



Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Centro Biomédico

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Lais Henriques de Mattos

**Revisão taxonômica do complexo de espécies *Apteronotus albifrons*
(Gymnotiformes: Apteronotidae)**

Rio de Janeiro

2025

Lais Henriques de Mattos

**Revisão taxonômica do complexo de espécies *Apteronotus albifrons* (Gymnotiformes:
Apteronotidae)**

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

Orientador: Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Coorientador: Prof. Dr. Diogo de Mayrinck

Rio de Janeiro

2025

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

M444 Mattos, Lais Henriques

Revisão taxonômica do complexo de espécies *Apteronotus albifrons*
(Gymnotiformes: Apteronotidae) / Lais Henriques Mattos. - 2025.
163 f.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Coorientador: Prof. Dr. Diogo de Mayrinck

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

1. Peixe elétrico – Classificação. 2. Osteologia – Métodos – Teses. 3.
Codificação taxonômica de DNA por códigos de barras – Métodos. 4. Filogenia
– Teses. I. Brito, Paulo Marques Machado. II. Mayrinck, Diogo de. III.
Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto
Alcântara Gomes. IV. Título.

CDU 597.551.5

Bibliotecário: Felipe Caldonazzo CRB7/7341

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

Assinatura

Data

Lais Henriques de Mattos

**Revisão taxonômica do complexo de espécies *Apteronotus albifrons* (Gymnotiformes:
Apteronotidae)**

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

Aprovada em 21 de fevereiro de 2025.

Coorientador: Prof. Dr. Diogo de Mayrinck
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Banca Examinadora: _____

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

Prof.^a Dra. Camila David Cupello
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Prof. Dr. Kleyton Magno Cantalice Severiano
Universidad Nacional Autónoma de México

Prof. Dr. Jesús Alvarado-Ortega
Universidad Nacional Autónoma de México

Rio de Janeiro

2025

DEDICATÓRIA

Dedico esta tese aos meus pais, que me ensinaram que é sim possível construir uma Academia com afetos. Vocês lançaram suas ideias como garrafas ao mar com uma mensagem dentro, pronta para cativar alguém quando menos espera. Quem sabe até onde esta minha garrafa vai chegar...

AGRADECIMENTOS

Aos meus orientadores Paulo e Diogo pelos ensinamentos e por iluminarem caminhos me permitindo caminhar com minhas próprias pernas.

À banca examinadora, pelas considerações tão importantes para a finalização desta tese.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro durante o doutorado.

A todos do Museu de Zoologia da USP pelo empréstimo de material e por me receber tão bem durante minha visita à coleção ictiológica.

À Olga, da COPPE-UFRJ, pelo escaneamento dos espécimes no Microtomógrafo Phenix V/tome/x.

A todos do Museu Nacional que me permitiram obter as imagens radiográficas feitas no equipamento de radiografia digital da Central Analítica Virtual (CAV) do Departamento de Vertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, adquirido com recursos da FINEP Proc. 14629-3 Proinfra 01/2007, principalmente ao prof. Marcelo Brito por ter me recebido tão bem em todas as minhas visitas à coleção.

À equipe de secretaria do PPGB-UERJ, Mônica e Stênio, pela eficiência, pela ajuda com os problemas que surgiram pelo caminho e pela paciência para tirar todas as minhas dúvidas.

À minha mãe, Regina, e minha irmã, Julia, que aguentaram meus surtos, minhas ausências e por sempre estarem disponíveis pra mim, seja pra ouvir meus desabafos, celebrar conquistas grandes ou pequenas, resolver pepinos quando eu não pude ou apenas estar lá por mim. Obrigada pelos sorrisos, abraços, consolo, revisões de texto, edição de imagens, pelas palavras suaves de incentivo e ainda mais por endurecê-las quando foi preciso. Vocês são e sempre serão minha fortaleza!

Ao meu amor, David, por todos os seus beijinhos, por providenciar pizzas, hambúrgueres e sobremesas quando mais precisei, espantar minhas angústias, aguentar minhas variações de humor todos os dias, por estar ao meu lado nos momentos mais difíceis da minha vida, pelas palavras de motivação que me deram força para continuar e, principalmente, por acreditar em mim. Obrigada por me inspirar a ser uma pessoa melhor a cada dia e me mostrar como a vida pode ser leve e feliz quando se tem alguém que te ama para te acompanhar.

Ao meu pai Ruben, que enquanto pôde sempre dava um jeito de encontrar tempo para ouvir desabafos e dar conselhos, mesmo que de longe e por me ensinar que a vida não cabe no lattes. Você foi e sempre será um exemplo pra mim.

À Mel por ter sido o melhor cachorro que eu poderia sonhar!

Às minhas irmãs Aline e Alice, por reclamarem de eu estar sempre sem tempo para nos vermos e cobrarem tanto pra eu terminar logo a tese. Me aguardem, finalmente esse dia chegou!

À vovó Zely, meus tios, tias e primos, por me apoiarem incondicionalmente mesmo quando não entendem muito bem com o que eu trabalho. Amo vocês!

Aos meus colegas do Laboratório de Ictiologia, Tempo e Espaço, Camila, Marcos, Gabi, Clarice e Vieno, e do Laboratório de Ictiologia Aplicada: Anatomia e Evolução, Luisa, Danilo e Thales, pelas fofocas, lanchinhos no 7º andar, trechos do Bruno, cervejas pós-trabalho, cafés (muuuitos cafés), karaokês, conselhos, desabafos, horas do grito e, principalmente, pelos risos até quando falta luz ou internet na UERJ. Vocês fizeram ser prazeroso ir trabalhar nesses últimos anos e deixaram esse prédio cinzento muito mais colorido, apesar das dificuldades.

Aos meus queridos amigos da BioUERJ, Durval, Caio, Josi, Marcella e Thi. O que a graduação uniu, a pós-graduação não separa (apesar de ninguém mais ter tempo pra nada). Obrigada pelas sociais, almoços, karaokês, carnavais ou simples encontros encaixados nas nossas rotinas atarefadas só pra matar a saudade.

À minha segunda família do 41º Grupo Escoteiro Redentor, principalmente aos demais chefes da Alcateia, por terem compreendido minhas ausências, segurando as pontas quando foi preciso e me apoiado sempre ao longo do caminho. Vocês são demais!!!

Aos meus lobinhos da Alcateia Impeesa, que me inspiram todo sábado a fazer meu melhor possível para construir um mundo melhor. O melhor jeito de ensinar é pelo exemplo, vocês são capazes de conquistar qualquer coisa se tiverem coragem para dar o primeiro passo.

Aos dermestes pelos esqueletos.

RESUMO

MATTOS, Lais Henriques. **Revisão taxonômica do complexo de espécies *Apteronotus albifrons* (Gymnotiformes: Apteronotidae)**. 2025. 163 f. Tese (Doutorado em Biociências) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2025.

Os peixes elétricos neotropicais *Apteronotus albifrons*, *Apteronotus caudimaculosus* e *Apteronotus camposdapazi* compõem o complexo de espécies *Apteronotus albifrons*, cuja sinapomorfia é apresentarem duas faixas claras circundando a região caudal ao longo de todo o desenvolvimento. São espécies muito semelhantes morfológicamente, sendo distinguíveis umas das outras apenas por pequenas diferenças em sua pigmentação corporal, o que causa problemas taxonômicos. Além disso, não há um material tipo para *A. albifrons sensu stricto* e nem uma diagnose propriamente dita, o que levanta o questionamento sobre a validade destas três espécies. O presente trabalho teve como principais objetivos realizar uma revisão taxonômica de *A. albifrons*, *A. caudimaculosus* e *A. camposdapazi*, descrever detalhadamente sua osteologia, testar sua validade taxonômica e, se for o caso, propor diagnoses emendadas para as mesmas, além de testar a relação filogenética para o gênero *Apteronotus* com base em dados moleculares. Para tal, examinou-se a morfologia externa de espécimes de *A. albifrons*, *A. caudimaculosus* e *A. camposdapazi* de diversas coleções ictiológicas. Analisou-se a osteologia de alguns espécimes através de técnicas destrutivas para preparação de esqueletos (diafanização e descarnação por coleópteros dermestídeos) e obtenção de imagens por raio-X (tomografias computadorizadas e radiografias) para as descrições osteológicas. Fez-se também uma análise filogenética a partir de sequências do gene de DNA mitocondrial COI de espécies do gênero *Apteronotus* obtidas no GenBank. Os espécimes foram re-identificados com base na literatura científica e em novos caracteres observados neste trabalho. Os dados osteológicos permitiram descrever detalhadamente a osteologia das espécies em questão, com comentários sobre variabilidades encontradas nos crânios. Isto inclui diferenças no posicionamento do arco hioide de alguns espécimes antes identificados como *A. albifrons* ou *A. caudimaculosus*, cujo côndilo de articulação entre os hipohiais ventrais pode ser observado postero-ventral ao retroarticular, de forma a ser visível inclusive na morfologia externa como um processo medial na região do istmo. A partir desta característica, foram descobertas duas novas espécies para este complexo. A filogenia molecular resultou em uma árvore com várias politomias e alguns clados com baixo suporte, mas de forma geral o gene COI se mostrou suficiente para agrupar holótipos de mesma espécie em *Apteronotus*. Apesar de não ter se mostrado resolutive, esta árvore evidenciou problemas taxonômicos para o gênero e questiona se as sequências do complexo de espécies estavam corretamente identificadas no GenBank. Os resultados confirmaram que alguns dos caracteres diagnósticos destas espécies não se mostraram tão consistentes, porém ao combiná-los com novos caracteres observados aqui, como a extensão da nadadeira anal em relação à primeira faixa clara caudal, foi possível confirmar a validade taxonômica de *A. albifrons*, *A. caudimaculosus* e *A. camposdapazi*, além da descoberta de duas novas espécies para este complexo e três morfotipos cujo posicionamento taxonômico ainda é incerto.

Palavras-chave: taxonomia; *Apteronotus albifrons*; Gymnotiformes; descrição osteológica; filogenia molecular.

ABSTRACT

MATTOS, Lais Henriques. **Taxonomic revision of the *Apteronotus albifrons* species complex (Gymnotiformes: Apteronotidae)**. 2025. 163 f. Tese (Doutorado em Biociências) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2025.

The Neotropical electric fishes *Apteronotus albifrons*, *Apteronotus caudimaculosus* and *Apteronotus camposdapazi* constitutes the *Apteronotus albifrons* species complex, whose synapomorphy is the presence of two clear bands encircling the caudal region throughout their development. These species are morphologically very similar, differing mainly in subtle variations in body pigmentation, which has led to taxonomic problems. Furthermore, there is no designated type material for *A. albifrons sensu stricto*, nor a proper diagnosis, which raises questions about the validity of these three species. The main aims of the present study are to conduct a taxonomic revision of *A. albifrons*, *A. caudimaculosus*, and *A. camposdapazi*, to provide a detailed description of their osteology, test their taxonomic validity and, if applicable, propose amended diagnoses for them, as well as to understand the phylogenetic relationships of *Apteronotus* based on molecular data. To this end, the external morphology of specimens of *A. albifrons*, *A. caudimaculosus*, and *A. camposdapazi* from various ichthyological collections was examined. The osteology of some specimens was analyzed using destructive techniques for skeleton preparation (clearing and staining, and maceration by dermestid beetles) and through imaging methods such as X-rays (CT scans and radiographs) for the osteological descriptions. A phylogenetic analysis was also performed using sequences of the mitochondrial gene COI from species of *Apteronotus* obtained from GenBank. The specimens were re-identified based on scientific literature and new characters observed in this study. The osteological data allowed us to provide a detailed description of the skeleton of those species, with comments on the variability observed in their skulls. This included differences in the positioning of the hyoid arch, where the condyle of articulation between the ventral hypohyals could be observed posteroventral to the retroarticular in some specimens previously identified as *A. albifrons* or *A. caudimaculosus*. This feature was perceived in external morphology as a medial process at the isthmus region. Based on this characteristic, two new species were discovered within this complex. The molecular phylogeny resulted in a tree with several polytomies and some clades with low support, but overall, the COI gene proved sufficient to group haplotypes of the same species within *Apteronotus*. Despite the poor resolution of the tree, it highlights taxonomic issues within the genus and raises questions about whether the sequences of the *Apteronotus albifrons* species complex were correctly identified in GenBank. The results confirm that some previously considered diagnostic characters are not as consistent as expected. However, by combining them with new characters observed here, such as the extension of the anal fin relative to the first clear caudal band, it was possible to confirm the taxonomic validity of *A. albifrons*, *A. caudimaculosus*, and *A. camposdapazi*, as well as the discovery of two new species within this complex and three morphotypes whose taxonomic placement remains uncertain.

