



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

Milena Gomes Simão

**Osteologia de *Synbranchus marmoratus* (Synbranchiformes:
Synbranchidae)**

Rio de Janeiro

2012

Milena Gomes Simão

Osteologia de *Synbranchus marmoratus* (Synbranchiformes: Synbranchidae)



Dissertação apresentada como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Biociências, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Rio de Janeiro

2012

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

S588 Simão, Milena Gomes.
Osteologia de *Synbranchus marmoratus* (Synbranchiformes:
Synbranchidae) / Milena Gomes Simão. – 2012.
83 f.

Orientador: Paulo Marques Machado Brito.
Dissertação (Mestrado) – Universidade do Estado do Rio de Janeiro,
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. Programa de Pós-graduação
em Biociências.

1. Osteologia. 2. *Synbranchus marmoratus* – Teses. 3. Peixe de água
doce – Teses. I. Brito, Paulo Marques Machado. II. Universidade do Estado
do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III.
Título.

CDU 597.591

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

Assinatura

Data

Milena Gomes Simão

Osteologia de *Synbranchus marmoratus* (Synbranchiformes: Synbranchidae)

Dissertação apresentada como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Biociências, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 28 de março de 2012.

Orientador:

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

Banca Examinadora:

Prof.^a Dra. Andréa Espínola de Siqueira
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Prof.^a Dra. Maria Eduarda de Castro Leal
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Prof. Dr. Marcelo Ribeiro de Britto
Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ

Rio de Janeiro

2012

DEDICATÓRIA

A João Antonio Vinhosa Simão e Arminda Gomes Simão, por todo amor e dedicação a mim destinados.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao meu orientador, prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito, a oportunidade e a confiança a mim proporcionadas, ao ter me recebido gentilmente em seu grupo de trabalho.

Sou especialmente grata à prof^a Dra Andréa Espínola de Siqueira, sempre solícita e paciente, pela revisão da dissertação. Sem a ajuda dela, não seria possível finalizar esse trabalho.

Gostaria de agradecer aos participantes da banca, Prof.^a Dra. Andréa Espínola de Siqueira, Prof.^a Dra. Maria Eduarda de Castro Leal, Prof. Dr. Marcelo Ribeiro de Britto, Prof. Dr. Ulisses Leite Gomes e Prof. Dr. José Ricardo Miras Mermudes.

A toda equipe do laboratório e colaboradores, Lúcio Paulo Machado, Diogo Mayrinck, Ney Mello, Giselle Machado, Léo Galvão e Jesus Alvarado, pela ajuda e pelos bons momentos que desfrutamos. Agradeço, sobretudo, ao Iván Jara pelos espécimes coletados no Paraguai, a Cesar Amaral e Kleyton Magno por terem dado palpites importantes para a minha pesquisa e me ajudado esclarecendo algumas dúvidas, à Camila Cupello por sua ternura intrínseca e pelas palavras de força e estímulo e ao Bouziane Khalloufi, pela correção do “Résumé”.

Ao prof. Dr. Marcelo Brito por ter emprestado gentilmente o material da Coleção Ictiológica do Museu Nacional do Rio de Janeiro.

Agradeço enormemente a Jean Miranda e Maíra Moraes do Laboratório de Ecologia de Peixes da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, pelas contribuições de material para a realização deste estudo.

Sou especialmente grata a Sr. Assis e sua família e ao Teppey Ochi pelo auxílio nas coletas e tentativas de coletas, muitas vezes desastrosas.

Agradeço imensamente ao Fabio Pupo pela ajuda e paciência ao me ensinar as técnicas de diafanização.

Agradeço infinitamente aos meus pais, João Antonio Vinhosa Simão e Arminda Gomes Simão, por acreditarem em mim e dedicarem uma grande parte das suas vidas ao meu desenvolvimento pessoal e profissional. Meus pais, além de não parecerem irritados pelo fato de eu ainda morar com eles aos vinte e seis anos, mostram-se incondicionalmente compreensivos e amorosos, me apoiando em todas as minhas decisões.

Meu irmão, por sua vez, merece os meus agradecimentos pelos bons conselhos, que serão (e já estão sendo) fielmente seguidos.

Agradeço especialmente a Bruno Fragoso e toda sua família, por terem me recebido com tanta compreensão e carinho durante essa jornada.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Biociências e à CAPES, pela oportunidade e pelo suporte para a realização do trabalho.

Aos meus amigos e familiares pelo afeto e pela força, que me encorajaram a seguir em frente.

Por fim, agradeço a todos que compartilharam os prazeres e dificuldades desta jornada, a todos que me deram seus votos de confiança, apoiando-me em cada passo na organização dessa dissertação, e às pessoas que, direta ou indiretamente, me auxiliaram na concretização deste projeto.

Os bons e os maus resultados dos nossos ditos e obras vão-se distribuindo, supõe-se que de uma maneira bastante uniforme e equilibrada, por todos os dias do futuro, incluindo aqueles, infindáveis, em que já cá não estaremos para poder comprová-lo, para congratularmo-nos ou para pedir perdão, aliás, há quem diga que é isto a imortalidade de que tanto se fala.

José Saramago

RESUMO

SIMÃO, Milena. *Osteologia de Synbranchus marmoratus* (Synbranchiformes: Synbranchidae). 2012. 83f. Dissertação (Mestrado em Biociências) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2012.

O gênero *Synbranchus*, principal grupo representante da família Synbranchidae no Brasil é composto por três espécies: *Synbranchus marmoratus* Bloch, 1795, com distribuição do Norte da Argentina até o México; *Synbranchus madeirae* Rosen e Rumney, 1972, encontrado no Rio Madeira, Bacia Amazônica; e *Synbranchus lampreia* Favorito et al., 2005, encontrada no Rio Goiapi, Ilha de Marajó. Após a descrição de *S. marmoratus* (primeira espécie descrita para o gênero) outras doze espécies foram descritas para o grupo até o início do século XX. Em função da imprecisão das descrições e/ou ausência de holótipos conhecidos, Günther (1870) e Ringuelet (1967) colocaram-as em sinonímia com *S. marmoratus*. Incrédulos da distribuição geográfica tão ampla da espécie – Norte da Argentina até o México – e fundamentados na imprecisão das descrições, trabalhos posteriores verificaram a presença de outras espécies sobrepondo certos sítios de distribuição da espécie *Synbranchus marmoratus*. Como resultado, foram descritas as espécies *Synbranchus madeirae* e *Synbranchus lampreia*, além de uma nova espécie para o gênero *Ophisternon*, *O. aenigmaticum* Rosen e Greenwood, 1976. Ainda hoje, acredita-se que a espécie *Synbranchus marmoratus* seja, na realidade, formada por um complexo de espécies (ROSEN e GREENWOOD, 1976). Em função da escassez de estudos osteológicos completos e de caracteres diagnósticos bem definidos, as espécies do gênero *Synbranchus* são difíceis de serem distinguidas e a espécie *S. marmoratus* é frequentemente confundida com a espécie *O. aenigmaticum*. Além disso, trabalhos anteriores (FAVORITO-AMORIM, 1992, 1998) revelaram a existência de espécimes do gênero *Synbranchus* que não possuem algumas características diagnósticas para esse gênero. O presente estudo apresentou, pela primeira vez, a osteologia completa da espécie *Synbranchus marmoratus*, comparou exemplares dessa espécie oriundos de diferentes localidades e examinou alguns dos caracteres diagnósticos definidos para o gênero *Synbranchus* e suas espécies. Não foi possível encontrar diferenças significativas entre os espécimes provenientes de diferentes localidades, que justificasse a separação destes em espécies distintas. O resultado mostrou que alguns dos caracteres diagnósticos para o gênero *Synbranchus* não são exclusivos para esse grupo ou são extremamente variáveis entre os espécimes, reiterando a necessidade de uma rediagnose para esse gênero, anteriormente proposta por Favorito-Amorim (1992,1998) e Favorito et al. (2005). O resultado do exame dos caracteres diagnósticos das espécies do gênero *Synbranchus* apresentou um resultado semelhante, revelando que diversas características utilizadas para a distinção das espécies são, na realidade compartilhadas ou sobrepõem-se. Os resultados sugerem que a descrição completa da osteologia de *S. marmoratus* revelou-se uma importante ferramenta taxonômica e mostrou que faz-se necessária a realização de estudos osteológicos envolvendo as demais espécies do gênero *Synbranchus*.

Palavras-chave: *Synbranchus*. *Synbranchus marmoratus*. Osteologia.

RÉSUMÉ

Le genre *Synbranchus* est le principal représentant de la famille des Synbranchidae au Brésil. Ce genre est composé aujourd'hui de trois espèces : *Synbranchus marmoratus* Bloch 1795, retrouvée du nord de l'Argentine au Mexique ; *Synbranchus madeirae* Rosen & Rumney 1972, connue du fleuve Madeira au Bassin de l'Amazone et *Synbranchus lampreia* Favorito et al. 2005, connue du fleuve Goiapi à l'Île de Marajó. Après la description de l'espèce *S. marmoratus* (la première espèce décrite du genre), douze espèces de *Synbranchus* ont été décrites jusqu'au début du XX^e siècle. Toutefois, en raison de l'imprécision des descriptions et/ou de l'absence d'holotypes connus, Günther (1870) et Ringuélet (1967) les ont toutes placées en synonymie avec *S. marmoratus*. De nombreux auteurs restaient néanmoins sceptiques devant la large distribution géographique de cette espèce – du nord de l'Argentine au Mexique. Plus tard, la découverte ultérieure de nouvelles formes de Synbranchidae sur des sites théoriquement peuplés par *S. marmoratus* ont conduit à la description des espèces *Synbranchus madeirae*, *Synbranchus lampreia* et *Ophisternon aenigmaticum* Rosen & Greenwood, 1976. Aujourd'hui, on considère encore que l'espèce *S. marmoratus* est constituée d'un complexe d'espèces (ROSEN & GREENWOOD, 1976). En raison de la rareté d'études ostéologiques complètes et de caractères diagnostiques bien définis, il est bien difficile de distinguer les espèces du genre *Synbranchus* et l'espèce *S. marmoratus* est souvent confondue avec *O. aenigmaticum*. En outre, des travaux antérieurs (FAVORITO-AMORIM, 1992, 1998) ont révélé l'existence de spécimens de *Synbranchus* dépourvus de certains caractères morphologiques diagnostiques de ce genre. La présente étude propose pour la première fois une description complète de l'ostéologie de l'espèce *Synbranchus marmoratus*. Ce travail a également comparé les spécimens de cette espèce provenant de différentes localités. Il n'a pas été possible de trouver des différences significatives entre les spécimens des différentes localités pour justifier leur séparation en espèces distinctes. En outre, quelques caractères diagnostiques définis pour le genre *Synbranchus* et ses espèces ont été examinés. Les résultats ont montré que certains de ces caractères ne sont pas exclusifs au genre ou sont très variables entre les spécimens, nécessitant une redéfinition du genre, déjà proposée par Favorito-Amorim (1992, 1998) et Favorito et al. (2005). De plus, de nombreux caractères diagnostiques utilisés pour distinguer les espèces du genre *Synbranchus* ne sont pas exclusifs à ces espèces. La description ostéologique complète s'est révélée être un important outil taxonomique. Les résultats soulignent la nécessité d'approfondir les études ostéologiques impliquant d'autres espèces du genre *Synbranchus*.

Mots-clés : *Synbranchus*. *Synbranchus marmoratus*. Ostéologie.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1:	Fotografia de um espécime de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista lateral, CHPA 01. Escala: 10 cm.....	20
Figura 2:	Fotografia da região anterior do holótipo de <i>Synbranchus madeirae</i> em vista lateral. CAS 13704 (CT=280 mm). Sem escala. (Modificado de Rosen e Rumney, 1972).....	20
Figura 3:	Fotografia do holótipo de <i>Synbranchus lampreia</i> em vista lateral. MZUSP 50184 (CT=986 mm). Escala: 15 cm. (Modificado de Favorito et al., 2005).....	21
Figura 4:	Fotografia da região anterior de espécimes da família Synbranchidae, em vista lateral: (A) holótipo da espécie <i>Ophisternon aenigmaticum</i> AMNH 32410 (CT= 350 mm); (B) <i>Synbranchus marmoratus</i> AMNH 24465 (CT=425 mm). Sem escala. (Modificado de Rosen e Greenwood, 1976).....	22
Figura 5:	Desenho de um espécime de <i>Synbranchus marmoratus</i> . (Retirado de Bloch, 1795).....	23
Quadro 1:	Lista das quinze espécies de Synbranchoidei descritas até 1976 e seus respectivos gêneros em dois momentos diferentes: antes da revisão de Rosen e Greenwood (1976) (<i>Current</i>) e após a revisão de Rosen e Greenwood (1976) (<i>Proposed</i>). (Retirado de Rosen e Greenwood, 1976).....	26
Figura 6:	Mapa de distribuição da família Synbranchidae. (Retirado de Berra, 2001).....	31
Figura 7:	Mapa indicando a localização aproximada da coleta realizada nos alagados próximos à cidade de Concepción, Paraguai. (Modificado a partir do programa Google Earth® (Google Inc.).....	33
Figura 8:	Mapa indicando a localização aproximada da coletas realizadas no estado do Rio de Janeiro: (A) Miracema, (B) Guapimirim, (C) São Gonçalo e (D) Maricá. (Modificado a partir do programa Google Earth® (Google Inc.).....	34
Figura 9:	Fotografia dos equipamentos utilizados para coleta: (A) rede e (B) peneira	34
Figura 10:	Fotografia do esqueleto seco de <i>Synbranchus marmoratus</i> , em vista lateral, preparado com o auxílio de coleópteros dermestídeos. Espécime MIRJ 02. Escala: 10 cm.....	37

Figura 11:	Fotografia de <i>Synbranchus marmoratus</i> , em vista lateral, preparado através do método de diafanização. Espécime SGRJ 01. Escala: 10 mm.....	38
Figura 12:	Fotografia da região anterior de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista ventral. Destaque para o orifício branquial. Espécime MIRJ 03. Escala: 10 mm.....	43
Figura 13:	Fotografia da região anterior de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista lateral. Espécime MIRJ 03. Escala: 10 mm.....	43
Figura 14:	Fotografia da região anterior do esqueleto seco de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista lateral. Espécime MIRJ 02. Escala 10 mm.....	44
Figura 15:	Desenho do neurocrânio de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista dorsal. Espécime MIRJ 11. Escala: 10 mm.....	45
Figura 16:	Desenho do neurocrânio de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista ventral. Espécime MIRJ 11. Escala: 10 mm.....	48
Figura 17:	Desenho do neurocrânio de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista lateral. Espécime MIRJ 11. Escala: 10 mm.....	50
Figura 18:	Desenho do neurocrânio de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista posterior. Espécime CHPA 06. Escala: 10 mm.....	52
Figura 19:	Desenho do complexo maxilar + complexo mandibular de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista lateral. Espécime MIRJ 11. Escala: 10 mm.....	53
Figura 20:	Desenho do arco hiopalatino + pré-opérculo de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista lateral. Espécime MIRJ 11. Escala: 10 mm.....	57
Figura 21:	Desenho do basihial + primeiro basibranquial fusionados de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista lateral. Espécime MIRJ 12. Escala: 10 mm.....	59
Figura 22:	Desenho do urohial de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista lateral. Espécime MIRJ 03. Escala: 10 mm.....	60
Figura 23:	Desenho do arco hióide de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista lateral. Espécime MIRJ 06. Escala: 10 mm.....	61
Figura 24:	Desenho do arco branquial dorsal de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista dorsal. Espécime MIRJ 02. Escala: 10 mm.....	62
Figura 25:	Desenho da parte anterior do arco branquial dorsal, em vista ventral, de <i>Synbranchus marmoratus</i> . Destaque para a posição transversal do segundo faringobranquial (fb-2) em relação ao eixo do segundo epibranchial (eb-2). Espécime MIRJ 02. Escala: 5 mm.....	63

Figura 26:	Desenho do arco branquial ventral de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista dorsal. Espécime MIRJ 02. Escala: 10 mm.....	66
Figura 27:	Desenho da cintura peitoral de <i>Synbranchus marmoratus</i> em vista lateral. Espécime CHPA 07. Escala: 5 mm.....	67
Figura 28:	Desenho ilustrando, em vista dorsal, a conexão entre o basioccipital e a primeira vértebra de <i>Synbranchus marmoratus</i> . AMNH 30213. Sem escala. (Modificado de Rosen e Greenwood, 1976).....	69
Figura 29:	Fotografia da região posterior de um espécime de <i>Synbranchus marmoratus</i> diafanizado. Espécime SGRJ 01. Escala: 10 mm.....	70
Figura 30:	Fotografia da região posterior de um espécime de <i>Synbranchus marmoratus</i> diafanizado. Espécime GURJ 01. Escala: 10 mm.....	70
Figura 31:	Filogenia alternativa proposta por Rosen e Greenwood (1976) para a família Synbranchidae. (A) <i>Macrotrema caligans</i> ; (B) <i>Ophisternon afrum</i> ; (C) <i>O. aenigmaticum</i> ; (D) <i>O. bengalense</i> ; (E) <i>O. gutturale</i> ; (F) <i>O. candidum</i> ; (G) <i>O. infernale</i> ; (H) <i>Synbranchus madeirae</i> ; (I) <i>S. marmoratus</i> ; (J) <i>Monopterus albus</i> ; (K) <i>M. "indicus"</i> (espécie descrita por Eapen, 1963, que não foi vista pelos autores); (L) <i>M. boueti</i> ; (M) <i>M. indicus</i> ; (N) <i>M. fossorius</i> ; (O) <i>M. cuchia</i> . (Retirado de Rosen e Greenwood, 1976).....	73

LISTA DE TABELAS

Tabela 1:	Lista nominal das espécies viventes de Synbranchidae com suas respectivas distribuições geográficas (em negrito as espécies Neotropicais).....	30
Tabela 2:	Resumo dos caracteres diagnósticos descritos para as espécies do gênero <i>Synbranchus</i> e estados de carácter observados nos espécimes analisados no presente estudo.....	77

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

arn	arco neural
art	articular
bas	basiesfenóide
bb	basibranquiais
bb-1	primeiro basibranquial
bb-2	segundo basibranquial
bb-3	terceiro basibranquial
bh	basihial
boc	basioccipital
cb	ceratobranquiais
cb-1	primeiro ceratobranquial
cb-2	segundo ceratobranquial
cb-3	terceiro ceratobranquial
cb-4	quarto ceratobranquial
cb-5	quinto ceratobranquial
cea	ceratohial anterior
cep	ceratohial posterior
cl	cleitro
CT	comprimento total
den	dentário
eb	epibranquiais
eb-1	primeiro epibranquial
eb-2	segundo epibranquial
eb-3	terceiro epibranquial
eb-4	quarto epibranquial
ecpt	ectopterigóide
epc	epicentral
epo	epiótico
esn	espinho neural
eso	esfenótico
etl	etmóide lateral
exo	exoccipital
fb	faringobranquiais
fb-2	segundo faringobranquial
fb-3	terceiro faringobranquial
fr	frontal
hb	hipobranquiais
hb-1	primeiro hipobranquial
hb-2	segundo hipobranquial
hb-3	terceiro hipobranquial
hm	hiomandibular

hpd	hipohial dorsal
hpd	hipohial ventral
ia	interarcual
ic	intercalar
ih	inter-hial
iop	interopérculo
la	lacrimal
ldf	lâmina descendente do frontal
met	mesetmóide
mpt	metapterigóide
mx	maxilar
na	nasal
op	opérculo
pa	parietal
pas	paraesfenóide
pco	processo coronóide
pdi	placa dentígera inferior
pds-3	terceira placa dentígera superior
pds-4	quarta placa dentígera superior
pl	palatino
pmx	pré-maxilar
pop	pré-opérculo
poz	pós-zigapófise
prl	processo lateral
pro	proótico
prt	processo transverso
prz	pré-zigapófise
pst	pós-temporal
pto	pterótico
qua	quadrado
rb	raios branquiostegais
ret	retroarticular
scl	supracleitro
si	simplético
soc	supraoccipital
sop	subopérculo
uh	urohial
vo	vômer

CHPA	Chaco Paraguaio
GURJ	Guapimirim, Rio de Janeiro
MARJ	Maricá, Rio de Janeiro
MIRJ	Miracema, Rio de Janeiro
SGRJ	São Gonçalo, Rio de Janeiro
AMNH	American Museum of Natural History
CAS	California Academy of Sciences
MNRJ	Museu Nacional do Rio de Janeiro
MUSUZP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	18
1	OBJETIVOS	32
2	MATERIAL E MÉTODOS	33
2.1	Coleta do material	33
2.2	Material analisado	35
2.2.1	<u>Lista de material coletado e/ou analisado</u>	35
2.3	Métodos de preparação	36
2.3.1	<u>Preparação a seco</u>	36
2.3.2	<u>Diafanização</u>	37
2.4	Fotografias e ilustrações	39
2.5	Revisão taxonômica e descrição morfológica	39
3	RESULTADOS	41
3.1	Taxonomia do gênero <i>Synbranchus</i>	41
3.2	Descrição da morfologia esquelética de <i>Synbranchus marmoratus</i>	44
3.2.1	<u>Descrição</u>	44
3.2.1.1	Esqueleto craniano.....	44
3.2.1.1.1	Neurocrânio.....	44
3.2.1.1.2	Complexo maxilar.....	52
3.2.1.1.3	Complexo mandibular.....	54
3.2.1.1.4	Arco hiopalatino.....	55
3.2.1.1.5	Série opercular.....	57
3.2.1.1.6	Arco hióide.....	58
3.2.1.1.7	Região branquial.....	61
3.2.1.2	Esqueleto pós-craniano.....	66
3.2.1.2.1	Cintura peitoral.....	66
3.2.1.2.2	Coluna vertebral.....	68
3.2.1.2.3	Esqueleto caudal.....	69
4	DISCUSSÃO	71
5	CONCLUSÕES	78
	REFERÊNCIAS	79

INTRODUÇÃO

A ordem Synbranchiformes é composta por 120 espécies nominais distribuídas em 13 gêneros e três famílias (Synbranchidae, Mastacembelidae e Chaudhuriidae) (MENON, 1999; GOPI, 2002; FAVORITO *et al.*, 2005; NELSON, 2006; BRITZ, 2007, 2010a, 2010b; BRITZ *et al.*, 2011). Essa ordem constitui um grupo monofilético (JOHNSON e PATTERSON, 1993; BRITZ e KOTTELAT, 2003) definido pelas seguintes características: corpo anguiliforme; ausência de nadadeiras pélvicas; aberturas branquiais posicionadas na região ventral do corpo; palatino suturado ao longo da face posterolateral do eixo vomeriano; extensão do processo ventral do dentário ao longo da borda ventral do articular (ânguloarticular de Travers, 1984a e Britz e Kottelat, 2003); pré-maxilar não-protusível e sem processo ascendente; endopterigóide reduzido ou ausente (TRAVERS, 1984b; BRITZ, 1996; NELSON, 2006).

Segundo Lauder e Liem (1983), os Synbranchiformes estão entre os teleósteos mais especializados em relação a: estrutura do crânio, sistemas respiratório e vascular, reprodução e desenvolvimento. Muitos Synbranchiformes são hermafroditas protogínicos (i.e., as fêmeas são capazes de mudar de sexo dando origem a machos secundários) (LIEM, 1968 *apud* LAUDER e LIEM, 1983) e possuem hábitos anfíbios (LIEM, 1967).

