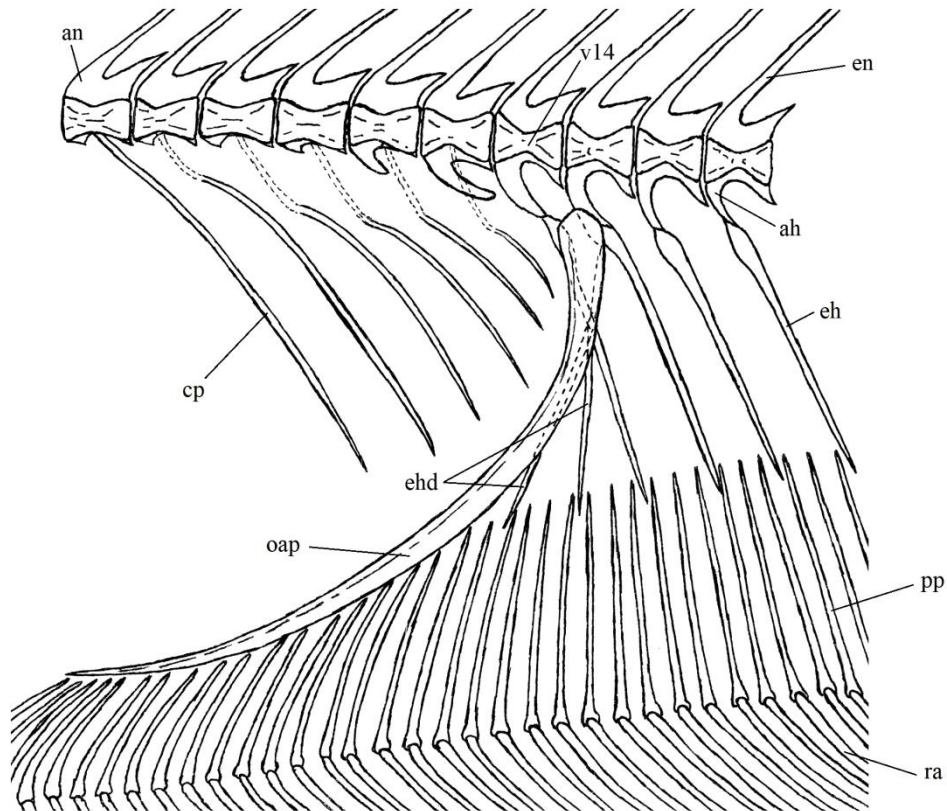
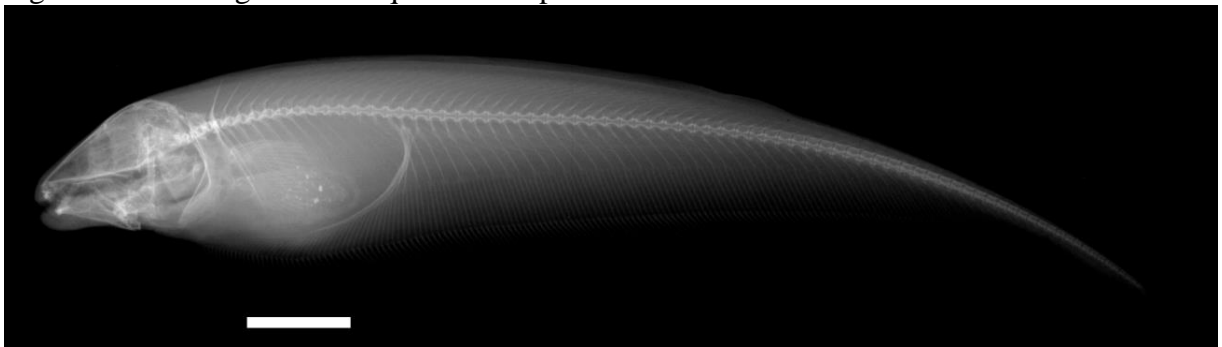


Figura 9 – Esqueleto axial na região posterior da cavidade abdominal



Legenda: Desenho feito em papel vegetal do esqueleto de *A. albifrons* a partir de radiografia de MNRJ 50410. Ossos intermusculares foram omitidos. Abreviações: ah, arco hemal; an, arco neural; cp, costela pleural; eh, espinho hemal; ehd, espinho hemal deslocado; en, espinho neural; oap, osso abdominal posteroventral; pp, pterigióforos proximais; ra, raios da nadadeira anal; v, vértebra. cl, cleitro; den, dentário; enp, endopterigoide; eso, esfenótico; el, etmóide lateral; fr, frontal; hm, hiomandibular; iop, interopérculo; mx, maxilar; mes, mesetmóide; msp, mesopterigoide; 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 branquístegais; si, simplético; sop, subopérculo; soc, supra-occipital; vo, vômer. Barra de escala equivale a 5mm.

Figura 10 – Radiografia de esqueleto completo

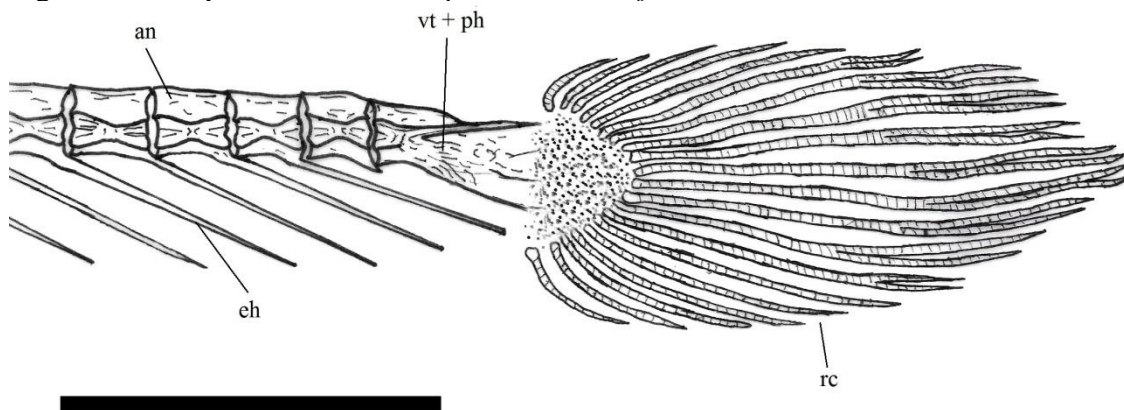


Legenda: Radiografia de corpo inteiro em visão lateral do lado esquerdo de MNRJ 33616.a. Barra de escala equivale a 10mm.

3.1.2.3 Esqueleto caudal

O esqueleto caudal de *A. albifrons* é formado apenas pelo centro vertebral terminal, placa hipural e raios caudais a ela articulados. Nas vértebras caudais posteriores os arcos neurais são mais altos e amplos, suas margens posteriores em contato com o arco neural seguinte formando um tipo de “teto” contínuo até o fim da coluna vertebral. Seus espinhos hemais e espinhos neurais se articulam na margem posterior do centro vertebral. Sua última vértebra caudal livre é seguida por uma estrutura ossificada única. Esta estrutura seria o centro vertebral terminal fusionado à uma placa hipural ossificada (HILTON et al., 2007), entretanto as radiografias feitas para o presente estudo indicam que os raios caudais aparentam estar articulados em uma estrutura cartilaginosa (Figura 11).

Figura 11 – Esqueleto caudal de *Apteronotus albifrons*



Legenda: Desenho do esqueleto caudal de *A. albifrons* feito em papel vegetal a partir de radiografia do esqueleto caudal de MNRJ33616.a em visão lateral do lado esquerdo. Abreviações: an, arco neural; eh, espinho hemal; ph, placa hipural; rc, raios da nadadeira caudal; vt, vértebra terminal. Barra de escala equivale a 5mm.

3.2 Filogenia molecular

Após alinhamento e edição, obteve-se 36 sequências de *Apteronotus albifrons*, das demais espécies do gênero *Apteronotus* e grupo externo com 490 pb cada. O MEGA 7 eliminou a priori posições com deleções ou dados ausentes, resultando em 489 posições de fato utilizadas nesta análise filogenética.

