



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

Lais Henriques de Mattos

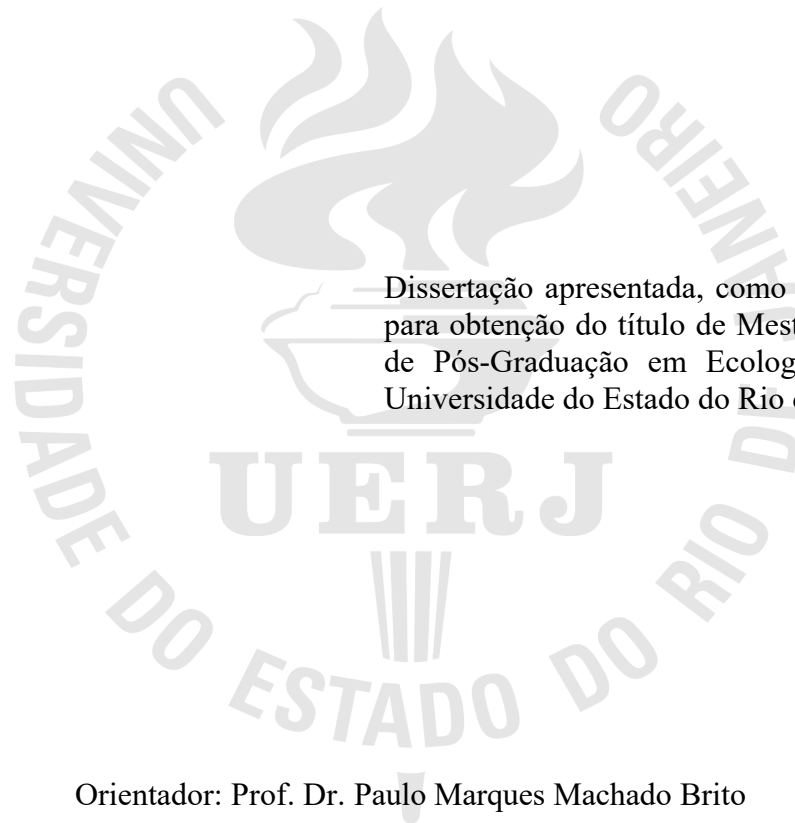
**Revisão da espécie *Apteronotus albifrons* (Teleostei: Gymnotiformes) na  
América do Sul: estudo filogeográfico**

Rio de Janeiro

2019

Lais Henriques de Mattos

**Revisão da espécie *Apteronotus albifrons* (Teleostei: Gymnotiformes) na  
América do Sul: estudo filogeográfico**



—Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Evolução da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Coorientador: Prof. Dr. Diogo de Mayrinck

Rio de Janeiro

2019

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

M444 Mattos, Lais Henriques de.  
Revisão da espécie *Apteronotus albifrons* (Teleostei: Gymnotiformes) na América do Sul: estudo filogeográfico/ Lais Henriques de Mattos.– 2019.  
68f. : il.

Orientador: Paulo Marques Machado Brito  
Coorientador: Diogo de Mayrinck  
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

1. Peixe - América do Sul - Teses. 2. Peixe - Morfologia - Teses. 3. Filogeografia - 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 595.7(8)

Patricia Bello Meijinhos – CRB-7/5217 – Bibliotecária responsável pela elaboração da ficha catalográfica

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

---

Assinatura

---

Data

Lais Henriques de Mattos

**Revisão da espécie *Apteronotus albifrons* (Teleostei: Gymnotiformes) na América do Sul:  
estudo filogeográfico**

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

Aprovada em 23 de setembro de 2019.

Banca Examinadora:

---

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

---

Prof.<sup>a</sup> Dra. Valéria Gallo da Silva  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

---

Prof.<sup>a</sup> Dra. Hilda Maria Andrade da Silva  
Instituto Federal de Minas Gerais

Rio de Janeiro  
2019

## DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho a meu avô Milton (in memoriam). Não consigo expressar em palavras o quanto gostaria que estivesse aqui para presenciar esta conquista. Sei que estaria morrendo de orgulho, assim como vibrou junto com cada um de nós a cada vitória nossa.

## 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 deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 pelo apoio financeiro durante o mestrado.

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 toda minha família, por me apoiarem incondicionalmente mesmo quando não entendem muito bem o que eu estudo. Amo vocês!

À minha família imediata, minha mãe Regina e minha irmã Julia, que aguentaram minhas variações de humor todos os dias. 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 minha base!

Ao meu amor, David, por todos os seus beijinhos, por espantar minhas angústias, por aguentar meu estresse, pelas aulas de excel. 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 encontra tempo para ouvir desabafos e dar conselhos, mesmo que de longe.

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

À Mel pelas lambidas.

Aos meus colegas do Laboratório de Ictiologia, Tempo e Espaço, Camila, Bia, Marcos, Yuri, Caroline e Paula, por todas as cervejas, cafés, comilanças, 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, apesar das dificuldades de tentar fazer ciência em uma instituição pública atualmente.

Aos meus queridos amigos da UERJ e agregados, Durval, Caio, Josi, Marcella, Thiago, Rodrigo, Cayque e tantos outros. O que a graduação uniu, a pós-graduação não separa. Obrigada pelas sociais, almoços, karaokês, carnavais ou simples encontros encaixados nas nossas rotinas atarefadas só pra matar a saudade. Vocês continuam deixando esse prédio cinzento muito mais colorido!

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 Uacumã, 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.

## RESUMO

MATTOS, Lais Henriques. *Revisão da espécie Apteronotus albifrons (Teleostei: Gymnotiformes) na América do Sul: estudo filogeográfico*. 2019. 68 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2019.

A espécie *Apteronotus albifrons* (Linnaeus, 1766), peixe elétrico neotropical, apresenta uma ampla distribuição desde o Suriname até o sul do Brasil, ocorrendo em bacias hidrográficas que se encontram separadas há mais de 10 milhões de anos. Este tempo, em termos evolutivos, seria suficiente para haver alguma diferenciação entre estas populações. Tal espécie faz parte de um complexo de espécies muito semelhantes morfologicamente, distinguíveis umas das outras por sutis diferenças em sua pigmentação corporal. As publicações sobre este grupo tem se voltado à descrição de novas espécies ao invés de revisar as já conhecidas, faz falta na literatura uma revisão taxonômica atualizada de *A. albifrons*. Para compreender melhor a variabilidade morfológica e genética destas populações de *A. albifrons* de acordo com sua distribuição geográfica, o presente trabalho teve como objetivos: efetuar uma revisão anatômica da espécie, utilizar dados morfológicos e moleculares para verificar se tais populações de fato pertencem a uma única espécie, propôr uma hipótese filogeográfica para explicar sua distribuição peculiar e contar sua possível história evolutiva. Para tal, examinou-se a morfologia externa de espécimes identificados como *A. albifrons* de diversas coleções ictiológicas, fez-se radiografias para análises osteológicas, sequências do gene de DNA mitocondrial COI foram utilizadas para verificar a variabilidade genética de acordo com sua localidade de procedência e propôr uma hipótese filogeográfica que explique tal variabilidade. Houve diferenças morfológicas entre os espécimes, principalmente em relação a tamanhos e pigmentação corporal, porém de forma geral estas não seguem um padrão geográfico. Alguns dos espécimes examinados apresentaram características diagnósticas de outras espécies, entretanto o mais comum foram combinações aparentemente aleatórias entre características de *A. albifrons* e *A. caudimaculosus*. Observou-se também um novo morfotipo presente na bacia do Paraná-Paraguai, possivelmente pertencente a uma nova espécie. As análises moleculares corroboraram com a hipótese de, apesar da ampla distribuição, as populações analisadas pertencerem a uma mesma espécie com haplótipos geograficamente distintos. Possivelmente tais populações se originaram de uma população ancestral que habitava a bacia do Paleo Amazonas-Orinoco e teria sofrido ao longo de sua evolução eventos de vicariância relacionados ao estabelecimento do atual fluxo dos Rios Amazonas e Orinoco no Mioceno Superior e à formação de mares epicontinentais que se teriam isolado alguns complexos hidrícos entre 5 e 4,2 Ma atrás. Os resultados do presente trabalho mostraram haver problemas taxonômicos importantes em *A. albifrons* e demais espécies deste complexo. Embora seja provável haver falhas na identificação de alguns dos lotes analisados, os limites entre a variabilidade morfológica inter e intra-específica são confusos, sendo necessários maiores estudos para definir com clareza quem é *A. albifrons*, confirmar a validade taxonômica de outras espécies descritas nas últimas décadas e compreender a evolução não apenas da espécie estudada no presente trabalho, mas também das demais. Ainda há muito a ser compreendido sobre a evolução destas espécies para que tal problemática possa ser resolvida.

Palavras-chave: Filogeografia. *Apteronotus albifrons*. Gymnotiformes. Revisão taxonômica.



## ABSTRACT

MATTOS, Lais Henriques. *Revision of the species Apteronotus albifrons (Teleostei: Gymnotiformes) in South America: a phylogeographic study*. 2019. 68 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2019.

