



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

Marcos Vinícius de Lima Coelho

**Revisão da ordem Polypteriformes (Actinopterygii: Cladistia):
morfologia e taxonomia**

Rio de Janeiro

2022

Marcos Vinícius de Lima Coelho

Revisão da ordem Polypteriformes (Actinopterygii: Cladistia): morfologia e taxonomia

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

Orientador: Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Coorientadora: Prof.^a Dra. Camila David Cupello

Rio de Janeiro

2022

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ/REDE SIRIUS/CBA

C672 Coelho, Marcos Vinícius de Lima.
Revisão da ordem Polypteriformes (Actinopterygii: Cladistia):
morfologia e taxonomia / Marcos Vinícius de Lima Coelho – 2022.
148 f.

Orientador: Paulo Marques Machado Brito.
Coorientadora: Camila David Cupello.

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

1. Polypteriformes – Morfologia – Teses. 2. Polypteriformes –
Classificação – Teses. 3. Polypteridae – Morfologia – Teses. 4.
Polypteridae – Classificação – Teses. I. Brito, Paulo Marques Machado. II.
Cupello, Camila David. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro.
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. IV. Título.

CDU 597.421

Bibliotecária: Kalina Silva CRB7/4377

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

Assinatura

Data

Marcos Vinícius de Lima Coelho

Revisão da ordem Polypteriformes (Actinopterygii: Cladistia): morfologia e taxonomia

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

Aprovada em 15 de junho de 2022.

Coorientadora: Prof.^a Dra. Camila David Cupello

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito (Orientador)

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes — UERJ

Prof. Dr. Diogo de Mayrinck

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes — UERJ

Prof. Dr. Kleyton Magno Cantalice Severiano

Universidad Nacional Autónoma de México

Prof.^a Dra. Olga Otero

Université de Poitiers

Rio de Janeiro

2022

DEDICATÓRIA

À minha querida avó Nely, que partiu sendo mais uma vítima da ignorância que nos assola.
Que não deixemos a ignorância nos tomar mais ninguém.

AGRADECIMENTOS

Em tempos tão sombrios, jamais teria conseguido terminar este trabalho se não fosse pela ajuda de tantas pessoas.

Primeiramente, agradeço ao meu orientador Prof. Paulo Brito pelas oportunidades desde a graduação, pelo aprendizado de todos esses anos e por ter sido tão importante na formação do profissional que me tornei.

À Prof.^a Olga Otero, por ter me recebido tão bem em Poitiers e por todas as discussões sobre o trabalho. Sem a sua contribuição esse trabalho não existiria. // à Prof.^a Olga Otero, pour m'avoir si bien accueilli à Poitiers et toutes les discussions sur le travail. Sans votre contribution, ce travail n'existerait pas.

À Prof.^a Camila Cupello, pelos aprendizados, incentivos e puxões de orelha. Sem dúvidas você tem grande parte no profissional que me tornei.

Ao Prof. Diogo de Mayrinck, por toda ajuda, pelas discussões e por ter aceitado ser o revisor da minha tese.

Aos Profs. Kleyton Cantalice, Adenilson Fonseca e Gisele Lessa, pela disponibilidade e terem aceitado compor a banca da minha tese.

Aos amigos do Laboratório de Ictiologia, Tempo e Espaço, Lais Henriques, Beatriz Miguez, Paula Fernanda Moura, Caroline Pires, Yuri Alves, Ivan Vazquez e Ryan Cardozo, pelos momentos juntos, pela amizade, parceria e apoio.

À Universidade do Estado do Rio de Janeiro e ao Programa de Pós-Graduação em Biociências, pela minha formação de excelência.

Ao laboratório Palevoprim, à Université de Poitiers e ao Muséum national d'Histoire naturelle e seus professores e funcionários, por terem me possibilitado acesso ao material e equipamentos indispensáveis para a realização da minha tese. // Au laboratoire Palevoprim, à l'Université de Poitiers et au Muséum national d'Histoire naturelle et leurs enseignants et employés, de m'avoir permis d'accéder au matériel et aux équipements indispensables à la réalisation de ma thèse.

Aos amigos que fiz na minha estadia em Poitiers // Aux amis que j'ai eus pendant mon séjour à Poitiers // To the friends I made during my stay in Poitiers, Tomas Getachew, Blade Engda, Laura Guerin, Margot Louail, Axelle Walker, Tomas, Alicia Blasi-Toccaceli, Laurent Pallas, Axelle Gardin, Axelle Zaccai, Corentin Gibert, Camille Grohé, Ghislain Thiery e Sophie Habinger, obrigado por terem tornado essa estadia tão longe de casa muito divertida e agradável

// merci d'avoir rendu ce séjour si loin de chez moi très amusant et agréable //thank you for making this stay so far from home so much fun and enjoyable.

Às entidades independentes que se esforçam para fazer a ciência ser mais acessível a todos, Biodiversity Heritage Library, Library Genesis, Sci-hub.

À melhor companheira que eu poderia sonhar em ter, Camila Rodrigues, sem você eu jamais conseguiria chegar onde cheguei. Obrigado por ser a melhor parte da minha vida e me motivar a ser o melhor de mim sempre.

À minha família, meus pais Cristina e Marco, minha avó Nancy, meus irmãos Tatiana, Marquinho e Felipe, meus sobrinhos Gabrielle, Thomás e Gabriel, e meus cunhados Ravel e Thays, que sempre me deram todo o suporte para chegar até aqui, sei que sempre posso contar com vocês.

Aos muitos amigos que me cercam e apoiam, seria impossível enumerar todos aqui, vocês são parte importante de quem eu sou, muito obrigado pela camaradagem.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 e do Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq).

The bones of the past will tell their tales—if you know how to speak their language.

Savra, Queen of the Golgari, personagem criada por Mark Rosewater para o jogo “Magic: the Gathering”.

RESUMO

COELHO, Marcos Vinícius de Lima. *Revisão da ordem Polypteriformes (Actinopterygii: Cladistia): morfologia e taxonomia*. 2022. 148 f. Tese. (Doutorado em Biociências) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2022.

A Ordem Polypteriformes é conhecida do Triássico até o presente e representa o grupo irmão de todos os outros Actinopterygii atuais. Polypteriformes atuais são representados pela família africana Polypteridae. Os Polypteridae formam um clado monofilético composto por dois gêneros: *Polypterus*, os ‘bichirs’, composto por 13 espécies e monoespecífico *Erpetoichthys*, o ‘reedfish’. Apesar de serem estudados por mais de 200 anos, não há um consenso sobre as espécies válidas pertencentes ao grupo, nem sobre as relações filogenéticas dentro dele. A presente tese procura ajudar a elucidar algumas destas questões e é dividida em 3 *drafts*. Cada *draft* tem como objetivo i) produzir uma descrição osteológica detalhada de *Polypterus senegalus* e compará-la com a osteologia de outras 9 espécies de Polypteriformes, para tentar achar novos caracteres para melhor separar estas espécies, e depois, ajudar a elucidar as relações filogenéticas do grupo; ii) analisar a morfologia intraindividual e intraespecífica nas pínulas de *Polypterus bichir*, para entender se a variação morfológica nas pínulas de uma única espécie, a fim de determinar a sua validade como ferramenta taxonômica, para, assim, confirmar a validade dos táxons fósseis descritos com base em material isolado; e iii) analisar a ornamentação de ganoína nas escamas de diferentes regiões do corpo de *Polypterus bichir* para entender se a ornamentação de ganoína dessas escamas se mantém constante, independentemente da região corporal, e se ela pode ser utilizada para separar espécies ou grupos. Para cada *draft*, nós mostramos que i) as diferenças no rostral, lacrimal, série espiracular, região opercular e nadadeira caudal são caracteres promissores para separar as espécies atuais de Polypteridae; ii) há um padrão morfológico relacionado ao eixo antero-posterior na nadadeira dorsal. Nós também reportamos diferenças morfológicas nas pínulas de diferentes espécimes e inconsistências entre nossos resultados e os resultados de outros estudos; e iii) que os parâmetros estudados aqui são consideravelmente variáveis, não importando a região corporal, e que eles se sobrepõem aos dados para outras espécies na literatura, não sendo possível achar nenhum padrão distinto neles.

Palavras-chave: Polypteridae. Anatomia. Osteologia. Pínulas. Escamas. Delimitação de espécies. Variação morfológica. Taxonomia.

ABSTRACT

COELHO, Marcos Vinícius de Lima. *Revision of the order Polypteriformes (Actinopterygii: Cladistia): morphology and taxonomy*. 2022. 148 f. Tese. (Doutorado em Biociências) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2022.

The order Polypteriformes is known from the Triassic to the Recent and represents the sister group of all other extant actinopterygians. Extant polypteriforms are represented by the unique African family, Polypteridae. The polypterids form a monophyletic assemblage of two nominal genera: *Polypterus*, the bichirs, with 13 species, and the monospecific *Erpetoichthys*, the reedfish. Despite being studied for over 200 years, there is still no consensus on the valid species belonging to the group and the phylogenetic relationships within it. The present thesis seeks to help elucidate some of these questions and is divided into three drafts. The drafts aim to i) produce a detailed description of the osteology of *Polypterus senegalus* and compare it with the osteology of 9 other species of Polypteriformes to try to find new characters to more clearly separate species, and later help to elucidate the phylogenetic relationships within the group; ii) analyze the intraindividual and intraspecific morphology on the pinnules of *Polypterus bichir*, to understand the morphological variation on the pinnules in a single species, to determine their validity as taxonomic tools to later assess the validity of the fossil taxa erected on isolated material; and iii) analyze the ganoin ornamentation on the scales of different body regions of *Polypterus bichir*, to understand if the ganoin tubercle ornamentation in these scales remain constant, independently of its position on the body, and can be used to separate species or groups. For each draft, we found that i) the differences on the rostral, lacrimal, spiracular series, opercular region and caudal fin are some promising features to separate the extant polypteridae species; ii) there is a pattern on the morphology related to the anteroposterior axis on the dorsal fin. We also report morphological differences on the pinnules of the different specimens and inconsistencies between our findings and previous studies; and iii) that these parameters are considerably variable, no matter the body region, and overlapping with the data for other species in the literature, thus not possible to find any distinguished pattern on them.