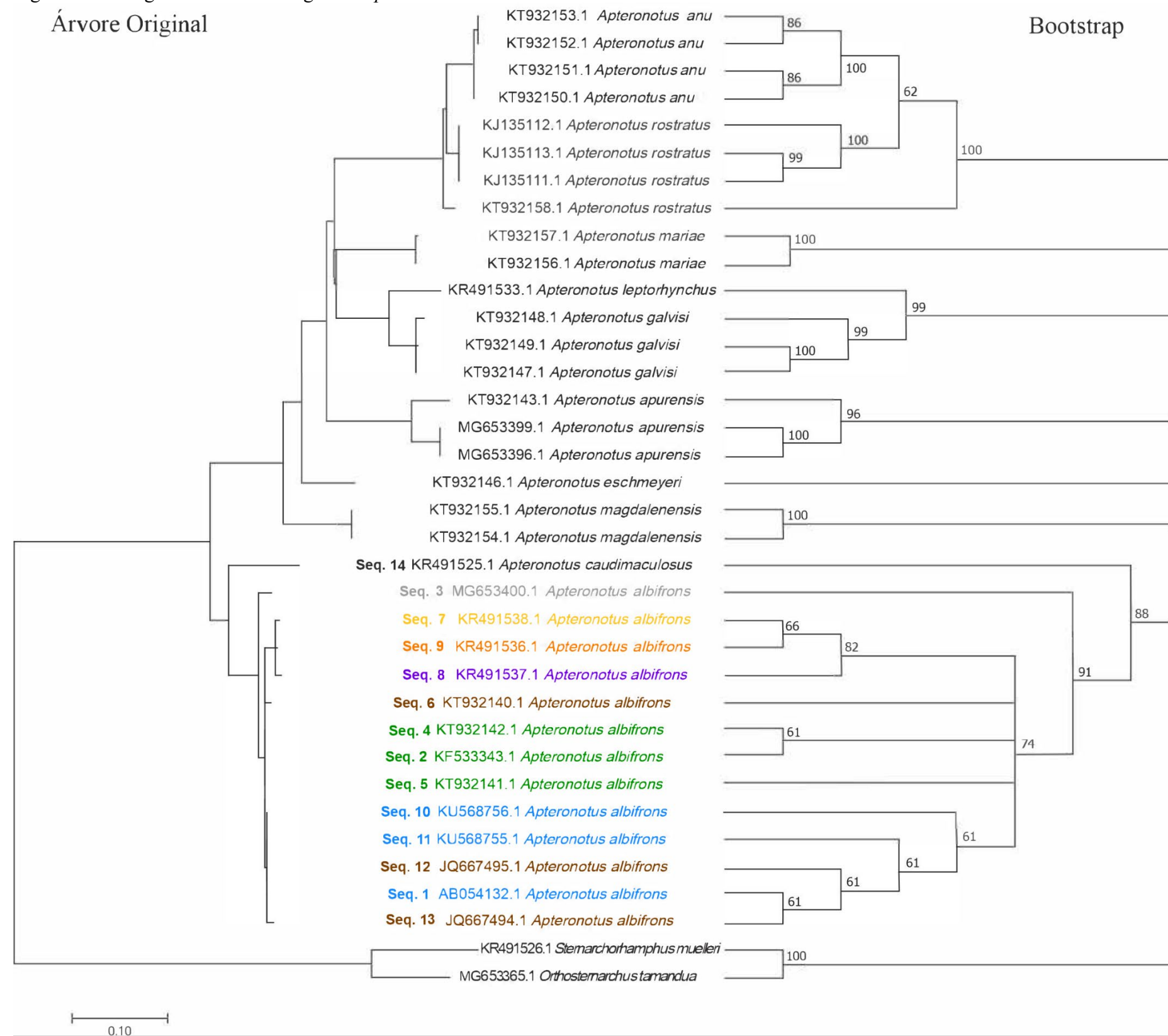
A árvore com maior valor de máxima verossimilhança é apresentada na Figura 12, assim como a topologia da árvore de consenso resultante do Bootstrap. É possível observar que *Sternarchorhamphus muelleri* e *Orthosternarchus tamandua* enraízam a árvore original formando um grupo monofilético e irmão das demais espécies de *Apteronotus*. Dentro do gênero, vemos duas linhagens distintas: a primeira formada por *A. albifrons* e *A. caudimaculosus*, a segunda reunindo as demais espécies. O comprimento dos ramos é proporcional ao número de substituições que teriam ocorrido ao longo do processo evolutivo ali representado.

Por não ser o foco do presente trabalho elaborar hipóteses sobre as relações evolutivas entre espécies do gênero *Apteronotus*, optou-se por abrir mão de descrições detalhadas da topologia da árvore original. Além disso, os grupos que apareceram em menos de 50% das réplicas no teste com Bootstrap foram colapsados, mostrando que muitas das relações ali representadas não teriam bom suporte.

Vemos na árvore consenso uma grande politomia que inclui até mesmo o grupo externo. Os seguintes grupos naturais integram esta politomia: (i) *Apteronotus albifrons* e *A. caudimaculosus*; (ii) *Sternarchorhamphus muelleri* e *Osthosternarchus tamandua*; (iii) *A. apurensis*; (iv) *A. rostratus* e *A. anu*; (v) *A. magdalenensis*; (vi) *A. eschmeyeri*; (vii) *A. mariae* e (viii) *A. leptorhynchus* e *A. galvisi*. O clado (i) aparece com 88% de suporte, o que confirma a proximidade de *A. albifrons* e *A. caudimaculosus* com relação ao gene COI.

O monofiletismo das espécies pôde ser testado apenas para as que possuíam duas ou mais sequências depositadas no GenBank. Em ambas as árvores quase todas as espécies apareceram como grupos naturais, com exceção de *A. rostratus*. As sequências desta espécie formaram um grupo parafilético com as 4 sequências de *A. anu*, sendo estas sete sequências relativamente pouco variáveis entre si em comparação às demais. Todas as 13 sequências de *A. albifrons* utilizadas na presente análise formaram um grupo natural que aparece em 91% das réplicas. Além disso, é possível concluir pelo comprimento entre os nós que distâncias intra-específicas entre as sequências de *A. albifrons* analisadas no presente trabalho são significativamente menores do que as inter-específicas, o que pode ser interpretado como indício de se tratar de populações de uma mesma espécie.

Observa-se uma segunda politomia nesta parte da árvore, estando a mesma presente em 74% das réplicas como grupo irmão da Seq.3. Tal politomia inclui os grupos: (ix) Seq.7, Seq.8 e Seq.9; (x) Seq.1, Seq.10, Seq.11, Seq.12 e Seq.13; (xi) Seq.2 e Seq.4; (xii) Seq.5 e (xiii) Seq.6.

Figura 12 – Filogenia molecular do gênero *Apteronotus*

Legenda: Topologias das árvores obtidas com o MEGA 7. A árvore resultante com maior valor de máxima verossimilhança (Log = -2487,10) com base no modelo evolutivo GTR é apresentada (esquerda), assim como a árvore consenso gerada com Bootstrap após 300 réplicas (direita). Árvore original em escala, distância até os nós proporcional ao número de mutações por posição. Uma distribuição Gama foi usada para modelar taxas evolutivas de cada posição (+G, parâmetro = 0,4065). Percentual de árvores nas quais táxons aparecem juntos é mostrado junto a cada nó. Grupos presentes em menos de 50% das réplicas aparecem como politomias. Localidades das sequências de *A. albifrons* estão indicadas pela cor da fonte, sendo as do Rio Orinoco em cinza, Amazonas – Brasil em verde, Amazonas-Peru em roxo, Tocantins em amarelo, Araguaia em laranja, de aquário em azul e procedência desconhecida em marrom.

Levando em consideração as localidades de ocorrência (Tabela 1, f.23), a sequência mais basal seria a proveniente da bacia do Rio Orinoco. Aparecendo em 84% das réplicas, o clado ix indica a proximidade das sequências provenientes das bacias do Alto Tocantins-Araguaia (Seq.7 e Seq.9) com a da Amazônia peruana (Seq.8), enquanto o clado xi, com suporte de apenas 61%, reuniu 2 das 3 sequências do Rio Xingu. Todas as sequências de espécimes adquiridos em aquários (Seq.1, Seq.10 e Seq.11) ficaram agrupadas junto com duas das sequências de origem desconhecida.

3.3 Rede de haplótipos

Após alinhamento e edição, as 14 sequências utilizadas para a rede de haplótipos tiveram 490 pb de comprimento, assim como as utilizadas para a filogenia molecular. Foram identificados 9 haplótipos, descritos na Tabela 3.

Tabela 3 – Lista de haplótipos

Haplótipo	Sequência(s)	Bacia Hidrográfica
A	Seq.1, Seq.10, Seq.11 e Seq.12	Aquário; Desconhecido
B	Seq.13	Desconhecido
C	Seq.2, Seq.4 e Seq.5	Amazonas - Brasil
D	Seq.6	Desconhecido
E	Seq.3	Orinoco
F	Seq.7	Alto Tocantins
G	Seq.8	Amazonas - Peru
H	Seq.9	Alto Araguaia
I	Seq.14	Paraná-Paraguai

Legenda: Denominação atribuída no presente trabalho para se referir aos haplótipos identificados pelo TCS1.21, sequências presentes em cada um e bacias hidrográficas onde ocorrem ou procedência como consta em banco de dados de coleções científicas. Maiores detalhes sobre localidades das sequências na Tabela 1 (f.23). Sequências de 1 a 13 de *Apteronotus albifrons*, Seq.14 de *A. caudimaculosus*.

A rede de haplótipos resultante (Figura 13) ilustra a hipótese mais parsimoniosa para explicar a variabilidade do gene COI dentre as populações em questão. Os círculos coloridos representam os 9 haplótipos existentes, as linhas que os conectam indicam o caminho evolutivo do gene COI, ou seja, origens e número de mutações sofridas por cada haplótipo.

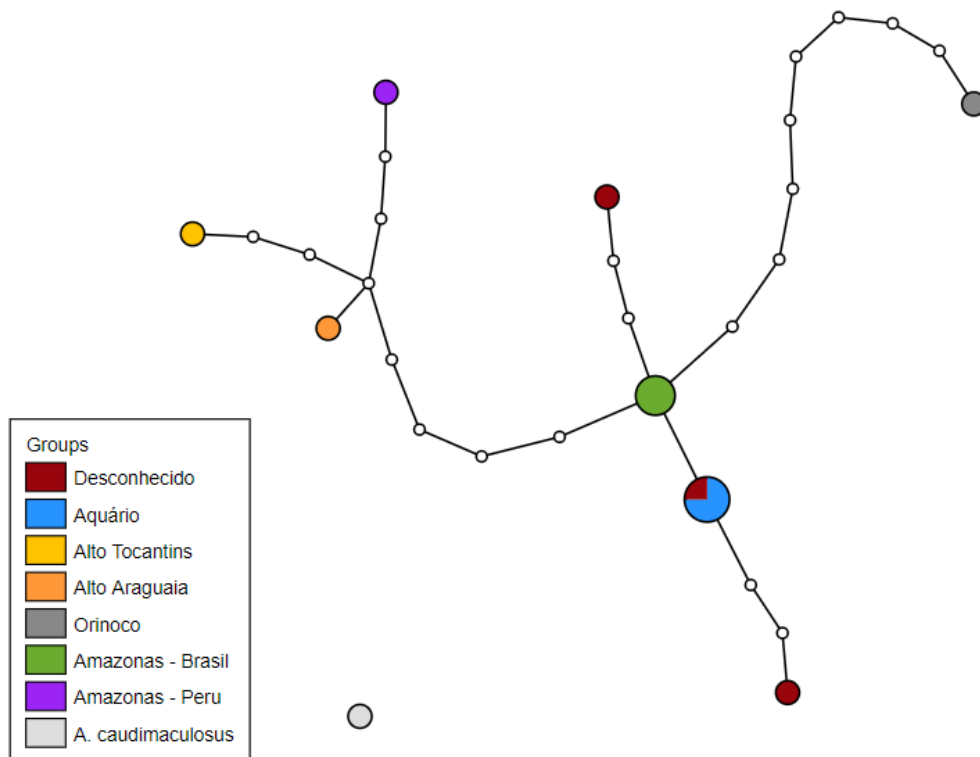
O programa não foi capaz de resgatar a relação entre a sequência de *A. caudimaculosus* e os demais haplótipos, por isso esta aparece desconectada das demais. Isto

significa que o número de mutações que diferem o Haplótipo I dos demais é suficientemente alto para que o TSC os interpretasse como grupos taxonômicos distintos.