The species *Apteronotus albifrons* (Linnaeus, 1766), a neotropical electric fish, has a wide distribution from Suriname to the south of Brazil, occurring in hydrographic basins that have been separated for more than 10 million years. This time, in evolutionary terms, would be sufficient for some differentiation between these populations. This species is part of a morphologically very similar species group, which may be distinguished from each other by discrete differences in their body pigmentation. The publications on this group have been aimed at describing new species rather than reviewing the ones already known, which results in a lack of an updated taxonomic review of *A. albifrons* in scientific literature. To understand the morphological and genetic variability of those populations of *A. albifrons* according to its geographic distribution, this study had the following objectives: perform an anatomical review of the species, use morphological and molecular data to verify whether such populations actually belong to a single species, propose a phylogeographic hypothesis to explain their peculiar distribution and tell its possible evolutionary history. We examined the external morphology of specimens identified as *A. albifrons* from different ichthyological collections, made osteological analyses from radiographs, sequences of the mitochondrial DNA gene COI were used to verify its genetic variability according to its locality of provenance and propose a phylogeographic hypothesis that explains such variability. There were morphological differences between the specimens, mainly in body size and pigmentation patterns, but in general these do not follow a geographic pattern. Some of the examined specimens presented diagnostic characteristics of other species, however those were randomly mixed combinations between characteristics of *A. albifrons* e *A. caudimaculosus*. A new morphotype from the Paraná-Paraguay basin was observed, possibly belonging to a new species. The molecular analyses corroborated the hypothesis that the populations analyzed belong to the same species with geographically distinct haplotypes, despite the wide distribution of *A. albifrons*. Possibly such populations originated from an ancestral population that inhabited the Paleo Amazonas-Orinoco basin and would have suffered vicariant events related to the establishment of the current flow of the Amazon and Orinoco rivers in Upper Miocene and marine incursions that isolated some freshwater complexes between 5 and 4.2 Ma ago. Our results showed there are important taxonomic problems in *A. albifrons* and other species from its species group. Although it is possible to exist identification errors among the analyzed material, the limits between inter and intraspecific morphological variability are confusing, further studies are needed to clearly define what is *A. albifrons*, confirm the taxonomic validity of other species described in the last decades and understand the evolution of the species studied in the present work as well as others. There is still much to be understood about the evolution of those species so that this questions can be answered.

Keywords: Phylogeography. *Apteronotus albifrons*. Gymnotiformes. Taxonomic revision.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	<i>Apteronotus albifrons</i> .....	15
Figura 2 –	Mapa da distribuição de <i>Apteronotus albifrons</i> .....	16
Figura 3 –	Mapa das localidades de coleta do material analisado.....	18
Figura 4 –	Esquema ilustrativo de medidas aferidas.....	20
Figura 5 –	Perfil da cabeça em visão lateral.....	27
Figura 6 –	Padrões de pigmentação dorsal.....	30
Figura 7 –	Região caudal em visão lateral.....	31
Figura 8 –	Crânio de <i>Apteronotus albifrons</i> .....	34
Figura 9 –	Esqueleto axial na região posterior da cavidade abdominal.....	37
Figura 10 –	Radiografia de esqueleto completo.....	37
Figura 11 –	Esqueleto caudal.....	38
Figura 12 –	Filogenia molecular do gênero <i>Apteronotus</i> .....	40
Figura 13 –	Rede de haplótipos do gene COI de <i>Apteronotus albifrons</i> .....	42
Figura 14 –	Espécimes idênticos de “ <i>Apteronotus albifrons</i> ” e “ <i>Apteronotus caudimaculosus</i> ”.....	48
Figura 15 –	Figura 14- Espécime de “ <i>Apteronotus albifrons</i> ” com cor de <i>A. camposdapazi</i> ”.....	49

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Lista de sequências analisadas.....	23
Tabela 2 –	Resultados morfométricos por bacia hidrográfica.....	28
Tabela 3 –	Lista de haplótipos.....	41
Tabela 4 –	Resultados morfométricos para cada espécime examinado.....	64
Tabela 5 –	Resultados qualitativos observados em cada espécime.....	66

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Aar	Ângulo-articular
AC	Altura da cabeça
ah	Arco hemal
an	Arco neural
AT	Altura total do corpo
CB	Comprimento da boca
CC	Comprimento da cabeça
CFA	Comprimento até o fim da nadadeira anal
CFB1	Comprimento da 1ª faixa branca
CFB2	Comprimento da 2ª faixa branca
cl	Cleitro
cp	Costelas pleurais
CPC	Comprimento do pedúnculo caudal
COI	Citocromo c oxidase subunidade I
CT	Comprimento total do corpo
DEF	Distância entre as faixas brancas
den	Dentário
DIN	Distância entre narina anterior e narina posterior
DFA	Distância do focinho ao ânus
DNO	Distância da narina posterior até margem anterior do olho
DO	Diâmetro orbital
DOF	Distância do focinho ao ânus
DPO	Distância pré-orbital
eh	Espinho hemal
el	Etmóide lateral
ehd	Espinho hemal deslocado
en	Espinho neural
enp	Endopterigóide
eso	Esfenótico
fr	Frontal
GBIF	Global Biodiversity Information Facility
hm	Hiomandibular
iop	Interopérculo
LBP	Laboratório de Biologia de Peixes da Universidade Estadual Paulista
mes	Mesetmóide
MNRJ	Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro
msh	Mesopterigoide
mtp	Metapterigóide
mx	Maxilar

MZUSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
oap	Osso abdominal posteroventral
op	Opérculo
osf	Orbito-esfenóide
OTU	Unidade taxonômica operacional
pa	Parietal
par	Paraesfenóide
ph	Placa hipural
pmx	Pré-maxilar
pop	Pré-opérculo
pp	Pterigióforos proximais
pro	Proótico
psf	Pteroesfenóide
pto	Pterótico
qu	Quadrado
ra	Raios da nadadeira anal
rar	Retroarticular
rbr	Raios branquiostegais
rc	Raios da nadadeira caudal
si	Simplético
soc	Supra-occipital
sop	Subopérculo
UFRJ	Universidade Feredal do Rio de Janeiro
v	Vértebra
vo	Vômer
vt	Vértebra terminal

## SUMÁRIO

	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	13
1	<b>OBJETIVOS</b> .....	17
2	<b>MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	18
2.1	<b>Análises morfológicas</b> .....	18
2.1.1	<u>Morfologia externa</u> .....	19
2.1.2	<u>Osteologia</u> .....	20
2.2	<b>Análises moleculares</b> .....	21
2.3	<b>Filogeografia</b> .....	24
3	<b>RESULTADOS</b> .....	26
3.1	<b>Revisão morfológica de <i>Apteronotus albifrons</i> (Linnaeus, 1766)</b> .....	26
3.1.1	<u>Descrição da morfologia externa</u> .....	26
3.1.1.1	Padrões de pigmentação.....	29
3.1.1.2	Nadadeiras.....	32
3.1.2	<u>Osteologia</u> .....	33
3.1.2.1	Crânio, cintura peitoral e primeiras vértebras.....	33
3.1.2.2	Esqueleto axial.....	36
3.1.2.3	Esqueleto caudal.....	38
3.2	<b>Filogenia molecular</b> .....	38
3.3	<b>Rede de haplótipos</b> .....	41
4	<b>DISCUSSÃO</b> .....	43
4.1	<b>Confiabilidade do banco de dados moleculares</b> .....	43
4.2	<b>Diferenças entre a filogenia molecular e a rede de haplótipos</b> .....	44
4.3	<b>Filogeografia</b> .....	45
4.4	<b>Diversidade morfológica</b> .....	47
4.5	<b>Problemas taxonômicos</b> .....	51
5	<b>CONCLUSÃO</b> .....	54
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	56
	<b>ANEXO A</b> – Lista de material examinado e suas localidades.....	62
	<b>ANEXO B</b> – Resultados detalhados das análises de morfologia externa.....	64

## INTRODUÇÃO

Os Otophysi são um grande grupo de Euteleosteos, que representam cerca de 75% de toda a ictiofauna de água doce do mundo (BRITO et al., 2007; NELSON et al., 2016). Sua sinapomorfia mais emblemática é a modificação da porção peri e endolinfática do ouvido interno, assim como parte das vértebras anteriores modificada nos ossículos de Weber e uma bexiga natatória também modificada (CHRANILOV, 1927; HOFFMAN; BRITZ, 2006). Tal estrutura funciona como um sistema para recepção e transmissão do som, o que dá ao animal maior acuidade auditiva (WEBER, 1820). Como observado por Chakrabarty, apesar de uma grande diversidade morfológica, a condição monofilética de Otophysi é comprovada por diversos estudos sistemáticos, tanto com base em dados morfológicos (GREENWOOD et al. 1966; ROSEN; GREENWOOD, 1970; ROSEN, 1973; NOVACEK; MARSHALL, 1976; FINK; FINK, 1981, 1996) quanto com base em dados moleculares (ORTI; MEYER, 1996; LAVOUÉ et al., 2005; LI et al., 2008; POULSEN et al., 2009; BROUGHTON, 2010; NAKATANI et al., 2011; NEAR et al., 2012; BETANCUR et al. 2013; BROUGHTON et al. 2013).

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, 2016). Embora haja consenso sobre as inter-relações dessas quatro ordens, sua história biogeográfica ainda permanece pouco compreendida, gerando calorosos debates sobre a origem e diversificação dessa fauna desde os anos 80 (e.g. GAYET et al., 1981, 1985; GREENWOOD et al. 1966; FINK; FINK, 1996; CHAKRABARTY et al. 2017).

Os Gymnotiformes são conhecidos como os peixes dulcícolas neotropicais capazes de produzir e sentir impulsos elétricos para fins sensoriais (CARR; MALER, 1986). A partir de datações da primeira (e única) espécie fóssil conhecida do grupo, estima-se que o surgimento dos Gymnotiformes se deu há cerca de 70 Ma (GAYET; MEUNIER, 1991).

Composta por 5 famílias e 34 gêneros válidos (FERRARIS et al., 2017), 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, como acontece com a maioria dos grupos

neotropicais (CAMPOS-DA-PAZ; ALBERT, 1998; ALBERT; CRAMPTON, 2005), entretanto ainda há muitos problemas taxonômicos que geram incertezas sobre sua filogenia e também sobre a interpretação de certos padrões evolutivos no grupo (CAMPOS-DA-PAZ; ALBERT, 1998).

A região Neotropical sofreu ao longo de sua história vários eventos geológicos que resultaram em alterações de sua paisagem, como o soerguimento de cadeias montanhosas, variações do nível do mar e até reversões no sentido de alguns complexos hídricos (LUNDBERG et al., 1998). Tais modificações promoveram inúmeros eventos de dispersão e vicariância, afetando assim a história evolutiva de diversos grupos zoológicos e resultando na enorme biodiversidade observada hoje nesta região (LUNDBERG et al., 1998).