A família Synbranchidae reúne as seguintes características: ausência de nadadeiras peitorais (exceto em estágios larvais); nadadeiras anal e dorsal, quando presentes, reduzidas a uma dobra de pele (sem raios ou espinhos); membranas branquiais unidas formando uma única abertura branquial; bexiga natatória ausente; escamas ausentes ou, quando presentes (em algumas espécies do gênero *Monopterus*), reduzidas à região caudal; nadadeira caudal reduzida ou ausente; infraorbitais reduzidos a um único pré-orbital; frontal e basiesfenóide unidos através de uma lâmina ventral (TRAVERS, 1984a; BRITZ e KOTTELAT, 2003) ou descendente (TRAVERS, 1984a; BRITZ e KOTTELAT, 2003) do frontal voltada para baixo; palatino + ectopterigóide (palatoquadrado de Rosen e Greenwood, 1976¹) articulando com o basiesfenóide e/ou com o frontal, com o lateral etmóide e com o vômer; endopterigóide ausente; primeiro faringo-branquial ausente; segundo faringo-branquial reduzido ou ausente; cartilagem interarcual alargada e ossificada conectando o primeiro epibranquial ao segundo faringo-branquial; escapulocoracóide ausente (ROSEN e GREENWOOD, 1976; BRITZ e KOTTELAT, 2003; NELSON, 2006).

¹ Cf. Rosen e Greenwood, 1976, p. 49.

Essa família inclui 23 espécies distribuídas em quatro gêneros organizados em duas subfamílias: Macrotreminae e Synbranchinae (ROSEN e GREENWOOD, 1976). A subfamília Macrotreminae é composta pelo gênero monoespecífico *Macrotrema* que se caracteriza por apresentar: abertura branquial ampla, estendendo-se lateralmente acima do septo horizontal; nadadeira caudal separada das nadadeiras dorsal e anal com aproximadamente 14 raios; abertura posterior da narina em posição antero-dorsal ao olho. Já a subfamília Synbranchinae, composta pelos gêneros *Ophisternon*, *Synbranchus* e *Monopterus*, se distingue por apresentar: abertura branquial reduzida e restrita à região ventral; nadadeira caudal, quando presente, reduzida e contínua às nadadeiras dorsal e anal; narina posterior com abertura em posição dorso-medial em relação ao olho.

O grupo é amplamente distribuído nos trópicos e subtropicais, podendo ocupar habitats de água doce, salobra e, ocasionalmente, marinha. Os espécimes desse grupo vivem frequentemente sob a vegetação densa ou em tocas às margens de cursos d'água que possuem, em sua maioria, águas mais lentas, turvas e ambientes pantanosos que, muitas vezes, possuem baixo teor de oxigênio (BAILEY e GANS, 1998). Muitas espécies são capazes de realizar respiração aérea e podem resistir à seca periódica do ambiente, estabelecendo-se em ambientes onde outros peixes dificilmente sobreviveriam (LIEM, 1967; GRAHAM, 1997).

Experimentos em laboratório mostraram que a espécie *Synbranchus marmoratus* Bloch, 1795 é capaz de sobreviver por um período de até nove meses em uma toca seca (GRAHAM, 1997). A larva de alguns Synbranchidae possui largas nadadeiras peitorais altamente vascularizadas que possibilitam a captação de oxigênio na camada superficial da água (rica em oxigênio) através de um sistema especializado de contracorrente que maximiza as trocas gasosas (LIEM, 1981 *apud* LAUDER e LIEM, 1983). Após a perda das nadadeiras peitorais, esses peixes passam a realizar respiração aérea através da boca e da faringe altamente vascularizadas (LIEM, 1994; GRAHAM, 1997). Algumas espécies, na fase adulta, são capazes de realizar expedições terrestres através de movimentos ondulatórios do corpo, auxiliados pela presença de uma substância mucosa que reveste a superfície corpórea desses animais e os permite rastejar pelo substrato áspero. Em algumas de suas expedições, Liem (1987) registrou ter encontrado a espécie *Synbranchus marmoratus* e algumas espécies do gênero *Monopterus* realizando migrações terrestres recorrentes. Através desses movimentos sobre o solo, os esses táxons são capazes de realizar duradouras migrações e alcançar extensões de água situadas em locais mais elevados, como massas d'água dispostas acima de cachoeiras (LIEM, 1987).

Os Synbranchidae reconhecidamente neotropicais são representados atualmente pelos gêneros *Ophisternon* e *Synbranchus*, conhecidos para as Américas do Sul e Central.

O gênero *Ophisternon* possui duas espécies neotropicais: *Ophisternon infernale* (Hubbs, 1938) do Yucatán, México, e *Ophisternon aenigmaticum* Rosen e Greenwood, 1976, que ocorre no norte da América do Sul e na América Central.

O gênero *Synbranchus* é, atualmente, composto por três espécies: *Synbranchus marmoratus* Bloch, 1795, com distribuição do México até o Norte da Argentina (Figura 1); *Synbranchus madeirae* Rosen e Rumney, 1972, encontrado no Rio Madeira, Bacia Amazônica (Figura 2); e *Synbranchus lampreia* Favorito *et al.*, 2005 encontrada no Rio Goiapi, Ilha de Marajó (Figura 3). Segundo Rosen e Greenwood (1976), as espécies desse grupo se caracterizam por apresentar: abertura branquial ventral reduzida a um pequeno poro; cintura escapular deslocada posteriormente; osso pós-temporal reduzido a uma simples haste, desarticulada do supracleito.



Figura 1: Fotografia de um espécime de *Synbranchus marmoratus* em vista lateral, CHPA 01 (CT=416 mm). Escala: 10 cm.

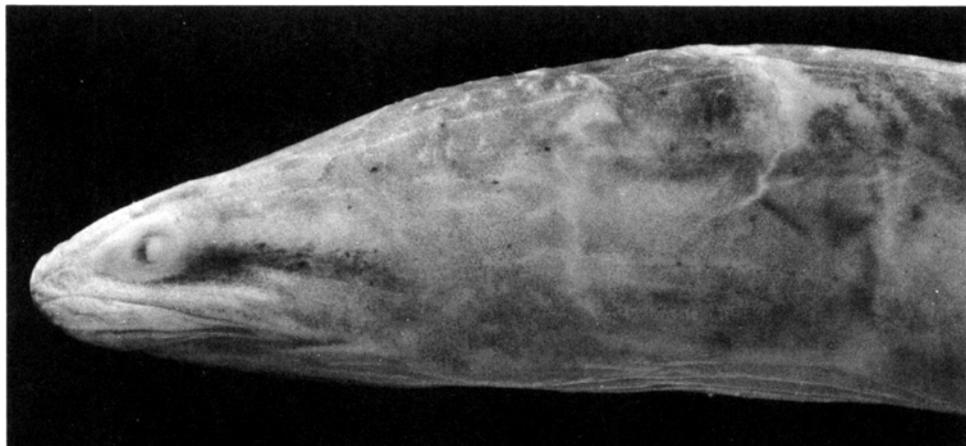


Figura 2: Fotografia da região anterior do holótipo de *Synbranchus madeirae* em vista lateral. CAS 13704 (CT=280 mm). Sem escala. (Modificado de Rosen e Rumney, 1972).



Figura 3: Fotografia do holótipo de *Synbranchus lampreia* em vista lateral. MZUSP 50184 (CT=986 mm). Escala: 15 cm. (Modificado de Favorito *et al.*, 2005).

Até o início do século XX, treze espécies haviam sido propostas para esse gênero, incluindo *Synbranchus marmoratus*, primeira espécie descrita para o grupo. Entretanto, as descrições dessas espécies eram pouco informativas. Nessa época, poucos trabalhos haviam sido realizados analisando a osteologia do grupo e muitas descrições basearam-se apenas na morfologia externa e nos padrões de coloração, não sendo suficientes para dar um diagnóstico claro das espécies. Além disso, os holótipos de algumas dessas espécies nunca foram encontrados, como as espécies *Synbranchus vittatus* Castelnau, 1855 e *Synbranchus pardalis* Valenciennes, 1836. Devido à imprecisão das descrições, insuficiência de informações e ausência de espécimes tipo, Günther (1870) e Ringuelet (1967) colocaram as outras doze espécies em sinonímia com *S. marmoratus* (mais detalhes no Histórico, página 24).

Incrédulos da distribuição geográfica tão ampla da espécie – Norte da Argentina até o México – e fundamentados na imprecisão das descrições, alguns autores realizaram, com sucesso, estudos que revelaram a presença de outras espécies sobrepondo certos sítios de distribuição da espécie *Synbranchus marmoratus* (*Synbranchus madeirae* Rosen e Rumney, 1972, *Ophisternon aenigmaticum* Rosen e Greenwood, 1976 e, anos mais tarde, *Synbranchus lampreia* Favorito *et al.*, 2005).

Esse fato levou Rosen e Greenwood (1976) a revelarem que, provavelmente, espécimes do norte da América do Sul e da América Central descritos, até aquele momento, como *S. marmoratus* seriam, na verdade, outra espécie (*O. aenigmaticum* ou outra espécie ainda não descrita para o gênero *Synbranchus*). Segundo Bleizeffer (2000), as espécies *S. marmoratus* e *O. aenigmaticum* são, frequentemente, confundidas, mesmo sendo de gêneros diferentes (Figura 4).

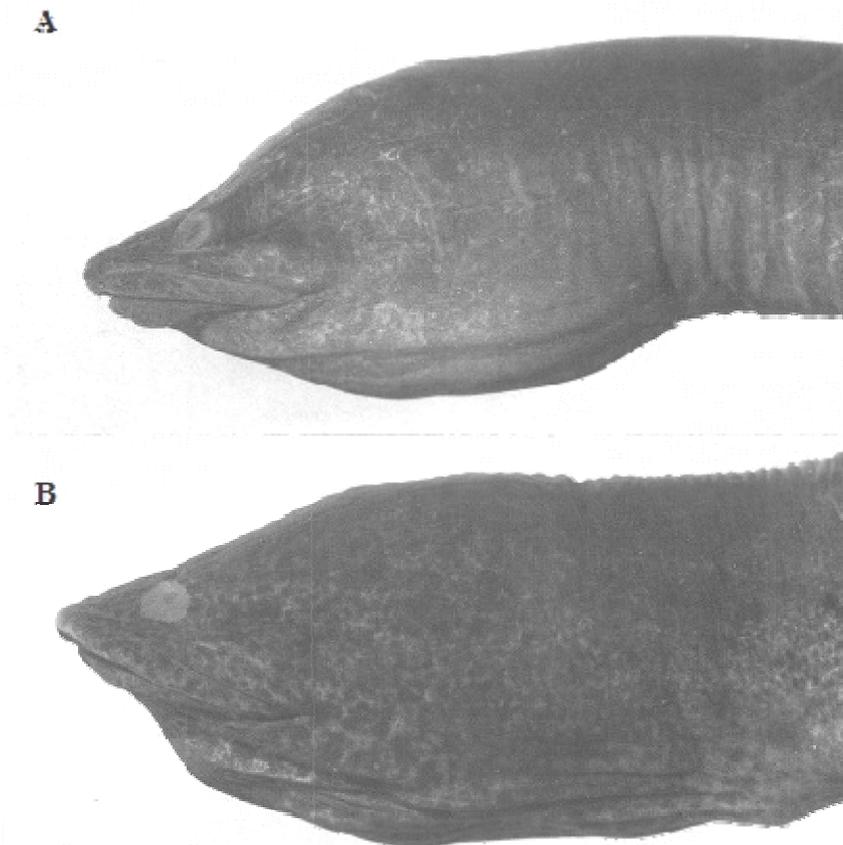


Figura 4: Fotografia da região anterior de espécimes da família Synbranchidae, em vista lateral: **(A)** holótipo da espécie *Ophisternon aenigmaticum* AMNH 32410 (CT= 350 mm); **(B)** *Synbranchus marmoratus* AMNH 24465 (CT=425 mm). Sem escala. (Modificado de Rosen e Greenwood, 1976).

Muitos dos caracteres diagnósticos utilizados para caracterizar os táxons da família Synbranchidae são estruturas morfológicas externas. Segundo Rosen e Greenwood (1976), esses peixes possuem pouquíssimas características morfológicas externas e quase nenhuma variação entre essas características que possa ser medida ou descrita precisamente. Nos trabalhos de Favorito-Amorim (1992,1998), foram encontrados alguns exemplares do gênero *Synbranchus* que não apresentavam certos caracteres diagnósticos para o gênero, corroborando a necessidade de uma rediagnose desse grupo.

As incongruências que permeiam a história do gênero *Synbranchus* – sobretudo da espécie *Synbranchus marmoratus* – relacionam-se à carência de descrições morfológicas adequadas que incluam, principalmente, estudos osteológicos completos. Como consequência, as espécies do gênero *Synbranchus* são, frequentemente, difíceis de serem identificadas e suas relações filogenéticas são ainda desconhecidas.

Histórico da família Synbranchidae com ênfase no gênero *Synbranchus*

O gênero *Synbranchus*, gênero-tipo da família Synbranchidae, foi descrito por Bloch (1795) dentro do grupo Apoda (sensu Linnaeus, 1758). A característica diagnóstica apresentada pelo autor para a descrição do gênero *Synbranchus* foi a localização da abertura branquial na “garganta”². Nesse trabalho, foram descritas duas espécies para esse gênero: *Synbranchus marmoratus* (Figura 5) dos rios do Suriname e *Synbranchus immaculatus* dos rios do Suriname e do Tranquebar na Índia. As duas espécies são descritas com base, principalmente, em características anatômicas externas e padrões de coloração.

Segundo o autor, as características da espécie *Synbranchus marmoratus* são: cabeça maior que o tronco, arredondada na superfície dorsal, achatada na parte de baixo e comprimida dos lados; abertura bucal larga; lábios carnudos; mandíbulas portando várias fileiras de pequenos dentes cônicos; narinas próximas aos olhos; pele do corpo grossa e não muito presa à musculatura; linha lateral reta; coloração verde oliva escuro no dorso do corpo e verde amarelado com manchas escuras no ventre e nas laterais.

Synbranchus immaculatus foi descrita como uma espécie semelhante à *Synbranchus marmoratus*, se diferenciando apenas por não apresentar manchas no corpo e por possuir a pele mais presa à musculatura.

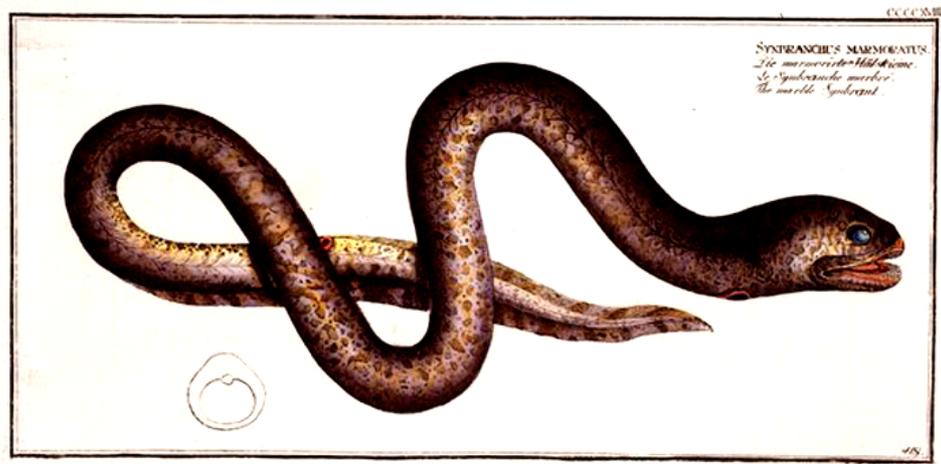


Figura 5: Desenho de um espécime de *Synbranchus marmoratus*. (Retirado de Bloch, 1795).

² “Caractère générique: Une ouverture branchiale sous la gorge.” (Cf. Bloch, 1795, p.48).

Bloch e Schneider (1801) fizeram referência novamente às espécies *Synbranchus marmoratus* e *Synbranchus immaculatus*, no entanto, nesse trabalho, registraram como local de distribuição da espécie *Synbranchus immaculatus* apenas Tranquebar. Dentro do gênero *Synbranchus*, os autores descrevem uma nova espécie para o gênero: *Synbranchus transversalis* da Guiné, África.

La Cépède (1803) renomeou o gênero *Synbranchus* como *Unibranchapertura*, e considerou *Synbranchus marmoratus* Bloch, 1795 como sendo a espécie-tipo do gênero. Segundo o autor, as espécies *Synbranchus marmoratus* e *Synbranchus immaculatus* passaram a se chamar *Unibranchapertura marmorata* e *Unibranchapertura immaculata*. O autor descreveu também três outras espécies: *Unibranchapertura grisea* da Guiné na África, *Unibranchapertura lineata* de Caiena na Guiana Francesa e *Unibranchapertura laevis* da antiga República da Batávia. A espécie *Muraena cinerea* Bonaterre, 1788 foi inserida pelo autor no gênero *Unibranchapertura*, passando a se chamar *Unibranchapertura cinerea*. Nesse mesmo trabalho, após o exame de táxons indianos e sul-americanos, La Cépède excluiu Tranquebar da distribuição de *Synbranchus immaculatus*, considerando apenas o Suriname como localidade correta.

Cuvier (1817) reorganiza a posição do gênero, incluindo *Synbranchus* Bloch 1795 e *Unibranchapertura* (La Cépède, 1803) em um grupo denominado por ele como “*Les Synbranches*”, que foi posicionado dentro da família Anguilliformes, ordem Malacopterygii Apodes.

A família Synbranchidae foi proposta por Swainson (1838), na ordem Apodes, incluindo nela os gêneros *Monopterus* Zuiew, 1793 e *Synbranchus* Bloch, 1795.

Do século XIX até o início do século XX, diversas espécies foram descritas para o gênero *Synbranchus* como, por exemplo: *Synbranchus pardalis* Valenciennes, 1836; *Synbranchus fuliginosus* Ranzani, 1839; *Synbranchus vittatus* Castelnau, 1855; *Synbranchus doeringii* Weyenbergh, 1877; *Synbranchus hieronymi* Weyenbergh, 1877; *Synbranchus mercedarius* Weyenbergh, 1877; *Synbranchus tigrinus* Weyenbergh, 1877; entre outras. No entanto, muitas dessas descrições foram generalizadas, contendo poucas informações diagnósticas e, além disso, muitas dessas espécies não possuem holótipos conhecidos.

Günther (1870) analisou diversas espécies descritas e observou que, apesar de ter encontrado variações entre essas espécies, essas diferenças não eram significativas para justificar a validade de todos os táxons. Como resultado desse estudo, o autor compilou a seguintes espécies como sinónimas de *Synbranchus marmoratus*: *Synbranchus immaculatus* Bloch, 1795; *Synbranchus transversalis* Bloch e Schneider, 1801; *Unibranchapertura*

marmorata (La Cépède, 1803); *Unibranchapertura immaculata* (La Cépède, 1803); *Unibranchapertura grisea* (La Cépède, 1803); *Unibranchapertura lineata* (La Cépède, 1803); *Synbranchus fuliginosus* Ranzani, 1839; *Synbranchus vittatus* Castelnau, 1855; e *Muraena lumbricus* (Gronovius, 1854).

Boulenger (1904) foi o primeiro a analisar e apresentar a estrutura óssea do crânio de um Synbranchidae, sem, no entanto, incluir todos os ossos ou descrever detalhadamente a estrutura destes. Neste mesmo trabalho, o autor propôs a subordem Synbranchii.

A ordem Synbranchiformes foi criada por Berg (1940), incluindo nela duas infraordens: Alabetoidei (Alabetidae) e Synbranchoidei (Synbranchidae, Amphipnoidae, Flutidae e Monopteridae).

Ringuelet *et al.* (1967) realizou uma revisão das espécies descritas para o gênero *Synbranchus*, abarcando como sinônimo de *Synbranchus marmoratus*, além das espécies já incluídas por Günther (1870), as seguintes espécies: *Synbranchus pardalis* Valenciennes, 1836; *Synbranchus hieronymi* Weyenbergh, 1877; *Synbranchus tigrinus* Weyenbergh, 1877; *Synbranchus mercedarius* Weyenbergh, 1877; e *Synbranchus doeringii* Weyenbergh, 1877.

Em 1972, Rosen e Rumney descreveram *Synbranchus madeirae*, uma espécie endêmica do Rio Madeira na Amazônia Boliviana que vivia em simpatria com *Synbranchus marmoratus*. Para definir os principais caracteres diagnósticos da espécie *Synbranchus madeirae*, os autores se basearam em características anatômicas externas, padrões de pigmentação e dados morfométricos e merísticos. Rosen e Rumney (1972) observaram, em sua maioria, espécimes pequenos de *Synbranchus madeirae* (93 mm a 280 mm de comprimento total) e afirmaram que, em função do número reduzido de espécimes grandes, pouco poderia ser afirmado a respeito da comparação osteológica entre *S. madeirae* e *S. marmoratus*. Neste mesmo trabalho, os autores fazem uma rediagnose de *Synbranchus marmoratus* com base em espécimes coletados da Argentina ao Norte do México. Os autores consideraram que, em função do escasso número de trabalhos feitos analisando-se a anatomia interna, todas as demais espécies do Novo Mundo até então descritas para a família Synbranchidae – com exceção de *Synbranchus madeirae* Rosen e Rumney, 1972, espécie endêmica do Rio Madeira, e *Furmastix infernalis* Hubbs, 1938 (sinônimo de *Ophisternon infernale* segundo Rosen e Greenwood, 1976) do Yucatan, México – seriam colocadas, provisoriamente, como sinonímia de *Synbranchus marmoratus*, considerando apenas duas espécies (*S. marmoratus* e *S. madeirae*) para o gênero *Synbranchus*.

Em seguida, Rosen e Greenwood (1976) realizaram uma ampla revisão da família Synbranchidae, considerada, até hoje, a principal referência para o entendimento da

sistemática atual da família. Os autores excluíram Alabetidae de Synbranchiformes e reuniram as famílias nominais remanescentes de Synbranchoidei (Amphipnoidae, Flutidae, Monopteridae) em Synbranchidae. As quinze espécies de Synbranchoidei descritas até 1976 – anteriormente distribuídas em três famílias e sete gêneros – foram reorganizadas e compiladas em quatro gêneros da família Synbranchidae (Quadro 1). Como resultado dessa reorganização, os autores propuseram uma filogenia provisória, com duas subfamílias: Macrotreminae, contendo apenas o gênero monoespecífico *Macrotrema* – considerado pelos autores como o mais primitivo – e Synbranchinae, incluindo os gêneros *Monopterus* (seis espécies), *Synbranchus* (duas espécies) e *Ophisternon* (seis espécies).

Species and Author	Current	Proposed
<i>caligans</i> Cantor	<i>Macrotrema</i>	<i>Macrotrema</i>
<i>bengalense</i> M'Clelland	<i>Synbranchus</i>	<i>Ophisternon</i>
<i>afrum</i> Boulenger	<i>Synbranchus</i>	<i>Ophisternon</i>
<i>infernale</i> Hubbs	<i>Furmastix</i>	<i>Ophisternon</i>
<i>candidum</i> Mees	<i>Anomatophasma</i>	<i>Ophisternon</i>
<i>aenigmaticum</i> , new species	<i>Synbranchus marmoratus</i> (part)	<i>Ophisternon</i>
<i>gutturale</i> Richardson	<i>Synbranchus bengalensis</i> (part)	<i>Ophisternon</i>
<i>marmoratus</i> Bloch	<i>Synbranchus</i>	<i>Synbranchus</i>
<i>madeirae</i> Rosen and Rumney	<i>Synbranchus</i>	<i>Synbranchus</i>
<i>albus</i> Zuiew	<i>Monopterus</i>	<i>Monopterus</i>
<i>boueti</i> Pellegrin	<i>Typholsynbranchus</i>	<i>Monopterus</i>
<i>cuchia</i> Hamilton	<i>Amphipnous</i>	<i>Monopterus</i>
<i>fossorius</i> Nayar	<i>Amphipnous</i>	<i>Monopterus</i>
" <i>indicus</i> " Eapen	<i>Monopterus</i>	<i>Monopterus</i>
<i>indicus</i> Silas and Dawson	<i>Amphipnous</i>	<i>Monopterus</i>

Quadro 1: Lista das quinze espécies de Synbranchoidei descritas até 1976 e seus respectivos gêneros em dois momentos diferentes: antes da revisão de Rosen e Greenwood (1976) (*Current*) e após a revisão de Rosen e Greenwood (1976) (*Proposed*). (Retirado de Rosen e Greenwood, 1976).