Keywords: Polypteridae. Anatomy. Osteology. Pinnules. Scales. Species delimitation. Morphological variation. Taxonomy.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 –	Filogenia de Osteichthyes.....	12
Figura 2 –	Distribuição de Polypteriformes atuais e fósseis.....	13
Figura 3 –	Conjunto de caracteres primitivos presentes em Polypteriformes.....	14
Figura 4 –	Conjunto de caracteres derivados presentes em Polypteriformes.....	14
Figura 5 –	Dimorfismo sexual da nadadeira anal de <i>P. senegalus</i>	15
Figura 6 –	Desenho destacando as estruturas que formam uma pínula em vista lateral e posterior.....	17
Figura 7 –	Vista laterais de <i>Polypterus ansorgii</i> e <i>Erpetoichthys calabaricus</i>	17
Figura 8 –	Hipóteses de relacionamento entre os Osteichthyes viventes.....	20
Figura 9 –	Espécimes fósseis articulados de Polypteriformes.....	21
Figura 10 –	Corte de uma escama de <i>P. senegalus</i>	23
Quadro –	Espécimes de Polypteridae utilizados na presente tese.....	26
Figura 11 –	Esquema das medidas e contagens feitas nos espécimes de Polypteridae.....	29

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

IC	Ichtyologie
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle
PNT	Peixes neotropicais
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro
UP	Université de Poitiers

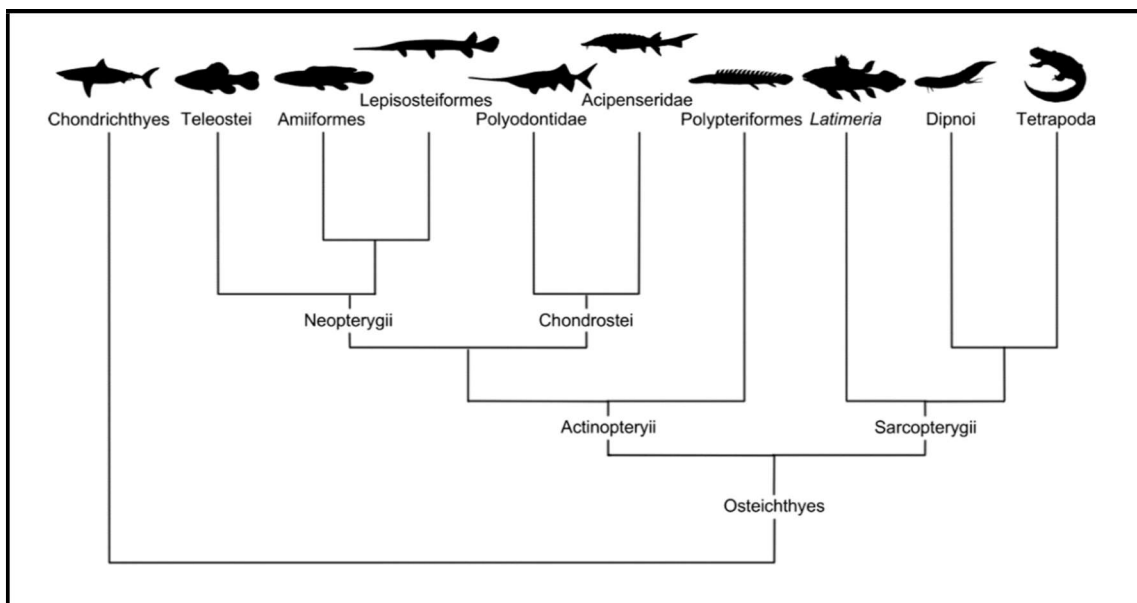
SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	12
1	OBJETIVOS	24
2	MATERIAL E MÉTODOS	25
2.1	Abreviaturas osteológicas	25
2.2	Material de estudo e comparativo	26
2.3	Medidas e contagens	29
2.4	Nomenclatura osteológica	30
3	DESCRIPTION OF THE OSTEOLOGY OF <i>POLYPTERUS SENEGALUS</i>, WITH COMPARISONS WITH OTHER NINE POLYPTERIDAE SPECIES (Artigo submetido)	31
4	MORPHOLOGICAL VARIATION ON THE PINNULES OF <i>POLYPTERUS BICHIR</i> AND ITS TAXONOMIC IMPLICATIONS (Artigo submetido)	98
5	INTRASPECIFIC AND INTRAINDIVIDUAL VARIATIONS ON THE SCALES ORNAMENTATION IN THE EXTANT POLYPTERID <i>POLYPTERUS BICHIR</i> CHALLENGE THEIR TAXONOMICAL IMPLICATIONS (Artigo submetido)	121
6	DISCUSSÃO GERAL	133
	CONCLUSÃO	137
	REFERÊNCIAS	138
	APÊNDICE – Medidas e contagens feitas nos espécimes estudados na presente tese	145

INTRODUÇÃO

Os Actinopterygii, chamados de "peixes de nadadeira raiada", são caracterizados pela ausência do canal sensorial jugal, septo interorbital do neurocrânio estreito, capuz de acrodina nos dentes e múltiplas camadas sobrepostas de esmalte (ganoína) (FRIEDMAN, 2015). Este grupo possui mais de 31.000 espécies, o que consiste em aproximadamente metade da riqueza de vertebrados atuais (ESCHMEYER; FONG, 2015; NELSON *et al.*, 2016). Na base deste clado está situada a ordem Polypteriformes, considerada como a mais basal, ou seja, a primeira linhagem a se diversificar entre os Actinopterygii atuais, sendo assim o grupo-irmão dos demais actinoptérgios vivos (Figura 1) (GARDINER; SCHAEFFER, 1989; GARDINER *et al.*, 2005; GILES *et al.*, 2017; PATTERSON, 1982; VENKATESH *et al.*, 1999; VENKATESH *et al.*, 2001;). Esta ordem é constituída por apenas uma família, Polypteridae (NELSON *et al.*, 2016; VAN DER LAAN *et al.*, 2014). O primeiro exemplar de Polypteridae foi descoberto no Rio Nilo (Cairo, Egito) em 1799 durante a ‘Campanha do Egito’ feita pelo exército francês sob o comando de Napoleão Bonaparte (SAINT-HILAIRE, 1802; 1809). O mesmo espécime de *Polypterus bichir* só foi descrito em 1802 por Geoffroy Saint-Hilaire.

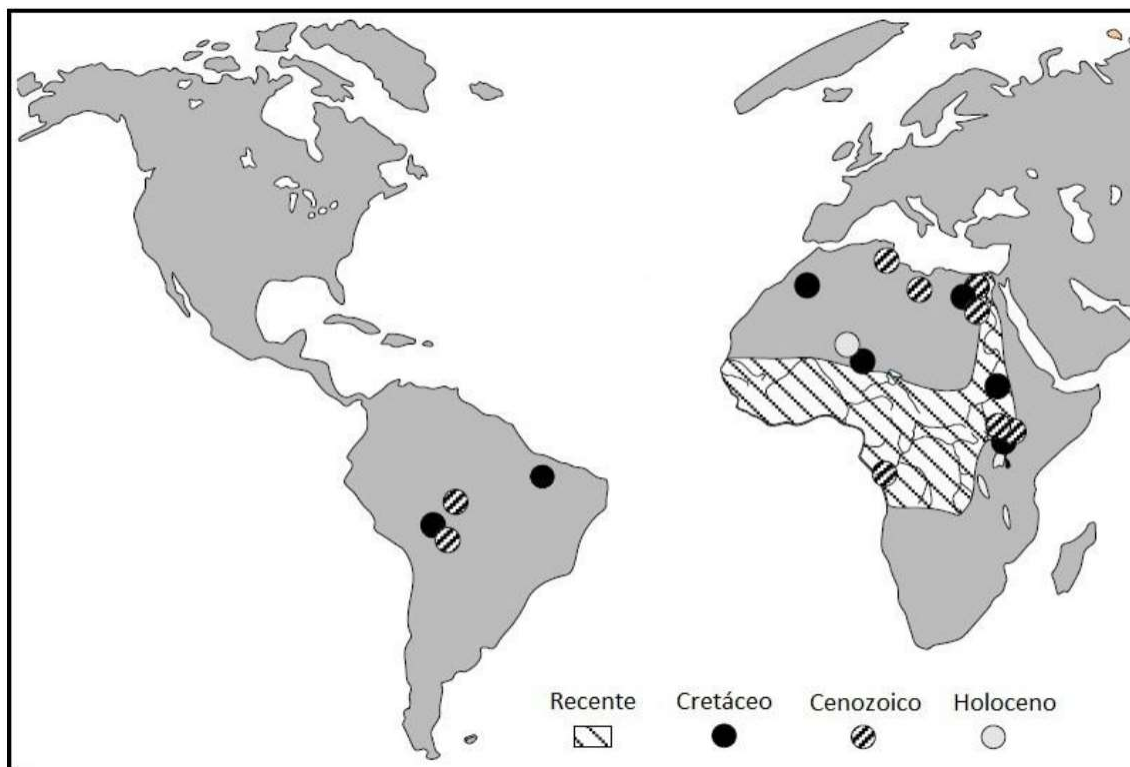
Figura 1 - Filogenia de Osteichthyes



Fonte: Adaptada de WILHELM *et al.*, 2015.