Os resultados indicam que os haplótipos A e C são os mais numerosos e também os mais semelhantes, com apenas uma mutação entre ambos. Os demais haplótipos estão conectados a A ou C por um número variável de mutações. O haplótipo B apresenta 3 mutações de diferença em relação a A, assim como D em relação a C.

Observa-se uma descontinuidade significativa entre C e E, com 9 mutações separando-os. Os últimos 3 haplótipos também estão separados de C por uma descontinuidade que, após 5 mutações, se ramifica formando F, G e H. Estas duas descontinuidades podem ser interpretadas como evidência de ausência de fluxo gênico (AVISE, 1987) entre os haplótipos C e E, assim como entre C e a população ancestral que deu origem a F, G e H.

Figura 13 – Rede de haplótipos do gene COI de *Apteronotus albifrons*



Legenda: Rede de haplótipos obtida no programa TCS1.21 e editada no TCS.BU. Haplótipos representados pelos círculos coloridos, o tamanho de cada é proporcional à sua frequência na amostra. A quantidade de círculos pequenos sem preenchimento representa o número de mutações que os separam. As cores de preenchimento indicam as bacias hidrográficas onde cada haplótipo foi encontrado.

4 DISCUSSÃO

4.1 Confiabilidade do banco de dados moleculares

O gene COI é considerado um marcador extremamente eficaz para a identificação de quase todos os grupos zoológicos a nível de espécie (HEBERT et al., 2003). Faz sentido haver mais publicações de sequências deste gene em comparação a outros marcadores, o que justificaria ter-se encontrado um maior número de sequências de COI nos bancos de dados digitais, utilizados como fonte de informação para o presente trabalho. Além disso, o uso de um gene mitocondrial (transmitido apenas pela linhagem materna) facilita a identificação de padrões filogeográficos com mais clareza, uma vez que a ausência de recombinação genética “horizontal” durante a reprodução sexuada permite atribuir a variabilidade genotípica exclusivamente à herança “vertical” entre as gerações (AVISE; WALKER, 1999).

Infelizmente a quantidade de informações exigidas pelo GenBank para o depósito de sequências é relativamente baixa, ficando a cargo dos autores fornecer ou não informações sobre o voucher do indivíduo, localidade de coleta, dentre outras. Há também uma fragilidade quanto à confiabilidade de tais informações inclusive quanto a identificação taxonômica dos espécimes, pois não há questionamentos sobre o que é informado pelo autor.

Um exemplo disto são as localidades das sequências pertencentes a *Apteronotus albifrons* publicadas em estudos com peixes ornamentais (Seq.10 a Seq.13), que ocorreriam em indivíduos da África do Sul e Índia de acordo com o GenBank. Tais países se encontram em continentes nos quais não deveria haver registros desta espécie (alias, de nenhuma espécie de Gymnotiformes (BERRA, 2001)). Entretanto os autores informaram o local de compra dos indivíduos em estabelecimentos comerciais em um campo comumente utilizado para a localidade de coleta em ambientes naturais e esta informação consta até hoje no banco de dados.

Em casos de falhas na identificação de espécimes, a informação fornecida inicialmente pelos autores também não seria verificada ou corrigida. Tal fragilidade na confiabilidade de informações fornecidas pelo GenBank poderia explicar o parafiletismo observado em *A. rostratus*, pois existe a possibilidade de uma das sequências ali depositadas estar erroneamente identificada.

Vale destacar também que a ausência de táxons em uma análise filogenética compromete sua capacidade de retratar fielmente a história evolutiva do grupo interno (SMITH, 1994). Considerando que apenas 10 das 25 espécies de *Apteronotus* estão representadas no banco de dados, não é surpresa que a presente filogenia molecular não tenha fornecido uma boa resolução para o gênero. Apesar disso, tais dados se mostraram suficientes para corroborar a condição monofilética de *A. albifrons* quanto ao gene COI e sua proximidade com *A. caudimaculosus*, supondo que estas espécies estejam corretamente identificadas. Uma vez que o foco do presente trabalho é compreender melhor a relação entre as populações de *A. albifrons* e não entre as espécies do gênero, estes resultados se mostraram suficientes.

4.2 Diferenças entre a filogenia molecular e a rede de haplótipos

Tanto a filogenia molecular quanto a rede de haplótipos corroboram com a hipótese de *A. albifrons* e *A. caudimaculosus* serem de fato duas espécies diferentes. As semelhanças entre as 13 sequências identificadas como *A. albifrons* seriam suficientes para se interpretar que tais populações são de uma mesma espécie, da mesma forma que as diferenças entre a Seq.14 e as demais permitiria confirmar que esta seria de uma segunda espécie.

Ambas as análises mostraram uma relação próxima entre Seq.7, Seq.8 e Seq.9, que são provenientes do Alto Tocantins, Amazônia Peruana e Alto Araguaia respectivamente. Pode-se dizer o mesmo sobre Seq.1, Seq.10, Seq.11, Seq.12 e Seq.13, as 5 aparecem próximas umas das outras tanto na rede de haplótipos quanto na filogenia molecular. Destas 5, a primeira teria sido obtida a partir de um espécime adquirido em um petshop (informação fornecidas diretamente pelo autor, Dr. Saitoh) e as últimas 4 foram publicadas em estudos sobre peixes ornamentais.

Em contrapartida, as sequências que compõe o Haplótipo C na rede de haplótipos não formam um grupo monofilético na filogenia molecular. Esta e outras diferenças quanto às relações entre sequências de *A. albifrons* poderiam ser explicadas por peculiaridades nas premissas de cada análise. A filogenia busca relações de ancestralidade com base em homologias compartilhadas com um ancestral hipotético (NELSON; PLATNICK, 1981), enquanto a rede de haplótipos assume que o haplótipo ancestral ainda pode ser encontrado dentre as populações atuais graças à coalescência (AVISE; WOLLENBERG, 1997). Por isso

a sequência com mais mutações acumuladas (Seq.3) foi interpretada pelo MEGA7 como basal dentro de *A. albifrons* e não pelo TCS, enquanto Seq.2, Seq.4, Seq.5 e Seq.6 formaram uma politomia na árvore filogenética, embora estejam muito próximas umas das outras na rede de haplótipos, sendo inclusive 3 delas exatamente iguais (Seq.2, Seq.4 e Seq.5 formam o Haplótipo C).

Desconsiderando as Seq.1, Seq.10 e Seq.11, que provém de espécimes adquiridos em aquários, e as Seq.6, Seq.12 e Seq.13, cujas localidades de coleta não constam nos bancos de dados das coleções científicas onde tais espécimes se encontram depositados, os demais haplótipos cuja procedência é conhecida se mostraram endêmicos nas bacias hidrográficas onde ocorrem.

Infelizmente o número de sequências à disposição no GenBank foi um fator limitante em termos amostrais, pois o baixo número de sequências para cada localidade não permitiu análises estatísticas para comparações entre a variabilidade haplotípica intra e inter-populacional. Apesar de não ser possível excluir a possibilidade da alta correlação entre a distribuição geográfica e a variabilidade do gene COI se tratar de um artefato do n amostral para cada localidade, os padrões observados na rede de haplótipos deram origem à hipótese filogeográfica baseada na suposta evolução do gene COI em *A. albifrons*, que será discutida a seguir.

4.3 Filogeografia

Vale comentar que, sendo sequências retiradas do GenBank a fonte de dados para as análises moleculares aqui desenvolvidas, a delimitação das áreas consideradas para o presente estudo filogeográfico dependia de quais seriam as localidades de coleta das sequências disponíveis no banco de dados. Por este motivo, não foi possível incluir toda a área de distribuição de *A. albifrons* na presente hipótese filogeográfica. Não há, por exemplo, sequências desta espécie provindas da bacia do Paraná-Paraguai, estando esta bacia hidrográfica representada apenas por uma sequência de *A. caudimaculosus*, supondo-se que todas as sequências em questão estejam corretamente identificadas.

É possível visualizar um padrão radial a partir do haplótipo proveniente do Xingu. Isto seria um indicativo de uma radiação evolutiva a partir deste haplótipo, que persiste até hoje na região da Amazônia central. As duas descontinuidades observadas na rede de haplótipos

(Figura 13, f.42) são indícios de que tais populações estão separadas há tempo suficientemente grande para acumularem esse número de mutações (AVISE, 1987).

A significativa descontinuidade observada entre os Haplótipos C (Amazonas) e E (Orinoco) provavelmente é resultado da separação de uma população ancestral provocada por mudanças na conformação destas duas bacias hidrográficas. Por volta de 8 Ma atrás, o preenchimento da bacia de antepaís teria provocado uma inversão no sentido do fluxo de águas do Paleo Amazonas-Orinoco (LUNDBERG et al., 1998), assim como o soerguimento do Arco Vaupes há aproximadamente 11 Ma teria provocado um rearranjo destas bacias com a recaptura de afluentes e subsequente separação entre Amazonas e Orinoco, quando estes rios estabelecem suas conformações atuais de oeste para leste (LUNDBERG et al., 1998; HOORN, 2010; ALBERT; REIS, 2011; ECHEVERRY; GALLO, 2015). Estes eventos teriam atuado como processos vicariantes na população ancestral de *A. albifrons* que teria habitado originalmente o Paleo Amazonas-Orinoco, permitindo o acúmulo de mutações observado na rede de haplótipos.