* "*indicus*": espécie descrita por Eapen (1963) que não foi vista por Rosen e Greenwood (1976).

A partir da análise do material estudado por Rosen e Rumney (1972), Rosen e Greenwood concluíram que alguns espécimes (provenientes da América do Sul, Honduras, Belize, Guatemala, Cuba e México) que haviam sido descritos como sendo *Synbranchus marmoratus*, representavam uma nova espécie, que foi descrita no citado trabalho como *Ophisternon aenigmaticum*. Deste modo, Rosen e Greenwood (1976) realizaram também uma revisão das características diagnósticas da espécie *Synbranchus marmoratus* e das características diagnósticas da espécie *Synbranchus madeirae* apresentadas por Rosen e Rumney (1972).

Além disso, os autores encontraram diferenças significativas entre os espécimes descritos como *Ophisternon aenigmaticum* da América do Sul e da América Central. A partir dessas diferenças, os autores sugeriram que, provavelmente, todos os registros anteriores de *S. marmoratus* na Guatemala, no México e em Cuba, seriam relativos à espécie *O. aenigmaticum*. E, do mesmo modo, alguns dos espécimes do norte da América do Sul poderiam representar novas espécies ainda não descritas para o gênero *Synbranchus*, reiterando a necessidade da realização de mais estudos envolvendo esse grupo. A partir dessa análise, os autores indicaram a possibilidade de um grande número de exemplares do Novo Mundo, anteriormente colocados como sinonímia de *Synbranchus marmoratus*, representar, na realidade, espécies distintas, formando um complexo de espécies.

Travers (1984b) incluiu os Mastacembeloidei (Mastacembelidae e Chaudhuriidae) dentro da ordem Synbranchiformes.

Favorito-Amorim (1992) distinguiu sete novas espécies para o gênero *Synbranchus* das Bacias Amazônica e dos Rios Paraná-Paraguai e apresentou uma descrição osteológica destas espécies, incluindo alguns dos ossos que, até aquele momento, não haviam sido descritos para a família Synbranchidae. Nesse mesmo estudo, a autora observou que alguns exemplares do gênero *Synbranchus* não apresentavam certos caracteres diagnósticos para o gênero.

Posteriormente, Favorito-Amorim (1998) testou hipóteses existentes sobre as relações filogenéticas da família Synbranchidae e da ordem Synbranchiformes. Nessa análise, foram incluídas para o gênero *Synbranchus* cinco das sete espécies descritas em 1992 e uma nova espécie da Ilha de Marajó, Pará, além das espécies *S. marmoratus* e *S. madeirae*. No cladograma de consenso proposto, o gênero *Synbranchus* foi apresentado na árvore como um único táxon terminal denominado “Grupo *Synbranchus*” e as relações filogenéticas entre as espécies desse gênero não foram investigadas. Nesse mesmo trabalho, verificou-se também a inadequação de alguns dos caracteres, mostrando a necessidade de uma rediagnose do gênero *Synbranchus*.

Em 2005, Favorito *et al.* descreveram a espécie *Synbranchus lampreia* da Ilha de Marajó, com base em uma das cinco espécies incluídas para o gênero *Synbranchus* no estudo realizado por Favorito-Amorim (1998). A espécie foi descrita a partir da reunião de características abrangendo os seguintes aspectos: coloração, contagem de vértebras, morfometria, características morfológicas externas, ontogenia e ecologia. Nesse mesmo trabalho, os autores verificaram que a espécie *S. lampreia* possuía alguns dos caracteres

diagnósticos definidos para as outras espécies do gênero *Synbranchus* e reafirmou-se a necessidade de um estudo mais aprofundado do gênero.

Os primeiros trabalhos moleculares comparando populações de *Synbranchus marmoratus* foram realizados por Perdices *et al.* (2005) e Torres *et al.* (2005), utilizando genes mitocondriais e nucleares, respectivamente. Em ambos os trabalhos, foram encontradas diferenças que indicam a existência de linhagens evolutivas independentes de *Synbranchus marmoratus*, sugerindo que a espécie não seria um grupo monofilético. Esses trabalhos corroboram a idéia colocada por Rosen e Greenwood (1976) de que a espécie seria formada por um complexo de espécies.

Distribuição

A família Synbranchidae possui ampla distribuição nas regiões tropicais e subtropicais das Américas do Sul e Central, África, Ásia e Austrália (ROSEN e GREENWOOD, 1976; BERRA, 2001; NELSON, 2006) (Figura 6).

Não há registro fóssil de espécimes da família Synbranchidae e, por isso, sua história evolutiva ainda não está elucidada. No entanto, sua ancestralidade marinha é sugerida em função da sua capacidade de viver em ambientes salobros e marinhos. Tyller e Feller (1996) reportaram a ocorrência de *Ophisternon aenigmaticum* em um ambiente hipersalino em Belize, América Central. Segundo Brito *et al.* (2007), a presença de representantes deste clado na Ásia, no arquipélago Indo-australiano e na África postula um ancestral marinho. Apesar de ter origem marinha, representantes da família Synbranchidae foram capazes de invadir as águas continentais e colonizar os sistemas fluviais (BRITO *et al.* 2007).

A espécie *Matrotrema caligans* Cantor, 1849, que ocorre na Tailândia e na Península Malaia, é encontrada frequentemente em águas costeiras marinhas, assim como em ambientes dulceaquícolas (CANTOR, 1849 *apud* TYLER e FELLER, 1996).

O gênero *Monopterus* ocorre no Velho Mundo. A maior parte das espécies desse gênero (doze espécies) distribui-se pelo Sul, Sudeste e Leste Asiáticos, registradas nos seguintes países: Bangladesh, Índia, Nepal, Paquistão, Sri Lanka, Indonésia, Malásia, Mianmar, Tailândia, Vietnã e China. (ROSEN e GREENWOOD, 1976; MENON, 1999; GOPI, 2002; BERRA, 2001; BRITZ *et al.*, 2011). E apenas uma espécie, *Monopterus boueti* Pellegrin, 1922, ocorre na África Ocidental em Serra Leoa, na Libéria e na Costa do Marfim.

Há diferentes hipóteses sobre algumas localizações da espécie *Monopterus albus* Zuiew, 1793, que parece ter sido introduzida nos Estados Unidos, na China, no Japão, no Norte da Austrália e no Havaí. Alguns autores (LAKE, 1971 *apud* ROSEN e GREENWOOD, 1976; MERRICK e SCHMIDA, 1984 *apud* COLLINS, 2002) acreditam que a pequena população de *Monopterus albus* encontrada no Nordeste da Austrália seria fruto da introdução antrópica. No entanto, segundo Rosen e Greenwood (1976), essa população seria nativa da região. A ocorrência de *M. albus* no Japão pode também ser resultado de uma possível introdução que teria ocorrido no início do século XX (MATSUMOTO, 1998 *apud* COLLINS, 2002). Essa mesma espécie teria sido levada para o Havaí por imigrantes asiáticos antes do século XX e foi estabelecida também na Flórida e na Geórgia, provavelmente devido a uma fuga de aquários da região ou de alguma fazenda de peixes (FULLER, 1999 *apud* BERRA, 2001). Collins *et al.* (2002) analisaram sequências de ADN mitocondrial de quatro populações conhecidas nos Estados Unidos e compararam com populações nativas da Ásia, comprovando que a espécie *M. albus* foi introduzida por múltiplas entradas, através de, no mínimo, três populações de origens distintas.

A distribuição do gênero *Ophisternon* é particularmente interessante, pois possui um padrão de distribuição incomum. O gênero é formado por seis espécies, sendo duas espécies encontradas no Novo Mundo, *Ophisternon infernale* (Yucatán, México) e *Ophisternon aenigmaticum* (norte da América do Sul, Honduras, Belize, Guatemala, México e Cuba)³ e quatro espécies registradas para o Velho Mundo (Oeste da África, Sul e Sudeste da Ásia e Noroeste da Oceania) (ROSEN, 1975; BERRA, 2001).

O gênero *Synbranchus* possui três espécies neotropicais: *Synbranchus marmoratus* distribuída do Norte da Argentina até o México⁴; *Synbranchus madeirae* Rosen e Rumney, 1972, endêmica da Bacia do Rio Madeira na Amazônia Boliviana; e, mais recentemente, a espécie *Synbranchus lampreia* Favorito *et al.*, 2005, endêmica da Ilha de Marajó no Pará. Esse gênero também apresenta um padrão de distribuição inusitado em função da ocorrência em simpatria entre as espécies *S. marmoratus* e *S. madeirae* (ROSEN e RUMNEY, 1972).

³ Na descrição de *Ophisternon aenigmaticum*, Rosen e Greenwood ,1976, apresentaram como sítios de registros para essa espécie as localidades acima citadas. Apesar de os locais do norte da América do Sul não terem sido especificados pelos autores, os mesmos elucidaram que parte do material utilizado para a descrição dessa espécie teve como base alguns espécimes descritos como *S. marmoratus* por Rosen e Rumney (1972) e apresentaram os números das localidades registrados para esses espécimes no trabalho de 1972. Entre os sítios referenciados por Rosen e Greenwood do trabalho de Rosen e Rumney, estão as localidades nº 36, 47 e 60, que representam, respectivamente, Ilha de Marajó – Pará, Guiana Francesa e Trinidad (embora Trinidad situe-se na América Central).

⁴ Segundo Rosen e Greenwood (1976), provavelmente, todos os registros anteriores de *S. marmoratus* na Guatemala, no México e em Cuba, representariam, na verdade, a espécie *O. aenigmaticum* e que alguns dos espécimes do norte da América do Sul poderiam ser novas espécies ainda não descritas para o gênero *Synbranchus*.

Na Tabela 1 são apresentadas as distribuições geográficas de todas as espécies da família Synbranchidae.

Tabela 1: Lista nominal das espécies viventes de Synbranchidae com suas respectivas distribuições geográficas (em **negrito** as espécies Neotropicais).

Ordem Synbranchiformes		Distribuição
Família Synbranchidae		
<i>Macrotrema caligans</i>	Cantor, 1849	Ásia: Tailândia e Malásia
<i>Monopterus albus</i>	Zuiew, 1793	Ásia: Índia à China, Malásia e Indonésia. [Estados Unidos, China, Japão, Austrália e Havaí]*
<i>Monopterus bicolor</i>	Nguyen e Nguyen, 2005	Ásia: Vietnã
<i>Monopterus boueti</i>	Pellegrin, 1922	África: Serra Leoa, Libéria e Costa do Marfim
<i>Monopterus cuchia</i>	Hamilton, 1822	Ásia: Paquistão, Índia, Nepal, Bangladesh e Mianmar
<i>Monopterus desilvai</i>	Bailey e Gans, 1998	Ásia: Sri Lanka
<i>Monopterus dienbienensis</i>	Nguyen e Nguyen, 2005	Ásia: Vietnã
<i>Monopterus digressus</i>	Gopi, 2002	Ásia: Índia
<i>Monopterus eapeni</i>	Talwar, 1991	Ásia: Índia
<i>Monopterus fossorius</i>	Nayar, 1951	Ásia: Índia
<i>Monopterus hodgarti</i>	Chaudhuri, 1913	Ásia: Índia
<i>Monopterus ichthyophoides</i>	Britz <i>et al.</i> , 2011	Ásia: Índia
<i>Monopterus indicus</i>	Silas e Dawson, 1961	Ásia: Índia
<i>Monopterus roseni</i>	Bailey e Gans, 1998	Ásia: Índia
<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	Rosen e Greenwood, 1976	América Central: Honduras, Belize, Guatemala, México e Cuba. [América do Sul]**
<i>Ophisternon afrum</i>	Boulenger, 1909	África: Guiné Bissau à Nigéria
<i>Ophisternon bengalense</i>	McClelland, 1844	Ásia e Oceania: Índia, Sri Lanka, Indonésia, Filipinas e Nova Guiné
<i>Ophisternon candidum</i>	Mees, 1962	Oceania: Austrália Ocidental
<i>Ophisternon gutturale</i>	Richardson, 1845	Oceania: Papua-Nova Guiné e norte da Austrália
<i>Ophisternon infernale</i>	Hubbs, 1938	América Central: Yucatan, México
<i>Synbranchus lampreia</i>	Favorito <i>et al.</i>, 2005	América do Sul: Brasil
<i>Synbranchus madeirae</i>	Rosen e Rumney, 1972	América do Sul: Amazônia Boliviana
<i>Synbranchus marmoratus</i>	Bloch, 1795	América do Sul e América Central: México ao norte da Argentina

* Provável introdução antrópica.

** Localização incerta (ver a nota de rodapé 3 na página 29).

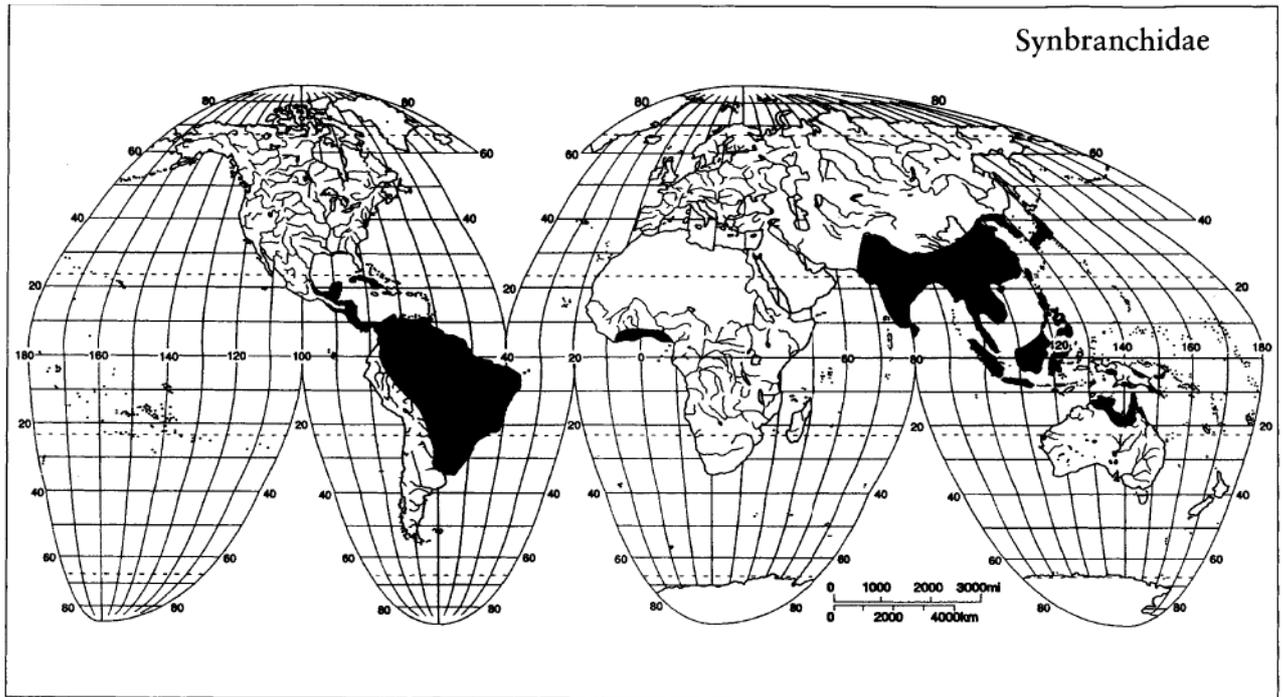


Figura 6: Mapa de distribuição da família Synbranchidae. (Retirado de Berra, 2001).

1. OBJETIVOS

Ainda hoje, os estudos morfológicos já realizados não foram capazes de reunir caracteres suficientes para estabelecer uma distinção clara entre os táxons do gênero *Synbranchus*, não sendo possível elucidar, de forma precisa, as características diagnósticas para essas espécies. Apesar da grande contribuição dos trabalhos de Rosen e Rumney (1972), Rosen e Greenwwod (1976) e Favorito-Amorim (1992, 1998), nenhum deles possui uma descrição osteológica completa.

Tendo em vista a problemática apresentada, uma descrição osteológica completa da espécie *Synbranchus marmoratus* representa uma ferramenta essencial para auxiliar a compreensão e discutir a validade dos caracteres diagnósticos para as espécies do gênero *Synbranchus*. Deste modo, será aqui apresentada uma descrição completa da anatomia esquelética de espécimes adultos de *S. marmoratus*, a fim de fornecer subsídios para a compreensão das características diagnósticas dessa espécie e permitir a comparação entre as espécies do gênero *Synbranchus*.

Deste modo, a presente dissertação possui os seguintes objetivos:

- Reunir informações taxonômicas do gênero *Synbranchus*;
- Descrever a osteologia completa da espécie *Synbranchus marmoratus*;
- Comparar a osteologia de espécimes de *Synbranchus marmoratus* de diferentes localidades;
- Discutir a validade dos caracteres diagnósticos utilizados em literatura para o gênero *Synbranchus* e para as suas espécies nominais.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Coleta do material

A seleção dos locais de coleta teve como base os dados das localidades citadas na literatura ou relacionados aos espécimes depositados em coleções científicas, onde a espécie *Synbranchus marmoratus* foi reportada.

Foram realizadas duas coletas em alagados próximos à cidade de Concepción, na região do Chaco Paraguaio (margem direita do Rio Paraguai), sub-bacia do Rio Paraguai (Figura 7). Nessa localidade, os espécimes foram adquiridos de pescadores artesanais locais.



Figura 7: Mapa indicando a localização aproximada da coleta realizada nos alagados próximos à cidade de Concepción, Paraguai. (Modificado a partir do programa Google Earth® (Google Inc.).)

Foram efetuadas duas coletas no município de Miracema, noroeste do estado do Rio de Janeiro, microbacia de Ribeirão do Bonito (Figura 8). Nessa localidade, os espécimes foram capturados com o auxílio de equipamentos de pesca. A metodologia de coleta empregada consistiu na remoção do sedimento e da vegetação marginais com o auxílio de pás, seguida de uma triagem realizada com o auxílio de uma rede tipo mosquiteiro e peneiras

(Figura 9). Outra técnica empregada foi a captura dos espécimes utilizando-se varas de pesca com linha de *nylon* e anzol. Como a espécie possui o hábito alimentar carnívoro, utilizou-se como isca pedaços de carne bovina crua.



Figura 8: Mapa indicando a localização aproximada da coletas realizadas no estado do Rio de Janeiro: (A) Miracema, (B) Guapimirim, (C) São Gonçalo e (D) Maricá. (Modificado a partir do programa Google Earth® (Google Inc.).



Figura 9: Fotografia dos equipamentos utilizados para coleta: (A) rede e (B) peneira.

Foram também realizadas coletas em três outros municípios do estado do Rio de Janeiro: município de Guapimirim (no Córrego Cordovil), município de São Gonçalo (na bacia do Rio Aldeia) e município de Maricá (coleta realizada no Rio Ubatiba) (Figura 8).

Foram também realizadas expedições em outras localidades onde a espécie foi reportada – Cachoeiras de Macacu, Papucaia e Campos dos Goytacazes –, no entanto, nenhum espécime foi capturado nestas localidades. Por se tratarem de registros muito antigos (na literatura ou em coleções ictiológicas), muitos dos rios, córregos e lagoas descritos encontram-se hoje dentro de propriedades particulares ou já não existem mais ou foram canalizados e poluídos por esgoto doméstico.

2.2. Material analisado

Os espécimes coletados no presente estudo ainda não possuem número de tombamento. Dessa maneira, são referidas durante o texto pela sua numeração de campo. As siglas utilizadas nessa numeração referem-se ao local onde os exemplares foram coletados. Esses exemplares serão posteriormente catalogados na Coleção Ictiológica da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Foram analisados também três espécimes da Coleção Ictiológica do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ). Um dos espécimes é proveniente do Rio Tocantins, Tucuruí, Pará, e outros dois do município de Manga, Minas Gerais, sendo um da Lagoa de Juazeiro, e o último da Lagoa de Jenipapo.

2.2.1. Lista de material coletado e/ou analisado

- *Synbranchus marmoratus* (28 espécimes coletados para o presente estudo):

Localidade: Chaco Paraguaio: **CHPA01** (CT=416 mm); **CHPA02** (CT=385 mm); **CHPA03** (CT=225 mm); **CHPA04** (CT=364 mm); **CHPA05** (CT=436 mm); **CHPA06** (CT= 409 mm); **CHPA07** (CT=416 mm); **CHPA08** (CT=358 mm); **CHPA09** (CT=485 mm); **CHPA10** (CT=371 mm); **CHPA11** (CT=439 mm); **CHPA12** (CT=348 mm); **CHPA13** (CT=297 mm).

Localidade: Miracema: **MIRJ01** (CT=533 mm); **MIRJ02** (CT=638 mm); **MIRJ03** (CT=477 mm); **MIRJ04** (CT=434 mm); **MIRJ05** (CT=322 mm); **MIRJ06** (CT=547 mm); **MIRJ07** (CT=483 mm); **MIRJ08** (CT=387 mm); **MIRJ09** (CT=287 mm); **MIRJ10** (CT=347 mm); **MIRJ11** (CT=643 mm); **MIRJ12** (CT=798 mm).

Localidade: Maricá: **MARJ01** (CT=219 mm).

Localidade: São Gonçalo: **SGRJ01** (CT=119 mm).

Localidade: Guapimirim: **GURJ01** (CT=220 mm).

- *Synbranchus marmoratus* (2 espécimes da Coleção Ictiológica do MNRJ):

Localidade: Manga(Lagoa de Juazeiro): **MNRJ11799** (CT=231 mm).

Localidade: Manga(Lagoa de Jenipapo): **MNRJ17414** (CT=319 mm).

- *Synbranchus sp.* (1 espécime da Coleção Ictiológica do MNRJ):

Localidade: Tucuruí: **MNRJ11745** (CT=236 mm).

2.3. Métodos de preparação

Para a fixação e conservação dos exemplares, utilizou-se, respectivamente, solução de álcool etílico a 100% e 70%. Cada exemplar teve, no momento da sua fixação, amostras de tecido muscular extraídas e preservadas em etanol 100% para a realização de estudos genéticos que já estão em andamento.

Para a realização do exame osteológico, dois tipos de preparação foram utilizados: preparação de esqueletos a seco utilizando-se larvas de besouros dermestídeos e diafanização.

2.3.1. Preparação a seco

A técnica de preparação de esqueleto seco é fundamentada no método posposto por Tiemeier (1940). Essa técnica foi aplicada aos exemplares maiores (comprimento total maior que 220 mm), pois espécimes de tamanho reduzido apresentam grande quantidade de cartilagem hialina, além de possuírem ossos menos resistentes.

O procedimento para a aplicação desta técnica é precedido pelo preparo do material. Inicialmente, o exemplar fixado é lavado em água corrente para a remoção do excesso do etanol. Em seguida, a fim de diminuir o risco de desarticulação do esqueleto (quanto maior o tempo de exposição da carcaça aos coleópteros, maior a possibilidade de desarticulação),

retiram-se as vísceras e o máximo de pele e carne manualmente, utilizando-se pinças, tesouras e bisturis. O exemplar é então levado a uma estufa de secagem a 37°C por algumas horas, até que esteja livre da umidade excessiva, mas não totalmente ressecado.

