleotris*, *Erotelis*, distinguido dos demais grupos pela combinação de 10 vértebras pré-caudais + 15 caudais e ausência de canais sensoriais; 4) *Gobiomorphus*, com os gêneros *Gobiomorphus*, *Mogurnda* e *Philypnodon*, reconhecido pela presença de um espaço interneural e ausência de endopterigoide; 5) *Hypseleotris*, com os gêneros *Hemieleotris* e *Hypseleotris*, identificado pela presença de corpo “cipriniforme” e de 8-10 pterigióforos anteriores ao primeiro espinho hemal, e 6) *Micropercops*, com os gêneros

Micropercops e *Percottus*, diagnosticado pela presença de 7-9 pterigióforos na primeira dorsal. Alguns gêneros tradicionalmente incluídos em Eleotridae, como *Leptophilypnus* e *Microphilypnus*, não foram alocados em nenhum dos grupos que eles criaram.

Pode-se argumentar que o trabalho de Birdsong *et al.* (1988) padece do mesmo problema da ausência de caracteres explicitamente apomórficos na definição dos grupos presumidos – o que é uma observação lícita. Por sua vez, os autores selecionaram algumas características que, de fato, podem revelar-se como sinapomorfias de clados de Eleotridae - ou de Gobioidi – em estudos futuros. De qualquer forma, faltavam, afinal, estudos com metodologia cladista no grupo, ou em membros do grupo. Isso só começou a ser feito de forma mais consistente a partir do final da década de 80.

Em 1989, foi publicado um estudo filogenético de um membro de Gobioidi, por Murdy (1989), sobre a subfamília Oxudercinae. Esse autor levantou 38 sinapomorfias no total, cinco delas definindo o grupo de estudo deles. Anos mais tarde, Winterbottom (1993) publicou um trabalho em que tentou descobrir os grupos-irmãos mais prováveis de Gobioidi, concluindo que os Scorpaenoidei (em particular a família Hoplichthyidae) seriam os melhores candidatos. Isso representa uma mudança significativa de paradigma em relação a propostas anteriores, nas quais um maior parentesco entre Gobioidi e Callionymidae era invocado. No mesmo ano, Hoese & Gill (1993) constroem uma filogenia de Eleotridae com base em 63 gêneros (incluindo *Microphilypnus*) e mais de 90 espécies de Gobioidi – uma representatividade enorme, portanto, da família. Apesar desse fato, e da análise refinada que os autores certamente fizeram desse material examinado, eles não detalharam muito a relação entre os gêneros de Eleotridae, apresentando resultados mais gerais sobre a relação de Eleotridae com outros clados de Gobioidi. Há também trabalhos sobre filogenias de determinados gêneros de Gobioidi (ver, p. ex., Pezold, 2004).

Hoese & Gill contribuíram de forma genuinamente importante na classificação de Gobioidi não apenas por apresentar bons caracteres anatômicos como sinapomorfias para os grupos, mas também por reconhecer que alguns gêneros tradicionalmente alocados em Eleotridae, como *Micropercops*, *Odontobutis* e *Percottus*, são distintos dos demais membros dessa família. Com isso, eles desmembraram Eleotridae em três subfamílias distintas, Butinae, Eleotridinae e Odontobutinae, sendo Odontobutidae o clado mais basal de Gobioidi, depois de Rhyacichthyidae, e os demais clados mais intimamente relacionados com Gobiidae. Hoese & Gill não encontram sinapomorfias de Odontobutinae e Butinae, mas mencionaram duas sinapomorfias de Eleotridinae (Eleotrinae): presença de tendão da seção A1 β do músculo *adductor mandibulae* inserindo-se no maxilar (adquirida independentemente em Rhyacichthyidae), e cartilagens procorrentes estendendo-se posteriormente. Eles também mencionam outras feições presumivelmente especializadas no grupo, como a presença de 15 raios na caudal, a presença de canal do pré-opérculo restrito à porção posterior (caráter 6), e a perda de canais sensoriais nasais e acima do pré-opérculo.

Há limitações sérias a estudos filogenéticos mais abrangentes de Gobioidi. O primeiro deles é a diversidade exorbitante da superordem, o que torna a representatividade de qualquer análise filogenética a respeito de tal grupo um problema praticamente insolúvel. Cabe lembrar também que a diversidade alfa de Gobioidi ainda está longe de ser satisfatoriamente conhecida. Além disso, os estudos de anatomia do grupo são escassos. A literatura existente é mais abarcável, porém muito mais incompleta, do que a dos vários clados de Ostariophysi, por exemplo. A forma encontrada por alguns pesquisadores para contornar essas incertezas foi construir hipóteses filogenéticas com base em sequências de DNA. As propostas erigidas a partir desses dados têm modificado profundamente as pré-concepções sobre a topologia dos

clados dentro de Gobiioidei e apresentam vantagens e desvantagens. As vantagens são: uma maior discussão sobre as relações de parentesco das famílias do grupo em questão e a possibilidade de uma maior representatividade nas análises. As desvantagens são: as incertezas e mudanças sobre as topologias, e a grande dificuldade em estudar evolução dos caracteres e em comparar as diferentes hipóteses filogenéticas resultantes dessas análises com dados moleculares.

O primeiro trabalho “filogenético” de Gobiioidei com base em sequências de DNA foi o Akihito *et al.* (2000); esses autores discutiram aspectos evolutivos do grupo com base em uma análise genética de 28 gêneros de Gobiioidei (15 deles da família Eleotridae), utilizando uma sequência de 380 pares de bases de genes mitocondriais que codificam o citocromo b e comparando com alguns dos caracteres morfoanatômicos levantados pelos pesquisadores ao longo dos séculos de pesquisa com o grupo. Eles também propõem uma nova classificação de Gobiioidei em 8 famílias (Eleotridae, Gobiidae, Kremeriidae, Microdesmidae, Odontobutidae, Rhyacichthyidae, Xenisthmidae e Schindleridae), mas que, no fundo, não era muito diferente daquela feita por Nelson (1994) em seu livro-texto sobre os peixes do mundo. Alguns aspectos chamam a atenção neste artigo: 1) embora eles tenham mantido a família Eleotridae, as subfamílias que a constituem (Butinae e Eleotrinae) não apareceram proximalmente relacionadas, como Hoese & Gill (1993) já haviam notado; 2) a árvore filogenética que eles obtiveram não estava enraizada, o que dificultou muito a interpretação dos resultados e; 3) a representatividade da análise é relativamente pobre pelo baixo número de terminais que eles usaram (28, contra quase 100 em Hoese & Gill, 1993).

Wang *et al.* (2001) fizeram uma análise filogenética um pouco mais abrangente que a de Akihito e colaboradores (33 terminais), utilizando um conjunto maior de sequências (gene 12S) e tomando o cuidado de enraizar a árvore filogenética. Os

resultados a que esses autores chegaram são interessantes e, se verídicos, erodem as classificações mais tradicionais de Gobioidei. Novamente, Butinae e Eleotrinae apareceram separados na topologia, com a primeira subfamília mais proximamente relacionada com Gobiinae, e alguns gêneros até então inequivocamente alocados em Gobiinae, como *Sicydium*, figuram dentro de Gobionellinae. Os autores incluem em Eleotrinae *Gobiomorphus*, *Eleotris*, *Hypseleotris*, *Mogurnda*, *Ophieleotris* e *Philypnodon*; de acordo com a proposta deles, *Ophieleotris* e *Mogurnda* são grupos-irmãos que formam um clado mais proximamente relacionado a outro clado constituído de *Hypseleotris*, *Eleotris*, *Gobiomorphus* e *Philypnodon*. Neste clado, *Hypseleotris* representaria o ramo mais basal, ao passo que *Eleotris* seria grupo-irmão de um clado formado por *Gobiomorphus* e *Philypnodon*.

Thacker (2003) empregou o maior número de terminais até então (63 terminais, de 53 gêneros) e analisou sequências completas de três genes (ND1, ND2 e COI), totalizando mais de 3.500 pares de bases em sua matriz de dados. Os resultados obtidos por ela, se corretos, simplesmente pulverizam os grupos de Gobioidei tal como nós os conhecemos. Ela considerou Eleotrinae polifilético, com *Eleotris* e *Erotelis* formando ramos basais na topologia, e um clado formado por *Mogurnda*, *Ophieleotris* e a família Xenisthmidae como grupo-irmão de Gobiidae + Kraemeridae + Microdesmidae + Ptereleotridae + Schindleridae.

Subsequentemente Thacker & Hardman (2005) fizeram uma análise complementar a do trabalho anterior (utilizando mais sequências dos genes estudados por ela; mais de 4.000 pares de bases) e mais focada aos grupos basais de Gobioidei como Rhyacichthyidae, Odontobutidae, Eleotridae e Xenisthmidae. A representatividade dos terminais não parece muito grande à primeira vista, porém eles obtiveram sequências de DNA 30 dos 35 gêneros de Eleotridae conhecidos até o

momento, inclusive *Microphilypnus*. Novamente, Butinae aparece como grupo-irmão de Gobiidae e separado de Eleotridae. Porém, o resultado mais surpreendente foi o surgimento de um clado unindo *Microphilypnus* e *Philypnodon*, um gênero de Eleotridae presente em rios da Austrália. Tal hipótese de relação parece contradizer as informações conhecidas sobre as relações da fauna Amazônica “secundariamente de água doce” com seus presumíveis grupos-irmãos. Em todos os casos estudados até o momento, linhagens desse tipo na Amazônia, como raias, manjubas, peixes-agulha e sardinhas de água doce, são mais proximamente relacionadas a espécies costeiras ou estuarinas do Atlântico ocidental ou do Pacífico oriental (Lovejoy *et al.*, 2006; Bloom & Lovejoy, 2011) que de táxons dulciaquícolas da Austrália. Adicionalmente, a análise deles peca por ter incluído poucos representantes de Gobiidae.

Ironicamente, Thacker faz outra análise filogenética (Thacker, 2009), desta vez enfatizando as relações entre Gobioidi e outros grupos de Acanthomorpha, mas aproveitando os dados que ela tinha coligido anteriormente, totalizando 107 espécies da superordem, ou seja, uma representatividade e tanto. Os resultados foram drasticamente distintos dos obtidos em seus trabalhos anteriores, com Eleotrinae figurando como um grupo monofilético e Butinae como grupo-irmão de Gobiinae + Gobionellinae. *Microphilypnus* é revelado como grupo-irmão de *Leptophilypnus*, um gênero de água doce da América Central, assim formando um clado mais proximamente relacionado a outro clado constituído de *Dormitator*, *Gobiomorus*, *Guavina* e *Hemieleotris*. Essa inacreditável disparidade entre as diferentes análises de Thacker e colaboradores suscitou não apenas críticas ao trabalho dela como também desconfiança a respeito da validade de análises moleculares na resolução de filogenias em Acanthomorpha e, particularmente, em Gobioidi (ver Mooi & Gill, 2010).

Apesar de todos os trabalhos feitos sobre o grupo - e também sobre a relação de *Microphilypnus* com outros membros de Eleotridae, as relações entre os gêneros que compõem essa família permanecem pouco conhecidas. Existe a suspeita de que Eleotrinae seja um grupo monofilético (ainda que à parte de Butinae). Da mesma forma, uma presumível relação entre *Microphilypnus* e *Leptophilypnus* foi postulada, porém faltam evidências morfológicas a corroborar essa suposição. Embora uma análise filogenética de todos os membros de Eleotrinae esteja além do escopo deste projeto, é proposta aqui a avaliação das seguintes hipóteses filogenéticas: 1) *Microphilypnus* é um grupo monofilético, mais proximamente relacionado a *Leptophilypnus*, 2) os representantes da subfamília Eleotrinae da América do Sul formam um grupo monofilético. Para tentar resolver essas questões, será construída uma hipótese filogenética, com informações de morfologia externa e de esqueleto, das espécies de *Microphilypnus*, bem como de outros gêneros de Eleotrinae da América do Sul. Os resultados serão apresentados adiante.

3.2. Objetivos

- Construir hipóteses filogenéticas das relações das espécies conhecidas de *Microphilypnus* entre si, avaliando o monofiletismo do gênero, e as relações entre esse gênero e outros táxons de Eleotrinae da América do Sul, em particular com *Leptophilypnus*;
- Levantar e discutir caracteres morfológicos que representem potenciais sinapomorfias de Eleotrinae, e dos membros de Eleotrinae da América do Sul, avaliando as propostas filogenéticas feitas anteriormente.

3.3. Material e métodos.

Os caracteres para determinação das homologias primárias foram obtidos através do estudo de esqueleto e da morfologia externa. As estruturas esqueléticas foram examinadas em exemplares diafanizados e corados de acordo com o método de Taylor & van Dyke (1985). A representação das estruturas foi feita por ilustrações desenhadas com o auxílio de um esteromicroscópio com câmara clara (Leica MZ6. No. Série 10446193).

A análise filogenética empregada no estudo das relações entre *Microphilypnus* e outros integrantes de Gobioidi foi feita segundo os princípios da Teoria Sistemática Cladística, originalmente proposta por Hennig (1950, 1966) e aprimorada por vários autores (e.g. Wiley, 1981; Lipscomb, 1999; Wiens, 2000). Foram incluídos no estudo filogenético, além de 50 terminais de Gobioidi, listados abaixo, terminais de 5 grupos-externos. As informações de *Rhyacichthys* fornecidas em Miller (1973) foram empregadas para o estudo das homologias primárias.

Cabe lembrar que diversos dos caracteres empregados, como a estrutura dos neuromastos, não são encontrados nos grupos-externos e em *Rhyacichthys*. Neste caso, a determinação da polarização dos caracteres foi feita com base nas informações sobre o gênero *Percottus glenii* disponíveis em Wongrat & Miller (1991). Esse gênero foi escolhido em detrimento de outros, como *Butis* e *Bostrychus*, porque é um membro de Odontobutidae, a família que nas propostas filogenéticas mais recentes (e.g. Hoese & Gill, 1993; Thacker & Hardman, 2005) tem figurado como um grupo basal, acima apenas de Rhyacichthyidae, de maneira que a conformação dos neuromastos nesse gênero pode ser considerada como menos especializada dentro de Gobioidi. Informações comparativas sobre as estruturas sensoriais foram coligidas dos seguintes

trabalhos: Akihito (1984), sobre a fauna de gobiídeos do Japão, Miller (1986), sobre os gobiídeos do Mediterrâneo, e Hoese & Gill (1993) sobre Eleotrinae. Nos casos em que as informações das estruturas sensoriais foram obtidas de revisões taxonômicas ou trabalhos anatômicos, estas referências foram listadas ao longo do texto.

As análises de parcimônia da matriz de dados foram realizadas com o auxílio do Programa TNT (Goloboff *et al.*, 2003), por meio do Comando MULT com 5.000 réplicas e empregando os algoritmos “branch swapping” e “tree bisection-reconnection” (TBR) em 5.000 sequências aleatórias, retendo 1.000 árvores por réplica. A otimização de caracteres potencialmente ambíguos não foi feita seguindo o modelo do algoritmo ACCTRAN (Swofford & Maddison, 1987), que estabelece uma maior probabilidade na ocorrência de reversões do que de paralelismos (para mais detalhes, ver Pinna, 1991). Nenhum dos caracteres foi previamente ordenado. As árvores mais parcimoniosas foram avaliadas pelos Índices de Consistência e Retenção (Kluge & Farris, 1969; Farris, 1970, 1989, 1991; Goloboff, 1991), calculados com o Programa Mesquite Versão 2.75 (Maddison & Maddison, 2007-2011) e pelos Índices de Suporte de Ramos de Bremer (Bremer, 1994), obtidos no TNT. O Índice de Bremer foi feito com a comparação das árvores mais parcimoniosas com árvores até 1.000 passos menos parcimoniosas, e usando os parâmetros *default* do programa TNT e descritos no *script* “Bremer.run”.

O material empregado para a análise filogenética é listado abaixo:

Grupos-externos

Holocentridae

-*Holocentrus adscensionis*: **MZUSP 69198**, 1 ex., 71,4 mm.

-*Myripristis jacobus*: **MZUSP 65149**, 1 ex., 57,7 mm.

Serranidae

-*Mycteroperca acutirostris*: **MZUSP não catalogado**, 1 ex., 40,0 mm.

Scorpaenidae

-*Scorpaena isthmensis*: **MZUSP não catalogado**, 1 ex., 31,7 mm.

Terminais

Gobioidei

Butinae

-*Kribia* sp.: **MZUSP 84978**, 1 ex., 14,2 mm SL

-*Prionobutis koilomatodon*: **CAS 14123**, 1 ex.; 34,6 mm SL.

Eleotrinae

-*Dormitator maculatus*: **MZUSP 81914**, 19,9 mm

-*Eleotris pisonis*: 2 ex.; **MZUSP 46273**, 50,5 mm; **MZUSP 102691**, 41,5 mm

-*Erotelis smaragdus*: **MZUSP 82223**, 1 ex., 68,4 mm,

-*Gobiomorus maculatus* 2 ex.; **MZUSP 64915**, 55,6 mm; **USNM 360291**, 67,2 mm

-*Guavina guavina*: **MZUSP 98964**, 1 ex., 96,4 mm

-*Hemieleotris latifasciata*: **USNM 298634**, 1 ex., 43,1 mm

-*Hypseleotris klunzingeri*: **CAS 14124**, 1 ex., 37,9 mm

-*Leptophilypnus panamensis*: **USNM 293660**, 1 ex.; 26,6 mm

-*Microphilypnus acangaquara*: **MZUSP 27015**, 4 ex.; 13,3-14,5 mm; **MZUSP 92677**, 3 ex.; 11,7-13,1 mm

-*Microphilypnus macrostoma*: **MZUSP 109713**, 2 ex.; 17,1-17,7 mm

-*Microphilypnus* sp. 1: **MZUSP 23734**, 3 ex.; 17,1-19,2 mm

-*Microphilypnus ternetzi*: **MZUSP 64912**, 3 ex. 14,5-16,0 mm; **MZUSP 92978**, 1 ex., 17,6 mm SL, **MZUSP 100412**, 3 ex., 8,2-10,6 mm

-*Philypnodon* sp., **AUS 27252**, 1 ex.; 30,0 mm; **AUS 27256**, 2ex.; 37,3-41,3 mm

Gobionellinae

-*Awaous flavus*: **MZUSP não catalogado**, 1 ex.; 27,9 mm

-*Awaous tajasica*: **MZUSP não catalogado**, 1 ex.; 48,8 mm

-*Ctenogobius boleosoma*: **MZUSP 93938**, 1 ex.; 34,2 mm

-*Ctenogobius shufeldti*: **MZUSP 84936**, 1 ex.; 27,5 mm

-*Ctenogobius smaragdus*: **MZUSP 60780**, 1 ex.; 19,1 mm

-*Evorthodus lyricus*: **MZUSP 66360**, 1 ex.; 33,4 mm

-*Gnatholepis thompsoni*: **MZUSP 66367**, 1 ex.; 23,0 mm

-*Gobioides broussonneti*: **MZUSP 66063**, 1 ex.; 227,0 mm

-*Gobionellus oceanicus*: **MZUSP 66010**, 1 ex.; 58,6 mm

Gobiinae

-*Acanthogobius flavimanus*: **MZUSP 28895**, 1 ex.; 96,6 mm

- Acentogobius ornatus*: **MZUSP 28897**, 1 ex.; 29,1 mm
- Amblyeleotris periophthalmus*: **CAS 14126**, 1 ex.; 34,8 mm
- Barbullifer ceuthoecus*: **MZUSP 55381**, 1 ex.; 20,1 mm
- Bathygobius soporator*: **MZUSP não catalogado**, 1 ex.; 21,4 mm
- Benthophilus stellatus*: **CAS 52847**, 1 ex.; 50,1 mm
- Brachygobius sua*: **CAS 27454**, 1 ex.; 17,0 mm
- Chasmichthys dolichognathus*: **MZUSP 28900**, 1 ex.; 28,2 mm
- Coryphopterus glaucofraenum*: **MZUSP 66352**, 1 ex.; 28,6 mm
- Elacatinus phithiophagus*: **MZUSP não catalogado**, 1 ex.; 20,3 mm
- Gillichthys* sp.: **SU 96540**, 1 ex.; 35,6 mm; **SU 53114**, 1 ex.; 83,2 mm
- Gobiosoma spes*: **MZUSP 65970**, 1 ex.; 19,7 mm
- Gobulus myersi*: **MZUSP 46540**, 1 ex.; 23,4 mm
- Lepidogobius lepidus*: **CAS 19894**, 1 ex.; 50,0 mm
- Luciogobius guttatus*: **MZUSP 28903**, 1 ex.; 38,0 mm
- Lythrypnus* sp.: **MZUSP 52227**, 1 ex.; 12,2 mm
- Microgobius meeki*: **MZUSP 66071**, 1 ex.; 28,5 mm; **MZUSP 96345**, 1 ex.; 32,3 mm.
MZUSP não catalogado, 1 ex.; 12,4 mm.
- Padogobius martenseni*: **MZUSP 38943**, 1 ex.; 39,7 mm
- Parrella macropteryx*: **MZUSP 46663**, 1 ex.; 26,3 mm
- Priolepis dawsoni*: **MZUSP 48256**, 1 ex. 14,7 mm
- Pseudapocryptes elongatus*: **CAS 140013**, 1 ex.; 50,4 mm
- Pseudogobius javanicus*: **MZUSP 63108**, 1 ex.; 15,8 mm
- Pterogobius zonoleucus*: **MZUSP 28909**, 1 ex.; 41,3 mm
- Sagamia geneionema*: **MZUSP 28910**, 1 ex.; exemplar quebrado
- Tridentiger trigonocephalus*: **MZUSP 28911**, 1 ex.; 48,9 mm
- Valenciennea sexpunctata*: **CAS 27442**, 1 ex.; 31,1 mm.

3.4. Resultados.

3.4.1. Caracteres para determinação de homologias primárias

Crânio

Caráter 1. Frontal, largura da lâmina anterior dos ossos frontais, na região interorbital. (Birdsong, 1975, tabela 2, caráter 1) (C.I: 0,33; R.I.: 0,87).

(0) - largura interorbital de largura igual ou superior o comprimento do ramo interior dos frontais, (1) - lâminas estreitas, largura interorbital inferior à metade do comprimento do ramo anterior dos frontais.

Embora a largura do interorbital seja variável entre os grupos de Acanthomorpha, é sabido que *Rhyacichthys* tem essa região alargada em relação aos outros membros de Gobioidae, de maneira que a condição de interorbital estreito pode ser considerada como derivada. O estado 0 é encontrado em *Brachygobius*, *Dormitator*, *Eleotris* (Fig. 35a), *Erotelis*, *Gobiomorus*, *Guavina*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Philypnodon* e *Prionobutis*, e o estado 1 nos demais táxons analisados. Sinapomorfia de Gobiidae (*sensu* Hoese, 1984), com reversão em *Brachygobius*, e adquirida independentemente em *Leptophilypnus* e *Microphilypnus*.

Caráter 2. Frontal, porção interorbital dos ossos frontais, comprimento. (Birdsong, 1975) (C.I: 0,33; R.I.: 0,5).

(0) – longa, quase do mesmo comprimento que a porção pós-orbital do frontal, (1) - curta, muito menor que a porção pós-orbital do frontal.

Geralmente os representantes de Acanthomorpha têm a região pós-orbital mais curta que a região pré-orbital. Em Gobioidae, no entanto, alguns membros da subfamília Gobiosomatini tendem a apresentar um encurtamento da região interorbital. O estado 1 foi encontrado em *Barbullifer*, *Gobiosoma* (Fig. 35b), *Microgobius* e *Parrella*.

Caráter 3. Ramo anterior dos frontais, na região interorbital, fusão dos ossos.
(Birdsong, 1975) (C.I: 0,33; R.I.: 0,33).

(0) - elementos separados ou com sutura evidente, (1) - elementos parcialmente fundidos, com sutura pouco evidente.

O estado 1 é encontrado em *Dormitator*, *Gobulus* (em toda a extensão; Fig. 35b), *Microgobius* (na porção anterior), *Parrella* (em quase toda a extensão) e *Pseudogobius*.

Birdsong (1975) afirma que os frontais estão fundidos em *Bollmania*, *Gobiosoma*, *Microgobius* e *Parrella*. Essa característica foi de fato constatada em *Microgobius*, mas não no exemplar de *Gobiosoma spes* examinado por mim. Similarmente, eu observei sutura entre os frontais na porção interorbital em *Barbullifer* e *Elacatinus*. O padrão de fusão da sutura é um pouco variável entre os táxons que possuem tal feição: em *Gobulus* a fusão está presente ao longo de toda a porção interorbital dos frontais, ao passo que em *Microgobius meeki* e *Dormitator* há uma sutura posterior. O caráter 3 representa uma sinapomorfia presumível das espécies de Gobiosomatini listadas acima, e teria sido adquirido independentemente em *Dormitator*.

Caráter 4. Frontal, crista longitudinal medial (sagital) ao longo de sua porção interorbital, presença (Birdsong 1975, tabela 2, caráter 1) (C.I: 0,09; R.I.: 0,52).

(0) - ausente, (1) - presente.

A região interorbital em *Rhyacichthys* e na maioria dos membros das subfamílias Butinae e Eleotrinae é lisa e baixa, sem crista evidente na região sagital. Birdsong (1975, p. 178, Tabela 3), por sua vez, teria encontrado crista longitudinal em alguns gêneros de Gobiosomatini, como *Bollmania* e *Microgobius*, mas os resultados obtidos aqui parecem indicar que essa característica é mais amplamente distribuída em Gobioidi. O estado 1 foi encontrado, além de *Microgobius*, em *Acentrogobius*, *Awaous*, *Bathygobius*, *Chasmichthys*, *Ctenogobius*, *Elacatinus*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobiosoma* (Fig. 35c), *Gobulus* (Fig. 35b), *Gobionellus*,

Luciogobius, *Parrella*, *Pterogobius*, *Sagamia* e *Valenciennea*. O formato dessa crista é variável, sendo muito desenvolvida e dupla em *Pterogobius* e *Sagamia*.

Caráter 5. Frontal, canal supraorbital, presença e tipo de suporte ósseo (Birdsong, 1975, p. 174, tabela 2, caráter 8) (C.I: 0,13; R.I.: 0,43).

(0) – ausente, frontais sem cristas na região do canal supraocular, (1) – presente, frontais com uma duas cristas abertas delimitando uma calha aberta onde fica alojado, de cada lado, o canal supraocular, (2) – presente, frontais com uma crista fechada que delimita um tubo por onde passa o canal supraocular .

Os frontais nos grupos de Acanthomorpha mais próximos a Gobioidei como, por exemplo, Apogonidae, apresentam forames, mas não uma crista delimitando um canal (Fraser, 1972). *Rhyacichthys* parece apresentar uma crista supraorbital que, de todo o modo, não forma uma calha aberta; condição similar a esta é encontrada em *Barbullifer*, *Ctenogobius smaragdus*, *Dormitator*, *Eleotris* (Fig. 35a), *Erotelis*, *Gobioides*, *Gobulus* (Fig. 35b), *Guavina*, *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus*, *Padogobius*, *Philypnodon* e *Pseudogobius*. O estado 1 foi observado em *Acentrogobius*, *Awaous*, *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Chasmichthys*, *Ctenogobius boleosoma*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobiomorus*, *Gobionellus*, *Hemieleotris*, *Microgobius* e *Parrella*.

Birdsong (1975) afirmou que alguns gêneros de Gobiosomatini apresentam crista frontal fechada, formando um tubo, porém eu não observei essa característica exclusivamente em membros dessa subfamília. O estado 2 é verificado em *Acanthogobius*, *Barbullifer*, *Brachygobius*, *Gobiosoma* (Fig. 35c), *Lepidogobius*, *Pterogobius*, *Sagamia* e *Valenciennea*.

Caráter 6. Frontal, dois forames de cada lado na região interorbital, presença (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) – ausente, (1) – presente.

O estado 1 desse caráter foi constatado somente em *Eleotris* (Fig. 35a) e *Erotelis*, e constitui uma sinapomorfia putativa desses gêneros. Esses forames não

parecem estar associados ao canal supraocular, que é ausente nos táxons em questão. Forames similares, ainda que muito menores, são observados no canal supraocular de *Chasmichthys*, e foram adquiridos de forma independente neste grupo.

Caráter 7. Frontal, crista sagital na porção pós-orbital, presença (Birdsong, 1975) (C.I: 0,33; R.I.: 0,5).

(0) - ausente, (1) - presente.

A maioria dos representantes de Acanthomorpha e Gobioides, inclusive *Rhyacichthys*, não apresenta crista medial na região pós-orbital dos frontais, sendo esta região quase perfeitamente lisa e levemente convexa. O estado 1 foi observado somente em *Barbullifer*, *Lepidogobius*, *Microgobius* e *Parrella*.

Caráter 8. Etmóide lateral, formato em vista frontal (C.I: 0,18; R.I: 0,62).

(0) – truncado, cuneiforme, com côndilo de articulação ao vômer desenvolvido e côndilo de articulação ao lacrimal curto e robusto; ossificação laminar desenvolvida em torno do côndilo, (1) – triangular, côndilo de articulação no vômer pouco desenvolvido; côndilo de articulação no lacrimal alongado, (2) – em forma de bastão, côndilo de articulação no vômer diminuto, côndilo de articulação no lacrimal longo, delgado, ossificação incipiente.

É difícil determinar o formato do etmoide lateral de *Rhyacichthys* com base nas informações apresentadas em Miller (1973), mas tudo indica que esse elemento no táxon em questão é alto e em forma de cunha em vista frontal. Condição similar (estado 0) também foi encontrada em *Acanthogobius*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Elacatinus*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobiomorus*, *Gobionellus* (Fig. 36b), *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Parrella*, *Priolepis*, *Pterogobius* e *Sagamia*. O estado 1 foi observado em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Bathygobius*, *Brachygobius*, *Chasmichthys*, *Dormitator*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Gobioides*, *Guavina*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Luciogobius*, *Padogobius*, *Philypnodon*, *Pseudogobius*, *Tridentiger*, *Valenciennesia*, e o estado 2 em *Barbullifer*, *Gobiosoma*, *Gobulus* e *Microphilypnus* (ver Fig. 26j).

O estado 0 é característico de Gobionellinae e da maioria dos integrantes de Eleotrinae, embora membros de Gobiinae como *Coryphopterus* também compartilhem desse caráter. O estado 2 foi encontrado em *Microphilypnus* e em representantes diminutos de Gobiosomatini. É possível que essa característica seja uma sinapomorfia de um clado dentro de Gobiosomatini, tendo sido adquirida independentemente em *Microphilypnus*. Por outro lado, pode-se atribuir o surgimento do estado 2 a uma diminuição de tamanho, apesar de táxons pequenos como *Lythripnus* e *Priolepis* apresentarem o estado 0.

Caráter 9. Etmóide lateral, borda dorsal, superfície crenulada na borda dorsal, presença (C.I: 0,25; R.I.: 0,25).

(0) – ausente, (1) – presente.

O etmoide lateral em praticamente todos os membros conhecidos de Acanthomorpha tem bordas lisas, o que é obviamente verificado em praticamente todos os táxons de Gobioidi analisados neste projeto, com exceção de *Awaous*, *Ctenogobius* (Fig. 36a) e *Evorthodus*. Nestes gêneros foi constatada uma crenulação na borda dorsal do etmoide lateral que representa uma sinapomorfia compartilhada por eles. O exemplar de *Ctenogobius smaragdus*, de tamanho menor, possui borda dorsal etmoide lateral menos crenulada

Caráter 10. Etmoide lateral, forame de passagem do ramo do nervo olfatório, presença (C.I: 0,08; R.I.: 0,39).

(0) – presente, (1) – ausente.

Embora o forame de passagem do nervo olfatório não seja evidente em nenhuma das ilustrações de Miller (1973) sobre *Rhyacichthys*, eu pude observar essa estrutura nos exemplares de Acanthomorpha empregados com grupos-externos neste projeto. Em Gobioidi, o forame foi observado em *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *boleosoma* (Fig. 36a), *Ctenogobius shufeldti*, *Elacatinus*, *Erotelis*, *Gobiomorus*, *Gobiosoma*, *Guavina*, *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Microphilypnus* sp. 2, *Padogobius*, *Philypnodon*, *Pseudogobius* e *Sagamia*, mas não foi determinado em *Amblyeleotris*,

Bathygobius, *Brachygobius*, *Benthophilus*, *Lepidogobius*, *Lythrypnus*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, e *Valenciennea*. Já em membros dos gêneros *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Awaous*, *Barbullifer*, *Dormitator*, *Gnatholepis*, *Gobionellus* (Fig. 36b), *Gobulus*, *Hemieleotris*, *Luciogobius*, *Microgobius*, *Parrella*, *Priolepis*, *Pterogobius* e *Tridentiger* o forame está ausente (estado 1). Em *Barbullifer*, *Microphilypnus acangaquara*, *Microphilypnus* sp. 1 e *M. ternetzi* há uma cavidade na margem ventral do etmoide lateral que, todavia, não é circundada por osso, de maneira que eu marquei nestes terminais o estado 1.

Caráter 11. Mesetmoide, face dorsal, grau de ossificação em exemplares adultos (C.I: 0,33; R.I.: 0,6).

(0) – totalmente ossificado, com cartilagem na extremidade anterior, (1) – ossificado apenas no processo anterolateral.

Nas espécies basais tidas como basais em Gobioidi, como *Rhyacichthys*, *Percottus* e *Bostrychus* o mesetmoide é totalmente ossificado. Em *Erotelis*, esse elemento não é ossificado apenas em sua extremidade anterior e em *Guavina* apenas os côndilos dos processos anterolaterais do mesetmoide (ver caráter 12) não são ossificados. Na maioria dos membros de Gobioidi o mesetmoide é menos ossificado: ainda que a margem dorsal seja totalmente calcificada, existe uma cartilagem do mesetmoide extensa. *Barbullifer*, *Elacatinus*, *Gobulus*, *Microphilypnus acangaquara*, *Microphilypnus* sp. 1 e *Microphilypnus* sp. 2, por sua vez, têm o mesetmoide quase totalmente cartilaginoso, com ossificação apenas no processo anterolateral. Não é aplicável no exemplar jovem de *Kribia*.

Caráter 12. Mesetmoide, processo anterolateral, presença e formato (C.I: 0,2; R.I.: 0,68).

(0) – ausente, (1) – presente, diminuto, triangular ou em forma de cunha, (2) - presente, desenvolvido, formando duas projeções como “cornos”, uma de cada lado da margem anterior do mesetmoide.

O processo anterolateral do mesetmoide é o ponto de origem de um ligamento entre o mesetmoide e o maxilar (ver caráter 13) e está presente em Gobioidi, não sendo encontrado nos demais Acanthomorpha, com a possível exceção de Zeniontidae (*Zenion hololepis*), que possui uma projeção diminuta de cada lado próxima ao côndilo do etmoide lateral (ver Tyler *et al.*, 2003, p. 77, Fig. 41). Em *Ryacichthys* esse processo é curto e alargado, correspondente ao estado 1. Condição similar é encontrada também em *Awaous*, *Barbullifer*, *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Dormitator*, *Elacatinus*, *Gobiomorus*, *Gobiosoma*, *Gobulus* (Fig. 38b), *Guavina*, *Hemieleotris*, *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Microphilypnus*, *Philypnodon*, *Pseudogobius*, *Pterogobius*, *Rhyacichthys*, *Sagamia*, e *Tridentiger*. Já *Eleotris* (Fig. 38a), *Erotelis*, *Gobioides*, *Luciogobius* (Fig. 38d) não possuem nenhum processo no mesetmoide, apresentando a condição 0; é possível, no entanto, que a ausência de processo nesses táxons seja decorrência de reversão. Nos demais táxons examinados, o processo anterolateral do mesetmoide é muito desenvolvido (estado 2) (Fig. 38c).

Caráter 13. Ligamento entre mesetmoide e ossos da boca e suspensório, conformação (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) – ligamento longo, inserindo-se até a borda anterior do maxilar, (1) – ligamento curto, inserindo-se próximo ao processo mesetmoide do palatino.

Como mencionado acima, o ligamento que se origina no processo anterolateral do mesetmoide conecta-se à borda anterior do maxilar nos grupos externos e na maioria dos táxons analisados. Em *Chasmichthys* e *Luciogobius* (Fig. 38d), entretanto, há um encurtamento deste ligamento, que se insere próximo ao processo mesetmoide do palatino. Esse caráter não foi determinado em *Acentrogobius*, *Bathygobius*, *Gobiosoma*, *Kribia*, *Lythrypnus*, *Priolepis*, *Rhyacichthys* e *Sagamia*.

Caráter 14. Esfenótico, margem anterior, formato (C.I: 0,22; R.I.: 0,53).

(0) – espinho alongado e afiado, (1) – espinho grosso, moderadamente desenvolvido, (2) – processo diminuto, conferindo ao crânio em vista dorsal ou ventral um perfil arredondado.

Em *Rhyacichthys* a borda posterior do esfenótico termina em um espinho grande e afiado, o que também é observado em vários membros de Butinae e Eleotrinae (ver Fig. 39a) e alguns de Gobiidae, como *Benthophilus*, *Gillichthys* e *Luciogobius*. Em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Awaous*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Brachygobius*, *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus* (fig. 39b), *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Lepidogobius*, *Luciogobius*, *Microgobius*, *Microphilypnus macrostoma*, *Microphilypnus* sp. 1, *Microphilypnus ternetzi*, *Padogobius*, *Parrella*, *Philypnodon*, *Pseudogobius*, *Pterogobius*, *Sagamia*, *Tridentiger* (Fig. 39d) e *Valenciennea* o espinho é menor e mais grosso, condizente com o estado 1. O estado 2 foi verificado em *Amblyeleotris*, *Microgobius* (Fig. 39c), *Microphilypnus acangaquara*, *Microphilypnus* sp. 2 e *Pseudapocryptes*.

Caráter 15. Esfenótico, perfil lateral da área à frente da articulação com o côndilo esfenótico do hiomandibular, grau de concavidade (C.I: 0,2; R.I.: 0,64).

(0) – muito evidente, (1) – pouco evidente e aproximadamente plano.

Rhyacichthys apresenta a borda lateral do esfenótico, à frente da articulação ao hiomandibular, nitidamente côncava (ver Miller, 1973, p. 401, Fig. 3). Condição parecida é encontrada em todos os membros de Butinae e Eleotrinae (com exceção de *Erotelis*) (ver Fig. 39a), e também em *Awaous*, *Elacatinus*, *Lythrypnus*, *Priolepis*, *Pterogobius* e *Sagamia*. Nos demais táxos analisados é observado o estado 1, em que a borda lateral do esfenótico é aproximadamente plana.

Caráter 16. Esfenótico, tamanho em relação ao pterótico (Birdsong, 1975, p. 178, Tabela 3) (C.I: 0,14; R.I.: 0,25).

(0) – muito menor do que o pterótico, (1) – aproximadamente do mesmo tamanho que o pterótico.

No material examinado, o estado 1 é encontrado em *Acentrogobius*, *Ctenogobius smaragdus* (ex. jovem), *Elacatinus*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Luciogobius*, *Microgobius* (Fig. 39c), *Philypnodon*.

Em *Rhyacichthys* e em diversos grupos de Percomorpha o esfenótico é diminuto em relação ao pterótico; em *Rhyacichthys*, o esfenótico é uma pequena porção lateral de osso que se projeta anteriormente em um espinho. Nos demais grupos de Gobioides o esfenótico é relativamente grande em comparação com o pterótico, e as espécies indicadas acima possuem esfenótico quase do mesmo tamanho que o pterótico.

Caráter 17. Esfenótico, forame de passagem do nervo VII, presença (C.I: 0,07; R.I.: 0,41).

(0) – ausente, (1) – presente.

O forame de passagem do nervo VII está ausente em *Rhyacichthys* e na maioria dos grupos-extremos analisados, embora esteja presente e grande em *Scorpaena*. No material examinado, o estado 1 foi encontrado em *Acanthogobius*, *Bathygobius*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Dormitator*, *Eleotris*, *Gobioides*, *Gobiomorus* (Fig. 39a), *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Kribia*, *Lythrypnus*, *Microgobius* (Fig. 39c), *Microphilypnus* sp. 2, *Padogobius*, *Philypnodon*, *Parrella*, *Priolepis*, *Pterogobius*, *Sagamia* e *Tridentiger* (Fig. 39d).

Caráter 18. Esfenótico, forame de passagem do nervo VII, tamanho (C.I: 0,33; R.I.: 0,71).

(0) – grande, evidente, (1) – pouco perceptível.

Estado 1 em *Bathygobius*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Dormitator*, *Eleotris*, *Gobioides*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Kribia*, *Microgobius*, *Microphilypnus* sp. 2, *Parrella* e *Tridentiger*. Não aplicável aos táxons que apresentam o estado 0 do caráter supracitado (caráter 17).

Caráter 19. Esfenótico, duas cristas longitudinais delimitando canal sensorial, presença e formato (C.I: 0,18; R.I.: 0,68).

(0) - ausentes, (1) - presentes, delimitando um canal aberto, (2) – presentes, próximas entre si, quase formando um tubo fechado.

O estado sem cristas delimitando um canal aberto é aqui definido como 0 porque não foi encontrado nos grupos-externos. *Mycteroperca* não possui crista nenhuma no osso (*obs. pess.*) e *Scorpaena* apresentam uma crista longitudinal simples no esfenótico. O estado 0 verificado nestes grupos-externos também está presente em todos os táxons de Eleotrinae que eu examinei. Por sua vez, duas cristas delimitando um canal aberto, o que corresponde ao estado 1, são encontradas em *Rhyacichthys*, bem como em *Acanthogobius*, *Awaous*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Elacatinus*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobionellus* (Fig. 39b), *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Microgobius* (Fig. 39c), *Padogobius*, *Parrella* e *Pseudogobius*. Um canal parcialmente revestido por cristas muito próximas entre si, que chegam a formar um tubo fechado em alguns pontos, foi encontrado apenas em *Acentrogobius*, *Chasmichthys*, *Luciogobius*, *Pterogobius*, *Sagamia* e *Tridentiger* (Fig. 39d).

Caráter 20. Epiótico, crista longitudinal, presença e formato (C.I: 0,2; R.I.: 0,78).

(0) – duas cristas altas, evidentes, (1) – ausente.

O epiótico em *Rhyacichtys* possui uma fossa em forma de calha, ao lado da fossa de articulação ao pós-temporal, que é delimitada por duas cristas evidentes. Esse padrão é encontrado em quase todos os membros de Gobionellinae e Gobiinae examinados, com exceção de *Coryphopterus*, *Evorthodus* e *Gobioides*, porém está ausente em *Dormitator*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Gobiomorus*, *Guavina*, *Hemieleotris*, *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Microphilypnus*, *Philypnodon* e *Prionobutis*.

Caráter 21. Epiótico, espinho ou projeção na borda posterior, presença (C.I: 0,1; R.I.: 0,44).

(0) – presente, (1) – ausente.

Rhyacichthys possui um espinho grande e afiado na borda posterior do epiótico, o que também é observado em *Scorpaena* e *Mycteroperca*. Em vários outros táxons de Gobioides esse espinho é observado, mas, excetuando *Gobioides* e *Gobiomorus*, todos eles têm espinho pequeno. *Acanthogobius*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Coryphopterus*,

Dormitator, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Microphilypnus acangaquara*, *Parrella*, *Philypnodon*, *Priolepis*, *Pterogobius* não apresentam espinho posterior no epiótico e, portanto, são derivados em relação a este caráter. Em *Microphilypnus* sp. 2 o espinho é minúsculo. Não determinado em *Kribia* e *Sagamia*.

Caráter 22. Supraoccipital, formato em vista dorsal (C.I: 0,17; R.I.: 0,69).

(0) – piriforme, com uma constrição medial de cada lado, (1) – em forma aproximada de losango, mais largo em sua porção posterior, sem constrição medial de cada lado.

O formato plesiomórfico de supraoccipital, piriforme, com constrição medial, é encontrado em *Rhyacichthys*, *Acanthogobius*, *Awaous*, *Gobiomorus*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Leptophilypnus* e *Microphilypnus*. O estado 1, que consiste em supraoccipital com alargamento na porção posterior, é observado nos demais táxons examinados.

Caráter 23. Pterótico, perfil lateral em relação ao perfil do esfenótico (Birdsong, 1975, p. 178, Tabela 3) (C.I: 0,08; R.I.: 0,58).

(0) – côncavo, perfil lateral da cabeça retilíneo a côncavo, (1) – convexo, perfil lateral da cabeça convexo.

Birdsong (*op.cit.*) afirmou que a condição de pterótico convexo é especializada em Gobiosomatini e relatou a ocorrência desta característica em *Bollmania*, *Microgobius*, *Parrella* e *Palatogobius*. O autor realmente está realmente correto quanto ao fato de que tal caráter é derivado, visto que *Rhyacichthys* e os grupos-externos apresentam borda lateral retilínea ou côncava da porção anterior do esfenótico à porção posterior do pterótico. No entanto, a condição apomórfica não é exclusiva de Gobiosomatini. O estado 1 foi identificado em *Barbullifer*, *Brachygobius*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Dormitator*, *Evorthodus*, *Gobionellus* (Fig. 39b), *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Lepidogobius*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microgobius* (Fig. 39c), *Microphilypnus*, *Padogobius*, *Parrella*, *Priolepis*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Pseudogobius*, *Sagamia* e *Tridentiger* (Fig. 39d).

Caráter 24. Pterótico, borda posterior, formato (C.I: 0,17; R.I.: 0,5).

(0) – espinho grande, estreito e afiado, (1) – espinho largo, curto e obtuso, (2) – projeção diminuta, porção posterior da cabeça quase perfeitamente arredondada em vista dorsal ou ventral.

Rhyacichthys e vários grupos-externos como *Scorpaena*, *Holocentrus* e *Mycteroperca* possuem espinho grande e afiado na borda posterior do pterótico, correspondente ao estado 0; esse estado também é notado em *Gillichthys*, *Gobioides*, e *Gobionellus* (Fig. 39b). Já *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Awaous*, *Bathygobius*, *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobiomorus* (Fig. 39a), *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Guavina*, *Hemieleotris*, *Lepidogobius*, *Leptophilypnus*, *Luciogobius*, *Microgobius* (Fig. 39c), *Padogobius*, *Philypnodon*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Pterogobius*, *Sagamia* e *Tridentiger* (Fig. 39d) portam um espinho menor e mais grosso (estado 1). Em *Barbullifer*, *Brachygobius*, *Dormitator*, *Elacatinus*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus*, *Parrella*, *Priolepis* e *Pseudogobius*, a borda posterior do pterótico termina em uma projeção diminuta (estado 2).

Caráter 25. Pterótico, cristas sobre o canal sensorial, formato (C.I: 0,33; R.I.: 0,74).

(0) – ausentes, ou apenas uma crista, (1) – duas cristas presentes, porém delimitando o canal apenas em sua porção anterior, (2) – cristas delimitando o canal em toda a sua extensão, formando um tubo aberto, (3) – cristas muito desenvolvidas, formando um tubo fechado ao menos em alguns pontos.

Esse estado de caráter não é possível de determinar em *Rhyacichthys* apenas com base nas informações de Miller (1973) e, na ausência de um exame mais aprofundado de material desse gênero no presente projeto, a polarização deste caráter foi aplicada com base na comparação com os grupos-externos. Nestes, o pterótico apresenta uma crista única em vez de duas que marcam os limites do canal. Essa condição também é observada em *Barbullifer*, *Dormitator*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Gobiomorus* (Fig. 39a), *Guavina*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Leptophilypnus*,

Microphilypnus, *Philypnodon* e *Priolepis*. O estado 1 é observado em *Coryphopterus*, *Evorthodus* e *Gobionellus* (Fig. 39b), e o estado 2 em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Awaous*, *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Gillichthys*, *Chasmichthys*, *Ctenogobius*, *Elacatinus*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Lepidogobius*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microgobius* (Fig. 39c), *Padogobius*, *Parrella*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Pseudogobius*, *Pterogobius*, *Sagamia* e *Valenciennea*. O estado 3, com o tubo praticamente fechado ao menos em parte de sua extensão, foi verificado somente em *Lepidogobius* e *Tridentiger* (Fig. 39d). Eu não consegui determinar este caráter em *Amblyeleotris*, *Brachygobius*, *Pseudapocryptes* e *Valenciennea*.

