



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

Giselle Ribeiro de Paula Machado

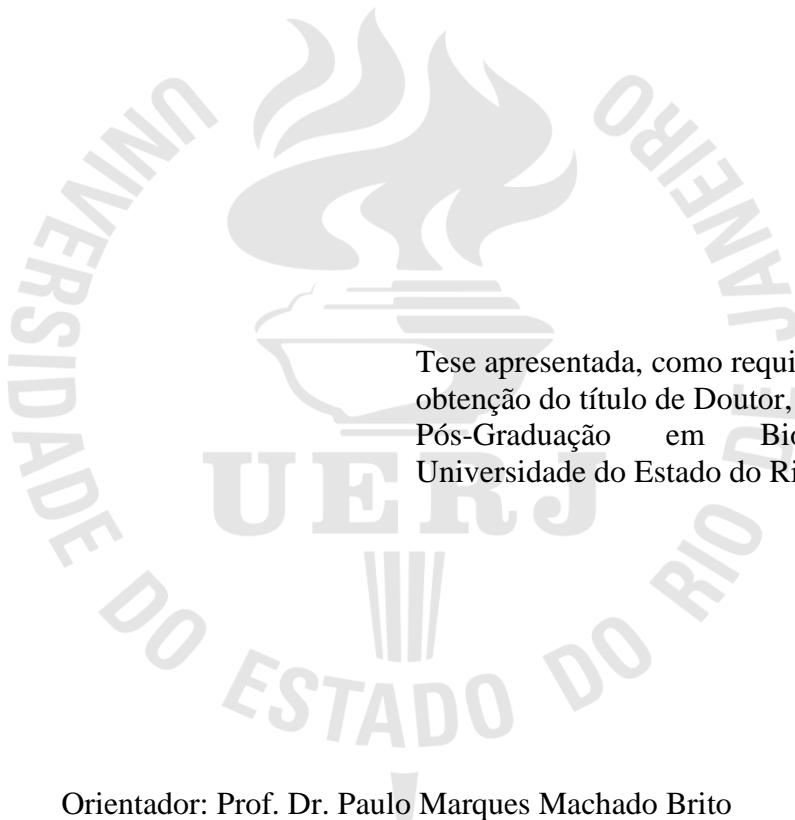
**Revisão de †Ionoscopiformes (Actinopterygii: Neopterygii) e certos táxons
fósseis basais de Halecomorphi: morfologia, taxonomia e
relações filogenéticas**

Rio de Janeiro

2015

Giselle Ribeiro de Paula Machado

Revisão de †Ionoscopiformes (Actinopterygii: Neopterygii) e certos táxons fósseis basais de Halecomorphi: morfologia, taxonomia e relações filogenéticas



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

Orientador: Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Orientadora: Prof.^a Dra. Olga Otero

Rio de Janeiro

2015

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

M149 Machado, Giselle Ribeiro de Paula.

Revisão de Ionoscopiformes (Actinopterygii: Neopterygii) e certos táxons fósseis basais de Halecomorphi: morfologia, taxonomia e relações filogenéticas / Giselle Ribeiro de Paula Machado. – 2015.
241 f.

Orientador: Paulo Marques Machado Brito

Orientadora: Olga Otero.

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

1. Peixe fóssil - Teses. 2. Peixe fóssil - Morfologia - Teses. 3. Peixe fóssil - Filogenia - Teses. I. Brito, Paulo Marques Machado. II. Otero, Olga. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. IV. Título.

CDU 567

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

Assinatura

Data

Giselle Ribeiro de Paula Machado

Revisão de †Ionoscopiformes (Actinopterygii: Neopterygii) e certos táxons fósseis basais de Halecomorphi: morfologia, taxonomia e relações filogenéticas

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

Aprovada em 03 de março de 2015.

Banca Examinadora:

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

Prof.^a Dra. Olga Otero (Orientadora)
Université de Poitiers

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

Prof. Dr. José Ricardo Miras Mermudes
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro

2015

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho a Waldomiro Dias Ribeiro, meu avô. Pessoa com quem convivi pouco tempo, mas que me passou valores como amor, humildade e fé, os quais tento exercer a cada dia. Ele já dizia, antes mesmo de eu saber o significado: “Você será doutora minha filha”. Talvez eu seja doutora, talvez não a doutora que ele imaginava, provavelmente muito longe do que ele imaginava, mas certamente ele seria a pessoa mais feliz e mais orgulhosa do resultado da minha vida acadêmica e provavelmente colocaria o presente exemplar em lugar de destaque em sua estante. Por isso, todo o esforço pessoal, todo o tempo despendido e todo o aprendizado resultante desta tese são em homenagem a ele.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Paulo Brito e Olga Otero pela orientação, discussões, confiança, incentivo e amizade.

A Lúcio Paulo, pelas fotografias, revisão do texto, discussões e ainda pela paciência, companhia, compreensão e carinho durante todos os momentos.

A Jesús Alvarado Ortega pela revisão do texto, discussões, empréstimo de bibliografia, pela recepção e auxílio na coleção da UNAM, pelo apoio e amizade.

À Andréa Espinola pela revisão do texto, apoio e amizade.

Aos meus familiares, Telma, Servulo, Daniel e Loopy pelo apoio e compreensão durante minha vida acadêmica.

Aos familiares Ribeiro e Machado pelo apoio e torcida.

À Sra. Helena e ao Sr. Roberto pelo apoio e torcida.

À Camila Cupello pela divisão de todos os momentos, discussões, ajuda e amizade.

À Rafaela Aires pela amizade em todos os momentos.

Aos amigos Raquel, Luisa, Felipe, Viviane, Aline, Ivan, Kleyton e muitos outros pelo apoio, amizade, pelos momentos de alegria e pela torcida.

Aos colegas do laboratório de Ictiologia, Tempo e Espaço pelo auxílio e pela torcida em todos os momentos.

A Bouziane Khalouffi e a Diogo Mayrinck pelo auxílio, pela disponibilização de bibliografia e pelo apoio.

A Patrick Vignaud e Frank Guy pela recepção no Iphep, apoio acadêmico e auxílio científico.

A todos os colegas do Iphep pela recepção e apoio.

À Anne Le Maitre, Florian Lapalus, Salamet Mahboubi, Thierry Ghislain, Jaqueline Ntsamaatangana, Alice Novello e Dimitri Neaux pela recepção, apoio, companhia e amizade.

À Ghislaine Florent e à Ghylaine Reynaud por todo o apoio e auxílio à programação das visitas às coleções científicas.

À Dra. Perrilliat e Violeta Romero pelo auxílio na coleção da UNAM.

À Sra. Galkin pelo auxílio na coleção do AMNH.

À Sra. Deise pelo auxílio na coleção do Museu Nacional do Rio de Janeiro.

À Dra. Richter e à Emma Bernard pela recepção e auxílio na coleção do NHM e ainda pela colaboração científica.

Ao Dr. Clément pela recepção e auxílio na coleção do MNHN.

Ao Dr. Robert pela recepção e auxílio na coleção da Université de Lyon 1.

Ao Dr. Berthet e ao Dr. Vogouroux pela recepção e pelo auxílio na coleção do MHNL e pela recepção de toda a equipe do Musée des Confluences.

Ao Dr. Dal Sasso e à Dra. Alessandrello pela recepção e auxílio na coleção do MSNM.

Ao Dr. Raia pela recepção e auxílio na coleção do CMNSF.

À Dra. D'Agostino pela recepção e auxílio na coleção do MCFB.

Ao Dr. Stockar pela recepção e auxílio na coleção do MCSNL.

Ao Dr. Furrer pela recepção e auxílio na coleção do PIMUZH.

À Dra. Martina e ao Dr. Martin pela recepção e auxílio na coleção do JME.

Ao Dr. Rauhut e à Dra. Arbarello pela recepção e auxílio na coleção do BSPG.

À CAPES, ao CNPq, ao IPHEP e ao CNRS pelo apoio financeiro em forma de bolsa de estudos e em auxílio destinado à visita de coleções.

Aos doutores Jesus Alvarado Ortega, José Ricardo Mermudes, Paulo Brito, Olga Otero, Valéria Gallo e Yoshitaka Yabumoto por aceitarem participar da banca examinadora da presente tese.

A todos que de alguma forma contribuíram ou participaram da construção deste trabalho.

RESUMO

MACHADO, Giselle Ribeiro de Paula. *Revisão de †Ionoscopiformes (Actinopterygii: Neopterygii) e certos táxons fósseis basais de Halecomorphi: morfologia, taxonomia e relações filogenéticas*. 2015. 241 f. Tese (Doutorado em Biociências) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2015.

Ionoscopiformes é um ordem de peixes fósseis actinopterígios de ampla distribuição espaço-temporal, conhecido do Triássico Médio ao Cretáceo Superior, na Europa, África, Ásia, Américas do Norte e do Sul. Ionoscopiformes é composta por duas famílias, Ophiopsidae e Ionoscopidae, as quais apresentam várias espécies, algumas, pouco conhecidas anatomicamente. Embora, atualmente, a ordem Ionoscopiformes seja considerada monofilética, os representantes de Ophiopsidae e Ionoscopidae diferem entre si em diversas características anatômicas, inclusive quanto ao tipo de escama e ao padrão de ornamentação dérmica dos ossos. Ionoscopiformes está posicionada no clado Halecomorphi, o qual é representado por três ordens (Amiiformes, Parasemionontiformes e Ionoscopiformes) e diversos táxons *incertae sedis* (e.g., *Heterolepidotus*, *Osteorachis* e *Neorhombolepis*), estando mais próximo de Ginglymodi do que de Teleostei, formando com o primeiro o clado Holostei. Alguns desses táxons *incertae sedis* já foram relacionados à Ionoscopiformes, principalmente à família Ophiopsidae. Vários pontos relativos à composição de Ophiopsidae e táxons relacionados veem sendo recentemente abordados na literatura, como por exemplo, o posicionamento dos gêneros *Placidichthys*, *Heterolepidotus* e *Furo*. O gênero *Heterolepidotus* já foi sugerido como Ophiopsidae, como táxon basal à esta família, mas também como pertencente à família Caturidae. *Placidichthys* foi recentemente sugerido como Macrosemiiformes e *Furo muensteri* como Ophiopsidae. Visto a necessidade de maior conhecimento acerca de espécies de Ionoscopiformes e de táxons *incertae sedis* a ela relacionados, o presente trabalho apresenta uma revisão anatômica dos mesmos, além da investigação do posicionamento desta ordem e destes táxons *incertae sedis* no interior de Neopterygii. A partir das revisões anatômicas e filogenéticas realizadas, diversas sugestões taxonômicas foram apresentadas. Os gêneros *Ionoscopus*, *Ophiopsis* e *Heterolepidotus* foram redefinidos e suas espécies nominais foram diagnosticadas. Foram sugeridas como válidas: quatro espécies nominais para *Ionoscopus* (*I. pietraroiea*, *I. desori*, *I. cyprinoides* e *I. elongatus*), seis para *Ophiopsis* (*O. procera*, *O. breviceps*, *O. dorsalis*, *O. lepersonnei*, *O. montsechensis* e *O. lepturus*) e somente duas para *Heterolepidotus* (*H. rhombifer* e *H. serrulatus*). Para estes gêneros ainda foram sugeridas algumas sinonímias, reversões, *nomen nudum* e *nomen dubium*. As hipóteses filogenéticas apresentadas, não indicaram o clado Ionoscopiformes como monofilético. Todavia, as famílias Ionoscopidae e Ophiopsidae foram confirmadas como Halecomorphi, sendo sugerido um posicionamento mais próximo entre Amiiformes e a família Ionocopidae, enquanto Ophiopsidae estaria mais intimamente relacionada à *Furo* e à *Heterolepidotus*. As relações internas tanto de Ionoscopidae quanto de Ophiopsidae não se mostraram resolvidas, contudo foi recuperado o posicionamento de *Placidichthys* no interior de Ophiopsidae. Indicação do não monofiletismo de Ionoscopiformes e a não resolução das relações dos grupos próximos à Ophiopsidae, reforçam a necessidade de revisões de outros táxons de Halecomorphi, como por exemplo, a família Caturidae e ainda a necessidade da busca de novos caracteres, como por exemplo, os histológicos, para aprimorar a matriz de caracteres visando alcançar relações filogenéticas mais bem suportadas.

Palavras-chave: Ophiopsidae. Ionoscopidae. *Ophiopsis*. *Ionoscopus*. *Placidichtys* *Heterolepidotus*. Holostei.

ABSTRACT

MACHADO, Giselle Ribeiro de Paula. *Review of †Ionoscopiformes (Actinopterygii: neopterygii) and certain basal fossil taxa Halecomorphi: morphology, taxonomy and phylogeny*. 2015. 241 f. Tese (Doutorado em Biociências) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2015.

Ionoscopiformes is an actinopterygian fossil fish order with wide temporal and geographic distribution, known from the Middle Triassic to the Upper Cretaceous, in Europe, Africa, Asia, and North and South America. Ionoscopiformes is composed of two families, Ophiopsidae and Ionoscopidae, which present various species, some of them with a poorly known anatomy. Although Ionoscopiformes is considered a monophyletic group, the species of Ophiopsidae and Ionoscopidae differ on various characters, including the type of scales and the pattern of ornamentation on the dermic bones. Ionoscopiformes is placed into the clade Halecomorphi, which is represented by three orders (Amiiformes, Parasemionontiformes, and Ionoscopiformes) and several *incertae sedis* taxa (e.g., *Heterolepidotus*, *Osteorachis*, and *Neorhombolepis*). Halecomorphi is considered to be closer to Ginglymodi than to Teleostei, forming with the former the clade Holostei. Some of these *incertae sedis* taxa were previously related to Ionoscopiformes, especially to the family Ophiopsidae. Several questions concerning the composition of Ophiopsidae and related taxa have been recently reported in literature, such as, the position of the genera *Placidichthys*, *Heterolepidotus*, and *Furo*. The genus *Heterolepidotus* was previously suggested as Ophiopsidae and as a taxon with a basal position to this family, but also as belonging to the family Caturidae. *Placidichthys* was recently proposed as a Macrosemiiformes and *Furo muensteri* as an Ophiopsidae. Given the need for greater knowledge on the species of Ionoscopiformes and related *incertae sedis* taxa, the present work presents an anatomical review of these taxa and phylogenetic hypotheses on the position of them within Neopterygii. Considering the anatomical and phylogenetic review, herein are proposed several taxonomical suggestions. The genera *Ionoscopus*, *Ophiopsis*, and *Heterolepidotus* were redefined and its nominal species were diagnosed. Were suggested as valid: four species of the genus *Ionoscopus* (*I. pierraroiea*, *I. desori*, *I. cyprinoides*, and *I. elongatus*), six of *Ophiopsis* (*O. procera*, *O. breviceps*, *O. dorsalis*, *O. lepersonnei*, *O. montsechensis*, and *O. lepturus*), and only two of *Heterolepidotus* (*H. rhombifer* and *H. serrulatus*). Were also suggested some cases of synonymy, reversals, *nomen nudum*, and *nomen dubium*. The phylogenetic hypotheses presented here did not recover Ionoscopiformes as a monophyletic clade. However, the families Ionoscopidae and Ophiopsidae were confirmed as Halecomorphi and it was also suggested a closer relationship between Ionoscopidae and Amiiformes, while Ophiopsidae appears to be more closely related to *Furo* and *Heterolepidotus*. The internal relationships of both Ionoscopidae and Ophiopsidae were not resolved, however *Placidichthys* was recovered within the family Ophiopsidae. The non monophyleticism of Ionoscopiformes and the absence of resolution concerning the taxa closely related to Ophiopsidae, reinforce the need of reviewing other Halecomorphy taxa, such as Caturidae, and also the necessity of searching for new characters, such as those from histology, in order to improve the data matrix to achieve better supported phylogenetic analyses of these clades.

Keywords: Ophiopsidae. Ionoscopidae. *Ophiopsis*. *Ionoscopus*. *Placidichthys* *Heterolepidotus*.
Holostei.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Representantes da família Ionoscopidae.....	156
Figura 2 –	Algumas das hipóteses filogenéticas que incluíram representantes de Ophiopsidae e/ou Ionoscopidae publicadas até o início do presente estudo.....	157
Figura 3 –	Representantes da família Ophiopsidae.....	158
Figura 4 –	Exemplos de utilização de luz ultravioleta para melhor visualização de certos espécimes fósseis.....	159
Figura 5 –	As hipóteses filogenéticas mais recentes que incluíram representantes de Ophiopsidae e/ou Ionoscopidae.....	160
Figura 6 –	Alguns representantes de grupos <i>incertae sedis</i> relacionados, na literatura, à Ionoscopiformes.....	161
Figura 7 –	Representação das principais etapas da preparação química pelo método de transferência de Toombs e Rixon (1959).....	163
Figura 8 –	Exemplo de utilização de magnésio para melhor visualização de determinadas estruturas em <i>Placidichthys bidorsalis</i> (UERJ PMB 475).	164
Figura 9 –	Explicação das medidas utilizadas no trabalho.....	165
Figura 10 –	Holótipo e único exemplar de <i>Ionoscopus pietraroiea</i> (M507), espécie tipo do gênero <i>Ionoscopus</i> , depositado no Museu de Paleontologia de Napoli.....	166
Figura 11 –	Material tipo de <i>Ionoscopus desori</i>	167
Figura 12 –	Outras espécies nominais do gênero <i>Ionoscopus</i> ao início do presente trabalho.....	168
Figura 13 –	Crânio de <i>Ionoscopus desori</i> (MHNL 20015.090).....	169
Figura 14 –	Nadadeiras pares e ímpares de <i>Ionoscopus desori</i>	170
Figura 15 –	Nadadeira caudal do holótipo de <i>Ionoscopus desori</i> (MHNL 20015.115).....	171
Figura 16 –	Endocrânio de <i>Ionoscopus cyprinoides</i> (NHMUKPVOR 37795a).....	172
Figura 17 –	Exemplares de algumas das espécies nominais do gênero <i>Ophiopsis</i> ao início do presente trabalho.....	173
Figura 18 –	Holótipo de <i>Ophiopsis procera</i> (BSPG-AS-VII-267).....	175
Figura 19 –	Crânio de <i>Ophiopsis procera</i> (JME-ETT 1896).....	176

Figura 20 –	Nadadeiras pares e ímpares de <i>Ophiopsis procera</i>	177
Figura 21 –	Nadadeira caudal de <i>Ophiopsis procera</i> (MHNL 20015.179).....	178
Figura 22 –	<i>Ophiopsis lepturus</i>	179
Figura 23 –	Holótipo de <i>Heterolepidotus rhombifer</i> (NHMUKPVP 3620), espécie tipo do gênero.....	180
Figura 24 –	Exemplares de outras espécies nominais de <i>Heterolepidotus</i> examinadas no presente estudo.....	181
Figura 25 –	Crânio de <i>Heterolepidotus rhombifer</i> (NHMUKPVP 2009).....	184
Figura 26 –	Nadadeiras pares e ímpares de <i>Heterolepidotus rhombifer</i>	185
Figura 27 –	Nadadeira caudal de <i>Heterolepidotus rhombifer</i> (NHMUKPVOR 38118).....	186
Figura 28 –	Crânio de <i>Heterolepidotus serrulatus</i> (AMNH 7741).....	187
Figura 29 –	Detalhes de alguns ossos cranianos de <i>Heterolepidotus serrulatus</i>	188
Figura 30 –	Nadadeiras pares e ímpares de <i>Heterolepidotus serrulatus</i> (AMNH 7741).....	189
Figura 31 –	Nadadeira caudal de <i>Heterolepidotus serrulatus</i> (AMNH 7741).....	190
Figura 32 –	Outras espécies pertencentes ao gênero <i>Osteorachis</i>	191
Figura 33 –	Detalhes da morfologia de <i>Osteorachis</i>	192
Figura 34 –	Comparação de alguns detalhes da anatomia craniana de <i>Aphanepygus dorsalis</i> com representantes da família Ophiopsidae.....	193
Figura 35 –	Novo exemplar de <i>Placidichthys bidorsalis</i> (UERJ-PMB 475) preparado para o presente estudo.....	194
Figura 36 –	Crânio de <i>Placidichthys bidorsalis</i> (UERJ-PMB 475).....	195
Figura 37 –	Detalhe do ponto de contato entre os dois lobos da nadadeira dorsal de <i>Placidichthys bidorsalis</i> (UERJ-PMB 475).....	196
Figura 38 –	Comparação de detalhes da anatomia craniana entre <i>Placidichthys</i> , outros Ophiopsidae e Macrosemiidae.....	197
Figura 39 –	Árvores de consenso estrito obtidas nas análises de parcimônia com 33 táxons terminais, incluindo <i>Neorhombolepis excelsus</i> e <i>Osteorachis macrocephalus</i>	198
Figura 40 –	Árvores de consenso estrito obtidas nas análises de parcimônia com 31 táxons terminais, excluindo <i>Neorhombolepis excelsus</i> e <i>Osteorachis macrocephalus</i>	199

Figura 41 –	Algumas das nadadeiras dorsais mais bem preservadas de <i>Ophiopsis procera</i>	200
Figura 42 –	Ornamentação em alguns ossos do teto craniano de <i>Placidichthys bidorsalis</i> (MPSC-P 775) e <i>Ophiopsis procera</i> (JME-ETT 3370).....	201

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Dados comparativos dos espécimes melhor preservados de <i>Ionoscopus</i>	202
Tabela 2 –	Resumo da nomenclatura das espécies de <i>Ophiopsis</i>	204
Tabela 3 –	Dados comparativos dos espécimes melhor preservados de <i>Ophiopsis</i>	205
Tabela 4 –	Comparação de algumas características de <i>Aphanepygus</i> com os gêneros de Ophiopsidae <i>Teoichthys</i> e <i>Placidichthys</i>	211
Tabela 5 –	Comparação de algumas características de Macrosemiidae e Ophiopsidae...	212
Tabela 6 –	Resumo das principais variações entre as espécies nominais de <i>Ionoscopus</i> .	213
Tabela 7 –	Comparação do número de escamas entre <i>Heterolepidotus latus</i> e dois peixes "Semionotiformes".....	214
Tabela 8 –	Informações sobre os tipos de escamas de Neopterygii.....	215

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AMNH	American Museum of Natural History, Nova Iorque, EUA
BSPG	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munique, Alemanha
CMSNF	Museo di Paleontologia, Centro Musei delle Scienze Naturali e Fisiche, Nápoles, Itália
DNPM	Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil
FSL	Coleção de Paleontologia da Université Claude Bernard Lyon 1, França
IGM	Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México
JME	Jura Museum, Eichstätt, Alemanha
MCFB	Museo Civico dei Fossili di Besano, Itália
MCSN	Museo Cantonale di Storia Naturale di Lugano, Suíça
MHNL	Museum d'Histoire Naturelle de Lyon, França
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, França
MNRJ	Museu Nacional do Rio de Janeiro, Brasil
MPSC	Museu de Paleontologia de Santana do Carirí, Ceará, Brasil
MSNM	Museo civico di storia naturale di Milano, Milão, Itália
NHMUK	The Natural History Museum, Londres, Reino Unido
PIMUZH	Palaeontological Institute and Museum, University of Zurich, Suíça
UCBL	Université Claude Bernard Lyon 1, França
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brasil
UNAM	Universidad Nacional Autónoma de México, Cidade do México, México

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AC	altura da cabeça
AMC	altura máxima do corpo
AP	altura do pedúnculo caudal
CA	comprimento da nadadeira anal
CC	comprimento da cabeça
CD	comprimento da nadadeira dorsal
CP	comprimento padrão
CPA	comprimento pré-anal
CPD	comprimento pré-dorsal
CPP	comprimento pré-pélvico
CPv	comprimento da nadadeira pélvica
CT	comprimento total do corpo
fb	fulcras basais
rp	raios principais
rpr	raios pró-correntes
rt	raios totais

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO.....	17
1	IONOSCOPIFORMES.....	19
1.1	Ionoscopidae.....	19
1.2	Ophiopsidae.....	21
2	PEIXES HALECOMORPHI <i>INCERTAE SEDIS</i> RELACIONADOS À IONOSCOPIFORMES.....	24
2.1	<i>Heterolepidotus</i>.....	24
2.2	<i>Brachyichthys</i>.....	26
2.3	<i>Osteorachis</i>.....	27
2.4	<i>Neorhombolepis</i>.....	28
2.5	<i>Aphanepygus</i>.....	28
2.6	<i>Furo</i>.....	29
3	OBJETIVOS.....	30
3.1	Objetivos gerais.....	31
3.2	Objetivos específicos.....	31
4	MATERIAL E MÉTODOS.....	32
4.1	Revisão Anatômica.....	32
4.1.1	<u>Preparação de exemplares</u>.....	33
4.1.2	<u>Preparação de moldes</u>.....	34
4.1.3	<u>Fotografia, desenhos científicos e observação anatômica</u>.....	34
4.1.4	<u>Medidas</u>.....	35
4.2	Nomenclatura.....	35
4.3	Análise filogenética.....	37
5	RESULTADOS.....	38
5.1	Revisão anatômica de representantes da família Ionoscopidae.....	38
5.1.1	<u>Redescrição anatômica das espécies de <i>Ionoscopus</i></u>.....	38
5.2	Revisão anatômica de representantes da família Ophiopsidae.....	50
5.2.1	<u>Redescrição anatômica das espécies de <i>Ophiopsis</i></u>.....	51
5.3	Revisão anatômica de gêneros pouco conhecidos e tidos como <i>incertae sedis</i>.....	71
5.3.1	<u>Redescrição anatômica das espécies de <i>Heterolepidotus</i></u>.....	71

5.3.1.1	Comentários sobre as demais espécies anteriormente reconhecidas como <i>Heterolepidotus</i>	88
5.3.1.2	Comentários sobre as demais espécies reportadas como <i>Heterolepidotus</i> , mas atualmente reconhecidas como pertencentes a outros gêneros.....	95
5.3.2	<u>Comparação anatômica das espécies de <i>Osteorachis</i> com representantes da família Ophiopsidae</u>	96
5.3.3	<u>Comparação anatômica das espécies de <i>Neorhombolepis</i> com representantes da família Ophiopsidae</u>	99
5.3.4	<u>Comparação anatômica das espécies de <i>Aphanepygus</i> com representantes da família Ophiopsidae</u>	98
5.4	Novos dados acerca de <i>Placidichthys bidorsalis</i> e comparação com peixes ofiopsídeos e com representantes de Macrosemiidae	102
5.4.1	<u>Novos dados acerca de <i>Placidichthys bidorsalis</i></u>	101
5.4.2	<u>Comparação de <i>Placidichthys</i> com peixes ofiopsídeos e alguns representantes de Macrosemiidae</u>	106
5.5	Análise filogenética	107
5.5.1	<u>Análises com a inclusão de todos os táxons (exceto os equivalentes taxonômicos)</u>	108
5.5.2	<u>Análises com a exclusão de <i>Osteorachis</i> e <i>Neorhombolepis</i></u>	109
6	DISCUSSÃO	111
6.1	Revisão de <i>Ionoscopus</i>	111
6.1.1	<u><i>Ionoscopus analibrevis</i> como <i>nomen nudum</i></u>	111
6.1.2	<u>Variação entre as espécies de <i>Ionoscopus</i> e definição das espécies válidas</u>	111
6.2	Revisão de <i>Ophiopsis</i>	112
6.2.1	<u>Anastomose do canal infraorbital e supraorbital</u>	112
6.2.2	<u>Sinonímia entre <i>O. procera</i> e <i>O. attenuata</i>: variação individual ou espécies diferentes</u>	113
6.2.3	<u>Comentários adicionais sobre espécies anteriormente reconhecidas do gênero <i>Ophiopsis</i></u>	116
6.3	Revisão de <i>Heterolepidotus</i>	124
6.3.1	<u>Redefinição do gênero <i>Heterolepidotus</i></u>	124
6.3.2	<u>Comparação entre as duas espécies sugeridas como válidas: <i>Heterolepidotus</i></u>	

	<i>rhomboifer</i> e <i>Heterolepidotus serrulatus</i>	125
6.3.3	<u>Informações quanto a mudança na nomenclatura da espécie tipo do gênero <i>Heterolepidotus</i></u>	126
6.3.4	<u>Comparação de <i>Heterolepidotus</i> com outros grupos de Neopterygii</u>	127
6.4	Análise comparativa dos grupos <i>incertae sedis</i>	133
6.5	Comparação de <i>Placidichthys</i>, Macrosemiidae e Ophiopsidae	134
6.6	Ornamentação dérmica e sua utilização como caráter filogenético ou diagnóstico	138
6.7	Análise filogenética	141
	CONCLUSÃO	145
	REFERÊNCIAS	147
	APÊNDICE A – Figuras.....	156
	APÊNDICE B – Tabelas.....	202
	APÊNDICE C – Lista de material examinado.....	216
	APÊNDICE D – Lista de caracteres da análise filogenética.....	229
	APÊNDICE E – Matriz de caracteres.....	237
	APÊNDICE F – Lista de sinapomorfias.....	239
	APÊNDICE G – Possível classificação para Halecomorphi.....	241

INTRODUÇÃO

Os Actinopterygii são o grupo mais diverso de vertebrados, representando mais de 50% de todas as espécies viventes (cf., Nelson, 2006). São conhecidos desde o Siluriano Superior, há cerca de 410 milhões de anos (cf., Inoue et al., 2003), e representados por três clados, sendo o maior deles denominado Neopterygii. O grupo Neopterygii representa os peixes actinopterígio modernos, incluindo os teleósteos, grupo com o maior número de espécies atuais de vertebrados, os halecomórfos, que contam com somente uma única espécie atual, *Amia calva*, e os Ginglymodi (= Lepisosteiformes), estes últimos com sete espécies atuais.

Embora representado por apenas uma espécie atual, os Halecomorphi são um grupo extremamente importante e diverso, principalmente no Mesozoico, com vários táxons fósseis conhecidos das mais várias localidades fossilíferas. Esse clado, segundo Grande & Bemis (1998), é definido pela presença de três sinapomorfias (simplético alongado, fazendo parte da dupla articulação mandibular; presença de reentrância na maxila e presença de uma única supramaxila) e subdividido em três grandes grupos: Parasemionontiformes, Amiiformes e Ionoscopiformes, além dos inúmeros representantes *incertae sedis*.

Ginglymodi também é um grupo de peixes diverso, que apresenta numerosos representantes fósseis, além de sete espécies atuais divididas em dois gêneros (cf., *Atractosteus* e *Lepisosteus*). De acordo com Grande (2010), este grupo difere dos peixes halecomórfos e teleósteos a partir de nove sinapomorfias: (1) lacrimal mais anterior posicionado à frente do anel orbital; (2) presença de três ou mais lacrimais em série, posicionados à frente da órbita; (3) perda do miódomo anterior; (4) comprimento da mandíbula correspondendo a menos do que 43% do comprimento da cabeça; (5) quadratojugal articulando-se à porção anterior do pré-opérculo; (6) processo anterodorsal do subopérculo se estendendo de 1/3 à 2/3 da borda anterior do opérculo; (7) perda da placa gular; (8) em geral, presença de 11 à 13 raios principais na nadadeira caudal; (9) perda da fossa pós temporal. O autor propôs ainda a divisão deste clado em três outros grandes grupos: Lepisosteiformes (Hay, 1929), Semionotiformes (Romer, 1966) e Macrosemiiformes (Nelson, 2006).

Por sua vez, Teleostei é certamente o grupo mais diverso de vertebrados (aproximadamente 32 mil espécies), sendo conhecido desde o Triássico até os dias atuais [cf., FishBase (Froese & Pauly, 2014) e Santini et al., 2009] e representado por diversos grupos

fósseis e, principalmente, vários grupos atuais. Embora o monofiletismo do grupo não seja posto em dúvida (cf., De Pinna, 1996 e Faircloth et al., 2013), sinapomorfias que suportem esse grupo ainda vêm sendo amplamente debatidas na literatura (e.g., Lecointre, 1993; Brito, 1997; Arratia, 2001), assim como quais grupos podem ser considerados como seus representantes basais.

De acordo com as relações apresentadas entre Ginglymodi, Halecomorphi e Teleostei, duas denominações podem ser encontradas na literatura: (1) Halecostomi (quando considerada a maior proximidade entre Halecomorphi e Teleostei); ou (2) Holostei (quando considerada maior proximidade entre Ginglymodi e Halecomorphi). Análises filogenéticas recentes (e.g., Grande, 2010 e Faircloth et al., 2013) apresentaram os peixes Halecomorphi como grupo irmão de Ginglymodi.

1 IONOSCOPIFORMES

A ordem Ionoscopiformes (um dos três grandes grupos de Halecomorphi citados anteriormente) foi criada por Grande & Bemis (1998) para agrupar as famílias Ionoscopidae e Ophiopsidae. Esta ordem foi utilizada como grupo externo pelos referidos autores em um estudo aprofundado da ordem Amiiformes e por isso, seus representantes (i.e., peixes ophiopsídeos e ionoscopídeos) não foram revisados de forma detalhada.

1.1 Ionoscopidae

A primeira espécie de Ionoscopidae (Lehman, 1966) (Apêndice A, Fig. 1) a ser conhecida, *Ionoscopus pietraroiea* Costa, 1853, provém do Cretáceo (Albiano) da Itália e foi descrita como pertencente, a princípio, a um amplo grupo de peixes, tratados à época como cicloides (peixes que não apresentavam escama coberta por ganoína) (cf., Costa, 1853). Em seguida, em 1858 e 1863, quatro outras espécies da família foram descritas: *I. desori* Thiollière, 1858; *I. cyprinoides* Wagner, 1863; *I. muensteri* Wagner, 1863 e *I. striatissimus* Wagner, 1863, todas originalmente pertencentes à outros gêneros (*Attakeopsis* Thiollière, 1858; *Oligopleurus* Thiolière, 1858 e *Macrorhyps* Wagner, 1863), sendo consideradas como *Ionoscopus* posteriormente (cf., Zittel, 1887 e Woodward, 1895b). *Ionoscopus desori*, quando da sua descrição, foi considerada como pertencente à família Leptolepidae (assim como os gêneros *Thrissops*, *Leptolepis* e *Pleuropholis*), também um agrupamento de peixes “cicloides”, sendo destacada sua semelhança com peixes teleósteos (cf., Thiolière 1858; 1873). As outras três espécies (*I. cyprinoides*, *I. muensteri* e *I. striatissimus*) foram consideradas desde a descrição como teleósteos (cf., Wagner 1863).

Em 1895, Woodward agrupou as espécies até então descritas e considerou todas como pertencentes à família Oligopleuridae (*Oligopleurus* + *Ionoscopus* + *Spathiurus*), uma família de teleósteos basais. Além disso, indicou os gêneros *Attakeopsis* e *Macrorhyps* como sinônimos de *Ionoscopus*.

Em 1949, em uma revisão da espécie de Cerin (*I. desori*), Saint-Seine propôs a retirada desses peixes (e.g., *I. pietraroiea*, *I. cyprinoides*, *I. muensteri*, *I. desori* e *I. striatissimus*) da família Oligopleuridae, entretanto sugeriu um posicionamento incerto, no qual esses peixes corresponderiam a um “ramo isolado” entre Eugnathidae e Amiidae. Lehman (1966) apoiou a proposição de Saint-Seine, nomeando o supracitado “ramo isolado”

como Ionoscopidae e ainda sugeriu uma possível sinonímia entre os gêneros *Opsigonus* Kamberger, 1882 e *Ionoscopus*. Entretanto, anteriormente, *Opsigonus* já havia sido sugerido como possível sinônimo de *Spathiurus* (cf., Woodward 1895b, p. 499). Em 1912, Eastman descreveu uma nova espécie para o gênero, *Ionoscopus elongatus*.

Mais recentemente, outros gêneros além de *Ionoscopus* também foram acrescentados à família, sendo eles, *Oshunia* Wenz & Kellner, 1986 e *Quetzalichthys* Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008, ambos monotípicos.

A espécie *Oshunia brevis*, quando descrita, foi considerada como membro de Ionoscopidae (cf., Wenz & Kellner, 1986) e esta hipótese foi suportada por Maisey (1991). Entretanto, Grande & Bemis (1998) separaram a espécie *Oshunia brevis* na nova família Oshunidae, a qual juntamente com Ionoscopidae e Ophiopsidae compôs a ordem Ionoscopiformes. Todavia, com a descrição da espécie *Quetzalichthys perrilliatae*, Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena (2008) desconsideraram a existência da família Oshunidae, voltaram a propor a família Ionoscopidae para agrupar os gêneros *Ionoscopus*, *Oshunia* e *Quetzalichthys* (Apêndice A, Fig. 2C) e ainda propuseram a manutenção da ordem Ionoscopiformes (Ionoscopidae + Ophiopsidae).

Consequentemente, a família Ionoscopidae é atualmente representada por três gêneros (*Ionoscopus*, *Oshunia* e *Quetzalichthys*) e oito espécies nominais (*I. pierraroiea*, *I. cyprinoides*, *I. muensteri*, *I. desori*, *I. striatissimus*, *I. elongatus*, *O. brevis* e *Q. perrilliatae*). A distribuição geográfica da família abrange Europa, América do Norte e do Sul e Ásia, ocorrendo desde o Jurássico Superior ao Cretáceo Superior.

As relações de Ionoscopidae foram pouco estudadas e até hoje a família foi abordada em poucas análises filogenéticas (e.g., Maisey, 1991; Gardiner et al., 1996; Grande & Bemis, 1998 e Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008), não tendo sido em nenhuma delas incluídas todas as espécies conhecidas (Apêndice A, Fig. 2) (somente as espécies *I. cyprinoides*, *O. brevis* e *Q. perrilliatae* foram incluídas em análises). Apesar do monofiletismo de Ionoscopidae ter sido recentemente confirmado por Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena (2008) (Apêndice A, Fig. 2C), este ainda deve ser investigado, assim como as relações internas da família devem ser esclarecidas. Logo, é necessária tanto uma revisão anatômica quanto filogenética, visando à redefinição da família Ionoscopidae. Adicionalmente, ainda há a necessidade de investigar a relação de Ionoscopidae com Ophiopsidae e outros grupos considerados *incertae sedis*, testando assim o monofiletismo

previamente proposto da ordem Ionoscopiformes (cf., Grande & Bemis, 1998 e Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008).

1.2 Ophiopsidae

A família Ophiopsidae (Bartram, 1975) (Apêndice A, Fig. 3) é um grupo de peixes neopterígios fósseis com distribuição temporal do Triássico Médio ao Cretáceo Inferior e distribuição geográfica abrangendo Europa, África, América do Norte e América do Sul. A família foi criada para agrupar representantes dos gêneros *Ophiopsis* e *Macrepistius*, os quais anteriormente pertenciam às famílias Macrosemiidae (cf., Woodward, 1895b) (atualmente Ginglymodi; cf., Grande, 2010) e Caturidae (cf., Schaeffer, 1960) (atualmente Halecomorphi *incertae sedis*; Maisey, 1991), respectivamente. Dentre outras características, Ophiopsidae foi definida, principalmente, pela presença do canal da linha lateral entre os raios da nadadeira caudal (cf., Bartram, 1975) (Apêndice A, Fig. 4E e F).

De acordo com a literatura (e.g., Bartram, 1975; Schaeffer, 1960; Applegate, 1988; Brito, 2000; Brito & Alvarado-Ortega, 2008; Lane & Ebert, 2012; Machado et al., 2013 e López-Arbarello et al., 2014), Ophiopsidae atualmente abrange quatro gêneros (Apêndice A, Fig. 3) e treze espécies nominais: *Ophiopsis* Agassiz, 1834 (incluindo as espécies *O. procera*, *O. penicillata*, *O. breviceps*, *O. dorsalis*, *O. lepersonnei*, *O. lepturus*, *O. montsechensis* e *O. altivelis*), *Macrepistius* Schaeffer, 1960 (incluindo somente *M. arenatus*), *Placidichthys* Brito, 2000 (incluindo *P. bidorsalis* e *P. tucanensis*) e *Teoichthys* Applegate, 1988 (incluindo *T. kallistos* e *T. brevipina*).

Quanto ao posicionamento filogenético, o clado Ophiopsidae está posicionado no interior de Halecomorphi, sendo grupo irmão da família Ionoscopidae, formando junto com esta a ordem Ionoscopiformes (cf., Grande & Bemis, 1998 e Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008). Recentemente, a família Furidae (Caturidae, pró-parte) foi sugerida como composta por ao menos três gêneros – *Furo* Gistel, 1848; *Robustichthys* Xu et al., 2014 e *Archaeosemionotus* López-Arbarello et al., 2014 –, incluída em Ionoscopiformes e sugerida como grupo irmão de Ophiopsidae (López-Arbarello et al., 2014) (Apêndice A, Fig. 5B). Entretanto, as relações internas de Ophiopsidae ainda permanecem incertas, o que foi demonstrado pela hipótese filogenética apresentada por Machado (2011) (Apêndice A, Fig. 2E). Da mesma forma como Ionoscopidae, a família Ophiopsidae foi pouco estudada filogeneticamente e poucos de seus representantes foram incluídos em análises filogenéticas,

mais precisamente apenas três espécies das treze consideradas válidas (*O. procera*, *M. arenatus* e *T. kallistos*) (cf., Gardiner et al., 1996; Grande & Bemis 1998; Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008). A existência de poucos estudos filogenéticos, atrelada à fraca definição anatômica existente para a família, gera, não só uma série de dúvidas em relação a quais representantes são realmente pertencentes à Ophiopsidae, como também em relação ao seu monofiletismo.

Recentemente, a espécie *Furo muensteri* (Agassiz, 1834) foi relacionada à Ophiopsidae (ou se trata de um peixe ofiopsídeo ou de uma família irmã, Furidae), enquanto as demais espécies do gênero necessitam de revisão (cf., Lane & Ebert, 2012 e López-Arbarello et al., 2014). Além dessa, duas novas espécies provenientes do Triássico da China e da Itália, também foram relacionadas à Ophiopsidae (cf., Xu et al., 2014 e López-Arbarello et al. 2014), aumentando a distribuição espaço-temporal do grupo. Por fim, ainda temos a existência de uma série de grupos *incertae sedis* que, recorrentemente, vêm sendo relacionados à Ophiopsidae (e.g., *Heterolepidotus*, *Osteorachis* e *Neorhombolepis*) (cf., Lambers, 1995; Gardiner et al., 1996).

Um problema atual relacionado ao posicionamento filogenético no interior de Ophiopsidae é referente à espécie *Placidichthys bidorsalis*. Esta espécie teve recentemente seu posicionamento no interior de Ophiopsidae questionado, sendo sugerida como pertencente ao clado Macrosemiiformes (cf., Murray & Wilson, 2009). Esta espécie nominal foi descrita há cerca de quinze anos (Brito, 2000) e sugerida como um peixe halecomórfo baseado na presença de dois caracteres: simplético alongado participando da articulação mandibular e o osso maxilar apresentando uma reentrância na sua borda posterior (cf., posterior maxillary notch, Grande & Bemis, 1998). Neste mesmo artigo, o autor destacou semelhanças entre *P. bidorsalis* com outros peixes Ionoscopiformes, como a franja orbital do dermoesfenótico portando o canal sensorial infraorbital e, principalmente, semelhanças da espécie com peixes ofiopsídeos, tais como, a perda da fossa lateral nos centros vertebrais, a presença de osso lacrimal hipertrofiado e a presença de escamas ganoides mais altas que largas (características observadas também nas espécies *Ophiopsis procera*, *Teoichthys kallistos* e *Macrepistius arenatus*). Entretanto, o fato de *P. bidorsalis* apresentar uma característica peculiar para peixes halecomórfos (i.e., a presença de “duas nadadeiras dorsais”), combinado a não realização de um estudo filogenético quando da descrição, culminou para que a espécie fosse proposta originalmente como um halecomórfo *incertae sedis* (cf., Brito, 2000). Por outro lado, quando da descrição da nova espécie *P. tucanensis*, o gênero foi formalmente

posicionado na ordem Ionoscopiformes e na família Ophiopsidae, embora tenha continuado sem ser incluído em um estudo filogenético (cf., Brito & Alvarado-Ortega, 2008). Recentemente, baseado principalmente na presença de “duas nadadeiras dorsais”, *P. bidorsalis* foi sugerida como pertencente à ordem Macrosemiiformes (Macrosemiidae + Uarbryichthyidae [*Aphanepygus* + *Placidichthys*]) (cf., Murray & Wilson, 2009) (Apêndice A, Fig. 2D), a qual é atualmente considerada como um táxon de Ginglymodi (cf., Grande, 2010). Todavia, em função da análise de Murray & Wilson (2009) incluir praticamente apenas representantes de Macrosemiiformes, Arratia & Schultze (2012) que deixaram clara a necessidade de revisão do posicionamento filogenético de *Placidichthys*.

Para tentar solucionar essas questões torna-se necessário não só rever anatomicamente as espécies europeias e africana de Ophiopsidae, como também redefinir anatomicamente a família e incluir o maior número de espécies possível em um estudo filogenético, que não só teste o monofiletismo de Ophiopsidae, mas também sua relação com outros peixes neopterígios.

Durante a conclusão do presente estudo foi publicado um trabalho (Lane & Ebert 2015) com impacto sobre a taxonomia do gênero *Ophiopsis*, bem como de algumas de suas espécies. Contudo, não houve tempo hábil para analisar com profundidade as propostas apresentadas no referido artigo e, portanto, a nomenclatura aqui adotada não reflete as sugestões do mesmo.

2 PEIXES HALECOMORPHI *INCERTAE SEDIS* RELACIONADOS À IONOSCOPIFORMES

São conhecidos alguns grupos de Halecomorphi que foram descritos há muito tempo e, em geral, nunca foram revisados. Embora várias hipóteses já tenham sido sugeridas para as relações destes grupos, muitas delas não foram baseadas em estudos com análise filogenética, permanecendo estes grupos, ainda hoje, como *incertae sedis*.

Dos grupos *incertae sedis* conhecidos de Halecomorphi, alguns já foram sugeridos como próximos à Ionoscopiformes, principalmente à Ophiopsidae (cf., Lambers 1995; Gardiner et al. 1996; Grande & Bemis 1998). Muitos já foram reportados na literatura ora como pertencentes à família Caturidae (= Furidae Nicholson & Lydekker, 1889 e = Eugnathidae Jordan, 1923), ora à Ophiopsidae, sendo eles: *Heterolepidotus*, *Brachyichthys*, *Osteorachis*, *Neorhombolepis* e *Aphanepygus*, além de algumas espécies do gênero *Furo* (Apêndice A, Fig. 6).

Em relação a esses gêneros *incertae sedis*, em especial *Heterolepidotus*, *Brachyichthys*, *Osteorachis* e *Neorhombolepis*, existe uma grande confusão na literatura quanto ao posicionamento, às espécies nominais e aos casos de sinonímia. Além disso, em geral, esses gêneros foram abordados quando de suas descrições e em alguns trabalhos subsequentes, não sendo mais incluídos em trabalhos modernos, o que contribuiu para pouca informação existente sobre eles.

2.1 *Heterolepidotus*

O gênero *Heterolepidotus* Egerton, 1872 apresenta, na literatura, distribuição geográfica europeia (e.g., Inglaterra, Itália, e Alemanha), sendo conhecido do Triássico Superior ao Jurássico Superior e foi criado como forma de diferenciar tais peixes das espécies do gênero *Lepidotes* Agassiz, 1832. De acordo com Egerton, os representantes de *Heterolepidotus* se diferenciavam dos representantes de *Lepidotes* pela forma dos dentes (dentes pontiagudos, alongados e de tamanho variado *versus* dentes trituradores ou cônicos e de tamanho uniforme, respectivamente) e pela forma e disposição das escamas (em direção à parte inferior do corpo as escamas de *Heterolepidotus* vão adquirindo uma forma mais estreita e mais alongada). À época, o gênero *Heterolepidotus* foi indicado por este autor como pertencente à ordem Ganoidei e à família Sauroidei (classificação não mais utilizada, mas que

na época agrupava principalmente peixes com escamas ganoides). Segundo Egerton (1872), os representantes deste gênero, entre outras características, apresentavam: dentes de tamanhos e formas diferenciados (os maiores dentes arredondados e os menores pontiagudos e numerosos); nadadeiras peitorais e pélvicas grandes; escamas ganoides mais ou menos serradas em sua margem posterior e escudo abdominal (i.e., conformação diferenciada das escamas na porção ventral do abdômen) (cf., diagnose de *Heterolepidotus* em Egerton, 1872 e Gardiner, 1960).

Em 1895 Woodward catalogou 11 espécies nominais para o gênero *Heterolepidotus*, sendo elas: *H. latus* Egerton, 1872; *H. serrulatus* (Agassiz, 1843) (Apêndice A, Fig. 6A); *H. typicus* (Winkler, 1861); *H. striatus* Agassiz, 1837-44; *H. cephalus* (Kner, 1866); *H. pectoralis* (Bellotti, 1857); *H. serratus* (Bellotti, 1857); *H.? radiato-punctatus* (Agassiz, 1844), *H. angulati* Deecke, 1888, *H.? leptcephalus* (Agassiz, 1832) e *H. minor* Davis, 1883. Todavia, Woodward reviu e descreveu superficialmente somente as oito primeiras, sugerindo a necessidade de revisão das três últimas. O autor considerou o gênero como pertencente à família Caturidae (= Furidae) e apresentou inúmeras sinonímias de espécies. Considerou ainda como sinônimo do gênero *Heterolepidotus* os gêneros *Eulepidotus* e *Brachyichthys*, sendo a sinonímia com o último gênero questionada, posteriormente, por Gardiner et al. (1996).

Além das espécies apresentadas no catálogo de Woodward (1895b), outras sete espécies nominais foram reportadas na literatura – *H. dorsalis* (Kner, 1866); *H. gibbus* Bassani, 1886; *H. brevis* (Bellotti, 1857); *H. parvulus* (Gorjanovick-Kramberger, 1905); *H. egidii-venanti* De Alessandri, 1910; *H. taramelli* De Alessandri, 1910 e *H. bellotti* De Alessandri, 1910 – não foram revisadas e ainda são consideradas válidas. Desta forma, atualmente, o gênero *Heterolepidotus* é representado por 18 espécies nominais, sendo que destas somente a espécie tipo (*H. latus*) foi completamente e minuciosamente descrita (cf., Borough, 1939 e Gardiner, 1960). Além dessas 18 espécies nominais, outras duas foram reportadas na literatura: *H. grandis* (Davis, 1885), considerada como sinônimo júnior de *Osteorachis macrocephalus* por Woodward (1895b) e *H. manselii* (Egerton, 1872), reposicionada, posteriormente, no gênero *Lepidotes* (cf., Woodward & Sherborne, 1890 e Woodward, 1895b).

A nomenclatura adotada para a espécie tipo, *Heterolepidotus latus*, foi questionada por Gardiner (1960), que sugeriu o binômio *Heterolepidotus rhombifer* como terminologia correta. Este autor descartou a proposição de sinonímia das espécies *Dapedium fimbriatus* e

Lepidotus fimbriatus previamente sugeridas por Woodward (1895b) como sinônimas de *Heterolepidotus latus*, fazendo da espécie nominal *Semionotus rhombifer* Agassiz, 1834 o sinônimo sênior e, desta forma, considerou *Heterolepidotus rhombifer* o nome correto a ser utilizado.

No que concerne às relações filogenéticas de *Heterolepidotus*, o gênero é atualmente considerado como de posição incerta. Em um primeiro momento, muitos autores consideraram o gênero como pertencente à família Eugnathidae (= Caturidae) (cf., Woodward, 1895a e b; Gardiner, 1960; Schaeffer, 1960; Lehman, 1966 and Patterson, 1973), sendo sempre apontadas semelhanças com representantes dos gêneros *Semionotus*, *Lepidotus* e *Eugnathus*. Posteriormente, algumas afinidades entre *Heterolepidotus* e peixes ofiopsídeos (e.g., *Ophiopsis*, *Macrepistius* and *Teoichthys*) foi sugerida (cf., Bartram, 1975 and Applegate, 1988) e confirmada anos mais tarde a partir de um estudo filogenético que apresentou o clado [(*Teoichthys* + *Ophiopsis*) + (*Osteorachis* + *Macrepistius*) + *Heterolepidotus*] (cf., Lambers, 1995) (Apêndice A, Fig. 2) como Ophiopsidae e apresentou ainda sinapomorfias que o sustentasse (e.g., presença do osso etmoide exposto entre o antorbital e a órbita; infraorbitais profundos e alternância de diplospondilia). Por fim, no último trabalho que incluiu *Heterolepidotus* em uma análise filogenética, Gardiner (1996) apresentou o gênero como um *táxon* de posição incerta no interior de Ionoscopiformes. Esta hipótese foi também sugerida por dois trabalhos seguintes, Grande & Bemis (1998) e Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena (2008), que reconheceram *Heterolepidotus* como possível grupo ofiopsídeo, mas deixaram clara a necessidade de revisão do *taxa* para comprovação dessa relação.

2.2 *Brachyichthys*

O gênero *Brachyichthys* foi descrito por Winkler (1861) a partir da descrição da espécie nominal *B. typicus* (Apêndice A, Fig. 6B), com base em um único espécime proveniente de Solnhofen (Jurássico Superior da Alemanha), o qual apresenta o crânio bem fragmentado. É um gênero monoespecífico que foi sugerido como sinônimo de *Heterolepidotus* por Woodward (1895b). Em seu catálogo, *Heterolepidotus typicus* foi mantida como uma espécie nominal diferente da espécie tipo (*H. latus*). Provavelmente à ocasião de uma confusão interpretativa, Gardiner e colaboradores (1996) questionaram a sinonímia proposta por Woodward (1895b) apontando diferenças entre *H. latus* e

Brachyichthys typicus. Em trabalhos posteriores o gênero *Brachyichthys* continuou a ser indicado como possível sinônimo de *Heterolepidotus* (e.g., Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008).

Como já mencionado anteriormente, o gênero *Heterolepidotus*, embora já tenha sido relacionado à Ophiopsidae, atualmente é considerado *incertae sedis*. Da mesma forma é também *Brachyichthys* (independente da confirmação de sinonímia). Logo, além da necessidade de testar o posicionamento do gênero *Brachyichthys*, também é necessária a investigação de sua sinonímia com o gênero *Heterolepidotus*.

2.3 *Osteorachis*

O gênero *Osteorachis*, descrito por Egerton (1868), é conhecido do Jurássico Inferior (Liássico Inferior de Dorsetshire) ao Superior da Inglaterra (Oxfordiano de Peterborough) e foi inicialmente posicionado na ordem Ganoidei (ordem estabelecida por Agassiz em 1834, que agrupava peixes com escamas ganoides, hoje não mais utilizada como categoria taxonômica). A partir de sua descrição foi abordado em poucos trabalhos subsequentes (e.g., Woodward, 1895a e b; 1897 e Gardiner, 1960), havendo assim pouca informação acerca do grupo. É representado por três espécies nominais: *Osteorachis macrocephalus* Egerton, 1868 (Apêndice A, Fig. 6C), *O. granulatus* (Egerton, 1868) e *O. leedsi* Woodward, 1897. Todas as espécies foram descritas com base em exemplares pouco preservados, sendo representadas por espécimes, em geral, fragmentados e sendo conseqüentemente pouco conhecidas anatomicamente. A espécie melhor diagnosticada e de descrição mais completa é a espécie tipo (*O. macrocephalus*). *Osteorachis* já foi tratado como pertencente a família Eugnathidae (= Caturidae) (e.g., Woodward 1895; Gardiner, 1960 Lehman, 1966 e Patterson, 1973) e também sugerido como grupo irmão de *Macrepistius arenatus*, posicionado no interior de Ophiopsidae (cf., Lambers, 1995). Entretanto, Gardiner e colaboradores (1996), ao realizar um estudo das relações de peixes neopterígios basais, apesar de não ter incluído o gênero *Osteorachis* em sua análise, ressaltaram que o gênero não apresenta nenhuma das cinco sinapomorfias propostas por Bartram (1975) para Ophiopsidae. Outros autores sugeriram a possibilidade do gênero ser relacionado à Ionoscopiformes (e.g., Grande & Bemis, 1998 e Alvarado-Ortega & Espinosa, 2008), mas também não o incluíram em análises filogenéticas.

Visto o pouco conhecimento anatômico do gênero *Osteorachis* e a dúvida em relação ao seu posicionamento, este por ser considerado, princípio, como um táxon *incertae sedis*, sendo clara a necessidade de sua revisão anatômica e filogenética.

2.4 *Neorhombolepis*

Neorhombolepis é um gênero de peixes conhecidos do Cretáceo da Inglaterra, composto por duas espécies nominais: *N. excelsus* Woodward, 1888 (Apêndice A, Fig. 6D); *N. valdensis* Woodward, 1895b e possivelmente uma terceira: *N. (?) punctatus* Woodward, 1895b. A princípio o gênero também foi tratado como pertencente à família Eugnathidae (= Caturidae), sendo mais tarde sugerido como sinônimo de *Macrepistius* (e.g., Patterson, 1973, p. 281 e Grande & Bemis, 1998), ou seja, como um ofiopsídeo.

Atualmente é um gênero pobremente conhecido e também considerado Halecomorphi *incertae sedis*.

2.5 *Aphanepygus*

O gênero *Aphanepygus* foi criado por Bassani (1879) a partir da descrição da espécie *A. elegans*. O gênero é conhecido do Cretáceo Superior da Ásia e da Europa e representado por duas espécies nominais: *A. elegans* Bassani, 1879 e *A. dorsalis* (Davis, 1887) (Apêndice A, Fig. 6E). Foi inicialmente tratado como pertencente à família Lepisosteidae (cf., Bassani, 1882) e próximo à *Macrosemius*, posteriormente, foi sugerida sua proximidade com a família Macrosemiidae (cf., Bartram, 1977b). De acordo com Bartram (1977b), assim como os representantes da família Macrosemiidae, *Aphanepygus* apresenta uma nadadeira dorsal longa e dividida (Apêndice A, Fig. 6E), além da ausência de placa gular e de supramaxila. Entretanto, apesar das similaridades apontadas entre *Aphanepygus* e os representantes da família Macrosemiidae, o gênero ainda hoje é considerado como de posição incerta no interior de Neopterygii. Foi considerado por Murray & Wilson (2009) como grupo irmão de *Placidichthys bidorsalis*, e ambos próximos à Macrosemiidae (Apêndice A, Fig. 2E), fazendo parte da ordem Macrosemiiformes, condição que necessita ser investigada. Além disso, esse grupo apresenta uma série de escamas recobrimdo a região suborbital (Apêndice A, Fig. 22B), a qual foi mencionada como mosaico de suborbitais (cf., Bartram 1977b), mesma denominação de uma característica, a princípio, exclusiva do gênero *Teoichthys*. Devido às

duas possíveis semelhanças supracitadas (i.e., *Aphanepygus* com *Placidichthys* e *Teoichthys*), é necessária a comparação desse gênero com representantes de Ophiopsidae.

2.6 *Furo*

Agassiz (1833-45) descreveu o gênero *Eugnathus*, a partir da descrição da espécie tipo *E. orthostomus*, do Jurássico da Inglaterra (Dorsetshire), além de outras cinco espécies nominais. Posteriormente, Gistel (1848) promoveu uma modificação no nome genérico, uma vez que *Eugnathus* já correspondia a um gênero de Coleoptera (cf., Lambers, 1998), descrevendo, portanto, o gênero *Furo*.

Atualmente, cerca de 20 espécies do gênero *Furo* são conhecidas [e.g., *F. latimanus* (Agassiz, 1838-43) (Apêndice A, Fig. 6F) *F. orthostomus* (Agassiz, 1833-45); *F. hermesi* De Alessandri, 1910; *F. normandica* Wenz, 1967, *F. praelongus* Thiollière, 1850, *F. muensteri* (Agassiz, 1833-45)] provenientes de diversas localidades europeias (e.g., Dorsetshire, Inglaterra; Lombardia, Itália; Cerin, França e Baviera, Alemanha) e necessitam serem revisadas.

Lambers (1998) realizou uma pequena revisão dos representantes de *Furo* da Baviera (Alemanha) e reportou que possivelmente o gênero *Furo* não é monofilético. Entretanto, as demais espécies jamais foram revisadas, com exceção de *Furo muensteri*, que foi revisada recentemente por Lane & Ebert (2012).

Em relação ao seu posicionamento filogenético, o gênero pode ser considerado ainda de posição incerta. De acordo com Patterson (1973) e outros autores (e.g., Woodward, 1895b; Lambers, 1960), *Furo* estaria posicionado na família Caturidae Owen, 1860. Entretanto, o monofiletismo da família Caturidae não é comprovado. Parte de seus representantes, como os gêneros *Caturus* e *Amblysemius*, são considerados como próximos à Amiiiformes (cf., Olsen & Mc Cune, 1991, Lambers, 1995 Gardiner et al. 1996, Grande & Bemis, 1998) enquanto outra parte, como os gêneros *Furo* e *Heterolepidotus*, são considerados como próximos à Ophiopsidae (cf., Bartram, 1975, Lambers, 1995, Lane & Ebert, 2012 e López-Arbarello, 2014).

Desta forma, é clara a necessidade de revisão anatômica não só do gênero *Furo* quanto de toda família Caturidae, além da necessidade de um estudo filogenético deste grupo.

3 OBJETIVOS

O ponto de partida dessa tese se deu a partir do meu trabalho de mestrado (Machado, 2011) onde iniciei uma revisão da Ordem Ionoscopiformes (Ionoscopidae + Ophiopsidae). No trabalho mencionado, a ordem Ionoscopiformes foi parcialmente analisada, sendo revistos seus representantes brasileiros e mexicanos. Restando por fazer a revisão dos representantes europeus e do único táxon africano. Apesar da ordem se manter monofilética, em todas as árvores obtidas no referido trabalho ela apresentou um baixo suporte filogenético (valor de *bootstrap* de 55%). Além disso, as relações internas de ambas as famílias (Ionoscopidae e Ophiopsidae) não ficaram bem resolvidas (Apêndice A, Fig. 2E).

Embora as famílias Ophiopsidae e Ionoscopidae, tenham atualmente seu posicionamento no interior dos Ionoscopiformes proposto por vários autores (e.g., Grande & Bemis, 1998; Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008 e Machado, 2011), a validade desta ordem ainda é um ponto discutível. Apesar dos representantes de ambas as famílias apresentarem muitas semelhanças anatômicas, os mesmos também apresentam muitas diferenças, principalmente no que diz respeito à cobertura corporal e ao esqueleto caudal. Mesmo as próprias famílias, Ophiopsidae e Ionoscopidae, não foram bem definidas ou bem delimitadas. Recentemente, muitos peixes halecomórfos considerados *incertae sedis* (e.g., *Heterolepidotus* Egerton, 1872; *Brachyichthys* Winkler, 1861; *Osteorachis* Egerton, 1868; *Neorhombolepis* Woodward, 1888, assim como alguns possíveis caturídeos, como o gênero *Furo*) veem sendo relacionados à Ophiopsidae na literatura (cf., Gardiner et al., 1996; Lambers, 1995 e Lane & Ebert, 2012), como mencionado acima quando da apresentação dos grupos. Além disso, a falta de um estudo filogenético completo sobre ambas as famílias dá margens para dúvidas acerca dos seus representantes, como no caso de *Placidichtys bidorsalis*, que teve recentemente seu posicionamento no interior de Ophiopsidae questionado (Murray & Wilson, 2009 e Arratia & Schultze, 2012) (Apêndice A, Fig. 2D).

Frente a este cenário, é clara a necessidade de completar a revisão anatômica e filogenética da ordem Ionoscopiformes, sendo necessário para tal não só uma revisão anatômica dos grupos europeus e do táxon africano pertencentes à esta ordem, mas também a revisão dos representantes *incertae sedis* halecomórfos a ela relacionados. É necessária também comparação dos representantes de Ophiopsidae com os de Macrosemiidae e com outros táxons que recentemente vêm sendo relacionados à Ophiopsidae (e.g., *Furo*, *Archaeosemionotus* e *Robustichthys*). Realizadas as revisões e comparações anatômicas,

torna-se possível testar o posicionamento desses grupos (e.g., Ionoscopidae, Ophiopsidae e *incertae sedis*) em relação aos outros Holostei.

Apesar de ser clara a necessidade de revisão anatômica e filogenética, não só do gênero *Furo*, mas de toda família Caturidae, em função do tamanho e da complexidade do grupo não haveria tempo hábil para uma revisão completa da mesma no presente trabalho. Desta forma, é proposta somente a inclusão de alguns representantes desta família (e.g., *Furo orthostomus*, *F. muensteri*, *Caturus furcatus* e *Amblysemius bellicianus*) na análise filogenética do presente trabalho, deixando a revisão desse grupo para um projeto futuro.

3.1 Objetivos gerais

O presente trabalho tem dois objetivos principais diretamente relacionados: (1) revisar anatomicamente os representantes europeus e africano da ordem Ionoscopiformes e de alguns táxons *incertae sedis* de Halecomorphi e (2) testar o posicionamento dos grupos revisados no interior de Neopterygii a partir de dados morfológicos.

3.2 Objetivos específicos

- a) Revisar anatomicamente e taxonomicamente as espécies de *Ionoscopus*;
- b) Revisar anatomicamente e taxonomicamente as espécies de *Ophiopsis*;
- c) Revisar anatomicamente e taxonomicamente as espécies de *Heterolepidotus* e *Brachyichthys*, investigando a possibilidade de sinonímia entre estes gêneros;
- d) Comparar anatomicamente os gêneros *Osteorachis*, *Neorhombolepis* e *Aphanepygus* com representantes da Família Ophiopsidae;
- e) Apresentar novos dados anatômicos acerca de *Placidichthys bidorsalis* e comparar anatomicamente representantes de Ophiopsidae, em especial *P. bidorsalis*, com algumas espécies representantes de Macrosemiidae;
- f) A partir de uma revisão dos caracteres propostos por diversos autores e também neste trabalho, fazer uma análise filogenética morfológica de Neopterygii basais, incluindo pela primeira vez diversos representantes de Ionoscopiformes e seus relativos *incertae sedis*.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Revisão Anatômica

Para a realização da revisão anatômica do presente trabalho foram utilizados exemplares depositados em diversas coleções científicas. Dentre estes, alguns foram coletados pelos integrantes do Laboratório de Ictiologia, Tempo e Espaço da UERJ (Universidade do Estado do Rio de Janeiro), nas bacias do Araripe e Tucano. Foram utilizados ainda moldes de silicone, resina ou gesso de alguns exemplares.

Alguns dos exemplares depositados na UERJ ou na UNAM (Universidad Nacional Autónoma de México), além de serem examinados e comparados, sofreram preparação mecânica e/ou química, sendo em alguns casos confeccionados moldes de silicone. Além disso, todo material foi fotografado com máquina digital, muitas vezes sendo utilizada a iluminação com luz ultravioleta, e foram confeccionados desenhos científicos com caneta nanquim a partir das fotos. Todas as etapas são melhores descritas a seguir.

Para a realização do presente trabalho foi examinado material pertencente às seguintes instituições científicas: Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brasil (**UERJ**); Museu Nacional do Rio de Janeiro, Brasil (**MNRJ**); Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil (**DNPM**); Museu de Paleontologia de Santana do Carirí, Ceará, Brasil (**MPSC**); Coléccion Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Cidade do México, México (**IGM**); American Museum of Natural History, Nova Iorque, EUA (**AMNH**); Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, França (**MNHN**); Museum d'Histoire Naturelle de Lyon, França (**MHNL**); Université Claude Bernard Lyon 1, França (**UCBL**); Museo Civico dei Fossili di Besano, Itália (**MCFB**); Museo civico di storia naturale di Milano, Milão, Itália (**MSN**); Museo di Paleontologia, Centro Musei delle Scienze Naturali e Fisiche, Nápoles, Itália (**CMSNF**); Palaeontological Institute and Museum, University of Zurich, Suíça (**PIMUZH**); Museo Cantonale di Storia Naturale di Lugano, Suíça (**MCSN**); The Natural History Museum, Londrês, Reino Unido (**NHMUK**); Jura Museum, Eichstätt, Alemanha (**JME**) e Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie (**BSPG**).

Foram examinados um total de 336 exemplares de peixes fósseis, sendo: 103 de ofiopsídeos, 45 de ionoscopídeos, 52 de peixes considerados *incertae sedis*, além de material

de comparação composto por 136 espécimes de diversos táxons (e.g., macrosemídeos, parasemionotídeos e teleósteos).

A lista de exemplares observados encontra-se na página 213.

4.1.1 Preparação de exemplares

Para uma melhor visualização de alguns exemplares foram necessárias preparações químicas, seguindo a metodologia de Toombs & Rixon (1959), e/ou mecânicas. A primeira técnica consiste na utilização de ácidos para dissolução da matriz calcária, enquanto a segunda em uma preparação manual com auxílio de agulhas e ponteiras. Em alguns casos fez-se necessária à preparação de moldes dos exemplares antes da preparação química.

Para a preparação química foi necessário, primeiramente, montar uma base de massa de modelar (plastilina) em torno do fóssil (Apêndice A, Fig. 7A), com paredes mais altas que o próprio fóssil, sendo bem vedada para evitar o escape de resina. Em seguida, dá-se a preparação da solução de resina, a qual consiste na mistura da mesma com o diluidor (monômero de estireno na proporção de 10%). Adiciona-se a essa mistura um catalisador na proporção de 1%. Despeja-se a mistura em cima do fóssil até cobri-lo por completo (Apêndice A, Fig. 7B). Após 48 horas com a resina já polimerizada, retira-se toda a massa de modelar. O fóssil é então ser mergulhado em uma solução de ácido fórmico em concentrações de até 5% (Apêndice A, Fig. 7D), podendo serem feitos sulcos na matriz calcária (Apêndice A, Fig. 7C) como forma de acelerar a ação do ácido. Esta solução pode ser tamponada com fosfato de cálcio tribásico quando o fóssil é considerado muito frágil. Terminada a ação do ácido, o fóssil é retirado da solução e imediatamente imerso em água por aproximadamente 24 horas, para impedir que a sobra de ácido recristalize entre as lâminas ósseas do fóssil. Depois o fóssil é posto para secar e então suas estruturas expostas são coladas com uma solução de agente consolidante (“plexigum” + acetato de etila) para que se evite a desarticulação e perda das estruturas mais frágeis. O processo com o ácido deve ser repetido até que se obtenha o resultado esperado.

A preparação mecânica foi necessária, principalmente, nos casos em que a matriz não pode ser dissolvida com a utilização de ácidos orgânicos, sendo utilizadas agulhas ou ponteiras para se retirar o excesso de sedimento de cima do fóssil.

4.1.2 Preparação de moldes

A preparação de moldes é indicada para exemplares de coleções de difícil acesso, como algumas de outros países, ou quando se tem preservada a impressão do fóssil e como forma de se obter o “positivo” do mesmo.

Como primeiro passo, é confeccionada uma base de massa de modelar (plastilina) em torno do fóssil, assim como na preparação química. Em seguida é necessário pincelar um pouco de vaselina líquida no fóssil, tendo cuidado para não obstruir os espaços. Segue-se a preparação da borracha de silicone de acordo com as instruções do fabricante. O silicone deve ser misturado cuidadosamente ao catalisador, para que se evite a formação de bolhas. Então, despeja-se a mistura sobre o fóssil lentamente, até cobri-lo por completo. Realizados todos esses procedimentos, espera-se a secagem do silicone, que, então, pode ser removido.

4.1.3 Fotografia, desenhos científicos e observação anatômica

Todos os exemplares foram fotografados com máquina digital, sendo utilizada a técnica de fotografia com luz UV (Hone et al., 2010) para alguns espécimes. Quando viável, a aplicação desta técnica permite uma melhor visualização das estruturas e principalmente uma boa distinção entre o fóssil e a matriz. Isto ocorre porque o esqueleto, e por vezes restos de tecido mole, de alguns fósseis se tornam fluorescentes sob a radiação UV, enquanto geralmente a matriz rochosa não apresenta a mesma reação (Apêndice A, Fig. 4). Para sua aplicação foram utilizadas lâmpadas UVP, modelo UVGL-55 e Way Too Cool, modelos 9L-12 e 9SL-12, todas com comprimento de onda de 365 nanômetros.

A partir das fotografias realizadas, foram confeccionados desenhos científicos com caneta nanquim para ilustração de estruturas importantes. Os desenhos científicos foram sempre realizados em cima de uma fotografia para garantir uma boa representação das proporções originais de cada espécime.

Para obter uma melhor visualização de estruturas, tanto na observação, quanto para fotografia, por vezes os fósseis foram recobertos por uma fina camada de magnésio, a partir da combustão de magnésio em fita (Apêndice A, Fig. 8). Para observação de canais pouco visíveis, também foi utilizada a aplicação de álcool sobre o fóssil para elucidação desses canais sob luz visível.

Todo material foi examinado, muitas vezes com o auxílio de binocular, e comparado entre si e com dados existentes na literatura. Algumas espécies foram redescritas e outras serviram somente como material de comparação.

4.1.4 Medidas

Como forma de completar a descrição das espécies em todos os exemplares analisados foram medidos, quando possível: comprimento total (CT), comprimento padrão (CP), comprimento pré-dorsal (CPD), comprimento da nadadeira dorsal (CD), comprimento pré-pélvico (CPP), comprimento pré-anal (CPA), comprimento da nadadeira pélvica (PCv), comprimento da nadadeira anal (CA), altura máxima do corpo (AMC), comprimento e altura da cabeça (CC e AC) e altura do pedúnculo caudal (AP). A forma como essas medidas foram realizadas está ilustrada no apêndice A, figura 9A e sempre foi utilizado paquímetro digital.

Para mensurar comprimento e altura (ou largura, no caso do teto craniano) dos ossos foi seguida a mesma metodologia utilizada por Grande & Bemis (1998), na qual as medidas foram retiradas do ponto médio dos ossos, evitando que a irregularidade de forma dos ossos influenciasse no momento de comparação (Apêndice A, Fig. 9B).

4.2 **Nomenclatura**

A nomenclatura utilizada no presente estudo para a redescrição anatômica, principalmente a do crânio, foi baseada em Grande & Bemis (1998) e Grande (2010). Entretanto, para desfazer algumas confusões nomenclaturais foi necessário utilizar outras fontes, a saber: para os ossos da série orbital foi utilizada uma composição da nomenclatura de vários autores (e.g., Daget, 1964; Patterson, 1973 e Grande & Bemis, 1998); para a descrição das nadadeiras foi utilizado Arratia e colaboradores (2008); e, seguindo Daget (1964), a porção do esfenótico exposta no canto superior da órbita é denominada autoesfenótico.

Para a descrição da série infraorbital foi seguida basicamente a nomenclatura de Daget (1964), designando os ossos por ordem, da posição anterior para a posterior (e.g., primeiro infraorbital, segundo infraorbital, etc.) e designando o último infraorbital como dermoesfenótico (que no caso do grupo de estudo, em geral, fazia parte do teto). Todavia, preferimos ainda tratar o primeiro infraorbital como lacrimal, assim como Grande & Bemis

(1998), pois em geral, esse infraorbital se diferencia em tamanho e forma dos demais. Para tratar os ossos localizados na margem superior da órbita seguimos a nomenclatura consenso da literatura, tratando-os como supraorbitais. Já para os ossos posteriores ou abaixo da série infraorbital seguimos a mesma nomenclatura adotada por Patterson (1973), designando estes ossos como suborbitais (e não pós-orbital ou sub-infraorbital, como Grande & Bemis, 1998). Para o osso com canal, entre o nasal e o lacrimal, seguimos a mesma nomenclatura que Daget (1964), Patterson (1973), Grande & Bemis (1998), Bartram (1975) e outros autores, tratando-o como antorbital.

Em relação à estrutura da nadadeiras, utilizamos duas denominações para designar os raios das nadadeiras: raios pró-correntes e principais. Raios pró-correntes são raios pequenos, anteriores aos principais, podendo ser segmentados ou não. Estes raios estão associados com elementos do endoesqueleto caudal (e.g., pterigióforos, espinhos hemais e neurais, epurais, hipurais ou uroneurais). Os raios principais das nadadeiras dorsal (Arratia et al. 2008, fig. 3) e anal (Arratia et al. 2008, fig. 2) correspondem a um primeiro raio segmentado, mas não ramificado seguido por outros raios, todos segmentados e ramificados. Estes raios são associados à pterigióforos. Já os raios principais da nadadeira caudal correspondem a todos os raios segmentados e ramificados mais um raio segmentado e não ramificado na margem de cada lobo da nadadeira. Todos os raios principais da caudal são associados à elementos do endoesqueleto caudal (e.g., hipurais ou espinhos hemais).

Para os elementos associados às nadadeiras, também seguimos a nomenclatura de Arratia (2008), utilizando as denominações fulcras basais, fulcras marginais (= *fringing fulcras*) e escudos. Fulcras basais são estruturas semelhantes a escamas que antecedem a base das nadadeiras, podendo ser pares ou não. Cada fulcra está disposta de maneira a recobrir a fulcra seguinte e na nadadeira caudal são obliquamente ou perpendicularmente orientadas em relação ao eixo principal do corpo. Fulcras marginais são pequenas estruturas pares, semelhantes a pequenas escamas, que estão associadas ao primeiro raio principal das nadadeiras. Escudos são estruturas também semelhantes a escamas, algumas vezes recobertas por ganoína, posicionadas paralelamente ao eixo principal do corpo e horizontalmente as séries de fulcras basais ou aos raios pró-correntes da nadadeira caudal.

A lista de abreviaturas utilizadas pode ser encontrada na página 13.

4.3 Análise filogenética

Para análise filogenética foi empregada a metodologia cladista com o auxílio de programas de computador. Foram utilizados o programa NDE (Page, 2001) para a construção da matriz de caracteres morfológicos, o PAUP 4.0b10 (Swofford, 1998) e o TNT (Goloboff et al., 2003) para análise de parcimônia e o Corel Draw X6 para edição das árvores obtidas.