Contra intuitivamente, o haplótipo proveniente da Amazônia Peruana aparece mais próximo aos do Alto Tocantins e Alto Araguaia. A diferença entre os haplótipos do Xingu e da Amazônia Peruana pode ser consequência da separação entre estas populações causada pelas variações climáticas do Plioceno, quando a elevação do nível do mar provocou significativas influências marinhas na Bacia Llanos, na Venezuela, e entre as Plataformas Brasileira e Guiana (LOVEJOY et al. 2006), provocando o isolamento de alguns complexos hídricos que até então desaguavam no Amazonas (HUBERT et al., 2007).

Considerando os resultados morfológicos, a região do Alto Tocantins-Araguaia se mostrou mais semelhante ao Paraná-Paraguai do que ao Baixo Tocantins-Araguaia, que por sua vez compartilhou semelhanças com a Amazônia Central. Por este motivo, supõe-se que as sequências do Baixo Xingu provavelmente representam também a diversidade do Baixo Tocantins-Araguaia, podendo ser a descontinuidade observada entre este haplótipo e o do Alto Tocantins-Araguaia explicada pelo surgimento da Planície Bananal na região central da Bacia do Tocantins-Araguaia, causada graças a sua recente história geomorfológica e ainda tectonicamente ativa que provocou grande aporte de sedimentos que se acumularam nesta região (LIMA; RIBEIRO, 2011).

Outros autores citam a similaridade entre a ictiofauna do Alto Tocantins-Araguaia e do Paraná-Paraguai devido à possibilidade de contato entre tais bacias na região alagadiça do Pantanal (ALBERT; REIS, 2011; OLIVEIRA et al., 2013). Graças a um evento de compressão nos Andes, uma subsidência flexural resultou em uma região rebaixada há 2,5

Ma, originando a área alagadiça hoje conhecida como Pantanal (ALBERT; REIS, 2011). Mais estudos serão necessários para comprovar que tal hipótese se aplicaria também à diversidade populacional de *A. albifrons* encontrada nestas localidades.

A proximidade da Amazônia Peruana com o Alto Tocantins-Araguaia poderia ser um artefato presente nas análises moleculares graças à ausência de sequências de *A. albifrons* provenientes do Paraná-Paraguai. Assim como ocorre com análises filogenéticas de qualquer natureza, a ausência de dados sobre algum dos elementos do grupo interno pode resultar em relações não necessariamente reais entre os grupos representados na análise (SMITH, 1994). É possível que, caso fosse incluída pelo menos uma sequência de *A. albifrons* desta bacia, o ramo formado pelas sequências do Alto Tocantins-Araguaia e Amazônia Peruana não se sustentaria, pois os dados morfológicos corroboram com a hipótese da semelhança entre o Paraná-Paraguai e o Alto Tocantins-Araguaia.

Suposições sobre os haplótipos de origem desconhecida ou de aquário não representam padrões evolutivos naturais. Entretanto, o fato das sequências de aquário pertencerem ao mesmo haplótipo é curioso e poderia indicar que os estabelecimentos comerciais de onde tais espécimes foram adquiridos possivelmente possuem uma fonte comum de *Apteronotus albifrons*, fonte esta provavelmente localizada na região do Amazonas ou de um criadouro que descenderia de uma ou mais populações desta região devido a proximidade entre o haplótipo A e o haplótipo considerado ancestral.

A especiação de *A. caudimaculosus* possivelmente se deu graças ao soergimento do Arco Michicola no Mioceno Superior, que separou as bacias do Paraná-Paraguai e do Amazonas (LUNDBERG et al., 1998). Esta espécie tem hoje uma distribuição restrita à bacia do Paraná-Paraguai (FERRARIS et al., 2017).

4.4 Diversidade morfológica

Apteronotus albifrons pertence à família Apteronotidae por apresentar um filamento dorsal; uma nadadeira caudal composta por raios segmentados e placa hipural; presença de órgão elétrico; opérculo com margem anterior arredondada e margem dorsal ligeiramente côncava (ALBERT; CAMPOS-DA-PAZ, 1998; ALBERT, 2001). Faz parte do gênero *Apteronotus sensu stricto* de Albert (2001) por possuir cor do corpo marrom escuro ou preto; superfície dos ossos craniais sem ornamentações; pré-maxilar delgado, com formato

arredondado; ângulo-articular com região anterior mais curta do que posterior; capacidade de habitar pequenos rios, pântanos, estuários e riachos de cabeceira (ALBERT, 2001). Integra o complexo de espécies *Apteronotus albifrons sensu* Albert (2001) pela presença de pelo menos uma faixa clara circundando a região caudal e presença de uma listra clara médio-dorsal.

Os resultados do presente trabalho evidenciaram algumas características variáveis dentre os espécimes identificados nas coleções ictiológicas como *Apteronotus albifrons* aqui analisados. A maior parte destas variações não segue um padrão nítido de distribuição geográfica, embora algumas características relacionadas a padrões de pigmentação ocorram com maior frequência em determinadas bacias hidrográficas em comparação a outras (há mais indivíduos com despigmentação na região opercular nas bacias hidrográficas do Alto Tocantins-Araguaia, Paraná-Paraguai e Amazônia Peruana do que nas demais, assim como a listra dorsal tende a ser mais extensa nestas regiões em comparação com as bacias mais ao norte) (Anexo B, f.64).

Figura 14 – Espécimes idênticos de “*Apteronotus albifrons*” e “*Apteronotus caudimaculosus*”



Legenda: Fotografias em visão lateral do lado esquerdo dos espécimes tombados como (A) *Apteronotus albifrons*, lote LBP 12982.a, e (B) *A. caudimaculosus*, lote LBP 13440.a. Barras de escala equivalem a 10mm.

Além disso, variações aparentam ocorrer de forma independente, provocando diferentes combinações de padrões morfológicos. Encontrou-se apenas um morfotipo bem definido, identificável pela presença de um processo ventral na região do ístimo, fim da

nadadeira anal na metade da faixa clara anterior que circunda a região caudal, presença de manchas escuras nesta faixa clara e, em quase todos, comprimento da boca menor, não ultrapassando a margem posterior do olho (Figura 14A).

Algumas das variações morfológicas encontradas já foram observadas anteriormente em outros estudos, inclusive enquanto características diagnosticas entre espécies. Observou-se haver 2 espécimes com uma sutil diferença na tonalidade da pigmentação do corpo aproximadamente na metade de seu comprimento total (Figura 15), característica esta diagnóstica para *A. camposdapazi* (DE SANTANA; LEHMANN, 2006). Um pedúnculo caudal “longo” (com 22,3-23,1% do CFA) e ausência de manchas na primeira faixa clara que o circunda ocorreriam em *A. albifrons*, enquanto um pedúnculo caudal curto (com 10,4-19,2% do CFA) e presença de manchas na primeira faixa clara são características de *A. caudimaculosus* (DE SANTANA, 2003).

Figura 15 - Espécime de “*Apteronotus albifrons*” com cor de *A. camposdapazi*



Legenda: Foto do espécime LBP 9525 em visão lateral do lado esquerdo. Observa-se uma faixa vertical ligeiramente mais clara na região central do corpo, característica diagnóstica de *A. camposdapazi*.

Em um primeiro momento, poderia-se concluir que encontrar padrões de outras espécies dentre o material examinado trata-se de um erro na identificação destes indivíduos, entretanto os padrões observados nem sempre correspondem exatamente à descrição destas espécies. A associação entre o padrão de manchas na cauda e o comprimento do pedúnculo caudal, por exemplo, não seria suficiente para separar os espécimes aqui examinados em *A. albifrons* ou *A. caudimaculosus*. Há tanto espécimes com manchas e pedúnculo caudal maior do que 19,2% do CFA quanto indivíduos sem manchas e pedúnculo menor que 10,4% do CFA (Anexo B). Além disso, tanto indivíduos com manchas quanto sem manchas estão amplamente distribuídos dentre as bacias hidrográficas em questão.

Vale comentar também que, caso a presença de manchas na primeira faixa clara caudal seja de fato uma sinapomorfia de *A. caudimaculosus*, os dados morfológicos observados no

presente trabalho indicariam que a distribuição desta espécie seria na verdade mais extensa do que se imaginava a princípio (restrita à bacia do Paraná-Paraguai (FERRARIS et al., 2017)), sendo quase tão abrangente e curiosa quanto a de *A. albifrons*.

A posição do ponto de origem do filamento dorsal em relação ao comprimento do corpo poderia ter utilidade taxonômica (FRANCHINA; HOPKINS, 1996), porém, considerando o material analisado, a única região que aparenta ter números um pouco diferentes das demais é a Amazônia Peruana, o que poderia ser explicado pelo baixo n amostral para esta localidade. Provavelmente esta característica se trata de uma variabilidade individual, assim como o comprimento da listra clara dorsal, a despigmentação da região opercular e variações entre o comprimento das duas faixas claras caudais e a faixa escura que as separa.

Gymnotiformes são capazes de regenerar a parte terminal do corpo em caso de perda (ELLIS, 1913), ou seja, o pedúnculo caudal em Apterontidae. Tal capacidade poderia explicar a ampla variabilidade do comprimento do pedúnculo caudal, pois possivelmente trata-se de espécimes em diferentes etapas de regeneração. O mesmo se aplica ao número de vértebras. É comum haver na ordem pequenas variações intra-populacionais quanto ao número de raios da nadadeira anal (ALBERT; CAMPOS-DA-PAZ, 1998), entretanto existe a possibilidade da variabilidade observada no presente trabalho ser um artefato de erros na contagem ou mais uma característica não confiável graças à capacidade de regeneração caudal.