Caráter 26. Intercalar, presença e formato (adaptado de Birdsong, 1975, p. 174, tabela 2) (C.I: 0,12; R.I.: 0,4).

(0) – presente, quase tão grande quanto o proótico, de bordas irregulares, (1) – presente, muito menor o proótico e oval, (2) – presente, minúsculo e aproximadamente quadrado.

Estado 0 em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Benthophilus*, *Chasmichthys*, *Gobiomorus*, *Guavina* (Fig. 40a), *Microphilypnus* sp. 2, *Padogobius*, *Tridentiger*, estado 1 em *Amblyeleotris*, *Awaous* (Fig. 40b), *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Coryphopterus*, *Dormitator*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gillichthys*, *Gobioides*, *Gobulus*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Lepidogobius*, *Luciogobius*, *Microphilypnus acangaquara*, *M. macrostoma* *Microphilypnus* sp. 1, *Microphilypnus ternetzi*, *Parrella*, *Philypnodon*, *Prionobutis*, *Pseudogobius*, *Pterogobius*, *Sagamia*; estado 2 em *Brachygobius*, *Ctenogobius*, *Elacatinus* (Fig. 40c), *Gnatholepis*, *Gobionellus* (Fig. 40d), *Gobiosoma*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Priolepis*. Não determinado em *Pseudapocryptes* e *Valenciennea*

Rhyacichthys possui intercalar grande a aproximadamente oval, com uma projeção lateral posterior pequena. A maioria dos eleotrídeos tem intercalar grande e oval, porém em alguns membros de Gobiidae (e.g. *Acanthogobius*, *Acentrogobius* e *Pterogobius*) e de Eleotridae (e.g. *Guavina*) o intercalar é grande e em forma de bumerangue. Outros membros de Gobiidae, no entanto, têm intercalar pequeno. Por exemplo, *Ctenogobius* tem intercalar pequeno e em forma de feijão, sobre a porção anterior do exocciptal. Em *Gobionellus*, o intercalar é pouco maior e em formato de losango (formato parecido é notado em *Lepidogobius*). *Gobiosoma* tem intercalar ainda

mais diminuto e pentagonal; *Chasmichthys*, *Microgobius* e *Priolepis* têm intercalares de formato similar ao de *Gobiosoma*, mas de tamanho relativamente maior. Em *Barbullifer*, o intercalar é minúsculo e em forma de gota. Em *Lythrypnus* o intercalar tem dimensões correspondentes às de *Barbullifer*, embora tenha formato quadrangular. *Microphilypnus* sp. 2 tem intercalar em forma de bumerangue. O intercalar é ausente em alguns membros da família Xenisthmidae como *Rotuma* (Spinger, 1988) e *Tyson* (Springer, 1983).

Caráter 27. Pterofenoide, formato geral (C.I: 0,18; R.I.: 0,25).

(0) – robusto e em forma de cunha, com curvatura pequena em seu eixo dorsoventral, (1) – estreito, com formato aproximado de “tripé”, com processo curvado que delimita a borda anterior do forame do nervo V, (2) - retangular.

O estado 1 consiste em um processo lateroventral estreito e curvado que delimita a borda anterior do forame de passagem do nervo V. Nos grupos-externos analisados, o pterofenoide não possui esse processo e é usualmente mais robusto; essa condição também foi encontrada em todos os membros de Butinae, Eleotrinae e Gobionellinae analisados neste projeto. O estado 1 foi encontrado em *Acentrogobius*, *Chasmichthys*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microgobius* (Fig. 37d), *Philypnodon*, *Pseudogobius*, *Sagamia*, e *Tridentiger*. Nestes casos, o pterofenoide é geralmente mais estreito e furcado em sua margem ventral, embora *Chasmichthys* tenha pterofenoide pouco mais encorpado. *Elacatinus* apresenta uma modificação no formato desse osso, tornando-se grande e aproximadamente retangular (Fig. 37e). Este caráter não foi determinado em *Amblyeleotris*, *Benthophilus*, *Brachygobius*, *Hypseleotris* e *Valenciennea*.

Caráter 28. Pterofenoide, grau de ossificação em indivíduos adultos (C.I: 0,12; R.I.: 0,42).

(0) – ossificado, (1) – parcialmente ossificado, (2) – não ossificado .

O pterofenoide é ossificado em *Rhyacichthys* e nos grupo-externos, o que também ocorre em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Bathygobius*, *Awaous*, *Chasmichthys*,

Gnatholepis, *Gobioides*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Guavina*, *Hemieleotris*, *Luciogobius*, *Padogobius*, *Philypnodon*, *Pterogobius*, *Sagamia* e *Tridentiger*. Já *Acanthogobius*, *Barbullifer*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius boleosoma*, *Ctenogobius smaragdus*, *Dormitator* (Fig. 37a), *Elacatinus* (Fig. 37e), *Eleotris* (Fig. 37b), *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gobiomorus*, *Gobionellus* (Fig. 37c), *Lythrypnus*, *Microgobius* (Fig. 37d), *Microphilypnus*, *Parrella*, *Priolepis*, *Pseudogobius* apresentam o estado 1, no qual o pterosfenoide tem ao menos alguma ossificação. Em *Ctenogobius shufeldti* e *Kribia*, esse elemento é inteiramente cartilaginoso.

Caráter 29. Pterosfenoide, forame central de passagem de ramo do nervo V, presença (C.I: 0,33; R.I.: 0,33).

(0) – ausente, (1) – presente.

O pterosfenoide em quase todo o material examinado não apresenta forame. O estado 1 é assinalado em *Acentrogobius*, *Dormitator* (Fig. 37a), *Gnatholepis* e *Hemieleotris*.

Caráter 30. Proótico, forame de passagem do nervo VII, tamanho (C.I: 0,5; R.I.: 0,5).

(0) – grande, quase tanto quanto o forame de passagem do nervo V, atrás do pterosfenoide, (1) – pequeno, esférico, pouco perceptível, muito menor que o forame de passagem do nervo V, (2) – minúsculo, estreito, levemente alongado .

Na maioria dos táxons analisados, o forame de passagem do nervo VII no proótico é menor que o de passagem do nervo V, delimitado pelo pterosfenoide, porém essa diferença de tamanho dos forames não é tão grande. Em *Awaous* (Fig. 40b), *Ctenogobius shufeldti*, *Gnatholepis* e *Gobioides* o forame do proótico é muito menor do que o forame entre o pterosfenoide e o proótico, porém de formato esférico. Em *Eleotris*, o forame do proótico é pequeno e alongado.

Caráter 31. Proótico, forame de passagem do nervo VII, posição em relação ao forame de artéria carótida (Murdy, 1989, p. 70, Fig. 94, caráter 33) (C.I: 0,33; R.I.: 0,33).

(0) – atrás e relativamente afastado do forame da artéria carótida, (1) – próximo e ao lado do forame da artéria carótida.

Na maioria dos membros de Gobioidi (inclusive em *Rhyacichthys*) e nos grupos-externos o forame de passagem do nervo VII está atrás do forame da artéria carótida. Murdy (1989) encontrou esse caráter *Periophthalmus* e *Perophthalmodon* e sugeriu que ele poderia representar uma sinapomorfia desses dois gêneros. O estado 1 foi encontrado em *Pseudapocryptes* (um oxudercíneo), bem como em *Benthophilus*, *Gobioides* e *Gobionellus* (Fig. 40d), indicando que tal caráter não é exclusivo dos táxons que Murdy examinou.

Caráter 32. Fossa subtemporal, presença (C.I: 0,25; R.I.: 0,57).

(0) – ausente, (1) – presente.

A fossa subtemporal está situada na região ventral do crânio e foi registrada em vários grupos de Teleostei, como Osteoglossiformes (Hilton, 2003), Clupeiformes e Zoarcídeos (Anderson, 1994), entre outros, mas costuma estar ausente na maioria dos membros de Acanthomorpha. Em Gobioidi, a fossa subtemporal é formada por um espaço entre o exoccipital, o proótico e o pterótico. Em *Rhyacichthys*, esta fossa está praticamente ausente, de maneira que o estado “ausência de fossa” é tido aqui como plesiomórfico. *Acentrogobius*, *Padogobius* e *Pterogobius* têm a região ventral do crânio semelhante ao apresentado por *Rhyacichthys*. Todos os demais táxons analisados nos grupos-internos têm fossa subtemporal, embora o tamanho dela seja variável: menor em *Elacatinus* (Fig. 40c), *Gillichthys*, *Gobiomorus*, *Gobulus*, *Lythrypnus*, *Priolepis* e *Pterogobius*, maior nos demais táxons, com destaque para *Microphilypnus*.

Caráter 33. Basioccipital, face ventral, esculturações em forma de “alvéolos”, presença (C.I: 0,33; R.I.: 0,6).

(0) – ausente, (1) – presente.

A face ventral do basioccipital geralmente é lisa em Acanthomorpha, e tal feição foi observada na maioria dos táxons de Gobioides que eu examinei. O estado 1 foi observado somente em *Ctenogobius*, *Evorthodus*, *Gnatholepis* e *Gobioides*. Nos exemplares de *Ctenogobius boleosoma* e *Ctenogobius shufeldti*, essa área ventral esculpada do basioccipital é muito expandida, formando uma placa quadrada.

Caráter 34. Basioccipital, asas anterolaterais, formato geral (C.I: 0,08; R.I.: 0,42).

(0) - asas muito compridas, fortemente separadas na base, e estreitas, quase alcançando a horizontal que passa pela margem anterior dos proóticos, (1) - asas relativamente curtas, largas, muito unidas na base, pouco mais compridas que largas.

As asas anterolaterais do basioccipital são geralmente longas e sempre muito separadas entre si nos grupos-externos (e.g. *Mycteroperca*), porém não é fácil acessar essa informação nas figuras sobre *Rhyacichthys* em Miller (1973, p. 401, Fig. 3b). O estado 1 consiste no alargamento e encurtamento das asas anterolaterais do basioccipital, que se tornam amplamente unidas na região medial. Essa condição é encontrada em *Barbullifer*, *Chasmichthys*, *Dormitator*, *Gobiomorus*, *Gobionellus* (Fig. 40d), *Gobiosoma*, *Hemieleotris*, *Kribia*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Microphilypnus*, *Padogobius*, *Parrella*, *Philypnodon*, *Priolepis*, *Pseudogobius*. Caráter não determinado em *Brachygobius*, *Prionobutis* e *Pseudapocryptes*.

Caráter 35. Parasfenoide, crista longitudinal de cada lado, para origem dos músculos oculomotores *rectus medialis*, *rectus superioris* e *rectus inferioris* (Birdsong, 1975, p. 173, caráter 4) (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) – ausente, (1) – presente.

Birdsong (1975) considerou esse caráter derivado dentro de Gobioides, porém ele não o relatou em nenhum membro de Gobiosomatini e, de fato, não encontrei crista no Parasfenoide de nenhum dos exemplares que eu examinei deste grupo. O estado 1 foi

verificado em *Evorthodus*, *Gobioides* e *Gobionellus* (Fig. 40d). Em *Evorthodus*, a estrutura em questão é relativamente pouco desenvolvida, sendo pouco mais saliente em *Gobionellus*; já em *Gobioides* a crista parasfenoide é enorme e estende-se posteriormente até o basioccipital.

Caráter 36 – Parasfenoide, asa lateral em relação ao forame de passagem da artéria carótida (C.I: 0,13; R.I.: 0,48).

(0) – asa lateral estreita, voltada para o lado, deixando uma área ampla de onde sai o forame, (1) – asa lateral delimitando um canal estreito de onde sai o forame, (2) – asa lateral muito desenvolvida, circundando totalmente o forame de saída da artéria carótida

A condição observada em *Rhyacichthys*, se o desenho em que esta estrutura é observada estiver acurado, é do forame da artéria carótida diminuto e totalmente circundado pela asa lateral do parasfenoide, o que concorda mais com a descrição apresentada sobre o estado 2. Ainda assim, a polarização é mantida da forma indicada acima porque na maior parte dos grupos-externos analisados a condição observada é a de um forame da artéria carótida largo, com a asa lateral do parasfenoide estreita; tal padrão também é notado em *Bathygobius*, *Kribia*, *Microphilypnus*, *Philypnodon*, *Pterogobius* e *Sagamia*. Em *Acanthogobius*, *Awaous* (Fig. 40b), *Benthophilus*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Dormitator*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gillichthys*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus* (Fig. 40d), *Gobulus*, *Guavina* (Fig. 40a), *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Lepidogobius*, *Leptophilypnus*, *Microgobius*, *Padogobius*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes* e *Pseudogobius*, o forame da artéria carótida é pouco mais estreito (estado 1) na base de um sulco delimitado pela asa lateral do parasfenoide. *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Barbullifer*, *Brachygobius*, *Chasmichthys*, *Elacatinus* (Fig. 40c), *Gobiosoma*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Parrella*, *Priolepis*, *Pseudogobius* e *Tridentiger* possuem o aspecto do forame semelhante ao de *Rhyacichthys* (estado 2). Caráter não determinado em *Valenciennea*.

Caráter 37. Nasal, presença e grau de ossificação em indivíduos adultos (adaptado de Birdsong, 1975, p. 178, Tabela 3) (C.I: 0,17; R.I.: 0,37).

(0) - presente, ossificado, (1) – presente, não ossificado, (2) – ausente.

O nasal está presente nos grupos-externos e em *Rhyacichthys* geralmente como um osso laminar e fino, porém totalmente ossificado. Essa condição plesiomórfica também é encontrada em *Ctenogobius boleosoma*, *Gnatholepis*, *Gobiomorus*, *Philypnodon*, *Sagamia* e *Tridentiger*. *Ctenogobius shufeldti*, *Elacatinus*, *Gobionellus*, *Microgobius*, *Padogobius* e *Pterogobius* possuem esse osso pouco evidente e não ossificado. Os demais táxons analisados perderam completamente o nasal.

Caráter 38. Lacrimal, presença (C.I: 0,14; R.I.: 0,25).

(0) – presente, (1) – ausente.

O lacrimal é um osso laminar presente na absoluta maioria dos membros de Acanthomorpha, e muitos integrantes desse grupo têm série infraorbital extensa (com até seis infraorbitais, contando o lacrimal). *Rhyacichthys* possui o lacrimal e os infraorbitais 2 e 3, contudo, os demais membros de Gobioidae apresentam apenas o lacrimal, quando presente. Esse osso é perdido em *Barbullifer*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius smaragdus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Luciogobius*, *Microphilypnus macrostoma*, *Parrella* e *Tridentiger*. *Ctenogobius boleosoma*, *Ctenogobius shufeldti* e *Eleotris* contêm o lacrimal, porém pouco ossificado.

Caráter 39. Lacrimal, formato (C.I: 0,67; R.I.: 0,5).

(0) – laminar e em forma de cunha em vista lateral, (1) – laminar e ovalado ou discóide em vista lateral, (2) – com projeções ventrais semelhantes a dedos.

O lacrimal em *Rhyacichthys* e na maioria dos táxons de Gobioidae que eu examinei é laminar e em forma de cunha. O estado 1 foi encontrado somente em *Sagamia* (Fig. 41b), e o estado 2 em *Awaous* (Fig. 41d) e *Gobioides*. Caráter não aplicável nas espécies com estado 1 do caráter 38.

Caráter 40. Lacrimal, tamanho do osso em relação ao etmoide lateral (C.I: 0,25; R.I.: 0,57).

(0) – grande, igual ou maior que o etmoide lateral, (1) – menor que o etmoide lateral
(2) – quase imperceptível.

Embora o tamanho do lacrimal seja evidentemente variável entre os grupos externos, o que dificulta a polarização deste caráter, *Rhyacichthys* apresenta lacrimal grande, bem como *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Chasmichthys*, *Guavina*, *Hemieleotris*, *Microgobius*, *Padogobius*, *Philypnodon* e *Sagamia*. Por sua vez, *Awaous*, *Bathygobius*, *Ctenogobius boleosoma*, *Ctenogobius shufeldti*, *Dormitator*, *Elacatinus* (Fig. 41e), *Eleotris*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobiomorus*, *Gobionellus* (Fig. 41d), *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Microphilypnus acangaquara*, *Microphilypnus* sp. 1, *Microphilypnus ternetzi*, *Pseudogobius* e *Pterogobius* apresentam redução no tamanho deste osso, porém ele ainda é evidente. *Lythrypnus*, *Microphilypnus* sp. 2 e *Priolepis* possuem lacrimal minúsculo, mal ossificado e pouco evidente. Caráter não aplicável nas espécies com estado 1 do caráter 38.

Caráter 41. Lacrimal, estruturas sensoriais, presença e conformação (C.I: 0,33; R.I.: 0,5).

(0) – presente, um forame pequeno, (1) – presente, um forma grande, em forma de canal, (2) – presente, dois forames, (3) – ausentes.

Os teleósteos geralmente apresentam um canal de tamanho e formato variáveis nas séries infraorbitais, inclusive no lacrimal, mas em Gobioides essa estrutura está ausente, sendo substituída por poros. *Acentrogobius*, *Bathygobius*, *Hemieleotris* (Fig. 41a), *Microphilypnus*, *Padogobius* e *Philypnodon* apresentam um poro diminuto e geralmente em posição central (estado 0). *Acanthogobius* (Fig. 41c) apresenta um forame grande e em forma de canal (estado 1) e *Sagamia* (Fig. 41b) possui dois forames no lacrimal (estado 2). Finalmente, os lacrimais de *Awaous*, *Chasmichthys*, *Ctenogobius boleosoma*, *Ctenogobius shufeldti*, *Elacatinus*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Guavina*, *Hemieleotris*, *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Priolepis*, *Pseudogobius* e *Pterogobius* não contêm forame algum. Caráter não aplicável nas espécies com estado 1 do caráter 38.

Suspensório

Caráter 42. Hiomandibular, côndilo posterior de articulação ao opérculo, comprimento e orientação (C.I: 0,2; R.I.: 0,5).

(0) – mais curto que o restante do hiomandibular, aproximadamente retilíneo, (1) – comprido e inclinado para baixo.

Rhyacichthys apresenta o côndilo posterior do hiomandibular muito curto e retilíneo, de modo que o opérculo fica muito próximo ao restante do suspensório. Em *Barbullifer*, *Chasmichthys* (Fig. 42d), *Ctenogobius shufeldti*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Microgobius* (Fig. 42e), *Parrella* e *Tridentiger*, contudo, o côndilo posterior do hiomandibular é muito alongado e um pouco inclinado para baixo.

Caráter 43. Hiomandibular, processo posterior retrorso atrás do côndilo de articulação ao pterótico, presença (C.I: 0,12; R.I.: 0,46).

(0) – ausente, (1) – presente.

Em *Rhyacichthys* o côndilo hiomandibular de articulação ao pterótico é muito pequeno, pouco saliente e próximo ao côndilo hiomandibular de articulação ao opérculo (ver caráter 42, acima). Nos outros táxons de Gobioidae existe uma crista atrás entre esses dois côndilos do hiomandibular, que geralmente termina em uma pequena projeção truncada ou espinho diminuto. Em *Barbullifer*, *Chasmichthys* (Fig. 42d), *Elacatinus* (Fig. 42c), *Erotelis*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Guavina*, *Lepidogobius*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Parrella*, *Philypnodon*, *Priolepis* e *Tridentiger* existe um processo retrorso desenvolvido atrás do côndilo de articulação ao pterótico. Embora todos os gêneros indicados acima tenham o estado 1, a conformação de tal processo varia entre os táxons. Em *Lythrypnus* e *Priolepis* o processo é pequeno, *Erotelis*, *Guavina* e *Philypnodon* têm esse processo mais curto e largo, ao passo que em *Chasmichthys* (Fig. 42d) e *Tridentiger* o processo é enorme, alcançando a borda posterior do opérculo.

Caráter 44. Pré-opérculo, espinho antrorso na borda ventral, presença (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) - ausente, (1) - presente.

A borda posterior do pré-opérculo não apresenta espinho na maioria dos membros de Gobioidei e também é ausente em *Ryacichthys* e nos grupos-externos examinados, que geralmente apresentam, quando present, espinho retrorso no opérculo. Eu encontrei o estado 1 em *Eleotris* (Fig. 42b) e *Erotelis*.

Caráter 45. Pré-opérculo, processo simplético, presença (C.I: 0,1; R.I.: 0,44).

(0) – ausente, (1) – presente, pequeno e obtuso, (2) – presente, espinho grande, quase em contato com a borda posterior do simplético.

O processo simplético é uma projeção de formato e tamanho variáveis na borda anterodorsal do pré-opérculo. *Rhyacichthys* e os grupos-externos não possuem esse processo, assim como *Acentrogobius*, *Ctenogobius*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Microphilypnus acangaquara*, *M. macrostoma*, *Microphilypnus* sp. 1, *M. ternetzi*, *Parrella* e *Sagamia*. *Awaous*, *Brachygobius*, *Benthophilus*, *Chasmichthys*, *Dormitator* (Fig. 42a), *Eleotris* (Fig. 42b), *Gobiomorus*, *Gobionellus* (Fig. 42e), *Guavina*, *Leptophilypnus*, *Luciogobius*, *Microgobius* (Fig. 42e), *Microphilypnus* sp. 2, *Philypnodon*, *Priolepis*, *Prionobutis*, *Pterogobius* e *Tridentiger* possuem um processo pequeno e abaulado, que não chega até a borda posterior do simplético (estado 1). *Acanthogobius*, *Amblyeleotris*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Coryphopterus*, *Elacatinus*, *Erotelis*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Lepidogobius*, *Lythrypnus* (Fig. 42c), *Padogobius* e *Pseudapocryptes* possuem processo simplético muito comprido, condizente com a situação descrita acima sobre o estado 2.

Caráter 46. Pré-opérculo, canal sensorial, posição (Hoese & Gill, 1993, Tabela 1, caráter 6) (C.I: 0,33; R.I.: 0,83).

(0) - ocupando a seção vertical e parte do ramo anterior, (1) - restrito à porção vertical do osso.

O estado 1 em foi encontrado em *Dormitator* (Fig. 42a), *Eleotris* (Fig. 42b), *Erotelis*, *Gobiomorus*, *Guavina*, *Hemieleoris*, *Hypseleotris*, *Leptophilypnus*, *Microphilypnus* e *Philypnodon*. Embora Hoese & Gill (*op.cit.*) não tenham plotado este caráter no cladograma de Gobioidae, eles mencionaram que tal característica é uma sinapomofia presumível de Eleotrinae. Os membros de Butinae, Gobionellinae e Gobiinae apresentam o estado 0, também evidente em *Rhyacichthys*.

Caráter 47. Pré-opérculo, dilatação na porção posterior que porta o canal sensorial, presença (C.I: 0,33; R.I.: 0,33).

(0) – ausente, (1) – presente.

A margem posterior do pré-opérculo é quase sempre em forma de arco, com uma curva sutil nesta região. Entretanto, *Barbullifer*, *Chasmichthys* (Fig. 42d), *Elacatinus* (Fig. 42c) e *Gobiosoma* possuem uma dilatação na borda posterior que tem o canal sensorial, caracterizando a ocorrência do estado 1 nestes terminais.

Caráter 48. Subopérculo, margem anterior ventral, projeção pequena na base do espinho, presença (C.I: 0,25; R.I.: 0,62).

(0) – ausente, (1) – presente.

Em *Rhyacichthys* e nos membros de Acanthomorpha fora de Gobioidae a margem anteroventral do subopérculo é convexa, porém sem projeção evidente. *Awaous*, *Ctenogobius shufeldti*, *Ctenogobius smaragdus*, *Evorthodus*, *Gobioides*, *Gobionellus* (Fig. 42e) e *Microgobius* (Fig. 42d) possuem uma projeção estreita nessa região (estado 1).

Caráter 49. Simplético, apófise na porção posteroventral, presença e formato (C.I: 0,12; R.I.: 0,22).

(0) - ausente, (1) – projeção pequena, não alcançando a borda anterior do pré-opérculo
(2) – projeção desenvolvida, quase tocando a margem anterior do pré-opérculo.

Em Acanthomorpha geralmente o simplético tem forma de bastão e uma projeção ventral, quando presente, é muito sutil. Condição similar é encontrada em *Rhyacichthys*, porém em *Acentrogobius*, *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Chasmichthys* (Fig. 42d), *Coryphopterus*, *Gobionellus* (Fig. 42e), *Gobiosoma*, *Luciogobius*, *Microphilypnus* sp. 2, *Padogobius*, *Parrella*, *Priolepis*, *Sagamia* e *Prionobutis* existe uma projeção pequena, porém evidente na borda posteroventral, condizente com o estado 1 descrito acima. O estado 2 é observado em *Amblyeleotris*, *Brachygobius*, *Eleotris* (Fig. 42b), *Erotelis*, *Gobulus*, *Guavina*, *Lepidogobius* e *Tridentiger*.

Caráter 50. Metapterigoide, formato geral (C.I: 0,22; R.I.: 0,67).

(0) – curto e alargado dorsalmente, (1) – em forma de bastão, sem alargamento dorsal
(2) – em forma de fio.

O padrão básico de metapterigoide em Teleostei é o de um osso laminar, muito larto em vista lateral. Esse formato de metapterigoide é observado, com algumas modificações nos Gobionellinae (e.g. *Awaous*, *Gnatholepis*, *Gobioides*), bem como em *Chasmichthys* (Fig. 43c), *Gillichthys*, *Lepidogobius*, *Microgobius* (Fig 43e), *Parrella* e *Tridentiger*. A modificação descrita no estado 1 é evidenciada em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Coryphopterus*, *Elacatinus* (Fig. 43d), *Eleotris*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gobiomorus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Guavina* (Fig. 43b), *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus*, *Padogobius*, *Philypnodon*, *Priolepis*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Pterogobius*, e também em *Rhyacichthys*. O estado 2 foi constatado em *Brachygobius* e *Dormitator* (Fig. 43a). Este caráter não foi determinado em *Sagamia*, pois o metapterigoide não foi encontrado na preparação do exemplar deste gênero.

Caráter 51. Metapterigoide, porção anterior, relação com o quadrado (C.I: 0,2; R.I.: 0,2).

(0) – em contato sutil com o quadrado, (1) – avançando sobre o quadrado.

Em Acanthomorpha geralmente existe um espaço entre o metapterigoide e o quadrado ou, quando há contato entre estes ossos, isso ocorre de forma sutil, apenas com as bordas dos respectivos ossos se tocando. O estado 1 representa a borda anterior do metapterigoide amplamente encaixada na borda anterolateral do quadrado, e é verificada em *Barbullifer*, *Elacatinus* (Fig. 43d), *Gobiosoma*, *Guavina* (Fig. 43b), *Lepidogobius* e *Tridentiger*. Este caráter não foi determinado em *Sagamia*, pois o metapterigoide não foi encontrado na preparação do exemplar deste gênero.

Caráter 52. Quadrado, formato da lâmina dorsal (Harrison, 1989, p. 333, tabela 1, caráter G) (C.I: 0,25; R.I.: 0,5).

(0) – triangular, (1) – fortemente bifurcada, com margem anteroventral elevada.

A lâmina dorsal do quadrado é aproximadamente triangular e baixa em *Rhyacichthys* e na maioria dos membros de Gobioidi. Em *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus* (Fig. 43f), *Lythrypnus*, *Priolepis* e *Pseudapocryptes*, no entanto, a lâmina dorsal é modificada de acordo com as informações indicadas acima no estado 1.

Caráter 53. Quadrado, largura da lâmina dorsal (Harrison, 1989, p. 333, tabela 1, caráter H) (C.I: 0,12; R.I.: 0,5).

(0) – muito maior que sua altura, (1) – aproximadamente de mesma largura ou menor que sua altura.

O quadrado em praticamente todos os Acanthomorpha estudados do ponto de vista osteológico é baixo, geralmente mais largo do que alto. Em *Rhyacichthys* e diversos outros táxons de Gobioidi o quadrado é ainda mais alargado, com margem dorsal relativamente plana. Em *Acentrogobius*, *Bathygobius*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus* (Fig. 43f), *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Parrella*, *Priolepis* e *Pseudapocryptes*, por sua vez, a lâmina dorsal é estreita e muito alta, em configuração descrita acima no estado 1.

Caráter 54. Endopterigoide, presença (Regan, 1911; Springer, 1983, Hoese, 1984) (C.I: 0,25; R.I.: 0,77).

(0) - presente, (1) - ausente.

O endopterigoide foi perdido diversas vezes na evolução dos Acanthomorpha, porém está presente nos grupos externos presumivelmente mais próximos de Gobioidaei como Apogonidae (ver Baldwin & Johnson, 1999) e Scorpaenidae (*obs. pess.*), e também em *Rhyacichthys*, Butinae e Eleotrinae. O estado 0 foi assinalado em *Dormitator* (Fig. 43a), *Gobiomorus*, *Guavina* (Fig. 43b), *Eleotris*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Leptophilypnus*, *Prionobutis* e o estado 1 nos demais táxons. Há muito tempo os autores que estudaram as relações e a classificação de Gobioidaei postulam que a perda desse elemento seria uma feição derivada característica de Gobiidae; embora alguns membros de Eleotrinae como *Erotelis*, *Microphilypnus* e *Philypnodon* também não possuem tal elemento (em *Philypnodon* é diminuto e pouco ossificado), os resultados deste projeto coadunam com essa visão já consagrada da evolução do caráter em questão.

Caráter 55. Ectopterigoide, posição em relação ao quadrado (adaptado de Harrison, 1989, Tabela 1, caracteres C a E) (C.I: 0,14; R.I.: 0,41).

(0) - borda posterior do ectopterigoide avançando lateralmente além da borda anterior do quadrado, (1) - borda posterior com contato em toda borda anterior do quadrado, porém sem avançar nesse osso; (2) - borda posterior com contato restrito à borda anterodorsal do quadrado; (3) - borda posterior com contato restrito à borda anteroventral do quadrado.

O padrão geral em Acanthomorpha e reproduzido em *Rhyacichthys* é a presença de ectopterigoide de borda muito ampla, em contato amplo com a borda anterolateral do quadrado em toda a sua extensão; esse estado é observado em *Erotelis*, *Gobiomorus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Hemieleotris*, *Microphilypnus acangaquara*, *Microphilypnus* sp. 1, *Microphilypnus* sp. 2, *Microphilypnus ternetzi*, *Parrella* e *Philypnodon*. Em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Awaous*, *Bathygobius*, *Chasmichthys* (Fig. 43c), *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Elacatinus* (Fig. 43d), *Eleotris*, *Evorthodus*, *Gillichthys*, *Guavina*, *Hypseleotris*, *Luciogobius*, *Microgobius* (Fig. 43e) e *Tridentiger* há uma

pequena modificação em que o contato é pouco mais restrito, apenas com as bordas de cada osso tocando-se levemente. No estado 2 nota-se um estreitamento da borda posterior do quadrado que fica em contato apenas com a borda anterodorsal do quadrado, o que é observado em *Amblyeleotris*, *Barbullifer*, *Benthophilus*, *Brachygobius*, *Dormitator* (Fig. 43a), *Gnatholepis*, *Kribia*, *Lepidogobius*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus macrostoma*, *Padogobius*, *Priolepis*, *Prionobutis* e *Sagamia*. A conexão da borda posterior do ectopterigoide à porção anteroventral do quadrado (estado 3) foi verificada em *Gobioides*, *Gobionellus* (Fig. 43f), *Pseudapocryptes* e *Pterogobius*.

Caráter 56. Ectopterigoide, tamanho em relação ao dermopalatino (C.I: 0,33; R.I.: 0,6).

(0) – quase tão longo quanto à porção posterior em *shaft* do dermopalatino, (1) – muito mais curto que a porção posterior do dermopalatino.

Em Acanthomorpha de forma geral, *Rhyacichthys* e grande parte dos integrantes de Gobioides, o processo anterior do ectopterigoide é tão grande quanto o processo posterior do palatino. Uma redução da porção anterior do ectopterigoide, de acordo com a situação descrita no estado 1, é encontrada somente nos gobionelíneos *Ctenogobius*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides* e *Gobionellus* (Fig. 43f), e em *Pseudogobius*.

Caráter 57. Palatino, porção dérmica, posição da extremidade posterior (adaptado de Harrison, 1989, p. 333, Tabela 1, caracteres A e B) (C.I: 0,33; R.I.: 0,5).

(0) - atingindo a vertical que passa pela metade da extensão do ectopterigoide; (1) – atingindo ou quase atingindo a vertical que passa pela borda anterior do quadrado, (2) - muito curto, não atingindo a borda anterior do ectopterigoide.

Essa condição varia muito entre os teleósteos: grupos como Osteoglossiformes (Hilton, 2003) e Characiformes tendem a apresentar porção posterior do palatino (ou dermopalatino) comprida, atingindo a borda anterior do quadrado, enquanto que em grupos como a superfamília Carangoidei o palatino é muito curto (O’Toole, 2002, p. 602, Fig. 4). Em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Barbullifer*, *Bathygobius*,

Brachygobius, *Benthophilus*, *Chasmichthys* (Fig. 43c), *Ctenogobius shufeldti*, *Ctenogobius smaragdus*, *Dormitator* (Fig. 43a), *Elacatinus* (Fig. 43d), *Eleotris*, *Erotelis*, *Gillichthys*, *Gobiomorus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Guavina* (Fig. 43b), *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Lepidogobius*, *Leptophilypnus*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microgobius* (Fig. 43e), *Microphilypnus*, *Padogobius*, *Parrella*, *Philypnodon*, *Priolepis*, *Prionobutis*, *Pseudogobius*, *Pterogobius* e *Sagamia* é observado o estado 0. Eu assinalei o estado 1, similar (dentro de certos limites) ao observado em Characiformes, em *Acanthogobius*, *Awaous*, *Ctenogobius boleosoma*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus* (Fig. 43f) e *Tridentiger*. O estado 2, similar ao de Carangoidea, foi visto por mim apenas em *Pseudapocryptes*, porém é tido por Murdy (1989, p. 56, Fig. 40, caráter 3) como uma sinapomorfia de Oxudercinae. Caráter não determinado em *Valenciennea*.

Caráter 58. Palatino, processo ascendente que se articula ao mesetmoide, formato e tamanho (adaptado de Regan, 1911; Gosline, 1955; Harrison, 1989) (C.I: 0,2; R.I.: 0,69).

(0) – baixo, de margem dorsal plana, (1) – elevado, formando um côndilo, mas menor do que o processo maxilar do palatino, (2) – muito desenvolvido, tão grande quanto o processo maxilar do palatino.

Harrison (1989) mencionou que a presença de processo mesetmoide é um caráter derivado em Gobioidi porque não é encontrada em outros representantes de Acanthomopha. Nos grupos-externos que eu examinei, há apenas uma pequena dilatação dorsal. A polarização será mantida como esses autores estipularam, mas cabe lembrar que *Rhyacichthys*, o táxon mais basal de Gobioidi, tem processo mesetmoide desenvolvido (ver Miller, p. 402, Fig. 4a). *Dormitator* (Fig. 43a), *Eleotris*, *Erotelis*, *Gobiomorus*, *Guavina* (Fig. 43b), *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Leptophilypnus*, *Microphilypnus* e *Philypnodon* apresentam o estado 0. *Acanthogobius*, *Awaous*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Chasmichthys* (Fig. 43c), *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Elacatinus* (Fig. 43d), *Gillichthys*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Kribia*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microgobius* (Fig. 43e), *Padogobius*, *Priolepis*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Pterogobius*, *Rhyacichthys*, *Sagamia* e *Tridentiger* possuem o estado 1; *Acanthogobius*, *Amblyeleotris*, *Brachygobius*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*,

Gobionellus (Fig. 43e), *Lepidogobius* e *Parrella* têm o estado 2, com processo mesetmoide muito desenvolvido. Caráter não determinado em *Valenciennea*.

Caráter 59. Dentário, processo coronoide, presença e altura (C.I: 0,33; R.I.: 0,71).

(0) – ausente, (1) - baixo, margem dorsal arredondada, abaixo da linha horizontal imaginária que passa pela margem dorsal do quadrado, (2) - alto, margem dorsal pontuda, voltada para trás, muito acima da horizontal que passa pela margem dorsal do quadrado.

O processo coronoide é ausente nos grupos-externos (estado 0) e baixo, pouco desenvolvido, em *Rhyacichthys* (estado 1; ver Miller, 1973, p. 402. Fig. 2b). *Lythrypnus* não apresenta processo coronoide (estado 0), e *Ctenogobius*, *Evorthodus*, *Gillichthys*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus* (Fig. 43f), *Lepidogobius* e *Microgobius* (Fig. 43e) possuem processo coronoide muito elevado e voltado para trás, representado pelo estado 2. Os demais táxons analisados têm o estado 1.

Caráter 60. Dentário, extensão das fileiras de dentes (C.I: 0,1; R.I.: 0,47).

(0) – em quase toda a superfície do dentário, (1) – espaço pequeno entre o processo coronoide e a superfície com dentes do dentário, (2) – espaço grande entre o processo coronoide e a superfície dentígera do dentário.

O padrão de disposição das fileiras de dentes no dentário dos peixes acantomorfos é a presença de dentes em quase toda a superfície do dentário. Essa conformação também é observada em *Amblyeleotris*, *Coryphopterus*, *Elacatinus*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Guavina* (Fig. 43b), *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Lepidogobius*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus*, *Prionobutis* e *Pterogobius*. *Acentrogobius*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Brachygobius*, *Benthophilus*, *Dormitator* (Fig. 43a), *Evorthodus*, *Gillichthys*, *Gobiomorus*, *Gobionellus* (Fig. 43f), *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Padogobius*, *Priolepis* e *Parrella* portam um pequeno espaço edêntulo na superfície do dentário, logo à frente do processo coronoide (estado 1). Em *Acanthogobius*, *Awaous*, *Chasmichthys*, *Ctenogobius*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Luciogobius*, *Microgobius* (Fig. 43e), *Philypnodon*, *Pseudapocryptes*, *Sagamia* e

Tridentiger o espaço edêntulo na superfície do dentário é grande, condizente com o estado 2.

Caráter 61. Elemento coronomeckeliano, grau de ossificação em exemplares adultos (C.I: 0,5; R.I.: 0,6).

(0) - ossificado, tão grande quanto a altura da cartilagem de Meckel, em forma de gota, (1) – pouco ossificado, aproximadamente esférico, menor que a altura da cartilagem de Meckel, (2) – não ossificado.

O elemento coronomeckeliano é uma pequena ossificação em forma de gota que fina na porção posterodorsal da Cartilagem de Meckel. Em Gobioides essa estrutura costuma ser menos desenvolvida do que em outros acantomorfos, mas geralmente é tão alta quanto a cartilagem por baixo dela. O estado 1 foi encontrado em *Barbullifer*, *Elacatinus*, *Microphilypnus acangaquara*, *Microphilypnus* sp. 1 e *Microphilypnus* sp. 2, e o estado 2 em *Microphilypnus macrostoma*, *Microphilypnus ternetzi* e *Parrella*.

Caráter 62. Angular, forame sesamoide, presença e formato (C.I: 0,12; R.I.: 0,17).

(0) – ausente, (1) – presente, diminuto, (2) – presente, grande.

O angular na maioria dos táxons de Gobioides, *Rhyacichthys* e nos grupos-externos Gobioides não apresenta forame sesamoide. O estado 1 foi encontrado por mim em *Barbullifer*, *Ctenogobius boleosoma*, *Ctenogobius smaragdus*, *Eleotris*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobiomorus*, *Guavina* (Fig. 43b), *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Parrella*, e *Sagamia*. Um forame de tamanho maior (estado 2) foi constatado em *Acanthogobius*, *Awaous*, *Bathygobius*, *Ctenogobius shufeldti*, *Evorthodus*, *Gobiosoma* e *Padogobius*.

Caráter 63. Retroarticular, extensão e grau de curvatura (C.I: 0,33; R.I.: 0,64).

(0) – extenso, projetado anteriormente sobre o angular, aproximadamente triangular, (1) – curto, em forma de “C”, com projeção anteroventral pequena, (2) – curto, sem projeção anteroventral, aproximadamente cilíndrico ou em forma de ampulheta.

Os representantes mais basais de Acanthomorpha apresentam um retroarticular grande e triangular, formando toda a borda posterior da maxila inferior, e possui uma projeção anterior grande e que avança um pouco sobre a borda posterior do angular. Eu também observei essa condição generalizada em *Acanthogobius* e *Guavina* (Fig. 43b). Em grande parte dos demais membros de Gobioidi, particularmente em Eleotrinae e Gobionellinae, é verificado o estado 1, em que o retroarticular é curto, porém muito curvado e com uma projeção anteroventral (ver Fig. 43e). Em alguns representantes de Gobiosomatini (*Barbullifer*, *Elacatinus*, *Gobiosoma* e *Gobulus*), e nos gobiíneos *Padogobius* e *Pseudogobius* eu observei o estado 2, em que o processo anteroventral do retroarticular é perdido e fica aproximadamente cilíndrico ou em forma de ampulheta (ver Fig. 43d).

Caráter 64. Pré-maxilar, processo articular, tamanho (C.I: 0,5; R.I.: 0,89).

(0) – baixo, de mesma altura do processo maxilar, (1) - desenvolvido, muito mais alto que o processo maxilar.

O processo articular do pré-maxilar é geralmente baixo em relação ao seu processo maxilar, embora seja mais alto em *Rhyacichthys*. Em *Awaous*, *Benthophilus*, *Ctenogobius*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus*, *Gobiosoma*, *Hemieleotris*, *Luciogobius*, *Parrella* e *Pseudapocryptes*, no entanto, o processo articular é muito alto.

Caráter 65. Pré-maxilar, processo ascendente, tamanho (C.I: 0,14; R.I.: 0,14).

(0) – desenvolvido, muito destacado e avançado dorsalmente em relação ao processo articular, (1) – diminuto, pouco destacado do processo articular.

O processo ascendente nos membros de Acanthomorpha geralmente é longo ou muito longo. Murdy (1989, p. 56) afirmou que o processo ascendente em Oxudercinae era muito reduzido (caráter 4; ver Figs. 62-63) e interpretou essa modificação como uma sinapomorfia do grupo. Eu realmente observei esse caráter no oxudercíneo *Pseudapocryptes*, mas também vi essa condição retratada acima no estado 1, embora

não tão nitidamente, em *Awaous*, *Brachygobius*, *Evorthodus*, *Gillichthys*, *Gobioides*, *Gobionellus* e *Lythrypnus*. Tal fato sugere que esse caráter levantado por Murdy não é uma sinapomorfia exclusiva de Oxudercinae.

Arcos branquiais

Caráter 66. Basi-hial, formato geral (Takagi, 1950, Gosline, 1955) (C.I: 0,17; R.I.: 0,58).

(0) - alongado, estreito, (1) - curto e alargado ou em forma de cunha em vista lateral, (2) - levemente bífida, (3) - fortemente furcada e em forma de Y.

Takagi (1950) arranjou os diferentes formatos de basi-hial que ele encontrou em diversos tipos, que ele definiu por letras maiúsculas: A (longo, estreito), B (subtriangular), C (espatulado), F (levemente furcado) e V (amplamente furcado). Takagi já havia percebido naquela época que o tipo A era o mais primitivo em Gobioides (ver Gosline, 1955, p. 161). Embora seja difícil diferenciar entre si alguns dos critérios de basi-hial adotados por Takagi, essa classificação é muito útil até hoje. Eu encontrei o estado 0 (tipo A) em *Benthophilus*, *Dormitator*, *Eleotris*, *Erotelis* (Fig. 44a), *Gobiomorus*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris* e *Lythrypnus*, o estado 1 (tipos B e C) em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Bathygobius*, *Coryphopterus*, *Elacatinus*, *Gobiosoma* (Fig. 44c), *Gobulus*, *Kribia*, *Microphilypnus acangaquara*, *Microphilypnus* sp. 1, *Microphilypnus* sp. 2, *M. ternetzi*, *Philypnodon*, *Priolepis* (Fig. 44d), *Prionobutis*, *Sagamia*, e *Tridentiger*, estado 2 (tipo F) em *Barbullifer*, *Brachygobius*, *Ctenogobius boleosoma*, *Ctenogobius shufeldti*, *Gobioides*, *Guavina*, *Leptophilypnus*, *Microphilypnus macrostoma* (Fig. 29b) e *Pterogobius*, e o estado 3 (tipo V) em *Awaous* (Fig. 44b), *Chasmichthys*, *Ctenogobius smaragdus*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobionellus*, *Lepidogobius*, *Luciogobius*, *Microgobius*, *Parrella* e *Pseudapocryptes*. Não determinado em *Gillichthys*, *Pseudogobius* e *Valenciennesa*.

Caráter 67. Hipobranquial 1, processo antrorso em sua margem anterior (C.I: 0,14; R.I.: 0,7).

(0) - ausente, (1) - presente.

É comum que integrantes de Acanthomorpha tenham processos (e.g. Apogonidae) ou mesmo espinhos (e.g. Siganidae, Acanthuridae; ver Tyler *et al.*, 1989, p. 62-63, Fig. 45) na borda anterior do hipobranquial 1. Por sua vez, *Rhyacichthys* não tem essas estruturas em nenhum dos hipobranquiais. Processos de algum tipo foram observados por mim em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Awaous* (Fig. 44b), *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobiomorus*, *Gobionellus*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Parrella*, *Priolepis* (Fig. 44d) e *Sagamia*. O tamanho dessa estrutura, entretanto, é variável entre esses táxons. Em *Parrella* este processo é pequeno, ao passo que em *Evorthodus*, *Gobioides* e *Gobionellus*, esse processo é enorme e em forma de espinho afiado, o que é aqui interpretado como uma sinapomorfia do clado formado por estes três táxons.

Caráter 68. Hipobranquial 2, processo antrorso em sua margem anterior (C.I: 0,14; R.I.: 0,57).

(0) - ausente, (1) - presente.

Processos similares aos encontrados no hipobranquial 1 surgem mais raramente no epibranquial 2, e não foram localizados nos grupos-externos que eu examinei. O estado 1 foi observado em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Awaous* (Fig. 44b), *Ctenogobius*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Lepidogobius*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Parrella*, *Pterogobius* e *Sagamia*.

Caráter 69. Hipobranquial 3, entalhe medial na margem posterior, presença (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) – ausente, (1) – presente.

Em Gobioidi o hipobranquial 3 é geralmente laminar e oval ou levemente alongado, porém quase nunca com entalhe medial na margem posterior. O estado 1 foi verificado apenas em *Eleotris* e *Erotelis* (Fig. 44a).

Caráter 70. Hipobranquial 3, processo digitiforme na margem anterior, presença (C.I: 0,15; R.I.: 0,56).

(0) – ausente, (1) – presente, curto, (2) – presente, comprido.

Embora a presença de processos na margem anterior do hipobranquial 3 seja observada em diversos grupos de Acanthomorpha, a condição é diferente da apresentada em Gobioides, uma vez que nestes casos esse elemento é alongado, em vez de oval e truncado como em Gobioides. *Rhyacichthys* apresenta hipobranquial 3 oval e sem processos de nenhum tipo, o que se repete em Eleotrinae e alguns táxons em Gobiinae e Gobiosomatini. O estado 1, diagnosticado pela presença de processo anterior digitiforme pequeno, é observado em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Bathygobius*, *Coryphopterus*, *Elacatinus*, *Gnatholepis*, *Gobionellus*, *Gobulus*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Lepidogobius* (moderadamente comprido), *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Microphilypnus*, *Parrella*, *Philypnodon*, *Priolepis* (Fig. 44d), *Prionobutis*, *Pterogobius*, *Sagamia* e *Tridentiger*. O estado 2, representado por um processo digitiforme comprido e desenvolvido, ocorre em *Awaous* (Fig. 44b), *Ctenogobius*, *Evorthodus* e *Gobioides*.

Caráter 71. Ceratobranquial 5, placas dentárias, grau de fusão (C.I: 0,14; R.I.: 0,62).

(0) – estreitas e separadas entre si, (1) – alargadas, próximas entre si (ver Gosline, 1955).

As placas dentárias de *Rhyacichthys* são separadas entre si, o que também é observado na maioria das espécies de Gobioides. O estado 1 ocorre em *Acentrogobius*, *Awaous* (Fig. 44b), *Brachygobius*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Evorthodus*, *Gillichthys*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus*, *Microgobius*, *Pterogobius* e *Sagamia*.

Caráter 72. Ceratobranquial 5, placa dentária, número de séries longitudinais de dentes (C.I: 0,29; R.I.: 0,54).