Foi confeccionada uma matriz de 73 caracteres e 37 táxons, a qual foi baseada nos trabalhos anteriores que trataram de relações de Ionoscopiformes ou de Neopterygii (e.g., Gardiner et al., 1996; Grande & Bemis, 1998; Hurley et al., 2007, Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008 e Grande, 2010), além da inclusão de dados decorrentes da revisão anatômica do presente estudo (ver matriz em p. 241). No entanto, quatro táxons (*I. desori*, *O. montsechensis*, *O. breviceps* e *T. brevipina*) foram considerados equivalentes taxonômicos de outros táxons presentes na matriz (cf., *I. desori*, *O. procera* e *T. kallistos*) e excluídos da análise. Desta forma, a análise teve como base uma matriz de 73 caracteres e 33 táxons.

O grupo interno compreendeu espécies previamente consideradas como parte dos dos taxa Ophiopsidae, Ionoscopidae, Amiidae, Caturidae, Parasemionotidae, Macrosemiidae, Lepisosteidae, além das espécies *incertae sedis* e duas espécies de teleósteos. Já o grupo externo, à princípio, compreendeu a espécie *Polypterus ornatipinnis*. Todavia, optou-se também por testar a relação e o posicionamento de Ionoscopiformes a partir da utilização de uma espécie mais próxima como grupo externo, no caso *Pholidophorus bechei* (Teleostei) (ver mais informações sobre a escolha do grupo externo quando da apresentação dos resultados da análise filogenética, p. 105).

5 RESULTADOS

5.1 Revisão anatômica de representantes da família Ionoscopidae

No presente trabalho somente foram revisadas anatomicamente seis espécies nominais, a saber: *Ionoscopus pietraroiea* (Apêndice A, Fig. 10), *I. desori* (Apêndice A, Fig. 11), *I. cyprinoides* (Apêndice A, Fig. 1A), *I. muensteri*, *I. striatissimus* e *I. analibrevis* (*nomen nudum*) (Apêndice A, Fig. 12). A espécie nominal *I. elongatus* (Apêndice A, Fig. 12D) não pôde ser examinada no presente trabalho (seu único exemplar conhecido, proveniente de Cerin, está depositado no Carnegie Museum, coleção ainda não visitada).

A partir da revisão anatômica aqui realizada, foram sugeridas como válidas quatro espécies nominais: *I. pietraroiea*, *I. desori*, *I. cyprinoides* e *I. elongatus*.

As espécies nominais *I. striatissimus* e *I. muensteri* foram consideradas como sinônimas de *I. desori*. Já a espécie nominal *I. analibrevis* foi considerada como *nomen nudum* por ter sido descrita fora dos padrões do ICZN (1999) (ver discussão, p. 108), mas os espécimes que correspondiam a esta espécie foram também considerados como *I. desori* (ver discussão, p. 108-109).

Abaixo foi realizada a redescrição anatômica da espécie nominal *Ionoscopus desori*, a qual é melhor representada numericamente e em qualidade de preservação. A partir desta descrição são apresentadas breves descrições comparativas das demais espécies válidas, incluindo a espécie tipo do gênero, *Ionoscopus pietraroiea*.

5.1.1 Redescrição anatômica das espécies de *Ionoscopus*

Sistemática paleontológica

Divisão Holostei Huxley, 1861

Subdivisão Halecomorphi Cope, 1872

Ordem Ionoscopiformes Grande & Bemis, 1998

Família Ionoscopidae Lehman, 1966

Gênero *Ionoscopus* Costa, 1863

Espécie tipo: *Ionoscopus pietraroiea* Costa, 1863

Diagnose genérica emendada: peixe halecomórfo de corpo fusiforme e alongado; com escamas amioides; centros vertebrais completamente ossificados e com duas fossas laterais; presença de diplospondilia caudal; nadadeira dorsal curta, em formato triangular, com a borda posterior côncava, posicionada aproximadamente no meio do corpo; nadadeira anal bem desenvolvida; nadadeiras antecederidas por fulcras basais e marginais; presença de escudos ventrais e dorsais na nadadeira caudal; presença de espinhos neurais autógenos no início do corpo; presença de supraneurais e epurais; presença de urodermais na nadadeira caudal.

***Ionoscopus desori* (Thiollière, 1858)**

Attakeopsis desori Thiollière, 1858

Macrorhops muensteri Wagner, 1863

Macrorhops striatissimus Wagner, 1863

Ionoscopus desori (Thiollière, 1858): Zittel, 1887

Ionoscopus muensteri (Wagner, 1863): Woodward, 1895b

Ionoscopus striatissimus (Wagner, 1863): Woodward, 1895b

Diagnose específica emendada: *Ionoscopus* com a cabeça arredondada, ou seja, mais alta que larga; elevação pré-dorsal discreta; nadadeira anal robusta composta por oito à 11 pterigióforos; nadadeira dorsal curta composta por 17 à 20 pterigióforos; nadadeira caudal bifurcada, com os lobos bem separados e composta por 20 à 23 raios principais.

Holótipo: MHNL 20015.115 (Apêndice A, Fig. 11A).

Localidade: Kimeridiano Inferior, Jurássico, Cerin, Ain, França.

Material adicional: MHNL 20015.090, 20015.097, 20015.105, 20015.106 [(neótipo designado por Saint-Seine (1949)], 20015.112, 20015.115, 20015.117, 20015.313, 20015.323 [cótipo designado por Saint-Seine(1949)] e 20015.650; BSPG 1960-XVIII-53 a e b, 1960-XVIII-62, 1960-XVII-109 a, 1964-XIII-141, 1987-I-8, 1987-I-137, AS-VII-1114, 1960-I-499 a e b, 1960-XVII-108, AS-VII-379. MBF 9759, 14786 (desta coleção, apenas fotos foram examinadas).

Considerações Gerais

A espécie *Ionoscopus desori* (Thiollière, 1858) foi reportada originalmente como *Attakeopsis desori* sem a apresentação de qualquer descrição ou figuração. Somente em 1873 a espécie foi brevemente descrita e ilustrada pelo mesmo autor, com base em um exemplar de Cerin (MHNL 20015.115) (Apêndice A, Fig. 11A). Posteriormente, Zittel (1887) sugeriu a espécie como pertencente ao gênero *Ionoscopus*, proposição aceita por Woodward (1895b). Saint-Seine (1949) revisou esta espécie e, pelo fato de parte do holótipo ter sido perdida, designou um espécime como neótipo (MHNL 20015.106) (Apêndice A, Fig. 11B) e outro como cótipo (MHNL 20015.323) (Apêndice A, Fig. 11C). Saint-Seine propôs também uma espécie como sinônimo sênior de *A. desori* (*Megalurus idanicus* Thiollière, 1850), entretanto designou a mesma como “*errore*” (por algum motivo não bem explicitado) não alterando o binômio *I. desori*. Portanto aqui é mantida a denominação de *I. desori* para esta espécie.

Ionoscopus desori é representado por espécimes de corpo alongado e fusiforme, alcançando cerca de 300 mm de comprimento total, sendo a porção mais alta do corpo anterior a nadadeira dorsal. A nadadeira dorsal é curta (e.g., com aproximadamente 15 raios principais e relação CD/CP cerca de 20%) e posicionada aproximadamente no meio do corpo (e.g., CPD/CP é cerca de 60%). A nadadeira anal é bem desenvolvida, sendo a sua base aproximadamente do mesmo tamanho da base da nadadeira dorsal. A nadadeira caudal é homocerca, bifurcada, com cerca de 20 raios principais. A anatomia craniana desta espécie é a mesma encontrada nas demais espécies desta família (e.g., *Oshunia brevis* e *Quetzalichthys perrilliatae*). A cabeça é mais larga que alta, sendo aproximadamente arredondada e ocupando 1/3 do comprimento do corpo. Os centros vertebrais são bem ossificados, apresentando duas fossas laterais e os primeiros arcos neurais autógenos. As escamas são do tipo amioide.

Teto Craniano

O teto craniano de *I. desori* está mais bem representado nos espécimes MHNL 20015.090 (Apêndice A, Fig. 13), 20015.105, 20015.112, 20015.323, todos em vista lateral. É composto por um par frontais longos, que se estendem até um ponto posterior à órbita. A sutura entre os dois frontais não se mostrou bem preservada. Suturados posteriormente aos

frontais, está um par de parietais os quais não apresentaram os limites claros em nenhum dos exemplares examinados, mas aparentemente são menores que o dermopterótico. Este último osso é amplo e está posicionado lateralmente ao parietal e à porção posterior do frontal, sendo mais estreito anteriormente que posteriormente. À frente do dermopterótico e também lateral ao frontal, completamente incorporado ao teto craniano, está o dermoesfenótico. Suturado ao dermopterótico e ao dermoesfenótico está o autoesfenótico, ocupando o canto superior da órbita. Posterior ao dermopterótico e ao parietal está o extraescapular, osso no qual se observa a comissura do canal supratemporal.

Ossos da face e circum-orbitais

Nos espécimes analisados de *I. desori* está presente um par de nasais (não muito bem preservados em nenhum dos exemplares) em posição anterior ao teto craniano e antecidos pelo osso rostral, o qual apresenta uma forma aproximada da letra “V”. Os nasais são margeados lateralmente por um par de antorbitais. Estes últimos são ossos alongados e mais amplos posteriormente, na porção onde encontram o lacrimal. Quanto aos ossos circum-orbitais, estes podem ser melhor visualizados nos espécimes MHNL 20015.090 (Apêndice A, Fig. 13) e 20015.323. A série circum-orbital é composta por um lacrimal amplo, mas menor que a órbita, seguido por três infraorbitais com a forma irregular. Destes três infraorbitais, o segundo é o mais amplo. Nestes ossos, é visível um canal sensorial massivo, abaixo do qual se concentram as ornamentações dérmicas, que consistem em buracos ou densa rugosidade. O anel circum-orbital é fechado e além dos infraorbitais e do lacrimal é formado por pelo menos cinco supraorbitais (quantificados no espécime MHNL 20015.090) organizados em uma única fileira. Os ossos suborbitais não estão bem delimitados em nenhum dos exemplares examinados, mas são provavelmente cerca de três, organizados em série (e não em mosaico).

Mandíbula, articulação mandibular, endocrânio, ossos do palato e suspensorium

A maxila se mostrou preservada na maioria dos espécimes de *I. desori*, sendo mais bem representada nos exemplares MHNL 20015. 090 (Apêndice A, Fig. 13) e 20015.106. Ela é bem alongada, se estendendo até um ponto posterior à órbita; sua margem posterior está posicionada bem próxima à porção ventral do pré-opérculo. Anteriormente, a maxila apresenta um processo o qual a fixa ao endocrânio (em uma depressão formada pela pré-

maxila, vômer e pré-etmoide), embora a mesma não seja fixa aos ossos da face e ao palato (ou seja, é móvel, é livre). Na superfície da maxila, posicionado mais ventralmente, foi possível a observação de uma série de poros que marcam a presença do canal sensorial maxilar. Toda a margem inferior da maxila é composta por dentes cônicos, pontiagudos e cobertos por um capuz de acrodina. A margem posterior da maxila é côncava, apresentando o entalhe característico de peixes halecomórfos (cf., Grande & Bemis, 1998, figura 243), sendo distinguível um processo dorsal e outro ventral. Acima da maxila, foi observada uma única supramaxila, alongada e posicionada mais posteriormente.

O dentário é sensivelmente mais curto que a maxila e também é marcado por poros do canal sensorial. Sua margem superior também é preenchida por dentes cônicos e pontiagudos. Posterior ao dentário há um complexo de pelo menos três ossos que irão participar diretamente da articulação mandibular, compondo o processo coronoide: angular, suprangular e articular. Estes ossos não estavam bem preservados, impossibilitando a visualização clara de seus limites. A porção dorsal do hiomandibular, osso que também participa da suspensão mandibular, é visível no exemplar MHNL 20015.090. Os ossos da série pterigoide não foram observados nos espécimes examinados. A participação do quadrado e o simplético na articulação mandibular está visível nos espécimes MHNL 20015.090 e 20015.112.

A maioria dos ossos do endocrânio não estavam visíveis nos espécimes de *I. desori* examinados. Um exemplar preparado de *I. cyprinoides* (NHMUKPVOR 37795a) apresentou alguns ossos do endocrânio, da região óptica e occipital bem preservados, sendo estes descritos mais adiante. *Ionoscopus desori* apresentou somente parte da pré-maxila visível, o paraesfenoide exposto (e.g., MHNL 20015.090), assim como parte do orbitoesfenoide, do pré-etmoide e do etmoide lateral (e.g., MHNL 20015.112 e 20015.117).

Série opercular e Branquiostegal

O osso pré-opércular, anterior a série opercular, é visível na maior parte dos espécimes com crânio preservado. É um osso de formato estreito e crescente, em geral encobrindo o simplético ventralmente e o hiomandibular dorsalmente. Em sua superfície foram observados poros que marcam a passagem do canal sensorial por todo o comprimento do osso.

Já a série opercular de *I. desori* não se mostrou bem preservada na maioria dos exemplares analisados, estando fragmentada, porém representada, no espécime MHNL

20015.112. Neste exemplar foi observado um opérculo bem fragmentado, um subopérculo aproximadamente completo e um vestígio de um interopérculo.

No exemplar MHNL 20015.106 foi observada a série branquiostegal parcialmente preservada. Neste espécime foram quantificados aproximadamente 13 raios branquiostegais, os quais são estreitos anteriormente e mais amplos posteriormente. Estes raios estão apoiados no ceratohial, osso alongado e curvado medialmente. Ventralmente ao crânio, entre as duas peças do dentário, há uma única placa gular.

Esqueleto Axial

Em geral, os centros vertebrais, ou mesmo só sua impressão, estão preservados em espécimes do gênero *Ionoscopus*. Entretanto, sua quantificação completa é difícil, pois ou os primeiros centros não são visíveis (estando encobertos pela série opercular); ou os últimos centros urais são perdidos durante a preparação ou não são preservados por ainda não serem ossificados. Em *I. desori* a coluna vertebral é completamente visível, a partir da cintura peitoral, nos espécimes: MHNL 20015.105, 20015.106, 20015.117, 20015.313 e 20015.650, sendo nestes dois últimos mais bem preservada.

Ionoscopus desori apresentou aproximadamente 51 centros vertebrais ossificados, contados a partir da cintura peitoral, além de aproximadamente oito centros vertebrais, em geral, encobertos pela série opercular, sendo o primeiro fusionado ao basioccipital. Estes centros são bem ossificados, em geral, mais altos que largos e com duas fossas laterais em todos os centros, exceto os três primeiros abdominais e os últimos urais.

Quanto aos espinhos neurais e hemais, estes são, em geral, na proporção de um espinho para um centro vertebral, sendo por vezes observado na região ural dois hipurais para um centro (i.e., ocorrência de diplospondilia).

Os espinhos neurais anteriores são reduzidos, sendo os mais anteriores (provavelmente os 7 ou 8 primeiros) autógenos (i.e, livres do centro vertebral). Acima dos espinhos neurais foram observados supraneurais (i.e., estruturas acima do espinho neural na região da cabeça), os quais ocorrem da cabeça até a porção anterior da nadadeira dorsal, sendo um total de aproximadamente de 21 (cf., exemplar MHNL 20015.650). Já na região ural, observamos acima dos espinhos neurais os epurais (i.e., estruturas acima do espinho neural na região da caudal), os quais são em número de ao menos três.

Nadadeiras pares

As nadadeiras pares (pélvicas e peitorais) não são bem preservadas na maioria dos espécimes de *I. desori* aqui examinados.

Cintura e nadadeira peitoral

A cintura peitoral está melhor preservada nos espécimes MHNL 20015.112 (Apêndice A, Fig. 14A) e 20015.313, os quais apresentam o cleitro, supracleitro e pós-cleitro preservados. Já o pós-temporal pôde ser observado em outros exemplares (e.g., MHNL 20015.105 e 20015.117). O pós-temporal é o osso que faz a ligação entre a cintura peitoral e o teto craniano. Este osso é posterior ao extraescapular, amplo, apresenta forma irregular e a borda posterior abaulada. Pelo menos os dois primeiros espinhos neurais são encobertos por este osso. O cleitro é o osso mais alongado da cintura peitoral, apresentando forma crescente. O pós-cleitro é quase tão alongado quanto o cleitro e segue a sua forma. O supracleitro já é mais reduzido que os dois ossos anteriores, mas também é alongado. O endoesqueleto da nadadeira peitoral não é visível e o número de raios não pôde ser quantificado com segurança, mas é em número superior a 15. Fulcras basais e marginais não foram observadas, no entanto isto pode ter relação com o estado de preservação das nadadeiras peitorais nestes espécimes.

Cintura e nadadeira pélvica

As nadadeiras pélvicas estão presentes em alguns dos espécimes analisados (e.g., MHNL 20015.112) (Apêndice A, Fig. 14C), mas em geral, apresentam somente a cintura preservada, mais precisamente, o basipterígio (ou osso pélvico, segundo denominação de Grande & Bemis, 1998 para indivíduos adultos, onde o osso é completamente ossificado) e o metapterígio. O basipterígio é um osso alongado, que lembra a forma de um bastão de Beisebol, sendo mais amplo distalmente. Aproximadamente oito raios totais puderam ser quantificados, mas não foram observadas fulcras.

Nadadeiras ímpares

Nadadeira dorsal

A nadadeira dorsal de *I. cyprinoides* é relativamente curta, apresentando aproximadamente 18 à 19 raios totais (sendo mais ou menos 16 principais e três pró-correntes) e ocupando cerca de 20% do comprimento padrão. Em geral, os pterigióforos se mostraram visíveis, havendo uma variação entre 18 e 19 e apresentando uma relação de um pterigióforo para um raio. A inserção de dos raios da nadadeira dorsal corresponde à cerca de dez centros vertebrais. Ela está posicionada praticamente oposta à nadadeira anal (mais ou menos entre os centros 18 e 28), aproximadamente no meio do corpo. Apresenta formato aproximadamente triangular, tendo a borda posterior côncava. É antecedida por fulcras basais e marginais, sendo aproximadamente três basais e diversas marginais (e.g., 14 foram quantificadas no exemplar MHNL 20015.097) (Apêndice A, Fig. 14B).

Nadadeira anal

A nadadeira anal se mostrou bem preservada na maioria dos espécimes aqui examinados, sendo bem desenvolvida. Em geral, apresentou os pterigióforos bem preservados, estes variaram em número, entre 9 e 12. Os raios, não estão bem preservados na maioria dos exemplares estudados. Os espécimes MHNL 20015.090 e 20015.097 (Apêndice A, Fig. 14D) apresentam a nadadeira anal mais anatomicamente informativa, sendo o primeiro só uma impressão. Nestes espécimes o número de raios quantificados foi o mesmo, sendo um total de 10 pterigióforos para 10 raios, destes oito principais e dois pró-correntes. Três fulcras basais e treze fulcras marginais foram observadas no exemplar mais completo (MHNL 20015.097).

Nadadeira caudal

A nadadeira caudal de *I. desori* não está bem preservada na maioria dos exemplares estudados. Dos espécimes com a nadadeira caudal preservada, alguns exibem raios bem preservados (e.g., MHNL 20015.106), enquanto em outros exemplares o endoesqueleto está em melhores condições de preservação (e.g., MHNL 20015.105). No holótipo (Apêndice A,

Fig. 15), apesar da nadadeira caudal não ser completa, estão bem representados o endoesqueleto e parte dos raios. Nele foram observados: seis ou sete hipurais, seis ou sete centros urais, dez para-hipurais, cinco urodermais (i.e., escamas modificadas entre os raios), 24 raios principais, seis raios pró-correntes hipoaxiais, uma fulcra hipoaxial, dez fulcras marginais hipoaxiais, oito fulcras epaxiais e dois escudos epaxiais.

Dentre os exemplares de *I. desori* aqui examinados, o número de raios principais na nadadeira caudal variou entre 21 e 24. Em alguns espécimes foi observada a presença de epurais, sendo quantificados cinco no exemplar MHNL 20015.650. Neste mesmo exemplar estão preservados dois escudos, um hipoaxial e outro epaxial.

Escamas

Os exemplares de *I. desori* analisados não apresentam escamas bem preservadas, sendo estas do tipo amioide.

***Ionoscopus pietraroiea* Costa, 1863**

Diagnose específica emendada: *Ionoscopus* com a cabeça arredondada, ou seja, mais alta que larga; elevação pré-dorsal presente, corpo significativamente mais alto anteriormente; nadadeira anal robusta composta por aproximadamente onze pterigióforos; nadadeira dorsal curta composta por pelo menos 23 pterigióforos; nadadeira caudal bifurcada, composta por aproximadamente 26 raios principais.

Holótipo: M 507 (depositado no Museu de Paleontologia de Napoli) (Apêndice A, Fig. 10).

Localidade: Pietraroja, Benevento, Itália, Cretáceo (Albiano).

Considerações Gerais

A espécie *Ionoscopus pietraroiea*, tipo do gênero, foi descrita por Costa (1963) e jamais revisada anatomicamente ou incluída em um estudo filogenético. É representada por um único espécime (M507) (Apêndice A, Fig. 10), de grandes proporções, com cerca de 600 mm de comprimento total. É uma espécie caracterizada pela presença de uma elevação pré-dorsal, ou seja, o corpo é significativamente mais alto anteriormente que posteriormente.

Ionoscopus pietraroiea apresenta uma nadadeira dorsal relativamente curta, posicionada aproximadamente no meio do corpo (e.g., CPD/CP = 0,62), entre os centros vertebrais 16 e 28 (quando contados a partir da cintura peitoral, considerando uma linha reta traçada da primeira fulcra e do último raio em direção à coluna) e entre as nadadeiras peitoral e pélvica, estando mais próxima da nadadeira pélvica. É composta por pelo menos 23 pterigióforos, 20 raios principais e três raios pró-correntes, além de seis fulcras basais (como há uma rachadura logo após a nadadeira, pode ser que ela seja composta por pelo menos mais dois raios e dois pterigióforos além dos quantificados). A nadadeira anal é bem desenvolvida, sendo composta aproximadamente por onze pterigióforos, nove raios principais, dois raios pró-correntes, duas fulcras basais e diversas marginais (e.g., ao menos seis foram quantificadas). A nadadeira peitoral está parcialmente preservada e é possível contar cerca de 20 raios totais. Já a nadadeira pélvica está pobremente preservada e o número de raios não pôde ser estimado. A nadadeira caudal é do tipo homocerca, bifurcada e composta por 26 raios principais, além de dois raios pró-correntes e três fulcras basais hipoaxiais e nove fulcras basais, um escudo e pelo menos sete fulcras marginais epaxiais. Adicionalmente, foi observado um ou dois urodermais na nadadeira caudal de *I. pietraroiea*, não estando esta área bem preservada. *I. pietraroiea* apresenta cabeça arredondada, quase tão alta quanto larga, ocupando $\frac{1}{4}$ do comprimento do corpo.

Anatomicamente, os ossos do crânio são semelhantes ao da espécie *I. desori* e aos demais peixes ionoscopídeos. Os centros vertebrais são bem preservados a partir da cintura peitoral, inclusive os últimos urais. Foram quantificados 52 centros vertebrais, além de aproximadamente três abdominais perdidos na altura da rachadura do espécime e provavelmente outros sete encobertos pela cintura peitoral e pela série opercular (ou seja, provavelmente um total de 62 centros).

***Ionoscopus cyprinoides* (Wagner, 1863)**

Oligopleurus cyprinoides Wagner, 1863

Ionoscopus cyprinoides (Wagner, 1863): Zittel, 1887

Diagnose específica emendada: *Ionoscopus* com a cabeça oval, ou seja, mais larga que alta; elevação pré-dorsal ausente; nadadeira anal robusta composta por 14 ou 15 pterigióforos; nadadeira dorsal curta composta por 20 ou 21 pterigióforos; nadadeira caudal bifurcada, com os lobos bem separados e composta por aproximadamente 25 raios principais.

Holótipo: BSPG-AS-I-510 (espécime não examinado; perdido).

Localidade: Jurássico de Solnhofen, Baviera, Alemanha.

Material adicional: JMESOS 3268, 3451, 4085a e b; BSPG 1903-I-64 (Apêndice A, Fig. 1A); NHMUKPVP 1124; NHMUKPVOR 37795a.

Considerações Gerais

A espécie *Oligopleurus cyprinoides* foi descrita por Wagner (1863) e mais tarde transferida ao gênero *Ionoscopus* por Zittel (1887). A descrição foi baseada em um único exemplar proveniente do Jurássico da Alemanha, o qual foi ilustrado por Wagner (1863) e estaria depositado na coleção do museu de paleontologia de Munique (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie), entretanto este espécime não foi encontrado quando da visita à instituição. O número de coleção do holótipo não foi informado por Wagner (1863) quando da descrição, mas Stüetzer (1972) revisou o holótipo e outros espécimes de *I. cyprinoides* fornecendo os devidos números e ilustrações.

Ionoscopus cyprinoides é representado por espécimes que variam de cerca de 300 à 500 mm de comprimento total, apresentando um corpo alongado e fusiforme. Apesar da parte mais alta do corpo ser anterior à nadadeira dorsal, *I. cyprinoides* não apresenta uma elevação pré-dorsal como a da espécie tipo, o que confere ao corpo um formato mais delgado. A cabeça de *I. cyprinoides* é mais larga que alta, sendo também mais alongada que as das demais espécies do gênero. Esta ocupa aproximadamente $\frac{1}{4}$ do comprimento total, sendo a relação CC/CP de 35% (Apêndice B, tabela 3). A nadadeira dorsal também é curta e apresenta 20 ou 21 pterigióforos, aproximadamente quinze raios principais e seis pró-correntes, além de três fulcras basais. Está posicionada aproximadamente no meio do corpo, em oposição à nadadeira pélvica e a nadadeira anal, inserindo-se entre 14 centros vertebrais (e.g., do 24 ao 37 em JMESOS 3451 e do 21 ao 35 em BSPG 1903-I-64). Exibe um formato aproximadamente triangular, com a borda posterior côncava. As nadadeiras peitorais e pélvicas não se mostraram bem preservadas em nenhum dos exemplares examinados, mas é possível contar pelo menos 14 e oito raios totais, respectivamente. A nadadeira caudal é homocerca, bifurcada, sendo os seus lobos bem espaçados. É composta aproximadamente por 25 raios principais e pelo menos quatro urodermais, além de: quatro raios pró-correntes, duas fulcras basais e pelo menos cinco fulcras marginais hipoaxiais e oito fulcras basais e pelo menos seis fulcras marginais epaxiais. Quando visível, pode-se observar no endoesqueleto caudal a

presença de pelo menos cinco epurais. Ainda podem ser quantificados treze para-hipurais e sete hipurais (sendo dez centros pré-urais na nadadeira caudal e pelo menos sete centros urais, havendo diplospondilia na região pré-ural) no exemplar BSPG 1903-I-64. As escamas, assim como em todos os espécimes do gênero, não são bem preservadas, mas são do tipo amioide. Aproximadamente 63 centros vertebrais foram quantificados no exemplar de coluna vertebral mais completa de *I. cyprinoides* (BSPG 1903-I-64), sendo 57 centros a partir da cintura (destes 7 urais), além de seis ou sete encobertos pelos ossos da cintura e operculares.

O exemplar NHMUKPVOR 37795a foi o único espécime do gênero *Ionoscopus* a apresentar muita informação acerca do neurocrânio, principalmente da região ótico-occipital (Apêndice A, Fig. 16). Este apresentou parte do teto bem preservada, o qual é composto por: frontais bem alongados, estendendo-se após a órbita; dermoesfenótico totalmente incorporado ao teto; dermopterótico alongado e consideravelmente mais comprido que o parietal e parietais relativamente estreitos. No neurocrânio, o paraesfenoide mostrou-se completamente preservado, sendo alongado e não apresentando uma área dentada muito extensa (ocupando aproximadamente a região abaixo da órbita). À frente da órbita somente alguns ossos do neurocrânio estavam preservados, a pré-maxila, o vômer, o pré-etmoide e o etmoide lateral. Parte do etmoide lateral está encoberta pelo único supraorbital preservado. Na franja ventral do dermoesfenótico, o canal do infraorbital está completamente preservado, passando bem à frente do esfenótico. O esfenótico está presente acima do processo do paraesfenoide, fazendo contato com o processo basipterigoide e expondo uma porção dérmica no canto superior da órbita, o autoesfenótico. Na região ótica (Apêndice A, Fig. 16A) há um amplo pro-ótico, o qual ocupa a maior parte da área dessa região e é sustentado pelo basiesfenoide. O pro-ótico se sutura anteriormente ao basipterigoide, ventralmente na aba ascendente do paraesfenoide e anteriormente ao intercalar. Sua margem superior é livre, não fazendo contato com outro osso. O intercalar também é um osso amplo da região ótica, apresentando uma forma contorcida. Dorsalmente, o intercalar faz contato com o opistótico, osso pouco desenvolvido, e o pterótico. Ventralmente, faz contato com o basioccipital. Na região occipital (Apêndice A, Fig. 16B), há dois exoccipitais posicionados bem centralmente, os quais apresentam forma aproximada de raquete e apoiam-se no basioccipital, formando entre si o forâmen magno. Acima dos exoccipitais estão os epioccipitais, os quais sustentam o osso supraótico, o qual é visível também em vista dorsal. A fossa pós-temporal apresenta-se bem marcada de cada lado do crânio.

Ionoscopus elongatus Eastman, 1912

Diagnose específica [retirado de Eastman (1912)]: peixe *Ionoscopus* que se diferencia dos demais representantes do gênero por apresentar um corpo mais alongado e mais estreito; e nadadeira dorsal com posicionamento mais anterior, sendo oposta à nadadeira pélvica e não alcançando a anal.

Holótipo: CM 4079a e b (material não examinado).

Localidade: Cerin, Jurássico da França.

Considerações Gerais

A espécie *Ionoscopus elongatus* (Apêndice A, Fig. 12D) foi descrita por Eastman (1912) com base em um exemplar de parte e contraparte proveniente de Cerin (França) e considerado diferente das demais espécies do gênero pelo formato do corpo e pelo posicionamento da nadadeira dorsal. Quando da descrição foram devidamente fornecidos identificação do tipo, breve descrição e ilustração. Esta espécie nominal jamais foi anatomicamente revisada ou incluída em qualquer estudo filogenético. No presente trabalho não tive a oportunidade de visitar a coleção do Carnegie Museum, onde este espécime está depositado, e não encontramos nas demais coleções qualquer espécime que se assemelhasse a descrição fornecida para *I. elongatus*. Logo, esta espécie nominal, apesar de aqui ser considerada válida, ainda necessita de revisão.

5.2 Revisão anatômica de representantes da família Ophiopsidae

No presente trabalho realizamos uma revisão anatômica, taxonômica e filogenética do gênero *Ophiopsis*, visto que os gêneros *Placidichthys*, *Teoichthys* e *Macrepistius* já foram revisados na minha tese de mestrado. Embora, novos dados anatômicos da espécie *Placidichthys bidorsalis* sejam aqui apresentados, em função da descoberta e preparação de um novo espécime.

Frente a recente publicação (Lane & Ebert, 2012) que sugeriu uma espécie do gênero *Furo* como Ophiopsidae, reforçou-se a necessidade de revisão do gênero *Furo*, entretanto a mesma não foi realizada no presente trabalho por falta de tempo hábil para tratar um grupo tão amplo e ambíguo. Ainda assim, *Furo muensteri* foi examinado e incluído na análise

filogenética, da mesma forma como as espécies *Robustichthys luopingensis* e *Archaeosemionotus connectens* que foram recentemente descritas.

5.2.1 Redescrição anatômica das espécies de *Ophiopsis*

O gênero *Ophiopsis* foi proposto por Agassiz (1833-44) a partir da descrição de quatro espécies nominais provenientes do Jurássico da Alemanha e da Inglaterra (e.g., *O. muensteri* e *O. procerus*; *O. pennicilatus* e *O. dorsalis*, respectivamente) e foi originalmente considerado como pertencente à família Lepidoidei (ordem Ganoidei), família que agrupava á época grupos bem diferenciados de peixes com escamas ganóides (e.g., peixes paleoniscídeos, folidofórídeos e macrosemiídeos) (cf., Agassiz, 1833-44).

Após a descrição do gênero, inúmeras espécies nominais foram reportadas na literatura (e.g., cerca de 20 espécies que são apresentadas no apêndice B, tabela 1), das quais muitas foram reunidas e revisadas no catálogo de Woodward (1895b), no qual, *Ophiopsis* foi posicionado na família Macrosemiidae (*Ophiopsis* + *Histionotus* + *Legnonotus* + *Macrosemius* + *Petalopteryx* + *Propterus* + *Notagogus*).

Posteriormente, o gênero *Ophiopsis* foi revisado (Bartram, 1975) e posicionado na família Ophiopsidae (família nova) em conjunto com o gênero *Macrepistius*. Nesta revisão, diversas espécies foram postas em sinonímia (e.g., *O. tenuiserrata*, *O. aequalis*, *O. intermedia*, *O. guigardi*, *O. macrodus* e *O. flesheri*) e outras foram retiradas do gênero *Ophiopsis* e transferidas para o gênero *Furo* (e.g., *O. lariensis* e *O. bellotti*) (cf., Bartram, 1975). Entretanto, uma espécie descrita por Wagner (1863) e reportada por Woodward (1895b) (*O. altivelis*) não foi mencionada nesta revisão. Outros trabalhos também definiram sinonímias, excluíram ou incluíram espécies nominais no gênero *Ophiopsis* (e.g., Woodward 1895b; Deecke, 1889; Saint-Seine, 1949 e Wenz, 1968).

Atualmente, *Ophiopsis* é representado por nove espécies nominais (e.g., *O. procera*, *O. attenuata*, *O. penicillata*, *O. breviceps*, *O. dorsalis*, *O. lepersonnei*, *O. lepturus*, *O. montsechensis* e *O. altivelis*) (Apêndice A, Fig. 17), sendo conhecido na Europa (e.g., Alemanha, França, Inglaterra, Espanha e Itália) e África, ocorrendo do Triássico Médio ao Cretáceo Inferior.

Embora representado por inúmeras espécies nominais, a maioria não é bem conhecida, não tendo nem mesmo uma diagnose específica. A única espécie realmente bem conhecida é *Ophiopsis procera*.

A partir da revisão aqui realizada, o gênero passa a ser representado por seis espécies nominais: *O. procera*, *O. breviceps*, *O. dorsalis*, *O. lepersonnei*, *O. montsechensis* e *O. lepturus*. Duas das espécies nominais anteriormente consideradas válidas (e.g., *O. attenuata* e *O. penicillata*) foram sugeridas como sinônimas da espécie tipo (*O. procera*). A espécie *O. altivelis* foi sugerida como *nomen dubium*. Mais informações são apresentadas na discussão.

Abaixo foi realizada a redescrição anatômica da espécie nominal *Ophiopsis procera*, a qual é melhor representada numericamente e em qualidade de preservação. A partir desta descrição são apresentadas breves descrições comparativas das demais espécies válidas.

Sistemática paleontológica

***Ophiopsis procera* Agassiz, 1834**

Divisão Holostei Huxley, 1861

Subdivisão Halecomorphi Cope, 1872

Ordem Ionoscopiformes Grande & Bemis, 1998

Família Ophiopsidae Bartram, 1975

Gênero *Ophiopsis* Agassiz, 1834

Espécie tipo: *Ophiopsis procera* Agassiz, 1834

Diagnose genérica emendada: peixes ofiopsídeos de tamanho médio, corpo alongado e fusiforme; ossos dérmicos da cabeça ornamentados por tubérculos de ganoína ou não; extraescapular e pós-temporal com a borda posterior serrilhada ou não; parte do esfenótico exposta no canto superior da órbita (=autoesfenótico); infraorbitais altos, variando em número de 3 e 4; maxila com canal sensorial; articulação mandibular (côndilo do quadrado e o articular) na altura da borda posterior da órbita; nadadeira dorsal com formato triangular, com a borda posterior de forma reta à falcada; canal sensorial penetrando entre os raios do lobo superior da nadadeira caudal; escamas ganoides, de forma variável de acordo com a região do corpo, e borda posterior, em geral, serrilhada.

***Ophiopsis procera* Agassiz, 1834**

Ophiopsis procerus Agassiz, 1834

Pholidophorus tenuiserratus Agassiz, 1843

Ophiopsis pellicillatus Agassiz, 1843

Ophiopsis attenuata Wagner, 1863

Ophiopsis aequalis Wagner, 1863

Ophiopsis intermedia Wagner, 1863

Ophiopsis guigardi Thiollière, 1873

Ophiopsis macrodus Thiollière, 1873

Ophiopsis penicillata Agassiz, 1843: Woodward, 1895b

Ophiopsis procera Agassiz, 1834: Woodward, 1895b

Diagnose específica emendada: *Ophiopsis* de tamanho médio, comprimento padrão variando entre 50mm (e.g., espécime NHMUKPVP 1090) e 250mm (e.g., espécime AS VIII 267); nadadeira dorsal ocupando cerca de 40% do comprimento padrão, apresentando 31 raios totais (sendo, em geral, aproximadamente 6 pró-correntes) e a borda posterior variavelmente falcada; aproximadamente 47 escamas ao longo da linha lateral e 13 no pedúnculo caudal; canal da linha lateral seguindo entre o sétimo e o oitavo raios da nadadeira caudal.

Holótipo: BSPG AS-VII-267 (Apêndice A, Fig. 18).

Localidade: Jurássico Superior da Alemanha e da França (Kimeridiano Inferior; Solnhofen e Cerin); Jurássico Superior ao Cretáceo Inferior da Inglaterra (Dorsetshire).

Material adicional: BSPG AS-XIX-2, 1964-XXIII-552a e b, 1976-I-52, 1962-XXXX-21a e b, JME-SOS 2256, 2725, 3109, 3411, 3413, 4640, 3038a e b, 3097a e b, 3330, 3337a e b, 3412, 4240, JME-ETT 240, 1896, 3365, 3370, NHNL 20015.166, 20015.170, 20015.174, 20015.175, 20015.178, 20015.179 (holótipo de *O. attenuata*), 20015.180, 20015.322, 20015.426, 20015.427, 20015.478, 200150.410, 200150.457, NHMUKPVP 1077, 1090, 1093, 3599, 3602, 3609, 6939, 7176, 7433, 8375, 8559, 8659.

Considerações Gerais

Ophiopsis procera é a espécie tipo do gênero *Ophiopsis*, originalmente descrita por Agassiz (1833-45) dentre os peixes Lepidoidei (peixes de escamas ganoides) e posicionada em Ophiopsidae por Bartram (1975). Foi aqui considerada como sinônimo das espécies nominais *O. attenuata* e *O. penicillata* por não diferir destas em nenhuma característica anatômica (exceto, pela variação na forma da nadadeira dorsal, se considerarmos a descrição

original) ou por qualquer diferença de proporções merísticas significativas (ver discussão p. 113-115 e apêndice B, tabela 3).

Ophiopsis procera é representada por mais de 50 espécimes do Jurássico da Alemanha, França e Inglaterra. Estes apresentaram corpo alongado, com comprimento total variando de cerca de 70 (e.g., exemplar NHMUKPVP3609) a 300 mm (e.g., exemplar JME-SOS 2256). Em geral, a porção mais alta do corpo é a região anterior à nadadeira dorsal, variando entre cerca de 10 e 70 mm (e.g., NHMUKPVP 1090 e JME-SOS 2256). A cabeça dos exemplares é mais comprida que alta e ocupa cerca de 30% do comprimento padrão (ver apêndice B, tabela 3). Em relação à anatomia craniana, o crânio de *Ophiopsis procera* é muito semelhante à de outros peixes ofiopsídeos (e.g., *Teoichthys*, *Placidichthys* e *Macrepistius*), desconsiderando as diferenças de proporções e o mosaico de suborbitais observado em *Teoichthys*. A espécie *O. procera* apresentou nadadeira dorsal de comprimento mediano, ocupando, em geral, cerca de 40% do comprimento padrão. A nadadeira dorsal esteve sempre posicionada em oposição à nadadeira pélvica e apresentou a borda posterior extremamente falcada (e.g., JME-SOS 2256) ou menos falcada (e.g., JME-ETT 1896), dependendo do grau de redução dos raios. A nadadeira caudal é do tipo homocerca, bifurcada, com o lobo superior ligeiramente maior que o inferior, sendo aproximadamente 19 raios principais. Todas as nadadeiras são antecidas por fulcras marginais e basais.

Teto Craniano

O teto craniano dos exemplares de *Ophiopsis procera* está bem representado nos exemplares: NHMUKPV P8659, MHNL 20015.175, 20015.322, JME-ETT 3370, JME-ETT 1896 (Apêndice A, Fig. 19). É composto por um par de ossos frontais constrictos na parte média da órbita e que se estendem posteriormente a mesma. Suturados aos frontais está um par de amplos parietais que em sua porção exposta são aproximadamente tão compridos quanto largos e apresentam uma depressão posterior a parte visível, que serve de apoio ao osso extraescapular. Lateral à porção final do osso frontal, está o osso dermoesfenótico, bem suturado ao teto craniano. Posteriormente a este, ao lado do osso parietal, está o osso dermopterótico, que é ligeiramente mais largo na parte posterior, apresentando nesta mesma parte uma depressão e um processo que também dão suporte ao osso extraescapular. O dermopterótico é aproximadamente do mesmo comprimento que o osso parietal. No canto superior da órbita, suturado a parte inferior do dermoesfenótico e do dermopterótico, pode-se

observar o osso esfenótico com uma pequena porção exposta (esta porção é denominada como autoesfenótico por muitos autores). Apoiado nos ossos parietais e dermopteróticos está um par de ossos extraescapulares. O extraescapular é um osso irregular, que apresenta a borda externa mais comprida que a interna e apresenta sua borda posterior serrilhada, característica que pôde ser observada somente em alguns exemplares [e.g., NHMUKPVP8659, MHNL 20015.0656, 20015.175, JME-ETT 3370, JME-ETT 1896 (Apêndice A, Fig. 19)], alguns dos quais foram preparados com ácido. Nele está presente a comissura supratemporal.

Ossos da face, do focinho e circum-orbitais

Anterior ao teto craniano, os exemplares de *Ophiopsis procera* apresentam uma par de nasais e à frente destes o osso rostral que tem aproximadamente a forma da letra “V” (e.g., MHNL 20015.0656) como em outros peixes halecomórfos (amiídeos e ionoscópeos). Em alguns dos exemplares que apresentaram o crânio preservado foi possível observar a série de ossos circum-orbitais, a qual é completamente fechada e pode ser bem visualizada nos exemplares NHMUKPVP8659 e JME-ETT 1896 (Apêndice A, Fig. 19). Os exemplares de *Ophiopsis procera* apresentaram três ossos infraorbitais bem altos e bem amplos (em geral, mais altos que largos), além de um lacrimal arredondado, hipertrofiado, ou seja, apresentando praticamente o mesmo tamanho da órbita. O último infraorbital é inclinado posteriormente. Os espécimes apresentaram ainda de quatro à oito supraorbitais, os quais, em geral, não estavam preservados e só puderam ser melhor quantificados em poucos exemplares (e.g., JME-ETT 1896 e MNHL 20015.322). Os suborbitais, em sua maioria, apresentaram-se quebrados, entretanto de três à cinco puderam ser quantificados [e.g., exemplar NHMUKPVP8659, MHNL 20015.179 e JME-ETT 1896 (Apêndice A, Fig. 19)]. À frente da série orbital, e lateral ao nasal, é possível observar um antorbital, o qual apresenta a porção mediana mais alargada. Este é um osso comprido, o qual não se restringe a borda do osso nasal, passando ao lado da borda do frontal em encontrando um supraorbital (e.g., MHNL 20015.0656, 20015.322, JME-ETT 3370).

Mandíbula, articulação mandibular, endocrânio, ossos do palato e suspensorium

A maxila não está bem preservada na maioria dos exemplares analisados, mas foi bem visualizada nos exemplares NHMUKPVP8659, MHNL 20015.0656, 20015.179, JME-ETT 3370 e JME-ETT 1896 (Apêndice A, Fig. 19). Esta é longa, com um processo anterior, posicionada entre a porção média e a margem posterior da órbita e apresentando uma margem posterior côncava, na qual foi possível a identificação de um entalhe. Em sua superfície estão presentes poros que indicam a passagem do canal sensorial. Sua margem inferior é preenchida por inúmeros dentes cônicos (mais de quinze), pontiagudos e cobertos por um capuz de acrodina. Uma única supramaxila alongada e abaulada pode ser observada sobre a parte posterior da maxila (e.g., JME-ETT 1896).

O dentário é mais comprido que a maxila, também apresenta poros que indicam a passagem de canal sensorial e possui o mesmo tipo de dentição encontrado na maxila, sendo os dentes um pouco mais robustos. Posterior ao dentário há um complexo de pelo menos três ossos que irão participar diretamente da articulação mandibular: angular, suprangular e articular. Os ossos da série pterigoide (ectopterigoide, endopterigoide e metapterigoide) não foram bem observados em nenhum dos exemplares, exceto partes do endopterigoide e do metapterigoide puderam ser vistas no exemplar JME-SOS 4240. A articulação mandibular conta com a participação do quadrado e do simplético, estando posicionada após a órbita. O quadrado e o simplético também foram ossos muito difíceis de observar, estando, em geral, encobertos. O quadrado apareceu melhor preservado no exemplar MHNL 20015.175 e o simplético no exemplar MHNL 20015.427, enquanto em outros exemplares foi possível somente visualizar os côndilos de articulação desses ossos (e.g., JME-ETT 1896). O hiomandibular é um osso amplo, que participa da suspensão mandibular, mas devido ao estado de preservação também foi difícil de ser observado (está parcialmente visível nos exemplares NHMUKPVP8659 e MHNL 20015.0656). Ele exibe o processo opercular em sua porção posterior, um forâmen mais ou menos na altura deste processo e a cabeça de articulação que se insere abaixo do dermopterótico.

Quanto aos ossos do endocrânio, a maior parte não estava visível na maioria dos exemplares examinados. Entretanto, a porção anterior da pré-maxila estava preservada na maioria dos exemplares (e.g., MHNL 20015.75 e JME-ETT 3370) e parte do seu processo nasal visível no exemplar MHNL 20015.174, no qual foi possível visualizar até mesmo o forâmen nasal. Além da pré-maxila, parte do paresfenoide pôde ser visualizada em alguns

exemplares (e.g., MHNL 20015.0656, 20015.175). Outros ossos do endocrânio também foram observados, sendo eles: o etmoide lateral (e.g., NHMUKPVP8659), o pré-etmoide (e.g., MHNL 20015.179), o orbitoesfenoide (e.g., MHNL 20015.179) e placas coronoides (e.g., MHNL 20015.174).

Série opercular e Branquiostegal

A série opercular, embora fragmentada, está preservada na maioria dos exemplares de *O. procera* analisados. Está mais bem representada no exemplar JME-ETT 1896 (Apêndice A, Fig. 19). O osso pré-opércular, anterior a série opercular, apresenta um formato estreito e crescente, em geral encobrindo o simplético ventralmente e o hiomandibular mais acima. O opérculo é um osso amplo, com a base e a borda anterior aproximadamente retas e as bordas posterior e superior abauladas. Abaixo dele está o subopérculo, osso aproximadamente triangular com um discreto processo anterodorsal que se encaixa à frente do opérculo. Segue-se ao subopérculo o interopérculo, osso pequeno também aproximadamente triangular. Esses três ossos apresentam em alguns exemplares perfurações ou tubérculos ocasionadas pelo crescimento da ganoína (e.g., MHNL 20015.0656, 20015.322, JME-ETT 1896). A série branquiostegal encontra-se preservada, e em geral, bem preservada, na maioria dos exemplares observados que exibem o crânio ou mesmo parte dele. Os raios branquiostegais aparecem sempre apoiados em um osso alongado e curvado, o ceratohial. O número de raios branquiostegais variou de acordo com a preservação do exemplar, mas aproximadamente 15 raios puderam ser quantificados no exemplar que apresentou o maior número de raios preservados (e.g., NHMUKPVP8659). Ventralmente, entre os dentários direito e esquerdo, *O. procera* apresentou uma única placa gular, a qual pôde ser melhor visualizada no exemplar BSPG-1977-IV-27.

Esqueleto Axial

Devido aos exemplares estarem, na maioria das vezes, preservados com toda a sua cobertura corporal de escamas não foi possível obter muitas informações acerca dos elementos vertebrais na maioria deles. Em apenas oito de todos os exemplares examinados de *O. procera* pudemos observar algum centro vertebral (e.g., NHMUKPVP 1093, 3602, P6939; BSPG-1962-XXXX-21; JME-SOS 3038a e b, 3337a, 3412, 4240). No exemplar JME-SOS

3337a e b, a coluna vertebral estava completamente exposta, entretanto os últimos centros não ficaram preservados ou ainda não eram ossificados. Neste exemplar, pudemos quantificar cerca de 60 centros vertebrais, todos bem ossificados e sem fossas laterais. Em geral, os centros são mais altos que largos, com uma constrição na parte média (nas bordas superior e inferior), a qual variava de acordo com o posicionamento do corpo, podendo o anel vertebral ser mais comprimido ou mais um anel perfeito. Pudemos ainda observar a fusão de alguns centros, confirmando a diplospondilia em *O. procera*.

Nadadeiras pares

As nadadeiras pares (pélvicas e peitorais) estão preservadas em alguns exemplares de *O. procera*, entretanto na maioria das vezes não estão completas. Logo, o número de raios totais destas nadadeiras não pôde ser quantificado com segurança para ser utilizado como dado comparativo. Embora a contagem dos raios observados possa ser consultada no apêndice B, tabela 3.

a) Cintura e nadadeira peitoral

A cintura peitoral está mais bem representada no exemplar JME-ETT 1896 (Apêndice A, Fig. 20A). Neste, é possível observar todos os ossos dérmicos que a compõe: cleitro, supracleitro, pós-cleitro e pós-temporal. O pós-cleitro é formado por inúmeras placas (entre 3 e 5), as quais são como escamas diferenciadas (e.g., JME-ETT 1896 e MHNL 20015.179). O pós-temporal é o osso que faz a ligação entre a cintura e o teto craniano. Este osso é posterior ao extraescapular, apresenta uma forma irregular e a borda posterior arredondada e serrilhada (MHNL 20015.0656; 20015.175; JME-ETT3370; JME-SOS 2256), como a do extraescapular. Neste osso vemos a abertura do canal sensorial da linha lateral, a qual sai do pós-temporal e penetra no supracleitro. Parte do escapulocoracoide também está visível no exemplar JME-ETT 1896, no qual podemos ver alguns raios proximais não tão bem preservados, e quantificar 17 raios totais (sendo dois pró-correntes). A nadadeira peitoral de *O. procera* é antecedida por inúmeras fulcras marginais (pelo menos sete foram quantificadas) e ao menos uma fulcra basal.

b) Cintura e nadadeira pélvica

As nadadeiras pélvicas estão presentes em alguns exemplares, entretanto nem sempre bem preservadas. Está bem representada no exemplar NHMUKPVP 1090, no qual também está exposto o endoesqueleto das cinturas pélvicas. O basipterígio está visível, apresentando a forma similar a de um bastão de baseball, sendo mais alargado na porção distal (Apêndice A, Fig. 20B). As nadadeiras pélvicas apresentaram entre sete e nove raios principais preservados e cerca de dois ou três raios pró-correntes. Em geral, foram observadas fulcras anteriores aos raios das nadadeiras, as quais variaram de três a cinco (e.g., NHMUKPVP8559 e 1093). No exemplar P1093 também foi possível identificar três fulcras marginais.

Nadadeiras ímpares

A nadadeira dorsal e a nadadeira caudal estão relativamente bem preservadas na maior parte do material, enquanto a nadadeira anal não está bem preservada em nenhum exemplar examinado.

Entretanto, uma problemática acerca da nadadeira dorsal é abordada no presente trabalho. Esta, até o momento, era a característica que diferenciava a espécie *O. procera* de *O. attenuata*, espécies aqui consideradas sinônimas.

Abaixo apresentamos a descrição desta estrutura e mais a frente discutimos as questões em que a mesma está inserida (ver discussão p.110-113).

a) Nadadeira dorsal

Dois tipos de nadadeiras dorsais foram observados para a espécie *O. procera* no presente trabalho, ambas apresentando os primeiros raios mais compridos que os subsequentes e por isso apresentando uma borda posterior falcada. A diferença é que uma apresentou a borda mais falcada que a outra, o que era conferido pelo tamanho dos raios. A nadadeira menos falcada, apresentou os primeiros raios menores do que a mais falcada. Além disso, apresentou ainda os raios subsequentes maiores que os subsequentes da mais falcada. A nadadeira dorsal bem falcada foi observada em diversos espécimes, em todas as localidades estudadas e está mais bem representada nos exemplares NHMUKPVP 1077 (Apêndice A, Fig. 20C) e MHNL 20015.179. Já a nadadeira menos falcada, só foi observada com certeza

em espécimes provenientes de Ettlíng, estando mais bem representada pelo exemplar JME-ETT 1896 (Apêndice A, Fig. 20D). Nas demais localidades encontramos espécimes que possivelmente têm este tipo de nadadeira, menos falcada, mas como os raios não estavam completamente preservados, isso não pôde ser confirmado.

Excetuando-se essa diferenciação de forma, a nadadeira dorsal de todos os exemplares com a nadadeira dorsal completa apresentaram as mesmas características anatômicas: o mesmo número de raios (aproximadamente 31 raios totais, sendo uns sete pró-correntes), fulcras marginais e basais presentes, mesma posição (oposta à nadadeira pélvica, iniciando-se entre a pélvica e a peitoral e se estendendo até a anal) e relativamente o mesmo comprimento (cerca de 20 fileiras de escamas abaixo da nadadeira dorsal).

b) Nadadeira anal

A nadadeira anal não está presente ou completa na maioria dos exemplares examinados, mas aproximadamente 12 raios puderam ser quantificados no espécime JME-SOS 2256 (Apêndice A, Fig. 20E) (ver apêndice B, tabela 3). Fulcras basais e marginais também estão presentes nesta nadadeira.

c) Nadadeira caudal

A nadadeira caudal dos representantes de *Ophiopsis procera* é composta por escudos basais, fulcras basais, fulcras marginais, raios pró-correntes e raios principais. Está mais bem representada no exemplar MHNL 20015.179 (Apêndice A, Fig. 21), no qual vemos uma nadadeira bifurcada, onde o lobo superior é sensivelmente maior que o inferior. A nadadeira caudal de *O. procera* é composta por aproximadamente 19 raios principais, três raios pró-correntes hipoaxiais, três fulcras basais hipoaxiais, nove fulcras basais epaxiais, um escudo hipoaxial e um epaxial, pelo menos 16 fulcras marginais hipoaxiais e doze epaxiais. Além disso, em inúmeros exemplares o canal da linha lateral penetra na nadadeira caudal, se prolongando em escamas modificadas entre o sétimo e o oitavo raio.

Escamas

Todos os exemplares de *O. procera* apresentaram escamas ganoides, retangulares à losangulares, sendo as anteriores sobrepostas às posteriores e conectadas entre si por um sistema de *peg & socket* (o *peg* da borda dorsal de uma escama se encaixa ao *socket* na borda ventral de outra). No exemplar MHNL 20015.179 a ligação *peg & socket* pôde ser bem observada. Neste exemplar a maioria das escamas aparece em vista interna, e na parte central delas identificamos uma proeminência ocasionada pelo sistema de ligação (*peg & socket*), como se as escamas sofressem uma ligeira dobra.

Quanto à forma das escamas, esta é variável de acordo com a região do corpo em que ocorre. Na parte anterior do corpo as escamas são aproximadamente retangulares, sendo mais altas que largas na região dorsal e mais estreitas na região ventral do abdômen. Essas escamas apresentam uma proeminência anterodorsal (e.g., visível no espécime NHMUKPVP 3602), a qual, em geral, está encoberta pela escama anterior, sendo difícil de ser visualizada. Após a nadadeira dorsal, na região do pedúnculo caudal, as escamas assumem uma forma mais losangular, sendo mais largas que altas.

Na maioria dos exemplares foi possível a observação de uma ornamentação serrilhada na borda posterior das escamas, mas em alguns não. Em um mesmo exemplar foi possível observar essa ornamentação em algumas escamas, mas não em outras. Da mesma forma como observamos escamas muito serrilhadas e pouco serrilhadas. Tudo isso indica como esta característica é variável.

Quanto ao número de escamas, *O. procera* apresentou aproximadamente 47 escamas ao longo da linha lateral, treze no pedúnculo caudal e entre 20 e 25 na parte mais alta do corpo. A contagem na parte mais alta do corpo sofreu variações porque esta região nem sempre estava bem preservada, em geral, havendo dificuldade para contagem das escamas abdominais. Além disso, nem sempre foi feita a contagem exatamente na mesma fileira. O mesmo ocorreu na contagem de escamas no pedúnculo caudal, no qual foram quantificadas entre 13 e 15 escamas.

Ophiopsis breviceps Egerton, 1852

Diagnose específica emendada: *Ophiopsis* atingindo 90 mm de comprimento padrão; principais porcentagens em relação ao CP: CC 27,5; AP 23,5; PD 52, CPv 62; nadadeira dorsal discretamente falcada, mais alongada que a da espécie tipo, com 35 à 40 raios principais, alcançando o pedúnculo caudal.

Holótipo: GS 28441 (material não examinado).

Localidade: Jurássico Superior ao Cretáceo Inferior da Inglaterra (Wiltshire).

Material adicional: NHMUKPVP 583,1094, 3608, 9104c (Apêndice A, Fig. 17C), 9107, 9107a, 9436.

Considerações gerais

A espécie *O. breviceps* foi brevemente descrita por Egerton (1852) a partir de exemplares do Jurássico da Inglaterra (Wockly). Entretanto, apesar de afirmar que *O. breviceps* diferia das demais espécies de *Ophiopsis* conhecidas, Egerton não identificou explicitamente tais diferenças. Além disso, a descrição apresentada por Egerton não era muito diferente das apresentadas para as espécies descritas por Agassiz (1833-45).

Quando da revisão do gênero *Ophiopsis*, Bartram (1975) apresentou uma descrição mais completa da espécie *O. breviceps*, baseado em mais exemplares (além do holótipo), os quais eram também provenientes do Jurássico da Inglaterra (Wiltshire). Bartram disponibilizou uma diagnose específica baseada nas principais proporções do corpo e apontou inúmeras diferenças entre *O. breviceps* e a espécie tipo *O. procera*.

No presente trabalho, analisamos somente o material depositado no The Natural History Museum, ou seja, o material complementar utilizado por Bartram. Não tivemos a oportunidade de analisar o material utilizado por Egerton quando da descrição, o qual está depositado no Geological Survey Museum.

A partir da análise dos espécimes aqui utilizados, não encontramos diferenças significativas entre *O. procera* e *O. breviceps*. Entretanto, como nossa observação foi baseada em espécimes muito fragmentados e como os dados obtidos por nossa análise diferiram dos dados apresentados tanto por Egerton (1852), quanto por Bartram (1975), mantemos a espécie nominal *O. breviceps* como válida. Contudo, deixamos a ressalva de que o material

depositado no Geological Survey Museum deve ser analisado a fim, principalmente, de checar as contagens de escamas e dos raios da nadadeira dorsal.

A descrição anatômica da espécie *O. breviceps*, pela nossa análise, não difere da de *O. procera*. Entretanto uma descrição mais minuciosa já foi apresentada por alguns autores (e.g., Egerton, 1852; Woodward, 1918 e Bartram, 1975) sendo em seguida, aqui resumida. Assim como a espécie tipo, *O. breviceps* é um peixe ofiopsídeo de corpo alongado, o maior espécime alcançando cerca de 100 mm de comprimento total. A cabeça ocupa cerca de 30% do comprimento padrão. Apresenta nadadeira dorsal alongada, ocupando mais de 40% do comprimento padrão, e apresentando cerca de 40 raios totais, sendo sua forma ainda desconhecida. Todas as nadadeiras são antecedidas por fulcras basais e marginais. Os centros vertebrais são bem ossificados sendo tão altos quanto largos ou sensivelmente mais altos que largos. Também apresentam escamas ganoides de formato variável de acordo com a região do corpo em que ocorrem (aproximadamente triangulares e mais altas que largas anteriormente; aproximadamente losangulares e mais largas que altas posteriormente; estreitas na região abdominal). As escamas também apresentam a borda posterior serrilhada. Nos exemplares aqui analisados, não conseguimos identificar o canal da linha lateral entre os raios da nadadeira caudal. As medidas e proporções de alguns espécimes analisados se encontram no apêndice B, tabela 3.

Ver na discussão (p. 115-118) mais detalhes sobre a comparação de *O. breviceps* e *O. procera*, além da discussão sobre as características diagnósticas apontadas pelos outros autores (e.g., Egerton, 1952 e Bartram, 1975).

***Ophiopsis dorsalis* Agassiz, 1843**

Ophiopsis dorsalis Agassiz, 1843

Pholidophorus flesheri Agassiz, 1843

Ophiopsis flesheri (Agassiz, 1843): Zittel, 1887

Diagnose específica emendada: *Ophiopsis* com cerca de 150 mm de comprimento total; nadadeira dorsal alongada (cerca de 40 raios totais) com a borda posterior ligeiramente falcada apenas no início da nadadeira (os primeiros raios maiores e os demais de tamanho aproximadamente equivalente); difere das demais espécies pelo corpo estreito.

Holótipo: NHMUKPVP 466 (Apêndice A, Fig. 17D).

Localidade: Jurássico Médio ao Cretáceo Inferior da Inglaterra (Dorsetshire e Northamptonshire).

Material adicional: NHMUKPVP 7496.

Considerações gerais

A espécie *O. dorsalis* foi originalmente descrita por Agassiz (1843) a partir de um exemplar proveniente do Jurássico da Inglaterra. Segundo Agassiz o holótipo seria original da localidade de Northampton, contudo em análise posterior Woodward (1918) indicou que o espécime era na verdade proveniente de Swanage (Dorset).

Zittel (1887) designou a espécie *Pholidophorus flesheri* Agassiz, 1843 como pertencente ao gênero *Ophiopsis* (cf., Woodward, 1895b). E posteriormente, Bartram (1975) considerou esta espécie como sinônima de *Ophiopsis dorsalis*. No presente trabalho não examinamos o exemplar utilizado por Agassiz para descrição de *Pholidophorus flesheri*. Observando a ilustração fornecida pelo autor quando da descrição (cf., Agassiz, 1843, prancha 37, figura 8), não tivemos a certeza da sinonímia proposta por Zittel (1887) (principalmente devido a conformação da nadadeira ilustrada), entretanto a mantivemos com a ressalva de que o exemplar seja analisado assim que possível.

Segundo a descrição original, *O. dorsalis* diferencia-se das demais espécies até então conhecidas pelo formato do corpo mais estreito, nadadeira dorsal mais alongada e cabeça pequena (de acordo com o Agassiz, ocupando 1/5 do comprimento total do corpo, enquanto nas outras espécies ocupa 1/4 do comprimento total).

Após revisão do gênero *Ophiopsis*, Bartram (1975) manteve *O. dorsalis* como espécie nominal válida, adicionando às diferenças sugeridas pelos demais autores (Agassiz, 1833-45 e Woodward, 1918) o posicionamento do canal da linha lateral entre o oitavo e nono raio da nadadeira caudal (ao contrário das demais espécies, nas quais o canal penetra entre o sétimo e o oitavo raios).

O. dorsalis é um peixe ofiopsídeo, também de corpo alongado (aproximadamente 150 mm de comprimento total), sendo o representante de corpo mais estreito do gênero *Ophiopsis* (AMC/CP cerca entre 15 e 20%). Apresenta cabeça mais larga que alta, ocupando cerca de 30% do comprimento padrão. A nadadeira dorsal inicia-se entre as nadadeiras peitoral e pélvica, se estendo até o pedúnculo caudal, sendo composta por cerca de 40 raios totais. A nadadeira caudal é bifurcada, com o lobo superior sensivelmente maior que o inferior, com 19

raios principais e o canal da linha lateral penetrando entre o oitavo e o nono raio principal (e.g., NHMUKPVP 7496).

Crânio

Ambos os exemplares examinados de *O. dorsalis* praticamente não apresentaram informações anatômicas relativas ao crânio (e.g., teto craniano, endocrânio, ossos dérmicos da face, etc.), o qual não contava com boa qualidade de preservação. Contudo, provavelmente as características anatômicas craniana de *O. dorsalis* não diferem significativamente da espécie tipo *O. procera*.

Esqueleto Axial

No exemplar NHMUKPVP 7496 pudemos observar alguns centros vertebrais abdominais parcialmente expostos. Embora em má qualidade de preservação, eles eram completamente ossificados, sensivelmente mais altos que largos e sem fossas laterais.

Nadadeiras pares

A nadadeira peitoral mostrou-se preservada (provavelmente incompleta) somente no exemplar NHMUKPVP 466, exibindo 11 raios. Não foi observada a presença de fulcras marginais ou basais, mas estas provavelmente não ficaram preservadas.

A nadadeira pélvica estava presente em ambos os exemplares estudados, com aproximadamente cinco raios preservados e ao menos uma fulcra basal e algumas fulcras marginais (ao menos três). Sua inserção se dá mais ou menos no meio do corpo.

Nadadeiras ímpares

A nadadeira anal estava presente em ambos os exemplares examinados, estando mais bem representada no exemplar NHMUKPVP 466, no qual foram quantificados cerca de 10 raios totais, sendo o primeiro antecedido por ao menos uma fulcra basal e algumas fulcras marginais (pelo menos duas estavam preservadas).

A nadadeira dorsal também se apresentou melhor preservada no exemplar NHMUKPVP 466. Ela é ligeiramente falcada, tendo a maior parte dos raios principais aproximadamente do mesmo tamanho, ou seja, seus primeiros raios são um pouco maiores que os demais, a maior parte dos raios medianos são aproximadamente do mesmo tamanho e os últimos, os mais reduzidos. É composta por cerca de 40 raios totais, inicia-se no primeiro terço do corpo (entre a nadadeira peitoral e a pélvica) e se estende até o pedúnculo caudal, ocupando cerca de 40% do comprimento padrão.

A nadadeira caudal é bifurcada, sendo o lobo superior sensivelmente maior que o inferior, apresentando 19 raios principais. O lobo inferior não estava bem preservado em nenhum dos exemplares, mas quantificamos quatro raios pró-correntes e pelo menos três fulcras marginais antecedendo o primeiro raio principal. No lobo superior quantificamos cerca de dez fulcras basais e ao menos um escudo.

Escamas

As escamas de *O. dorsalis* apresentaram a mesma morfologia observada em todos os peixes ofiopsídeos (e.g., escamas ganoides, aproximadamente retangulares na parte anterior do corpo, estreitas no abdômen e aproximadamente losangulares na porção posterior). Foram observadas algumas escamas com a borda posterior serrilhada. Apesar da má qualidade de preservação dos exemplares, pudemos quantificar cerca de 40 escamas ao longo da linha lateral e aproximadamente treze na região do pedúnculo caudal.

***Ophiopsis lepersonnei* Saint-Seine, 1950**

Ophiopsis lepersonnei Saint-Seine, 1950: Saint-Seine, 1962

Diagnose específica: assim como em Saint-Seine (1950) (p 18).

Considerações Gerais: No presente trabalho, não tecemos qualquer comentário sobre a espécie *O. lepersonnei*. Todo o material conhecido desta espécie (três exemplares) está depositado no Musée Royale de L'Afrique Centrale - Tervuren, Bélgica - e não pôde ser examinado. O referido Museu de Tervuren atualmente passa por uma reforma, mas as atividades de pesquisa não estão suspensas. Em uma tentativa de analisar o material, estive na Bélgica com uma visita devidamente agendada para este fim. Contudo, o acesso a qualquer

material (inclusive o holótipo) foi negado, provavelmente motivado por interesses comuns de pesquisa.

Ophiopsis montsechensis Wenz, 1968

Diagnose específica emendada: *Ophiopsis* de nadadeira dorsal mais alongada (com cerca de 50 raios totais, sendo oito pró-correntes) com a borda posterior aproximadamente reta e decrescente.

Tipo: IPS-1991.

Localidade: Jurássico Superior, Espanha (Montsec).

Material adicional: Todo o material conhecido de *O. montsechensis* é proveniente de Montsec, Jurássico Superior, Espanha. O holótipo (IPS-1991) e o parátipo (IPS-1992) estão depositados no ICP (Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, em Sabadell, na Espanha) e não foram examinados no presente trabalho. Entretanto, analisamos dois outros espécimes (MNHN MSE 44a e b e NHMUKPVP 10381) que se encontram depositados nos respectivos museus em Paris e Londres. O exemplar MNHN MSE 44 (Apêndice A, Fig. 17E) é quase completo e a visualização de suas informações anatômicas foi bastante elucidada a partir da utilização de iluminação UV.

Considerações Gerais

A espécie *O. montsechensis* foi descrita por Wenz (1968), e jamais revisada posteriormente. Quando da descrição foi diferenciada das demais espécies até então descritas, pela presença de uma nadadeira dorsal mais alongada, com aproximadamente 45 pterigióforos (cf., Wenz, 1968), ou seja, 45 raios principais. Segundo a autora essa característica diagnóstica diferenciava *O. montsechensis* até mesmo das espécie provenientes da Inglaterra (e.g., *O. breviceps* e *O. dorsalis*), das quais era mais semelhante (e.g., 45 pterigióforos em *O. montsechensis* versus. 35 em *O. dorsalis*, segundo Wenz).

O. montsechensis é um peixe ophiopsídeo, de corpo alongado, alcançando até 10 cm. Apresenta a cabeça um pouco mais larga que alta, ocupando 30% do comprimento padrão (e 1/4 do comprimento total). Tem nadadeira dorsal alongada (e.g., 56% do CP) que se insere entre as nadadeiras peitoral e pélvica, se estendendo até o pedúnculo caudal.

Anatomicamente seu crânio não é diferente dos demais peixes ofiopsídeos. A morfologia das escamas ganoides também se repete (como dos demais ofiopsídeos).

Crânio

Dos dois exemplares de *O. montsechensis* aqui analisados, somente um (MNHN MSE 44) (Apêndice A, Fig. 17E) apresentou a cabeça preservada (em parte e contraparte), entretanto com poucas informações anatômicas. Aparentemente e também de acordo com Wenz (1968) a anatomia craniana de *O. montsechensis* não difere significativamente de *O. procera* (ver descrição na p. 53).

Esqueleto Axial

No exemplar MSE44 (Apêndice A, Fig. 17E) toda a coluna vertebral está encoberta pelas escamas. Já no exemplar NHMUKPVP 10381 alguns centros vertebrais estão expostos (mais ou menos na altura da nadadeira anal) e estes, assim como os das demais espécies de *Ophiopsis*, são completamente ossificados, sem fossa lateral e sensivelmente mais altos que largos.

Nadadeiras pares

A nadadeira peitoral está completamente preservada no exemplar MNHN MSE 44 (Apêndice A, Fig. 17E), sendo uma das mais completas dentre todo o material de *Ophiopsis* aqui analisado. Nela estão presentes aproximadamente 21 raios totais. Fulcras provavelmente não foram preservadas.

A nadadeira pélvica também está bem preservada no mesmo exemplar, mas provavelmente incompleta. É composta por aproximadamente oito raios totais. Fulcras também não foram observadas, mas provavelmente não estavam preservadas. A nadadeira pélvica está inserida aproximadamente no meio do corpo (CPP = 26,81mm; CPP/CP = 0,61), na altura da 16^a fileira de escama.

Nadadeiras ímpares

A nadadeira dorsal está mais bem representada no exemplar MNHN MSE 44 (Apêndice A, Fig. 17E), sendo composta por aproximadamente 51 raios totais, sendo oito pró-correntes (logo, 43 principais). Está inserida no meio da distância entre as nadadeiras peitoral e pélvica, na altura da 17^a fileira de escama (CPD = 19,33 mm). É alongada, se estendendo até após a nadadeira anal (aproximadamente na altura do pedúnculo caudal), ocupando aproximadamente 40% do comprimento total e mais de 50% do comprimento padrão (CD/CP = 0,56). Abaixo da nadadeira dorsal estão aproximadamente 27 fileiras de escamas. Os primeiros raios da nadadeira dorsal são os mais compridos e os demais raios vão diminuindo de tamanho gradativamente. No exemplar MNHN MSE 44 (Apêndice A, Fig. 17E) os raios não estão completamente preservados em altura, não sendo possível caracterizar a forma da borda posterior da nadadeira. Entretanto, no exemplar NHMUKPVP 10381 e no holótipo ilustrado por Wenz (1968) os primeiros raios estão mais completos, e aparentemente a borda da nadadeira se comporta aproximadamente como as de alguns exemplares de *O. procera*, levemente falcada anteriormente e posteriormente reta e decrescente (como um plano inclinado).

A nadadeira anal é composta aproximadamente por sete raios totais, sendo pelo menos dois pró-correntes. Está inserida bem posteriormente (e.g., CPA/CP = 0,84), na altura da 30^a fileira de escamas. Fulcras também não foram observadas.

A nadadeira caudal está ausente em um dos exemplares aqui analisados e parcialmente preservada no outro (MNHN MSE 44). Embora Wenz (1968) não tenha descrito a nadadeira caudal de *O. montsechensis* a mesma está completamente preservada no holótipo, sendo bifurcada e antecedida por fulcras basais e marginais. Para uma melhor descrição deste complexo, é necessária a análise do espécime depositado no ICP ou de outro que apresente esta estrutura bem preservada.

Escamas

Ophiopsis montsechensis apresentou escamas ganoides morfologicamente semelhantes as das outras espécies de ofiopsídeos: escamas ganoides, de formato variável de acordo com a região do corpo e serrilhadas na borda posterior. No exemplar MNHN MSE 44 (Apêndice A, Fig. 17E) foram quantificadas aproximadamente 47 escamas ao longo da linha lateral e onze

no pedúnculo caudal. Por estarem menos preservadas, as escamas das fileiras da região mais alta do corpo não foram quantificadas.

***Ophiopsis lepturus* (Bellotti, 1857)**

Pholidophorus lepturus Bellotti, 1857

Ophiopsis lepturus (Bellotti, 1857): Deecke, 1889

Diagnose específica (de acordo com Woodward, 1895b e Bartram, 1975): *Ophiopsis* alcançando 75 mm; de nadadeira dorsal curta (15 raios principais Vs. 25 ou mais nas demais espécies de *Ophiopsis*) e posteriormente posicionada (PDL/CP = 50% Vs. 41 à 52% nas demais espécies); nadadeira caudal bifurcada com o lobo axial mais longo; centros vertebrais ausentes; 42 à 44 escamas ao longo da linha lateral; principais proporções em relação ao comprimento padrão: CC = 30%; AP = 22.5%; CPP = 50%; CPA = 70%.

Holótipo: O holótipo estava depositado no *Museo Civico di Storia Naturale*, em Milão, mas foi perdido durante a 2ª Guerra Mundial.

Localidade: Triássico Médio da Itália (Perledo).

Material adicional: SMF P.1243 e 1249 (material depositado no *Senckenberg Museum*, em Frankfurt, Alemanha).

Considerações gerais

A espécie *Ophiopsis lepturus* foi originalmente descrita por Bellotti (1857) como pertencente ao gênero *Pholidophorus* e posteriormente transferida ao gênero *Ophiopsis* por Deecke (1889). É conhecida do Triássico Médio da Itália (proveniente de Perledo), sendo o primeiro e único registro do gênero *Ophiopsis* neste período (as demais espécies datam do Jurássico Superior). O holótipo da espécie, o qual estaria depositado no “Museo di Storia Naturale di Milano” foi perdido durante a segunda guerra e dois outros exemplares que foram posteriormente descritos por Deecke (1889) (Apêndice A, Fig. 22A), assim como um molde do holótipo estão teoricamente depositados no “Senckenberg Museum” (Frankfurt, Alemanha), mas não foram examinados no presente trabalho.

Outros espécimes [e.g., MCSN 3014 (Apêndice A, Fig. 22B), 3727 (Apêndice A, Fig. 22C), 3721, 3736], também provenientes do Triássico da Itália (Merida, Monte San Giorgio), foram reportados como *O. lepturus* por Bürgin (1995). Posteriormente, esses espécimes foram

tratados como sinônimos de *Daninia spinosa* Lombardo, 2001. Mesmo esse material utilizado por Bürgin (1995) não sendo mais considerado como *Ophiopsis* (nem mesmo como peixes neopterígios), ele foi analisado no presente trabalho.

Visto que estes exemplares analisados não se tratam de peixes ofiopsídeos (e.g., MCSN 3014, 727, 721, 736) (ver discussão apresentada por Lombardo, 2001, p. 366 e a discussão deste trabalho, p. 118-121), não temos contribuições a serem apresentadas relativas à descrição de *Ophiopsis lepturus*, sendo necessária a revisão do material do museu Senckenberg. Desta forma, apresentamos acima a mesma diagnose proposta por Bartram (1975) com adição de algumas características mencionadas pelo próprio autor e por Woodward (1895b), as quais diferenciam *O. lepturus* das demais espécies do gênero. Na discussão, tecemos alguns comentários adicionais sobre *O. lepturus* e o material (espécimes de *Daninia*) aqui analisado.