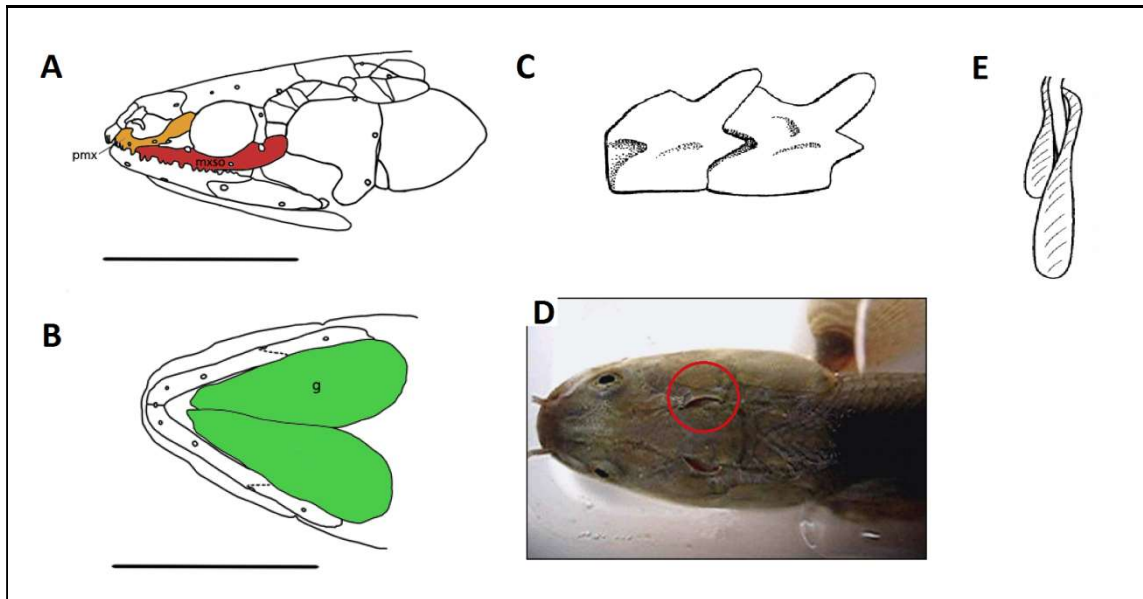
Os ‘bichir’ atuais, como são popularmente conhecidos, são encontrados exclusivamente no continente africano e se restringem à África tropical (DAGET *et al.*, 2001) (Figura 2). Esta família apresenta um mosaico de características primitivas e derivadas que os destacam dos demais Actinopterygii (FRIEDMAN, 2015). Dentre as características primitivas, podem ser citadas: presença de escamas ganóides do tipo paleoniscóide (apresentando uma camada de dentina entre o osso e a placa óssea), se articulando através de uma junção ‘peg-and-socket’ (SCHULTZE, 1996); espiráculos funcionais (GRAHAM *et al.*, 2014; MAGID, 1966); presença de placas gulares; pré-maxila e maxila imóveis (DAGET, 1950); e pulmão funcional (GRAHAM, 1997) (Figura 3). Já para as características derivadas, podem ser citadas: corpo alongado; nadadeira dorsal composta por 5 a 18 pínulas e quatro arcos branquiais, onde o quinto foi perdido durante a evolução do grupo (BRITZ; JOHNSON, 2003; LACÉPÈDE, 1803; NELSON *et al.*, 2016; STANDEN *et al.*, 2014) (Figura 4).

Figura 2 - Distribuição de Polypteriformes atuais e fósseis



Fonte: Adaptada de DAGET *et al.*, 2001.

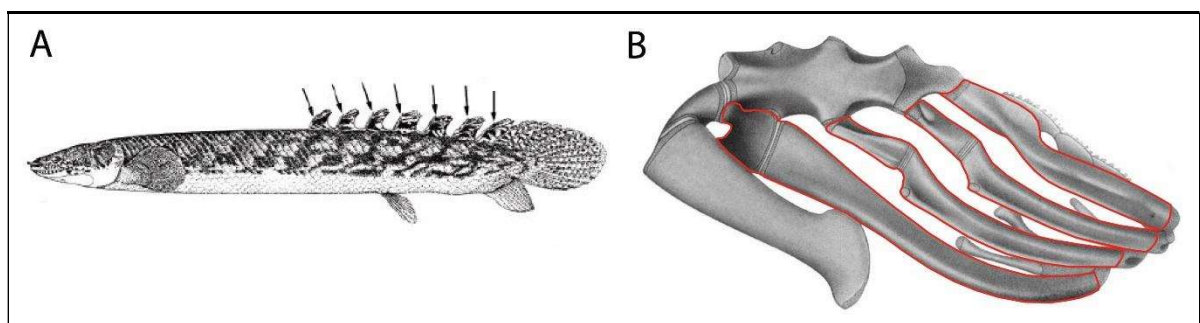
Figura 3 - Conjunto de caracteres primitivos presentes em Polypteriformes



Legenda: A- Vista lateral do crânio de *Polypterus sp*, destacado em laranja a pré-maxila (pmx) e em vermelho a maxila (mxso), Escala 12mm. B- Vista ventral do crânio de *Polypterus sp*, destacado em verde as placas gulares (g), Escala 12mm. C- Escamas com articulação do tipo 'peg-and-socket' (retirado de JANVIER, 1996). D- Foto de *P. senegalus* com os espiráculos abertos em destaque (modificado de GRAHAM *et al.*, 2014). E- Esquema do pulmão de *Polypterus*, onde o lobo esquerdo é mais curto que o direito (retirado de GRAHAM, 1997).

Fonte: O autor, 2022.

Figura 4 - Conjunto de caracteres derivados presentes em Polypteriformes



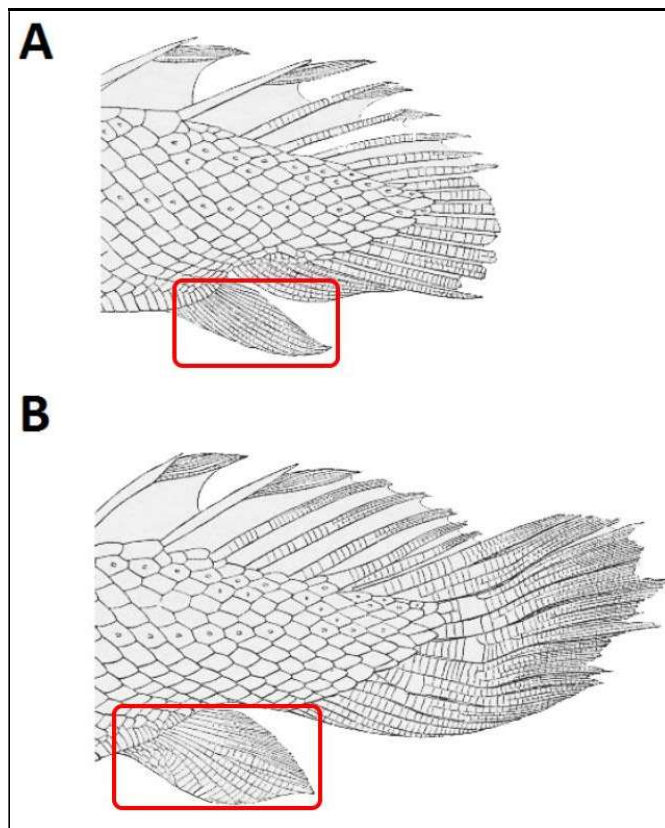
Legenda: A- Vista lateral de *Polypterus palmas*, setas indicam as pínulas (retirado de DAGET *et al.*, 2001). B- Vista ventral dos arcos branquiais direitos (contornados em vermelho) de *P. bichir* (modificado de ALLIS, 1922).

Fonte: O autor, 2022.

O grupo também apresenta outras peculiaridades como dimorfismo sexual na nadadeira anal (BOULENGER, 1907), respiração aérea (MAGID, 1966) e possibilidade de locomoção terrestre, devido à anatomia lobada das nadadeiras peitorais dos Polypteriformes (STANDEN *et al.*, 2014). Este dimorfismo da nadadeira anal possibilita a identificação do sexo dos indivíduos de forma externa, onde a nadadeira anal da fêmea é estreita e pontuda e a do macho

é mais larga e arredondada (Figura 5) (BOULENGER, 1907; KOMAGATA *et al.*, 1993). A nadadeira do macho pode tomar forma de taça, servindo como uma estrutura fertilizadora. Durante a reprodução o macho nada ao lado da fêmea com sua nadadeira anal dobrada na direção do ventre da fêmea, para fertilizar os ovos assim que são postos (ARNOULT, 1964; HOLDEN, 1971).