(0) - 8-10 séries, (1) - 5-6 séries, (2) - 2-3 séries (ordenado).

Em *Rhyacichthys* há varias séries de dentes nas placas dentarias do ceratobranquial 1, o que também se repete em *Prionobutis*, *Eleotris*, *Erotelis* (Fig. 44a), *Hypseleotris*, *Coryphopterus*, *Bathygobius*, *Gillichthys*, *Parrella* tendem a apresentar menos séries de dentes (estado 1), mas os demais táxons deste grupo mostram uma redução ainda maior do numero de séries, de acordo com o estado 2.

Caráter 73. Epibranquial 1, processo ao lado do que se conecta à cartilagem interarcual, extensão (C.I: 0,33; R.I.: 0,78).

(0) – quase tão longo quanto o elemento principal do epibranquial 1, (1) – muito menor que o comprimento do ramo principal do epibranquial.

Como mencionado acima, *Rhyacichthys* não apresenta o epibranquial 1, de maneira que a polarização deste caráter foi feita com base nos terminais externos. A condição nestes grupos é da presença de um processo grande no epibranquial 1, que geralmente se conecta ao infrafaringobranquial 1, quando este elemento está presente. Esse estado basal também é encontrado em Gobiinae, (*Awaous* (Fig. 45b), *Coryphopterus*) e Gobionellinae (*Evorthodus*, *Ctenogobius*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus* (Fig. 45c)), ao passo que nos demais táxons de Gobioides há um encurtamento do processo anterolateral do epibranquial 1.

Caráter 74. Cartilagem interarcual, presença e formato (C.I: 0,2; R.I.: 0,38).

(0) – alongada, (1) - aproximadamente esférica, (2) - ausente.

O tamanho da cartilagem interarcual tem relação com o tamanho do processo anterolateral do epibranquial 1 (ver caráter 90, acima), sendo maior nos táxons com processo epibranquial maior. Assim, o estado 0 deste caráter é encontrado em todos os membros de Gobionellinae que eu analisei (Figs. 45b,c); o estado 1 está presente em *Acanthogobius*, *Bathygobius*, *Chasmichthys*, *Elacatinus*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus*, e *Priolepis* (Fig. 45e). Em *Gobiosoma* (Fig. 45d), *Gobulus* e *Guavina* a cartilagem interarcual está ausente.

Caráter 75. Epibranquial 2, processo na margem anterior, presença (C.I: 0,12; R.I.: 0,42).

(0) - presente, (1) - ausente.

Em *Rhyacichthys* é encontrado um processo na margem posterior do epibranquial 2. Essa condição também se observa em *Acentrogobius*, *Awaous* (Fig. 45b), *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobiomorus*, *Gobionellus* (Fig. 45c), *Gobulus*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Lepidogobius*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Microphilypnus*, *Padogobius*, *Parrella*, *Philypnodon* e *Prionobutis*. O estado 1 encontra-se em *Barbullifer*, *Brachygobius*, *Benthophilus*, *Dormitator*, *Elacatinus*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Gobiosoma* (Fig. 45d), *Guavina*, *Luciogobius*, *Priolepis* (Fig. 45e), *Pterogobius*, *Sagamia* e *Tridentiger*.

Caráter 76. Epibranquial 3, processo posterior, presença (C.I: 0,1; R.I.: 0,45).

(0) - ausente, (1) - presente, pequeno, (2) - presente, desenvolvido e conferindo a esse elemento formato semelhante ao de um “Y”.

O epibranquial 3 em *Rhyacichthys* tem formato aproximado de um bastão, sem processo evidente; essa condição também é observada em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Chasmichthys*, *Hemieleotris* (Fig. 45a), *Hypseleotris*, *Lepidogobius*, *Luciogobius*, *Priolepis* (Fig. 45e), *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Rhyacichthys* e *Sagamia*. O estado 1 é visto em *Brachygobius*, *Benthophilus*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Eleotris*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobiomorus*, *Gobionellus* (Fig. 45c), *Gobiosoma* (Fig. 45d), *Guavina*, *Leptophilypnus*, *Microphilypnus*, e *Pterogobius*, e o estado 2 é verificado em *Amblyeleotris*, *Awaous* (Fig. 45b), *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Dormitator*, *Elacatinus*, *Erotelis*, *Gobulus*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Parrella*, *Padogobius*, *Philypnodon* e *Tridentiger*. Caráter não determinado em *Gillichthy* e *Valenciennea*.

Caráter 77. Faringobranquial 2, côndilo de articulação ao epibranquial 2, tamanho (C.I: 0,09; R.I.: 0,5).

(0) – curto, (1) – comprido e estreito.

Em *Rhyacichthys* e na maioria dos membros de Gobiinae, a articulação do faringobranquial 2 ao epibranquial 2 é feita por um côndilo curto e muito largo. Entretanto, em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Bathygobius*, *Chasmichthys*, *Dormitator*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Gobioides*, *Gobiomorus*, *Gobionellus* (Fig. 45c), *Guavina*, *Hemieleotris* (Fig. 45a), *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus macrostoma*, *Microphilypnus ternetzi*, *Philypnodon*, *Priolepis*, *Pterogobius*, e *Sagamia* o faringobranquial tem um processo alongado e estreito que fica em contato com o epibranquial 2.

Caráter 78. Faringobranquial 2, placa dentária 1, tamanho em relação às placas dentárias 2 e 3 (C.I: 0,25; R.I.: 0,57).

(0) – pouco menor que a placa 2 e aproximadamente igual à placa 3, (1) – diminuta.

A conformação de placas dentárias que está amplamente distribuída em Acanthomorpha - e também em *Rhyacichthys* - é a seguinte: placa dentária 1 (no faringobranquial 2) pouco menor que a placa dentária 2 (no faringobranquial 3), que também está um pouco mais deslocada lateralmente, e aproximadamente de mesmo tamanho da terceira e última placa, no faringobranquial 4. Em *Barbullifer*, *Gobiosoma* (Fig. 45d), *Gobulus*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Priolepis* (Fig. 45e) e *Tridentiger* há uma redução em tamanho da placa dentária 1.

Caráter 79. Faringobranquial 2, placa dentária 1, grau de fusão com as demais placas dentárias (C.I: 0,67; R.I.: 0,67).

(0) – não fundida a nenhuma placa, (1) – fundida à placa dentária 2, (2) – formando uma única placa.

A absoluta maioria das espécies de Gobioidi tem as três placas dentárias individualizadas, como foi em parte descrito acima no padrão mais basal de *Rhyacichthys*. O estado 1 é assinalado em *Acentrogobius*. O estado 2 é visto em *Evorthodus*, *Gobioides*, *Gobionellus* (Fig. 45c) e *Luciogobius*, que possuem uma única placa originada da fusão das três placas originais.

Caráter 80. Faringobranquial 4, placa dentária 3, tamanho em relação às placas dentárias 1 e 2 (C.I: 0,5; R.I.: 0,8).

(0) – pouco menor que a placa 2 e aproximadamente igual à placa 1, (1) – diminuta.

Como mencionado acima no caráter 95, na configuração mais basal e amplamente distribuída de placas dentárias, a terceira placa é pouco menor que a segunda placa. Uma redução drástica do tamanho dessa placa foi verificada somente em *Gobiosoma* (Fig. 45d), *Elacatinus* e *Microphilypnus* (ver Fig. 29).

Caráter 81. Faringobranquial 4, placa dentária 3, grau de fusão com as demais placas dentárias (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) – não fundida a nenhuma placa, (1) – fundida apenas à placa dentária 2.

O estado 1 em foi encontrado apenas em *Awaous* (Fig. 45b), *Elacatinus* e *Gnatholepis*.

Caráter 82. Faringobranquiais, placas dentárias, formato geral (C.I: 0,5; R.I.: 0,67).

(0) - placas pouco expandidas, formando uma estrutura de perfil estreito e levemente curvo. (1) - placas dentárias expandidas lateralmente sobre os epibrânquiais, formando uma estrutura com perfil em forma de asa.

Em *Rhyacichthys* e na maioria das espécies de Gobioidi as placas dentárias não são muito expandidas e formam uma estrutura estreita e levemente curvada. Em alguns táxons de Gobionellinae, no entanto, as placas dentárias são expandidas em direção aos epibrânquiais, formando uma estrutura em forma de asa. No material examinado, este

estado foi observado em *Ctenogobius boleosoma*, *Evorthodus*, *Gobioides* e *Gobionellus* (Fig. 45c).

Caráter 83. Faringobranquiais, placas dentárias, séries transversais de dentes, número (C.I: 0,5; R.I.: 0,8).

(0) - menos de 10 séries transversais de dentes cônicos; (1) - dez ou mais séries transversais de dentes viliformes e diminutos.

O estado 1 é observado em *Ctenogobius*, *Gobioides*, *Evorthodus* e *Gobionellus* e provavelmente a condição derivada desse caráter foi adquirida concomitantemente com a evolução do conjunto expandido de placas dentárias, descrito acima (ver caráter 99).

Arco hioide

Caráter 84. Raios branquiostégios, número (Hoese, 1984; Hoese & Gill, 1993; Tab. 3, caráter 15) (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) - 0: seis, (1) - cinco

Os grupos-externos de Acanthomorpha possuem 7 raios branquiostégios, cinco associados ao ceratoial anterior e dois ao ceratoial posterior; esse mesmo estado frequentemente é encontrado em *Rhyacichthys*. Nos membros de Eleotrinae e Butinae, há sempre seis raios branquiostégios, cinco associados ao ceratoial anterior e um associado ao ceratoial posterior. Em Gobiidae o raio branquiostégio mais anterior presente em Eleotrinae e Butinae é perdido. Esse caráter é tido como sinapomorfia de Gobiidae por Hoese & Gill (1993) e não há informações neste projeto a contradizer essa suposição. Eu encontrei o estado 1 em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Awaous*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Brachygobius*, *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Elacatinus*, *Evorthodus*, *Gillichthys*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Lepidogobius*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Padogobius*, *Parrella*, *Priolepis*, *Pseudapocryptes*, *Pseudogobius*, *Pterogobius*, *Sagamia*, *Tridentiger* e *Valenciennea*.

Caráter 85. Ceratoial posterior, processo na margem dorsal que acomoda o inter-hial, presença e formato (C.I: 0,13; R.I.: 0,46).

(0) – ausente, (1) – presente, formando uma crista pequena, (2) – grande, apófise ereta em contato com o inter-hial.

Nos grupos de Acanthomorpha tidos como proximamente relacionados com Gobioidi, a margem posterodorsal do ceratoial posterior, que recebe a porção ventral do inter-hial, não tem projeção ou, quando esta é presente, é muito diminuta, visível apenas como um espessamento do osso quando visto lateralmente. No material examinado por mim, o estado 0 foi encontrado em *Amblyeleotris*, *Brachygobius*, *Gobiomorus*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Kribia* e *Prionobutis*. Em *Acanthogobius*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Elacatinus*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Gobioides*, *Gobionellus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Guavina*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus*, *Padogobius*, *Parrella*, *Priolepis*, *Pseudogobius*, *Pterogobius*, *Sagamia* e *Tridentiger* o processo do ceratoial posterior está presente, porém é diminuto. Já em *Acentrogobius*, *Awaous*, *Benthophilus*, *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Dormitator*, *Evorthodus*, *Gillichthys*, *Gnatholepis* e *Microgobius* o processo forma uma apófise muito longa e estreita.

Caráter 86. Inter-hial, comprimento em relação à largura (C.I: 0,17; R.I.: 0,44).

(0) – muito maior que largura, (1) – curto e truncado, largura pouco menor que comprimento.

O inter-hial em Acanthomorpha geralmente é muito comprido e mais afilado em sua porção dorsal, o que também é observado, dentro de alguns limites, em *Rhyacichthys* e na maior parte dos táxons de Gobioidi analisados neste projeto. Um truncamento desse elemento é observado em *Acentrogobius*, *Bathygobius*, *Dormitator*, *Elacatinus*, *Hypseleotris* e *Microphilypnus*.

Caráter 87. Inter-hial, apófise na margem anterior (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) - ausente, (1) - presente.

O inter-hial em *Rhyacichthys* e nos demais grupos-externos não possui apófises na margem anterior, o que também se aplica à maioria dos gobióideos analisados. A apófise na margem anterior foi verificada em *Eleotris*, *Erotelis* e *Guavina*.

Caráter 88. Inter-hial, apófise na margem posterior (C.I: 0,12; R.I.: 0,3).

(0) - ausente, (1) - presente.

O estado 1 é encontrado em *Barbullifer*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Gnatholepis*, *Microgobius*, *Parrella* e *Prionobutis*.

Nadadeira peitoral

Caráter 89. Pós-cleitro, presença (C.I: 0,5; R.I.: 0,8).

(0) - presente, (1) - ausente.

O pós-cleitro é uma estrutura comumente encontrada em Teleostei, mas que costuma ser perdida na maioria dos membros de Gobióidei, embora tenha sido assinalada em *Rhyacichthys*. No material examinado, este elemento foi encontrado somente em *Prionobutis* (Fig. 46b).

Caráter 90. Escápula, grau de ossificação em exemplares adultos (adaptado de Akihito, 1963, 1969; Miller 1973, Miller *et al.*, 1980) (C.I: 0,25; R.I.: 0,57).

(0) - ossificada, separada da cartilagem acima do coracoide, (1) - não ossificada, porém separada da cartilagem acima do coracoide, (2) – indivisível da cartilagem acima do coracoide.

A maioria dos táxons de Acanthomorpha tem escápula não ossificada. Em *Rhyacichthys*, este elemento é grande, distinto da cartilagem entre esse elemento e o coracoide. O estado 1 foi observado em *Ctenogobius shufeldti*, *Gnatholepis*, *Microgobius*, *Microphilypnus macrostoma* (Fig. 31b), *Microphilypnus* sp. 1,

Microphilypnus ternetzii (ver Fig. 34e), *Padogobius*, e o estado 2 em *Barbullifer*, *Elacatinus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus acangaquara* (Fig. 31a), *Microphilypnus* sp. 2, *Parrella*, *Priolepis*. Este caráter não foi determinado em *Ctenogobius smaragdus* e *Kribia*, pois os exemplares examinados destes táxons são jovens.

Caráter 91. Escápula, forame de passagem do nervo espinhal I, formato em exemplares adultos (adaptado de Akihito, 1963, 1967, 1969) (C.I: 0,22; R.I.: 0,3).

(0) – esférico, totalmente circundado pela escápula, (1) – triangular, alongado, não circundado na margem ventral, (2) – escápula parcialmente fundida ao cleitro, forame delimitado pela borda posterior do cleitro, pouco evidente .

Akihito (1963, 1967) descreveu o formato da escápula em inúmeras espécies de Gobioidi do Japão, classificando-as em vários tipos: “forked scapula type” (com forame aberto, correspondente ao estado 1), “enclosing scapula type” (correspondente ao estado 0) “blotched scapula type” e “no scapula type” (quando o elemento não estava ossificado, correspondente ao estado 2). Mais tarde (Akihito, 1969) ele considerou que a não calcificação da escápula era uma das “especializações” de algumas linhagens de Gobioidi. De fato, a condição presumivelmente mais primitiva, encontrada em *Rhyacichthys*, é a de escápula ossificada. Cabe lembrar, por sua vez, que o formato da escápula provavelmente varia bastante com o desenvolvimento ontogenético, passando sucessivamente do estágio “no scapula” para o estágio “forked scapula”, até finalmente chegar na condição “enclosing scapula”. Assim, esse caráter só é útil filogeneticamente se aferido nos exemplares adultos

No material examinado, o estado 1 foi encontrado em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Bathygobius*, *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Dormitator* (Fig. 46c), *Erotelis*, *Gobiomorus* e *Leptophilypnus*. O estado 2 é uma especialização da escápula e do cleitro que eu encontrei somente em *Evorthodus*, *Gobioides* e *Gobionellus* (Fig. 46d).

Caráter 92. Escápula, extensão em relação ao primeiro radial proximal (adpatado de Hoese & Gill, 1993, p. 435, Tabela 3, caráter 1) (C.I: 0,2; R.I.: 0,78).

(0) – borda posterior da escápula próxima da borda superior do radial proximal 1, (1) – borda superior da escápula muito abaixo e parcial ou totalmente circundado pela borda superior do radial proximal 1.

Hoese & Gill (1993, p. 423) afirmaram que a escápula em integrantes das famílias mais basais Rhyacichthyidae e Odontobutidae é grande, com borda dorsal projetada dorsalmente acima do primeiro radial e em contato com os primeiros radiais distais (ver p. 424, Fig. 3a). Esses autores consideraram que a redução do tamanho da escápula representa uma sinapomorfia putativa de Gobioidi menos Rhyacichthyidae e Odontobutidae. Curiosamente, eles não plotaram na tabela com os caracteres essa informação em todos os terminais de Eleotridae que eles examinaram.

Nenhum dos táxons que eu examinei tem escápula grande como dos táxons mais basais. Ainda assim, foram encontradas algumas variações interessantes: a escápula em Gobiinae tende a apresentar redução de tamanho em relação à de Eleotrinae, porém alguns membros de Eleotrinae têm escápula mais reduzida que outros; isso é algo que também se repete em Gobionellinae e Butinae. No material examinado, o estado 0 foi encontrado em *Dormitator* (Fig. 46c), *Eleotris*, *Evorthodus*, *Gobioides*, *Gobionellus* (Fig. 46d), *Hemieleotris* (Fig. 46a), *Hypseleotris*, *Leptophilypnus*, *Microphilypnus* e *Philypnodon*, e o estado 1 foi observado nos demais táxons.

Caráter 93. Pós-temporal, cristas delimitando canal sensorial (C.I: 0,17; R.I.: 0,62).

(0) – duas cristas presentes, delimitando um canal aberto, (1) – uma crista presente, (2) – crista ausente.

Rhyacichthys apresenta duas cristas muito desenvolvidas na região do pós-temporal, o que também é verificado em grande parte dos membros mais derivados de Gobiioidea. Por sua vez, *Acanthogobius* e *Ctenogobius* apresentam apenas uma crista no canal sensorial do pós-temporal. *Benthophilus*, *Chasmichthys*, *Dormitator*, *Elacatinus*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Gobulus*, *Guavina*, *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus*, *Padogobius*, *Philypnodon*, *Priolepis* e *Pseudogobius* têm canal pós-orbital pouco desenvolvido, sem cristas em volta dele. Caráter não determinado em *Gillichthys*, pois a estrutura em questão estava danificada.

Caráter 94. Coracoide, espinho na margem ventral do osso, presença e direção (C.I: 0,33; R.I.: 0,81).

(0) – presente, em direção posterior, (1) – presente, em orientação posteroventral, (2) – ausente.

Nos grupos-externos analisados e em *Rhyacichthys*, o coracoide tem um processo posterior geralmente curto e em forma de um espinho grosso. Nos demais táxons de Gobioidae o espinho costuma ser pouco mais afiado e o processo tende a ser um pouco mais voltado para baixo. Todavia, nos Eleotrinae e Butinae que eu estudei (Figs 46a-c), bem como em *Priolepis*, *Pterogobius* e *Sagamia*, o processo coracoide é nitidamente voltado para baixo. O processo é muito curto e sem espinho (estado 2) em *Benthophilus*, *Evorthodus*, *Gobioides* e *Gobionellus* (Fig. 46d).

Caráter 95. Número de raios da nadadeira peitoral (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) – 15 ou mais raios, (1) – 11-14 raios, raramente 15.

A maioria dos membros de Gobioidae, a começar pelos mais basais como *Rhyacichthys* e *Odontobutis*, possuem geralmente 18 ou mais raios na nadadeira peitoral. Nota-se dentro de Gobioidae tanto uma tendência ao aumento do número de raios da peitoral em alguns grupos (e.g. em *Odontoamblyopus* e *Pseudotrypauchen*; Murdy & Shibukawa, 2001 a,b) quanto à diminuição desse número, como é observado em algumas espécies de *Coryphopterus* (Böhlke & Robins, 1962), *Hemigobius* (Larson, 1999), entre muitos outros. Nos casos mencionados acima, no entanto, raramente os táxons possuem 14 raios. Em *Microphilypnus* (Figs. 31, 34e) houve uma redução do número de raios para 11-14, mais frequentemente 12-13 raios, o que é aqui interpretado como uma autapomorfia deste gênero. Reduções similares de contagens de raios da peitoral foram observadas apenas em Microdesmidae, que tem 2-6 raios (Dawson, 1974) e *Evermannichthys*, que tem 11-14 raios (Böhlke & Robins, 1969).

Nadadeira pélvica

Caráter 96. Nadadeira pélvica, grau de separação das nadadeiras (C.I: 0,4; R.I.: 0,88).

(0) – totalmente separadas, (1) – unidas entre si, porém sem freno, (2) – unidas entre si, freno presente, formando disco adesivo (modificado de Bleeker, 1874; Regan, 1911).

No material examinado, o estado 0 em foi observado em todos os membros de Butinae e Eleotrinae, o estado 1 em *Amblyeleotris*, *Microgobius*, *Parrella* e *Priolepis*, e o estado 2 nos demais táxons analisados. Cabe mencionar que algumas espécies de *Coryphopterus* como *C. alloides* e *C. dicrus* apresentam o estado 1 (Böhlke & Robins, 1960). Ademais, algumas espécies atualmente alocadas em Gobiosomatini, como *Chriolepis*, *Psilotris*, *Pycnoma* e *Robinsichthys* (Böhlke, 1963; Böhlke & Robins, 1968) possuem o estado 0.

O tamanho do freno varia entre as espécies que têm nadadeiras pélvicas unidas em disco. A maioria das espécies possui freno desenvolvido e de borda irregular, mas em *Coryphopterus thrix*, *Elacatinus*, *Gobioides* e *Gobionellus* o freno é mais curto e liso. Por outro lado, os táxons da subfamília Sicydiinae têm freno muito desenvolvido e raios pélvicos espessos, o que parece ser uma sinapomorfia desse grupo (ver Harrison, 1989).

Nadadeira caudal

Caráter 97. Epurais, número (Springer, 1983) (C.I: 0,17; R.I.: 0,58).

(0) – três, (1) - dois, (2) - um.

Rhyacichthys e Odontobutidae apresentam três epurais cada um. Ocorre redução de um epural em Butinae, Eleotrinae e na maioria dos Gobionellinae. O estado mais derivado, de um epural, é notado em *Acentrogobius*, *Awaous* (Fig. 47f), *Amblyeleotris*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Brachygobius*, *Coryphopterus*, *Elacatinus*, *Evorthodus*, *Gobiomorus* (Fig. 47b), *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Lepidogobius*, *Lythrypnus*,

Microgobius, *Microphilypnus* sp. 2 (fundido na margem ventral), *Padogobius*, *Parrella*, *Priolepis*, *Valenciennea*.

É importante ressaltar que a condição de um ou dois epurais não necessariamente significa que os táxons que apresentam as características são proximamente relacionados. É possível que padrões diferentes de modificação morfológica dos epurais tenham determinado o mesmo efeito numérico sobre este estado de caráter. Por exemplo, o estado 1 em *Gobiomorus* (Fig. 47b) certamente decorreu da perda do segundo epural, ao passo que em alguns membros de Gobiinae é mais provável que tenha ocorrido a fusão dos hipurais. Eu não avaliei isso de forma minuciosa porque seriam necessárias mais informações anatômicas (e.g. sistema nervoso) e ontogenéticas sobre vários destes táxons, as quais atualmente não estão disponíveis.

Caráter 98. Epurais, epural 2, dilatação ao longo da borda anterior, presença (C.I: 0,5; R.I.: 0,8).

(0) - ausente, (1) - presente.

O epural 2 em *Rhyacichthys* e Eleotrinae geralmente é em forma de bastão, sem dilatação em sua margem. O estado 1, em que se nota uma dilatação na borda anterior desse elemento, está presente em *Acanthogobius*, *Ctenogobius shufeldti*, *Ctenogobius smaragdus*, *Gnatholepis*, *Gobioides* (Fig. 47e) e *Gobionellus* (Fig. 47f). Não aplicável aos táxons com o estado 2 do caráter 97.

Caráter 99. Parhipural, tamanho e posição da porção anterior em relação ao centro ural (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) - pequeno, extremidade anterior não atingindo margem ventral do centro ural, (1) - longo, extremidade anterior alcançando margem ventral do centro ural.

Na maioria dos membros de Gobioidi o parhipural não alcança a margem ventral do centro ural (ver Miller, 1973; Hoese & Gill, 1993; Fig. 2). Em *Lythrypnus* e *Priolepis* o parhipural é muito longo, alcançando a margem ventral do centro ural.

Caráter 100. Cartilagem proccorrente dorsal, extensão em relação ao último epural e os raios procorrentes (Hoese & Gill, 1993, p. 435, Tabela 3, caráter 3) (C.I: 0,33; R.I.: 0,87).

(0) – não se estendendo além da borda anterior do último epural, não afilado posteriormente, (1) - estendendo-se além da borda posterior do último epural, frequentemente até os últimos raios procorrentes, borda posterior afilada.

Hoese & Gill (1993; ver Fig. 2) consideraram que o estado 1 do caráter acima seria uma sinapomorfia da subfamília Eleotrinae, estando ausente em Butinae, Odontobutidae e Gobiidae. De fato, esse estado foi assinalado em todos os eleotríneos que eu examinei, porém eu também o detectei em *Kribia* (Fig. 47a), *Prionobutis* e *Pterogobius*.

Caráter 101. Centro ural, grau de fusão com as placas hipurais (adaptado de Birdsong, 1975) (C.I: 0,2; R.I.: 0,47).

(0) - individualizado, formando uróstilo, (1) - fundido às placas hipurais 3-4, mas separado das placas hipurais 1-2, (2) - totalmente fundido às placas hipurais.

Birdsong (1975) considerou os diferentes graus de fusão descritos acima como especializações dentro de Gobioidae e, particularmente, de seu objeto de estudo: a subfamília Gobiosominae. Por outro lado, a condição em *Rhyacichthys* não é bem conhecida, e há indícios de que tal caráter talvez seja variável em outros grupos. No odontobutídeo *Micropercops*, por exemplo, tem-se a impressão, com base no desenho de Hoese & Gill (1993; Fig. 2a), que o uróstilo é fundido aos hipurais 1 e 2. Como eu não examinei nenhum exemplar deste gênero para confirmar essa suposição, a polarização é mantida da forma como descrita acima.

O estado 0 é assinalado em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius shufeldti*, *Ctenogobius smaragdus*, *Elacatinus*, *Gillichthys*, *Gnatholepis*, *Gobionellus* (Fig. 47c), *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Kribia* (Fig. 47a), *Lepidogobius*, *Leptophilypnus*, *Luciogobius*, *Microgobius*,

Microphilypnus, *Parrella*, *Philypnodon*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Pseudogobius*, *Pterogobius*, *Sagamia*, *Tridentiger* e *Valenciennesia*. O estado 1 foi verificado em *Acanthogobius*, *Awaous* (Fig. 47f), *Benthophilus*, *Brachygobius*, *Ctenogobius*, *boleosoma*, *Dormitator*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gobiomorus* (Fig. 47b), *Guavina*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Lythrypnus* (Fig. 47d), *Padogobius* e *Priolepis*, estado 2 em *Gobioides* (Fig. 47e). Curiosamente, os gêneros de Gobiosomatini que Birdsong (1975) reputou como detentores da condição descrita no estado 1 têm uróstilo não fundido, ainda que diminuto nestes casos.

Caráter 102. Centro ural, uróstilo, tamanho da porção posterior (C.I: 0,17; R.I.: 0,58).

(0) – grande e espessa, (1) – fina, quase imperceptível.

Como mencionado acima, a condição desse caráter (e do caráter 126) nos grupos mais basais de Gobioides é discutível. O estado de uróstilo diminuto é mantido aqui com base na premissa de que a fusão do uróstilo é uma especialização, e também a partir de comparação com os grupos-externos. O Estado 1 foi observado em *Coryphopterus*, *Ctenogobius shufeldti*, *Ctenogobius smaragdus*, *Gillichthys*, *Gnatholepis*, *Leptophilypnus*, *Microphilypnus*, *Philypnodon* e *Pseudogobius*. Não aplicável aos táxons com os estados 1 e 2 do caráter 101.

Caráter 103. Placa formada pelos hipurais 1-2, espinho na margem anterior ventral, presença (C.I: 0,12; R.I: 0,42).

(0) - presente, (1) - ausente.

Rhyacichthys (Miller, 1973, Fig. 9) e *Micropercops* (Hoese & Gill, 1993, Fig. 2a), dois dos gêneros mais basais de Gobioides, apresentam um espinho na margem ventral da placa dos hipurais 1-2, de maneira que essa característica é aqui definida como o estado plesiomórfico. Essa condição também é observada em *Benthophilus*, *Gobioides* (Fig. 47e), *Gobionellus* (Fig. 47c), *Gobulus*, *Hypseleotris*, *Pterogobius*, *Tridentiger* e *Valenciennesia*. Os demais táxons examinados de Gobioides portam o estado 1.

Esqueleto axial

Caráter 104. Epineurais, número (C.I: 0,23; R.I.: 0,52).

(0) - doze, (1) - sete a dez, (2) - dois a cinco, (3) - zero.

A condição em *Rhyacichthys* é a presença de doze epineurais associados às vértebras pré-caudais, o que, no material examinado, também é observado em *Philypnodon*. O estado 1 desse caráter foi visto em *Acentrogobius*, *Awaous*, *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Dormitator*, *Elacatinus*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Gnatholepis*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Guavina*, *Leptophilypnus*, *Parrella*, *Pterogobius* e *Tridentiger*, o estado 2 em *Barbullifer*, *Ctenogobius*, *Gobionellus*, *Gobiomorus*, *Hemieleotris*, *Kribia*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Microphilypnus*, *Padogobius* e *Priolepis*, e o estado 3 em *Acanthogobius* e *Luciogobius*. Este caráter não foi determinado em *Amblyeleotris*, *Brachygobius*, *Benthophilus*, *Gillichthys*, *Hypseleotris*, *Lepidogobius*, *Odontoamblyopus*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Sagamia* e *Valenciennea*, pois as preparações desses espécimes estavam danificadas demais para a visualização dos epineurais.

Caráter 105. Costelas, número (C.I: 0,17; R.I.: 0,18).

(0) - sete, (1) - seis, (2) - oito ou mais.

A condição de sete costelas foi considerada o estado mais basal porque é o número desses elementos presente em *Rhyacichthys* – e também em *Coryphopterus*, *Ctenogobius smaragdus*, *Erotelis*, *Gobulus*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus macrostoma*, *Padogobius* e *Priolepis*. O estado 1 é assinalado em *Barbullifer*, *Gobiosoma* e *Kribia*, o estado 2 em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Awaous*, *Chasmichthys*, *Ctenogobius shufeldti*, *Dormitator*, *Elacatinus*, *Eleotris*, *Gnatholepis*, *Gobiomorus*, *Gobionellus*, *Guavina*, *Hemieleotris*, *Leptophilypnus*, *Luciogobius*, *Microgobius*, *Microphilypnus acangaquara*, *Microphilypnus* sp. 1, *Parrella*, *Philypnodon*, *Pterogobius* e *Tridentiger*. Este caráter não foi determinado em *Amblyeleotris*, *Brachygobius*, *Benthophilus*, *Gillichthys*, *Hypseleotris*, *Lepidogobius*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Sagamia* e

Valenciennea, pois as preparações desses espécimes estavam danificadas demais para a visualização dos epineurais.

Caráter 106. Vértebras pré-caudais, número (Birdsong *et al.*, 1988) (C.I: 0,16; R.I.: 0,61).

(0) - 11-13, (1) - 14-15, (2) – 9-10.

O estado 0, também verificado em *Rhyacichthys*, é encontrado em *Acanthogobius*, *Barbullifer*, *Dormitator*, *Elacatinus*, *Gobiomorus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Guavina*, *Hemieleotris*, *Kribia*, *Microgobius*, *Microphilypnus*, *Parrella*, *Philypnodon* e *Tridentiger*. O estado 1 ocorre em *Chasmichthys*, *Gillichthys*, *Hypseleotris*, *Lepidogobius*, *Luciogobius*, *Pterogobius* e *Sagamia*, e o estado 2 em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Awaous*, *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Brachygobius*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Padogobius*, *Priolepis*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Pseudogobius* e *Valenciennea*.

Caráter 107. Vértebras caudais, número (Birdsong *et al.*, 1988) (C.I: 0,25; R.I.: 0,33).

(0) - 15-17, (1) - 10-14, (2) - 18-20.

O estado 0 é observado em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Awaous*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Brachygobius*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Dormitator*, *Evorthodus*, *Gillichthys*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Guavina*, *Kribia*, *Elacatinus*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Lepidogobius*, *Leptophilypnus*, *Luciogobius*, *Microgobius*, *Parrella*, *Priolepis*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Pseudogobius*, *Tridentiger* e *Valenciennea*. O estado 1 é observado em *Gobiomorus*, *Hemieleotris* e *Hypseleotris*, e o estado 2 em *Acanthogobius*, *Benthophilus*, *Chasmichthys*, *Gillichthys*, *Philypnodon*, *Pterogobius* e *Sagamia*.

Caráter 108. Pterigióforos da primeira nadadeira dorsal, disposição (Birdsong *et al.*, 1988) (C.I: 0,41; R.I.: 0,63).

(0) - 3(2212) ou 3(2221), (1) - 3(1221), (2) - 3(2211), (3) - 3(22111), (4) - 3(12211) ou 3(12111), (5) - 3(122111), (6) - 4(12111), (7) - sem pterigióforos na primeira dorsal.

O estado 0 só é encontrado em *Rhyacichthys*. O estado 1 é considerado por Harrison (1989) uma sinapomorfia do clado Gobionellinae + Sicydiinae + *Awaous*, o que é apenas parcialmente confirmado, apesar de eu não ter examinado nenhum membro de Sicydiinae. No material examinado, o estado 1 ocorre em *Awaous*, *Brachygobius*, *Ctenogobius*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gnatholepis* e *Gobionellus* (Fig. 49c), mas também em *Hypseleotris*, *Leptophilypnus*, *Microphilypnus macrostoma* (Fig. 32a), *Pseudapocryptes* e *Pseudogobius*. Com isso, esse estado de caráter parece ser, na verdade, sinapomorfia de um grupo mais inclusivo, que contém Eleotrinae e Oxudercinae. *Gobioides* possui um padrão um pouco modificado do estado 1, que é a disposição de pterigióforos na primeira dorsal: 3(12201). Birdsong & Robins (1995) e Pezold (2004) consideraram esse caráter como uma autapomorfia deste gênero, mas essa condição também é observada em *Kribia*.

O estado 2 foi detectado em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Coryphopterus*, *Gobiomorus* (Fig. 48b), *Hemieleotris*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus acangaquara*, *Microphilypnus* sp. 1 (Fig. 32b), *Microphilypnus* sp. 2, *Microphilypnus ternetzi*, *Padogobius*, *Priolepis* e *Prionobutis*. Hoese & Gill (1993, p. 433, Tabela 2) encontrou esse caráter na maioria dos integrantes de Butinae, e nos eleotríneos *Grahamichthys* e *Thalasseleotris*. O estado 3 é considerado por Birdsong (1975, 1995) como típico de Gobiosomatini (ver Fig. 49d), e eu o encontrei em todos os membros dessa subfamília que eu examinei (*Barbullifer*, *Elacatinus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Microgobius* e *Parrella*), mas também em *Chasmichthys* e *Tridentiger*; o estado 4 é assinalado em *Dormitator* (Fig. 48a), *Guavina* (Fig. 48c) e *Philypnodon*, o estado 5 em *Acanthogobius* (Fig. 49b), *Pterogobius* e *Sagamia*, 6 em *Chasmichthys* (Fig. 49a), *Gillichthys* e *Lepidogobius*, e estado 7 em *Luciogobius*.

Caráter 109. Pterigióforos da primeira nadadeira dorsal, primeiro pterigióforo, apófise posterior, formato e tamanho (C.I: 0,29; R.I.: 0,72).

(0) - muito diminuta, abaulada, (1) - presente, levemente alongada, (2) - 1: desenvolvida, em forma de bastão.

Cada pterigióforo da primeira nadadeira dorsal contém uma apófise que se conecta ao pterióforo subsequente. Em *Eleotris*, *Gobiomorus* (Fig. 48b), *Guavina* (Fig. 48c) e *Kribia* é encontrada a condição basal, ou seja, a apófise do primeiro pterigióforo é curta. O estado 1 é observado em *Acanthogobius* (Fig. 49b), *Acentrogobius*, *Dormitator* (Fig. 48a), *Erotelis*, *Hemieleotris*, *Leptophilypnus*, *Microphilypnus*, *Philypnodon* e *Pterogobius*, e o estado mais derivado em *Awaous*, *Barbullifer*, *Chasmichthys* (Fig. 49a), *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Elacatinus*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobionellus* (Fig. 49c), *Gobiosoma*, *Gobulus* (Fig. 49d), *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Padogobius*, *Parrella*, *Priolepis* e *Tridentiger*. Esse caráter não é aplicável em *Luciogobius* porque esse táxon não possui os pterigióforos da primeira dorsal. Caráter não determinado em *Amblyeleotris*, *Brachygobius*, *Benthophilus*, *Gillichthys*, *Hypseleotris*, *Lepidogobius*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Sagamia* e *Valenciennea*, pois não foi possível examinar as estruturas em questão neste material.

Caráter 110. Espaço interneural entre os pterigióforos da primeira e da segunda nadadeira dorsal, presença (Harrison, 1989; Akihito *et al.*, 2000) (C.I: 0,33; R.I.: 0,4).

(0) - presente, (1) – ausente, (2) – dois espaços interneurais entre os pterigióforos da primeira e da segunda dorsal, (3) – quatro espaços interneurais entre os pterigióforos da primeira e da segunda dorsal.

O espaço interneural está presente na maioria dos representantes de Gobioidae, inclusive em *Rhyacichthys* e táxons com 7 espinhos na primeira nadadeira dorsal, como é o caso de Gobiosomatini, porém está ausente em vários membros de Butinae e Eleotrinae. No material examinado, o estado 1 é encontrado em *Acanthogobius*, *Dormitator*, *Gobiomorus*, *Hemieleotris* e *Padogobius*, 2 em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Brachygobius*, *Chasmichthys*, *Hypseleotris* e *Valenciennea*, e o estado 3 em *Benthophilus*. Não aplicável em *Luciogobius*, e não determinado em *Lepidogobius*, pelos motivos já mencionados acima (ver caráter 109).

Caráter 111. Pterigióforos da segunda nadadeira dorsal, número de pterigióforos no primeiro espaço interneural da série (Harrison, 1989; Akihito *et al.*, 2000) (C.I: 0,25; R.I.: 0,4).

(0) - dois, (1) - um.

A condição primitiva de dois pterigióforos no primeiro espaço interneural da série foi encontrada em *Eleotris* (Fig. 50a), *Hypseleotris* e *Luciogobius*. Os demais táxons examinados neste projeto apresentam o estado 1.

Caráter 112. Pterigióforos da segunda nadadeira dorsal, número (C.I: 0,27; R.I.: 0,52).

(0) - 8-10, (1) - 11-13, (2) - 14-16, (3) – 17-20, (4) – mais de 40.

O estado 0 foi observado em *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Brachygobius*, *Coryphopterus*, *Dormitator* (Fig. 50b), *Eleotris* (Fig. 50a), *Gobiomorus*, *Hemieleotris*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus*, *Philypnodon* e *Prionobutis*; o estado 1 em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Awaous*, *Barbullifer*, *Chasmichthys*, *Ctenogobius*, *Elacatinus*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gillichthys*, *Gnatholepis*, *Gobiosoma*, *Gobulus* (Fig. 50e), *Guavina*, *Kribia*, *Luciogobius*, *Padogobius*, *Parrella*, *Priolepis* e *Pseudogobius*, estado 2 em *Acanthogobius*, *Gobioides*, *Gobionellus* (Fig, 50d), *Tridentiger* e *Valenciennea*, 3 em *Microgobius* (Fig. 50c) e *Pterogobius*, e 4 em *Pseudapocryptes*. Caráter não determinado em *Lepidogobius*, pelos motivos já explicitados acima (ver caráter 109).

Caráter 113. Radiais mediais da segunda nadadeira dorsal, extensão em relação à altura dos pterigióforos correspondentes (C.I: 0,5; R.I.: 0,83).

(0) - curtos, os maiores menores que os pterigióforos, (1) - longos, os maiores aproximadamente do mesmo tamanho dos pterigióforos.

Os radiais mediais da segunda nadadeira dorsal geralmente são curtos e em forma de ampulheta na maioria dos gobioideos analisados, porém é muito alongado em alguns gêneros de Gobionellinae (*Ctenogobius*, *Gnatholepis* e *Gobionellus*; Fig, 50d) e em *Awaous*. Caráter não determinado em *Amblyeleotris*, *Brachygobius*, *Benthophilus*,

Gillichthys, *Hypseleotris*, *Lepidogobius*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Sagamia* e *Valenciennesa*, pelos motivos já explicitados acima (ver caráter 109).

Caráter 114. Pterigióforos da nadadeira anal, número (C.I: 0,22; R.I.: 0,55).

(0) - 7-9, (1) - 10-12, (2) - 13-15, (3) – 16-20, (4) – 28-31.

O estado 0, também presente em *Rhyacichthys*, é encontrado em *Acentrogobius*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Brachygobius*, *Dormitator* (Fig. 51c), *Eleotris*, *Gobulus*, *Hemieleotris* (Fig. 51b), *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus*, *Padogobius*, *Philypnodon*, *Priolepis* (Fig. 51e), *Prionobutis* e *Pseudogobius*. O estado 1 ocorre em *Acanthogobius*, *Amblyeleotris*, *Awaous*, *Benthophilus*, *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius smaragdus*, *Elacatinus*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gillichthys*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobiomorus* (Fig. 51a), *Gobiosoma*, *Guavina*, *Hypseleotris*, *Parrella*, *Tridentiger* e *Valenciennesa*, estado 2 em *Ctenogobius shufeldti*, *Gobionellus*, *Luciogobius* e *Sagamia*, 3 em *Microgobius* (Fig. 51d) e *Pterogobius*, e estado 4 em *Pseudapocryptes*. Caráter não determinado em *Lepidogobius*, pelos motivos já explicitados acima (ver caráter 109).

Caráter 115. Número dos pterigióforos anais anteriores ao primeiro espinho hemal (C.I: 0,37; R.I.: 0,52).

(0) - quatro; (1) – três; (2) – dois; (3) - um; (4) - 8-11 no primeiro espaço interhemal.

O estado 0 é observado em *Dormitator* (Fig. 51c), *Gobiomorus* (Fig. 51a) e *Guavina*, o estado 1 em *Eleotris*, *Erotelis*, *Kribia*, *Luciogobius*, a maioria dos exemplares de *Microphilypnus acangaquara*, *Microphilypnus macrostoma* (Fig. 32a), *Microphilypnus* sp. 1 (Fig. 32b), *Microphilypnus* sp. 2, *Microphilypnus ternetzi*, *Philypnodon* e *Priolepis* (Fig. 51e), o estado 2 em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Barbullifer*, *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Elacatinus*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microgobius* (Fig. 51c), um exemplar de *Microphilypnus acangaquara*, *Padogobius*, *Parrella*, *Pterogobius* e *Tridentiger*. O estado 3, encontrado em *Pseudapocryptes*, foi considerado por Murdy (1989) como uma sinapomorfia de Oxudercinae (seu caráter 5),

porém eu encontrei essa mesma disposição de pterigóforos em *Awaous* e *Gobionellus*. O estado 4 é visto em *Hemieleotris* (Fig. 51b) e também em *Hypseleotris* (Birdsong *et al.*, 1988; Thacker, 2003). Caráter não determinado em *Amblyeleotris*, *Brachygobius*, *Benthophilus*, *Gillichthys*, *Lepidogobius*, *Prionobutis*, *Pseudapocryptes*, *Sagamia* e *Valenciennea*, pelos motivos já explicitados acima (ver caráter 109).

Caráter 116. Vértebras caudais, desenvolvimento dos arcos neurais (Pezold, 2004, p. 271, caráter 19) (C.I: 0,25; R.I.: 0,57).

(0) – completo, forame de passagem dos ramos da aorta dorsal presente; (1) – incompleto, forames de passagem dos ramos da aorta dorsal ausentes.

Os arcos neurais não são totalmente desenvolvidos em *Rhyacichthys* (Miller, 1973, Fig. 8) e Odontobutidae, porém é observada na maioria dos membros mais derivados de Gobioidi. Pezold (2004) listou essa condição como derivada e a observou em *Evorthodus*, *Ctenogobius*, *Gobionellus stomatus*, *Oligolepis*, e alguns membros de Sicydiinae, mas considerou que houve reversão em *Ctenogobius stigmaturus* e quase todos os membros do gênero *Oxyurichthys*. Contrariamente ao que afirmou Pezold, no entanto, a maioria dos membros de Eleotrinae analisados tem as vértebras caudais completamente desenvolvidas, com forames bem definidos de passagem dos ramos da aorta. O estado 1 foi observado em *Ctenogobius* e *Gobionellus*, mas também em *Lythrypnus*, *Microphilypnus acangaquara*, *Microphilypnus macrostoma* (Fig. 32a), *Microphilypnus* sp. 1 (Fig. 32b) e *Microphilypnus* sp. 2.

Papilas sensoriais cefálicas.

Caráter 117. Canal oculoscapular, porção anterior, presença (C.I: 0,08; R.I.: 0,39).

(0) – presente, (1) – ausente.

No material examinado, o estado 1 é encontrado em *Benthophilus* (Miller, 1986, p. 1025), *Brachygobius* (Miller, 1989), *Chasmichthys*, *Dormitator* (Fig. 52a), *Eleotris* (Fig. 52b), *Erotelis* (Fig. 52c), *Gobiomorus* (Fig. 52d), *Gobulus*, *Guavina* (Fig. 52e),

Hemieleotris (Fig. 52f), *Kribia* (Fig. 52g), *Leptophilypnus guatemaltensis* (Thacker et al., 2006; Fig. 1), *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus* (ver Capítulo 1), *Padogobius*, *Parrella* e *Priolepis* (Fig. 53d).

Rhyacichthys apresenta o canal oculoscapular anterior (Miller, 1973, p. 413, Fig. 10), porém esse canal não possui poro externo. Na maioria das espécies de Gobiidae analisadas, e também nas espécies de Eleotridae da subfamília Butinae como *Bostrychus*, *Butis* e *Ophiocara*, os canais estão presentes com poros. Os membros desses gêneros apresentam poros F, G, e H (ou F e H, como é o caso de *Prionobutis*; Harrison et al., 2003, p. 671, Fig. A). Nos gêneros *Dormitator*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Gobiomorus*, *Gobulus*, *Guavina*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus*, *Gobiosoma*, *Parrella*, *Priolepis*, no entanto, não apresentam poros nem canais sensoriais nesta região. Em Eleotrinae, a maioria dos gêneros não tem poros nem canais oculoscapulares; os gêneros que os apresentam são *Gobiomorphus*, (embora algumas espécies não os possuam; McDowall, 1975), *Hemieleotris*, *Hypseleotris* (Hoese & Allen, 1987), *Leptophilypnus* (Thacker et al., 2006) e *Oxyeleotris* (Allen 1996).

Em Gobiidae, a ausência de poros oculoscapulares anteriores também é observada em membros dos gêneros *Aphia*, *Belobranchus*, *Benthophiloides*, *Bunaka*, *Calumia*, *Chaenogobius*, *Eutaeniichthys*, *Grahamichthys*, *Lebetus*, *Leseurigobius*, *Mugilogobius*, *Milyeringa*, *Parioglossus* (Rennis & Hoese, 1985), *Ptereleotris*, *Trimma* (Winterbottom, 1984), *Trimmatom* (Winterbottom & Emery, 1981), e em representantes da subfamília Amblyopinae (Murdy, 2002; Murdy & Ferraris, 2003; Murdy & Shibukawa, 2001a,b, 2003). Os membros do gênero *Akko* apresentam apenas o poro G (Van Tassell & Baldwin, 2004).

Caráter 118. Canal oculoscapular, porção posterior, presença (C.I: 0,22; R.I.: 0,71).

(0) – presente, unida à porção anterior, (1) – presente, separada da porção anterior, (2) – ausente .