Com exceção do número de vértebras, não se observou variações quanto a osteologia dos espécimes examinados. Por ter-se utilizado apenas uma técnica para estudos osteológicos no presente trabalho, não se pode descartar a possibilidade de haver diferenças não detectáveis em visão lateral ou cuja visualização não foi possível por meio das radiografias aqui realizadas. Seriam necessários estudos complementares com a utilização de outras técnicas, como a preparação de esqueletos ou diafanização, para confirmar esta ausência de variabilidade.

Dentre os 73 espécimes analisados, apenas 5 poderiam ser enquadrados no morfotipo descrito anteriormente e os demais são uma grande miscelânea de combinações morfológicas relacionadas principalmente a padrões de pigmentação e tamanho. Por este motivo, de forma geral os dados morfológicos identificados no presente trabalho não permitem definir diferenças entre as populações de forma a corroborar claramente com a hipótese filogeográfica proposta a partir dos resultados moleculares.

4.5 Problemas taxonômicos

A espécie *Apteronotus albifrons* foi originalmente descrita há mais de 2 séculos (LINNAEUS, 1766), sendo uma das primeiras espécies de Gymnotiformes a ser registrada na literatura científica (CAMPOS-DA-PAZ; ALBERT, 1998). Desde então, muitas novas famílias, gêneros e espécies foram descobertas e, com a expansão do conhecimento sobre esta diversidade, nota-se que algumas das características percebidas por Linnaeus são na verdade compartilhadas com outros grupos, conseqüentemente gerando certa dificuldade para definir *A. albifrons*.

Por grande parte deste período, sua diagnose se baseou em autapomorfias como, por exemplo, a presença de pelo menos uma faixa branca na região caudal (LA CEPÈDE, 1800; KAUP, 1856; ELLIS, 1913). Hoje se sabe que esta característica não apenas não é exclusiva de *A. albifrons*, mas também é considerada uma sinapomorfia que une um complexo de espécies (ALBERT, 2001; DE SANTANA, 2007), algumas das quais são morfológicamente muito semelhante a *A. albifrons*.

Cada descrição de nova espécie no gênero ou revisão taxonômica de Apterodontidae ou de Gymnotiformes lista características que permitiriam diferir *A. albifrons* das demais (ALBERT; CAMPOS DA PAZ, 1998; ALBERT, 2001; DE SANTANA, 2003; TRIQUES, 2005; DE SANTANA, 2007), entretanto não são diagnoses propriamente ditas e muitas se pautam, principalmente, pela ausência de apomorfias das novas espécies, além das características já conhecidas que não mais são exclusivas da espécie em questão. Somando-se a isto a incerteza do paradeiro do holótipo (ALBERT, 2003) e as diferenças morfológicas muito sutis que a diferem das demais espécies, abre-se margem para falhas na identificação de *Apteronotus albifrons*, principalmente por não especialistas neste grupo.

Comparando o material identificado como “*A. albifrons*”, objeto de estudo no presente trabalho, com dois lotes de *Apteronotus caudimaculosus* da coleção do LBP, percebe-se que estes apresentam as mesmas características aqui identificadas como um padrão morfotípico (presença de um processo na região do ístimo, fim da nadadeira anal na metade do comprimento da primeira faixa clara caudal) (Figura 14), o que nos levaria a crer que apenas os lotes LBP 12982 e LBP 13720 estariam erroneamente identificados como “*A. albifrons*”. Entretanto, ao comparar estes lotes com fotos do material tipo de *A. caudimaculosus* (DE SANTANA, 2003, fig. 1, p. 6 e fig. 2, p. 7) percebe-se que estes são diferentes, sendo este

material tipo mais semelhante a alguns dos demais indivíduos de *A. albifrons* examinados no presente trabalho do que aos lotes do LBP identificados como *A. caudimaculosus*.

Acredita-se que, dentre os 73 espécimes identificados como “*A. albifrons*” aqui analisados, há espécimes que de fato são *A. albifrons* e também indivíduos mal identificados que pertenceriam a outras espécies, possivelmente *A. caudimaculosus*. Também parece haver um problema na identificação dos “*A. caudimaculosus*” do LBP, assim como dos 5 idênticos a eles, podendo inclusive se tratar de uma terceira espécie.

Tais problemas taxonômicos poderiam repercutir nas análises moleculares aqui desenvolvidas. A ausência de imagens disponíveis no GenBank impede a correlação entre a variabilidade genética do gene COI, bem definida geograficamente, com os padrões morfológicos aqui comentados. Pôde-se examinar apenas os espécimes que deram origem a Seq.2 (MNRJ 33616.b: sem manchas na faixa clara e pedúnculo caudal curto), Seq.7 (LBP 9525: sem manchas na faixa clara e pedúnculo caudal curto) e Seq.9 (LBP 2458.a: com muitas manchas na faixa clara e pedúnculo caudal longo). Dentre estes, a proximidade genética quanto ao gene COI (Figura 12, f. 40) não se reflete nos padrões morfológicos, mostrando que o padrão de manchas escuras na cauda poderia ser homoplásico. Há também uma questão a ser levantada sobre a identificação do espécime LBP 9525, pois este é um dos que apresenta uma sutil diferença de tonalidade na coloração do corpo aproximadamente na metade de seu comprimento total, característica esta que deveria ser encontrada apenas em *A. campozdapazi* (DE SANTANA; LEHMANN, 2006).

Além disso, a única sequência de *A. caudimaculosus* à disposição provém justamente de um espécime depositado no LBP, ao qual não tivemos acesso. Não se pode descartar a possibilidade de, assim como os demais lotes de “*A. caudimaculosus*” examinados, este também apresentar as características da “terceira espécie” e não às do material tipo determinado por de Santana (2003). A análise filogenética e a rede de haplótipos corroboram a hipótese da Seq.14 pertencer a uma espécie distinta das sequências de 1 a 13, porém a ausência de informações sobre a morfologia da maioria destes indivíduos permite apenas fazer suposições sobre esta questão.

Em uma tentativa de recorrer a outras técnicas para distinguir *A. albifrons* de *A. caudimaculosus*, Takagui et al. (2017) fizeram a cariotipagem de indivíduos que seguem a risca as características citadas por de Santana (2003), encontrando diferenças a nível cromossomal que permitiriam confirmar a validade de *A. caudimaculosus* de de Santana (2003) (TAKAGUI et al., 2017, fig 1, p.2). Isto também corrobora a hipótese do novo

morfotipo encontrado no presente trabalho se tratar de uma nova espécie ao invés de lotes de *A. caudimaculosus* identificados erroneamente como *A. albifrons*.

Ao que tudo indica, esta problemática poderia ser interpretada de duas maneiras: ou a) as diferenças morfológicas entre *A. albifrons*, *A. caudimaculosus* e *A. camposdapazi*, principalmente quanto ao padrão de manchas na região caudal, são muito menos dicotômicas do que se esperaria, podendo se tratar de variações inter-populacionais e não inter-específicas, ou b) tais espécies são tão semelhantes morfológicamente que erros de identificação são comuns, tendo sido observados em todas as coleções ictiológicas analisadas.

5 CONCLUSÃO

Os dados morfológicos aqui observados comprovam que ainda há muito a ser compreendido sobre *Apteronotus albifrons*. Embora todos os lotes analisados estivessem identificados como tal, provavelmente há dentre o material examinado duas espécies ou mais cuja identificação não está correta.

Encontrou-se problemas taxonômicos relacionados à dificuldade para diferenciar *A. albifrons sensu stricto* de outras espécies pertencentes ao complexo de espécies *A. albifrons*, principalmente tratando-se de *A. caudimaculosus* e *A. camposdapazi*. Tais erros de identificação provavelmente não são exclusivos das coleções visitadas para o presente trabalho, o que evidencia a necessidade de maiores esclarecimentos sobre quais características anatômicas de fato permitem a correta diagnose destas espécies.

Faz-se necessário determinar um material tipo para *A. albifrons*, assim como realizar mais estudos taxonômicos que incluam também as demais espécies deste complexo caracterizado pela presença de duas faixas claras circundando a região caudal. Compreender se *A. caudimaculosus* e *A. camposdapazi* são de fato espécies diferentes ou se as diferenças descritas por De Santana (2003) e De Santana e Lehman (2006) são na realidade variações individuais parece ser o primeiro passo para resolver tais problemáticas, além de contribuir para entender se o morfotipo singular observado no presente trabalho (diagnosticado pela presença de um processo ventral e pela posição do fim da nadadeira anal em relação à primeira faixa clara caudal) se trata de uma nova espécie ou não.

Apesar disso tudo e do baixo n amostral, o presente trabalho foi capaz de elaborar uma hipótese filogeográfica com base na variabilidade do gene COI, como apresentado a partir da folha 44 da Discussão. A falta de dados morfológicos sobre a maioria destes espécimes associada à ausência de representatividade de todas as bacias hidrográficas nas quais tal espécie ocorre e às áreas representadas por uma única sequência, apontam a necessidade de ampliação destes estudos. Incluir material coletado especificamente para este fim garantiria a representatividade de todas as bacias hidrográficas e a confiabilidade da procedência do material.

Para estudos futuros, associar dados morfológicos e moleculares pode ser a resposta para elucidar esta problemática. Utilizar outros marcadores além do gene COI e técnicas que possibilitem melhor visualização de estruturas osteológicas, como a preparação de esqueletos, mamografias ou tomografias, poderiam trazer informações adicionais para compreender os

limites entre variabilidades inter e intra específicas. Além disso, um estudo filogeográfico do complexo de espécies *A. albifrons* como um todo e não apenas de *A. albifrons sensu stricto* também poderia contribuir para tal.

A tentativa do presente estudo em compreender como a peculiar distribuição atual de *Apteronotus albifrons* poderia explicar a história evolutiva destas populações levantou mais perguntas do que respostas concretas, porém este foi um pequeno passo para avançar nesta direção. O caminho para resolver as problemáticas aqui comentadas será longo e trabalhoso, mas é indispensável. Faz-se necessário prosseguir em busca de respostas para problemas taxonômicos a nível de espécie para que sejamos capazes de entender tendências evolutivas que poderiam ajudar a solucionar questões envolvendo relações evolutivas entre grupos maiores, como peças de um grande quebra-cabeças.