Dentre as 5 famílias de Gymnotiformes, Apterontidae Jordan, 1923 é a mais diversa com 93 espécies distribuídas em 14 gêneros (FERRARIS et al., 2017). Esta família é caracterizada pela presença de nadadeira caudal, presença de um filamento dorsal, estrutura especializada de Apterontidae para captação de sinais elétricos (FRANCHINA; HOPKINS, 1996), e de um órgão elétrico em adultos (ALBERT, 2001; ALBERT; CRAMPTON, 2005; NELSON, 2016). Graças às duas primeiras, muitos autores trataram erroneamente Apterontidae como basal por muito tempo, pois seu filamento dorsal era confundido com uma nadadeira adiposa modificada e, assim como a nadadeira caudal, interpretadas como características primitivas por serem compartilhadas com as demais ordens (ALBERT, 2001; ALBERT; CRAMPTON, 2005). 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).

*Apterontus* La Cepède, 1800 é o gênero mais diverso desta família, com 25 espécies válidas (FERRARIS et al., 2017). *Apterontus (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 craniais, sem ornamentações; capacidade de habitar pequenos riachos, pântanos e estuários. O presente trabalho focará em uma espécie pertencente a este gênero: *Apterontus albifrons* (Linnaeus, 1766) (Figura 1).

Originalmente descrita por Linnaeus como *Gymnotus albifrons*, 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, 2007). Tal diagnose foi suficiente por alguns séculos, entretanto a descoberta de novas espécies de *Apteronotus* nas últimas décadas (DE SANTANA, 2003; DE SANTANA; LEHMANN, 2006) trouxe consigo problemas para a correta identificação de *A. albifrons*.

Figura 1 – *Apteronotus albifrons*



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

Estudos incluindo esta diversidade crescente permitiram a identificação de alguns grupos naturais no gênero, dentre eles o complexo de espécies *A. albifrons sensu* Albert e Campos-da-Paz (1998) corroborado por Albert (2001) e de Santana (2007). A presença de duas faixas brancas circundando a região caudal ao longo de todo o desenvolvimento (ALBERT, 2001; DE SANTANA, 2007), até então tratada como principal característica diagnóstica de apenas uma espécie, hoje é reconhecida como uma sinapomorfia compartilhada pelas espécies que compõem este complexo (TAKAGUI et al. 2017).

Além disso, algumas das espécies descritas recentemente, como *A. caudimaculosus* de Santana, 2003 e *A. camposdapazi* de Santana, Lehmann, 2006, por exemplo, são morfologicamente muito semelhantes a *A. albifrons*, o que pode gerar ainda mais confusão para sua correta identificação.

*Apteronotus albifrons* é a espécie mais amplamente distribuída de seu gênero, ocorrendo desde o Suriname (localidade Tipo) até a bacia do Paraná-Paraguai (ALBERT, 2001) (Figura 2). Tal distribuição pode ser considerada no mínimo curiosa, uma vez que estas bacias se encontram separadas há mais de 10 milhões de anos (LUNDBERG et al., 1998; ALBERT; REIS, 2011). Este tempo seria mais do que suficiente para, na ausência de fluxo gênico entre as populações, haver uma tendência a ocorrer algum tipo de descontinuidade genética entre as mesmas (AVISE, 1987), podendo inclusive culminar em especiação por vicariância (NELSON; PLATNICK, 1981).

Figura 2 – Mapa da distribuição de *Apteronotus 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)

Buscando compreender melhor tal distribuição, assim como a diversidade morfológica e molecular destas populações de *A. albifrons*, o presente trabalho propõe tentar elucidar as relações entre estas a partir de um olhar filogeográfico. A evolução biológica caminha paralelamente com a evolução geológica, por isso estudos como este permitem não apenas identificar padrões evolutivos da espécie em questão, mas possivelmente descobrir que estes também se aplicam a outras espécies neotropicais.

É importante ressaltar que processos macroevolutivos podem ser considerados a extrapolação de processos microevolutivos (AVISE, 1987). Compreender a história evolutiva por trás da variabilidade genética destas populações pode ser a chave para elucidar padrões de diversificação de níveis taxonômicos maiores. Faz-se necessário realizar mais estudos de revisão a nível de espécie e gênero para resolver os problemas taxonômicos de Gymnotiformes citados anteriormente. Nesse sentido, ao tentar esclarecer algumas problemáticas que permeiam *Apteronotus albifrons*, como sua diagnose desatualizada e sua distribuição peculiar, o presente trabalho pode também trazer contribuições futuras para o melhor entendimento da diversidade de seu complexo de espécies e, quem sabe, ajudar a compreender certos padrões evolutivos dentre os Gymnotiformes.

## 1 OBJETIVOS

O presente trabalho tem como principais objetivos:

- 1- Efetuar uma descrição anatômica osteológica da espécie *Apteronotus albifrons*, utilizando para tal indivíduos provenientes de diversas localidades nas Bacias do Amazonas, do Tocantins-Araguaia, do Paraná-Paraguai e bacias litorâneas dos estados do Maranhão e Pará;
- 2- Realizar análises moleculares de indivíduos provenientes de tais localidades.
- 3- Propôr uma hipótese filogeográfica baseada em dados morfológicos e moleculares, testando a possibilidade de se tratar de uma ou mais espécies.
- 4- Contar a possível história evolutiva destas populações com base nos resultados obtidos.

## 2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1 Análises morfológicas

Para a revisão anatômica de *Apteronotus albifrons*, analisou-se a morfologia externa e osteologia de espécimes provenientes de diversas localidades das Bacias do Amazonas, Tocantins-Araguaia e do Paraná-Paraguai. O material analisado incluiu 43 lotes com 72 espécimes depositados nas coleções ictiológicas do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), do Laboratório de Biologia de Peixes da Universidade Estadual Paulista, campus de Botucatu (LBP). Analisou-se também um espécime em processo de tombamento no Laboratório de Ecologia de Peixes da Universidade Federal do Rio de Janeiro, totalizando 73 espécimes analisados no presente estudo. Todos os espécimes estavam conservados em álcool 70%.

Figura 3 – Mapa das localidades de coleta do material analisado



Legenda: Mapa com localidades de coleta dos lotes analisados no presente trabalho, de acordo com informações registradas no livro tomo das coleções onde se encontram depositados. Mapa editado no programa ArcMap. Pontos brancos indicam localidades de coleta nas bacias do Paraná-Paraguai (verde), Tocantins-Araguaia (azul escuro), Amazonas (azul claro) e bacias litorâneas (roxo, vermelho e amarelo).

Fonte: <https://www.vividmaps.com> modificado.

Por vezes algumas das características observadas condiziam com outras espécies do gênero *Apteronotus*, entretanto optou-se por não levantar questões referentes a eventuais falhas de identificação neste momento do trabalho. Por isso, os lotes identificados como *A. albifrons* serão tratados como tal durante as análises e estas situações serão retomadas apenas na discussão. A lista completa do material analisado se encontra no Anexo A. As localidades de coleta de tais lotes podem ser observadas na Figura 3.

Quando encontradas diferenças entre espécimes, a descrição da estrutura ou característica incluirá todos os possíveis padrões observados no material analisado, assim como em quais bacias hidrográficas ocorreriam. Para fins de identificação de espécimes ao longo do texto, estes serão tratados pelo acrônimo da coleção, seu número de lote e, caso haja mais de um exemplar no mesmo, por letras atribuídas alfabeticamente de acordo com o tamanho decrescente dos espécimes do lote em questão. A terminologia anatômica seguiu Castro e Castro (1987), com exceção de estruturas únicas para Gymnotiformes. A estrutura carnosa e filamentosa presa ao dorso a partir da metade posterior do dorso seguiu a nomenclatura de Franchina e Hopkins (1996), traduzido livremente como filamento dorsal, e a estrutura óssea curvilínea posicionada no fim da cavidade abdominal foi chamada de osso abdominal posteroventral, seguindo Hilton et al. (2007).

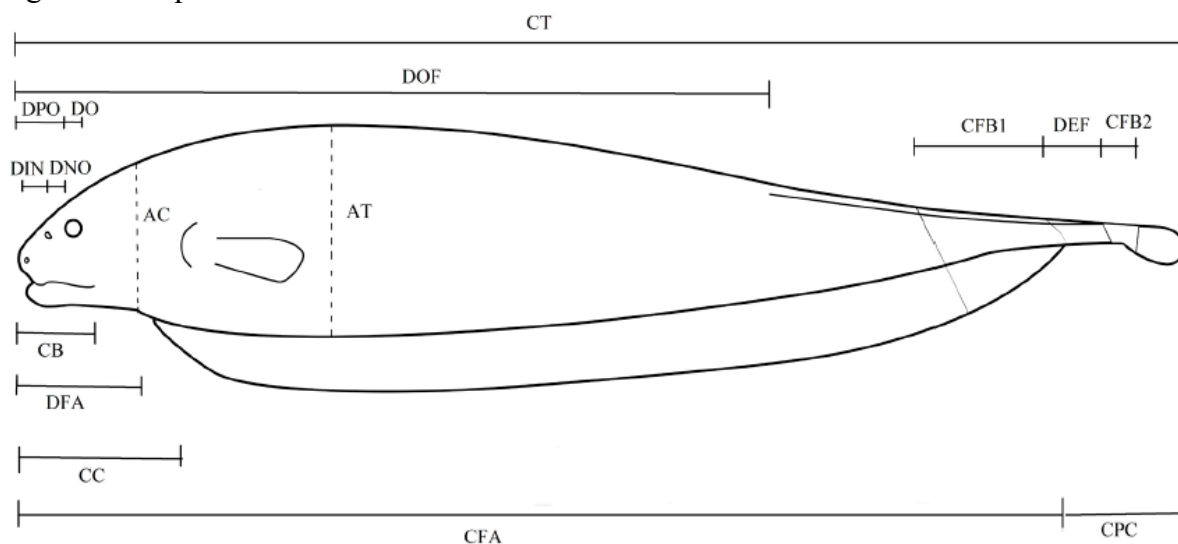
### 2.1.1 Morfologia externa

Medições foram realizadas com paquímetro digital com precisão de 0,01mm. Aferiu-se o comprimento total do corpo (CT), comprimento da cabeça (CC), altura total (AT), altura da cabeça (AC), comprimento até o fim da nadadeira anal (CFA), comprimento do pedúnculo caudal (CPC), distância do focinho à origem do filamento dorsal (DOF), comprimento da 1ª faixa branca (CFB1), comprimento da 2ª faixa branca (CFB2), distância entre as faixas brancas (DEF), distância do focinho ao ânus (DFA), comprimento da boca (CB), diâmetro orbital (DO), distância pré-orbital (DPO), distância entre narina anterior e narina posterior (DIN), distância da narina posterior até margem anterior do olho (DNO) (Figura 4).