5.3 Revisão anatômica de gêneros pouco conhecidos e tidos como *incertae sedis*

5.3.1 Redescrição anatômica das espécies de *Heterolepidotus*

No presente trabalho foi realizada uma revisão anatômica, taxonômica e filogenética do gênero *Heterolepidotus* (Apêndice A, Figs. 23 e 24), com base na análise de 8 das 18 espécies nominais atualmente consideradas válidas. A partir dessa revisão e da análise dos dados existentes na literatura para as demais 10 espécies, o gênero foi redefinido e as seguintes sugestões são apresentadas:

- a) duas espécies nominais como válidas: *Heterolepidotus rhombifer* (anteriormente denominada *H. latus*) e *Heterolepidotus serrulatus*;
- b) duas espécies nominais a serem investigadas e diagnosticadas: *H. minor* e *H. angulati*;
- c) oito espécies nominais como *nomen dubium*: *H. pectoralis*; *H. serratus*; *H. tramelli*; *H. egidii-venantii*; *H. bellotti*; *H. brevis*; *H. gibbus* e *H. parvulus*;
- d) uma espécie nominal como *nomen nudum*: *H. striatus*;
- e) reversão de gênero de quatro espécies nominais: *H. radiato-punctatus* e *H. cephalus* (ambas voltaram a ser parte do gênero *Pholidophorus*, embora ainda precisem de revisão taxonômica); *H. dorsalis* (retorna ao

gênero *Allolepidotus*, mas ainda precisa ser revisada) e *H. leptocephalus* (volta a se chamar *Semionotus leptocephalus*);

- f) e duas sinonímias: *H. typicus* como sinônimo júnior de *H. serrulatus* e a confirmação de *H. latus* como sinônimo júnior de *H. rhombifer*.

Logo, são sugeridas como válidas somente duas espécies nominais para o gênero *Heterolepidotus*: *H. rhombifer* e *H. serrulatus*.

Apesar das sugestões taxonômicas apresentadas para as espécies de *Heterolepidotus* mencionadas na literatura, mas que não foram aqui analisadas (ou porque não foram encontradas nas coleções, estando perdidas; ou porque não foram realizadas visitas às coleções em que supostamente estariam depositadas), são indicadas ainda revisões para estas espécies: *H. (?) leptocephalus* (Agassiz, 1833-45); *H. minor* (Davis, 1883); *H. brevis* (Bellotti, 1857); *H. grandis* Davis, 1885; *H. gibbus* (Bassani, 1886); *H. angulati* (Deecke, 1889); *H. parvulus* Gorjanovick-Kramberger, 1905; *H. manselii* (Egerton, 1872); *H. tramelli* De Alessandri, 1910; *H. (?) egidii-venantii* De Alessandri, 1910; *H. bellotti* De Alessandri, 1910.

Abaixo são apresentadas redescrições das duas espécies de *Heterolepidotus* consideradas válidas, *H. rhombifer* e *H. serrulatus*, bem como comentários acerca das outras espécies nominais. Uma comparação entre *Heterolepidotus* outros gêneros de Halecomorphi e Ginglymodi aos quais ele já foi relacionado é apresentada na discussão (p. 132).

Sistemática paleontológica

Infraclasse Neopterygii (*sensu* Patterson, 1973)

Divisão Holostei Huxley, 1861

Subdivisão Halecomorphi Cope, 1872

Ordem *Incertae sedis* (*sensu* Gardiner et al., 1996)

Família *Incertae sedis* (*sensu* Gardiner et al., 1996)

Gênero *Heterolepidotus* Egerton, 1872

Espécie tipo *Heterolepidotus rhombifer* (Agassiz, 1836)

Sinonímia: *Brachyichthys* Winkler, 1861 e *Eulepidotus* Egerton, 1868.

Diagnose genérica emendada: peixe halecomórfo com corpo robusto; escamas ganoides de formato e ornamentação variados ao longo do corpo, com a superfície ornamentada ou não e

com a borda posterior denticulada ou não; infraorbitais profundos; lacrimal hipertrofiado; autoesfenótico (porção do esfenótico exposta) posicionado no canto superior da órbita; centro vertebral ossificado e placa abdominal de escamas diferenciadas (escudo ventral).

Heterolepidotus rhombifer (Agassiz, 1836)

Semionotus rhombifer Agassiz, 1836

Lepidotus fimbriatus Agassiz, 1837

Eulepidotus fimbriatus (Agassiz, 1837): Egerton, 1868

Heterolepidotus latus Egerton, 1872

Heterolepidotus fimbriatus (Agassiz, 1837): Zittel, 1887

Eugnathus latus Woodward & Sherborn, 1890

Heterolepidotus rhombifer (Agassiz, 1836): Gardiner, 1960

Diagnose específica emendada: *Heterolepidotus* de corpo alto, porção anterior à nadadeira dorsal significativamente mais alta que a porção posterior, formato aproximadamente arredondado, pedúnculo caudal estreito em relação ao abdômen (e.g., relação P/AMC cerca de 40%).

Holótipo: NHMUKPVP 3620 (Apêndice A, Fig. 23).

Localidade: Jurássico Inferior, Inglaterra (Dorsetshire).

Material de adicional: NHMUKPVOR 38118 (Apêndice A, Fig. 24A), NHMUKPVP 2008, 2009, 2010, 6423, 7564, AMNH 4691.

Considerações Gerais

Heterolepidotus rhombifer é uma espécie de peixe halecomórfo que atinge grandes proporções corporais, com seu comprimento total variando cerca de 40 a 60 cm (e.g., NHMUKPVP 2010 e NHMUKPVOR 38118). Apresenta um corpo robusto, no qual a porção anterior à nadadeira dorsal é significativamente mais alta que a porção posterior (e.g., cerca de 30% a 35%). A nadadeira dorsal é curta (e.g., com cerca de 20 raios principais, ocupando entre 10% e 15% do comprimento total do corpo), tendo início bem posteriormente (e.g., entre 20 e 30 cm do início do corpo), mais ou menos na altura entre as nadadeiras pélvica e anal. Apesar da nadadeira dorsal curta, a espécie apresenta a nadadeira peitoral bem desenvolvida em relação às outras nadadeiras e se comparado às nadadeiras peitorais de

outros peixes halecomórfos. Apresenta um corpo coberto por escamas ganoides, que variam de forma ao longo do corpo, constituindo uma espécie de escudo ventral abdominal.

Teto Craniano

O teto craniano da espécie *H. rhombifer* é bem preservado em inúmeros espécimes, principalmente no exemplar NHMUKPVP 2009 (Apêndice A, Fig. 25). Apesar da parte anterior do teto estar quebrada em muitos exemplares, o osso rostral, encontra-se bem preservado em alguns. O rostral é o único osso ímpar e o primeiro do teto craniano. Apresenta-se côncavo em sua porção anterior e assume uma forma aproximada de “V” na porção posterior (e.g., AMNH 4691), apresentando processos laterais. Sua porção posterior se encaixa entre os nasais, formando uma lamela internasal (cf., Grande 2010). Os nasais são ossos ovais, que posteriormente se suturam aos frontais e lateralmente aos anterorbitais. Estes últimos são bastante alongados, se estendendo desde a porção anterior dos nasais, onde encontram os processos do rostral, até a porção anterior do etmoide lateral (e.g., NHMUKPVP 2009 e AMNH 4691). Um antorbital tão extenso também pode ser observado na espécie *Teoichthys kallistos* (cf., Applegate, 1960. O osso denominado como “X” se tratava da porção posterior do antorbital) e ainda na espécie *T. brevipingina* (cf., embora o antorbital esteja partido, no holótipo também é possível observar sua porção posterior atingindo o etmoide lateral). Posteriores aos nasais estão os frontais, os mais longos ossos do teto, que se estendem desde a porção anterior do focinho até mais ou menos a porção mediana da órbita. Esses ossos são constrictos anteriormente à órbita e amplos em sua porção posterior. Suturados posteriormente aos frontais, estão um par de parietais amplos, mas não claramente delimitados em nenhum dos exemplares estudados. Lateralmente estão fusionados aos dermoesfenóticos e dermopteróticos e posteriormente aos extraescapulares. O dermoesfenótico corresponde ao último osso infraorbital, que na ontogenia de algumas espécies migra para o teto (e.g., *Amia calva*) (cf., Grande & Bemis, 1998). Em *H. rhombifer* este osso apresenta-se completamente incorporado ao teto, fusionando-se em parte com o frontal, parietal, dermopterótico e o autoesfenótico. O dermoesfenótico apresenta uma franja ventral, direcionada para o interior da órbita, por onde passa o canal sensorial do infraorbital. Esta característica foi observada aqui somente em alguns exemplares (e.g., NHMUKPVP 2009 e NHMUKPVP 6423) já que o tipo de preservação muito chapada não favorece a visualização dessa região. É uma característica comumente observada em peixes

“Ionoscopiformes” (cf., Grande & Bemis 1998). O dermoesfenótico está ainda bem fusionado a uma porção do esfenótico que se expõe no canto superior da órbita, porção denominada por muitos autores como autoesfenótico (e.g., Daget, 1964; Patterson, 1973 e Maisey, 1991). Em muitos exemplares não foi possível fazer a distinção entre um osso e outro, mas em alguns essa distinção foi possível, já que a sutura entre os ossos era clara (e.g., AMNH 4691, NHMUKPVOR 38118). Posteriores aos dermoesfenóticos, fusionados lateralmente aos parietais e posteriormente aos extraescapulares encontram-se os dermopteróticos, ossos que apresentam mais ou menos o mesmo comprimento dos parietais. Os extraescapulares são os últimos ossos do teto craniano, já que os pós-temporais são considerados como parte da cintura peitoral. Têm uma forma trapezoidal e apresentam claramente a comissura supratemporal. Em todos os exemplares examinados foi observada nos ossos dérmicos do teto craniano uma forte ornamentação por tubérculos de ganoína, ou mesmo buracos ocasionados pelo seu crescimento.

Ossos da face e circum-orbitais

A série circum-orbital é muito bem preservada nos exemplares AMNH 4691 e NHMUKPVP 2009 (Apêndice A, Fig. 25), podendo também ser observada nos exemplares NHMUKPVP 2008 e NHMUKPVOR 38118. Os ossos circum-orbitais da espécie *H. rhombifer* assemelham-se bastante aos ossos circum-orbitais das espécies de peixes ofiopsídeos (e.g., *T. kallistos*, *O. procera* e *P. bidorsalis*), ou seja, infraorbitais altos, dermoesfenótico anexado ao teto e supraorbitais presentes, fechando completamente o anel circum-orbital. *H. rhombifer* apresenta um lacrimal, alto e irregular e de três a quatro infraorbitais, também altos, com forma irregular e variada. Todos fazendo parte da margem da órbita. O último infraorbital é o menor deles e apresenta-se inclinado. O lacrimal e os três primeiros infraorbitais apresentaram uma ornamentação de tubérculos de ganoína, ou ainda de buracos, concentrada principalmente na porção inferior dos ossos. Adicionalmente aos infraorbitais, a espécie apresentou três amplos suborbitais, quatro a cinco supraorbitais organizados em uma única fila e ainda o dermoesfenótico completamente anexado ao teto, como já fora mencionado anteriormente. Outro osso que compõe a face e apareceu preservado foi o pré-opérculo. Este é alongado, apresenta o formato crescente, exibindo uma borda anterior côncava. Anteriormente está suturado aos suborbitais e posteriormente aos ossos

operculares. Dorsalmente faz contato com o dermopterótico e ventralmente recobre o simplético.

Mandíbula, articulação mandibular, endocrânio, ossos do palato e suspensorium

O endocrânio da espécie *H. rhombifer* não está exposto na maioria dos exemplares examinados, somente três exibem alguns detalhes (e.g., NHMUKPVP 7564, NHMUKPVP 13260 e GS 60123), mas também não apresentam uma boa preservação. Por esse motivo muitos ossos do palato (e.g., ossos palatinos e da série pterigoide) e do suspensorium (e.g., quadrado e simplético) não são bem ilustrados e a região óptico-occipital não é descrita.

A pré-maxila não se mostrou bem preservada em nenhum exemplar. Somente nos espécimes NHMUKPVP 2010 e 2009 (Apêndice A, Fig. 25) é que a parte anterior da pré-maxila apresentou-se visível, portando dentes cônicos e pontiagudos (sendo ao menos seis dentes preservados). Partes do paraesfenoide e orbitoesfenoide aparecem preservadas no fundo da órbita de alguns espécimes (e.g., NHMUKPVOR 38118 e NHMUKPVP 6423), possibilitando a visualização de poucos detalhes. Já no exemplar NHMUKPVP 7564 encontram-se expostos os vômeres, o paraesfenoide, o basioccipital e alguns ossos da região óptico-occipital, que não foram possíveis de serem bem distinguidos. As duas placas de vômer, cobertas por diminutos dentes pontiagudos, estão suturadas à porção anterior do paraesfenoide. Este é alongado e exhibe uma extensa área dentada por também diminutos dentes pontiagudos, que vai desde os vômeres até a aba ascendente do paraesfenoide. Segue-se a este osso o basioccipital e na extremidade distinguimos o côndilo occipital. Quanto aos ossos da série pterigoide, somente parte do ectopterigoide mostrou-se visível em alguns exemplares (e.g., NHMUKPVP 2009 e AMNH 4691). Da mesma forma, em relação aos etmoides, somente o etmoide lateral se apresentou visível na maior parte dos espécimes examinados, estando muitas vezes cobertos, em parte, por supraorbitais. O etmoide lateral está posicionado no canto anterossuperior da órbita, lateral ao frontal e posterior ao antorbital.

No que concerne aos ossos mandibulares, a espécie *H. rhombifer* apresentou uma única supramaxila (e.g., NHMUKPVOR 38118) e uma maxila portando canal sensorial, exibindo um processo anterior, o qual normalmente se articula sobre parte do vômer e da pré-maxila e contendo em sua margem dentes cônicos, pontiagudos e cobertos por uma capuz de acrodina. O osso maxilar apresentou tamanho variado entre os espécimes. Dois deles apresentaram maxilas relativamente curtas, alcançado no máximo a margem anterior da órbita

(e.g., NHMUKPVP 2009 e AMNH 4691), enquanto outro apresentou o osso alcançando pelo menos o meio da órbita. Somente em um espécime (e.g., NHMUKPVOR 38118) a maxila mostrou-se completamente preservada, na qual foi possível observar com clareza o entalhe (notch) que a mesma apresentava em sua margem posterior, característica comum aos peixes halecomórfos (cf., Grande & Bemis, 1998). Mesmo em alguns outros espécimes que a borda posterior da maxila apresentou-se quebrada, foi possível observar a marca do entalhe (e.g., AMNH 4691 e NHMUKPVOR 38118). O dentário constitui a mandíbula inferior juntamente com o processo coronoide (ossos que vão participar da suspensão mandibular, associados aos ossos do suspensorium – quadrado, simplético e hiomandibular). Assim como na maxila, *H. rhombifer* possui no dentário dentes cônicos, pontiagudos e cobertos por uma capuz de acrodina, entretanto um pouco maiores. Posterior ao dentário encontra-se o processo coronoide, que é composto por ossos tão fusionados que por vezes é difícil qualquer delimitação. Pode-se observar o pré-articular – o qual também é exibido em vista mesial no exemplar NHMUKPVP 7564, onde é possível observar sua superfície dentada –, o angular, o suprangular, o retroarticular e, pelo menos, um articular (e.g., AMNH 4691).

Em relação à articulação mandibular e aos ossos do suspensorium, fica claro, a partir da identificação de um quadrado e de um simplético que a espécie *H. rhombifer* apresenta dupla articulação. O quadrado e o simplético não são completamente expostos em nenhum exemplar, mas foi possível identificar seus côndilos de articulação em alguns exemplares (e.g., NHMUKPVOR 38118, NHMUKPVP 2009 e AMNH 4691). Já o osso hiomandibular está parcialmente visível no exemplar NHMUKPVP 2008 e completamente exposto no exemplar NHMUKPVP 7564.

Série opercular e branquiostegal

A série opercular apresentou-se preservada em alguns exemplares, sendo composta por três ossos: opérculo, subopérculo e interopérculo (e.g., AMNH 4691). O opérculo é o maior dos três, apresentando um formato arredondado, onde a margem ventral é reta e maior que a margem dorsal, que é convexa. Apresentou forte ornamentação por tubérculos de ganoína, os quais concentram-se principalmente em sua porção dorsal. Abaixo deste osso, está o subopérculo, o qual é ligeiramente curvo, sendo a margem dorsal côncava. Este apresenta um discreto processo ascendente anterior ao opérculo. Abaixo do subopérculo encontra-se o interopérculo, o menor dos três ossos.

A série branquiostegal, é geralmente, bem preservada nos representantes de *H. rhombifer*. Foi possível observar a presença de um ceratohial alongado no qual se apoia uma série de raios branquiostegais – cerca de 20 –, os quais vão gradativamente ficando mais largos à medida que se aproximam da série opercular (e.g., NHMUKPVP 2009 e AMNH 4691).

Esqueleto axial

Nenhum dos exemplares examinados apresentou exposta a coluna vertebral ou qualquer elemento dela. Desta forma não há conhecimento sobre o tipo de vértebra que ocorre em *H. rhombifer*.

Nadadeiras pares

a) Cintura e nadadeira peitoral

A cintura peitoral de *H. rhombifer* é composta por quatro ossos dérmicos – cleitro, supracleitro, pós-cleitro e pós-temporal –, além de uma série de placas pós-cleitares (cf., Applegate, 1960; placas já descritas para a espécie *T. kallistos* como escamas pós-cleitares), estando bem preservada em diversos exemplares examinados, principalmente no AMNH 4691 (Apêndice A, Fig. 26A).

O pós-temporal articula a cintura peitoral ao teto craniano, sua borda anterior se sutura ao extraescapular, enquanto a borda ventral se articula ao supracleitro. Apresenta uma forma aproximadamente triangular, ou seja, sua borda dorsal praticamente inexiste, se comparada à ventral e suas bordas ventral e posterior são abauladas (e.g., NHMUKPVP 2009). O supracleitro é um osso alongado que apresenta a borda dorsal côncava para a articulação do pós-temporal e a borda ventral fazendo contato com o cleitro e o pós-cleitro. O cleitro é também um osso alongado e crescente, que apresenta na sua porção dorsal e anterior parte da superfície fortemente ornamentada por estrias bem justapostas (e.g., NHMUKPVP 2009, AMNH 4691 e NHMUKPVOR 38118). Elementos claviculares não puderam ser identificados com segurança devido à qualidade de preservação, embora possam estar presentes. O pós cleitro está posicionado posterior ao cleitro e ao supracleitro, sendo seguido ventralmente por inúmeras placas pós-cleitares (e.g., AMNH 4691 e NHMUKPVOR 38118).

Destas, as primeiras são amplas e vão diminuindo de tamanho à medida que se aproximam da porção anterior do cleitro, organizadas como se conferissem proteção à nadadeira peitoral, como um escudo.

Os ossos dérmicos da cintura também apresentam ornamentação por tubérculos de ganoína como a que ocorre nos ossos dérmicos do teto craniano e da face. (e.g., frontais, infraorbitais e opérculo). O escapulocoracoide e os metapterígio não se mostraram bem preservados, sendo que parte do primeiro é visível no espécime NHMUKPVP 2009.

A nadadeira peitoral de *H. rhombifer* é bem robusta em tamanho se comparada às outras nadadeiras e às nadadeiras de outros peixes halecomórfos (e.g., *Amia calva*, *Oshunia brevis*, *Placidichthys bidorsalis* e *Watsonulus eugnathoides*). Apresenta cerca de 20 raios principais, pelo menos 2 raios pró-correntes e o primeiro raio antecedido por mais de 10 fulcras marginais (e.g., NHMUKPVOR 38118, AMNH 4691, NHMUKPVP 2009 e 2010).

b) Cintura e nadadeira pélvica

Em *H. rhombifer*, a nadadeira pélvica está posicionada mais ou menos no meio do corpo, oposta à nadadeira dorsal. Esta, só se mostrou preservada no holótipo, no qual foram quantificados cerca de 10 raios. Ambas, nadadeiras e cintura pélvica, não se encontram preservadas na maioria dos espécimes aqui analisados, entretanto o basipterígio apareceu em dois espécimes [e.g., NHMUKPVP 2009 (Apêndice A, Fig. 26B) e 7564], apresentando a clássica forma de ampulheta normalmente observada em peixes halecomórfos.

Nadadeiras ímpares

a) Nadadeira dorsal

A nadadeira dorsal de *H. rhombifer* está preservada em poucos exemplares [e.g., NHMUKPVOR 38118, NHMUKPVP 2009 (Apêndice A, Fig. 26C), 2010 e 6423], em geral, com os últimos perdidos. Como mencionado anteriormente, é uma nadadeira curta (e.g., ocupando entre 10% e 15% do comprimento total do corpo) e posicionada bem posteriormente, tendo início na altura da nadadeira pélvica (e.g., entre 20 e 30 cm do início do corpo). Apresentou cerca de 20 raios principais e cerca de cinco pró-correntes, sendo antecedido por pelo menos três fulcras basais. O primeiro raio da nadadeira é precedido por

inúmeras fulcras marginais, as quais não se mostraram completamente preservadas em nenhum espécime, mas constituem um número superior a dez.

b) Nadadeira anal

A nadadeira anal só foi observada no espécime NHMUKPVOR 38118 (Apêndice A, Fig. 26D), no qual foram quantificados pelo menos 2 fulcras basais, 2 raios pró-correntes e 12 raios principais. Em relação ao seu tamanho, esta nadadeira mostrou-se e aproximadamente igual a nadadeira dorsal e maior que as nadadeiras pélvicas.

c) Nadadeira caudal

A nadadeira caudal de *H. rhombifer* é do tipo homocerca e apresentou-se mais bem preservada nos exemplares NHMUKPVOR 38118 (Apêndice A, Fig. 27), NHMUKPVP 7564 e NHMUKPVP 2010, embora neste último, mais incompleta. Possui cerca de 30 raios principais; aproximadamente 3 raios pró-correntes ventrais e 1 dorsal; 3 fulcras basais e cerca de 10 dorsais; ao menos um escudo em cada lobo; um raio rudimentar dorsal, posicionado entre o raio pró-corrente e as fulcras e inúmeras fulcras marginais antecedendo o primeiro raio principal, as quais não puderam ser completamente quantificadas pois não estavam totalmente preservadas em nenhum exemplar. O pedúnculo caudal se mostrou bem estreito em relação à parte mais alta do corpo, cerca de 1/3 desta.

Escamas

A espécie *H. rhombifer* apresentou escamas ganoides, provavelmente do tipo paleoniscoide (*sensu* Schultze, 1996), de tamanho e forma variados ao longo do corpo. Foram observadas, na parte anterior do corpo, escamas retangulares, mais altas que alongadas. Já na parte posterior (mais ou menos a partir da nadadeira dorsal), foram observadas escamas losangulares, mais alongadas que altas, enquanto as escamas abdominais apresentaram-se bem diferenciadas, de modo a formar uma espécie de escudo ventral nos indivíduos. Todos os espécimes apresentaram o abdômen protuberante, coberto por escamas alongadas, estreitas e bem justapostas.

Todas as escamas observadas apresentaram a superfície brilhante, o que indica a presença de ganoína. Essa característica foi ressaltada principalmente com a utilização de luz UV que, quando utilizada, conferiu uma coloração amarela às escamas. Já as ornamentações observadas nas escamas, variaram tanto entre os exemplares quanto entre as escamas de um mesmo indivíduo. Dois tipos de ornamentações foram identificados, a superficial e a da borda posterior. Como ornamentação superficial foi possível observar em alguns exemplares tubérculos ou buracos, provavelmente formados pelo crescimento da ganoína. Esses tubérculos são do mesmo tipo dos encontrados em outros ossos dérmicos, como por exemplo, no frontal e nos ossos circum-orbitais. Já em outras escamas, as quais apresentaram certa transparência, foi possível visualizar algumas estrias na superfície, as quais marcavam provavelmente o crescimento da escama. O outro tipo de ornamentação é a presença de “dentículos” na borda posterior das escamas. Essa ornamentação variou bastante entre os exemplares examinados, sendo muito bem marcada em alguns e bem discretas em outros. Os “dentículos” estavam presentes principalmente nas escamas anteriores. A partir do meio do corpo, ou essa ornamentação não existia ou era observada em um grau bastante reduzido. Ao contabilizar o número de “dentículos” nas escamas, pudemos constatar essa grande variação. Como exemplo, em uma escama anterior, com a ornamentação bem marcada, o número de dentículos variou entre oito e 12. Já em uma escama anterior com a ornamentação discreta, o número de dentículos variou entre dois e cinco. Já nas escamas posteriores, quando observada alguma ornamentação, esta se caracterizava por dois ou três dentículos curtos, discretos. Quando a ornamentação denticulada era discreta, os dentículos concentravam-se na parte inferior da escama.

Embora não tenha sido de fácil observação, foi possível visualizar que a união das escamas ocorria através de um tipo de ligação *peg & socket* entre a porção ventral e dorsal das escamas. Em relação ao número de escamas de *H. rhombifer*, nos exemplares observados foram quantificadas: cerca de 50 escamas ao longo da linha lateral; aproximadamente 35 escamas nas fileiras logo à frente da nadadeira dorsal (mais ou menos a 21^a fileira); cerca de 50 na porção mediana entre a cabeça e a nadadeira dorsal, onde há a protuberância abdominal (mais ou menos a 10^a fileira) e cerca de 20 escamas no pedúnculo caudal (e.g., no exemplar mais completo, P38118, foram quantificadas, respectivamente, 53, 37, 48 e 20 escamas).

Heterolepidotus serrulatus* (Agassiz, 1833-45)Lepidotus serrulatus* Agassiz, 1833-45*Brachyichthys typicus* Winkler, 1861*Eulepidotus serrulatus* (Agassiz, 1833-45): Egerton, 1868*Eugnathus serrulatus* (Agassiz, 1833-45): Woodward & Sherborn, 1890*Heterolepidotus typicus* (Winkler, 1861): Woodward, 1895b*Heterolepidotus serrulatus* (Agassiz, 1833-45): Woodward, 1895b

Diagnose específica emendada: *Heterolepidotus* de corpo fusiforme e alongado, porção anterior à nadadeira dorsal um pouco mais alta que a porção posterior (e.g., relação P/AMC cerca de 50%), pedúnculo caudal estreito em relação ao abdômen.

Holótipo: NHMUKPVP 3580 (Apêndice A, Fig. 6A).

Localidade: Jurássico inferior, Leicestershire e Barrow-on-Soar, Inglaterra.

Material adicional: NHMUKPOR 19488, 43003, NHMUKPVP P2007a, AMNH 7741.

Considerações Gerais

A espécie *H. serrulatus* foi originalmente descrita por Agassiz (1837-45) como pertencente ao gênero *Lepidotus* e comparada pela forma e pelo tamanho à espécie *Lepidotus gigas*. Em sua descrição Agassiz destacou que as escamas modificadas apresentadas pelo espécime na porção ventral não são comuns ao gênero *Lepidotus* (condição normalmente observada em representantes de *Heterolepidotus*). Outra característica peculiar que o autor destacou foi a presença de escamas modificadas (eretas) à frente da nadadeira dorsal (a qual pode corresponder as escamas modificadas na margem dorsal do corpo, característica sugerida como sinapomórfica para “Semionotiformes” – Olsen & McCune, 1991).

Quando da descrição da espécie *Heterolepidotus sauroides* (atualmente considerada sinônima de *Eugnathus philpote* – ver Woodward, 1895b), Egerton (1872) destacou como diferença principal entre *Lepidotus fimbriatus* e *L. serrulatus* (espécies atualmente sinônimas de *H. rhombifer* e *H. serrulatus*, respectivamente) a variação nas proporções corporais, indicando que a última espécie era um peixe de corpo mais fusiforme em comparação com a primeira.

Woodward (1895) indicou inúmeras sinonímias para *H. serrulatus* (e.g., *Lepidotus serrulatus*, *Eulepidotus serrulatus* e *Eugnathus serrulatus*), e destacou como diferença entre

essa espécie e *H. latus* (agora denominada *H. rhombifer*) apenas a presença de escamas maiores e lisas e de um pedúnculo caudal mais robusto, ambos na primeira espécie. Desde esse trabalho a espécie *H. serrulatus* permaneceu como válida.

Heterolepidotus serrulatus é uma espécie de peixe halecomórfo que apresenta infraorbitais profundos, lacrimal hipertrofiado e o osso autoesfenótico exposto no canto superior da órbita. Em geral, são peixes de tamanho mediano, com o comprimento total variando entre 20 e 50 cm (e.g., NHMUKPOR 43003; NHMUKPVP 3580; AMNH 7741). Apesar do corpo robusto, diferentemente de *H. rhombifer* apresenta corpo fusiforme (e.g., AMC variando de 5 à 15 cm *versus* AMC variando de 15 à 30 cm). As nadadeiras são anatomicamente semelhantes à espécie tipo, sendo a nadadeira dorsal curta (e.g., aproximadamente 15 raios totais) e medianamente posicionada (e.g., relação PDL/CT de aproximadamente 50%), oposta à nadadeira pélvica. Comparativamente as demais nadadeiras, a nadadeira peitoral também é bem desenvolvida. Assim como a espécie tipo, apresenta o corpo coberto por escamas ganoides, que variam de forma ao longo do corpo, sendo bem estreitas e justapostas ventralmente e, por isso, constituindo uma espécie de escudo ventral abdominal. Essas escamas apresentam ornamentação dérmica variável e podem apresentar a borda posterior serrilhada ou não.

Teto Craniano

O teto craniano da espécie *H. serrulatus* pode ser observado em dois exemplares, AMNH 7741 e NHMUKPVOR 43003. O primeiro apresenta somente a parte lateral do teto visível, mas com uma boa qualidade de preservação (Apêndice A, Fig. 28). O segundo apresenta o teto bem fragmentado em uma das partes, e na outra está preservado em vista ventral, mas incompleto (Apêndice A, Fig. 29B). A disposição e conformação dos ossos é a mesma encontrada nos exemplares da espécie *H. rhombifer*, apresentando: rostral com processos laterais; nasais não preservados; frontais alongados e constrictos no meio da órbita; parietais amplos; dermopterótico aproximadamente com a mesma altura dos parietais; extraescapular quebrado; dermoesfenótico fazendo, completamente, parte do teto e com canal dos infraorbitais visível em sua face ventral; autoesfenótico exposto no canto superior da órbita; antorbital alongado (apesar de quebrado no exemplar NHMUKPVOR 43003, é visível que alcança a órbita). No exemplar AMNH 7741 os ossos do teto são bem ornamentados por tubérculos de ganoína (Apêndice A, Fig. 27).

Ossos da face e circum-orbitais

A série circum-orbital não está bem preservada em ambos os exemplares. No exemplar AMNH 7741 estão preservadas somente as partes inferiores dos ossos infraorbitais. Pode-se quantificar três infraorbitais altos, um lacrimal hipertrofiado, pelo menos três suborbitais em série e pelo menos dois supraorbitais em *H. serrulatus*. Os suborbitais, por estarem muito fragmentados, pareceram organizarem-se em mosaico. No entanto, foi concluído que se taravam de três ou quatro ossos, organizados em série e que foram fragmentados durante a preparação. O pré-opérculo está preservado em ambos os exemplares, sendo estreito e crescente. Fragmentos de ossos palatinos e da série pterigoide também foram observados, mas não estão bem preservados.

Mandíbula, articulação mandibular, endocrânio, ossos do palato e suspensorium

Partes do endocrânio de *H. serrulatus* estão expostas em dois dos principais espécimes aqui analisados (NHMUKPVP 3580 e NHMUKPVOR 43003) (Apêndice A, Fig. 29) e, mesmo pouco preservadas, foram ressaltados a partir da utilização de luz UV. A região orbital e pós-orbital é semelhante a aqui observada em *O. brevis*, espécie em que encontramos o endocrânio em melhor estado de preservação. No exemplar NHMUKPVP 3580 temos preservada a pré-maxila, com seu processo nasal visível (mas pouco preservado), o qual parte em direção ao frontal. Em seguida, na região orbital, vemos os ossos etmoideanos com seus limites pouco discerníveis. Nota-se que o etmoide lateral é bem desenvolvido, mas não distinguimos com clareza a sua separação do pré-etmoide. Posteriormente, ainda na região orbital, observamos o orbitoesfenoide e o pteroesfenoide, ambos também bem desenvolvidos e fazendo contato entre si. Acima do processo ascendente do paraesfenoide encontramos o esfenótico. Na região ótica temos o pro-ótico bem preservado, o intercalar parcialmente preservado e um osso entre o esfenótico e o pro-ótico que possivelmente se trata do pterótico. Abaixo do paraesfenoide, os ossos das séries palatina e pterigoide estão fusionados entre si, impedido uma clara identificação. O paraesfenoide está bem preservado no exemplar NHMUKPVOR 43003 em vista dorsal, logo não podemos observar sua área dentada.

Quanto aos ossos mandibulares, *H. serrulatus* apresenta a mesma anatomia de *H. serratus*. O exemplar AMNH 7741 apresenta: uma maxila alongada (passando do meio da órbita), portando canal sensorial e com um entalhe muito bem preservado na borda posterior;

uma única supramaxila; um dentário bem preservado e dentes triangulares, pontiagudos e cobertos por um capuz de acrodina. Dos ossos do suspensorium, identificamos: o processo coronoide formado por pelo menos três peças ósseas, estas bem fusionadas e difíceis de serem distinguidas; o côndilo do quadrado e do simplético próximos, indicando a dupla articulação mandibular e a parte dorsal do hiomandibular, esta se articulando diretamente à depressão formada pelo dermopterótico. O simplético pode ser visto em dois exemplares: NHMUKPVOR 43003 e AMNH 7741, sendo que no primeiro aparentemente existem os dois simpléticos preservados. Um aparece articulado, posicionado abaixo do pré-opérculo. E o outro provável simplético, aparece desarticulado e parcialmente quebrado, no canto superior da placa, onde observam-se fragmentos operculares, da cintura e do teto.

Série opercular e branquiostegal

A série opercular apresentou-se preservada nos três espécimes (e.g., NHMUKPVOR 43003, NHMUKPVP 3580 e AMNH 7741), sendo composta por três ossos: opérculo, subopérculo e interopérculo (Apêndice A, Fig. 28). A morfologia dos três ossos assemelha-se à observada na espécie tipo, sendo o processo do subopérculo também discreto.

A série branquiostegal, está bem preservada no espécime AMNH 7741. Foi possível observar um ceratohial alongado, no qual se apoiam uma série de raios branquiostegais – ao menos 13. Pudemos ainda observar no mesmo espécime uma placa gular bem preservada, esta ornamentada por tubérculos de ganoína.

Esqueleto axial

Nenhum dos exemplares aqui examinados apresentou exposta a coluna vertebral ou qualquer elemento dela. Desta forma, assim com em *H. rhombifer*, não há conhecimento sobre o tipo de vértebra que ocorre em *H. serrulatus*.

Nadadeiras pares

a) Cintura e nadadeira peitoral

Nos exemplares NHMUKPVOR 43003 e NHMUKPVP 3580 a cintura e a nadadeira peitoral estão preservadas em partes, enquanto no exemplar AMNH 7741 elas estão completas (Apêndice A, Fig. 30A). Assim como em *H. rhombifer*, a cintura é composta pelo: cleitro, supracleitro, pós-temporal, pós-cleitro e por placas pós-cleitares (i.e., escamas modificadas, maiores). A nadadeira peitoral é bem desenvolvida, se comparada às outras nadadeiras e às nadadeiras de outros peixes halecomórfos. A altura de seus raios (lepidotríquias) é maior do que a altura dos raios de todas as outras nadadeiras, até mesmo maior ou do mesmo tamanho que o maior raio da nadadeira caudal. A altura dos raios da nadadeira peitoral também é maior que a altura da própria cabeça. Ela é composta por 22 raios totais (sendo pelo menos 20 principais). Fulcras marginais ou basais não foram observadas, mas podem ter sido perdidas com a preparação.

b) Cintura e nadadeira pélvica

A cintura pélvica está preservada de forma desarticulada no exemplar NHMUKPVOR 43003, no qual observamos os basipterígios, que se assemelham a forma de uma ampulheta. No exemplar AMNH 7741 (Apêndice A, Fig. 30B) os raios da nadadeira peitoral estão preservados, sendo aproximadamente nove raios totais (sete principais e dois pró-correntes). O primeiro raio principal é antecedido por uma série de fulcras marginais (cinco preservadas). Duas fulcras basais estão presentes.

Nadadeiras ímpares

a) Nadadeira dorsal

Heterolepidotus serrulatus apresenta uma nadadeira dorsal curta (Apêndice A, Fig. 30C), composta por aproximadamente 15 raios totais (mais ou menos 11 principais e quatro pró-correntes), ocupando cerca de 10% do comprimento total do corpo (e.g., CN/CT = 0,11 e CN/CP = 0,14). A nadadeira dorsal está posicionada mais ou menos no meio do corpo (e.g.,

PDL/CT = 0,51 e PDL/CP = 0,62), sendo oposta à nadadeira pélvica. Fulcras basais e marginais presentes.

b) Nadadeira anal

A nadadeira anal de *H. serrulatus* é mais bem representada no exemplar AMNH 7741 (Apêndice A, Fig. 30D). Esta exhibe 9 raios totais (8 principais e um pró-corrente), sendo os principais precedidos por uma série de fulcras marginais. Fulcras basais não foram observadas.

c) Nadadeira caudal

A nadadeira caudal de *H. serrulatus* foi perdida no holótipo, mas está parcialmente preservada no exemplar NHMUKPVOR 43003 e quase completamente no exemplar AMNH 7741 (Apêndice A, Fig. 31). O espécime AMNH 7741 apresentou a nadadeira caudal do tipo homocerca (lobos dorsal e ventral simétricos), composta por mais de 28 raios totais (alguns raios do lobo superior foram perdidos, alguns principais e todos os pró-correntes dorsais), destes, 7 são raios pró-correntes ventrais e os demais são raios principais. Algumas fulcras marginais estão preservadas (mais ou menos 7) e pelo menos 2 fulcras basais puderam ser quantificadas, ambas no lobo inferior. No lobo superior não observamos os primeiros raios e conseqüentemente as fulcras marginais, mas pudemos quantificar pelo menos oito fulcras basais preservadas.

Escamas

As escamas de *H. serrulatus* apresentaram-se da mesma forma que as da espécie tipo (ver descrição das escamas de *H. rhombifer* na p. 79), havendo pequenas variações relativas à quantificação. Foram quantificadas cerca de 50 escamas ao longo da linha lateral, cerca de 40 na fileira vertical da porção mais alta do corpo e cerca de 20 na fileira vertical do pedúnculo caudal.

5.3.1.1 Comentários sobre as demais espécies anteriormente reconhecidas como *Heterolepidotus*

***Heterolepidotus typicus* (Winkler, 1861)**

A espécie nominal *Heterolepidotus typicus* (= *Brachyichthys typicus*) foi originalmente descrita por Winkler (1861) a partir de um único espécime proveniente de Solnhofen, preservado em duas partes (NHMUKPVOR 43003 parte e contraparte) (Apêndice A, Figs. 6B e 24C), ambas apresentando a cabeça bem fragmentada. Dentre a literatura consultada no presente trabalho e dentre o material disponível nas inúmeras coleções visitadas, foram encontrados somente dois exemplares identificados como *H. typicus*. Um espécime (NHMUKPVOR 43003) que foi utilizado na descrição original, porém não é bem preservado e outro (AMNH 7741), mais completo e que foi mencionado no artigo de Gardiner et al. (1996). Ambos são aqui confirmados como representantes do gênero *Heterolepidotus*.

O gênero *Brachyichthys*, gênero monoespecífico, foi considerado como sinônimo do gênero *Heterolepidotus* por Woodward (1895b). Assim, *Brachyichthys* é representado por uma espécie nominal diferente da espécie tipo, ou seja, nunca foi considerado sinônimo da espécie *H. rhombifer*, como o interpretado por certos autores (cf., Gardiner et al., 1996). Apesar da redescrição do espécime, Woodward não destacou diferenças entre a espécie *H. typicus* e as demais espécies do gênero, portanto não apresentou uma diagnose para a espécie nominal *H. typicus*.

Comparando os dois espécimes analisados com os demais espécimes de *Heterolepidotus*, percebemos que *H. typicus* difere da espécie tipo *H. rhombifer*, principalmente, pelo formato do corpo (corpo fusiforme *versus* corpo arredondado, respectivamente) e por sua vez se assemelha a espécie *H. serrulatus*. Isto posto, pode-se considerar *H. typicus* e *H. serrulatus* como espécies sinônimas (ver descrição acima).

***Heterolepidotus striatus* (Agassiz, 1833-45)**

Espécie originalmente descrita por Agassiz (1833-45) como *Semionotus* e posteriormente transferida à *Heterolepidotus* por Woodward (1895b). O único exemplar (NHMUKPVP 3621) (Apêndice A, Fig. 24D) é pouco informativo. As descrições de ambos os autores são breves e não apresentaram caracteres diagnósticos que permitam reconhecer *H.*

striatus como uma espécie válida. As características mais informativas são ornamentação da escama e dos ossos dérmicos, condição altamente variável que no presente trabalho não foi utilizada para diferenciar espécies.

Woodward destacou a presença de escamas mais estreitas na porção ventral do abdômen e não apresentou características que diferenciasses *H. striatus* das demais espécies do gênero.

Possivelmente, o espécime nem se trata de um representante de *Heterolepidotus*. Apesar de haver uma redução da altura das escamas em direção ao abdômen, essa redução não é tão drástica como o observado em outros exemplares de *Heterolepidotus*, como por exemplo, no exemplar NHMUKPVP 2009.

Devido ao fato dos exemplares designados como *H. striatus* serem tão pouco informativos, que nos impede de designar uma sinonímia ou de fazer uma nova descrição, sugerimos a espécie nominal *H. serratus* como um *nomen nudum* (a combinação de nomes utilizada na descrição passa a ser considerada nula, devido à falta de elementos necessários para sua validação), assim como seu sinônimo sênior (*Semionotus serratus*).

***Heterolepidotus cephalus* (Kner, 1866)**

A espécie nominal *Heterolepidotus cephalus* foi originalmente descrita por Kner (1866) como pertencente ao gênero *Pholidophorus* e foi transferida ao gênero *Heterolepidotus* por Woodward (1895b), sem apresentação de características diagnósticas que justificassem seu novo posicionamento. A espécie é conhecida por um único exemplar proveniente de Tyrol (Triássico Superior da Áustria) (NHMUKPVOR 21383) (Apêndice A, Fig. 24E). Provavelmente a identificação de escamas ganoides com a borda posterior serrilhada e das escamas ventrais mais estreitas que as dorsais levaram ao autor a identificar o espécime como um *Heterolepidotus*. Entretanto, analisando o espécime, que não é bem preservado, não encontramos qualquer característica que o identificasse como pertencente ao gênero *Heterolepidotus*. Sua morfologia é semelhante à de um peixe folidoforídeo.

O exemplar apresentou um lacrimal pequeno e um dermoesfenótico não incorporado ao teto craniano. Além disso, os ossos infraorbitais parecem ser estreitos. A placa ventral de escamas diferenciadas também não foi observada no espécime. Essas condições são diferentes das que ocorrem em representantes do gênero *Heterolepidotus* (e.g., lacrimal hipertrofiado;

dermoesfenótico anexado ao teto craniano; infraorbitais profundos e placa ventral de escamas diferenciadas).

Nas descrições de espécies do gênero *Pholidophorus* no próprio catálogo do Woodward (cf., Woodward, 1895b – p. 447 à 474) podemos observar que escamas com a borda posterior serrilhada e escamas ventrais mais estreitas que as dorsais são encontradas nos representantes do gênero.

Desta forma, no presente trabalho sugerimos a reversão de gênero da espécie nominal *Heterolepidotus cephalus* (Kner, 1866), de forma que a mesma volta à *Pholidophorus cephalus* Kner, 1866, a qual necessita ser revisada e melhor diagnosticada. Uma comparação desta espécie com demais representantes do gênero *Pholidophorus* e mesmo com representantes do gênero *Eugnathus*, se faz necessária, mas está fora dos objetivos do presente trabalho.

***Heterolepidotus pectoralis* (Bellotti, 1857) e *H. serratus* (Bellotti, 1857)**

Duas espécies nominais de *Heterolepidotus* do Triássico superior da Itália (Perledo) foram descritas e jamais revisadas, *H. pectoralis* (Apêndice A, Fig. 24F) e *H. serratus* (Apêndice A, Fig. 24G) [originalmente foram descritas como pertencentes ao gênero *Lepidotus* (cf., Bellotti, 1857) e posteriormente transferidas ao gênero *Heterolepidotus* (cf., Deecke, 1889)]. Conforme a breve descrição de Woodward (1895) (baseado nas descrições anteriores, o autor não observou os espécimes), *H. serratus* diferiria de *H. pectoralis* somente pelo tamanho e pela ornamentação dos ossos dérmicos (ou seja, *H. serratus* apresentava um corpo mais alongado e os ossos dérmicos fortemente ornamentados por tubérculos de ganoína). Observando as ilustrações de Deecke (1889), vemos uma variação de forma do corpo significativa, o que justificaria a existência de duas espécies nominais.

Os holótipos de ambas as espécies estariam depositados na coleção do Museu Cívico de História Natural de Milão (MSNM). Entretanto, em uma visita a esta coleção não encontramos nenhum dos holótipos, os quais, de acordo com o informado pelo curador da coleção, foram perdidos durante a 2ª Guerra Mundial. Não obstante, encontramos outros exemplares identificados como *H. pectoralis*, mas nenhum exemplar identificado como *H. serratus*. O único espécime designado como *H. serratus* encontrado neste estudo foi um exemplar pouco preservado, o qual está depositado no NHM e semelha-se ao material encontrado no MSNM. Na tentativa de designar um neótipo para ambas as espécies,

analisamos de forma comparativa inúmeros exemplares designados como *Heterolepidotus*, assim como gêneros semelhantes (e.g., *Eugnathus*), em algumas coleções onde estes *Heterolepidotus* triássicos poderiam estar depositados (e.g., MSNM, MCFB e PIMUZH). Todavia, não encontramos nenhum exemplar que realmente correspondesse ao gênero.

O material examinado no Museu Cívico de Milão e no Museu de Besano, por exemplo, apresentou características anatômicas que não são comuns à *Heterolepidotus*, como: dermoesfenótico ainda fazendo parte da órbita (e.g., BES 566); dentes do vômer e dos ossos palatinos arredondados, com uma cúspide formada pelo capuz de acrodina (e.g., BES 568); dentes do dentário e da pré-maxila aproximadamente trapezoidais, com a ponta abaulada (e.g., MCFB 27) e maxila edentada (e.g., MCFB 28).

Apesar de terem o corpo coberto por escamas ganoides com a borda posterior serrilhada e estreitas na região abdominal, esses exemplares se tratavam de algum tipo de “Semionontiformes”, estando erroneamente identificados como *Heterolepidotus*. Mesmo no Museu Cívico de História Natural de Milão, onde havia um maior número de exemplares listados como *Heterolepidotus*, embora os mesmos apresentassem baixa qualidade de preservação, foi possível concluir que nenhum é pertencente ao gênero *Heterolepidotus*. Logo, provavelmente as espécies *H. pectoralis* e *H. serratus* não se tratam de um *Heterolepidotus*, pertencendo provavelmente ao gênero *Lepidotus* ou a outro gênero de “Semionontiformes”. Todavia, como não foi possível analisar os holótipos, não podemos fazer afirmações acerca da validade ou taxonomia dessas espécies, provavelmente, o mais correto seria sugeri-las como *nomen dubium* (nome científico de aplicação desconhecida ou duvidosa, geralmente aplicado a espécies nominais às quais o holótipo foi perdido ou destruído e às quais a descrição disponível é insuficiente para o reconhecimento da espécie).

Abaixo, quando da comparação entre *Heterolepidotus* e representantes de Ginglymodi, abordamos melhor os caracteres citados.

***Heterolepidotus radiato-punctatus* (Agassiz, 1833-45)**

A espécie *Heterolepidotus radiato-punctatus* foi brevemente descrita por Agassiz (1833-45) como um peixe folidoforídeo (*Pholidophorus radiato-punctatus*) e posteriormente transferida ao gênero *Heterolepidotus* por Woodward (1895b). As descrições foram baseadas em um único espécime (NHMUKPVP 2060) (Apêndice A, Fig. 24H), em parte e contraparte, mas com baixa qualidade de preservação. O posicionamento no gênero *Heterolepidotus* se

deu basicamente pelo tipo de escama encontrada no exemplar (e.g., escama ganoide, com a borda posterior serrilhada e superfície ornamentada por tubérculos de ganoína) e nenhuma outra característica diagnóstica foi apresentada.

Analisando ambas as partes que estão depositadas no NHMUK, não foram observadas características que confirmassem o espécime como pertencente ao gênero *Heterolepidotus*. Este ainda apresentou os infraorbitais estreitos e o lacrimal pequeno, característica não condizente com os representantes do grupo. A articulação mandibular não pôde ser observada com clareza.

Perante o exposto, sugere-se uma reversão de gênero, onde a espécie volta a ser *Pholidophorus radiato-punctato*, a qual deve ser comparada com outros representantes de *Pholidophorus* para ser corretamente diagnosticada.

***Heterolepidotus dorsalis* (Kner, 1866)**

A espécie *Heterolepidotus dorsalis* (Apêndice A, Fig. 24I) foi originalmente descrita como *Pholidophorus dorsalis* e *Semionotus dorsalis* por Kner (1866) e mais tarde transferida ao gênero *Allolepidotus* por Woodward (1895b). Posteriormente, Gorjanovick-Kramberger (1905) sugeriu a espécie como pertencente ao gênero *Heterolepidotus* e a partir de então a mesma não foi mais revisada. De acordo com as ilustrações apresentadas por Gorjanovick-Kramberger, *H. dorsalis* não poderia fazer parte do gênero *Heterolepidotus*. Em suas ilustrações o exemplar analisado apresentou dente abaulado, coberto por um capuz de acrodina, o qual formava uma cúspide e ainda apresentava um subopérculo com um grande processo (características, em geral, observadas em “Semionotiformes”) (ver ilustração em Gorjanovick-Kramberger (1905), p. 214). Além disso, encontramos um exemplar na coleção do *The Natural History Museum* (em Londres), o qual estava identificado na etiqueta como material observado por Gorjanovick-Kramberger e denominado *H. dorsalis*. Este material certamente não é um *Heterolepidotus*, mas sim um macrosemiídeo. Isto posto, sugerimos a reversão de gênero para a espécie nominal *H. dorsalis* (esta volta a ser *Allolepidotus dorsalis*) e sugerimos a revisão do material listado por Woodward (1895b) para a espécie *Allolepidotus dorsalis* e, se possível, a revisão do material utilizado por Gorjanovick-Kramberger (1905).

***Heterolepidotus* (?) *leptocephalus* (Agassiz, 1833-45); *H. minor* Davis, 1883 e *H. angulati* Deecke, 1889**

Essas três espécies nominais foram mantidas no catálogo de Woodward (1895) como espécies válidas do gênero *Heterolepidotus*. Entretanto, o autor não analisou nenhum exemplar das três espécies. No presente trabalho, também foi analisado nenhum exemplar das três espécies mencionadas.

No caso de *H. leptocephalus*, Woodward foi quem sugeriu seu posicionamento no interior de *Heterolepidotus* a partir da análise da descrição de Agassiz, entretanto deixou sua dúvida ressaltada (pela utilização da interrogação). Analisando a ilustração e a descrição apresentada por Agassiz (1833-45) para a espécie *H. leptocephalus*, concluímos que a mesma não se trata de um *Heterolepidotus*. Pela ilustração apresentada por Agassiz, o exemplar não apresenta as escamas abdominais diferenciadas como é característico de *Heterolepidotus* e também não apresenta uma nadadeira peitoral bem desenvolvida, esta é menor que a nadadeira dorsal e até mesmo que a nadadeira anal, a qual é bem desenvolvida no exemplar descrito. Além disso, o exemplar apresenta claramente as escamas dorsais (à frente da nadadeira dorsal) modificadas, característica utilizada como sinapomorfia para os “Semionotiformes” (cf., Olsen & McCune, 1991). Perante essas observações, também sugerimos aqui a reversão de gênero da espécie *H. leptocephalus*, a qual volta a *Semionotus leptocephalus*.

Quanto às outras duas espécies (*H. minor* Davis, 1883 e *H. angulati* Deecke, 1889), não podemos aqui oferecer qualquer contribuição (já que não observamos o material). Logo, deixamos clara a necessidade de investigação dessas espécies e a apresentação de uma descrição e diagnose satisfatórias para a manutenção das mesmas como espécies nominais válidas.

***Heterolepidotus tramelli* De Alessandri, 1910; *H. (?) egidii-venantii* De Alessandri, 1910; *H. bellotti* De Alessandri, 1910 e *H. brevis* (Bellotti, 1857)**

Todas essas três espécies descritas por De Alessandri (1910), assim como a espécie posicionada por ele em *Heterolepidotus* - *H. brevis* (Bellotti, 1857) - são provenientes do Triássico da Itália, de Perledo ou Besano, e estariam depositadas no Museu Cívico de Milão. Entretanto, boa parte do material que estava depositado nessa coleção foi perdido durante a

guerra. Em visita a essa coleção, encontramos somente exemplares identificados como *H. pectoralis*, os quais na verdade não correspondem a qualquer representante de *Heterolepidotus* (ver os comentários acima sobre as espécies *H. pectoralis* e *H. serratus*). O material ilustrado por De Alessandri é muito semelhante ao material encontrado por nós em Milão. Como também não encontramos nenhum *Heterolepidotus* em outras coleções (e.g., PIMUZH, MCFB e MCSN) onde estão depositados espécimes de localidades do Triássico da Itália, acreditamos que não há representantes do gênero nessa localidade e que todas as espécies descritas por De Alessandri se tratam na verdade de algum tipo de “Semionotiformes” que foi confundido com *Heterolepidotus* pelo formato do corpo e pelo tipo, forma e organização das escamas. Desta forma, não consideramos nenhuma dessas quatro espécies nominais como válidas, sugerindo todas como *nomen dubium*, já que os espécimes da mesma (inclusive o holótipo) foram perdidos.

***Heterolepidotus gibbus* (Bassani, 1886)**

H. gibbus foi originalmente descrito por Bassani como um *Semionotus* a partir de um exemplar incompleto proveniente do Triássico da Itália (de Besano). Woodward (1895b) manteve a espécie como um “Semionotiformes”, destacando a necessidade de revisão. Mais tarde De Alessandri (1910) sugeriu a transferência do mesmo para o gênero *Heterolepidotus*. A partir das descrições fornecidas por Bassani e Woodward não existem características diagnósticas que comprovem a espécie como pertencente à *Heterolepidotus*. Além disso, pelo mesmo motivo apresentado acima para as espécies descritas por De Alessandri (1910) (ver comentários acima), não acreditamos na ocorrência de *Heterolepidotus* no Triássico da Itália. Desta forma, sugerimos *H. gibbus* como *nomen dubium*.

***Heterolepidotus parvulus* Gorjanovick-Kramberger, 1905**

H. parvulus foi originalmente descrito como um *Heterolepidotus* proveniente do Triássico da Áustria (Hallein). O material original de descrição não foi analisado no presente trabalho e nenhum exemplar de *H. parvulus* foi encontrado nas coleções visitadas. Segundo Gorjanovick-Kramberger (1905) o espécime descrito (holótipo) apresentava um corpo coberto por escamas ganoides, as quais apresentavam um serrilhado na borda posterior e eram mais estreitas no abdômen. O corpo apresentava uma elevação à frente da dorsal, sendo esta

composta por aproximadamente 15 raios e antecedidas por fulcras (marginais e basais). Por sua vez, Agassiz (1833-45) já havia apresentado uma descrição semelhante para a espécie *Lepidotus parvulus* Münster (também do Triássico da Áustria, mas proveniente de Seefeld, Tyrol), a qual foi indicada como possível *Paralepidotus* por Tintori (1996). Outros materiais do Triássico da Áustria que nós observamos em coleções, se encaixam as descrições apresentadas tanto por Agassiz quanto por Gorjanovick-Kramberger, mas certamente se tratam de *Paralepidotus*. Por esse motivo, acreditamos que não há representantes de *Heterolepidotus* nestas localidades. Logo, a falta de uma diagnose clara para a espécie *H. parvulus*, unida a falta de ilustrações informativas e ainda a provável perda do holótipo nos fez sugerir esta espécie também como um *nomen dubium*.

5.3.1.2 Comentários sobre as demais espécies reportadas como *Heterolepidotus*, mas atualmente reconhecidas como pertencentes a outros gêneros

***Heterolepidotus grandis* Davis, 1885 e *H. manselii* (Egerton, 1872)**

Essas duas espécies foram em algum momento descritas ou sugeridas como pertencentes ao gênero *Heterolepidotus* e posteriormente reposicionadas.

Heterolepidotus grandis foi originalmente descrito como *Heterolepidotus* e mais tarde considerado como sinônimo de *Osteorachis macrocephalus* por Woodward (1895b). Apesar de não ter analisado o material, a sinonímia apresentada por Woodward condiz com a descrição e a ilustração apresentadas por Davis e, por isso, concordamos com a mesma (ver mais informações sobre o gênero *Osteorachis* nas páginas 94-97), embora a sua revisão ainda seja necessária.

A espécie *H. manselii* foi descrita originalmente como um *Semionotus* por Egerton (1872) a partir de dois fragmentos do mesmo espécime, ambos pouco informativos anatomicamente, sendo provenientes do Kimeridiano da Inglaterra (ilha de Purbeck, em Dorset). Posteriormente, *Semionotus manselii* foi transferido à *Heterolepidotus* por Zittel (1887). Woodward & Sherborne (1890) por sua vez sugeriram a espécie como pertencente ao gênero *Lepidotus* e mais tarde esta foi identificada por Woodward (1895b) como um *Lepidotus* indeterminado. No presente trabalho não observamos o material tipo da espécie, mas visto a falta de características diagnósticas concordamos com a classificação apresentada no catálogo de Woodward (um *Lepidotus* indeterminado).

5.3.2 Comparação anatômica das espécies de *Osteorachis* com representantes da família Ophiopsidae

Como mencionado na introdução, o gênero *Osteorachis* é conhecido por três espécies nominais [*Osteorachis macrocephalus* Egerton, 1868; *O. granulatus* (Egerton, 1868) e *O. leedsi* Woodward, 1897], todas descritas (e representadas) a partir de espécimes incompletos e, portanto, pobremente diagnosticadas. A espécie melhor representada, em número de exemplares e completude do material, é a espécie tipo *O. macrocephalus*. Embora descrita a partir de um único e incompleto exemplar, uma descrição bem aprimorada foi apresentada para *O. leedsi* quando da descrição (cf., Woodward, 1897 – p. 379).

No presente trabalho foram observados 13 espécimes do gênero *Osteorachis*, sendo pelo menos um exemplar de cada espécie conhecida (*Osteorachis macrocephalus*, *O. granulatus*, *O. leedsi*) e seus devidos tipos (com exceção de *O. leedsi*). Muitos dos exemplares depositados na coleção do NHMUK são fragmentos, não possuindo espécie definida (i.e., foram tratados como *Osteorachis* sp.).

Abaixo apresentamos a sistemática paleontológica do gênero *Osteorachis* seguida de uma comparação de representantes deste gênero com peixes ophiopsídeos. As descrições das espécies não são apresentadas, pois além de uma revisão anatômica desse gênero não ser objetivo deste trabalho, não temos dados que enriqueçam as descrições já apresentadas na literatura (para mais informações, verificar: Woodward, 1895a; 1895b; Woodward, 1897 e Gardiner, 1960).

Sistemática paleontológica

Divisão Holostei Huxley, 1861

Subdivisão Halecomorphi Cope, 1872

Ordem *incertae sedis*

Família *incertae sedis*

Gênero *Osteorachis* Egerton, 1868

Espécie tipo: *Osteorachis macrocephalus* Egerton, 1868

Diagnose genérica emendada (com base em Woodward, 1895a; 1895b e Gardiner, 1960):

peixe halecomórfo de corpo alongado e escamas ganoides; ossificação massiva; nadadeiras pares bem desenvolvidas, sendo as peitorais significativamente mais robustas que as pélvicas;

nadadeira dorsal oposta às pélvicas; nadadeira anal próxima às nadadeiras pélvicas; nadadeira caudal extremamente bifurcada; fulcras presentes em todas as nadadeiras; articulação raio-pterigióforos muito próxima; opérculo maior que o subopérculo; dentes marginais grandes, bem espaçados e um pouco curvados; dentes no esplenial e no ectopterigoide menores, alongados e mais delgados; centros incompletos, presença de hemicentras; ossos dérmicos ornamentados por tubérculo e estrias; escamas delgadas, com articulação do tipo *peg & socket* e com formato variável, mais alongadas no pedúnculo.

***Osteorachis macrocephalus* Egerton, 1868**

Osteorachis macrocephalus Egerton, 1868

Harpactira (Harpactes) velox Egerton, 1876

Heterolepidotus grandis Davis, 1885

Diagnose específica emendada: *Osteorachis* de grandes dimensões, alcançando mais de um metro de comprimento; corpo fusiforme e delgado, aproximadamente sete vezes mais comprido que alto; cabeça ocupando $\frac{1}{4}$ do total do corpo; opérculo consideravelmente mais alto que largo e maior que o subopérculo; subopérculo aproximadamente três vezes mais largo que alto; escamas ornamentadas por tubérculos; neurocrânio profundamente ossificado.

Síntipos: NHMUKPVP 3654 (Apêndice A, Fig. 6C) e 3655 (este último não examinado); além de outro exemplar não identificado na coleção a partir dos dados fornecidos na descrição original.

Localidade: Jurássico Inferior, Dorsetshire, Inglaterra.

Material adicional: NHMUKPVP 875, 3648, 3649, 3701.

***Osteorachis granulatus* (Egerton, 1868)**

Isocolum granulatum Egerton, 1868

Osteorachis granulatus (Egerton, 1868): Woodward, 1895b

Diagnose específica (como em Woodward, 1895b): *Osteorachis* diferente do tipo por apresentar escamas e elementos vertebrais menos robustos, apesar do tamanho similar; e subopérculo mais alto que largo.

Tipo: NHMUKPVP 3653 (Apêndice A, Fig. 32A).

Localidade: Jurássico Inferior, Dorsetshire, Inglaterra

Osteorachis leedsii Woodward, 1897

Diagnose específica (como em Woodward, 1897): *Osteorachis* com dentes maiores e mais robustos, os quais ocupam a metade da base dos ossos que o suportam (e.g., dentário).

Tipo: NHMUKPVP 8388 (espécime não examinado).

Localidade: Jurássico Superior, Peterborough, Inglaterra.

Material adicional: NHMUKPVP 12533 (Apêndice A, Fig. 32B).

Considerações gerais acerca das espécies de *Osteorachis*

Dentre todo o material de *Osteorachis* aqui examinado, são somente três os exemplares completos (e.g., NHMUKPVP7798, *Osteorachis* sp.) ou próximos a completo [(e.g., NHMUKPVP 3654 (Apêndice A, Fig. 6C) e 3701, ambos pertencentes à espécie *O. macrocephalus*] e, em geral, com má qualidade de preservação. Por isso, não foi possível enriquecer as descrições já existentes para as espécies de *Osteorachis*.

Os espécimes analisados apresentam escamas ganoides, nadadeira dorsal curta (cerca de 20 raios principais) e posicionada na porção média do corpo (na direção da nadadeira pélvica), centros vertebrais compostos por dois hemicentras (Apêndice A, Fig. 33A) e ossos dérmicos fortemente ornamentados por ganoína (Apêndice A, Fig. 33B). Observa-se que o dermoesfenótico é completamente fusionado ao teto craniano, entretanto, não foi possível confirmar a presença de um autoesfenótico exposto no canto superior da órbita.

Apesar de bastante incompletos, a única característica observada nos espécimes de *Osteorachis* que também ocorre em peixes ofiopsídeos é a cobertura corporal (i.e., escamas ganoides, com forma variável). A robustez dos ossos destacada por inúmeros autores (e.g., Egerton, 1868; Woodward, 1895a) assemelha-se ainda ao grau de ossificação observado aqui nos peixes *Heterolepidotus*. Todavia, anatomicamente os peixes *Osteorachis* diferem dos peixes ofiopsídeos (e.g., *Ophiopsis*, *Teoichthys*, *Placidichthys*), principalmente em relação aos centros vertebrais.

Todas as espécies de Ophiopsidae apresentaram centros vertebrais completamente ossificados (i.e., um único elemento vertebral distinguível), já as espécies de *Osteorachis* apesar de aparentemente apresentar ossificação completa (i.e., indivíduos adultos, com os estágios de ossificação completados), apresentaram hemicentras distintos. Esta característica (hemicentras ou mesmo ausência de centros) é normalmente observada em representantes de

caturídeos (e.g., *Amblysemius* e *Caturus*), assim também como a presença de dentes bem robustos e espaçados, conforme os observados em *Osteorachis*.

Outra característica anatômica distinta dos peixes ofiopsídeos é em relação à anatomia do osso parietal. Embora em *Osteorachis* o parietal seja irregular, é também bem estreito, diferentemente do parietal dos peixes ofiopsídeos que é bastante amplo.

Uma terceira característica observada em *Osteorachis*, mas que deve ser melhor investigada, é referente ao dermoesfenótico e ao esfenótico. No espécime NHMUKPVP3648 o esfenótico parece não se expor no canto superior da órbita (como ocorre em peixes ofiopsídeos) e sim ficar completamente encoberto pelos ossos dérmicos. Além disso, o canal do infraorbital aparentemente passa na superfície do dermoesfenótico e não em sua franja ventral, à frente do esfenótico como ocorre em peixes ofiopsídeos e ionoscopídeos.

A partir dessas observações pode-se inferir que *Osteorachis* provavelmente não é um representante de Ophiopsidae, já que não apresenta centros vertebrais completos, parietais amplos ou autoesfenótico.

5.3.3 Comparação anatômica das espécies de *Neorhombolepis* com representantes da família Ophiopsidae

No presente trabalho foi observado apenas um representante do gênero *Neorhombolepis*, o holótipo (NHMUKPVP 43077) da espécie tipo, *N. excelsus*. Esta é um espécime incompleto (Apêndice A, Fig. 6D), o qual apresenta parte do crânio preservado, incluindo a região occipital. A anatomia craniana desta espécie é como a de qualquer outro peixe Ionoscopiformes. As escamas são típicas de um peixe ofiopsídeo (i.e., escamas ganoides, com ornamentação denticulada na borda posterior), assim como a cintura peitoral. É provável que *Neorhombolepis* seja sinônimo de *Macrepistius*, como o sugerido por alguns autores (e.g., Patterson, 1973 e Grande & Bemis, 1998). Entretanto, para confirmar a sinonímia com o gênero *Macrepistius* ou simplesmente redefinir o gênero *Neorhombolepis* posicionando-o na família Ophiopsidae ainda é necessária a observação de mais exemplares de ambas as espécies. No presente trabalho foi examinado somente o molde de um crânio de *Macrepistius arenatus*. O holótipo desta espécie não estava disponível durante uma visita realizada ao AMNH.

5.3.4 Comparação anatômica das espécies de *Aphanepygus* com representantes da família Ophiopsidae

O gênero *Aphanepygus*, como mencionado na introdução deste trabalho (ver p. 28) é conhecido por duas espécies nominais (*A. elegans* e *A. dorsalis*) e atualmente considerado como um holósteo *incertae sedis*.

No presente trabalho, a espécie *A. dorsalis* foi anatomicamente comparada com representantes da família Ophiopsidae, principalmente com os gêneros *Placidichthys* e *Teoichthys*. A espécie tipo, *A. elegans*, a qual é proveniente do Cretáceo Superior da Croácia (antiga Iugoslávia), não foi aqui examinada. Seu espécime tipo (descrito por Bassani, 1879) foi destruído durante a 2ª Guerra Mundial e o outro espécime (descrito por D'Erasmus, 1924) também não foi encontrado.

Como forma de apresentar o gênero *Aphanepygus*, é apresentada abaixo a sistemática paleontológica do mesmo e em seguida uma comparação de *Aphanepygus* com Ophiopsidae.

Sistemática paleontológica

Divisão Holostei Huxley, 1861

Subdivisão *incertae sedis*

Ordem *incertae sedis*

Família *incertae sedis*

Gênero *Aphanepygus* Bassani, 1879

Espécie tipo: *Aphanepygus elegans* Bassani, 1879

iagnose genérica (com base em Bartram, 1977b): peixe holósteo de corpo alongado com escamas romboides cobertas por ganoína; esquamulas recobrimdo a região suborbital; canais sensoriais da cabeça passando por tubos estreitos; fulcras presentes somente na nadadeira caudal; nadadeira anal ausente; nadadeira caudal reduzida e abaulada (i.e., convexa).

Aphanepygus elegans Bassani, 1879

Diagnose específica (com base em Bartram, 1977b): *Aphanepygus* com comprimento padrão entre 120-300 mm; nadadeira peitoral com 12-14 raios; nadadeira pélvica com 6-10

raios; nadadeira dorsal alongada, não dividida e com 77-80 raios; 60-70 escamas ao longo da linha lateral; escamas mais longas que altas.

Tipo: espécime depositado no museu geológico de Viena (i.e., Geological Survey of Austria - Geologische Bundesanstalt) e destruído durante a guerra.

Localidade: Cretáceo Superior da Croácia, Ilha de Hvar (Lesina, Dalmatia) e Península Ístria.

Material adicional: espécime descrito por D'Erasmus (1924) e não encontrado.

***Aphanepygus dorsalis* (Davis, 1887)**

Petalopteryx dorsalis Davis, 1887

Aphanepygus dorsalis (Davis, 1887): Woodward, 1942

Diagnose específica (com base em Bartram, 1977 b): *Aphanepygus* alcançando 70 mm de comprimento padrão; teto craniano amplo na região pós-orbital e estreito entre a órbita; comissura do supratemporal presente em seis extraescapulares; parietais amplos; dermopterótico com extensa sutura com o frontal; frontal tripartite (com três ossificações); duas fileiras de supraorbitais; anastomose dos canais infraorbital e supraorbital; três infraorbitais e um lacrimal; articulação do quadrado posicionada abaixo da borda posterior da órbita; maxila edentada; ausência de supramaxila; raios branquiostegais robustos; três suprapré-operculares presentes; nadadeira dorsal dividida; nove raios na nadadeira caudal; escamas secundárias presentes.

Tipo: NHMUKPVP 4755 (Apêndice A, Fig. 6E).

Localidade: Cretáceo Superior, Hakel, Líbano, Síria.

Material adicional: NHMUKPVP 47532, NHMUKPVOR 104741, 103932.

Considerações gerais

Ao analisar os espécimes de *Aphanepygus dorsalis*, foram encontradas diversas diferenças anatômicas entre esta e as espécies de Ophiopsidae, principalmente em relação ao crânio.

Diferentemente dos peixes ophiopsídeos, *Aphanepygus* apresentou: supraorbitais organizados em duas fileiras; dermoesfenótico ainda fazendo parte da órbita; seis extraescapulares; pós-temporais reduzidos; canais infraorbital e supraorbital anastomosados;

maxila sem dentes; supramaxila ausente; placa gular ausente; pré-opérculo formado por placas e esquamulas recobrando partes da face, como a região suborbital.

A comparação realizada entre *Aphanepygus*, *Teoichthys* e *Placidichthys* pode ser visualizada nos apêndices A e B, tabela 4 e figura 34, respectivamente.

Essa grande quantidade de diferenças anatômicas afasta a possível relação de parentesco entre os táxons *Aphanepygus* e *Placidichthys* sugerida por Murray & Wilson (2009).

5.4 Novos dados acerca de *Placidichthys bidorsalis* e comparação com peixes ofiopsídeos e com representantes de Macrosemiidae

Como já mencionado acima, ainda hoje, espécies de Macrosemiidae e Ophiopsidae são confundidas principalmente por apresentarem o mesmo tipo de cobertura corporal (escamas ganoides, frequentemente, serradas na borda posterior) e, em geral, uma nadadeira dorsal alongada. A falta de um estudo filogenético completo para ambas as famílias dá margem a dúvidas acerca do posicionamento de certos táxons, como o caso de *Placidichthys*, que foi recentemente sugerido como Macrosemiiformes (cf., Murray & Wilson, 2009). No caso da espécie *P. bidorsalis*, a similaridade com peixes macrosemiídeos é aumentada pela presença de uma nadadeira subdividida, característica incomum entre peixes halecomórfos. A recente confirmação do posicionamento da família Macrosemiidae no clado Ginglymodi e da família Ophiopsidae em Halecomorphi (cf., Grande, 2010) atrelada a recente aquisição de um novo espécime de *Placidichthys bidorsalis*, com os ossos do crânio e da face mais bem preservados que os espécimes utilizados na descrição original, nos proporcionaram a oportunidade de realizar uma descrição mais completa da espécie *P. bidorsalis*, confirmando seu posicionamento em Ophiopsidae. A partir desta redescrição, realizamos também uma comparação anatômica entre diversas espécies das famílias Ophiopsidae e Macrosemiidae (ver discussão na p. 131), discutindo o posicionamento de ambas as famílias no interior de Neopterygii (p. 138-141).

Embora uma completa revisão de ambas as famílias seja necessária, a revisão da família Macrosemiidae não é o objetivo do presente trabalho.

5.4.1 Novos dados acerca de *Placidichthys bidorsalis*

Sistemática Paleontológica

Infraclasse Neopterygii (*sensu* Patterson, 1973)

Divisão Holostei Huxley, 1861

Subdivisão Halecomorphi Cope, 1872

Ordem Ionoscopiformes Grande & Bemis, 1998

Família Ophiopsidae Bartram, 1975

Gênero *Placidichthys* Brito, 2000

Espécie tipo: *Placidichthys bidorsalis* Brito, 2000.

Outras espécies: *Placidichthys tucanensis* Brito & Alvarado-Ortega, 2008

Diagnose genérica emendada: peixes ofiopsídeos com a seguinte combinação de caracteres: tamanho pequeno (aproximadamente 125mm de comprimento padrão); corpo alongado; nadadeira dorsal subdividida e alongada; centro vertebral bem ossificado e liso, ou seja, sem fossa lateral.

***Placidichthys bidorsalis* Brito, 2000**

Diagnose específica emendada: *P. bidorsalis* difere de *P. tucanensis* por apresentar a seguinte combinação de caracteres: presença de nadadeira anal; nadadeira pélvica mais posteriormente posicionada (a razão CPP/CP em *P. bidorsalis* é de 60% enquanto em *P. tucanensis* é de 40%); corpo menos estreito, apresentando cerca de 20 escamas ao longo da parte mais alta do corpo e 10 ao longo do pedúnculo caudal (em *P. tucanensis* 10 e 5, respectivamente).

Tipo: MPSC-P 288a e b.

Localidade: Cretáceo Inferior, Albiano, Formação Santana e Formação Tucano, ambas Nordeste do Brasil.

Material adicional: UERJ-PMB 475 (Apêndice A, Fig. 35), 300a e b, 301; MPSC-P 775.

Informações adicionais sobre *Placidichthys bidorsalis*

Placidichthys bidorsalis é um peixe ofiopsídeo de tamanho pequeno, com aproximadamente 130mm de comprimento total (e.g., CP = 124,7mm no maior espécime observado, UERJ-PMB 475). A espécie apresenta um corpo alongado e estreito, no qual a parte mais alta do corpo está posicionada anteriormente à nadadeira dorsal (AMC é cerca de 35mm). O corpo é gradativamente mais estreito da parte mediana (anteriormente à nadadeira pélvica) até o pedúnculo caudal (PD cerca de 10mm). A cabeça de *P. bidorsalis* mede cerca de 35mm e ocupa aproximadamente $\frac{1}{4}$ do comprimento padrão. Os espécimes apresentam escamas ganoides, serradas na borda posterior, sendo aproximadamente um total de: 20 escamas na fileira da parte mais alta do corpo, dez na porção mais estreita e 40 ao longo da linha lateral.

O novo espécime de *P. bidorsalis* (UERJ-PMB 475) (Apêndice A, Fig. 35) recentemente adquirido não é um exemplar completo, a nadadeira caudal foi perdida, e o exemplar ainda apresenta os ossos da face bastante fragmentados. Embora fragmentados, os ossos da face e do teto craniano do novo espécime, assim como as nadadeiras (excetuando-se a caudal) estão melhores preservados do que as mesmas estruturas observadas nos espécimes utilizados na descrição original.

Na região anterior da face, pode-se observar que o osso antorbital não se restringe à área lateral ao nasal como previamente descrito. Ele é prolongado até o frontal e provavelmente até o etmoide lateral (Apêndice A, Fig. 36).

No novo exemplar foi possível observar pela primeira vez os dois lados do teto craniano preservados. No teto estão presentes: os frontais, que apresentam uma constrição na porção entre a órbita; parietais irregulares, mais altos que largos; extraescapulares mais largos que longos e portando a comissura supratemporal; dermopteróticos, os quais são aproximadamente do mesmo comprimento que os parietais; dermoesfenóticos posicionados no canto superior da órbita e fixados ao teto craniano e o autoesfenótico (porção do osso esfenótico exposta) posicionado à frente do dermoesfenótico.

A série circum-orbital é composta por um lacrimal hipertrofiado, três à quatro infraorbitais mais altos que largos, ao menos dois suborbitais e cinco ou mais supraorbitais arranjados em uma única fileira.

No que concerne aos ossos da mandíbula, o novo exemplar apresentou uma única supramaxila preservada. O dentário e os ossos do processo coronoide estão preservados em

todos os exemplares, sendo os limites desses ossos difíceis de determinar no exemplar UERJ-PMB 475. O dentário é um osso alongado, com poros do canal sensorial em sua superfície lateral e inúmeros dentes, cônicos e pontiagudos. O processo coronoide é composto por ao menos quatro ossos (angular, suprangular, articular e retroarticular), entretanto o osso articular pode estar dividido em mais de uma peça. Inúmeras placas coronoides são visíveis no interior da boca de todos os espécimes examinados.

Antes da preparação química, alguns centros vertebrais estavam visíveis no exemplar UERJ-PMB 475, os quais se apresentaram bem ossificados e sem fossas laterais. Foi possível observar variações no formato desses centros ao longo da coluna vertebral. Apesar de não se ter uma visão completa da coluna, identificamos que os centros anteriores à nadadeira pélvica são mais longos que altos, enquanto os posteriores, mais altos que longos.