Keywords: taxonomy; *Apteronotus albifrons*; Gymnotiformes; osteological description; molecular phylogeny.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Primeiras vértebras em <i>Otophysi</i>	20
Figura 2 –	† <i>Humboldtichthys kirschbaumi</i> Gayet, Meunier (1991), único táxon fóssil conhecido para Gymntiformes.....	23
Figura 3 –	Diversidade morfológica dos Gymnotiformes.....	25
Figura 4 –	Hipóteses sobre as relações entre as famílias de Gymnotiformes.....	27
Figura 5 –	Filogenia de Gymnotiformes	27
Figura 6 –	Hipóteses sobre as relações entre os gêneros de Apterodontidae	28
Figura 7 –	<i>Apterodontus albifrons</i>	29
Figura 8 –	<i>Apterodontus caudimaculosus</i> e <i>Apterodontus camposdapazi</i>	30
Figura 9 –	Holótipo de <i>Apterodontus passan</i>	31
Figura 10 –	Mapa da distribuição de <i>Apterodontus albifrons</i>	34
Figura 11 –	Esquema ilustrativo de medidas aferidas	41
Figura 12 –	Fotografias de alguns dos espécimes preparados por descarnação mecânica.....	47
Figura 13 –	Dermostário da UERJ com espécimes em preparação	48
Figura 14 –	Espécimes em processo de desidratação para preparação mecânica de esqueletos.....	49
Figura 15 –	Fotografias de alguns dos espécimes preparados por diafanização.....	51
Figura 16 –	Espécime UERJ-LICTAE-035 durante diafanização.....	53
Figura 17 –	Espécime UERJ-LICTAE-036 após diafanização.....	55
Figura 18 –	Segmentação de microtomografia no MIMICS 25.0.....	57
Figura 19 –	Fotografias de alguns dos espécimes tomografados.....	57
Figura 20 –	Filamento dorsal no complexo de espécies <i>A. albifrons</i>	63
Figura 21 –	Região da cabeça no complexo de espécies <i>A. albifrons</i>	64
Figura 22 –	Processo ventral na região do istmo observado nos Morfotipos A e B...	65
Figura 23 –	Variações na listra clara dorsal no complexo de espécies <i>A. albifrons</i> ...	66
Figura 24 –	Detalhes das faixas claras que circundam a região caudal.....	69
Figura 25 –	Parátipos de <i>A. caudimaculosus</i>	70
Figura 26 –	Caixa craniana de <i>A. albifrons</i>	74
Figura 27 –	Região do crânio em diafanizações.....	75

Figura 28 –	Crânio completo de <i>A. albifrons</i>	81
Figura 29 –	Região mandibular de <i>A. albifrons</i> em vista ventral.....	82
Figura 30 –	Crânio de <i>A. albifrons</i> sem o suspensório mandibular.....	83
Figura 31 –	Arco hioide, arcos branquiais e raios branquiostegais em <i>A. albifrons</i> ...	85
Figura 32 –	Estados de caráter para o formato do opérculo de acordo com Albert (2001).....	89
Figura 33 –	Crânios de <i>A. caudimaculosus</i> e <i>A. camposdapazi</i>	91
Figura 34 –	Fontanela craniana posterior extremamente reduzida em <i>A. camposdapazi</i>	92
Figura 35 –	Diferenças no comprimento mandibular em juvenis de <i>A. camposdapazi</i> e <i>A. albifrons</i>	92
Figura 36 –	Crânio do morfotipo A sem suspensório mandibular	94
Figura 37 –	Crânio de <i>A. albifrons</i> , <i>A. caudimaculosus</i> , <i>A. camposdapazi</i> e Morfotipo B sem suspensório mandibular.....	95
Figura 38 –	Arco hioide, arcos branquiais e raios branquiostegais nas Espécies novas A e B.....	96
Figura 39 –	Teto craniano da Espécie nova A.....	97
Figura 40 –	Cintura peitoral das espécies do complexo <i>A. albifrons</i>	99
Figura 41 –	Primeiras vértebras do complexo <i>A. albifrons</i>	101
Figura 42 –	Esquema do esqueleto axial com vértebras pré-caudais e região de transição para região caudal.....	103
Figura 43 –	Esqueleto axial com vértebras pré-caudais e caudais no morfotipo E....	104
Figura 44 –	Vértebras caudais.....	108
Figura 45 –	Região caudal em diafanizações.....	110
Figura 46 –	Esqueleto da nadadeira caudal.....	110
Figura 47 –	Filogenia molecular do gênero <i>Apteronotus</i>	117
Figura 48 –	Região caudal em processo de regeneração.....	122
Figura 49 –	Interpretação do comprimento do pedúnculo caudal em outras literaturas.....	123
Figura 50 –	Crescimento alométrico da região do focinho.....	128
Figura 51 –	Espinhas hemais deslocados e osso abdominal posteroventral em outros grupos de Gymnotiformes.....	130
Figura 52 –	Relação filogenética entre espécies do gênero <i>Apteronotus</i> em outras	

filogenias.....	134
-----------------	-----

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Material analisado para osteologia.....	42
Tabela 2 –	Quantidade de sequências à disposição em bancos de dados para o gênero <i>Apteronotus</i>	59
Tabela 3 –	Lista de sequências do complexo de espécies <i>A. albifrons</i> encontradas em bancos de dados públicos.....	61
Tabela 4 –	Revisão de identificação do material analisado.....	71
Tabela 5 -	Lista de sequências para filogenia molecular do gêneros <i>Apteronotus</i> ...	154
Tabela 6 –	Resultados morfométricos para cada espécime examinado.....	157
Tabela 7 –	Resultados de morfologia externaobservados em cada espécime.....	160

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

afr	Raios da andadeira anal
ang	Ângulo-articular
ah.g	Ranhura para artéria hióidea aferente
ao	Antorbital
ao.sc	Canal sensorial antorbital
AC	Altura da cabeça
AT	Altura total
bb	Basibranquial
bh	Basi-hial
bob	Basioccipital
br	Raios branquiostegais
cb	Ceratobranquial
CB	Comprimento da boca
CC	Comprimento da cabeça
CFA	Comprimento até o fim da nadadeira anal
cfa	Fontanela craniana anterior
CFB1	Comprimento da 1ª faixa branca
CFB2	Comprimento da 2ª faixa branca
cfp	Fontanela craniana posterior
crf	Raios da nadadeira caudal
cha	Ceratohial anterior
chp	Ceratohial posterior
cl	Cleित्र
co	Coracoide
COI	Citocromo oxidase sub-unidade I
COPPE-UFRJ	Laboratório de Instrumentação Nuclear do Instituto Alberto Luiz Coimbra de Pós-Graduação e Pesquisa de Engenharia da Universidade Federal do Rio de Janeiro
CPC	Comprimento do pedúnculo caudal
CT	Comprimento total

DEF	Distância entre as faixas brancas
Den	Dentário
DFA	Distância do focinho ao ânus
dhs	Espinho hemal deslocado
DIN	Distância entre narina anterior e narina posterior
DNA	Ácido desoxirribonucléico
DNO	Distância da narina posterior até margem anterior do olho
DO	Diâmetro orbital
DOF	Distância do focinho à origem do filamento dorsal
DPO	Distância pré-orbital
eb	Epibranquial
el	Etmoide lateral
enp	Endopterigoide
epo	Epiótico
exo	Exoccipital
fb	Faringobranquial
fr	Frontal
ha	Arco hemal
hb	Hipobranquial
hhd	Hipohial dorsal
hhv	Hipohial ventral
hs	Espinho hemal
hy	Hiomandibular
hyp	Placa hipural
int	Interopérculo
io	Infraorbital
iop	Interopérculo
io.sc	Canal sensorial infraorbital
LBP	Laboratório de Biologia de Peixes da Universidade Estadual Paulista
ll.sc	Canal sensorial para linha lateral
ma.sc	Canal sensorial mandibular
max	Maxilar
mes	Mesetmoide

met	Metapterigoide
MNRJ	Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro
MZUSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
na	Arco neural
nas	Nasal
ns	Espinho neural
op	Opérculo
ors	Órbito-esfenoide
ot.sc	Canal sensorial ótico
pa	Parapófise
pab	Osso abdominal posteroventral
par	Parietal
pas	Paresfenoide
pfr	Raios da nadadeira peitoral
pmx	Pré-maxilar
pop	Pré-opérculo
pop.sc	Canal sensorial pré-opercular
pro	Proótico
pte	Pteroesfenoide
pto	Pterótico
ptr	Pterigióforos
ptt	Pós-temporal
qd	Quadrado
ra	Radial
rar	Retroarticular
rib	Costela pleural
sca	Escápula
scl	Supracleitro
scp	Escáfio
sn	Supraneural
soc	Supraoccipital
sop	Subopérculo
so.sc	Canal sensorial supraorbital

spo	Esfenótico
stt	Supratemporal
stt.sc	Canal sensorial supratemporal
su	<i>os suspensorium</i>
sy	Simplético
tr	Trípode
UERJ-LICTAE	Coleção da Universidade do Estado do Rio de Janeiro - Laboratório de Ictiologia Aplicada: Anatomia e Evolução
uh	Urohial
UV	Ultravioleta
vc	Vértebra caudal
vo	Vômer
vp	Vértebra pré-caudal
vt	Centro vertebral terminal

LISTA DE SÍMBOLOS

%	Porcentagem
mm	Milímetro
L	Litro
°C	graus celsius
h	hora
g	grama
ml	Mililitro
mg	Miligramma
μA	Microamper
kV	Quilovolts
μm	Micrômetro

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO.....	20
1	JUSTIFICATIVA.....	36
2	OBJETIVOS.....	38
3	MATERIAL E MÉTODOS	39
3.1	Material analisado.....	39
3.2	Morfologia externa e revisão da identificação taxonômica nas coleções de origem.....	39
3.3	Análises osteológicas.....	42
3.3.1	<u>Terminologia anatômica.....</u>	44
3.3.1.1	Lista de abreviaturas anatômicas.....	44
3.3.2	<u>Preparação mecânica para osteologia.....</u>	45
3.3.2.1	Material preparado por descarnação.....	45
3.3.2.2	Reativação do Dermestário da UERJ.....	46
3.3.2.3	A preparação por dermestídeos.....	48
3.3.3	<u>Preparação química para osteologia.....</u>	50
3.3.3.1	Material diafanizado.....	50
3.3.3.2	As diafanizações.....	52
3.3.4	<u>Obtenção de imagens com raios-X.....</u>	55
3.3.4.1	Microtomografias computadorizadas.....	56
3.3.4.2	Radiografias.....	58
3.4	Filogenia molecular.....	58
4	RESULTADOS	62
4.1	Morfologia externa de <i>A. albifrons</i>, <i>A. caudimaculosus</i> e <i>A. camposdapazi</i> e revisão da identificação dos espécimes analisados.....	62
4.1.1	<u>Caráteres previamente identificados como diagnósticos e outras características variáveis entre as espécies do complexo <i>Apteronotus albifrons</i>.....</u>	67
4.2	Descrição osteológica do complexo de espécies <i>Apteronotus albifrons</i>.....	73
4.2.1	<u>Crânio de <i>Apteronotus albifrons</i>.....</u>	73
4.2.1.1	Neurocrânio de <i>A. albifrons</i>	73
4.2.1.1.1	Região etmovomeriana.....	73

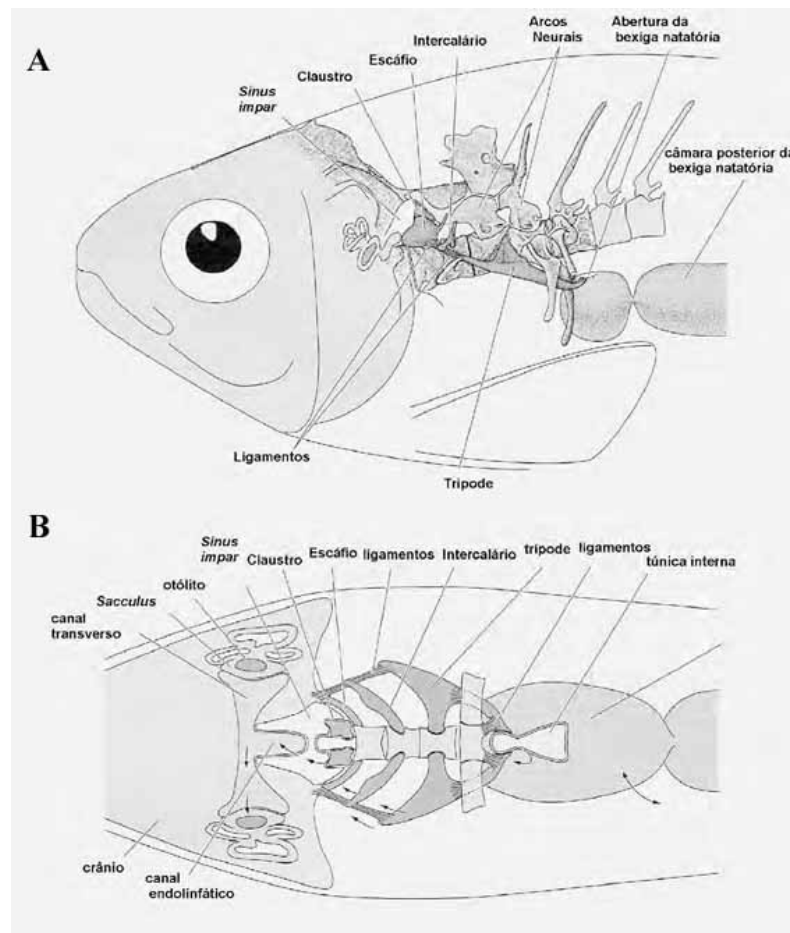
4.2.1.1.2	Região esfenoide.....	75
4.2.1.1.3	Ossos do teto craniano.....	77
4.2.1.1.4	Série circumorbital.....	78
4.2.1.1.5	Região occipital e óptica.....	79
4.2.1.2	Região mandibular de <i>A. albifrons</i>	80
4.2.1.3	Suspensório de <i>A. albifrons</i>	83
4.2.1.4	Arco hioide, arcos branquiais e raios branquistégios de <i>A. albifrons</i>	84
4.2.1.5	Série opercular de <i>A. albifrons</i>	88
4.2.2	<u>Diferenças entre os crânios de <i>A. caudimaculosus</i> e <i>A. camposdapazi</i> com <i>A. albifrons</i></u>	90
4.2.3	<u>Diferenças entre os crânios dos novos morfotipos A e B</u>	93
4.2.4	<u>Cintura peitoral do complexo de espécies <i>A. albifrons</i></u>	98
4.2.5	<u>Esqueleto axial do complexo de espécies <i>A. albifrons</i></u>	100
4.2.5.1	Primeiras vértebras (Aparato de Weber).....	100
4.2.5.2	Vértebras pré-caudais.....	102
4.2.5.3	Vértebras caudais.....	106
4.2.6	<u>Esqueleto da nadadeira anal no complexo de espécies <i>A. albifrons</i></u>	108
4.2.7	<u>Esqueleto da nadadeira caudal no complexo de espécies <i>A. albifrons</i></u>	109
4.3	Revisão taxonômica das espécies do complexo <i>A. albifrons</i>	111
4.3.1	<u>Diagnose emendada para <i>A. albifrons</i></u>	112
4.3.2	<u>Diagnose emendada para <i>A. caudimaculosus</i></u>	113
4.3.3	<u>Diagnose emendada para <i>A. camposdapazi</i></u>	113
4.3.4	<u>Diagnose proposta para a Espécie nova A</u>	114
4.3.5	<u>Diagnose proposta para a Espécie nova B</u>	115
4.5.6	<u>Comentários sobre os morfotipos C, D e E</u>	115
4.4	Filogenia molecular do gênero <i>Apteronotus</i> a partir do marcador mitocondrial COI	116
5	DISCUSSÃO	121
5.1	Variabilidade morfológica e delimitação das espécies do complexo <i>A. albifrons</i>	121
5.1.1	<u>Variabilidade no comprimento do pedúnculo caudal</u>	123
5.1.2	<u>Variabilidade nas manchas escuras na faixa clara anterior</u>	124