No material examinado, o estado 0 é encontrado em *Gobioides*, *Gobionellus* e *Prionobutis* e o estado 1 em *Acanthogobius*, *Acentrogobius* (ausente em *A. vinganensis*), *Amblyeleotris*, *Awaous*, *Bathygobius* (unido em algumas espécies), *Coryphopterus*, *Ctenogobius* (Fig. 53a), *Elacatinus*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*,

Gobioides (Fig. 53b), *Gobiomorus* (Fig. 52d), *Gobiosoma*, *Hypseleotris*, *Leptophilypnus fluviatilis*, *Leptophilypnus panamensis*, *Microgobius* (Fig. 53c), *Parrella*, *Pterogobius*, *Tridentiger* e *Valenciennea*. O estado 2 é visto em *Barbullifer*, *Brachygobius*, *Chasmichthys*, *Dormitator* (Fig. 52a), *Eleotris* (Fig. 52b), *Erotelis* (Fig. 52c), *Gobulus*, *Guavina* (Fig. 52e), *Hemieleotris* (Fig. 52f), *Kribia* (Fig. 52g), *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Leptophilypnus guatemaltensis*, *Microphilypnus*, *Padogobius*, *Priolepis* e *Pseudogobius*.

A porção posterior do canal sensorial oculoscapular é definida pelos poros J, K, L, porém o poro J é perdido em muitas espécies de Gobioidei, de maneira que a porção anterior e a posterior do canal oculoscapular ficam separadas. *Hypseleotris* e *Parrella* não possuem o canal oculoscapular anterior, mas apresenta os canais posteriores. *Gobiomorus* e *Gobiosoma spes* apresentam apenas o poro L.

Caráter 119. Canal pré-opercular, número de poros (adaptado de Pezold, 2004) (C.I: 0,25; R.I.: 0,54).

(0) – cinco (M,N,O,P,Q), (1) - quatro (M,N,O,P), (2) – três (M,N,O), (3) – dois (MN), (4) – dois (MO), (5) – um (M), (6) – ausentes.

No material examinado, o estado 0 é observado em *Leptophilypnus panamensis* e *Prionobutis*, o estado 1 em *Gobiomorus* (Fig. 52d), *Guavina* (Fig. 52e) e *Hypseleotris*, o estado 2 em *Acentrogobius* (algumas espécies têm dois poros), *Amblyeleotris*, *Awaous*, *Bathygobius*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius* (Fig. 53a), *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobionellus*, *Pterogobius* (alguns têm dois poros), *Tridentiger* e *Valenciennea*, o estado 3 em *Barbullifer*, *Dormitator*, *Gobioides*, *Microgobius* (Fig. 53c), *Microphilypnus acangaquara* e *Microphilypnus* sp. 2, o estado 4 em *Acanthogobius*, *Leptophilypnus fluviatilis* e *Sagamia*, o estado 5 em *Elacatinus* (várias espécies têm 2-3 poros; Böhlke & Robins, 1968), e o estado 6 em *Benthophilus*, *Brachygobius*, *Chasmichthys*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Hemieleotris*, *Kribia*, *Leptophilypnus guatemaltensis*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus macrostoma*, *Microphilypnus* sp. 1, *Microphilypnus ternetzi*, *Padogobius*, *Parrella*, *Philypnodon*, *Priolepis* (Fig. 53d), *Pseudapocryptes* e *Pseudogobius*.

Rhyacichthys não apresenta poros no canal do pré-opérculo, mas os membros da família Xenisthmidae e a maioria dos gêneros da subfamília Butinae, como *Bostrychus*,

Butis e *Ophiocara*, apresentam cinco poros no canal pré-opercular. Quatro poros são visíveis, além das espécies supracitadas, também em *Gobiodon*, *Oxyeleotris* e *Terateleotris* (Shibukawa *et al.*, 2001); três poros no canal pré-opercular são encontrados também em *Aioliops*, *Aphia*, *Amblygobius*, *Asterropteryx*, *Benthophiloides*, *Bryaninops*, *Chromogobius* (Schliewen & Kovačić, 2008), *Cryptocentroides*, na maioria das espécies de *Callogobius* e *Cryptocentrus*, *Cristalogobius*, *Ctenogobiops* (Randall *et al.*, 2003), *Drombus*, *Exyrias*, *Favonigobius*, *Fusigobius*, *Gladiogobius*, *Glossogobius* (Hoese, 1983), *Gobiomorphus*, *Hazeus*, *Istigobius*, *Lebetus*, *Leseurigobius*, *Lolitia*, *Macrodontogobius*, *Mahidolia*, *Nemateleotris*, *Odontobutis* (Iwata & Sakai, 2002), *Oplopomops*, *Oplopomus*, *Parachaeturichthys*, *Pleurosycia*, *Redigobius*, *Rhinogobius*, *Silhouettea*, *Stenogobius*, *Yongeichthys* e *Vanderhorstia* (exceto uma espécie).

As espécies de *Callogobius sclateri*, *Callogobius tanegasimae*, *Chaenogobius*, *Eugnathogobius* (Larson, 2009), *Gammogobius* (Schliewen & Kovačić, 2008), *Gobiops arenaria* (Lachner & McKinney, 1978), *Gobiopsis aporia*, *Hemigobius*, *Kellogella* (Hoese, 1975), *Kimberleyeleotris*, *Leucopsarion*, *Mugilogobius*, *Oligolepis*, *Paedogobius* (Iwata *et al.*, 2001), *Pandaka*, *Tryssogobius* (Larson & Hoese, 2001) e *Trimma*, bem como os táxons de Oxudercinae e Taenioninae e algumas espécies de *Didogobius* (Schliewen & Kovačić, 2008) não possuem poros nos pré-opérculo. Por sua vez, dois poros são observados em diversas espécies, mas em dois padrões diferentes: *Barbuligobius*, *Flabelligobius*, *Cryptocentrus fllifer*, *Cryptocentrus shigensis*, *Lentipes*, *Myersina*, *Schismatogobius*, *Sicyopus*, *Sicyopterus*, *Siphonogobius* (Shibukawa & Iwata, 2001), *Stiphodon* e *Tomiatichthys* perderam o poro N, ao passo que *Amblychaeturichthys*, *Callogobius*, *Heteroplomous*, *Gobiopsis aporia* e *Gobiopsis quinquecineta*, por exemplo, perderam o poro O; *Hetereleoris* teria perdido o poro M (ver Hoese & Larson, 2005, Fig. 2), embora em Akihito *et al.* (1984, p. 241, Fig. 50), o exemplar de *Hetereleotris poecilia* ilustrado não apresente poro.

De acordo com Hoese & Gill (1993, p. 430, Tabela 1), os membros de Eleotrinae apresentam disposição variável de poros pré-operculares: *Dormitator* e *Leptophilypnus* têm 2-3 poros, *Gobiomorphus* 2-4 poros, *Gobiomorus* e *Guavina* 3-4 poros, e nos demais gêneros tais estruturas estão ausentes.

Caráter 120. Poro supraocular A, presença (C.I: 0,2; R.I.: 0,56).

(0) – presente, (1) – ausente.

No material examinado, o estado 0 é encontrado em *Awaous*, *Ctenogobius* (Fig. 53a), *Gnatholepis*, *Gobioides* (Fig. 52b), *Gobiosoma*, *Hypseleotris*, *Prionobutis* (Harrison *et al.*, *op. cit.*) e *Tridentiger*, e o estado 1 nos demais táxons analisados.

O poro A não está presente em *Rhyacichthys* e em muitas espécies de Eleotrinae (ver Hoese & Gill, 1993, p. 432, Fig. 8), porém é evidente em *Bostrychus*, *Butis*, *Hypseleotris*, *Ophiocara*, *Oxyeleotris* e *Terateleotris*. Em Gobiidae, o canal A está ausente na maioria das espécies, sendo retido, além das espécies supracitadas, em *Oligolepis*, *Oxyurichthys*, *Stenogobius*, e nos membros da subfamília Sicydiinae.

Caráter 121. Poro supraocular B, presença (C.I: 0,17; R.I.: 0,76).

(0) – presente, (1) – ausente.

No material examinado, o estado 1 deste caráter é observado em *Barbullifer*, *Brachygobius*, *Dormitator* (Fig. 52a), *Eleotris* (Fig. 52b), *Erotelis* (Fig. 52c), *Gobiomorus* (Fig. 52d), *Gobulus*, *Guavina* (Fig. 52e), *Hypseleotris*, *Kribia* (Fig. 52g), *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus*, *Parrella*, *Philypnodon*, *Priolepis* (Fig. 53d), *Pseudapocryptes*, *Pseudogobius*.

O poro B não está presente em *Rhyacichthys* e Eleotrinae, mas é visível na maioria dos táxons de Gobioidi. Em Gobiidae, este poro não foi verificado em *Amblychaeturichthys*, *Chaenogobius*, *Eutaeniichthys*, *Gobiopsis aporia*, *Hemigobius* (Larson, 1999), *Kellogella*, *Leucopsarion*, *Lubricogobius*, *Mugilogobius*, *Paedogobius*, *Pandaka*, *Periophthalmus*, *Trimma* e algumas espécies de *Parioglossus* e *Stonogobiops*, bem como membros de Amblyopinae e Taenoninae.

Caráter 122. Poro supraocular C, presença (Pezold, 1993) (C.I: 0,22; R.I.: 0,70).

(0) – presente, um de cada lado, (1) – presente, um único poro medial, (2) – ausente.

No material examinado, o estado 1 é observado em *Bathygobius*, *Coryphopterus*, *Elacatinus*, e o estado 2 em *Acanthogobius*, *Barbullifer*, *Brachygobius*, *Chasmichthys*, *Dormitator*, *Eleotris*, *Eleotris*, *Gobiomorus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Guavina*, *Kribia*,

Luciogobius, *Lythrypnus*, *Microgobius* (ver também Birdsong, 1981, p. 270, Fig. 1), *Parrella*, *Philypnodon*, *Priolepis*, *Pseudapocryptes*, *Pseudogobius*.

Pezold (1993) considerou o estado de caráter 1 (poro C simples) uma sinapomorfia da família Gobiinae. De acordo com este autor, esse grupo tem 129 gêneros, e apenas em *Coryphopterus* ocorre reversão do padrão de um poro para o padrão de dois poros.

Nos membros de Gobioidi, o canal C também está ausente em alguns membros de Butinae (*Ophieleotris*) e Odontobutidae (*Odontobutis*), em Eleotrinae e nos seguintes membros de Gobiidae: *Callogobius tanegasimae*, *Chaenogobius laevis*, *Eutaeniichthys*, *Gobiopsis*, *Lubricogobius*, *Myersina macrostoma*, *Pandaka*, *Parkraemeria*, *Ptereleotris*, *Suruga*, *Trimma*, *Stonogobiops xanthorinica*, *Vanderhorstia auropunctata*, *Schismatogobius*, *Tridentiger barbatus*, e nos membros das subfamílias Amblyopinae, Oxudercinae e Taenoninae.

Caráter 123. Poro supraocular D, presença e disposição (C.I: 0,15; R.I.: 0,52).

(0) – presente, um de cada lado, (1) – presente, um poro mediano, (2) – ausente.

No material examinado, o estado 0 ocorre em *Gobionellus*, *Hypseleotris* e *Padogobius* e *Prionobutis* (Harrison *et al.*, *op.cit.*); o estado 1 é visto em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Awaous*, *Bathygobius*, *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobiomorus* (Fig. 52d), *Gobiosoma*, *Hemieleotris* (Fig. 52f), *Leptophilypnus*, *Parrella*, *Pterogobius*, *Pseudapocryptes*, *Pseudogobius*, *Sagamia*, *Tridentiger* e *Valenciennea*, e o estado 2 em *Barbullifer*, *Brachygobius*, *Dormitator* (Fig. 52a), *Elacatinus*, *Eleotris* (Fig. 52b), *Erotelis* (Fig. 52c), *Gobioides* (Fig. 53b), *Gobulus*, *Guavina* (Fig. 52e), *Kribia* (Fig. 52g), *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microgobius* (Fig. 53b), *Microphilypnus* e *Philypnodon*.

Em Butinae, o poro D é duplo em *Butis*, simples em *Bostrychus* e *Ophiocara* e ausente nos demais táxons. Em Gobiidae, o poro simples está presente na maioria dos táxons, porém é duplo em *Parioglossus* (exceto *P. raoi*, que não tem poro supraocular) e *Chaenogobius*. *Amblychaeturichthys*, *Apocryptodon*, *Clariger*, *Eviota nigriventris*, *Gobiopsis aporia*, *Kellogella*, *Leucopsarion*, *Mugilogobius*, *Periophthalmus*, *Ptereleotris grammica*, *Silhouettea*, *Stonogobiops xanthorhinica*, *Tridentiger barbarus*, *Trimma*, *Youngeichthys*, e os membros da família Kraemeridae (exceto *Parakraemeria*)

e das subfamílias Amblyopinae e Taenioninae não apresentam o poro D. Em Eleotrinae este poro está ausente; em Odontobutidae esta estrutura não é observada em *Odontobutis*, mas é encontrada, como um poro mediano, em *Terateleotris* (Shibukawa *et al.*, 2001).

Caráter 124. Papilas infraorbitais, série transversais, presença (C.I: 0,14; R.I.: 0,5).

(0) – ausente, (1) – presente.

No material examinado, o estado 1 é encontrado em *Acanthogobius* (séries minúsculas, ausentes em espécies com *A. lactipes*), *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Awaous*, *Barbullifer*, *Benthophilus*, *Ctenogobius*, *Elacatinus*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Guavina*, *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Microgobius*, *Microphilypnus*, *Padogobius*, *Parrella*, *Philypnodon* e *Prionobutis*.

Sanzo, em 1911, e vários outros pesquisadores (e.g. Hoese, 1983; Miller, 1986; Wongrat & Miller, 1993) descreveram dois padrões principais de distribuição de séries de papilas infraorbitais: o padrão longitudinal, comum em Gobiinae, e o padrão transversal, muito comum em Eleotrinae. Wongrat & Miller (1991) afirmaram que o último padrão “will constitute important apomorphies in the tracing of phyletic lines from the eleotridine level into the gobiines and oxudercines”. Essas séries transversais não são encontradas nos grupos-externos e também em táxons reputados como basais em Gobioidi, como *Rhyacichthys* e a família Odontobutidae (ver Hoese & Gill, 1993, p. 433, Tabela 1), de modo que é aqui indicada como um caráter derivado em Gobioidi. Por outro lado, deve ser feita a ressalva de que talvez essa condição tenha surgido independentemente em nas várias linhagens de Gobioidi que a apresentam (ver Hoese, 1983). Séries transversais infraorbitais são também encontradas nos membros dos seguintes gêneros: *Amblygobius*, *Aphia*, *Apocryptodon*, *Asterropteryx*, *Benthophiloides*, *Bostrychus*, *Butis*, *Callogobius*, *Caspiosoma*, *Chromogobius*, *Cryptocentrus*, *Didogobius*, *Gammogobius*, *Gladiogobius*, *Gobius*, *Gnatholepis*, *Heteroeleotris*, *Knipowitschia*, *Lentipes*, *Leucopsarion*, *Lolitia*, *Macrodontogobius*, *Mahidoria*, *Mauligobius*, *Mesogobius*, *Millerigobius*, *Monishia*, *Myersina*, *Nemateleotris*, *Neogobius*, *Oxyurichthys*, *Parioglossus*, *Pomatoschistus*, *Proterorhinus*,

Pseudapahia, *Ptereleotris*, *Sicyopterus*, *Sicyopus*, *Stenogobius*, *Stiphodon*, *Stonogobius*, *Thorogobius*, *Vannaegobius*, *Zebrus* e *Zosterrissor*.

Em alguns casos, foram descritos os dois padrões de papilas infraorbitais em espécies distintas do mesmo gênero. Por exemplo, há uma espécie de *Priolepis* descrita em Akihito *et al.* (1984) que tem séries transversais desenvolvidas (ver p. 284, Fig. 74), ausentes nos demais representantes deste gênero. Outro exemplo é a presença de séries longitudinais em *Acanthogobius pflaumi*; as demais espécies deste gênero têm papilas transversais longas.

Caráter 125. Papilas infraorbitais transversais, última série transversal cefálica, grande e em contato com a série longitudinal *d*, presença (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) – ausente, (1) – presente.

O estado 1 é encontrado em *Eleotris* (Fig. 52b), *Erotelis* (Fig. 52c) e *Guavina* (Fig. 52e). Não aplicável nos táxons com estado 0 do caráter 123. Essa característica provavelmente representa uma sinapomorfia dos três gêneros porque é encontrada exclusivamente nestes táxons, não sendo vista em nenhum outro representante de Gobioidae.

Caráter 126. Papilas infraorbitais longitudinais, série *a*¹, presença (C.I: 0,1; R.I.: 0,55).

(0) – presente, (1) – ausente.

No material examinado, o estado plesiomórfico é visto em *Bathygobius*, *Brachygobius*, *Coryphopterus*, *Dormitator* (Fig. 52a), *Evorthodus*, *Gobioides* (Fig. 53b), *Gobiomorus* (Fig. 52d), *Hemieleotris* (Fig. 52f), *Hypseleotris*, *Kribia* (Fig. 52g), *Lythrypnus*, algumas espécies de *Microgobius* (ex. *M. meeki*), *Parrella*, *Priolepis* (Fig. 53d), *Prionobutis* (Harrison, *op.cit.*), *Pseudogobius*, *Pterogobius*, *Sagamia*, *Tridentiger*, *Valenciennea*, e o estado derivado nos demais táxons.

Nos membros de Odontobutidae como *Odontobutis* e *Percottus* a série *a*¹ é alongada e próxima ao olho, encontrando-se com uma série de papilas supraoculares e com a série oculoscapular *x*; padrão semelhante é visto em *Hypseleotris* e *Ophieleotris*.

A série a^1 também está ausente em todos os membros de Butinae e na maioria dos de Eleotrinae e Gobiidae, tendo sido verificada nos seguintes gêneros: *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Amblychaeturichthys*, *Astrabe*, *Barbuligobius*, *Boleophthalmus*, *Bryaninops*, *Buenia*, *Bunaka*, *Chaenogobius*, *Chaeturichthys*, *Cristalogobius*, *Cryptocentroides*, *Deltentosteus*, *Eviota*, *Exyrias*, *Favonogobius*, *Fusigobius*, *Gobiomorphus*, *Glossogobius*, *Gobiopsis*, *Gobiusculus*, *Hazeus*, *Heteroplopomus*, *Istigobius*, *Lebetus*, *Lentipes*, *Leseurigobius*, *Lubricogobius*, *Luciogobius*, *Magarinus*, *Mugilogobius*, *Oplopomops*, *Parachaeturichthys*, *Pomatoschistus*, *Pseudapahia*, *Ratsirakea*, *Rhinogobius*, *Scartelaos*, *Silhouettea*, *Speleogobius*, *Suruga*, *Tatuerdina*, *Thryssogobius*, *Trimma*, *Vanderhorstia* e *Yongeichthys*.

Caráter 127. Papilas infraorbitais longitudinais, série a^1 , proximidade com a série b (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) – afastada da série b , (1) – próxima à série b .

No material examinado, eu vi o estado 1 em *Dormitator* (Fig. 52a), *Hemieleotris* (Fig. 52f) e *Hypseleotris*, porém ele também é encontrado em outros eleotrídeos como *Kimberleyeleotris* e *Mogurnda* (Hoese & Gill, 1993, Fig. 8.).

Caráter 128. Papilas infraorbitais longitudinais, série a^1 , disposição das papilas (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) – muitas papilas próximas entre si, (1) – poucas papilas e espaçadas entre si.

No material examinado, eu verifiquei a condição derivada deste caráter em *Lythrypnus* e *Priolepis* (Fig. 53d).

O padrão de papilas espaçadas pode ser encontrado em *Barbuligobius*, *Buenia*, *Cristalogobius*, *Ctenogobiops*, *Eviota*, *Fusigobius*, *Lebetus*, *Leseurigobius*, *Lubricogobius*, *Ptereleotris hanae*, *Redigobius*, *Rhinogobius*, *Schismatogobius*, *Speleogobius* e *Vanderhorstia auropunctata*. Contudo, em todas estas espécies, com exceção de *Eviota* e *Trimma*, as papilas não são tão separadas entre si quanto nos táxons supracitados.

Caráter 129. Papilas infraorbitais longitudinais, série b, presença e extensão (C.I: 0,22; R.I.: 0,5).

(0) – restrita à porção posterior, atingido a vertical que passa pela borda posterior do olho, (1) – avançando anteriormente até a vertical que passa pelo meio do olho, (2) - avançando anteriormente até a vertical que passa pela borda anterior do olho.

No material examinado, o estado 1 é observado em *Evorthodus*, *Gobioides* (Fig, 53b), *Leptophilypnus*, condição 2 em *Bathygobius*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius* (Fig, 53a), *Dormitator* (Fig, 52a), *Hemieleotris* (Fig, 52f), *Hypseleotris*, *Lythrypnus*, *Microgobius meeki*, *Parrella*, *Pseudogobius*.

A condição da série b restrita à porção posterior é encontrada em representantes de Odontobutidae e Butinae, e por esse motivo é considerada aqui como o estado plesiomórfico. O estado 1 é visível também em *Cryptocentroides*, *Oligolepis*, *Mahidoria*, e o estado 2 em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Amblychaeturichthys*, *Chaenogobius*, *Chaeturichthys*, *Cryptocentrus*, *Drombus*, *Favonigobius*, *Gobiopsis*, *Hazeus*, *Heteroplopomus*, *Lolitia*, *Mugilogobius*, *Odontobutis*, *Ophieleotris*, *Oplopomops*, *Oxyurichthys*, *Parachaeturichthys*, *Sagamia*, *Suruga* e *Valenciennea*.

Caráter 130. Papilas infraorbitais longitudinais, série c, presença (C.I: 0,1; R.I.: 0,47).

(0) – presente, (1) – ausente.

No material examinado, o estado 1 é encontrado em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Awaous*, *Barbullifer*, *Elacatinus*, *Eleotris* (Fig, 52b), *Erotelis* (Fig, 52c), *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides* (Fig. 53b), *Gobiomorus* (Fig, 52d), *Gobionellus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Guavina* (Fig, 52e), *Hemieleotris* (Fig, 52f), *Hypseleotris*, *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus*, *Padogobius*, *Parrella*, *Priolepis* e *Valenciennea*.

Essa série de papilas é vista nos representantes de Odontobutidae examinados; em *Odontobutis*, esta série é alongada e logo abaixo da série (padrão similar é observado no butíneo *Percottus*), ao passo que em *Terateleotris* a série c é mais curta e conectada à série b. A série c está ausente em quase todos os eleotríneos conhecidos,

com exceção de *Gobiomorus*, e em grande parte dos gobiídeos, sendo encontrada em *Acanthogobius*, *Amblychaeturichthys*, *Astrabe*, *Barbulligobius*, *Chaenogobius*, *Chaeturichthys*, *Chasmichthys*, *Chaeturichthys*, *Cristalogobius*, *Cryptocentroides*, *Deltentosteus*, *Exyrias*, *Favonigobius*, *Glossogobius*, *Gobiopsis*, *Hazeus*, *Heteroplopomus*, *Istigobius*, *Leseurigobius*, *Luciogobius*, *Mangarinus*, *Mugilogobius*, *Oplopomops*, *Oplopomus*, *Pterogobius*, *Redigobius*, *Rhinogobius*, *Sagamia*, *Silhouettea*, *Tridentiger*, *Trimma* e *Vanderhorstia*

Caráter 131. Papilas infraorbitais longitudinais, série *d*, presença (C.I: 0,33; R.I.: 0,5).

(0) – presente, (1) – ausente.

No material examinado, eu constatei o estado 1 em *Dormitator* (Fig, 52a), *Hemieleotris* (Fig, 52f), *Hypseleotris* (ver Akihito *et al.*, 1984), *Lythrypnus* e *Pseudogobius*.

A série *d* está presente na maioria dos membros de Gobioidi e em todos os membros das famílias mais basais, como Odontobutidae. Essa série de papilas é ausente, além dos táxons supracitados, em *Eviota*, *Gobiusculus*, *Lebetus* e *Speleogobius*.

Caráter 132. Papilas operculares, série *os*, extensão em relação à série *oi* (C.I: 0,33; R.I: 0,33).

(0) – não atingindo a série *oi*, (1) – atingindo a série *oi*.

Na maioria dos membros de Gobioidi a série *os* está acima da série *oi*, sem se ligar a ela. Em *Awaous* e algumas espécies de *Eleotris* (Fig, 52b), no entanto, a série *os* é muito comprida e em contato com a série *oi*.

Caráter 133. Papilas pré-orbitais, série *r*, presença e tamanho (C.I: 0,23; R.I.: 0,52).

(0) – presente, comprida, (1) – presente, uma série curta, (2) – presente, ao lado da série *p*, (3) – ausente.

No material examinado, o estado 1 é observado em *Acentrogobius*, *Awaous*, *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius shufeldti*, *Gnatholepis*, *Gobionellus* e *Priolepis*, estado 2 em *Barbullifer*, *Dormitator* (Fig. 52a), *Hemieleotris* (Fig. 52f) e 3 em *Ctenogobius boleosoma* (Fig. 53a), *Lythrypnus*, *Microgobius* (Fig. 53c), *Prionobutis* e *Pseudogobius*.

A série *r* é geralmente única e comprida em Odontobutidae (embora em *Terateleotris* essa série seja extremamente curta; Shibukawa *et al.*, 2001, p. 2326, Fig. 4b), Butinae (ausente em *Prionobutis*) e Eleotrinae (ausente em *Kimberleyeleotris*. Hoese & Allen, 1987, p. 37, Fig. 1). Em Gobiidae, nota-se uma tendência à redução (p.ex. em *Ctenogobiops* e *Vanderhorstia*), e esse elemento é perdido nos representantes de alguns gêneros, como *Buenia*, *Gobiodon* e *Macrodonogobius*, entre outros.

Embora a inclusão dos táxons supracitados no estado 2 indique *a priori* uma relação de ancestralidade exclusiva entre eles, existem evidências de que a evolução deste estado ocorreu de forma convergente nos grupos em questão. *Barbullifer* tem ambas as séries pequenas e em posição anterior, ao passo que *Hemieleotris* e *Hypseleotris* têm as séries mais próximas dos olhos, e *Dormitator* possui séries compridas. Isso indica que a condição em *Dormitator*, *Hemieleotris* e *Hypseleotris* evoluiu a partir de uma ancestral comum destes três táxons, independentemente da evolução em *Barbullifer*.

Caráter 134. Papilas pré-orbitais, série *s*, número de séries de papilas (C.I: 0,43; R.I.: 0,67).

(0) – 3 séries ou mais, (1) – 2 séries, (2) – 1 série, (3) – ausente.

No material examinado, o estado 0 é encontrado em *Eleotris* (Fig. 52b), *Erotelis* (Fig. 52c) e *Guavina* (Fig. 52e), o estado 1 em *Bathygobius*, *Leptophilypnus* e *Philypnodon*, 2 em *Awaous*, *Ctenogobius shufeldti*, *Kribia* e *Microphilypnus*, e 3 nos demais táxons.

Os membros de Odontobutidae e muitos eleotríneos possuem três séries *s* de papilas, geralmente curtas. Essas séries, todavia, são totalmente perdidas na absoluta maioria dos membros de Gobiidae. Duas séries podem ser encontradas em *Amblygobius*, *Chaenogobius*, *Chasmichthys*, *Mugilogobius* e *Ptereleotris*, e uma série em *Benthophilus*, *Callogobius*, *Lolitia*, *Mahidoria*, algumas espécies de *Microgobius*

(ver Birdsong, 1981, p. 270, Fig. 1), *Myersina* e *Silhouettea*. Por sua vez, as espécies de *Stigmatogobius* (Larson, 2005) e *Yongeichthys criniger* têm de 2-6 séries de papilas *s*.

Caráter 135. Papilas interorbitais, séries *p*, presença e número (C.I: 0,27; R.I.: 0,56).

(0) – 3 séries ou mais séries, (1) – 2 séries, (2) – 1 série, (3) – ausentes.

No material examinado, o estado 0 é encontrado em *Eleotris*, *Erotelis*, *Guavina*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus ternetzi*, *Microphilypnus* sp. 1, *Microphilypnus* sp. 2, *Philypnodon* (ver Hoese & Reader, 2006) e *Priolepis* (Fig, 53d), o estado 1 em *Awaous*, *Kribia* (Fig, 52g), *Leptophilypnus*, *Microphilypnus acangaquara* e *Microphilypnus macrostoma*, o estado 2 em *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Dormitator* (Fig, 52a), *Hemieleotris* (Fig, 52f), *Gobulus* e *Hypseleotris*, e o estado 3 nos demais táxons examinados.

É provável que a evolução do estado 2 em *Bathygobius* tenha sido convergente respectivamente da de *Gobulus*, e da do grupo *Dormitator*, *Hemieleotris* e *Hypseleotris*, por causa das diferenças encontradas no formato da série *p*. Em *Bathygobius*, esta série está próxima à série *r*, que neste gênero é curvada e quase em posição transversal; em *Gobulus* há uma série transversal sem série *r* associada (pois a mesma está ausente), e em *Dormitator*, *Hemieleotris* e *Hypseleotris* ambas as séries são longitudinais e próximas entre si, como foi mencionado acima.

Caráter 136. Papilas interorbitais, séries *p*, tamanho (C.I: 0,5; R.I.: 0,67).

(0) – longas, (1) – curtas.

No material examinado, o estado 1 é observado em *Lythrypnus*, *Microphilypnus acangaquara*, *Microphilypnus* sp. 2 e *Priolepis*. Não aplicável aos táxons que têm estado 3 do caráter 165.

É provável que os táxons supracitados compartilhem esse caráter mais em função da diminuição no tamanho das séries de papilas que costuma ocorrer em goboídeos de tamanho pequeno do que por causa da proximidade filogenética entre tais gêneros. Por sua vez, outras espécies de *Microphilypnus* igualmente diminutas, bem

como *Barbullifer*, apresentam séries *p* mais compridas. Em última instância, tal estado de caráter é uma sinapomorfia putativa, adquirida independentemente, entre *Microphilypnus acangaquara* e *Microphilypnus* sp. 2, e entre *Lythrypnus* e *Priolepis*.

Caráter 137. Papilas oculoscapulares, série transversal *n*, presença e extensão (C.I: 0,12; R.I.: 0,46).

(0) – ausente, (1) – menor que metade do diâmetro do olho, (2) – grande, cerca de metade do diâmetro do olho.

No material examinado, o estado 0 é observado em *Acentrogobius* (*A. viganensis* tem série *n* grande), *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Brachygobius*, *Chasmichthys*, *Coryphopterus*, *Ctenogobius*, *Dormitator* (Fig. 52a), *Gobioides* (Fig. 53b), *Gobiomorus*, *Gobionellus*, *Hemieleotris* (Fig. 52f), *Parrella*, *Prionobutis*, *Pseudogobius*, *Pterogobius*, *Tridentiger* e *Valenciennea*, estado 1 em *Acanthogobius*, *Awaous*, *Amblyeleotris*, *Elacatinus*, *Gnatholepis*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Leptophilypnus* (Thacker *et al.*, 2006, Fig. 1), *Microphilypnus*, *Padogobius*, *Priolepis* e *Sagamia*; o estado 2 está presente em *Eleotris*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Guavina* (Fig. 52e), *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microgobius meeki* e *Philypnodon*.

Caráter 138. Papilas oculoscapulares, séries longitudinais x^1 e x^2 , disposição e tamanho (C.I: 0,15; R.I.: 0,45).

(0) – diminutas e afastadas entre si, comprimento de cada série muito menor que a distância entre as séries, (1) – séries grandes, quase em contato uma com a outra, (2) – série única, (3) – ausente.

No material examinado, o estado 0 é observado em *Barbullifer*, *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Brachygobius*, *Coryphopterus*, *Gnatholepis*, *Hypseleotris*, *Luciogobius*, *Microphilypnus* sp. 1, *Microphilypnus acangaquara*, *Microphilypnus* sp. 2, *Padogobius*, *Priolepis* (Fig. 53d), *Pseudogobius*, *Tridentiger* e *Valenciennea*, o estado 1 em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Chasmichthys*, *Ctenogobius boleosoma* (Fig. 53a), *Ctenogobius smaragdus*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Guavina* (Fig. 52e), *Kribia* (Fig. 52g), *Leptophilypnus*, *Microphilypnus ternetzi*, *Philypnodon*, *Pterogobius* e *Sagamia*,

estado 2 em *Awaous*, *Ctenogobius shufeldti*, *Dormitator* (Fig. 52a), *Evorthodus*, *Gobioides* (Fig. 53b), *Gobiomorus* (Fig. 52d), *Microgobius* (Fig. 53c) e *Microphilypnus macrostoma*, estado 3 em *Elacatinus*, *Gobionellus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Hemieleotris* (Fig. 52f), *Lythrypnus*, *Parrella* e *Prionobutis*.

Caráter 139. Papilas oculoscapulares, série longitudinal x^3 , presença (C.I: 0,5; R.I.: 0,75).

(0) – ausente, (1) – presente.

No material examinado, o estado 1 é observado em *Acanthogobius*, *Amblyeleotris*, *Pterogobius*, *Sagamia*, *Tridentiger* (para mais informações, ver Akihito *et al.*, 1984). Essa condição é encontrada em diversas espécies de Gobiidae como *Ctenogobiops*, *Kinipowitschia* e *Mugilogobius*, entre outras.

Caráter 140. Papilas oculoscapulares, inúmeras séries transversais curtas conectadas as séries x , presença (C.I: 1,0; R.I.: 1,0).

(0) – ausente, (1) – presente.

A maioria dos táxons de Gobioidi apresenta apenas uma ou duas séries transversais próximas à(s) série(s) x . O estado 1 desse caráter é assinalado em *Eleotris* (Fig. 52b), *Erotelis* (Fig. 52c) e *Guavina* (Fig. 53e).

Caráter 141. Papilas pré-dorsais, série m , presença (C.I: 0,11; R.I.: 0,27).

(0) – presente, (1) – ausente.

A série m é geralmente uma série simples na região mediolateral da área pré-dorsal, frequentemente mais longa em Eleotrinae do que em Gobiidae. No material examinado, o estado 1 deste caráter é visto em *Barbullifer*, *Benthophilus*, *Dormitator*, *Erotelis*, *Evorthodus*, *Gobionellus*, *Gobulus*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Microgobius meeki* e *Microphilypnus macrostoma*.

Miscelânea

Caráter 142. Escamas na região pré-dorsal, presença e extensão (C.I: 0,31; R.I.: 0,59).

(0) – presentes, até a região pós-orbital, (1) – presentes, até a região interorbital, (2) – ausentes na porção anterior, deixando uma área nua, (3) – ausentes na região posterior, (4) - ausentes.

A condição basal, encontrada em *Rhyacichthys* e Butinae, é a presença de escamas em na região pré-dorsal, até a região pós-orbital. No material examinado, o estado 1 é observado em *Dormitator*, o estado 2 em *Awaous*, *Bathygobius*, *Coryphopterus dicrus*, *Coryphopterus glaucofraenum*, *Coryphopterus thrix*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Kribia*, *Leptophilypnus*, *Parrella* e *Tridentiger*, o estado 3 em alguns exemplares de *Microphilypnus acanguara*, *Microphilypnus* sp. 1, *Microphilypnus ternetzi*, e em *Microphilypnus* sp. 2, e estado 4 em *Barbullifer*, *Ctenogobius*, *Elacatinus*, *Gobioides*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Padogobius* e *Priolepis*.

Caráter 143. Escamas do tronco, série longitudinal, tamanho e número (C.I: 0,17; R.I.: 0,4).

(0) – pequenas, 45-60 na série longitudinal, (1) – grandes, 20-40 escamas na série longitudinal, (2) – minúsculas, mais de 60 na série longitudinal, (3) – parcial ou totalmente ausentes.

No material examinado, o estado 1 é observado em *Acentrogobius*, *Bathygobius*, *Benthophilus*, *Brachygobius*, *Dormitator*, *Hypseleotris*, *Leptophilypnus*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus*, *Priolepis*, *Prionobutis*, *Tridentiger*, estado 2 em *Amblyeleotris*, *Chasmichthys*, *Gobioides*, *Gobiomorus*, *Guavina*, *Pterogobius*, *Valenciennea*, e estado 3 em *Barbullifer*, *Elacatinus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Luciogobius*. *Gobioides* apresenta uma pequena modificação neste padrão, com escamas pequenas e sob a pele.

Caráter 144. Escamas no ventre, presença (C.I: 0,12; R.I.: 0,61).

(0) – presença, (1) – ausência

No material examinado, o estado 0 é observado em *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Bathygobius*, *Coryphopterus glaucofraenum*, *Coryphopterus thrix*, *Dormitator*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Gnatholepis*, *Gobiomorus*, *Guavina*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Microgobius*, *Parrella*, *Philypnodon*, *Prionobutis*, *Pseudogobius*, *Pterogobius*, *Sagamia*, *Tridentiger*, estado 1 em *Acanthogobius*, *Benthophilus*, *Brachygobius*, *Chasmichthys*, *Elacatinus*, *Evorthodus*, *Gobioides*, *Gobionellus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Luciogobius*, *Lythrypnus*, *Microphilypnus* e *Padogobius*. *Benthophilus* apresenta uma modificação na qual a sua pele não é exatamente nua, mas coberta de várias placas ósseas pequenas e de formato variável (Boldryev & Bogutskaya, 2007).

Caráter 145. Abertura branquial, extensão e separação ao istmo branquial (C.I: 0,33; R.I.: 0,81).

(0) – ampla, borda anterior sob a vertical que passa pelo meio do olho, (1) – moderada, borda anterior na vertical que passa pela borda posterior do pré-opérculo. (2) – estreita, borda anterior unida ao istmo, pouco à frente da base da peitoral.

No material examinado, o estado 0 é observado em *Gobiomorus*, e *Microphilypnus*, o estado 1 em *Dormitator*, *Gobioides*, *Eleotris*, *Erotelis*, *Guavina*, *Hemieleotris*, *Hypseleotris*, *Kribia*, *Philypnodon*, *Prionobutis* e *Sagamia*, estado 2 em *Acanthogobius*, *Acentrogobius*, *Amblyeleotris*, *Bathygobius*, *Brachygobius*, *Benthophilus*, *Gnatholepis*, *Gobionellus*, *Lythrypnus*, *Microgobius*, *Parrella*, *Pseudogobius*, *Pterogobius*, *Sagamia* e *Tridentiger*

Os representantes de Odontobutidae, Butinae e Eleotrinae tendem a apresentar abertura branquial maior do que os membros de Gobiidae. Em vários membros da subfamília Gobiosomatini, nota-se uma restrição ainda maior do tamanho da abertura branquial (ver Böhlke & Robins, 1968).

3.4.2. Reconstrução filogenética

A análise filogenética resultou em 43 árvores mais parcimoniosas que possuem 1072 passos, Índice de Consistência (IC): 0,22 e Índice de Retenção (IR): 0,57. O

cladograma de consenso estrito é apresentado abaixo (Fig. 54). A lista das sinapomorfias de cada nó e dos ramos terminais do cladograma de consenso estrito encontra-se no Anexo 1. Cabe lembrar que a numeração da lista é um pouco diferente da presente na listagem de caracteres no texto, que começa com o caráter 1 (no anexo, o caráter 0 corresponde ao caráter 1 da lista, e assim sucessivamente). No texto abaixo, os estados de cada caráter são representados pela expressão (N:n), em que N representa o número do caráter em questão (ver lista acima), e n o estado do caráter

O gênero *Microphilypnus* é suportado por 15 sinapomorfias, nenhuma delas exclusiva: etmoide lateral em forma de bastão em vista frontal (8:1); forame olfatório do etmoide lateral geralmente ausente (10:1); borda posterior do pterótico como uma projeção diminuta (24:2); pterosfenoide parcialmente ossificado (28:1); processo simplético do pré-opérculo diminuto ou ausente (45:0 & 45:1), osso coronomeckeliano pequeno ou ausente (61:1 & 61:2); placa dentária do faringobranquial 3 diminuta (80:1); inter-hial pequeno e truncado (86:1); escápula não ossificada nos adultos (90:1 & 90:2), raios da peitoral 11-14, raramente 15 (95:1); número de epineurais 2-5 (103:1), série de papilas pré-orbirais *r* curta (133:1), série de papilas *s* única (134:1), escamas ausentes no ventre (144:1) e margem posterior da abertura branquial sob a vertical que passa pela borda anterior do olho (145:0). Várias destas sinapomorfias representam reversões e outras foram adquiridas independentemente por outros táxons de tamanho diminuto. Por exemplo, o etmoide lateral em forma de bastão também é encontrado em *Barbullifer*, *Gobiosoma* e *Gobulus*, e a placa dentária 3 reduzida ocorre em *Elacatinus*. A redução do número de raios na peitoral, embora não tenha sido encontrada em nenhum outro táxon analisado, também ocorre em Microdesmidae e *Evermannichthys*, como discutido acima.

Microphilypnus macrostoma figura como o táxon mais basal do gênero, embora ele seja diagnosticado por quatro autapomorfias, nenhuma delas exclusiva: lacrimal ausente (38:1); 14 vértebras caudais (105:1); série oculoscapular *x* única e contínua (138:2), e série pré-dorsal *m* ausente (141:1). O clado formado pelas espécies *Microphilypnus acangaquara*, *M. ternetzi*, *Microphilypnus* sp. 1 e *Microphilypnus* sp. 2 é mantido por duas sinapomorfias: disposição de pterigióforos da primeira nadadeira dorsal 3(2211) (108:2), e área pré-dorsal frequentemente nua posteriormente (142:2); na presente análise, não foram detectadas autapomorfias em *Microphilypnus* sp. 1 e *M. ternetzi*. O próximo clado mais inclusivo, formado por *M. acangaquara*, *Microphilypnus* sp. 1 e *Microphilypnus* sp. 2, foi erigido com base em quatro

sinapomorfias: região dorsal do mesetmoide não ossificada (11:1); osso coronomeckeliano diminuto, porém presente (61:1); côndilo de articulação do faringobranquial 2 ao epibranchial 2 curto e largo (77:0), e séries oculoscapulares presentes, porém pequenas e distantes entre si (138:0).

Microphilypnus sp. 2 e *M. acangaquara* compuseram um grupo monofilético na presente reconstrução filogenética, caracterizado pelas seguintes sinapomorfias: borda anterior do esfénótico com processo minúsculo (14:1), escápula indivisível da cartilagem coracoide (90:1); porção anterior do canal oculoscapular presente (117:0), com um poro; dois poros (MN) na região pré-opercular (119:3; os demais membros de *Microphilypnus* têm o estado 119:6), e séries *p* curtas (136:1). *Microphilypnus acangaquara* é diagnosticada por duas autapomorfias: espinho posterior do epiótico ausente (21:1), e duas séries *p* de papilas interorbitais transversais (135:1). *Microphilypnus* sp. 2 é reconhecida filogeneticamente através das seguintes autapomorfias: intercalar em forma de bumerangue, largo (26:0), processo simplético do pré-opérculo presente (45:1); processo do ceratoial posterior ausente (85:2); um eoural (96:1); seis costelas (106:2); poro supraocular D presente (123:0); série oculoscapular *x* única e contínua (138:2), e série pré-dorsal *m* ausente (141:1).

As relações entre *Microphilypnus* e os demais táxons de Eleotrinae são muito ambíguas. O gênero em questão saiu como parte de uma politomia com os demais gêneros de Butinae e Eleotrinae, com exceção de *Gobiomorus*, porém figurou como grupo-irmão de *Leptophilypnus* no cladograma de consenso semi-estrito. De acordo com as relações entre os demais táxons de Eleotrinae nos cladogramas fundamentais (e no consenso), depreende-se que essa subfamília não forma um grupo monofilético. *Gobiomorus* figurou como o táxon mais basal de todos os grupos-internos analisados, acima apenas de *Rhyacichthys*. O clado 77, formado por *Dormitator*, *Hemieleotris* e *Hypseleotris*, é suportado por oito sinapomorfias, duas exclusivas: séries *a*¹ e *b* próximas entre si (127:1), e série *d* ausente (131:2). Os demais eleotríneos analisados formaram o clado 79, constituído de *Eleotris*, *Erotelis* e *Guavina*, e caracterizado por 13 sinapomorfias, uma delas exclusiva, que é a presença de várias séries transversais acessórias de papilas em torno da série oculoscapular (*x*) (140:1). *Eleotris* e *Erotelis* formam um grupo monofilético diagnosticado por 10 sinapomorfias, três exclusivas: presença de forame na região interorbital do frontal (6:1), espinho antrorso presente na borda ventral do pré-opérculo (44:1), e apófise posterior no inter-hial (88:1).

A família Gobiidae figurou como um grupo monofilético (clado 60) suportado por 14 sinapomorfias, duas exclusivas: cinco raios branquiostégios (84:1) e nadadeiras pélvicas unidas em um disco adesivo (96:1), sem contar as várias sinapomorfias desse grupo que foram levantadas por Springer (1983). As relações entre os diferentes táxons dessa família na presente reconstrução filogenética, no entanto, não ficaram resolvidas. Os gobionellíneos *Brachygobius sua* e *Pseudogobius javanicus* surgiram como os ramos mais basais, distantes filogeneticamente dos demais membros de Gobionellinae. Por sua vez, Gobiinae também surge como um grupo polifilético com vários grupos monofiléticos distantes entre si, dentre eles: o clado 58, formado pelos membros do “grupo *Gobiosoma*” (*sensu* Birdsong *et al.*, 1988), que aparecem mais proximamente relacionados aos integrantes do grupo “Northern Pacific” (*sensu* Pezold, 2011).

No consenso semi-estrito por Majority-Rule a topologia da árvore filogenética é mais bem resolvida (Fig. 56). *Microphilypnus* surge como grupo-irmão de *Leptophilypnus*, formando um clado mais proximamente relacionado ao gênero *Philypnodon*, que por sua vez, constituem um grupo monofilético com *Kribia*. *Microgobius* e *Parrela* saem mais próximos do “grupo *Stenogobius*” do que dos demais membros de Gobiosomatini. As subfamílias Butinae, Eleotrinae, Gobionellinae e Gobiinae permanecem como agrupamentos polifiléticos neste esquema.

O cálculo dos Índices de Bremer (IB) de cada nó revelou pouco suporte à maioria dos clados obtidos nas árvores fundamentais (Fig. 55); os maiores valores foram encontrados nos clados 89 (*Microphilypnus*; IB: 12), 62 (Gobioidei menos *Rhyacichthys*; IB: 12), 83 (*Lythrypnus* + *Priolepis*; IB: 12) e 68 (*Awaous*; IB: 11).

3.5. Discussão.

3.5.1. Filogenia, evolução morfológica e biogeografia histórica das espécies *Microphilypnus*.

Microphilypnus macrostoma e *M. ternetzi* figuraram como as espécies mais basais, o que parece fazer sentido tanto do ponto de vista das diferenças morfológicas e anatômicas destes táxons em comparação com os demais membros deste gênero – e dos gêneros putativos de Eleotrinae mais intimamente relacionados, quanto do ponto de vista biogeográfico. *Microphilypnus macrostoma* tem focinho deprimido e pontudo, mais similar ao observado em *Leptophilypnus* e *Philypnodon*, os presumíveis grupos-

irmãos do gênero em questão, do que *M. acangaquara*, *Microphilypnus* sp. 1 e *Microphilypnus* sp. 2, que parecem ser mais derivados no que diz respeito a este caráter. Além disso, a disposição 3(1221) de pterigióforos na primeira nadadeira dorsal, encontrada em *M. macrostoma*, é observada em *Leptophilypnus* e na maioria dos membros de Eleotrinae (Hoese & Gill, 1993, tabela 2). As demais espécies de *Microphilypnus* apresentam a disposição 3(2211), observada também em *Gobiomorus*, *Grahamichthys*, *Hemieleotris* e *Hypseleotris*.

