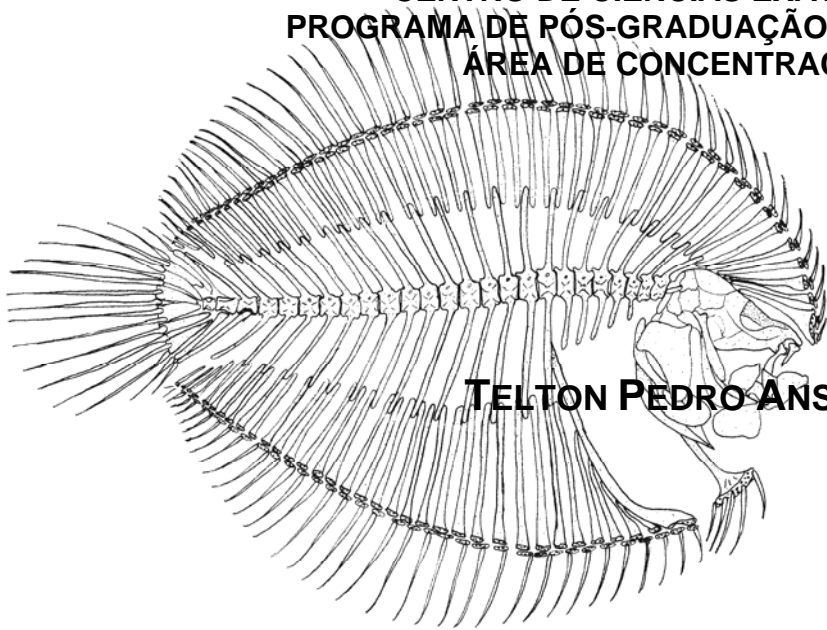
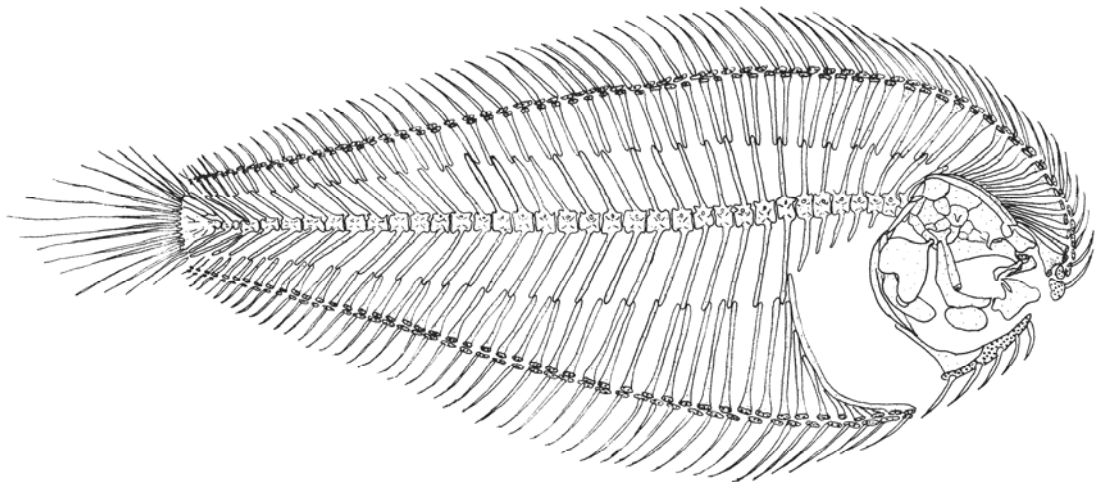


UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA



TELTON PEDRO ANSELMO RAMOS

**OSTEOLOGIA DA FAMÍLIA ACHIRIDAE
(PLEURONECTIFORMES: PLEURONECTOIDEI), COM
ÊNFASE NO GÊNERO *Apionichthys* Kaup, 1858.**



João Pessoa
Junho/ 2007

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.



**UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

**OSTEOLOGIA DA FAMÍLIA ACHIRIDAE
(PLEURONECTIFORMES: PLEURONECTOIDEI), COM
ÊNFASE NO GÊNERO *Apionichthys* Kaup, 1858.**

TELTON PEDRO ANSELMO RAMOS

João Pessoa, PB
Junho/2007

TELTON PEDRO ANSELMO RAMOS

**OSTEOLOGIA DA FAMÍLIA ACHIRIDAE
(PLEURONECTIFORMES: PLEURONECTOIDEI), COM
ÊNFASE NO GÊNERO *Apionichthys* Kaup, 1858.**

Dissertação apresentada à Coordenação do curso Pós-Graduação em Ciências Biológicas, do Departamento de Sistemática e Ecologia da Universidade Federal da Paraíba, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Zoologia.

Orientador: Robson Tamar da Costa Ramos.

João Pessoa, PB.
Junho/2007

TELTON PEDRO ANSELMO RAMOS

**OSTEOLOGIA DA FAMÍLIA ACHIRIDAE
(PLEURONECTIFORMES: PLEURONECTOIDEI), COM
ÊNFASE NO GÊNERO *Apionichthys* Kaup, 1858.**

Data da aprovação ___/___/___

BANCA EXAMINADORA

Dr. Robson Tamar da Costa Ramos – UFPB
Orientador

Dr. Naércio Aquino de Menezes – MZUSP
Membro externo

Dr. Ricardo de Souza Rosa – UFPB
Membro interno

Dra. Ierecê Maria de Lucena Rosa – UFPB
Suplente

Este trabalho é dedicado a minha mamãe, Penha Anselmo, pelo belo exemplo de mulher guerreira e vencedora, que me inspira a sempre seguir além do possível, e ao meu Deus, pela construção da perfeita natureza, alvo de meus estudos e admiração.

AGRADECIMENTOS

Ao meu pai (*in memoriam*) por toda fé depositada em mim. Valeu meu velho, te amo.

Ao meu grande amigo e orientador Dr. Robson Tamar da Costa Ramos, por me ajudar a realizar mais esse sonho e por acreditar que eu tinha potencial para subir mais esse degrau.

A Jackeline, minha namorada, por todo carinho, amizade, compreensão “paciência” e apoio – suportou a pressão, ta aprovada.

Ao meu sobrinho David, agora longe, por todos os conselhos, carinho, e orações para que Deus desse juízo e ajudasse o tio que muito o admira.

Aos Doutores Ricardo Rosa, por ser revisor do meu trabalho e por todo conhecimento repassado, Ierece Lucena, pela amizade, pressão e apoio em todos os momentos, e Naércio Menezes, por avaliar meu ultimo relatório e aceitar compor a banca.

Aos meus irmãos (“família T”) Ton Jones, Tony, Tânia, Tatiana, Tereza, Telmir e seus respectivos companheiros e filhos, por todo apoio e admiração.

À minha segunda família lá em Paulino Neves – MA, em especial Tia Bibi e Tio João, meus segundos pais pela educação.

Aos meus tios e primos de Natal-Rn, obrigado por todo apoio. Sei que posso contar com vocês.

A equipe “Admirável Gado Novo”, Elvio “o reclamão”, Márcio “o sofredor”, Virginia e Robson “autoritário” – Obrigado por ajudar-me a tirar o stress nas coletas.

À galera do Laboratório de Ictiologia: as “loiras inteligentes” Luciana e Rafinha; a grande amiga de dissecação Cris, por todas as besteiras que falávamos juntos, dissecando os nossos peixes; a Erich, companheiro, no final da dissertação, um apoiava o outro; a Paulinha e Camila, por dividir comigo o precioso tempo do

nosso orientador; a Sara e as famosas estagiárias fantasmas - valeu pela paciência.

A todos os professores e colegas que compõe o quadro do programa de pós-graduação em Ciências Biológicas da UFPB.

À galera da minha turma de mestrado: Taciana, Carol, Ana Carla, Ivanclayton, Alan, por todos os conhecimentos repassados durante as disciplinas.

À turma das cachaçadas no Girassol: Márcio, Tony, Carlos, Pablo e Gustavo.

À turma do tradicional cafezinho da herpetologia: Gindomar, Gentil, Washington, Rômulo, por todos os momentos de descontração.

A galera do "Favelão": Tatá, Dayse, Cleia, Josean, Artur, grande amigo Leandro e os cunhados Som e Neto.