5.1.3	<u>Variabilidade na despigmentação na região da metade do comprimento do corpo.....</u>	125
5.1.4	<u>Variabilidade na extensão da nadadeira anal em relação à margem posterior da faixa clara anterior.....</u>	126
5.1.5	<u>Variabilidade na extensão da nadadeira anal em relação à margem posterior da faixa clara anterior.....</u>	127
5.1.6	<u>Crescimento alométrico do focinho.....</u>	127
5.2	Comentários sobre anatomia comparada.....	129
5.3	Relação filogenética entre as espécies <i>A. albifrons</i>, <i>A. caudimaculosus</i> e <i>A. camposdapazi</i>.....	132
	CONCLUSÃO.....	136
	REFERÊNCIAS	138
	APÊNDICE A – Lista de material examinado.....	151
	APÊNDICE B – Sequências utilizadas para filogenia molecular do gênero <i>Apteronotus</i>.....	154
	APÊNDICE C – Resultados detalhados das análises de morfologia externa.....	157

INTRODUÇÃO

Os Otophysi são um grupo de teleósteos primariamente de água doce, com distribuição mundial, cuja sinapomorfia mais emblemática é a modificação da porção peri e endolinfática do ouvido interno, assim como a modificação de parte das vértebras anteriores no que conhecemos hoje como ossículos de Weber (Chranirov, 1927; Hoffman; Britz, 2006). Em conjunto com modificações na bexiga natatória (cf. dividida em duas câmaras), tais modificações resultaram em uma estrutura conhecida como Aparato de Weber (Figura 1), que funciona como um sistema para recepção e transmissão para o ouvido interno, conferindo-lhes maior acuidade auditiva (Weber, 1820). Tanto os Otophysi quanto os Gonorynchiformes compartilham tais modificações na bexiga natatória, por isso formam o clado dos Ostariophysi, grupo irmão da ordem Clupeomorpha (Wiley; Johnson, 2010).

Figura 1 - Primeiras vértebras em Otophysi



Legenda: A: vista lateral do Aparato de Weber; B: detalhe da vista lateral da bexiga natatória e dos ossículos de Weber.

Fonte: Modificados de Liem *et al.*, 2001.

Representando cerca de 75% de toda a ictiofauna de água doce do mundo, os Otophysi formam um clado extremamente diverso (Brito *et al.*, 2007; Nelson *et al.*, 2016). Como observado por Chakrabarty (2017), apesar de uma grande diversidade morfológica, a condição monofilética dos Otophysi é corroborada por diversos estudos sistemáticos, tanto com base em dados morfológicos (Fink; Fink, 1981, 1996; Greenwood *et al.*, 1966; Novacek; Marshall, 1976; Rosen, 1973; Rosen; Greenwood, 1970) quanto com base em dados moleculares (Betancur-R *et al.*, 2013; Broughton, 2010; Broughton *et al.*, 2013; Lavoué *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2008; Nakatani *et al.*, 2011; Near *et al.*, 2012; Orti; Meyer, 1996; Poulsen *et al.*, 2009).

São reconhecidas quatro ordens dentre os Otophysi: os Cypriniformes (carpas), os Characiformes (tetras e piranhas), os Siluriformes (bagres) e os Gymnotiformes (peixes elétricos) (Fink; Fink, 1981, 1996; Nelson *et al.*, 2016). Embora haja consenso sobre a condição monofilética desse clado, a história biogeográfica e evolutiva destas quatro ordens ainda permanece pouco compreendida (Chakrabarty *et al.*, 2017; Fink; Fink, 1996; Gayet, 1981, 1985; Greenwood *et al.*, 1966).

Desde a proposta da teoria da evolução de Darwin-Wallace, pesquisadores começaram a elaborar hipóteses sobre as relações filogenéticas entre linhagens cada vez mais embasadas em anatomia comparada (Campos-da-Paz; Albert, 1998). Sagemehl (1885) foi o primeiro a propor que o Aparato de Weber seria uma característica compartilhada entre os peixes hoje pertencentes às ordens Gymnotiformes, Characiformes, Siluriformes e Cypriniformes. Para Schlesinger (1910), o clado mais basal seria Characinidae (= Characiformes), com Cyprinidae (= Cypriniformes) e Siluridae (= Siluriformes) mais semelhantes entre si, formando um grupo irmão de Gymnonoti (= Gymnotiformes). Já Regan (1911a, 1911b), Jordan (1923), Berg (1940) e Greenwood *et al.*, (1966) propuseram dividir os Otophysi em duas linhagens: Siluriformes e uma segunda composta por Characiformes, Cypriniformes e Gymnotiformes, embora estes autores discordassem quanto ao nível taxonômico destes grupos. Na época os Otophysi eram considerados um grupo primitivo, embora o Aparato de Weber já fosse reconhecidamente uma característica extremamente derivada (Greenwood *et al.*, 1966).

Semelhanças entre os Otophysi e certos grupos de Gonorynchiiformes, como a presença de células especializadas relacionadas ao Aparato de Weber e uma bexiga natatória dividida em duas câmaras, permitiram a Rosen e Greenwood (1970) fazer inferências interessantes sobre tendências evolutivas em Otophysi, e por isso incluíram os Gonorynchiiformes em Ostariophysi como grupo irmão deste primeiro. Para estes autores, os Otophysi seriam divididos em duas ordens: os Siluriformes e os Cypriniformes, que por sua vez seriam constituídos pelos Cyprinoidei (= Cypriniformes) e pelos Characoidei, compostos

pelos Characoidea (= Characiformes) e Gymnotoidea (= Gymnotiformes) (Rosen; Greenwood, 1970). Roberts (1973) discorda desta hipótese, retomando a classificação de Regan (1911), entretanto considerando os Gymnotiformes em uma posição mais derivada junto com os Characinae.

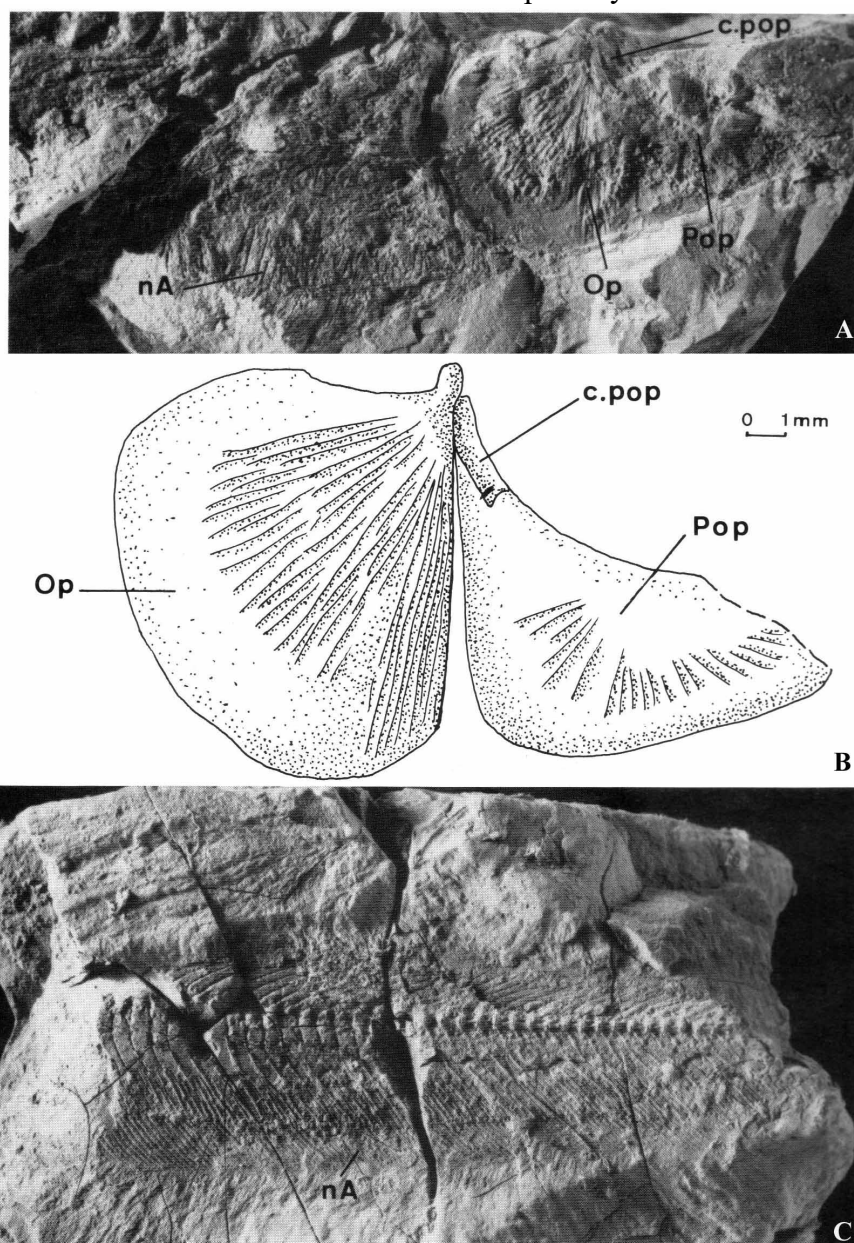
Fink e Fink (1981) foram os primeiros a usar a metodologia cladística (Henning, 1966) para tentar entender as relações entre estes grupos, cujo resultado apontou para Cypriniformes como os mais primitivos, sendo grupo irmão dos Characiformes e dos Siluriformes, este último constituído pelos Siluroidei (= Siluriformes) e Gymnotoidei (= Gymnotiformes). Desde então surgiram calorosos debates a respeito da origem e diversificação dessa fauna, com hipóteses unindo Gymnotiformes e Siluriformes como mais derivados, grupo irmão dos Characiformes (Fink; Fink, 1981, 1996); Gymnotiformes e Characiformes como mais derivados, grupo irmão de Siluriformes (Dimmick; Larson, 1996; Ortí; Meyer, 1996), Siluriformes e Characiformes como mais derivados, grupo irmão de Gymnotiformes (Betancur-R *et al.*, 2013), ou ainda resultando em um parafiletismo de Characiformes com o posicionamento de Siluriformes e Gymnotiformes variável (Chakrabarty *et al.*, 2017; Chen; Lavoué; Mayden, 2013; Nakatani *et al.*, 2011). Atualmente alguns autores defendem que haveriam cinco ordens em Otophysi, pois o que até então era tratado como uma subordem de Characiformes vem sendo recuperada como um grupo independente e, por isso, se trataria de uma nova ordem: os Cithariniformes (Dornburg; Near, 2021)

Até hoje não há um consenso, tais divergências poderiam ser explicadas pela natureza das fontes de dados, uma vez que as filogenias mais recentes (desde Fink; Fink, 1996) se baseiam exclusivamente em dados moleculares ou na combinação de caracteres morfológicos e genéticos, mas a ausência de táxons fósseis em todas estas hipóteses filogenéticas contribui para esta baixa resolução. As formas fósseis forneceriam informações fundamentais inclusive para a interpretação dos estados de caráter, contribuindo imensamente para o entendimento de tendências evolutivas. Neste sentido, ainda há muitas lacunas de conhecimento em relação aos Gymnotiformes e ao entendimento do que seria primitivo ou derivado nesta ordem especificamente.

Apenas uma ocorrência fóssil é conhecida para Gymnotiformes, alguns fragmentos incompletos (RL 1596–1 a 16, Figura 2) com numerosas vértebras, pterigióforos e raios de uma nadadeira anal extremamente alongada, sendo que apenas um deles apresenta parte da região opercular preservada (RL 1596-4, holótipo)(Albert; Fink, 2007; Gayet; Meunier, 1991). Encontrados pelo Centro de Tecnologia Petrolífera de Santa Cruz (Bolívia) na Formação Yeshua, na Bolívia, datada do Mioceno Superior, são consideravelmente mais

recentes quando comparados à diversidade fóssil conhecida para as demais ordens de Otophysi (Gayet; Meunier, 1991). Estima-se que o surgimento dos Gymnotiformes se deu há cerca de 150 milhões de anos (Betancur-R *et al.*, 2013), sendo a única cuja origem e diversificação se deu exclusivamente na região Neotropical (Brito *et al.*, 2007).

Figura 2 – † *Humboldtichthys kirschbaumi* Gayet, Meunier (1991), único táxon fóssil conhecido para Gymntiformes



Legenda: A: Fotografia do holótipo RL 1596-4; B: Esquema ilustrativo do holótipo RL 1596-4; C: Fotografia do espécime RL 1596-7.

Fonte: Modificado de Gayet; Meunier, 1991, Figs. de 1 a 3, p. 474.