Diversos autores (Winterbottom, 1990; Thacker, 2009; Thacker & Roje, 2011) relataram a evolução de formas miniaturas dentro de Gobioidei, e em todos esses casos a condição de tamanho menor é reputada como derivada (ver mais detalhes na seção 2.6 desta tese). *Microphilypnus acangaquara* tende a atingir a maturidade sexual em tamanho menor que os outros representantes deste gênero. A maioria dos exemplares dessa espécie tem papila urogenital pouco proeminente em relação às espécies restantes de *Microphilypnus*, ainda que quando esta estrutura encontra-se totalmente desenvolvida seja idêntica a dos demais táxons do gênero. No entanto, muitos desses exemplares de *M. acangaquara* que eu examinei (incluindo um exemplar com menos de 13,0 mm de comprimento), machos ou fêmeas, já têm gônadas maduras mesmo com papila urogenital pouco desenvolvida. Isso pode ser interpretado como outra característica derivada desta espécie em relação às mais basais *M. ternetzi* e *M. macrostoma*.

Como indicado acima, na análise filogenética não foi revelada nenhuma autapomorfia de *Microphilypnus* sp. 1. Essa espécie, contudo, tem duas características presumivelmente exclusivas que podem, em estudos futuros, ser consideradas como autapomórficas dela: 1) o formato do corpo mais alto, truncado e com focinho mais arredondado, e 2) o dimorfismo sexual, os machos com muitas faixas oblíquas irregulares no tronco e cabeça densamente pigmentada, e as fêmeas mais claras e com manchas inconspícuas. Cabe mencionar que, embora a ocorrência de dimorfismo sexual tenha sido assinalada em muitas espécies de Eleotridae (ver Thacker, 2011, p. 80), tal fato nunca foi observado em eleotrídeos que ocorrem nas Américas.

Com base na hipótese filogenética, é até possível depreender que existe uma tendência evolutiva neste gênero de redução de tamanho e maturação em tamanho menor, por um lado, com *M. acangaquara*, e outra para o dimorfismo sexual e corpo mais robusto e chamativo dos machos, em *Microphilypnus* sp. 1. Mas essas suposições precisam ser testadas no futuro com mais dados de anatomia, genética e ecologia. A

reprodução destes táxons é completamente desconhecida, e não existem informações sobre o fluxo genético e a dinâmica das populações e das espécies. Por sua vez, há inferências de evolução morfológica que são muito difíceis de fazer. Por exemplo: como e por que *M. acangaquara* e *Microphilypnus* sp. 2 “readquiriram” poros pré-operculares e supraoculares. A perda de poros é muito comum em Gobioidae - e praticamente todos os membros de Eleotrinae perdem poros (em particular os da série oculoscapular; ver também Hoese, 1984). Isso tem reflexos na estrutura do esqueleto: os membros de Gobiidae – e também *Rhyacichthys*, geralmente têm cristas ósseas no esfenótico, pterótico e região interorbital do frontal delimitando tubos abertos (ver caracteres 5, 19 e 25) que, é de se supor, auxiliam na sustentação dos canais sensoriais e dos poros. Os membros de Eleotrinae, todavia, apresentam o padrão oposto, não possuindo essas estruturas (com exceção de *Gobiomorus*), já que os poros são substituídos por séries de neuromastos superficiais. Além disso, o canal ósseo do pré-opérculo é restrito em praticamente todos os membros de Eleotrinae (caráter 46; Hoese & Gill, 1993). As espécies de *Microphilypnus* que possuem poros não apresentam nenhuma modificação nestes caracteres em relação às demais que não têm estas estruturas. Também não é sabido por que *M. acangaquara* e *Microphilypnus* sp. 2 tendem a apresentar mais escamas, e *M. macrostoma* menos escamas - e neste caso é muito complicado estabelecer a polarização e otimização desses caracteres, porque as contagens de escamas se sobrepõem entre as espécies.

A discussão sobre a distribuição geográfica das espécies de *Microphilypnus* já foi feita na seção 1.5 desta tese. Não tive como objetivos neste projeto fazer um cladograma de áreas de endemismo, mesmo porque as áreas de ocorrência na maioria das espécies de *Microphilypnus* se sobrepõem e, aliás, não são propriamente “endêmicas” para algumas das espécies em questão. O intuito aqui é utilizar a hipótese de relações dos membros de *Microphilypnus* para tecer digressões adicionais sobre a biogeografia histórica destes organismos. De qualquer forma, o leitor sempre deve remeter as considerações que eu farei logo mais à seção supracitada.

Nota-se pelo cladograma que as espécies mais basais (*M. macrostoma* e *M. ternetzi*) são as que têm distribuição mais ampla, *M. ternetzi* em particular ocorrendo em toda a Bacia Amazônica. Um aspecto curioso é que *M. ternetzi* detém a maior variação morfológica dentre todos os representantes deste gênero (ver o tópico “Variação geográfica na espécie”, para mais detalhes). A maior parte da diversidade de espécies e de “morfoespécies” de *Microphilypnus* encontra-se no Rio Negro.

Existem alguns modelos que podem ser empregados para tentar explicar a evolução das espécies de *Microphilypnus*. A partir de uma linhagem ancestral, possivelmente com ampla distribuição na Bacia Amazônica, teria havido o isolamento de uma ou mais subpopulações na periferia da distribuição original da população ancestral. As populações diferenciadas, uma vez reprodutivamente isoladas ou com fluxo gênico muito reduzido, acabaram especiando e formando os táxons conhecidos deste gênero. O isolamento das populações pode ser total, quando não há contato entre as subpopulações “recém-separadas”, ou parcial, quando existe contato, mesmo que reduzido, entre tais subpopulações. Se a especiação ocorre a partir de subpopulações totalmente isoladas por uma barreira geográfica, é chamada de **alopátrica**, e se aconteceu de populações totalmente isoladas, mas sem a contribuição de uma barreira geográfica, é denominada **peripátrica**. A especiação na qual há um contato periférico entre as subpopulações é chamada de **parapátrica** (ver, p.ex., White, 1968; Mayr, 1969, p. 53; Stearns & Hoekstra, 2005, p. 294).

É possível imaginar que *Microphilypnus* sp. 1 e *M. acangaquara* tenham evoluído por especiação parapátrica, pelos seguintes motivos: 1) essas espécies ocorrem apenas no rio Tapajós, porém 2) *Microphilypnus ternetzi* também é encontrado no Tapajós, praticamente na mesma área de ocorrência dessas espécies. Já o padrão de especiação de *Microphilypnus* sp. 2 é mais complexo de definir, porque, embora a distribuição desta espécie pareça completamente isolada das demais (especiação peripátrica) é possível que ela seja encontrada em outras áreas mais à jusante no Aripuanã.

Alguns autores, por sua vez, veriam problemas nas hipóteses mencionadas acima, uma vez que elas partem da premissa que essas espécies se dispersam de forma mais ou menos homogênea, e que o isolamento é ocasionado por uma interrupção da dispersão (e, por conseguinte, do fluxo gênico), geralmente mais recente. Em tais interpretações, se desconsidera a ocorrência de eventos tectônicos relativamente antigos e de larga escala na Bacia Amazônica, que acarretaram isolamentos e reconexões (pelas caputras de rios) das populações. Não se sabe se os processos geológicos mais amplos foram os grandes responsáveis pela especiação em *Microphilypnus*, porém em caso afirmativo a especiação em cada caso é alopátrica em vez de parapátrica. Contudo, mais recentemente as terras baixas da Bacia Amazônica têm sido encaradas como uma única unidade geológica e, nesse caso, os padrões de dispersão e isolamento seriam de fato as maiores forças motrizes à especiação das linhagens. Gavrilets (2000), por exemplo, fez

simulações em modelos de especiação parapátrica e concluiu que esse processo pode ocorrer de forma relativamente rápida, sem a necessidade de isolamento reprodutivo total e seleção natural das linhagens em função de diferenças do tipo de ambiente.

Outra evidência de que a evolução dos principais clados de *Microphilypnus* foi relativamente recente pode ser inferida da própria distribuição das espécies que constituem este grupo. Embora as distribuições de *M. macrostoma* e *M. ternetzi* sejam amplas, elas não ocorrem no Paraguai (há apenas um registro, presumivelmente de *M. ternetzi*, nesta região) nem nas áreas baixas de outras drenagens – o que indicaria que os membros do grupo se espalharam há pouco tempo. Se a evolução desses clados fosse mais antiga, era esperado que eles estivessem amplamente distribuídos não apenas na Bacia Amazônica, mas em toda a América do Sul.

A forma de avaliar as hipóteses descritas acima é fazer um estudo filogeográfico nas espécies conhecidas de *Microphilypnus*, verificando as divergências genéticas entre as populações e as espécies e o número de haplótipos de cada área, e estimando o tempo de divergência entre os clados. É esperado que, se *Microphilypnus* sp. 1 e *M. acangaquara* sofreram especiação parapátrica, que eles tenham menor diversidade de haplótipos e maior taxa de divergência, e que a idade mínima dos clados seja recente. Se, no entanto, a estimativa da idade mínima de divergência dos clados for mais antiga, é um indicativo de que outros processos pretéritos e de maior escala tenham moldado a diversificação dos táxons desse gênero. Enquanto essas informações não forem obtidas, a questão da evolução biogeográfica dos membros de *Microphilypnus* permanecerá em aberto.

3.5.2. Comentários sobre a relação de *Microphilypnus* com outros eleotríneos, e invasões de táxons marinhos na Bacia Amazônica.

Thacker & Hardman (2005) obtiveram uma filogenia na qual *Microphilypnus* era reunido em um grupo monofilético com *Philypnodon* como um grupo mais basal dentro de Eleotrinae, porém o suporte de tal clado não era muito grande (Índice de Decaimento do Ramo: 7). Subsequentemente Thacker (2009) recuperaram outra hipótese de relações entre *Microphilypnus* e os outros eleotríneos, na qual esse gênero aparece como grupo-irmão de *Leptophilypnus*, que por sua vez é mais proximamente relacionado a um clado que contém *Dormitator*, *Gobiomorus*, *Guavina* e *Hemieleotris*. Essa hipótese parece ser muito mais robusta que a anterior, a julgar pelos Índices de

Bootstrap que ela obteve. *Philypnodon* foi alocado próximo a *Gobiomorphus*, um gênero com representantes no Indo-Pacífico.

A hipótese apresentada neste trabalho é menos resolvida do que a dos trabalhos supracitados, e *Microphilypnus* cai em uma grande politomia com os táxons de Butinae, Eleotrinae (exceto *Gobiomorus*) e Gobiidae. Por outro lado, acredito que existam evidências a suportar uma relação próxima entre *Microphilypnus* e *Leptophilypnus* e entre esses dois gêneros e *Philypnodon* com base nos resultados do cladograma de consenso semi-estrito (Figura 56). Esses três gêneros compartilham a presença de séries infraorbitais transversais, sem séries acessórias, e a perda da série a^1 . Existem outras feições que, embora não tenham aparecido como sinapomorfias na árvore de consenso estrito, são derivadas e compartilhadas por *Microphilypnus* e *Leptophilypnus*. A primeira delas é o estreitamento da região interorbital do frontal (1:1) (ver Figuras 21-25), que só ocorre em Gobiidae e possivelmente está relacionado à diminuição de tamanho nos membros destes gêneros. Outra característica compartilhada por esses dois gêneros é a emarginação da borda anterior do basi-hial (66:1); *Leptophilypnus* possui a margem anterior do basi-hial emarginada, quase formando dois lobos anterolaterais, ao passo que *Microphilypnus macrostoma* tem a borda anterior de tal elemento apenas emarginada (Fig. 29b); as outras espécies de *Microphilypnus* apresentam essa borda ainda menos emarginada (Fig. 29a), porém nunca como em *Philypnodon*, que possui esta borda truncada, e o basi-hial em forma de cunha (por outro lado, táxons como *Guavina* também têm emarginação no basi-hial). *Leptophilypnus* e *Microphilypnus* possuem menos escamas na série longitudinal (respectivamente 30-33 e 22-32) do que *Philypnodon* (geralmente 43-48; 34-42 em *P. macrostoma*) e praticamente todos os táxons conhecidos de Eleotrinae.

Há muitas divergências entre os pesquisadores sobre a idade da invasão de linhagens marinhas na Bacia Amazônica e os mecanismos de vicariância ou dispersão responsáveis pela atual distribuição dessas linhagens secundariamente dulciaquícolas. Brooks *et al.* (1981), em um estudo sobre filogenia de céstodos parasitas de raias, chegou a conclusão de que os membros da família Potamotrygonidae, um clado diverso de raias de água doce neotropicais, teria surgido a partir de um ancestral comum entre eles e um grupo do Pacífico (família Urolophidae), e que o isolamento de Potamotrygonidae seria fruto da orogênese final dos Andes, há 8-12 milhões de anos atrás. Embora hipóteses filogenéticas semelhantes à proposta pretérita de Brooks *et al.* tenham sido resgatadas em estudos com manjubas (Nelson, 1984), entre outros grupos,

o trabalho de Brooks e colaboradores foi subsequentemente muito criticado. Por exemplo, Rosa (1985, p. 488) afirmou que não havia muito sentido em delimitar a ocorrência do ancestral marinho ao Atlântico ou Pacífico, pois o fechamento do istmo do Panamá é muito recente (~3,5 milhões de anos atrás), e provavelmente as linhagens transitavam com relativa liberdade nestes dois oceanos. Já Lovejoy (1996, 1997) postulou que o isolamento e especiação de clados de água doce a partir de ancestrais marinhos teriam sido causados por incursões marinhas em vez de pelo soerguimento andino, e questionou (ver também Lovejoy *et al.*, 1998) se a origem de tais linhagens não seria mais antiga. Lovejoy & Collette (2001) em um trabalho de filogenia molecular de peixes-agulha do Novo Mundo, também aventaram uma maior antiguidade de um clado formado pelos táxons da Bacia Amazônica.

Se, de fato, *Microphilypnus* é grupo-irmão de *Leptophilypnus*, pode-se depreender que a origem destes clados é certamente muito anterior ao fechamento do istmo do Panamá, pelo simples motivo de que há espécies de *Leptophilypnus* tanto próximas à costa do Pacífico (*L. panamensis*) quanto à do Atlântico (*L. fluviatilis*). A julgar pelas relações reveladas no cladograma de consenso semi-estrito, em que *Microphilypnus* e *Leptophilypnus* formam um clado com um membro de água doce da Austrália, é possível supor que a invasão de *Microphilypnus* na água doce tenha sido antiga, ainda que sua cladogênese tenha sido recente. Lundberg (1998) e Lundberg *et al.* (1998) mencionaram a ocorrência de transgressões marinhas na América do Sul no Cretáceo Superior, a mais antiga entre 60-61 milhões de anos atrás (Paleoceno Superior), sucedida por outra há cerca de 10-12 milhões de anos atrás (Mioceno Superior). Entretanto, não existem evidências de que *Microphilypnus* tenha especiado no Paleoceno, e os presumíveis fósseis mais antigos de Eleotridae datam do Mioceno (McDowall *et al.*, 2006; Schwarzhans *et al.*, 2010).

Em nenhuma das propostas filogenéticas sobre os grupos em questão (muito particularmente na filogenia que eu elaborei) é possível saber com clareza qual seria o grupo-irmão de *Leptophilypnus* e *Microphilypnus*, na contingência de que esses gêneros sejam mesmo próximos. *Philypnodon* já foi relacionado ao gênero *Gobiomorphus* com base em informações de sequências de DNA (Wang *et al.*, 2001; Thacker, 2009). Embora eu não tenha conseguido examinar anatomicamente exemplares pertencentes a esse gênero, a questão é que *Gobiomorphus* é morfologicamente muito diferente de *Philypnodon* (ver McDowall, 1975) e não apresenta caracteres presumivelmente sinapomórficos compartilhados entre *Leptophilypnus*, *Microphilypnus* e *Philypnodon*,

como a presença de séries transversais de papilas infraorbitais e a perda da série a^1 . É postulado aqui que o possível ancestral desse clado seja uma forma mais assemelhada aos gêneros *Calumia*, *Eleotris*, *Erotelis* e *Guavina*, por exemplo, que apresentam séries infraorbitais transversais na cabeça.

Miller (1998) chegou a considerar *Leptophilypnus* como grupo-irmão de *Eleotris* por causa de características como a presença de séries acessórias de papilas no opérculo (oi'), a série extensa de papilas operculares os , atingindo a série oi , e as séries transversais de papilas infraorbitais. Todavia, as séries acessórias operculares só estão em algumas espécies *Eleotris* e *Leptophilypnus*, ao passo que a presença de série os alongada verticalmente é constatada em outros táxons, como *Awaous* (*obs. pess.*). Por sua vez, embora as topologias obtidas na presente análise não corroborem essa relação, é possível que o clado ((*Eleotris* + *Erotelis*) *Guavina*) seja proximamente relacionado, de *Leptophilypnus*, *Microphilypnus* e *Philypnodon*. É necessário, no entanto, um estudo mais abrangente dos membros de Eleotrinae para avaliar essa suposição.

3.5.3. Comentários sobre a classificação da subfamília Eleotrinae.

Birdsong *et al.* (1988) caracteriza um “grupo *Butis*” pela presença de parapófises alargadas na terceira vértebra e do padrão de pterigióforos da primeira dorsal 3(2211). Neste grupo, eles incluem os gêneros *Butis*, *Gobiomorus*, *Oxyeleotris* e *Prionobutis*, ficando em dúvida sobre a inclusão de *Hannoichthys*, *Odonteleotris* e *Ophiocara*. Subsequentemente, Thacker & Hardman (2005) e Thacker (2009) removeram *Gobiomorus* deste grupo, alocando-o como grupo-irmão de *Hypseleotris*, e adicionando à subfamília Butinae, além dos táxons mencionados acima, *Bostrychus* e *Kribia*, até então situados no “grupo *Dormitator*”.

Se a proposta filogenética que eu obtive realmente reflete as relações de parentesco entre os táxons de Eleotrinae que eu analisei, é lícito excluir *Gobiomorus* de Butinae, como Thacker e Hardman fizeram, mesmo porque *Gobiomorus* não apresenta nenhum alargamento na parapófise da 3ª vértebra similar ao indicado na Fig. 3b de Birdsong *et al.* No entanto, eu considero discutível a relação próxima entre *Gobiomorus* e *Hemieleotris*, por mais os índices de *bootstrap* obtidos por esses autores no segundo trabalho tenham sido elevados. *Hemieleotris* apresenta mais relação com *Dormitator* e *Hypseleotris* do que com *Gobiomorus*, com será discutido abaixo. A despeito dos

problemas da classificação de Birdsong *et al.*, um dos caracteres que eles empregaram para diagnosticar um “grupo *Hypseleotris*” (que inclui *Hemieleotris*): presença de 8-11 pterigióforos anteriores ao primeiro espinho hemal, é único dos membros deste grupo, não sendo encontrado em *Rhyacichthys* e nenhum outro membro basal de Gobioidae, de maneira que se trata de uma sinapomorfia não ambígua do grupo em questão. Além disso, *Gobiomorus* apresenta uma série de características muito distintas de *Hemieleotris*, como a presença de ao menos um poro na região oculoscapular, de cristas supraoculares delimitando um canal aberto, de dentes no vômer e de um único epural. Algumas dessas características presentes em *Gobiomorus* são também encontradas em alguns membros de Odontobutidae (ver Iwata, 2011), porém esse gênero tem todas as sinapomorfias indicadas por Hoese & Gill (1993) de Eleotrinae, de maneira que a sua exclusão dessa subfamília e alocação em Odontobutidae é prematura.

O grupo *Dormitator* foi definido por Birdsong *et al.* (*op. cit.*) com base em uma sinapomorfia putativa, que é a presença do primeiro espinho hemal recurvado e quase tocando o segundo espinho hemal. Este grupo continha os gêneros *Batanga*, *Bostrychus*, *Dormitator*, *Guavina*, *Kribia* e *Ophieleotris*, embora a inclusão de *Guavina* ao grupo fosse duvidosa, pois, de acordo com os autores, o primeiro espinho hemal nos exemplares deste gênero não é muito curvado. Curiosamente, apesar de esse grupo ter sido brutalmente rearranjado posteriormente (*Bostrychus*, *Kribia* e *Ophieleotris* foram alocados em Butinae, como mencionado acima), uma relação próxima entre *Dormitator* e *Guavina* foi consistentemente recuperada em análises mais recentes (Thacker & Hardman, 2005; Thacker, 2009). Todavia, as relações entre esses gêneros são diferentes na hipótese filogenética apresentada nesta tese. *Dormitator* foi reunido como grupo-irmão do “grupo *Hypseleotris*”, ao passo que *Guavina* foi alocado como grupo-irmão do clado formado por *Eleotris* + *Erotelis*. Os prós e contras de cada uma destas relações serão detalhados abaixo.

Dormitator e *Guavina* têm em comum, além da presença da modificação no espinho hemal, a disposição de pterigióforos da primeira dorsal 3(12211) e geralmente 11+16 vértebras. *Guavina* difere muito de *Eleotris* e *Erotelis* nas contagens desses elementos, além de apresentar muito mais raios na segunda dorsal (11-12, contra 8-9). Tais diferenças osteológicas entre *Guavina* e *Eleotris* + *Erotelis* já haviam sido apontadas há muito tempo. Eigenmann & Fordice (1889) afirmou que ainda que *Guavina* seja externamente quase indistinguível de *Eleotris*, encontrou “diferenças notáveis” no crânio dos membros destes gêneros. A questão é que as diferenças

esqueléticas são ainda mais notáveis entre *Dormitator* e *Guavina* e, embora a disposição de pterigióforos compartilhada por estes dois seja derivada, as contagens de vértebras são plesiomórficas. *Guavina* compartilha com *Eleotris* e *Erotelis* uma característica exclusiva, que é a presença de séries transversais acessórias de papilas na região oculoscapular. Há também outras feições compartilhadas apenas entre *Guavina* e *Eleotris* e que não foram incluídas na análise, mas que podem indicar uma relação entre esses grupos, supondo que tais feições tenham sido perdidas em *Erotelis*: uma delas é a presença de suturas serrilhadas no proótico e no supraoccipital em indivíduos adultos que, embora possam ser atribuídas a exemplares de grande porte e pareçam ter pouco significado filogenético, não foram encontradas em exemplares de *Gobioides* e *Gobiomorus* de tamanho correspondente; a outra característica é a presença de séries acessórias de papilas transversais na série infraorbital, também encontrada em várias espécies de *Eleotris*, embora não em todas elas (Miller, 1998).

Deve-se levar em conta que a disposição dos pterigióforos na primeira dorsal em *Dormitator* e *Guavina* varia muito (ver Birdsong *et al.*, 1988, Tabela 3), de modo que é discutível reunir os dois gêneros em questão com base neste caráter. Finalmente, eu não consegui detectar a presumível sinapomorfia do grupo *Dormitator* da forma como Birdsong *et al.* (*op.cit.*) indicaram. *Dormitator* e *Guavina* têm os dois primeiros espinhos hemais relativamente próximos entre si, o que eu não observei em outros eleotríneos, porém eu vi em várias espécies de Gobiidae. Em nenhum espécime, no entanto, eu observei o espinho hemal curvado como na Fig. 3a do trabalho deles. Desse modo, eu considero esse caráter que eles levantaram questionável demais para suportar uma relação íntima de parentesco entre os dois gêneros em questão.

Há evidências robustas de que *Dormitator* e *Guavina* não são gêneros próximos entre si, e de que *Guavina* deve ser incluída no grupo *Eleotris*. Por sua vez, as relações entre *Dormitator* e o grupo *Hypseleotris* são mais difíceis de defender, pelas grandes diferenças osteológicas entre os membros de tal grupo e o gênero em questão. Como mencionado acima, um clado formado por esses táxons é suportado por oito sinapomorfias, duas delas não ambíguas (séries *a*¹ e *b* próximas entre si, e série *d* ausente) e outra que, embora não seja exclusiva, raramente ocorre em Eleotrinae: a presença de série *b* avançando anteriormente abaixo da vertical que passa pela margem anterior do olho. O grupo *Hypseleotris* é suportado de forma muito robusta, pelos motivos já indicados acima. A presença neste grupo de 14 vértebras pré-caudais pode

ser considerada uma sinapomorfia adicional deste grupo, embora muitos outros membros de Gobioidi tenham contagens similares neste caráter.

Eleotris e *Erotelis* têm sido recuperados em um grupo monofilético em todas as análises filogenéticas feitas até o momento, com exceção da de Thacker (2003), em que esses gêneros surgiram como grupos basais. Miller (1998), Thacker & Hardman (2005) e Thacker (2009, 2011) advogaram que *Erotelis* é sinônimo de *Eleotris*. Na filogenia obtida por mim, *Erotelis smargadus* apresenta duas autapomorfias osteológicas nítidas (embora não exclusivas) em relação à *Eleotris pisonis*: forame escapular vazado ventralmente e processo simplético do pré-opérculo desenvolvido, quase tocando o processo do simplético. Outra característica que eu encontrei nesta espécie que pode ser interpretada como autapomórfica deste gênero é a presença de cartilagens procorrentes extremamente desenvolvidas e projetadas anteriormente, o que só foi encontrado em *Ophiocara* (ver Hoese & Gill, 1993). Embora essas evidências contrariem a suposição de que *Erotelis* é sinônimo júnior de *Eleotris*, eu não examinei material de *Eleotris* da África, com quem *Erotelis* seria mais relacionado (Miller, 1998). A questão da sinonímia deste gênero a *Eleotris*, portanto, permanece em aberto.

As relações entre os membros de Butinae e de Eleotrinae são pouco suportadas na análise que eu fiz, e o posicionamento de *Kribia* na filogenia é mal conhecido. De qualquer forma, eu creio que são necessários mais estudos antes de sacramentar a relação dos integrantes dessa subfamília com Gobiidae, como tem aparecido em filogenias mais recentes (Thacker, 2009). Os resultados da análise feita por mim, se genuínos, implicam modificações na classificação dos Eleotrinae, porém eu acho extremamente temerário fazer uma nova classificação no momento, em particular porque eu amostré uma representatividade muito baixa da diversidade do grupo. Os resultados obtidos neste projeto, por sua vez, reforçam a necessidade de mais estudos filogenéticos sobre o grupo, empregando tanto caracteres de sequências de DNA (como tem sido feito nos últimos anos) quanto de informações morfológicas e anatômicas do maior número possível de terminais.

3.5.4. Comentários sobre a classificação da família Gobiidae.

A topologia da família Gobioidi está muito mal resolvida na hipótese que eu obtive, e apresenta algumas relações que eu considero como completamente erradas. Por exemplo, um clado formado por *Padogobius* como grupo-irmão de *Lythrypnus* +

Priolepis é algo que não faz nenhum sentido em termos biogeográficos. *Padogobius* é um gênero endêmico de água doce da Europa, enquanto que *Lythrypnus* é um gênero exclusivo das Américas e *Priolepis* tem ampla distribuição no Indo-Pacífico. As evidências disponíveis são as de que *Padogobius* é mais proximamente relacionado com táxons do Mediterrâneo (Kovačić & Patzner, 2011) do que aos do Indo-Pacífico ou do Atlântico. Por esses motivos, a discussão da classificação de Gobiidae com base na hipótese que eu construí será pontual e enfatizará alguns tópicos: o monofiletismo de alguns clados previamente reconhecidos como “grupo *Stenogobius*” (*sensu* Pezold, 2011) e Gobiosomatini (Birdsong, 1975; Birdsong *et al.*, 1988; Rüber *et al.*, 2003; Van Tassel *et al.*, 2011) e, quando possível, as relações entre os táxons componentes de cada um destes clados.

Harrison (1989) reconheceu um grupo *Ctenogobius* que incluía, além deste gênero, *Evorthodus*, *Gnatholepis*, *Gobioides*, *Gobionellus* e *Oligolepis*. Ele caracterizou este agrupamento pela presença de palatino comprido, alcançando a margem anterior do quadrado (caráter 57:1), e pela série *d* longa, ultrapassando posteriormente a vertical que passa pela extremidade posterior das séries transversais (chamadas por ele de séries *cp*). Este autor notou também que *Gobioides*, *Gobionellus* e *Oligolepis* possuem o tipo mais “especializado” de quadrado, muito estreito e alto (caráter 52:1). Na topologia que eu obtive, esses táxons aparentam ser mesmo próximos e tal caráter pode representar uma sinapomorfia do clado formado por eles, embora a condição 52:1 também seja encontrada em *Priolepis* e *Pseudapocryptes*, por exemplo.

Larson, em 2001, formou um “*Stenogobius* species group” (ver Pezold, 2011) semelhante ao ajuntamento originalmente proposto por Harrison. Apesar de esta autora ter sido cautelosa em não conferir status de categoria ao seu grupo, por não ter achado sinapomorfias não ambíguas, alguns dos caracteres levantados por ela, como presença de séries transversais de papilas, são derivados e representam sinapomorfias. Da mesma forma, a presença de canal A nos membros desse grupo pode ser interpretada como uma reversão. Pezold (2004) construiu uma filogenia de *Gobionellus* e, por tabela, verificou as relações entre os outros membros do que ele admitiu ser o grupo *Stenogobius* (*sensu* Larson). As relações de parentesco que ele obteve em sua hipótese são: um clado formado por *Awaous* + *Stenogobius* e *Gobionellus* (parafilético) + *Gobioides*, e outro clado constituído por vários ramos de *Ctenogobius*, que surgiram como polifiléticos, mais os gêneros *Evorthodus* + *Oligolepis* e *Oxyurichthys*. Essas informações foram sumariadas em Pezold (2011). Thacker (2003, 2009) modificou as relações entre esses

gêneros, mantendo *Gnatholepis* como grupo-irmão de *Evorthodus* + *Ctenogobius* e *Awaous* + *Stenogobius* como grupo-irmão de Sicydiinae. Ela não contemplou os gêneros *Gobioides* e *Gobionellus* em suas análises.

No cladograma obtido neste projeto, existem algumas diferenças de topologia dos táxons do grupo *Stenogobius* em relação a de trabalhos anteriores, porém as sinapomorfias a definir a maioria dos nós são muito ambíguas e me fazem duvidar da veracidade de boa parte das relações representadas neste grupo. Por sua vez, o clado 84, formado por *Evorthodus* e *Gobioides* + *Gobionellus*, possui uma sinapomorfia presumivelmente não ambígua, que é a presença de uma crista longitudinal robusta na margem ventral do parasfenoide (33:1), não observado nos outros táxons do grupo *Stenogobius* que eu examinei, embora esse caráter não tenha sido acessado em *Oligolepis*. Tal fato pode sugerir uma relação mais próxima entre esse clados e um rearranjo na posição de *Evorthodus* + *Oligolepis* no cladograma. Ademais, eu encontrei sinapomorfias putativas adicionais ao grupo *Stenogobius* (clado 70 no cladograma de consenso que eu recuperei): presença de esculturações na margem ventral do basioccipital (caráter 33:1; revertido em alguns táxons); processo anterior dilatado na borda anterior do subopérculo (47:1; adquirido independentemente em *Microgobius*), ectopterigoide curto, processo anterior em *shaft* menor do que o processo posterior em *shaft* do palatino (56:1), e processo articular do pré-maxilar muito desenvolvido (65:1, também observado em *Parrella*).

Birdsong (1975) e Birdsong & Robins (1995) definiram a subfamília Gobiosomatini com base em duas presumíveis sinapomorfias: combinação de 11+16 vértebras e padrão de pterigióforos da primeira dorsal 3(22111). Essa subfamília inclui dois grupos (clados): o “grupo *Gobiosoma*” que inclui os gêneros *Aboma*, *Aruma*, *Astrogobius*, *Barbullifer*, *Chriolepis*, *Elacatinus*, *Eleotrica*, *Enypnias*, *Evermannichthys*, *Garmannia*, *Ginsburgellus*, *Gobiosoma*, *Gobulus*, *Gymneleotris*, *Nes*, *Pariah*, *Psilotris*, *Pycnomma*, *Risor*, *Trigigobius* e *Varicus*, e o “grupo *Microgobius*” que contém, além deste gênero, *Akko*, *Bollmannia*, *Parrella*, *Palatogobius* e *Vomerogobius*.

Embora não haja evidências de que tal disposição de vértebras seja derivada, e levando-se em conta que o arranjo de pterigióforos distintivo de Gobiosomatini seja encontrado em outros membros de Gobioidi, o monofiletismo dessa subfamília tem sido corroborado em análises posteriores (e.g. Rüber *et al.*, 2003). No cladograma de consenso semi-estrito que eu obtive, no entanto, *Microgobius* e *Parrella* figuraram como mais proximamente relacionado a alguns membros de Gobionellinae do que aos

demais membros de Gobiosomatini examinados, que apareceram em um grupo monofilético com os gêneros *Acanthogobius*, *Chasmichthys*, *Luciogobius*, *Pterogobius*, *Sagamia* e *Tridentiger* (clado 58).

A filogenia feita por mim tem o grande problema de abarcar uma representatividade muito pequena de Gobiosomatini. Ainda assim, eu acredito que a topologia recuperada nesta análise pode estar correta pelos seguintes motivos: *Microgobius*, *Parrella* e os gêneros de Gobionellinae com os quais eles se relacionam apresentam uma presumível autapomorfia, que é a presença de metapterigoide grande e laminar (caráter 50), também encontrada em *Chasmichthys*. Essa estrutura na maioria dos táxons de Acanthomorpha é grande, alta e laminar, assim como em *Rhyacichthys*, porém é diminuta em formato de bastão na absoluta maioria dos membros de Gobioidae (incluindo Eleotrinae). A condição observada em *Microgobius*, *Parrella* e Gobionellinae representa uma reversão compartilhada por estes táxons. Outra característica possivelmente compartilhada por esses táxons é a presença de processo coronoide elevado a voltado para trás (59:1), que não é observada nos demais membros de Gobiosomatini analisados.

Há outras questões que merecem menção; a primeira delas é que os táxons do grupo *Microgobius* são alocados em Gobiinae, porém geralmente não apresentam poros C na série supraocular. A julgar pela disposição dos canais sensoriais em *Microgobius*, os membros desse gênero se assemelham mais aos membros de Gobionellinae do que os de Gobiinae, uma vez que os canais são separados anteriormente (ver Birdsong, 1981; Fig. 1). As espécies de *Bollmannia*, *Microgobius* e *Parrella* não são diferentes apenas em termos morfológicos dos demais táxons de Gobiosomatini: elas geralmente ocorrem em ambientes diferentes, mais compatíveis com os locais em que são encontrados membros de Gobionellinae, como beiras de praias e fundos de areia e lodo (às vezes em profundidades maiores). Os membros do grupo *Gobiosoma* já são mais comuns em recifes de corais e fundos duros. É mais parcimonioso supor que a irradiação dos táxons do grupo *Gobiosoma* teria vindo de um ancestral de recifes de coral. Na filogenia obtida neste projeto, os integrantes do grupo *Gobiosoma* estão no clado 60 (ver acima e Fig. 54), cujos membros compartilham uma sinapomorfia não ambígua: a presença de um processo posterior grande na borda posterior do opérculo (43:1). Rüber *et al.* (2003) enfatizaram que Gobiosomatini foi revelado como um grupo “fortemente suportado” como monofilético, porém ele usou como grupos-externos apenas dois gêneros de Gobiinae do Mediterrâneo, e nenhum membro de Gobionellinae.

Em suma, as grandes diferenças entre o grupo *Microgobius* e o grupo *Gobiosoma* podem representar, em vez de um indício de grande diversificação do grupo (ver Rüber *et al.*, 2003), uma evidência de que esses clados são filogeneticamente distantes entre si, e que Gobiosomatini não representa um grupo natural. Embora seja necessário examinar exemplares de mais gêneros de Gobiosomatini, em particular *Akko* e *Bollmannia*, a proposta apresentada neste projeto pode representar um desafio à concepção de que esta subfamília é monofilética, e reforça a necessidade de realizar mais estudos anatômicos e filogenéticos no grupo.

4. Referências bibliográficas.

- Akihito, P. 1963. On the scapula of gobioid fishes. *Japanese Journal of Ichthyology* 11: 1-26.
- Akihito, P. 1969. A systematic examination of the gobioid fishes based on the mesopterygoid, postcleithra, branchiostegals, pelvic fins, scapula and suborbital. *Japanese Journal of Ichthyology* 16: 93-114.
- Akihito, P. 1971. On the supratemporals of gobioid fishes. *Japanese Journal of Ichthyology* 18: 57-64.
- Akihito, P.; Hayashi, M. & Yoshino, T. 1984. Suborder Gobioidae. In: Masuda, K.; Amaoka, C.; Araga, C.; Uyeno, T. & Yoshino, T. (eds.). *The fishes of the Japanese Archipelago*. Tokyo: Tokai University Press, p. 236-289.
- Alberch, P.; Gould, S.J.; Oster, G.F. & Wake, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5(3): 296-317.
- Albert, J.A. & Reis, R.A. 2011. *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. Berkeley: University of Carolina Press. 389 p.
- Albert, J.A.; Bart, H.J & Reis, R.A. 2011. Species richness and cladal diversity. In: Albert, J.A. & Reis, R.A. (orgs.) *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. Berkeley: University of Carolina Press (Chapter 5), p. 89-104.
- Allen, G.R. 1996. *Oxyeleotris caeca*, a new species of blind cave fish (Eleotridae) from Papua New Guinea. *Revue française d'Aquariologie Herpétologie* 23 (1-2): 43-46.
- Anderson, M.E. 1994. Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes). *Bulletin of the J.L.B. Institute of Ichthyology* 60: 1-120.
- Baldwin, C.C. & Johnson, G.D. 1999. *Paxton concilians*: a new genus and species of pseudamine apogonid (Teleostei: Percoidae) from northwestern Australia: the sister group of enigmatic *Gymnapogon*. *Copeia* 1999(4): 1050-1071.
- Barros, D.F. 2008. *Efeito de bacias e de variáveis ambientais na estrutura de comunidades de peixes de igarapés na região de interflúvio Madeira-Purus*. Dissertação de Mestrado. Belém: Universidade Federal do Pará; Museu Paraense Emílio Goeldi. 73 p.
- Baudelot, M.E. 1873. Recherches sur la structure et le development des écailles des poissons osseaux. *Archives de Zoologie Experimentale et Generale. Tome II. Deuxieme Partie*, 429-480.
- Bergleiter, S. 1999. Zur ökologischen Struktur einer zentralamazonischen Fischzönose. *Zoologica Stuttgart* 149: 1-191.

- Birdsong, R.S. 1975. The osteology of *Microgobius signatus* Poey (Pisces: Gobiidae), with comments on other gobiid fishes. *Bulletin of the Florida State Museum of Biological Sciences* 19(3): 136-187.
- Birdsong, R.S. 1981. A review of the gobiid genus *Microgobius*. *Bulletin of Marine Science* 31(2): 267-306.
- Birdsong, R.S.; Murdy, E.O. & Pezold, F.L. 1988. A study of the vertebral column and median fin osteology in gobioid fishes with comments on gobioid relationships. *Bulletin of Marine Science* 42(2): 172-214.
- Birdsong, R.S. & Robins, C.R. 1995. New genus and species of seven-spined goby (Gobiidae: Gobiostomini) from the offing of the Amazona River, Brazil. *Copeia* 1995 (3): 676-683.
- Bleeker, P. 1874a. Esquisse d'un système naturel des Gobioides. *Archives Neerlandaises des Sciences Exactes et Naturelles* 9: 289-331.
- Bleeker, P. 1874b. Notice sur les Eleotriiformes et description de trois espèces nouvelles. *Archives Neerlandaises des Sciences Exactes et Naturelles* 10: 101-112.
- Bloom, D.D & Lovejoy, N.R. 2011. The biogeography of marine incursions in South America. In: Albert, J.A. & Reis, R.A. (orgs.) *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. Berkeley: University of Carolina Press. (Chapter 8), p. 137-144.
- Bogotá-Gregory, J.D. & Maldonado-Ocampo, J.A. 2006. Peces de la zona hidrogeografica de la Amazonia, Colombia. *Biota Colombiana* 7(1): 55-94.
- Böhlke, J.E. 1963. The species of the West Atlantic gobioid fish genus *Psilotris*. *Notulae Naturae* 362: 1-10.
- Böhlke, J.E. & Robins, C.R. 1960. A revision of the gobioid genus *Coryphopterus*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 112: 103-128.
- Böhlke, J.E. & Robins, C.R. 1962. The taxonomic position of the West Atlantic goby, *Eviota personata*, with descriptions of two new related species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, Philadelphia* 114: 175-189.
- Böhlke, J.E. & Robins, C.R. 1968. Western Atlantic seven-spined gobies, with descriptions of ten new species and a new genus, and comments on Pacific relatives. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 120: 45-174.
- Böhlke, J.E. & Robins, C.R. 1969. Western Atlantic sponge-dwelling gobies of the genus *Evermannichthys*: their taxonomy, habits and relationships. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 121: 1-24.
- Boldryev, V.S. & Bogutskaya, N. 2007. Review of the tadpole-gobies of the genus *Benthophilus* (Teleostei: Gobiidae). *Ichthyological Exploration of the Freshwaters* 18(1): 31-96.
- Britz, R. & Conway, K.W. 2009. Osteology of *Paedocypris*, a miniature and highly developmentally truncated fish (Teleostei: Ostariophysi: Cyprinidae). *Journal of Morphology* 270(4): 389-412.
- Caires, R.A. & Figueiredo, J.L. 2011. Review of the genus *Microphilypnus* Myers, 1927 (Teleostei: Gobioidi: Eleotridae) from the lower Amazon basin, with description of one new species. *Zootaxa* 3036: 39-57.
- Carrington, M.H. 1965. *A Bibliography of American Gobies*. Washington: U.S. Department of the Interior Fish and Wildlife Service Bureau of Commercial Fisheries Ichthyological Laboratory, 206 p.

- Carvalho, L.N.; Zuanon, J. & Sazima, I. 2006. The almost invisible league: crypsis and association between minute fishes and shrimps as a possible defense against visually hunting predators. *Neotropical Ichthyology* 4: 219-224.
- Carvalho, L.N.; Zuanon, J. & Sazima, I. 2007. Natural history of fishes. In: Del Claro, K.; Oliveira, P.S.; Rico-Gray, V.; Ramirez, A.; Barbosa, A.A.A.; Bonet, A.; Scarano, F.R.; Consoli, F.L.; Garzón, F.J.M.; Nakajima, J.N.; Costello, J.A.; Sampaio, M.V.; Quesada, M.; Morris, M.R., Ríos, M.P.; Ramirez, N.; Marcal Jr. O.; Macedo, R.H.F.; Marquis, R.J.; Martins, R.P.; Rodrigues, S.C. & Lutge, U. (eds.) *International Commission on Tropical Biology and Natural Resources. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*, Oxford: Unesco, Eolss Publishers. (<http://www.eolss.net>. Acesso em 07 Set. 2011).
- Carvalho, T.P. & Albert, J.S. 2011. The Amazon-Paraguay divide. In: Albert, J.A. & Reis, R.A. (orgs.) *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. Berkeley: University of Carolina Press. (Capítulo 11), 193-202.
- Chen, I.S.; Kottelat, M. & Wu, H.L. 2002. A new genus of freshwater sleeper (Teleostei: Odontobutidae) from southern China and mainland Southeast Asia. *Journal of the Fisheries Society of Taiwan* 29: 229-235.
- Collette, B.B. 1962. The swamp darters of the subgenus *Hololepis* (Pisces: Percidae). *Tulane Studies in Zoology* 9(4): 115-211.
- Dawson, C.E. 1974. A review of the Microdesmidae (Pisces: Gobioidae) 1. *Cerdale* and *Clarkichthys* with description of three new species. *Copeia* 1974(2): 409-448.
- Duarte, C. 2008. *Ictiofauna associada às praias de desova de quelônios no Baixo rio Purus, Amazonas, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 78 p.
- Eigenmann, C.H. & Fordice, M.H. 1889. A review of American Eleotrididae. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 37: 67-80.
- Eschmeyer, W.N. 1998. *Catalog of Fishes. Species of Fishes*. California Academy of Sciences. <http://www.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatsearch.html>.
- Ferreira, E.; Zuanon, J.; Forsberg, B.; Goulding, M. & Briglia-Ferreira, S.R. 2007. *Rio Branco: peixes, ecologia e conservação de Roraima*. Manaus: Amazon Conservation Association; INPA; Sociedade Civil Mamirauá.
- Fisch-Müller, S. 2003. Subfamily Ancistrinae. Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris, C.J., Jr. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Rio Grande do Sul: Editora PUCRS, p. 373-400.
- Fowler, H.W. 1954. Os peixes de água doce do Brasil (4ª entrega). *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo* Vol. IX: 1-400.
- Fraser, T.H. 1972. Comparative osteology of the shallow water cardinal fishes (Perciformes: Apogonidae), with reference to the systematics and evolution of this family. *Bulletin of the J.L.B. Smith Institute of Ichthyology* 34: 1-105.
- Funk, V.A. & Brooks, D.R. 1990. Phylogenetic systematics as a basis of comparative biology. *Smithsonian Contributions to Botany* 73: 1-45.
- Galvis, G., Mojica, J.I., Duque, S.R.; Castellanos, C.; Sánchez-Duarte, P.; Arce, M.; Gutiérrez, A.; Jiménez, L.F.; Santos, M.; Vejarano, S.; Arbeláez, F.; Prielo, E. & Leiva, M. 2006. *Peces del Medio Amazonas. Región de Letícia*. Serie de Guías Tropicales de Campo No. 5. Bogotá: Conservación Internacional, Editorial Panamericana, 548 p.
- Garavello, J.C. 1988. Three new species of *Parotocinclus* Eigenmann & Eigenmann, 1889, with comments on their geographical distribution (Pisces, Loricariidae). *Naturalia (São Paulo)*, 13: 117-128.

- Gill, T. 1858. Prodrum descriptionis familiae Gobiodarum duorum generum novarum. *Annals of the Lyceum of Natural History, New York* 7: 16-19.
- González, N.; Lasso, C. & Rosales, J. 2009. Stability and spatio-temporal structure in fish assemblages of two floodplain lagoons of the lower Orinoco River. *Neotropical Ichthyology* 7(4): 719-736.
- González, R.J. 1996. Ion regulation in ion poor waters of low pH. In: Val, A.L.; Almeida-Val, V.M.F. & Randall (eds.). *Physiology and biochemistry of the fishes of the Amazon*. Manaus: Inpa, 402 p., 111-122.
- Gosline, W.A. 1955. The osteology and relationships of certain gobies, with particular reference to the genera *Kraemeria* and *Microdesmus*. *Pacific Science* 9: 158-170.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: Harvard University Press. 501 p.
- Goulding, M.; Carvalho, M.L. & Ferreira, E.G. 1988. *Rio Negro, rich life in poor water: Amazonian diversity and foodchain ecology seen through fish communities*. SBP Academic Publishing by The Hague.
- Günther, A. 1861. *Catalogue of the acanthopterygian fishes in the collection of the British Museum* 3. London: British Museum of Natural History.
- Hanken, J. & Wake, D.B. 1993. Miniaturization of the body size: organismal consequences and evolutionary significance. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:501-519.
- Harrison, I.J. 1989. Specialization of the gobioid palatopterygoquadrate complex and its relevance to gobioid systematics. *Journal of Natural History* 23: 325-353.
- Harrison, I.J.; Miller, P.J.P. & Pezold, F. 2003. Eleotridae. In: Paugy, D.; Lévêque, C. & Teugels, G.G. (orgs.). *Poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest. Tome II*. Paris: Institut de recherche pour le développement, Museum national d'histoire naturelle, 818 p., 671-690.
- Hase, A. 1911. Die morphologische Entwicklung der Ktenoidschuppe. *Anatomischer Anzeiger* 40: 337-356.
- Henderson, P.A. & Hamilton, H.F. 1995. Standing crop and distribution of fish in drifting and attached floating meadow within an Upper Amazonian varzea lake. *Journal of Fish Biology* 47: 266-276.
- Hilton, E.J., 2003. Comparative osteology and phylogenetic systematics of fossil and living bony-tongue fishes (Actinopterygii, Teleostei, Osteoglossomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society* 137: 1-100.
- Hoese, D.F. 1975. A revision of the gobiid fish genus *Kelloggella*. *Records of the Australian Museum* 29: 473-484.
- Hoese, D.F. 1983. Sensory papilla patterns of the cheek lateralis system in the gobiid fishes *Acentrogobius* and *Glossogobius*, and their significance for the classification of gobiid fishes. *Records of the Australian Museum* 35: 223-229.
- Hoese, D.F. 1984. Gobioidae: relationships. In: Moser, H.G. (ed.). *Ontogeny and systematics of fishes*. Kansas: Special Publication of the American Society of Ichthyologists and Herpetologists No. 1. Allen Press, p. 588-591.
- Hoese, D.F. & Allen, G.R. 1983. A review of the gudgeon genus *Hypseleotris* (Pisces: Eleotridae) of Western Australia, with descriptions of three new species. *Records of the Western Australian Museum* 10 (3): 243-261.
- Hoese, D.F. & Allen, G.R. 1987. New Australian fishes part 10. A new genus and two new species of freshwater eleotridid fishes (Gobioidae) from the Kimberley region of Western Australia. *Memoirs of the National Museum of Victoria* 48 (1): 35-42.
- Hoese, D.F. & Gill, A.C. 1993. Phylogenetic relationships of eleotridid fishes (Perciformes: Gobioidae). *Bulletin of Marine Science* 52(1): 415-440.