Figura 5 - Dimorfismo sexual da nadadeira anal de *P. senegalus*



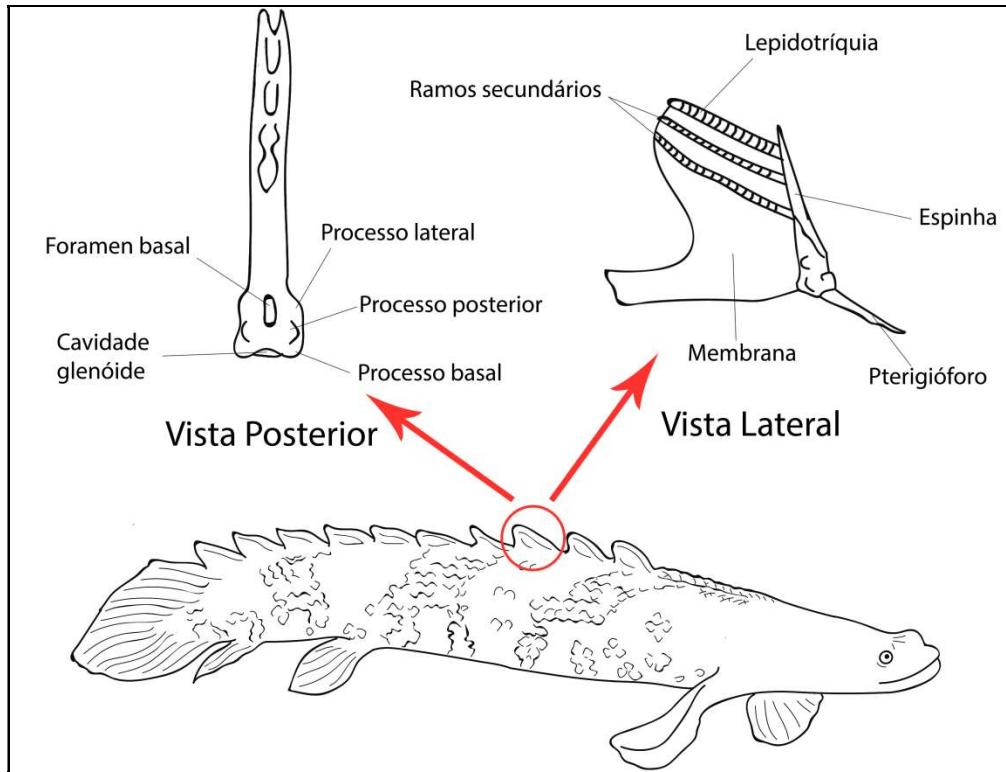
Legenda: Detalhe da nadadeira anal de dois espécimes de *P. senegalus*, uma fêmea (A) e um macho (B).
Fonte: Adaptada de BOULENGER, 1907.

A respiração aérea se dá, eventualmente, pela ingestão de ar pela boca e, principalmente, através de espiráculos (Figura 3-D), que são tubos presentes em pares situados no teto craniano, que se estendem até a câmara bucofaringeana, onde há a abertura da glote na porção ventral do esôfago que se comunica com os pulmões (GRAHAM *et al.*, 2014; MAGID, 1966; SMET, 1966). Após passar pela glote, o ar vai para os pulmões, que são bilobados, onde o lobo direito se estende por toda cavidade abdominal, enquanto o lobo esquerdo é limitado à porção anterior da cavidade (Figura 3-E) (BRAINERD *et al.*, 1989; GRAHAM, 1997; MAGID *et al.*, 1970; SMET, 1966). Este mecanismo serve como alternativa a baixas concentrações de oxigênio na água ou resposta a situações de estresse (GRAHAM *et al.*, 2014; MAGID, 1966).

O aspecto mais marcante da anatomia e caráter exclusivo deste grupo é a presença de pínulas formando a nadadeira dorsal. Nas diferentes espécies pode-se encontrar de 5 a 18 pínulas em um mesmo indivíduo (MORITZ; BRITZ, 2019; NELSON *et al.*, 2016). De acordo com Gayet, Meunier e Werner (1997) cada pínula pode ser dividida em 3 partes (Figura 6): i) um espinho que se articula com o pterigióforo, em sua base estão os processos basal, lateral e posterior e o forâmen basal, este último é o ponto de saída do canal medular; ii) uma única lepidotriquia, fusionada em sua parte basal com o espinho, e onde sua parte distal é livre e se divide em ramos secundários; iii) uma membrana sustentada pelo espinho e pela lepidotriquia, que se estende até a porção anterior do espinho da próxima pínula. Adicionalmente, foi descrita variação morfológica intraindividual, ao longo da nadadeira dorsal, nas pínulas de 4 espécies de Polypteridae (*E. calabaricus*, *P. delhezi*, *P. endlicherii* e *P. palmas*), além de pouca ou nenhuma variação morfológica intraespecífica em espécimes de *P. delhezi* (COELHO *et al.*, 2018). O que indica que as pínulas possam ser relevantes como caráter diagnóstico (COELHO *et al.*, 2018).

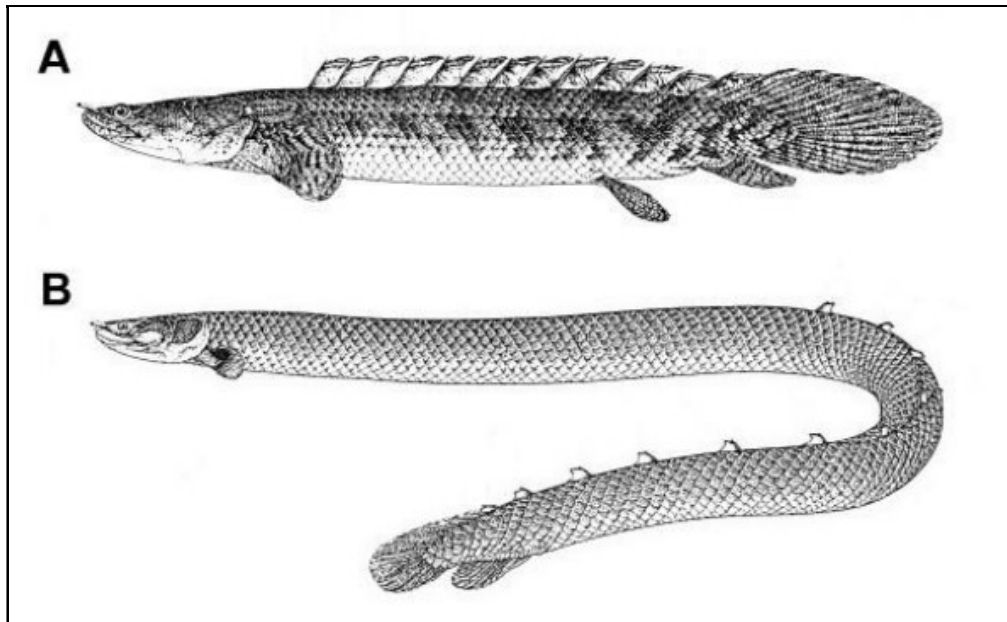
O grupo é composto por dois gêneros vivos, *Polypterus* Lacépède, 1803 e *Erpetoichthys* Smith, 1865 (Figura 7). *Polypterus* é composto por 13 espécies atuais: *P. ansorgii* Boulenger, 1910; *P. bichir* Lacépède, 1803; *P. congicus* Boulenger 1898; *P. delhezi* Boulenger, 1899; *P. endlicheri* Heckel, 1847; *P. mokelembembe* Schliewen & Schäfer, 2006; *P. ornatipinnis* Boulenger, 1902; *P. palmas* Ayres, 1850; *P. polli* Gosse, 1988; *P. retropinnis* Vaillant, 1899; *P. senegalus* Cuvier, 1829; *P. teugelsi* Britz, 2004 e *P. weeksii* Boulenger, 1898. O gênero *Erpetoichthys* é composto unicamente pela espécie *E. calabaricus* Smith, 1865.

Figura 6 - Desenho destacando as estruturas que formam uma pínula em vista lateral e posterior



Fonte: COELHO *et al.*, 2018.

Figura 7 - Vista laterais de (A) *Polypterus ansorgii* e (B) *Erpetoichthys calabaricus*



Fonte: Adaptada de DAGET *et al.*, 2001.

O gênero *Erpetoichthys* pode ser diferenciado de *Polypterus* em sua morfologia externa por apresentar corpo anguiliforme, tamanho relativo do crânio menor e ausência de nadadeiras pélvicas (CLAESON *et al.*, 2007; NELSON *et al.*, 2016). Internamente, também se notam

diferenças na morfologia do crânio, onde em *Erpetoichthys* estão ausentes o quadratojugal e o subopérculo (CLAESON *et al.*, 2007).

O gênero *Polypterus* foi inicialmente nomeado ‘Polyptère’ em sua primeira descrição por Saint-Hilaire (1802), porém o nome só foi latinizado no ano seguinte (1803) por Lacépède, passando a ser considerado o nome correto frente ao Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN).

Inicialmente, a nomenclatura de *Erpetoichthys* permaneceu confusa por algumas décadas devido a algumas descrições feitas por Smith (1865a, 1865b, 1866a, 1866b), onde ele usava o nome *Erpetoichthys*, sua escolha inicial, porém destacava a mudança de nome para *Calamoichthys*, pois acreditava que a alcunha *Erpetoichthys* já estava sendo utilizada. Jordan em 1905 discutiu que os gêneros *Erpichthys* e *Herpetoichthys*, usados para um gênero de peixes da família Blenniidae e um gênero de enguias, respectivamente, são escritos de maneira diferentes, portanto, são nomes diferentes e assim o gênero *Erpetoichthys* é um nome válido. Porém, em 1919, Jordan reconheceu *Erpetoichthys* e *Herpetoichthys* como homônimos, reconhecendo *Calamoichthys* como nome válido para o gênero. Swinney e Heppel (1982) encerraram a discussão ao reconhecer que a primeira afirmação de JORDAN estava correta sob o atual código de nomenclatura, portanto *Erpetoichthys* Smith 1865 seria o nome correto.