Por fim, o exemplar é inserido na colônia de besouros dermestídeos, onde suas larvas realizam a remoção da musculatura e dos tecidos moles do esqueleto, acessando facilmente regiões do esqueleto de difícil acesso, como a região craniana, deixando todos os componentes ósseos limpos e bem visíveis. O tempo de permanência na colônia varia de acordo com a condição populacional da mesma, com o tamanho do exemplar e a temperatura ambiente. Nesta etapa, o acompanhamento contínuo do progresso da preparação é imprescindível para a obtenção de resultados satisfatórios. Para evitar a desarticulação de regiões do corpo que são consumidas mais rapidamente, aplicou-se pontualmente, com o auxílio de um pincel, uma solução de formol a 4% nas estruturas já preparadas (SOMMER e ANDERSON, 1974).

A Figura 10 mostra um esqueleto de *Synbranchus marmoratus* preparado através do método de preparação a seco.



Figura 10: Fotografia do esqueleto seco de *Synbranchus marmoratus*, em vista lateral, preparado com o auxílio de coleópteros dermestídeos. Espécime MIRJ 02. Escala: 10 cm.

2.3.2. Diafanização

A técnica de diafanização foi realizada seguindo o protocolo proposto por Taylor e Van Dike (1985), com algumas adaptações. Essa técnica foi aplicada aos exemplares de menor porte (comprimento total menor que 220 mm), com o intuito de prevenir a perda e destruição de estruturas ósseas ou cartilagenosas menores, que pode ocorrer durante a descarnação por coleópteros dermestídeos.

Os exemplares foram colocados em uma solução de etanol absoluto por 24 horas para a desidratação. Em seguida, as cartilagens foram coloridas submetendo o espécime a uma solução com 30% de ácido acético, 70% álcool anidro e 10 mg de *alcian blue* 8GN, por aproximadamente 4 horas. Após a coloração das cartilagens, os espécimes foram lavados em uma solução supersaturada de borato de sódio trocada a cada 24 horas, até que todo ácido acético seja eliminado.

Posteriormente, foi realizada uma etapa de digestão do tecido muscular para a visualização dos elementos esqueléticos. Para a digestão do tecido muscular, utiliza-se a enzima pancreatina dissolvida em uma solução contendo 30% de solução bórax supersaturada e 70% de água destilada. Para garantir a ação de enzima, as amostras contendo a solução de digestão são colocadas em uma estufa e submetidas a uma temperatura de 37 a 40° C. O processo foi acompanhado e a solução trocada a cada três dias, até a visualização de toda a coluna vertebral. O próximo passo foi a coloração dos ossos utilizando-se uma solução aquosa de hidróxido de potássio a 0,5% e 10 mg de alizarina (*alizarin red S*), por aproximadamente 4 horas. Em seguida, os espécimes foram lavados na solução aquosa de hidróxido de potássio a 0,5% até a liberação de todo pigmento vermelho residual.

Por último, os exemplares foram transferidos, a cada 24 horas, para recipientes contendo diferentes gradientes de soluções de glicerina a 25%, 50% e 75%, respectivamente, diluídas em hidróxido de potássio a 0,5%. Após a última solução, o exemplar é preservado em uma solução de glicerina 100%. Posteriormente, os exemplares foram dissecados removendo-se a pele para a melhor visualização das estruturas coradas. Como resultado da técnica de diafanização, as estruturas ósseas são coradas em vermelho e as estruturas cartilagenosas em azul (Figura 11).



Figura 11: Fotografia de *Synbranchus marmoratus*, em vista lateral, preparado através do método de diafanização. Espécime SGRJ 01. Escala: 10 mm.

As estruturas esqueléticas dos espécimes preparados pelas técnicas descritas acima foram visualizadas com o auxílio de um estereomicroscópio modelo Motic® K-400L (Motic Inc.).

2.4. **Fotografias e ilustrações**

Os espécimes foram fotografados com uma câmera digital Sony® modelo Alpha DSLR-A100 (Sony Electronics Inc.) e as fotografias digitais foram editadas com o auxílio do programa Adobe® Photoshop® CS (Adobe Systems Inc.).

As ilustrações das estruturas esqueléticas foram realizadas a partir das fotografias digitais. Os contornos foram realizados utilizando-se caneta nanquim e papel vegetal sobre a fotografia digital impressa em tamanho A4, contrastada com o auxílio de uma mesa de luz (negatoscópio). Posteriormente, os desenhos foram complementados e editados com o auxílio do programa Adobe® Photoshop® CS (Adobe Systems Inc.).

2.5. **Revisão taxonômica e descrição morfológica**

Com base na literatura de referência para o grupo (ROSEN e RUMNEY, 1972; ROSEN e GREENWOOD, 1976; TRAVERS, 1984a, 1984b; JOHNSON e PATTERSON, 1993; BRITZ, 1996; BRITZ *et al.*, 2003; BRITZ e KOTTELAT, 2003; FAVORITO, 2005) e nos caracteres observados nos espécimes analisados, foi apresentada a taxonomia do gênero *Synbranchus*.

A descrição das estruturas anatômicas segue a mesma organização e nomenclatura utilizadas para os teleosteos modernos, com algumas modificações relativas às características morfológicas específicas do grupo. Essas modificações seguem os trabalhos de Rosen e Greenwood (1976), Travers (1984a, 1984b) e Britz e Kottelat (2003), que apresentam descrições de táxons da ordem Synbranchiformes e da família Synbranchidae.

Com relação à organização e disposição dos elementos ósseos na descrição, as principais modificações realizadas se referem à divisão dos elementos do neurocrânio, que segue o modelo de Travers (1984a); às descrições do arco hiopalatino e da série opercular,

que seguem Travers (1984a) e Britz e Kottelat (2003) e à descrição do arco branquial, dividido em dorsal e ventral, seguindo a descrição de Rosen e Greenwood (1976). Essas alterações serão devidamente especificadas no texto introdutório antes da descrição de cada complexo ósseo.

A contagem de vértebras seguiu Rosen e Rumney (1972), que consideram o início da primeira vértebra caudal a partir do primeiro centro vertebral onde as parapófises se unem ventralmente, formando o canal hemal. Os dados – mínimos e máximos – da contagem de vértebras foram apresentados na descrição, entretanto, não foram detalhados nos resultados, nem considerados para as análises em função da inexistência de um padrão, mostrada também por Rosen e Rumney (1972) e Rosen e Greenwood (1976).

A nomenclatura utilizada teve como base os trabalhos de referência para o grupo (ROSEN e GREENWOOD, 1976; TRAVERS, 1984a, 1984b; e BRITZ e KOTTELAT 2003) e, quando foram encontradas divergências entre as nomenclaturas proposta por diferentes autores, as terminologias utilizadas foram referenciadas após a primeira menção de cada elemento ósseo.

A tradução da terminologia osteológica do inglês para o português segue aquela proposta por Castro e Castro (1987), nos casos em que a nomenclatura proposta para Synbranchidae possuía a devida correspondência nessa referência.

Para a análise dos resultados da descrição morfológica, os resultados obtidos foram comparados com os caracteres observados na revisão taxonômica. A partir da comparação realizada, a validade dos caracteres diagnósticos para as espécies do gênero *Synbranchus* foi discutida.

3. RESULTADOS

3.1. Taxonomia do gênero *Synbranchus*

Ordem Synbranchiformes Berg, 1940

Família Synbranchidae Swainson, 1938

Gênero *Synbranchus* Bloch, 1795

- 1795 *Synbranchus*: Bloch, 1795, Naturgeschichte der Ausländischen Fische, p. 86.
- 1801 *Typhlobranchus*: Bloch e Schneider, Systema Ichthyologiae, p. 537.
- 1803 *Unibranchapertura*: La Cépède, Histoire Naturelle des Poissons, p. 656.
- 1856 *Unipertura*: Duméril, Ichthyologie Analytique, p. 201.
- 1923 *Falconeria*: Larranãga, Escritos de Don Dámaso Antonio Larranãga, p. 381.
- 1801 *Synbranchus* Bloch, 1795: Bloch e Schneider, Systema Ichthyologiae, p. 524;
- 1817 *Synbranchus* Bloch, 1795: Cuvier, Le Règne Animal, p. 235;
- 1870 *Synbranchus* Bloch, 1795: Günther, Catalogue of the Fishes in the British Museum, p. 14;
- 1967 *Synbranchus* Bloch, 1795: Ringuelet *et al.*, Los peces argentinos de agua dulce, p. 476.
- 1972 *Synbranchus* Bloch, 1795: Rosen e Rumney, 1972, American Museum Novitates, p.1;
- 1976 *Synbranchus* Bloch, 1795: Rosen e Greenwood, 1976, Bulletin of the American Museum of Natural History, p. 53;
- 1998 *Synbranchus* Bloch, 1795: Malabarba, 1989, Comunicações do Museu de Ciências de PUCRS, p.162; Bailey e Gans, 1998, Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan, p.4;
- 2003 *Synbranchus* Bloch, 1795: Kullander *in* Reis *et al.*, 2003., CLOFFSCA, p.594;
- 2005 *Synbranchus* Bloch, 1795: Favorito *et al.*, 2005, Neotropical Ichthyology, p.319;
- 2006 *Synbranchus* Bloch, 1795: Nelson, Fishes of the World, p. 317

O gênero *Synbranchus* é composto por três espécies neotropicais: *S. marmoratus*, *S. madeirae* e *S. lampreia*. Esse gênero possui a abertura branquial única e ventral característica da família Synbranchidae, entretanto, nesse grupo, a mesma se apresenta reduzida a um pequeno orifício e cercada por dobras de tecido contínuas com a membrana branquiostegal,

que se apresenta livre do istmo (Figura 12). Os espécimes do gênero *Synbranchus* possuem o corpo liso sem escamas. A nadadeira dorsal inicia-se, aproximadamente, na metade do comprimento total e, assim como a nadadeira anal, é formada por uma dobra de pele sustentada internamente por um tecido adiposo, não possuindo raios ou espinhos. A nadadeira caudal une-se externamente às nadadeiras dorsal e anal. O esqueleto da nadadeira caudal varia individualmente, podendo estar ausente ou apresentar-se extremamente simplificado (ver descrição do esqueleto caudal na página 70).

A região dorsal da cabeça possui uma gibosidade (“*nuchal hump*” de Rosen e Rumney, 1972⁵) de proporção variável entre os espécimes, formada por tecido gorduroso sob a pele. Os lábios superior e inferior, formados por uma prega de pele ao redor da boca, apresentam-se proeminentes (Figura 13). A narina anterior localiza-se acima do lábio superior, justaposta a este, e a narina posterior localiza-se dorso-medial ao olho (Figura 13).

O gênero *Synbranchus* se diferencia dos demais pelo formato do urohial, que se apresenta alongado e estreito em vista ventral. Alguns espécimes apresentam o terceiro faringobranquial ligeiramente curvado. A cartilagem interarcual apresenta-se ossificada e apóia-se no primeiro epibranchial que, por sua vez, não apresenta uma escavação profunda para o encaixe do interarcual ossificado. O segundo faringobranquial localiza-se abaixo do segundo epibranchial e apresenta-se voltado para frente, posicionando-se transversalmente em relação ao eixo do segundo epibranchial (Figuras 24 e 25). O processo coronóide (**pco**) do osso articular apresenta-se reduzido (Figura 19).

A cintura peitoral é composta apenas por três ossos pares: pós-temporal, supracleito e cleitro. O osso pós-temporal apresenta-se reduzido e desarticulado do supracleito (Figura 14). Nos espécimes do gênero *Synbranchus*, a cintura escapular apresenta-se desarticulada do neurocrânio e deslocada para a região posterior, onde, no eixo vertical, a extremidade dorsal do cleitro posiciona-se entre a quarta e a sexta vértebras, variando interespecificamente.

Alguns dos caracteres definidos para esse gênero se apresentam controversos e serão elucidados na discussão do presente trabalho.

⁵ Cf. Rosen e Rumney, 1972, p. 17.



Figura 12: Fotografia da região anterior de *Synbranchus marmoratus* em vista ventral. Destaque para o orifício branquial. Espécime MIRJ 03. Escala: 10 mm.

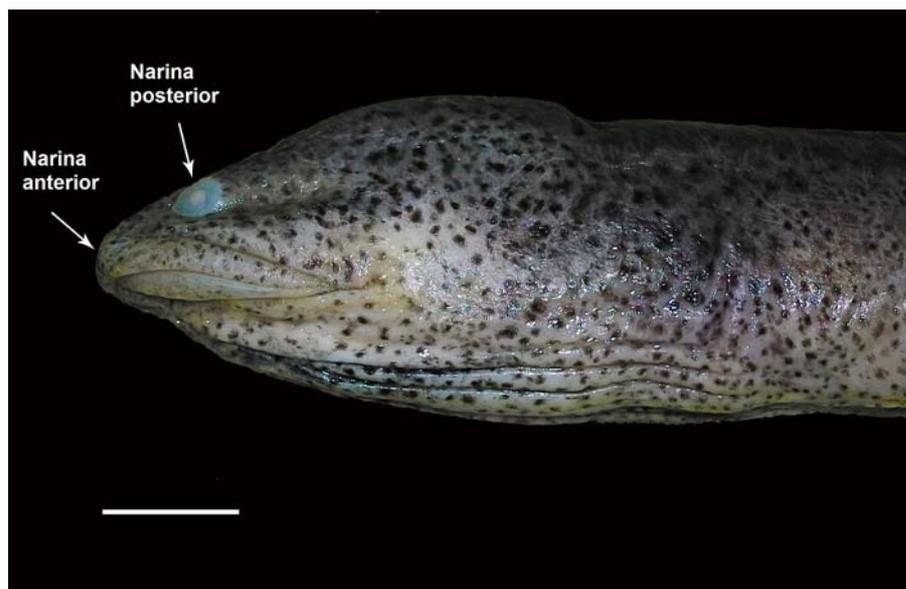


Figura 13: Fotografia da região anterior de *Synbranchus marmoratus* em vista lateral. Espécime MIRJ 03. Escala: 10 mm.

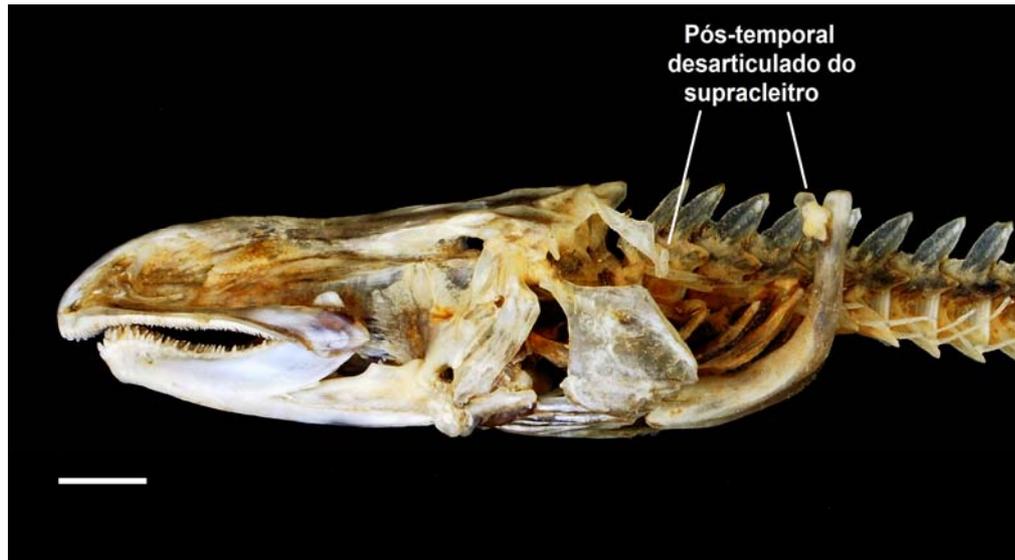


Figura 14: Fotografia da região anterior do esqueleto seco de *Synbranchus marmoratus* em vista lateral. Espécime MIRJ 02. Escala 10 mm.

3.2. Descrição da morfologia esquelética de *Synbranchus marmoratus*

Não foram encontradas variações significativas entre os espécimes estudados provenientes das diferentes localidades. Dessa maneira, todos os indivíduos foram considerados como pertencentes à espécie *Synbranchus marmoratus* e as heterogeneidades encontradas foram consideradas como variações individuais dessa espécie.

3.2.1. Descrição

3.2.1.1. Esqueleto craniano

3.2.1.1.1. Neurocrânio

O neurocrânio é tubular e alongado anteriormente, principalmente na região entre o proótico e a parede posterior da órbita, formada pela lâmina descendente (**ldf**) do frontal. Em

vista dorsal, o neurocrânio é estreito anteriormente e se alarga posteriormente, sendo a região ótica a mais larga (Figura 15).

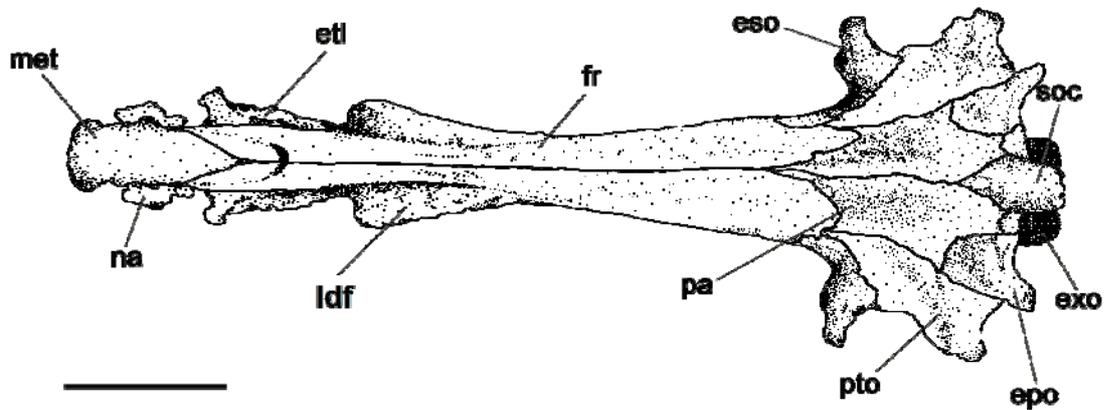


Figura 15: Desenho do neurocrânio de *Synbranchus marmoratus* em vista dorsal. Espécime MIRJ 11. Escala: 10 mm.

A presente descrição segue a divisão de Travers (1984a) para os elementos do neurocrânio, sendo este dividido em três regiões: região etmovomeriana, região orbital e região ótica.

- Região Etmovomeriana

O mesetmóide (**met**) (BRITZ e KOTTELAT, 2003) (dermetmóide de Rosen e Greenwood, 1976 e supraetmóide de Travers, 1984a) (Figuras 15, 16 e 17) é um osso ímpar, que se localiza na linha médio dorsal da porção anterior do neurocrânio. Esse osso se apresenta alongado e achatado dorso-ventralmente. A porção anterior do mesetmóide funde-se à extremidade anterior do vômer. Essa região se apresenta curvada para baixo e, em vista dorsal, possui a extremidade alargada e triangular, com três pontas proeminentes ventralmente, formando, entre elas, duas superfícies côncavas de articulação para os pré-maxilares. Sua superfície ventral forma, na linha média, o septo nasal ossificado. O mesetmóide articula-se antero-ventralmente com os pré-maxilares, lateralmente com os nasais e postero-dorsalmente com os frontais. Postero-ventralmente, o mesetmóide se conecta à porção anterior do etmóide lateral através de uma estreita lâmina de ossificação membranosa que forma o septo nasal (Figura 17).

O vômer (**vo**) (Figuras 16 e 17) é um osso ímpar situado na superfície médio-ventral da região etmovomeriana, formando o teto da cavidade oral. Esse osso não possui dentes e é formado por uma porção anterior dilatada e uma haste posterior longa e delgada. Sua extremidade anterior dilatada apresenta-se fusionada ao mesetmóide e possui formato triangular com as bordas arredondadas, formando duas facetas de articulação para os maxilares. A haste posterior do vômer localiza-se sobre um sulco na superfície ventral do paraesfenóide e estende-se posteriormente e afina-se gradativamente, tornando-se um filamento que se une à quilha ventral do paraesfenóide – em alguns espécimes, essa região apresenta-se fusionada à quilha ventral do paraesfenóide, não sendo possível distinguir o limite entre os dois ossos. O vômer articula-se antero-ventralmente com os maxilares, dorso-lateralmente com os etmóides laterais e posteriormente com o paraesfenóide. Ventralmente, em cada face lateral, o vômer sutura-se a um palatino.

O etmóide lateral (**etl**) (Figuras 15, 16 e 17) é um osso par que se localiza lateralmente e separa as cavidades nasal e orbital. A superfície horizontal do etmóide lateral possui um braço anterior que se estende até o segmento posterior do septo nasal ossificado, formado pelo mesetmóide, e um braço posterior que se estende até a borda posterior da cavidade orbital. A superfície vertical desse osso possui uma crista lateral que forma a parede posterior da capsula nasal e a parede anterior da órbita. Os etmóides laterais se unem na linha médio-dorsal, abaixo dos frontais e, juntos, atingem a porção cartilaginosa do septo nasal. Esse osso articula-se anteriormente com o mesetmóide e com o lacrimal, dorsalmente com o frontal e ventralmente com o vômer, com o paraesfenóide, com o palatino e com o ectopterigóide.

O nasal (**na**) (Figura 15) é um osso par, localizado lateralmente, delimitando, junto com o mesetmóide, o etmóide lateral e o lacrimal, as paredes da cápsula nasal. O nasal possui o tamanho reduzido e forma estirada e irregular. Esse osso é constituído por um segmento tubular em torno do canal supraorbital e uma expansão lateral irregular em forma de asa. Os nasais separam a narina anterior, localizada acima dos olhos, e a narina posterior, justaposta ao lábio superior. Os nasais se articulam com o mesetmóide, que os separa na linha médio-dorsal do neurocrânio.

- Região Orbital

O lacrimal (**la**) ou pré-orbital é um osso par, que forma a parede lateral da cápsula nasal. Esse osso apresenta o formato triangular anteriormente e um acentuado alongamento da sua porção posterior. O poro do canal sensorial infraorbital situa-se no centro da região

anterior triangular do lacrimal. Cada lacrimal articula-se dorsalmente com o etmóide lateral e conecta-se ventralmente com o maxilar.

O pteroesfenóide (**pts**) (Figuras 16 e 17) é um osso par localizado abaixo da lâmina descendente do frontal. Esse osso possui o formato alongado e está posicionado na frente do proótico, excluindo-o da cavidade orbital. O pteroesfenóide se articula dorsalmente com o frontal, ventralmente com o basisfenóide e posteriormente com o proótico.

O paraesfenóide (**pas**) (Figuras 16 e 17) é um osso ímpar localizado na linha médio-ventral, formando a base do neurocrânio. Esse osso não possui dentes e se apresenta alongado, se estendendo desde a região etmoideana até a região basicraniana. Na sua região anterior, o paraesfenóide se apresenta estreito. Posteriormente, esse osso se expande formando, de cada lado, duas abas laterais: uma maior e anterior, formando o processo lateral na direção do proótico; e uma menor e posterior, formando o processo basioccipital. Ventralmente, o paraesfenóide possui, na sua porção anterior, um sulco para o encaixe do vômer. Ainda na porção ventral, o paraesfenóide possui, posteriormente, uma quilha central que se une anteriormente ao vômer, formando uma estrutura contínua - em alguns espécimes, a quilha ventral do paraesfenóide funde-se à porção posterior do vômer. A região distal do paraesfenóide separa-se em dois ramos, formando duas pontas triangulares posteriores que, em alguns espécimes, apresentam-se bifurcadas. Esse osso se articula anteriormente com o vômer e, dorsalmente, com o etmóide lateral, o basiesfenóide e o proótico. E, posteriormente, o paraesfenóide se articula com o basioccipital.