As contagens de raios das nadadeiras peitoral, caudal e anal foram realizadas com auxílio de estereomicroscópio binocular e contra a luz. Tal aferição só seria possível em indivíduos com nadadeiras íntegras, por tanto foram desconsideradas quando o espécime

sofreu a perda completa ou parcial do pedúnculo caudal (nadadeira caudal ausente e, ocasionalmente, nadadeira anal incompleta).

Figura 4 - Esquema ilustrativo de medidas aferidas



Legenda: Comprimento total do corpo (CT); comprimento da cabeça (CC) aferido da ponta do focinho até abertura do opérculo; altura do corpo (AT) medida onde este é mais alto, geralmente na região abdominal; altura da cabeça (AC) aferida na linha da parte posterior do neurocrânio; comprimento até fim da nadadeira anal (CFA), do focinho até o fim da base desta nadadeira; comprimento do pedúnculo caudal (CPC) do fim da base da nadadeira anal até o fim da nadadeira caudal; distância do focinho à origem do filamento dorsal (DOF) do focinho até o ponto no qual o filamento dorsal se conecta ao corpo; comprimento da 1ª faixa branca (CFB1); comprimento da 2ª faixa branca (CFB2); distância entre as faixas claras (DEF); distância do focinho ao ânus (DFA), comprimento da boca (CB); diâmetro orbital (DO); distância pré-orbital (DPO) do focinho à margem anterior do olho; distância entre narina anterior e narina posterior (DIN); distância da narina posterior até margem anterior do olho (DNO).

Observou-se também outras características referentes à morfologia externa como, por exemplo, padrões de pigmentação, posição e proporção de certas estruturas. Os espécimes foram fotografados para melhor ilustrar tais características, principalmente quando houve mais diferenças entre os espécimes de *A. albifrons*. Para efeito de comparação, analisou-se também 4 espécimes de *Apteronotus caudimaculosus*, lotes LBP 13440 (2) e LPB 13662 (2), ambos provenientes da bacia do Paraná-Paraguai.

Fotografias dos espécimes analisados foram editadas com Adobe Photoshop CC 2019 para inserção da barra de escala e exclusão o fundo, permitindo melhor visibilidade do objeto de estudo.

### 2.1.2 Osteologia

Todo o material examinado no presente trabalho se encontra tombado em coleções ictiológicas (ou em processo de tombamento), por isso qualquer técnica para análises osteológicas dependeu de autorização dos curadores para tal. A grande maioria dos lotes de *Apteronotus albifrons* continha apenas 1 ou 2 espécimes, por isso não foi permitida a preparação de esqueletos ou qualquer outra técnica que alterasse de forma permanente este material. Conseqüentemente, os dados osteológicos foram observados apenas por meio de radiografias, única técnica à qual permitiu-se submeter os espécimes. Fez-se imagens no equipamento de radiografia digital da Central Analítica Virtual do Departamento de Vertebrados do MNRJ. Tal material foi radiografado em visão lateral do lado esquerdo, tanto em imagens de corpo inteiro quanto apenas da região caudal.

A escolha de quais lotes seriam radiografados dentre o material do Museu Nacional se pautou, principalmente, pela localidade de coleta dos mesmos, possibilitando assim a comparação entre indivíduos provenientes de diferentes bacias hidrográficas. Buscou-se também evitar espécimes de tamanhos muito distintos. Foram radiografados os lotes MNRJ 20311 (3, Paraná-Paraguai), MNRJ 33616 (1, Amazonas), MNRJ 50410 (1, Amazonas), MNRJ 50554 (3, baixo Tocantins) e MNRJ 12202 (2, alto Tocantins), sendo este último o único com espécimes menores que os demais por não haver outros da mesma localidade com a nadadeira caudal completa. Por se tratar de dois indivíduos juvenis, as radiografias deste último lote não se mostraram informativas para análises osteológicas, pois muitas das estruturas de seu esqueleto não se encontram completamente calcificadas.

Para melhor visualização das estruturas, editou-se as imagens quanto ao contraste e brilho no programa Image J (SCHNEIDER et al. 2012). A partir destas, fez-se desenhos a mão em papel vegetal sobre mesa luminosa. A contagem de vértebras foi feita através destas radiografias, começando pela primeira vértebra livre após o aparelho de Weber (a primeira que possui um espinho neural verdadeiro).

## 2.2 Análises moleculares

Para as análises moleculares, buscou-se seqüências do gene de DNA mitocondrial citocromo c oxidase subunidade 1 (COI) de *Apteronotus albifrons* depositadas em bancos de dados públicos. Utilizou-se o GenBank (BENSON et al., 2005) e/ou o Bold System (RATNASINGHAM; HEBERT, 2007) como fontes destes dados.

Obteve-se 13 sequências identificadas como pertencentes a espécimes de *A. albifrons*, cujo código de acesso no GenBank e, quando disponível, no Bold System, encontram-se listados na Tabela 1, assim como informações sobre o voucher do espécime e a referência abreviada do artigo no qual foi publicada. Para facilitar a identificação de cada sequência quando citadas ao longo do texto, estas serão tratadas pela identificação atribuída pelo presente trabalho, também informada na Tabela 1.

Com o objetivo de testar a validade taxonômica de tais sequências de *A. albifrons*, utilizou-se sequências das demais espécies do gênero à disposição no GenBank para realizar uma análise filogenética. Além das 13 sequências já citadas, obteve-se 21 sequências de outras espécies do gênero *Apteronotus* consideradas válidas de acordo com a classificação de Ferraris et al. (2017) (4 de *A. anu* de Santana, Vari, 2013, 3 de *A. apurensis* Fernández-Yépez, 1968, 3 de *A. galvisi* de Santana, Maldonado-Ocampo, Crampton, 2007, 2 de *A. magdalenensis* (Miles, 1945), 2 de *A. mariae* (Eigenmann, Fisher, 1914), 5 de *A. rostratus* (Meek, Hildebrand, 1913) e as 3 restantes de *A. caudimaculosus* de Santana, 2003, *A. eschmeyeri* de Santana, Maldonado-Ocampo, Severi, Mendes, 2004 e *A. leptorhynchus* (Ellis, 1912)). Das 25 espécies pertencentes a este gênero (FERRARIS et al., 2017), apenas 10 estão representadas nesta análise, uma vez que, até o presente momento, não havia no GenBank ou no Bold System sequências das espécies restantes (*A. acidops* Triques, 2011, *A. baniwa* de Santana, Vari, 2013, *A. brasiliensis* (Reinhardt, 1852), *A. camposdapazi* de Santana, Lehmann, 2006, *A. cuchillejo* (Schultz, 1949), *A. cuchillo* Schultz, 1949, *A. ferrarisi* de Santana, Vari, 2013, *A. jurubidae* (Fowler, 1944), *A. lindalvae* de Santana, Cox Fernands, 2012, *A. macrolepis* (Steindachner, 1881), *A. macrostomus* (Fowler, 1943), *A. magoi* de Santana, Castillo, Taphorn, 2006, *A. milesi* de Santana, Maldonado-Ocampo, 2005, *A. pemon* de Santana, Vari, 2013 e *A. spurrelli* (Regan, 1914)). Utilizou-se sequências de *Sternarchorhamphus muelleri* (Steindachner, 1881) e *Orthosternarchus tamandua* Ellis, 1912 como grupo externo. Sequências não listadas na Tabela 1 foram publicadas originalmente nos artigos de Tagliacollo et al. (2016) ou Bernt et al. (2018).

Todas as sequências foram alinhadas no programa BioEdit (HALL, 1999). Para a filogenia molecular, fez-se uma análise de máxima verossimilhança no programa MEGA 7.0.26 (KUMAR et al., 2016) utilizando o GTR (General Time Reversible) como modelo evolutivo (NEI; KUMAR, 2000). Para testar esta filogenia, utilizou-se o método Bootstrap (FELSENSTEIN, 1985) optando-se por utilizar 300 réplicas dentre as variáveis à disposição no MEGA.