Recentemente, Rizzato e Bockmann (2017) reabriram esta discussão ao analisarem as primeiras publicações de Smith (1865a, 1865b, 1866a, 1866b). Eles concluíram que as primeiras publicações atribuídas a Smith, feitas em 1865, não são válidas perante o ICZN por se tratar de uma publicação em um jornal de Edimburgo (Escócia, Reino Unido) sem a intenção de ser um registro científico, e por isso, não podem ser consideradas um ato de nomenclatura válido. Sendo assim, a primeira publicação científica de Smith descrevendo a espécie nova é de 1866, e, conseqüentemente, a alcunha correta perante o ICZN é *Calamoichthys* Smith 1866 (RIZZATO; BOCKMANN, 2017). Alguns autores (MEUNIER; GAYET, 2020; MORITZ; BRITZ, 2019) discordam da visão de Rizzato e Bockmann (2017) e argumentam em suas publicações que a interpretação deles reside na suposta intenção de Smith utilizar sua publicação no jornal de Edimburgo para fins de divulgação e não de registro científico. Como a intenção do autor não pode ser descoberta e o nome *Erpetoichthys calabaricus* foi publicado junto com uma diagnose (SMITH 1865), este seria o nome válido. E por isso, concordam com Swinney e Heppel (1982), que o nome válido para a espécie é *Erpetoichthys calabaricus*, Smith 1865.

Histórico sistemático do grupo

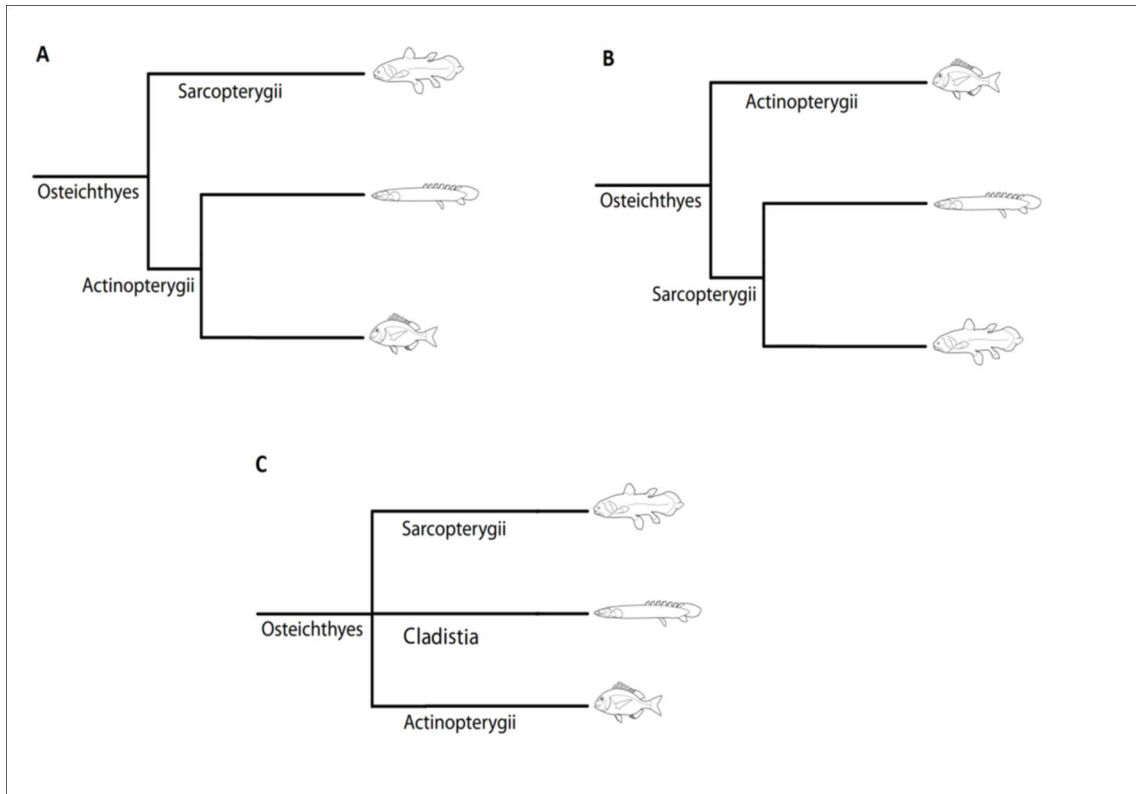
A classificação dos bichirs como pertencentes aos Actinopterygii sempre foi problemática, já que o grupo possui um mosaico de características tanto primitivas (por exemplo, pulmão e escama ganóide do tipo paleoniscóide), quanto derivadas (por exemplo, nadadeira dorsal composta por diversas pínulas), compartilhando, assim, caracteres com os Actinopterygii e Sarcopterygii.

Este mosaico fez com que diversos autores discutissem acerca de sua posição filogenética por quase 200 anos. Assim, três hipóteses podem ser identificadas: a) os Polypteriformes pertencem ao grupo Actinopterygii (PATTERSON, 1982); b) os Polypteriformes pertencem ao grupo Sarcopterygii (COPE, 1871); c) os Polypteriformes constituem um grupo distinto dos Actinopterygii e Sarcopterygii (BJERRING, 1985) (Figura 8).

Após anos de discussões e vários trabalhos publicados, foi reconhecido que os Polypteriformes pertencem aos Actinopterygii, sendo o grupo irmão dos demais táxons do grupo (i.g. Actinopteri = Chondrostei + Neopterygii) (GARDINER; SCHAFFER, 1989; GARDINER *et al.*, 2005; INOUE *et al.*, 2003; PATTERSON, 1982). Como exemplo de sinapomorfia que une o grupo, pode-se citar a presença de escamas ganóides com articulação do tipo ‘*peg-and-socket*’ e capuz de acrodina na ponta dos dentes (PATTERSON, 1982). Além disso, o grupo se difere dos Sarcopterygii por não possuírem a nadadeira peitoral mono basal (sinapomorfia de Sarcopterygii), ou seja, a semelhança entre as nadadeiras peitorais destes grupos se dá apenas externamente (ROSEN *et al.*, 1981).

Recentemente, foram descritos espécimes representantes do grupo fóssil Scanilepiformes - *Fukangichthys* - com quatro arcos branquiais (GILES *et al.*, 2017), característica, até então, apenas encontrada em Polypteriformes (BRITZ; JOHNSON, 2003). Após análises, foi concluído que Scanilepiformes faz parte da base da linhagem dos polypterídeos. Além do número de arcos branquiais, a monofilia do grupo também é suportada por sinapomorfias como ectopterigóide com processo lateral; processo coronóide da mandíbula composto apenas pelo pré-articular, septo interorbital largo, dentre outras (GILES *et al.*, 2017).

Figura 8 - Hipóteses de relacionamento entre os Osteichthyes viventes



Legenda: A - Cladistia pertencente à Actinopterygii. B - Cladistia pertencente à Sarcopterygii. C - Cladistia formando um grupo distinto de Actinopterygii e Sarcopterygii.

Fonte: Adaptada de SUZUKI *et al.*, 2010.

Os Scanilepiformes são um grupo amplamente distribuído do Triássico [entre 252 e 201 milhões de anos (m.a.)] (GILES *et al.*, 2017), enquanto os Polypteriformes mais antigos conhecidos são do Cretáceo Superior (?Cenomaniano; aproximadamente 100 m.a.) (DUTHEIL, 1999; GAYET *et al.*, 2002). Com isso, esses fósseis rompem a longa linhagem dos Polypteriformes, antes estimada em pelo menos 390 m.a. (Devoniano Médio) (NEAR *et al.*, 2014), o que implicava em uma lacuna de aproximadamente 290 m.a.. Apesar da diminuição dessa lacuna, a falta de polypterídeos mais primitivos ainda é problemática para a elucidação da história evolutiva do grupo.