- Ijima, B.S. 1930. Le système des Gobiides. *Trabajos del Instituto Español de Oceanografía* 2: 1-63.
- International Commission of Zoological Nomenclature. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th Edition. International Trust for Zoological Nomenclature. London: Natural History Museum.
- Isbrücker, I.J.H. and Nijssen, H. 1989. Diagnose dreier neuer Harnischwelsgattungen mit fünf neuen Arten aus Brasilien (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Aquarien und Terrarien Zeitschrift* 42 (9): 541-547.
- Iwata, A. 2011. Systematics of Odontobutidae. In: Patzner, R.A.; Van Tassel, J.L.; Kovačić, M. & Kapoor, B.G. (eds). *The biology of gobies*. New Hampshire: CRC Press, 688 p., 61-78.
- Iwata, A. & Sakai, H. 2002. *Odontobutis hikimius* n. sp.: a new freshwater goby from Japan, with a key to species of the genus. *Copeia* 2002 (1): 104-110.
- Johnson, G.D. & Brothers, E.B. 1993. *Schindleria*: a pedomorphic goby (Teleostei: Gobioidi). *Bulletin of Marine Science* 52(1): 441-471.
- Jordan, D.S. 1923. A classification of fishes including families and genera as far as known. *Stanford University Publications, Biological Sciences* 3: 79-243.
- Jordan, D.S. & Evermann, B.W. 1898. *The fishes of North and Middle America: a descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in waters of North America, north of the isthmus of Panama*. Washington: Government Printing Office. Vol. 3: i-xxiv, 2183-2860.
- Jordan, D.S. & Snyder, J.O. 1901. A review of the gobioid fishes of Japan, with descriptions of twenty-one new species. *Proceedings of the United States National Museum* 24: 33-132.
- Kottelat, M.; Britz, R.; Heok, H.T. & Witte, K.E. 2006. *Paedocypris progenetica*, a new genus of Southeast Asian cyprinid fish with a remarkable sexual dimorphism, comprises the world's smallest vertebrate. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences* 273: 895-899.
- Koumans, F.P. 1931. *A preliminary revision of the genera of the gobioid fishes with united ventral fins*. Lisse: Imperator, 176 p.
- Kullander, S.O. 2003. Gobiidae. In: Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris, C.J., Jr. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Rio Grande do Sul: Editora PUCRS, p. 657-665.
- Lachner, E.A. & McKinney, J.F. (1978) A revision of the Indo-Pacific genus *Gobiopsis* with descriptions of four new species (Pisces: Gobiidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 262, 1-52.
- La Mesa, M. 2011. Planktonic and pedomorphic gobioids. In: Patzner, R.A.; Van Tassel, J.L.; Kovačić, M. & Kapoor, B.G. (eds). *The biology of gobies*. New Hampshire: CRC Press, 688 p., 465-492.
- Larson, H.K. 1999. A review of the mangrove goby genus *Hemigobius* (Gobioidi: Gobiidae: Gobionellinae). *The Beagle, Records of the Museum of Art and Galleries of the Northern Territory* 15: 23-42.
- Larson, H.K. 2005. A revision of the gobiid genus *Stigmatogobius* (Teleostei: Gobiidae) with descriptions of two new species. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 16 (4): 347-370.
- Larson, H.K. 2009. Review of the gobiid fish genera *Eugnathogobius* and *Pseudogobiopsis* (Gobioidi: Gobiidae: Gobionellinae), with descriptions of three new species. *The Raffles Bulletin of Zoology* 57 (1): 127-181.

- Larson, H.K. 2011. Systematics of Rhyacichthyidae. *In*: Patzner, R.A.; Van Tassel, J.L.; Kovačić, M. & Kapoor, B.G. (eds). *The biology of gobies*. New Hampshire: CRC Press, 688 p., 51-60.
- Larson, H.K. & Hoese, D.F. 2001. A new genus of small gobiid fish (Teleostei: Gobiidae) from the Indo-west Pacific, with description of two new species. *Beagle, Records of the Museum and Art Gallery of the Northern Territory* 17, 27–36.
- Lima, F.C.T. & Ribeiro, A.C. 2011. Continental-scale tectonic controls of biogeography and ecology. *In*: Albert, J.A. & Reis, R.A. (orgs.) *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. Berkeley: University of Carolina Press. (Capítulo 9), 145-164.
- Lovejoy, N.R. & Collette, B.B. 2001. Phylogenetic relationships of New World needlefishes (Teleostei: Belontiidae) and the biogeography of transitions between marine and freshwater habitats. *Copeia* 2001(2): 324-338.
- Lundberg, J. 1998. The temporal context for the diversification of neotropical fishes. *In*: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre: Edipucrs, 608 p., 49-68.
- Lundberg, J.; Marshall, L.G.; Guerrero, J.; Horton, B.; Malabarba, M.C.S.L. & Wesselingh, F. 1998. The temporal context for the diversification of neotropical fishes. *In*: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre: Edipucrs, 608 p., 13-48.
- Mago-Leccia, F. 1971. La ictiofauna del Casiquiare. *Defensa de la Naturaleza* 1(4): 5-11.
- Maldonado-Ocampo, J.A.; Lugo, M.; Bogotá-Gregory, J.D.; Lasso, C.A.; Vasquez, L.; Usma, J.S.; Taphorn, D.C. & Rizzi, F.P. 2005. Peces del Río Tomo, cuenca del Orinoco, Colombia. *Biota Colombiana* 7(1): 113-128.
- Mayr, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. New York: McGraw-Hill, 431 p.
- McDowall, R.M. 1975. A revision of the New Zealand species of *Gobiomorphus* (Pisces: Eleotridae). *National Museum of New Zealand Records* 1 (1): 1-32.
- McDowall, R.M.; Kennedy, E.M.; Lindqvist, J.K.; Lee, D.E.; Alloway, B.V. & Gregory, M.R. 2006. Probable *Gobiomorphus* fossils from the Miocene and Pleistocene of New Zealand (Teleostei: Eleotridae). *Journal of the Royal Society of New Zealand* 36(3): 97-109.
- Menezes, N.A. 2003. Família Eleotridae. *In*: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (orgs.) *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, p. 97.
- Miller, P.J. 1986. Gobiidae. *In*: Whitehead, P.J.P.; Bauchot, M.-L.; Hureau, J.-C., Nielsen, J. & Tortonese, E. (eds.). *Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean* vol. 3. Paris: Unesco, p. 1019-1085.
- Miller, P.J. 1989. The classification of bumble-bee gobies (*Brachygobius* and associated genera) (Teleostei: Gobiidae). *Cybium* 13 (4): 375-383.
- Miller, P.J. 1996. The functional ecology of small fish: some opportunities and consequences. *Symposia of the zoological Society of London* 69: 175-199.
- Miller, P.J. 1998. The West African species of *Eleotris* and their systematic affinities (Teleostei: Gobiidae). *Journal of Natural History* 32: 273-296.
- Miller, P.J.P. & Wongrat, P. 1979. A new goby (Teleostei: Gobiidae) from the South China Sea and its significance for gobioid classification. *Zoological Journal of the Linnean Society* 67: 239-257.

- Mojica, J.I.; Galvis, G.; Arbeláez, F.; Santos, M.; Verajamo, S.; Preto-Piraquive, E.; Arce, M.; Sánchez-Duarte, P.; Castellanos, C.; Gutierrez, A.; Duque, S.R.; Lobon-Cervia, J. & Granado-Lorencio, C. 2005. Peces de la cuenca del Rio Amazonas em Colombia: Región de Letícia. *Biota Colombiana* 6(2): 191-210.
- Montag, L.F.A., Freitas, T.M.S., Castro e Castro, N., Wosiacki, W.A. & Barthem, R.B. 2009. Ictiofauna: biodiversidade e conservação. In: Lisboa, P.L.B. (org.). *Caxiuanã: desafios para a conservação de uma floresta nacional na Amazônia*. Belém: MPEG. 672 p.: 605-628.
- Montag, L.F.A., Freitas, T.M.S., Wosiacki, W.A. & Barthem, R.B. 2008. Os peixes da Floresta Nacional de Caxiuanã, (municípios de Melgaço e Portel, Pará, Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 3(1): 11-34.
- Montana, C.G.; Lyman, C.A. & Taphorn, D.C. 2010. Inventario de la ictiofauna de Caño La Guardia, alfuente del rio Capanaparo (cuenca Del Orinoco), estado Apure, Venezuela. *Biota Colombiana* 11: 1-14.
- Moura, R.L. Figueiredo, J.L. & Menezes, N.A. 2003. Gobiidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. *Catálogo dos peixes marinhos do Brasil*. São Paulo: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, pp. 97-100.
- Murdy, E.O. 1989. A taxonomic revision and cladistic analysis of the oxudercine gobies (Gobiidae: Oxudercinae). *Records of the Australian Museum, Supplement* 11: 1-93.
- Murdy, E.O. & Shibukawa, K. 2001. A revision of the gobiid genus *Odontoamblyopus* (Gobiidae: Amblyopinae). *Ichthyological Research* 48: 31-43.
- Murdy, E.O. & Shibukawa, K. 2002. Redescription of the gobiid fish genus *Pseudotrypauchen* (Gobiidae: Amblyopinae) and its significance in amblyopine phylogeny. *Marine & Freshwater Research* 53: 253-258.
- Murdy, E.O. & Ferraris, C.J., Jr. 2003. *Gymnoamblyopus novaeguineae*, a new genus and species of worm goby from Papua New Guinea (Gobiidae: Amblyopinae). *Zootaxa* 150: 1-6.
- Myers, G.S. 1927. Descriptions of new South American fresh-water fishes collected by Dr. Carl Ternetz. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 68(3): 106-135.
- Nijssen, H. and Isbrücker, I.J.H.. 1985. *Lasiancistrus scolymus*, a new species of mailed catfish from Rio Aripuanã, Est. Mato Grosso do Sul, Brazil (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Bijdrage tot der dierkunde* 55 (2): 242-248.
- Oliveira, R.R.; Rocha, M.S.; Anjos, M.B.; Zuanon, J. & Py-Daniel, L.H.R. 2009. Fish fauna of small streams of the Catua-Ipixuna Extractive Reserve, State of Amazonas, Brazil. *Checklist* 5(2): 154-172.
- Parenti, L. 1989. A phylogenetic revision of the phallostethid fishes (Atherinomorpha: Phallostethidae). *Proceedings of the California Academy of Sciences* 46: 243-272.
- Pezold, F.L. 1993. Evidence for monophyletic Gobiinae. *Copeia* 1993: 634-643.
- Pezold, F.L. 2004. Phylogenetic analysis of the genus *Gobionellus* (Teleostei: Gobiidae). *Copeia* 2004(2): 260-280.
- Pezold, F.L. 2011. Systematics of Gobionellidae. In: Patzner, R.A.; Van Tassel, J.L.; Kovačić, M. & Kapoor, B.G. (eds). *The biology of gobies*. New Hampshire: CRC Press, 688 p., 87-98.
- Pezold, F.L. & Cage, B. 2002. A review of the spinycheek sleepers, genus *Eleotris* (Teleostei: Eleotridae), of the Western Hemisphere, with comparison to the West African species. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 31: 19-63.
- Prada-Pedrerros, S.; González-Forero, J. & Mondragón-Estupiñan, J. 2009. Capturas ícticas incidentales de la pesca ornamental en el período de aguas bajas en el área

- de influencia de Puerto Carreño, Orinoquia Colombiana. *Universitas Scientarium, Bogotá* 14(2-3): 173-186.
- Randall, D.; Brauner, C. & Wilson, J. 1996. Acid excretion in Amazonian fish. In: Val, A.L.; Almeida-Val, V.M.F. & Randall (eds.). *Physiology and biochemistry of the fishes of the Amazon*. Manaus: Inpa, 402 p., 91-100.
- Randall, J.E.; Shao, K.T. Chen, J.P. 2003. A review of the Indo-Pacific gobiid fish genus *Ctenogobiops*, with descriptions of two new species. *Zoological Studies* 42 (4): 506-515.
- Regan, C.T. 1911. The osteology and classification of gobioid fishes. *Annals and Magazine of Natural History* 8: 729-733.
- Rennis, D.S. & Hoese, D.F. 1987. *Aioliops*, a new genus of Ptereleotrine fish (Pisces: Gobioidae) from the tropical Indo-Pacific with descriptions of four new species. *Records of the Australian Museum* 39(1): 67-84.
- Roberts, T.R. 1981. Sundasalangidae, a new family of minute freshwater salmoniform fishes from southeast Asia. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 42: 295-302.
- Roberts, T.R. 1984a. Skeletal anatomy and classification of the neotenic Asian salmoniform superfamily Salangoidea (icefishes or noodlefishes). *Proceedings of the California Academy of Sciences* 43: 179-220.
- Roberts, T.R. 1984b. *Amazonsprattus scintilla*, new genus and species from the rio Negro, Brazil, the smallest known clupeomorph. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 43: 317-321.
- Rosa, R.S. 1985. A systematic revision of the Southern American freshwater stingrays (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). Ph.D. Thesis. Virginia: Faculty of the School of Marine Science, 499 p.
- Rosén, N. 1915. Wie wachsen die ktenoidschuppen? *Arkiv för Zoologi* 9(20): 1-7.
- Rüber, L.; Van Tassell, J.L. & Zardoya, R. 2003. Rapid speciation and ecological divergence in the American seven-spined gobies (Gobiidae, Gobiosomatini) inferred from a molecular phylogeny. *Evolution* 57 (7): 1584-1598
- Rüber, L.; Kottelat, M.; Heok, H.T.; Ng, P.K.L. & Britz, R. 2007. Evolution of miniaturization and the phylogenetic position of *Paedocypris*, comprising the world's smallest vertebrate. *BMC Evolutionary Biology* 7:38.
- Ryan, P.D.; Harper, D.A.T. & Whalley, J.S. 1995. *PALSTAT, Statistics for paleontologists*. Chapman & Hall, London, England.
- Sanzo, L. 1911. Distribuzione delle papille cutanee (organi ciatiforme) e suo valore sistematico nei gobi. *Mittheilungen aus der Zoologischer Station zu Neapel, Berlin* 20: 249-328.
- Schliwen, U.K. & Kovačić, M. 2008. *Didogobius amiscuscardis* spec. nov. and *D. wirtzi* spec. nov., two new species of symbiotic gobiid fish from San Tome and Cape Verde Islands. *Spixiana* 31(2): 247-261.
- Schultz, 1949. A further contribution to the ichthyology of Venezuela. *Proceedings of United States National Museum* 99: 1-211, 3 pls.
- Schwarzhan, W; Scotfield, R.P.; Tennyson, A.J.D.; Worthy, J.P. & Worthy, T.P. 2010. Fish remains, mostly otholiths, from the non-marine Miocene of Otago, New Zealand. *Acta Palaeontologica Polonica* 5: 3-34.
- Siebert, D. 1997. Notes on the anatomy and relationships of *Sundasalanx* Roberts (Teleostei: Clupeidae), with descriptions of four new species from Borneo. *Bulletin of the National Museum of Natural History, London (Zool.)* 63: 13-26.

- Shibukawa, K.; Iwata, A. & Viravong, S. 2001. *Terateleotris*, a new gobioid fish genus from the Laos (Teleostei: Perciformes), with comments on its relationships. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo Series A* 27: 229-257.
- Springer, V. 1983. *Tyson belos*, new genus and species of western Pacific fish (Gobiidae, Xenisthmidae), with discussions of Gobioid osteology and classification. *Smithsonian Contributions to Zoology* 390: 1-40.
- Springer, V. 1988. *Rotuma lewisi*, new genus and species of western Pacific fish (Gobiidae: Xenisthmidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 101(3): 530-539.
- Stearns, S.C. & Hoekstra, R.F. 2005. *Evolution: an introduction*. New York: Oxford University Press, 580 p.
- Stehlin, H.G. 1929. Dr. Carl Ternetz. (19 August 1870 – 3 Oktober 1928). *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 40: 28-34.
- Takagi, K. 1950. On the glossohyal bone of the gobioid fishes of Japan, with some phylogenetic considerations. *Japanese Journal of Ichthyology* 1: 37-52.
- Takagi, K. 1957. Descriptions of some new gobioid fishes of Japan, with a proposition of the sensory line system as a taxonomic character. *Journal of the Tokyo University of Fisheries* 43(1): 97-126, pls. V-VI.
- Taylor, W.R. & Van Dyke, G.C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9: 107-119.
- Thacker, C.E. 2000. Phylogeny of the wormfishes (Teleostei: Gobioidei: Microdesmidae). *Copeia* 2000 (4): 940-957.
- Thacker, C.E. 2003. Molecular phylogeny of gobioid fishes (Teleostei: Perciformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 354-368.
- Thacker, C.E. 2009. Phylogeny of Gobioidea and its placement within Acanthomorpha, with a new classification and investigation of diversification and character evolution. *Copeia* 2009(1): 93-104.
- Thacker, C.E. 2011. Systematics of Butidae and Eleotridae. In: Patzner, R.A.; Van Tassell, J.L.; Kovačić, M. & Kapoor, B.G. (eds.). *Biology of Gobies*. New Jersey: Science Publishers and CRC Press, 688 p., 79-86.
- Thacker, C.E. & Hardman, M. 2005. Molecular phylogeny of basal gobioid fishes: Ryacichthyidae, Odontobutidae, Xenisthmidae, Eleotridae (Teleostei: Perciformes: Gobioidei). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 858-871.
- Thacker, C.E.; Pezold, F.L. & Suttkus, R.D. 2006. Redescriptions on the dwarf Neotropical Eleotrid genus *Leptophilypnus* (Teleostei: Gobioidei), including a new species and comments on *Microphilypnus*. *Copeia* 2006(3): 489-499.
- Tyler, J.C.; Johnson, G.D.; Nakamura, I. & Collette, B.B. 1989. Morphology of *Luvarus imperialis* (Luvaridae), with a phylogenetic analysis of the Acanthuroidei (Pisces). *Smithsonian Contributions to Zoology* 485: 1-78.
- Tyler, J.C.; O'Toole, B & Winterbottom, R. 2003. Phylogeny of the genera and families of zeiform fishes, with comments on their relationships with Tetraodontiforms and Caproids. *Smithsonian Contributions to Zoology* 618: 1-110.
- Van Tassell, J.L. & Baldwin, C.C. 2004. A review of the gobiid genus *Akko* (Teleostei: Gobiidae) with description of a new species. *Zootaxa*. 462: 1-15.
- Van Tassell, J.L. 2011. Gobiiformes of the Americas. In: Patzner, R.A.; Van Tassell, J.L.; Kovačić, M. & Kapoor, B.G. (eds.). *Biology of Gobies*. New Jersey: Science Publishers and CRC Press, Cap. 688 p., 139-176.

- Vari, R.P.; Ferraris, C.J., Jr.; Radosavljevic, A. & Funk, V.A. (eds.) 2009. Checklist of the freshwater fishes of the Guianas shield. *Bulletin of Biological Society of Washington*, no. 17.
- Watson, W. & Walker, H.J. 2004. The world's smallest vertebrate, *Schindleria previpinguis*, a new paedomorphic species in the family Schindleriidae. *Records of the Australian Museum* 56: 139-142.
- Weitzman, S.H. & Vari, R. 1988. Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101(2): 444-465.
- Weitzman, S.H. & Vari, R. 1988. Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101(2): 444-465.
- West-Eberhard, M.J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford University Press.
- White, M.J.D. 1968, Models of speciation. *Science* 159: 1065-1070.
- Wilson, R.W. Ammonia excretion in fish adapted to ion-poor environment. In: Val, A.L.; Almeida-Val, V.M.F. & Randall (eds.). *Physiology and biochemistry of the fishes of the Amazon*. Manaus: Inpa, 402 p., 123-138.
- Winemiller, K.O.; López-Fernandez, H.; Taphorn, D.C.; Nico, L.G. & Barbarino-Duque, A. 2008. Fish assemblages of the Casiquiare River, a corridor and zoogeographical filter for dispersal between the Orinoco and Amazon basins. *Journal of Biogeography* 35: 1551-1563.
- Winemiller, K.O. & Willis, S.C. 2011. The Vaupés Arch and Casiquiare Canal: barriers and passages. Albert, J.A. & Reis, R.A. (orgs.) *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. Berkeley: University of Carolina Press. (Capítulo 14), 225-242.
- Winterbottom, R. 1989. A revision of the *Trimmatom nanus* species complex (Pisces, Gobiidae), with descriptions of three new species and redefinition of *Trimmatom*. *Canadian Journal of Zoology* 67: 2403-2410.
- Winterbottom, R. 1990. The *Trimmatom nanus* species complex (Actinopterygii, Gobiidae): phylogeny and progenetic heterochrony. *Systematic Zoology* 39 (3): 253-265.
- Winterbottom, R. 1993. Search of the gobioid sister group (Actinopterygii: Percomorpha). *Bulletin of Marine Science* 52: 393-414.
- Wongrat, P. & Miller, P.J.P. 1991. The innervation of head neuromast rows in eleotridine gobies (Teleostei: Gobioidae). *Journal of Zoology, London* 225: 27-42.

5. Figuras do Capítulo 3

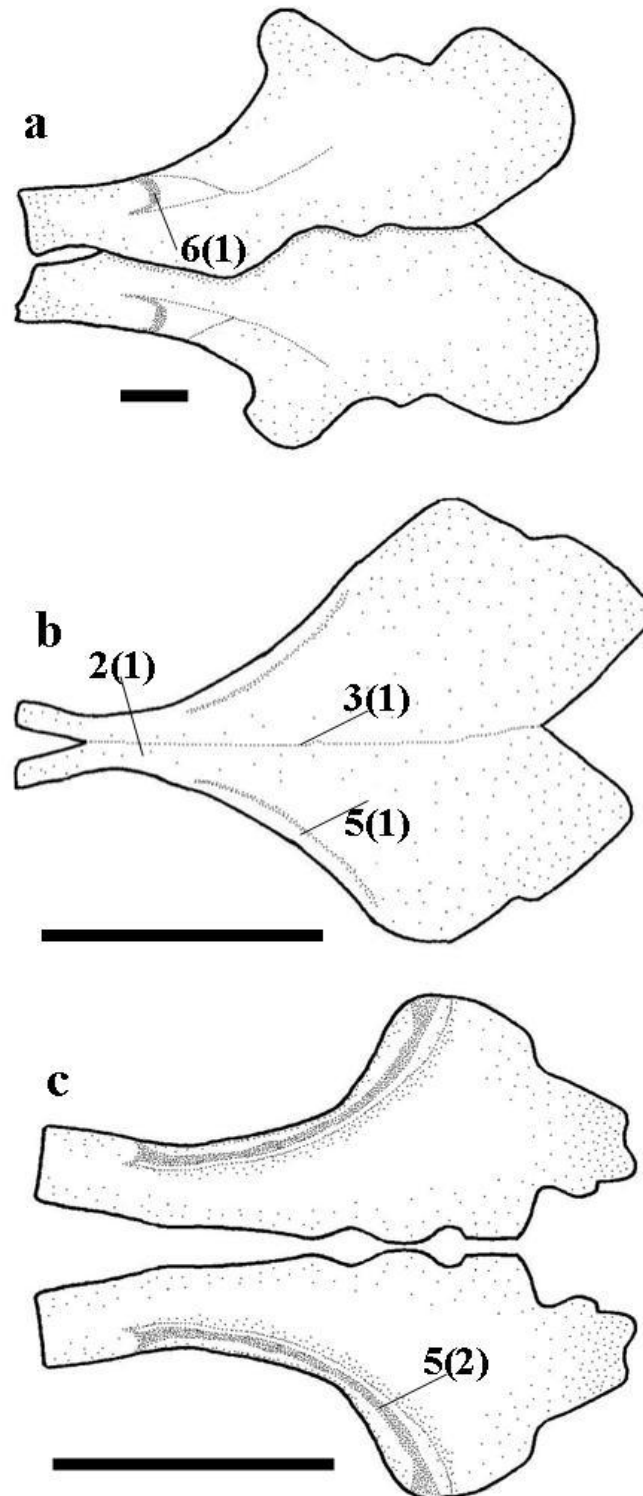


Fig. 35. Frontais em vista dorsal de: a) *Eleotris pisonis*; b) *Gobulus myersi* e c) *Gobiosoma spes*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 1 mm.

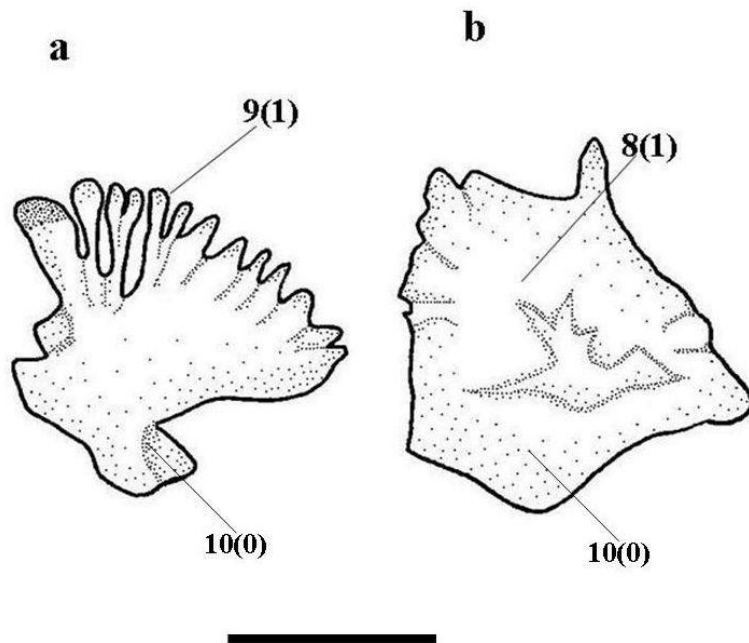


Fig. 36. Etmoide lateral em vista frontal de: a) *Ctenogobius bolesoma*; b) *Gobionellus oceanicus*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 1 mm.

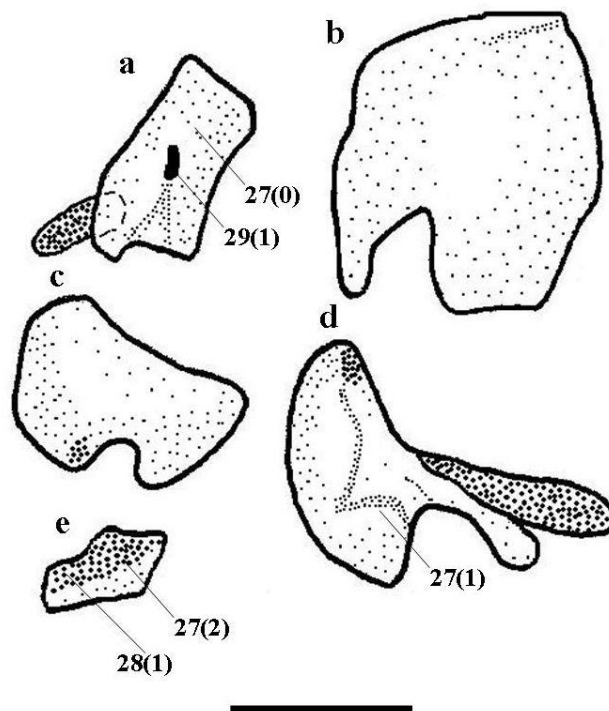


Fig. 37. Vista frontal do pterosfenoide de: a) *Dormitator maculatus*; b) *Eleotris pisonis*; c) *Gobionellus oceanicus*; d) *Microgobius meeki* e e) *Elacatinus phthirophagus*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 1 mm.

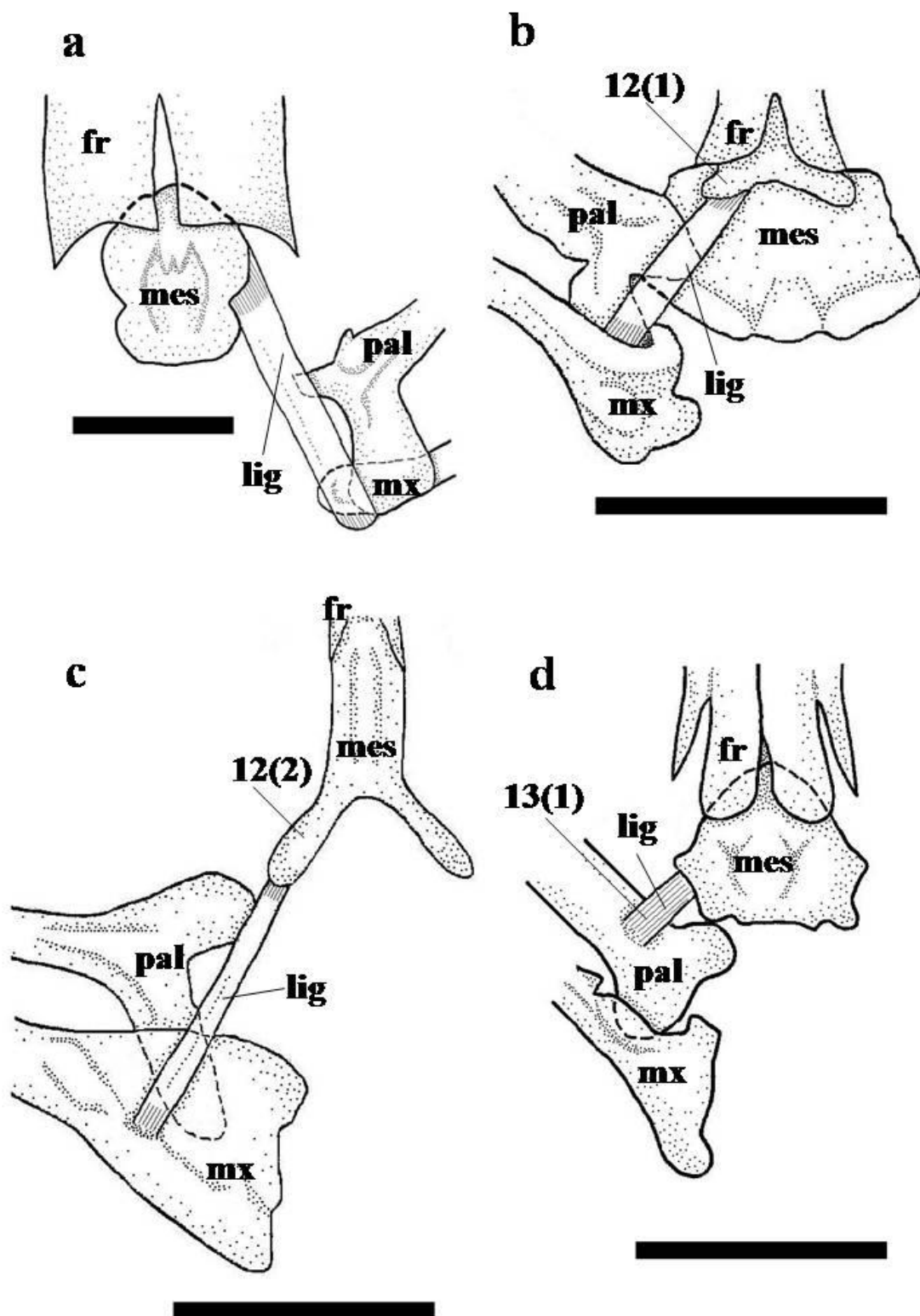


Fig. 38. Vista dorsal da porção anterior do crânio de: a) *Eleotris pisonis*; b) *Gobulus myersi*; c) *Gobionellus oceanicus* e d) *Luciogobius guttatus*. Etmoide lateral não representado. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 1 mm.

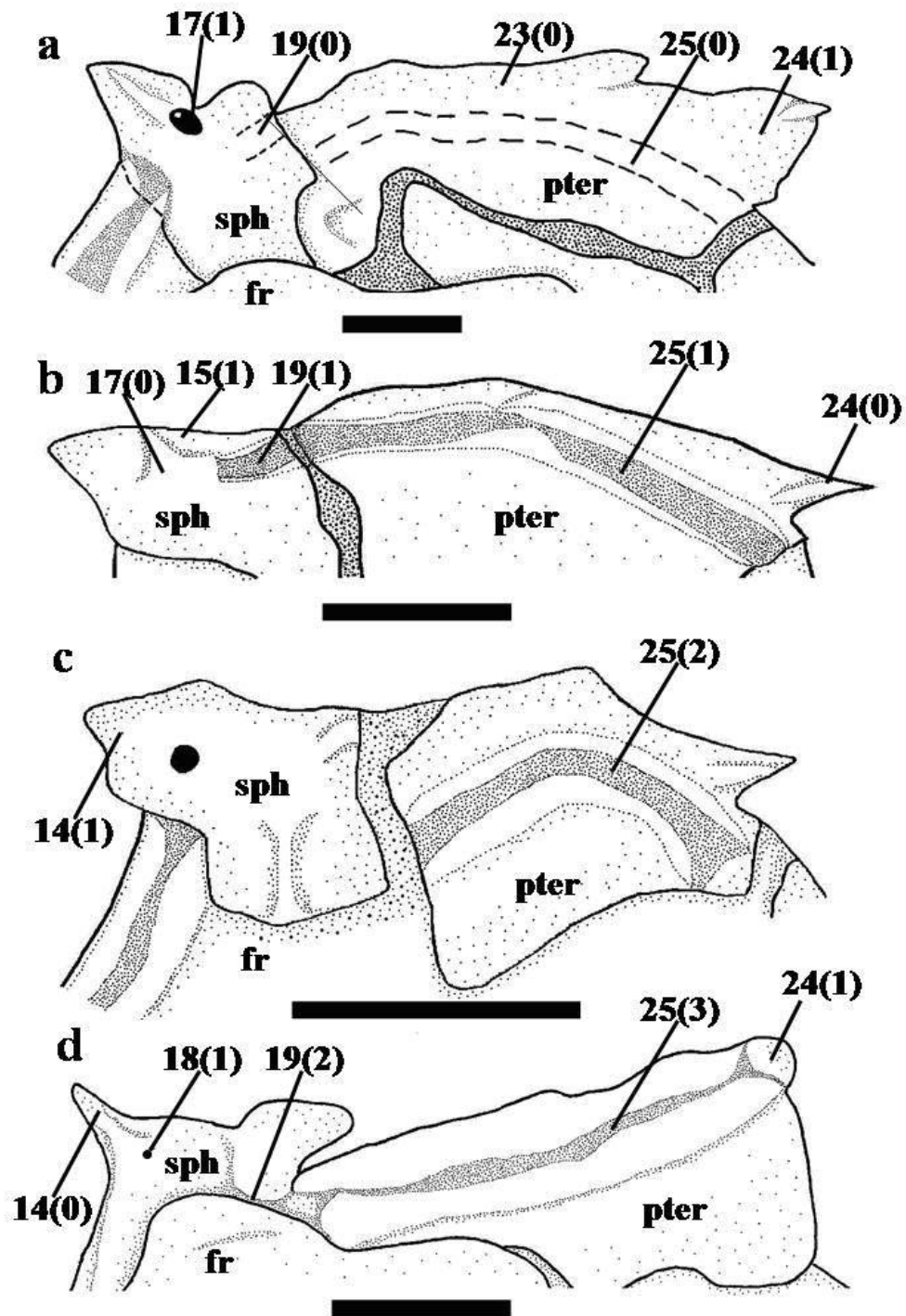


Fig. 39. Vista dorsal da borda lateral do crânio de: a) *Gobiomorus maculatus*; b) *Gobionellus oceanicus*; c) *Microgobius meeki* e d) *Tridentiger trigonocephalus*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 1 mm.

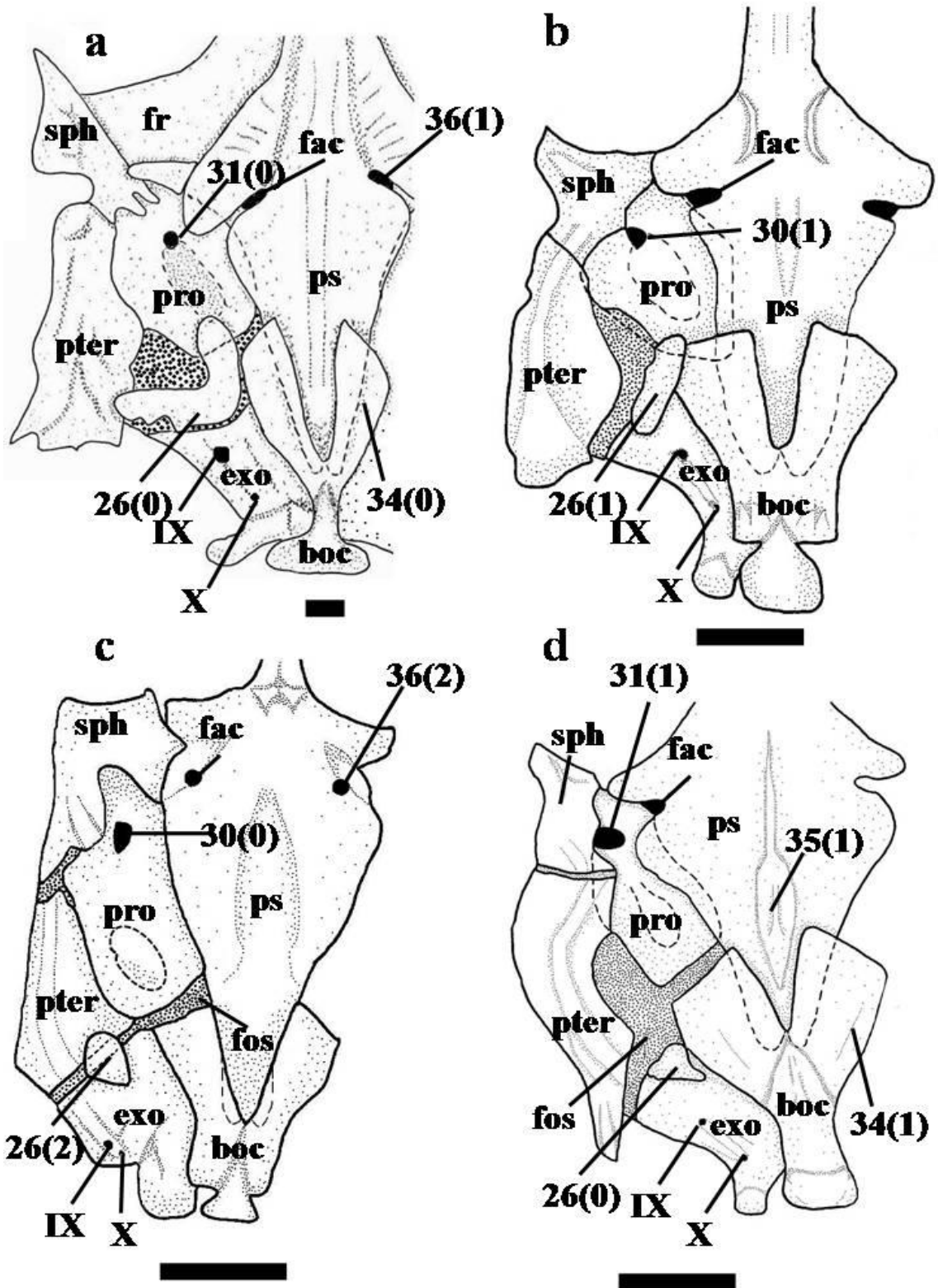


Fig. 40. Vista ventral do crânio de: a) *Guavina guavina*; b) *Awaous tajasica*; c) *Elacatinus phthirophagus* e d) *Gobionellus oceanicus*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 1 mm.

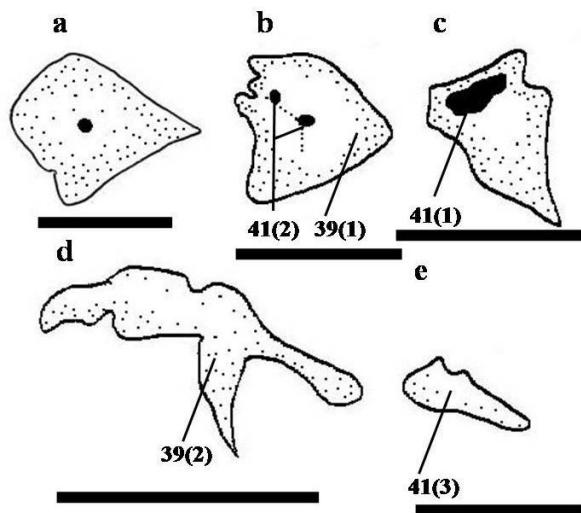


Fig. 41. Vista lateral do lacrimal de: a) *Hemieleotris latifasciatus*; b) *Sagamia geneionema*; c) *Acanthogobius flavimanus*; d) *Gobioides broussonneti*; e) *Priolepis dawsoni*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 1 mm (a-d) e 0,5 mm (e).

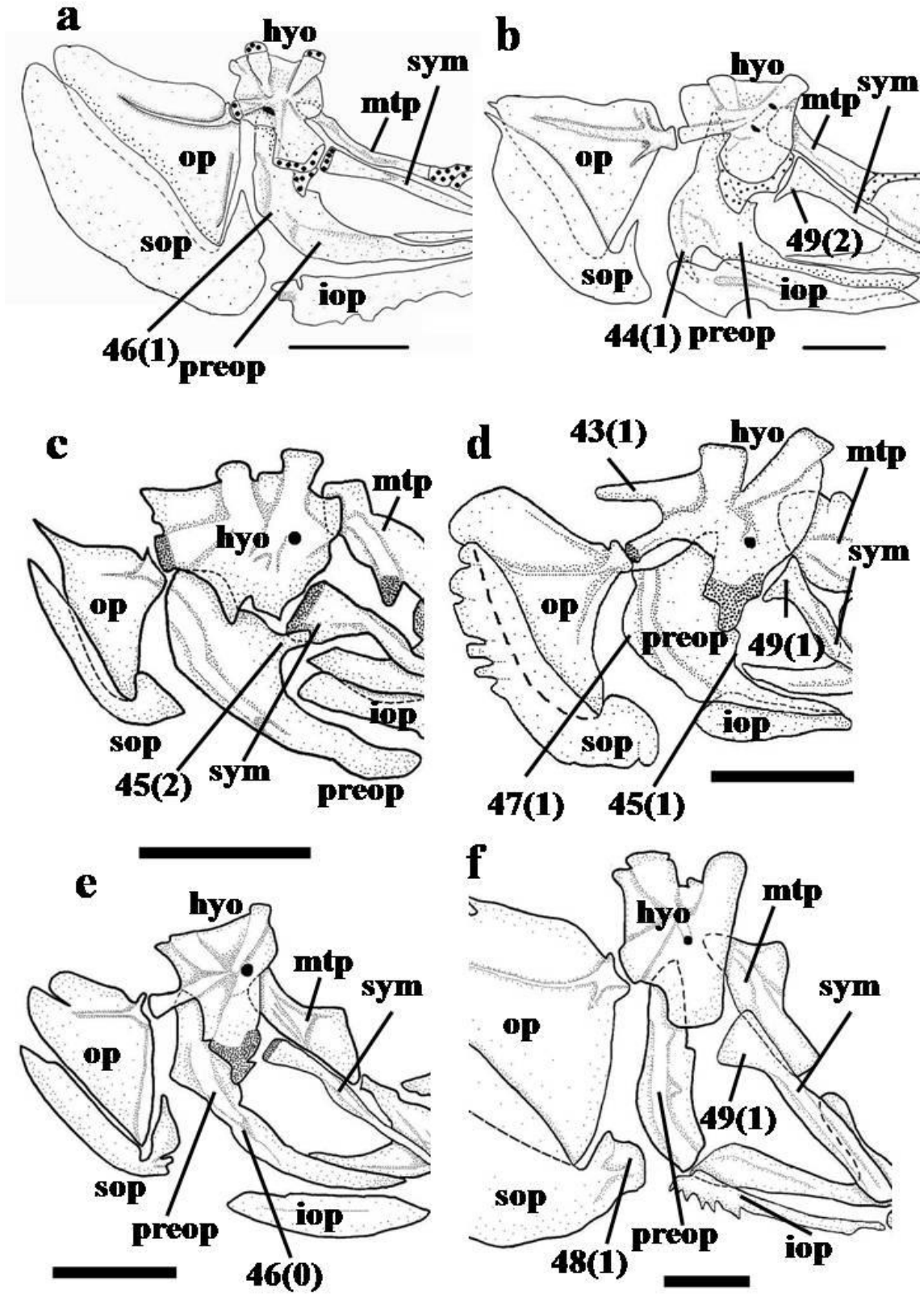


Fig. 42. Vista lateral da parte posterior do suspensorio de: a) *Dormitator maculatus*; b) *Eleotris pisonis*; c) *Elacatinus phthirophagus*; d) *Chasmichthys dolichognathus*; e) *Microgobius meeki* e f) *Gobionellus oceanicus*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 1 mm.

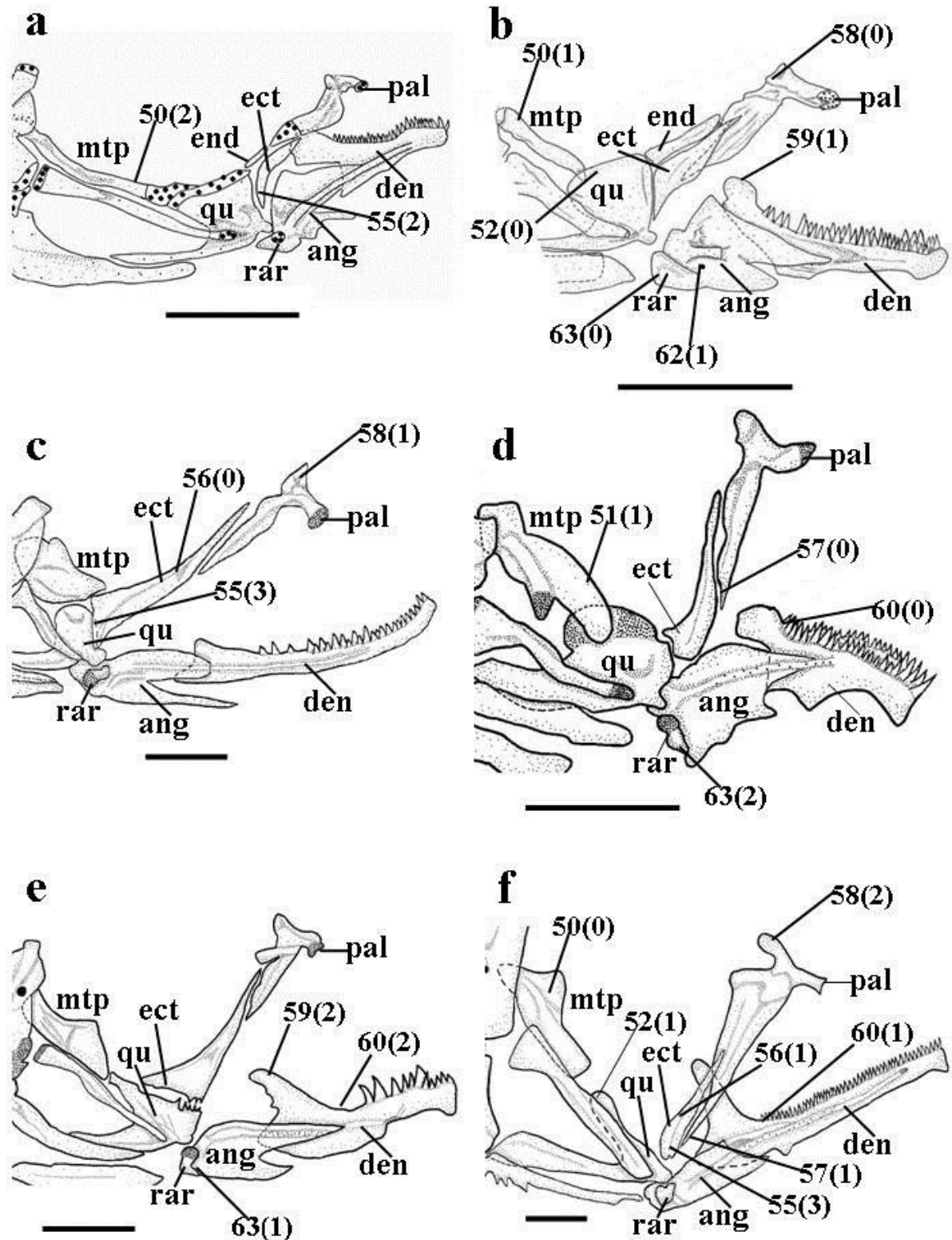


Fig. 43. Vista lateral da parte posterior do suspensório de: a) *Dormitator maculatus*; b) *Eleotris pisonis*; c) *Elacatinus phthirophagus*; d) *Chasmichthys dolichognathus*; e) *Microgobius meeki* e f) *Gobionellus oceanicus*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 1 mm.