O basiesfenóide (**bas**) (Figura 16) é um osso ímpar, localizado na porção ventral da região orbital. Esse osso se apresenta alongado e comprimido no eixo dorso-ventral pela face ventral do pteroesfenóide e pela superfície dorsal do paraesfenóide. O basiesfenóide se articula dorsalmente com o pteroesfenóide, ventralmente com o paraesfenóide e o ectopterigóide e posteriormente com o proótico.

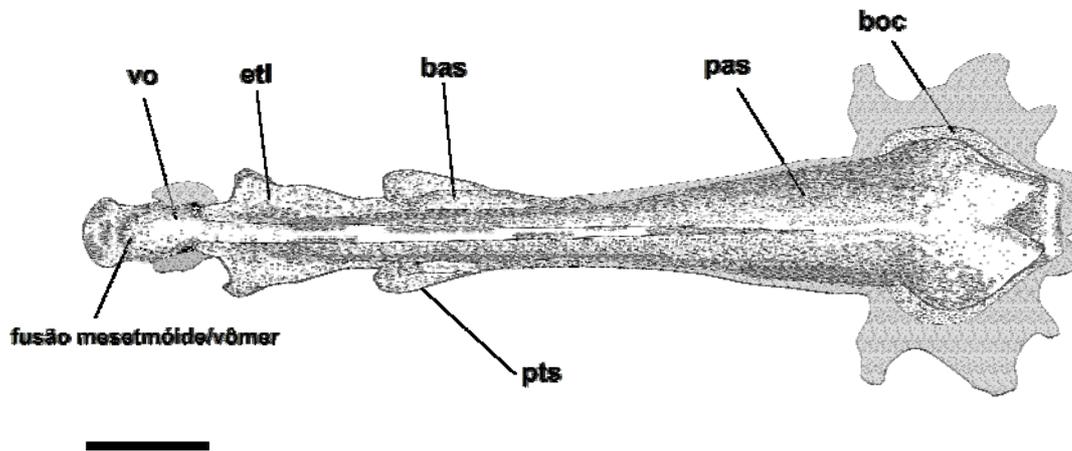


Figura 16: Desenho do neurocrânio de *Synbranchus marmoratus* em vista ventral. Espécime MIRJ 11. Escala: 10 mm.

- Região Ótica

O frontal (**fr**) (Figuras 15 e 17) é um osso par que ocupa a porção dorsal da região orbital – cerca de 70% do comprimento total do neurocrânio. Os frontais se apresentam estreitos e alongados. O canal supraorbital percorre a margem lateral do frontal, se abrindo através de um poro medial anterior. Posterior à órbita, o canal ascendente infraorbital se conecta com o canal supraorbital através de um poro formado na borda lateral do frontal, formando uma comissura etmoideana na junção dos canais supraorbital e infraorbital. Cada frontal possui uma lâmina ventral (TRAVERS, 1984a; BRITZ e KOTTELAT, 2003) ou descendente (**ldf**) (TRAVERS, 1984a; BRITZ e KOTTELAT, 2003) que forma, junto com o ectopterigóide, a parede posterior da órbita. A lâmina descendente do frontal se sobrepõe à face lateral do pteroesfenóide, cobre o segmento anterior do proótico e se estende ventralmente até o basiesfenóide, fechando toda a lateral posterior da região orbital. Dessa maneira, a região orbital é fechada lateralmente, existindo apenas uma abertura na porção anterior da lâmina ventral do frontal, por onde passam a musculatura ocular e o nervo óptico.

Os frontais se encontram na linha médio-dorsal ao longo de todo o seu comprimento. Observou-se uma variação com relação à margem posterior dos frontais que, em alguns espécimes, as margens apresentam-se alinhadas, formando uma superfície reta ou, em outros, possuem o formato irregular. Cada frontal se articula, anteriormente com o mesetmóide e com o etmóide lateral e, posteriormente, com o parietal, com o pterótico e com o esfenótico.

Ventralmente, o frontal se articula com o pteroesfenóide, com o ectopterigóide e com o proótico.

O parietal (**pa**) (Figuras 15 e 17) é um osso par que forma o teto craniano. Esse osso apresenta-se plano e possui o formato trapezoidal. Sua margem anterior visível (não coberta pelos frontais) apresentou-se retangular ou marcadamente quadrada, variando entre os indivíduos (ver discussão na página 76). Os parietais se encontram na linha média acima do supraoccipital. Anteriormente, cada parietal articula-se com o frontal, sendo parcialmente sobreposto por esse osso. Lateralmente o parietal articula-se com o pterótico e, posteriormente, com o epiótico e com o supraoccipital.

O proótico (**pro**) (Figura 17) é um osso e apresenta o formato irregular. Esse osso forma as paredes do forame magno, por onde saem os ramos dos nervos trigêmeo-facial e da veia jugular, e compõe a comissura lateral (TRAVERS, 1984a; BRITZ e KOTTELAT, 2003), uma delgada ponte que margeia anteriormente a saída do ramo hiomandibular facialis. A porção anterior do proótico é alongada e avança até a direção do pteroesfenóide. A margem dorso-posterior do proótico forma, junto com a margem antero-ventral do esfenótico, a fossa anterior onde se encaixa o côndilo anterior do hiomandibular. O proótico se articula dorsalmente com a lâmina ventral do frontal, que cobre parte da sua porção anterior, com o pteroesfenóide e com o esfenótico. Sua região ventral se articula com o paraesfenóide e, posteriormente, com o intercalar.

O esfenótico (**eso**) (ROSEN e GREENWOOD, 1986; TRAVERS, 1984a) (autoesfenótico de Britz e Kottelat, 2003) (Figura 17) é um osso par localizado na região dorso-lateral do neurocrânio. Esse osso compõe parte da margem dorso- posterior do forame trigêmeo-facial. Nos Synbranchidae, esse osso é excluído da órbita pela lâmina descendente do frontal. O esfenótico possui o formato tetraédrico, com o ápice do tetraedro formando o processo pós-orbital, que se apresenta proeminente e localiza-se dorsalmente à comissura lateral. Posterior ao processo pós-orbital está localizada a fossa hiomandibular anterior, onde se encaixa o processo antero-dorsal do hiomandibular. O esfenótico se articula antero-dorsalmente com o frontal e antero-ventralmente com o proótico. Posteriormente, esse osso articula-se com o pterótico e com o intercalar.

O pterótico (**pto**) (Figuras 17 e 18) forma o teto lateral e postero-lateral do neurocrânio. Esse osso tem o formato triangular e possui a superfície dorsal ligeiramente côncava. Na lateral posterior, o pterótico apresenta um acentuado processo posterior que possui, em sua extremidade, um forame lateral, através do qual o canal pré-opercular se comunica com o canal supratemporal. O canal supratemporal percorre diagonalmente o

pterótico até o frontal, onde encontra o canal supraorbital, formando a comissura supratemporal. Na região anterior à crista lateral, entre a face lateral externa do pterótico e do esfenótico, está presente a fossa hiomandibular, onde se encaixa o processo posterior do hiomandibular.

Apesar da superfície posterior do pterótico se apresentar ligeiramente côncava, não há a formação de uma fossa pós-temporal. Anteriormente, o pterótico se articula com o esfenótico e uma pequena extremidade anterior se articula ao frontal. Antero-dorsalmente, o pterótico se articula com o parietal e, postero-dorsalmente, esse osso limita-se com a porção dorsal do epiótico. Ventralmente, o pterótico limita-se com o intercalar e, posteriormente, o pterótico se articula com o epiótico e com o exoccipital.

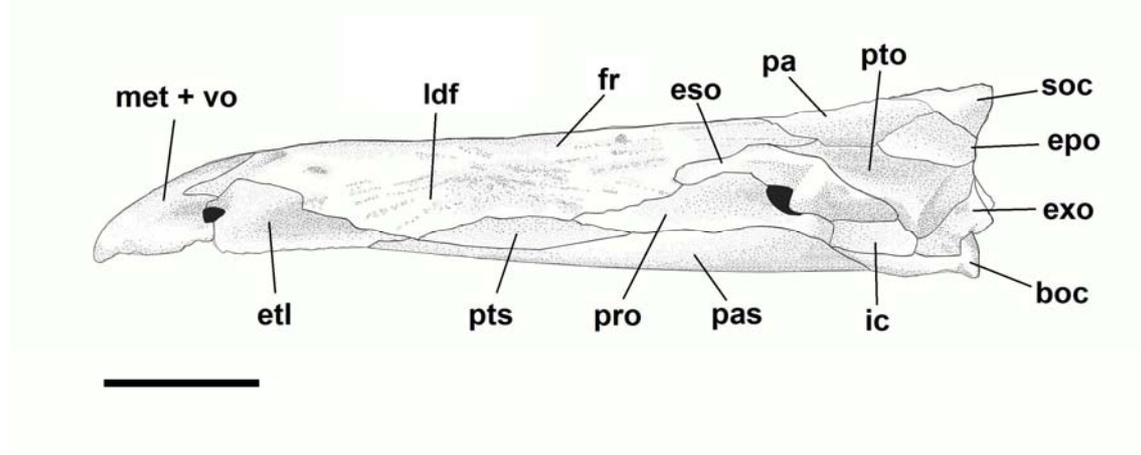


Figura 17: Desenho do neurocrânio de *Synbranchus marmoratus* em vista lateral. Espécime MIRJ 11. Escala: 10 mm.

O epiótico (**epo**) (ROSEN e GREENWOOD, 1976; BRITZ e KOTTELAT, 2003) (epioccipital de Travers, 1984a) (Figuras 17 e 18) forma, junto com o pterótico, o teto postero-lateral do neurocrânio. A superfície dorsal desse osso possui o formato levemente côncavo e se apresenta parcialmente sobreposta, anteriormente pelo parietal e, posteriormente, pelo pterótico. O epiótico possui o formato triangular e um processo posterior acentuado. O epiótico é limitado anteriormente pelo parietal e na lateral externa pelo pterótico. Na linha média, o epiótico articula com o supraoccipital e, posteriormente, com o exoccipital e com o pós-temporal.

O supraoccipital (**soc**) (Figuras 17 e 18) é um osso ímpar localizado na linha média da região postero-dorsal do neurocrânio, acima do forame magno. Esse osso caracteriza-se por

apresentar, em sua região dorsal, uma acentuada crista horizontal em formato de “U” que se estende em direção à região posterior do neurocrânio.

Observou-se uma variação individual com relação à borda distal dessa crista que, em alguns espécimes, apresenta-se arredondada, em outros, apresenta-se pontiaguda e, por último, apresenta-se com o formato irregular. Posteriormente, abaixo da crista horizontal, forma-se uma quilha vertical, compondo a parede posterior do neurocrânio e o contorno dorsal do forame magno. O supraoccipital possui também uma suave crista mediana vertical, a crista supraoccipital, que se estende ao longo de todo o comprimento do supraoccipital. Esse osso se encontra separado dos frontais pelos largos parietais os quais se limita anteriormente. O supraoccipital articula-se nas laterais com cada epiótico e, posteriormente, com cada exoccipital.

O intercalar (**ic**) (Figuras 17 e 18) forma a parede postero-lateral da cápsula ótica, adjacente à fossa hiomandibular. Esse osso possui o formato irregular. O intercalar articula-se anteriormente com o proótico, ventralmente com o basioccipital, e, posteriormente, com o exoccipital. Dorsalmente, o intercalar limita-se com o esfenótico e o pterótico.

O basioccipital (**boc**) (Figuras 16, 17 e 18) situa-se posterior ao paraesfenóide, formando a região postero-ventral do neurocrânio. Esse osso se localiza abaixo da porção ventral do exoccipital, adjacente à borda ventral do forame magno. Sua região posterior forma o côndilo de articulação com a primeira vértebra (“*hemispherical condyle*” de Britz e Kottelat, 2003): uma superfície côncava que estabelece uma articulação do tipo plugue com a extremidade anterior convexa da primeira vértebra (articulação “*pluglike*” de Rosen e Greenwood, 1976). Antero-ventralmente, este osso articula-se com o paraesfenóide. Sua região dorsal articula-se com o intercalar, enquanto a região postero-dorsal articula-se com exoccipital. Posteriormente, o basioccipital articula-se com a primeira vértebra da coluna vertebral.

O exoccipital (**exo**) (Figuras 17 e 18) é um osso par que forma a maior parte da parede posterior do neurocrânio. Cada exoccipital possui o formato irregular. Na região anterior, esse osso possui uma lâmina expandida que forma a parede postero-lateral do neurocrânio. O exoccipital possui três forames principais, referentes aos nervos glossofaríngeo, occipito-vertebral e vagal. Sua região posterior forma as paredes do forame magno. Ventralmente, esse osso se apresenta plano e voltado para o interior do neurocrânio e cada exoccipital se conecta na linha média acima do basioccipital.

Ainda na região ventral, o exoccipital possui duas facetas de articulação com a primeira vértebra (Figura 18). Anteriormente, o exoccipital articula-se com o pterótico e com o

intercalar. Sua região dorsal se conecta ao epiótico e ao supraoccipital. Ainda na região dorsal, foi observada uma variação individual em alguns espécimes, onde, em alguns casos, os exoccipitais estão separados pelo supraoccipital ou, em outros espécimes, cada exoccipital se conecta com a sua contraparte através de uma pequena comunicação. Ventralmente, esse osso articula-se com o basioccipital.

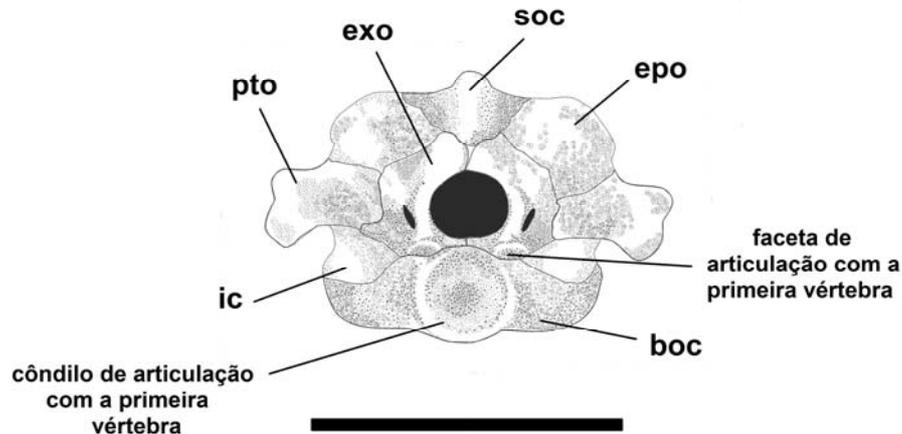


Figura 18: Desenho do neurocrânio de *Synbranchus marmoratus* em vista posterior. Espécime CHPA 06. Escala: 10 mm.

3.2.1.1.2. Complexo maxilar

O complexo maxilar é composto por dois ossos pares, o maxilar e o pré-maxilar, os quais possuem quase o mesmo comprimento (ROSEN e GREENWOOD, 1976) e se apresentam fortemente ligados (Figura 19). O complexo maxilar se apresenta deslocado anteriormente à frente do suspensório, resultando na perda de conexão entre o palatino e o maxilar (GOSLINE, 1983).

O maxilar (**mx**) (Figura 19) é um osso alongado localizado na porção superior do complexo maxilar. Esse osso não possui dentes e se apresenta estreito anteriormente e, posteriormente, alarga-se progressivamente ao longo do seu comprimento. Anteriormente, o maxilar apresenta uma bifurcação formando duas estruturas: uma sínfise reduzida de articulação entre os maxilares e, imediatamente após a sínfise, um processo dorsal através do qual o maxilar se liga ao nasal e ao lacrimal. Sua extremidade posterior alargada se apresenta

levemente curvada para baixo e se articula com o processo coronóide do dentário. Acima da sínfise, os maxilares conectam-se à extremidade anterior do neurocrânio formada pelo vômer e pelo mesetmóide. Ventralmente, o maxilar sutura-se ao pré-maxilar ao longo de quase toda a sua extensão. O maxilar não se articula com o palatino.

O pré-maxilar (**pmx**) (Figura 19) possui o formato alongado e localiza-se contíguo à superfície ventral do maxilar, estando estes ossos intimamente unidos por tecido conectivo ao longo de quase toda a sua extensão. O pré-maxilar se apresenta estreito e alongado, curvando-se levemente para baixo na sua extremidade posterior. Esse osso possui dentes cônicos ao longo de toda superfície ventral e não possui processo ascendente. Sua região anterior se apresenta mais dilatada e possui um pequeno sulco onde se localiza o órgão olfatório. Os pré-maxilares se unem na linha média formando um processo sinfisial robusto que, dorsalmente, se articula firmemente à face ventral da extremidade anterior do vômer e do mesetmóide, conectando o neurocrânio ao aparato bucal. Dorsalmente, o pré-maxilar é suturado ao maxilar ao longo do seu comprimento.

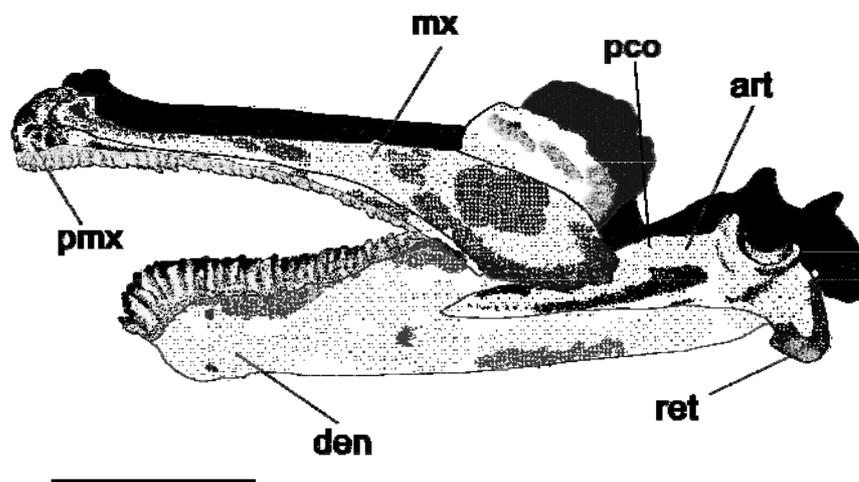


Figura 19: Desenho do complexo maxilar + complexo mandibular de *Synbranchus marmoratus* em vista lateral. Espécime MIRJ 11. Escala: 10 mm.

3.2.1.1.3. Complexo mandibular

O complexo mandibular é formado por três ossos pares: dentário, articular e retroarticular.

O dentário (**den**) (Figura 19) é um osso robusto que forma a porção anterior do complexo mandibular. Esse osso possui dentes cônicos em toda a sua superfície dorsal e comporta o canal mandibular. Sua região posterior bifurca-se, formando dois processos: o processo coronóide (dorsal) e o processo ventral. O processo coronóide possui dentes e se apresenta dilatado, com a extremidade retangular. O processo ventral é mais longo e estreito que o processo coronóide, não possui dentes.

Anteriormente, cada dentário se encontra na linha média (sínfise mandibular). O processo coronóide está dorso-posteriormente direcionado e se articula, na sua parede externa, com o maxilar. Ao longo da superfície dorsal do processo ventral, articula-se o osso articular, que se insere na bifurcação do dentário e se estende ao longo de todo o processo ventral.

O articular (**art**) (ROSEN e GREENWOOD, 1976) (ângulo-articular de Travers, 1984a e Britz e Kottelat, 2003) (Figura 19) localiza-se posteriormente à bifurcação do dentário, formando a parte postero-dorsal do arco mandibular. Esse osso possui o formato alongado e ligeiramente triangular, com a extremidade anterior suavemente mais estreita. O articular apresenta o processo coronóide reduzido, formando um pequeno pico em alguns espécimes.

A superfície postero-dorsal do articular possui uma faceta de articulação com o quadrado, que recebe o côndilo do quadrado. Posterior à faceta de articulação com o quadrado, o articular possui um pequeno cume dorsal arredondado. Esse osso insere-se entre os processos coronóide e ventral do dentário, articulando-se ventralmente ao dentário ao longo de toda a sua superfície. Postero-ventralmente, o articular limita-se com o retroarticular. Postero-dorsalmente, esse osso articula-se com quadrado, conectando o complexo mandibular ao suspensório.

O retroarticular (**ret**) (Figura 19) é um osso localizado na parte posterior do complexo mandibular. É um osso pequeno e possui o formato aproximado de um “L” invertido. O retroarticular cobre a extremidade posterior do articular e, posteriormente, articula-se com o interopérculo.

3.2.1.1.4. Arco hiopalatino

O arco hiopalatino forma a lateral dorsal do branquiocrânio e é formado pelo hiomandibular, simplético, quadrado, metapterigóide, ectopterigóide e palatino. O endopterigóide está ausente nos Synbranchidae, teoria confirmada pelo estudo ontogenético realizado por Britz *et al.* (2003). A presente descrição segue a divisão de Travers (1984a) e Britz e Kottelat (2003), que une os elementos do suspensório e da série pterigóide em elementos do arco hiopalatino.

O hiomandibular (**hm**) (Figura 20) é um osso par que forma a porção superior do arco hiopalatino. O hiomandibular se apresenta robusto e é perfurado pelo forame do ramo hiomandibular do nervo facial. Esse osso possui três côndilos de articulação. Os côndilos antero-dorsal e postero-dorsal articulam-se, respectivamente, com o esfenótico/proótico e o pterótico. Esses côndilos são separados por uma rasa depressão que se conecta à fossa hiomandibular, ligando a parede lateral do neurocrânio ao arco hiopalatino.

O côndilo posterior do hiomandibular se articula com o opérculo. A superfície externa do hiomandibular possui um sulco vertical, onde se insere a porção superior do pré-opérculo. A porção anterior do hiomandibular se articula com o metapterigóide e a porção ventral se articula com o simplético e com o inter-hial.

O simplético (**si**) (Figura 20) é um osso par que se localiza abaixo do hiomandibular. Esse osso se apresenta alongado e possui o formato triangular, com a porção ventral mais estreita que a dorsal. Ventralmente, o simplético é sobreposto pelo quadrado. As superfícies anterior e externa desse osso articulam-se com o quadrado. Dorsalmente, o simplético se articula com o hiomandibular e, posteriormente, com o pré-opérculo (atrás do quadrado).

O quadrado (**qua**) (Figura 20) é um osso par localizado na porção postero-ventral do arco hiopalatino, conectando a mandíbula ao arco hiopalatino. Esse osso possui o formato aproximadamente triangular, assemelhando-se a um leque com a borda dorsal irregular. Sua superfície dorsal é marcada por uma larga fenda anterior, onde se apóia o metapterigóide, e um sulco posterior, onde se encaixa o simplético. O ângulo ventral do quadrado forma o côndilo de articulação com o articular. A borda anterior do quadrado se articula com o ectopterigóide e a borda posterior com o pré-opérculo.

O metapterigóide (**mpt**) (Figura 20) é um osso par posicionado sobre uma fenda na superfície dorsal do quadrado. Esse osso possui o formato aproximadamente trapezoidal.

Anteriormente e ventralmente, o metapterigóide articula-se com o quadrado e, posteriormente, se articula com o hiomandibular.

O ectopterigóide (**ectpt**) (Figura 20) é um osso par que preenche quase toda a parede lateral do arco hiopalatino. Esse osso acompanha o alongamento do neurocrânio, se estendendo da porção anterior do quadrado até a altura do início da região orbital (na altura do etmóide lateral). Apresenta-se robusto e desenvolvido, com o formato aproximadamente triangular, estreito anteriormente e amplo posteriormente. Sua borda ventral apresenta-se mais robusta e possui dentes cônicos na região da cavidade oral, formando, junto com o palatino, parte da parede dorsal da cavidade oral.