A região Neotropical sofreu ao longo de sua história vários eventos geológicos que resultaram em alterações de sua paisagem, promovendo assim inúmeros eventos de dispersão e vicariância que afetaram a história evolutiva de diversos grupos zoológicos, originando a

enorme biodiversidade observada hoje nesta região (Lundberg *et al.*, 1998). Se tratando de ambientes fluviais, mudanças no relevo causadas por eventos geológicos são capazes de modificar a configuração de complexos hídricos, ocasionando captura de riachos entre bacias hidrográficas que possibilita simultaneamente a dispersão de uma população para uma nova bacia e a interrupção de fluxo gênico entre tal população e a que ficou restrita à bacia de origem (Albert; Tagliacollo; Dagosta, 2020). Nesse sentido, a orogenia dos Andes atuou intensamente na modificação da paisagem na América do Sul, inclusive promovendo a formação de grandes rios e lagos em sua bacia de antepaís durante o Cretáceo Superior e o Terciário e a inversão no sentido de grandes complexos hídricos, como o Rio Amazonas (Lundberg *et al.*, 1998). Variações do nível do mar ao longo de períodos de glaciação e aquecimento do planeta também tiveram seu papel para contribuir com inúmeros eventos de vicariância e dispersão devido a formação de mares epicontinentais, que separaram bacias ao avançar pelo continente quando o nível do mar subia devido ao derretimento do gelo nos polos, assim como sua regressão conforme as temperaturas voltavam a cair em momentos de glaciação (Lundberg *et al.*, 1998). Pensar na diversidade dos Gymnotiformes como resultado de tais processos evolutivos, diretamente relacionados a tal história geológica, poderia torná-los uma peça-chave para esclarecer as relações entre os Ostariophysi (Roberts, 1973).

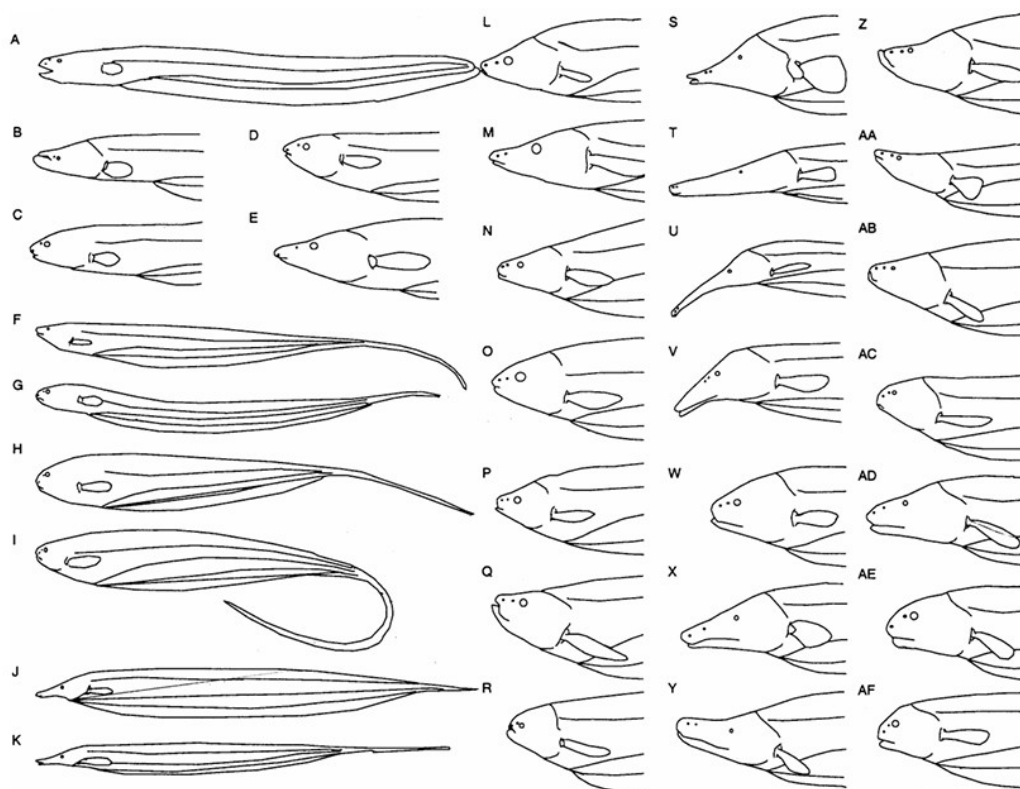
Os Gymnotiformes são conhecidos como os peixes dulcícolas neotropicais capazes de produzir e sentir impulsos elétricos para fins sensoriais (Carr; Maler, 1986). É provável que tais impulsos auxiliem na comunicação entre indivíduos ou na percepção do ambiente no qual se encontram, incluindo alguma função na captura de presas durante o forrageio (e.g. Bennett, 1971a, 1971b; Bullock *et al.*, 1979; Campos-da-Paz; Albert, 1998; Hopkins, 1974a, 1974b; Kramer, 1990, 1996; Kramer; Kirschbaum; Markl, 1981). As descargas do órgão elétrico também são úteis taxonomicamente, além de fornecer informações sobre sexo e idade dos indivíduos (Heiligenberg; Bastian, 1980; Kramer; Kirschbaum; Markl, 1981).

Desde o século 17, os Gymnotiformes chamavam a atenção de naturalistas interessados na ictiofauna neotropical por sua aparência peculiar, pois a ausência de certas nadadeiras, formato geral de seu corpo e alongamento da nadadeira anal os torna bem diferentes em comparação a outros peixes “comuns” (Campos-da-Paz; Albert, 1998; Marcgrave, 1648; Seba, 1758 apud Campos-da-Paz; Albert, 1998). Conforme novas espécies e gêneros foram descobertos ao longo dos séculos seguintes, reflexões sobre como classificar a diversidade de Gymnotiformes surgiam também (e.g. Curvier, 1817; Castenau, 1855; Kaup, 1856; Gill, 1864; Cope, 1871; Gill, 1872; Ellis, 1912, 1913; Berg, 1940; Mago-Leccia, 1978). Tais autores discordavam quanto ao nível taxonômico deste clado, por vezes tratando-o como

ordem, subordem ou família (Campos-da-Paz; Albert, 1998). O consenso atual é de se tratar de uma ordem, por isso o epíteto Gymnotiformes é o atualmente válido (Wiley; Johnson, 2010).

Composta por 5 famílias e 36 gêneros válidos (Ferraris; de Santana; Vari, 2017; Fricke; Eschmeyer; Van der Laan, 2025), esta ordem ocorre desde a bacia do Paraná-Paraguai na Argentina até o sul da América do Norte, no México, embora boa parte de sua diversidade (mais de 70% de gêneros e espécies) esteja concentrada nas bacias do Amazonas-Orinoco-Guianas (Albert; Crampton, 2005). O crescente número de descrições de novas espécies comprova que este grupo é bem mais diverso do que se pensava originalmente, o que se reflete inclusive em variedade de formas anatômicas (Figura 3), como acontece com a maioria

Figura 3 - Diversidade morfológica dos Gymnotiformes



Legenda: Exemplos de Gymnotiformes e suas mais variadas anatomias, principalmente relacionadas a adaptações na região etmo-vomeriana. A: *Electrophorus electricus*; B: *Gymnotus mamiraua*; C: *Microsternarchus bilineatus*; D: *Brachyhypopomus occidentalis*; E: *Hypopomus artedi*; F: *M. bilineatus*; G: *Racenisia fimbriipinna*; H: *Hypopygus lepturus*; I: *Steatogenys elegans*; J: *Rhamphichthys marmoratus*; K: *Gymnorhamphichthys rondoni*; L: *Sternopygus xingu*; M: *Archolaemus blax*; N: *Distocyclus conirostris*; O: *Eigenmannia humboldtii* (200mm); P: *E. humboldtii* (350mm); Q: *Rhabdolichops troscheli*; R: *Adontosternarchus sachsi*; S: *Sternarchorhamphus muelleri*; T: *Orthosternarchus tamandua*; U: *Sternarchorhynchus oxyrhynchus*; V: *Platyurosternarchus macrostomus*; W: *Apteronotus albifrons*; X: *A. leptorhynchus*; Y: *Parapteronotus hasemani*; Z: *Magosternarchus duccis*; AA: *M. raptor*; AB: *Sternarchella schotti*; AC: *S. sima*; AD: *Compsaraia compsara*; AE: *Porotergus gimbeli*; AF: *Sternarchogiton natterti*.

Fonte: Albert; Crampton, 2005, fig. 13.2, p. 364.

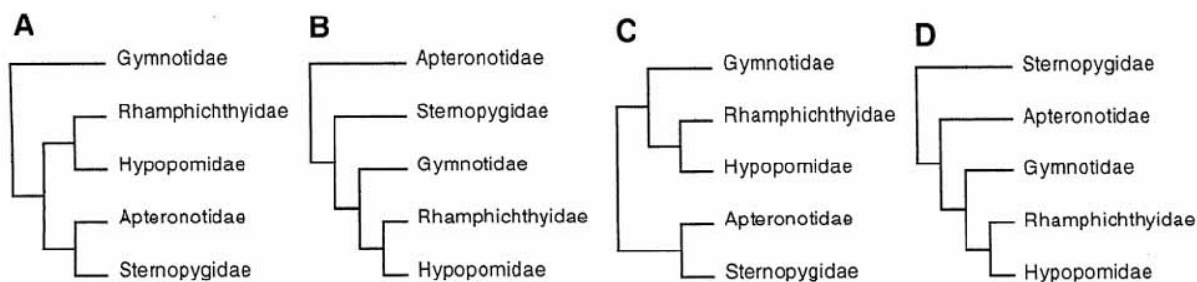
dos grupos neotropicais (Albert; Crampton, 2005; Campos-da-Paz; Albert, 1998). Entretanto ainda há muitos problemas taxonômicos na ordem para os mais variados níveis taxonômicos, o que dificulta a compreensão de determinados padrões evolutivos (Campos-da-Paz; Albert, 1998). Além disso, estes peixes apresentam inúmeros caracteres cuja polarização de seus estados se torna extremamente difícil por não serem relacionáveis com os demais táxons da Série e muito menos analisáveis por ontogenia. Este é o caso do esqueleto caudal de Apterontidae, cujo padrão de fusionamento já se encontra presente mesmo em estágios iniciais do desenvolvimento (de Santana; Vari; Wosiacki, 2013).

Dentre as cinco famílias de Gymnotiformes, Apterontidae Jordan, 1923 (1838) é a mais diversa, com 98 espécies distribuídas em 16 gêneros (Ferraris; de Santana; Vari, 2017; Peixoto *et al.*, 2021a, 2021b; Fricke; Eschmeyer; Van der Laan, 2025). Esta família é caracterizada pelas seguintes sinapomorfias: presença de nadadeira caudal; presença de um filamento dorsal – estrutura especializada dos Apterontidae para captação de sinais elétricos (Franchina; Hopkins, 1996); e presença de um órgão elétrico em adultos (Albert, 2001; Albert; Crampton, 2006; Nelson *et al.*, 2016).

Por muito tempo se acreditou que tal filamento dorsal seria uma nadadeira adiposa modificada e, por este motivo, sua presença, assim como a presença de nadadeira caudal, foram tratadas como estados primitivos de caracteres que aproximariam Apterontidae de outras ordens dentre os Otophysi, posicionando a família na base em relação às demais famílias de Gymnotiformes (Figura 4B) (Albert, 2001; Albert; Crampton, 2006). Esta hipótese já foi refutada, pois estudos anatômicos comprovaram que este filamento dorsal não tem relação alguma com nenhuma nadadeira (Franchina; Hopkins, 1996). Recentemente foi descoberto que *Electrophorus* Gill, 1864 (Gymnotidae) também apresenta esqueleto caudal (de Santana; Vari; Wosiacki, 2013), cujo padrão de fusionamento parece ser tão derivado que dificulta sua comparação com outros grupos (de Santana; Vari; Wosiacki, 2013).

Outras análises filogenéticas apontam para diferentes hipóteses sobre o posicionamento de Apterontidae em relação às demais famílias de Gymnotiformes (Figura 4). A hipótese mais aceita atualmente coloca Apterontidae como grupo irmão de Sternopygidae Cope, 1871, Rhamphichthyidae Regan, 1911 como grupo irmão de Hypopomidae Mago-Leccia, 1978, estas duas linhagens formariam um clado monofilético irmão de Gymnotidae Rafinesque, 1815, com esta última sendo a família mais basal (Figura 5) (Albert, 2001; Albert; Campos-da-Paz, 1998; Mago-Leccia, 1994). Apterontidae está presente na maior parte da América do Sul e sul da América Central, desde o Panamá até a bacia do Paraná-Paraguai (Berra, 2001).

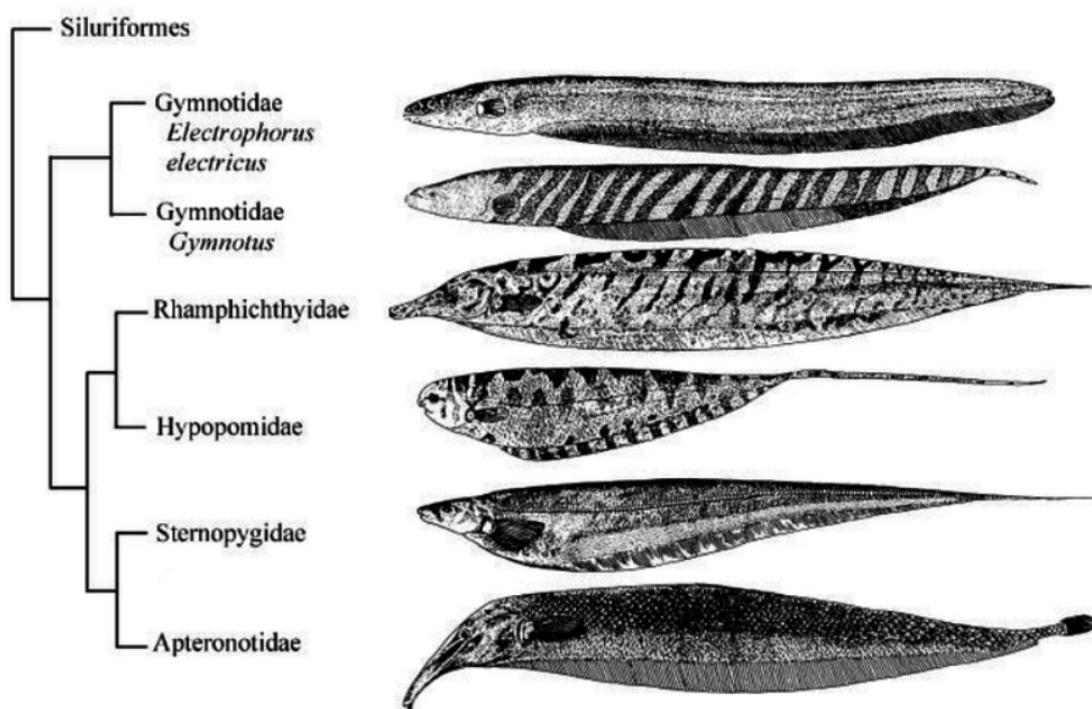
Figura 4 - Hipóteses sobre as relações entre as famílias de Gymnotiformes



Legenda: Hipóteses filogenéticas sobre relações entre famílias de Gymnotiformes. A: Gymnotidae em uma posição mais basal, externo à Aptereronotidae + Sternopygidae e Rhamphichthyidae + Hypopomidae (Albert, 2001; Albert; Campos-da-Paz, 1998; Ellis, 1913; Mago-Leccia, 1994; Tagliacollo *et al.*, 2016); B: Aptereronotidae em uma posição mais basal, seguida por Sternopygidae, Gymnotidae como grupo irmão da linhagem Rhamphichthyidae + Hypopomidae (Castenau, 1855; Chardon; de la Hoz, 1974; Gayet; Meunier; Kirschbaum, 1994; Triques, 1993); C: uma linhagem com Gymnotidae como grupo irmão de Rhamphichthyidae + Hypopomidae e outra com Aptereronotidae + Sternopygidae (Alves-Gomes, 1995) D: semelhante ao observado em B, mas com Aptereronotidae e Sternopygidae invertendo suas posições (Mago-Leccia; Zaret, 1978 apud Albert, 2001).