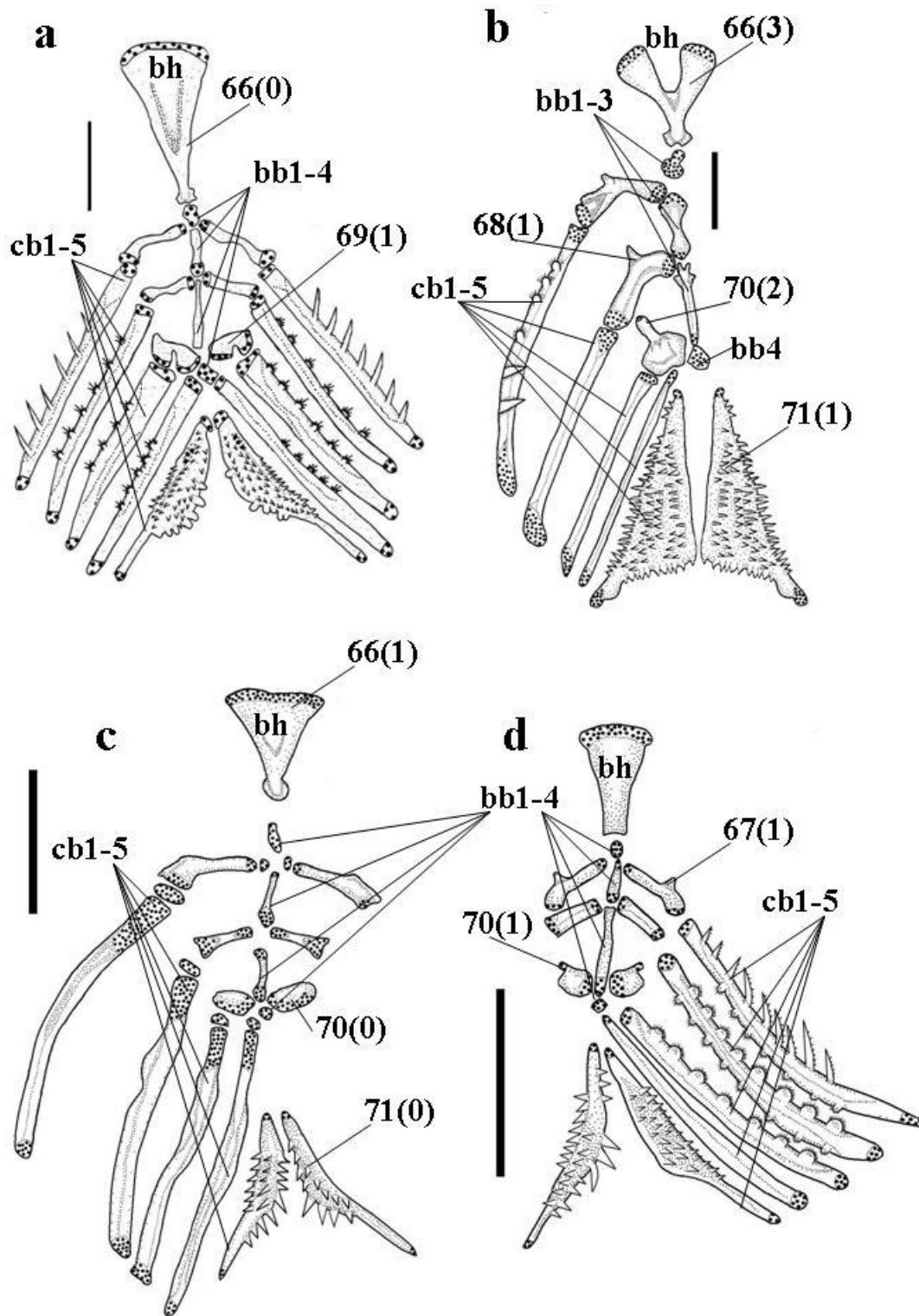


Fig. 44. Vista dorsal dos arcos branquiais, porção inferior, de: a) *Erotelis smaragdus*; b) *Awaous tajasica*; c) *Gobiosoma spes* e d) *Priolepis dawsoni*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 1 mm.

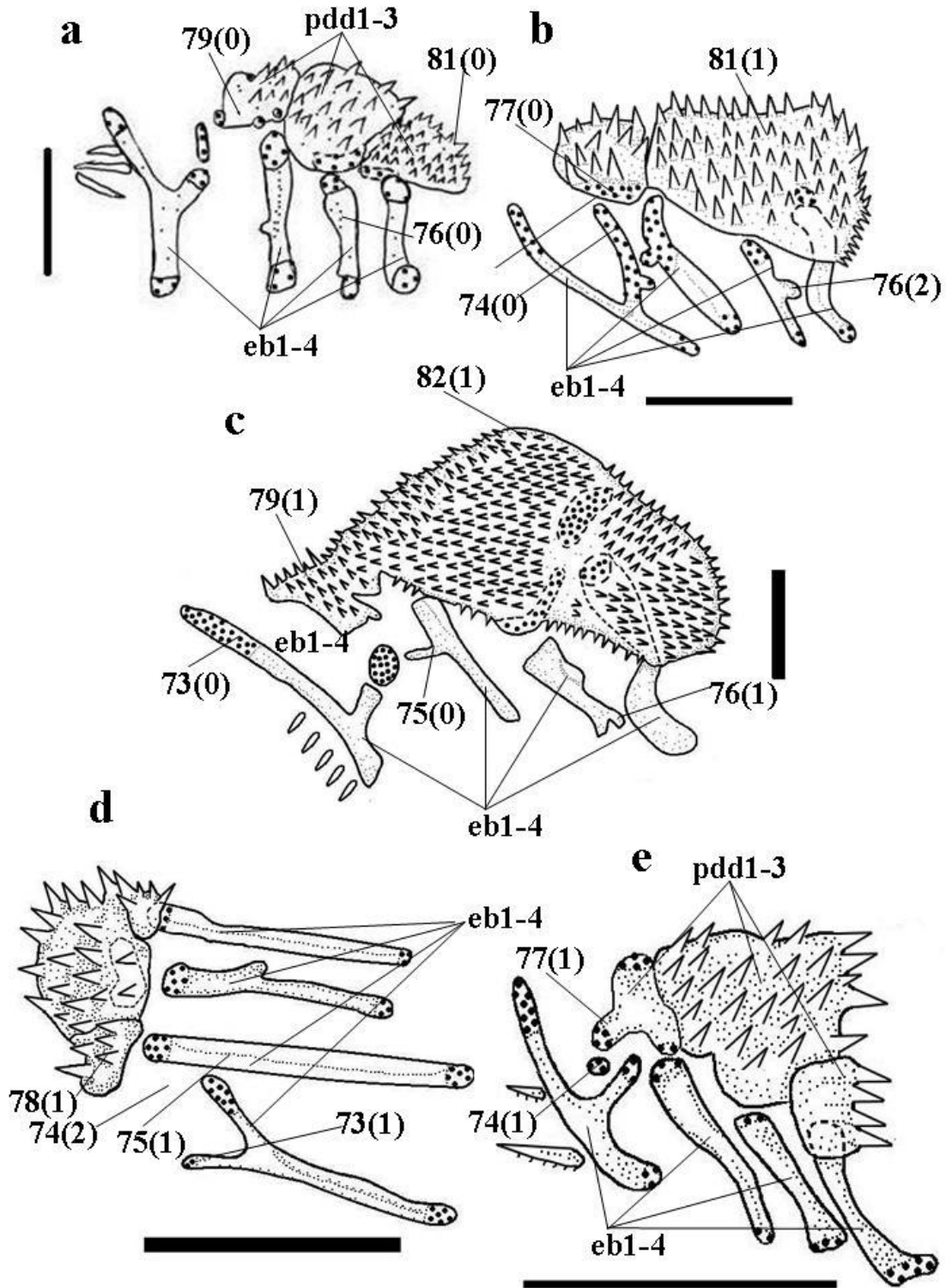


Fig. 45. Vista ventral da porção superior dos arcos branquiais de: a) *Hemieleotris latifasciatus*; b) *Awaous tajasica*; c) *Gobionellus oceanicus*; d) *Gobiosoma spes* e e) *Priolepis dawsoni*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 1 mm.

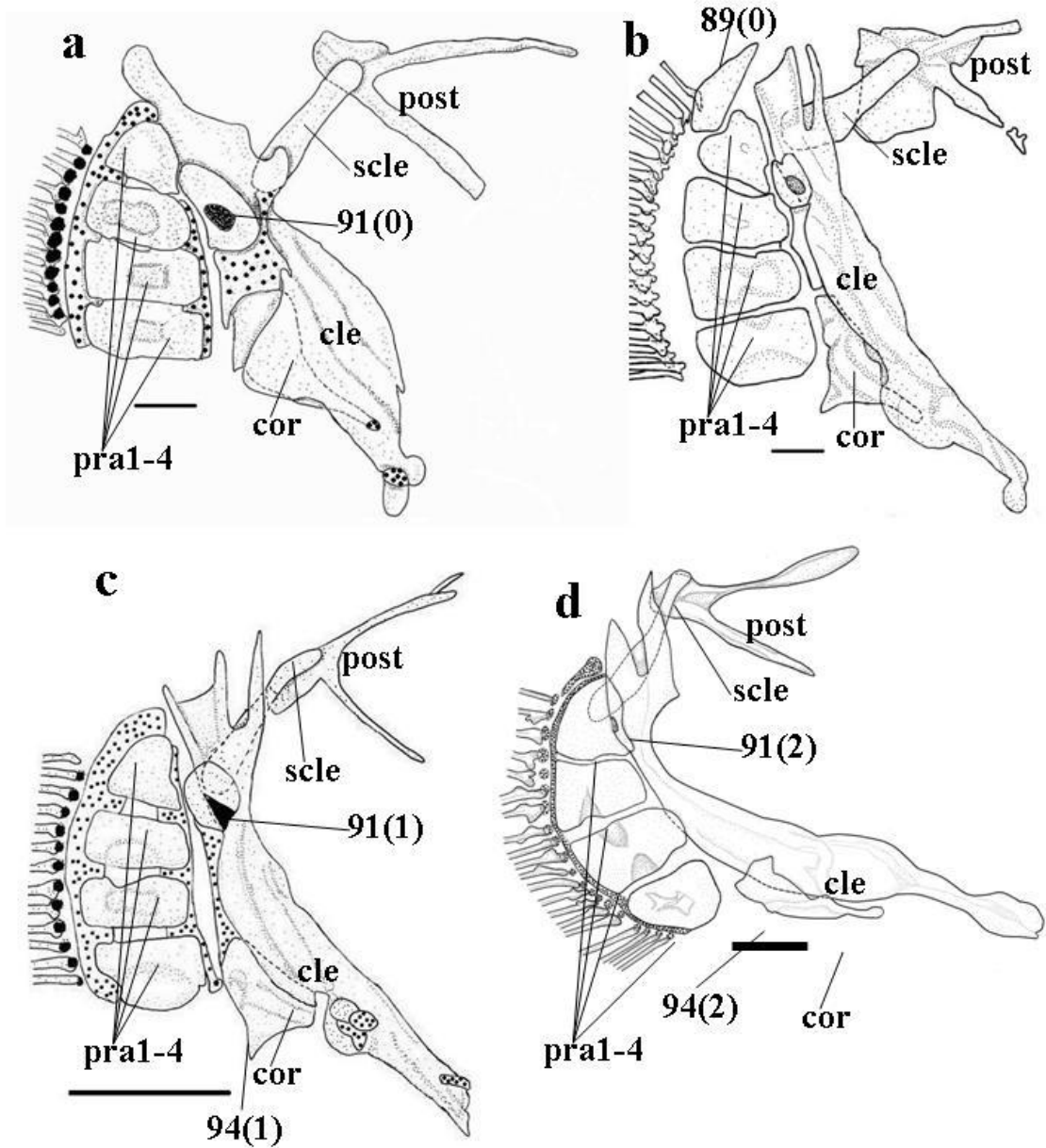


Fig. 46. Vista lateral da face interna da nadadeira peitoral de: a) *Hemieleotris latifasciatus*; b) *Prionobutis koilomatodon*; c) *Dormitator maculatus* e d) *Gobionellus oceanicus*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 1 mm.

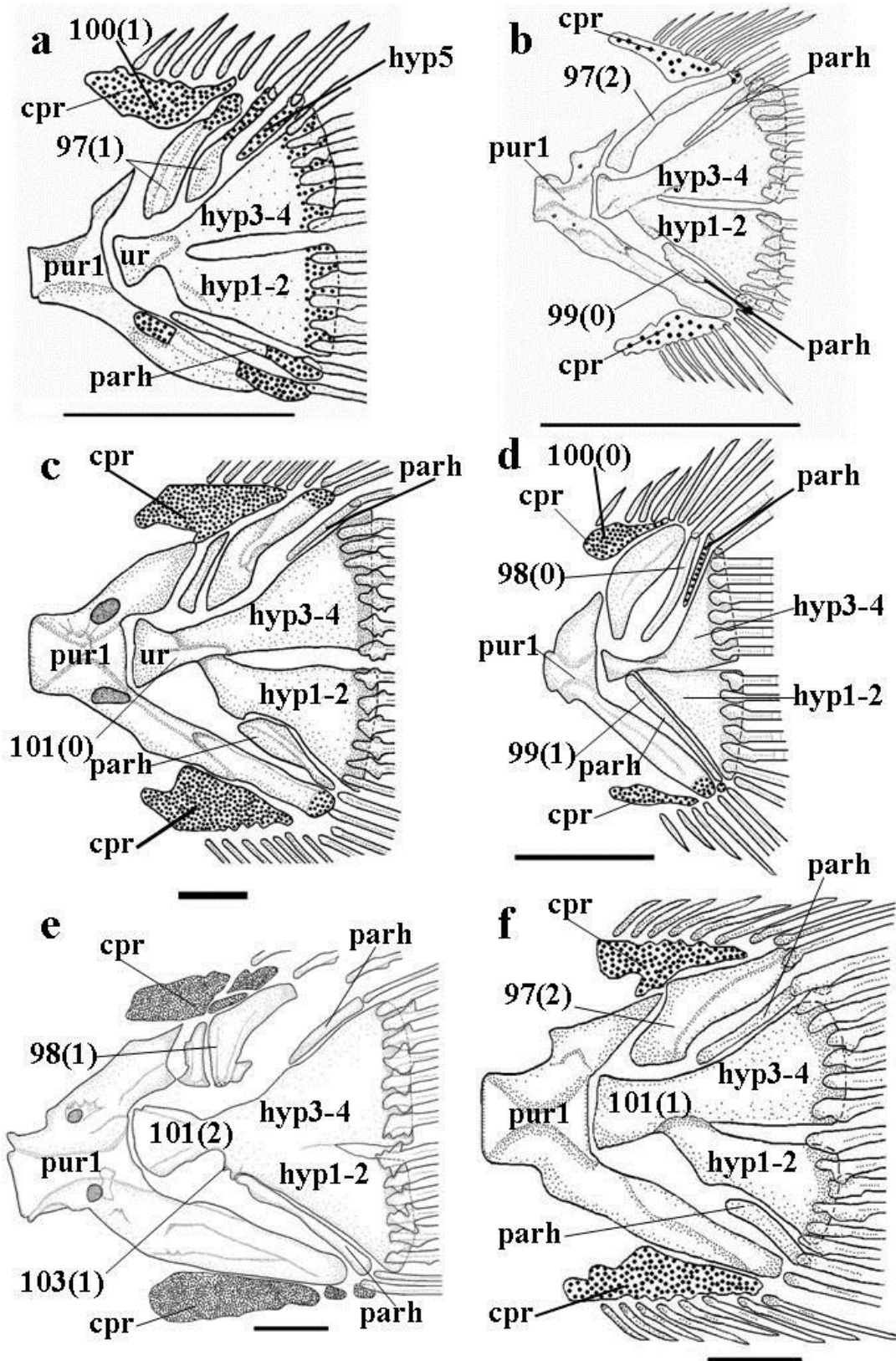


Fig. 47. Vista lateral da nadadeira caudal de: a) *Kribia* sp.; b) *Gobiomorus maculatus*; c) *Gobionellus oceanicus*; d) *Lythrypnus* sp.; e) *Gobioides broussonnetii* e f) *Awaous tajasica*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 1 mm (a, c-f) e 5 mm (b).

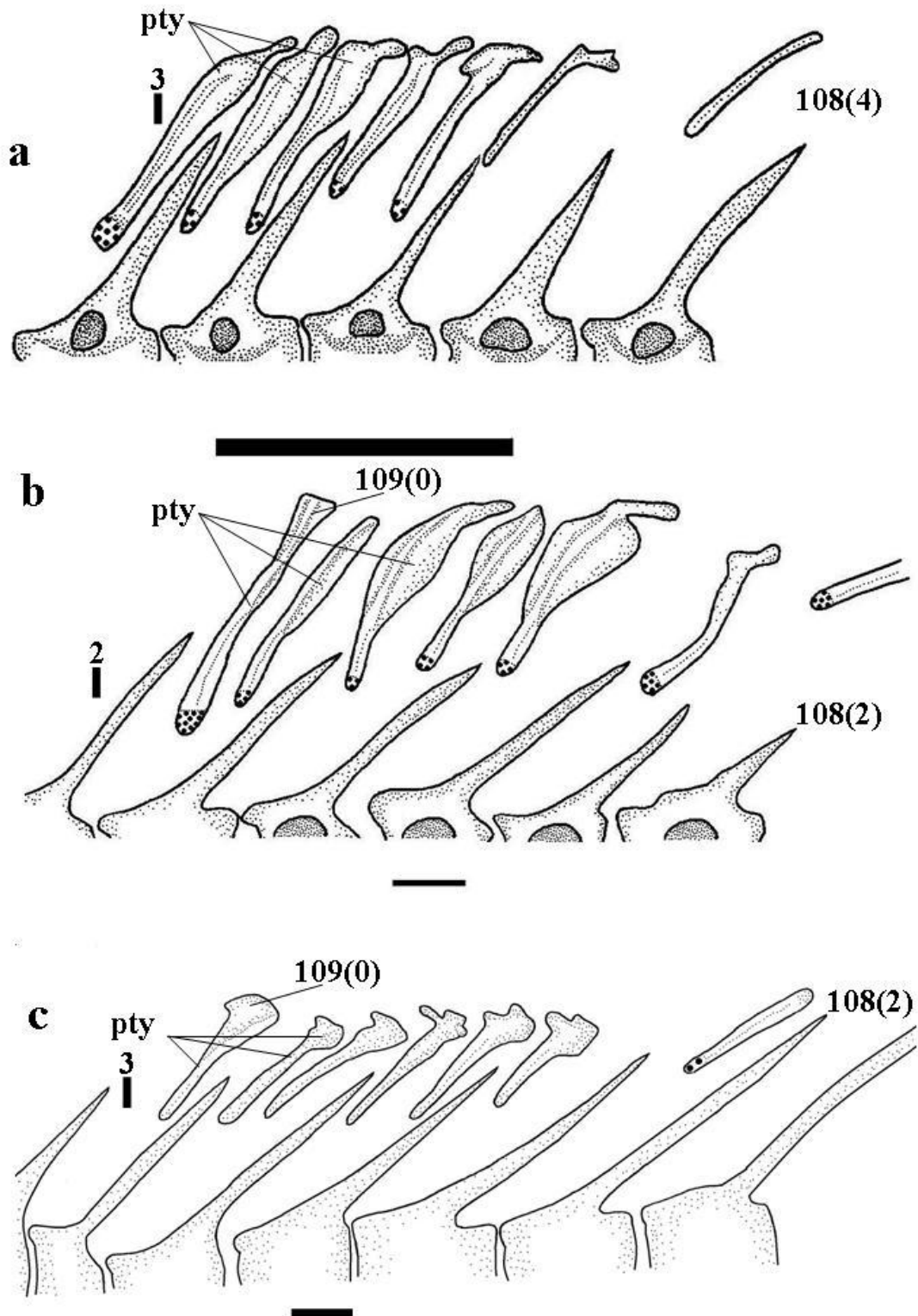


Fig. 48. Vista lateral dos pterigióforos da primeira nadadeira dorsal de: a) *Dormitator maculatus*; b) *Gobiomorus maculatus* e c) *Guavina guavina*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Valores sobre as barras verticais indicam o número dos respectivos espaços interneurais em cada táxon. Escalas: 1 mm.

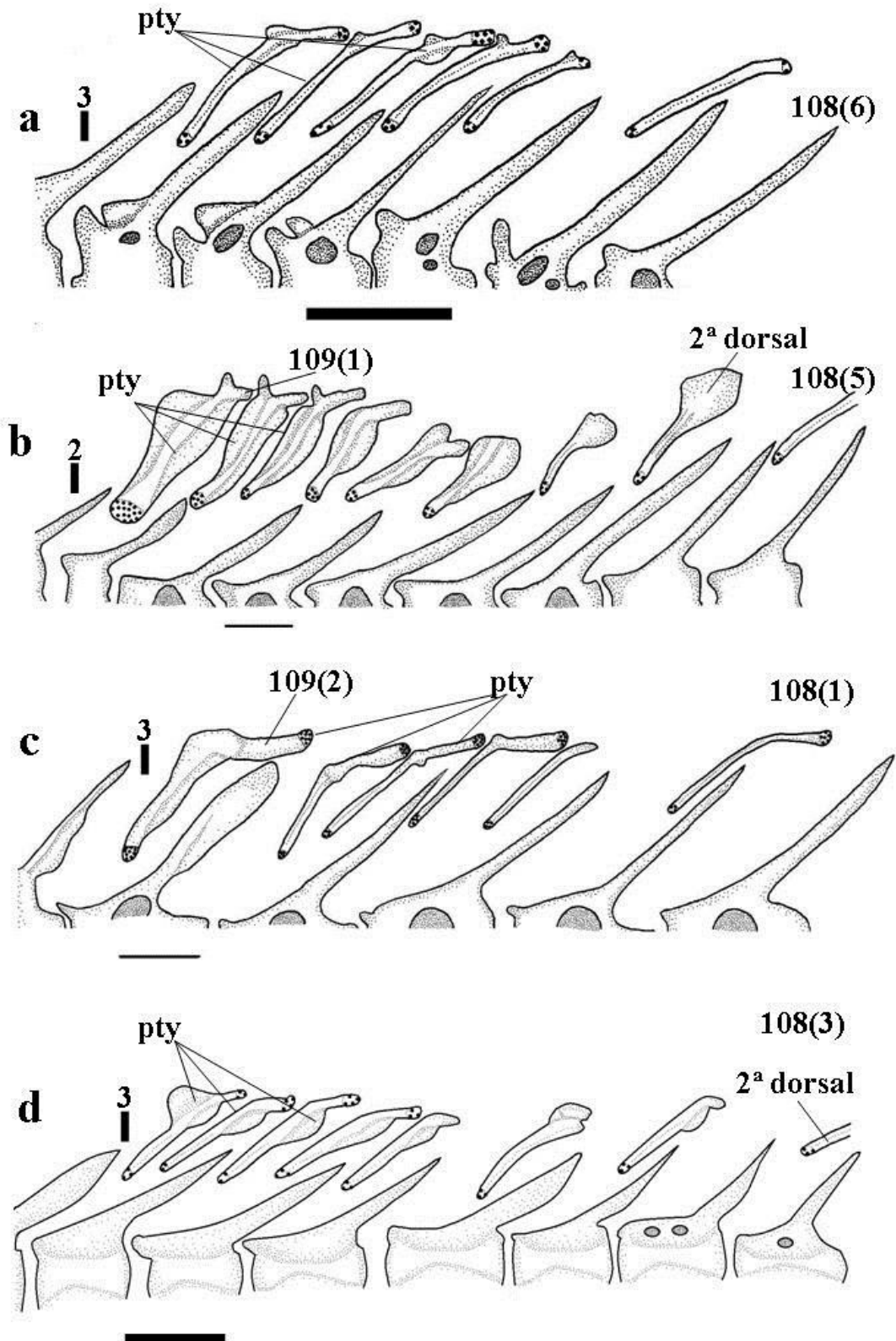


Fig. 49. Vista lateral dos primeiros pterigióforos da nadadeira dorsal de: a) *Chasmichthys dolichognathus*; b) *Acanthogobius flavimanus*; c) *Gobionellus oceanicus* e d) *Gobulus myersi*. Notações como na Fig. 48. Escalas: 1 mm.

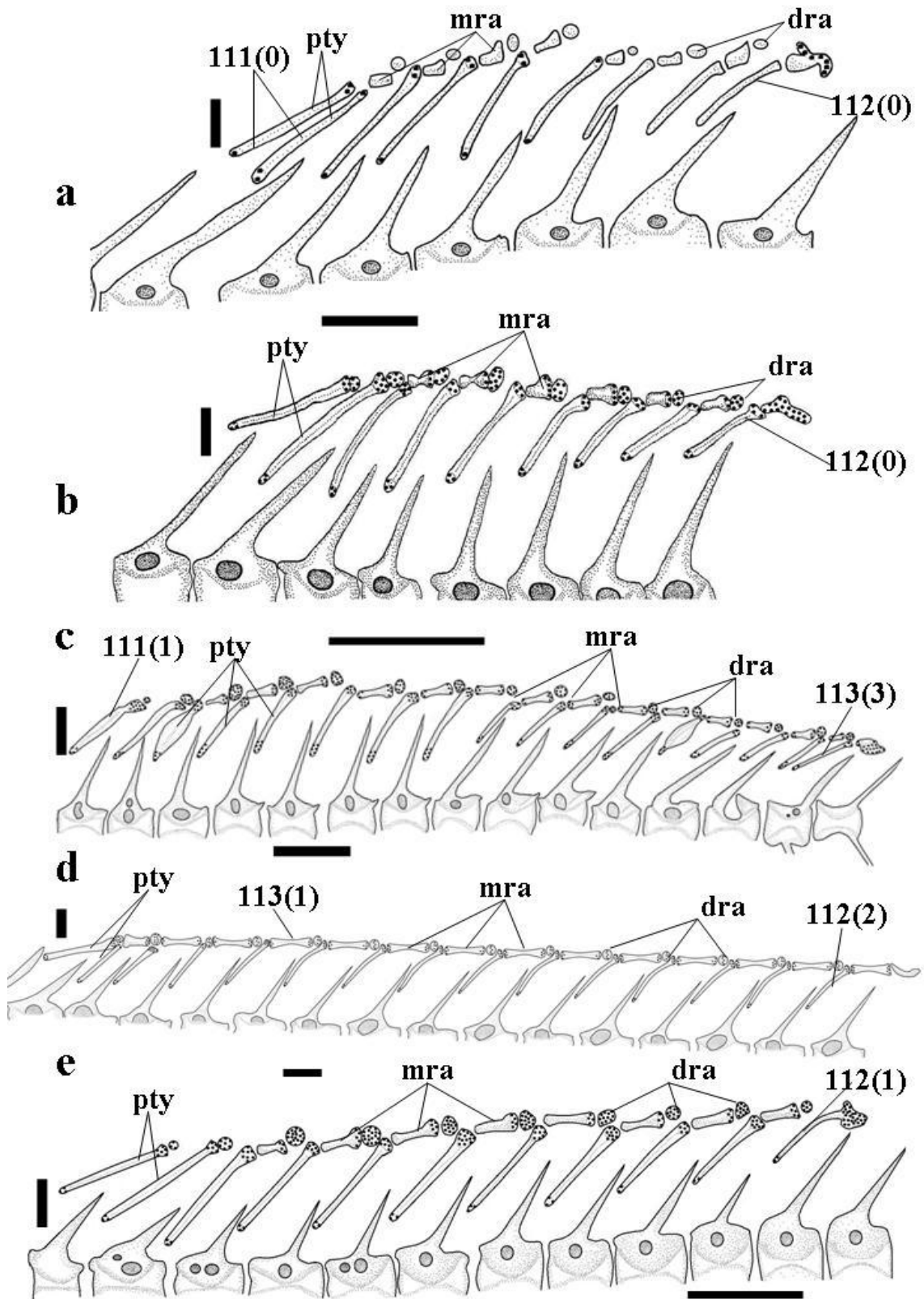


Fig. 50. Vista lateral dos pterigióforos da segunda nadadeira dorsal de: a) *Eleotris pisonis*; b) *Dormitator maculatus*; c) *Microgobius meeki*; d) *Gobionellus oceanicus* e e) *Gobulus myersi*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Barras verticais indicam o primeiro espaço interneural. Escalas: 1 mm.

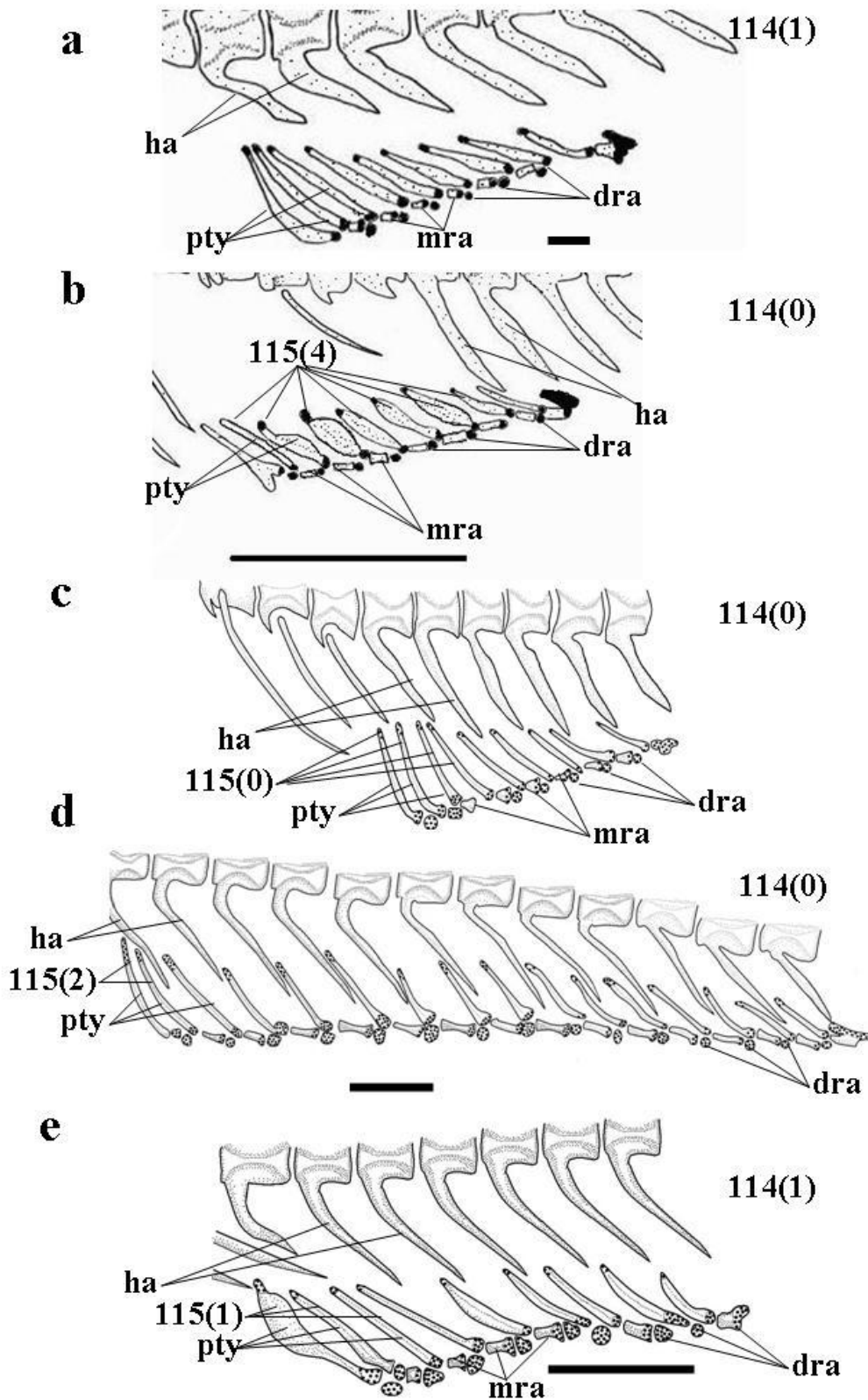


Fig. 51. Vista lateral dos pterigióforos da nadadeira anal de: a) *Gobiomorus maculatus*; b) *Hemieleotris latifasciatus*; c) *Gobiomorus maculatus*; d) *Microgobius meeki* e e) *Priolepis dawsoni*. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Escalas: 5 mm (a) e 1 mm (b-e).

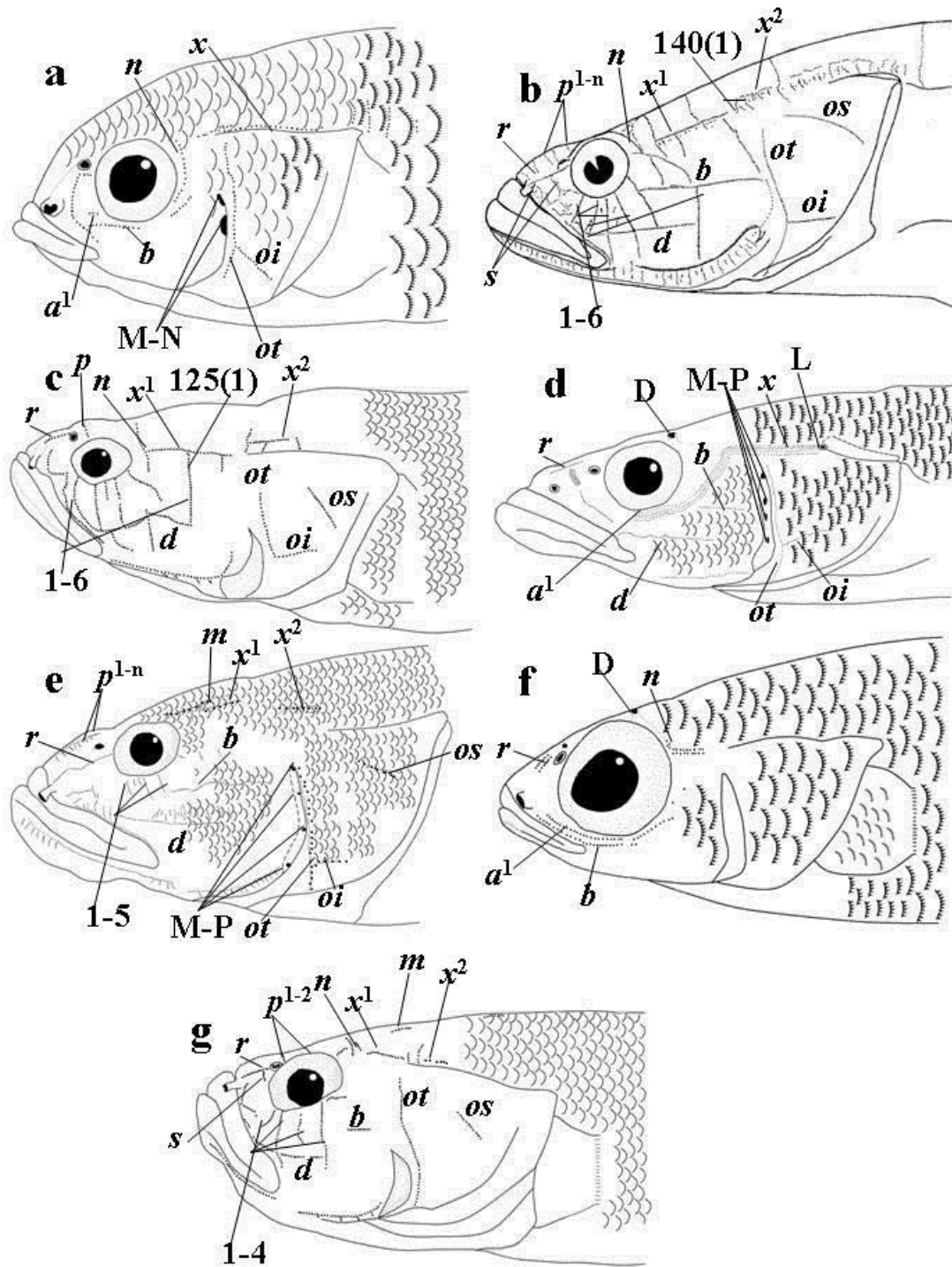


Fig. 52. Vista lateral da cabeça de: a) *Dormitator maculatus*; b) *Eleotris pisonis*; c) *Erotelis smaragdus*; d) *Gobiomorus maculatus*; e) *Guavina guavina*; f) *Hemieleotris latifasciatus* e g) *Kribia* sp. Números indicam o caráter, e números entre parênteses representam o estado do caráter. Fig. (b) modificada de Miller & Wongrat (1979; Fig. 5).

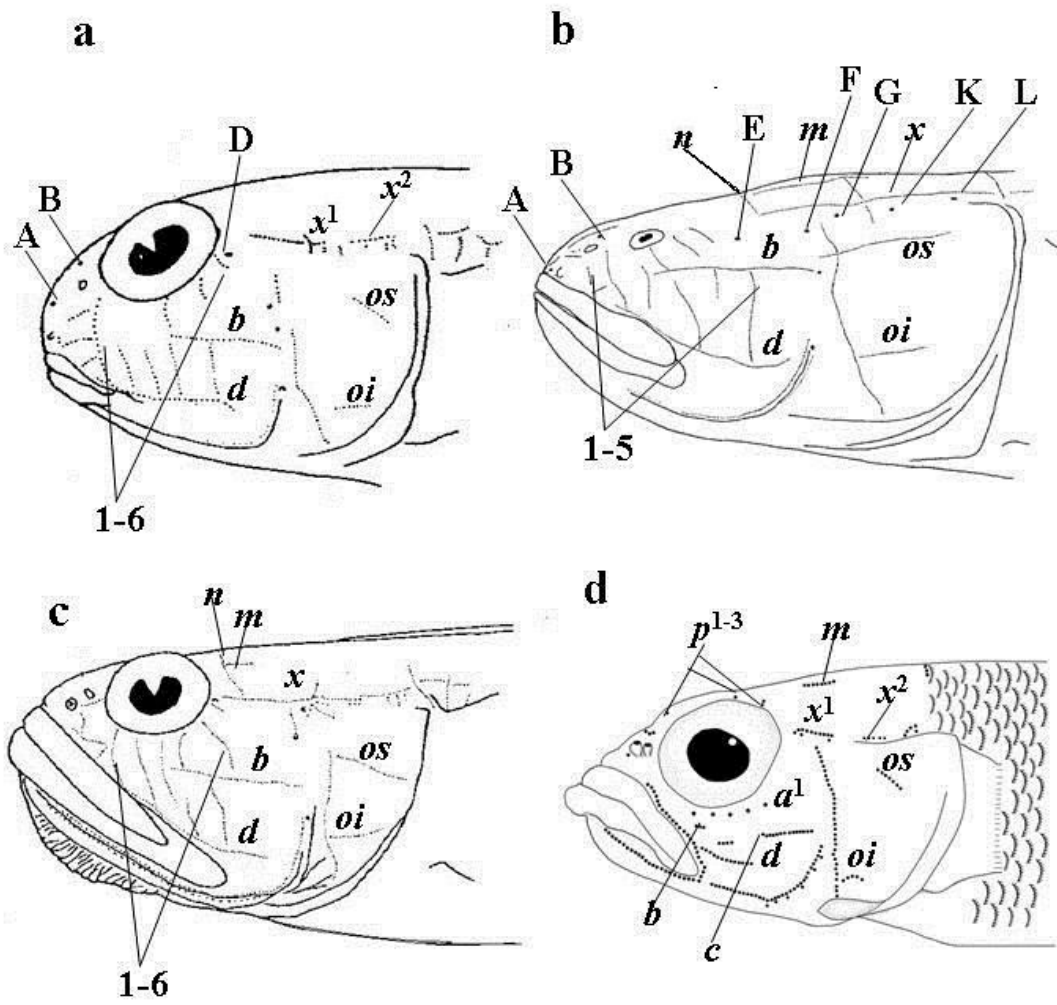


Fig. 53. Vista lateral da cabeça de: a) *Ctenogobius boleosoma*; b) *Gobioides broussonneti*; c) *Microgobius gulosus* e d) *Priolepis dawsoni*. Figs. (a-c) modificadas de Miller & Wongrat (1979).

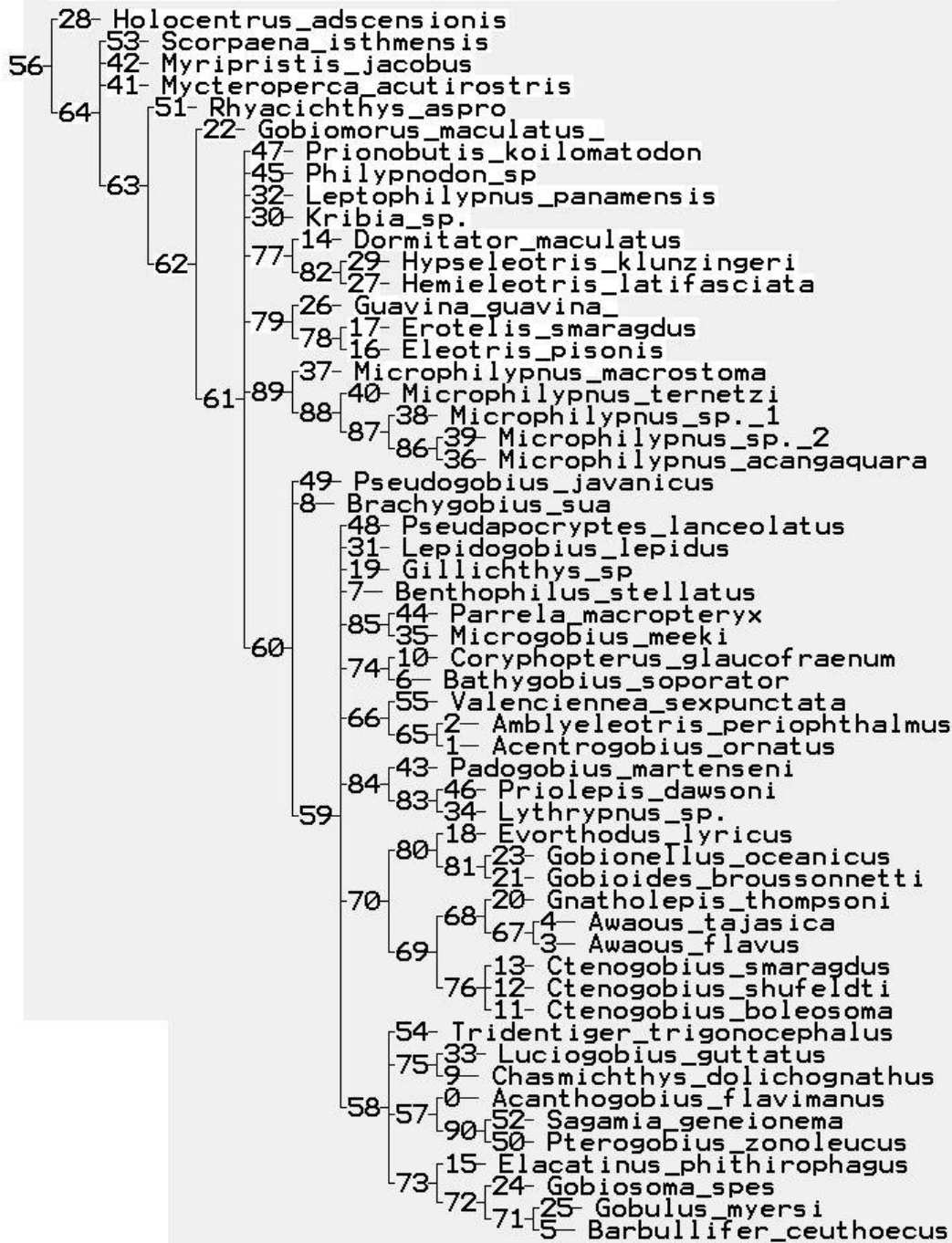


Fig. 54. Cladograma de consenso das relações filogenéticas dos táxons de Gobioides analisados neste projeto.

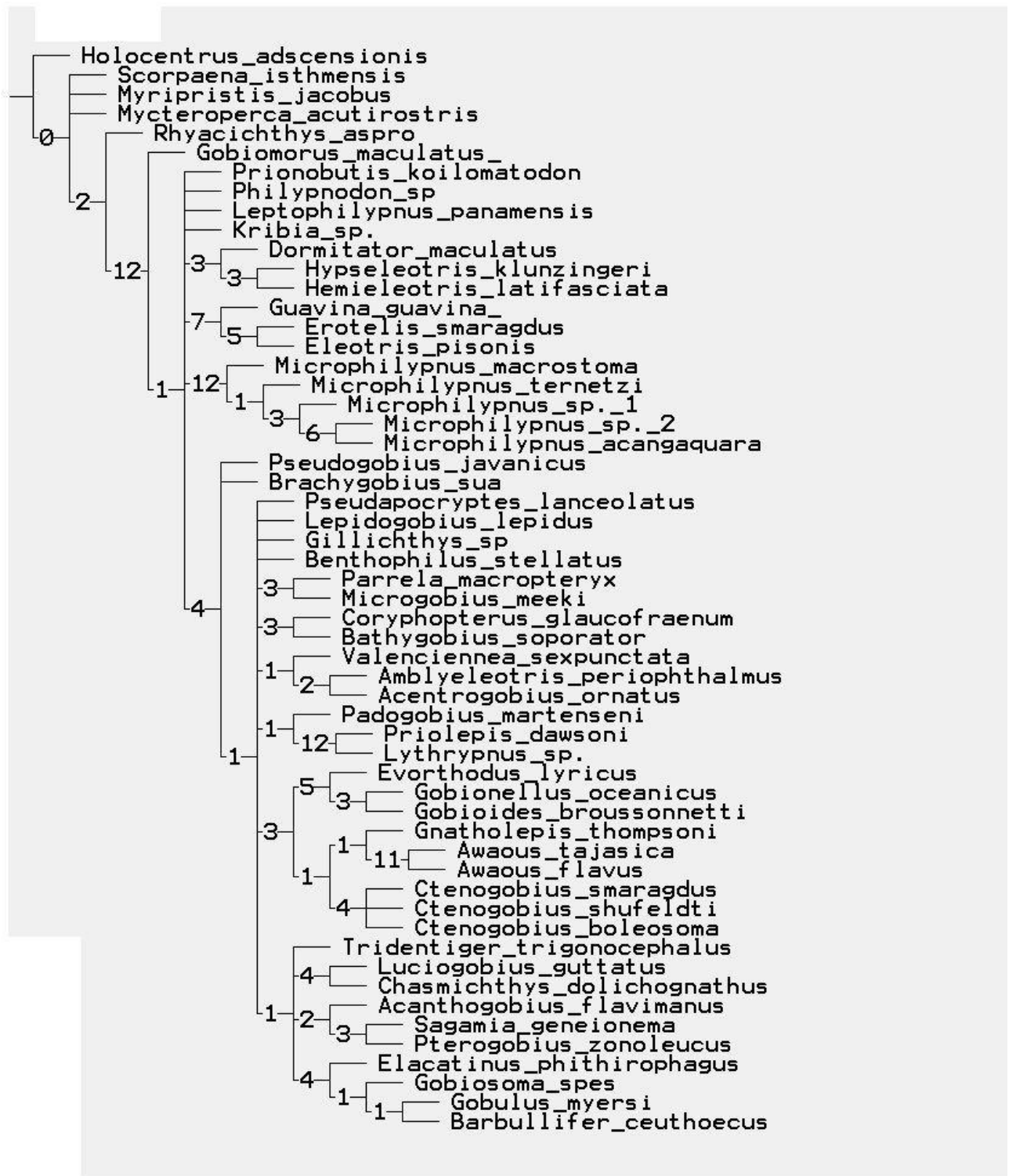


Fig. 55. Índices de Bremer (IB) em cada um dos nós do cladograma de consenso que mostra as relações de parentesco entre os táxons de Gobioidi analisados neste projeto.