REFERÊNCIAS

- ALBERT, J.S. Apterontidae. 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.503-508.
- ALBERT, J.S. *Species diversity and phylogenetic systematics of american knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei)*. Ann Arbor: Micellaneous 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, 1986. p. 360-409.
- ALBERT, J.S.; REIS, R.E.. *Historical biogeography of neotropical freshwater*. Los Angeles: University of California Press. Los Angeles, 2011.
- 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.; 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.
- BENNETT, M.V.L. Electric organs. In: HOAR, W.S.; RANDALL, D.J. (ed.) *Fish Physiology*. Vol. 5. Nova Iorque: Academic Press, 1971. p.347-491.
- BENSON, D.A. et al. GenBank. *Nucleic Acids Research*, 33(Database Issue), p.34-38, 2005.
- 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.
- BERRA, T.M. Apterontidae- ghost knifefishes. In: BERRA, T.M. *Frechwater 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.

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 néotropical: une revue. *Cybiurn*, 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*. Munich: 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.

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

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.

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.

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 und Anatomie der Tiere*, v.49, p.501-597, 1927.

CLEMENT, M et al. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, v.9, n.10, p.1657-1660, 2000.

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.; 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.

ECHEVERRY, A.; GALLO, V. Historical relationships of the Caribbean and Amazon Miocene ichthyofaunas: a hypothesis reviewed under a biogeographical approach. *Geobios*, v.48, p.309-320, 2015.

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.

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. et al. Checklist of Gymnotiformes (Osteichthyes: Ostariophysi) and catalogue of primary types. *Neotropical Ichthyology*, v.15, n.1, 2017. doi: 10.1590/1982-0224-20160067

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 Apteronotidae (Gymnotiformes; Teleostei) is specialized for Electroreception. *Brain, Behavior and Evolution*, v.47, p. 165-178, 1996.

GAYET, M. Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomanienne 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 Ostariophysi, suggéré par un nouveau Characiforme du Cénozan supérieur marin du Portugal. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, v.300, p.895-898, 1985.

GAYET, M.; MEUNIER, F.J. Première découverte de Gymnotiformes fossiles (Pisces, Ostariophysi) dans le Miocène supérieur de Bolivie. *C. R. Acad. Sci. Paris*, v.313, n.2, p.471-476, 1991

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

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.

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.

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

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.

KALYANKAR, A.D. et al. DNA barcoding may AID in conservation and fare trading 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.

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

LA CEPÈDE, 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.

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. 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.
- 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.
- NAKATANI, M. et al. Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaeian 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.
- 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.
- 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.
- 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.

- SAITOH, K. et al. Mitochondrial genomics of Ostariophysan fishes: Perspectives on phylogeny and biogeography. *J. Mol. Evol.*, v.56, p.464-472, 2003.
- SANTOS, AM, et al. tcsBU: a tool to extend TCS network layout and visualization. *Bioinformatics*, 2016. btv636 (doi: 10.1093/bioinformatics/btv636)
- SCHNEIDER, C. A. et al. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods*, v.9, n.7, p. 671-675, 2012.
- 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.
- 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 *Apteronotus 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>.
- 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.
- WEBER, E. H. *De aure et auditu hominis et animalium pars I: De aure animalium aquatiliu*. Lipsia: Gerhard Fleischer, 1820.

ANEXO A – Lista de material examinado e suas localidades.

Lista do material examinado no presente trabalho. Este será apresentado de acordo com o país e bacia hidrográfica, seguindo ordem alfabética dos acrônimos das coleções ictiológicas e número de tombo. Após a identificação do lote, haverá entre parênteses a quantidade de espécimes, seguida pela localidade de coleta. Caso um espécime do lote em questão tenha sido fonte de alguma sequência utilizada no presente trabalho, esta informação constará após a localidade de coleta. O mesmo ocorrerá caso um lote tenha sido radiografado para obtenção de dados osteológicos.

Apteronotus albifrons.

Bacia do Amazonas: Brasil: LBP 14802 (1), Aquário. MNRJ 1204 (1), Rio Trombetas, Oriximiná, PA. MNRJ 33616 (2), Igarapé Leitoso, Espécime utilizado para obtenção de dados moleculares. Radiografado. MNRJ 50410 (1), Rio Surumu, Tributário do Rio Branco, RR. Radiografado. MZUSP 30080(2), Rio Xingu, Belo Monte, PA. MZUSP 30084 (3), Rio Xingu, Belo Monte, PA. MZUSP 57350 (1), Rio Solimões, perto de Anori, AM. MZUSP 94913 (2), Rio Culuene, tributário do Rio Xingu, MT. MZUSP 104466 (1), Rio Breu, afluente do Rio Juruá, AC. S/N UFRJ (1), Rio Unini, tributário do Rio Negro, AM. **Peru:** MZUSP 26091 (1), Rio Ucayali, Pucallpa. MZUSP 26683 (2), Rio Ucayali, Pucallpa. MZUSP 26732 (1), Rio Ucayali, Pucallpa.

Bacia do Paraná-Paraguai: LBP 12982 (2), Rio Cuiabá, Poconé, MT. LBP 13720 (2), Rio Bigueirinho, Poconé, MT. LBP 14017 (1), Rio Bigueirinho, Poconé, MT. LBP 14053 (1), Rio Cuiabá, Poconé, MT. MNRJ20311 (3), Rio Juriq, tributário do Rio Vermelho, Pedra Preta, MT. Radiografado. MZUSP 27700 (1), Rio Taquari, Coxim, MS. MZUSP 28569 (1), Rio Taquari, Coxim, MS. MZUSP 52516 (1), Rio Piquiri, pantanal de Paiaguás, MS. MZUSP 53996 (1), Rio Taquari, Coxim, MS. MZUSP 103801 (1), Córrego Cabeceira Comprida, tributário do Rio Taquari, MS.

Bacia do Alto Tocantins-Araguaia: LBP 1493 (2), Córrego Fundo, Barra do Garça, MT. LBP 1874 (2). Córrego Água Funda, Barra do Garça, MT. LBP 2458 (2), Córrego Fundo, Barra do Garça, MT, espécime utilizado para obtenção de dados moleculares. LBP 9525 (1),

riacho sem nome, Formosa, GO, espécime utilizado para obtenção de dados moleculares. LBP 25311 (2), Rio da prata, Iaciara, GO. MNRJ 8591 (1), Rio Araguaia, Aruanã, GO. MNRJ 12202 (2), Córrego Lajeado, afluente do Rio Maranhão, GO. Radiografado.

Bacia do Baixo Tocantins-Araguaia: MNRJ 49910 (2), Rio Tocantins, Estreito, MA. MNRJ 50554 (3), Rio Tocantins, Tucuruí, PA. Radiografado. MZUSP 24037 (2), Igarapé Aricurá, Cametá, PA. MZUSP 24057 (1), Igarapé do Limão, Rio Tocantins, Baião, PA. MZUSP 30081 (3), Rio Itacaiunas, Marabá, PA. MZUSP 30083 (5), Rio Itacaiunas, Canaã dos Carajás, PA. MZUSP 89044 (2), Rio do Peixe, Faina, GO. MZUSP 89138 (1), lagoa marginal à estrada de terra, Aruanã. MZUSP 107122 (3), afluente do Rio Parauapebas, Canaã dos Carajás, PA. MZUSP 107123 (3), Igarapé Ilha do Coco, tributário do Rio Parauapebas, PA.

Bacias litorâneas do Maranhão e Pará: MNRJ 12224 (1), Lago Capivara, Arari, Drenagem do Rio Mearim, MA. MZUSP 22285 (2), Igarapé Pacuí, Drenagem do Rio Capim, PA. MZUSP 104553 (1), Rio Itapecuru, Itapecuru-Mirim, MA.

Apteronotus caudimaculosus.

Bacia do Paraná-Paraguai: LBP 13440 (2), Rio Bigueirinho, Poconé, MT. LBP 13662 (2), Rio Cuiabá, Poconé, MT.

ANEXO B – Resultados detalhados das análises de morfologia externa

Tabela 4 - Resultados morfométricos para cada espécime examinado (continua)