Tabela 1 – Lista de sequências analisadas

Identificação	Espécie	Código de acesso GenBank	Código de acesso Bold System	Voucher	Localidade	Referência
Seq. 1	<i>Apteronotus albifrons</i>	AB054132.1	GBGC0031-06	CBM-ZF-10621	Aquário	SAITOH et al., 2003
Seq. 2	<i>Apteronotus albifrons</i>	KF533343.1	----	MNRJ 33616	Xingu-Tapajos, PA, Brasil.	MALDONADO-OCAMPO et al., 2014
Seq. 3	<i>Apteronotus albifrons</i>	MG653400	----	ANSP 198394	Rio Apure, Venezuela	BERNT et al., 2018
Seq. 4	<i>Apteronotus albifrons</i>	KT932142.1	GBMIN124566-17	MNRJ 36616	Xingu-Tapajos, PA, Brasil.	SMITH et al., 2016
Seq. 5	<i>Apteronotus albifrons</i>	KT932141.1	GBMIN95021-17	MNRJ 36618	Xingu-Tapajos, PA, Brasil.	SMITH et al., 2016
Seq. 6	<i>Apteronotus albifrons</i>	KT932140.1	GBMIN119668-17	IU A014402C	Desconhecida	SMITH et al., 2016
Seq. 7	<i>Apteronotus albifrons</i>	KR491538.1	GBMIN129066-17	LBP 9525	Rio Tocantins, GO, Brasil.	TAGLIACOLLO et al., 2015
Seq. 8	<i>Apteronotus albifrons</i>	KR491537.1	GBMIN129065-17	MUSM 36939	Rio LasPiedras Peru.	TAGLIACOLLO et al., 2015
Seq. 9	<i>Apteronotus albifrons</i>	KR491536.1	GBMIN129064-17	LBP 2458	Rio Araguaia, MT, Brasil.	TAGLIACOLLO et al., 2015
Seq. 10	<i>Apteronotus albifrons</i>	KU568756.1	FWAQ130-11	SAIAB 186189	Aquário	VAN DER WALT et al. Não publicado*
Seq. 11	<i>Apteronotus albifrons</i>	KU568755.1	FWAQ129-11	SAIAB 186189	Aquário	VAN DER WALT et al. Não publicado*
Seq. 12	<i>Apteronotus albifrons</i>	JQ667495.1	IOFBI013-11	----	Desconhecida	KALYANKAR; JAMDADE; KHEDKAR, 2015
Seq. 13	<i>Apteronotus albifrons</i>	JQ667494.1	IOFBI057-11	----	Desconhecida	KALYANKAR; JAMDADE; KHEDKAR, 2015
Seq. 14	<i>Apteronotus caudimaculosus</i>	KR491525.1	GBMIN129058-17	LBP 8534	Paraná-Paraguai, MT, Brasil	TAGLIACOLLO et al., 2015

Legenda: Sequências retiradas do GenBank e seus respectivos vouchers, assim como localidades de coleta, bacias hidrográficas e referências dos artigos onde foram originalmente publicadas. O artigo das sequências Seq.10 e Seq.11 consta no GenBank como “não publicado”, não tendo sido possível encontrar a referência destas sequências para confirmar sua procedência.

Para verificar variações genéticas entre populações de acordo com sua distribuição, gerou-se uma rede de haplótipos a partir das sequências de *A. albifrons* através do programa TCS (CLEMENT et al., 2000). Havendo à disposição uma sequência de *Apteronotus caudimaculosus*, optou-se por acrescentá-la também a esta análise por se tratar de uma espécie morfológicamente muito semelhante à *A. albifrons*, assim possibilitando refutar (ou não) a possibilidade de se tratar de variações populacionais em uma única espécie e não de duas espécies distintas. Para melhor visualização, tal rede de haplótipos foi editada no programa TcsBU (SANTOS et al., 2016) e atribuiu-se uma cor diferente para cada bacia hidrográfica, possibilitando relacionar as diferenças e semelhanças entre as sequências com as áreas de ocorrência dos haplótipos encontrados.

Por ser fundamental para o presente estudo ter conhecimento das localidades de origem do material para comparação entre as áreas, fez-se um levantamento a partir das referências citadas na Tabela 1. Para tal, por vezes consultou-se o banco de dados das coleções científicas onde os lotes estão depositados, entrando em contato com os autores do artigo ou requisitando esta informação diretamente do curador responsável pelo acervo. Caso a localidade de coleta constasse como “desconhecida” no livro tomo, a procedência de tais sequências foi tratada da mesma maneira no presente trabalho. Houve também situações em que localidades de sequências provenientes de estudos com peixes ornamentais constam como cidades da África ou Índia, onde *A. albifrons* não ocorre, pois se referem ao local de compra onde tais espécimes foram adquiridos e não à sua localidade de coleta. Neste caso, optou-se por identificá-las como provenientes de aquário ao invés de utilizar os dados geográficos fornecidos pelas coleções, uma vez que tais informações não condizem com situações naturais. Tais informações também estão listadas na Tabela 1.

### 2.3 Filogeografia

Sob um olhar voltado para a variabilidade resultante de herança entre gerações, a filogeografia permite tratar cada indivíduo enquanto unidade taxonômica operacional (OTU) (HICKERSON et al., 2010). Desta forma, se torna possível fazer inferências sobre a história evolutiva de linhagens de uma espécie a partir de sequências de indivíduos provenientes de diversas localidades, ao correlacionar tal variabilidade com a distribuição geográfica das populações (AVISE, 1987; HICKERSON et al., 2010).

A partir dos resultados obtidos com as análises moleculares e morfológicas, elaborou-se hipóteses sobre as relações entre as áreas de distribuição dos espécimes em questão. Buscou-se então interpretar tais relações com base na história geológica da região neotropical para narrar a possível história evolutiva destas populações e quais teriam sido os prováveis eventos geológicos que melhor explicariam a variabilidade observada dentre as localidades.

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Revisão morfológica de *Apteronotus albifrons* (Linnaeus, 1766)

Lista de sinonímias de acordo com Albert (2003)

*Gymnotus albifrons* Linnaeus, 1766

*Apteronotus passan* La Cepède, 1800

*Sternarchus maximiliani* Castelnau, 1855

*Sternarchus lacepedii* Castelnau, 1855

Localidade tipo: Suriname.

Holótipo: paradeiro desconhecido.

**Diagnose proposta pelo presente trabalho:** *Apteronotus albifrons* se diferencia das demais espécies do gênero pela combinação das seguintes características: presença de duas faixas brancas circundando a região caudal (vs. apenas uma faixa nas demais espécies, exeto em *A. caudimaculosus* e *A. camposdapazi*); faixa clara anterior de cor uniformemente clara, sem manchas escuras (vs. presença de manchas em *A. caudimaculosus*); coloração do corpo uniformemente escura ao longo de todo o seu desenvolvimento (vs. corpo com manchas claras e escuras em padrão marmorizado em *A. cuchillo* e *A. magdalenensis*, corpo com uma faixa ligeiramente mais clara na metade do comprimento do corpo em *A. camposdapazi*).

##### 3.1.1 Descrição da morfologia externa

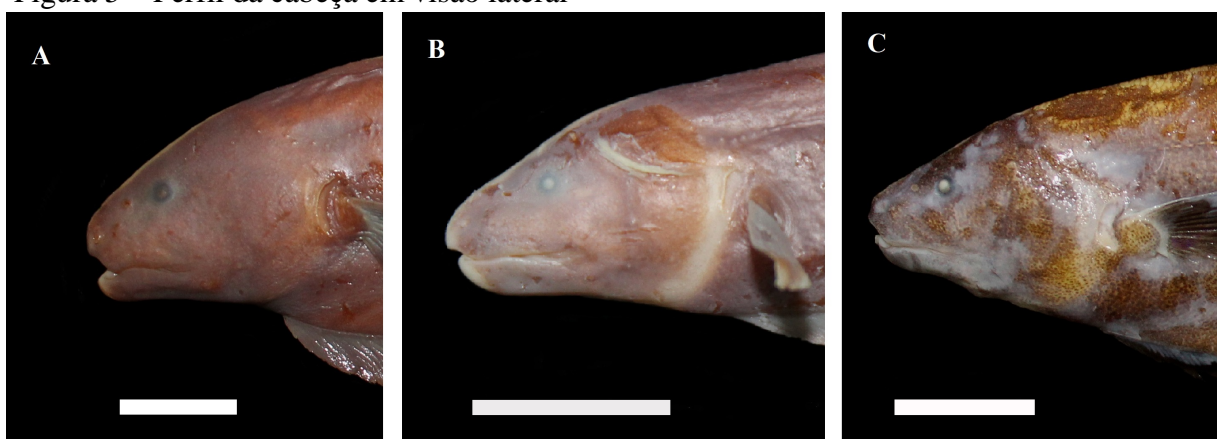
*Apteronotus albifrons* em termos gerais apresenta um corpo alongado e comprimido lateralmente, como a maioria dos Gymnotiformes, com formato que lembra uma “lâmina”. A maior largura do corpo pôde ser observada na região abdominal. Os resultados morfométricos das medidas aferidas no presente trabalho são apresentados por bacia hidrográfica na Tabela 2 (consultar o Anexo B, f.64, para resultados detalhados de cada espécime).

Observou-se pequenas escamas ovóides recobrimdo o corpo, com 9 a 11 fileiras da linha lateral até o dorso. Sua abertura branquial é reduzida, acompanhando verticalmente a base da nadadeira peitoral e se limitando a esta região. Seus olhos são pequenos, com diâmetro orbital menor do que a distância entre suas narinas anterior e posterior. O comprimento de sua boca é relativamente longo, ultrapassando a linha posterior do olho, exceto nos espécimes LBP 12982.a, LBP 12982.b, LBP 13720.a e LBP 13720.b. Nestes, observou-se que o comprimento da boca se limita à metade anterior do olho.

Esta espécie apresenta sua cavidade abdominal anteriorizada, limitando-se ao terço anterior do comprimento do corpo, com ânus localizado na região do ístimo, anterior à cintura peitoral. A posição do ânus muda alometricamente ao longo da ontogenia, migrando da região posterior da cavidade abdominal até ultrapassar a linha das nadadeiras peitorais. (caracter 217 de ALBERT, 2001).

Observou-se nos espécimes LBP 12982.a, LBP 12982.b, LBP 13720.a, LBP 13720.b e MZUSP 94913.b uma protuberância rígida na região do ístimo, como um pequeno processo medial ventral (Figura 5C). Provavelmente isto se deve a um posicionamento ou formato diferenciado de alguma estrutura óssea, entretanto a ausência de dados osteológicos sobre estes indivíduos nos impede de confirmar esta hipótese. Esta característica foi encontrada na bacia do rio Paraguai e em um espécime do Alto Xingu.