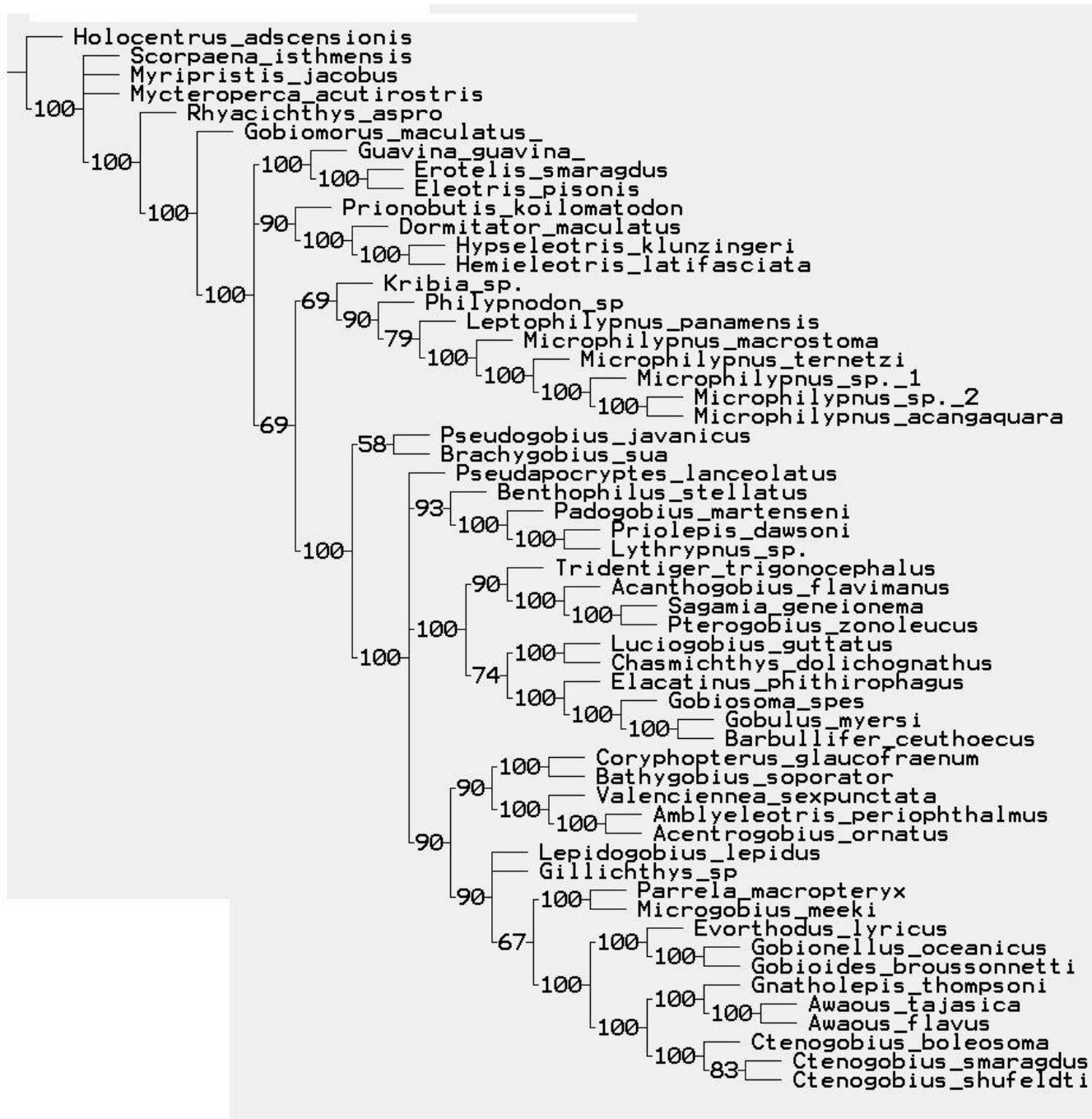


Fig. 56. Cladograma de consenso semi-estrito (Majority-Rule, cutoff: 50%) das relações filogenéticas dos táxons de Gobioidae analisados neste projeto.

Anexo 1 – Lista de sinapomorfias e transições de caracteres nos nós e terminais do cladograma de consenso estrito.

Acanthogobius_flavimanus :
Char. 11: 1 --> 2
Char. 21: 1 --> 0
Char. 27: 0 --> 1
Char. 40: 3 --> 1
Char. 56: 0 --> 1
Char. 61: 0 --> 2
Char. 62: 1 --> 0
Char. 69: 1 --> 0
Char. 73: 0 --> 1
Char. 74: 1 --> 0
Char. 90: 0 --> 1
Char. 92: 0 --> 1
Char. 97: 0 --> 1
Char. 100: 0 --> 1
Char. 103: 1 --> 3
Char. 109: 0 --> 1

Acentrogobius_ornatus :
Char. 15: 0 --> 1
Char. 18: 1 --> 2
Char. 25: 1 --> 0
Char. 26: 0 --> 1
Char. 28: 0 --> 1
Char. 31: 1 --> 0
Char. 44: 2 --> 0
Char. 48: 0 --> 1
Char. 52: 0 --> 1
Char. 70: 0 --> 1
Char. 75: 2 --> 0
Char. 76: 0 --> 1
Char. 78: 0 --> 1
Char. 85: 0 --> 1
Char. 113: 1 --> 0
Char. 132: 0 --> 1
Char. 142: 2 --> 1

Amblyeleotris_periophthalmus :
Char. 13: 1 --> 2
Char. 54: 1 --> 2
Char. 59: 1 --> 0
Char. 136: 0 --> 1
Char. 138: 0 --> 1

Awaous_flavus :
Char. 100: 0 --> 1

Awaous_tajasica :
No autapomorphies

Barbullifer_ceuthoecus :
Char. 3: 1 --> 0
Char. 6: 0 --> 1
Char. 22: 0 --> 1
Char. 23: 1 --> 2
Char. 24: 2 --> 0
Char. 26: 1 --> 0

Char. 27: 0 --> 1
 Char. 54: 0 --> 2
 Char. 60: 0 --> 1
 Char. 61: 0 --> 1
 Char. 65: 1 --> 2
 Char. 87: 0 --> 1
 Char. 92: 2 --> 0
 Char. 103: 1 --> 2
 Char. 118: 6 --> 3
 Char. 132: 0 --> 1
 Char. 136: 1 --> 0
 Char. 137: 3 --> 0
 Bathygobius_soporator :
 Char. 3: 0 --> 1
 Char. 7: 0 --> 1
 Char. 35: 1 --> 0
 Char. 61: 0 --> 2
 Char. 73: 0 --> 1
 Char. 76: 0 --> 1
 Char. 85: 0 --> 1
 Char. 96: 2 --> 1
 Char. 108: 2 --> 0
 Char. 113: 1 --> 0
 Char. 114: 2 --> 3
 Char. 133: 3 --> 1
 Char. 134: 3 --> 2
 Char. 140: 0 --> 1
 Char. 142: 0 --> 1
 Benthophilus_stellatus :
 Char. 13: 1 --> 0
 Char. 18: 1 --> 0
 Char. 25: 1 --> 0
 Char. 30: 0 --> 1
 Char. 44: 2 --> 1
 Char. 48: 0 --> 1
 Char. 54: 1 --> 2
 Char. 65: 1 --> 0
 Char. 69: 1 --> 0
 Char. 74: 0 --> 1
 Char. 75: 2 --> 1
 Char. 84: 1 --> 2
 Char. 92: 0 --> 1
 Char. 93: 0 --> 2
 Char. 100: 0 --> 1
 Char. 102: 1 --> 0
 Char. 106: 0 --> 2
 Char. 109: 0 --> 3
 Char. 111: 1 --> 0
 Char. 113: 1 --> 0
 Char. 116: 0 --> 1
 Char. 117: 1 --> 2
 Char. 123: 0 --> 1
 Char. 125: 0 --> 1
 Char. 140: 0 --> 1
 Char. 142: 0 --> 1
 Brachygobius_sua :

Char. 4: 0 --> 2
 Char. 25: 1 --> 2
 Char. 49: 1 --> 2
 Char. 64: 0 --> 1
 Char. 65: 1 --> 2
 Char. 70: 0 --> 1
 Char. 74: 0 --> 1
 Char. 84: 1 --> 0
 Char. 100: 0 --> 1
 Char. 109: 0 --> 2
 Char. 142: 0 --> 1
 Chasmichthys_dolichognathus :
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 33: 0 --> 1
 Char. 41: 0 --> 1
 Char. 46: 0 --> 1
 Char. 49: 1 --> 0
 Char. 73: 0 --> 1
 Char. 74: 1 --> 0
 Char. 76: 0 --> 1
 Char. 84: 1 --> 2
 Char. 90: 0 --> 1
 Char. 106: 0 --> 2
 Char. 122: 2 --> 1
 Char. 137: 0 --> 1
 Coryphopterus_glaucofraenum :
 Char. 4: 1 --> 0
 Char. 11: 2 --> 1
 Char. 19: 0 --> 1
 Char. 24: 2 --> 1
 Char. 27: 0 --> 1
 Char. 37: 0 --> 1
 Char. 59: 1 --> 0
 Char. 66: 0 --> 1
 Char. 70: 0 --> 1
 Char. 75: 2 --> 1
 Char. 84: 1 --> 2
 Char. 87: 0 --> 1
 Char. 90: 0 --> 1
 Char. 101: 0 --> 1
 Char. 104: 2 --> 0
 Ctenogobius_boleosoma :
 Char. 47: 1 --> 0
 Char. 55: 1 --> 0
 Char. 67: 1 --> 0
 Char. 81: 0 --> 1
 Char. 84: 2 --> 1
 Char. 100: 0 --> 1
 Char. 132: 01 --> 3
 Char. 137: 2 --> 1
 Ctenogobius_shufeldti :
 Char. 27: 1 --> 2
 Char. 29: 0 --> 1
 Char. 36: 2 --> 1
 Char. 41: 0 --> 1
 Char. 61: 1 --> 2

Char. 89: 0 --> 1
 Char. 113: 1 --> 2
 Char. 133: 3 --> 2
 Ctenogobius_smaragdus :
 Char. 15: 0 --> 1
 Char. 37: 0 --> 1
 Char. 104: 2 --> 0
 Dormitator_maculatus :
 Char. 2: 0 --> 1
 Char. 9: 0 --> 1
 Char. 16: 0 --> 1
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 27: 0 --> 1
 Char. 49: 1 --> 2
 Char. 69: 1 --> 0
 Char. 74: 0 --> 1
 Char. 90: 0 --> 1
 Char. 107: 1 --> 4
 Char. 118: 6 --> 3
 Char. 129: 1 --> 0
 Char. 141: 0 --> 1
 Elacatinus_phithiophagus :
 Char. 11: 1 --> 2
 Char. 14: 1 --> 0
 Char. 15: 0 --> 1
 Char. 23: 1 --> 2
 Char. 26: 1 --> 2
 Char. 27: 0 --> 1
 Char. 36: 2 --> 1
 Char. 60: 0 --> 1
 Char. 85: 0 --> 1
 Char. 118: 6 --> 235
 Char. 121: 2 --> 1
 Eleotris_pisonis :
 Char. 16: 0 --> 1
 Char. 29: 0 --> 2
 Char. 110: 1 --> 0
 Char. 131: 0 --> 1
 Erotelis_smaragdus :
 Char. 3: 0 --> 1
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 44: 1 --> 2
 Char. 54: 1 --> 0
 Char. 75: 1 --> 2
 Char. 90: 0 --> 1
 Char. 104: 2 --> 0
 Char. 140: 0 --> 1
 Char. 141: 0 --> 2
 Evorthodus_lyricus :
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 61: 01 --> 2
 Char. 100: 0 --> 1
 Char. 136: 0 --> 2
 Char. 141: 0 --> 3
 Gillichthys_sp :
 Char. 13: 1 --> 0

Char. 22: 1 --> 0
 Char. 23: 1 --> 0
 Char. 26: 0 --> 1
 Char. 49: 1 --> 0
 Char. 58: 1 --> 2
 Char. 64: 0 --> 1
 Char. 70: 0 --> 1
 Char. 71: 2 --> 1
 Char. 84: 1 --> 2
 Char. 96: 2 --> 1
 Char. 101: 0 --> 1
 Char. 105: 2 --> 1
 Char. 106: 0 --> 2
 Char. 107: 2 --> 6
 Gnatholepis_thompsoni :
 Char. 28: 0 --> 1
 Char. 36: 2 --> 0
 Char. 47: 1 --> 0
 Char. 51: 0 --> 1
 Char. 54: 1 --> 2
 Char. 57: 1 --> 2
 Char. 69: 2 --> 1
 Char. 137: 2 --> 0
 Gobioides_broussonnetti :
 Char. 4: 1 --> 0
 Char. 7: 0 --> 1
 Char. 11: 2 --> 0
 Char. 16: 0 --> 1
 Char. 18: 1 --> 0
 Char. 22: 1 --> 0
 Char. 29: 0 --> 1
 Char. 38: 0 --> 2
 Char. 59: 1 --> 2
 Char. 65: 3 --> 2
 Char. 100: 0 --> 2
 Char. 118: 2 --> 3
 Char. 119: 1 --> 0
 Char. 141: 0 --> 4
 Char. 142: 0 --> 2
 Char. 144: 2 --> 1
 Gobiomorus_maculatus_ :
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 16: 0 --> 1
 Char. 27: 0 --> 1
 Char. 61: 0 --> 1
 Char. 66: 0 --> 1
 Char. 90: 0 --> 1
 Char. 100: 0 --> 1
 Char. 103: 1 --> 2
 Char. 106: 0 --> 1
 Char. 109: 0 --> 1
 Char. 113: 0 --> 1
 Char. 142: 0 --> 2
 Gobionellus_oceanicus :
 Char. 9: 0 --> 1
 Char. 25: 1 --> 2

Char. 32: 1 --> 0
 Char. 36: 2 --> 1
 Char. 44: 0 --> 1
 Char. 48: 0 --> 1
 Char. 69: 2 --> 1
 Char. 112: 0 --> 1
 Char. 113: 1 --> 2
 Char. 114: 2 --> 3
 Char. 122: 1 --> 0
 Char. 125: 0 --> 1
 Char. 132: 0 --> 1
 Char. 137: 2 --> 3
 Gobiosoma_spes :
 Char. 48: 0 --> 1
 Char. 61: 0 --> 2
 Char. 75: 2 --> 1
 Char. 119: 1 --> 0
 Char. 122: 2 --> 1
 Gobulus_myersi :
 Char. 2: 0 --> 1
 Char. 46: 1 --> 0
 Char. 48: 0 --> 2
 Char. 50: 1 --> 0
 Char. 74: 1 --> 0
 Char. 102: 1 --> 0
 Char. 116: 0 --> 1
 Guavina_guavina_ :
 Char. 25: 1 --> 0
 Char. 50: 0 --> 1
 Char. 62: 1 --> 0
 Char. 73: 0 --> 2
 Char. 107: 1 --> 4
 Char. 118: 6 --> 1
 Char. 142: 0 --> 2
 Hemieleotris_latifasciata :
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 7: 1 --> 0
 Char. 107: 1 --> 2
 Holocentrus_adscensionis :
 No autapomorphies
 Hypseleotris_klunzingeri :
 Char. 23: 1 --> 2
 Char. 71: 2 --> 1
 Char. 76: 1 --> 0
 Char. 102: 1 --> 0
 Char. 109: 1 --> 2
 Char. 110: 1 --> 0
 Char. 111: 0 --> 1
 Char. 113: 0 --> 1
 Char. 116: 1 --> 0
 Char. 117: 2 --> 1
 Char. 118: 6 --> 1
 Char. 119: 1 --> 0
 Char. 136: 0 --> 1
 Kribia_sp. :
 Char. 7: 1 --> 0

Char. 16: 0 --> 1
 Char. 23: 1 --> 2
 Char. 27: 0 --> 2
 Char. 35: 1 --> 0
 Char. 44: 1 --> 0
 Char. 45: 1 --> 0
 Char. 53: 0 --> 1
 Char. 57: 0 --> 1
 Char. 61: 0 --> 1
 Char. 84: 1 --> 0
 Char. 104: 2 --> 1
 Char. 111: 0 --> 1
 Char. 114: 0 --> 1
 Char. 125: 1 --> 0
 Char. 133: 3 --> 2
 Char. 136: 0 --> 1
 Lepidogobius_lepidus :
 Char. 4: 1 --> 2
 Char. 6: 0 --> 1
 Char. 24: 2 --> 3
 Char. 27: 0 --> 1
 Char. 42: 0 --> 1
 Char. 48: 0 --> 2
 Char. 49: 1 --> 0
 Char. 50: 0 --> 1
 Char. 54: 1 --> 2
 Char. 57: 1 --> 2
 Char. 58: 1 --> 2
 Char. 59: 1 --> 0
 Char. 65: 1 --> 3
 Char. 67: 0 --> 1
 Char. 75: 2 --> 0
 Char. 105: 2 --> 1
 Char. 107: 2 --> 6
 Leptophilypnus_panamensis :
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 21: 1 --> 0
 Char. 25: 1 --> 2
 Char. 61: 0 --> 1
 Char. 65: 1 --> 2
 Char. 73: 0 --> 1
 Char. 90: 0 --> 1
 Char. 105: 0 --> 2
 Char. 114: 0 --> 2
 Char. 116: 1 --> 0
 Char. 117: 2 --> 1
 Char. 118: 6 --> 14
 Char. 121: 2 --> 0
 Char. 122: 2 --> 1
 Char. 128: 0 --> 1
 Char. 133: 3 --> 1
 Char. 136: 0 --> 1
 Char. 141: 0 --> 2
 Char. 142: 0 --> 1
 Luciogobius_guttatus :
 Char. 11: 1 --> 0

Char. 13: 1 --> 0
 Char. 15: 0 --> 1
 Char. 25: 0 --> 1
 Char. 37: 0 --> 1
 Char. 52: 0 --> 1
 Char. 71: 2 --> 0
 Char. 78: 0 --> 2
 Char. 103: 1 --> 3
 Char. 107: 3 --> 7
 Char. 110: 1 --> 0
 Char. 113: 1 --> 2
 Char. 114: 2 --> 1
 Char. 120: 0 --> 1
 Char. 136: 0 --> 2
 Lythrypnus_sp. :
 Char. 26: 0 --> 1
 Char. 58: 1 --> 0
 Char. 59: 1 --> 0
 Char. 64: 0 --> 1
 Char. 65: 1 --> 0
 Char. 67: 0 --> 1
 Char. 111: 1 --> 0
 Char. 115: 0 --> 1
 Char. 128: 0 --> 2
 Char. 130: 0 --> 1
 Char. 136: 1 --> 2
 Char. 137: 0 --> 3
 Microgobius_meeki :
 Char. 2: 0 --> 1
 Char. 13: 1 --> 2
 Char. 15: 0 --> 1
 Char. 22: 1 --> 0
 Char. 25: 1 --> 2
 Char. 26: 0 --> 1
 Char. 36: 2 --> 1
 Char. 47: 0 --> 1
 Char. 58: 1 --> 2
 Char. 59: 1 --> 2
 Char. 70: 0 --> 1
 Char. 77: 0 --> 1
 Char. 84: 1 --> 2
 Char. 111: 1 --> 3
 Char. 113: 1 --> 3
 Char. 118: 6 --> 3
 Char. 132: 0 --> 3
 Char. 136: 0 --> 2
 Char. 141: 0 --> 4
 Microphilypnus_acangaquara :
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 134: 0 --> 1
 Microphilypnus_macrostoma :
 Char. 37: 0 --> 1
 Char. 104: 2 --> 0
 Char. 106: 0 --> 1
 Char. 137: 1 --> 2
 Char. 140: 0 --> 1

Microphilypnus_sp._1 :
 No autapomorphies
 Microphilypnus_sp._2 :
 Char. 25: 1 --> 0
 Char. 44: 0 --> 1
 Char. 48: 0 --> 1
 Char. 84: 1 --> 0
 Char. 96: 1 --> 2
 Char. 104: 2 --> 1
 Char. 122: 2 --> 1
 Char. 137: 0 --> 2
 Char. 140: 0 --> 1
 Microphilypnus_ternetzi :
 No autapomorphies
 Mycteroperca_acutirostris :
 Char. 113: 2 --> 1
 Myripristis_jacobus :
 No autapomorphies
 Padogobius_martenseni :
 Char. 31: 1 --> 0
 Char. 36: 2 --> 1
 Char. 40: 3 --> 0
 Char. 61: 0 --> 2
 Char. 62: 1 --> 2
 Char. 69: 1 --> 0
 Char. 109: 0 --> 1
 Char. 121: 2 --> 0
 Char. 122: 2 --> 0
 Char. 123: 0 --> 1
 Parrela_macropteryx :
 Char. 23: 1 --> 2
 Char. 35: 1 --> 2
 Char. 37: 0 --> 1
 Char. 42: 0 --> 1
 Char. 48: 0 --> 1
 Char. 52: 0 --> 1
 Char. 54: 1 --> 0
 Char. 57: 1 --> 2
 Char. 61: 0 --> 1
 Char. 63: 0 --> 1
 Char. 116: 0 --> 1
 Char. 120: 0 --> 1
 Char. 122: 2 --> 1
 Philypnodon_sp :
 Char. 15: 0 --> 1
 Char. 16: 0 --> 1
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 22: 1 --> 0
 Char. 26: 0 --> 1
 Char. 35: 1 --> 0
 Char. 36: 2 --> 0
 Char. 40: 3 --> 0
 Char. 42: 0 --> 1
 Char. 53: 0 --> 1
 Char. 54: 2 --> 0
 Char. 59: 01 --> 2

Char. 75: 1 --> 2
 Char. 103: 1 --> 0
 Char. 106: 0 --> 2
 Char. 107: 1 --> 4
 Char. 114: 0 --> 1
 Char. 116: 1 --> 0
 Char. 121: 2 --> 0
 Char. 133: 3 --> 1
 Char. 136: 0 --> 2
 Priolepis_dawsoni :
 Char. 9: 0 --> 1
 Char. 24: 2 --> 0
 Char. 44: 2 --> 1
 Char. 74: 0 --> 1
 Char. 75: 2 --> 0
 Char. 93: 0 --> 1
 Char. 95: 2 --> 1
 Char. 114: 2 --> 1
 Prionobutis_koilomatodon :
 Char. 18: 0 --> 1
 Char. 24: 0 --> 2
 Char. 45: 1 --> 0
 Char. 48: 0 --> 1
 Char. 57: 0 --> 1
 Char. 71: 2 --> 0
 Char. 75: 1 --> 0
 Char. 76: 1 --> 0
 Char. 84: 1 --> 0
 Char. 87: 0 --> 1
 Char. 88: 1 --> 0
 Char. 92: 2 --> 0
 Char. 105: 0 --> 2
 Char. 107: 1 --> 2
 Char. 109: 0 --> 1
 Char. 116: 1 --> 0
 Char. 117: 2 --> 0
 Char. 118: 6 --> 0
 Char. 121: 2 --> 0
 Char. 122: 2 --> 0
 Char. 132: 0 --> 2
 Char. 137: 1 --> 3
 Char. 142: 0 --> 1
 Pseudapocryptes_lanceolatus :
 Char. 4: 1 --> 0
 Char. 13: 1 --> 2
 Char. 18: 1 --> 0
 Char. 30: 0 --> 1
 Char. 51: 0 --> 1
 Char. 52: 0 --> 1
 Char. 54: 1 --> 3
 Char. 56: 0 --> 2
 Char. 59: 1 --> 2
 Char. 64: 0 --> 1
 Char. 65: 1 --> 3
 Char. 69: 1 --> 0
 Char. 75: 2 --> 0

Char. 107: 2 --> 1
 Char. 111: 1 --> 4
 Char. 113: 1 --> 4
 Char. 114: 2 --> 3
 Char. 117: 1 --> 2
 Char. 120: 0 --> 1
 Pseudogobius_javanicus :
 Char. 26: 0 --> 1
 Char. 27: 0 --> 1
 Char. 44: 1 --> 0
 Char. 49: 1 --> 0
 Char. 59: 1 --> 2
 Char. 62: 1 --> 2
 Char. 104: 2 --> 1
 Char. 122: 2 --> 1
 Char. 128: 0 --> 2
 Char. 130: 0 --> 1
 Char. 132: 0 --> 3
 Pterogobius_zonoleucus :
 Char. 31: 1 --> 0
 Char. 39: 0 --> 1
 Char. 59: 2 --> 0
 Char. 65: 1 --> 2
 Char. 75: 0 --> 1
 Char. 99: 0 --> 1
 Char. 102: 1 --> 0
 Char. 118: 4 --> 23
 Char. 142: 0 --> 2
 Rhyacichthys_aspro :
 Char. 18: 0 --> 1
 Char. 57: 0 --> 1
 Char. 103: 1 --> 0
 Char. 104: 2 --> 0
 Sagamia_geneionema :
 Char. 22: 0 --> 1
 Char. 40: 3 --> 2
 Char. 48: 0 --> 1
 Char. 61: 0 --> 1
 Char. 66: 0 --> 1
 Char. 144: 2 --> 1
 Scorpaena_isthmensis :
 Char. 16: 0 --> 1
 Tridentiger_trigonocephalus :
 Char. 7: 0 --> 1
 Char. 22: 0 --> 1
 Char. 24: 2 --> 3
 Char. 36: 2 --> 0
 Char. 37: 0 --> 1
 Char. 41: 0 --> 1
 Char. 48: 0 --> 2
 Char. 49: 1 --> 0
 Char. 50: 0 --> 1
 Char. 56: 0 --> 1
 Char. 77: 0 --> 1
 Char. 102: 1 --> 0
 Char. 111: 1 --> 2

```

Char. 118: 6 --> 2
Char. 119: 1 --> 0
Char. 121: 2 --> 0
Char. 138: 0 --> 1
Char. 142: 03 --> 1
Valenciennae_sexipunctata :
Char. 4: 1 --> 2
Char. 36: 2 --> 0
Char. 102: 1 --> 0
Char. 111: 1 --> 2
Char. 141: 0 --> 2
Node 57 :
Char. 4: 0 --> 2
Char. 20: 0 --> 1
Char. 42: 1 --> 0
Char. 75: 2 --> 0
Char. 76: 0 --> 1
Char. 106: 0 --> 2
Char. 107: 3 --> 5
Char. 108: 2 --> 1
Char. 118: 6 --> 4
Char. 122: 2 --> 1
Char. 137: 0 --> 1
Char. 138: 0 --> 1
Node 58 :
Char. 4: 1 --> 0
Char. 11: 2 --> 1
Char. 22: 1 --> 0
Char. 25: 1 --> 0
Char. 26: 0 --> 1
Char. 35: 1 --> 2
Char. 42: 0 --> 1
Char. 59: 1 --> 2
Char. 74: 0 --> 1
Char. 96: 2 --> 1
Char. 105: 2 --> 0
Char. 107: 2 --> 3
Node 59 :
Char. 0: 0 --> 1
Char. 4: 0 --> 1
Char. 7: 1 --> 0
Char. 11: 1 --> 2
Char. 39: 1 --> 0
Char. 44: 1 --> 2
Char. 54: 2 --> 1
Char. 57: 2 --> 1
Char. 107: 1 --> 2
Char. 113: 0 --> 1
Char. 117: 2 --> 1
Char. 120: 1 --> 0
Node 60 :
Char. 18: 0 --> 1
Char. 19: 1 --> 0
Char. 24: 0 --> 2
Char. 45: 1 --> 0
Char. 53: 0 --> 1

```

Char. 57: 0 --> 2
 Char. 76: 1 --> 0
 Char. 83: 0 --> 1
 Char. 93: 1 --> 0
 Char. 95: 0 --> 2
 Char. 99: 1 --> 0
 Char. 105: 0 --> 2
 Char. 114: 0 --> 2
 Char. 123: 1 --> 0
 Char. 125: 1 --> 0
 Char. 134: 01 --> 3
 Char. 137: 1 --> 0
 Char. 144: 1 --> 2
 Node 61 :
 Char. 7: 0 --> 1
 Char. 17: 0 --> 1
 Char. 21: 0 --> 1
 Char. 22: 0 --> 1
 Char. 25: 0 --> 1
 Char. 36: 0 --> 2
 Char. 45: 0 --> 1
 Char. 54: 0 --> 2
 Char. 65: 0 --> 1
 Char. 69: 0 --> 1
 Char. 84: 0 --> 1
 Char. 92: 0 --> 2
 Node 62 :
 Char. 13: 0 --> 1
 Char. 14: 0 --> 1
 Char. 19: 0 --> 1
 Char. 23: 0 --> 1
 Char. 31: 0 --> 1
 Char. 39: 0 --> 1
 Char. 44: 0 --> 1
 Char. 49: 0 --> 1
 Char. 62: 0 --> 1
 Char. 71: 0 --> 2
 Char. 75: 0 --> 1
 Char. 76: 0 --> 1
 Char. 88: 0 --> 1
 Char. 93: 0 --> 1
 Char. 99: 0 --> 1
 Char. 102: 0 --> 1
 Char. 110: 0 --> 1
 Node 63 :
 Char. 11: 0 --> 1
 Char. 58: 0 --> 1
 Char. 105: 2 --> 0
 Char. 113: 2 --> 0
 Node 64 :
 No synapomorphies
 Node 65 :
 Char. 90: 0 --> 1
 Char. 123: 0 --> 1
 Char. 125: 0 --> 1
 Char. 137: 0 --> 1

```

Node 66 :
  Char. 7: 0 --> 1
  Char. 22: 1 --> 0
  Char. 109: 0 --> 2
  Char. 118: 6 --> 2
  Char. 121: 2 --> 1
  Char. 122: 2 --> 1
  Char. 142: 0 --> 2
Node 67 :
  Char. 11: 2 --> 1
  Char. 14: 1 --> 0
  Char. 21: 1 --> 0
  Char. 32: 1 --> 0
  Char. 38: 0 --> 2
  Char. 44: 0 --> 1
  Char. 52: 1 --> 0
  Char. 55: 1 --> 0
  Char. 58: 2 --> 1
  Char. 61: 1 --> 2
  Char. 64: 0 --> 1
  Char. 75: 1 --> 2
  Char. 114: 2 --> 3
  Char. 131: 0 --> 1
  Char. 133: 3 --> 2
  Char. 134: 3 --> 1
  Char. 141: 0 --> 2
Node 68 :
  Char. 9: 0 --> 1
  Char. 22: 1 --> 0
  Char. 29: 0 --> 1
  Char. 80: 0 --> 1
  Char. 136: 0 --> 1
Node 69 :
  Char. 59: 1 --> 2
  Char. 112: 0 --> 1
  Char. 119: 1 --> 0
  Char. 125: 0 --> 1
Node 70 :
  Char. 3: 0 --> 1
  Char. 32: 0 --> 1
  Char. 39: 0 --> 1
  Char. 44: 2 --> 0
  Char. 47: 0 --> 1
  Char. 52: 0 --> 1
  Char. 55: 0 --> 1
  Char. 58: 1 --> 2
  Char. 63: 0 --> 1
  Char. 65: 1 --> 3
  Char. 66: 0 --> 1
  Char. 69: 1 --> 2
  Char. 70: 0 --> 1
  Char. 75: 2 --> 1
  Char. 97: 0 --> 1
  Char. 107: 2 --> 1
  Char. 118: 6 --> 2
  Char. 121: 2 --> 0

```

```
Char. 122: 2 --> 1
Char. 123: 0 --> 1
Char. 137: 0 --> 2
Node 71 :
Char. 25: 2 --> 1
Char. 35: 2 --> 1
Char. 113: 1 --> 0
Char. 117: 1 --> 2
Char. 120: 0 --> 1
Char. 134: 3 --> 2
Char. 140: 0 --> 1
Node 72 :
Char. 7: 0 --> 2
Char. 20: 0 --> 1
Char. 37: 0 --> 1
Char. 41: 0 --> 1
Char. 54: 1 --> 0
Char. 77: 0 --> 1
Char. 96: 1 --> 2
Node 73 :
Char. 25: 0 --> 2
Char. 46: 0 --> 1
Char. 50: 0 --> 1
Char. 62: 1 --> 2
Char. 89: 0 --> 2
Char. 92: 0 --> 2
Char. 123: 0 --> 1
Char. 129: 0 --> 1
Char. 136: 0 --> 1
Char. 137: 0 --> 3
Char. 141: 0 --> 4
Node 74 :
Char. 16: 0 --> 1
Char. 20: 0 --> 1
Char. 48: 0 --> 1
Char. 52: 0 --> 1
Char. 71: 2 --> 1
Char. 111: 1 --> 0
Char. 118: 6 --> 2
Char. 121: 2 --> 1
Char. 122: 2 --> 1
Char. 128: 0 --> 2
Char. 132: 0 --> 1
Char. 141: 0 --> 2
Node 75 :
Char. 7: 0 --> 1
Char. 12: 0 --> 1
Char. 48: 0 --> 1
Char. 65: 1 --> 3
Char. 66: 0 --> 1
Char. 69: 1 --> 0
Char. 75: 2 --> 0
Char. 92: 0 --> 2
Char. 105: 0 --> 1
Char. 116: 0 --> 1
Char. 117: 1 --> 2
```

```

Node 76 :
  Char. 16: 0 --> 1
  Char. 92: 0 --> 1
  Char. 115: 0 --> 1
  Char. 128: 0 --> 2
  Char. 141: 0 --> 4
Node 77 :
  Char. 28: 0 --> 1
  Char. 65: 1 --> 0
  Char. 100: 0 --> 1
  Char. 109: 0 --> 1
  Char. 121: 2 --> 0
  Char. 125: 1 --> 0
  Char. 126: 0 --> 1
  Char. 128: 0 --> 2
  Char. 130: 0 --> 1
  Char. 132: 0 --> 2
  Char. 134: 01 --> 2
  Char. 140: 0 --> 1
Node 78 :
  Char. 5: 0 --> 1
  Char. 11: 1 --> 0
  Char. 15: 0 --> 1
  Char. 27: 0 --> 1
  Char. 43: 0 --> 1
  Char. 68: 0 --> 1
  Char. 71: 2 --> 1
  Char. 87: 0 --> 1
  Char. 105: 0 --> 2
  Char. 114: 0 --> 1
Node 79 :
  Char. 13: 1 --> 0
  Char. 22: 1 --> 0
  Char. 48: 0 --> 2
  Char. 54: 2 --> 1
  Char. 69: 1 --> 0
  Char. 74: 0 --> 1
  Char. 86: 0 --> 1
  Char. 100: 0 --> 1
  Char. 124: 0 --> 1
  Char. 133: 3 --> 0
  Char. 136: 0 --> 2
  Char. 139: 0 --> 1
Node 80 :
  Char. 34: 0 --> 1
  Char. 51: 0 --> 1
  Char. 57: 1 --> 2
  Char. 78: 0 --> 2
  Char. 81: 0 --> 1
  Char. 90: 0 --> 2
  Char. 91: 1 --> 0
  Char. 93: 0 --> 2
Node 81 :
  Char. 23: 1 --> 0
  Char. 30: 0 --> 1
  Char. 54: 1 --> 3

```



```
Char. 76: 0 --> 1
Char. 102: 1 --> 0
Char. 111: 1 --> 2
Char. 117: 1 --> 0
Node 82 :
Char. 21: 1 --> 0
Char. 44: 1 --> 0
Char. 92: 2 --> 0
Char. 103: 1 --> 2
Char. 105: 0 --> 1
Char. 106: 0 --> 1
Char. 114: 0 --> 4
Node 83 :
Char. 14: 1 --> 0
Char. 16: 0 --> 1
Char. 18: 1 --> 0
Char. 20: 0 --> 1
Char. 23: 1 --> 2
Char. 27: 0 --> 1
Char. 35: 1 --> 2
Char. 39: 0 --> 2
Char. 42: 0 --> 1
Char. 51: 0 --> 1
Char. 52: 0 --> 1
Char. 54: 1 --> 2
Char. 66: 0 --> 1
Char. 73: 0 --> 1
Char. 76: 0 --> 1
Char. 77: 0 --> 1
Char. 98: 0 --> 1
Char. 120: 0 --> 1
Char. 127: 0 --> 1
Char. 134: 3 --> 0
Char. 142: 0 --> 1
Node 84 :
Char. 4: 1 --> 0
Char. 33: 0 --> 1
Char. 92: 0 --> 2
Char. 100: 0 --> 1
Char. 104: 2 --> 0
Char. 113: 1 --> 0
Char. 116: 0 --> 1
Char. 117: 1 --> 2
Char. 136: 0 --> 1
Char. 141: 0 --> 4
Node 85 :
Char. 1: 0 --> 1
Char. 3: 0 --> 1
Char. 6: 0 --> 1
Char. 9: 0 --> 1
Char. 16: 0 --> 1
Char. 20: 0 --> 1
Char. 27: 0 --> 1
Char. 33: 0 --> 1
Char. 41: 0 --> 1
Char. 49: 1 --> 0
```

```

Char. 65: 1 --> 3
Char. 66: 0 --> 1
Char. 67: 0 --> 1
Char. 87: 0 --> 1
Char. 95: 2 --> 1
Char. 105: 2 --> 0
Char. 123: 0 --> 1
Char. 128: 0 --> 2
Node 86 :
Char. 9: 1 --> 0
Char. 13: 1 --> 2
Char. 89: 1 --> 2
Char. 116: 1 --> 0
Char. 118: 6 --> 3
Char. 135: 0 --> 1
Node 87 :
Char. 10: 0 --> 1
Char. 60: 2 --> 1
Char. 76: 1 --> 0
Char. 137: 1 --> 0
Node 88 :
Char. 107: 1 --> 2
Char. 141: 0 --> 3
Node 89 :
Char. 0: 0 --> 1
Char. 7: 1 --> 2
Char. 9: 0 --> 1
Char. 21: 1 --> 0
Char. 23: 1 --> 2
Char. 27: 0 --> 1
Char. 35: 1 --> 0
Char. 44: 1 --> 0
Char. 53: 0 --> 1
Char. 60: 0 --> 2
Char. 65: 1 --> 2
Char. 73: 0 --> 1
Char. 79: 0 --> 1
Char. 85: 0 --> 1
Char. 89: 0 --> 1
Char. 94: 0 --> 1
Char. 103: 1 --> 2
Char. 132: 0 --> 1
Char. 133: 3 --> 2
Char. 136: 0 --> 1
Char. 142: 0 --> 1
Char. 143: 0 --> 1
Char. 144: 1 --> 0
Node 90 :
Char. 14: 1 --> 0
Char. 67: 0 --> 1
Char. 70: 0 --> 1
Char. 93: 0 --> 1
Char. 105: 0 --> 1
Char. 121: 2 --> 0

```

Anexo 2 – Matriz de caracteres dos 56 terminais examinados para a hipótese filogenética apresentada neste trabalho.

Acanthogobius_flavimanus:10002000010201101?101001200100010001200
01000200001000110111202000100000211001000000110001011100211001?1
32025111201200141021[01]01000000033?111000012
Acentrogobius_ornatus:100110010102?1110?200101201010000002200000
0000001100111002110010011101121000101000012100101100022?00001122
02121100200[12][23]1011101000100133?[02]10000102
Amblyeleotris_periophthalmus:100010010?02?2100?1??10121000001000
22??00020000100012002100010011101021002000000010000101100012?0
0001?2202?211?1?00121011101000100033?111000202
Awaous_flavus:10011000110101000?10000121000101000120213000100100
00011011120211131102120002000010012000100100022?0010112201201111
30012000110100010112101200020?2
Awaous_tajasica:10011000110101000?100001210001010001202130001001
0000011011120211131102120002000010012000100100022?00001122012011
1130012000110100010112101200020?2
Barbullifer_ceuthoecus:11002012011101100?10111201010001010121???
11020100110012001111120020000021012010000011001120100022?0000121
003201100200231122101000100132?0000143?2
Bathygobius_soporator:100110010002011011101111210000010000200100
0020001100111001110210010001011102100000011100100100021000001222
02001000300[01]21011000002000112?000012102
Benthophilus_stellatus:100010000?0?00100?00?1?12000001100012????
0001000110001200111001?000000021011000000012000100112022?001?0?2
222?310?0?01261022101000100033?000010112
Brachygobius_sua:000020010?01?1100?1??112?2??000100022????000100
00200012002110010120000121011000000010000100100022?001?1?2201?21
0?0?01261122000000000033?0000?0112
Chasmichthys_dolichognathus:10011?01000111100?200101201000010102
2000311010101000011001120010031000021100100000012000101120021000
0011212[36]221101201261021001000000033?010000212
Coryphopterus_glaucofraenum:10000000000101101111111110100010001
21??00020001100111001100010011001111001000000012001101100022?00
01110202201001200121011000002000133?00000[12]002
Ctenogobius_boleosoma:100110001002011011100111220100011001200130
0000000000111011220111021002121001000001111001100110022?001?1222
01201111210120001101002000333?0100040?2
Ctenogobius_shufeldti:100100001002011011100111220201011001100131
0000010000111101220211021102121001000000112001110110021100011222
01201112210120001101002000123?0200040?2
Ctenogobius_smaragdus:10010000000201111110011122010001100121??0
0000010000111101220111031102121001000000112001100110021100011202
01201111210120001101002000033?0200040?2
Dormitator_maculatus:0010000101010110110111110101100101012001300
0110002000020001100100000000210121000000021001010210010011?11200
4111000001231102?00102010232?020011101
Elacatinus_phithiophagus:10010000001201010?10010222210001000210
0130102010011001100110102001000102111200010001?1001201200210000
1120032011012001[235]1012101000100033?130004312
Eleotris_pisonis:00000101000000111101010101010201000120013001110
021000010001001100000100110111000000010111000210010011?1122?1000
0001012611221110001010000210100001

Erotelis_smaragdus:00010101000000110?011101010100010001200130112
10021000000001000100000100110121000000010111011210010011?1102?11
011011012611221110001000000210112001
Evorthodus_lyricus:10011000100201100?111111110100011011200130000
0010101111112210211131102120001002001112000102002022?001?1?22012
01101200121001100001100033?220013012
Gillichthys_sp:100010000?0?00100?1?0100211?000100012????00020000
0000110012100101??00?11100?000?00120001001?0021000011?2126?011?
1?00??10??0?00?????????00000?2
Gnatholepis_thompsoni:10011000010201100?100101220011011001000130
000000000111211222011103110112000100001?012001100100021100011122
01201111200120001101000100133?100000002
Gobioides_broussonnetti:1001000100000110110101002100011110112021
3000000100011131122201111210021200011020011110001020020211002?0?
2201201201200030001100001100033?020004211
Gobiomorus_maculatus:0000100000010110100100010001000101010001300
01000010000000011011000100002100110000000000101101002?011?12201
2011001001111121?00000100033?020000200
Gobionellus_oceanicus:10011000010201100?100110120100110011100130
00100110011131122100110310011200011020011110001020020211000?0222
012012123[01]0021000101000100133?030010012
Gobiosoma_spes:110120020001?1101110110122100001010221???11020101
11001000111022?010000021211010100011000120120022?000011100320110
1200160021101000100033?130004312
Gobulus_myersi:1011000201110110111?110121100001000121???11020002
10001000[12]110020010001021202010000011000120120022?000001200320
11002012611221010001000320130014312
Guavina_guavina:00000001000100100?010101000000010001200??0101100
21100010001001000200000212111000000010101001210010011?1120040011
0100121112?1110001000000210100201
Hemieleotris_latifasciata:0001000000101100?010011010010010101200
000000100010000000010001?0000010210001000000000001000010010011?1
22112111000401261?01?001021102320030010001
Holocentrus_adscensionis:00
0100
1220???0?02?0?????????????????????????????????0??0
Hypseleotris_klunzingeri:000000010?01?1100?01?0120100?00100012??
?000001000100001000100010000001011000000000001001000010010011?0
22111?201?1400110100?0010211023201000101[01]1
Kribia_sp.:000000000001?1101101?11201020001010020013000000001000
1200111011001000102100?10000000000100121001001001?1001001100101
2611221000001000210110000001
Lepidogobius_lepidus:100020100?0??1100?1??1113101000100012000301
020002010012002200010030101021000000000011000100100022?00001?210
6??1????00??10??0?00?????????????00?0??2
Leptophilypnus_panamensis:10000001000101100?01001102000001000120
0130001100010000200011011002000102110110000000100010102100100101
1122011010002001[14]1?0110100110001101100021?1
Luciogobius_guttatus:10010001010010110?20010121100001000221???01
01000110011100112001?0310000010100020000110001001200210000013210
7??0102101261122001000000033?200000312
Lythrypnus_sp.:100000000002?100100011122211000101022002301020000
101112001000010101101021102110000011000120120022?101?12020220100
02112611220000121103301230004112

Microgobius_meeki:1111101001020211111011012211000101011000310010
010000011001220010031101121002010000012001110100012?000012200?20
1303200131022100002000333?220004002
Microphilypnus_acangaquara:10000002001102100?0110120101000101002
0010000010001000100001010100200010211010001000011001200211010010
11220[01]2101000[01]10231122101??01001211100003110
Microphilypnus_macrostoma:10000002010101100?01001201010001010021
??0000100010001100010201002000102110110010000110011002110100101
120011101000011261122101??01001210120010110
Microphilypnus_sp._1:10000002011101100?0100120101000101002001000
001000100010000101010020001021101000100001100110021101001011220[
01]2101000011261122101??01001200100003110
Microphilypnus_sp._2:10000002001102100?0100120001000101002001000
0110011000100001010100200010211010001000001001200211020010112100
2101000010231121101??01001201120013110
Microphilypnus_ternetzi:10000002010101100?0100120101000101002001
0000010001000100001020100200010211011001000011001100211010010112
2002101000001261122101??01001200110003110
Mycteroperca_acutirostris:00
00
01?20?????0110?????????????????????????????????0??0
Myripristis_jacobus:000
0001?20?
????02?0?????????????????????????????????0??0
Padogobius_martenseni:1000000000201100?100111200000000101100000
0020001100011001110220010000021002000000011000110120022?001?1202
?2211100201261000100000000033?100004012
Parrela_macropteryx:11011010010201101110111221010001010221???110
00001000110002110111031101021002000000011001120100012?0000122003
201101201161121100002100033?030000002
Philypnodon_sp:0000000100010111?011101011000010100000?001011000
1000100001200100100010210021000000010001000210010010110202410100
01002611021010001000100210000001
Priolepis_dawsoni:100000001020100100011120201000101022002301010
001101112001110010011001021110110000011000120121012?101?12020220
110010126112200001010013011000041[01]2
Prionobutis_koilomatodon:000000010?01?1100?11?111210?000100012??
??0001000110000200110001001000100100000000000001000101001001001
?22?2?110?0?00001?0010100010023??030000101
Pseudapocryptes_lanceolatus:100000000?0202100?0??1112?0000110001
2????0002000010111302112001?130000021000000000011000100100022?00
0?1?2201?014?430026112200?00????????????00000?2
Pseudogobius_javanicus:00000001000101100?10011221110001010220013
000000000001200212002001000002100200000001100010012002100001111
201001100200261121000002010333?000000002
Pterogobius_zonoleucus:1001200001010100102011012?000000000010?13
0001000010001300110001002010112101110000001100010010102100100012
1251013032001[23]1001000000000033?011000202
Rhyacichthys_aspro:000000000?0100000?100000?000000000020000?0000
00000000000011?000000000000?00000000000?000000000000000000000000
0000000?????????????????????????????????001
Sagamia_geneionema:100120000001?1001?20?111??1000010000001020000
0001?00012001120110011101121010100000011000100101021000001?2125?
01?02?00141001000000000033?111000001