Antes da preparação química também foi possível observar algumas fulcras marginais e ao menos uma fulcra basal à frente das nadadeiras dorsais e pélvicas do exemplar UERJ-PMB 475. Esses elementos não estão bem visíveis no exemplar preparado.

Na descrição original, foi reportada para *P. bidorsalis* a presença de duas nadadeiras dorsais. Entretanto, a partir da análise do novo exemplar (UERJ-PMB 475) concluímos que a espécie apresenta uma nadadeira dorsal subdividida, e não dupla como anteriormente descrita. Entre os “dois lobos” da nadadeira dorsal, identificamos a presença de raios reduzidos (Apêndice A, Fig. 37). Logo, a nadadeira dorsal de *P. bidorsalis* é alongada, subdividida, com aproximadamente 38 raios totais (34 raios principais e oito raios pró-correntes). A nadadeira está inserida imediatamente antes da nadadeira pélvica, se estendendo até o pedúnculo caudal, aproximadamente da 12^a fileira de escamas até a 36^a.

A cintura peitoral de *P. bidorsalis* foi originalmente descrita como sendo composta por um cleitro alongado, um supracleitro e um pós-cleitro pequeno que lembrava uma escama. Nos exemplares examinados observa-se um pós-cleitro composto, ou seja, um pós-cleitro formado por ao menos três placas. As placas inferiores podem se tratar de escamas modificadas.

5.4.2 Comparação de *Placidichthys* com peixes ophiopsídeos e alguns representantes de Macrosemiidae

Como mencionado anteriormente, *Placidichthys* apresenta similaridades tanto com peixes atualmente considerados ofiopsídeos quanto com macrosemiídeos. Abaixo, de forma comparativa, são apresentadas as semelhanças entre *Placidichthys* e os grupos citados (maiores informações nos apêndices A e B, tabela 5 e figura 38, respectivamente):

a) assim como todos os ofiopsídeos e macrosemiídeos conhecidos, *Placidichthys* tem o corpo coberto por escamas ganóides, as quais são, em geral, serradas em sua borda posterior. Estas escamas ainda apresentam forma variável ao longo do corpo, sendo mais altas que largas na parte anterior e mais largas que altas na posterior. Fixam-se umas as outras pelo tipo de articulação *peg&socket*, na qual o *peg*, na parte superior da escama, se articula ao *socket*, na parte inferior;

b) assim como alguns peixes macrosemiídeos (e.g., *Notagogus*, *Histionotus*, *Propterus* e *Macrosemiocotzus*), *Placidichthys* apresenta uma nadadeira dorsal dividida. Os raios medianos da nadadeira dorsal da espécie *P. bidorsalis* são bastante reduzidos (Apêndice A, Fig. 37) (e.g., os raios medianos são pelo menos a metade do comprimento dos demais raios), mas o grau de redução dos raios é variável entre as espécies de Macrosemiidae.

Diferentemente dos peixes macrosemiídeos, mas de forma similar aos peixes ofiopsídeos, *Placidichthys* apresenta:

- a) dupla articulação mandibular: os côndilos de articulação tanto do quadrado quanto do simplético se articulam diretamente com o osso articular (Apêndice A, Fig. 38);
- b) articulação mandibular posterior: os côndilos de articulação tanto do quadrado quanto do simplético estão posicionados na direção da margem posterior da órbita (Apêndice A, Fig. 38);
- c) presença de somente uma supramaxila (Apêndice A, Fig. 38);
- d) anel circum-orbital completo (Apêndice A, Fig. 38);
- e) no máximo quatro infraorbitais, os quais são mais altos que largos (Apêndice A, Fig. 38);

- f) um único osso lacrimal, o qual é hipertrofiado, ou seja, do mesmo tamanho ou maior que a órbita (Apêndice A, Fig. 38);
- g) o dermoesfenótico completamente suturado ao teto craniano, portando o canal sensorial numa face lateral que desce para o interior da órbita (Apêndice A, Fig. 38);
- h) autoesfenótico (porção exposta do dermoesfenótico) posicionado no canto superior da órbita, à frente do dermoesfenótico (Apêndice A, Fig. 38);
- i) ceratohial curvado e crescente;
- j) presença de fulcras marginais e basais em todas as nadadeiras.

5.5 Análise filogenética

A fim de se investigar as relações filogenéticas no interior de Ionoscopiformes e investigar o posicionamento deste táxon no interior de Neopterygii, optou-se no presente trabalho por construir uma matriz de dados a partir de caracteres já propostos na literatura, com o grupo interno composto por táxons de Neopterygii (Teleostei, Halecomorphi e Ginglymodi). Para isso, a espécie *Polypterus ornatipinnis* foi adotada como grupo externo.

Apesar de espécimes de birgerídeos e paleoniscídeos terem sido examinados no presente trabalho com o intuito de serem utilizados como grupo externo, os mesmos se apresentaram muito incompletos e por esse motivo optou-se pela utilização de *Polypterus ornatipinnis*, espécie que já havia sido utilizada como grupo externo por Grande (2010) e, portanto, já apresentava a maior parte dos caracteres utilizados na análise codificados.

Mesmo *Polypterus* sendo um grupo basal, as modificações que ocorreram em sua linhagem fizeram com que o gênero apresentasse características muito distintas, resultando na ocorrência de alguns caracteres inaplicáveis na matriz. Por esse motivo e pelo fato de *Polypterus* ser um grupo muito distante e muito distinto de Ionoscopiformes, clado de maior interesse no presente trabalho, optou-se também por testar a relação e o posicionamento de Ionoscopiformes a partir da utilização de um grupo externo mais próximo, no caso um teleósteo (a espécie *Pholidophorus bechei*), assumindo assim o clado Holostei como monofilético (cf., Grande, 2010).

Para análise filogenética realizada no presente trabalho foi inicialmente proposta a inclusão de diversos táxons Halecomorphi *incertae sedis* para investigação de seu posicionamento em relação à Ionoscopiformes e aos demais halecomórfos. Todavia dois dos

gêneros incluídos (*Osteorachis* e *Neorhombolepis*) se mostraram muito incompletos, sendo inúmeros os dados faltantes (*missing data*) na matriz e, portanto, perturbando o resultado final. Por isso, optou-se por realizar a análise com a inclusão e com a exclusão destes dois gêneros.

Desta forma, quatro análises filogenéticas foram realizadas no presente trabalho: duas com *P. ornatipinnis* como grupo externo (uma incluindo e outra excluindo os gêneros *Osteorachis* e *Neorhombolepis*) e duas com *P. bechei* como grupo externo (uma incluindo e outra excluindo os gêneros *Osteorachis* e *Neorhombolepis*). No caso das análises com o PAUP, foi testado tanto apenas *P. bechei* como grupo externo, como um grupo externo composto de *P. bechei* e *Elops saurus*. Não foram observadas diferenças entre os resultados de ambas. Na análise com TNT isto não foi possível, visto que este programa permite apenas a utilização de um grupo externo. Os resultados das análises são apresentados a seguir.

5.5.1 Análises com a inclusão de todos os táxons (exceto os equivalentes taxonômicos)

Realizando uma primeira análise filogenética, a partir de uma matriz de dados com 73 caracteres e 33 táxons pelo programa TNT, ou seja, com a inclusão de todos os *incertae sedis* inicialmente propostos e a espécie *Polypterus ornatipinnis* como grupo externo, foram obtidas 30 árvores igualmente parcimoniosas, com 144 passos. Na árvore de consenso estrito houve uma grande politomia entre a maior parte do grupo interno, havendo a sustentação dos principais clados (Teleostei, Amiiformes, Ionoscopidae, Ophiopsidae e Ginglymodi) com as relações entre si e internas não resolvidas (Apêndice A, Fig. 39A). Nessa topologia foram encontrados valores de *bootstrap* acima de 50% somente para os clados Lepisosteiformes (*Atractosteus* + *Lepisosteus*), Ionoscopidae (*Oshunia* + *Quetzalichthys* + *Ionoscopus*) e Teleostei (*Elops* + *Pholidophorus*).

Realizando a mesma análise também no programa TNT, mas optando pela exclusão de *Polypterus ornatipinnis* e a utilização de *Pholidophorus bechei* como grupo externo (ou seja, uma matriz com 73 caracteres e 32 táxons), foram obtidas 70 árvores igualmente parcimoniosas, com 131 passos. Na árvore de consenso estrito também apareceu uma politomia maior que a da hipótese anteriormente apresentada e a sustentação de menos clados (Amiidae, Ginglymodi e Ionoscopidae) (Apêndice A, Fig. 39B). Para esta topologia, os valores de *bootstrap* foram igualmente baixos, havendo um suporte de mais de 50% somente

para os clados Lepisosteiformes (*Atractosteus* + *Lepisosteus*) e Ionoscopidae (*Oshunia* + *Quetzalichthys* + *Ionoscopus*).

Essas duas análises também foram realizadas com o PAUP, que encontrou o mesmo número de passos, porém um número de árvores superior (30000 e 431345, respectivamente). Não foi possível obter consenso para essas análises.

5.5.2 Análises com a exclusão de *Osteorachis* e *Neorhombolepis*

Realizando outra análise filogenética, a partir de uma matriz de dados com 73 caracteres e 31 táxons pelo programa TNT (ou seja, com a exclusão dos gêneros *Osteorachis* e *Neorhombolepis*) e optando por *Polypterus ornatipinnis* como grupo externo foram obtidas quatro árvores igualmente parcimoniosas, com 143 passos. Quando a análise foi realizada com PAUP, foram encontradas 72 árvores igualmente parcimoniosas e também com 143 passos. Essa diferença se deve, provavelmente, pela forma de colapso dos ramos adotada por cada um dos programas. Embora o número de árvores tenha sido bastante diferente entre os programas, as árvores de consenso estrito recuperaram os mesmos grupos (Apêndice A, Fig. 40A). Todavia, análises de *bootstrap* de 1000 réplicas realizadas com os dois programas mostraram resultados diferentes, sendo que o PAUP invariavelmente apresentou valores superiores. Na árvore de consenso estrito foi obtido:

- a) a sustentação da família Ophiopsidae como monofilética, com a indicação de uma relação mais próxima entre *Ophiopsis* e *Placidichthys*;
- b) a sustentação de um clado monofilético formado por Ophiopsidae + (*Heterolepidotus* e *Furo*) com a espécie *Robustichthys luopingensis* como táxon basal à este clado;
- c) a sustentação de um clado monofilético formado por Amiiformes + Ionoscopidae;
- d) a indicação de Parasemionontiformes como grupo basal de Halecomorphi;
- e) a sustentação de Ginglymodi como clado monofilético, mas com relações internas ainda não bem resolvidas;
- f) a sustentação de Holostei como monofilético;
- g) e a indicação de *Aphanepygus dorsalis* como táxon basal de Neopterygii.

Em uma análise no TNT optando por *Pholidophorus bechei* como grupo externo e, portanto, excluindo *Polypterus ornatipinnis* também foram obtidas 4 árvores, com 130 passos.

A mesma análise realizada com PAUP obteve 71 árvores igualmente parcimoniosas com 130 passos cada. Novamente, embora o número de árvores tenha sido diferente, o consenso estrito recuperou os mesmos clados. Da mesma maneira, o programa PAUP forneceu valores de *bootstrap* superiores em uma análise com 1000 réplicas. A topologia encontrada não diferiu muito da análise anterior (Apêndice A, Fig. 40B). Diferenças consistem nas relações internas de Ginglymodi e no posicionamento de *Aphanepygus dorsalis*, espécie a qual aparece como táxon basal de Ginglymodi (Apêndice A, Fig. 40B) ou como Neopterygii basal (Apêndice A, Fig. 40A). Uma lista com as sinapomorfias encontra-se no apêndice F (p. 236 - 237).

6 DISCUSSÃO

6.1 Revisão de *Ionoscopus*

6.1.1 *Ionoscopus analibrevis* como *nomen nudum*

A espécie nominal *Ionoscopus analibrevis* (Apêndice A, Fig. 12C) não está citada em nenhum dos trabalhos bibliográficos consultados no presente estudo, sendo a utilização do binômio encontrada apenas em sítios da internet sem reconhecimento científico (e.g., Wikipedia). A descrição original foi localizada no *Jura Museum* (Eichstätt, Alemanha). Trata-se da dissertação de Stüetzer (1972), redigida em alemão, num trabalho de distribuição restrita, não atendendo aos critérios de publicação do código de nomenclatura (ICZN) e sendo, portanto, aqui considerado como um ato de nomenclatura inválido (cf., ICZN, 1999, capítulo 3, artigos 8 e 9; capítulo 4, artigo 13). Consequentemente, *Ionoscopus analibrevis* foi sugerido no presente trabalho como *nomen nudum* (i.e., nome inválido que, por conseguinte, pode se tornar válido com base em um mesmo ou diferente conceito, tendo autor e data referente ao novo ato).

6.1.2 Variação entre as espécies de *Ionoscopus* e definição das espécies válidas

Todo o material de *Ionoscopus* analisado no presente trabalho se mostrou semelhante, principalmente quanto à anatomia do crânio. A variação entre os espécimes do grupo amostral consistiu em diferenças anatômicas nas nadadeiras anal, dorsal e caudal e em diferenças morfológicas quanto à forma do corpo e da cabeça.

De acordo com as diferenças encontradas nos espécimes analisados, distinguimos três morfotipos, sugerindo três espécies nominais como válidas (além da espécie *I. elongatus*, que não foi aqui analisada, mas foi também considerada válida). A variação observada no grupo de estudo é apresentada no apêndice B, tabela 5.

Dentre o material examinado, um espécime (JME-SOS 2176) (Apêndice A, Fig. 12A) apresentou nadadeira anal com número reduzido de raios conforme a descrição apresentada por Stüetzer (1972) para a espécie *I. analibrevis* (*nomen nudum*), embora o número de raios da nadadeira dorsal tenha sido díspare da descrição (i.e., 17 raios principais no espécime analisado e 25 no holótipo descrito). Esse espécime e dois outros depositados no museu de

Berlim e examinados por fotografia (MB.f. 9759 e 14786) apresentaram nadadeiras anal e dorsal mais curtas e possivelmente uma elevação pré-dorsal mais proeminente. Apesar de poder ser uma outra espécie nominal, esse espécime foi considerado como *I. desori*. Essa escolha justifica-se pelo fato que no grupo de estudo o espécime JME-SOS 2176, foi o único a apresentar a nadadeira anal com menos de dez raios principais. Suas outras características, como o número de raios das nadadeiras dorsal e caudal, ficaram no mesmo intervalo ou muito próximas dos espécimes aqui considerados como *I. desori*. Logo, para sugerir uma nova espécie de *Ionoscopus*, a qual pode corresponder aos espécimes identificados como *I. analibrevis* (*nomen nudum*), cuja principal característica é a nadadeira anal com menos de 10 raios principais, é necessário a análise do material depositado no museu de Berlim.

6.2 Revisão de *Ophiopsis*

6.2.1 Anastomose do canal infraorbital e supraorbital

Uma das características apontadas por Saint-Seine (1949) (cf., Saint-Seine, 1949, figura 81) e proposta posteriormente por Bartram (1975) como caráter diagnóstico para o gênero *Ophiopsis* seria a não anastomose entre o canal infraorbital e supraorbital. Essa junção normalmente ocorre no dermoesfenótico ou no próprio frontal (e.g., *Amia calva*, *Oshunia brevis* e *Pholidophorus bechei*) ou ainda exclusivamente no dermopterótico (e.g., gars, Acipenseriformes e Ictiodectiformes) (cf., Grande 2010, discussão do caráter 25).

Apesar da visualização dos canais sensoriais em espécimes fósseis ser difícil, ela pode ser facilitada através da utilização de algumas técnicas, tais como iluminação UV ou aplicação de álcool. Essas técnicas foram aplicadas nos exemplares de *Ophiopsis* estudados e a anastomose entre os canais infraorbital e supraorbital foi visualizada no dermoesfenótico/dermopterótico, assim como ocorre em outros peixes halecomórfos. O que também provavelmente ocorre, e foi observado por Saint-Seine (1949) e Bartram (1975), é a divisão do canal supraorbital na altura do dermoesfenótico, havendo a extensão de um ramo do canal supraorbital até a metade do osso parietal (osso, que em geral, não apresenta canal sensorial).

Essa junção entre os dois canais, supraorbital e infraorbital, pôde ser visualizada em exemplares de *Ophiopsis procera* e *O. montsechensis* (e.g., MHNL 20015.427, 20015.322, 20015.175; JME-ETT 1896, 3370; NHMUKPVP 1090; MNHN MSE 44).

6.2.2 Sinonímia entre *O. procera* e *O. attenuata*: variação individual ou espécies diferentes

A problemática encontrada ao estudar o gênero *Ophiopsis* envolve as mesmas questões encontradas no estudo do gênero *Heterolepidotus*, a qual é discutida mais adiante.

O gênero *Ophiopsis* até o presente trabalho conta com um grande número de espécies nominais (e.g., nove), as quais diferem umas das outras (cf., Bartram, 1975) basicamente pelo tamanho e pela forma da nadadeira dorsal. Outras diferenças como nas proporções corporais ou no grau de ornamentação da borda posterior da escama também foram apontados (cf., Bartram, 1975).

Entretanto, a partir da revisão anatômica realizada no presente trabalho foi confirmado que a diferença encontrada entre a maioria das espécies até então reconhecidas consiste principalmente na morfologia da nadadeira dorsal. Os diferentes espécimes aqui analisados, provenientes de distintas localidades, apresentaram grande variedade quanto à forma da nadadeira dorsal, o que pode ser observado no apêndice A, figura 41.

Apesar da diferença quanto à forma da nadadeira, nenhuma outra característica anatômica foi divergente. Os espécimes apresentaram, em geral: o mesmo padrão anatômico para os ossos do crânio; as quantificações quanto aos raios de nadadeiras equivalentes (inclusive a quantidade dos raios da nadadeira dorsal para as espécies que aqui foram consideradas como sinônimas de *O. procera*) e da mesma forma, equivalentes a quantificação das escamas (ver apêndice B, tabela 2).

As espécies que apresentaram qualquer diferença anatômica, como por exemplo, diferentes números de raios na nadadeira dorsal, foram aqui consideradas como espécies nominais válidas (e.g., *O. breviceps*, *O. dorsalis* e *O. montsechensis*). Já as espécies que se diferenciavam de outras somente pela forma da nadadeira dorsal foram aqui consideradas sinônimas das que correspondiam (e.g., *O. attenuata* e *O. penicillata* foram consideradas como sinônimas de *O. procera*).

Portanto, a variação de forma da nadadeira dorsal no presente trabalho foi tratada como variação individual (provavelmente dimorfismo sexual) e não como uma característica diagnóstica.

O número de espécimes disponíveis para descrições e/ou revisões de material fóssil tem se mostrado um fator limitante, visto que, com poucos exemplares, as conclusões acerca de possíveis dimorfismos sexuais ou ontogenéticos são questionáveis. Em geral, para a identificação de variação sexual é necessário um número amostral (*n*) grande e uma relação

de aproximadamente 50% para cada morfotipo observado. No presente trabalho dos 74 espécimes de *Ophiopsis* somente 20 apresentaram a nadadeira dorsal completa (ou próximo à completa, onde sua forma podia ser interpretada pela impressão ou pelo realce dado pela iluminação UV). Desses 20, anteriormente quatro foram reconhecidos como *O. attenuata* e dez como *O. procera* (cf., apêndice B, tabela 2), classificação baseada na forma diferenciada da nadadeira dorsal. Já no presente trabalho, dos 20 exemplares de nadadeira dorsal completa 18 foram reconhecidos como sendo *O. procera*, já que a variação de forma da nadadeira foi considerada como variação individual e não como característica diagnóstica. Desses 18 espécimes determinados aqui como *O. procera* foi observada uma gradação na forma das nadadeiras dorsal de muito falcada à pouco falcada (Apêndice A, Fig. 41). Os outros dois espécimes correspondiam à representantes das espécies *O. dorsalis* e *O. montsechensis* que apresentaram nadadeiras com maior número de raios e a borda aproximadamente reta.

Esta variação entre o tamanho dos raios da nadadeira dorsal, também foi notada por Wagner (1863) quando da descrição de espécies de *Ophiopsis* da Alemanha (e.g., *O. aequalis*, *O. attenuata* e *O. intermedia*).

Apesar de ser complicada de se identificar em um grupo de peixes exclusivamente fósseis, a variação da forma da nadadeira dorsal, principalmente como uma variação ligada ao sexo é muito comum em grupos de neopterígios atuais (e.g., Rapp Py-Daniel & Cox Fernandes, 2005 e Faria et al., 2006) já tendo sido também proposta para grupos fósseis (e.g., Lombardo, 1999 e Poyato-Ariza, 2005). Essa questão também foi aqui discutida de certa forma em relação à comparação da nadadeira dorsal de *Placidichthys* com a de Macrosemiidae (ver p. 133).

Os resultados obtidos no presente trabalho, indicaram a possibilidade de duas hipóteses a sustentar. Uma apontava para a existência de duas espécies nominais (*O. procera* e *O. attenuata*) e a outra apontava para a existência de variação individual (provavelmente sexual) e conseqüentemente a existência de somente uma espécie nominal (*O. procera*).

Caso se optasse pela primeira hipótese as duas espécies seriam diferentes única e exclusivamente pelo formato da nadadeira dorsal (exatamente pelo maior comprimento dos primeiros raios principais), já que todas as outras características anatômicas (e.g., ossos do crânio e da face) e merísticas (e.g., número de escamas e de raios de nadadeiras) seriam exatamente as mesmas.

As espécies devidamente revisadas e aqui consideradas como válidas (*O. procera*, *O. breviceps*, *O. dorsalis* e *O. montsechensis*) apresentaram entre si diferenças também em relação à nadadeira dorsal; não só quanto à forma, mas também quanto ao número de raios.

A segunda hipótese é a sugerida aqui como mais plausível, embora os argumentos apresentados não sejam quantitativamente tão bem sustentados.

Analisando o grupo amostral por localidade onde ocorrem, são apresentados os perfis a seguir:

- a) em Cerin (França) foi encontrado somente um morfotipo. Dos 11 espécimes de *Ophiopsis* descritos para a localidade francesa, somente um apresentou a nadadeira dorsal completa, sendo esta muito falcada;
- b) em Solnhofen (região da Baviera, Alemanha) foram encontrados os dois morfotipos. Dos 35 espécimes descritos para a localidade alemã, 13 apresentaram a nadadeira dorsal completa. Dessas 13, três eram pouco falcadas e dez muito falcadas;
- c) em Ettling (Alemanha), uma localidade de coleta recente, foram encontrados três espécimes, todos com a nadadeira dorsal bem preservada e representando um único morfotipo, margem posterior pouco falcada;
- d) em Dorset (Inglaterra) foi encontrado um único espécime com a nadadeira dorsal bem preservada, o qual apresentou a margem posterior da nadadeira dorsal pouco falcada.

Desta forma, a sustentação da hipótese de que há somente uma espécie nominal válida, onde se identifica variação individual, provavelmente sexual se dá em dois pilares: 1) entre os dois morfotipos há somente variação morfológica da nadadeira dorsal (diferença de forma), não há qualquer diferença anatômica ou merística; 2) os dois morfotipos coexistem espacialmente e temporalmente (na mesma localidade), embora ocorram em proporções não significativas, isso pode ser um indicativo de variação sexual.

A localidade de Ettling, que vêm sendo estudada por outro grupo de pesquisa, é uma localidade de coleta recente de onde têm surgido exemplares com uma excepcional qualidade de preservação. Recentemente foram coletados alguns espécimes juvenis que estudados em conjunto com novos exemplares adultos podem contribuir para o conhecimento das espécies do gênero *Ophiopsis*, ou confirmando a hipótese de variação sexual ou confirmando a

existência de duas espécies nominais, uma de nadadeira dorsal com a borda posterior muito falcada e outra pouco falcada.

6.2.3 Comentários adicionais sobre espécies anteriormente reconhecidas do gênero *Ophiopsis*

Ophiopsis altivelis

A espécie nominal *Ophiopsis altivelis* foi descrita por Wagner (1863) a partir de um único exemplar incompleto e mal preservado. De acordo com a descrição do autor, esse exemplar não tem preservada toda a metade anterior do corpo, estando presentes: a nadadeira dorsal, parte da nadadeira anal e a nadadeira caudal. Segundo Wagner, o exemplar lembraria a forma de *O. attenuata*, entretanto os primeiros raios da nadadeira dorsal seriam mais compridos e o abdome mais estreito que o observado para *O. attenuata*.

Quando da descrição da espécie o autor não identificou o exemplar descrito (por um número de coleção por exemplo) e também não apresentou qualquer ilustração do mesmo. Em visita ao Museu de Paleontologia de Munique, onde supostamente o exemplar estaria depositado, não foi encontrado nenhum espécime identificado como *O. altivelis* ou qualquer outro espécime que se encaixasse na descrição apresentada por Wagner (1863).

Na literatura, a espécie *O. altivelis* foi reportada somente por Woodward (1895), que não examinou o material e o listou como um possível *Ophiopsis*.

Visto a ausência de holótipo e de uma descrição clara, não foi possível sugerir um neótipo. Desta forma, *O. altivelis* foi sugerido como *nomen dubium* (i.e, nome desconhecido ou de aplicação duvidosa).

Ophiopsis attenuata

A espécie nominal *O. attenuata* foi originalmente descrita a partir de um exemplar proveniente da Alemanha (Solnhofen, Kelheim) por Wagner (1863). O número deste exemplar não foi informado pelo autor e a descrição não apresentou ilustrações. Baseado neste exemplar o autor descreveu um *Ophiopsis* de nadadeira dorsal bastante falcada. Segundo ele os primeiros raios da nadadeira dorsal eram mais longos, conferindo à sua borda posterior a forma de uma foice. O autor quantificou aproximadamente 21 raios principais para a nadadeira dorsal de *O. attenuata*. Esta espécie, de acordo com Wagner (1863), se

diferenciava de outras espécies descritas por ele (e.g., *O. serrata* e *O. tenuiserrata*) por apresentar um corpo mais alongado e um abdome mais estreito. Essa descrição apresentada por Wagner (1863) não é distinta da descrição apresentada por Agassiz (1834) para um exemplar da mesma localidade (exceto pela quantificação de raios apresentada para a nadadeira dorsal – 21 *versus* 25, respectivamente – embora, provavelmente, Wagner tenha quantificado o número de raios principais, enquanto Agassiz os totais).

Posteriormente, espécimes provenientes de Cerin (França) foram atribuídos a mesma espécie, *O. attenuata* (cf., Thiollière, 1873 e Saint-Seine, 1949).

Quando da revisão de *Ophiopsis*, Bartram (1975) manteve *O. attenuata* como espécie válida, diferenciando-a da espécie tipo (*O. procera*) somente pelas proporções corporais (cf., Bartram, 1975, p. 187 e 194) e pelo número de raios da nadadeira dorsal (e.g., 23 a 25 raios principais em *O. procera* e 26 a 29 em *O. attenuata*). Entretanto, ao apresentar reconstruções das duas espécies, exibiu uma ilustração com uma nadadeira dorsal com a borda posterior falcada para *O. procera* e outra com a borda posterior aproximadamente reta para *O. attenuata* (Apêndice A, Fig. 41). Adicionalmente, Bartram (1975) pôs em sinonímia com *O. attenuata* um dos espécimes descritos por Agassiz (1834) como *O. procera*.

Em visita ao Museu de Paleontologia de Munique não foi identificado dentre os exemplares depositados o holótipo de *O. attenuata* descrito por Wagner (1863). Também não foi encontrado o exemplar juvenil descrito por Agassiz (1834) como *O. procera* e identificado por Bartram (1975) como *O. attenuata*. Só foi encontrado o holótipo de *O. procera*. Logo, o holótipo da espécie nominal *O. attenuata* está perdido.

No entanto, na revisão aqui realizada, conforme já apresentado acima, não foram encontradas diferenças significativas que justificassem a manutenção de duas espécies nominais dentre os espécimes provenientes da Alemanha, sendo *O. procera* e *O. attenuata* sugeridas como sinônimas.

Ophiopsis penicillata

Ophiopsis penicillata foi originalmente descrita por Agassiz (1843) a partir de um exemplar proveniente de Dorsetshire (Jurássico Superior ao Cretáceo Inferior da Inglaterra) (e.g., NHMUKPVP.7433), o qual não apresenta uma boa qualidade de preservação. O autor não explicitou as diferenças dessa espécie para as demais descritas para o gênero *Ophiopsis*. Entretanto, em sua descrição e sua ilustração apresentou para *O. penicillata* escamas com a

borda posterior lisa (sem ser serrilhada como nas outras espécies). Outro exemplar dessa espécie (em parte e contraparte também em estado de preservação médio) está depositado no “The Natural History Museum” (em Londres). Mesmo neste espécime estando o lado interno das escamas preservado, foi possível observar a ornamentação serrilhada em algumas.

A espécie também foi descrita posteriormente no catálogo de Woodward (1895). Quando da revisão do gênero *Ophiopsis*, Bartram (1975) destacou a semelhança entre *O. penicillata* e *O. attenuata*, entretanto manteve *O. penicillata* como espécie válida.

Na revisão aqui realizada, foram encontradas diferenças significativas entre *O. penicillata* e *O. procera*, já que a forma da margem posterior da nadadeira dorsal foi tratada como variação sexual. Logo, *O. penicillata* foi considerada como sinônimo de *O. procera*, mesmo ambas sendo de localidades distintas, mas aproximadamente de mesma idade geológica.

Ophiopsis breviceps

Não foram encontradas diferenças significativas entre os exemplares da espécie *Ophiopsis breviceps* observados e espécimes de *O. procera*. Entretanto, nossa análise se baseou em espécimes menos completos que os utilizados em trabalhos anteriores (e.g., Egerton, 1852 e Bartram, 1975). Desta forma, haviam duas hipóteses a suportar: uma que apontava para a validade da espécie nominal *Ophiopsis breviceps* ou a outra que indicava a existência de sinonímia entre *Ophiopsis breviceps* e *Ophiopsis procera*. Como o mencionado nos resultados, a primeira hipótese foi escolhida, já que os dados não eram completos o suficiente para sustentar a segunda hipótese.

Analisando as argumentações de Egerton (1852) e Bartram (1975) para sustentar a validade de *O. breviceps*, alguns comentários foram tecidos e são apresentados a seguir.

Comparando a descrição e as ilustrações fornecidas por Egerton (1852) para a espécie nominal *O. breviceps* com todo o material de *Ophiopsis* aqui analisado, pode-se concluir que a única diferença observada por ele entre *O. breviceps* e as demais espécies conhecidas (espécies descritas por Agassiz, 1833-45) seria em relação ao tamanho da nadadeira dorsal. Segundo sua descrição a nadadeira dorsal de *O. breviceps* seria composta por aproximadamente 40 raios e se estenderia após a nadadeira anal. Contrariamente, Agassiz (1833-45) havia descrito uma nadadeira dorsal composta por 24 a 25 raios em *O. procera*, o que justificaria *O. breviceps* como uma espécie diferente de *O. procera*.

Já pela descrição fornecida por Bartram (1975) *O. breviceps* teria uma nadadeira dorsal composta por 35 raios (Vs. 23 a 25 em *O. procera*, segundo o próprio autor). Essa informação também corroboraria a hipótese de duas espécies diferentes (*O. procera* e *O. breviceps*).

Entretanto, analisando praticamente todo o material disponível de *Ophiopsis*, foi aqui obtida uma quantificação diferente da informada pelos três autores. Em *O. procera* foram quantificados 31 raios totais na nadadeira dorsal e em *O. breviceps*, 30 (em um único exemplar, que não exibia a nadadeira dorsal tão bem preservada). O que não indicaria diferença entre a nadadeira dorsal das duas espécies.

Provavelmente a diferença de contagem aqui apresentada para a espécie *O. procera*, tem relação com a nomenclatura adotada para a nadadeira dorsal, ou seja, a diferenciação entre raios principais, raios pró-correntes e fulcras basais e marginais. No presente trabalho, foi utilizada a nomenclatura sugerida por Arratia (2008).

Na literatura há certa dificuldade, principalmente, em relação à identificação de raios pró-correntes, esses são, em geral, confundidos com fulcras basais. Por esse motivo, preferimos utilizar como comparação o número de raios totais. A quantificação de raios da nadadeira dorsal de Bartram (1975) e Agassiz (1833-45) (23 à 25), corresponde ao número de raios principais encontrados nos espécimes aqui analisados. Enquanto o número de fulcras indicados por Bartram (1975) (seis), corresponde exatamente ao número de raios pró-correntes identificado nos espécimes aqui analisados. Logo, o número de raios aqui quantificados para a espécie *O. procera* é equivalente ao indicado nas descrições anteriores.

Por outro lado, a quantificação do número de raios de *O. breviceps* não mostrou-se equivalente com a dos demais autores (Egerton, 1852 e Bartram, 1975). Como o material aqui utilizado era muito fragmentado e, em geral, incompleto há a possibilidade da nadadeira dorsal de *O. breviceps* ser realmente maior em número de raios e em extensão. Desta forma, nesse trabalho, foi assumido que *O. breviceps* apresenta uma nadadeira dorsal mais alongada que *O. procera*, apresentando de 35 à 40 raios principais (*versus* 25 raios principais em *O. procera*) (cf., Egerton, 1852 e Bartram, 1975). Contudo, é clara a necessidade da revisão da espécie a partir da análise comparativa de todo o material conhecido de *O. breviceps*, principalmente o holótipo, o qual não foi analisado no presente trabalho.

A diferenciação entre a nadadeira dorsal de *O. procera* e *O. breviceps* (e.g., o segundo apresentando uma nadadeira dorsal mais alongada) foi consenso entre a descrição de Bartram

(1975) e Egerton (1952). Entretanto, Bartram (1975) sugeriu algumas diferenças adicionais entre ambas as espécies, as quais são citadas a seguir:

- a) diferença quanto as proporções corporais: (Médias das principais proporções de *O. procera* segundo Bartram: CC/CP = 24; AP/CP = 26; CPD/CP = 41; CPv/CP = 56. Médias das principais proporções de *O. breviceps* segundo Bartram: CC/CP = 27; AP/CP = 23; CPD/CP = 52; CPv/CP = 62);
- b) diferença anatômica quanto ao extraescapular e o pós-temporal: nenhum dos dois ossos apresentaram a borda serrilhada como apresentaram os representantes de *O. procera*. Além disso, a diferença de comprimento entre a borda externa e interna do extraescapular seria maior em *O. procera* que em *O. breviceps*;
- c) diferença anatômica em relação ao frontal: o comprimento pré-orbital do frontal seria menor em *O. breviceps* que em *O. procera*;
- d) diferença anatômica em relação as escamas: as escamas de *O. breviceps* apresentariam uma expansão dorsal da borda anterior (formando um “biquinho”), o que não ocorreria em *O. procera*.

No material aqui analisado nenhuma dessas três diferenças apontadas foram consideradas significativas:

- a) diferenças de proporções foram encontradas em todo o grupo de estudo, não havendo uma clara delimitação de espécies a partir destes dados. Ver apêndice B, tabela 3;
- b) no material de *O. breviceps* realmente não foram observados representantes que apresentassem a borda do extraescapular ou do pós-temporal serrilhada. Todavia, a maioria dos espécimes analisados de *O. procera* também não apresentaram esta ornamentação. Provavelmente, esta ornamentação serrilhada está relacionada à deposição de ganoína, da mesma forma como a ornamentação que ocorre na borda posterior da escama. No presente trabalho consideramos essa característica variável e não a utilizamos como caráter diagnóstico de espécies (ver mais informações adiante; p. 136-138). Quanto a diferença entre a borda lateral interna e externa do extraescapular, também foram encontradas diferenças significativas ao comparar o teto craniano de exemplares de

ambas as espécies (e.g., NHMUKPVP 9107 a e c; MHNL 20015.322), embora os de *O. breviceps* fossem, em geral, bem fragmentados;

- c) A característica diferenciada da escama de *O. breviceps* apontada por Bartram (1975), é uma característica comum a outros peixes com escamas ganoides (e.g., *Heterolepidotus*, *Placidichthys*, *Pholidophorus* e *Paralepidotus*), inclusive à espécie *O. procera*. Todavia, esta expansão anterodorsal, em geral, fica recoberta pela escama anterior e por isso nem sempre é observada.

Ophiopsis lepturus

A partir do apresentado na revisão da espécie *O. lepturus*, dois pontos precisam ser discutidos: um em relação ao material observado de *Daninia spinosa* e outro em relação a representação do gênero *Ophiopsis* no Triássico.

O material analisado por Bürgin (1995) (i.e., MCSN 3014, 3727, 3721, 3736) e referenciado como *O. lepturus*, apresentou, segundo o próprio autor, algumas diferenças para os espécimes de *O. lepturus* provenientes de Perledo, como por exemplo, um maior número de escamas ao longo da linha lateral (i.e., 35 *versus* 44, respectivamente) e um maior número de raios principais na nadadeira caudal (i.e., cerca de 40 *versus* cerca de 20, respectivamente). Entretanto, certo de que os exemplares representavam um ofiopsídeo, o autor não julgou as diferenças encontradas como suficientes para a criação de uma nova espécie, e descreveu o material como representante da espécie nominal *O. lepturus*. Essa espécie, sendo proveniente do Triássico Médio, apresentaria características mais primitivas em relação às espécies de Perledo (e.g., maior número de escamas ao longo da linha lateral e maior número de raios principais na nadadeira caudal).

Contudo, Lombardo (2001) reportou que os espécimes referenciados por Bürgin (1995) não só não se tratavam de ofiopsídeos, como também não eram peixes neopterígio, mas sim Perleidiformes. De acordo com a interpretação da autora (a qual difere da interpretação de Bürgin) os espécimes apresentaram inúmeras características que os posicionavam dentre Perleidiformes (e.g., um pré-opérculo amplo dorsalmente, ocupando praticamente toda a região pós-orbital; rostral grande e pentagonal; maxila alongada, larga na região pós-orbital e ampla anteriormente; ausência de interopérculo e presença de raios “epaxiais” na nadadeira caudal), entretanto também apresentavam características (e.g., maior

grau de ornamentação na borda posterior das escamas e estrutura diferenciada das nadadeiras, as quais apresentam os raios proximais extremamente longos) que os diferenciavam dos demais gêneros deste grupo e por isso foi criado o gênero *Daninia*, a partir da descrição da espécie nominal *D. spinosa*.

Analisando os espécimes em questão [e.g., MCSN 3014 (Apêndice A, Fig. 22B), 3727 (Apêndice A, Fig. 22C), 3721, 3736), assim como Lombardo (2001), compreende-se aqui que os mesmos não representam qualquer espécie de *Ophiopsis*. Embora a qualidade de preservação do material não permita a distinção clara das suturas ou dos formatos dos ossos, a utilização da iluminação UV facilitou a observação desses atributos. Diferentemente dos peixes ofiopsídeos, esses espécimes triássicos, apresentaram as nadadeiras bem desenvolvidas, com os pterigióforos bastante robustos (e.g., MCSN3014). Inclusive, no exemplar MCSN 3014 é clara que a relação pterigióforos - raios principais não é de um para um (Apêndice A, Fig. 22B), como o que ocorre em *Ophiopsis* e nos demais peixes neopterígios. A principal diferença quanto ao tamanho das nadadeiras pode ser notada ao comparar a nadadeira anal de *O. procera* (Apêndice A, Fig. 20E) com as de *D. spinosa* (Apêndice A, Fig. 22B). A primeira espécie, assim como as demais do gênero *Ophiopsis*, apresentou a nadadeira anal bem reduzida (cerca de oito raios totais), enquanto os espécimes aqui analisados de *Daninia* apresentaram a nadadeira anal bem robusta (cerca de 20 raios totais), mais desenvolvida que a própria nadadeira dorsal. Além da dorsal, a quantificação dos raios de todas as nadadeiras entre os exemplares de *Daninia* e de *Ophiopsis* foi sempre divergente (e.g., nadadeira caudal de *Ophiopsis*, em geral com cerca de 20 raios principais; nadadeira caudal de *Daninia*, em geral, com cerca de 30 raios principais). Ainda em relação às nadadeiras, *Daninia* apresentou fulcras e escudos muito amplos antecedendo todas as nadadeiras. Embora as espécies de *Ophiopsis* também apresentem as nadadeiras antecedidas por fulcras, estas são reduzidas se comparadas as de *Daninia* (Apêndice A, Fig. 22B).

Outra diferença entre *Daninia* e os peixes ofiopsídeos é em relação à morfologia das escamas. Embora *Daninia* apresente escamas mais altas que largas na parte anterior do corpo e mais alongadas na posterior, sua forma não é exatamente a mesma que ocorre em *Ophiopsis*. A própria ornamentação da borda posterior da escama, embora ocorra em ambos os grupos comparados, (*Daninia* e *Ophiopsis*) é muito mais proeminente em *Daninia*.

Por fim, a comparação da anatomia craniana de ambos os táxons (*Daninia* e *Ophiopsis*) também apontou para diferenças claras, principalmente em relação ao tamanho e a forma da maxila (e.g., em *Daninia* a maxila é extremamente alongada, mais ampla

posteriormente, alcançando um ponto após a margem da órbita, com um canal bem massivo (i.e., bem marcado, largo); em *Ophiopsis* a maxila se estende até no máximo à margem posterior da órbita, sendo somente um pouco mais ampla posteriormente) e a morfologia dos ossos circum-orbitais (e.g., em *Daninia* está presente um amplo suborbital, ocupando toda a região entre a órbita e o pré-opérculo; em *Ophiopsis* está presente uma série de suborbitais).

Embora as análises aqui realizadas tenham apontado para significativas diferenças entre os espécimes examinados de Merida (atualmente denominados *Daninia spinosa*) e as demais espécies de *Ophiopsis*, é recomendada a investigação do posicionamento de *Daninia* sugerido por Lombardo (2001). Embora os espécimes não representem um ofiopsídeo, não há certeza de seu posicionamento em Perleidiformes. As interpretações do presente trabalho diferiram das interpretações realizadas por Lombardo (2001) quanto à forma do pré-opérculo (e.g., estreito *versus* amplo dorsalmente, respectivamente), a presença de um amplo suborbital posterior à órbita (e.g., suborbital amplo *versus* suborbital ausente, respectivamente) e da forma rostral (e.g., em forma de “V” *versus* pentagonal, respectivamente).

O outro ponto a ser abordado nesta sessão corresponde à representação de ofiopsídeos no Triássico. Até o momento, todos os registros de representantes da família Ophiopsidae (devidamente revisados no presente trabalho) se restringiram ao Jurássico, na Europa e África, e ao Cretáceo, nas Américas do Sul e do Norte. Em visitas realizadas em diversas coleções onde estão depositados peixes provenientes de localidades triássicas (e.g., MSNM, MCFB, MCSNL e PIMUZ), não foi encontrado qualquer espécime representante de Ophiopsidae. Logo, considerando este fato e adicionalmente o grande espaço temporal existente entre os representantes conhecidos do Jurássico (Kimeridiano, aproximadamente 156 milhões de anos) e a suposta espécie conhecida do Triássico (Ladiano, aproximadamente 211 milhões de anos) (hoje denominada *Daninia speciosa*) não é de se esperar que a ocorrência de *Ophiopsis* no Triássico se confirme depois de realizada a revisão do material que está depositado no museu de Senckenberg. Esse material não foi examinado no presente trabalho, pois na tentativa de contatar a coleção para agendar uma visita, jamais foi obtida resposta. Como esta visita ficou para ser realizada no fim do período de doutorado sanduíche, o pouco tempo também contribuiu para a inviabilização da ida à Frankfurt.

6.3 Revisão de *Heterolepidotus*

6.3.1 Redefinição do gênero *Heterolepidotus*

Apesar de apresentar somente uma espécie nominal bem conhecida, o gênero *Heterolepidotus* era representado por 18 espécies nominais (e.g., Woodward, 1895b; Deecke, 1889 e Gorjanovick-Kramberger, 1905). Esse número tão alto se deve ao fato de antigamente ser comum a descrição de espécies a partir de qualquer fragmento fóssil, mesmo se este fosse desprovido de caracteres que pudessem diagnosticar uma espécie. Como o gênero ficou conhecido principalmente pela morfologia de suas escamas (escamas ganoides, com forma variável, sendo notavelmente mais estreitas na região abdominal e apresentando a borda posterior serrilhada), praticamente qualquer fragmento que apresentasse escamas abdominais mais estreitas era identificado como *Heterolepidotus*.

Também foi observado que muitas espécies foram originalmente descritas baseadas em diferenças de ornamentação das escamas. Um exemplar com uma escama de superfície lisa era classificado como de espécie diferente do que apresentava escama ornamentada por tubérculos de ganoína ou mesmo por rugas (e.g., *H. pectoralis* versus *H. serratus*, respectivamente). Da mesma forma, a diferença entre um exemplar com escama de borda posterior denticulada para outro com borda lisa ou pouco denticulada (e.g., *H. cephalus* e *H. striatus*) também era considerada como diagnóstica. Entretanto, foi concluído neste trabalho que a ornamentação de ossos dérmicos e mesmo das escamas é variável com a idade do indivíduo e é variável também em um mesmo indivíduo (dependendo da região do corpo), logo não pode ser usado como caráter diagnóstico de espécie (ver p. 136-138).

Entretanto, a partir da análise comparativa com outras espécies, se pôde concluir que a característica de escamas abdominais mais estreitas não é exclusiva do gênero *Heterolepidotus* (está presente, por exemplo, em *Paralepidotus ornatus*, *Archaeosemionotus connectens* e *Teoichthys kallistos*) e a mesma, por si só, não pode ser usada como característica diagnóstica. Outros caracteres devem ser analisados em conjunto, como por exemplo, o tipo de articulação mandibular, a morfologia dos ossos circum-orbitais, a disposição dos ossos do crânio, etc.

Pelos motivos apresentados é que foi aqui sugerido um número de espécies nominais tão menor que o proposto anteriormente (duas espécies nominais válidas contra 18, respectivamente). Sugerimos como válidas as espécies *H. rhombifer* e *H. serrulatus*,

apresentando as devidas descrições e diagnoses (ver p. 71-86). Abaixo, discutimos ainda as diferenças encontradas entre ambas as espécies.

Apesar de sugestões taxonômicas e de nomenclatura serem apresentadas no presente trabalho, estas só poderão ser consideradas como uma nomeação válida após serem publicadas de acordo com as regras de nomenclatura do código (ver capítulo 3, artigo 8 do ICZN, 1999).

A partir da redefinição do gênero aqui apresentada houve uma mudança quanto à distribuição espaço-temporal do gênero *Heterolepidotus*. Até o presente trabalho o gênero era conhecido de algumas localidades europeias (e.g., Inglaterra, Itália, Alemanha e Áustria), do Triássico Superior ao Jurássico Superior. Após a revisão do gênero, o mesmo ficou restrito ao Jurássico da Inglaterra e da Alemanha, não sendo representado na Itália ou Áustria.

6.3.2 Comparação entre as duas espécies sugeridas como válidas: *Heterolepidotus rhombifer* e *Heterolepidotus serrulatus*

Fazendo uma análise comparativa entre os espécimes de *H. rhombifer* (total de 6 espécimes observados) e *H. serrulatus* (total de 3 espécimes observados), foram observadas algumas diferenças que justificam os morfotipos como duas espécies nominais diferentes. Uma comparação entre as duas espécies é apresentada a seguir.

A espécie *H. serrulatus* apresentou em relação à *H. rhombifer*:

- a) o corpo mais estreito (os espécimes não têm um aspecto tão arredondado quanto os de *H. rhombifer*) e o pedúnculo caudal mais robusto, ou seja, menor diferença entre a altura máxima do corpo e do pedúnculo caudal;
- b) igualmente, a presença de uma “placa ventral” modificada (embora as escamas ventrais do abdômen estejam pouco preservadas, foi possível a identificação);
- c) mais de 45 fileiras de escamas ao longo da linha lateral (de 40 à 50 em *H. rhombifer*);
- d) cerca de 40 escamas na fileira da parte mais alta do corpo (mesmo número de escamas de *H. rhombifer*);
- e) mesmo número de raios totais na nadadeira dorsal, cerca de 20.

Todas as informações acima são apresentadas de forma mais detalhada no apêndice B, tabela 7.

A partir da comparação apresentada, encontramos como única variação significativa entre *H. rhombifer* e *H. serrulatus* a forma do corpo. Para chegar a esta conclusão consideramos dois espécimes de *H. serrulatus* (NHMUKPVP 3580 e AMNH 7741), pois os demais são incompletos e não puderam ser confirmados como pertencentes ao gênero *Heterolepidotus*. O espécime NHMUKPVP 6423 (identificado como *H. latus*) pode se tratar de *H. serrulatus*, entretanto o mesmo apresentou o corpo tão distorcido que tal hipótese não pôde ser confirmada. Por outro lado, a espécie *H. serrulatus* passou a contar com mais um exemplar, este bem preservado e completo, o qual era, até o presente momento, conhecido como *H. typicus* (ver os comentários sobre esta espécie na p. 86).

6.3.3 Informações quanto a mudança na nomenclatura da espécie tipo do gênero *Heterolepidotus*

Informamos no começo do presente trabalho que a terminologia adotada para a espécie tipo (e.g., *Heterolepidotus latus*) foi questionada por Gardiner (1960), que sugeriu o binômio *Heterolepidous rhombifer* como terminologia correta a ser utilizada. Entretanto, esta mudança não foi aderida por nenhum trabalho posterior e o binômio *Heterolepidotus latus* continuou a ser empregado.

O problema de nomenclatura no gênero *Heterolepidotus*, teve início quando da sua criação. Ao descrever a espécie tipo (*H. latus*), Egerton (1872) sugeriu uma espécie como sinônimo sênior (*Lepidotes fimbriatus* Agassiz, 1833-45). Logo, a nova espécie deveria manter o nome específico do sinônimo sênior e alterar somente o nome genérico, ou seja, a nova espécie deveria ser denominada como *Heterolepidotus fimbriatus*. Erroneamente, Egerton elegeu um novo binômio para a espécie: *Heterolepidotus latus*. Posteriormente, Woodward (1895b) disponibilizou uma sistemática paleontológica para a espécie *H. latus*, indicando novos sinônimos. Inclusive apresentou como sinônimo sênior a espécie *Dapedius fimbriatus*, mas também erroneamente não alterou o nome da espécie tipo, mantendo o binômio *Heterolepidotus latus* como válido. Somente em 1960 a nomenclatura utilizada foi questionada por Gardiner. Entretanto, o autor questionou a sinonímia com a espécie *Dapedius fimbriatus* apresentada por Woodward. Para Gardiner (1960) o espécime descrito por Agassiz (holótipo de *Dapedius fimbriatus*, perdido durante a guerra) não apresentava características

diagnósticas de *Heterolepidotus*. Analisando a ilustração e a descrição apresentada por Agassiz (cf., Agassiz 1833-45, volume 2, p. 247 e tabela 33, fig. 1) e considerando ainda a informação da procedência e idade do exemplar (Tirol, Triássico da Áustria), concordamos com Gardiner (1960) que *Dapedius fimbriatus* não é sinônimo de *H. latus* (examinando o material disponível em diversas coleções europeias, não encontramos qualquer representante do gênero *Heterolepidotus* no Triássico). Desta forma, assim como o apresentado por Gardiner (1960) o binômio *Semionotus rhombifer* passa a ser o sinônimo mais antigo, e pela lei da prioridade do ICZN (1999) deve ser o nome utilizado (cf., ICZN, 1999, capítulo 6, artigo 23). Assim a correta designação da espécie tipo do gênero *Heterolepidotus* é: *Heterolepidotus rhombifer* (ver sistemática paleontológica na descrição, p. 71).

6.3.4 Comparação de *Heterolepidotus* com outros grupos de Neopterygii

Conforme mencionado anteriormente representantes do gênero *Heterolepidotus* foram inúmeras vezes comparados na literatura a alguns gêneros atualmente posicionados em *Ginglymodi* (e.g., *Lepidotus*, *Semionotus*, *Paralepidotus*) como também a alguns gêneros posicionados em *Halecomorphi* (e.g., *Eugnathus*, *Ophiopsis*, *Teoichthys*). A partir da redescrição de *Heterolepidotus* utilizamos a espécie tipo, a mais completa em dados anatômicos, para uma comparação com algumas espécies dos grupos anteriormente citados.

Heterolepidotus* versus *Ginglymodi

As espécies do gênero *Heterolepidotus* foram, em geral, preliminarmente descritas como *Lepidotus* (e.g., *Lepidotus serrulatus*, *Lepidotus fimbriatus*, *Lepidotus pectoralis*) (cf., Woodward, 1895b). Nos trabalhos subsequentes à descrição os gêneros *Heterolepidotus* e *Lepidotus* foram frequentemente comparados, destacando-se a semelhança quanto morfologia e disposição das escamas (e.g., Kner, 1886; Bassani, 1886; Deecke, 1889). Em muitas descrições, um corpo coberto por escamas ganoides e morfologia que se assemelhava as carpas atuais foram características atribuídas, por vários autores, tanto aos gêneros *Lepidotus* e *Semionotus* quanto ao gênero *Heterolepidotus*. Em visitas a coleções científicas encontramos algumas vezes espécimes identificados como *Heterolepidotus*, mas que na verdade se tratavam de um tipo de “Semionontiformes”. Os gêneros *Allolepidotus*, *Sangiorgioichthys* e *Paralepidotus*, que assim como *Heterolepidotus* apresentam um corpo

robusto e coberto por escamas ganoides, também são por vezes confundidos com o gênero *Heterolepidotus*, havendo até mesmo questionamentos acerca das sinonímias desses gêneros. Como exemplo, as espécies *Lepidotus fimbriatus* e *L. parvulus*, tratadas como sinônimas de *Heterolepidotus* por Woodward (1895b) foram sugeridas como possíveis sinônimos de *Paralepidotus* por Tintori (1996). Embora haja muita confusão quanto à identificação das espécies, a semelhança existente entre o gênero *Heterolepidotus* e outros gêneros ginglimódios é basicamente em relação às escamas e o formato do corpo. A maior dificuldade para identificação desses grupos é quando o espécime apresenta apenas a parte mediana do corpo, não apresentando nem crânio nem região caudal. Da mesma forma como discutido anteriormente no caso da comparação entre Ophiopsidae e Macrosemiidae, inúmeras diferenças anatômicas podem ser apontadas entre o gênero *Heterolepidotus* e outros “Semionotiformes” (e.g., *Semionotus*, *Lepidotes* e *Paralepidotus*). Dentre estas, podemos destacar: o tipo de articulação mandibular; o número e a forma dos ossos circum-orbitais e os diferentes tipos de dentes.

É necessário deixar claro que uma ampla discussão sobre as relações dos grupos considerados “Semionotiformes” vem sendo debatida na literatura (e.g., Olsen and Mc. Cune, 1991, Wenz, 1999 e López-Arbarello et al. 2012). Uma revisão de todos os táxons descritos é necessária para posterior estudo de seu posicionamento no interior de Ginglymodi. Esta revisão não é o objetivo do presente trabalho e na tentativa de comparar o gênero *Heterolepidotus* com alguns peixes “Semionotiformes” tentamos selecionar espécies de cada grupo apresentado na hipótese filogenética mais recente que discutiu as relações internas de Ginglymodi, apresentada por López-Arbarello et al. (2012).

Sendo assim, uma comparação anatômica entre a espécie *H. rhombifer* e algumas espécies de “Semionotiformes” [*Callipurbeckia notopterus* (Thiollière, 1853); *Lepidotes elvensis* Wenz, 1967; *Semionotus elegans* Newberry, 1888; *Tlayuamichin itzli* López-Arbarello & Alvarado-Ortega, 2011; *Pliodetes nigeriensis* Wenz, 1999; *Sangiorgioichthys aldae* Tintori & Lombardo, 2007 e *Paralepidotus ornatus* Agassiz, 1833-45] é apresentada a seguir.

Como no caso já apresentado, no qual a espécie *P. bidorsalis* foi comparada com espécies da ordem Macrosemiiformes, a identificação das diferenças anatômicas entre a espécie *H. rhombifer* e espécies de “Semionotiformes” é fácil, quando são disponíveis espécimes bem preservados e relativamente completos. Isso ocorre, pois os grupos

comparados pertencem à divisões taxonômicas distintas, Halecomorphi e Ginglymodi, respectivamente.

Quanto ao formato do corpo, o qual é robusto, com a porção anterior à nadadeira dorsal significativamente mais larga que a porção posterior (e.g., cerca de 30% a 35%), conferindo ao peixe um formato arredondado, a espécie *H. rhombifer* assemelha-se a algumas espécies de “Semionontiformes” (e.g., *Tlayuamichin*, *Sangiorgioichthys* e *Paralepidotus*).

Já quanto à cobertura corporal todas as espécies utilizadas nesta comparação apresentam escamas ganoides mais altas que largas na porção anterior do corpo e mais largas que altas na porção posterior, mas só a espécie *H. rhombifer* (assim como as demais espécies de *Heterolepidotus*) apresenta uma placa de escamas diferenciadas na porção ventral do abdômen. Por outro lado, foi observado em algumas espécies de “Semionontiformes” escamas modificadas na margem dorsal do corpo (à frente da nadadeira dorsal), as quais se assemelham as fulcras basais (e.g., *Paralepidotus*, *Sangiorgioichthys* e *Tlayuamichin*). Esta característica já foi descrita como sinapomórfica para peixes “Semionotiformes” (Olsen & McCune, 1991). Em relação ao número de escamas, os indivíduos comparados apresentaram diferenças significativas. As espécies de “Semionotiformes” apresentaram cerca de 30 à 40 escamas ao longo da linha lateral, de 20 à 30 na porção mais alta do corpo e cerca de 10 no pedúnculo caudal. Enquanto isso, *H. rhombifer* apresentou cerca de 50, 50 e 20, respectivamente (ver apêndice B, tabela 7).

Em relação à anatomia craniana, a espécie *H. rhombifer* difere das espécies de “Semionontiformes” em inúmeros pontos. Os ossos infraorbitais, por exemplo, variam em número, forma e disposição. Em *H. rhombifer*, por exemplo, os infraorbitais são em número de quatro enquanto nas espécies de “Semionotiformes” esse varia de sete à dez. Quanto a forma, assim como nos peixes ofiopsídeos, os primeiros infraorbitais de *Heterolepidotus*, são hipertrofiados tendo quase ou a mesma profundidade da órbita (sendo que o primeiro infraorbital, o lacrimal, apresenta não só a mesma profundidade, mas aproximadamente o mesmo tamanho da órbita). Já os peixes “Semionotiformes”, em geral, apresentam os infraorbitais com a metade (ou menos da metade) da profundidade da órbita. Dos exemplares aqui analisados, a espécie *Lepidotes elvensis*, apresentou a maior parte dos ossos circum-orbitais hipertrofiados (bem profundos). O posicionamento do último infraorbital (o dermoesfenótico) também variou entre *H. rhombifer* e as demais espécies analisadas; estando ou completamente incorporado ao teto craniano ou fazendo parte da órbita, respectivamente. Quanto à disposição, os ossos circum-orbitais podem formar um anel fechado ou não. A

primeira condição ocorre na espécie de *H. rhombifer* enquanto a segunda ocorre nas espécies de “Semionotiformes” aqui examinadas.

Uma característica variável entre os dois grupos e que normalmente é de fácil observação é o tamanho do processo do subopérculo. Esse processo é muito discreto em *H. rhombifer* enquanto nos “Semionotiformes” é bastante visível, alcançando pelo menos 1/3 da altura do opérculo.

Outra diferença identificada foi relativa à maxila e a morfologia/presença/ausência dos dentes da mesma. *H. rhombifer* apresentou a maxila com um entalhe posterior, caráter sinapomórfico para Halecomorphi (Grande & Bemis, 1998). Esta característica não está presente em nenhum dos “Semionotiformes” que foram aqui examinados. Os dentes maxilares foram encontrados em todos os espécimes de *H. rhombifer* e também nos espécimes das demais espécies nominais descritas para o gênero *Heterolepidotus*. Estes eram dentes triangulares e pontiagudos, cobertos por um capuz de acrodina que mantinha o formato pontiagudo do cume do dente. Já nas espécies de “Semionotiformes” observadas, algumas apresentaram maxilas dentadas (e.g., *Semionotus elegans*), enquanto a maioria apresentou maxila edentada (e.g., *Sangiorgioichthys aldae*). Quando apresentaram dentes, os mesmos eram, em geral, abaulados no cume, como dentes adaptados para triturar. A mesma morfologia foi observada nos outros dentes da boca, como os do dentário e da pré-maxila. Exceções a essa regra, foram as espécies *Semionotus elegans* e *Sangiorgioichthys aldae*, que também apresentaram dentes pontiagudos como *H. rhombifer*.

Outro ponto onde encontramos diferenças entre os grupos comparados foi referente a articulação mandibular, a qual foi um pouco difícil de visualizar na maioria dos espécimes. A participação do simplético na articulação mandibular (dupla articulação) é considerada uma sinapomorfia de Halecomorphi (e.g., Patterson, 1973 e Grande & Bemis, 1998) e foi claramente observado em *H. rhombifer* (e.g., exemplar NHMUKPVP 2009). Já nos exemplares de “Semionotiformes” esta característica não foi observada, e ainda foi identificada a presença do quadratojugal em alguns espécimes (e.g., *Lepidotes notopecterus* e *Paralepidotus* sp.). Além da participação ou não do simplético foi analisado o posicionamento da articulação mandibular, a qual se mostrou posterior (na altura do meio da órbita) em *H. rhombifer* e anterior (na altura da margem anterior da órbita) nos “Semionotiformes”.

Em relação às nadadeiras, foi observada variação na quantidade de raios e no posicionamento da dorsal entre todas as espécies, não sendo por isso considerada uma variação significativa. Exceto quanto à nadadeira caudal, na qual foi identificado um padrão

na quantidade de raios principais, que variou entre 15 e 20 nos espécimes de “Semionotiformes” e foi cerca de 30 em *H. rhombifer*. Outra diferença que vale ressaltar é quanto à nadadeira peitoral de *H. rhombifer*, a qual é mais desenvolvida do que o normalmente observado em outros peixes. Os espécimes de ambos os grupos apresentaram fulcras à frente de todas as nadadeiras.

***Heterolepidotus* versus Halecomorphi**

Como mencionado na introdução desta sessão o gênero *Heterolepidotus* foi sugerido por diversos autores (e.g., Woodward, 1895a e b; Bartram, 1975 e Lambers, 1995) como pertencente à clados da divisão Halecomorphi (Eugnathidae e Ophiopsidae). Atualmente, o gênero é considerado como Halecomorphi *incertae sedis* (e.g., Gardiner et al., 1996; Grande & Bemis, 1998 e Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008). No presente trabalho, mostramos de forma comparativa a confirmação desta hipótese (*Heterolepidotus* como Halecomorphi) e ressaltamos ainda as similaridades de *Heterolepidotus* e os peixes ofiopsídeos.

O clado Halecomorphi é atualmente suportado por três sinapomorfias principais (e.g., simplético participando da articulação mandibular; maxila com um entalhe presente na margem posterior e presença de uma única supramaxila), as quais foram todas identificadas nos espécimes de *Heterolepidotus* (Apêndice A, Fig. 27). Comparando o gênero com demais grupos de halecomórfos (Amiiformes, Ionoscopiformes, Caturidae – *sensu* Grande & Bemis, 1998 – e Furidae – *sensu* López-Arbarello et al. 2014) podemos perceber inúmeras outras semelhanças na anatomia craniana (e.g., anatomia e disposição dos ossos do teto craniano e do endocrânio; composição do processo coronoide e organização da série circum-orbital).

Confirmado como um peixe halecomórfo a questão seguinte a ser abordada sobre o gênero *Heterolepidotus* é relativa ao seu posicionamento no interior de Halecomorphi.

Heterolepidotus apresentou inúmeras semelhanças, principalmente, com os representantes da família Ophiopsidae e com representantes da família “Furidae” (*sensu* López-Arbarello et al., 2014). Algumas já foram ressaltadas por certos autores (e.g., Bartram, 1975; Schaeffer, 1960; Applegate, 1988) e serão aqui apresentadas de forma comparativa e ilustrativa juntamente com todas as outras semelhanças identificadas.

Os ossos do teto craniano de *H. rhombifer* apresentaram a mesma forma e disposição dos ossos observados em peixes halecomórfos (e.g., *Calamopleurus cylindricus*, *Caturus*

furcatus, *Teoichthys kallistos*, *Furo muensteri* e *Ionoscopus desori*). Entretanto o grau de participação do osso dermoesfenótico no teto craniano (fazendo totalmente parte do teto) e a condição de exposição de parte do esfenótico (= autoesfenótico) é exatamente como ocorre em peixes ofiopsídeos (e.g., *Teoichthys kallistos* e *Ophiopsis procera*), furídeos (e.g., *Furo muensteri* e *Robustichthys luopingensis*) e ionoscopídeos (e.g., *Ionoscopus desori* e *Oshunia brevis*).

Quando analisamos a anatomia dos ossos da face, principalmente os ossos circum-orbitais, identificamos mais semelhanças entre os peixes ofiopsídeos e o gênero *Heterolepidotus* (comparar figuras 19, 25 e 28 do apêndice A). Em geral, os representantes dos táxons citados (e.g., *Ophiopsis*, *Macrepistius*, *Placidichthys* e *Heterolepidotus*) apresentam os três primeiros infraorbitais altos, aproximadamente com a mesma profundidade da órbita; o último infraorbital com a borda posterior inclinada posterodorsalmente e o lacrimal hipertrofiado, aproximadamente com o mesmo tamanho da órbita. Além dos ossos circum-orbitais, *Heterolepidotus* apresenta a morfologia dos demais ossos da face bem semelhante aos dos demais ofiopsídeos, como por exemplo (Apêndice A, Figs. 25 e 28): presença de uma única supramaxila; simplético participando da articulação mandibular; maxila com um entalhe posterior, portando dentes triangulares e pontiagudos; ceratohial alongado, curvado medialmente e portando inúmeros branquiostegais (cerca de 10); série opercular composta por opérculo, subopérculo e interopérculo, sendo o processo do subopérculo bem discreto (quase inexistente se comparado ao que ocorre nos peixes “Semionontiformes”); pós-cleित्रo formado por pelo menos 3 placas e presença de uma única placa gular. Além de dividir essas características com os peixes que tem posicionamento confirmado em Ophiopsidae, *Heterolepidotus* também divide essas características com representantes halecomórfos *incertae sedis* (e.g., *Osteorachis* e *Neorhombolepis*) e com o clado Furidae, recentemente sugerido como grupo irmão de Ophiopsidae (cf., López-Arbarello et al., 2014).

A presença de ossículos entre os raios da nadadeira caudal portando o canal da linha lateral, sugerida como sinapomorfia de Ophiopsidae por Bartram (1975), não foi observada em nenhum dos espécimes de *Heterolepidotus* analisados.

6.4 Análise comparativa dos grupos *incertae sedis*

Os táxons de posição taxonômica incerta (i.e., *incertae sedis*), ou seja, um táxon sem a posição exata dentro da classificação (i.e., sem família, gênero ou espécie determinado), é algo comum de se encontrar no estudo do registro fóssil.

A existência de táxons sem posicionamento definido dentro da classificação vigente pode estar relacionada a uma série de fatores, a saber: escassez de material de comparação; controvérsia na classificação, quando há um desacordo entre autores sobre o posicionamento do táxon; ou quando o táxon em questão se trata de um táxon basal de determinado grupo dentro do qual não se pode aferir o posicionamento. Todos esses fatores estão de fato relacionados à incompletude do registro fóssil.

No presente trabalho, foram abordados alguns táxons considerados como *incertae sedis*. O gênero *Heterolepidotus*, o qual apresentou maior número de fósseis, aproximadamente completos e relativamente com boa qualidade de preservação, pôde ter seu posicionamento melhor auferido. Este se encaixa na condição de ser um táxon basal à Ophiopsidae. Entretanto, sua posição exata é difícil de designar pela falta de conhecimento de outros grupos (como a família Caturidae, por exemplo) ou mesmo pela inexistência do registro fossilífero de outros táxons aparentados.

No caso dos gêneros *Osteorachis*, *Neorhombolepis* e *Aphanepygus* foi mais difícil se obter melhores resultados referente ao posicionamento taxonômico, já que o material conhecido destes grupos é incompleto ou escasso. Todavia a comparação com a família Ophiopsidae foi realizada e a princípio descartada como categoria taxonômica para posicionar esses três gêneros.

Quanto ao gênero *Osteorachis*, um melhor conhecimento do grupo pode ser obtido a partir da revisão da família Caturidae (= Eugnathidae). Alguns espécimes examinados em coleções, os quais estão identificados como *Eugnathus*, podem ter relação com o material analisado de *Osteorachis*. Logo, uma melhor compreensão dos grupos que já foram relacionados à família Caturidae pode facilitar o posicionamento de *Osteorachis*.

Já o gênero *Neorhombolepis* é realmente pouco informativo. Provavelmente é sinônimo de *Macrepistius arenatus*. Todavia somente a observação de outros espécimes poderia contribuir para um melhor entendimento do táxon.

O caso do gênero *Aphanepygus* é diferente dos dois últimos gêneros supracitados. Apesar de *Aphanepygus* ser representado por um baixo número amostral (= 5 espécimes), os

espécimes conhecidos são bastante informativos anatomicamente. Entretanto, o gênero apresenta características peculiares aos grupos a que está sendo comparado, o que dificulta sua classificação. A investigação de algumas características anatômicas importantes para classificação, como por exemplo, o tipo de articulação mandibular, precisa ser realizada. Essa característica, como outras informações do endocrânio e do endoesqueleto caudal, não foram examinadas no presente trabalho, pois estavam encobertas pelas esquamulas que são comuns na espécie. Todavia, a utilização de outras tecnologias, como a tomografia computadorizada ou aquisição de imagens de síncrotron, pode aumentar o conhecimento do gênero contribuindo para o entendimento de suas relações. Em uma colaboração com pesquisadores do NHM, já estão previstas aquisições de tomografias de espécimes de *A. dorsalis*, assim como a confecção de lâminas histológicas das escamas e das esquamulas para comparação com outros grupos.

Apesar da grande importância da classificação, o mais importante no estudo de grupos tanto fósseis quanto atuais é a compreensão do processo evolutivo. Devido aos diversos hiatos no registro fóssil, muitos pontos podem ficar sem um entendimento adequado no estudo filogenético, como no caso aqui apresentado dos grupos *incertae sedis*.

6.5 Comparação de *Placidichthys*, *Macrosemiidae* e *Ophiopsidae*

No presente trabalho *Placidichthys bidorsalis* teve mais uma vez seu posicionamento confirmado no interior de Neopterygii e diversas semelhanças e diferenças foram apontadas entre *Placidichthys* e representantes de *Macrosemiidae* e *Ophiopsidae* na p. 107.

Todavia, três características utilizadas nesta comparação são discutidas abaixo: a presença de escama ganoide, a presença de uma nadadeira dorsal dividida, e articulação mandibular com a participação do simplético (dupla articulação mandibular).

Escamas ganoides

O termo ‘escamas ganoides’ vem sendo utilizado frequentemente na literatura para indicar qualquer escama que possua uma camada esmaltada, brilhante, ou seja, uma camada de ganoína (e.g., Schultze, 1966; Francilion et al., 1989; Sire et al. 1990) . As ‘escamas ganoides’ são muito comuns em diversos grupos de peixes, entretanto, restrita à actinoptérígios (Schultze, 1977). Sua presença já foi utilizada, até mesmo, como caráter

diagnóstico. Como exemplo, Agassiz (1834-45) agrupou peixes que apresentavam ‘escamas ganoídes’ em uma única ordem - denominada Ganoídei (e.g., Pycnodontes, *Lepidotus*, *Ophiopsis*, *Notagogus*). Mais tarde, à medida que estes peixes foram sendo mais estudados, os mesmos foram sendo agrupados em ordens e famílias diferentes (e.g., *Ophiopsis* em Ophiopsidae e *Notagogus* em Macrosemiidae).

Muitos trabalhos já discutiram as denominações para cada tipo de escama existente (e.g., Francillon et al., 1989; Sire et al. 1990; Schultze, 1996), sendo que a visão mais recente (Schultze, 1996) é apresentada de forma esquemática no apêndice B, tabela 8.

Diferentemente da escama romboide (=ganoíde), a escama elasmóide do tipo amioíde não está restrita aos actinoptérios, ela aparece diversas vezes na história evolutiva tanto dos actinoptérios quanto dos sarcoptérios (Schultze, 1996).

Analisando a história evolutiva das escamas entre os actinoptérios, Schultze (1996) apresentou dois exemplos de desenvolvimento convergente em Caturidae e Amiidae (e.g., os gêneros *Furo* e *Sinamia* apresentariam escamas romboídes do tipo lepisosteóide, o que faria com que esses representantes fossem considerados basais dentro dessas linhagens – Caturidae e Amiidae – enquanto os demais representantes, em teoria mais avançados, apresentariam escamas amioíde). Em adição o autor apresentou outro exemplo, no qual indicou a presença de um gênero (*Enchelyolepis*) com escama amioíde na família Macrosemiidae – caracterizada, principalmente, por representantes com escamas romboídes do tipo lepisosteóide.

A hipótese do gênero *Furo* ser um representante com escama romboíde em uma família predominantemente de escama amioíde, vem sendo refutada a partir de estudos acerca de representantes deste gênero (e.g., Lane & Ebert, 2012). Atualmente, espécies que foram revisadas (e.g., *Furo muensteri*) estão sendo posicionadas em uma família separada dos demais Caturidae - a família Furidae. Esta família foi considerada como grupo irmão de uma família com representantes exclusivamente portadores de escamas romboídes – a família Ophiopsidae (cf., López-Arbarello et al., 2014).

A revisão anatômica de diversos grupos de actinoptérios, dando-se atenção ao estudo das escamas, pode ajudar a compreender e explicar melhor a história evolutiva destas estruturas dentro do clado.

Atualmente, acredita-se que a escama romboíde (=ganoíde) é primitiva em relação à escama elasmóide (Sire et al., 1990), e ainda que durante a evolução ocorreria uma transição gradual da escama romboíde do tipo paleoniscoíde para o tipo lepisosteóide (Schultze, 1996).

A partir das informações acima discutidas, pode-se concluir que a escama não pode ser usada única e exclusivamente como caráter diagnóstico, mas em conjunto com outros caracteres anatômicos pode contribuir com o estudo filogenético. Sendo a escama ganoide basal ela pode estar presente em Macrosemiiformes e também em Ophiopsidae. Logo, o mesmo tipo de escama encontrada em *Placidichthys* e peixes macrosemiídeos, não pode indicar por si só relação filogenética entre esses grupos.

Forma da nadadeira dorsal

Partindo do mesmo pressuposto utilizado no caso das escamas discutido acima, a forma da nadadeira dorsal não pode ser considerada como característica indicativa de relação filogenética. Dentre os actinoptérgios a nadadeira dorsal é uma estrutura altamente variável, até mesmo em relação à mesma espécie (variação intraespecífica, dimorfismo sexual). Dentre os peixes teleósteos encontramos diversos exemplos nos quais indivíduos machos e fêmeas apresentam variação de cor, forma e tamanho da nadadeira dorsal e estas variações podem ocorrer somente no período reprodutivo ou perpetuar após a maturidade sexual (cf., Faria et al., 2006 e Rapp Py-Daniel & Cox Fernandes, 2005). Desta forma, a morfologia da nadadeira dorsal é uma característica difícil de utilizar até mesmo para diagnose de uma espécie. O uso desse tipo de informação (variação na nadadeira dorsal) é muito mais difícil quando se trabalha com espécimes exclusivamente fósseis.

No caso de *Placidichthys bidorsalis*, a espécie foi indicada como pertencente à ordem Macrosemiiformes por dividir com as espécies deste táxon a condição da presença de uma nadadeira dorsal alongada e subdividida (cf., Murray & Wilson, 2009). Embora essa condição seja comum dentre os Macrosemiiformes, ela não é exclusiva à ordem, podendo ser observada, por exemplo, em inúmeros teleósteos e no gênero *Aphanepygus*. A comparação da espécie *P. bidorsalis* com espécies de peixes macrosemiídeos demonstrou que apesar de dividirem a condição da nadadeira dorsal alongada e subdividida, *Placidichthys* compartilha com os peixes ophiopsídeos inúmeras características anatômicas (e.g., dupla articulação mandibular; número e forma dos ossos infraorbitais; dermoesfenótico completamente anexado ao teto craniano e portando o canal sensorial na face interna à órbita) que confirmam o seu posicionamento dentre os peixes halecomórfos, na família Ophiopsidae.

Dupla articulação mandibular

A articulação mandibular (articulação entre o palato quadrado e a maxila inferior) pode ser de dois tipos: simples ou dupla. No primeiro tipo, ao contrário do segundo, não há a participação do osso simplético e a articulação ocorre em um único ponto, entre o quadrado e o elemento articular do processo coronoide. Já no segundo tipo, a articulação ocorre em dois pontos, entre o quadrado e o elemento articular do processo coronoide e entre o simplético e o mesmo elemento. Na espécie *Amia calva*, por exemplo, o quadrado se articula ao osso articular 1 e o simplético ao osso articular 2. Em alguns grupos, como Ophiopsidae e Ionoscopidae, estes elementos articulares são fusionados e a articulação do quadrado e do simplético ocorre no mesmo osso, mas em pontos diferentes. A visualização de dois côndilos de articulação em fósseis, do quadrado e do simplético, é indicativo de articulação dupla (cf., Patterson, 1973 e Grande & Bemis, 1998). Provavelmente este termo, dupla articulação, não é o mais adequado, já que na articulação simples também há dois côndilos participando da articulação mandibular (embora em posições diferentes), o côndilo do quadrado e do quadratojugal. Possivelmente uma denominação mais adequada para descrever tal variação seja: participação, ou não, do simplético na articulação mandibular. Entretanto, no presente trabalho, optou-se por utilizar a nomenclatura já difundida.