Posteriormente, a borda ventral do ectopterigóide curva-se para baixo e não possui dentes. O ectopterigóide forma a parede ventral da cavidade orbital e parte da parede posterior, junto com a lâmina ventral do frontal. Anteriormente, o ectopterigóide articula-se com o palatino e, posteriormente, com o quadrado. Sua borda dorsal conecta-se com o etmóide lateral, com a lâmina ventral do frontal e com o basiesfenóide, unindo o neurocrânio ao arco hiopalatino.

O palatino (**pl**) (Figura 20) é um osso par e localiza-se na região anterior do arco hiopalatino, formando, junto com o ectopterigóide, parte da parede dorsal da cavidade oral. Esse osso apresenta-se alongado, possui o formato irregular e possui dentes cônicos na sua superfície ventral. Na sua porção anterior, cada palatino possui uma borda anterior ligeiramente curvada, onde se encaixa, na linha média, o vômer. Ainda na sua porção anterior, cada palatino possui lateralmente, processo lateral em forma de espinho. Posteriormente, cada palatino é coberto lateralmente pelo ectopterigóide. Anteriormente, cada palatino se conecta na linha média e sutura-se ao vômer antero-dorsalmente e ao etmóide lateral postero-dorsalmente. Posteriormente, o palatino se articula à região anterior do ectopterigóide.

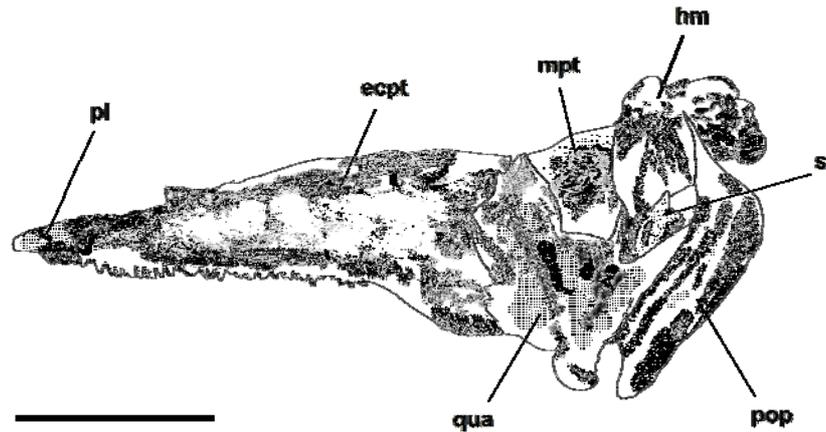


Figura 20: Desenho do arco hiopalatino + pré-opérculo de *Synbranchus marmoratus* em vista lateral. Espécime MIRJ 11. Escala: 10 mm.

3.2.1.1.5. Série opercular

A série opercular é composta por quatro ossos pares: pré-opérculo, opérculo, subopérculo e interopérculo. Apesar de não fazer parte da série opercular (aparato opercular de Britz e Kottelat, 2003), o pré-opérculo foi incluído nesta seguindo o arranjo das descrições de Travers (1984a) e Britz e Kottelat (2003).

O pré-opérculo (**pop**) (Figura 20) compõe a parte anterior da série opercular. Esse osso é longo e ocupa a posição vertical, apresentando uma curvatura que direciona, aproximadamente, o seu terço superior para a direção anterior. Esse osso abriga o canal sensorial pré-opercular. Sua extremidade superior afina-se e curva-se anteriormente, articulando-se a um sulco na parede externa do hiomandibular. Anteriormente, o pré-opérculo se conecta ao simplético e ao quadrado e, ventralmente, ao interopérculo. A face interna desse osso liga-se ao inter-hial e ao ceratohial posterior. Em alguns espécimes, a extremidade ventral do pré-opérculo conecta o retroarticular por um tecido conector.

O opérculo (**op**) constitui o elemento posterior e o maior osso da série opercular, correspondendo, aproximadamente a um terço do comprimento total da cabeça. Sua região anterior é estreita, porém, robustamente ossificada. Essa região anterior possui, dorsalmente, uma faceta de articulação côncava que se encaixa ao processo posterior do hiomandibular e, adjacente encontra-se o poro do canal opercular que atravessa o osso transversalmente. A parede interna do opérculo possui uma crista que se estende da parede posterior do poro do

canal opercular até, aproximadamente metade do comprimento do opérculo. A porção posterior do opérculo se apresenta fracamente ossificada e expandida, adquirindo o formato aproximadamente triangular e cobrindo grande parte do subopérculo. O formato da borda do opérculo varia individualmente, podendo ser mais circular ou quadrangular, variando também em função da preservação em consequência da técnica de preparação a seco utilizada no presente trabalho. O opérculo articula-se com o hiomandibular dorsalmente e com o subopérculo ventralmente.

O subopérculo (**sop**) encontra-se localizado inferiormente ao opérculo, sendo em grande parte recoberto por este. Esse osso possui o formato de uma lâmina estreita e delgada, fragilmente ossificada e afinada nas extremidades. O subopérculo conecta-se anteriormente ao interopérculo e sua parede externa é recoberta parcialmente pelo opérculo. O subopérculo recobre parte dos raios branquiostegais.

O interopérculo (**iop**) está localizado abaixo do pré-opérculo, conectando-se a este em alguns espécimes observados. Esse osso se apresenta robusto e possui o formato quadrangular. Anteriormente, o interopérculo conecta-se ao retroarticular, ligando-se ao complexo mandibular. Posteriormente, esse osso liga-se ao subopérculo e, sua face interna conecta-se ao ceratohial posterior e a uma pequena superfície anterior dos raios branquiostegais.

3.2.1.1.6. Arco hióide

O arco hióide (elementos hióides de Rosen e Greenwood, 1976) é constituído por: basihial, hipohial dorsal, hipohial ventral, urohial, ceratohial anterior, ceratohial posterior, interhial e raios branquiostegais.

O basihial (**bh**) (Figuras 21, 23 e 26) é um osso ímpar localizado na linha média da porção anterior do arco hióide. Esse osso se apresenta alongado e não possui dentes. Em seu eixo dorso-ventral, o basihial se apresenta achatado e curvado para a região ventral. Sua região anterior é mais alargada nas laterais (assemelhando-se a uma espátula) e possui uma pequena quilha na face ventral. O basihial se apresenta fusionado ao primeiro basibranquial, formando uma estrutura complexa com o formato aproximado de “S”. Ventralmente, esse osso se articula, na linha média, com os hipohiais dorsais.

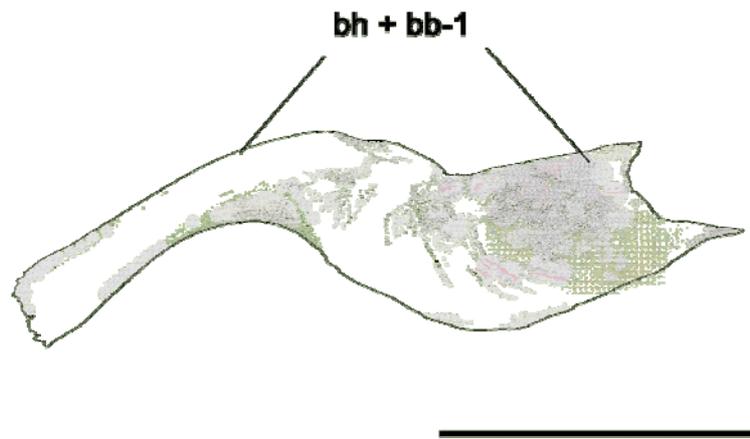


Figura 21: Desenho do basihial + primeiro basibrânquial fusionados de *Synbranchus marmoratus* em vista lateral. Espécime MIRJ 12. Escala: 10 mm.

O hipohial dorsal (**hpd**) (Figura 23) é um osso par que cobre dorsalmente a extremidade anterior do ceratohial anterior. Esse osso se apresenta possui o formato irregular, se assemelhando a uma cúpula piramidal que cobre o dorso anterior do ceratohial anterior. O hipohial dorsal apresenta um forame central grande para a passagem da artéria hióide. Ventralmente, o hipohial dorsal é separado do hipohial ventral por uma cartilagem. Dorsalmente, o hipohial dorsal liga-se ao basihial e ao primeiro basibrânquial.

O hipohial ventral (**hpv**) (Figura 23) é um osso par que sobrepõe a região anterior ventral do ceratohial anterior. Esse osso possui o formato irregular e alongado. Sua extremidade posterior forma estruturas interdigitantes e liga-se firmemente ao ceratohial anterior. Anteriormente, os hipohiais ventrais se conectam na linha média. Posteriormente, na linha média, o urohial separa cada hipohial ventral, se ligando à parede interna de cada hipohial ventral.

O urohial (**uh**) (Figura 22) é um osso ímpar localizado na linha média entre as duas barras hióides. Nos espécimes observados, esse osso se apresenta alongado e delgado, suavemente alargado anteriormente, na região onde se articula com o primeiro basibrânquial. Na face dorsal, o urohial apresenta uma quilha que se inicia posterior ao seu ponto de ligação com o primeiro basibrânquial. Essa estrutura se estende para trás, acentuando-se gradativamente até, aproximadamente, a extremidade posterior do osso, onde reduz-se formado uma extremidade posterior triangular. Dorsalmente, o urohial se conecta ao primeiro basibrânquial.



Figura 22: Desenho do urohial de *Synbranchus marmoratus* em vista lateral. Espécime MIRJ 03. Escala: 10 mm.

O ceratohial anterior (**cea**) (Figura 23) é um osso par localizado posteriormente aos hipohiais. Cada ceratohial anterior possui o formato alongado e robusto, com a região posterior alargada, onde se conecta ao ceratohial posterior. Sua superfície ventral sustenta dois dos seis raios branquiostegais. A extremidade anterior do ceratohial anterior é coberta pelos hipohiais dorsal e ventral e, posteriormente, o ceratohial anterior se articula com o ceratohial posterior, fusionando-se indistintamente a esse osso dorsalmente.

O ceratohial posterior (**cep**) (Figura 23) é um osso par e possui o formato aproximadamente retangular. Esse osso se apresenta robusto e sustenta, na sua superfície ventral, os quatro raios branquiostegais posteriores. Esse osso se articula dorsalmente com o inter-hial e, anteriormente, com o ceratohial anterior, estando esses ossos fusionados na região dorsal. Sua face externa se liga à face interna da região opercular, se articulando com o interopérculo e com a porção ventral do pré-opérculo.

O inter-hial (**ih**) (Figura 23) é um osso par localizado posteriormente na região hióide. Esse osso possui o formato de uma haste cilíndrica e se apresenta voltado para cima, articulando-se com a face interna ventral do hiomandibular, ligando o arco hióide ao arco hiopalatino, e com o pré-opérculo, unindo-se à face interna da região opercular.

Os raios branquiostegais (**rb**) estão apoiados na borda inferior do ceratohial anterior e do ceratohial posterior. Estão presentes seis raios branquiostegais de cada lado, que possuem o formato alongado e delgado, afinando-se gradualmente ao longo do seu comprimento. Em alguns espécimes, as extremidades dos raios branquiostegais não foram preservadas em função da técnica de preparação utilizada (preparação a seco). Os raios branquiostegais estendem-se posteriormente, passando da borda ventral do cleitro.

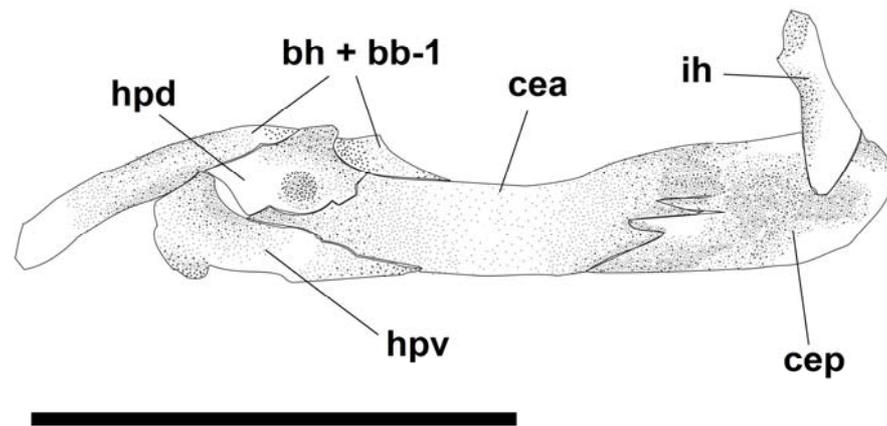


Figura 23: Desenho do arco hióide de *Synbranchus marmoratus* em vista lateral. Espécime MIRJ 06. Escala: 10 mm.

3.2.1.1.7. Região branquial

A presente descrição segue Rosen e Greenwood (1976), onde a região branquial é dividida em arco branquial dorsal e arco branquial ventral.

- Arco branquial dorsal

No arco branquial dorsal dos Synbranchidae o interarcual apresenta-se ossificado e o primeiro faringobranquial está ausente (ROSEN e GREENWOOD, 1976) (Figura 24). Esse complexo é composto pelos seguintes elementos pares: quatro epibrânquiais, dois faringobranquiais e um interarcual.

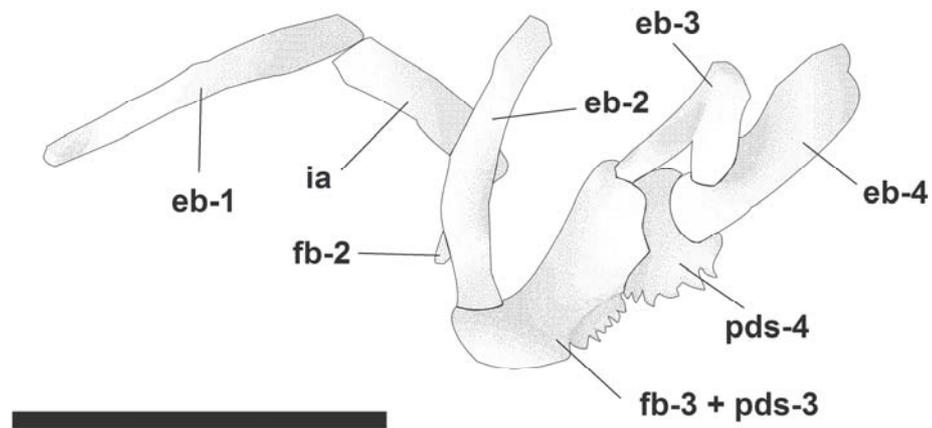


Figura 24: Desenho do arco branquial dorsal de *Synbranchus marmoratus* em vista dorsal. Espécime MIRJ 02. Escala: 10 mm.

Os epibrânquiais (**eb**) são quatro pares de ossos que se articulam lateralmente com os respectivos ceratobrânquiais.

O primeiro epibrânquial (**eb-1**) (Figura 24) apresenta-se delgado e alongado. Esse osso apresenta-se girado para frente, posicionando-se atrás do opérculo, estando ligado a esse osso por um tecido conectivo, unindo o aparato opercular ao arco branquial dorsal. O primeiro epibrânquial articula-se com o interarcual ossificado, que repousa sobre a sua borda postero-dorsal. Ventralmente, esse osso articula-se com o primeiro ceratobrânquial.

O segundo epibrânquial (**eb-2**) (Figuras 24 e 25) possui o formato de uma haste suavemente curvada. Esse osso articula-se com o segundo ceratobrânquial e, aproximadamente no seu comprimento médio, liga-se ventralmente ao interarcual e ao segundo faringobrânquial. Posteriormente, o segundo epibrânquial conecta-se com o terceiro faringobrânquial.

O terceiro epibrânquial (**eb-3**) (Figura 24) articula-se com o terceiro ceratobrânquial. Esse osso apresenta-se pequeno e forçado, assemelhando-se a um “Y” com a extremidade bifurcada voltada para a linha média. A extremidade anterior da bifurcação articula-se com o terceiro faringobrânquial e a posterior com o quarto epibrânquial.

O quarto epibrânquial (**eb-4**) (Figura 24) apresenta-se como uma haste que articula-se com o quarto ceratobrânquial, com o terceiro epibrânquial e com a quarta placa dentífera superior (**pds-4**) (“fourth upper pharyngeal tooth plate” de Rosen e Greenwood, 1976).

Os faringobrânquiais (**fb**) são dois pares de ossos que se articulam posteriormente aos epibrânquiais.

O segundo faringobranquial (**fb-2**) (Figuras 24 e 25) localiza-se abaixo do segundo epibranchial e apresenta-se voltado para frente, posicionando-se transversalmente em relação ao eixo do segundo epibranchial. Esse osso se apresenta reduzido a um minúsculo ossículo e não possui dentes. O segundo faringobranquial articula-se dorsalmente com o segundo epibranchial e anteriormente com o interarcual.

O terceiro faringobranquial (**fb-3**) (Figura 24) localiza-se posterior ao terceiro e ao quarto epibranchiais. Esse osso se apresenta mais largo, robusto e possui, fundida à sua face ventral, uma placa dentígera (“dermal toothed component of pharyngobranchial” de Rosen e Greenwood, 1976) correspondente à terceira placa dentígera superior (**pds-3**) (“third upper pharyngeal tooth plate” de Rosen e Greenwood, 1976). O terceiro faringobranquial apresenta-se articulado anteriormente com o terceiro epibranchial e ligado à quarta placa dentígera superior, localizada entre esse osso e o quarto epibranchial. Posteriormente, esse osso articula-se com o segundo epibranchial.

O interarcual (**ia**) (Figuras 24 e 25) localiza-se entre o primeiro epibranchial e o pequeno segundo faringobranquial. Esse osso apresenta-se ossificado e bem desenvolvido. Sua porção anterior articula-se com o primeiro epibranchial e sua porção distal articula-se com o segundo faringobranquial. Postero-dorsalmente, esse osso liga-se ao segundo epibranchial.

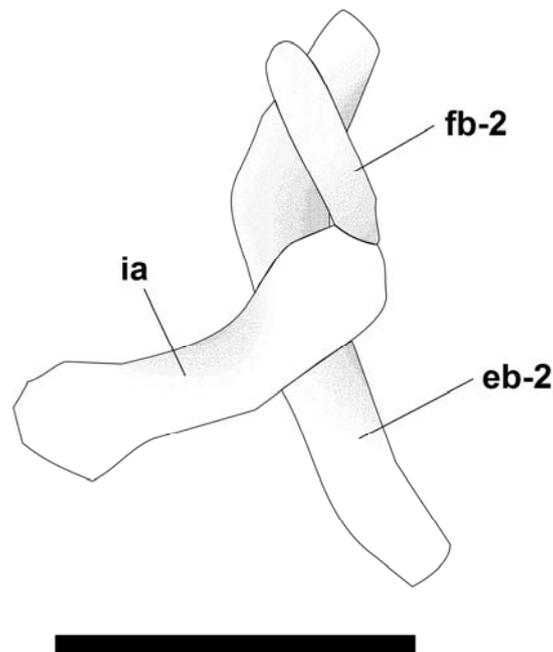


Figura 25: Desenho da parte anterior do arco branquial dorsal, em vista ventral, de *Synbranchus marmoratus*. Destaque para a posição transversal do segundo faringobranquial (fb-2) em relação ao eixo do segundo epibranchial (eb-2). Espécime MIRJ 02. Escala: 5 mm.

- Arco branquial ventral

O arco branquial ventral é formado por: três basibrânquiais, três pares de hipobrânquiais e cinco pares de ceratobrânquiais. Esse conjunto se caracteriza por apresentar o primeiro basibrânquial fusionado ao basiial (ROSEN e GREENWOOD, 1976).

Os basibrânquiais (**bb**) são três ossos ímpares, sem dentes, localizados na linha média, formando o alicerce central do arco branquial ventral.

O primeiro basibrânquial (**bb-1**) (Figuras 21, 23 e 26) localiza-se na linha médio-anterior do arco branquial ventral. Esse osso apresenta-se fusionado ao basiial, formando uma estrutura robusta. Sua superfície dorsal apresenta-se acentuada, com a face posterior formando uma estrutura côncava, com a superfície ventral ligeiramente mais alongada, estendendo-se posteriormente. Lateralmente, o primeiro basibrânquial articula-se com os hipohiais dorsais e, ventralmente, com o urohial. Posteriormente, o primeiro basibrânquial liga-se aos primeiros hipobrânquiais, que medeiam a conexão desse osso com o segundo basibrânquial.

O segundo basibrânquial (**bb-2**) (Figura 26) localiza-se posterior ao primeiro basibrânquial. Esse elemento é o mais alongado dos três basibrânquiais, apresentando, aproximadamente, o dobro do comprimento do terceiro basibrânquial. O segundo basibrânquial articula-se anteriormente com os primeiros hipobrânquiais e, posteriormente, com o terceiro basibrânquial e com os segundos hipobrânquiais.

O terceiro basibrânquial (**bb-3**) (Figura 26) forma o componente distal do eixo médio formado pelos basibrânquiais, localizado entre os terceiros hipobrânquiais. Esse osso apresenta-se reduzido e delgado. O terceiro basibrânquial possui o formato aproximadamente losangular, formando duas faces anterolaterais estreitas para o encaixe dos segundos hipobrânquiais, seguidas de uma região mais dilatada, que se afina posteriormente. Anteriormente, esse osso articula-se com o primeiro basibrânquial e segundos hipobrânquiais e, posteriormente, com os terceiros hipobrânquiais.

Os hipobrânquiais (**hb**) consistem em três ossos pares achatados dorso-ventralmente, sem dentes e limitados, anteriormente, pelos basibrânquiais e, posteriormente, pelos seus respectivos ceratobrânquiais.

O primeiro hipobrânquial (**hb-1**) (Figura 26) apresenta-se largo e alongado, sendo o maior dos três elementos ósseos – possui, aproximadamente, o dobro do primeiro e segundo hipobrânquiais. Esse osso possui o formato aproximadamente retangular e apresenta um processo anterior ventral que se articula à base do primeiro basibrânquial, excluindo a

conexão do primeiro basibranquial com o segundo, intermediando a conexão entre esses dois ossos. Posteriormente, o primeiro hipobranquial articula-se com o primeiro ceratobranquial.

O segundo hipobranquial (**hb-2**) (Figura 26) apresenta-se mais curto que o primeiro e também possui o formato aproximadamente retangular. Esse osso apresenta uma projeção anterior em forma de espinho na sua superfície anterolateral. Anteriormente, esse osso articula-se entre o segundo e terceiro basibranquiais e, posteriormente, com o segundo ceratobranquial.

O terceiro hipobranquial (**hb-3**) (Figura 26) é o menor dos três componentes ósseos. Esse osso possui o formato aproximadamente retangular e também possui uma projeção anterior, todavia, suavemente mais acentuada, quase alcançando o segundo hipobranquial em alguns espécimes. Anteriormente, o terceiro hipobranquial conecta-se ao terceiro basibranquial, lateralmente, articula-se com o terceiro ceratobranquial e, posteriormente, une-se através de um tecido conectivo à porção anterior do quarto ceratobranquial.

Os ceratobranquiais (**cb**) são cinco pares de ossos alongados, constituindo os maiores ossos do arco branquial ventral.

O primeiro, segundo, terceiro e quarto ceratobranquiais (**cb-1**, **cb-2**, **cb-3** e **cb-4**) (Figura 26) apresentam-se essencialmente iguais: alongados e curvados para cima. Os três primeiros ceratobranquiais apresentam filamentos branquiais na sua superfície dorsolateral, entretanto, o quarto ceratobranquial não possui filamentos branquiais. O primeiro, segundo e terceiro ceratobranquiais articulam-se, respectivamente, com o primeiro, segundo e terceiro hipobranquiais anteriormente e com o primeiro, segundo e terceiro epibrânquiais posteriormente. Já o quarto ceratobranquial, articula-se, na sua porção anterior, com o terceiro epibrânquial anteriormente e com o quinto ceratobranquial posteriormente. Na sua região distal, o quarto ceratobranquial articula-se com o quarto epibrânquial e, em alguns espécimes conecta-se ao cleitro através de um tecido conjuntivo (ver descrição da cintura peitoral na página 67).