Fonte: Albert, 2001. fig 46, p.67.

Figura 5 - Filogenia de Gymnotiformes



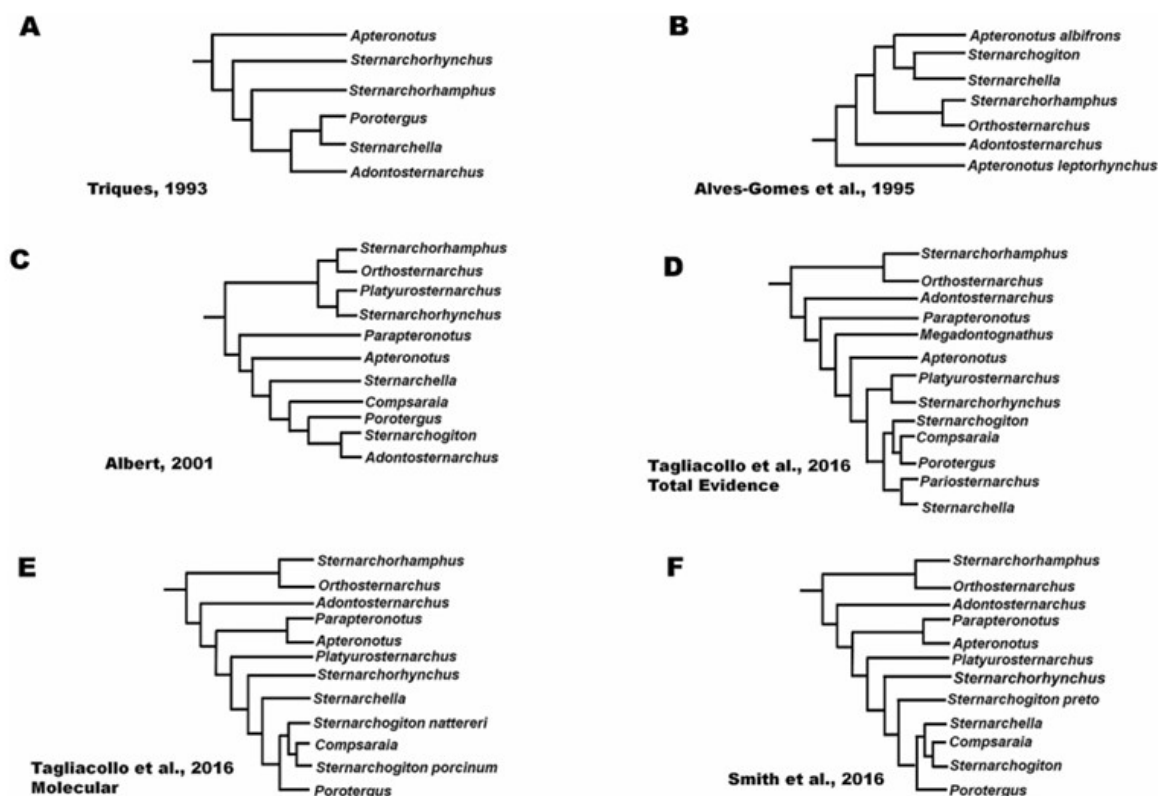
Legenda: Relação filogenética entre famílias de Gymnotiformes segundo Albert; Campos-da-Paz (1998).

Fonte: Albert; Campos-da-Paz, 1998, fig.1, p. 422.

A relação filogenética entre os gêneros de Aptereronotidae ainda está em debate. Parece haver algum consenso sobre uma relação próxima entre *Sternarchorhamphus* Eigenmann, 1905 e *Orthosternarchus* Ellis, 1912, assim como *Sternarchogiton* Eigenmann, 1905, *Sternarchella* Eigenmann, 1905, *Porotergus* Ellis, 1912 e *Compsaraia* Albert, 2001 parecem formar um clado monofilético (Triques, 1993; Alves-Gomes *et al.*, 1995; Albert, 2001; Smith

et al., 2016; Tagliacollo *et al.*, 2016; Bernt *et al.*, 2019), entretanto o posicionamento dos demais gêneros varia de trabalho para trabalho (Figura 6).

Figura 6 – Hipóteses sobre as relações entre os gêneros de Apteronotidae



Legenda: Hipóteses filogenéticas sobre relações entre os gêneros da família Apteronotidae de acordo com diferentes autores com base em dados morfológicos (A e C), moleculares (B, E e F) ou ambos (D).

Fonte: Bernt *et al.*, 2019, fig. 1, p. 298.

Apteronotus Lacépède, 1800 é o gênero mais diverso desta família, com 27 espécies válidas (Ferraris; de Santana; Vari, 2017; Peixoto *et al.*, 2021a, 2021b), além de outras duas nominalmente referenciadas como *Apteronotus*, porém consideradas *incertae sedis* por Ferraris, de Santana e Vari (2017). Assim como para outros clados de Gymnotiformes, o conhecimento sobre a diversidade de *Apteronotus* está em expansão, uma vez que mais da metade de suas espécies foi descrita a partir dos anos 2000 (Ferraris; De Santana; Vari, 2017). *Apteronotus* (*sensu stricto*) de Albert e Campos-da-Paz (1998) e Albert (2001) é sustentado por 4 sinapomorfias: cor do corpo marrom escuro ou preto, com uma listra branca dorsal medial do queixo à cabeça, podendo se estender até a origem do filamento dorsal; margem posterior do ângulo-articular alongada; superfície lisa nos ossos cranianos, sem ornamentações; e capacidade de habitar pequenos riachos, pântanos e estuários (Albert; Campos-da-Paz, 1998; Albert, 2001). Até hoje não existe uma filogenia construída especificamente para o gênero *Apteronotus*. O que se sabe sobre a relação entre as espécies deste gênero se baseia em resultados de filogenias da família Apteronotidae ou da ordem

Gymnotiformes, trabalhos nos quais apenas uma parte das espécies de *Apteronotus* são utilizadas nas análises.

Apesar disto, estudos sobre esta diversidade crescente permitiram a identificação de alguns grupos supostamente naturais no gênero, dentre eles o complexo de espécies *Apteronotus albifrons sensu* de Santana, Lehmann (2006). Tal complexo é caracterizado pela presença de duas faixas claras circundando o pedúnculo caudal durante toda a ontogenia, ao qual pertencem *Apteronotus albifrons* (Linnaeus, 1766), *A. caudimaculosus* de Santana, 2003 e *A. camposdapazi* de Santana, Lehmann, 2006.

O presente trabalho focará neste complexo de espécies, especificamente em *A. albifrons* (Figura 7). Esta espécie pode ser reconhecida por sua coloração uniforme no corpo com alto contraste entre seus pigmentos claros e escuros, por apresentar duas faixas brancas sem manchas circundando sua região caudal e uma mancha branca ao redor do ânus (Albert; Campos-da-Paz, 1998; Albert, 2001; de Santana, 2003; Triques, 2005; de Santana; Lehmann, 2006; de Santana, 2007).

Figura 7 – *Apteronotus albifrons*



Legenda: Espécime do lote MZUSP 30080 fotografado em visão lateral do lado esquerdo. Barra de escala equivale a 10mm.

Fonte: a Autora, 2025.

A. caudimaculosus também apresenta coloração uniforme no corpo com alto contraste entre seus pigmentos claros e escuros, uma mancha branca ao redor do ânus e duas faixas claras circundando a região caudal, sendo sua principal diagnose para diferenciá-la de *A. albifrons* a presença de manchas escuras na primeira faixa clara caudal (de Santana, 2003), como pode ser observado na Figura 8A. Já *A. camposdapazi* também apresenta alto contraste entre seus pigmentos claros e escuros, uma mancha branca ao redor do ânus e duas faixas brancas circundando a região caudal, se diferenciando de *A. albifrons* e *A. caudimaculosus* por apresentar uma ligeira diferença na tonalidade da coloração escura na região central do corpo (de Santana; Lehmann, 2006), visível na Figura 8B. As semelhanças morfológicas entre *A.*

albifrons, *A. camposdapazi* e *A. camposdapazi* podem gerar confusão para sua correta identificação, especialmente por não especialistas no grupo.

Figura 8 – *Apteronotus caudimaculosus* e *Apteronotus camposdapazi*



Legenda: Material tipo das espécies: A: Holótipo de *A. caudimaculosus*, MZUSP 7935; B: Parátipo de *A. camposdapazi*, MCP 16062.

Fontes: A: de Santana, 2003, fig.1, p.6; B: de Santana, 2007, fig. 1, p.103.

Mas para compreender a problemática taxonômica de tal complexo de espécies, faz-se necessário primeiro olhar para o seu histórico taxonômico. *A. albifrons* foi originalmente descrita em 1766 por Linnaeus como *Gymnotus albifrons*, uma espécie que habitaria o Suriname, de tamanho semelhante ao de *G. carapo* (outra espécie descrita por Linnaeus em 1758 junto com a descrição do gênero *Gymnotus*) (Linnaeus, 1766). A descrição original se refere às características de *G. albifrons* (= *A. albifrons*) como:

[...] dorso anteriore niveo. [...] Aperturæ branchiarum ovatae, ante pin. pectoralium basin. Corpus cultratum plaga nivea a naribus ad medium dorsum. P. ani a gula fere ad caudæ pinnam. Cauda supra canaliculata; P. Caudalis rotundata. Caput compressum, longius hians. Oculi cute communi teſti. Nares 2 parium tubulosæ. (Linnaeus, 1766, p.428)¹

Nesta mesma edição do *Systema Naturae*, Linnaeus também descreveu outras espécies para o gênero *Gymnotus*, alguns dos primeiros peixes com nadadeira dorsal ausente

¹ O trecho correspondente na tradução é: “[...] dorso anterior branco. [...] Aberturas branquiais ovais com a nadadeira peitoral baixa. Corpo marcado por uma marca branca do nariz até o meio do dorso. Nadadeira anal desde a goela até aproximadamente nadadeira caudal. A cauda em forma de tubo, com nadadeira caudal arredondada. Cabeça comprimida, longa e aberta. Olhos cobertos por pele. 2 pares de narinas tubulares.”.

(Linnaeus, 1766). Estes viriam a se tornar o que hoje conhecemos como os Gymnotiformes e seriam re-classificados em famílias distintas conforme a diversidade da ordem foi sendo descoberta (Campos-da-Paz; Albert, 1998). Na descrição de Linnaeus não há desenhos ou registro algum dos espécimes a partir dos quais fez suas observações.

Nas décadas seguintes outros naturalistas, como Pallas (1769), revisitaram estes peixes em seus estudos sobre a ictiofauna, os descrevendo com um pouco mais de detalhes do que Linnaeus, mas mantendo o nome e a classificação atribuídos por ele para *G. albifrons* (Castenau, 1855). Apenas em 1800 foi descrito um novo gênero para estes peixes sem nadadeiras dorsais, Lacépède propôs a criação de *Apteronotus* com base na espécie *A. passan*, também descrita por ele neste mesmo volume, entretanto por algum motivo este táxon foi completamente ignorado pela literatura ao longo do século seguinte (Campos-da-Paz; Albert, 1998). O holótipo para esta espécie e para o gênero é o espécime MNHN 0000-3808, bastante degradado (Figura 9).

Figura 9 – Holótipo de *Apteronotus passan*



Legenda: Fotografias do holótipo de *A. passan* (MNHN 0000-3808). A: vista lateral do lado esquerdo; B: vista dorsal.

Fonte: Banco de dados do Museu Nacional de História Natural de Paris, <https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/ic/item/0000-3808?listIndex=1&listCount=16>.

Apenas um ano depois, Bloch e Schneider (1801) propuseram o gênero *Sternarchus* (= *Apteronotus*) com base no posicionamento do ânus abaixo das nadadeiras peitorais, reposicionando *G. albifrons* de Linnaeus (e outras espécies) neste novo gênero (Castenau, 1855). A partir daí a espécie passou a ser conhecida como *Sternarchus albifrons*, nomenclatura seguida por Cuvier (1817), primeiro a propor agrupar estes gêneros em um mesmo clado (“Les Gymnotes”) com base em anatomia comparada (cf. presença de nadadeira anal bastante desenvolvida, ânus em posição anteriorizada e ausência de nadadeiras dorsais) e por outros autores posteriormente (Campos-da-Paz; Albert, 1998). Em 1838, Swainson propôs formalmente a criação de uma nova família para agrupar os gêneros existentes destes peixes, nomeando-a Sternarchidae com base no gênero *Sternarchus* (Campos-da-Paz; Albert, 1998).