Figura 5 – Perfil da cabeça em visão lateral



Legenda: Fotografias de espécimes identificados como *A. albifrons* em visão lateral do lado esquerdo de (A) MZUSP 30080.b, (B) LBP 9525 e (C) LBP 12982.a. Barra de escala equivale a 10mm.

Há um filamento dorsal presente na região posterior do corpo, uma estrutura carnosa fina e alongada, presa ao resto do corpo do animal por sua extremidade anterior, por vezes totalmente livre sendo ancorado apenas por esta extremidade, se soltando parcialmente apenas em alguns pontos ou ainda completamente preso ao dorso, perceptível como uma linha

Tabela 2 – Resultados morfométricos por bacia hidrográfica

	Baixo Tocantins-Araguaia		Amazonas BR		Amazonas Peru		Alto Tocantins-Araguaia		Paraná-Paraguai		Bacias litorâneas	
	Amplitude	Média	Amplitude	Média	Amplitude	Média	Amplitude	Média	Amplitude	Média	Amplitude	Média
Comprimento total (CT)	191,5-57,1	129,9	283,2-97,6	129,8	193,1-92,2	126,0	213,8-57,4	109,0	219,9-68,6	117,8	296,8-90,9	217,6
Comprimento até o fim da nadadeira anal (CFA)	166,1-50,3	112,9	250,5-81,9	113,0	179,0-82,0	114,7	185,63-56,9	101,2	190,4-60,8	101,1	247,9-196,0	230,1
Comprimento da Cabeça (CC)	27,3-9,5	19,2	38,0-12,9	18,9	32,7-12,7	19,4	32,0-9,5	16,9	30,1-10,2	17,5	43,2-14,6	33,4
CC/CFA	0,21-0,15	0,17	0,19-0,15	0,17	0,20-0,18	0,19	0,20-0,16	0,18	0,20-0,16	0,18	0,17-0,17	0,17
Altura do corpo/CFA	0,23-0,13	0,19	0,20-0,14	0,18	0,23-0,20	0,21	0,22-0,15	0,19	0,22-0,18	0,2	0,21-0,18	0,2
Altura da cabeça/CC	0,99-0,66	0,86	0,98-0,73	0,88	0,87-0,79	0,85	0,92-0,76	0,83	0,96-0,76	0,87	0,99-0,80	0,87
Comprimento pré-orbital/CC	0,37-0,26	0,32	0,41-0,24	0,32	0,35-0,28	0,33	0,42-0,25	0,35	0,38-0,21	0,31	0,36-0,32	0,34
Diâmetro orbital/CC	0,12-0,07	0,09	0,13-0,08	0,1	0,12-0,08	0,1	0,15-0,04	0,08	0,12-0,06	0,08	0,12-0,08	0,09
Dist. entre narina posterior e olho/CC	0,13-0,07	0,10	0,13-0,06	0,09	0,11-0,05	0,09	0,12-0,06	0,1	0,12-0,06	0,09	0,14-0,08	0,1
Dist. entre narinas/CC	0,16-0,12	0,14	0,17-0,12	0,15	0,16-0,13	0,15	0,19-0,13	0,16	0,16-0,13	0,14	0,16-0,14	0,14
Dist. do focinho ao ânus/CC	0,77-0,43	0,59	0,91-0,48	0,61	0,62-0,42	0,54	0,69-0,50	0,61	0,70-0,50	0,59	0,60-0,38	0,46
Comprimento da boca/CC	0,50-0,40	0,44	0,55-0,35	0,44	0,44-0,33	0,38	0,53-0,35	0,42	0,56-0,28	0,39	0,52-0,39	0,44
Comp. do pedúnculo caudal/CFA	0,19-0,11	0,15	0,21-0,05	0,13	0,12-0,08	0,11	0,20-0,12	0,15	0,22-0,13	0,17	0,20-0,05	0,13
Dist. do focinho até origem do filamento dorsal / CFA	0,75-0,62	0,69	0,79-0,65	0,71	0,67-0,06	0,65	0,74-0,65	0,7	0,74-0,60	0,66	0,69-0,67	0,68
Comp. 1ª faixa clara/CFA	0,17-0,01	0,1	0,21-0,07	0,12	0,13-0,12	0,13	0,16-0,10	0,13	0,21-0,09	0,16	0,10-0,09	0,09
Dist. entre as duas faixas claras/CFA	0,12-0,02	0,08	0,09-0,04	0,06	0,07-0,03	0,04	0,11-0,06	0,08	0,12-0,03	0,07	0,09-0,08	0,08
Comp. 2ª faixa clara/CFA	0,09-0,01	0,04	0,04-0,02	0,03	0,04-0,03	0,03	0,05-0,02	0,03	0,10-0,02	0,03	0,03-0,02	0,03
Raios da nadadeira peitoral		15		15		15		15		15		15
Raios da nadadeira anal	152-143	149	166-142	153	160-149	155	160-138	149	164-145	157	164-145	158
Raios da nadadeira caudal	18-11	14	21-15	19	18-16	17	24-14	21	24-16	22	16-13	15

Legenda: Resultados morfométricos apresentados por bacia hidrográfica. Para cada bacia são apresentados o maior e menor valor respectivamente (amplitude) em cada medida, assim como sua média. A maioria dos valores é apresentado na forma de uma razão em função do CC ou CFA para possibilitar a comparação entre indivíduos de tamanhos distintos. Medidas do CT, CFA e CC são apresentados em milímetros. Os valores de amplitude de raios da nadadeira peitoral foram omitidos, pois em todos os espécimes este valor foi igual a 15.

discreta ao longo de seu comprimento. Tal filamento pode ser facilmente destacado do resto do corpo (FRANCHINA; HOPKINS, 1996) ou até se soltar espontaneamente em exemplares fixados (BENNETT, 1971a), o que explicaria o estado de alguns dos espécimes examinados no presente trabalho. Com origem no terço posterior do corpo, o comprimento do focinho à origem do filamento ocupa de 60 a 80% do CFA.

O comprimento do pedúnculo caudal é consideravelmente variável, medindo entre 4,9% a 21,9% do CFA nos espécimes observados. Tal variação independe de padrões de pigmentação, tamanho dos indivíduos ou distribuição geográfica, aparentando se tratar de uma variabilidade individual aleatória. Esta medida não pôde ser aferida nos espécimes LBP 25311, MZUSP 26683.b, MZUSP 30084.b, MZUSP 30084.c, MZUSP 89044.b e MZUSP 104466, pois seu corpo termina abruptamente antes de onde deveria estar a nadadeira caudal ou até antes do fim da nadadeira anal.

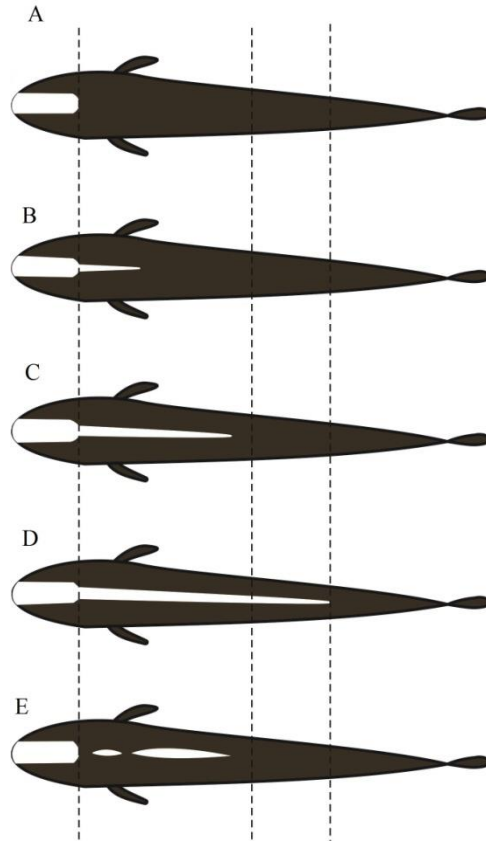
#### 3.1.1.1 Padrões de pigmentação

O corpo de *A. albifrons* apresenta uma coloração uniformemente escura (marrom ou preto) com uma listra clara no dorso (branca ou amarelada), uma mancha clara ao redor do ânus e duas faixas claras circundando o corpo na região caudal. Observou-se alto contraste entre tais pigmentos (Figura 1, f.15).

Sua listra clara dorsal tem origem na sínfise mandibular (logo abaixo da abertura da boca em visão frontal) e se estende no mínimo até a parte posterior do neurocrânio, ocupando a extensão dorsal da cabeça de todos os espécimes examinados, podendo ou não avançar deste ponto em diante como uma listra ligeiramente mais estreita (Figura 6). A partir daí, observou-se os seguintes padrões: tal mancha pode estar restrita à cabeça (presente no Baixo Tocantins-Araguaia, Amazonas BR, Paraná-Paraguai e bacias litorâneas); se estender no máximo até a linha das nadadeiras peitorais (presente no Baixo Tocantins-Araguaia, Alto Tocantins-Araguaia, Amazonas BR, Paraná-Paraguai); ir até um pouco mais além, até aproximadamente a metade do comprimento do corpo (presente no Baixo Tocantins-Araguaia, Alto Tocantins-Araguaia, Amazonas BR e Paraná-Paraguai); avançar até a origem do filamento dorsal (presente no Baixo Tocantins-Araguaia, Amazonas Peru e Paraná-Paraguai); ou sofrer um estreitamento acentuado após a parte posterior do neurocrânio de

forma a produzir uma descontinuidade na listra (presente no Baixo Tocantins - Araguaia, Amazônia BR e bacias litorâneas).