A dupla articulação é uma das principais características diagnósticas amplamente aceitas para Halecomorphi. Foi proposta por Patterson (1973) e mantida por diversos autores (e.g., Bartram, 1975; Gardiner et al., 1996; Grande & Bemis, 1998 e Grande, 2010). Entretanto, a observação de um simplético participando da articulação mandibular em indivíduos do gênero *Pteronisculus* (e.g., Olsen, 1984 e Véran, 1988) levantou a hipótese de que esta característica seria primitiva para Neopterygii (Olsen, 1984) e não sinapomórfica para Halecomorphi como sugerido por Patterson (1973). Essa hipótese foi fortalecida com a observação da dupla articulação em outro grupo supostamente não halecomórfo, a espécie *Vinctifer comptoni* (e.g., Brito, 1988; 1997). Esta característica estaria presente também em algumas espécies de picnodontes (cf., Poyato-Ariza & Wenz, 2002), grupo de posicionamento ainda discutível.

Atualmente, a dupla articulação como sinapomorfia de Halecomorphi ainda é a hipótese mais bem sustentada. A dupla articulação presente em peixes halecomórfos não é considerada homóloga à articulação reportada para paleoniscídeos (e.g., Lambers, 1994; Patterson, 1994; Grande & Bemis, 1998 e Grande, 2010). Além disso, a dupla articulação de

Vinctifer comptoni ou é inexistente (cf., Maisey, 1991 – segundo o autor o simplético estaria presente, mas não participaria da articulação mandibular) ou trata-se de uma homoplasia (Brito, comunicação pessoal). Por fim, os Pycnodontiformes, embora sugeridos como grupo-irmão de Teleostei (Nursall, 1996), ainda carecem de um melhor posicionamento em relação aos outros grupos de Neopterygii. Desta forma, no presente trabalho foi considerada a hipótese de Patterson (1973) como a mais provável, ou seja, a presença de dupla articulação é sinapomorfia de Halecomorphi.

Em *Placidichthys bidorsalis* é clara a articulação do simplético, assim como do quadrado, com o osso articular. Esse caráter, juntamente com os demais apresentados, confirmou o posicionamento da espécie no clado Halecomorphi e na família Ophiopsidae.

Por outro lado, os peixes macrosemiídeos não apresentam o simplético participando da articulação mandibular. Apesar de ser difícil de ser observado nos espécimes de macrosemiídeos, o simplético já foi reportado para uma espécie (e.g., *Propterus elongatus*), entretanto o osso estaria distante da articulação mandibular (cf., Bartram, 1977a) e não participaria da articulação mandibular. No caso dos peixes macrosemiídeos, outro osso participa da articulação mandibular, o quadratojugal, o qual foi ilustrado por Bartram (1977a) em inúmeras espécies (e.g., *Macrosemius rostratus*, *Propterus elongatus*, *Notagogus inimontis*).

O quadratojugal é um osso de origem dérmica e anteriormente se articula diretamente ao quadrado, fazendo contato com o pré-opérculo e o simplético em indivíduos adultos (e.g., Arratia & Schultze, 1991 e Grande, 2010). Este osso é considerado como sinapomorfia para Osteichthyes, entretanto a sua ausência e a presença do processo posteroventral do quadrado (osso que já foi erroneamente identificado como quadratojugal) são consideradas sinapomorfias de Teleostei (Arratia & Schultze, 1991). Dentre os peixes holósteos, o quadratojugal está presente em Lepisosteiformes, Semionontiformes e Macrosemiiformes, sendo ausente nos peixes halecomórfos (e.g., Amiiiformes e Ionoscopiformes), nos quais o osso simplético participa diretamente da articulação mandibular.

6.6 Ornamentação dérmica e sua utilização como caráter filogenético ou diagnóstico

Ao elaborar o presente trabalho foi encontrada diversas vezes na literatura a utilização da ornamentação dos ossos dérmicos e das escamas como caráter diagnóstico específico (e.g., Agassiz 1833-45; Woodward, 1895b, Meunier & Gayet, 2001, Lane & Ebert, 2015) ou como

caráter filogenético em uma matriz de dados (e.g., Grande & Bemis, 1998, caráter 8; Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008, caráter 18 e 19). Todavia, aqui, esta característica foi considerada como passível de muita variação e uma maior atenção foi dada à sua utilização como qualquer tipo de caráter (diagnóstico ou filogenético).

Dois foram os tipos de ornamentação observados no grupo de estudos do presente trabalho: ornamentação dérmica na superfície dos ossos dérmicos e das escamas, as quais, quando presentes, apareciam na forma de tubérculos, buracos ou rugas e ornamentação serrilhada na margem posterior dos ossos dérmicos ou das escamas.

A ocorrência de ornamentação de tubérculos na superfície dos ossos foi observada em diversos espécimes examinados no presente trabalho (e.g., *Osteorachis*, *Ophiopsis* e *Placidichthys*). Todavia, grande variação na intensidade de ornamentação pôde ser observada e aparentemente esta variação pode estar relacionada com a idade do indivíduo.

Analisando, por exemplo, os espécimes de *Ophiopsis* depositados no NHM (espécimes de menor tamanho) foram encontrados indivíduos com pequeno grau de ornamentação tubercular ou praticamente ausência da mesma (e.g., NHMUKPVP 1090 e 3609, espécimes medindo menos de 10 cm) e indivíduos com a ornamentação mais bem marcada (e.g., NHMUKPVP 8659, espécime com cerca de 20 cm), mas ainda fraca se comparada com indivíduos maiores como os depositados no MHNL (indivíduos com mais de 20 cm).

Além dos espécimes depositados no MHNL (os quais são, em geral, maiores) apresentarem um maior grau de ornamentação tubercular (ornamentação muito bem marcada), foi observado ainda uma variação na distribuição dessa ornamentação no osso, que por vezes se mostrou mais concentrada nas porções centrais (e.g., MHNL 20015.175) e por vezes mais bem distribuída (e.g., MHNL 20015.322). Logo, a hipótese do surgimento da ornamentação dos ossos ocorrendo a partir da região central em direção as bordas até pode ser cogitada, mas não pode ser bem sustentada. Um estudo ontogenético com grupos atuais que apresentem o mesmo tipo de ornamentação, talvez possa esclarecer tal questão.

Observamos também que por vezes a camada mais superficial do osso pode ser perdida, como, por exemplo, no caso de alguns espécimes preparados, e desta forma pode-se obter uma interpretação errônea de que os ossos são lisos, ou seja, desprovidos de ornamentação (e.g., MHNL 20015.427).

Portanto, a presença de ornamentação dérmica por tubérculos de ganoína, assim como seu grau de ocorrência (i.e., se forte ou fraca) e sua distribuição no osso (i.e., se concentrada

na parte central, inferior, superior ou igualmente distribuída) não foi aqui considerada como caráter diagnóstico ou filogenético. Já o tipo de ornamentação dérmica na margem posterior dos ossos e das escamas observados no presente trabalho, foi aqui utilizado de certa forma como caráter filogenético.

A ornamentação serrilhada na borda posterior da escama aqui observada nos peixes ofiopsídeos (e.g., *Placidichthys*, *Ophiopsis* e *Teoichthys*) e no gênero *Heterolepidotus* é comum à diversos grupos que apresentam escamas ganoides (e.g., Macrosemiidae, Pholidophoridae e Paleoniscidae). Nos exemplares de *Ophiopsis* aqui analisados foi observada a margem posterior da escama serrilhada na maioria dos exemplares, tanto em indivíduos de tamanhos menores (jovens) quanto em indivíduos de tamanho maiores (adultos). A única variação perceptível quanto a esta ornamentação foi dela parecer mais ou menos bem marcada (i.e., mais forte ou mais fraca), mas isto está provavelmente ligado à qualidade de preservação. Foi observado que o desgaste desse serrilhado é comum em muitos exemplares, dando até mesmo a impressão de que em algumas escamas a ornamentação é concentrada em somente uma porção da margem posterior (a inferior, por exemplo). Esta condição, foi utilizada, por exemplo, por Lane & Ebert (2015) como caráter diagnóstico de espécies. Todavia, esta hipótese (variação de posicionamento do serrilhado na margem posterior da escama) é aqui descartada, já que foi observado em um mesmo espécime as duas condições (escamas com a margem completamente serrilhada ou com só uma porção serrilhada). Em espécimes do gênero *Heterolepidotus*, também foi observado por vezes escamas serrilhadas na parte anterior do corpo e não serrilhadas na parte posterior. Mas esta condição, igualmente como em *Ophiopsis*, também tem relação com a qualidade de preservação.

Sendo assim, foi utilizado neste trabalho somente a presença/ausência de ornamentação serrilhada na borda posterior da escama como caráter filogenético, mas não a variação e o posicionamento do serrilhado nas escamas. Da mesma forma, foi tratada a ornamentação na borda posterior dos ossos dérmicos. Neste trabalho, foi observado nos ossos extraescapulares e pós-temporais das espécies *Placidichthys bidorsalis* (Apêndice A, Fig. 42A) e *Ophiopsis procera* (Apêndice A, Fig. 42B) um serrilhado (como o das escamas) na margem posterior. Todavia, a ornamentação só pôde ser observada em poucos exemplares. Como não foi encontrada em qualquer outra espécie ou grupo, ficou a dúvida se trata-se de uma característica de difícil preservação ou inconstante, mas ainda assim sua presença/ausência foi considerada como caráter filogenético.

Toda esta questão de ornamentação das escamas e dos ossos dérmicos pode vir ser compreendida a partir de um estudo histológico comparativo dos grupos aqui tratados (em elaboração). Como estes tipos de ornamentações também podem estar relacionados com o crescimento ou deposição da ganoína, um estudo histológico e ontogenético com grupos atuais que apresentem essa substância (como os grupos aqui estudados), pode auxiliar no entendimento das questões aqui levantadas (i.e., surgimento, ocorrência e grau das ornamentações nos ossos dérmicos).

6.7 Análise filogenética

Como o já apresentado na introdução do presente trabalho o pouco conhecimento das relações filogenéticas entre os representantes de Ionoscopiformes e das relações deste *táxon* com outros grupos de Halecomorphi pouco conhecidos associado ainda ao baixo suporte apresentado para a sustentação da própria ordem direcionou um dos objetivos do presente estudo: a realização de uma análise filogenética morfológica de Neopterygii basais, incluindo diversos representantes de Ionoscopiformes e seus relativos *incertae sedis*. Este objetivo visa, principalmente, o teste do posicionamento de Ionoscopiformes no interior de Neopterygii e de suas relações internas bem como o posicionamento de determinados grupos *incertae sedis* relacionados, na literatura, com representantes desta ordem.

Análises anteriores que testaram as relações de Ionoscopidae e Ophiopsidae indicaram não só o posicionamento de ambas as famílias no interior de Halecomorphi como também uma relação de parentesco entre ambas (Apêndice A, Fig. 2A e 2B). A relação Ionoscopidae/Ophiopsidae foi formalizada a partir da criação da ordem Ionoscopiformes (cf., Grande & Bemis, 1998), hipótese também sustentada por trabalhos posteriores (e.g., Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008; Machado, 2011; Xu et al., 2014) (Apêndice A, Fig. 2C, 2E e 5A).

Nas análises realizadas no presente estudo (sem a inclusão de *Neorhombolepis* e *Osteorachis*), a ordem Ionoscopiformes não se manteve válida, independente, da escolha do grupo externo (tanto com a utilização de *Polypterus*, quanto de *Pholidophorus*). A família Ionoscopidae se mostrou mais próxima dos Amiiiformes que da família Ophiopsidae (Apêndice A, Fig. 40), compartilhando com esta ordem algumas sinapomorfias (e.g., dermoesfenótico completamente incorporado ao teto craniano; canal sensorial na franja ventral do dermoesfenótico; autoesfenótico exposto no canto superior da órbita; rostral

aproximadamente em forma de ‘V’). Contudo, esta hipótese é ainda de baixa sustentação, visto que os valores de *bootstrap* para a relação entre Ionoscopidae e Amiiformes foi de 33% e 27%, para as análises com *Polypterus* e *Pholidophorus* como grupos externos, respectivamente. Tais valores foram calculados com o PAUP, já que o programa TNT não apresentou valores de *bootstrap* para este clado. De toda maneira uma possível nova classificação para Halecomorphi é apresentada no apêndice VII (p. 247).

As diferenças aqui observadas entre os representantes de *Ionoscopus* e *Ophiopsis* (quando da revisão anatômica e principalmente em relação ao tipo de escama) apontam para a sustentação da hipótese aqui encontrada (i.e., Ionoscopidae mais próximo de Amiiformes que de Ophiopsidae). Entretanto, os caracteres da matriz de dados precisam ser mais bem trabalhados para que possivelmente se adicione ou se modifique determinados caracteres dessa matriz, contribuindo para uma hipótese mais bem suportada. Possivelmente o melhor conhecimento do endoesqueleto caudal e do endocrânio dos representantes de Ophiopsidae (que podem ser obtidos possivelmente a partir da utilização de tomografia computadorizada), assim como a análise histológica comparativa dos ossos dérmicos e/ou das escamas de ambas as famílias, poderão contribuir para a melhoria da presente matriz de dados morfológicos.

As relações internas de Ophiopsidae e Ionoscopidae, ainda não estão bem resolvidas. As diferenças específicas encontradas no interior destas famílias são expressas por caracteres normalmente difíceis de serem codificados de forma objetiva para uma análise filogenética, como por exemplo, forma do corpo e tamanho da nadadeira dorsal.

Apesar das relações internas de Ophiopsidae não se apresentarem completamente resolvidas na árvore de consenso, as análises aqui apresentadas indicaram o posicionamento da espécie *Placidichthys bidorsalis* no interior desta família, contrariamente à sugestão de Murray & Wilson (2009, Fig. 2D) (i.e., *P. bidorsalis* no interior de Macrosemiiformes, relacionado à Macrosemiidae). Além de ser aqui sugerido como Ophiopsidae, esta espécie foi indicada como mais próxima a espécie *Ophiopsis procera* (proveniente do Jurássico da Europa) do que as demais espécies de ophiopsídeos, *Teoichthys* e *Macrepistius* (provenientes do Cretáceo da América Norte). Esta relação, é sustentada pela presença da ornamentação serrilhada na margem borda posterior do dermopterótico e do pós-temporal.

Uma hipótese filogenética recentemente apresentada indicou a existência de relação entre “Furidae” e Ophiopsidae (cf., López-Arbarello et al., 2014) (Apêndice A, Fig. 5B). O clado Furidae, conforme o apresentado por López-Arbarello et al. (2014) [*Furo muensteri* + (*Archaeosemionotus connectens* + *Robustichthys luopingensis*)] (Apêndice A, Fig. 5B), não

se manteve nas análises aqui realizadas (Apêndice A, Fig. 40). No entanto, houve indicação de uma relação próxima entre *Furo muensteri* e Ophiopsidae. Segundo as presentes análises a espécie *Robustichthys luopingensis* também apresentou certa relação com Ophiopsidae, aparecendo como táxon basal ao clado formado por (Ophiopsidae + *Furo* + *Heterolepidotus*). Contudo, a espécie *Archaeosemionotus connectens* se manteve como um *Holostei incertae sedis* (Apêndice A, Fig. 40).

Apesar de somente um representante do gênero *Furo* ter sido incluído na presente análise, é possível que outros representantes atualmente considerados como Caturidae (e.g., *Furo orthostomus* e *Furo normandica*) também tenham relação com Ophiopsidae, justificando-se talvez a formação de um clado Furidae. Contudo, para compreender as relações entre Ophiopsidae e certos caturídeos, é necessária uma revisão anatômica e filogenética completa da família Caturidae, a qual pode não ser monofilética.

Outra proposta realizada no presente estudo foi de se testar o posicionamento dos táxons *Neorhombolepis*, *Osteorachis*, *Heterolepidotus* e *Aphanepygus*.

Em relação aos dois primeiros gêneros, não foi possível apresentar qualquer hipótese bem resolvida para o seu posicionamento. Esta impossibilidade está intimamente relacionada à incompletude dos espécimes e só pode vir a ser resolvida com a identificação ou descoberta de novos exemplares.

Já o gênero *Heterolepidotus* voltou aqui a ser sugerido como táxon basal à Ophiopsidae, sustentando as hipóteses já apresentadas por Lambers (1995) e Gardiner et al. (1996). A partir da revisão anatômica realizada no presente trabalho, foram claras as semelhanças anatômicas existentes entre *Heterolepidotus* e os representantes de Ophiopsidae, principalmente em relação ao gênero *Teoichthys*. Contudo, a principal sinapomorfia de Ophiopsidae (i.e., presença de ossículos portando o canal da linha lateral entre os raios da nadadeira caudal) não foi encontrada em *Heterolepidotus*. Da mesma forma como o sugerido acima em relação ao gênero *Furo*, as relações dos grupos basais à Ophiopsidae só poderão ser mais bem resolvidas com a melhor compreensão dos táxons caturídeos e a inclusão destes na análise. Talvez assim seja possível compreender ainda melhor o posicionamento do gênero *Heterolepidotus* dentre os peixes halecomórfos.

O gênero *Aphanepygus*, aqui representado pela espécie nominal *A. dorsalis*, apareceu nas análises apresentadas neste estudo como táxon basal à Neopterygii ou como táxon basal à Ginglymodi, dependendo do grupo externo utilizado (Apêndice A, Fig. 40). No entanto, seu posicionamento no interior de Macrosemiiformes, como sugerido por Murray & Wilson

(2009) (Apêndice A, Fig. 2D), não foi confirmado. Mesmo dividindo três características com peixes macrosemiídeos (cf., ausência de supramaxila, ausência de placa gular e nadadeira dorsal longa e dividida), nenhuma das análises mostrou relação entre a família Macrosemiidae ou a ordem Macrosemiiformes e o gênero *Aphanepygus*. De acordo com as análises, *Aphanepygus* compartilha duas apomorfias com *Ginglymodi*: alto número de raios branquiostegais e presença de escamas ganoides. Como o apresentado na discussão da revisão anatômica deste gênero, o conhecimento da anatomia do endocrânio de *Aphanepygus* a partir de tomografias, assim também como o conhecimento da histologia de suas escamas, podem vir a auxiliar o melhor posicionamento filogenético do gênero.

CONCLUSÃO

A revisão anatômica das espécies de *Ionoscopus*, *Ophiopsis* e *Heterolepidotus* realizada no presente estudo contribuiu para a ampliação dos conhecimentos anatômicos acerca das mesmas, trazendo algumas informações anteriormente desconhecidas ou retificando determinados dados encontrados em descrições anteriores. Essa revisão disponibilizou dados que foram utilizados na revisão taxonômica desses mesmos gêneros e gerou, desta forma, diversas sugestões relativas à validade de suas espécies nominais.

Para o gênero *Ionoscopus* foram sugeridas como válidas quatro espécies nominais: *I. pietraroeia*, *I. desori*, *I. cyprinoides* e *I. elongatus*. Além de propostas duas sinonímias (*I. muensteri* e *I. striatissimus* como sinônimos juniores de *I. desori*) e da indicação do binômio *I. analibrevis* como *nomen nudum*.

Para o gênero *Ophiopsis* seis espécies nominais foram sugeridas como válidas: *O. procera*, *O. breviceps*, *O. dorsalis*, *O. lepersonnei*, *O. montsechensis* e *O. lepturus*. Duas das espécies nominais anteriormente consideradas válidas (*O. attenuata* e *O. penicillata*) foram sugeridas como sinônimos juniores da espécie tipo (*O. procera*) e a espécie *O. altivelis* foi sugerida como *nomen dubium*.

Para o gênero *Heterolepidotus* foram sugeridas como válidas duas espécies nominais: *H. rhombifer* e *H. serrulatus*. Além disso, foram propostas: oito espécies nominais como *nomen dubium* (*H. pectoralis*, *H. serratus*, *H. tramelli*, *H. egidii-venantii*, *H. bellotti*, *H. brevis*, *H. gibbus* e *H. parvulus*); uma como *nomen nudum* (*H. striatus*); quatro reversões de gênero (*H. radiato-punctatus*, *H. cephalus*, *H. dorsalis* e *H. leptcephalus*) e duas sinonímias (*H. typicus* como sinônimo júnior de *H. serrulatus* e *H. latus* como sinônimo júnior de *H. rhombifer*).

A comparação anatômica realizada entre os gêneros *incertae sedis* (*Osteorachis*, *Aphanepygus* e *Neorhombolepis*) com representantes de Ophiopsidae indicou diferenças significativas entre *Osteorachis/Aphanepygus* e Ophiopsidae. Contudo, não indicou diferenças entre *Neorhombolepis* e Ophiopsidae, sendo este gênero considerado como possível sinônimo de *Macrepistius arenatus*.

A partir da análise de um novo espécime de *Placidichthys bidorsalis*, novos dados relacionados à anatomia dos ossos da face e da nadadeira dorsal foram adicionados à descrição original. Ainda, uma comparação entre essa espécie e espécies de Macrosemiidae indicou várias diferenças anatômicas entre estes táxons.

As análises filogenéticas que visaram não só testar o posicionamento de Ionoscopiformes, como também o posicionamento de diversos táxons de *incertae sedis* no interior de Neopterygii, apresentaram hipóteses nas quais Ionoscopiformes não se manteve como um clado monofilético. Uma maior proximidade entre Ionoscopidae e Amiiformes foi indicada, resultado já esperado a partir da revisão anatômica realizada. Contudo, o baixo suporte filogenético encontrado para esta relação sugere a necessidade de investigação de novos caracteres que possam aprimorar a matriz de dados para obtenção de hipóteses mais bem suportadas.

As relações internas do principal grupo de estudo (Ionoscopidae e Ophiopsidae) também não se mostraram resolvidas o que aponta a necessidade de incluir mais dados na matriz de caracteres.

Na análise filogenética foi ainda proposto o posicionamento de *Placidichthys bidorsalis* no interior de Ophiopsidae, de *Heterolepidotus* na base de Ophiopsidae e ainda um posicionamento incerto para *Aphanepygus dorsalis*, ora como Neopterygii basal (se utilizado *Polypterus* como grupo externo), ora como Ginglymodi basal (se utilizado *Pholidophorus* como grupo externo).

As revisões anatômica e filogenética realizadas no presente estudo apontaram para a necessidade de maiores investigações acerca do monofiletismo de Ionoscopiformes, além da necessidade do estudo das relações internas de Ophiopsidae e de Ionoscopidae. Este estudo demonstrou, ainda, a necessidade de revisão anatômica e filogenética da família Caturidae, a qual possivelmente não é monofilética.

O desenvolvimento de estudos histológicos comparativos dos ossos dérmicos e das escamas de vários dos grupos aqui tratados, os quais se iniciaram durante este trabalho, poderão contribuir para o aprimoramento da matriz de dados aqui utilizada. Além disso, estudos ontogenéticos de grupos atuais com o mesmo tipo de ossos dérmicos e de escamas dos grupos aqui abordados poderão vir a esclarecer questões acerca de variações individuais, intra e interespecíficas, de difícil resolução analisando apenas material fóssilífero, como por exemplo a variação da ornamentação dérmica e a presença de margens serrilhadas em algumas escamas e ossos dérmicos.

REFERÊNCIAS

- AGASSIZ, L. *Researches sur les poissons fossiles*. Published by the author, printed by Petitpierre, **Neuchâtel**, 5 volumes plus supplements, 1833–1845.
- ALVARADO-ORTEGA, J.; ESPINOSA-ARRUBARRENA, L. A new genus of Ionoscopiform fish (Halecomorphi) from the Lower Cretaceous (Albian) lithographic limestones of the Tlayúa quarry, Puebla, México. *Journal of Paleontology*, v.82 (1), p. 163 – 175, 2008.
- APPLEGATE, S. P. A new genus and species of a holostean belonging to the family Ophiopsidae, *Teoichthys kallistos*, from the Cretaceous near Tepexi de Rodríguez, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, **Instituto de Geología, Revista 7**, p. 200-205, 1988
- ARRATIA, G. The sister-group of Teleostei: consensus and disagreements. *Journal of vertebrate Paleontology*, v. 21, issue 4, p. 767-773, 2001.
- ARRATIA, G. Actinopterygian postcranial skeleton with special reference to the diversity of fin ray elements, and the problem of identifying homologies. In: ARRATIA, G., SHULTZE, H. P. & WILSON, M. V. H. (eds.): **Mesozoic Fishes 4 - Homology and Phylogeny**, München, Germany, v. 4, p. 49 – 101, 2008.
- ARRATIA, G.; H. P. SHULTZE. Palatoquadrate and its ossifications: development and homology within osteichthyans. *Journal of Morphology*, v. 208, p. 1-81, 1991.
- ARRATIA, G.; H. P. SHULTZE. The Macrosemiiforme fish companion of the Late Jurassic theropod *Juravenator* from Schamhaupten, Bavaria, Germany. *Fossil Record*, v. 15, p. 5–25, 2012.
- BARTRAM, A. W. H. The holostean fish genus *Ophiopsis* Agassiz. *Zoological Journal of the Linnean Society* v. 56, p. 183–502, 1975.
- BARTRAM, A. W. H. The Macrosemiidae, a Mesozoic family of Holostean fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, v. 29, p. 137–234, 1977a.
- BARTRAM, A. W. H. A problematic Upper Cretaceous holostean fishes genus *Aphanepygus*. *Journal of Natural History*, v. 11, p. 361-370, 1977b.
- BASSANI, F. Vorläufige Mittheilungen über die fischfauna der Insel Lesina. **Verh. Geol. Reichsanst. (St. Anst. Landesanst.)**, Wien, p. 161-168, 1879.
- BASSANI, F. Pisces. **Kaiserliche Akademie der Wissenschaften**, v. 54(2), 200 p., 1882.
- BASSANI, F. Sui fossili e sull'età degli schisti bituminosi triasici di Besano in Lombardia. **Atti Della Società Italiana di Scienze Naturali** v. 29, p.15-72, 1886.

- BELLOTTI, C. Descrizione di alcuna nuove specie de pesci fossili di Perledo e di altre localita lombarde. In A. Stoppani (Ed.) **Swdii Geologici et Paleontologici sulla Lombardia**, p. 419-438, Milano, 1857.
- BROUGH, J. The Triassic fishes of Besano, Lombardy. **British Museum (Natural History)**, London, v. 9, 117 pp., 46 figs., 7 pls., 1939.
- BRITO, P. M. La structure du suspensorium de Vinctifer, Poisson Actinoptérygien mésozoïque: remarques sur les implications phylogénétiques. **Geobios (Lyon)**, França, v. 21, n.6, p. 819-823, 1988.
- BRITO, P. M. Révision des Aspidorhynchidae (Pisces-Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie et relations phylogénétiques.. **Geodiversitas**, Paris, v. 19, n.4, p. 681-772, 1997.
- BRITO, P. M. A new halecomorph with two dorsal fins, *Placidichthys bidorsalis* n. g., n. sp. (Actinopterygii: Halecomorphi) from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeast Brazil. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Sciences de la Terre et des planètes**, v. 331, p. 749–754, 2000.
- BRITO, P. M.; J. ALVARADO-ORTEGA. A new species of *Placidichthys* (Halecomorphi: Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous Marizal Formation, northeastern Brazil, with a review of the biogeographical distribution of the Ophiopsidae. In Cavin, L., Longbottom, A.; RICHTER, M. (eds), *Fishes and the Break-up of Pangea*. **Geological Society**, London, Special Publications, v. 295, p. 145 – 154. 2008.
- BÜRGIN, T. Actinopterygian fishes (Osteichthyes; Actinopterygii) from the Kalkschieferzone (uppermost Ladinian) near Meride (Canton Ticino, southern Switzerland). **Eclogae Geologicae Helvetiae**, v. 88(3), p. 803-826, 1995.
- COPE, E. D. Observations on the systematic relations of the fishes. **Proceedings of the American Association for the Advancement of Science**, v. 2, n. 20, p. 317–343, 1872.
- COSTA, O. G. Ittiología Fossile Italiana. **Opera da Servire di Supplemento alle Recherche sui Pesci Fossile** de L. Agassiz. Napoli, 67 p., 1853.
- DAGET, J. Les crane des Téléostéens. Éditions du Muséum, Paris. **Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle. Nouvelle Série**. Série A, Zoologie, Tome 31, fascicule 2, 1964.
- DAVIS, J. W. On a new species of *Heterolepidotus* [*H. minor*] from the Lias. **Proceedings of the Yorkshire Geological and Polytechnic Society**, v. 8, p. 403, pi. xxii, [1883 ou 1884].
- DAVIS, J. W. On *Heterolepidotus grandis*, a fossil fish from the Lias. **Journal of the Linnean Society of London, Zoology**. London, v. 18, p. 293-298, pl. 7, 1885.
- DAVIS, J. W. The fossil fishes of the Chalk of Mount Lebanon in Syria. **Scientific Transactions of the Royal Dublin Society**, v. 2(II), p. 457–636, 1887.
- DEECKE, J. E. W. Ueber Fische aus verschiedenen Horizonten de Trias. **Paleontographica**, v. 35, p. 97-138, 1889.

DE PINNA, M. C. C. Teleostean monophyly. *In*: M. Stiassny, L. Parenti; G. D. Johnson (eds.), Interrelationships of fishes. **Academic Press, San Diego**, California. pp. 147-162. 1996.

DE ALESSANDRI, G. Studii sui pesci triasici della Lombardia. **Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali**, v. 7, 145 pp., 1910.

D'ERASMO, G. Il *Petalopteryx elegans* (Bassani) dei calcari cretaci dell'Istria e della Dalmazia. **Boll. Soc. geol. ital.**, v. 47, p. 109-120, 1 pl., 1924.

EASTMAN, C. R. Jurassic Saurian remains ingested within fish. *In*: **Annals of Carnegie Museum**, W. J. Holland editor, v. 3, p. 182-187. 1912.

EGERTON, P. Figures and descriptions of British organic remains. British fossils. **Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom**. Decade 6, p. 1-79, 1852.

EGERTON, P. M. G. On the characters of some new fossil fish from the Lias of Lyme Regis. **Quartely Journal of the Geological Society of London**, v. 24, p. 499-505. 1868.

EGERTON, P. M. G. British fossils. [Description of *Heterolepidotus*, *Isocolum*, *Osteorachis*, *Platysiagum*, *Palaeospinax*, *Semionotus*, *Drepanephorus*.] **Memoirs of Geological Survey, U.K. (British Organic Remains)**, Decade XIII, articles 2–9, 1872.

FAIRCLOTH B.C. et al. A Phylogenomic Perspective on the Radiation of Ray-Finned Fishes Based upon Targeted Sequencing of Ultraconserved Elements (UCEs). **PLoS ONE** v.8 (6), 2013.

FARIA, P. M. C. et al. Criação, manejo e reprodução do peixe *Betta splendens* (Regan 1910). **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, Belo Horizonte, v.30, n.3/4, p.134-149, 2006.

FRANCILLON-VIEILLOT, H. et al. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. Short courses in Geology. Skeletal Biomineralization: **Patterns, Processes and Evolutionary Trends**. Paris, v. 5, 234 pp., 1989.

FROESE, R.; PAULY, D. Editors. FishBase. World Wide Web electronic publication. **www.fishbase.org**, version (11/2014) 2014.

GARDINER, B. G. A revision of certain actinopterygian and coelacanth fishes of the Lower Lias. **Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology**, v. 37, p. 173-428, 1960.

GARDINER, B. G.; J. G. MAISEY; D. T. J. LITTLEWOOD. Interralationships of basal neopterygians. *In*: Stiassny M. L. J., Parenti, L. R.; Johnson, G. D. (eds.), Interrelationships of Fishes. **Academic Press, San Diego**, California, p. 117-146, 1996.

GAYET, M.; MEUNIER, F. À propos du genre *Paralepidosteus* (Ginglymodi, Lepisosteidae) du Crétacé Gondwanien. **Cybium**, Paris, v. 25, n.2, p. 153-159, 2001.

GISTEL, J. Naturgeschichte des Thierreichs, für Höhere Schulen. **Hoffman**, Stuttgart, Germany, 216 pp., 32 plates. 1848.

GOLOBOFF P.; FARRIS J.; NIXON K. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, pp.774–786, 2008.

GORJANOVIC-KRAMBERGER, K. Die obertriadische Fischfauna von Hallein in Salzburg. Beiträge zur **Paläontologie Oesterreich-Ungarns und des Orients** v. 18, p. 123–224, 1905.

GRANDE, L. An empirical synthetic pattern study of gars (lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy: The resurrection of Holostei. **Copéia**, special publications 6, 2010.

GRANDE, L. & W. E. BEMIS. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy, an empirical search for interconnected patterns of natural history. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 4, Supplement to **Journal Vertebrate Paleontology**, v. 18 (1), 690 p., 1998.

HAY, O. P. Second bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America. **Publications of the Carnegie Institute of Washington**, v. 390, p. 1-2003, 1929.

HONE, W. E.; TISCHLINGER, H.; XU, X.; ZHANG, F. The extent of the preserved feathers on the four-winged dinosaur *Microraptor gui* under ultraviolet light. **Plos One**, v. 5, n. 2, 2010.

HURLEY, I. A.; et. al. A New time-scale for ray-finned fish evolution. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 274, p. 489-498, 2007.

HUXLEY, T. H. Preliminary essay upon the systematic arrangement of the fishes of the Devonian epoch. **Mem. Geol. Surv. U.K.** Decade 10, p. 1–40, 1861.

ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). International Code of Zoological Nomenclature online. **The International Trust for Zoological Nomenclature**, London, 4th ed., 1999.

INOUE, J.G.; MIYA, M.; TSUKAMOTO, K.; NISHIDA, M. Basal actinopterygian relationships: a mitogenomic perspective on the phylogeny of the “ancient fish”. **Mol Phylog Evol**, v. 26, p. 110–120, 2003.

JORDAN, D.S. A classification of fishes including families and genera as far as known. **Stanford University Publications, Universit Series, Biological Sciences**, v. 3, p. 77–243, 1923.

KNER. Die fossilen Fische der Asphaltschiefer von Seefeld in Tirol. In: **Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe**. Jahrgang, heft VI bis X. Wien, sitzu 19, p. 303-332, 1866.

LAMBERS, P. The halecomorph fishes *Caturus* and *Amblysem-ius* in the lithographic limestone of Solnhofen (Tithonian), Bavaria. **Geobios**, v. 16, p. 91-99, 1994.

LAMBERS, P. The monophyly of the Caturidae (Pisces, Actinopterygii) and the phylogeny of the Halecomorphi. **Geobios**, v. 19, p. 201–203, 1995.

LAMBERS, P. H. The genus *Furo* (Pisces, Halecomorphi) from the Upper Jurassic Plattenkalke of Germany. **Oryctos**, v. 1, p. 23–35, 1998.

LANE, J. A.; M. Ebert. Revision of *Furo muensteri* (Halecomorphi: Ophiopsidae) from the Upper Jurassic of Western Europe, with comments on the genus. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 32, n. 4, p. 799-819, 2012.

LANE, J. A.; EBERT, M. A taxonomic reassessment of Ophiopsis (Halecomorphi, Ionoscopiformes), with a revision of Upper Jurassic species from the Solnhofen Archipelago, and a new genus of Ophiopsidae. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 35, n. 1, 2015.

LECOINTRE, G. et al. Species Sampling Has a Major Impact on Phylogenetic Inference. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 2, n. 3, p. 205-224, 1993.

LEHMAN, J. P. Les Actinoptérygiens, Crossoptérygiens, Dipneustes. *In* J. Piveteau, *Traité de Paléontologie*. **Masson & Cie**, Paris, v.4, p. 398–420, 1966.

LOMBARDO, C, 1999. Sexual dimorphism in a new species of the actinopterygian *Peltopterus* from the Triassic of Northern Italy. **Palaeontology**, 42, 2: 741-760.

LOMBARDO, C. Actinopterygians from the Middle Triassic of Northern Italy and Canton Ticino (Switzerland): anatomical descriptions and nomenclatural problems. **Riv Ital Paleont Stratigr**, v. 107, n. 3, p. 345–369, 2001.

LÓPEZ-ARBARELLO, A., STOCKAR, R.; BÜRGIN, T. Phylogenetic Relationships of the Triassic *Archaeosemionotus* Deecke (Halecomorphi, Ionoscopiformes) from the ‘Perledo Fauna’. **PLoS ONE**, v. 9, n. 10, 2014.

LÓPEZ-ARBARELLO, A. Phylogenetic interrelationships of Ginglymodian fishes (Actinopterygii: Neopterygii). **Plos One**, v. 7, 2012.

LÓPEZ-ARBARELLO, A; ALVARADO-ORTEGA, J. New semionotiform (Neopterygii) from the Tlayúa Quarry (Early Cretaceous, Albian), Mexico. **Zootaxa**, v. 2749, p. 1–24, 2011.

MACHADO, R. P. G. Revisão anatômica e posicionamento filogenético das espécies de Ionoscopiformes (Actinopterygii: Holostei) do Cretáceo do Nordeste do Brasil e de Puebla, México. 2011. 167f. Dissertação (Mestrado em Biologia). Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, **Universidade do Estado do Rio de Janeiro**. Rio de Janeiro. 2011.

MACHADO, P. G., ALVARADO-ORTEGA, J., MACHADO L. P.; BRITO M. P. *Teoichthys brevipina*, sp. nov., a new ophiopsid fish (Halecomorphi, Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous Tlayúa Formation, Central Mexico. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, n. 2, p. 482-487, 2013.

MAISEY, J. G. *Oshunia* Wenz and Kellner, 1986. *In* J. G. Maisey (ed.), *Santana Fossils, An Illustrated Atlas*. **T. F. H. Publications**, USA, p. 157–168, 1991.

MURRAY, A. & M. V. H. WILSON. A new later Cretaceous Macrosemiid fish (Neopterygii, Halecostomi) from Morocco with temporal and geographical range extensions for the family. **Paleontology**, v. 52, part 2, p. 429-440, 2009.

NELSON, G. S. *Fishes of the World*. **John Wiley and Sons**, New York, 4th ed., 601 pp., 2006.

NEWBERRY, J. S. Fossil fishes and fossil plants of the Triassic rocks of New Jersey and the Connecticut Valley. 1888. 152pp. **Monograph - U.S. Geological Survey**. 1888.

NICHOLSON, H. A.; LYDEKKER, R. A manual of palaeontology for the use of students with a general introduction on the principles of palaeontology. **Edinburgh & London, W. Blackwood & Sons** (2 vols.), 3rd ed., v. 3, p.889-1624, 1889.

NURSALL, J. R. 1996. The phylogeny of pycnodont fishes. *In* G. Arratia and G. Viohl (Eds.), **Mesozoic fishes**, **Verlag Dr. Friedrich Pfeil**, München, Germany, pp 125–152, 1996.

OLSEN, P.E. The skull and pectoral girdle of the parasemionotid fish *Watsonulus eugnathoides* from the early Triassic Sakamena Group of Madagascar, with comments on the relationships of the holostean fishes. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 4, p. 481–499, 1984.

OLSEN, P.E., McCune A.R. Morphology of the *Semionotus elegans* species group from the Early Jurassic part of the Newark Supergroup of eastern North America with comments on the Family Semionotidae (Neopterygii). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 11, n. 3, p. 269–292, 1991.

OWEN, R. *Paleontology or a Systematic Summary of Extinct Animals and their Geological Remains*. **A. and C. Black**, Edinburgh, Scotland, 420pp., 1860.

PAGE, R.D.M. NDE (NEXUS data editor for windows). Versão 0.5.0. NDE. Disponível em: <<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/nde.html>>. [acessado em maio de 2009]. 2001.

PATTERSON, C. The interrelationships of holosteans. *In* P. H. Greenwood, R. S. Miles & C. Patterson (Eds.), *Interrelationships of fishes*. **Academic Press, London**, 1973.

PATTERSON, C. Bony fishes. *In* D. R. Prothero; R. M. Schoch (eds.). *Major Features of Vertebrate Evolution*. **Paleontological Society**, University of Tennessee, Knoxville, p. 57-84, 1994.

POYATO-ARIZA, F. J. Palaeoecology of the fishes from the Early Cretaceous lake of Las Hoyas. Cuenca, Spain, with a hypothesis of sexual dimorphism for the chanidae *Rubiesichthys*. **Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History**, series A, Natural History, v. 3, p. 153-168, 2005.

POYATO-ARIZA, F. J.; WENZ, S. A new insight into pycnodontiform fishes. **Geodiversitas**, v. 24, n.1, p. 139-248, 2002.

RAPP PY-DANIEL, L.; COX FERNANDES, C. Dimorfismo sexual em Siluriformes e Gymnotiformes (Ostariophysi) da Amazônia. **Acta Amazônica**, v. 35, n. 1, p. 97 – 110, 2005.

ROMER, A. S. Vertebrate Paleontology. **University of Chicago Press**, Chicago, 3rd ed., 468 pp, 1966.

SAINT-SEINE, P. Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain.). **Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon**. Fascicule II, 357p. ,1949.

SAINT-SEINE, P. Contributions a l'étude des vertebres fossiles Du Congo Belge. **Annales du Musée Royal du Congo Belge Tervuren (Belgique)**, serie in-8, Sciences Geologiques, v. 5, p. 1–32, 1950.

SANTINI, F. et al. Did genome duplication drive the origin of teleosts? A comparative study of diversification in ray-finned fishes. **BMC Evolutionary Biology**, v. 9, n. 194, 2009.

SIRE, J. Y., BOULEKBACHE, H.; JOLY, C. Epidermal-dermal and fibronectin cell-interactions during fish scale regeneration: immunofluorescence and TEM studies. **Biology of the Cell**, v. 68, p. 147–158, 1990.

SCHAEFFER, B. The Cretaceous Holostean fish *Macrepistius*. **American Museum Novitates**, n. 2011, p. 1-18, 1960.

SCHULTZE, H. P. Morphologische und Histologische Untersuchungen an Schuppen Mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschuppen). **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen**, abh. 126, p. 232 – 314, 1966.

SCHULTZE, H. P. Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces). **Paläontologie Z.**, v. 51, pp. 152-168, 1977.

SCHULTZE, H. P. The scales of Mesozoic actinopterygians. *In*: Arratia G, Viöhl G, editors. **Mesozoic Fishes: Systematics and Paleoecology**, Verlag Dr. Friedrich Pfiel, pp. 83–93, 1996.

STÜETZER, P. H. Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Ionoscopidae (Actinopterygii, Pisces). 1972. 141 pp. **Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig - Maximilians - Universität in München**, 1972.

SWOFFORD, D. L. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Massachusetts. **Sinauer Associates, Sunderland Institution**, 1998.

THIOLLIÈRE, V. Seconde notice sur le gisement et sur les corps organisés fossiles des calcaires lithographiques dans le Jura du département de l'Ain, omprenant la description de deux reptiles inédits provenant de ces couches par H. de Meyer. **Annales des Sciences Physiques et Naturelles, Lyon**, series 2, p.111–164, 1850.

THIOLLIÈRE, V. Note sur le poissons fossiles Du Bugey, et sur l'application de la méthode de Cuvier à leur classement. **Bulletin de la Société Géologique de France**, 2e sér., v. 15, p. 782-793, 1858.

THIOLLIERE, V. Description des poissons fossiles provenant des gisements coralliens du Jura dans le Bugey. **H. Georg**, Lyon, pt. II, 70 pp., 1873.

TINTORI, A. *Paralepidotus ornatus* (Agassiz 1833-43): A semionotid from the Norian (Late Triassic) of Europe. *In*: ARRATIA, G.; VIOHL, G., eds., **Mesozoic Fishes: Systematics and Paleocology**. München (F. Pfeil), pp. 167-179, 1996.

TINTORI A.; LOMBARDO C. A new early Semionotidae (Semionotiformes, Actinopterygii) from the upper Ladinian of Monte San Giorgio area (southern Switzerland and northern Italy). **Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia**, v. 113, n. 3, 369 pp., 2007.

TOOMBS, H. A.; A. E. RIXON. The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. **Curator**, v. 2, p. 304-312, 1959.

VERÁN, M. Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodians et Osteichthyes) fossiles et actuels. **Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Sciences de la Terre**, v. 54, p. 1-98, 1988.

WAGNER, A. Monographie der fossilen Fische aus den lithographischen Schieferen Bayerns. 1863. 135 pp. **Monographie - Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften, München**, II, v. 9, p. 613-748, 1863.

WENZ, S. Compléments à l'étude des poissons actinoptérygiens du Jurassique français. **Centre national de la recherche scientifique**, Paris, France: 272 pp, 1967.

WENZ, S. Compléments à l'étude des poissons actinoptérygiens du Jurassique français. **Centre National de la Recherche Scientifique**, Paris, France, p. 1-276, 1968.

WENZ, S.; KELLNER, A. Découverte du premier Ionoscopidae (Pisces, Halecomorphi) sud-américain, *Oshunia brevis* n. g., n. sp., dans le Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (nord-est du Brésil). **Bulletin, Muséum National d'Histoire Naturelle**, Paris, (4) sect. C, v. 1, p. 77-88, 1986

WENZ, S. *Pliodetes nigeriensis*, gen. nov. et sp. nov., a new semionotid fish from the Lower Cretaceous of Gadoufaoua (Niger Republic): phylogenetic comments. *In*: Arratia G., Schultz H-P, editors. **Mesozoic Fishes 2, Systematics and Fossil Record**. München, Germany: Verlag Dr. Friederich Pfeil., p. 107-120, 1999.

WINKLER, T. C. Description de quelques nouvelles espèces de poissons fossiles des calcaires d'eau douce d'Oeningen. **Natuurkundige verhandelingen van Hollandsche Maatschappij der wetenschappen**, (2)XIV(2), 64p., 1861.

WOODWARD, A. S. A synopsis of the vertebrate fossils of the English Chalk. **Proceedings of the geological Association of London**, v. 10, p. 273-338, 1888.

WOODWARD, A. S.; SHERBORNE, C. O. A catalogue of British fossil vertebrates. London: Dulau & Co. **Proceedings of the geological Association of London**, v. 10, p. 273-338, 1890.

WOODWARD, A. S. On the Liassic fish, *Osteorachis macrocephalus*. **Geological Magazine**, London (4) 2; p. 204-206, pl.7., 1895a.

WOODWARD, A. S. Catalogue of fossil fishes in the British Museum (Natural History). **British Museum (Natural History)**, London, pt. III, 544 pp., 1895b.

WOODWARD, A. S. A Contribution of the osteology of the Mesozoic Amioid fishes *Caturus* and *Osteorhachis*. **Annals Magazine of Natural History**., London (6) 19, p. 292-297, 379-387, pls. 8-II, 1897.

WOODWARD, A. S. The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations. Part 2. **Paleontological Society. (Monograph)**, 1916, p. 49-104, 1918.

WOODWARD, A. S. Some new and little known Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon. **Annals Magazine of Natural History (II)**, v. 9, p. 537-568, 5pls, 1942.

XU, G-H; ZHAO, L-J; COATES, M. The oldest ionoscopiform from China sheds new light on the early evolution of halecomorph fishes. **Biology Letters**, Royal Society, v. 10, n. 5, 4 pp., 2014.

ZITTEL, K. A. Handbuch der Palaeontologie. **Palaeozoologie, III Band. Vertebrata: Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves**. R. Oldenbourg Publishers, München, v. 3, p. 232, 1887.

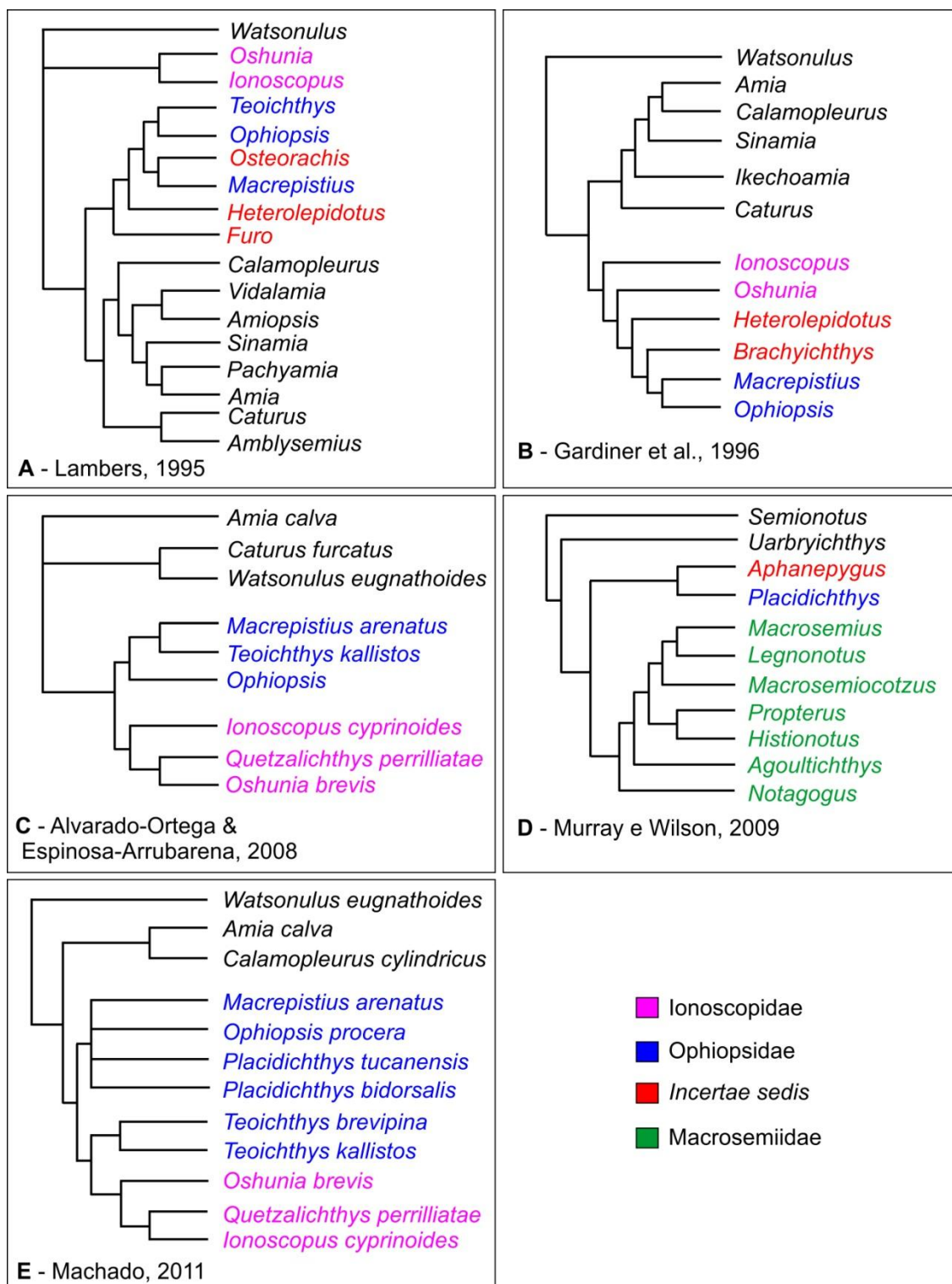
APÊNDICE A – Figuras

Figura 1 - Representantes da família Ionoscopidae



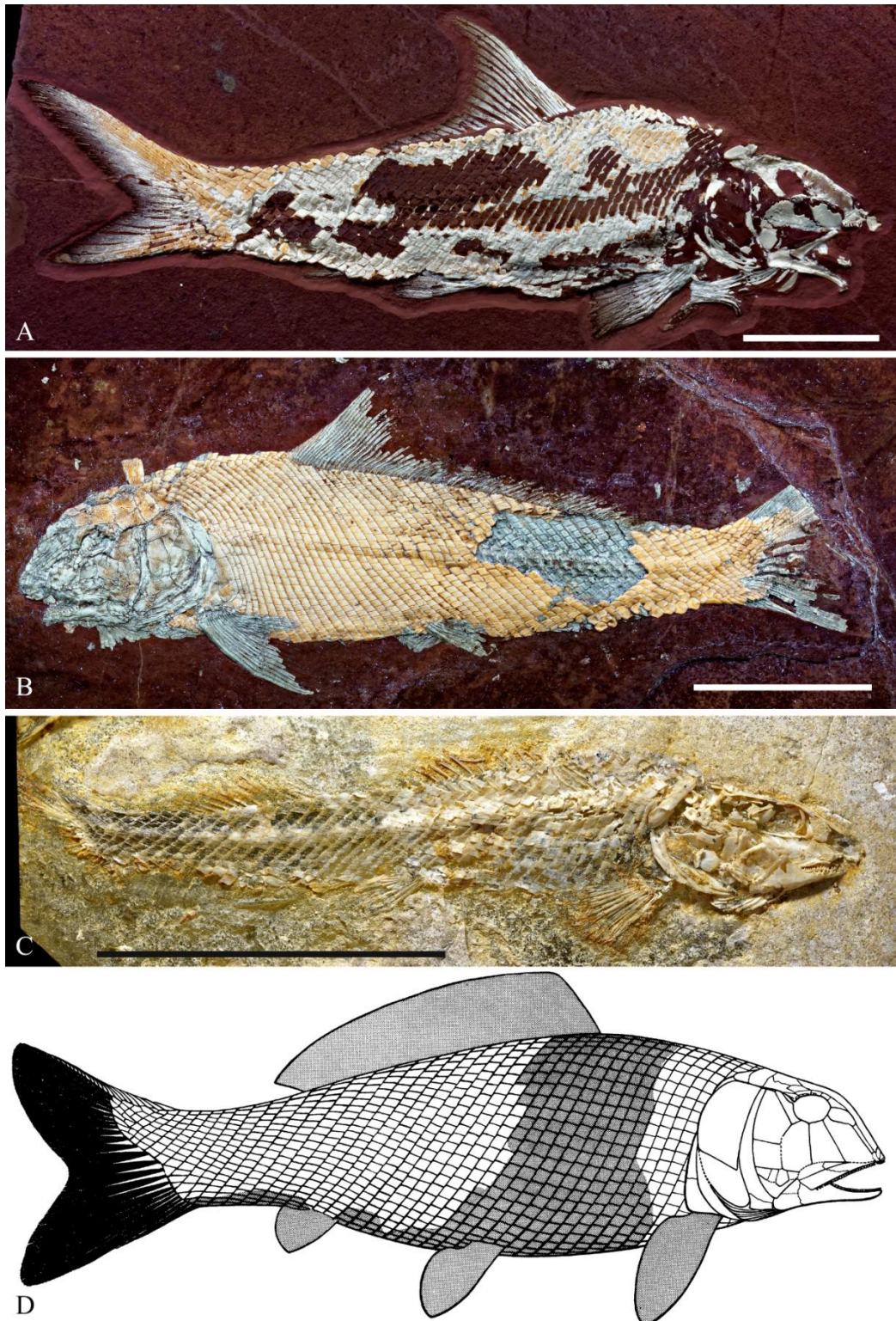
Legenda: **A**, *Ionoscopus cyprinoides* (BSPG 1903 I 64) do Jurássico Superior de Solnhofen, Alemanha. **B**, *Oshunia brevis* (UERJ-PMB 394) do Albiano da Formação Santana, Brasil. **C**, holótipo de *Quetzalichthys perrilliatae* (IGM 8592) (sob luz UV) do Albiano de Tlayúa, México. Escala = 50mm. Fonte: A autora.

Figura 2 - Algumas das hipóteses filogenéticas que incluíram representantes de Ophiopsidae e/ou Ionoscopidae publicadas até o início do presente estudo



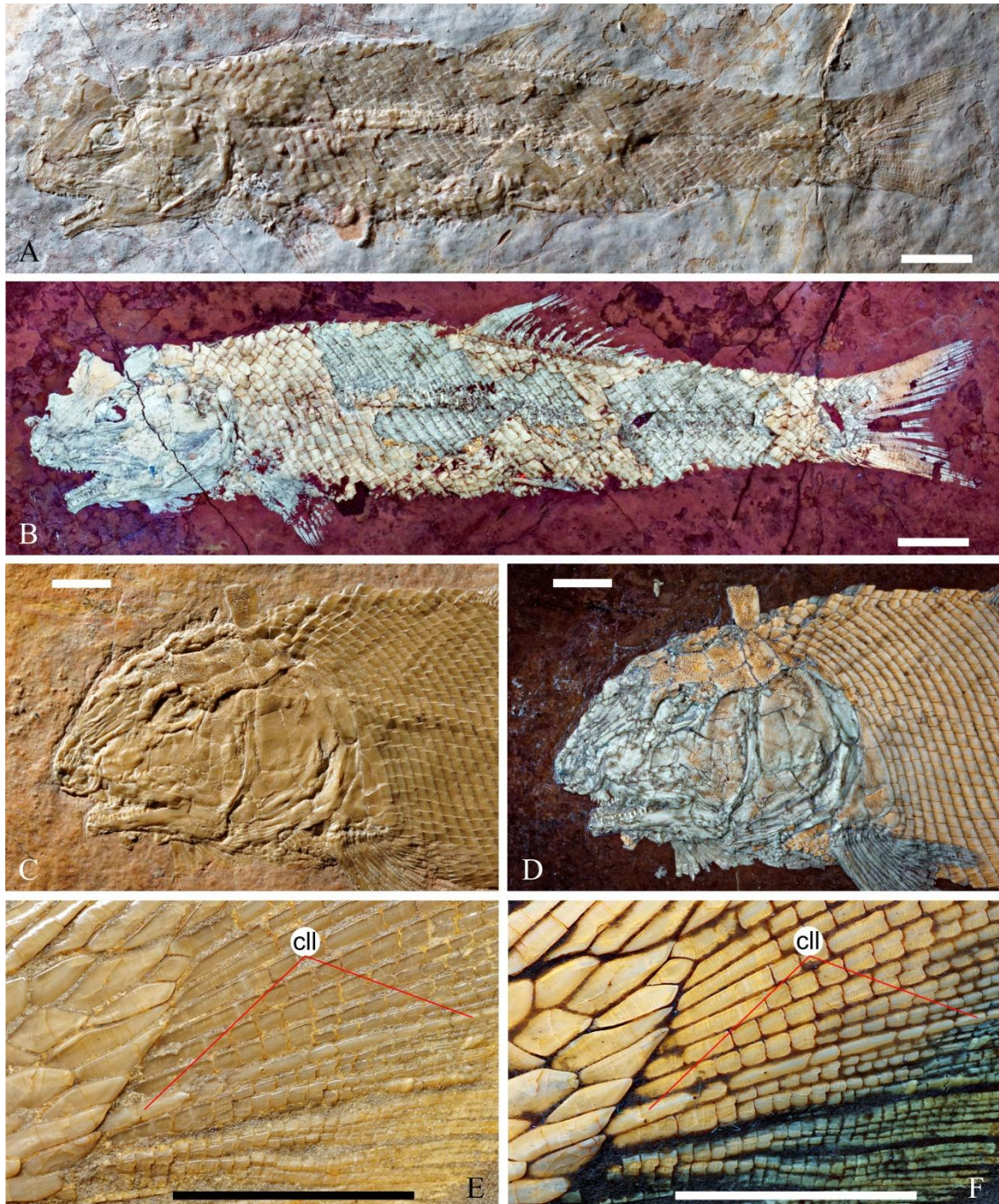
Fonte: A autora

Figura 3 - Representantes da família Ophiopsidae



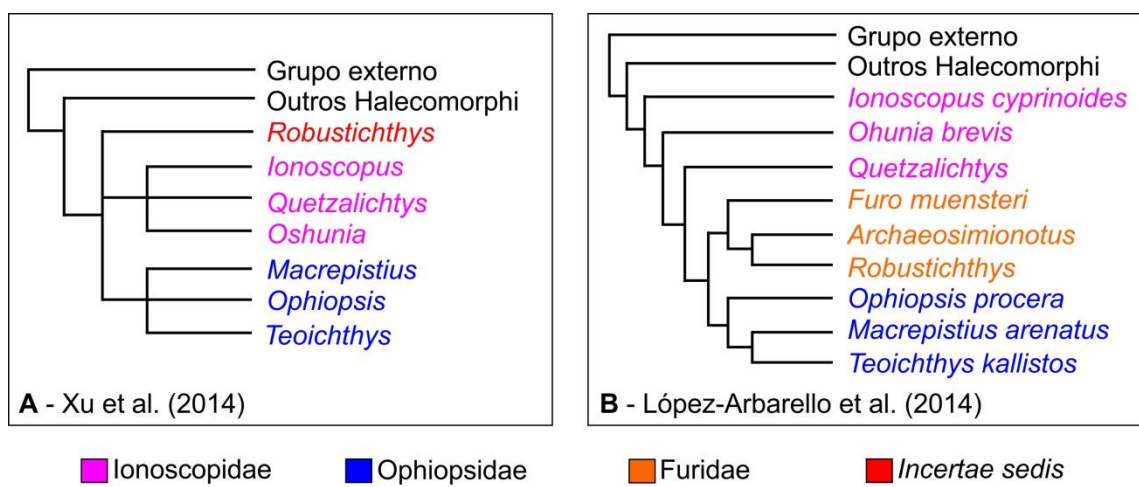
Legenda: **A**, *Ophiopsis procera* (JME SOS 2256) (sob luz UV) do Jurássico Superior de Solnhofen, Alemanha. **B**, holótipo de *Teoichthys kallistos* (IGM 3460) (sob luz UV) do Albiano de Tlayúa, México. **C**, *Placidichthys bidorsalis* (UERJ-PMB 300b) do Albiano da Formação Santana, Brasil. **D**, reconstrução de *Macrepistius arenatus* do Albiano da Formação Glen Rose, EUA (tomado de Schaeffer, 1960). Escala = 50mm. Fonte: A autora.

Figura 4 - Exemplos de utilização de luz ultravioleta para melhor visualização de certos espécimes fósseis



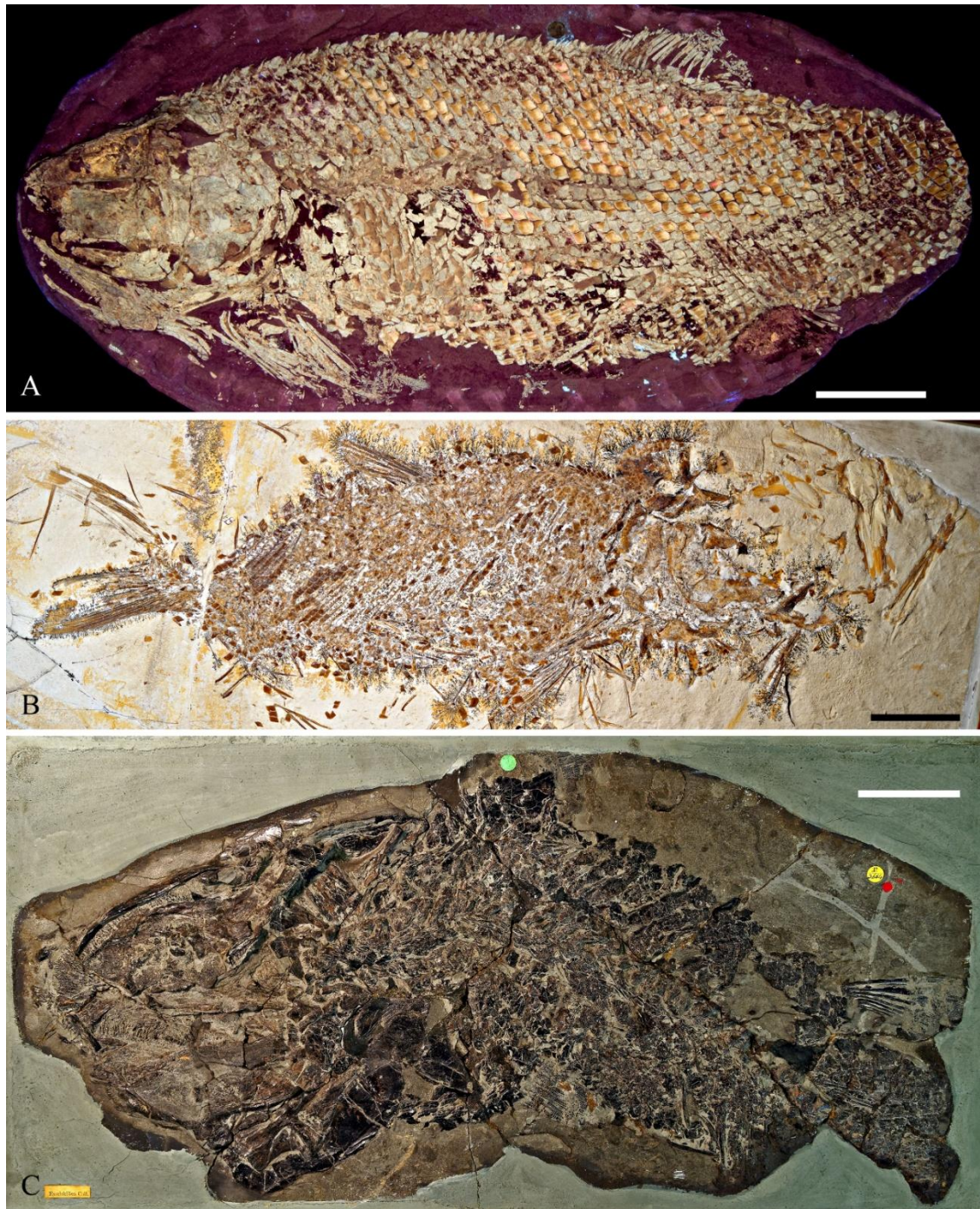
Legenda: Holótipo de *Teoichthys brevipina* (IGM 6741a) sob luz visível (A) e sob luz ultravioleta (B); crânio do holótipo de *Teoichthys kallistos* (IGM 3460) sob luz visível (C) e sob luz ultravioleta (D) e detalhe da nadadeira caudal do espécime MNHL 20015.179, de *Ophiopsis procera* (= *O. attenuata*), evidenciando os ossículos da linha lateral (cII), sob luz visível (E) e sob luz ultravioleta (F). Escala = 10mm. Fonte: A autora.

Figura 5 - As hipóteses filogenéticas mais recentes que incluíram representantes de Ophiopsidae e/ou Ionoscopidae



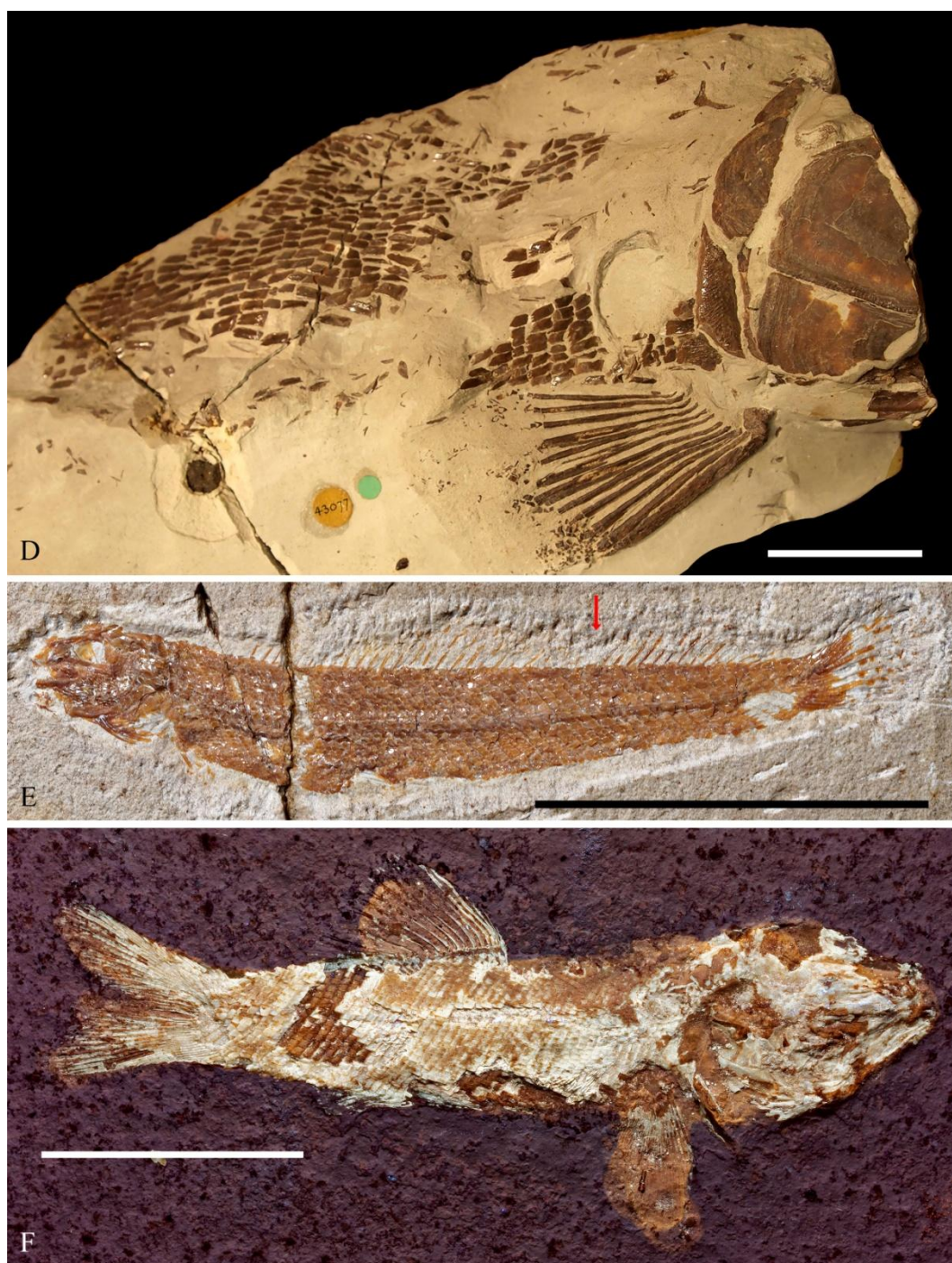
Fonte: A autora

Figura 6 - Alguns representantes de grupos *incertae sedis* relacionados, na literatura, à Ionoscopiformes



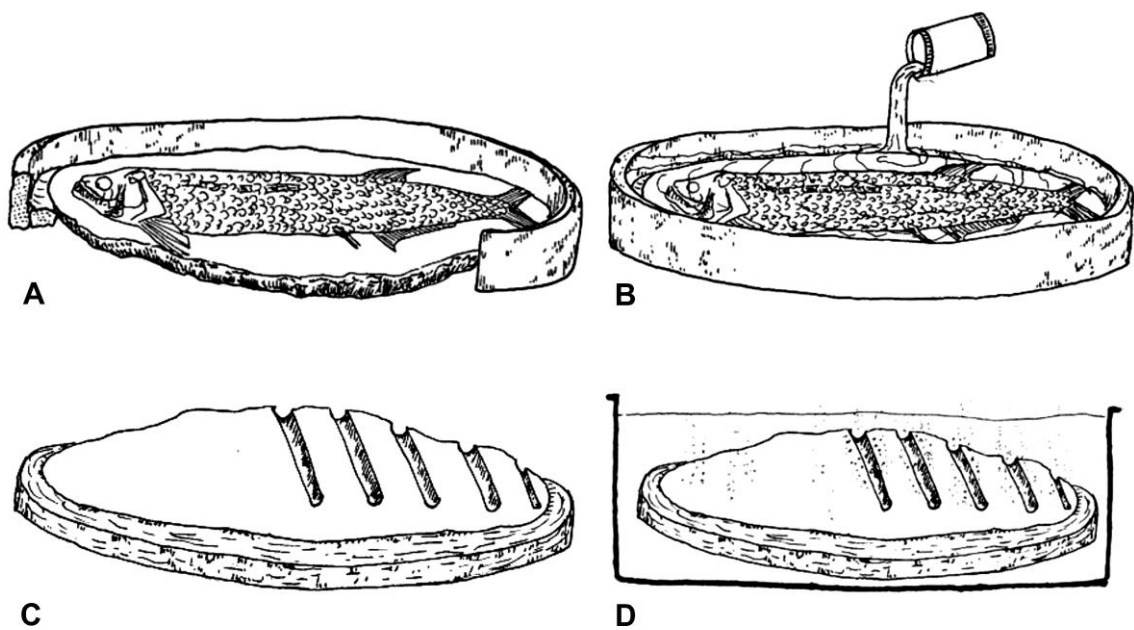
Legenda: **A**, holótipo de *Heterolepidotus serrulatus* (NHMUKPVP 3580 contraparte) (sob luz UV). **B**, holótipo de *Brachyichthys typicus* (= *H. serrulatus*) (NHMUKPVOR 43000, contraparte). **C**, holótipo de *Osteorachis macrocephalus* (NHMUKPVP 3654). Escala = 50mm. Continua na página seguinte.
Fonte: A autora

Figura 6 (continuação) - Alguns representantes de grupos *incertae sedis* relacionados, na literatura, à Ionoscopiformes



Legenda: **D**, holótipo de *Neorhombolepis excelsus* (NHMUKPVP 43077). **E**, holótipo de *Aphanepygus dorsalis* (NHMUKPVP 4755). **F**, *Furo latimanus* (JME SOS 3339) (sob luz UV). Escala = 30mm. Seta vermelha indica o ponto de redução dos raios entre os dois lobos da nadadeira dorsal. Fonte: A autora. Fonte: A autora

Figura 7 - Representação das principais etapas da preparação química pelo método de transferência de Toombs & Rixon (1959)



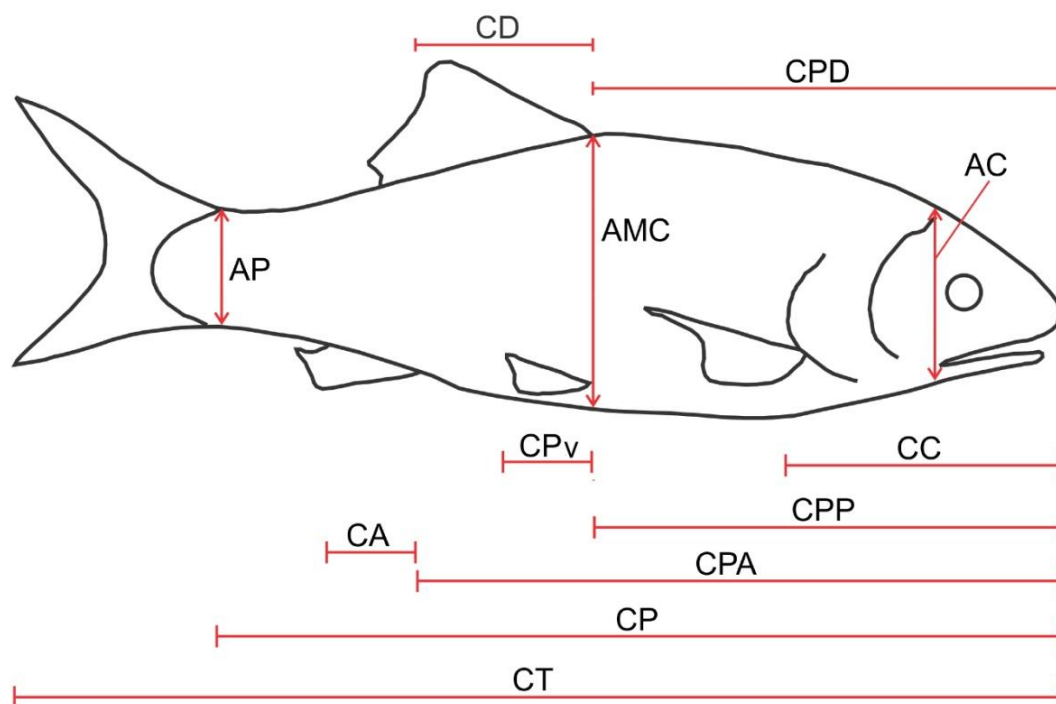
Legenda: **A**, confecção da base de plastilina. **B**, aplicação de resina poliéster sobre o fóssil. **C**, confecção de sulcos na matriz para facilitar a dissolução da matriz. **D**, imersão do fóssil em ácido fórmico.
Fonte: Modificado de Brito & Leal, 2004.