Em 1923, Jordan sinonimizou *Sternarchus* como um sinônimo júnior de *Apteronotus* e propôs utilizar o nome Apteronotidae em substituição a Sternarchidae, uma vez que era o costume da época nomes de família serem derivados de nomes de gêneros válidos (Ferraris; de Santana; Vari, 2017). Ao ser amplamente aceito pela comunidade científica, o nome Apteronotidae passou a ter preferência de acordo com o Art. 40.2 do Código de Nomenclatura Zoológica (Ferraris; de Santana; Vari, 2017).

Assim, o nome *Sternarchus albifrons* foi substituído por *Apteronotus albifrons*, nome considerado válido até hoje. Em 1994, Mago-Leccia propôs que *A. passan* seria na verdade um sinônimo júnior de *A. albifrons* (Ferraris; de Santana; Vari, 2017). Outras espécies descritas ao longo dos séculos também foram consideradas seus sinônimos em estudos sobre a diversidade dos Gymnotiformes, como foi o caso de *Sternarchus lacepedii* Castelnau, 1855 e *Sternarchus maximiliani* Castelnau, 1855 (Albert, 2003).

Superadas todas estas “confusões” nomeclaturais referentes a mudanças taxonômicas do gênero ou da família aos quais pertenceria *A. albifrons* e as sinonimizações já citadas, faz-se necessário ressaltar que até hoje não se sabe o paradeiro de seu holótipo e nem houve a determinação de um material tipo posteriormente (Ferraris; de Santana; Vari, 2017). E nem tampouco há uma diagnose detalhada com base em dados anatômicos. Apesar de existir um holótipo para *A. passan* (= *A. albifrons*), não é possível observar as faixas claras circundando o pedúnculo caudal neste espécime, fundamentais para sua diagnose, pois este está incompleto (Figura 9), o que inviabiliza atribuí-lo como neótipo para *A. albifrons*.

Com o passar das décadas, novas espécies foram descobertas (e.g. Triques, 1998; de Santana, 2003; de Santana; Castillo; Taphorn, 2006; de Santana; Lehmann, 2006; Triques, 2011; de Santana; Cox Fernandes, 2012; de Santana; Vari, 2013; Peixoto *et al.*, 2021a, 2021b), aumentando a diversidade conhecida de Gymnotiformes, de Apteronotidae e do

gênero *Apteronotus*. A diagnose original de Linnaeus (1766) se mostrou suficiente por grande parte deste período de expansão do conhecimento sobre a família e o gênero, entretanto nota-se que algumas das características observadas por ele são na verdade compartilhadas com outros grupos. A nadadeira anal alongada que se estende por grande parte do corpo, por exemplo, é comum aos Gymnotiformes, e a listra clara dorsal é comum a outras espécies do gênero *Apteronotus*. Uma diagnose desatualizada baseada em características compartilhadas com outras espécies gera certa dificuldade para definir *A. albifrons*. Por exemplo, a presença de pelo menos uma faixa branca na região caudal (Lacépède, 1800; Kaup, 1856; Ellis, 1913) hoje não é exclusiva de *A. albifrons* – compartilhada por outras espécies, como *A. camposdapazi*, *A. caudimaculosus*, *A. cuchillo* Schultz, 1949 e *A. magdalenensis* (Miles, 1945)(Albert, 2001; de Santana, 2007).

Albert e Campos-da-Paz (1998) foram os primeiros a propor um clado que chamaram de grupo de espécies *Apteronotus albifrons* como resultado de sua análise filogenética para Gymnotiformes com base em morfologia. Fariam parte deste clado *A. albifrons*, *A. cuchillejo* (Shultz, 1949), *A. jurubidae* (Fowler, 1944), *A. mariae* (Eigenmann, Fisher, 1914) e *A. spurrellii* (Regan, 1914), cujas sinapomorfias seriam: tamanho reduzido do pré-maxilar; número de dentes do pré-maxilar reduzido; corpo relativamente profundo; e alto contraste entre seus pigmentos claros e escuros no focinho e pedúnculo caudal (Albert; Campos-da-Paz, 1998).

Albert (2001) também encontrou um clado com estas mesmas cinco espécies em sua filogenia de Gymnotiformes com base em morfologia, reunindo-as por: apresentarem pelo menos uma faixa clara circundando a região caudal; e alto contraste entre seus pigmentos claros e escuros. *A. albifrons* poderia ser diferenciada das demais pela presença de duas faixas brancas circundando a região caudal ao longo de todo o desenvolvimento (Albert, 2001). *A. cuchillo* também apresenta duas faixas claras circundando a região caudal, porém apenas em espécimes menores do que 140mm, perdendo tais listras conforme crescem (de Santana, 2003; de Santana; Lehmann, 2006), enquanto as demais espécies do gênero apresentam apenas uma faixa clara circundando a região caudal (de Santana, 2003).

De Santana (2003) foi o primeiro a propor que o que chamamos de “*A. albifrons*” poderia ser na realidade um complexo de espécies ainda não descritas. De acordo com o mesmo, essa proposta se justificaria pela variabilidade morfológica entre populações e a sua ampla distribuição geográfica - amplamente distribuída ocorrendo desde o Suriname (localidade tipo) até a bacia do Paraná-Paraguai (Albert, 2001) (Figura 10).

Figura 10 – Mapa da distribuição da espécie *A. albifrons*



Legenda: Mapa gerado pelo GBIF a partir de informações sobre localidades de coleta disponíveis em bancos de dados de coleções zoológicas disponíveis online.

Fonte: Global Biodiversity Information Facility (GBIF).

Posteriormente, esta hipótese foi corroborada com a descrição das primeiras espécies novas pertencentes a tal complexo (de Santana, 2003; de Santana; Lehmann, 2006), cujas diagnoses se baseiam nas diferenças de padrões de pigmentação ou proporções corporais em comparação com os espécimes observados de *A. albifrons*. Em 2003, de Santana, descreveu *A. caudimaculosus* para o Pantanal brasileiro a partir da diferenciação do padrão de mancha na região caudal – presença de manchas na primeira faixa clara que circunda a região caudal (*versus* ausência de manchas em *A. albifrons*) –, e um pedúnculo caudal curto, entre 10,4% e 19,2% do comprimento até o fim da nadadeira anal (*versus* longo em *A. albifrons*, entre 22,3% e 23,1%). Logo em seguida de Santana e Lehmann (2006), descreveram *A. camposdapazi* para a bacia do Rio Tocantins, Goiás, baseados num padrão de despigmentação em aproximadamente metade do comprimento do corpo (*versus* coloração uniformemente escura em *A. albifrons* e *A. caudimaculosus*).

Com a descrição de *A. caudimaculosus* e *A. camposdapazi*, o complexo de espécies *A. albifrons* passou a ser definido pela presença de duas faixas claras circundando o pedúnculo caudal ao longo de toda a ontogenia (de Santana, 2003; de Santana; Lehmann, 2006). Isto significa que a principal característica diagnóstica da espécie *A. albifrons* passou a ser reconhecidamente uma sinapomorfia para as espécies que compõem este complexo, ou seja, deixou de servir como diagnose para uma única espécie (Takagui *et al.*, 2017).

Cada descrição de espécie nova no gênero *Apteronotus* ou revisão taxonômica de

Apteronotidae ou de Gymnotiformes lista características que permitiriam diferir *A. albifrons* das demais (e.g. Albert; Campos-da-Paz, 1998; Albert, 2001; de Santana, 2003; Triques, 2005; de Santana; Lehmann, 2006; de Santana, 2007), embora não propusessem diagnoses propriamente ditas para *A. albifrons*. Muitas destas descrições se pautam, principalmente, pela ausência de apomorfias das novas espécies, além das características já conhecidas que não são exclusivas de *A. albifrons*. Esta questão se torna ainda mais complexa considerando que não se sabe o paradeiro do holótipo (Albert, 2003; Ferraris; de Santana; Vari, 2017), impossibilitando consultas ao material tipo para auxiliar na identificação da espécie.

REFERÊNCIAS

- ADOBE INC. (2019). *Adobe Photoshop*. Retrieved from <https://www.adobe.com/products/photoshop.html>
- ALBERT, J.S. Apterodontidae (Ghost knifefishes). In: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.; FERRARIS JR., C.J. (eds.). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre: Edipucrs, 2003. p.497-502.
- ALEIXO, A. Conceitos de espécie e suas implicações para a conservação. *Megadiversidade*, v.5, p. 87-95, 2009.
- ALBERT, J.S. *Species diversity and phylogenetic systematics of american knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei)*. Ann Arbor: Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan, n.190, 2001.
- ALBERT, J.S.; CAMPOS-DA-PAZ, R. Phylogenetic systematics of Gymnotiformes with diagnoses of 58 clades. In: MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. S.; LUCENA, C. A. (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre: Edipucrs, 1998. p.419–446.
- ALBERT; J.S.; CRAMPTON, W.G.R. Diversity and phylogeny of neotropical electric fishes (Gymnotiformes). In: BULLOCK, T.H.; HEILIGENBERG, W. (eds.) *Electroreception*. Nova Iorque: Wiley-Interscience, 2006. p. 360-409
- ALBERT, J.S.; FINK, W.L.; Phylogenetic relationships of fossil neotropical electric fishes (Osteichthyes: Gymnotiformes) from the Upper Miocene of Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 27, n.1, p. 17-25, 2007.
- ALBERT, J.S.; TAGLIACOLLO, V.A.; DAGOSTA, F. Diversification of neotropical freshwater fishes. *Annual Reviews of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 51, p. 27-53, 2020.
- ALBERT, J.S.; REIS, R.E.. *Historical biogeography of neotropical freshwater*. Los Angeles: University of California Press. Los Angeles, 2011.
- ALVES-GOMES, J.A. *et al.* Phylogenetic analysis of the south american electric fishes (Order Gymnotiformes) and the evolution of their electrogenic system: a synthesis based on morphology, electrophysiology, and mitochondrial sequence data. *Molecular Biology and Evolution*, v.12, n.2, p. 298-318. 1995.
- ARRATIA, G. Esqueleto caudal de peces Siluriformes y sus tendencias evolutivas (Diplomystidae y Trichomycteridae). *Bol. Mus. Nat*, v.39, p.49-61, 1982. apud DE SANTANA, C.D.; VARI, R.P.; WOSIACKI, W.B. The untold story of the caudal skeleton in the electric eel (Ostariophysi: Gymnotiformes: *Electrophorus*). *Plosone*, v.8, n.7, p. 1-8, 2013.
- AVISE, J.C. *et al.* Intraspecific philogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* v.18, p.489-552, 1987.

AVISE, J.C. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, v.36, p. 3-15. 2009.

AVISE, J.C.; WALKER, D.E. Species realities and numbers in sexual vertebrates: perspectives from na asexually transmitted genome. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, v.96, p. 992-995, 1999.

AVISE, J.C; WOLLENBERG, K. Phylogenetics and origin of species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, v.94, p. 7748-7755, 1997.

BARDUA, C. *et al.* A practical guide to sliding and surface semilandmarks in morphometric analyses. *Integrative Organismal Biology*, p. 1-34, 2019. doi: 10.1093/iob/obz016

BEMIS, W. E. *et al.* Methods for preparing dry, partially articulated skeletons of osteichthyans, with notes on making ridewood dissections of the cranial skeleton. *Copeia*, Vol. 3 pP. 603–609, 2004.

BENNETT, M.V.L. Electric organs. *In*: HOAR, W.S.; RANDALL, D.J. (ed.) *Fish Physiology*. Vol. 5. Nova Iorque: Academic Press, 1971a. p.346-491.

BENNETT, M.V.L. Electoreception. *In*: HOAR, W.S.; RANDALL, D.J. (ed.) *Fish Physiology*. Vol. 5. Nova Iorque: Academic Press, 1971b. p.493-574.

BENSON, D.A. *et al.* GenBank. *Nucleic Acids Research*, 33(Database Issue), p.34-38, 2005.

BERG, L.S. *Classification of fishes, both recent and fossil*. (First ed. Russian, English translation 1947). Leningrado: Trudy Zoology Institute, v.5, p. 1-517, 1940.

BERNT, M.J. *et al.* *Melanosternarchus amaru*, a new genus and species of electric ghost knifefish (Gymnotiformes: Apterontidae) from the Amazon Basin. *Zootaxa*, v.4378, n.4, p.451-479, 2018.

BERNT, M.J.; TAGLIACOLLO, V.A.; ALBERT, J.S. Molecular phylogeny of the ghost knifefishes(gymnotiformes: Apterontidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v.135, p.297-307, 2019.

BERRA, T.M. Apterontidae- ghost knifefishes. *In*: BERRA, T.M. *Freshwater fish distribution*. San Diego: Academic Press, 2001. p. 242-244.

BETANCUR-R, R. *et al.* The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS Curr. Tree of Life*, v.5, 2013. doi: 10.1371/currents.tol.53ba26640df0ccaee75bb165c8c26288.

BLOCH, M.E.; SCHNEIDER, J.G. *Systema ichthyologiae iconibus ex illustratum*. Berlim: 1801.

BRAUN, C.B.; GRANDE, T. Evolution of peripheral mechanisms for the enhancement of sound reception. *In*: POPPER, A.N.; FAY, R.R.; WEBB, J.L. (eds.). *Springer Handbook of Auditory Research: Fish Bioacoustics*. New York: Springer-Verlag, 2008. p. 99–144.

BRITO *et al.* Origine et diversification de l'ichthyofaune néotropicale: une revue. *Cybium*, v.31, n.2, p.139–153, 2007.

BROUGHTON, R.E. Phylogeny of teleosts based on mitochondrial DNA sequences. In: NELSON, J.S.; SCHULTZE, H.P.; WILSON, M.V.H. (eds.). *Origin and phylogenetic interrelationships of teleosts*. Munique: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010. p. 61–76.