Figura 6 – Padrões de pigmentação dorsal



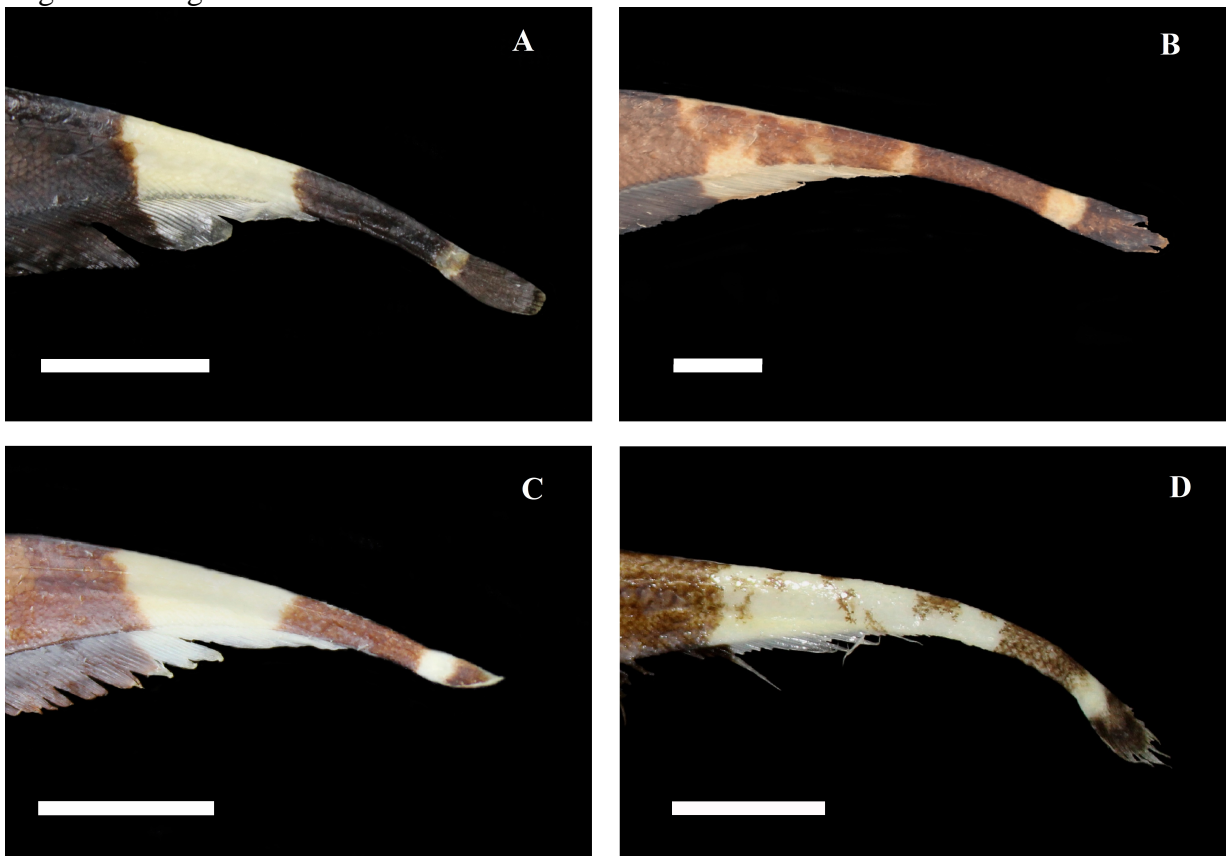
Legenda: Esquema ilustrativo dos padrões da listra clara dorsal de *A. albifrons* em vista dorsal. Para melhor visualização, a pigmentação da região caudal foi omitida. Linhas verticais tracejadas indicam o fim da região cefálica, o ponto medial do comprimento do corpo e a origem do filamento dorsal, da esquerda para a direita respectivamente. (A) mancha clara restrita apenas à cabeça; (B) se estendendo no máximo até a linha das nadadeiras peitorais; (C) até aproximadamente a metade do comprimento do corpo; (D) avançando até a origem do filamento dorsal; (E) descontínua em relação à mancha da cabeça.

Os únicos espécimes nos quais não foi possível confirmar a presença de duas faixas brancas circundando a região caudal (uma das características diagnósticas da espécie) foram os cujo corpo terminava abruptamente antes desta região (LBP 25311.a, MNRJ 8591, MZUSP 26683.b, MZUSP 30084.b, MZUSP 30084.c, MZUSP 89044.b e MZUSP 104466) ou cujo pedúnculo caudal aparentava estar em fase inicial de regeneração (MNRJ 12224, MZUSP 26091, MZUSP 27700, MZUSP 30081.b e MZUSP 104553). Observou-se em 33 dos espécimes analisados a presença de manchas escuras na faixa clara anterior (Figura 7A), sendo em LBP 2458.a, LBP 2458.b, MZUSP 22285.a, MZUSP 22285.b, MZUSP 26091, MZUSP 30081.a, MZUSP 30081.b, MZUSP 30083.a, MZUSP 52516, MZUSP 53996 e MZUSP 104553 a quantidade de manchas tão grande que chega a ser difícil delimitar as



margens da faixa clara, e em MNRJ 50554.a, MNRJ 50554.b, MZUSP 24037.a, MZUSP 104466 e MZUSP 107122.a apenas uma pequena mancha escura é visível em visão lateral. Os demais 37 espécimes com esta região do corpo íntegra não apresentaram manchas, sendo sua faixa clara anterior uniformemente branca ou amarelada (Figura 7B). Em termos de distribuição geográfica desta característica, a presença de manchas ocorre em todas as bacias hidrográficas analisadas, enquanto a ausência de manchas escuras se mostrou ausente apenas nas localidades das bacias litorâneas.

Figura 7 – Região caudal em visão lateral



Legenda: Fotografias de espécimes identificados como *A. albifrons* em visão lateral do lado esquerdo de (A) LBP 14802, (C) LBP 9525 e (D).LBP 12982.a. Em (B) foto invertida horizontalmente do lado direito de LBP 2458.a em visão lateral, pois a curvatura do corpo deste espécime impediu que fosse fotografado na mesma posição que os demais. Barras de escala equivalem a 10mm.

Houve também variações quanto à proporção entre os tamanhos das duas faixas claras e da região escura que as separa. Em 10 dos espécimes o comprimento da região escura se mostrou maior do que a primeira faixa clara (bacias do Baixo Tocantins-Araguaia, Amazonas BR e Paraná-Paraguai); em 27 a primeira faixa clara é maior, com a distância entre as faixas cabendo até duas vezes em seu comprimento (ocorre em todas as bacias); e em 25 a distância entre as faixas ocupa mais de duas vezes o comprimento da primeira faixa clara (ausente apenas nas bacias litorâneas). A faixa clara posterior se estende até a base da nadadeira caudal

em *A. albifrons* e tem sempre menor comprimento em espécimes maduros, cuja nadadeira caudal se encontra íntegra.

Em 25 dos espécimes observou-se uma despigmentação também na região opercular, formando uma linha desde a mancha clara anal até aproximadamente a altura da linha lateral, anterior à abertura branquial (Figura 5B). Tal mancha não foi observada apenas na Amazônia Peruana. Espécimes com esta região uniformemente escura (despigmentação ausente, Figura 5A) foram encontrados em todas as bacias hidrográficas analisadas.

### 3.1.1.2 Nadadeiras

*A. albifrons*, assim como os demais Gymnotiformes, não possui nadadeiras dorsal e pélvicas. Suas nadadeiras peitorais possuem 15 raios e membranas de cor homogeneamente escura, igual ao resto do corpo. Há uma pequena nadadeira caudal presente, cujo número de raios variou entre 14 a 24 dentre os espécimes analisados. A base desta nadadeira se inicia no fim da 2ª faixa clara e, a partir daí, sua cor passa a ser predominantemente escura em espécimes maduros. Observou-se que juvenis apresentam uma nadadeira caudal despigmentada, sendo impossível distinguir nestes indivíduos onde terminaria a 2ª faixa clara, provavelmente nesta espécie a cor desta nadadeira escurece gradualmente conforme o crescimento do animal.

Sua nadadeira anal se estende por grande parte do comprimento do corpo, desde a linha da cintura peitoral até a região da faixa clara anterior. Com um número de raios variando entre 138 a 166 raios, sua coloração segue um padrão igual ao observado no corpo do animal. Dentre os espécimes aqui examinados houve variações quanto à posição do fim da nadadeira anal em relação à faixa clara anterior. Em 5 espécimes observou-se que esta nadadeira termina aproximadamente na metade desta faixa (estes são os mesmos que apresentaram um processo ventral na região do ístimo) (Figura 7C); em 4 espécimes o fim da nadadeira anal se mostrou ligeiramente anterior à margem posterior da 1ª faixa clara (Amazonas BR e Paraná-Paraguai); em 32 esta se estende exatamente até a linha da margem posterior desta faixa (presente em todas as bacias hidrográficas) (Figura 7B) e nos demais ultrapassa esta linha por alguns milímetros (ausente apenas nas bacias litorâneas) (Figura 7A).