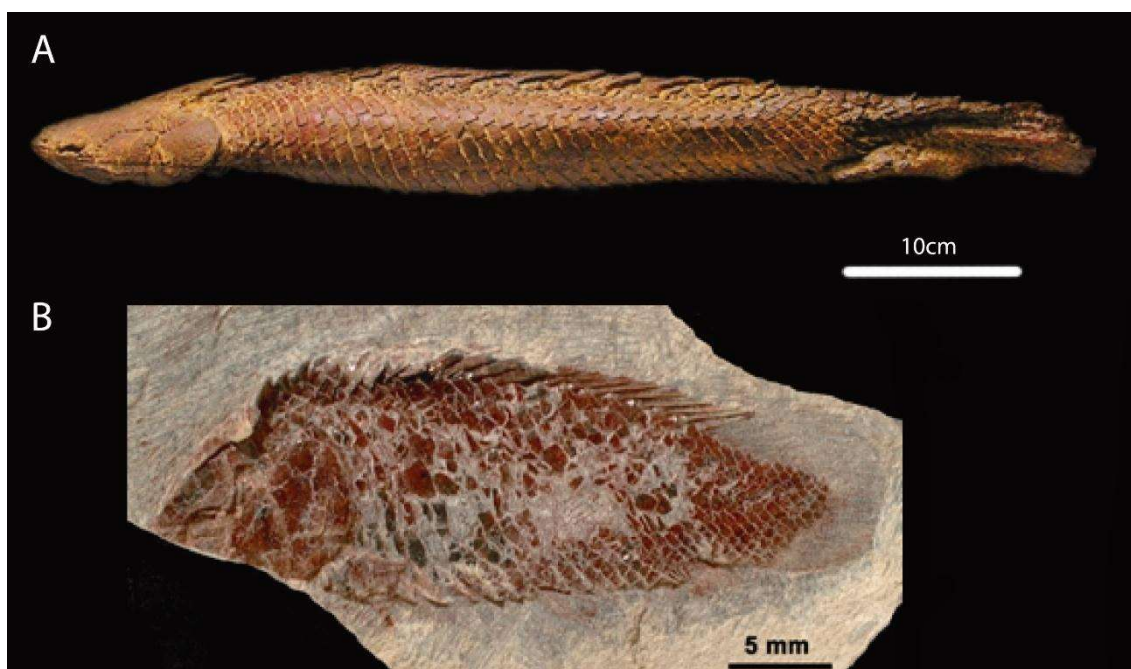
Formas fósseis

As espécies viventes são encontradas exclusivamente em água doce no continente africano, por outro lado, há fósseis no Cretáceo, Terciário e Quaternário da África e no Cretáceo

e Paleoceno da América do Sul, mais precisamente Bolívia e Brasil, o que corrobora com a hipótese da origem gondwânica do grupo (Figura 2) (CANDEIRO *et al.*, 2011; GAYET; MEUNIER, 1991, 1992; GAYET *et al.*, 2001).

Um desafio encontrado na classificação das espécies fósseis é o fato de, em grande parte, só ser encontrado material desarticulado (por exemplo, escamas, pínulas e vértebras) (GAYET; MEUNIER, 1996; GAYET *et al.*, 1997; WERNER; GAYET, 1997). Os únicos fósseis articulados quase completos são *Serenoichthys kemkemensis* (DUTHEIL, 1999) e *Polypterus faraou* (OTERO *et al.*, 2006) (Figura 9). Até hoje foram descritos 9 gêneros com representantes exclusivamente fósseis, totalizando 20 espécies, além de 2 espécies fósseis atribuídas ao gênero atual *Polypterus* (DAGET *et al.*, 2001; OTERO *et al.*, 2006).

Figura 9 - Espécimes fósseis articulados de Polypteriformes



Legenda: Vistas laterais de (A) *Polypterus faraou* e (B) *Serenoichthys kemkemensis*.
Fonte: A - Adaptada de OTERO *et al.*, 2006; B - Adaptada de DUTHEIL, 1999.

Dentre os táxons fósseis, 6 gêneros, incluindo 17 espécies, foram descritos com base na cabeça articular de pínulas, sendo a maioria das mesmas formações e localidades (DAGET *et al.*, 2001; GAYET; MEUNIER, 1996; GAYET, MEUNIER; WERNER, 1997; WERNER; GAYET, 1997). Apesar do grande número de espécies descritas dessa maneira, não havia estudo que atestasse a viabilidade desse caráter como diagnóstico de gênero e/ou espécie. Porém, recentemente, foi descrita variação morfológica individual não taxonômica em pínulas

(para discussão sobre variação morfológica ver GRANDE, 2004), questionando, assim, a validade destes táxons fósseis (COELHO *et al.*, 2018).

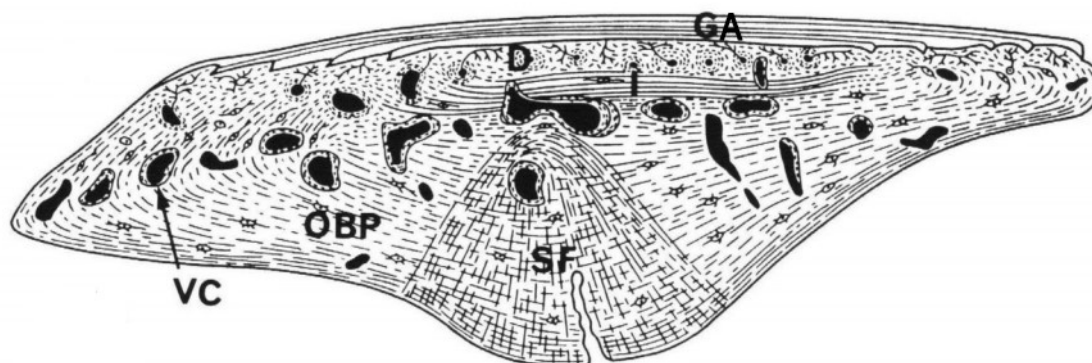
Os fósseis mais antigos já encontrados são datados do Cenomaniano, Cretáceo Superior, entre 100 e 93,9 m.a. (DUTHEIL, 1999; GAYET *et al.*, 1997; 2002; WERNER; GAYET, 1997). E os mais recentes são atribuídos ao gênero *Polypterus*, sendo *P. faraou* do final do Mioceno, aproximadamente 7 milhões de anos, e material desarticulado atribuído a *Polypterus* sp. do Paleogeno até o Pleistoceno, constituindo uma amplitude temporal de 16 a 3,6 m.a. (ARAMBOURG, 1947; OTERO *et al.*, 2006).

Apesar de somente uma pequena parte dos organismos que viveram serem preservados no registro fossilífero (NUDDS; SELDEN, 2008), a partir das espécies fósseis é possível observar parte da antiga diversidade do grupo, pois há espécimes de 30cm (*Serenoichthys kemkemensis* do Cenomaniano da Formação Kem Kem Beds, Marrocos) até 3m de comprimento (*Bawitus bartheli* do Cenomaniano da Formação Bahariya, Egito) (DUTHEIL, 1999; GRANDSTAFF *et al.*, 2012). Adicionalmente, *Serenoichthys kemkemensis* é considerado o táxon mais primitivo da ordem, pois este possui um corpo curto e robusto, que mais se assemelha à condição generalizada dentro de Actinopterygii em relação aos outros Polypteridae (DUTHEIL, 1999).

Paleoniscídios

O grupo parafilético conhecido como “peixes paleoniscídios” comporta alguns gêneros fósseis como *Cheirolepis*, *Mimia* e *Moythomasia*, e a ordem vivente Polypteriformes (GARDINER *et al.*, 2005). Este grupo é caracterizado pela presença de escamas ganóides do tipo paleoniscóide, que possuem três camadas sobrepostas compostas, respectivamente, por ganoína, dentina e uma placa basal óssea (GOODRICH, 1928) (Figura 10).

Figura 10 - Corte de uma escama de *P. senegalus*



Legenda: GA - ganoína; D - dentina; OBP - placa basal óssea; SF - fibras de sharpey; VC - canal vascular.
 Fonte: Adaptada de SIRE, 1990.

Este tipo de escama se diferencia da escama ganóide do tipo lepidosteóide, onde a escama lepidosteóide apresenta a camada basal óssea diretamente recoberta por ganoína sem a camada de dentina, com exceção de táxons mais primitivos que apresentam apenas parte da camada de dentina (GOODRICH, 1907; KERR, 1952; SCHULTZE, 1996), além de não possuir os canalículos de Williamson, que são estruturas vasculares situadas perpendicularmente à placa basal óssea, presentes em peixes holósteos (Amiidae + Lepisosteiformes) (GOODRICH, 1907; SCHULTZE, 1996; SIRE; MEUNIER, 1994; THOMSON; MCCUNE, 1984).

Justificativa

Apesar de serem estudados há pouco mais de 200 anos, os Polypteriformes não possuem um consenso sobre as relações filogenéticas dentro do grupo (BOULENGER, 1909; DAGET; DESOUTTER, 1983; NEAR *et al.*, 2014; SUZUKI *et al.*, 2010), assim como um consenso sobre as espécies válidas do mesmo (GOSSE, 1988 e 1990; HANSSSENS *et al.*, 1995; MORITZ; BRITZ, 2019; SUZUKI *et al.*, 2010). Por isso, se faz necessário o estudo dos caracteres anatômicos a fim de elucidar os problemas taxonômicos e propor uma hipótese de relacionamento para os táxons do grupo.

REFERÊNCIAS

ALLIS JR, E. P. The cranial anatomy of *Polypterus*, with special reference to *Polypterus bichir*. *Journal of Anatomy*, v. 56, n. 3, P. 189, 1922.

ARAMBOURG, C. Contribution à l'étude géologique et paléontologique du bassin du Lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo. *Paléontologie*, v. 1, P. 231-562, 1947.

ARNOULT, J. Comportement et reproduction en captivité de *Polypterus senegalus* Cuvier. *Acta Zoologica*, v. 45, n. 3, P. 191–199, 1964.

AYRES, W. Ü. Description of a new species of *Polypterus*, from West Africa. *Bost. Net. H13L*, v. 6, n. 2, P. 241-246, 1850.

BARTSCH, P.; GEMBALLA, S. On the anatomy and development of the vertebral column and pterygiophores in *Polypterus senegalus* CUVIER, 1829 («Pisces», Polypteriformes). *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, v. 122, P. 497-529, 1992.

BARTSCH, P. Aspects of Craniogenesis and Evolutionary Biology in Polypteriform Fishes. *Netherlands Journal of Zoology*, v. 47, n. 4, P. 365–381, 1996.