BROUGHTON, R.E. *et al.* Multi-locus phylogenetic analysis reveals the pattern and tempo of bony fish evolution. *PLoS Curr. Tree of Life*, 2013. doi: 10.1371/currents.tol.2ca8041495ffafd0c92756e75247483e.

BULLOCK *et al.* Aspectos do uso da descarga do órgão elétrico e eletrorrecepção nos Gymnotoidei e outros peixes amazônicos. *Acta Amazonica*, v. 9, p. 549 - 572, 1979.

CAMPOS-DA-PAZ, R.; ALBERT, J.S. The Gymnotiform “eels” of tropical America: a history of classification and phylogeny of the South American electric knifefishes (Teleostei: Ostariophysi: Siluriphysi). In: MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. S.; LUCENA, C. A. (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre: Edipucrs. 1998. p.401–417

CARR, C.E.; MALER, L. Electrorreception in gymnotiform fish: central anatomy and physiology. In: BULLOCK, T.H.; HEILIGENBERG, W. (eds.) *Electrorreception*. Nova Iorque: Wiley-Interscience, 1986. p.319-374.

CASTENAU, F. *Animaux nouveaux ou rares requerrillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud*. De Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para, V 2. Paris: 1855.

CASTRO, R. M. C.; CASTRO, M. M. C. Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia*, v.3, n.1, p. 25–32, 1987.

CARVALHO, T.P; ALBERT, J.S. Redescription and phylogenetic position of the enigmatic Neotropical electric fish *Iracema caiana* Triques (Gymnotiformes: Rhamphichthyidae) using x-ray computed tomography. *Neotropical Ichthyology*, v. 9, n. 3, p. 457 - 469, 2011.

CHAKRABARTY, P. *et al.* Phylogenomic systematics of Ostariophysan fishes: ultraconserved elements support the surprising non-monophyly of Characiformes. *Systematic Biology*, v.66, n.6, p.881-895, 2017.

CHARDON, M; DE LA HOZ, E. Towards an improved classification of the gymnotiform fishes by the use of the splanchnocranium characters. *Acta Biologica Jugoslavica*, v.6, n.1, p. 15 - 25, 1974.

CHEN, W.J.; LAVOUÉ, S.; MAYDEN, R.L. 2013. Evolutionary origin and early biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Teleostei). *Evolution*, v. 67, p. 2218–2239, 2013.

CHRANILOV, N. S. Beiträge zur Kenntnis des Weber'schen Apparates der Ostariophysi. Vergleichend-anatomische Übersicht der Knochenelemente des Weber'schen Apparates bei Cypriniformes. *Zoologische Jahrbücher für Anatomie der Tiere*, v.49, p.501-597, 1927.

COPE, E.D. Observations on the systematic relations of the fishes . *Proc. Amer. Ass. Adv. Sci.*, p. 317-343, 1871.

COX FERNANDES, C. *Procerusternarchus pixuna*, a new genus and species of electric knifefish (Gymnotiformes: Hypopomidae, Microsternarchini) from the Negro River, South America. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia*, v. 163, p. 95-118, 2014.

CRACRAFT, J. Species concepts and speciation analysis. *Curr. Ornithol.*, v.1, p.159-187, 1983.

CUVIER, G. *Le Règne Animal distribué d'après son organisation*. Paris: Ed. Deterville, 1817. p.235-238

DE SANTANA, C.D. *Apteronotus caudimaculosus* n. sp. (Gymnotiformes: Apteronotidae), a sexually dimorphic Black ghost knifefish from the Pantanal, Western Brazil, with a note on the monophyly of the *A. albifrons* species complex. *Zootaxa*, v.252, p.1-11, 2003.

DE SANTANA, C.D. *Sistemática e biogeografia da família Apteronotidae Jordan 1900 (Otophysi: Gymnotiformes)*. 2007. 115 f. Tese (Doutorado em ciências biológicas, área de concentração em genética, conservação e biologia evolutiva) - Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, Manaus. 2007.

DE SANTANA, C.D.; CASTILLO, O.; TAPHORN, D. *Apteronotus magoi*, a new species of ghost knifefish from the Río Orinoco basin, Venezuela (Gymnotiformes: Apteronotidae). *Ichthyol. Explor. Freshwat*, v. 17, n. 3, p. 275-280, 2006.

DE SANTANA, C.D.; COX FERNANDES, C. A new species of sexually dimorphic electric Knifefish from the Amazon Basin, Brazil (Gymnotiformes: Apteronotidae). *Copeia*, v. 2012, n. 2, p. 283-292, 2012.

DE SANTANA, C.D.; LEHMANN, P.A. *Apteronotus camposdapazi*, a new species of black ghost electric knifefish, from the Rio Tocantins basin, Brazil (Gymnotiformes: Apteronotidae). *Ichth. Expl. Fres.*, v.17, p.261-266, 2006.

DE SANTANA, C.D.; VARI, R.P. Brown ghost electric fishes of the *Apteronotus leptorhynchus* species-group (Ostariophysi, Gymnotiformes); monophyly, major clades, and revision. *Zool. J. Lin. Soc.*, v. 168, n. 3, p. 564-596, 2013.

DE SANTANA, C.D.; VARI, R.P.; WOSIACKI, W.B. The untold story of the caudal skeleton in the electric eel (Ostariophysi: Gymnotiformes: *Electrophorus*). *Plosone*, v.8, n.7, p. 1-8, 2013.

DE QUEIROZ, K. The general lineage concept of species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. *In: HOWARD*,

D.J.; BERLOCHER, S.H. (eds) *Endlessforms: species and speciation*. Oxford: Oxford University Press, 1998. p. 57-75.

DE QUEIROZ, K. Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v.102, p. 6600-6607, 2005.

DE QUEIROZ, K. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, v. 56, n. 6, p. 879-886, 2007.

DIMMICK, W.W.; LARSON, A. A molecular and morphological perspective on the phylogenetic relationships of the Otophysan fishes. *Mol. Phylogenet. Evol.*, v. 6, p. 120-133, 1996.

DORNBURG, A; NEAR, T.J. The emerging phylogenetic perspective on the evolution of actinopterygian fishes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 52, p. 427-452, 2021. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-122120-122554

ELLIS, M.M. Order Glanencheli. Family X. Gymnotidae. In: EIGENMANN, C.H. *Memoirs of Carnegie Museum*. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. Vol. 5. Pittsburgh: Trustees of the Carnegie Institute, 1912. p.422-442

ELLIS, M.M. The gymnotid eels of tropical America. In: HOLLAND, W.J. (ed.). *Memoirs of Carnegie Museum*, Vol. 6. Pittsburgh: Trustees of the Carnegie Institute, 1913. p.109-211

ESGUÍCERO, A.L.H; BOCKMAN, F.A. Acid-free staining procedure to demonstrate nerves in whole vertebrate specimens with the differentiation of bone and cartilage. *Ichthyology and Herpetology*, v.110, n.3, p.466-476, 2022.

ESRI. *ArcGIG: ArcMap*. Disponível em <https://www.esri.com>

FELSENSTEIN, J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, v.39, p.783-791, 1985.

FERRARIS, C.J.; DE SANTANA, C.D.; VARI, R.P. Checklist of Gymnotiformes (Osteichthyes: Ostariophysi) and catalogue of primary types. *Neotropical Ichthyology*, v.15, n.1, 2017. doi: 10.1590/1982-0224-20160067

FERNANDES, C.C. et al. *Procerusternarchus pixuma*, a new genus and species of electric knifefish (Gymnotiformes: Hypopomidae, Microsternarchini) from the Negro River, South America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, v. 163, p. 95-118, 2014.

FINK, S.V.; FINK, W.L. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zoological Journal of the Linnean Society*, v.72, p. 297-353, 1981.

FINK, S.V.; FINK, W.L. Interrelationships of Ostariophysan Fishes. In: STIASSNY, M.L.J.; PARENTI, L.R.; JOHNSON, G.D. (eds.). *Interrelationships of Fishes*. San Diego: Academic Press, 1996. p. 209-249.

FRANCHINA, C.R.; HOPKINS, C.D. The dorsal filament of the weakly electric Apterontidae (Gymnotiformes; Teleostei) is specialized for Electroreception. *Brain, Behavior and Evolution*, v.47, p. 165-178, 1996.

FRICKE, R; ESCHMEYER, W.N; VAN DER LAAN, R. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. 2025. Disponível em: <<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>>. Acesso em: 21 jan. 2025.

GAYET, M. Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomaniennne du Portugal. Deuxième partie: Les ostariophysaires. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, v.67, n.2, p.173-190, 1981.

GAYET, M. Rôle de l'évolution de l'appareil de Weber dans la phylogénie des Ostariophysii, suggéré par un nouveau Characiforme du Céno-manien supérieur marin du Portugal. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, v.300, p.895-898, 1985.

GAYET, M.; MEUNIER, F.J.; KIRSCHBAUM, F. *Ellisella kirschbaumi* Gayet; Meunier, 1991, gymnotiform e fóssil de Bolívia e suas relações filogenéticas no meio das formas actuais. *Cybium*, v. 18, n. 3, p. 273 - 306, 1994.

GAYET, M.; MEUNIER, F.J. Première découverte de Gymnotiformes fossiles (Pisces, Ostariophysii) dans le Miocène supérieur de Bolívia. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, v.313, n.2, p.471-476, 1991.

GBIF Secretariat. GBIF Backbone Taxonomy. *Apterontus albifrons* (Linnaeus, 1766), 2017 <https://doi.org/10.15468/39omei> acessado via <https://www.gbif.org/species/2401878> em 2 de setembro de 2019.

GILL, T.N. Ichthyological notes. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, p.151-152, 1864.

GILL, T.N. Arrangement of the families of fishes, or classes Pisces, Marsipobranchii, and Leptocardi. *Smithson. Misc. Coll.*, v. 247, p. 1-49, 1872.

GOMES, L.B.; MENDES-OLIVEIRA, A.C. Montagem e manutenção de colônias de besouros do gênero Dermestes (Coleoptera: Dermestidae) Linnaeus, 1758 para preparação de esqueletos usados em coleções biológicas. *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia*, v.73, p.37-41, 2015.

GRANDE, L. Categorizing various classes of morphological variation, and importance of this to vertebrate paleontology. In: ARRATIA, G.; TINTORI, A. (eds.) *Mesozoic Fishes 3: Systematics, paleoenvironment and biodiversity*. Munique: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004. P. 123-136.

GREENWOOD, P.H. *et al.* Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, v.131, p.339-456, 1966.

HALL, T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.*, v.41, p.95-98, 1999.

HEBERT, P.D.N. *et al.* Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proc R Soc London B*, v.270, p.96–99, 2003.

HEILIGENBERG, W.F.; BASTIAN, J. Species specificity of electric organ discharges in sympatric gymnotoid fish of the Rio Negro. *Acta Biol. Venez.*, v. 10, 1980. , p. 187-203. *apud* CAMPOS-DA-PAZ, R.; ALBERT, J.S. The Gymnotiform “eels” of tropical America: a history of classification and phylogeny of the South American electric knifefishes (Teleostei: Ostariophysi: Siluriphysi). *In*: MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. S.; LUCENA, C. A. (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre: Edipucrs., 1998. p.401–417

HENNIG, W. *Phylogenetic Systematics*. Illinois: University of Illinois Press. Urbana. 1966. 263 pp.

HICKERSON, M.J. *et al.* Phylogeography’s past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v.54, p.291-301, 2010.

HILTON, E. *et al.* Redescription of *Orthosternachus tamandua* (Boulenger, 1998) (Gymnotiformes, Apterontidae), with reviews of its ecology, electric organ discharges, external morphology, osteology, and phylogenetic affinities. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, v.156, p.1-25, 2007.

HOFFMANN, M.; BRITZ, R. Ontogeny and homology of the neural complex of otophysan Ostariophysi. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v.175, p.301–330, 2006.

HOLSINGER, K.E.; WEIR, B.S. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting FST. *Nat. Rev. Genet.*, v. 10, p. 639-650, 2009.

HOORN, C. *et al.* Amazonia through time: andean uplift, climate change, landscape, evolution and biodiversity. *Science*, v.330, n.6006, p.927-931, 2010.

HOPKINS, C.D. Electric communication: function in the social behavior of *Eigenmannia virescens*. *Behavior*, v. 50, p. 270 - 305, 1974a.

HOPKINS, C.D. Electric communication in the reproductive behavior of *Sternopygus macrurus* (Gymnotoidei). *Z. Tierpsychol*, v.35, p.518 - 535, 1974b.

HUBERT, N. *et al.* Phylogeography of the piranha genera *Serrasalmus* and *Pygocentrus*: implications for the diversification of the Neotropical ichthyofauna. *Molecular Ecology*, v.16, p.2115-1236, 2007.

JANZEN, F.H.; CRAMPTON, W.G.R.; LOVEJOY, N.R. A new taxonomist-curated reference library of DNA barcodes for Neotropical electric fishes (Teleostei: Gymnotiformes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, v.196, n.4, p.1718–1742, 2022. doi: [10.1093/zoolinlean/zlac039](https://doi.org/10.1093/zoolinlean/zlac039)

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

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

KALYANKAR, A.D. *et al.* DNA barcoding may aid in conservation and trade of ornamental fish in India. *Genome*, v.58, n.5, p.235-235, 2015.

KAUP, J.J. *Catalogue of apodal fish in the collection of the British Museum*. Londres: Trustees of the British Museum, 1856.

KRAMER, B. *Electrocommunication in teleost fishes: behavior and experiments*. Berlin: Springer Verlag, 1990.

KRAMER, B. *Electroreception and communication in fishes*, Progress in Zoology, v. 42. Kusterdingen: Gustav Fisher Verlag, 1996.

KRAMER, B.; KIRSCHBAUM, F.; MARKL, F. Species specificity of electric organ discharges is a sympatric group of gymnotoid fish from Manaus (Amazonas). *Akad. Kiado*, v.31, p. 195 - 219, 1981.

KRESS, W.J.; ERICKSON, D.L. DNA barcodes: genes, genomics, and bioinformatics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 105, n. 8, P. 2761-2762, 2008.