### 3.1.2 Osteologia

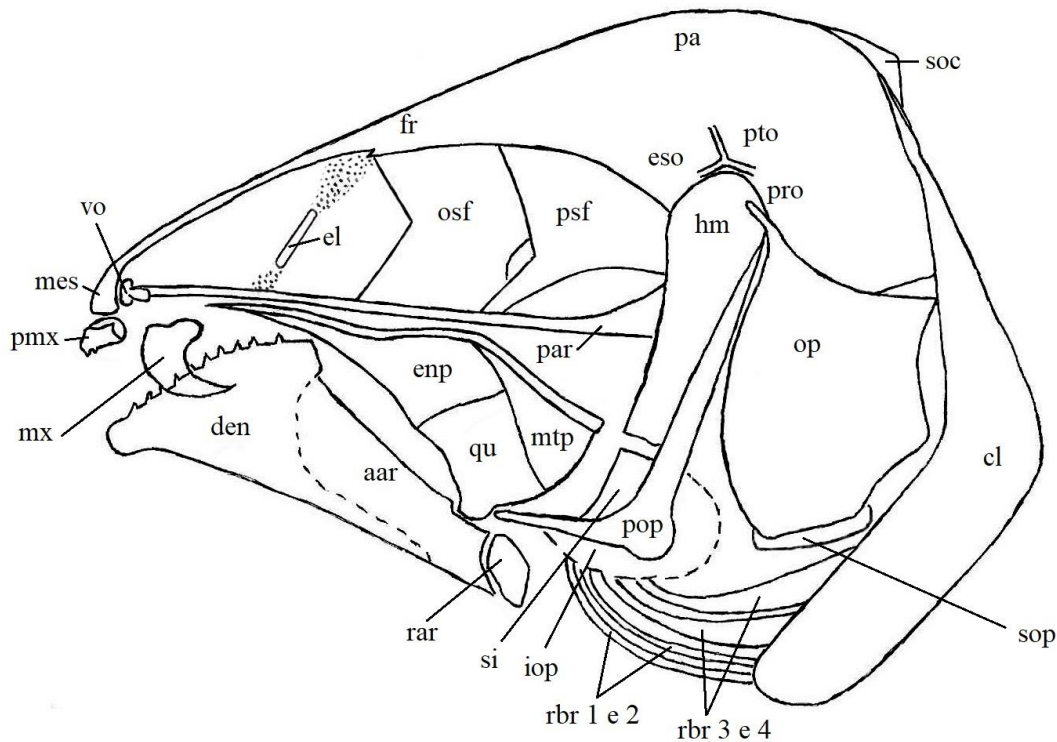
Ao comparar as radiografias dos espécimes aqui analisados, não se observou grandes diferenças entre eles. Com exceção dos dois espécimes do lote MNRJ 12202, cujo esqueleto não se encontrava completamente calcificado por se tratar de juvenis, as únicas discordâncias perceptíveis nas imagens são justificadas pelo posicionamento de cada espécime no momento em foram radiografados. Por este motivo, a descrição de cada estrutura foi baseada nas imagens que permitiram melhor visualização da mesma, sendo a descrição a seguir o resultado da interpretação de todas as radiografias.

#### 3.1.2.1 Crânio, cintura peitoral e primeiras vértebras

A superfície dorsal do mesetmóide de *A. albifrons* é ligeiramente curva, com sua região anterior pouco mais robusta do que a posterior e estas regiões formando uma pequena angulação entre si. Seu vômer está posicionado imediatamente posterior ao mesetmóide, se encaixando na concavidade formada pela angulação citada. Há um processo lateral bem desenvolvido no vômer, tendo tal processo quase a mesma altura do que a parte principal desta peça em visão lateral. Não foi possível visualizar nas radiografias a sua sutura com o paraesfenóide. Nesta espécie o etmóide lateral é uma estrutura ossificada com forma de um pequeno bastão na região etmoideal, anterior ao orbito-esfenóide, aparentemente sem articulação direta com outras estruturas ossificadas. Seu paraesfenóide é visível enquanto uma peça longa e fina, compondo grande parte da extensão do assoalho do neurocrânio. Posicionado paralelamente ao eixo principal da cabeça, o paraesfenóide sofre uma ligeira angulação no fim da região esfenoidal (na altura do ponto mais posterior da cavidade orbital), onde sua altura se torna maior do que no resto de seu comprimento. Observa-se nas radiografias que o orbito-esfenóide e o pteroesfenóide são bem desenvolvidos, formando um septo medial que ocupa mais da metade da cavidade orbital.

De forma geral, as suturas entre os ossos do neurocrânio não se mostraram nítidas nas radiografias utilizadas para a presente descrição. Foi possível identificar nestas imagens apenas a interseção entre esfenótico, pterótico e proótico.

Figura 8 – Crânio de *Apteronotus albifrons*



Legenda: ilustração interpretativa dos ossos do crânio a partir das radiografias dos espécimes MNRJ 20311.a, MNRJ 20311.b, MNRJ 20311.c, MNRJ 33616.a, MNRJ 50410, MNRJ 50554.a, MNRJ 50554.b e MNRJ 50554.c MNRJ 50554. Abreviações: aar, ângulo-articular; cl, cleitro; den, dentário; enp, endopterigoide; eso, esfenótico; el, etmóide lateral; fr, frontal; hm, hiomandibular; iop, interopérculo; mx, maxilar; mes, mesetmóide; mtp, metapterigoide; op, opérculo; osf, orbito-esfenóide; par, paraesfenóide; pa, parietal; pmx, pré-maxilar; pop, pré-opérculo; pro, proótico; psf, pteroesfenóide; pto, pterótico; qu, quadrado; rar, retroarticular; rbr, raios branquiestegais; si, simplético; sop, subopérculo; soc, supra-occipital; vo, vômer.

O pré-maxilar de *A. albifrons* é pequeno, com aproximadamente o mesmo tamanho do que o vômer em visão lateral. Foi possível observar a presença de dentes no pré-maxilar, embora a visualização das radiografias não tenha permitido a contagem destes dentes. Seu maxilar tem formato de foice em visão lateral, com uma lâmina descendente orientada para trás. A margem dorsal desta estrutura é mais larga do que sua lâmina descendente e sua superfície articular está orientada dorsoposteriormente. Nesta espécie a mandíbula formada pelo dentário, ângulo-articular e retroarticular tem um formato aproximadamente triangular, cujo comprimento ocupa pouco menos da metade do comprimento da cabeça. A sutura entre o dentário e o ângulo-articular não está clara nas radiografias, embora seja possível observar que a altura do dentário é maior do que a do ângulo-articular, tendo este primeiro osso maior participação na margem ventral da mandíbula do que o segundo. Observa-se dentes também no dentário, mas, assim como no pré-maxilar, a contagem destes não foi possível graças à

resolução e plano de visão das radiografias. O retroarticular de *A. albifrons* é aproximadamente losangular, com sua altura maior do que seu comprimento.

A espécie possui um endopterigoide mais longo do que o metapterigoide, com sua porção anterior mais alongada e afilada do que a posterior e formato ligeiramente sinuoso. Esta estrutura faz margem com o quadrado e com o metapterigoide. Observou-se um metapterigoide com formato triangular em visão lateral. Seu quadrado é aproximadamente retangular e se articula diretamente ao ângulo-articular, sem a participação do retroarticular nesta articulação. Foi possível ver um hiomandibular robusto, cuja cabeça de articulação com o neurocrânio é mais larga do que a porção inferior da peça. Um simplético triangular se encaixa entre as porções vertical e horizontal do pré-opérculo, ventral ao hiomandibular.

Observou-se um pré-opérculo em forma de L invertido, cuja porção vertical é mais alongada do que a horizontal. Sua região de contato com o interopérculo é mais ampla do que suas extremidades dorsal e anterior. As radiografias não permitiram ver com clareza as margens do interopérculo, apesar de ser possível identificar sua presença ventralmente ao pré-opérculo. A espécie apresenta um opérculo com formato próximo a triangular, com sua margem anterior arredondada e sua margem dorsal ligeiramente côncava, ambas se encontram em um afilamento anterodorsal para formar a articulação com o hiomandibular. Seu subopérculo está posicionado imediatamente ventral ao opérculo, com sua margem posterior se estendendo pouco além do limite posterior do opérculo.

Não foi possível visualizar com clareza as estruturas do splanocrânio com as técnicas utilizadas no presente trabalho, por isto estas estruturas não serão citadas. Há quatro branquiostegais visíveis em algumas das radiografias, sendo os branquistegais 3 e 4 mais amplos do que os dois primeiros.

As radiografias também não permitiram a visualização dos ossículos de Weber, sendo claramente visível apenas o complexo neural. Sua margem inferior faz contato com os arcos neurais 3 e 4, sendo esta margem mais larga do que sua face de articulação ao supraoccipital, formando um assoalho ósseo em forma de triângulo em visão lateral na região pós-occipital acima das 4 primeiras vértebras. O complexo neural é composto pelos ossos supraneurais e, juntamente com o desenvolvimento dos ossículos de Weber, é resultado de uma série de alterações sofridas pelos Otophysi na área acima da notocorda para formar tal assoalho ósseo. (FINK; FINK, 1981).

Observou-se um cleitro amplo constituindo a maior parte da cintura peitoral. Seu comprimento na altura da articulação da nadadeira peitoral com a cintura é maior do que metade do comprimento do opérculo. Embora seja possível perceber um afilamento na

extremidade dorsal da cintura, onde se articula ao neurocrânio, não foi possível visualizar com clareza as demais estruturas que participam desta articulação, assim como as que participam da articulação com a nadadeira.

### 3.1.2.2 Esqueleto axial

Foi possível observar 13 vértebras pré-caudais, contando a partir do primeiro centro vertebral após o aparelho de Weber, cada uma associada a um par de costelas pleurais. Seus arcos neurais e respectivos espinhos se articulam na margem anterior do centro vertebral das vértebras desta região do corpo. Nesta espécie as parapófises da última vértebra pré-caudal são mais alongadas que as demais.

Nos espécimes examinados o número de vértebras caudais variou entre 48 a 61, sem contar o centro vertebral terminal. A partir da 14<sup>a</sup> vértebra, as parapófises se unem formando arcos hemais que se articulam aos espinhos hemais também na margem anterior do centro vertebral. Há um osso abdominal posteroventral (HILTON et al., 2007) bem desenvolvido delimitando a parte posterior da cavidade abdominal e acompanhando seu formato curvilíneo. Este osso apresenta mais de três vezes a largura de um espinho hemal e sua margem dorsal encosta no primeiro arco hemal (na 14<sup>a</sup> vértebra). Tal estrutura é seguida por dois espinhos hemais deslocados, inseridos na musculatura hipaxial. (Figura 9).

Os raios da nadadeira anal se articulam diretamente aos pterigióforos proximais, havendo de 2 a 3 pterigióforos entre cada par de espinhos hemais consecutivos. Não foi possível visualizar pterigióforos distais nas presentes radiografias. Observou-se nos espécimes muitos ossos intermusculares tanto na musculatura hipaxial como epaxial, com aproximadamente o dobro da espessura dos espinhos neurais e formando um ângulo de 30° com o eixo axial do corpo.