O quinto ceratobranquial (**cb-5**) (Figura 26) apresenta-se alongado e curvado como os quatro primeiros, no entanto, possui uma placa dentígera inferior (**pdi**) (“lower pharyngeal jaw” de Travers, 1984a) estreita e alongada em sua superfície dorsal, opostamente posicionada na direção da terceira e da quarta placa dentígera superior. Anteriormente, esse osso conecta-se ao quarto ceratobranquial e, posteriormente, liga-se ao cleitro através de um tecido conectivo (ver descrição da cintura peitoral na página 67).

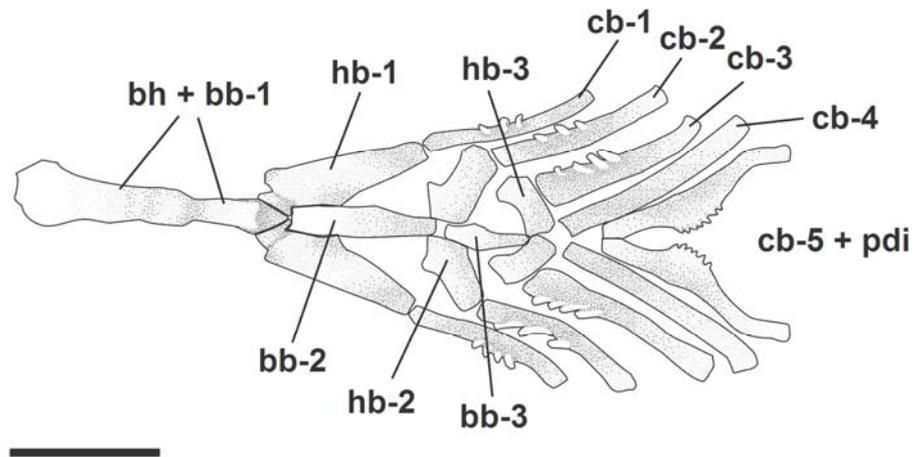


Figura 26: Desenho do arco branquial ventral de *Synbranchus marmoratus* em vista dorsal. Espécime MIRJ 02. Escala: 10 mm.

3.2.1.2. Esqueleto pós-craniano

3.2.1.2.1. Cintura peitoral

A cintura peitoral se apresenta deslocada para trás – na direção aproximada entre a quarta e a quinta vértebras e o supracleitro não se conecta ao pós-temporal.

O pós-temporal (**pst**) (Figura 27) é encontrado posterior ao epiótico. Esse osso se articula ao neurocrânio através do epiótico, mas se apresenta afastado da cintura peitoral, não se conectando ao supracleitro. Foram observadas variações individuais com relação ao formato desse osso. Em alguns indivíduos, esse osso se apresenta reduzido a uma simples haste alongada. Outros indivíduos apresentam o pós-temporal mais desenvolvido, com a face dorsal triangular, possuindo, ou não, a extremidade posterior alargada, terminando em formato aproximado de seta.

O supracleitro (**scl**) (Figura 27) localiza-se acima do cleitro. Esse osso se apresenta reduzido e o seu formato apresenta algumas variações individuais. Em alguns espécimes, o supracleitro se apresenta estreito com a superfície dorsal mais alargada e as bordas arredondadas. Em outros indivíduos, esse osso apresenta-se robusto e alargado na sua região média. O supracleitro se articula à face externa superior do cleitro, subrepondo parte desse

osso e voltado para a região anterior. No entanto, não se articula ao pós-temporal, não conectando o neurocrânio à cintura peitoral (característica observada no gênero *Synbranchus* e nas espécies *Monopterus cuchia* e *M. boueti*) (ROSEN e GREENWOOD, 1976).

O cleitro (**cl**) (Figura 27) é o maior osso da cintura peitoral. Esse osso se apresenta livre do neurocrânio, conectando-se apenas ao quarto e/ou quinto ceratobranquiais e/ou à quarta ou quinta vértebra por uma conexão de tecido conjuntivo ou, muitas vezes, se apresenta totalmente livre do restante dos ossos. O cleitro se apresenta robusto e possui o formato de uma haste curvada na região ventral, onde se encontra com sua contraparte na linha média, abaixo do quarto e quinto ceratobranquiais. O cleitro apresenta-se deslocado para trás, com a superfície dorsal ao nível da quarta ou quinta vértebras (sinapomorfia de *Synbranchus marmoratus*). Sua extremidade dorsal se articula com o supra-cleitro. Anteriormente, o cleitro pode estar conectado aos ceratobranquiais e/ou às vértebras.

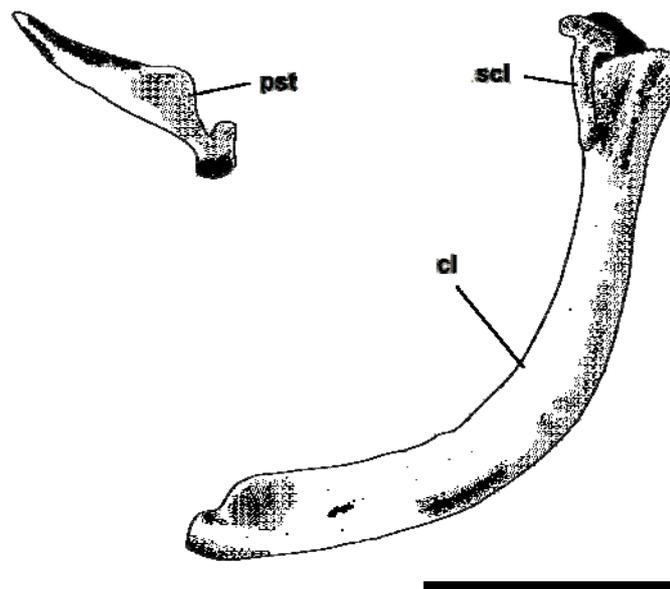


Figura 27: Desenho da cintura peitoral de *Synbranchus marmoratus* em vista lateral. Espécime CHPA 07. Escala: 5 mm.

3.2.1.2.2. Coluna vertebral

Nos espécimes analisados, o número total de vértebras variou de 132 a 159. O número de vértebras abdominais (ROSEN e GREENWOOD, 1976; TRAVERS, 1984a; BRITZ e KOTTELAT, 2003) variou de 76 a 87 e o número de vértebras caudais variou de 51 a 72.

Com exceção da primeira, as vértebras apresentam-se maiores anteriormente e, gradativamente, reduzem-se posteriormente. As últimas vértebras caudais são estruturas extremamente diminutas (folículos de ossos, segundo Rosen e Greenwood, 1976) onde, em alguns espécimes, não é possível distinguir o centro vertebral das demais estruturas acessórias que compõem a vértebra. Todas as vértebras possuem arco neural (**arn**) e espinho neural (**esn**), que se apresentam robustos e expandidos em vista lateral nas primeiras vértebras e afinam-se gradativamente. Desde a primeira vértebra, está presente um par de pós-zigapófises (**poz**) bem desenvolvidas. Aproximadamente a partir da sétima vértebra todos os espécimes apresentam pré-zigapófises (**prz**), que se apresentam inicialmente reduzidas e fusionadas ao espinho neural e desenvolvem-se nas vértebras subsequentes, até desaparecerem novamente em torno da vigésima vértebra caudal. As cinco primeiras vértebras possuem, em cada um dos lados, um epicentral (**epc**) (TRAVERS, 1984a, BRITZ e KOTTELAT, 2003) – erroneamente interpretado como costela pleural por Rosen e Greenwood, 1976 e Travers, 1984b – articulado na extremidade distal do processo transversal (**prt**). As costelas pleurais (ROSEN e GREENWOOD, 1976; TRAVERS, 1984a) (costelas de BRITZ e KOTTELAT, 2003) estão presentes a partir da sexta vértebra e são sustentadas pelas parapófises, que apresentam uma quilha vertical para a articulação das costelas pleurais. As costelas pleurais se estendem posteriormente, mesmo após a fusão das parapófises e formação do canal hemal e do espinho hemal, desaparecendo gradativamente nas vértebras caudais mais distais. Na formação do canal e do espinho hemais, as parapófises direcionam-se para baixo, mantendo, todavia, a quilha vertical onde se articulam as costelas em posição horizontal até, aproximadamente, a vigésima vértebra caudal, possibilitando a articulação das costelas pleurais nas vértebras caudais.

A primeira vértebra (Figura 28) é a menor de todas as vértebras pré-caudais. Anteriormente, essa vértebra possui uma superfície convexa formando plugue de articulação da primeira vértebra (ROSEN e GREENWOOD, 1976) (“*hemispherical condyle*” de Britz e Kottelat, 2003) para o encaixe do côndilo de articulação côncavo do basioccipital, estabelecendo uma articulação do tipo plugue (“*pluglike*” de Rosen e Greenwood, 1976).

Acima dessa articulação, a primeira vértebra possui dois processos laterais (**prl**) (ROSEN e GREENWOOD, 1976) ou flanges laterais (ROSEN e GREENWOOD, 1976) que se articulam com as duas facetas laterais na região ventral do exoccipital contribuindo para a junção da primeira vértebra com o neurocrânio. A primeira vértebra possui um par de processos transversos (ROSEN e GREENWOOD, 1976; BRITZ e KOTTELAT, 2003) ligados um par de epicentraes, além de um par de pós-zigapófises, um espinho neural e um arco neural.

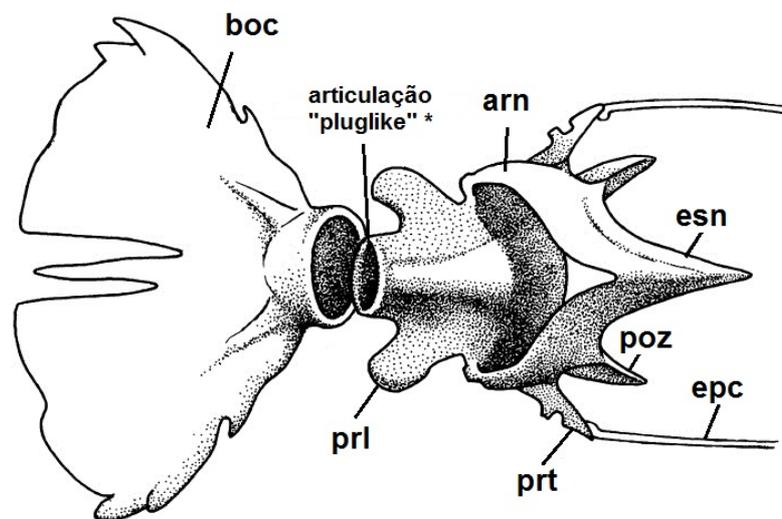


Figura 28: Desenho ilustrando, em vista dorsal, a conexão entre o basioccipital e a primeira vértebra de *Synbranchus marmoratus*. AMNH 30213. Sem escala. (Modificado de Rosen e Greenwood, 1976).

* Termo em inglês utilizado por Rosen e Greenwood, 1976.

3.2.1.2.3. Esqueleto caudal

O esqueleto da nadadeira caudal apresenta-se reduzido e a complexidade da sua estrutura varia individualmente. Na forma mais simplificada encontrada, é possível visualizar apenas a última vértebra caudal diferenciada em um centro pré-ural. Os demais elementos do complexo caudal estão ausentes (Figura 29). Outros indivíduos apresentam o esqueleto caudal composto por um centro pré-ural fundido a um único hipural. Nos espécimes que possuíam o esqueleto caudal um pouco mais desenvolvido, observou-se um pré-ural fusionado a uma placa formada por hipurais fusionados, sendo possível distinguir uma massa de epurais

fusionados e um parhipural ventralmente e, em alguns desses espécimes, observou-se de quatro a cinco raios cartilagosos não segmentados (Figura 30).



Figura 29: Fotografia da região posterior de um espécime de *Synbranchus marmoratus* diafanizado. Espécime SGRJ 01. Escala: 10 mm.

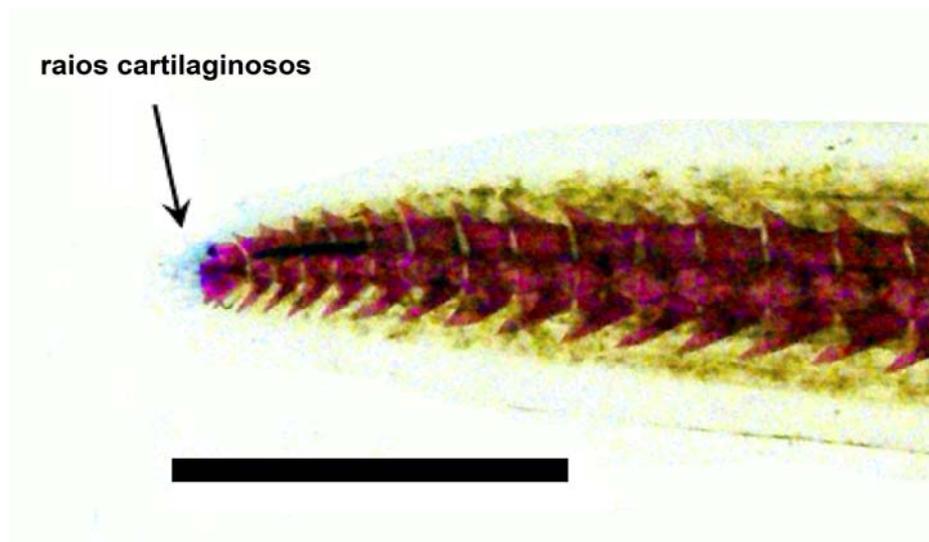


Figura 30: Fotografia da região posterior de um espécime de *Synbranchus marmoratus* diafanizado. Espécime GURJ 01. Escala: 10 mm.

4. DISCUSSÃO

Conforme mencionado anteriormente, devido à ausência de um estudo osteológico completo das espécies do gênero *Synbranchus*, a compreensão de alguns caracteres diagnósticos e consequente distinção desses táxons permanecem incertas.

Ainda que algumas estruturas esqueléticas tenham sido apresentadas em trabalhos anteriores (ROSEN e RUMNEY, 1972; ROSEN e GREENWOOD, 1976, FAVORITO-AMORIM, 1992,1998), com exceção dos ossos da região branquial, os demais elementos foram abordados apenas de modo superficial (e.g., ossos das regiões orbital e ótica do neurocrânio, entre outros) ou sequer foram mencionados (e.g., ossos da série opercular, intercalar, simplético, entre outros).

O presente estudo apresentou, pela primeira vez, uma descrição detalhada da osteologia completa da espécie *Synbranchus marmoratus*. A análise da morfologia esquelética dessa espécie revelou-se como uma importante ferramenta taxonômica, oferecendo bases para uma discussão sobre a validade de alguns dos caracteres diagnósticos propostos para as espécies do gênero *Synbranchus*. Os resultados das análises realizadas serão discutidos a seguir.

Muito embora o gênero *Synbranchus* seja considerado um grupo monofilético, verificou-se, com base na revisão bibliográfica e nos espécimes observados no presente estudo, que alguns caracteres diagnósticos definidos para o gênero não são exclusivos para o grupo e/ou são extremamente variáveis entre os espécimes.

A diagnose do gênero *Synbranchus* foi apresentada na ampla revisão da família Synbranchidae realizada por Rosen e Greenwood (1976). Entretanto, nesse mesmo trabalho, os autores afirmam que alguns estados de caracteres definidos como diagnósticos para esse gênero – e.g., o pós-temporal reduzido a uma simples haste desarticulada do supracleito, a cintura escapular deslocada para a região posterior, e o processo coronóide do articular reduzido – são compartilhados com algumas espécies do gênero *Monopterus*. O último estado citado (o processo coronóide do articular reduzido) também foi observado, pelos mesmos autores, no gênero monoespecífico *Macrotrema*. Além disso, Favorito-Amorim (1998) observou exemplares do gênero *Ophisternon* que apresentavam o pós-temporal reduzido e desarticulado do supracleito.

A partir da análise dos espécimes observados no presente estudo, observou-se que, em alguns indivíduos – em especial espécimes maiores 400 mm de comprimento total – o pós-

temporal apresenta-se reduzido, mas não se resume a uma simples haste. Esse osso apresenta-se mais desenvolvido, com a região mediana alargada dorsalmente e a extremidade posterior alargada (Figuras 14 e 27). Dessa maneira, é possível afirmar que esse carácter diagnóstico mostra-se duvidoso para o gênero *Synbranchus*, pois não se repete em todos os espécimes desse grupo.

Rosen e Greenwood (1976) propõem a filogenia da família Synbranchidae, onde o gênero *Synbranchus* se diferencia do gênero *Ophisternon* por duas características: **1.** raios branquiostegais com a metade distal mal ossificada ou ausente e **2.** primeiro epibranchial sem um entalhe profundo para a cartilagem interarcual ossificada (caracteres 18 e 19 de Rosen e Greenwood, 1976⁶).

Entretanto, a ossificação dos raios branquiostegais mostra-se variável e de difícil interpretação. Segundo Rosen e Greenwood (1976), os raios branquiostegais podem ser de dois tipos diferentes: **1.** os gêneros *Macrotrema* e *Ophisternon* possuem os raios branquiostegais longos, delgados e afinam-se posteriormente até se tornarem filamentos finos; **2.** os gêneros *Monopterus* e *Synbranchus*, possuem a ossificação nos raios branquiostegais abruptamente reduzida na metade do seu comprimento e, posteriormente, são pouco ossificados ou compostos por cartilagem. Contudo, esse mesmo trabalho mostrou que, em alguns espécimes maiores do gênero *Synbranchus*, os raios branquiostegais simplesmente afinam-se posteriormente, constituindo uma estrutura delicadamente ossificada. Além disso, os autores não apresentam nenhuma ilustração ou fotografia de nenhum dos tipos raios branquiostegais e não explicam com clareza qual seria a diferença entre uma estrutura que se afina posteriormente formando filamentos finos (presente nos gêneros *Macrotrema* e *Ophisternon*) e outra que se afina posteriormente formando uma estrutura finamente ossificada (presente em alguns espécimes do gênero *Synbranchus*).

Deste modo, os próprios autores afirmam que esse carácter é discutível e o excluem, propondo uma filogenia alternativa, onde há uma tricotomia entre os gêneros *Synbranchus*, *Ophisternon* e *Monopterus* (Figura 31). Na segunda filogenia proposta, o carácter 19 (ausência ou presença de um entalhe profundo no primeiro epibranchial para o encaixe da cartilagem interarcual ossificada) também é excluído.

⁶ Cf. Rosen e Greenwood, 1976, p. 60-61.

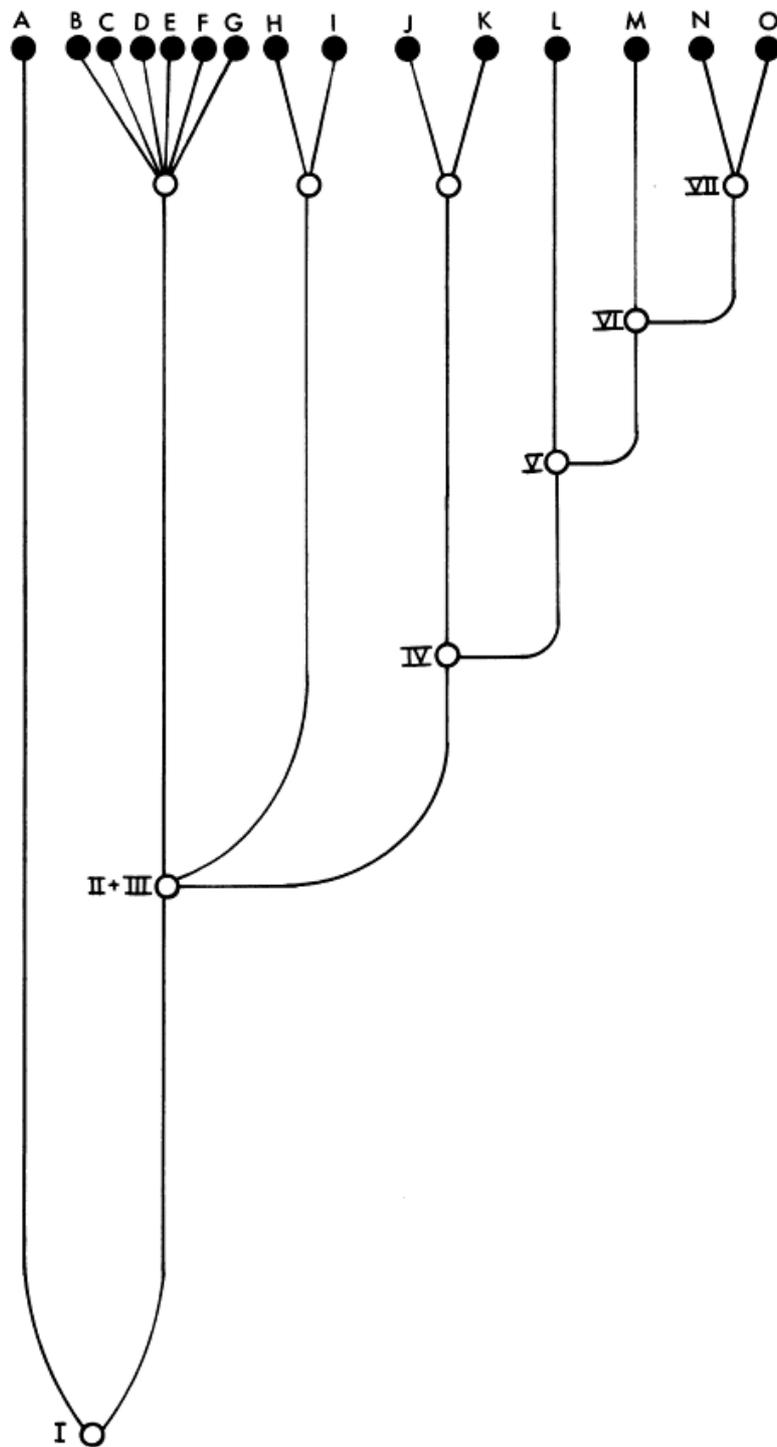


Figura 31: Filogenia alternativa proposta por Rosen e Greenwood (1976) para a família Synbranchidae. (A) *Macrotrema caligans*; (B) *Ophisternon afrum*; (C) *O. aenigmaticum*; (D) *O. bengalense*; (E) *O. gutturale*; (F) *O. candidum*; (G) *O. infernale*; (H) *Synbranchus madeirae*; (I) *S. marmoratus*; (J) *Monopterus albus*; (K) *M. "indicus"* (espécie descrita por Eapen, 1963, que não foi vista pelos autores); (L) *M. boueti*; (M) *M. indicus*; (N) *M. fossorius*; (O) *M. cuchia*. (Retirado de Rosen e Greenwood, 1976).

Portanto, a imprecisão da descrição torna o carácter duvidoso, uma vez que não é possível diferenciar com clareza os diferentes estados de carácter. Nos espécimes observados no presente trabalho foi possível verificar que os raios branquiostegais afinam-se posteriormente, tornando-se ossificações finas em alguns espécimes ou estruturas cartilagenosas em outros.

Outra questão é a dificuldade para se estabelecer um padrão para caracteres que apresentam variações individuais, como a estrutura da nadadeira caudal. Segundo Rosen e Greenwood (1976), algumas espécies dos gêneros *Synbranchus* e *Ophisternon* podem apresentar três a sete raios ossificados na nadadeira caudal, entretanto, nenhum elemento do tipo hipural (“hipural-like”⁷) pode ser detectado. Na análise realizada no presente estudo, foi possível observar que a estrutura da nadadeira caudal tende a uma simplificação que varia de maneira gradual entre os espécimes. Alguns espécimes aqui observados se encaixavam no padrão estabelecido pelos autores. No entanto, em determinados espécimes, foi possível observar, ainda que reduzidos e simplificados, elementos “hipural-like” ossificados, como um único hipural ou uma placa formada por hipurais fusionados e um parhipural (Figura 30).