Figura 8 - Exemplo de utilização de magnésio para melhor visualização de determinadas estruturas em *Placidichthys bidorsalis* (UERJ PMB 475)

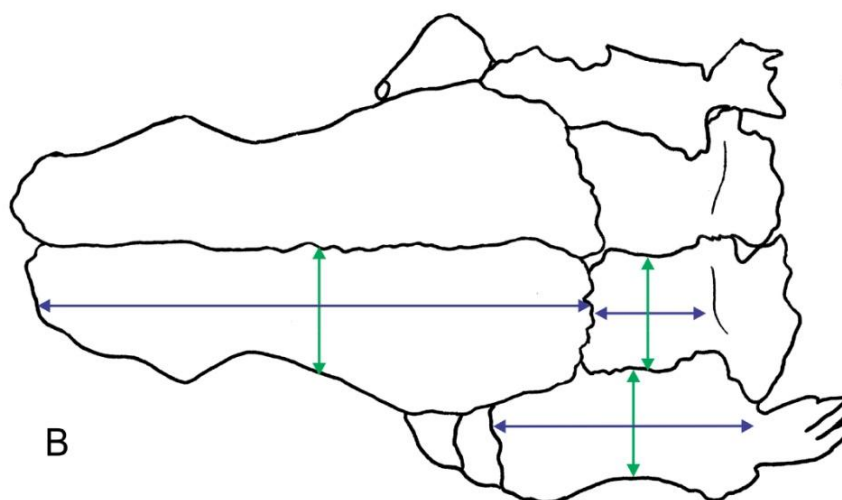


Legenda: **A**, antes da aplicação de magnésio. **B**, após a aplicação de magnésio. Escala = 10mm. Fonte: A autora

Figura 9 - Explicação das medidas utilizadas no trabalho



A



B

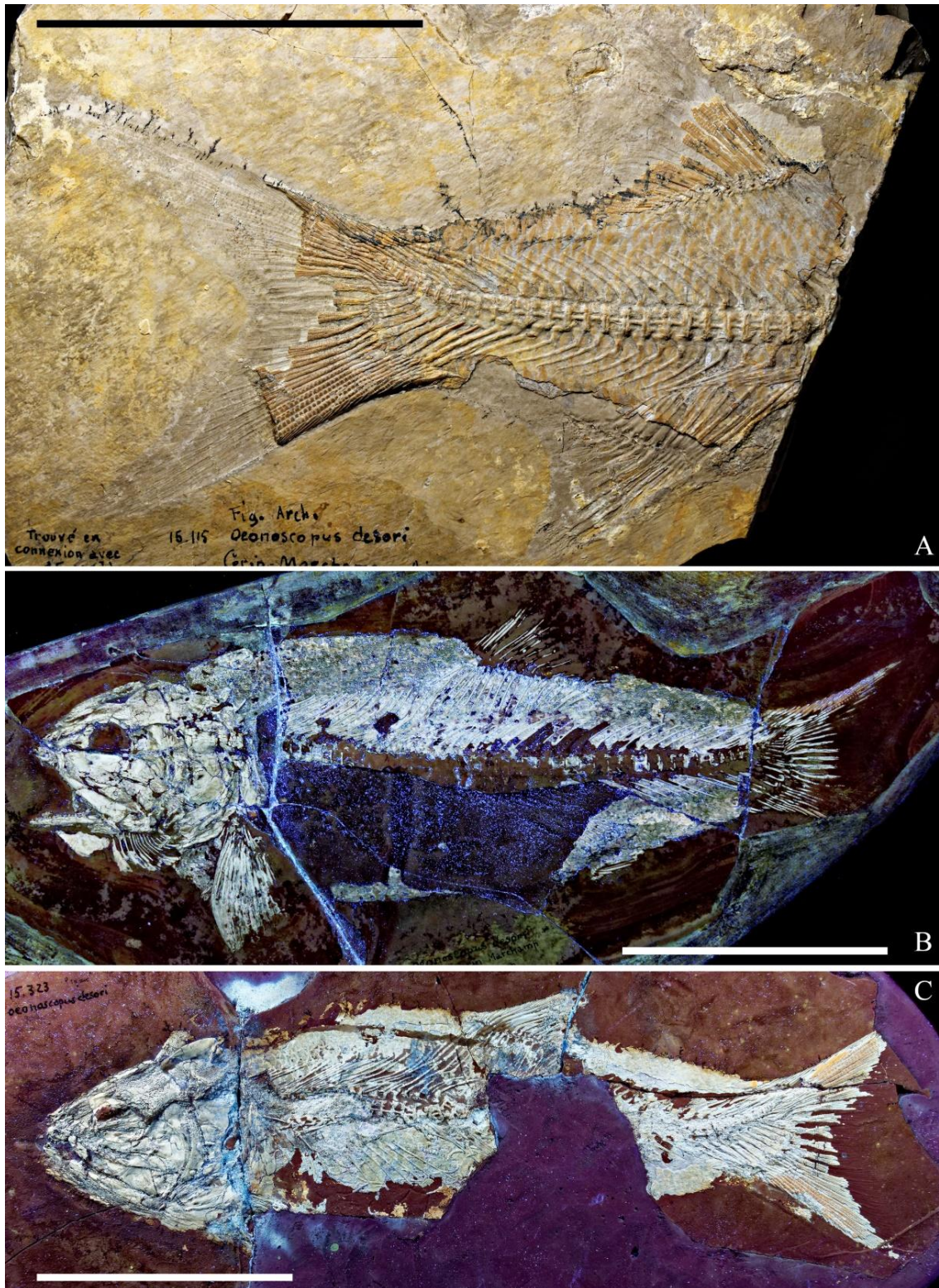
Legenda: **A**, proporções do corpo (modificado de Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008). **B**, medidas utilizadas para comparação dos ossos do teto craniano. Abreviaturas: AC: altura da cabeça; AMC: altura máxima do corpo; AP: altura do pedúnculo caudal; CA: comprimento da nadadeira anal; CC: comprimento da cabeça; CD: comprimento da nadadeira dorsal; CP: comprimento padrão; CPA: comprimento pré-anal; CPD: comprimento pré-dorsal; CPP: comprimento pré-pélvica; CT: comprimento total. Linhas azuis indicam o comprimento e as verdes a altura. Fonte: A autora

Figura 10 - Holótipo e único exemplar de *Ionoscopus pietraroiea* (M507), espécie tipo do gênero *Ionoscopus*, depositado no Museu de Paleontologia de Napoli



Legenda: **A**, sob luz visível. **B**, sob luz UV. Escala = 100mm. Fonte: A autora

Figura 11 - Material tipo de *Ionoscopus desori*



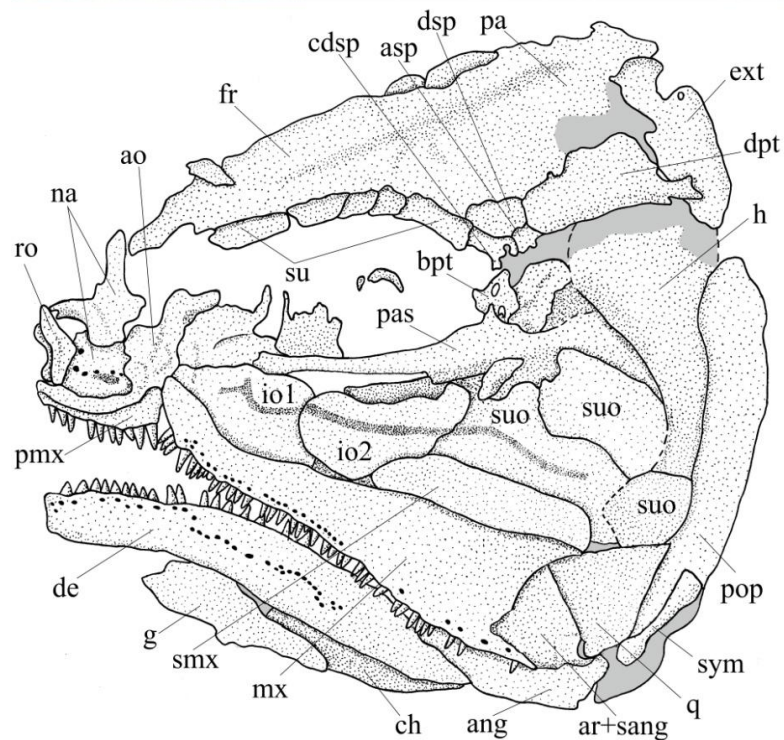
Legenda: A, fragmento remanescente do holótipo MHNL 20015.115. B, neótipo MHNL 20015.106 (sob luz UV). C, cótipo MHNL 20015.323 (sob luz UV). Escala = 100mm. Fonte: A autora

Figura 12 - Outras espécies nominais do gênero *Ionoscopus* ao início do presente trabalho



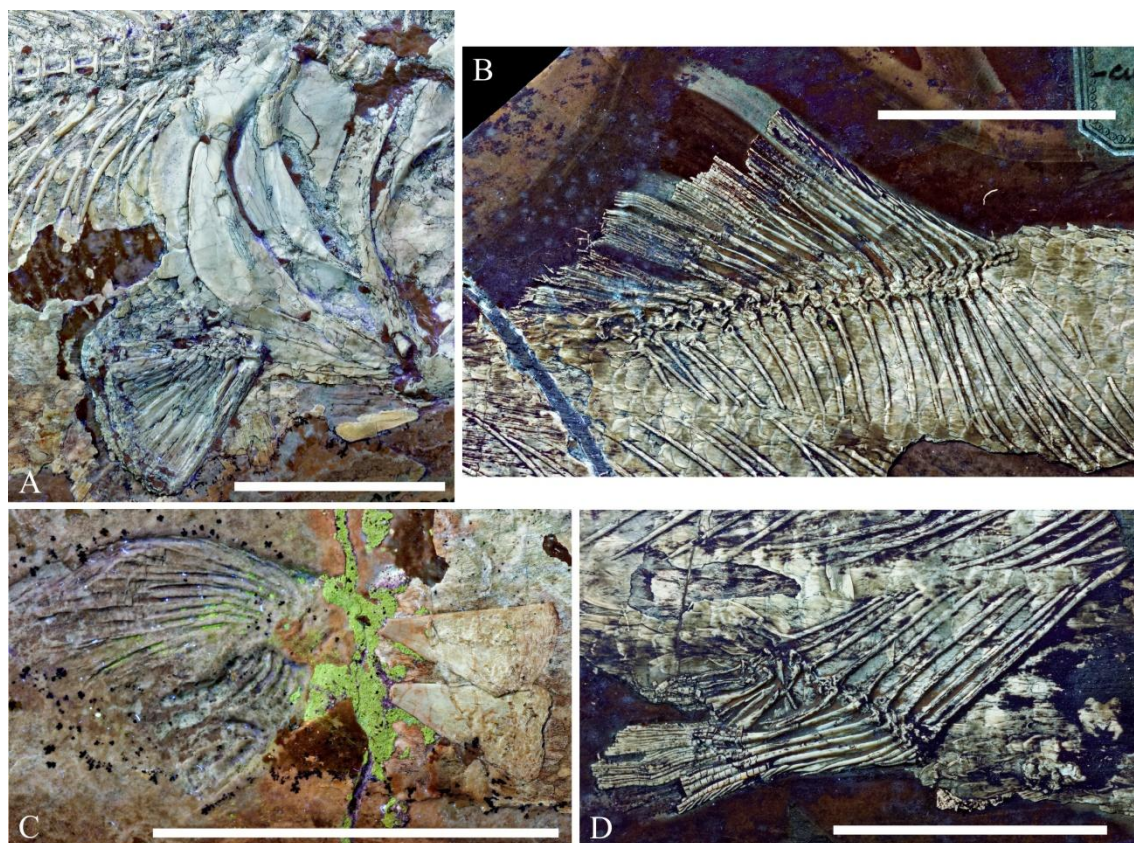
Legenda: **A**, holótipo de *I. muensteri* (= *I. desori*) (BSPG AS-VII-1114). **B**, holótipo de *I. striatissimus* (= *I. desori*) (BSPG AS-VII-379). **C**, exemplar de *I. analibrevis* (*nomen nudum*) (JME-SOS 2176) (sob luz UV). **D**, reconstrução de Eastman (1912) do holótipo de *I. elongatus*. Escala = 50mm. Fonte: A autora

Figura 13 - Crânio de *Ionoscopus desori* (MHNL 20015.090) (fotografia sob luz UV)



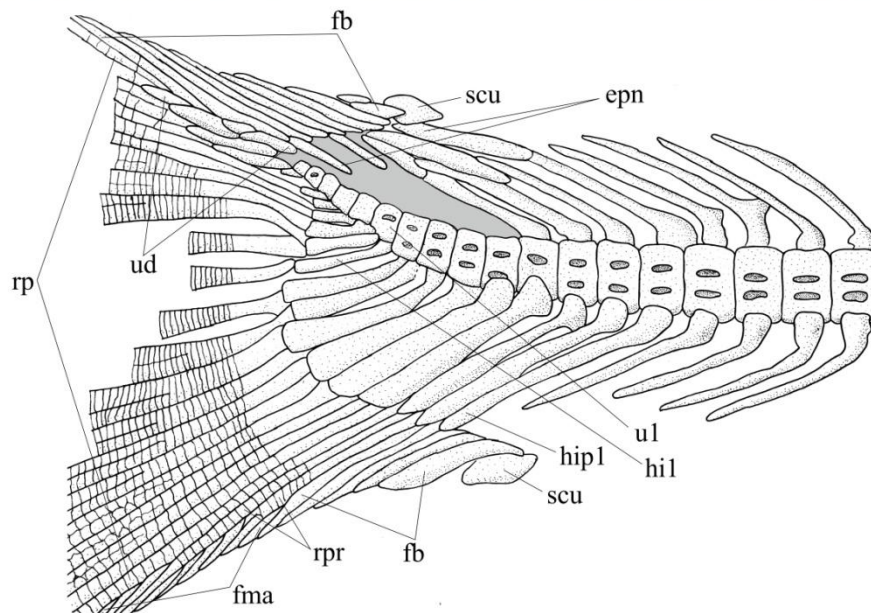
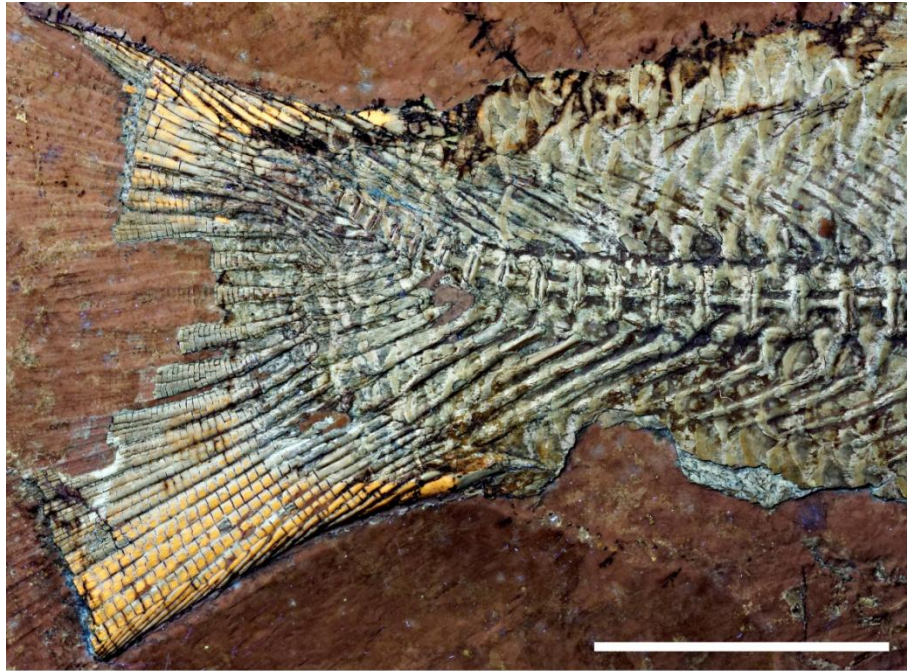
Legenda: **ang**, angular; **ao**, antorbital; **ar**, articular; **asp**, autoesfenótico; **bpt**, processo basipterigoide; **cdsp**, canal do dermoesfenótico; **ch**, ceratohial; **de**, dentário; **dpt**, dermopterótico; **dsp**, dermoesfenótico; **ext**, extraescapular; **fr**, frontal; **g**, placa gular; **h**, hiomandíbula; **io**, infraorbital; **mx**, maxila; **na**, nasal; **pa**, parietal; **pas**, paraesenoide; **pmx**, pré-maxila; **pop**, pré-opérculo; **q**, quadrado; **ro**, rostral; **sang**, suprangular; **smx**, supramaxila; **su**, supraorbital; **suo**, suborbital; **sym**, simplético. Escala = 20mm.
Fonte: A autora

Figura 14 - Nadadeiras pares e ímpares de *Ionoscopus desori* (sob luz UV)



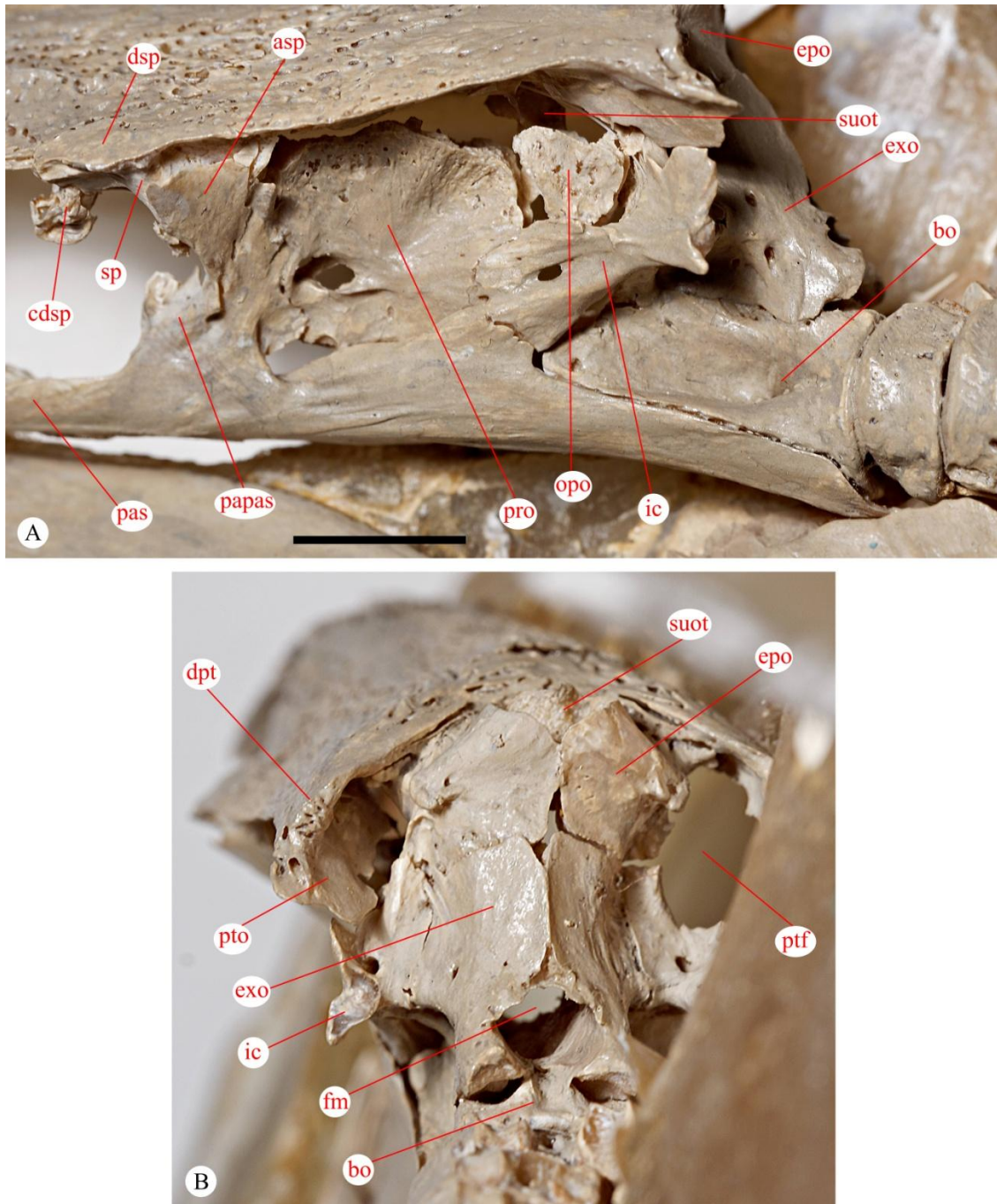
Legenda: **A**, nadadeira e cintura peitoral de MHNL 20015.112. **B**, nadadeira dorsal de MHNL 20015.097. **C**, nadadeiras e cinturas pélvicas de MHNL 20015.112. **D**, nadadeira anal de MHNL 20015.097. Escala = 30mm. Fonte: A autora

Figura 15 - Nadadeira caudal do holótipo de *Ionoscopus desori* (MHNL 20015.115) (fotografia sob luz UV)



Legenda: **epn**, epineurais; **fb**, fulcras basais; **fma**, fulcras marginais; **hi**, hipural; **hip**, para-hipural; **rp**, raios principais; **rpr**, raios pró-correntes; **scu**, escudos; **u**, centro ural; **ud**, urodermais. Escala = 30mm.
Fonte: A autora

Figura 16 - Endocrânio de *Ionoscopus cyprinoides* (NHMUKPVOR 37795a)



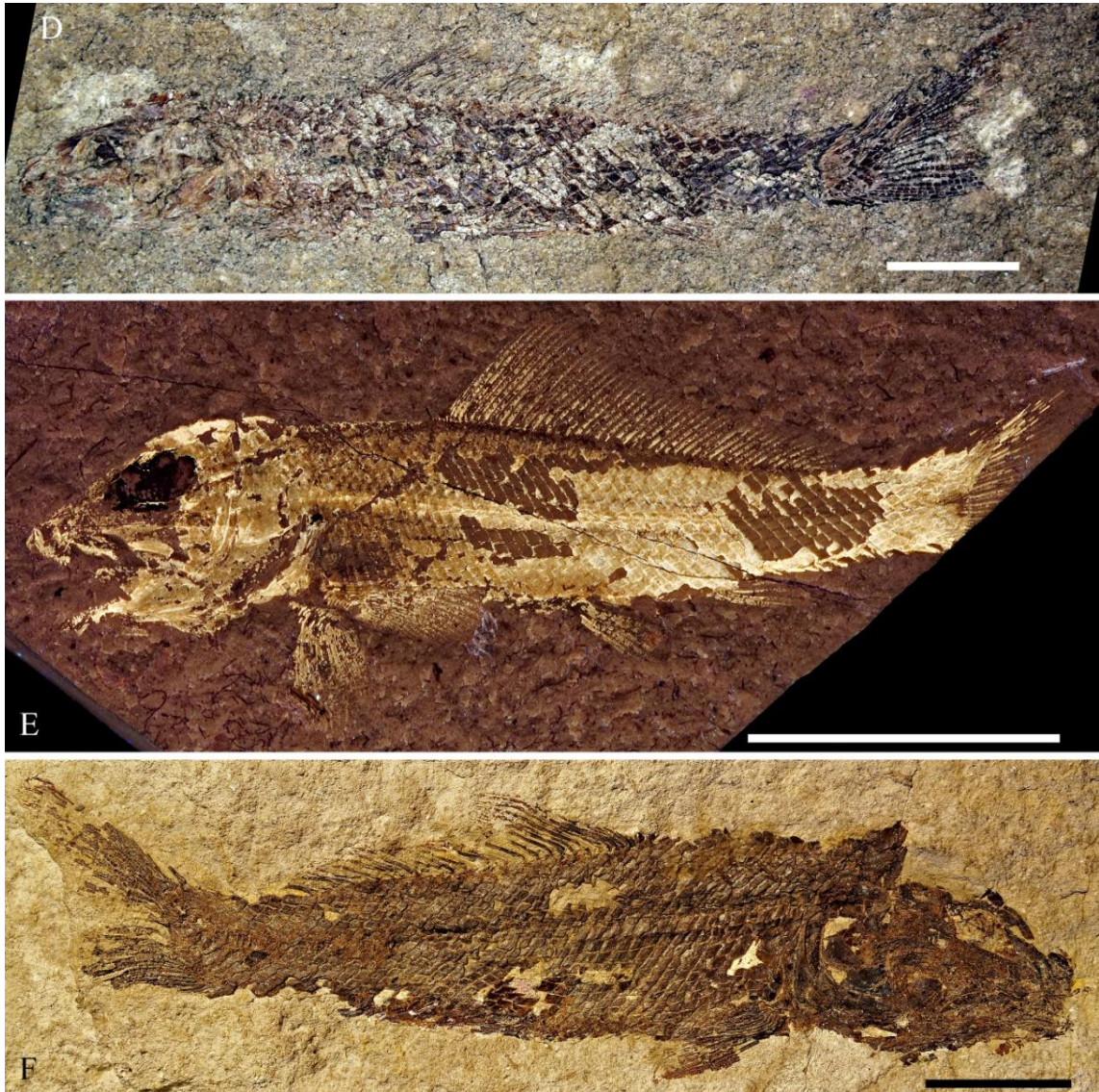
Legenda: **A**, vista lateral esquerda. **B**, vista occipital. Abreviaturas: **asp**, autoesfenótico; **bo**, basioccipital; **cdsp**, canal do dermoesfenótico; **dpt**, dermopterótico; **dsp**, dermoesfenótico; **epo**, epioccipital; **exo**, exoccipital; **fm**, forame magno; **ic**, intercalar; **opo**, opistótico; **papas**, processo ascendente do paraesfenoide; **pas**, paraesfenoide; **pro**, pro-ótico; **ptf**, fossa pós-temporal; **pto**, pterótico; **sp**, esfenótico; **suot**, supraoccipital. Escala = 10mm. Fonte: A autora

Figura 17 - Exemplos de algumas das espécies nominais do gênero *Ophiopsis* ao início do presente trabalho



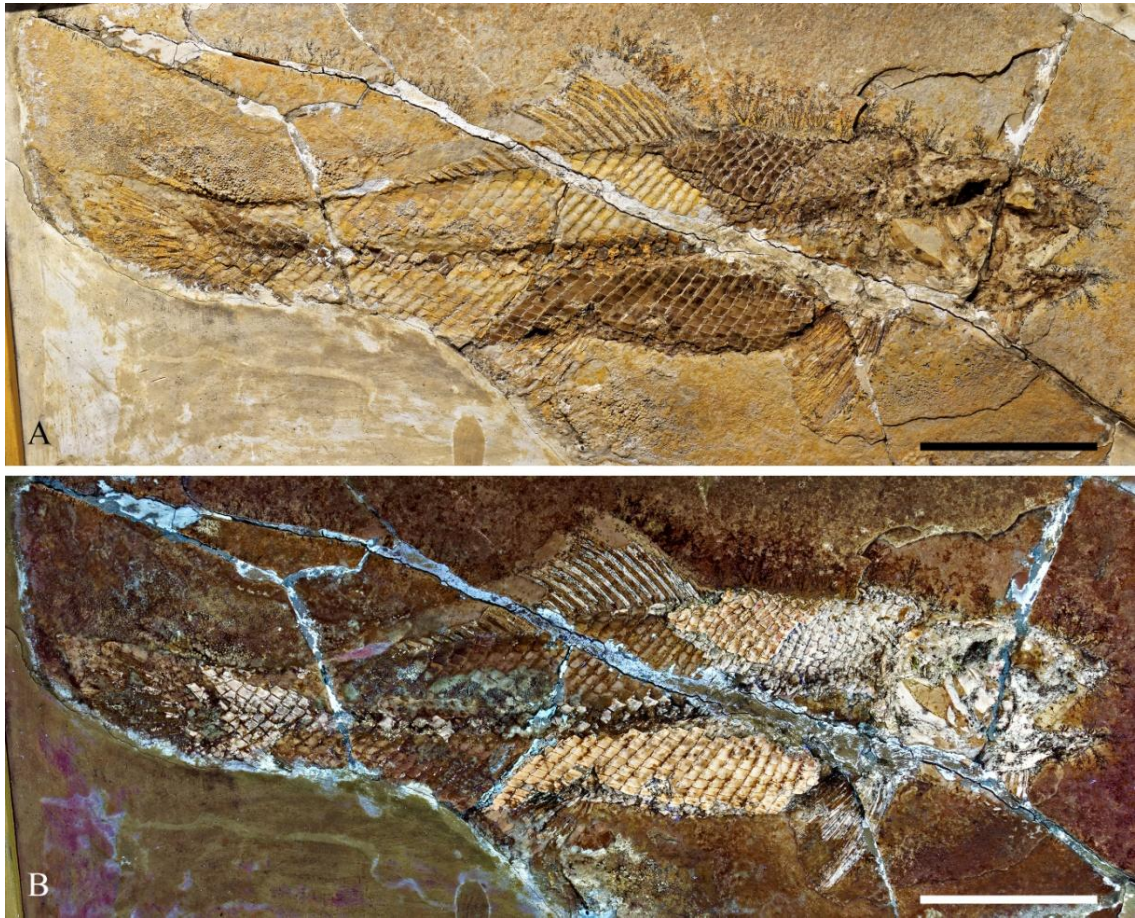
Legenda: **A**, *Ophiopsis procera* (SOS 2725). **B**, *Ophiopsis attenuata* (= *O. procera*) (MNHL 20015.179), sob luz UV. **C**, *Ophiopsis breviceps* (NHMUKPV P9104c). Escala = 50mm. Continua na próxima página.
Fonte: A autora

Figura 17 (continuação) - Exemplos de algumas das espécies nominais do gênero *Ophiopsis* ao início do presente trabalho



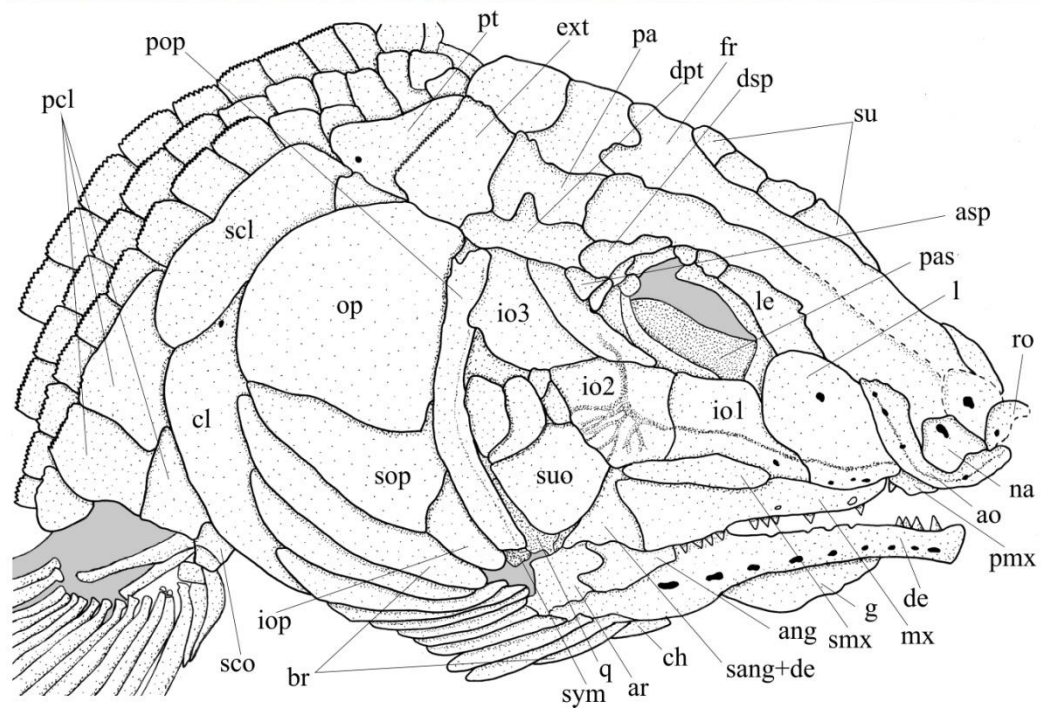
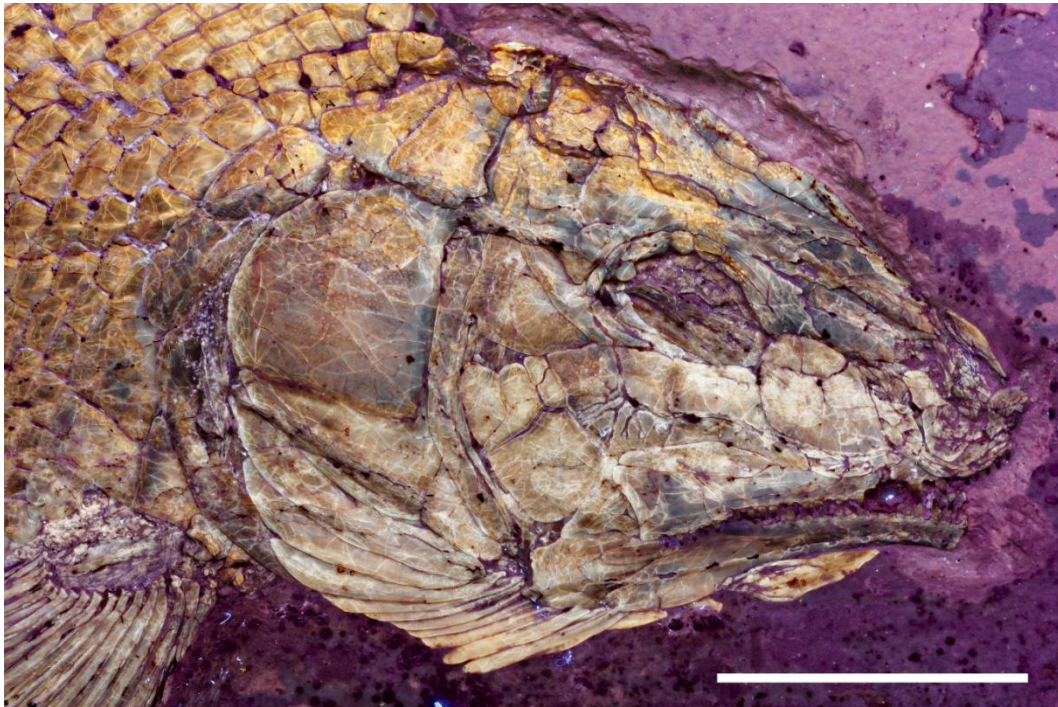
Legenda: **D**, holótipo de *Ophiopsis dorsallis* (NHMUKPV P466). **E**, *Ophiopsis montsechensis* (MNHN MSE 44) (sob luz UV). **F**, holótipo de *Ophiopsis penicillata* (= *O. procera*) (NHMUKPV P7433). Escala = 30mm. Fonte: A autora.

Figura 18 - Holótipo de *Ophiopsis procera* (BSPG AS-VII-267)



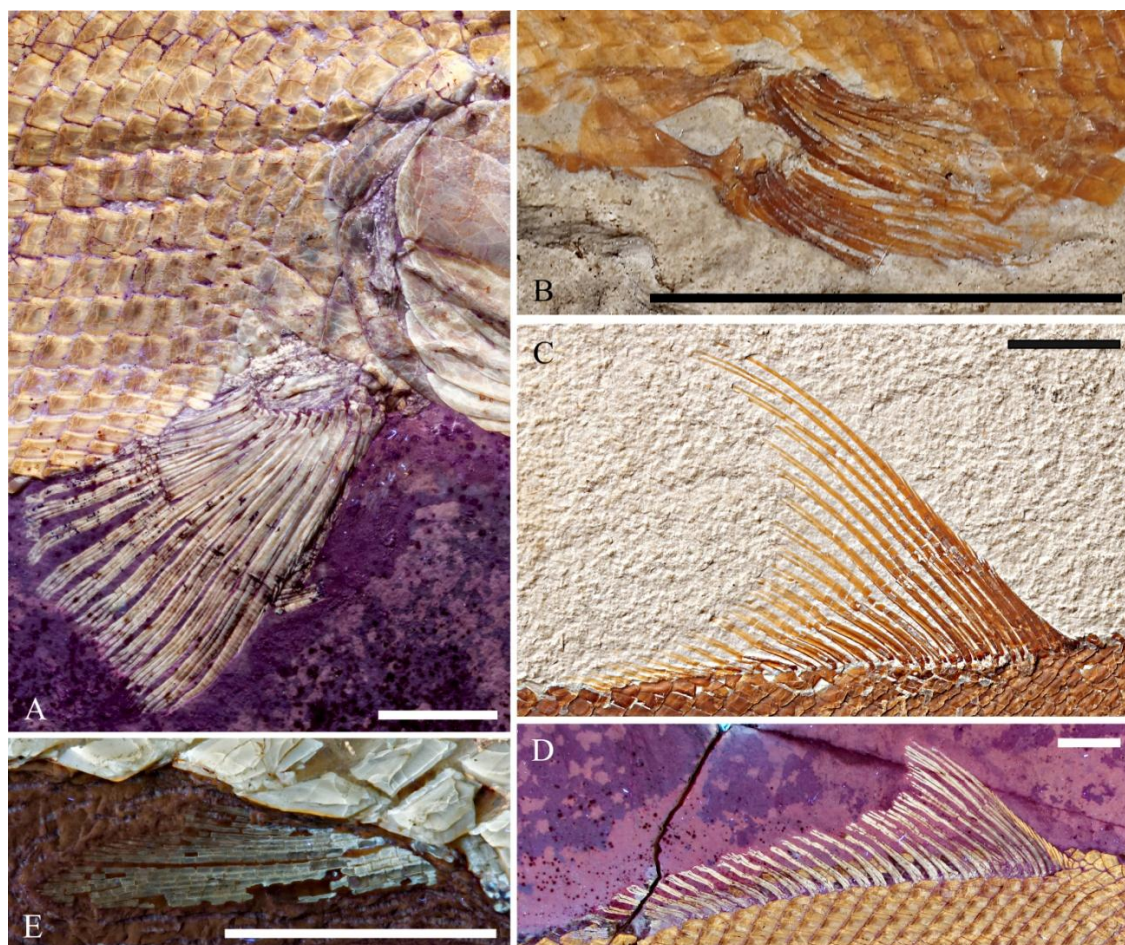
Legenda: **A**, sob luz visível **B**, sob luz UV. Escala = 50mm. Fonte: A autora.

Figura 19 - Crânio de *Ophiopsis procera* (JME-ETT 1896) (fotografia sob luz UV)



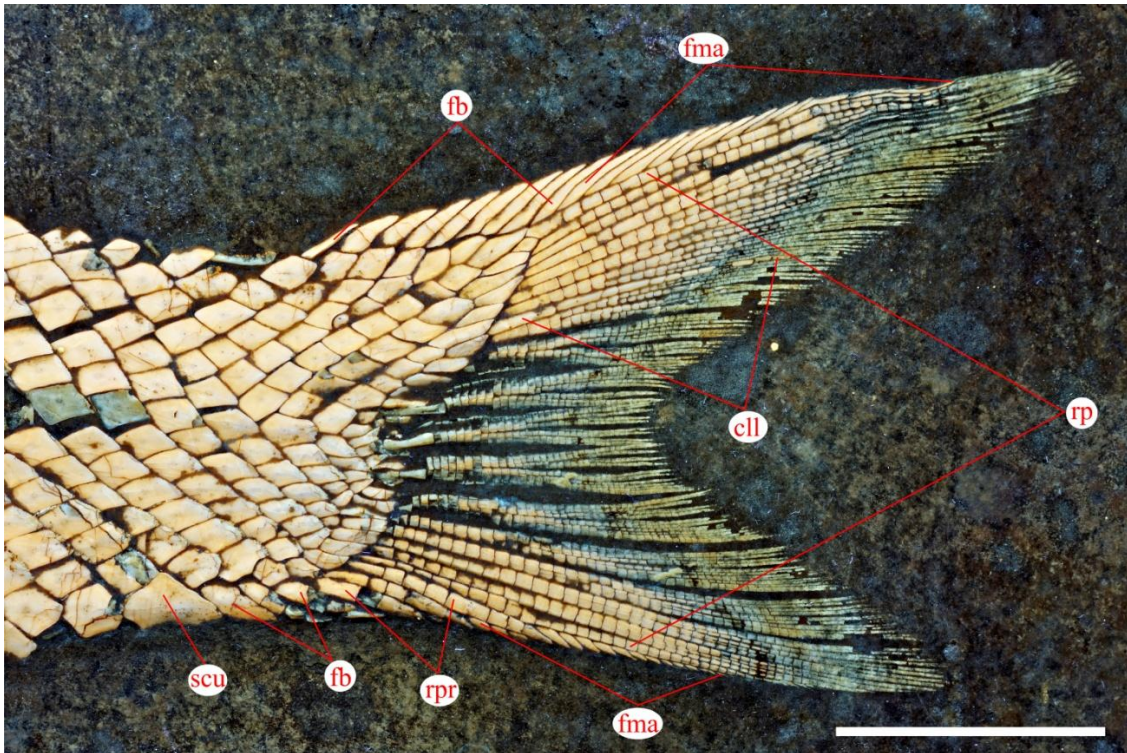
Legenda: **ang**, angular; **ao**, antorbital; **ar**, articular; **asp**, autoesfenótico; **br**, raios branquiostegais; **ch**, ceratohial; **cl**, cleitro; **de**, dentário; **dpt**, dermopterótico; **dsp**, dermoesfenótico; **ext**, extraescapular; **fr**, frontal; **g**, placa gular; **io**, infraorbital; **iop**, interopérculo; **l**, lacrimal; **le**, etmoide lateral; **mx**, maxila; **na**, nasal; **op**, opérculo; **pa**, parietal; **pas**, paraesfenoide; **pcl**, pós-cleitro e placas pós-cleitares; **pmx**, pré-maxila; **pop**, pré-opérculo; **pt**, pós-temporal; **q**, quadrado; **ro**, rostral; **sang**, suprangular; **scl**, supracleitro; **sco**, escapulocoracoide; **smx**, supramaxila; **sop**, subopérculo; **su**, supraorbital; **suo**, suborbital; **sym**, simplético. Escala = 20mm. Fonte: A autora.

Figura 20 - Nadadeiras pares e ímpares de *Ophiopsis procera*

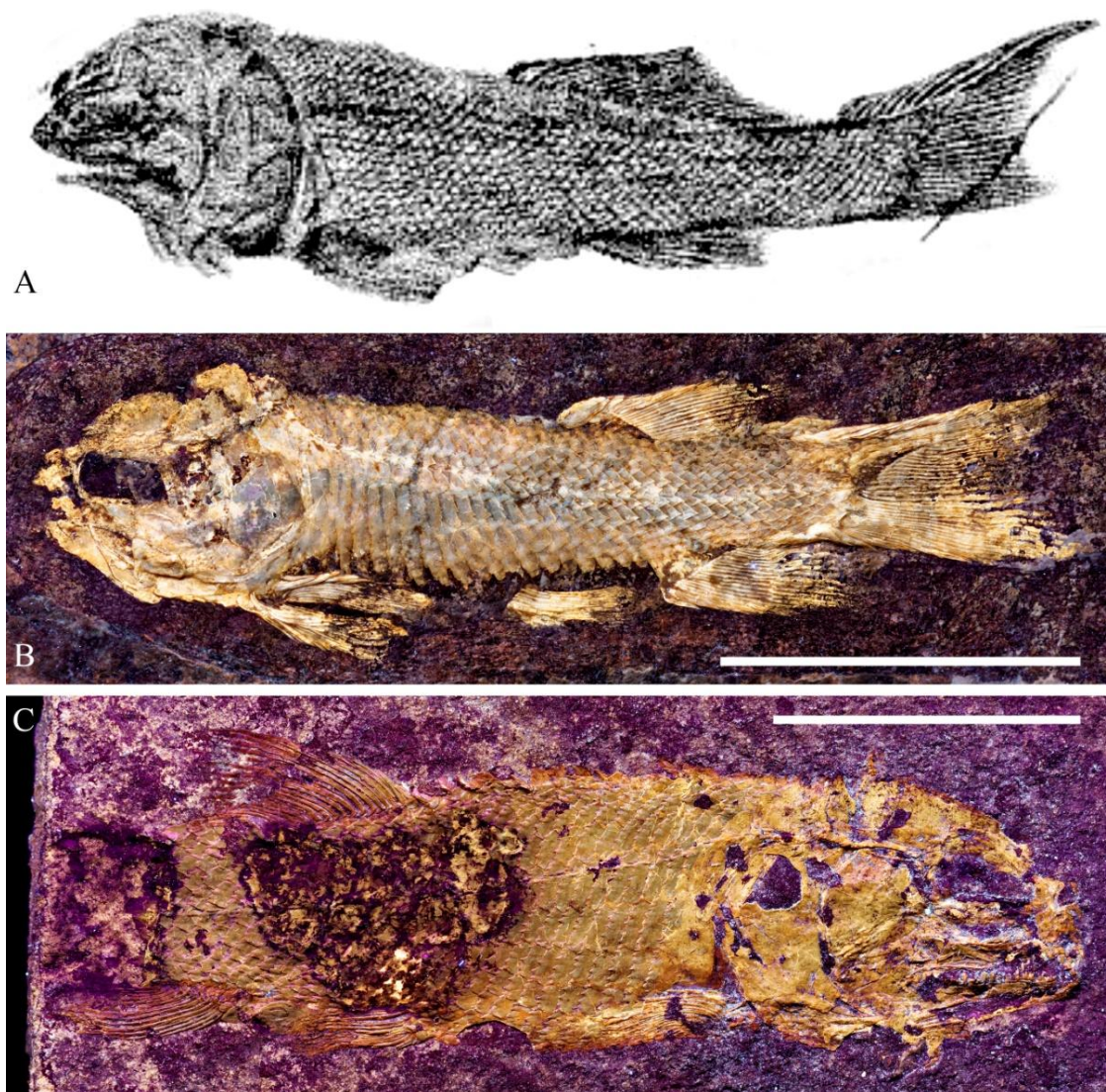


Legenda: **A**, cintura e nadadeira peitoral de JME-ETT 1896. **B**, cintura e nadadeira pélvica de NHMUKPVP 1090. **C**, nadadeira dorsal de NHMUKPVP 1077. **D**, nadadeira dorsal de JME-ETT 1896. **E**, nadadeira anal de JME-SOS 2256. Escala = 10mm. Fonte: A autora.

Figura 21 - Nadadeira caudal de *Ophiopsis procera* (MHNL 20015.179) (sob luz UV)

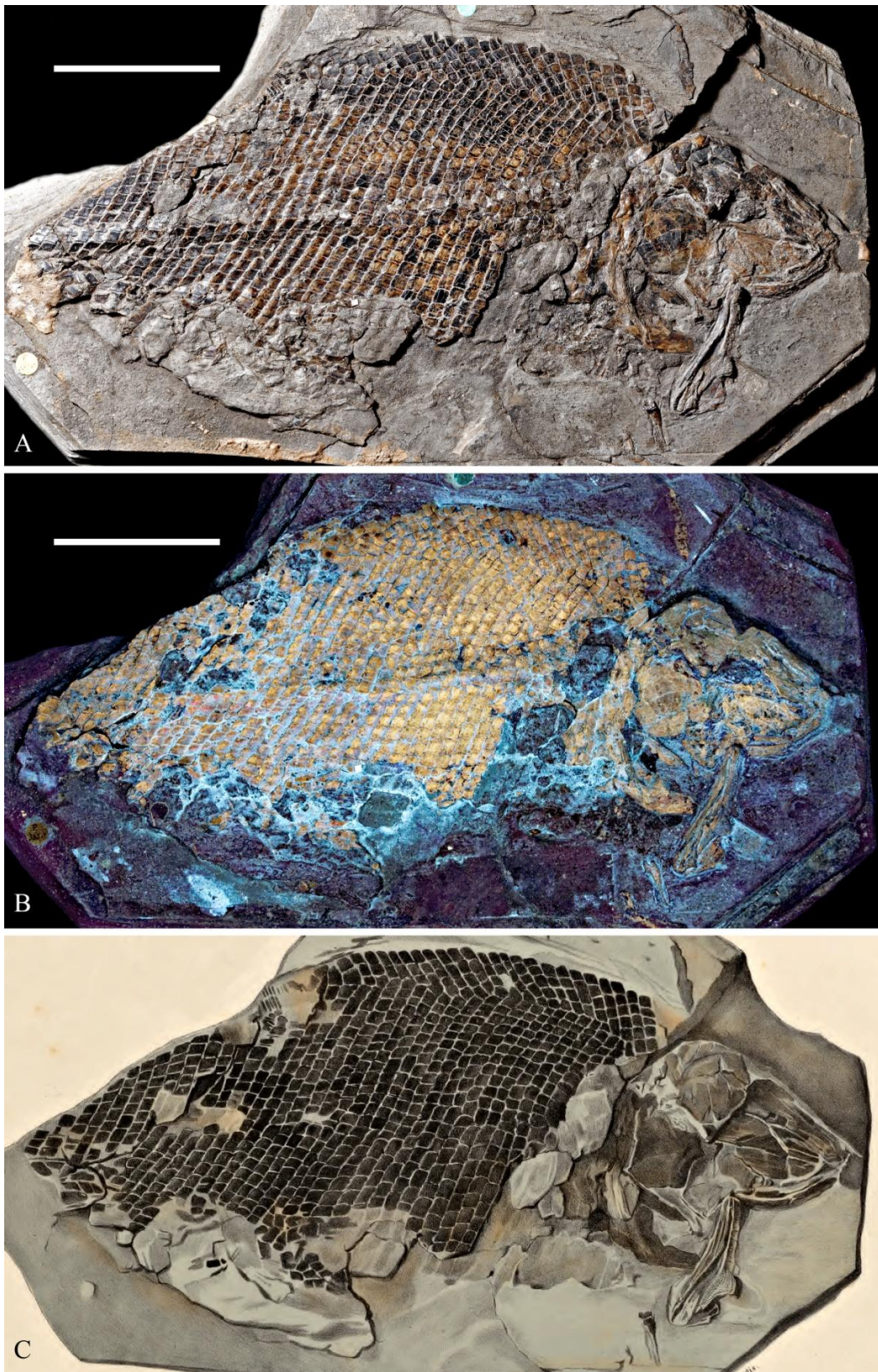


Legenda: **cll**, canal da linha lateral; **fb**, fulcras basais; **fma**, fulcras marginais; **rp**, raios principais; **rpr**, raios pré-correntes; **scu**, escudos. Escala = 20mm. Fonte: A autora.

Figura 22 - *Ophiopsis lepturus*

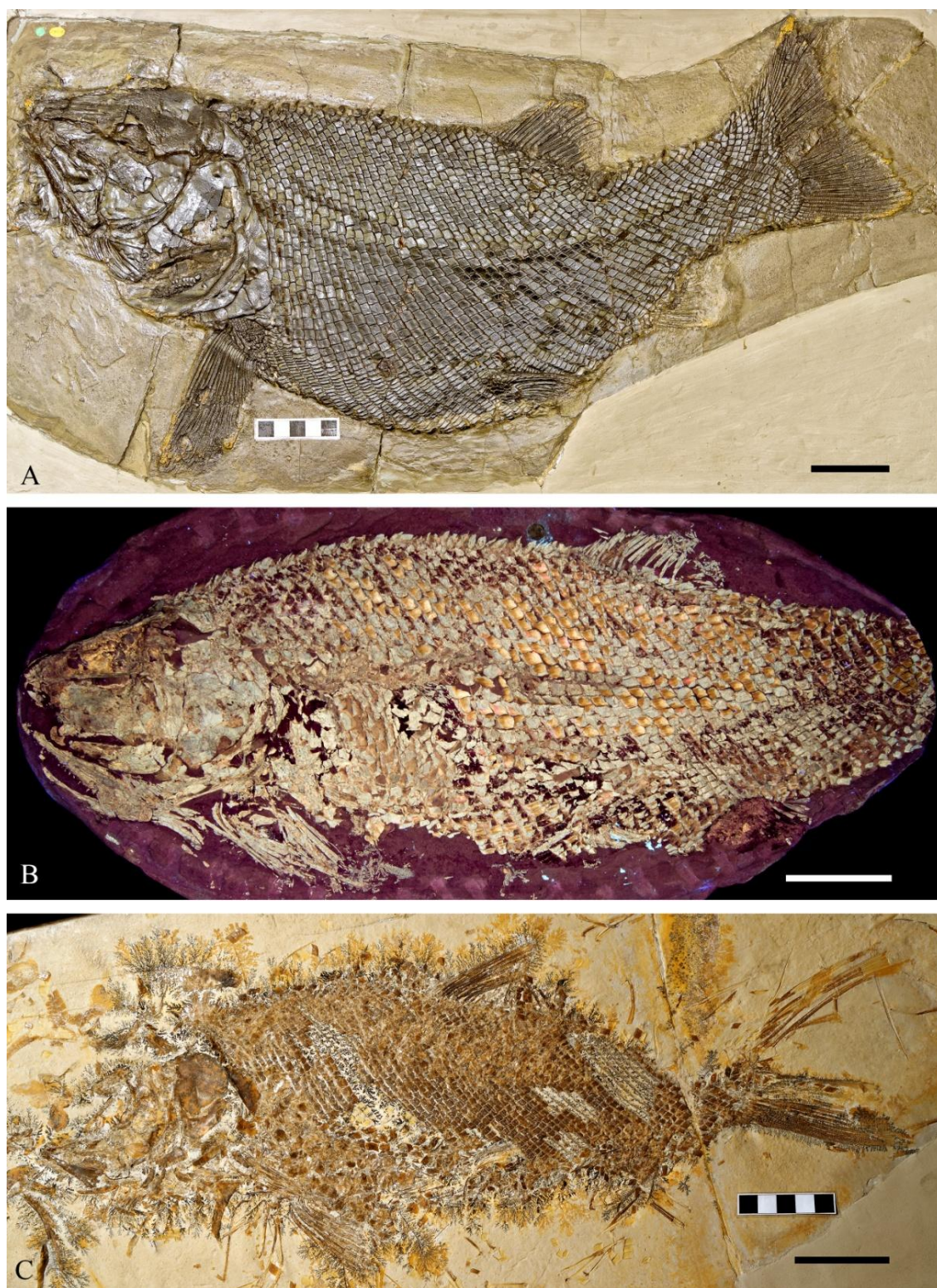
Legenda: **A**, desenho de Deecke (1889) de um dos espécimes depositados no “Senckenberg Museum”. Espécimes MCSN3014 (**B**) e MCSN3727 (**C**) atribuídos à *Ophiopsis lepturus* e posteriormente descritos como *Daninia spinosa* por Lombardo (2001). Escala = 10mm. Fonte: A autora.

Figura 23 - Holótipo de *Heterolepidotus rhombifer* (NHMUKPVP 3620), espécie tipo do gênero



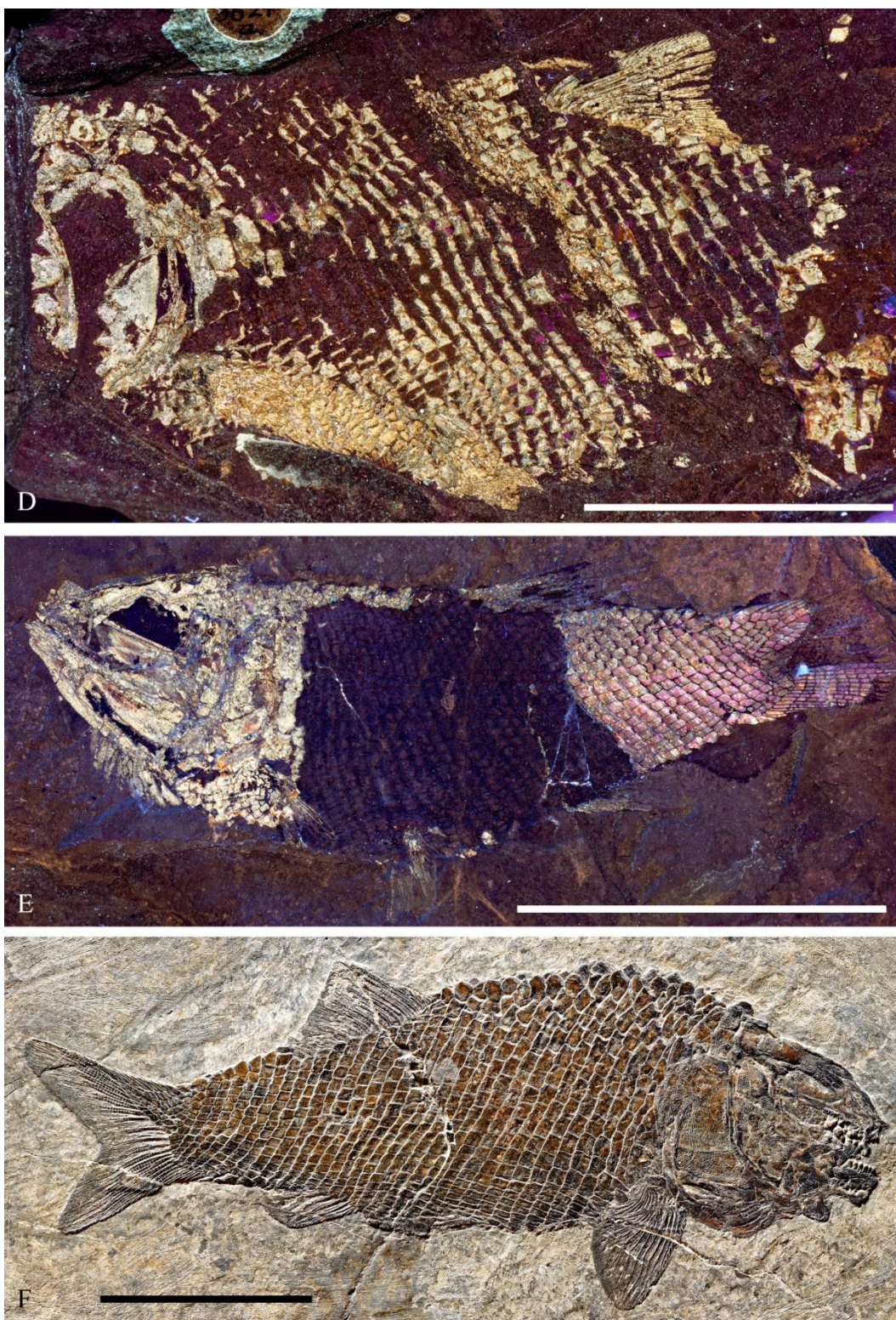
Legenda: **A**, sob luz visível; **B**, sob luz UV e **C**; reconstrução de Agassiz (1836) Escala = 50mm.
Fonte: A autora

Figura 24 - Exemplos de outras espécies nominais de *Heterolepidotus* examinadas no presente estudo



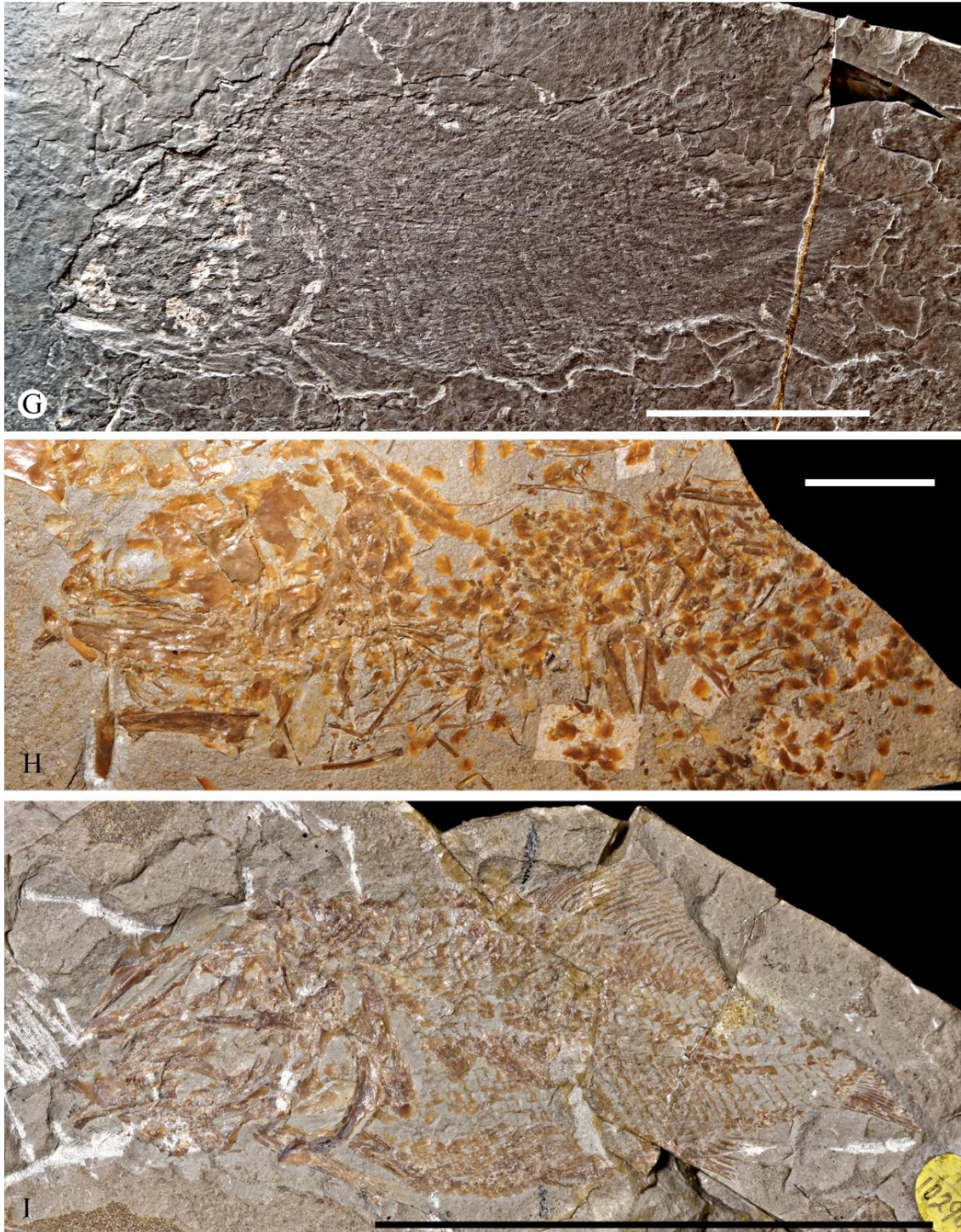
Legenda: **A**, holótipo de *H. latus* (= *H. rhombifer*) (NHMUKPVOR 38118). **B**, holótipo de *H. serrulatus* (NHMUKPVP 3580) (sob luz UV). **C**, holótipo de *Brachyichthys* (= *Heterolepidotus*) *typicus* (= *H. serrulatus*) (NHMUKPVOR 43000 parte). Escala = 50mm. Fonte: A autora Continua na próxima página.

Figura 24 - Exemplos de outras espécies nominais de *Heterolepidotus* examinadas no presente estudo



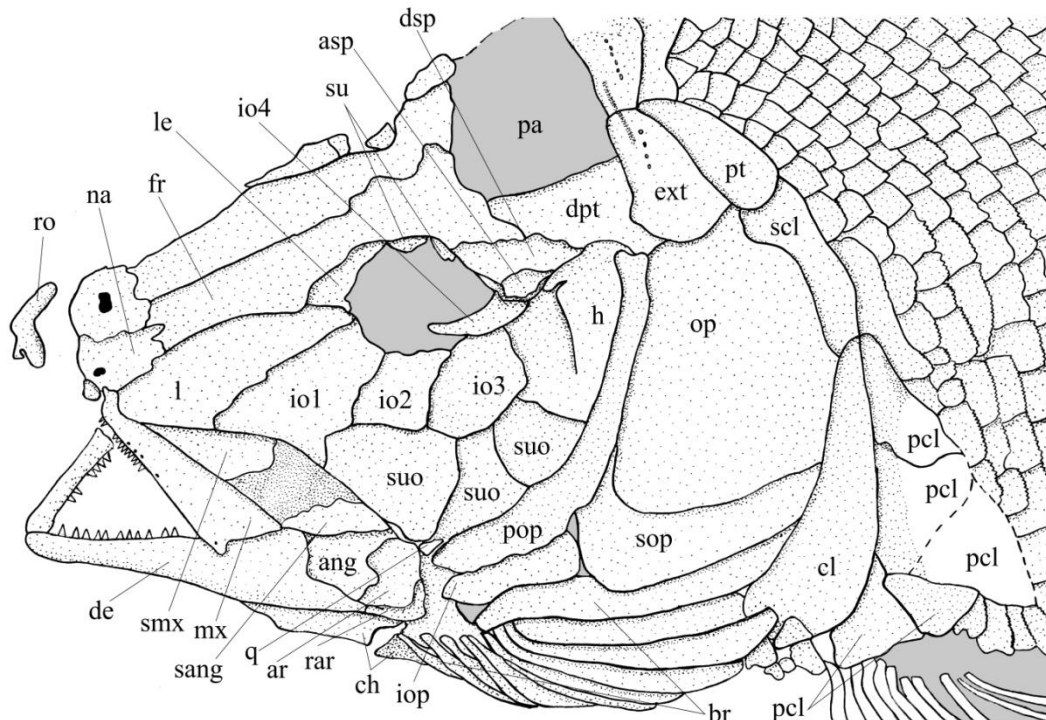
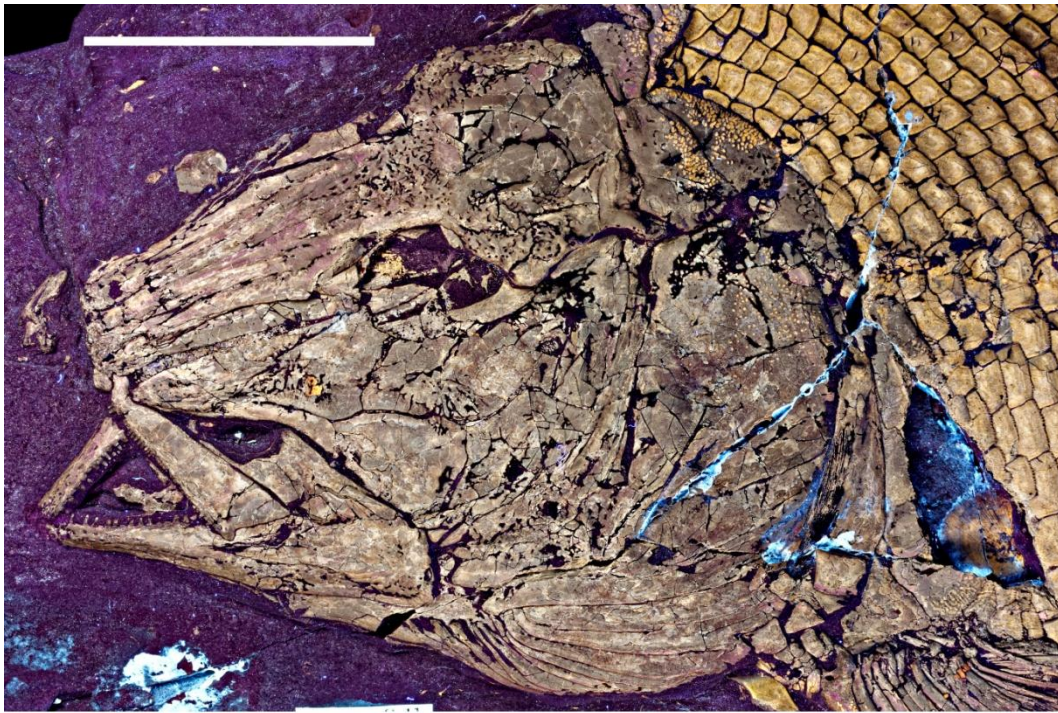
Legenda: **D**, holótipo de *H. striatus* (*nomen nudum*) (NHMUKPVP 3621) (sob luz UV). **E**, holótipo de *H. cephalus* (= *Pholidophorus cephalus*) (NHMUKPVOR 21383) (sob luz UV). **F**, exemplar atribuído a *H. pectoralis* (MCFB 28). Escala = 30mm. Fonte: A autora. Continua na próxima página.

Figura 24 - Exemplos de outras espécies nominais de *Heterolepidotus* examinadas no presente estudo



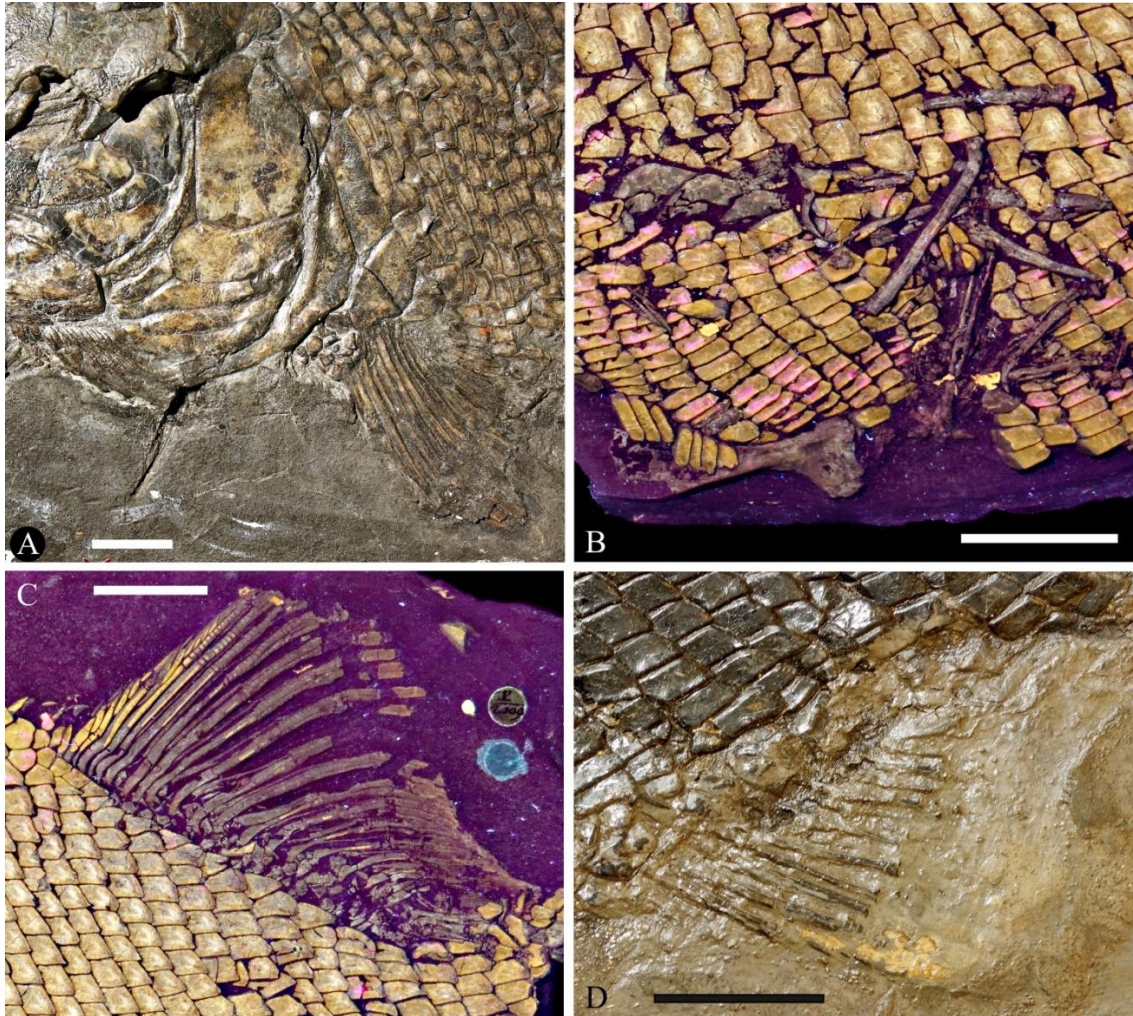
Legenda: **G**, *H. serratus* (*nomen dubium*) (NHMUKPVP 7596). **H**, holótipo de *H. radiato-punctatus* (= *Pholidophorus radiato-punctatus*) (NHMUKPVP 2060). **I**, exemplar atribuído a *H. dorsalis* (= *Allolepidotus dorsalis*) (NHMUKPVP 10290). Escala = 50mm. Fonte: A autora.

Figura 25 - Crânio de *Heterolepidotus rhombifer* (NHMUKPVP 2009) (fotografia sob luz UV)



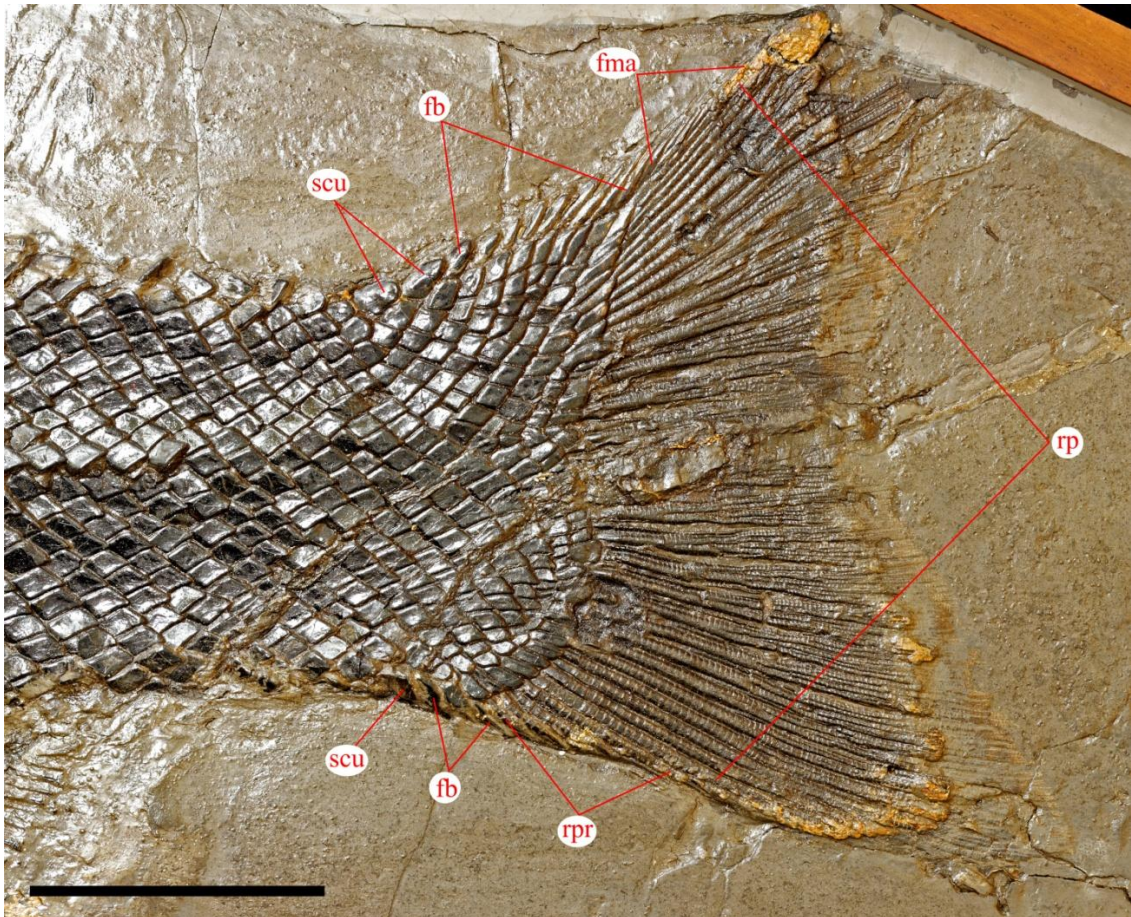
Legenda: **ang**, angular; **ar**, articular; **asp**, autoesfenótico; **br**, raios branquiostegais; **ch**, ceratohial; **cl**, cleitro; **de**, dentário; **dpt**, dermopterótico; **dsp**, dermoesfenótico; **ext**, extraescapular; **fr**, frontal; **h**, hiomandíbula; **io**, infraorbital; **iop**, interopérculo; **l**, lacrimal; **le**, etmoide lateral; **mx**, maxila; **na**, opérculo; **na**, nasal; **op**, opérculo; **pa**, parietal; **pcl**, pós-cleitro e placas pós-cleitares; **pop**, pré-opérculo; **pt**, pós-temporal; **q**, quadrado; **ro**, rostral; **sang**, suprangular; **scl**, supraclitro; **smx**, supramaxila; **sop**, subopérculo; **suo**, suborbital. Escala = 50mm. Fonte: A autora.

Figura 26: Nadadeiras pares e ímpares de *Heterolepidotus rhombifer*



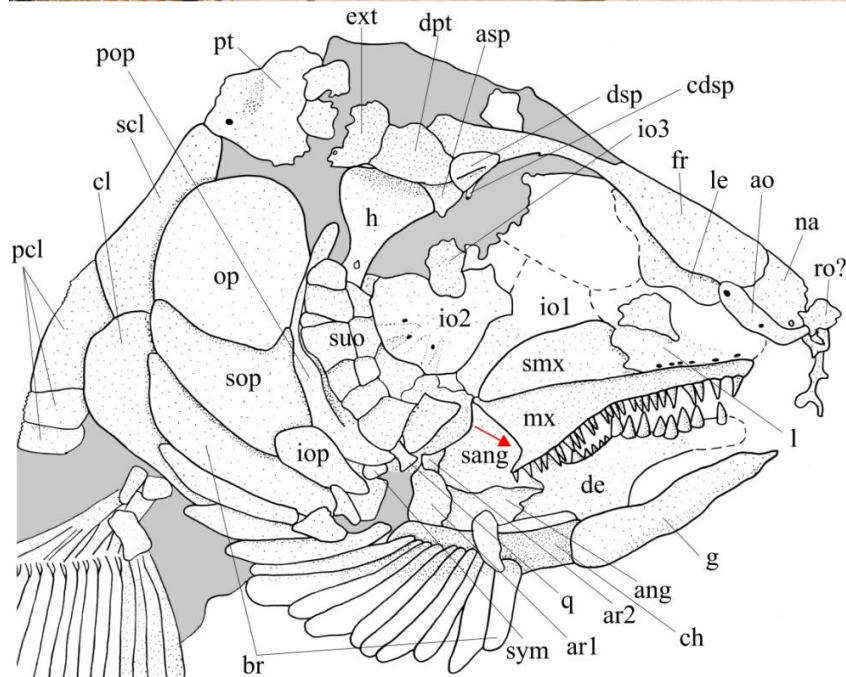
Legenda: **A**, cintura e nadadeira peitoral de AMNH 4691. **B**, cintura e nadadeira pélvica de NHMUKPVP 2009 (sob luz UV). **C**, nadadeira dorsal de NHMUKPVP 2009 (sob luz UV). **D**, nadadeira anal de NHMUKPVOR 38118. Escala = 20mm. Fonte: A autora.