KUMAR, S. *et al.* MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, v.33, p.1870-1874, 2016.

KUMAR, S.; DAR, S.A.; RANI, S. Effect of environmental variability on the pigmentation of fishes. In: SINHA, A.; KUMAR, S.; KUMARI, K. (eds.) *Outlook of Climate Change and Fish Nutrition*. Singapore: Springer, 2022. p. 153-170. doi doi.org/10.1007/978-981-19-5500-6_12

LACÉPÈDE, P.M.C. *Histoire naturelle des poissons*. Vol. 2. Paris: 1800.

LAVOUÉ, S. *et al.* Molecular systematics of the gonorynchiform fishes (Teleostei) based on whole mitogenome sequences: Implications for higher level relationships within the Otocephala. *Mol. Phylogenet. Evol.*, v.37, p.165–177, 2005.

LI, C. *et al.* Optimal data partitioning and a test case for ray-finned fishes (Actinopterygii) based on ten nuclear loci. *Syst. Biol.*, v.57, p.519–539, 2008.

LIEM, K.F. *et al.* *Functional anatomy of the vertebrates: An evolutionary perspective*. California: Harcourt College Publishers, 2001. 694 p.

LIMA, F.C.T.; RIBEIRO, A.C. Continental-scale tectonic controls of biogeography and ecology. In: ALBERT, J.S.; REIS, R.E. *Historical biogeography of neotropical freshwater*. Los Angeles: University of California Press. Los Angeles, 2011. p.406.

LINNAEUS, C. *Systema Naturae*. 12 ed., Vol. 1. Holmiae: 1766. p.428.

LOVEJOY, N.R. *et al.* Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: evidence from Neotropical fishes. *J. Sou. Am. Ear. Sci.*, v.21, p.5–13, 2006.

LUNDBERG, J.G.; BASKIN, J. The caudal skeleton of the catfishes, order Siluriformes. *Amer Mus Novitates*, v. 2398, p. 1-49, 1969. *apud* DE SANTANA, C.D.; VARI, R.P.; WOSIACKI, W.B. The untold story of the caudal skeleton in the electric eel (Ostariophysi: Gymnotiformes: *Electrophorus*). *Plosone*, v.8, n.7, p. 1-8, 2013.

LUNDBERG, J.G. *et al.* The stage for neotropical fish diversification: a history of tropical South American Rivers. In: MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. S.; LUCENA, C. A. (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre: Edipucrs, 1998. p.13-48.

LUNDBERG, J.G; MAGO-LECCIA, F. A Review of *Rhabdolichops* (Gymnotiformes, Sternopygidae), a genus of South American freshwater fishes, with description of four new species. *Proceedings of The Academy of Natural Sciences*, v.138, n.1, 1986.

MACIVER, M.A.; SHARABASH, N.M.; NELSON, M.E. Prey-capture behavior in gymnotid electric fish: motion analysis and effects of water conductivity. *The Journal of Experimental Biology*, v. 204, p.543-557, 2001.

MAGO-LECCIA, F. *Electric fishes of the continental waters of America*. Caracas: Fundacion para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, 206p. 1994.

MAGO-LECCIA, F. Los peces de la familia Sternopygidae de Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, v. 29, n. 1, p. 1-89, 1978.

MAGO-LECCIA, F.; ZARET, T.M. The taxonomic status of *Rhabdolichops troscheli* (Kaup, 1856), and speculations on gymnotiform evolution. *Env. Biol. Fish*, v.3, n.4, p. 379 - 384, 1978. *apud* ALBERT, J.S. *Species diversity and phylogenetic systematics of american knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei)*. Ann Arbor: Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan, n.190, 2001.

MALDONADO-OCAMPO, J.A. *et al.* *Akawaio penak*, a new genus and species of neotropical electric fish (Gymnotiformes, Hypopomidae) endemic of the upper Mazaruni River in the Guiana Shield. *The Norwegian Academy of Science and Letters*, v.43, p.24-33, 2014.

MARCGRAVE, C. *Historiae rerum naturalium Brasiliae...*(8 partes: parte 4, fishes, p.142 - 181. In PISO, G.; MARCGRAVE, C. *Historia naturalis Brasiliae...* Amsterdam: Frank Haak, Leiden and Ludovic Elsevier, 1648. *apud* CAMPOS-DA-PAZ, R.; ALBERT, J.S. The Gymnotiform “eels” of Tropical America: a history of classification and phylogeny of the South American electric knifefishes (Teleostei: Ostariophysi: Siluriphysi). In: MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. S.; LUCENA, C. A. (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre: Edipucrs, 1998. p.401-417.

MITTEROEKER, P.; GUNZ, P. Advances in geometric morphometrics. *Evol. Biol.*, v. 36, p. 235-247, 2009.

- MUÑOZ-SABA, Y. *et al.* Cleaning osteological specimens with beetles of the genus *Dermestes* Linnaeus, 1758 (Coleoptera: Dermestidae). *Journal of Natural Science Collections*, v.7, p.72-82, 2020.
- NAKATANI, M. *et al.* Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaeen origin and Mesozoic radiation. *BMC Evol. Biol.*, v.11, p.177, 2011.
- NEAR, T.J. *et al.* Resolution of rayfinned fish phylogeny and timing of diversification. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, v.109, p.13698–13703, 2012.
- NEI, M.; KUMAR, S. *Molecular evolution phylogenetics*. Nova Iorque: Oxford University Press, 2000.
- NELSON, G; PLATNICK, N. *Systematics and biogeography: cladistics, and vicariance*. Nova Iorque: Columbia Univ. Press, 1981.
- NELSON, J.S. *et al.* *Fishes of the world*. Nova Jersey: John Wiley and Sons, 2016. p.707.
- NELSON, M.E.; MACIVER, M.A. Prey captures in the weakly electric fish *Apteronotus albifrons*: sensory acquisition strategies and electrosensory consequences. *The Journal of Experimental Biology*, v. 202, p. 1195-1203, 1999.
- NOVACEK, M.J.; MARSHALL, L.G. Early biogeographic history of ostariophysan fishes. *Copeia*, v.1976, p.1–12, 1976.
- ORTI, G.; MEYER, A. Molecular evolution of ependymin and the phylogenetic resolution of early divergences among euteleost fishes. *Mol. Biol. Evol.*, v.13, p.556–573, 1996.
- PAPA, Y; LE BAIL, P.Y.; COVAIN, R. Genetic landscape clustering of large DNA barcoding data set reveals shared patterns of genetic divergence among freshwater fishes of the Maroni Basin. *Molecular Ecology Resources*. V. 21, n, 6, p. 2109-2124. 2021
- PALLAS, P.S. *Spicilegia zoologica: quibus novae imprimis et obscurae animalium species inconibus, descriptionibus atque commentariis illustrantur*. Fascículo 7. Berlim: Prostant apud Gottl. August, 1769.
- PATTERSON, C. The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian braincase. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, v. 269, n. 899, p. 275-579, 1975.
- PEIXOTO, L.A.W *et al.* Anatomical, taxonomic, and phylogenetic reappraisal of a poorly known ghost knifefish, *Tembeassu marauna* (Ostariophysi: Gymnotiformes), using X-ray microcomputed tomography. *PLoS One*, v.14, n. 11, 2019. doi: 10.1371/journal.pone.0225342
- PEIXOTO, L.A.W. *et al.* A new species of sexually dimorphic and rheophilic ghost knifefish (Apteronotidae: Gymnotiformes) from the Amazon basin. *Journal of Fish Biology*, p. 1-14, 2021a. DOI: 10.1111/jfb.14629

PEIXOTO, L.A.W. *et al.* The description of a rare and critically endangered species of ghost knifefish from the Amazon Basin (Ostariophysi: Gymnotiformes: Apterodontidae). *Ichthyology & Herpetology*, v.109, n.4, p.002-1009, 2021b. DOI: 10.1643/i2020157

PINNA, M.C.C. *Higher-level phylogeny of Siluriformes, with a new classification of the order (Teleostei, Ostariophysi)*. Não publicado. Tese. The City University of New York, New York. 1993.

POULSEN *et al.* Higher and lower-level relationships of the deep-sea fish order Alepocephaliformes (Teleostei: Otocephala) inferred from whole mitogenome sequences. *Biol. J. Linn. Soc.*, v. 98, p.923–936, 2009.

RATNASINGHAM, S.; HEBERT, P.D.N. BOLD: The barcode of life data system (WWW.barcoding life.org). *Molecular Ecology Notes*, p.1-10, 2007.

REGAN, C.T. The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi. 1 – Cyprinoidea. *Annals and Magazine of Natural History*, v. 8, n. 8, p. 13–32, 1911a.

REGAN, C.T. The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi. 2 – Siluroidea. *Annals and Magazine of Natural History*, v. 8, n. 8, p. 553–557, 1911b.

ROBERTS, T.R. 1973. Interrelationships of ostariophysans. In: GREENWOOD, P.H.; MILES, R.S.; PATTERSON, C. (eds.). *Interrelationships of Fishes*. Londres: Academic press, 1973. p. 373–395.

ROSEN, D.E. Fishes from the uplands and their intermontane basin of Guatemala: Revisionary studies and comparative geography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, v. 162, p. 267–376, 1979.

ROSEN, D.E. Interrelationships of higher euteleostean fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, v.53, p. 397–513, 1973.

ROSEN, D.E.; GREENWOOD, P.H. Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorynchiform fishes. *Am. Mus. Novit*, v.2428, p.1–25, 1970.

ROSSO, J.J. *et al.* DNA barcoding Neotropical fishes: recent advances from the Pampa Plain, Argentina. *Molecular Ecology Research*, v.12, n.6, p.999-1011, 2012.

SAGEMEHL, M. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Das Cranium der Characinidien nebst allgemeinen Bemerkungen über die mit einem Weber'schen Apparat versehenen Physostomenfamilien. *Morphologisches Jahrbücher*, v. 10, p. 1–19, 1885.

SAITOH, K. *et al.* Mitochondrial genomics of Ostariophysan fishes: Perspectives on phylogeny and biogeography. *J. Mol. Evol.*, v.56, p.464-472, 2003.

SCHLESINGER, G. Die Gymnonoten. Eine phylogenetischethologische Studie. *Zoologische Jahrbücher*, v. 29, p. 613–640, 1910.

SCHNEIDER, C. A. *et al.* NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods*, v.9, n.7, p. 671-675, 2012.

SEBA, A. Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio et iconibus artificiosissimis expressio, per universam physuces historiam... III. Amsterdam: 1758. *apud* CAMPOS-DA-PAZ, R.; ALBERT, J.S. The Gymnotiform “eels” of Tropical America: a history of classification and phylogeny of the South American electric knifefishes (Teleostei: Ostariophysi: Siluriphysi). *In*: MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. S.; LUCENA, C. A. (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre: Edipucrs, 1998. p.401-417.

SHABANUM, I.S.; DHANZE, R. The significance of osteology in identification of *Schizothorax* species. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*, v. 4, n. 1, p. 442-447, 2016.

SMITH, A.B. *Systematics and the fossil record: documenting evolutionary patterns*. Oxford: Blackwell Science, 1994.

SMITH, A.R. *et al.* Evolution of electric communication signals in the South America ghost knifefishes (Gymnotiformes: Apterontidae): a phylogenetic comparative study using a sequence-based phylogeny. *Journal of Physiology – Paris* v. 10, p.302-313, 2016.

SNUSTAD, P. & SIMONS, M. J. *Fundamentos de Genética*, 4ª edição. Guanabara Koogan, 2008.

SONG, J.; PARENTI, L.R. Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration of bone, cartilage and nerves. *Copeia*, n.1, p.114-118, 1995.

TAFFOREAU, P. *et al.* Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Applied Physics A, Materials Science and Processing*, v.83, p.195-202, 2006.

TAGLIACOLLO, V.A. *et al.* Model-based Total Evidence phylogeny of neotropical electric knifefishes (Teleostei, Gymnotiformes). *Mol. Phylogenet. Evol.*, v.95, p.20-33, 2016.

TAKAGUI, F.H. *et al.* Chromosomal similarity between two species of *Apterontus albifrons* complex (Apterontidae-Gymnotiformes) implications in cytotaxonomy and karyotypic evolution. *Caryologia: International Journal of Cytology, Cytosystematics and Cytogenetics*, 2017. <http://dx.doi.org/10.1080/00087114.2017.130638385>.

TAMURA, K; STECHER, G; KUMAR, S. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution*, v.38, p.3022-3027, 2021.

TAYLOR, W.R. An enzyme method of clearing and staining small vertebrates. *Proceedings of the United States National Museum, Smithsonian Institution*, v.122, n.3596, 1967.

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

TRIQUES, M.L. Filogenia dos gêneros de Gymnotiformes (Actinopterygii, Ostariophysi), com base em caracteres esqueléticos. *Cornun. Mus. Cienec. PURCS*, v. 6, p. 85-130, 1993.

TRIQUES, M.L. Análise cladística dos caracteres de anatomia externa e esquelética de Apterontidae (Teleostei: Gymnotiformes). *Lundiana*, v.6, n.2, p.121-149, 2005.

TRIQUES, M.L. *Apterontus acidops*, new species of long snouted electric fish (Teleostei: Gymnotiformes: Apterontidae) from the upper rio Paraná basin in Brazil, with a key to the apterontid species from the area. *Vertebrate Zoology*, v. 61, n. 3, p. 299-306, 2011.

WEBER, E. H. *De aure et auditu hominis et animalium pars I: De aure animalium aquatiliu*. Lipsia: Gerhard Fleischer, 1820.

WILEY, E.O.; JOHNSON, G.D. A teleost classification based on monophyletic groups. In: NELSON, J.S., SCHULTZE, H.-P.; WILSON, M.V.H (eds.). *Origin and phylogenetic interrelationships of Teleosts*. Munique: Editora Dr. Friedrich Pfeil. 2010. p. 123-182.

YOUNGERMAN, E.D.; FLAMMANG, B.E.; LAUDER, G.V. Locomotion of free-swimming ghost knifefish: anal fin kinematics. *Zoology*, v. 117, p. 337-348, 2014.