Espécime	CT	CFA	CC	CC/CFA	AT/CFA	AC/CC	DPO/CC	DO/CC	DNO/CC	DIN/CC	DFA/CC	CB/CC	CPC/CFA	DOF/CFA	CFB1/CFA	DEF/CFA	CFB2/CFA
LBP 1493.a	148,76	128,36	22,78	0,18	0,19	0,82	0,35	0,06	0,09	0,16	0,60	0,53	0,16	0,70	0,14	0,08	0,03
LBP 1493.b	125,96	108,06	18,35	0,17	0,18	0,85	0,29	0,04	0,06	0,14	0,61	0,44	0,16	0,74	0,11	0,08	0,03
LBP 1874.a	115,44	102,00	18,20	0,18	0,20	0,85	0,35	0,06	0,11	0,15	0,61	0,41	0,14	0,72	0,13	0,07	0,03
LBP 1874.b	79,75	70,67	12,95	0,18	0,20	0,83	0,33	0,07	0,09	0,15	0,66	0,46	0,12	0,70	0,14	0,07	0,05
LBP 2458.a	213,78	185,63	32,01	0,17	0,19	0,78	0,34	0,08	0,11	0,14	0,58	0,40	0,20	0,69	0,14	0,07	0,02
LBP 2458.b	143,61	121,88	21,50	0,18	0,19	0,84	0,35	0,08	0,12	0,16	0,63	0,40	0,17	0,74	0,10	0,08	0,03
LBP 9525	84,50	71,13	14,37	0,20	0,20	0,76	0,36	0,08	0,11	0,16	0,62	0,36	0,12	0,72	0,14	0,11	0,03
LBP 12982.a	122,45	107,23	17,70	0,17	----	0,87	0,31	0,09	0,09	0,15	0,60	0,35	0,14	0,63	0,18	0,06	0,02
LBP 12982.b	102,99	90,64	14,68	0,16	0,18	0,87	0,31	0,06	0,08	0,14	0,70	0,38	0,14	0,62	0,20	0,05	0,02
LBP 13720.a	146,66	124,85	20,36	0,16	0,19	0,89	0,33	0,07	0,11	0,14	0,62	0,31	0,22	0,60	0,15	0,12	0,02
LBP 13720.b	145,73	120,72	20,10	0,17	0,19	0,83	0,27	0,06	0,07	0,15	0,53	0,28	0,21	0,65	0,18	0,06	0,03
LBP 14017	96,20	83,75	14,56	0,17	0,20	0,84	0,31	0,07	0,08	0,14	0,66	0,35	0,16	0,66	0,11	0,10	0,03
LBP 14053	77,68	65,57	10,94	0,17	0,18	0,96	0,27	0,12	0,06	0,14	0,68	0,40	0,16	0,65	0,09	0,09	0,03
LBP 14802	110,63	96,04	18,53	0,19	0,18	0,73	0,31	0,08	0,09	0,16	0,65	0,36	0,15	0,68	0,11	0,09	0,02
LBP 25311.a	122,05	19,87	0,16	0,15	0,80	0,36	0,09	0,11	0,17	0,50	0,42	----	0,70	0,12	0,09	----	----
LBP 25311.b	87,04	16,16	0,19	0,18	0,80	0,35	0,06	0,10	0,17	0,61	0,35	0,14	0,65	0,10	0,10	0,03	----
MNRJ 1204	114,82	102,42	17,90	0,17	0,16	0,78	0,24	0,09	0,09	0,15	0,91	0,44	0,05	----	0,07	0,05	0,04
MNRJ 8591	----	----	15,50	----	----	0,83	----	0,10	----	----	----	0,40	----	----	----	----	----
MNRJ 12202	----	9,50	----	----	0,79	0,25	0,15	0,06	0,13	0,53	0,41	----	----	----	----	----	----
MNRJ 12224	----	14,60	----	----	0,82	0,32	0,12	0,08	0,14	0,60	0,52	----	----	----	----	----	----
MNRJ 20311.a	128,60	111,34	18,20	0,16	0,20	0,92	0,36	0,08	0,12	0,16	0,63	0,37	0,16	0,68	0,20	0,05	0,03
MNRJ 20311.b	89,50	76,67	14,30	0,19	0,21	0,76	0,21	0,07	0,06	0,15	0,57	0,35	0,17	0,66	0,21	0,03	0,03
MNRJ 20311.c	68,60	60,78	10,20	0,17	0,19	0,94	0,38	0,10	0,08	0,15	----	0,56	0,13	0,74	0,17	0,05	----
MNRJ 33616.a	109,60	97,21	16,70	0,17	0,20	0,90	0,31	0,10	0,09	0,13	0,62	0,51	0,15	0,79	0,08	0,09	0,03
MNRJ 33616.b	97,60	86,10	12,90	0,15	0,19	0,98	0,33	0,12	0,07	0,17	0,65	0,47	0,13	0,65	0,12	0,06	----
MNRJ 49910.a	171,50	144,55	24,70	0,17	0,16	0,80	0,31	0,07	0,12	0,12	0,52	0,47	0,19	0,71	0,14	0,12	0,03
MNRJ 49910.b	120,90	102,55	16,30	0,16	0,13	0,66	0,33	0,07	0,10	0,12	0,66	0,48	0,18	----	0,05	0,07	0,01
MNRJ 50410	130,00	118,25	19,70	0,17	0,18	0,91	0,28	0,09	0,09	0,12	0,49	0,35	0,10	----	0,15	0,04	0,03
MNRJ 50554.a	130,00	116,75	19,60	0,17	0,18	0,85	0,30	0,09	0,10	0,14	0,64	0,45	0,11	0,73	0,05	0,05	0,02
MNRJ 50554.b	145,00	127,01	21,70	0,17	0,18	0,81	----	0,09	0,12	----	----	0,40	0,14	0,75	0,12	0,07	0,04
MNRJ 50554.c	110,00	95,36	16,50	0,17	0,18	0,85	0,27	0,07	0,08	0,13	0,54	0,41	0,15	0,73	0,07	0,08	0,04

Tabela 4 - Resultados morfométricos para cada espécime examinado (continuação)

Espécime	CT	CFA	CC	CC/CFA	AT/CFA	AC/CC	DPO/CC	DO/CC	DNO/CC	DIN/CC	DFA/CC	CB/CC	CPC/CFA	DOF/CFA	CFB1/CFA	DEF/CFA	CFB2/CFA
MZUSP 22285.a	296,76	247,86	43,18	0,17	0,21	0,99	0,36	0,08	0,14	0,14	0,38	0,41	0,20	0,67	0,09	0,08	0,03
MZUSP 22285.b	223,98	196,02	33,07	0,17	0,18	0,80	0,33	0,08	0,09	0,16	0,43	0,43	0,14	0,69	0,10	0,09	0,03
MZUSP 24037.a	190,52	162,03	27,25	0,17	0,22	0,93	0,33	0,09	0,10	0,14	0,55	0,47	0,18	0,70	0,07	0,09	0,03
MZUSP 24037.b	168,06	145,45	22,95	0,16	0,21	0,99	0,37	0,11	0,12	0,15	0,49	0,41	0,16	0,71	0,07	0,10	0,03
MZUSP 24057	134,24	112,60	18,09	0,16	0,19	0,90	0,33	0,12	0,11	0,14	0,61	0,43	0,19	0,70	0,07	0,10	0,03
MZUSP 26091	193,06	179,02	32,68	0,18	0,23	0,87	0,35	0,11	0,11	0,16	0,42	0,44	0,08	0,63	0,12	0,03	0,03
MZUSP 26683.a	92,22	82,02	15,43	0,19	0,21	0,86	0,33	0,12	0,09	0,13	0,62	0,34	0,12	0,67	0,12	0,07	0,03
MZUSP 26683.b	-----	-----	12,74	-----	-----	0,86	0,28	0,08	0,05	0,14	0,60	0,33	-----	-----	-----	-----	-----
MZUSP 26732	92,83	83,18	16,53	0,20	0,20	0,79	0,35	0,09	0,09	0,15	0,53	0,41	0,12	0,64	0,13	0,04	0,04
MZUSP 27700	124,62	109,56	21,44	0,20	0,20	0,82	0,33	0,09	0,11	0,15	0,52	0,40	0,14	0,66	0,12	0,05	0,10
MZUSP 28569	137,23	114,30	21,48	0,19	0,20	0,90	0,28	0,08	0,08	0,13	0,50	0,44	0,20	0,66	0,13	0,10	0,03
MZUSP 30080.a	141,10	120,63	20,11	0,17	0,20	0,95	0,41	0,10	0,13	0,17	0,64	0,48	0,17	0,73	0,12	0,06	0,04
MZUSP 30080.b	103,15	89,82	16,23	0,18	0,20	0,84	0,33	0,11	0,10	0,15	0,56	0,44	0,15	0,70	0,13	0,06	0,04
MZUSP 30081.a	191,50	166,05	27,28	0,16	0,13	0,96	0,33	0,11	0,12	0,14	0,43	0,43	0,15	0,70	0,13	0,06	0,04
MZUSP 30081.b	153,80	139,10	24,70	0,18	0,17	0,80	0,31	0,07	0,09	0,13	0,48	0,41	0,11	0,68	0,01	0,02	0,02
MZUSP 30081.c	95,25	82,92	15,00	0,18	0,18	0,81	0,32	0,10	0,10	0,14	0,57	0,44	0,15	0,72	0,14	0,07	0,04
MZUSP 30083.a	181,48	157,82	24,41	0,15	0,19	0,90	0,36	0,10	0,13	0,14	0,57	0,41	0,15	0,70	0,12	0,08	0,03
MZUSP 30083.b	143,30	125,78	20,82	0,17	0,20	0,89	0,34	0,09	0,11	0,16	0,55	0,42	0,14	0,69	0,13	0,09	0,03
MZUSP 30083.c	137,82	119,50	18,43	0,15	0,17	0,89	0,36	0,07	0,11	0,14	0,66	0,47	0,15	0,67	0,13	0,08	0,03
MZUSP 30083.d	123,73	107,92	16,75	0,16	0,17	0,93	0,31	0,10	0,09	0,13	0,68	0,50	0,15	0,62	0,13	0,07	0,04
MZUSP 30083.e	115,46	99,73	15,97	0,16	0,17	0,83	0,31	0,10	0,10	0,14	0,62	0,45	0,16	0,64	0,17	0,06	0,05
MZUSP 30084.a	121,68	104,23	16,98	0,16	0,20	0,93	0,36	0,11	0,12	0,17	0,60	0,42	0,17	0,74	0,11	0,07	0,03
MZUSP 30084.b	-----	81,90	12,93	0,16	0,19	0,92	0,33	0,13	0,09	0,16	0,58	0,43	-----	0,74	0,10	-----	-----
MZUSP 30084.c	-----	-----	18,48	-----	-----	0,94	0,32	0,10	0,12	0,15	0,54	0,44	-----	-----	-----	-----	-----
MZUSP 52516	82,03	69,43	13,59	0,20	0,22	0,89	0,34	0,11	0,08	0,15	0,62	0,44	0,18	0,73	0,18	0,05	0,03
MZUSP 53996	219,89	190,38	30,12	0,16	0,19	0,84	0,33	0,09	0,10	0,14	0,56	0,46	0,16	0,64	0,09	0,09	0,02
MZUSP 57350	100,84	94,04	17,02	0,18	0,19	0,84	0,25	0,10	0,06	0,12	0,58	0,39	0,07	0,72	0,12	0,05	0,04
MZUSP 89044.a	69,63	59,56	11,49	0,19	0,22	0,91	0,42	0,09	0,11	0,19	0,67	0,41	0,17	0,65	0,16	0,07	0,04
MZUSP 89044.b	-----	-----	12,49	-----	-----	0,84	0,36	0,10	0,10	0,15	0,69	0,49	-----	-----	-----	-----	-----
MZUSP 89138	65,05	56,94	10,76	0,19	0,21	0,92	0,38	0,08	0,10	0,17	0,67	0,42	0,14	0,71	0,16	0,06	0,03
MZUSP 94913.a	138,58	120,16	21,83	0,18	0,20	0,86	0,36	0,09	0,11	0,15	0,57	0,41	0,15	0,68	0,19	0,06	0,04
MZUSP 94913.b	106,27	88,16	15,58	0,18	0,19	0,84	0,31	0,08	0,08	0,14	0,65	0,44	0,21	0,71	0,21	0,04	0,03
MZUSP 103801	107,43	90,38	17,95	0,20	0,22	0,86	0,31	0,06	0,10	0,14	0,50	0,42	0,19	0,70	0,16	0,08	0,03