Figura 27: Nadadeira caudal de *Heterolepidotus rhombifer* (NHMUKPVOR 38118)



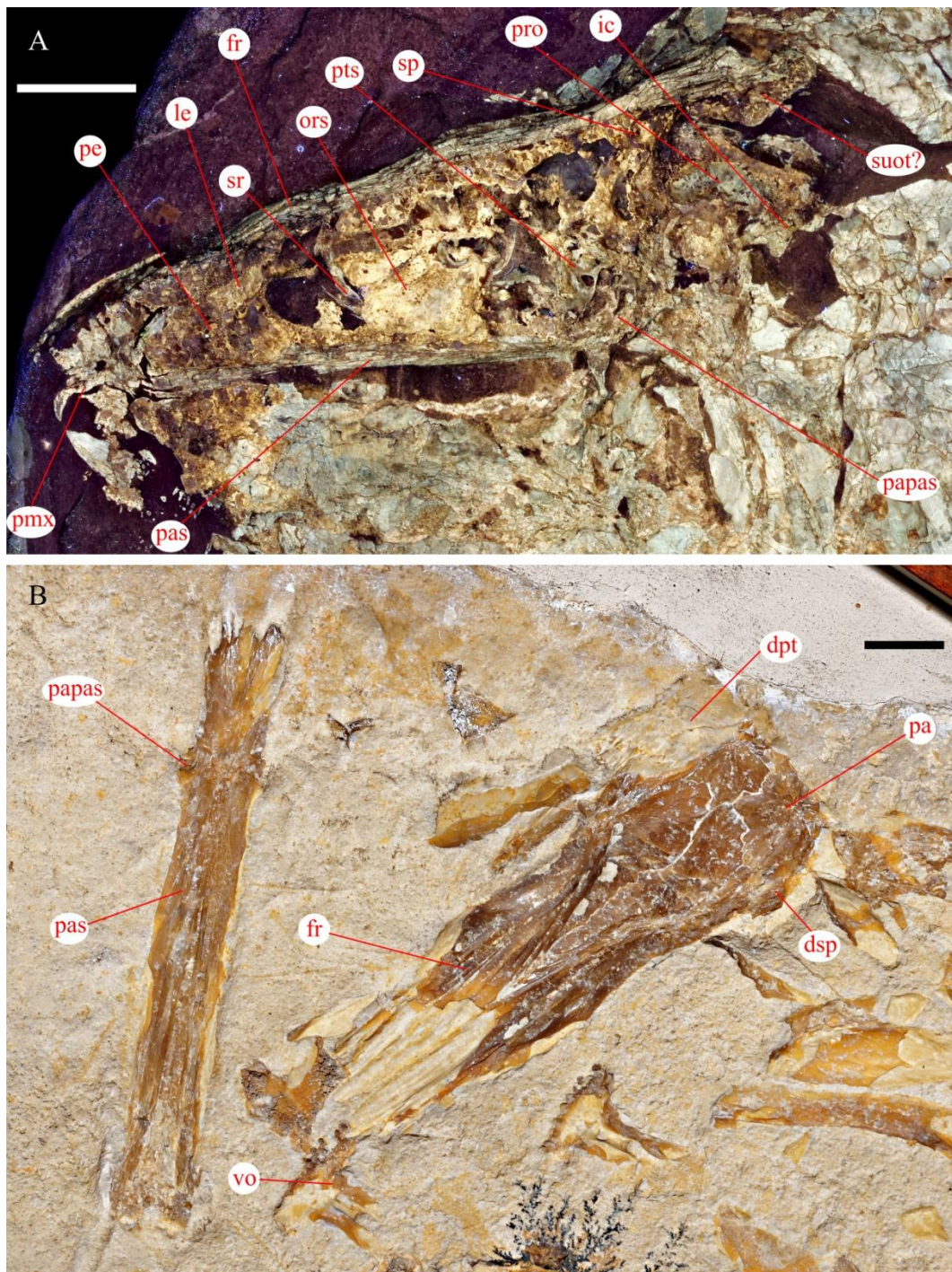
Legenda: **fb**, fulcras basais; **fma**, fulcras marginais; **rp**, raios principais; **rpr**, raios pró-correntes; **scu**, escudos.
Escala = 50mm. Fonte: A autora.

Figura 28: Crânio de *Heterolepidotus serrulatus* (AMNH 7741)



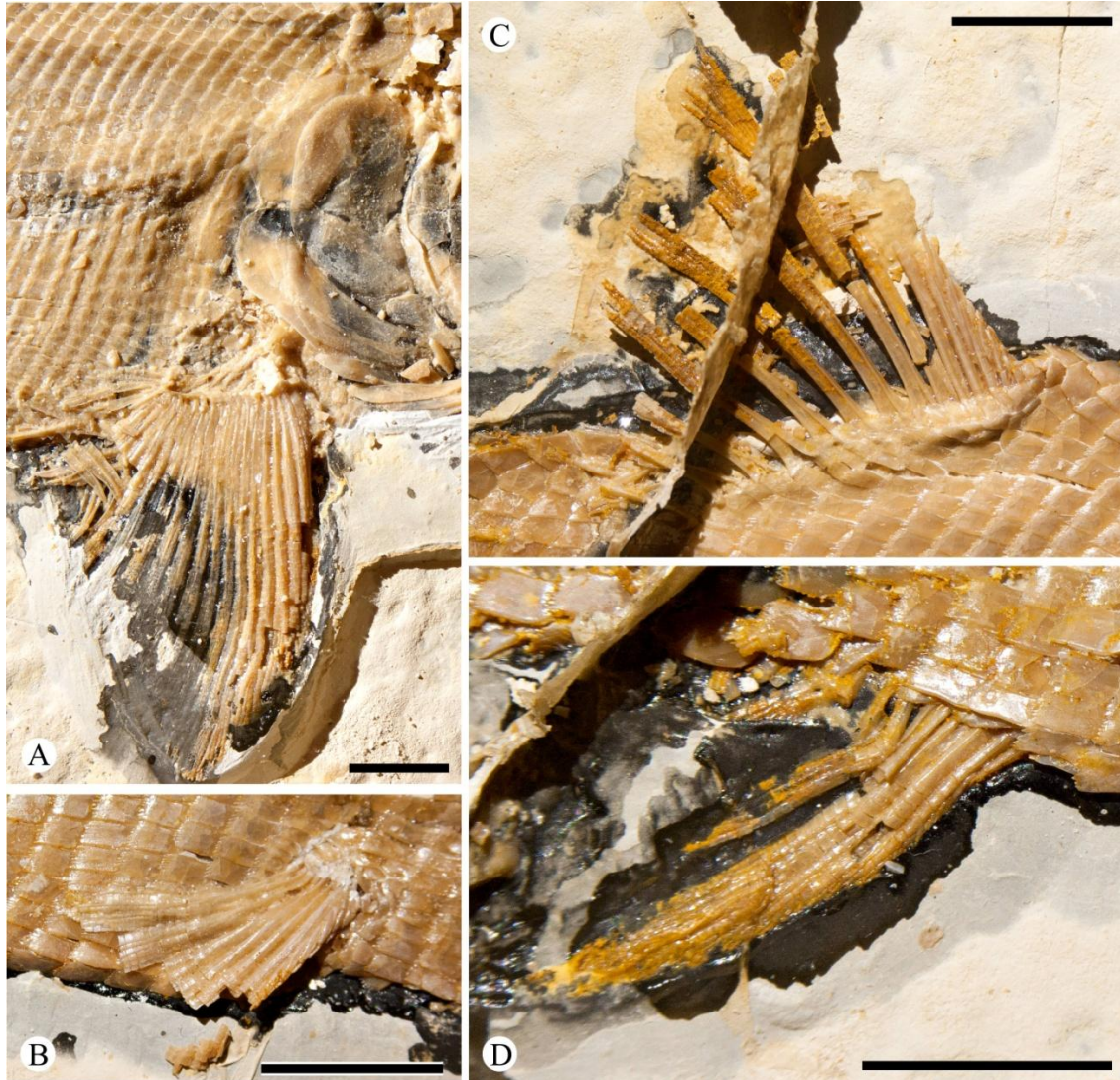
Legenda: **ang**, angular; **ao**, antorbital; **ar**, articular; **asp**, autoesfenótico; **br**, raios branquiostegais; **cdpt**, canal do dermoesfenótico; **ch**, ceratohial; **cl**, cleitro; **de**, dentário; **dpt**, dermopterótico; **dsp**, dermoesfenótico; **ext**, extraescapular; **fr**, frontal; **g**, placa gular; **h**, hiomandíbula; **io**, infraorbital; **iop**, interopérculo; **l**, lacrimal; **le**, etmoide lateral; **mx**, maxila; **na**, nasal; **op**, opérculo; **pa**, parietal; **pcl**, pós-cleitro e placas pós-cleitares; **pmx**, pré-maxila; **pop**, pré-opérculo; **pt**, pós-temporal; **q**, quadrado; **ro**, rostral; **sang**, suprangular; **scl**, supracleitro; **sco**, escapulocoracoide; **smx**, supramaxila; **sop**, subopérculo; **suo**, suborbital; **sym**, simplético. Seta vermelha indica a presença do entalhe na porção posterior da maxila. Escala = 20mm. Fonte: A autora.

Figura 29: Detalhes de alguns ossos cranianos de *Heterolepidotus serrulatus*



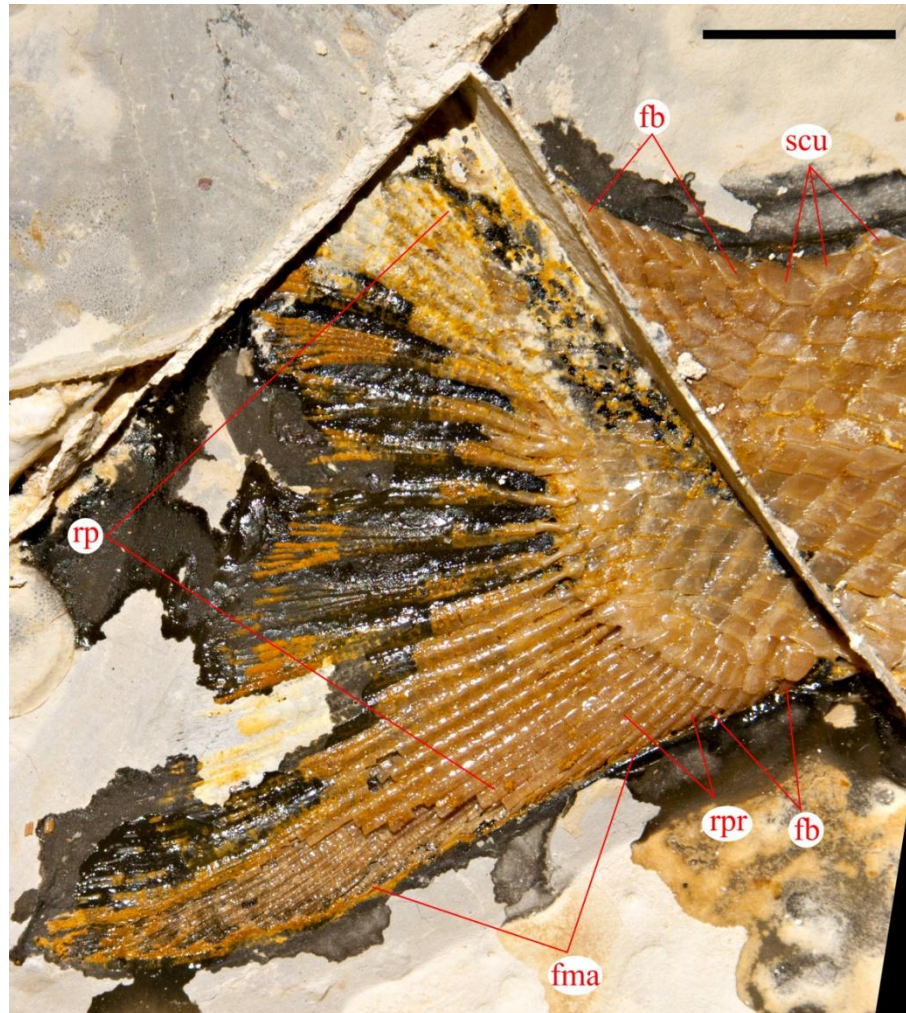
Legenda: **A**, NHMUKPVOR 43003. **B**, NHMUKPVP 3580. Abreviaturas: **dpt**, dermopterótico; **fr**, frontal; **ic**, intercalar; **le**, etmoide lateral; **ors**, orbitoesfenoide, **pa**, parietal; **papas**, processo ascendente do paraesfenoide; **pas**, paraesfenoide; **pe**, pré-etmoide **pmx**, pré-maxila; **pro**, pro-ótico, **pts**, pteroesfenoide; **sp**, esfenoítico; **sr**, anel esclerótico; **suot?**, supraótico; **vo**, vômer. Escala = 10mm. Fonte: A autora.

Figura 30: Nadadeiras pares e ímpares de *Heterolepidotus serrulatus* (AMNH 7741)



Legenda: **A**, cintura e nadadeira peitoral. **B**, nadadeira pélvica. **C**, nadadeira dorsal. **D**, nadadeira anal. Escala = 10mm. Fonte: A autora.

Figura 31: Nadadeira caudal de *Heterolepidotus serrulatus* (AMNH 7741)



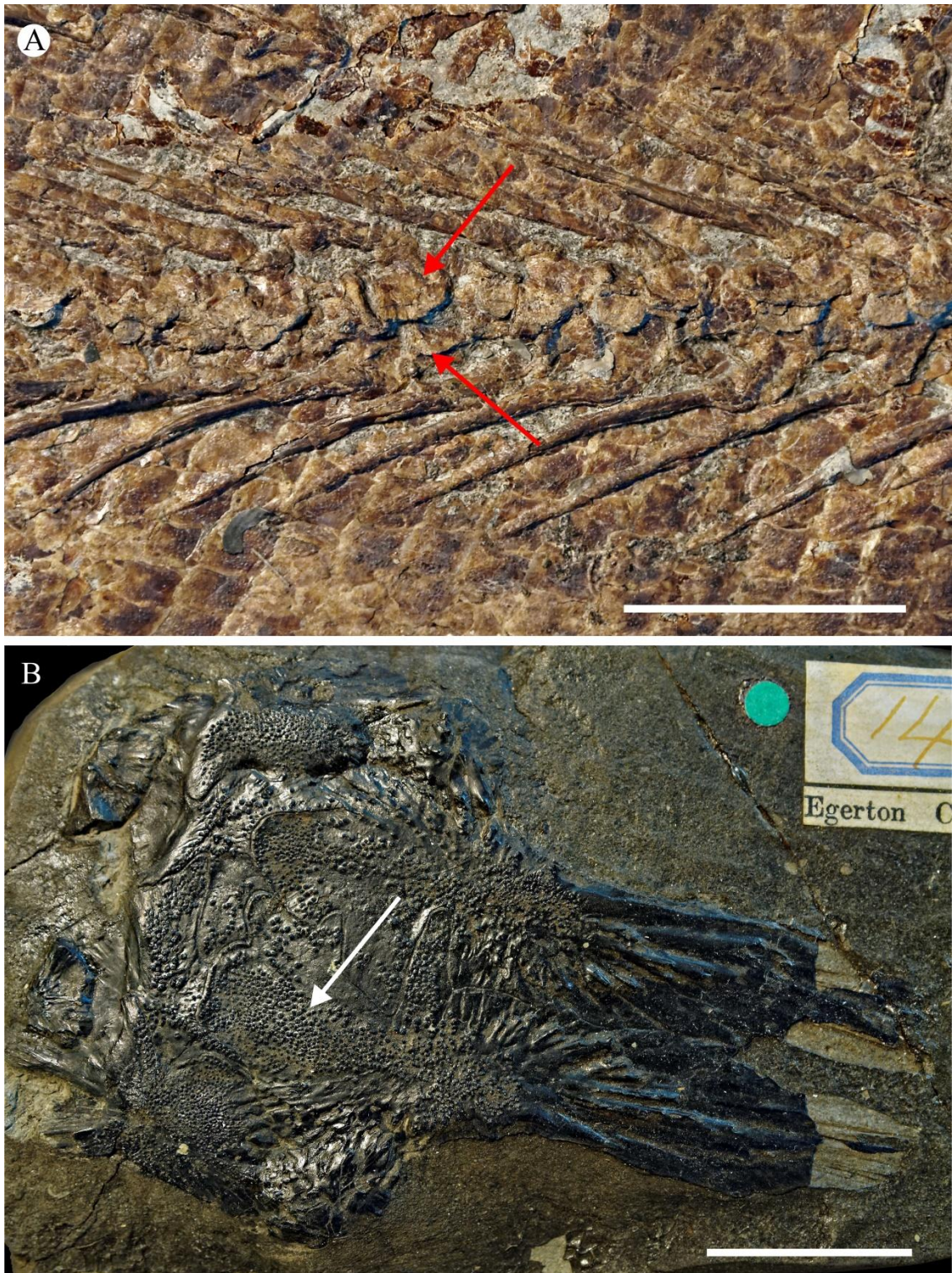
Legenda: **fb**, fulcras basais; **fma**, fulcras marginais; **rp**, raios principais; **rpr**, raios pró-correntes; **scu**, escudos.
Escala = 10mm. Fonte: A autora.

Figura 32: Outras espécies pertencentes ao gênero *Osteorachis*



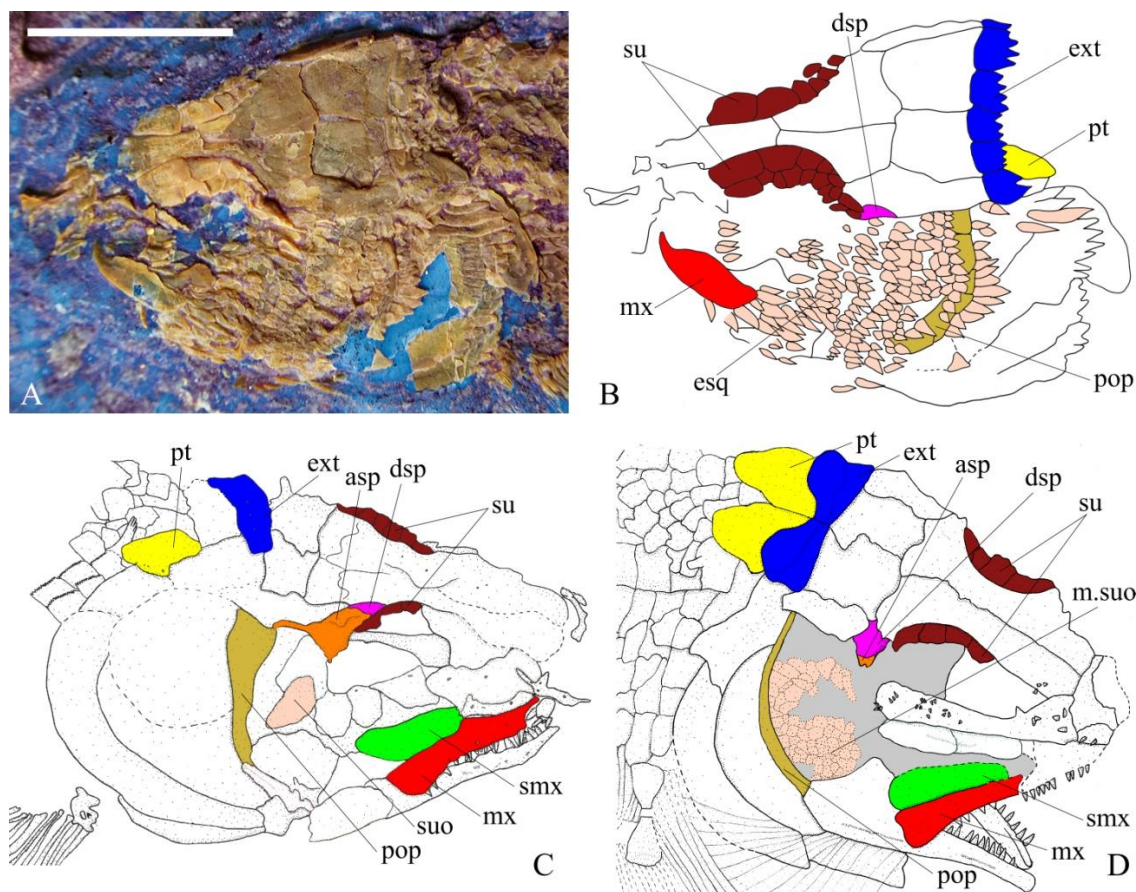
Legenda: A, holótipo de *O. granulatus* (NHMUKPVP 3653). B, espécime de *O. leedsii* (NHMUKPVP 12533).
Escala = 100mm. Fonte: A autora.

Figura 33: Detalhes da morfologia de *Osteorachis*



Legenda: **A**, detalhe das vértebras de *O. granulatus* (NHMUKPVP 3653) (setas vermelhas destacam um centro vertebral formado por dois hemicentra). **B**, detalhe do teto craniano de *O. macrocephalus* (NHMUKPVP 875) (seta branca destaca a presença de tubérculos de ganoína). Escala = 20mm. Fonte: A autora.

Figura 34: Comparação de alguns detalhes da anatomia craniana de *Aphanepygus dorsalis* com representantes da família Ophiopsidae



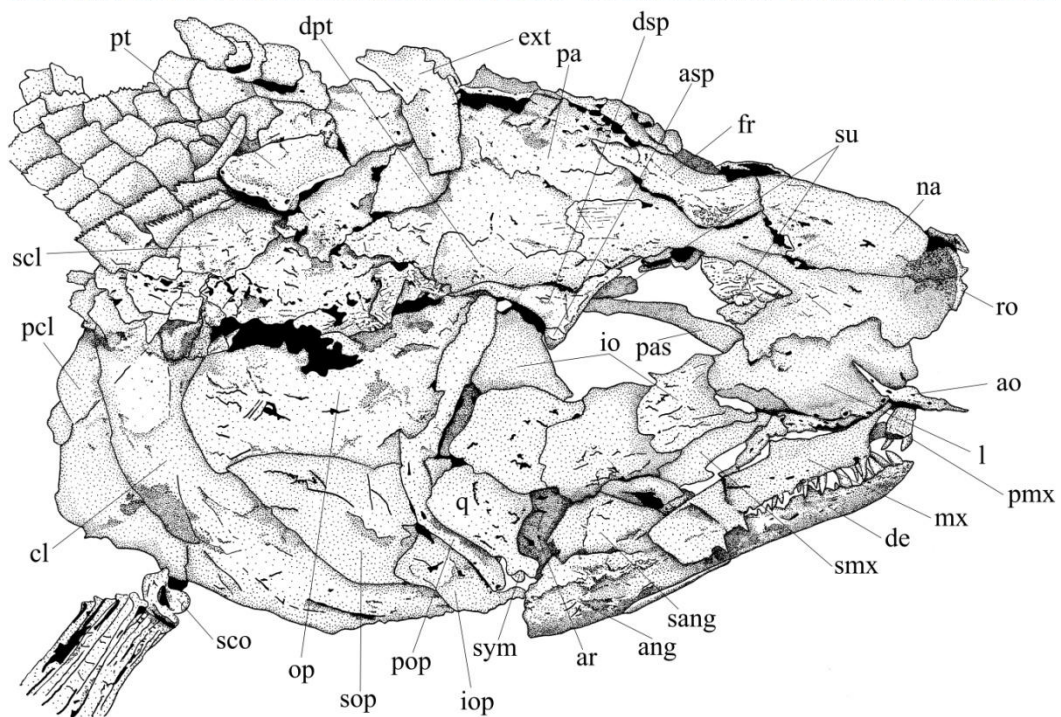
Legenda: **A**, fotografia do crânio de *A. dorsalis* (NHMUKPVOR 103932) (sob luz UV). **B**, desenho do crânio de *A. dorsalis* (NHMUKPVOR 103932) (modificado de Bartram, 1977b). **C**, desenho do crânio de *Placidichthys bidorsallis* (UERJ-PMB 475). **D**, desenho do crânio de *Teoichthys brevipina* (IGM 6744). Abreviaturas: **asp**, autoesfenótico; **dsp**, dermoesfenótico; **esq**, esquamulas; **ext**, extraescapular; **m.suo**, mosaico de placas suborbitais; **mx**, maxila; **pop**, pré-opérculo; **pt**, pós-temporal; **smx**, supraorbital; **suo**, suborbital. Escala = 5mm. Para maiores informações comparar com a Tabela 4 do apêndice B. Fonte: A autora.

Figura 35: Novo exemplar de *Placidichthys bidorsalis* (UERJ-PMB 475) preparado para o presente estudo.



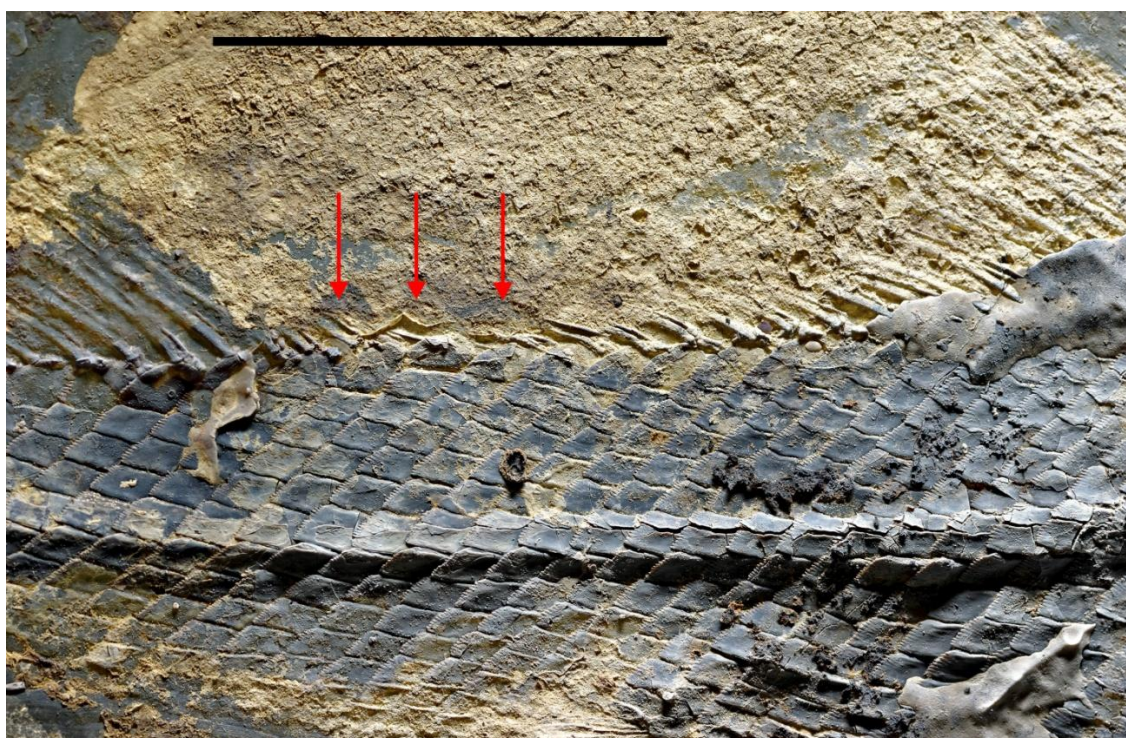
Legenda: **A**, espécime em vista lateral esquerda antes da preparação. **B**, espécime em vista lateral direita após a preparação química. Escala = 50mm. Fonte: A autora.

Figura 36: Crânio de *Placidichthys bidorsalis* (UERJ-PMB 475)



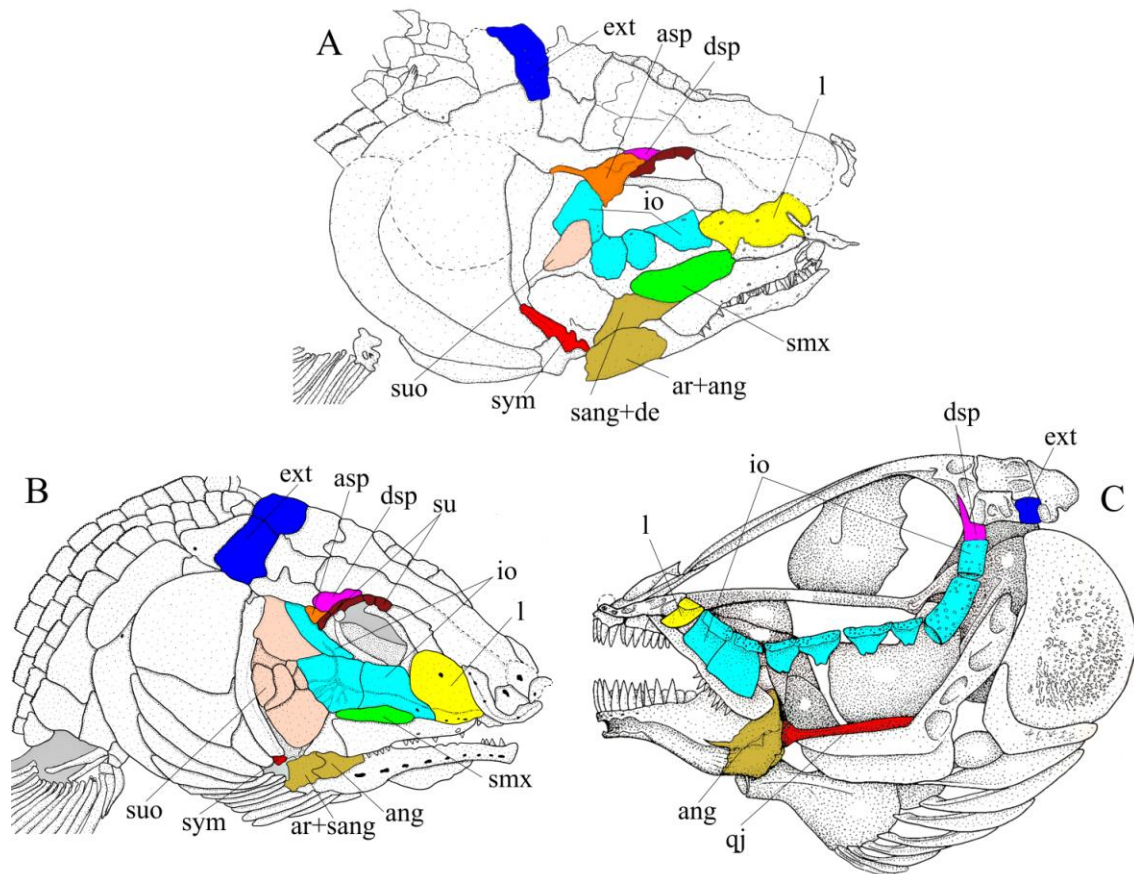
Legenda: **ang**, angular; **ao**, antorbital; **ar**, articular; **asp**, autoesfenótico; **cl**, cleitro; **de**, dentário; **dpt**, dermopterótico; **dsp**, dermoesfenótico; **ext**, extraescapular; **fr**, frontal; **io**, infraorbital; **iop**, interopérculo; **l**, lacrimal; **mx**, maxila; **na**, nasal; **op**, opérculo; **pa**, parietal; **pas**, paraesfenoide; **pcl**, pós-cleitro; **pmx**, pré-maxila; **pop**, pré-opérculo; **pt**, pós-temporal; **q**, quadrado; **ro**, rostral; **sang**, suprangular; **scl**, supracleitro; **sco**, escapulocoracoide; **smx**, supramaxila; **sop**, subopérculo; **su**, supraorbital; **sym**, simplético. Seta vermelha indica a presença do entalhe na porção posterior da maxila. Escala = 20mm. Fonte: A autora. Desenho P. Brito.

Figura 37: Detalhe do ponto de contato entre os dois lobos da nadadeira dorsal de *Placidichthys bidorsalis* (UERJ-PMB 475)



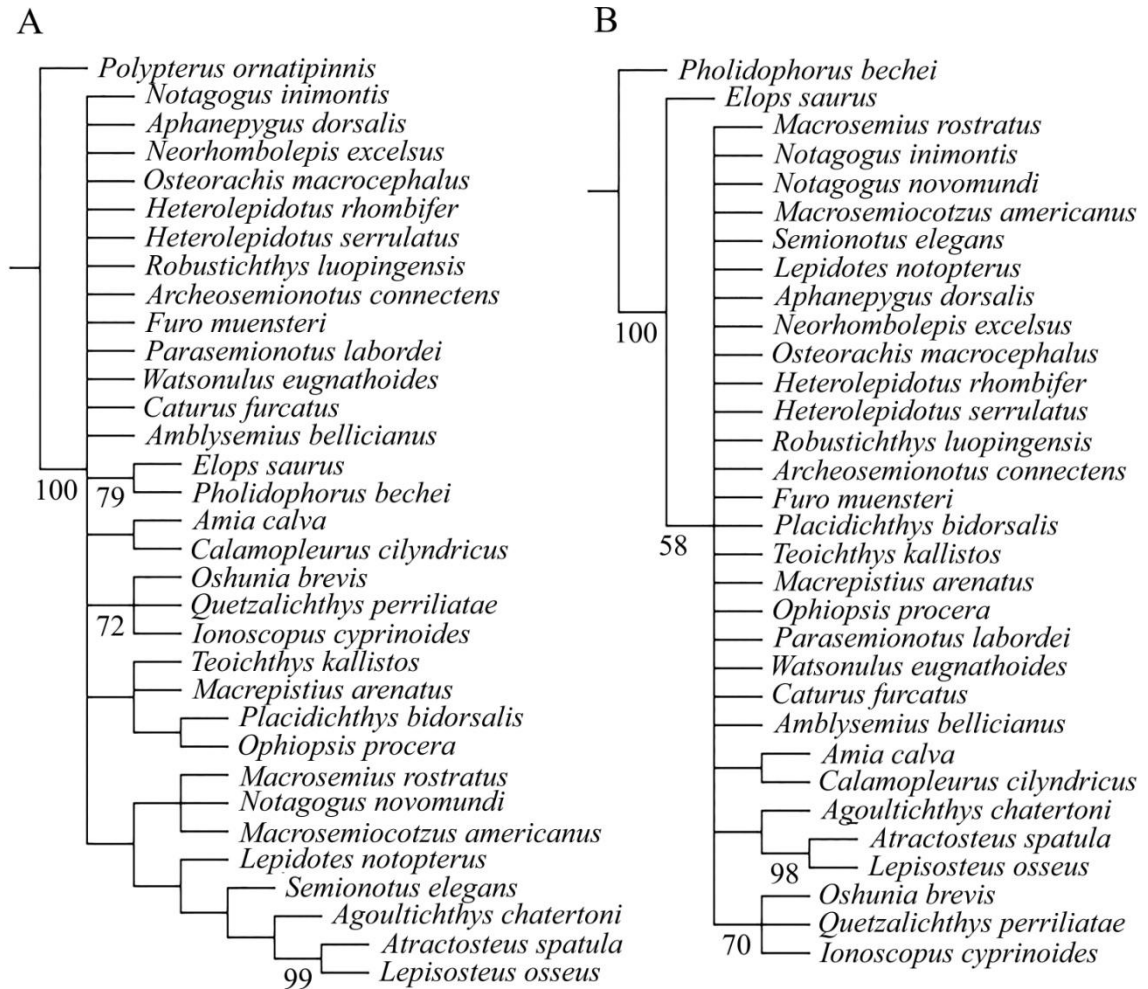
Legenda: Setas vermelhas indicam a presença de raios reduzidos entre os dois lobos da dorsal. Escala = 20mm.
Fonte: A autora.

Figura 38: Comparação de detalhes da anatomia craniana entre *Placidichthys*, outros Ophiopsidae e Macrosemiidae



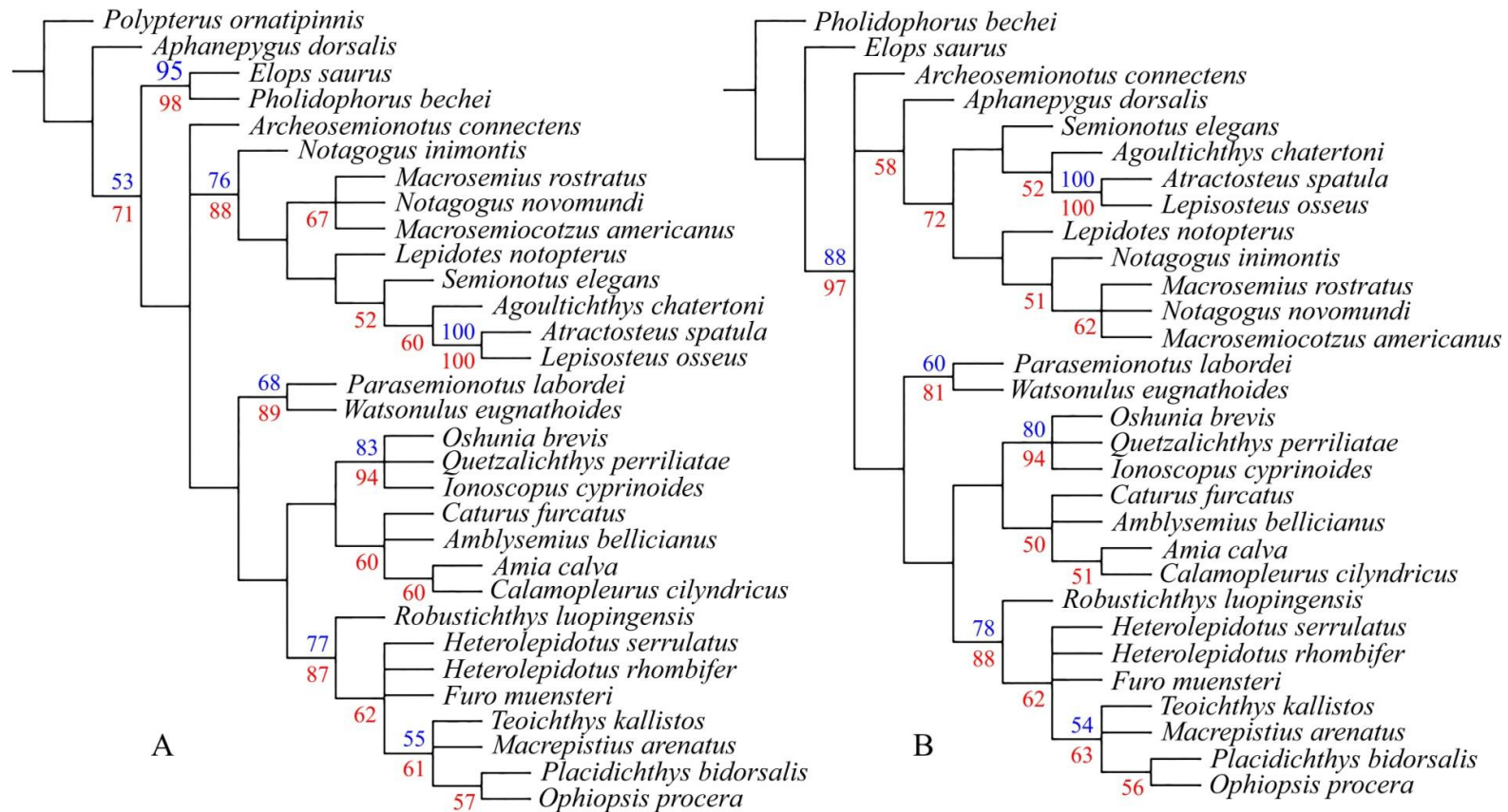
Legenda: **A**, desenho do crânio de *Placidichthys bidorsallis*. **B**, desenho do crânio de um ophiopsídeo (*Ophiopsis procera*, JME-ETT 1896). **C**, reconstrução do crânio de um macrosemiídeo (*Macrosemius rostratus*, modificado de Grande, 2010). Abreviaturas: **ang**, angular; **ar**, articular; **asp**, autoesfenótico; **de**, dentário; **dsp**, dermoesfenótico; **ext**, extraescapular; **io**, infraorbital; **l**, lacrimal; **sang**, suprangular; **smx**, supramaxila; **su**, supraorbital; **suo**, suborbital; **sym**, simplético. Fonte: A autora Para maiores informações comparar com a Tabela 5 do apêndice B.

Figura 39: Árvores de consenso estrito obtidas nas análises de parcimônia com 33 táxons terminais, incluindo *Neorhombolepis excelsus* e *Osteorachis macrocephalus*



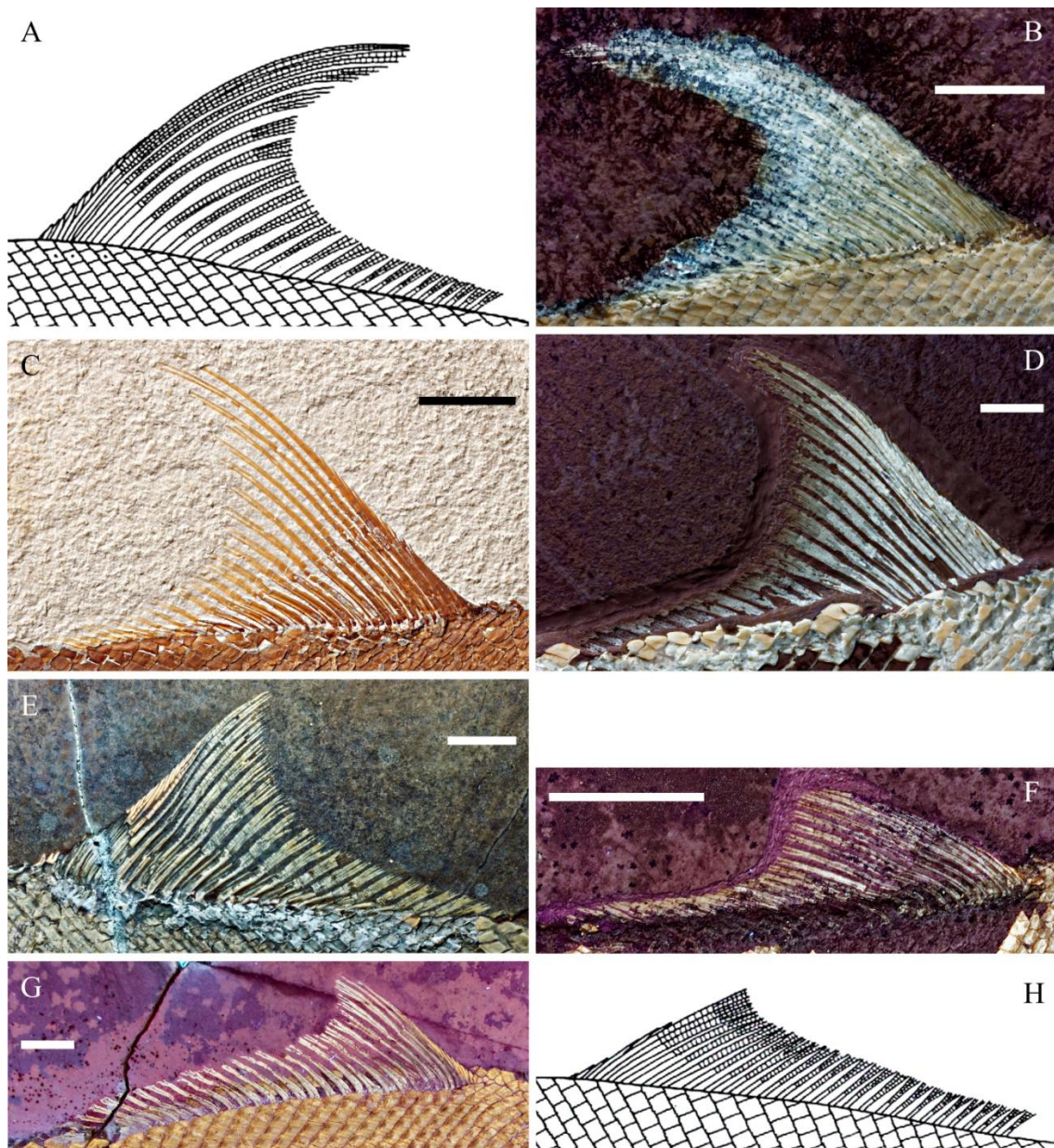
Legenda: **A**, *Polypterus ornatipinnis* utilizado como grupo externo. **B**, *Pholidophorus bechei* utilizado como grupo externo. Próximo aos nós são apresentados os valores de *bootstrap* superiores à 50% obtidos a partir de uma análise com 1000 réplicas no programa TNT. Fonte: A autora

Figura 40: Árvores de consenso estrito obtidas nas análises de parcimônia com 31 táxons terminais, excluindo *Neorhombolepis excelsus* e *Osteorachis macrocephalus*.



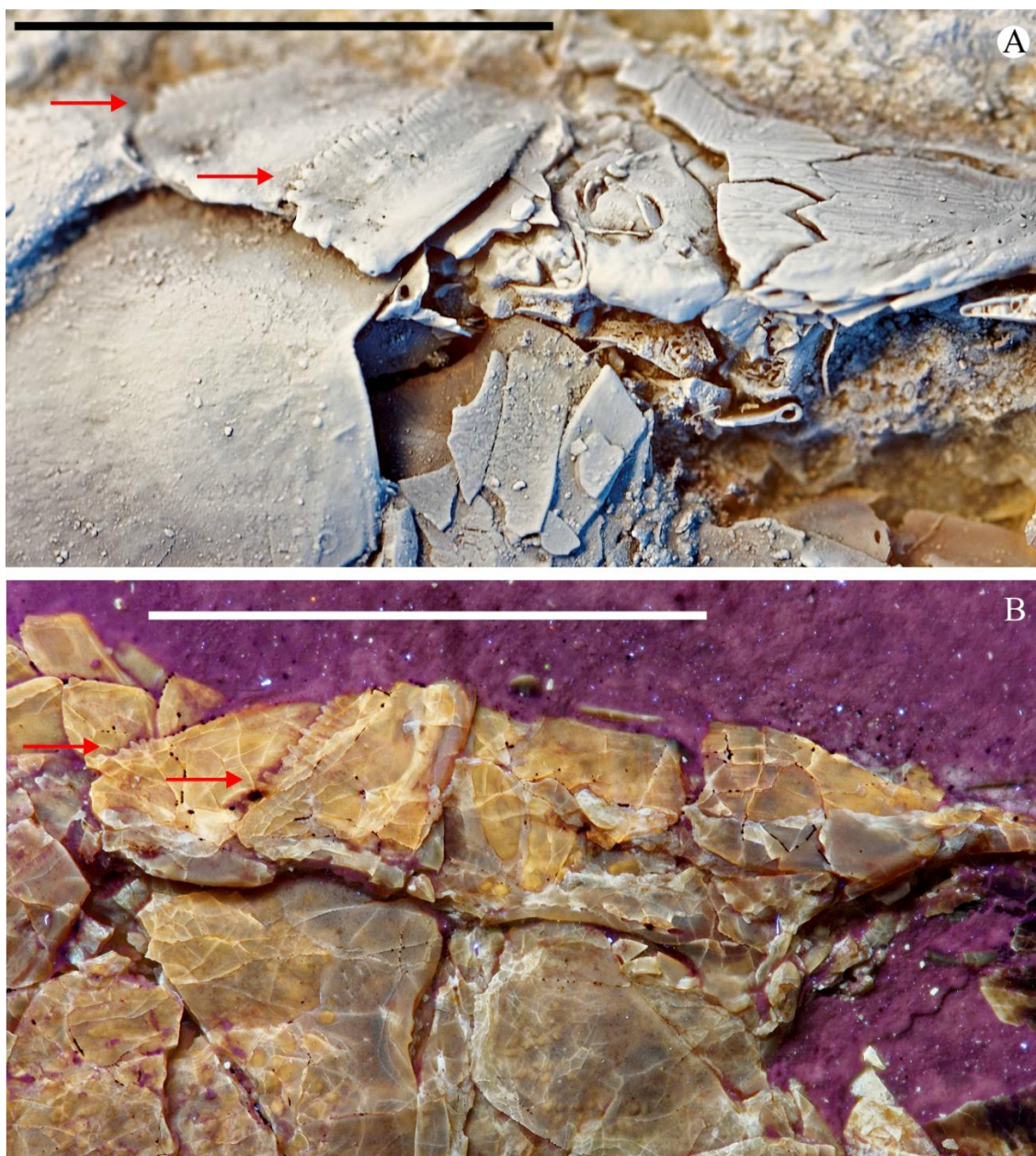
Legenda: **A**, *Polypterus ornatipinnis* utilizado como grupo externo. **B**, *Pholidophorus bechei* utilizado como grupo externo. Próximo aos nós são apresentados os valores de *bootstrap* superiores à 50% obtidos a partir análises com 1000 réplicas. Em azul os valores obtidos com o programa TNT e em vermelho os valores obtidos com o programa PAUP. Fonte: A autora

Figura 41: Algumas das nadadeiras dorsais mais bem preservadas de *Ophiopsis procera*



Legenda: **A**, desenho de Bartram (1975) da nadadeira dorsal de *O. procera*. **B**, JME-SOS 4640 (sob luz UV). **C**, NHMUKPVP 1077. **D**, JME-SOS 2256 (sob luz UV). **E**, MHNL 20015.179 (originalmente classificado como *O. attenuata*) (sob luz UV). **F**, JME-SOS 3330 (originalmente classificado como *O. attenuata*) (sob luz UV). **G**, JME-ETT 1896 (sob luz UV). **H**, desenho de Bartram (1975) da nadadeira dorsal de *O. attenuata*. Escala = 10mm. Fonte: A autora.

Figura 42: Ornamentação em alguns ossos do teto craniano



Legenda: **A**, *Placidichthys bidorsallis* (MPSC-P 775). **B**, *Ophiopsis procera* (JME-ETT 3370, sob luz UV). Setas vermelhas indicam as margens serrilhadas do extraescapular e do pós-temporal. Escala = 10mm. Fonte: A autora

APÊNDICE B - Tabelas

Tabela 1 - Dados comparativos dos espécimes melhor preservados de *Ionoscopus*. Ver lista de abreviaturas na pág.13. (Continua)

Identificação na coleção	Localidade (informada na etiqueta)	Com /sem corcova	CT	CP	CPA	CA	CPP	CPv	CPD	CD/CP	CD	CC	CC/CT	CC/CP
<i>Ionoscopus cyprinoides</i>														
JME-SOS 3268	Solnhofen, Alemanha	sem	477,23	372,1	296,44	47,77	216,64	11,8	236,13	19%	72,25	122,2	26%	33%
JME-SOS 3451	Solnhofen, Alemanha	sem	324,5	224,02	168,1	24,55	138,1	8,54	153,76	31%	69,37	77,67	24%	35%
JME-SOS 4085	Solnhofen, Alemanha	sem	?	224,6	183,04	31,52	140,34	7,74	157,65	25%	56,13	79,43	?	35%
BSPG-1903 I 64	Solnhofen, Alemanha	sem	418,87	307,52	236,86	44,04	174,77	7,11	204,22	23%	71,7	107,6	26%	35%
<i>Ionoscopus analibrevis</i>														
JME-SOS 2176	Solnhofen, Alemanha	com	354,95	261,64	215,45	18,78	162,02	8,92	173,66	25%	64,83	77,45	22%	30%
MBF 9759 (fotografia)	Solnhofen, Alemanha	com	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MBF 14786(fotografia)	Solnhofen, Alemanha	com	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ionoscopus desori</i>														
MHNL 20015.090	Cerin, França	com	?	?	195,36	22,85	143,43	5,47	147,88	?	51,24	77,15	?	?
MHNL 20015.097	Cerin, França	com	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MHNL 20015.105	Cerin, França	com	275,8	209,96	160,32	19,42	117,26	4,01	133,43	19%	39,91	74,23	27%	35%
MHNL 20015.106	Cerin, França	com	323,12	254,04	202,54	?	155,72	5,72	157,76	22%	56,44	81,99	25%	32%
MHNL 20015.112	Cerin, França	com	?	?	?	?	145,63	27	?	?	?	83,69	?	?
MHNL 20015.115	Cerin, França	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MHNL 20015.117	Cerin, França	com	285,15	218,25	165,2	29,61	?	?	145,31	19%	41,52	75,24	26%	34%
MHNL 20015.323	Cerin, França	com	354,31	274,62	?	?	?	?	168,83	?	?	97,14	27%	35%
MHNL 20015.313	Cerin, França	com	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MHNL 20015.650	Cerin, França	com	270,87	210,46	166,32	16,47	131,36	6,50	124,64	21%	44,84	76,23	28%	36%
BSPG 1964-XXIII-141	Solnhofen, Alemanha	?	335,03	239,33	181,88	26,82	132,72	9,04	142,2	25%	59,58	69,94	21%	29%
BSPG 1960-XVIII-53	Solnhofen, Alemanha	?	343,87	243,74	194,15	23,07	139,93	?	153,06	23%	55,3	77,34	22%	32%
<i>Ionoscopus muensteri</i>														
BSPG-1960-I-499	Solnhofen, Alemanha	com	203,63	148,46	115,48	14,75	85,52	4,73	88,9	21%	31,52	48,67	24%	33%
<i>Ionoscopus striatissimus</i>														
BSPG-AS-VII-379	Solnhofen, Alemanha	com	?	69,08	50,34	9,55	40,16	?	44,36		14,69	24,92		
<i>Ionoscopus pietraroiea</i>														
M507	Pietraroja, Itália	com	592,93	434,66	341,42	49,78	222,94	27,4	270,56	27%	117,4	140	23%	32%

Tabela 1: Dados comparativos dos espécimes melhor preservados de *Ionoscopus*. Ver lista de abreviaturas na pág. 13

Identificação na coleção	AC	AP/AMC	AP	AMC/CP	AMC	Nº de pterigióforos da nadadeira dorsal	Nº de raios da nadadeira caudal	Nº de raios da nadadeira peitoral	Nº de raios da nadadeira pélvica	Nº de pterigióforos da nadadeira anal	Nº de centros vertebrais a partir da cintura peitoral
<i>Ionoscopus cyprinoides</i>											
JME-SOS 3268	72,03	48%	64,03	35%	132	20(14rp+6rpr)	25rp	?	6rt	14	50
JME-SOS 3451	48,38	65%	44,78	30%	67,9	22 ou 23(16rp+6rpr+2fb)	25rp	?	5rt	15	55 (ao menos 61 ao todo)
JME-SOS 4085	52,86	54%	48,72	40%	89,64	21(16 rp+5rpr+1fb)	?	?	8rt	14(11rp+3rpr+3 fb)	51
BSPG-1903 I 64	73,47	54%	57,79	35%	106,6	22(18 rp+4rpr+3fb)	25rp	14rt	8rt	15	57 (aprox. 63 ao todo)
<i>Ionoscopus analibrevis</i>											
JME-SOS 2176	52,07	44%	42,08		94,92	17(15rp+4rpr)	22 ou 23rp	?	?	8 ou 9	?
MBF 9759 (fotografia)	?	?	?	?	?	17	?	?	?	8	?
MBF 14786(fotografia)	?	?	?	?	?	17	23rp	?	?	9	?
<i>Ionoscopus desori</i>											
MHNL 20015.090	56,6	?	?		?	20(15rp+5rpr+1fb)	?	?	?	10 (10rp+4 rpr)	?
MHNL 20015.097	?	?	?		?	20 (15rp+5rpr)	?	?	?	10(10rp+3rpr+2 fb)	?
MHNL 20015.105	53,47	38%	31,79	40%	83,72	20				11	?
MHNL 20015.106	54,86	33%	33,1	40%	99,78	20	22	13rt		9 ou 10	?
MHNL 20015.112	55,35	?	?	?	?	20	?	?	cerca de 10	11	46
MHNL 20015.115	?	?	?	?	?	?	24rp	?	?	?	?
MHNL 20015.117	65,21	53%	40,15	34%	75,25	20	?	?	?	9	?
MHNL 20015.323	64,33	48%	40,07	30%	83,56	ao menos 15	20rp	?	?	?	?
MHNL 20015.313	?	?	?	?	?	18	23 ou 24rp	?	?	12	53
MHNL 20015.650	63,5	52%	42,09	38%	80,96	18				10	?
BSPG 1964-XXIII-141	46,76	47%	40,44	36%	85,64	19(16rp+3rpr)	20rp	15rt	8rt	10	?
BSPG 1960-XVIII-53	47,33	50%	45,19	37%	89,61	19	23rp	?	?	11	aprox. 50
<i>Ionoscopus muensteri</i>											
BSPG-1960-I-499											
<i>Ionoscopus striatissimus</i> BSPG-AS-VII-379	34,96	50%	27,84	37%	55,49	21	21rp	?	?	10	?
<i>Ionoscopus pietraroiea</i> M507	18,75		12,38		21,23	18	?	?	?	12	aprox. 50
	108,1	51%	79,12	35%	153,7	23	26rp	20rt	?	11	52

Tabela 2: Resumo da nomenclatura das espécies de *Ophiopsis*

Espécies já reportadas para o gênero <i>Ophiopsis</i>	Espécies válidas de <i>Ophiopsis</i> e suas respectivas sinónimas até o presente trabalho	Sugestões de espécies válidas após a revisão realizada no presente trabalho
<p><i>Ophiopsis muensteri</i> Agassiz, 1834 (transferida para o gênero <i>Furo</i> – cf., Lambers, 1998 e Lane & Ebert, 2012)</p> <p><i>Ophiopsis procerus</i> Agassiz, 1834</p> <p><i>Ophiopsis penicillata</i> Agassiz, 1843</p> <p><i>Ophiopsis dorsalis</i> Agassiz, 1843</p> <p><i>Ophiopsis breviceps</i> Egerton, 1852</p> <p><i>Ophiopsis attenuata</i> Wagner, 1863</p> <p><i>Ophiopsis serrata</i> (Agassiz-1833-45) (antes <i>Pholidophorus tenuiserratus</i>, transferida à <i>Ophiopsis</i> por Wagner, 1863)</p> <p><i>Ophiopsis aequalis</i> Wagner, 1863</p> <p><i>Ophiopsis intermedia</i> Wagner, 1863</p> <p><i>Ophiopsis altivelis</i> Wagner, 1863</p> <p><i>Ophiopsis guigardi</i> Thiollière, 1873</p> <p><i>Ophiopsis macrodus</i> Thiollière, 1873</p> <p><i>Ophiopsis bellotti</i> (Bassani, 1886) (antes <i>Nothosomus</i> transferida à <i>Ophiopsis</i> por Deecke, 1889 e ao gênero <i>Furo</i> por Bartram, 1975)</p> <p><i>Ophiopsis flesheri</i> (Agassiz, 1833-45) (antes <i>Pholidophorus</i>, transferida à <i>Ophiopsis</i> por Zittel, 1887)</p> <p><i>Ophiopsis lepturus</i> (Bellotti, 1857) (antes <i>Pholidophorus</i>, transferida à <i>Ophiopsis</i> por Deecke, 1889)</p> <p><i>Ophiopsis lariensis</i> De Alessandri, 1910 (antes <i>Pholidophorus ruppelli</i> pro parte, Bellotti, 1910; transferida para o gênero <i>Furo</i> - cf., Bartram, 1975)</p> <p><i>Ophiopsis lepersonnei</i> Saint-Seine, 1950</p> <p><i>Ophiopsis montsechensis</i> Wenz, 1968</p> <p><i>Ophiopsis cretaceous</i> Silva Santos & Valença (1968) (<i>nomen nudum</i>)</p>	<p><i>Ophiopsis procera</i> Agassiz, 1834 <u>Sinônimos</u>: <i>Ophiopsis procerus</i>; <i>Pholidophorus tenuiserratus</i>; <i>Ophiopsis tenuiserrata</i>; <i>Ophiopsis procera</i>.</p> <p><i>Ophiopsis penicillata</i> Agassiz, 1843 <u>Sinônimos</u>: <i>O. penicillatus</i></p> <p><i>Ophiopsis dorsalis</i> Agassiz, 1843 <u>Sinônimos</u>: <i>Pholidophorus flesheri</i>, <i>Ophiopsis flesheri</i></p> <p><i>Ophiopsis breviceps</i> Egerton, 1852</p> <p><i>Ophiopsis lepturus</i> (Bellotti, 1857) <u>Sinônimos</u>: <i>Pholidophorus lepturus</i></p> <p><i>Ophiopsis attenuata</i> Wagner, 1863 <u>Sinônimos</u>: <i>O. procerus</i> pró-parte; <i>Ophiopsis aequalis</i>; <i>Ophiopsis intermedia</i>; <i>Ophiopsis guigardi</i>; <i>Ophiopsis macrodus</i>.</p> <p><i>Ophiopsis lepersonnei</i> Saint-Seine, 1950 <u>Sinônimos</u>: <i>O. lepersonni</i></p> <p><i>Ophiopsis montsechensis</i> Wenz, 1968</p>	<p><i>Ophiopsis procera</i> Agassiz, 1834 <u>Sinônimos</u>: <i>Ophiopsis procerus</i>, <i>Pholidophorus tenuiserratus</i>; <i>Ophiopsis penicillatus</i>; <i>Ophiopsis attenuata</i>; <i>Ophiopsis aequalis</i>; <i>Ophiopsis intermedia</i>; <i>Ophiopsis guigardi</i>; <i>Ophiopsis macrodus</i>; <i>Ophiopsis penicillata</i></p> <p><i>Ophiopsis dorsalis</i> Agassiz, 1843 <u>Sinônimos</u>: <i>Pholidophorus flesheri</i>, <i>Ophiopsis flesheri</i></p> <p><i>Ophiopsis breviceps</i> Egerton, 1852</p> <p><i>Ophiopsis lepturus</i> (Bellotti, 1857) <u>Sinônimos</u>: <i>Pholidophorus lepturus</i></p> <p><i>Ophiopsis lepersonnei</i> Saint-Seine, 1950 <u>Sinônimos</u>: <i>O. lepersonni</i></p> <p><i>Ophiopsis montsechensis</i> Wenz, 1968</p>

Tabela 3: Dados comparativos dos espécimes melhor preservados de *Ophiopsis*. Ver lista de abreviaturas na pág. 13. Continua na próxima página

Espécie nominal (identificação na etiqueta)	Localidade	CT	CP	CPA	CA	CPP	CPv	CPD
<i>Ophiopsis procera</i>								
NHMUKPVP 3599	Alemanha, Kelheim	?	?	?	?	?	?	?
NHMUKPVP 1077	Alemanha, Kelheim	?	?	?	4,25	?	4,77	?
NHMUKPVP 3602	Alemanha, Kelheim	?	?	?	?	?	?	?
NHMUKPVP 6939	Alemanha, Eichstätt	250,43	194,54	166,54	?	116,15	6,27	85,37
NHMUKPVP 8559	Alemanha, Kelheim	168,25	128,99	102,52	4,52	76,36	6,48	55,88
NHMUKPVP 8659	Alemanha, Eichstätt	170,97	137,67	?	?	75,46	6,01	57,43
BSPG-AS-VIII 267	Alemanha, Kelheim	?	250,84	?	?	143,56	10,24	114,78
BSPG-AS-XIX 2	Alemanha, Kelheim	265,19	196,39	153,91	0,56	113,25	13,17	85,58
JME-SOS 2256	Alemanha, Kelheim	309,85	234,26	188,64	3,62	134,33	5,23	114,97
JME-SOS 2725	Alemanha, Kelheim	98	77	?	?	44	3,2	36,5
JME-SOS 3109	Alemanha, Kelheim	?	?	?	?	?	?	?
JME-SOS 3411	Alemanha, Kelheim	97,72	77,53	?	?	48,41	?	35,6
JME-SOS 3413	Alemanha, Kelheim	163,95	120,66	?	?	65,62	4,86	56,4
JME-SOS 4640	Alemanha, Kelheim	172,24	132,71	107,41	?	75,67	5,46	53,92
<i>Ophiopsis attenuata</i>								
NHMUKPVP 1090	Alemanha, Kelheim	?	50,43	40,905	1,96	32,55	1,64	?
NHMUKPVP 1093	França, Cerin	187,19	145,54	114,36	5,62	90,57	6,96	65,26
NHMUKPVP 3609	Alemanha, Kelheim	72,06	57,13	?	?	32,11	2,39	24,98
NHMUKPVP 7176	Alemanha, Eichstätt	129,01	103,67	83,23	?	63,49	?	?
MHNL 20015.166	França, Cerin	?	?	?	?	?	?	?
MHNL 20015.170	França, Cerin	155,85	133,29	105,93	?	80,41	?	?
MHNL 20015.174	França, Cerin	187,75	145,08	120,49	?	87,63	7,29	63,31
MHNL 20015.175	França, Cerin	263,65	205,23	142,71	?	113,38	8,82	86,28
MHNL 20015.178	França, Cerin	269,39	206,84	150,38	?	118,79	5,05	94,2
MHNL 20015.179	França, Cerin	277,06	217,31	153,75	3,77	118,81	5,58	93,38
MHNL 20015.180	França, Cerin	?	?	?	?	?	?	143,75
MHNL 20015.322	França, Cerin	281,06	216,94	?	?	131,33	6,42	88,96
MHNL 20015.426	França, Cerin	86,52	67,67	?	?	39,61	2,74	28,44
MHNL 20015.427	França, Cerin	96,37	81,07	?	?	48,03	3,76	39,21
MHNL 20015.478	França, Cerin	?	?	?	?	?	?	?
MHNL 20015.0410	França, Cerin	252,61	204,03	153,76	5,56	124,72	6,94	94,33
MHNL 20015.0457	França, Cerin	?	?	?	?	?	?	?
BSPG-1964-XXIII-552a e b	Alemanha, Kelheim	?	85,76	?	?	?	?	?
BSPG-1962- XXXX-21a e b	Alemanha, Kelheim	?	112,49	87,81	?	65,22	5,75	52,52
JME-SOS 3038b	Alemanha, Kelheim	237,07	190,09	?	?	128,98	?	91,22
JME-SOS 3330	Alemanha, Kelheim	103,32	82,07	?	?	49,63	3,53	38,96
JME-SOS 4240	Alemanha, Kelheim	163,47	129,75	103,85	?	79,19	3,68	59,44
<i>Ophiopsis sp. ou não identificados</i>								
BSPG-1876-V-5	Alemanha, Kelheim	128,77	98,41	76,71	4,09	58,32	5,18	48,04
ETT 3365	Alemanha, Ettling	?	?	?	?	?	?	?
ETT 1896	Alemanha, Ettling	235,23	180,6	?	?	111,87	8,66	87,26
ETT 3370	Alemanha, Ettling	139,78	109,81	86,68	3,1	65,79	5,03	50,81
<i>Ophiopsis penicillata</i>								
NHMUKPVP 7433	Inglaterra, Dorset	140,09	109,16	90,45	1,57	65,84	3,56	46,48
<i>Ophiopsis breviceps</i>								
NHMUKPVP 9104	Inglaterra, Tisbury	101,06	73,98	72,69	?	52,79	2,77	43,02
NHMUKPVP 9107	Inglaterra, Tisbury	?	74,95	62,17	1,47	48,15	1,45	?
<i>Ophiopsis dorsalis</i>								
NHMUKPVP 466	Inglaterra, Dorset	158,18	124,26	100,38	4,3	74,58	2,17	55,08
NHMUKPVP 7496	Inglaterra, Dorset	146,47	107,60	89,32	?	69,94	?	52,23
<i>Ophiopsis montsechensis</i>								
MNHN MSE 44a	Espanha, Montsec	?	43,88	37,04	0,88	26,81	3,84	19,33

Tabela 3: Dados comparativos dos espécimes melhor preservados de *Ophiopsis*. Ver lista de abreviaturas na pág. 13. Continua na próxima página

Espécie nominal (identificação na etiqueta)	CD/CP	CD	CC	CC/CT	CC/CP	AC	CC	AMC
<i>Ophiopsis procera</i>								
NHMUKPVP 3599	?	?	?	?	?	?	18,22	?
NHMUKPVP 1077	?	44,89	?	?	?	?	17,99	?
NHMUKPVP 3602	?	37,06	?	?	?	?	?	28,71
NHMUKPVP 6939	38%	74,88	56,33	22%	29%	33,08	27,17	54,26
NHMUKPVP 8559	32%	40,86	37,03	22%	29%	20,01	18,06	36,63
NHMUKPVP 8659	32%	44,15	37,05	22%	27%	25,51	18,41	34,06
BSPG-AS-VIII 267	39%	99,91	61,03	?	24%	41,78	26,27	62,77
BSPG-AS-XIX 2	?	?	?	?	?	?	26,34	60,31
JME-SOS 2256	32%	74,7	67,25	22%	29%	48,08	31,31	67,12
JME-SOS 2725	34%	26	23,5	24%	31%	15,4	9,9	17
JME-SOS 3109	?	?	?	?	?	?	?	?
JME-SOS 3411	37%	28,73	23,2	24%	30%	16,15	10,56	17,35
JME-SOS 3413	37%	44,8	40,04	24%	33%	27,44	17,95	34,76
JME-SOS 4640	34%	45,65	31,32	18%	24%	20,59	16,5	33,98
<i>Ophiopsis attenuata</i>								
NHMUKPVP 1090	?	?	17,37	?	34%	12,88	8,98	12,36
NHMUKPVP 1093	?	?	46,15	25%	32%	31,06	21,57	38,17
NHMUKPVP 3609	30%	16,62	16,11	22%	28%	12,51	8,66	15,18
NHMUKPVP 7176	?	?	33,11	26%	32%	21,65	13,31	25,75
MHNL 20015.166	?	?	?	?	?	?	30,75	?
MHNL 20015.170	?	?	35,61	23%	27%	25,62	11,64	24,06
MHNL 20015.174	35%	50,27	40,7	22%	28%	30,03	20,13	35,82
MHNL 20015.175	23%	46,86	54,32	21%	26%	45,84	27,99	55,18
MHNL 20015.178	32%	66,67	53,83	20%	26%	45,42	26,29	55,23
MHNL 20015.179	33%	71,77	56,51	20%	26%	44,74	27,66	55,55
MHNL 20015.180	?	?	80,06	?	?	55,17	?	?
MHNL 20015.322	38%	83,6	61,19	22%	28%	51,54	31,52	62,59
MHNL 20015.426	34%	23,19	18,18	21%	27%	17,27	8,88	18,59
MHNL 20015.427	?	?	23,48	24%	29%	19,78	11,75	22,31
MHNL 20015.478	?	?	?	?	?	?	?	?
MHNL 20015.0410	37%	74,91	57,11	23%	28%	47,22	28,27	54,94
MHNL 20015.0457	?	?	?	?	?	?	?	?
BSPG-1964-XXIII-552a e b	?	?	?	?	?	?	?	?
BSPG-1962- XXXX-21a e b	37%	41,67	32,78	?	29%	19,75	14,46	24,68
JME-SOS 3038b	42%	80,18	55,68	23%	29%	35,53	21,29	46,9
JME-SOS 3330	42%	34,99	23,82	23%	29%	18,85	11,07	20,33
JME-SOS 4240	44%	56,89	40,43	25%	31%	22,55	15,69	32,16
<i>Ophiopsis</i> sp ou não identificados								
BSPG-1876-V-5	35%	34,79	31,15	24%	32%	20,37	13,39	28,02
ETT 3365	?	?	?	?	?	?	?	?
ETT 1896	43%	78,41	55,06	23%	30%	37,85	26,57	52,47
ETT 3370	35%	38,58	34,49	25%	31%	22,55	14,54	24,94
<i>Ophiopsis penicillata</i>								
NHMUKPVP 7433	46%	50,45	36,56	26%	33%	20,81	13,31	27,12
<i>Ophiopsis breviceps</i>								
NHMUKPVP 9104	42%	31,21	26,11	26%	35%	22,58	12,99	22,05
NHMUKPVP 9107	?	?	25,65	?	34%	16,42	7,9	18,92
<i>Ophiopsis dorsalis</i>								
NHMUKPVP 466	46%	57,86	35,29	22%	28%	19,49	10,53	20,91
NHMUKPVP 7496	37%	40,01	34,77	24%	32%	20,97	13,06	22,99
<i>Ophiopsis montsechensis</i>								
MNHN MSE 44a	56%	24,59	12,89	?	29%	11,07	4,96	9,89

Tabela 3: Dados comparativos dos espécimes melhor preservados de *Ophiopsis*. Ver lista de abreviaturas na pág. 13. Continua na próxima página

Espécie nominal (identificação na etiqueta)	Nº de escamas ao longo da linha lateral	Nº de escamas na parte mais alta do corpo	Nº de escamas no pedúnculo caudal
<i>Ophiopsis procera</i>			
NHMUKPVP 3599	?	?	17
NHMUKPVP 1077	46	?	14
NHMUKPVP 3602	?	aprox. 25	17
NHMUKPVP 6939	44	23	13
NHMUKPVP 8559	aprox. 46	23	14
NHMUKPVP 8659	?	?	?
BSPG-AS-VIII 267	aprox. 45	?	13
BSPG-AS-XIX 2	47	26	16
JME-SOS 2256	47	24	13
JME-SOS 2725	47	27	13
JME-SOS 3109	?	?	?
JME-SOS 3411	?	24?	13
JME-SOS 3413	46 ou 47	23	14
JME-SOS 4640	45	23	13
<i>Ophiopsis attenuata</i>			
NHMUKPVP 1090	46	?	15
NHMUKPVP 1093	47	21	13
NHMUKPVP 3609	46	aprox. 20	aprox. 13
NHMUKPVP 7176	?	?	13
MHNL 20015.166	?	?	14
MHNL 20015.170	?	?	15
MHNL 20015.174	46	21 à 23	16
MHNL 20015.175	46	22	15
MHNL 20015.178	46	23	14
MHNL 20015.179	46	23	13
MHNL 20015.180	?	?	?
MHNL 20015.322	45	aprox. 24	14
MHNL 20015.426	mais que 44	24	aprox. 15
MHNL 20015.427	44	?	13
MHNL 20015.478	?	?	?
MHNL 20015.0410	?	?	?
MHNL 20015.0457	?	?	?
BSPG-1964-XXIII-552a e b	?	?	?
BSPG-1962- XXXX-21a e b	ao menos 40	aprox. 19	14
JME-SOS 3038b	47	23	12
JME-SOS 3330	47	22	13
JME-SOS 4240	46	21	13
<i>Ophiopsis</i> sp ou não identificados			
BSPG-1876-V-5	?	25	13
ETT 3365			
ETT 1896	45	20	13
ETT 3370	44	23	14
<i>Ophiopsis penicillata</i>			
NHMUKPVP 7433	ao menos 45	aprox. 23	15
<i>Ophiopsis breviceps</i>			
NHMUKPVP 9104	?	?	?
NHMUKPVP 9107	?	?	?
<i>Ophiopsis dorsalis</i>			
NHMUKPVP 466	?	?	?
NHMUKPVP 7496	?	?	?
<i>Ophiopsis montsechensis</i>			
MNHN MSE 44a	47	?	11

Tabela 3: Dados comparativos dos espécimes melhor preservados de *Ophiopsis*. Ver lista de abreviaturas na pág. 13. Continua na próxima página

Espécie nominal (identificação na etiqueta)	Forma da dorsal	Nº de elementos da nadadeira dorsal	Nº de raios da nadadeira anal
<i>Ophiopsis procera</i>			
NHMUKPVP 3599	?	?	?
NHMUKPVP 1077	bem falcada	31 (23 rp + 8 rpr)	?
NHMUKPVP 3602	?	31 (23 rp + 8 rpr)	?
NHMUKPVP 6939	bem falcada	31 (23 rp + 8 rpr)	?
NHMUKPVP 8559	bem falcada	31 (23 rp + 7 ou 8 rpr)	ao menos 5
NHMUKPVP 8659	?	cerca de 30	?
BSPG-AS-VIII 267	?	25	?
BSPG-AS-XIX 2	bem falcada	30	?
JME-SOS 2256	bem falcada	27	12
JME-SOS 2725	bem falcada	31	?
JME-SOS 3109	bem falcada	?	?
JME-SOS 3411	bem falcada	31 (25 rp + 3 rpr + 3 fb)	?
JME-SOS 3413	bem falcada	?	?
JME-SOS 4640	bem falcada	?	?
<i>Ophiopsis attenuata</i>			
NHMUKPVP 1090	?	?	ao menos 8
NHMUKPVP 1093	?	?	?
NHMUKPVP 3609	?	31 (25 rp + 6 rpr)	?
NHMUKPVP 7176	?	?	?
MHNL 20015.166	?	?	?
MHNL 20015.170	?	?	?
MHNL 20015.174	?	?	ao menos 6
MHNL 20015.175	?	?	?
MHNL 20015.178	?	?	?
MHNL 20015.179	bem falcada	30 (23 rp + 7 rpr)	?
MHNL 20015.180	?	?	?
MHNL 20015.322	?	31	?
MHNL 20015.426	?	?	?
MHNL 20015.427	?	ao menos 29	?
MHNL 20015.478	?	?	?
MHNL 20015.0410	?	?	?
MHNL 20015.0457	?	?	?
BSPG-1964-XXIII-552a e b	?	?	?
BSPG-1962-XXXX-21a e b	?	?	?
JME-SOS 3038b	pouco falcada	32 (28 rp + 4 rpr)	?
JME-SOS 3330	medianamente falcada	32	?
JME-SOS 4240	pouco falcada	31	?
<i>Ophiopsis</i> sp ou não identificados			
BSPG-1876-V-5	?	cerca de 30	?
ETT 3365	pouco falcada		
ETT 1896	pouco falcada	35 (29 rp + 3 rpr + 3 fb)	?
ETT 3370	pouco falcada	29 (25 rp + 3 rpr + 1 fb)	9 rt + 1 fb
<i>Ophiopsis penicillata</i>			
NHMUKPVP 7433	pouco falcada	30 (24 rp + 5 ou 6 rpr)	?
<i>Ophiopsis breviceps</i>			
NHMUKPVP 9104	?	?	?
NHMUKPVP 9107	?	ao menos 25	?
<i>Ophiopsis dorsalis</i>			
NHMUKPVP 466	pouco falcada à reta	cerca de 40	18 ou 19 rp
NHMUKPVP 7496	?	?	?
<i>Ophiopsis montsechensis</i>			
MNHN MSE 44a	pouco falcada à reta/decrecente	51 (43 rp + 8 rpr)	7 rt

Tabela 3: Dados comparativos dos espécimes melhor preservados de *Ophiopsis*. Ver lista de abreviaturas na pág. 13. Continua na próxima página

Espécie nominal (identificação na etiqueta)	Nº de raios principais da nadadeira caudal	Nº de raios da nadadeira peitoral
<i>Ophiopsis procera</i>		
NHMUKPVP 3599	?	?
NHMUKPVP 1077	aprox. 18	?
NHMUKPVP 3602	?	13 preservados
NHMUKPVP 6939	19	aprox. 16 totais (2 rpr)
NHMUKPVP 8559	19	10 á 12
NHMUKPVP 8659	?	15
BSPG-AS-VIII 267	?	?
BSPG-AS-XIX 2	19	?
JME-SOS 2256	19	11
JME-SOS 2725	aprox. 17	15
JME-SOS 3109	?	?
JME-SOS 3411	21	14
JME-SOS 3413	?	13
JME-SOS 4640	?	13
<i>Ophiopsis attenuata</i>		
NHMUKPVP 1090	?	15
NHMUKPVP 1093	18	16
NHMUKPVP 3609	17	13 visíveis
NHMUKPVP 7176	?	?
MHNL 20015.166	17	?
MHNL 20015.170	17	?
MHNL 20015.174	19	aprox. 14
MHNL 20015.175	19	18
MHNL 20015.178	18	16
MHNL 20015.179	19	19
MHNL 20015.180	?	?
MHNL 20015.322	19	7 visíveis
MHNL 20015.426	?	15
MHNL 20015.427	?	?
MHNL 20015.478	?	?
MHNL 20015.0410	?	?
MHNL 20015.0457	?	?
BSPG-1964-XXIII-552a e b	?	?
BSPG-1962- XXXX-21a e b	?	?
JME-SOS 3038b	18	12 visíveis
JME-SOS 3330	aprox. 17	aprox. 8 visíveis em cada
JME-SOS 4240	19	13 visíveis
<i>Ophiopsis</i> sp ou não identificados		
BSPG-1876-V-5	18	?
ETT 3365		
ETT 1896	18	18 totais
ETT 3370	17	21 rp. + 1 rpr. + 1 fb
<i>Ophiopsis penicillata</i>		
NHMUKPVP 7433	18	13 contáveis
<i>Ophiopsis breviceps</i>		
NHMUKPVP 9104	?	?
NHMUKPVP 9107	?	?
<i>Ophiopsis dorsalis</i>		
NHMUKPVP 466	?	?
NHMUKPVP 7496	?	?
<i>Ophiopsis montsechensis</i>		
MNHN MSE 44a	?	21 totais

Tabela 3: Dados comparativos dos espécimes melhor preservados de *Ophiopsis*. Ver lista de siglas e abreviaturas nas páginas 12 e 13.