No presente estudo, foram examinadas também algumas características diagnósticas descritas para as espécies do gênero *Synbranchus*.

Segundo Rosen e Greenwood (1976), a espécie *Synbranchus marmoratus* possui as seguintes características diagnósticas: a coloração do corpo com pintas ou manchas; o comprimento pós-anal equivale a 23 a 34% do comprimento total do corpo; os espinhos neurais da região abdominal curtos e robustos, sendo mais curtos que a distância entre dois espinhos sucessivos; a superfície anterior (porção visível, não coberta pelos frontais) dos ossos parietais possui o formato retangular, ou marcadamente quadrado nos espécimes maiores de 200 mm; a cintura escapular deslocada posteriormente, com a porção dorsal do cleitro na direção entre a quarta e a quinta vértebras.

Já a espécie *S. madeirae*, diferencia-se por apresentar: a coloração do corpo cinza ou turva com uma larga banda pálida na região médio-dorsal do corpo, cercada por linhas finas e escuras e machas esbranquiçadas; o pedúnculo caudal medindo 35 a 37% do comprimento total do corpo; os espinhos neurais da região abdominal longos e delgados, sendo mais longos que a distância entre dois espinhos sucessivos; os ossos parietais apresentam-se arredondados na superfície anterior; a extremidade dorsal do cleitro na direção entre a quinta e a sexta vértebras.

⁷ “Occasional specimens of *Ophisternon* and *Synbranchus* species have from three to seven unossified rays still present, but no hypural-like structures can be detected.” (Cf. Rosen & Greenwood, 1976, p.48).

A descrição da espécie *Synbranchus madeirae* mostra-se particularmente interessante, pois parte dos espécimes de *S. marmoratus* utilizados como base de comparação por Rosen e Rumney (1972) foram posteriormente utilizados para a descrição da espécie *Ophisternon aenigmaticum* por Rosen e Greenwood (1976). Dessa maneira, a diagnose de *S. madeirae* foi apresentada no trabalho de Rosen e Greenwood (1976) após a realização de uma revisão dos caracteres estabelecidos anteriormente por Rosen e Rumney (1972). Ainda assim, verificou-se que alguns dos caracteres diagnósticos definidos após a revisão são compartilhados com as outras espécies do gênero *Synbranchus*, como será discutido posteriormente.

A descrição da espécie *S. lampreia*, realizada por Favorito *et al.* (2005) baseia-se em padrões de coloração, contagem de vértebras, morfometria, características anatômicas externas, ontogenia e aspectos ecológicos. Essa descrição envolveu um amplo estudo e apresentou aspectos até então desconhecidos para as espécies do gênero *Synbranchus*. Visto que diversas características descritas para *Synbranchus lampreia* não foram analisadas nas demais espécies do gênero, essa espécie distingue-se, basicamente, pela coloração do corpo, que consiste em um castanho claro, com discretos pontos marrons e com manchas arredondadas pretas ou marrons distribuídas ao longo do corpo e, raramente, na cabeça. Os demais caracteres determinados por Rosen e Greenwood (1976) não foram analisados para essa espécie – formato dos espinhos neurais e o formato da superfície anterior dos parietais – ou não são exclusivos para essa espécie – a posição do cleitro, compartilhada com a espécie *S. madeirae*, e o comprimento do pedúnculo caudal, compartilhada com a espécie *S. marmoratus*. Os outros caracteres apresentados na diagnose dessa espécie sobrepõem-se aos valores encontrados para a espécie *S. madeirae* – número de vértebras totais e número de vértebras caudais – ou são difíceis de serem avaliados, como o lábio superior e a saliência na região dorsal da cabeça de *S. lampreia* que, segundo os autores, são, aparentemente, menos desenvolvidos do que em *S. marmoratus*.

No caso dos espécimes aqui analisados, o comprimento do pedúnculo caudal variou de 23 a 33% do comprimento total do corpo e a porção dorsal do cleitro dispôs-se na direção entre a quarta e a quinta vértebras, assim como diagnosticado para *S. marmoratus*. Observou-se um resultado semelhante com relação ao formato da margem anterior dos parietais, que se apresentou retangular ou quadrada como na espécie *S. marmoratus*, entretanto, as duas formas foram observadas em espécimes maiores que 200 mm de comprimento total, indicando que o contorno não variou de acordo com o tamanho do animal. Além disso, ao analisar a explanação desse carácter – descrito por Rosen e Rumney (1972) e confirmado por Rosen e Greenwood (1976) –, notou-se que o formato da margem anterior dos parietais é determinado,

na realidade, pela união da margem posterior dos frontais, como resultado do crescimento desses ossos sobre os parietais⁸. Dessa maneira, esse caracter se refere, mais precisamente, ao formato moldado pelo alinhamento da margem posterior dos frontais e não pela margem anterior dos parietais. Com relação ao formato dos espinhos neurais das vértebras da região abdominal, deparou-se com uma condição intermediária à diagnosticada para as espécies *S. marmoratus* e *S. madeirae*, na qual, embora os espinhos sejam curtos e robustos, não se apresentaram mais curtos que a distância entre dois espinhos sucessivos.

O padrão de coloração – único caracter capaz de distinguir, a principio, a espécie *S. lampreia* das demais – manifesta-se como um caracter duvidoso para a diferenciação das espécies, pois alguns estudos verificaram que a cor dos espécimes desse grupo pode se alterar de acordo com a coloração do substrato (MATSUNGA *et al.*,1989; ABRÃO *et al.*,1991; RAMANZINI *et al.*,2006).

A contagem de vértebras – outro caracter apresentado na diagnose de *S. lampreia* –, além de sobrepor-se à encontrada para a espécie *S. madeirae*, mostrou-se extremamente variável, impedindo o estabelecimento de um padrão – fato verificado também nos trabalhos de Rosen e Rumney (1972) e Rosen e Greenwood (1976). Como reportado em outros trabalhos (MCDOWALL, 2008; WARD e MEHTA, 2010), há uma infinidade de fatores, ambientais e genéticos, que influenciam o número de vértebras em peixes (especialmente os de forma corporal alongada), tornando complexo o estabelecimento de um padrão para comparação entre espécimes. Do mesmo modo, não foi possível avaliar outros caracteres definidos para a espécie *S. lampreia*, pois o presente estudo incluiu apenas espécimes adultos e, conforme citado no início dessa discussão, foram considerados, a principio, apenas os caracteres osteológicos.

Na Tabela 2 são apresentados, de maneira resumida, os caracteres diagnósticos descritos na literatura e os estados de caracter observados no presente estudo.

⁸ [...] “the anterior margin of the parietal is squared off as a result of the backward growth of the frontals in the midline.” (Cf. Rosen e Rumney, 1972, p.29).

Tabela 2: Resumo dos caracteres diagnósticos descritos para as espécies do gênero *Synbranchus* e estados de caracter observados nos espécimes analisados no presente estudo.

Caracter	<i>S. marmoratus</i>	<i>S. madeirae</i>	<i>S. lampreia</i>	Observados
Formato dos espinhos neurais	Curtos e robustos, sendo mais curtos que a distância entre dois espinhos sucessivos	Longos e delgados, sendo mais longos que a distância entre dois espinhos sucessivos	-	Curtos e robustos, porém mais longos que a distância entre dois espinhos sucessivos
Formato dos parietais	Retangular ou quadrado	Arredondado	-	Retangular ou quadrado
Posição do cleitro	4 ^a e 5 ^a vértebras	5 ^a e 6 ^a vértebras	5 ^a e 6 ^a vértebras	4 ^a e 5 ^a vértebras
Nº total de vértebras	118 a 154	154 a 166	161 a 174	132 a 159
Nº de vértebras caudais	37 a 73	65 a 73	68 a 76	51 a 72
Comprimento do pedúnculo caudal	23 a 34% do CT	35 a 37 % do CT	23 a 29% do CT	23 a 33% do CT

Conforme apresentado nos resultados, não foram observadas diferenças morfológicas significativas entre os espécimes provenientes das diferentes localidades que justificasse a separação desses dois grupos em espécies distintas. Com base nos caracteres diagnósticos supracitados e na distribuição da espécie, todos os indivíduos foram considerados como pertencentes à espécie *Synbranchus marmoratus*.

5. CONCLUSÕES

O histórico da família Synbranchidae (com ênfase no gênero *Synbranchus*) apresentado no presente estudo foi capaz de auxiliar a compreensão de algumas das incertezas que ainda permeiam a história desse grupo.

A taxonomia e a sistemática do gênero *Synbranchus* – sobretudo da espécie *Synbranchus marmoratus* – foram alteradas (e continuam sendo) diversas vezes no decurso da história desses grupos. Ainda hoje, as relações desses táxons permanecem incertas, evidenciando as dificuldades envolvidas na realização de estudos compreendendo esses grupos.

A análise dos acontecimentos revelou que toda essa complexidade está relacionada, entre outros fatores, à ocorrência de espécies nominais descritas de maneira imprecisa e/ou desprovida de estudos comparativos adequados. Este fato foi também confirmado pela revisão dos caracteres diagnósticos do gênero *Synbranchus* e de suas espécies. Os resultados mostraram que a validade de alguns desses atributos permanece controversa, indicando a escassez de caracteres realmente informativos e confiáveis para esses táxons.

A descrição osteológica completa da espécie *Synbranchus marmoratus* apresentada, pela primeira vez, no presente trabalho, revelou ser uma excelente ferramenta taxonômica para esse grupo. Os resultados apresentados ofereceram subsídios para uma melhor compreensão da osteologia das espécies da família Synbranchidae e para a realização de possíveis redescrições de algumas dessas espécies.

Muito embora a comparação osteológica dos espécimes provenientes das diferentes localidades não tenha sustentado a separação desses dois grupos em espécies distintas, o exame desses espécimes auxiliou a elaboração de uma descrição osteológica mais detalhada, relevando a existência de variações individuais anteriormente desconhecidas para a espécie *S. marmoratus*. Além disso, algumas dessas variações individuais mostraram-se conflitantes com certos caracteres diagnósticos definidos para essa espécie, fornecendo bases para a revisão desses caracteres.

REFERÊNCIAS

- ABRAO, M. S. *et al.* Peculiar alpha-adrenoceptors promote pigment aggregation in the teleost, *Synbranchus marmoratus* melanophores. *Comparative Biochemistry and Physiology*, v. 99, p. 147-151, 1991.
- BAILEY, R. M.; GANS, C. Two new synbranchid fishes, *Monopterus roseni* from Peninsular India and *M. desilvai* from Sri Lanka. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, n. 726, p. 1-18, 1998.
- BERG, L. S. *Sistema ryboobraznykh i ryb, nyne zhivushchikh i iskopaemykh*. Moskva : Akademiia nauk SSSR. 1940. 517 p. (Trudy Zoologicheskogo instituta Akademii nauk SSSR). [*Classification of fishes, both recent and fossil*. Bangkok : Document Reproduction Unit, Thai National Documentation Centre, Applied Scientific Research Corp. of Thailand, 1965. 304 p.].
- BERRA, T. M. *Freshwater fish distribution*. 2 ed. rev. San Diego, California: Academic Press, 2001. 604 p.
- BLEIZEFFER, R. G. C. Descripción osteológica de *Ophisternon aenigmaticum* (Pisces: Synbranchidae). 2000. 54f. Monografía. (Licenciatura em Biología) – Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, D.F. México.
- BLOCH, M. E. *Naturgeschichte der ausländischen fische*. Berlin: 1795, V. 2 (Pt 9), 192 p. [*Ichthyology, ou Histoire naturelle, generale et particuliere des poissons*. Berlin: 1795- 1797, Sér. 2, Pt. 12 , 142 p].
- _____. SCHNEIDER, J. G. *Systema ichthyologiae iconibus CX illustratum*. Jo. Gottlob Schneider, saxo. Berolini: 1801, 584 p.
- BOULENGER, G. A. Fishes (Systematic part). In: HARMER, S. F.; SHIPLEY, A. E. (Eds.). *The Cambridge Natural History*. London: Macmillan, 1904, v.7, p. 539-727.
- BRITO, P.; MEUNIER, F.; LEAL, M. E. C. Origine et diversification de l' ichtyofaune néotropical : une revue. *Cybium*, v. 31, n. 2, p. 149-163, 2007.
- BRITZ, R. A new earthworm eel of the genus *Chaudhuria* from the Ayeyarwaddy River Drainage, Myanmar (Teleostei: Synbranchiformes: Chaudhuriidae). *Zootaxa*, v. 2571, p. 62-68, 2010b.
- _____. *et al.* *Monopterus ichthyophoides*, a new species of scaled swamp eel (Teleostei: Synbranchiformes: Synbranchidae) from Mizoram, India. *Zootaxa*, v. 2936, p. 51-58, 2011.
- _____. FAVORITO, S.; JOHNSON, G. D. The hyopalatine arch of a 25 mm larva of *Synbranchus* and homology of the single pterygoid in the Synbranchidae (Teleostei: Synbranchiformes). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, v. 116, n. 2, p. 337-340, 2003a.

BRITZ, R.; KOTTELAT, M. Descriptive Osteology of the Family Chaudhuriidae (Teleostei, Synbranchiformes, Mastacembeloidei), with a Discussion of Its Relationships. *American Museum Novitates*, v. 3418, n. 3418, p. 1-62, 2003b.

_____. *Macrogathus aureus*, a new spiny eel of the *M. aculeatus* species group from the Upper Ayeyarwaddy River Drainage, Myanmar (Teleostei: Synbranchiformes: Mastacembelidae). *Zootaxa*, v. 2514, p. 55-60, 2010a.

_____. Ontogeny of the ethmoidal region and hyopalatine arch in *Macrogathus pancalus* (Percomorpha, Mastacembeloidei): with critical remarks on mastacembeloid inter-and intrarelationships. *American Museum Novitates*, n. 3181, 18 p. 1996.

_____. Two new species of *Mastacembelus* from Myanmar (Teleostei: Synbranchiformes: Mastacembelidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, v. 18, n. 3, p. 257-268, 2007.

CANTOR, T. E. Catalogue of Malayan fishes. *Journal of the Asiatic Society of Bengal*, v. 18, n. 2, p. 983-1443, 1849. *apud* TYLER, J. C.; FELLER, I. C. Caribbean marine occurrence in mangroves of a typically fresh-water Synbranchiform fish. *Gulf of Mexico Science*, v. 14, n. 1, p. 26-30, 1996.

CASTRO, R. M. C.; CASTRO, M. M. C. Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, sér. Zool*, v. 3, p. 25-32, 1987.

COLLINS, T. M. *et al.* Genetic Diversity in a Morphologically Conservative Invasive Taxon: Multiple Introductions of Swamp Eels to the Southeastern United States. *Conservation Biology*, v. 16, n. 4, p. 1024-1035, 2002.

CUVIER, G. *Le règne animal distribué d'après son organization, Tome II*. Paris: Deterville, 1817. 546 p.

FAVORITO-AMORIM, S. E. Relações filogenéticas da ordem Synbranchiformes e revisão sistemática da família Synbranchidae (Teleostei: Acanthopterygii). 1998. 217f. Tese (Doutorado em Ciências, área de Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

_____. Revisão sistemática das espécies brasileiras do gênero *Synbranchus* (Teleostei, Acanthopterygii). 1992. 84f. Dissertação (Mestrado em Ciências, área de Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

FAVORITO, S. E.; ZANATA, A. M.; ASSUMPCÃO, M. I. (Teleostei: Synbranchiformes: Synbranchidae) from ilha de Marajó, Pará, Brazil, with notes on its reproductive biology and larval development. *Neotropical Ichthyology*, v. 3, n. 3, p. 319-328, 2005.

FULLER, P. L.; NICO, L. G.; WILLIAMS, J. D. *Nonindigenous fishes introduced into inland waters of the United States*. American Fisheries Society, 1999. 613 p. (Special publication, 27) *apud* BERRA, T. M. *Freshwater fish distribution*. 2 ed. rev. San Diego, California: Academic Press, 2001. 604 p.

GOPI, K.C. A new Synbranchid fish, *Monopterus digressus* from Kerala, Peninsular India. *Records of Zoological Survey of India*, v. 100, n. 1-2, p. 137-143, 2002.

GOSLINE, W. A. The Relationships of the Mastacembelid and Synbranchid Fishes. *Japanese Journal of Ichthyology*, v. 29, n. 4, p. 323-328, 1983.

GRAHAM, J. B. *Air-Breathing Fishes: Evolution, Diversity, and Adaptation*. San Diego, California: Academic Press, 1997. 299 p.

GÜNTHER, A. *Catalogue of the fishes in the British Museum*. London: Printed by Order of the Trustees, 1859- 1870. 8 v. V. 8: Catalogue of the Physostomi: Gymnotidae, Symbranchidae, Murenidae, Pegasidae, Lophobranchii, Plectognathi, Dipnoi, Ganoidei, Chondropterygii, Cyclostomata, Leptocardii. 1970. 549 p.

JOHNSON, G. D.; PATTERSON, C. Percomorph phylogeny: a survey of acanthomorphs and a new proposal. *Bulletin of Marine Science*, v. 52, n. 1, p. 554-626, 1993.

KULLANDER, S. O. *Family Synbranchidae (Swamp-eels)*. In: REIS, R. E., KULLANDER, S. O., FERRARIS, C.J. (Eds) Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America. Porto Alegre: EDIPUCRS, 2003, p.594-595.

LA CÉPÈDE, B. G. E. *Histoire naturelle des poissons*. Paris: Plassan, 1798-[1803]. 5 v. V. 5: Histoire naturelle des poissons. Tome cinquième. 1803. 803 p.

LAKE, J. S. *Freshwater fishes and rivers of Australia*. Sydney: Thomas Nelson (Australia), 1971. 61 p. *apud* ROSEN, D. E.; GREENWOOD, P. H. A fourth neotropical species of synbranchid eel and the phylogeny and systematics of Synbranchiform fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 157 n. 1, 70 p., 1976.

LAUDER, G. V.; LIEM, K. F. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, v. 150, n. 3, p. 95-197, 1983.

LIEM, K. F. Functional design of the air ventilation apparatus and overland excursions by Teleosts. *Fieldiana Zoology*, v. 37, p. 1-29, 1987.

_____. Functional Morphology of the Integumentary, Respiratory, and Digestive Systems of the Synbranchoid Fish *Monopterus albus*. *Copeia*, v. 1967, n. 2, p. 375-388, 1967.

_____. Geographical and taxonomic variation in the pattern of natural sex reversal in the teleost fish order Synbranchiformes. *Journal of Zoology*, v. 156, n. 2, p. 225-238, 1968. *apud* LAUDER, G. V.; LIEM, K. F. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, v. 150, n. 3, p. 95-197, 1983.

_____. Larvae of air-breathing fishes as countercurrent flow devices in hypoxic environments. *Science*, v. 211, n. 4487, p. 1177-1179, 1981. *apud* LAUDER, G. V.; LIEM, K. F. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, v. 150, n. 3, p. 95-197, 1983.

LUNDBERG, J. G. *African-South American freshwater fish clades and continental drift: problems with a paradigm*. In: GOLDBLATT, P. (Ed.) *Biological Relationships between Africa and South America*. New Haven, Connecticut: Yale University Press, 1993, p. 156-199.

MATSUMOTO, S. Cryptic diversification of the swamp eel *Monopterus albus* in East and Southeast Asia, with special reference to the Ryukyuan populations. *Ichthyological research*, v. 57, p. 71–77, 2010.

_____. *et al.* An expanding distribution of a swamp-eel *Monopterus albus* (Teleostei: Synbranchidae) in Nara prefecture. *Japanese Journal of Ecology*, v. 48, p. 107-116, 1998. *apud* COLLINS, T. M. *et al.* Genetic Diversity in a Morphologically Conservative Invasive Taxon: Multiple Introductions of Swamp Eels to the Southeastern United States. *Conservation Biology*, v. 16, n. 4, p. 1024-1035, 2002.

MATSUNAGA, T. O. *et al.* Melanin concentrating hormone (MCH): structure-function aspects of its melanocyte stimulating hormone-like (MSH-like) activity. *Peptides*, v. 10, n. 4, p. 773-778, 1989.

MENON, A. G. K. Check list - freshwater fishes of India. *Records of the Zoological Survey of India*, 366 p., 1999 (Miscellaneous Publication, Occasional Paper, 175)

MERRICK, J. R.; SCHMIDA, G. E. *Australian freshwater fishes: biology and management*. Netley, Australia: Griffin Press, 1984. 409 p. *apud* COLLINS, T. M. *et al.* Genetic Diversity in a Morphologically Conservative Invasive Taxon: Multiple Introductions of Swamp Eels to the Southeastern United States. *Conservation Biology*, v. 16, n. 4, p. 1024-1035, 2002.

NELSON, J. S. *Fishes of the World*. 4. ed. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, 2006. 601 p.

PERDICES, A; DOADRIO, I.; BERMINGHAM, E. Evolutionary history of the synbranchid eels (Teleostei: Synbranchidae) in Central America and the Caribbean islands inferred from their molecular phylogeny. *Molecular phylogenetics and evolution*, v. 37, n. 2, p. 460-73, 2005.

RAMANZINI, G. C.; FILADELFI, A. M. C.; VISCONTI, M. A. Chromatic effects of endothelin family peptides in non-innervated fish, *Synbranchus marmoratus*, melanophores. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, v. 305, n. 7, p. 551–558, 2006.

RINGUELET, R. A.; ARAMBURU, R. H.; ARAMBURU, A. A. *Los peces argentinos de agua dulce*. La Plata: Provincia de Buenos Aires Gobernación. Comisión de Investigación Científica. 1967. 602 p.

ROSEN, D. E. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology*, v. 24, n. 4, p.431-464, 1975.

_____. GREENWOOD, P. H. A fourth neotropical species of synbranchid eel and the phylogeny and systematics of Synbranchiform fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 157, n. 1, p. 1-70, 1976.

ROSEN, D. E.; RUMNEY, A. Evidence of a second species of *Synbranchus* (Pisces, Teleostei) in South America. *American Museum Novitates*, v. 2497, p. 1-45, 1972.

SOMMER, H. G.; ANDERSON, S. Cleaning Skeletons with Dermestid Beetles-Two Refinements in the Method. *Curator: The Museum Journal*, v. 17, n. 4, p. 290-298, 1974.

SWAINSON, W. *The natural history of fishes, amphibians, & reptiles, or monocardian animals*. . London: Longman, Orme, Brown, Green & Longmans, John Taylor. 1838-1839. 2 v. (Cabinet Cyclopaedia: Natural History)

TAYLOR, W.; DYKE, G. VAN. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, v. 9, n. 2, p. 107-119, 1985.

TIEMEIER, O. W. The dermestid method of cleaning skeletons. *University of Kansas Science Bulletin*, v. 26, n. 10, p. 377-383, 1940.

TORRES, R. A.; ROPER, J. J.; FORESTI, F.; OLIVEIRA, C. Surprising genomic diversity in the Neotropical fish *Synbranchus marmoratus* (Teleostei: Synbranchidae): how many species? *Neotropical Ichthyology*, v. 3, n. 2, p. 277-284, 2005.

TRAVERS, R. A. A review of the Mastacembeloidei, a suborder of synbranchiform teleost fishes. Part I: Anatomical descriptions. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)*, v. 46, n. 1, p. 1-375, 1984a.

_____. A review of the Mastacembeloidei, a suborder of synbranchiform teleost fishes. Part II: Phylogenetic analysis. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)*, v. 47, n. 2, p. 83-150, 1984b.