BJERRING, H.C. Facts and thoughts on piscine phylogeny. In : Gorman A., Dodd J.M. & Olsson R. *Evolutionary biology of primitive fishes*. New York: Plenum Press, v.103, P. 31-57, 1985.

BOULENGER, G. A. Fishes in Lake Tanganyika. *Transactions of the Zoological Society of London*. v. XV, pt. 1, 1898.

BOULENGER, G. A. On the reptiles, batrachians, and fishes collected by the late Mr. John Whitehead in the interior of Hainan. *Proceedings of the Zoological Society of London*. P. 956-962, 1899.

BOULENGER, G. A. On some characters distinguishing the young of various species of *Polypterus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, London, P. 121-125, 1902.

BOULENGER, G. A. *Zoology of Egypt, The fishes of the Nile*. London, 1907.

BOULENGER, G. A. *Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History)*. V. 1. London: British Museum, 1909.

BOULENGER, G. A. XLVI.—Descriptions of three new freshwater fishes from West Africa. *Journal of Natural History*, v. 6, n. 34, P. 424-426, 1910.

BRAINERD, E. L.; LIEM, K. F.; SAMPER, C. T. Air ventilation by recoil aspiration in polypterid fishes. *Science*, v. 246, n. 4937, P. 1593-1595, 1989.

- BRITZ, R.; JOHNSON, G. D. On the homology of the posteriormost gill arch in polypterids (Cladistia, Actinopterygii). *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 138, n. 4, P. 495-503, 2003.
- BRITZ, R. *Polypterus teugelsi*, a new species of bichir from the Upper Cross River system in Cameroon (Actinopterygii: Cladistia: Polypteridae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, v. 15, n. 2, P. 179-186, 2004.
- CANDEIRO, C. R. A. Continental fossil vertebrates from the mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian) Alcântara Formation, Brazil, and their relationship with contemporaneous faunas from North Africa. *Journal of African Earth Sciences*, v. 60, n. 3, P. 79-92, 2011.
- CLAESON, K. M.; BEMIS, W. E.; HAGADORN, J. W. New interpretations of the skull of a primitive bony fish. *Journal of Morphology*, v. 268, P. 1021-1039, 2007.
- COELHO, M. V.; CUPELLO, C.; BRITO, P. M. Morphological variations in the dorsal fin finlets of extant polypterids raise questions about their taxonomical validity. *PeerJ*, 6, e5083, 2018.
- COPE, E. D. Contribution to the ichthyology of the Lesser Antilles. *Transactions of the American Philosophical Society*, v. 14, n. 3, P. 445-483, 1871.
- CUVIER, G. *Le Règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée*. Tome I, 1829.
- DAGET, J.; DESOUTTER, M. Essai de classification cladistique des Polyptéridés (Pisces, Brachiopterygii). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle. Section A, Zoologie, biologie et ecologie animales*, 1983.
- DAGET, J. G.; MEUNIER, F.J.; SIRE, J. Y. Major discoveries on the dermal skeleton of fossil and recent polypteriforms: a review. *Fish and Fisheries*, v. 2, n. 2, P. 113-124, 2001.
- DUTHEIL, D. B. The first articulated fossil cladistian: *Serenoichthys kemkemensis*, gen. et sp. nov., from the Cretaceous of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 19, n. 2, P. 243-246, 1999.
- ESCHEYER, W. N.; FONG, J. D. – Species by Family/Subfamily. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>. Acesso em: 24 ago. 2016.
- FRIEDMAN, M. The early evolution of ray-finned fishes. *Palaeontology*, v. 58, n. 2, P. 213-228, 2015.
- GARDINER, B. G.; SCHAEFFER, B. Interrelationships of lower actinopterygian fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 97, n. 2, P. 135-187, 1989.
- GARDINER, B. G.; SCHAEFFER, B.; MASSERIE, J. A. A review of the lower actinopterygian phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 144, n. 4, P. 511-525, 2005.

- GAYET, M.; MEUNIER, F. J. Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans la détermination de l'appartenance générique et/ou spécifique des écailles isolées. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre*, v. 303, n. 13, P. 1259-1262. 1986.
- GAYET, M.; MEUNIER, F. J. First discovery of Polypteridae (Pisces, Cladistia, Polypteriformes) outside of Africa. *Geobios*, v. 24, n. 4, P. 463-466, 1991.
- GAYET, M.; MEUNIER, F. J. Polyptérisiformes (pisces, cladistia) du Maastrichtien et du Paléocène de Bolivie. *Geobios*, v. 25, P. 159-168, 1992.
- GAYET, M.; MEUNIER, F. J. Conséquences paléobiogéographiques et biostratigraphiques de l'identification d'écailles ganoïdes du Crétacé supérieur et du Tertiaire inférieur d'Amérique du Sud. *Travaux et Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, Lyon, v. 125, n. 1, P. 169-185. 1993.
- GAYET, M.; MEUNIER, F.J. Nouveaux Polypteriformes du gisement Coniacien-Sénonien d'In Becetem (Niger). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, v. 322, P. 701-707, 1996.
- GAYET, M.; MEUNIER, F. J.; WERNER, C. Strange Polypteriformes from the Upper Cretaceous of In Becetem (Niger) and Wadi Milk Formation (Sudan). *Geobios*, v. 30, P. 249-255, 1997.
- GAYET, M.; MARSHALL, L. G.; SEMPERE, T.; MEUNIER, F. J.; CAPPETTA, H.; RAGE, J. C. Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). *Biostratigraphic, palaeoecologic and palaeobiogeographic implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 169, n. 2, P. 39-68, 2001.
- GAYET M.; MEUNIER F.J.; WERNER C. Diversification in Polypteriformes and special comparison with the Lepisosteiformes. *Paleontology*, v. 45, P. 361-376, 2002.
- GEMBALLA, S. The musculoskeletal system of the caudal fin in basal Actinopterygii: heterocercy, diphycercy, homocercy. *Zoomorphology*, v. 123, n. 1, P. 15-30. 2004.
- GÉRAUDIE, J. Fine structural peculiarities of the pectoral fin dermoskeleton of two Brachiopterygii, *Polypterus senegalus* and *Calamoichthys calabaricus* (Pisces, Osteichthyes). *The Anatomical Record*, v. 221, n. 1, P. 455-468. 1988.
- GILES S.; XU G.H.; NEAR T.J.; FRIEDMAN, M. Early members of 'living fossil' lineage imply later origin of modern ray-finned fishes. *Nature*, v. 549, P. 265-268, 2017.
- GOODRICH, E. S. On the scales of fish, living and extinct, and their importance in classification. *Proceedings of the Zoological Society of London*, London, P. 751-773. 1907.
- GOODRICH, E. S. *Treatise On Zoology Part-9*. Adam And Charles Black; London. 1909.
- GOODRICH, E. S. *Polypterus* a palaeoniscid. *Palaeobiologica*, v. 1, P. 87-92, 1928.

GOSSE, J. P. Révision systématique de deux espèces du genre *Polypterus* (Pisces, Polypteridae). *Cybium*, v. 12, n. 3, P. 239-245, 1988.

GOSSE, J. P. Polypteridae. In: LÉVÊQUE, C., PAUGY, D., TEUGELS, G.G. Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique de l'Ouest I. Tervuren: MRAC Orstom, collection faune tropicale, P. 79-87, 1990.

GRAHAM, J. B. Air-breathing Fishes: Evolution. Diversity and Adaptation. Academic Press, London, 1997.

GRAHAM, J. B.; WEGNER, N. C.; MILLER, L. A.; JEW, C. J.; LAI, N C.; BERQUIST, R. M.; LONG, J. A. Spiracular air breathing in polypterid fishes and its implications for aerial respiration in stem tetrapods. *Nature communications*, v. 5, 2014.

GRANDE, L. Categorizing various classes of morphological variation, and the importance of this to vertebrate paleontology. In: ARRATIA G, TINTORI A. Mesozoic fishes 3-systematics, paleoenvironments and biodiversity. Munchen: Verlag Dr Friedrich Pfeil, P. 123-136, 2004.

GRANDE, L. An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy. The resurrection of Holostei. *Copeia*, v. 10, n. 2, 2010.

GRANDSTAFF, B. S.; SMITH, J. B.; LAMANNA, M.C.; LACOVARA, K. J.; ABDEL-GHANI, M.S. *Bawitius*, gen. nov., a giant polypterid (Osteichthyes, Actinopterygii) from the Upper Cretaceous Bahariya Formation of Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 32, n. 1, P. 17-26, 2012.

HANSENS, M. M.; TEUGELS, G. G.; VAN DEN AUDENAERDE, D. F. E. T. Subspecies in the *Polypterus palmas* complex (Brachiopterygii; Polypteridae) from west and central Africa. *Copeia*, P. 694-705, 1995.

HECKEL, J.J. Naturhistorischer Anhang. In: Russegger, J. von: Reisen in Europa, Asien und Africa, mit besonderer Rücksicht auf die naturwissenschaftlichen Verhältnisse der betreffenden Länder unternommen in den Jahren 1835 bis 1841, etc. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung, Stuttgart v. 2, n. 3, P. 207-357, 1847.

HOLDEN, M. J. Significance of sexual dimorphism of the anal fin of Polypteridae. *Nature*, v. 232, n. 5306, P. 135-136, 1971.

INOUE, J. G.; MIYA, M.; TSUKAMOTO, K.; NISHIDA, M. Basal actinopterygian relationships: a mitogenomic perspective on the phylogeny of the "ancient fish". *Molecular phylogenetics and evolution*, v. 26, n. 1, P. 110-120, 2003.