Espécie nominal (identificação na etiqueta)	Nº de raios da nadadeira pélvica	Canal na nadadeira caudal
<i>Ophiopsis procera</i>		
NHMUKPVP 3599	?	sim (abaixo do raio 7)
NHMUKPVP 1077	10	não preservada
NHMUKPVP 3602	?	não preservada
NHMUKPVP 6939	9 (8 rp)	sim (abaixo do raio 7)
NHMUKPVP 8559	9	sim (abaixo do raio 7)
NHMUKPVP 8659	?	?
BSPG-AS-VIII 267	12	?
BSPG-AS-XIX 2	15	não visível
JME-SOS 2256	9 visíveis	sim (abaixo do raio 7)
JME-SOS 2725	9 visíveis	sim (abaixo do raio 7)
JME-SOS 3109	?	?
JME-SOS 3411	?	?
JME-SOS 3413	9	?
JME-SOS 4640	11 (+ 7 fb)	?
<i>Ophiopsis attenuata</i>		
NHMUKPVP 1090	10	?
NHMUKPVP 1093	?	sim (abaixo do raio 7)
NHMUKPVP 3609	?	sim (abaixo do raio 7)
NHMUKPVP 7176	?	?
MHNL 20015.166	?	sim (abaixo do raio 7)
MHNL 20015.170	?	?
MHNL 20015.174	11	não visível
MHNL 20015.175	9	sim (abaixo do raio 7)
MHNL 20015.178	?	sim (abaixo do raio 7)
MHNL 20015.179	?	sim (abaixo do raio 7)
MHNL 20015.180	?	?
MHNL 20015.322	9 visíveis	não visível
MHNL 20015.426	?	não visível
MHNL 20015.427	10	?
MHNL 20015.478	?	?
MHNL 20015.0410	?	?
MHNL 20015.0457	?	?
BSPG-1964-XXIII-552a e b	?	?
BSPG-1962- XXXX-21a e b	?	?
JME-SOS 3038b	?	sim (abaixo do raio 7)
JME-SOS 3330	? 8 visíveis	?
JME-SOS 4240	11 visíveis	?
<i>Ophiopsis</i> sp ou não identificados		
BSPG-1876-V-5	? 9 preservados	sim (abaixo do raio 7)
ETT 3365		
ETT 1896	7 rp	sim (abaixo do raio 7)
ETT 3370	13 rp + 3 rpr	sim (abaixo do raio 7)
<i>Ophiopsis penicillata</i>		
NHMUKPVP 7433	?	?
<i>Ophiopsis breviceps</i>		
NHMUKPVP 9104	?	?
NHMUKPVP 9107	?	?
<i>Ophiopsis dorsalis</i>		
NHMUKPVP 466	?	?
NHMUKPVP 7496	?	?
<i>Ophiopsis montsechensis</i>		
MNHN MSE 44a	8 rt	sim

Tabela 4: Comparação de algumas características de *Aphanepygus* com os gêneros de Ophiopsidae *Teoichthys* e *Placidichthys*

	<i>Aphanepygus</i>	<i>Teoichthys</i>	<i>Placidichthys</i>
supraorbitais	organizados em duas fileiras	organizados em uma fileira	organizados em uma fileira
dermoesfenótico	faz parte da órbita	completamente anexado ao teto craniano	completamente anexado ao teto craniano
autoesfenótico	ausente	posicionado no canto superior da órbita	posicionado no canto superior da órbita
extraescapular	formado por 6 pequenas placas, cada uma com ornamentação serrilhada na borda posterior; comissura supratemporal presente	um par de ossos aproximadamente triangulares portando a comissura supratemporal.	um par de ossos aproximadamente triangulares, com ornamentação serrilhada na borda posterior e portando a comissura supratemporal
pós-temporal	um par, reduzidos	um par, amplos	um par, amplos
maxila	sem dente	com dente	com dente
supramaxila	ausente	presente	presente
articulação mandibular	?	"dupla"	"dupla"
suborbitais	região recoberta por esquamulas	organizados em mosaico	organizados em série
placa gular	ausente	presente	presente
pré-opérculo	em placas	peça única, alongada e crescente	peça única, alongada, estreita e crescente
nadadeira dorsal	longa, dividida ou não	longa ou curta	longa e dividida
nadadeira caudal	borda posterior convexa	borda posterior bifurcada	borda posterior bifurcada

Tabela 5: Comparação de algumas características de Macrosemiidae e Ophiopsidae.

Estrutura	Macrosemiidae	Ophiopsidae
Similaridades		
Escamas	Ganoides; geralmente serrilhadas na margem posterior; formato variável; articulação <i>peg&socket</i>	Ganoides; geralmente serrilhadas na margem posterior; formato variável; articulação <i>peg&socket</i>
Nadadeira dorsal	Longa e/ou dividida	Longa e dividida; ou curta
Diferenças		
Articulação mandibular	Articulação simples (apenas o quadratojugal articula com o osso articular)	Dupla articulação (quadrado e simplético articulam com o osso articular)
Posição da articulação mandibular	Anterior à órbita	Posterior ou na altura da órbita
Supramaxila	Ausente	Simples
Anel circum-orbital	Incompleto	Completo
Infraorbitais	Mais de cinco; estreitos	Até quatro; mais altos que compridos
Dermoesfenótico	Articulado com o teto craniano, mas ainda faz parte da órbita	Completamente suturado ao teto craniano
Autoesfenótico (porção exposta do esfenótico)	Ausente (esfenótico não exposto)	Posicionado no canto superior da órbita
Comissura supratemporal	Presente na porção posterior do parietal (extraescapulares reduzidos e excluídos da linha média do teto craniano)	Presente na linha mediana dos ossos extraescapulares (estes ossos não são reduzidos e se encontram na linha média do teto craniano)
Suborbitais	Ausentes	Presentes
Fulcras basais e marginais	Presentes apenas na nadadeira caudal	Presentes também nas nadadeiras médias

Tabela 6: Resumo das principais variações entre as espécies nominais de *Ionoscopus*

Espécie	Localidades em que ocorre	Número de pterigióforos na nadadeira anal	Número de pterigióforos na nadadeira dorsal	Número de raios principais na nadadeira caudal	Morfologia da cabeça	Morfologia do corpo
<i>Ionoscopus pietraroiea</i>	Pietraroja, Itália	11	23 ou mais	26	arredondada	com elevação pré-dorsal bem desenvolvida
<i>Ionoscopus desori</i>	Solnhofen, Alemanha e Cerin, França	10 à 11	18 à 20	20 à 23	arredondada	com elevação pré-dorsal bem mediana
<i>Ionoscopus muensteri</i>	Solnhofen, Alemanha	10 à 11	20 ou 21	21 à 23	arredondada	com elevação pré-dorsal bem mediana
<i>Ionoscopus striatissimus</i>	Solnhofen, Alemanha	12	18	22	arredondada	com elevação pré-dorsal bem mediana
<i>Ionoscopus analibrevis (nomen nudum)</i>	Solnhofen, Alemanha	8 ou 9	17	22 ou 23	arredondada	com elevação pré-dorsal bem mediana
<i>Ionoscopus cyprinoides</i>	Solnhofen, Alemanha	14 ou 15	20 ou 21	25	alongada, em forma de ovo	sem elevação pré-dorsal

Tabela 7: Comparação do número de escamas entre *Heterolepidotus latus* e dois peixes "Semionotiformes"

	Escamas ao longo da linha lateral	Fileira de escamas logo à frente da dorsal	Fileira de escamas no ponto médio entre a cabeça e a nadadeira dorsal	Fileira de escamas no pedúnculo caudal
<i>Heterolepidotus latus</i>				
P2009	Mais de 41	37	47	?
P6423	50	?	mais de 36	18
P38118	53	37	48	20
P2010	?	36	?	20
P7564	?	?	?	20
<i>Lepidotes notoapterus</i>	Cerca de 40 (38)	20	24	10
<i>Tlayuamichin itztli</i>	Cerca de 40	22	29	12

Tabela 8: Informações sobre os tipos de escamas de Neopterygii

Escama	Características gerais	Subtipo	Estrutura	Características	Exemplos de grupos em que ocorre
Romboide (=Ganoide)	<ul style="list-style-type: none"> - forma: variável - fixação: ancoradas na derme; <i>peg&socket</i> e fibras de Sharpey fazem a articulação e conexão de uma escama com outra (na face interna da escama há uma quilha que conecta o “peg” ao “socket”). - estrutura: camada basal (óssea) + dentina + ganoína - camada basal: camada óssea, vascularizada, composta por camadas de colágeno. - ganoína: camada hipermineralizada; pluriestratificada ou simples; secretada pela epiderme; sua superfície externa pode ser lisa, com rugas ou com tubérculos; sua superfície mais interna é sempre lisa; é homóloga à camada brilhante - <i>enamel</i> - dos sarcopterígeos). 	Paleoniscoide	3 camadas: óssea (basal, = isopedina) + dentina + ganoína (externa)	<ul style="list-style-type: none"> - a camada de dentina é vascularizada e muitas vezes a rede de vascularização é bem desenvolvida. - a escama paleoniscoide foi a primeira escama ganoide a aparecer no registro fóssil. 	em Condrostei e Cladistia. Ex: <i>Polypterus</i>
		Lepisosteioide	2 camadas: óssea (basal, = isopedina) + ganoína (externa)	<ul style="list-style-type: none"> - a camada basal (óssea) desse tipo de escama apresenta marcas de crescimento (provavelmente anuais). - canais de Willianson: são projeções citoplasmáticas presentes na camada óssea desse tipo de escama, se ramificam em direção à camada superficial (de ganoína). Sua função é discutível (nutrição ou estruturação). 	<i>Lepisosteus</i> , <i>Ophiopsis</i> , <i>Macrosemius</i> , <i>Furo</i>
Elasmoide	<ul style="list-style-type: none"> - forma: variável - fixação: sobreposição, inserção na derme. - estrutura: camada basal + camada óssea (externa) - camada basal: é uma camada lamelar, parcialmente calcificada (inicialmente ela é desmineralizada), caracterizada pela presença de isopedina ou elasmodina, com fibras de colágeno em contra-placa, ou seja, organizadas em alternância de direção. A presença de corpúsculos de Mandl é a característica principal dessa camada. - camada óssea: pode ser celular ou acelular e apresentam marcas que seguem do centro de crescimento. 	Amioide	2 camadas: camada basal (mineralizada, onde há a isopedina ou elasmodina) + camada óssea (celular ou acelular; com estrias)	<ul style="list-style-type: none"> - apresentam rugas ou estrias, que surgem do centro de crescimento em direção a borda da escama (podem marcar a camada interna) 	<i>Amia</i>
		Cicloide	2 camadas: camada basal + camada óssea (em geral, acelular; com <i>circuli</i>)	<ul style="list-style-type: none"> - apresentam <i>circuli</i>, marcas concêntricas, que seguem as linhas de crescimento (marcam apenas a camada externa) 	em Teleostei

APÊNDICE C - Lista de material examinado

Classificação	Espécie (como identificado na coleção)	Espécie (modificação sugerida no presente estudo)	Exemplar	Localidade/ Idade
Ionoscopidae	<i>Oshunia brevis</i>		MN 5801-V (holótipo)	Albiano, Formação Santana, Brasil
Ionoscopidae	<i>Oshunia brevis</i>		AMNH 12793	Albiano, Formação Santana, Brasil
Ionoscopidae	<i>Oshunia brevis</i>		AMNH 12000	Albiano, Formação Santana, Brasil
Ionoscopidae	<i>Oshunia brevis</i>		AMNH 11895	Albiano, Formação Santana, Brasil
Ionoscopidae	<i>Oshunia brevis</i>		UERJ-PMB 394	Albiano, Formação Santana, Brasil
Ionoscopidae	<i>Oshunia brevis</i>		UERJ-PMB 395	Albiano, Formação Santana, Brasil
Ionoscopidae	<i>Quetzalichthys perriliatae</i>		IGM 8593 (holótipo)	Albiano, Tlayúa, México
Ionoscopidae	<i>Quetzalichthys perriliatae</i>		IGM 8594	Albiano, Tlayúa, México
Ionoscopidae	<i>Quetzalichthys perriliatae</i>		IGM 8595	Albiano, Tlayúa, México
Ionoscopidae	<i>Quetzalichthys perriliatae</i>		IGM 8596	Albiano, Tlayúa, México
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		MHNL 20015.115 (holótipo)	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		MHNL 20015.090	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		MHNL 20015.097	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		MHNL 20015.105	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		MHNL 20015.106 (neótipo)	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		MHNL 20015.112	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		MHNL 20015.116	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		MHNL 20015.117	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		MHNL 20015.313	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		MHNL 20015.323 (cótipo)	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		MHNL 20015.650	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Caturus furcatus</i>	<i>Ionoscopus desori</i>	FSL 93081	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		FSL 400018	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		FSL 504070	Kimeridiano Inferior, Cerin, França

Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		BSPG 1960-XVIII-53a e b	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		BSPG 1960-XVIII-62	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		BSPG 1960-XVII-109a	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		BSPG 1964-XIII-141	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		BSPG 1987-I-8	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		BSPG 1987-I-137	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus muensteri</i>	<i>Ionoscopus desori</i>	BSPG AS-VII-1114	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus muensteri</i>	<i>Ionoscopus desori</i>	BSPG 1960-I-499a e b	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus muensteri</i>	<i>Ionoscopus desori</i>	BSPG 1960-XVII-108	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus striatissimus</i>	<i>Ionoscopus desori</i>	BSPG AS-VII-379	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus desori</i>		AMNH 2866	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus pietraroiea</i>		CMSNF M 507	Albiano, Pietraroja, Itália
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus cyprinoides</i>		JME-SOS 3268	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus cyprinoides</i>		JME-SOS 3451	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus cyprinoides</i>		JME-SOS 4085a e b	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus cyprinoides</i>		BSPG 1903-I-64	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus cyprinoides</i>		NHMUKPVP 1124	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus cyprinoides</i>		NHMUKPVOR 37795a	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus analibrevis</i>	<i>nomen nudum</i>	JME-SOS 2176	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus</i> sp.		AMNH 9700	
Ionoscopidae	<i>Ionoscopus</i> sp.		JME-SOS 3418	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i> (holótipo)		BSPG AS-VII-267	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i> (antes <i>O. tenuiserrata</i>)		BSPG AS-XIX-2	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	BSPG 1964-XXIII-552a e b	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	BSPG 1976-I-52	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	BSPG 1962-XXXX-21a e b	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i>		JME-SOS 2256	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i>		JME-SOS 2725	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha

Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i>		JME-SOS 3109	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i>		JME-SOS 3411	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i>		JME-SOS 3413	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i>		JME-SOS 4640	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i>		JME-ETT 240	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	JME-SOS 3038a e b	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	JME-SOS 3097a e b	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	JME-SOS 3330	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	JME-SOS 3337a e b	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	JME-SOS 3412	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	JME-SOS 4240	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	JME-SOS 4639	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	<i>Ophiopsis procera</i>	JME-ETT 1896	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	<i>Ophiopsis procera</i>	JME-ETT 3365	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	<i>Ophiopsis procera</i>	JME-ETT 3370	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHNL 20015.166	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHNL 20015.170	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHNL 20015.174	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHNL 20015.175	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHNL 20015.178	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i> (holótipo)	<i>Ophiopsis procera</i>	NHNL 20015.179	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHNL 20015.180	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHNL 20015.322	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHNL 20015.426	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHNL 20015.427	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHNL 20015.478	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHNL 200150.410	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis atenuatta</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHNL 200150.457	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i>		NHMUKPVP 1077	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha

Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i> (antes <i>O. tenuiserrata</i>)		NHMUKPVP 3599	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i>		NHMUKPVP 3602	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i> (antes <i>O. tenuiserrata</i>)		NHMUKPVP 6939	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i>		NHMUKPVP 8559	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis procera</i>		NHMUKPVP 8659	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis attenuata</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHMUKPVP 1093	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis attenuata</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHMUKPVP 3609	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis attenuata</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHMUKPVP 1090	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis attenuata</i> (antes <i>O. aequalis</i>)	<i>Ophiopsis procera</i>	NHMUKPVP 7176	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis penicillata</i> (holótipo)	<i>Ophiopsis procera</i>	NHMUKPVP 7433	Cretáceo, Purbeck, Inglaterra
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis penicillata</i>	<i>Ophiopsis procera</i>	NHMUKPVP 8375	Cretáceo, Purbeck, Inglaterra
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis montsechensis</i>		MNHN MSE 44a e b	Kimeridiano, Montsech, Espanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis montsechensis</i>		NHMUKPVP 10381	Kimeridiano, Montsech, Espanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis dorsalis</i> (holótipo)		NHMUKPVP 466	Cretáceo, Purbeck, Inglaterra
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis dorsalis</i>		NHMUKPVP 7496	Cretáceo, Purbeck, Inglaterra
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis brevicipes</i>		NHMUKPVP 583	Cretáceo, Purbeck, Inglaterra
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis brevicipes</i>		NHMUKPVP 1094	Cretáceo, Purbeck, Inglaterra
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis brevicipes</i>		NHMUKPVP 3608	Cretáceo, Purbeck, Inglaterra
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis brevicipes</i>		NHMUKPVP 9104c	Cretáceo, Purbeck, Inglaterra
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis brevicipes</i>		NHMUKPVP 9107	Cretáceo, Purbeck, Inglaterra
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis brevicipes</i>		NHMUKPVP 9107a	Cretáceo, Purbeck, Inglaterra
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis brevicipes</i>		NHMUKPVP 9436	Cretáceo, Purbeck, Inglaterra
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp		NHMUKPVP 7598	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.		NHMUKPVOR 37029	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp. (antes <i>Pholidophorus</i>)		NHMUKPVOR 8050	?
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.		NHMUKPVP 360	Cretáceo, Purbeck, Inglaterra

Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	NHMUK sem numero	Jurássico Inferior, Tisbury, Inglaterra
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	NHMUKPVP 59535	Tithoniano, Formação Morrison, EUA
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	NHMUKPVP 59536	Tithoniano, Formação Morrison, EUA
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	NHMUKPVP 59537	Tithoniano, Formação Morrison, EUA
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	NHMUKPVP 59538	Tithoniano, Formação Morrison, EUA
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	NHMUKPVP 59539	Tithoniano, Formação Morrison, EUA
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	AMNH19240 P e CP	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	MHNL 20015.180	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	MHNL 200150.656	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	BSPG 1876-V-5	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	BSPG 1962-XXXX-21	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	BSPG 1977-IV-27	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	JME-ETT-00071	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	JME-ETT 02080	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	JME-ETT-02755	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	JME-ETT 03157	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Ophiopsis</i> sp.	JME-ETT-03466	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Ophiopsidae	<i>Macrepistius arenatus</i>	Molde de USNM13628	Albiano, Formação Glen Rose, EUA
Ophiopsidae	<i>Teoichthys kallistos</i> (holótipo)	IGM 3460	Albiano, Tlayúa, México
Ophiopsidae	<i>Teoichthys kallistos</i> (parátipo)	IGM 4126	Albiano, Tlayúa, México
Ophiopsidae	<i>Teoichthys kallistos</i>	IGM 5799	Albiano, Tlayúa, México
Ophiopsidae	<i>Teoichthys kallistos</i>	IGM 5849	Albiano, Tlayúa, México
Ophiopsidae	<i>Teoichthys kallistos</i>	IGM 5859	Albiano, Tlayúa, México
Ophiopsidae	<i>Teoichthys brevipina</i> (holótipo)	IGM 6741a e b	Albiano, Tlayúa, México
Ophiopsidae	<i>Teoichthys brevipina</i> (parátipo)	IGM 6742	Albiano, Tlayúa, México
Ophiopsidae	<i>Teoichthys brevipina</i> (parátipo)	IGM 6744	Albiano, Tlayúa, México
Ophiopsidae	<i>Teoichthys brevipina</i>	IGM 6743	Albiano, Tlayúa, México
Ophiopsidae	<i>Teoichthys brevipina</i>	IGM 6745	Albiano, Tlayúa, México
Ophiopsidae	<i>Teoichthys brevipina</i>	IGM 6746	Albiano, Tlayúa, México

Ophiopsidae	<i>Teoichthys brevipina</i>		IGM 6747	Albiano, Tlayúa, México
Ophiopsidae	<i>Teoichthys brevipina</i>		IGM 6604a e b	Albiano, Tlayúa, México
Ophiopsidae	<i>Placidichthys bidorsalis</i> (holótipo)		MPSC-P288a e b	Albiano, Formação Santana, Brasil
Ophiopsidae	<i>Placidichthys bidorsalis</i> (parátipo)		UERJ-PMB300a e b	Albiano, Formação Santana, Brasil
Ophiopsidae	<i>Placidichthys bidorsalis</i>		UERJ-PMB301	Albiano, Formação Santana, Brasil
Ophiopsidae	<i>Placidichthys bidorsalis</i> (holótipo)		MPSC-P775	Albiano, Formação Santana, Brasil
Ophiopsidae	<i>Placidichthys tucanensis</i>		UERJ-PMB92	Aptiano (?), Formação Marizal, Brasil
Ophiopsidae	<i>Placidichthys tucanensis</i>		UERJ-PMB90	Aptiano (?), Formação Marizal, Brasil
Ophiopsidae	<i>Placidichthys tucanensis</i>		UERJ-PMB91a e b	Aptiano (?), Formação Marizal, Brasil
Ophiopsidae	<i>Placidichthys tucanensis</i>		DGM 981-P e DGM 981b-P	Aptiano (?), Formação Marizal, Brasil
Ophiopsidae	<i>Placidichthys tucanensis</i>		DGM 982-P	Aptiano (?), Formação Marizal, Brasil
Ophiopsidae	<i>Placidichthys tucanensis</i>		DGM 983-P	Aptiano (?), Formação Marizal, Brasil
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus latus</i> (holótipo)	<i>Heterolepidotus rhombifer</i> (holótipo)	NHMUKPVP 3620	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus latus</i>	<i>Heterolepidotus rhombifer</i>	NHMUKPVOR 38118	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus latus</i>	<i>Heterolepidotus rhombifer</i>	NHMUKPVP 2008	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus latus</i>	<i>Heterolepidotus rhombifer</i>	NHMUKPVP 2009	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus latus</i>	<i>Heterolepidotus rhombifer</i>	NHMUKPVP 2010	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus latus</i>	<i>Heterolepidotus rhombifer</i>	NHMUKPVP 6423	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus latus</i>	<i>Heterolepidotus rhombifer</i>	NHMUKPVP 7564	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Brachyichthys latus</i>	<i>Heterolepidotus rhombifer</i>	AMNH 4691	?
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus serrulatus</i> (holótipo)		NHMUKPVP 3580	Jurássico Inferior, Barrow on Soar, Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus serrulatus</i>		NHMUKPOR 19488	Jurássico Inferior, Barrow on Soar, Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus serrulatus</i>		NHMUKPVP P2007a	Jurássico Inferior, Barrow on Soar, Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus typicus</i>	<i>Heterolepidotus serrulatus</i>	NHMUKPOR 43003	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
<i>incertae sedis</i>	<i>Brachyichthys typicus</i>	<i>Heterolepidotus serrulatus</i>	AMNH 7741	?

<i>incertae sedis</i>	<i>Brachyichthys cephalus</i>	<i>Pholidophorus cephalus</i>	NHMUKPOR 21383	Triássico Superior, Tyrol, Áustria
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus dorsalis</i>	<i>Allolepidotus dorsalis</i>	NHMUKPVP 10290	Triássico Superior, Hallein, Áustria
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus pectoralis</i>	<i>nomen dubium</i>	MCFB27	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus pectoralis</i>	<i>nomen dubium</i>	MCFB28	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
<i>incertae sedis</i>	" <i>Heterolepidotus pectoralis</i> "	<i>nomen dubium</i>	MSNM BES 566	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
<i>incertae sedis</i>	cf. <i>Heterolepidotus pectoralis</i>	<i>nomen dubium</i>	MSNM BES 567	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
<i>incertae sedis</i>	" <i>Heterolepidotus pectoralis</i> "	<i>nomen dubium</i>	MSNM BES 568	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
<i>incertae sedis</i>	cf. <i>Heterolepidotus pectoralis</i>	<i>nomen dubium</i>	MSNM BES SC40	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
<i>incertae sedis</i>	cf. <i>Heterolepidotus pectoralis</i>	<i>nomen dubium</i>	MSNM BES SC164	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus pectoralis</i>	<i>nomen dubium</i>	MSNM BES SC195	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
<i>incertae sedis</i>	cf. <i>Heterolepidotus pectoralis</i>	<i>nomen dubium</i>	MSNM BES SC222	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
<i>incertae sedis</i>	cf. <i>Heterolepidotus</i>		MSNM BES SC519	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus</i> sp.		MSNM BES SC44	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
<i>incertae sedis</i>	cf. <i>Heterolepidotus</i>		MSNM BES SC163	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus</i> sp.		MSNM BES SC187	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus radio-punctatus</i>	<i>Pholidophorus radio-punctatus</i>	NHMUKPVP 2060	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus radio-punctatus</i>	<i>Pholidophorus radio-punctatus</i>	NHMUKPVP 3583	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus serratus</i>	<i>nomen dubium</i>	NHMUKPVP 7596	Triássico Superior, Perledo, Itália
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus striatus</i>	<i>nomen nudum</i>	P3621	Triássico Superior, Tyrol, Áustria
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus striatus</i>	<i>nomen nudum</i>	P3621a	Triássico Superior, Tyrol, Áustria
<i>incertae sedis</i>	<i>Heterolepidotus</i> sp.		NHMUKPVP 13260	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Osteorachis granulatus</i>		NHMUKPVP 3653	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Osteorachis leedsi</i>		NHMUKPVP 12533	Jurássico Superior, Oxford clay, Peterborough, Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Osteorachis macrocephalus</i> (holótipo)		NHMUKPVP 3648	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Osteorachis macrocephalus</i> (holótipo)		NHMUKPVP 3654	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra

<i>incertae sedis</i>	<i>Osteorachis macrocephalus</i>	NHMUKPVP 875	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Osteorachis macrocephalus?</i>	NHMUKPVP 3649	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Osteorachis macrocephalus</i>	NHMUKPVP 3701	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Osteorachis</i> sp.	NHMUKPVP 7798	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Osteorachis</i> sp.	NHMUKPVP 54605	Kimmeridge clay. Encombe, Dorset, Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Osteorachis</i> sp.	NHMUKPVP 5938	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Osteorachis</i> sp.	NHMUKPVP 54606	Kimmeridge clay. Encombe, Dorset, Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Osteorachis</i> sp.	NHMUKPVP 5013	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Osteorachis</i> sp.	NHMUKPVP 30715	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
<i>incertae sedis</i>	<i>Aphanepygus dorsalis</i> (holótipo)	NHMUKPVP 4755	Cretáceo Superior, Hackel, Líbano
<i>incertae sedis</i>	<i>Aphanepygus dorsalis</i>	NHMUKPVP 47532	Cretáceo Superior, Hackel, Líbano
<i>incertae sedis</i>	<i>Aphanepygus dorsalis</i>	NHMUKPVOR 103932	Cretáceo Superior, Hackel, Líbano
<i>incertae sedis</i>	<i>Aphanepygus dorsalis</i>	NHMUKPVOR 104741	Cretáceo Superior, Hackel, Líbano
<i>incertae sedis</i>	<i>Neorhombolepis excelsus</i>	NHMUKPVP 43077	Lower Chalk. Upper Halling Kenk, Inglaterra
Macrosemiidae	<i>Agoultichthys chattertoni</i>	UALVP 47133 (molde)	Turoniano, Kem Kem, Marrocos
Macrosemiidae	<i>Macrosemius rostratus</i>	NHMUKPVOR 37051	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Macrosemiidae	<i>Macrosemius rostratus</i>	NHMUKPVP 956	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Macrosemiidae	<i>Macrosemius rostratus</i>	NHMUKPVP 7177	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Macrosemiidae	<i>Macrosemius rostratus</i>	NHMUKPVP 955	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Macrosemiidae	<i>Macrosemius rostratus</i>	NHMUKPVP 7597	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Macrosemiidae	<i>Macrosemius rostratus</i>	MHNL 20015.229	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Macrosemiidae	<i>Macrosemius fourneti</i>	NHMUKPVP 4684	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Macrosemiidae	<i>Legnonotus krambergeri</i>	NHMUKPVP 10287	Triássico Superior, Hallein, Austria
Macrosemiidae	<i>Legnonotus krambergeri</i>	NHMUKPVP 10286	Triássico Superior, Hallein, Austria
Macrosemiidae	<i>Enchelyolepis pectoralis</i>	NHMUKPVP 7359	Jurássico Superior, Meuse, France
Macrosemiidae	<i>Enchelyolepis andrewsi</i>	NHMUKPVP 6303a	Upper Jurassic, Purbeck, Wilts
Macrosemiidae	<i>Propterus scacchi</i>	NHMUKPVP 3613	Lower Cretaceous, Naples, Italy
Macrosemiidae	<i>Propterus elongatus</i>	NHMUKPVP 5547	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha

Macrosemiidae	<i>Propteris elongatus</i>	NHMUKPVOR 37088a	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Macrosemiidae	<i>Propteris vidali</i>	NHMUKPVP 10993	Upper Jurassic, Lérida, Spain
Macrosemiidae	<i>Macrosemiocotzus americanus</i>	IGM 8163	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Macrosemiocotzus americanus</i>	IGM 8164	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Macrosemiocotzus americanus</i>	IGM 8165	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Macrosemiocotzus americanus</i>	IGM 8166	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Macrosemiocotzus americanus</i>	IGM 8167	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Macrosemiocotzus americanus</i>	IGM 8169	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Macrosemiocotzus americanus</i>	IGM 8170	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Macrosemiocotzus americanus</i>	IGM 8171	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Notagogus helenae</i>	MNHL 20015.198	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Macrosemiidae	<i>Notagogus helenae</i>	MNHL 20015.220	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Macrosemiidae	<i>Notagogus helenae</i>	MNHL 20015.223	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Macrosemiidae	<i>Notagogus novomundi</i>	IGM 8172	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Notagogus novomundi</i>	IGM 8173	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Notagogus novomundi</i>	IGM 8174	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Notagogus novomundi</i>	IGM 8175	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Notagogus novomundi</i>	IGM 8176	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Notagogus novomundi</i>	IGM 8177	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Notagogus novomundi</i>	IGM 8178	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Notagogus novomundi</i>	IGM 8179	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Notagogus novomundi</i>	IGM 8180	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Notagogus novomundi</i>	IGM 8181	Albiano, Tlayúa, México
Macrosemiidae	<i>Notagogus inimontis</i>	MHNL 20015.242	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Macrosemiidae	<i>Notagogus inimontis</i>	MHNL 20015.249	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Macrosemiidae	<i>Notagogus inimontis</i>	MHNL 20015.250	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Macrosemiidae	<i>Notagogus inimontis</i>	FSL 93146	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Macrosemiidae	<i>Notagogus inimontis</i>	FSL 400007a	Kimeridiano Inferior, Cerin, França

Parasemionontidae	<i>Watsonulus eugnathoides</i>	MNHN MAE 11a e b (tipo A)	Triássico Inferior, Madagascar
Parasemionontidae	<i>Watsonulus eugnathoides</i>	MNHN MAE 34 (tipo C)	Triássico Inferior, Madagascar
Parasemionontidae	<i>Watsonulus eugnathoides</i>	MNHN MAE 583 a, b (tipo)	Triássico Inferior, Madagascar
Parasemionontidae	<i>Parasemionotus labordei</i>	MNHN MAE 23	Triássico Inferior, Madagascar
Parasemionontidae	<i>Parasemionotus labordei</i>	MNHN MAE 43	Triássico Inferior, Madagascar
Parasemionontidae	<i>Parasemionotus labordei</i>	MNHN MAE 61	Triássico Inferior, Madagascar
Parasemionontidae	<i>Parasemionotus labordei</i>	MNHN MAE 2500	Triássico Inferior, Madagascar
Caturidae	<i>Amblysemius bellicianeus</i>	MHNL 20015.159	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Amblysemius bellicianeus</i>	MHNL 20015.172	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Amblysemius bellicianeus</i>	MHNL 20015.473	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Caturus elongatus</i>	AMNH 2865 (molde)	
Caturidae	<i>Caturus furcatus</i>	MHNL 20015.146	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Caturus furcatus</i>	MHNL 20015.328	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Caturus furcatus</i>	MHNL 20015.732	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Caturus furcatus</i>	FSL 93059	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Caturus furcatus</i>	FSL 93065	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Caturus furcatus</i>	FSL 93083	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Caturus furcatus</i>	FSL 93086	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Caturus furcatus</i>	FSL 93413	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Caturus furcatus</i>	AMNH 7492	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Caturidae	<i>Caturus furcatus</i>	AMNH 7504	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Caturidae	<i>Caturus furcatus</i>	AMNH 19074	
Caturidae	<i>Caturus furcatus</i>	AMNH 19463	
Caturidae	<i>Caturus</i> sp.	AMNH 19077	
Caturidae	<i>Caturus</i> sp.	JME-ETT 03366	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Caturidae	<i>Furo latimanus</i>	JME-SOS 3081a	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Caturidae	<i>Furo latimanus</i>	JME-SOS 3081b	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Caturidae	<i>Furo latimanus</i>	JME-SOS 3126	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha

Caturidae	<i>Furo latimanus</i>	JME-SOS 3339	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Caturidae	<i>Furo longiserratus</i>	JME-SOS 3124	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Caturidae	<i>Furo muensteri</i>	BSPG AS-VII-1135	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Caturidae	<i>Furo muensteri</i>	BSPG 1870-IV-2	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Caturidae	<i>Furo muensteri</i>	JME-ETT 977	Jurássico Superior, Solnhofen, Alemanha
Caturidae	<i>Furo muensteri</i>	MHNL 20015.166	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Furo muensteri</i>	MHNL 20015.173	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Furo muensteri</i>	MHNL 20015.176	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Furo muensteri</i>	MHNL 20015.177	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Furo muensteri</i>	MHNL 20015.181	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Furo muensteri</i>	MHNL 20015.200	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Furo muensteri</i>	MHNL 20015.669	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Furo muensteri</i>	MHNL 200150.042	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Furo muensteri</i>	MHNL 200150.721	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Caturidae	<i>Furo muensteri</i>	MHNL 200150.784	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
"Semionotiformes"	<i>Lepidotes elvensis</i>	MNHJ JRE 250	Toarciano, La Caine, França
"Semionotiformes"	<i>Araripelepidotes temnurus</i>	MNHN BCE 333a, b	Albiano, Formação Santana, Brasil
"Semionotiformes"	<i>Araripelepidotes temnurus</i>	MNHN BCE 334	Albiano, Formação Santana, Brasil
"Semionotiformes"	<i>Araripelepidotes temnurus</i>	MNHN BCE 335	Albiano, Formação Santana, Brasil
"Semionotiformes"	<i>Araripelepidotes temnurus</i>	MNHN BCE 336	Albiano, Formação Santana, Brasil
"Semionotiformes"	<i>Araripelepidotes temnurus</i>	MNHN BCE 340	Albiano, Formação Santana, Brasil
"Semionotiformes"	<i>Lepidotes neopterus</i>	MHNL 20015.236	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
"Semionotiformes"	<i>Lepidotes neopterus</i>	MHNL 20015.240	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
"Semionotiformes"	<i>Lepidotes pholidophorus</i>	MNHN JRE 253	Toarciano, Curcy, França
"Semionotiformes"	<i>Pliodetes nigeriensis</i> (holótipo)	MNHN GDF 1275	Cretáceo, Gadoufaoua, Niger
"Semionotiformes"	<i>Pliodetes nigeriensis</i>	MNHN GDF 1276	Cretáceo, Gadoufaoua, Niger
"Semionotiformes"	<i>Pliodetes nigeriensis</i>	MNHN GDF 1278	Cretáceo, Gadoufaoua, Niger
"Semionotiformes"	<i>Pliodetes nigeriensis</i>	MNHN GDF 1279	Cretáceo, Gadoufaoua, Niger

"Semionotiformes"	<i>Sangiorgioichthys aldae</i> (parátipo)	MCSN 5050	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
"Semionotiformes"	<i>Sangiorgioichthys valmarenensis</i> (holótipo)	MCSN 8425	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
Teleostei	<i>Oligopleurus eosocinus</i>	MHNL 20015.470	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Teleostei	<i>Pholidophorus bechei</i>	MNHN JRE 506	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
Teleostei	<i>Pholidophorus bechei</i>	MNHN JRE 507	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
Teleostei	<i>Pholidophorus bechei</i>	MNHN JRE 508	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
Teleostei	<i>Pholidophorus bechei</i>	MNHN JRE 510	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
Teleostei	<i>Pholidophorus bechei</i>	MNHN JRE 511	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
Teleostei	<i>Pholidophorus bechei</i>	MNHN JRE 512	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
Teleostei	<i>Pholidophorus bechei</i>	MNHN JRE 513	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
Teleostei	<i>Pholidophorus bechei</i>	MNHN JRE 514	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
Teleostei	<i>Pholidophorus bechei</i>	MNHN JRE 515	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
Teleostei	<i>Pholidophorus bechei</i>	MNHN JRE 516	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
Teleostei	<i>Pholidophorus bechei</i>	MNHN JRE 517	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
Teleostei	<i>Pholidophorus bechei</i>	MNHN JRE 518	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
Teleostei	<i>Pholidophorus bechei</i>	MNHN JRE 519	Jurássico Inferior, Lyme Regis (Dorset), Inglaterra
Teleostei	<i>Pholidophorus</i> sp.	MHNL 20015.243	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Teleostei	<i>Pholidophorus</i> sp.	MHNL 20015.245	Kimeridiano Inferior, Cerin, França
Perleidiformes	<i>Daninia spinosa</i> (orig. ident. como <i>Ophiopsis lepturus</i>)	MCSN 3014	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
Perleidiformes	<i>Daninia spinosa</i> (orig. ident. como <i>Ophiopsis lepturus</i>)	MCSN 3721	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
Perleidiformes	<i>Daninia spinosa</i> (orig. ident. como <i>Ophiopsis lepturus</i>)	MCSN 3727	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
Perleidiformes	<i>Daninia spinosa</i> (orig. ident. como <i>Ophiopsis lepturus</i>)	MCSN 3736	Triássico Superior, Formação Besano, Itália
Perleidiformes	<i>Perleidus madagascariensis</i>	MNHN MAE 51b	Triássico Inferior, Madagascar
Perleidiformes	<i>Perleidus madagascariensis</i>	MNHN MAE 66 a, b	Triássico Inferior, Madagascar

Perleidiformes	<i>Perleidus</i> sp.	MNHN MAE 516 a, b	Triássico Inferior, Madagascar
Perleidiformes	<i>Perleidus</i> sp.	MNHN MAE 2505 a, b	Triássico Inferior, Madagascar
Birgeridae	<i>Birgeria nielseni</i>	MNHN MAE 587 a, b	Triássico Inferior, Madagascar
Birgeridae	<i>Birgeria nielseni</i>	MNHN MAE 592 a, b	Triássico Inferior, Madagascar
Birgeridae	<i>Birgeria nielseni</i>	MNHN MAE 606 a, b, c	Triássico Inferior, Madagascar
Paleonisciformes	<i>Pteronisculus</i> sp.	MNHN MAE 933 a, b	Triássico Inferior, Madagascar
Paleonisciformes	<i>Pteronisculus</i> sp.	MNHN MAE 845 a, b	Triássico Inferior , Madagascar
Paleonisciformes	<i>Pteronisculus</i> sp.	MNHN MAE 942 a, b	Triássico Inferior , Madagascar
Paleonisciformes	<i>Pteronisculus</i> sp.	MNHN MAE 943 a,b	Triássico Inferior, Madagascar
Paleonisciformes	<i>Angatubichthys mendesi</i>	UERJ 058 - Pza	Permiano Superior, Formação Corumbataí, Brasil
Paleonisciformes	<i>Angatubichthys mendesi</i>	UERJ 058 - Pzb	Permiano Superior, Formação Corumbataí, Brasil
Paleonisciformes	<i>Angatubichthys mendesi</i> (holótipo)	UERJ 059 - Pz	Permiano Superior, Formação Corumbataí, Brasil
Paleonisciformes	<i>Angatubichthys mendesi</i>	UERJ 060 - Pz	Permiano Superior, Formação Corumbataí, Brasil
Paleonisciformes	<i>Angatubichthys mendesi</i>	UERJ 061 - Pza	Permiano Superior, Formação Corumbataí, Brasil

APÊNDICE D - Lista de caracteres da análise filogenética

1. **Parietais amplos, mais altos que largos (caráter 18 de Grande & Bemis, 1998 modificado):**
 0. sim
 1. não, parietais relativamente estreitos
2. **Dermoesfenótico anexado ao teto craniano (caráter 56 de Grande & Bemis, 1998):**
 0. ainda fazendo completamente parte da órbita ou fracamente articulado ao teto craniano, mas ainda fazendo parte da órbita
 1. completamente incorporado ao teto craniano
3. **Franja ventral do dermoesfenótico (caráter 63 de Grande & Bemis, 1998):**
 0. lisa, sem o canal sensorial
 1. portando o canal sensorial
4. **Esfenótico com um pequeno componente dérmico exposto (por vezes tratado como autoesfenótico) (caráter 23 de Grande 2010, modificado):**
 0. não
 1. sim, exposto no canto superior da órbita
 2. sim, exposto na região pós-orbital
5. **Comprimento do dermopterótico e do parietal (caráter 50 de Grande & Bemis, 1998, modificado por Murray e Wilson 2009):**
 0. comprimentos quase equivalentes
 1. dermopterótico menor
 2. dermopterótico maior
6. **Número de extraescapulares (caráter 13 de Grande, 2010):**
 0. somente um par
 1. mais que um par
 2. ausência de extraescapulares autógenos
7. **Ornamentação serrilhada em ossos dérmicos da região superior à cintura peitoral (extraescapular e/ou no pós-temporal):**
 0. presente
 1. ausente
8. **Junção do canal supraorbital com o canal infraorbital (caráter 25 de Grande, 2010):**
 0. dentro do frontal (ou ao menos o incluindo um braço do canal que vem do frontal)
 1. exclusivamente dentro do dermopterótico
9. **Penetração do canal da linha lateral no osso pós-temporal (caráter 91 de Grande, 2010):**
 0. presente

1. ausente
- 10. Anel circumorbital (caráter 15 de Grande, 2010):**
0. incompleto
 1. completo
- 11. Número de lacrimais ou infraorbitais anteriores a órbita (caráter 21 de Grande, 2010, modificado):**
0. somente um
 1. mais de um
- 12. Forma do lacrimal (caráter 58 de Grande & Bemis, 1998):**
0. pequeno, menor que a órbita
 1. massivo, quase do tamanho da órbita
- 13. Posição do lacrimal (caráter 20 de Grande 2010):**
0. fazendo parte do anel orbital
 1. anterior ao anel orbital, não participando da margem da órbita
- 14. Número de infraorbitais:**
0. inúmeros, mais que 5
 1. alguns, sendo no máximo 4
- 15. Forma do infraorbital anterior em adultos (caracter 43 de Grande & Bemis, 1998):**
0. subretangular, relativamente estreito, mais comprido que alto
 1. subretangular, amplo, mais alto que comprido ou tão alto quanto comprido
 2. diferenciado. A ponta superior é enrolada como em um pergaminho
- 16. Margem posterior do último infraorbital (caráter 30 de Gardiner et al., 1996):**
0. não inclinada
 1. inclinada posterodorsalmente
- 17. Suborbitais (caráter 7 de Grande e Bemis, 1998, modificado):**
0. ausente
 1. presente, sendo uma ou mais placas ósseas em série
 2. presente, sendo inúmeros ossículos, formando um mosaico
 3. encoberto por esquamulas
- 18. Ossos supraorbitais (caráter 14 de Grande 2010, modificado):**
0. ausente
 1. presente, organizado em uma fileira
 2. presente, organizado em duas fileiras
- 19. Antorbital mais longo que os nasais:**
0. sim
 1. não

- 20. Canal sensorial no braço anterior do antorbital (caráter 12 de Grande 2010):**
0. ausente
1. presente
- 21. Anel esclerótico ossificado (caráter 14 de Grande & Bemis, 1998):**
0. presente
1. ausente
- 22. Forma do osso rostral (caráter 57 de Grande & Bemis 1998, modificado por Brito & Alvarado-Ortega, 2013):**
0. achatado ou pequeno e tubular, com processos laterais
1. aproximadamente em forma de V, com processos laterais
- 23. Presença/ausência do canal da linha lateral na maxila (caráter 60 de Grande & Bemis, 1998):**
0. ausente
1. presente
- 24. Forma da margem posterior da maxila (caráter 62 de Grande & Bemis, 1998):**
0. convexa ou reta
1. côncava
- 25. Borda posterior da maxila apresentando um entalhe (caráter 62 de Grande & Bemis, 1998, modificado):**
0. sim
1. não
- 26. Tamanho da maxila autógena (caracteres 59 de Grande & Bemis, 1998 e 44 de Grande 2010, modificado):**
0. grande, bem ossificada, cobrindo metade ou mais da superfície da mandíbula superior e alcançando a margem posterior da órbita
1. grande, bem ossificada, cobrindo metade ou mais da superfície da mandíbula superior e não alcançando a margem posterior da órbita
2. uma série de pequenos ossos (atrofiados) que ocupam menos que 1/5 da maxila superior
3. curta, bem ossificada, cobrindo metade ou mais da superfície da mandíbula superior e alcançando no máximo a margem anterior da órbita
- 27. Maxila com um processo articular anterior bem desenvolvido (caráter 45 de Grande 2010):**
0. sim
1. não
- 28. Mobilidade da maxila (caráter 18 de Brito 1997):**
0. fixa
1. livre

- 29. Dentes marginais na maxila (caráter 43 de Grande 2010):**
0. cônicos, tamanho moderado à grande
 1. dentes pequenos (microdentes)
 2. nenhum dente na margem da maxilla
- 30. Ossos coranóides (caráter 55 de Grande 2010):**
0. presentes como ossificações separadas
 1. não presentes
- 31. Morfologia dos dentes coronoides (caráter 57 de Grande, 2010):**
0. pequeno, cônico e pontiagudo
 1. robusto e com a ponta abaulada
- 32. Supramaxila (caráter 47 de Grande 2010):**
0. ausente
 1. presente
- 33. Número de supramaxilas (caráter 69 de Grande & Bemis, 1998):**
0. uma
 1. duas
- 34. Pré-maxila imóvel, anexada ao crânio principalmente por um longo processo nasal firmemente suturado aos frontais (caráter 6 de Grande 2010):**
0. sim
 1. não
- 35. Processo nasal da pré-maxila (caráter 36 de Hurlay et. al. 2007, modificado):**
0. ausente
 1. presente, não-perfurado
 2. Presente, com um entalhe ou uma perfuração
- 36. Vômer (caráter 37 de Grande 2010):**
0. mediano
 1. par
- 37. Ossificação do etmoide (caráter 35 de Grande 2010):**
0. presente
 1. ausente
- 38. Tipo do processo coranoide mandibular (caráter 51 de Grande 2010):**
0. ausente ou um único osso
 1. composto por mais de três ossos
- 39. Supraangular (caráter 53 de Grande 2010):**
0. ausente
 1. presente

- 40. Simplético (caráter 67 de Grande 2010):**
0. ausente
1. presente
- 41. Participação do simplético na articulação mandibular (caráter 61 de Grande & Bemis, 1998):**
0. distante da articulação mandibular, não articulando com o processo coranoide
1. sua porção distal articula com o osso articular
- 42. Posição da articulação entre o quadrado e a mandíbula (caráter 48 de Grande 2010):**
0. abaixo ou posterior à órbita
1. à frente da órbita
- 43. Processo postero-ventral do quadrado (caráter de Arratia, 1999):**
0. presente
1. ausente
- 44. Contato Quadrado/Metapterigoide (caráter 60 de Grande 2010):**
0. presente
1. ausente
- 45. Quadratojugal (caráter 70 de Grande 2010):**
0. achatado
1. osso alongado que se articula à porção anterior do pré-opérculo
2. ausente
- 46. Forma do pré-opérculo (caráter 20 de Grande & Bemis, 1998):**
0. em forma de L
1. crescente, longo e estreito
2. oval
- 47. Porção anterior do pré-opérculo (caráter 17 de Grande 2010):**
0. não alcançando a porção anterior da órbita
1. alcançando a porção anterior da órbita
- 48. Projeção antero-dorsal do subopérculo (caráter 71 de Grande 2010):**
0. pequena ou ausente
1. bem desenvolvida
- 49. Interopérculo (caráter 19 de Grande 2010):**
0. presente
1. ausente
- 50. Composição do pós-cleito:**
0. uma única placa óssea

1. uma placa óssea e pelo menos mais uma placa de escama modificada
- 51. Forma do ceratohial (caráter 30 de Gardiner *et al.*, 1996, modificado):**
0. ceratohial longo, curvado medialmente, assumindo uma posição ascendente
 1. ceratohial com a porção mediana constricta, em forma aproximada de ampulheta em vista lateral
- 52. Número de raios branquiostegais (caráter 74 de Grande 2010):**
0. mais que 4
 1. normalmente 3 ou 4
 2. normalmente 1 ou 2
 3. nenhum
- 53. Placa gular (caráter 75 de Grande 2010):**
0. presente
 1. ausente
- 54. Osso supraocipital (caráter 28 de Grande 2010):**
0. ausente
 1. presente
- 55. Presença/ausência do opistótico (caráter 51 de Grande & Bemis, 1998):**
0. presente
 1. ausente
- 56. Presença/ausência do pterótico (caráter 52 de Grande & Bemis, 1998):**
0. presente
 1. ausente
- 57. Razão entre os raios das nadadeiras dorsal e anal e seus pterigióforos (caráter 89 de Grande 2010):**
0. 2:1 ou maior
 1. aproximadamente 1:1
- 58. Fulcras basais e marginais na nadadeira dorsal:**
0. presente
 1. ausente
- 59. Presença/ausência de fulcras marginais na nadadeira caudal (Grande & Bemis, 1998: caráter 45):**
0. presente
 1. ausente
- 60. Linha lateral nos ossículos entre a os raios da nadadeira caudal (caráter 21 de Gardiner *et al.*, 1996):**
0. ausente
 1. presente

- 61. Forma da margem posterior da nadadeira caudal (caráter 23 de Grande & Bemis, 1998):**
0. bifurcada
 1. convexa ou reta
- 62. Número de raios principais na nadadeira caudal (caráter 88 de Grande 2010):**
0. 11 à 13
 1. mais que 12
 2. menos que 12
- 63. Ramificação dos raios da nadadeira caudal (caráter 87 de Grande 2010):**
0. dois ou mais raios principais não ramificados na nadadeira caudal
 1. quase todos os raios principais são ramificados (o primeiro raio pode ser não ramificado)
- 64. Arranjo de hipurais e raios da nadadeira caudal (caráter 46 de Grande & Bemis, 1998):**
0. hipurais articulando com a base de mais de um raio
 1. cada hipural normalmente suportando um raio
- 65. Uroneural (caráter 86 de Grande 2010):**
0. ausente
 1. presente
- 66. Número e arranjo de urodermais no esqueleto caudal (caráter 13 de Grande & Bemis, 1998):**
0. presente
 1. ausente
- 67. Centro vertebral:**
0. ausente ou parcialmente ossificado (hemicentras)
 1. bem ossificado (sólido)
- 68. Fossa lateral do centro vertebral em indivíduos adultos (caráter 4 de Grande & Bemis, 1998):**
0. presente, com duas fossas ovaladas e bem definidas de cada lado
 1. ausente, centro totalmente sólido, sem fossas
- 69. Centro vertebral opistocélico (caráter 82 de Grande 2010) :**
0. ausente
 1. presente
- 70. Número de centros urais (caráter 83 de Grande 2010):**
0. 4 ou mais
 1. dois ou menos

71. Tipo de escama (caráter 38 de Brito 1997):

- 0. ganoide
- 1. amioide
- 2. cicloide

72. Ornamentação serrilhada na borda posterior da escama:

- 0. ausente
- 1. presente

73. Canalículo de Williamson nas escamas (caráter 48 de Brito & Alvarado-Ortega, 2013):

- 0. ausente
- 1. presente

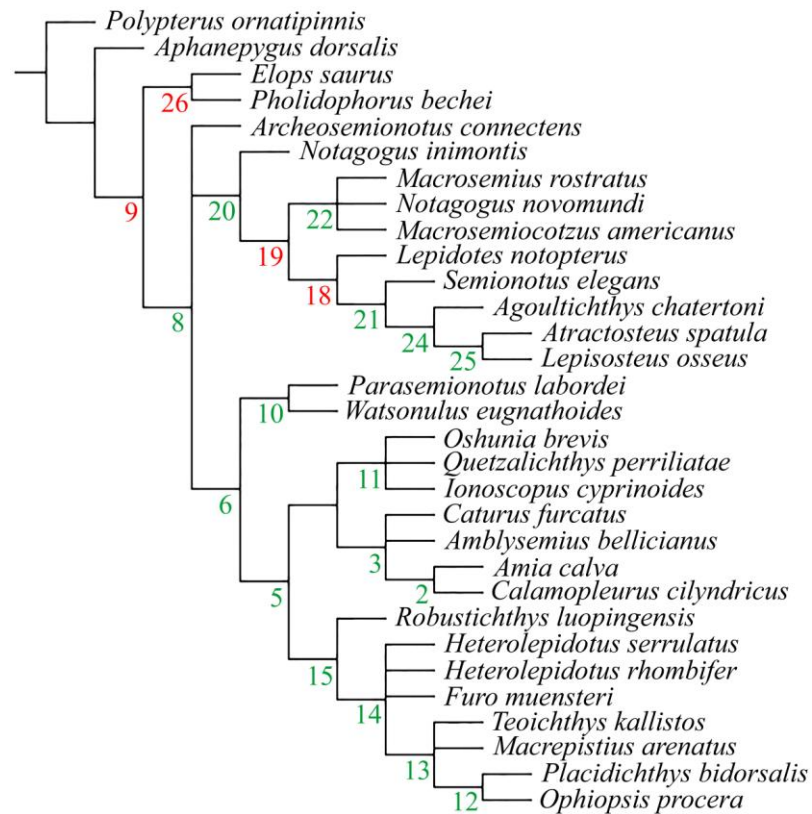
APÊNDICE E - Matriz de caracteres

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	
Calamopleurus cylindricus	1	0	?	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Amia calva	1	1	0	0	2	0	1	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Amblysemius bellicianus	1	1	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	?	1	1	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Caturus furcatus	1	1	0	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Watsonulus eugnathoides	1	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	?	1	0	
Parasemionotus labordei	1	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	?	?	0	
Ionoscopus desori	1	1	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Ionoscopus cyprinoides	1	1	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Quetzalichthys perrillatae	1	1	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Oshunia brevis	1	1	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	?	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Ophiopsis procera	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Ophiopsis montsechensis	0	1	1	1	0	0	?	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	?	?	0	
Ophiopsis breviceps	0	1	1	1	0	0	?	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	?	?	0
Macrepistius arenatus	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	?	?	1	0
Teoichthys kallistos	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Teoichthys brevipina	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Placidichthys bidorsalis	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Furo muensteri	0	1	?	1	0	0	?	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	?	?	?	0	
Archeosemionotus connectens	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	?	1	0	?	?	?	?	?	?	
Robustichthys luopingensis	0	1	1	1	2	0	?	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	?	1	?	?	?	1	?	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	0	
Heterolepidotus rhombifer	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Heterolepidotus serrulatus	0	1	1	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	?	0	2	1	0	
Osteorachis macrocephalus	?	1	?	?	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	0	?	1	?
Neorhombolepis excelsus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Aphanepygus dorsalis	0	0	0	0	2	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	3	2	1	1	0	0	1	0	1	1	?	1	0	?	?	0	-	?	?	?	?	
Lepidotes notopterus	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	?	0	1	3	0	1	?	0	1	1	?	?	?	2	1	0
Semionotus elegans	1	0	0	?	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	?	0	0	0	1	3	0	1	0	0	?	1	?	0	2	1	1	
Macrosemiototus americanus	1	0	0	0	2	?	1	0	0	1	1	0	?	?	2	?	0	1	1	1	?	?	?	?	0	1	3	0	1	0	0	1	1	?	1	?	?	0
Notagogus novomundi	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	?	?	?	?	0	1	1	1	0	0	1	0	1	3	0	1	0	0	1	1	?	1	?	1	0	
Notagogus inimontis	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	?	?	?	?	1	1	1	1	0	0	1	0	1	3	0	1	0	0	1	1	?	1	?	1	?	
Macrosemius rostratus	1	0	0	0	1	0	1	0	0	?	1	0	1	0	2	0	0	?	1	1	0	0	?	0	1	3	0	1	0	0	1	1	?	1	1	1	0	
Agoultichthys chatertoni	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	?	3	?	1	?	?	?	1	?	?	?	?	?
Lepisosteus osseus	1	0	0	2	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	-	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0/1	?	0	2	1	1	
Atractosteus spatula	1	0	0	2	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	-	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	-	0	2	1	1	
Pholidophorus bechei	1	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	-	1	1	1	0	0	0	
Elops saurus	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-	0	0	1	0	0	1	1	1	-	1	?	1	1	0	0	
Polypterus ornatipinnis	-	?	0	0	-	1	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	?	0	1	-	1	-	-	0	0	0	0	0	-	1	0	0	0	

	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73		
Calamopleurus cylindricus	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	?	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1			
Amia calva	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1			
Amblysemius bellicianus	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	-	0	-	1	0	1			
Caturus furcatus	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	-	0	0	1	0	1			
Watsonulus eugnathoides	1	1	1	1	0	1	0	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	0	0	0	1	1	0	0	1	0	-	0	-	0	1	1		
Parasemionotus labordei	1	1	1	1	0	1	0	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0	?	1	?	?	0	0	0	1	?	?	0	?	0	?	0	?	0	?	1		
Ionoscopus desori	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1		
Ionoscopus cyprinoides	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1		
Quetzalichthys perrillatae	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1		
Oshunia brevis	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	?	?	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1		
Ophiopsis procera	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?	1	0	0	1	0	1	1	?	?	1	1	1	0	?	0	1	1		
Ophiopsis montsechensis	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?	1	0	0	1	0	1	1	?	?	1	1	1	0	?	0	1	1		
Ophiopsis breviceps	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?	1	0	0	1	0	1	1	?	?	1	1	1	0	?	0	1	1		
Macrepistius arenatus	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	?	?	1	1	1	0	?	0	1	1			
Teichthys kallistos	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?	1	0	0	1	0	1	1	?	?	1	1	1	0	?	0	1	1		
Teichthys brevipina	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?	1	0	0	1	0	1	1	?	?	1	1	1	0	?	0	1	1		
Placidichthys bidorsalis	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	?	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1			
Furo muensteri	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?	1	0	0	0	0	1	1	?	?	1	1	1	0	?	0	1	1		
Archeosemionotus connectens	?	1	?	?	0	1	?	?	1	0	0	0	1	0	?	0	?	?	?	?	0	0	?	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1		
Robustichthys luopingensis	1	1	1	1	0	1	?	2	1	0	0	0	1	?	0	0	?	?	?	?	0	0	?	0	1	1	?	?	1	?	?	?	?	?	0	1	1	
Heterolepidotus rhombifer	1	1	1	1	0	1	?	2	1	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?	1	0	0	0	0	1	1	?	?	1	1	1	0	?	0	1	1		
Heterolepidotus serrulatus	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?	1	0	0	0	0	1	1	?	?	1	1	1	0	?	0	1	1		
Osteorachis macrocephalus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	1	?	?	?	0	-	0	?	0	?	1		
Neorhombolepis excelsus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	?	0	1	1		
Aphanepygus dorsalis	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?	0	0	1	?	?	?	?	?	1	0	0	1	2	1	?	?	1	?	?	?	?	0	0	1	
Lepidotes notopterus	1	?	?	?	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	1	?	?	1	?	?	0	?	0	0	1	
Semionotus elegans	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	?	1	0	1	0	?	?	?	1	0	0	0	0	1	1	?	0	?	0	-	0	-	0	0	1	
Macrosemiocotzus americanus	1	1	?	?	0	1	0	1	1	0	1	0	?	1	0	?	?	?	?	?	1	0	0	0	1	0	1	?	?	1	?	?	0	?	1	1		
Notagogus novomundi	1	?	?	?	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	1	0	0	0	1	0	1	?	?	1	1	1	0	?	0	1	1	
Notagogus inimontis	1	?	?	?	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	1	0	0	0	0	1	1	?	?	1	1	?	0	?	0	1	1	
Macrosemius rostratus	1	1	1	0	0/1	1	0	1	1	?	1	0	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	1	?	0	1	1	1	0	?	0	1	1
Agoultichthys chatertoni	?	?	?	?	1	1	?	1	1	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	0	1	1	?	?	0	?	1	0	0	0	0	1	
Lepisosteus osseus	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	
Atractosteus spatula	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	
Pholidophorus bechei	0	?	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	?	?	0	0	1	0	0	1	?	0	0	0	1	1	0	1	?	0	-	0	?	0	1	1		
Elops saurus	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	?	?	0	0	1	1	0	1	?	1	0	0	1	0	0	1	?	1	?	0	1	2	0	1		
Polypterus ornatipinnis	0	0	0	-	0	1	0	0	2	0	0	1	0	0	3	0	0	0	?	0	-	?	0	1	2	?	0	0	1	1	?	0	0	0	1	0		

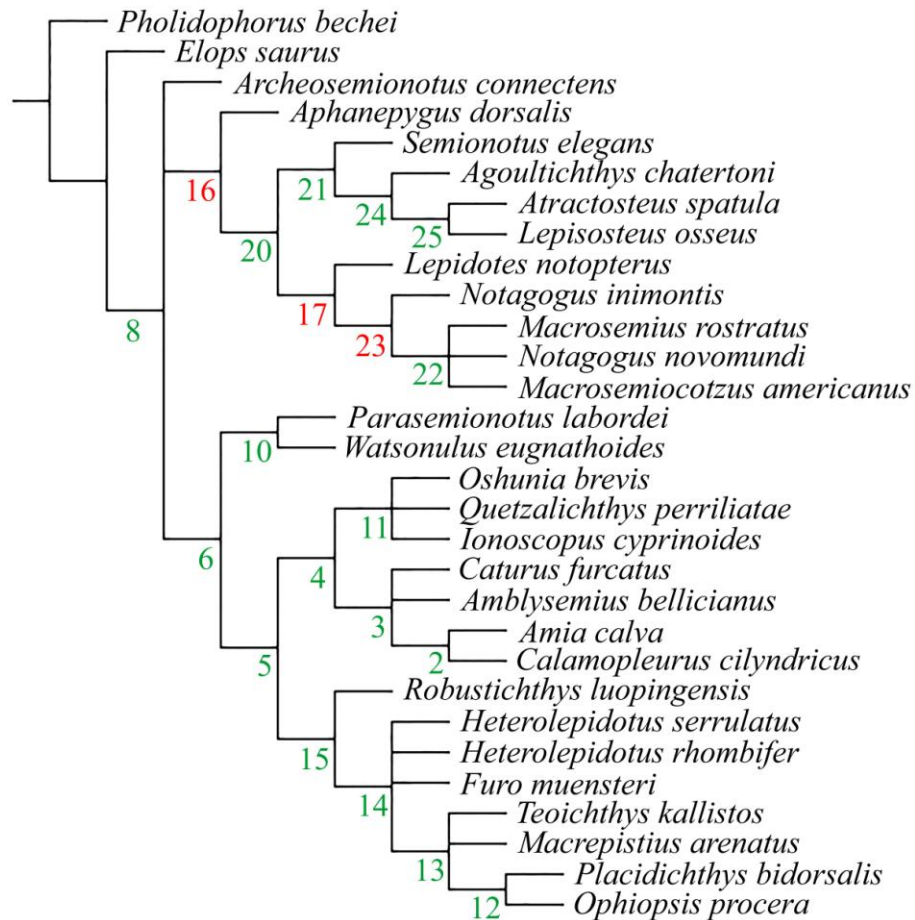
APÊNDICE F - Lista de sinapomorfias

Lista de sinapomorfias não ambíguas resultantes das quatro árvores da análise com *Polypterus ornatipinnis* como grupo externo e excluindo *Neorhombolepis* e *Osteorachis*, fornecida pelo TNT. Em verde são apresentados os números dos nós suportados por sinapomorfias que aparecem em ambas as análises com a exclusão de *Neorhombolepis* e *Osteorachis* e em vermelho os nós que aparecem apenas na presente análise.



<i>Calamopleurus cylindricus:</i>	Caráter 61: 0 --> 1	Caráter 1: 1 --> 0
Caráter 2: 1 --> 0	Caráter 66: 0 --> 1	Caráter 12: 0 --> 1
<i>Amia calva:</i>	Nó 3:	Caráter 16: 0 --> 1
Caráter 18: 2 --> 0	Caráter 18: 1 --> 2	Nó 18:
Caráter 21: 0 --> 1	Caráter 23: 1 --> 0	Caráter 72: 1 --> 0
Caráter 59: 0 --> 1	Caráter 50: 1 --> 0	Nó 19:
Caráter 66: 0 --> 1	Caráter 55: 0 --> 1	Caráter 17: 1 --> 0
<i>Amblysemius bellicianus:</i>	Caráter 56: 0 --> 1	Nó 20:
Caráter 24: 1 --> 0	Nó 4:	Caráter 5: 2 --> 0
<i>Aphanepygus dorsalis:</i>	Caráter 66: 1 --> 0	Caráter 11: 0 --> 1
Caráter 8: 0 --> 1	Caráter 71: 0 --> 1	Caráter 14: 1 --> 0
Caráter 17: 1 --> 3	Caráter 72: 1 --> 0	Caráter 26: 0 --> 3
Caráter 53: 0 --> 1	Nó 5:	Caráter 31: 0 --> 1
Caráter 72: 1 --> 0	Caráter 2: 0 --> 1	Caráter 45: 2 --> 1
<i>Semionotus elegans:</i>	Caráter 4: 0 --> 1	Caráter 48: 0 --> 1
Caráter 15: 0 --> 1	Caráter 22: 0 --> 1	Caráter 51: 0 --> 1
Caráter 67: 1 --> 0	Nó 6:	Nó 21:
<i>Macrosemiocotzus americanus:</i>	Caráter 24: 0 --> 1	Caráter 37: 0 --> 1
Caráter 5: 0 --> 2	Caráter 25: 1 --> 0	Nó 22:
<i>Notagogus inimontis:</i>	Caráter 34: 1 --> 0	Caráter 15: 0 --> 2
Caráter 6: 0 --> 2	Caráter 41: 0 --> 1	Caráter 61: 0 --> 1
<i>Macrosemius rostratus:</i>	Nó 8:	Caráter 62: 1 --> 0
Caráter 5: 0 --> 2	Caráter 39: 0 --> 1	Nó 24:
<i>Pholidophorus bechei:</i>	Nó 9:	Caráter 42: 0 --> 1
Caráter 67: 1 --> 0	Caráter 6: 1 --> 0	Nó 25:
<i>Elops saurus:</i>	Caráter 32: 0 --> 1	Caráter 4: 0 --> 2
Caráter 10: 1 --> 0	Caráter 61: 1 --> 0	Caráter 21: 0 --> 1
Caráter 35: 0 --> 1	Caráter 62: 2 --> 1	Caráter 26: 3 --> 2
Caráter 55: 0 --> 1	Nó 10:	Caráter 28: 1 --> 0
Caráter 59: 0 --> 1	Caráter 17: 1 --> 0	Caráter 46: 1 --> 0
<i>Pholidophorus bechei:</i>	Caráter 23: 1 --> 0	Caráter 49: 0 --> 1
Caráter 67: 1 --> 0	Caráter 46: 1 --> 2	Caráter 61: 0 --> 1
<i>Robustichthys luopingensis:</i>	Caráter 67: 1 --> 0	Caráter 62: 1 --> 0
Caráter 7: 1 --> 0	Nó 11:	Caráter 69: 0 --> 1
Caráter 15: 0 --> 1	Caráter 7: 1 --> 0	Nó 26:
Caráter 68: 1 --> 0	Nó 12:	Caráter 17: 1 --> 0
Caráter 55: 0 --> 1	Caráter 7: 1 --> 0	Caráter 20: 1 --> 0
Caráter 59: 0 --> 1	Nó 13:	Caráter 23: 1 --> 0
Caráter 63: 1 --> 0	Caráter 60: 0 --> 1	Caráter 29: 0 --> 1
Caráter 71: 0 --> 2	Nó 14:	Caráter 30: 0 --> 1
Caráter 72: 1 --> 0	Caráter 46: 1 --> 0	Caráter 43: 1 --> 0
Nó 2:	Caráter 15: 0 --> 1	Caráter 46: 1 --> 0
Caráter 17: 1 --> 0	Nó 15:	Caráter 54: 0 --> 1
		Caráter 65: 0 --> 1

Lista de sinapomorfias não ambíguas resultantes das quatro árvores da análise com *Pholidophorus bechei* como grupo externo e excluindo *Neorhombolepis*, *Osteorachis* e *Polypterus*, fornecida pelo TNT. Em verde são apresentados os números dos nós suportados por sinapomorfias que aparecem em ambas as análises com a exclusão de *Neorhombolepis* e *Osteorachis* e em vermelho os nós que aparecem apenas na presente análise.



Calamopleurus cylindricus:
Caráter 2: 1 --> 0

Amia calva:
Caráter 18: 2 --> 0
Caráter 21: 0 --> 1
Caráter 59: 0 --> 1
Caráter 66: 0 --> 1

Amblysemius bellicianus:
Caráter 24: 1 --> 0

Archeosemionotus connectens:
Caráter 17: 0 --> 1

Aphanepygus dorsalis:
Caráter 1: 1 --> 0
Caráter 6: 0 --> 1
Caráter 8: 0 --> 1
Caráter 15: 0 --> 1
Caráter 17: 0 --> 3
Caráter 18: 1 --> 2
Caráter 32: 1 --> 0
Caráter 58: 0 --> 1
Caráter 61: 0 --> 1
Caráter 62: 1 --> 2

Semionotus elegans:
Caráter 15: 0 --> 1
Caráter 67: 1 --> 0

Macrosemiocotzus americanus:
Caráter 5: 0 --> 2
Caráter 46: 0 --> 1

Notagogus inimontis:
Caráter 6: 0 --> 2
Caráter 17: 0 --> 1

Macrosemius rostratus:
Caráter 5: 0 --> 1

Caráter 59: 0 --> 1

Elops saurus:
Caráter 10: 1 --> 0
Caráter 59: 0 --> 1
Caráter 63: 1 --> 0
Caráter 71: 0 --> 2
Caráter 72: 1 --> 0

Nó 2:
Caráter 17: 1 --> 0
Caráter 61: 0 --> 1
Caráter 64: 0 --> 1

Nó 3:
Caráter 18: 1 --> 2
Caráter 50: 1 --> 0
Caráter 55: 0 --> 1
Caráter 56: 0 --> 1

Nó 4:
Caráter 66: 1 --> 0
Caráter 71: 0 --> 1
Caráter 72: 1 --> 0

Nó 5:
Caráter 2: 0 --> 1
Caráter 4: 0 --> 1
Caráter 17: 0 --> 1
Caráter 22: 0 --> 1

Nó 6:
Caráter 24: 0 --> 1
Caráter 25: 1 --> 0
Caráter 41: 0 --> 1

Nó 8:
Caráter 29: 1 --> 0
Caráter 43: 0 --> 1
Caráter 46: 0 --> 1

Nó 10:
Caráter 46: 1 --> 2
Caráter 67: 1 --> 0

Nó 11:
Caráter 7: 1 --> 0
Caráter 15: 0 --> 1
Caráter 68: 1 --> 0

Nó 12:
Caráter 7: 1 --> 0

Nó 13:
Caráter 60: 0 --> 1

Nó 14:
Caráter 15: 0 --> 1

Nó 15:
Caráter 1: 1 --> 0
Caráter 12: 0 --> 1
Caráter 16: 0 --> 1

Nó 16:
Caráter 53: 0 --> 1
Caráter 72: 1 --> 0

Nó 17:
Caráter 31: 0 --> 1

Nó 20:
Caráter 5: 2 --> 0
Caráter 11: 0 --> 1
Caráter 13: 0 --> 1
Caráter 14: 1 --> 0
Caráter 51: 0 --> 1

Nó 21:
Caráter 37: 0 --> 1

Nó 22:
Caráter 61: 0 --> 1
Caráter 62: 1 --> 0

Nó 23:
Caráter 72: 0 --> 1

Nó 24:
Caráter 42: 0 --> 1

Nó 25:
Caráter 4: 0 --> 2
Caráter 21: 0 --> 1
Caráter 26: 3 --> 2
Caráter 28: 1 --> 0
Caráter 46: 1 --> 0
Caráter 49: 0 --> 1
Caráter 61: 0 --> 1
Caráter 62: 1 --> 0
Caráter 69: 0 --> 1

APÊNDICE G – Possível classificação para halecomorphi

Indicativo de classificação resultante do presente trabalho (ainda a ser investigada). Em vermelho os táxons aqui revisados.

Divisão Holostei Huxley, 1861

Subdivisão Halecomorphi Cope, 1872 (clado 6 do apêndice VI)

Ordem: Parasemionotiformes, Lehman, 1966 (clado 10 do apêndice VI)

Família: Parasemionotidae Stensio, 1932

Ordem: Amiiformes Hay, 1929 (clado 5 do apêndice VI)

Amiiformes Clado A (clado 4 do apêndice VI)

Famílias: Amiidae Bonaparte, 1838 (clado 2 do apêndice VI)

Sinamiidae Berg, 1940 (*sensu* Grande & Bemis, 1998)

Caturidae Owen, 1860 (pró-parte)

Liodesmidae Jordan, 1923 (*sensu* Grande & Bemis, 1998)

Ionoscopidae Lehman, 1966 (clado 11 do apêndice VI)

Gênero: *Ionoscopus* Costa, 1863

Espécies: *I. pietraroeia* Costa, 1863

I. desori (Thiollière, 1858)

I. cyprinoides (Wagner, 1863)

I. elongatus Eastman, 1912

Gênero: *Quetzalichthys* Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008

Espécie: *Q. perrilliatae* Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008

Gênero: *Oshunia* Wenz & Kellner, 1986

Espécie: *O. brevis* Wenz & Kellner, 1986

Amiiformes Clado B (clado 15 do apêndice VI)

Amiiformes Clado B1

Família não denominada (à investigar): *Robustichthys luopingensis* Xu et al, 2014

Amiiformes Clado B2 (clado 14 do apêndice VI)

Família: Caturidae Owen, 1860 (pró-parte - à investigar)

Gênero: *Heterolepidotus* Egerton, 1872

Espécies: *H. rhombifer* (Agassiz, 1836)

H. serrulatus (Agassiz, 1833-45)

Gênero: *Furo* Gistel, 1848

Família: **Ophiopsidae** Bartram, 1975 (clado 13 do apêndice VI)

Gênero: *Ophiopsis* Agassiz, 1834

Espécies: *O. procera* Agassiz, 1834

O. breviceps Egerton, 1852

O. dorsalis Agassiz, 1843

O. lepersonnei Saint-Seine, 1950

O. montsechensis Wenz, 1968

O. lepturus (Bellotti, 1857)

Gênero: *Placidichthys* Brito, 2000

Espécies: *P. bidorsalis* Brito, 2000

P. tucanensis Brito & Alvarado-Ortega, 2008

Gênero: *Teoichthys* Applegate, 1988

Espécies: *T. kallistos* Applegate, 1988

T. brevipina Machado et al., 2013

Gênero: *Macrepistius* Schaeffer, 1960

Espécies: *M. arenatus* Schaeffer, 1960