Tabela 4 - Resultados morfométricos para cada espécime examinado (continuação)

Espécime	CT	CFA	CC	CC/CFA	AT/CFA	AC/CC	DPO/CC	DO/CC	DNO/CC	DIN/CC	DFA/CC	CB/CC	CPC/CFA	DOF/CFA	CFB1/CFA	DEF/CFA	CFB2/CFA
MZUSP 104466	-----	132,49	20,80	0,16	0,14	0,91	0,32	0,13	0,09	0,16	0,68	0,55	-----	0,68	0,08	-----	-----
MZUSP 104553	258,55	246,30	42,88	0,17	0,19	0,85	0,34	0,08	0,10	0,14	0,43	0,39	0,05	0,68	-----	-----	-----
MZUSP 107122.a	130,92	114,95	20,53	0,18	0,21	0,93	0,34	0,08	0,09	0,13	0,67	0,41	0,14	0,72	0,08	0,09	0,03
MZUSP 107122.b	64,64	57,31	11,16	0,19	0,23	0,89	0,29	0,09	0,08	0,12	0,62	0,47	0,13	0,68	0,11	0,05	-----
MZUSP 107122.c	57,09	50,30	9,47	0,19	0,22	0,88	0,29	0,12	0,07	0,12	0,62	0,42	0,13	0,71	0,10	0,09	-----
MZUSP 107123.a	164,12	143,14	26,54	0,19	0,18	0,75	0,32	0,09	0,10	0,15	0,53	0,42	0,15	0,68	0,13	0,07	0,03
MZUSP 107123.b	68,23	60,41	11,13	0,18	0,19	0,90	0,26	0,12	0,07	0,13	0,77	0,40	0,13	0,68	0,14	0,06	-----
MZUSP 107123.c	60,36	53,20	11,06	0,21	0,20	0,87	0,28	0,10	0,08	0,13	0,70	0,41	0,13	0,64	0,12	0,06	-----
S/N UFRJ	283,20	250,48	38,00	0,15	0,16	0,84	0,31	0,10	0,08	0,15	0,48	0,46	0,13	0,65	0,08	0,09	0,02

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 o 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). Em situações nas quais um indivíduo apresentou alguma parte do corpo ausente ou cuja estrutura necessária para a aferição foi difícil de visualizar, a medida em questão não foi aferida (representada por traços na tabela).

Tabela 5 – Resultados qualitativos observados em cada espécime (continua)

Espécime	Cor na região opercular	Manchas escuras na faixa branca	Processo ventral na cabeça	Listra branca dorsal	Limite da nadadeira anal
LBP 1493.a	Igual ao corpo	Presentes	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
LBP 1493.b	Igual ao corpo	Presentes	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
LBP 1874.a	Despigmentado	Ausentes	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
LBP 1874.b	Despigmentado	Ausentes	Ausente	Até altura das nadadeiras peitorais	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
LBP 2458.a	Igual ao corpo	Presentes e numerosas	Ausente	Descontínua	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
LBP 2458.b	Igual ao corpo	Presentes e numerosas	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
LBP 9525	Despigmentado	Ausentes	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
LBP 12982.a	Despigmentado	Presentes	Presente	Até aprox. metade do corpo	Na metade da 1ª faixa branca
LBP 12982.b	Despigmentado	Presentes	Presente	Até altura das nadadeiras peitorais	Na metade da 1ª faixa branca
LBP 13720.a	Igual ao corpo	Presentes	Presente	Até origem do filamento dorsal	Na metade da 1ª faixa branca
LBP 13720.b	Igual ao corpo	Presentes	Presente	Até origem do filamento dorsal	Na metade da 1ª faixa branca
LBP 14017	Despigmentado	Ausentes	Ausente	Até altura das nadadeiras peitorais	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
LBP 14053	Despigmentado	Ausentes	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
LBP 14802	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
LBP 25311.a	Despigmentado	Ausentes	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
LBP 25311.b	Despigmentado	Ausentes	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MNRJ 1204	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Restrita à cabeça	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MNRJ 8591	Igual ao corpo	-----	Ausente	Até aprox. metade do corpo	-----

Tabela 5 – Resultados qualitativos observados em cada espécime (continuação)

Espécime	Cor na região opercular	Manchas escuras na faixa branca	Processo ventral na cabeça	Listra branca dorsal	Limite da nadadeira anal
MNRJ 12202	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até altura das nadadeiras peitorais	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MNRJ 12224	Despigmentado	-----	Ausente	Restrita à cabeça	-----
MNRJ 20311.a	Despigmentado	Presentes	Ausente	Até origem do filamento dorsal	Anterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MNRJ 20311.b	Despigmentado	Presentes	Ausente	Até origem do filamento dorsal	Anterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MNRJ 20311.c	Despigmentado	Apenas uma mancha	Ausente	Até altura das nadadeiras peitorais	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MNRJ 33616.a	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até altura das nadadeiras peitorais	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MNRJ 33616.b	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até altura das nadadeiras peitorais	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MNRJ 49910.a	Despigmentado	Presentes	Ausente	Restrita à cabeça	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MNRJ 49910.b	Igual ao corpo	Presentes	Ausente	Restrita à cabeça	No início da faixa clara
MNRJ 50410	Despigmentado	Ausentes	Ausente	Restrita à cabeça	Anterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MNRJ 50554.a	Igual ao corpo	Apenas uma mancha	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MNRJ 50554.b	Igual ao corpo	Apenas uma mancha	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MNRJ 50554.c	Igual ao corpo	Apenas uma mancha	Ausente	Até altura das nadadeiras peitorais	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 22285.a	Igual ao corpo	Presentes e numerosas	Ausente	Descontínua	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 22285.b	Igual ao corpo	Presentes e numerosas	Ausente	Descontínua	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 24037.a	Igual ao corpo	Presentes	Ausente	Até origem do filamento dorsal	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 24037.b	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até origem do filamento dorsal	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 24057	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 26091	Igual ao corpo	Presentes e numerosas	Ausente	Até origem do filamento dorsal	-----
MZUSP 26683.a	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até origem do filamento dorsal	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 26683.b	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até origem do filamento dorsal	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 26732	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até origem do filamento dorsal	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 27700	Despigmentado	Ausentes	Ausente	Até origem do filamento dorsal	-----
MZUSP 28569	Despigmentado	Ausentes	Ausente	Até origem do filamento dorsal	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 30080.a	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 30080.b	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Restrita à cabeça	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 30081.a	Despigmentado	Presentes e numerosas	Ausente	Até origem do filamento dorsal	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 30081.b	Despigmentado	Presentes e numerosas	Ausente	Até origem do filamento dorsal	-----
MZUSP 30081.c	Igual ao corpo	Presentes	Ausente	Restrita à cabeça	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 30083.a	Despigmentado	Presentes e numerosas	Ausente	Restrita à cabeça	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 30083.b	Despigmentado	Presentes	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 30083.c	Despigmentado	Presentes	Ausente	Restrita à cabeça	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 30083.d	Igual ao corpo	Presentes	Ausente	Restrita à cabeça	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara

Tabela 5 – Resultados qualitativos observados em cada espécime (continuação)

Espécime	Cor na região opercular	Manchas escuras na faixa branca	Processo ventral na cabeça	Listra branca dorsal	Limite da nadadeira anal
MZUSP 30083.e	Despigmentado	Ausentes	Ausente	Restrita à cabeça	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 30084.a	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até altura das nadadeiras peitorais	-----
MZUSP 30084.b	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Restrita à cabeça	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 30084.c	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 52516	Despigmentado	Presentes e numerosas	Ausente	Até origem do filamento dorsal	Anterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 53996	Igual ao corpo	Presentes e numerosas	Ausente	Até origem do filamento dorsal	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 57350	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Restrita à cabeça	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 89044.a	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até aprox. metade do corpo	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 89044.b	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até altura das nadadeiras peitorais	-----
MZUSP 89138	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Até altura das nadadeiras peitorais	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 94913.a	Despigmentado	Presentes	Ausente	Restrita à cabeça	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 94913.b	Igual ao corpo	Presentes	Presente	Restrita à cabeça	Na metade da 1ª faixa branca
MZUSP 103801	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Restrita à cabeça	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 104466	Igual ao corpo	Presentes	Ausente	Descontínua	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 104553	Igual ao corpo	Presentes e numerosas	Ausente	Descontínua	-----
MZUSP 107122.a	Igual ao corpo	Presentes	Ausente	Descontínua	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 107122.b	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Restrita à cabeça	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 107122.c	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Restrita à cabeça	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 107123.a	Igual ao corpo	Presentes	Ausente	Até altura das nadadeiras peitorais	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 107123.b	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Restrita à cabeça	Posterior à margem posterior da 1ª faixa clara
MZUSP 107123.c	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Restrita à cabeça	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara
S/N UFRJ	Igual ao corpo	Ausentes	Ausente	Descontínua	Junto à margem posterior da 1ª faixa clara

Legenda: Resultados qualitativos observados em cada espécime examinado no presente trabalho. Caso um espécime apresentasse sua porção final do corpo ausente de forma a impossibilitar a observação de alguma característica, a mesma foi deixada em branco na tabela (indicado por traços).