JANVIER, P. Early vertebrates. Oxford University Press, 1996.

JOLLIE, M. Development of the head and pectoral skeleton of *Polypterus* with a note on scales (Pisces: Actinopterygii). *Journal of Zoology*, v. 204, n. 4, P. 469-507, 1984.

JORDAN, D. S. A guide to the study of fishes. H. Holt, v. 1, 1905.

JORDAN, D. S. The Genera of fishes with the accepted Type of each. A contribution to the stability of Scientific Nomenclature. California: Leland Stanford Junior University Publications, ed. 1, P. 601, 1919.

KERR, T. The scales of primitive living actinopterygians. Proceedings of the Zoological Society of London, P. 55-78, 1952.

KOMAGATA, K.; SUZUKI, A.; KUWABARA, R. Sexual dimorphism in the polypterid fishes, *Polypterus senegalus* and *Calamoichthys calabaricus*. Ichthyological Research, v. 39, n. 4, P. 387-390, 1993.

LACEPÈDE, É. Les Polyptères. In: Histoire naturele des poissons. Paris: Masson, v. 5, P. 340-343, 1803.

MAGID, A. M. Breathing and function of the spiracles in *Polypterus senegalus*. Animal behaviour, v. 14, n. 4, P. 530-533, 1966.

MAGID, A. M.; VOKAC, Z.; AHMED, N. E. D. The primitive fish *Polypterus senegalus*. The Journal of Experimental Biology, v. 5, P. 27-37, 1970.

MEUNIER, F. J.; GAYET, M. A new polypteriform from the Late Cretaceous and the middle Paleocene of South America. Mesozoic fishes: Systematics and paleoecology, P. 95-103. 1996.

MEUNIER, F. J.; GAYET, M. Comparative morphology of the finlet spines of the extant Polypteridae (Osteichthyes; Cladistia). Systematic interest. Cybium, v. 44, n. 1, P. 19-37, 2020.

MORITZ, T.; BRITZ, R. Revision of the extant Polypteridae (Actinopterygii: Cladistia). Ichthyological Exploration of Freshwaters, v. 29, n. 2, P. 97-192, 2019.

NEAR, T. J.; DORNBURG, A.; TOKITA, M.; SUZUKI, D.; BRANDLEY, M. C.; FRIEDMAN, M. Boom and bust: ancient and recent diversification in bichirs (Polypteridae: Actinopterygii), a relictual lineage of rayfined fishes. Evolution, v. 68, P. 1014-1026, 2014.

NELSON, J. S.; GRANDE, T. C.; WILSON, M. V. H. Fishes of the World. John Wiley Sons, P.116-117, 2016.

NUDDS, J.; SELDEN, P. (2008). Fossil–Lagerstätten. Geology Today, v. 24, n. 4, P. 153-158, 2008.

OTERO, O.; LIKIUS, A.; BRUNET, M. A new polypterid fish: *Polypterus faraou* sp. nov. (Cladistia, Polypteridae) from the Late Miocene, Toros-Menalla, Chad. Zoological Journal of the Linnean Society, v. 146, n. 2, P. 227-237, 2006.

PATTERSON, C. Morphology and interrelationships of primitive actinopterygian fishes. American Zoologist, v. 22, n. 2, P. 241-259, 1982.

POLL, M. Contribution à l'étude systématique des Polyptèridae (première partie). Revue de Zoologie et de Botanique Africaines, v. 35, P. 141-179, 1941.

POLL, M. Contribution à l'étude systématique des Polyptèridae (suite et fin). Revue de Zoologie et de Botanique Africaines, v. 35, P. 269-308, 1942.

POLL, M. Zoogéographie des Protoptères et des Polyptères. Bulletin de la Société Zoologique de France, v. 79, n. 4, P. 282-289, 1954.

RIZZATO, P. P.; BOCKMANN, F. A. Unraveling a 150 year old controversy: *Calamoichthys* Smith, 1866 is the valid name for the African reedfish (Cladistii: Polypteriformes), with comments about the availability of involuntarily proposed zoological names. Bionomina, v. 11, P. 62-78, 2017.

RIZZATO, P. P.; POSPISILOVA, A.; HILTON, E. J.; BOCKMANN, F. A. Ontogeny and homology of cranial bones associated with lateral-line canals of the Senegal Bichir, *Polypterus senegalus* (Actinopterygii: Cladistii: Polypteriformes), with a discussion on the formation of lateral-line canal bones in fishes. Journal of anatomy, v. 237, n. 3, P. 439-467. 2020.

ROSEN, D. E.; FOREY, P.L.; GARDINER, B.G.; PATTERSON, C. Lungfishes, tetrapods: paleontology, and plesiomorphy. Bulletin of the AMNH, v. 167, 1981.

SAINT-HILAIRE, E. G. Histoire naturelle et description anatomique d'un nouveau genre de poisson du Nil, nommé polyptère. 1802.

SAINT-HILAIRE, E. G. Histoire Naturelle des Poissons du Nil. Description de l'Egypte, Histoire Naturelle, v. 1, part 1, P. 1-52, 1809.

SCHLIEWEN, U.K.; SCHÄFER, F. *Polypterus mokelembembe*, a new species of bichir from the central Congo River basin (Actinopterygii: Cladistia: Polypteridae). Zootaxa, v. 1129, P. 23-36, 2006.

SCHULTZE, H. P. The scales of Mesozoic actinopterygians. Mesozoic Fishes, v. 1, P. 83-94, 1996.

SIRE, J. Y.; MEUNIER, F. J. The canaliculi of Williamson in holostean bone (Osteichthyes, Actinopterygii): a structural and ultrastructural study. Acta Zoologica, v. 75, n. 3, P. 235-247, 1994.

SMET, W. Le développement des sacs aériens des Polyptères. Acta Zoologica, v. 47, n. 2, P. 151-183, 1966.

SMITH, J. A. Rapport. Daily Review, 1242, 2(Thursday) 23 march, 1865a.

SMITH, J. A. Notice of a new genus of ganoid fish allied to the genus *Polypterus* (Geoff. St-Hillaire), recently received from Old Calabar. Proceedings of the Royal Physical Society of Edinburgh. v. 3, P. 27, 1865b.

SMITH, J. A. Description of *Calamoichthys*, a new genus of ganoid fish from Old Calabar, western Africa. Annals and Magazine of Natural History, v.3, n.18, P.112-114, 1866a.

- SMITH, J. A. Description of *Erpetoichthys*, a new genus of ganoid fish, from Old Calabar, western Africa; forming an addition to the family Polypterini. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, v. 5, P. 654-656, 1866b.
- STANDEN, E. M.; DU, T. Y.; LARSSON, H. C. E. Developmental plasticity and the origin of tetrapods. Nature, v. 513, n. 7516, P. 54-58, 2014.
- STEINDACHNER, F. Die Fische Liberia's. Notes Leyden Mus., v. 16, P. 1-96, 1895.
- SUZUKI, D.; BRANDLEY, M. C.; TOKITA, M. The mitochondrial phylogeny of an ancient lineage of ray-finned fishes (Polypteridae) with implications for the evolution of body elongation, pelvic fin loss, and craniofacial morphology in Osteichthyes. BMC evolutionary biology, v. 10, n. 1, P. 1-12, 2010.
- SWINNEY, G. N.; HEPPELL, D. *Erpetoichthys* or *Calamoichthys*: the correct name for the African Reed-fish. Journal of Natural History, v. 16, n. 1, P. 95-100, 1982.
- TRAQUAIR, R. H. XXI - Description of *Calamoichthys*, a new genus of ganoid fish from Old Calabar, Western Africa. By John Alexander Smith, MD, FRCPE; with observations on the internal structure. Annals and Magazine of Natural History, v. 18, n. 104, P. 112-117, 1866.
- TRAQUAIR, R. H. The cranial osteology of *Polypterus*. Journal of Anatomy and Physiology, v. 5, P. 166. 1870.
- THOMSON, K. S.; MCCUNE, A. R. Development of the scales in *Lepisosteus* as a model for scale formation in fossil fishes. Zoological Journal of the Linnean Society, v. 82, n. 2, P. 73-86, 1984.
- VAILLANT, L. *Protopterus retropinnis* et *Ectodus fuae*, espèces nouvelles de l'Afrique Équatoriale. Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle, Paris, v. 5, P. 219-222, 1899.
- VAN DER LAAN, R.; ESCHMEYER, W. N.; FRICKE, R. Family-group names of Recent fishes. Zootaxa, v. 3882, n. 1, P. 1-230, 2014.
- VENKATESH, B.; NING, Y.; BRENNER, S. Late changes in spliceosomal introns define clades in vertebrate evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences, v. 96, n. 18, P. 10267-10271, 1999.
- VENKATESH, B.; ERDMANN, M. V.; BRENNER, S. Molecular synapomorphies resolve evolutionary relationships of extant jawed vertebrates. Proceedings of the National Academy of Sciences, v. 98, n. 20, P. 11382-11387, 2001.
- WERNER, C.; GAYET, M. New fossil Polypteridae from the Cenomanian of Sudan. An evidence of their high diversity in the early Late Cretaceous. Cybium, v. 21, n. 1, P. 67-81, 1997.
- WILHELM, B. C.; DU, T. Y.; STANDEN, E. M.; LARSSON, H. C. *Polypterus* and the evolution of fish pectoral musculature. Journal of Anatomy, v. 226, n. 6, P. 511-522, 2015.