Aos amigos mais próximos, sempre presentes desde a graduação: Maria Helena, Rodrigo Cezar, Fabiola, André Luis, Camila, Pavla, Paloma "chata" e Angélica.

À galera "Má Fase": Lívio, Rogério, Diogo, Pedro, Alex, João Paulo e Américo, e suas respectivas namoradas, pelos momentos de descontração e cachaçadas nos fins de semana.

A minha D-20, "Negona", por aguentar minhas idas e vindas, sempre apressado, e aos meus novos amigos, "médicos da D-20", Nenca, Carioca e Sr. Cláudio.

A todos os peixes que serviram de base para esse estudo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior Nacional (Capes), pela concessão de Bolsa, um incentivo importante que facilitou minha vida de pesquisador.

RESUMO

A família Achiridae é um grupo monofilético que pertence a um clado denominado Soleomorpha (Achiridae + [Soleidae + Cynoglossidae]) e é composta por 33 espécies distribuídas em 6 gêneros. Estudos de morfologia revelaram a existência de dois morfótipos facilmente distinguíveis na família Achiridae: um basal, que compreende os gêneros *Hypoclinemus*, *Catathyridium*, *Achirus*, *Trinectes* e *Gymnachirus*, e um derivado, que compreende o gênero *Apionichthys*. Estes dois morfótipos são distinguíveis externamente pela conformação da área supracraniana da nadadeira dorsal, da nadadeira pélvica, e pela forma da abertura branquial. O presente estudo teve como objetivo descrever a osteologia da família Achiridae, com ênfase no gênero *Apionichthys*, buscar caracteres que reavaliem as definições do gênero *Apionichthys* e dos sub-grupos e espécies que o compõem, e reavaliar os sub-grupos de Achiridae disponíveis na literatura. Vinte e oito das 33 espécies descritas foram examinadas, todos os gêneros, portanto, com todas ou quase todas as espécies representadas. Destas, foram examinados 47 espécimes diafanizados e corados, pertencentes aos 5 gêneros representantes do morfótipo basal, e 13 espécimes pertencentes a 7 das 8 espécies do morfótipo derivado. De *Apionichthys asphyxiatus*, foram utilizadas radiografias, visto que não existem espécimes desta espécie disponíveis para diafanização. Ilustrações foram preparadas com uma câmara clara associada a um microscópio estereoscópico. O gênero *Achirus* foi utilizado como referencial para a descrição osteológica do morfótipo basal, representado por *Achirus lineatus*. *Apionichthys finis* foi utilizada como referencial do morfótipo derivado. Esta espécie foi escolhida em razão de sua posição mais basal dentro do gênero. Inicialmente, foi descrito o esqueleto de *Achirus lineatus*; em seguida, o esqueleto de *Apionichthys finis* foi comparado com o de *A. lineatus*, e as modificações observadas foram descritas. Por fim, as outras espécies do gênero *Apionichthys* foram analisadas e as variações descritas a partir de *A. finis*. Os esqueletos das espécies estudadas foram desarticulados, os sub-conjuntos desenhados e descritos; em seguida, o mesmo foi feito com os elementos esqueléticos componentes dos sub-conjuntos. A análise e descrição da osteologia dos dois morfótipos corroboraram a percepção que se tem a partir da observação dos aspectos externos, de que uma distinção considerável se estabeleceu entre a linhagem mais derivada da família e as outras mais basais, durante sua história evolutiva. O estudo osteológico detectou caracteres que reforçam a definição de *Apionichthys* e seus sub-grupos, assim como de dois subgrupos de Achiridae: seis caracteres reforçam a definição do gênero *Apionichthys*; cinco caracteres reforçam o clado *Apionichthys* menos *A. finis*; dois caracteres reforçam o clado ([*A. rosai* + *A. asphyxiatus*] + [*A. seripierriae* + [*A. sauli* + *A. dumerilii*]]); três caracteres reforçam o clado *A. rosai* + *A. asphyxiatus*; dois caracteres reforçam o clado *A. sauli* + *A. dumerilii*; dois caracteres reforçam o clado *Gymnachirus* + *Apionichthys*; dois caracteres reforçam o clado *Trinectes* + [*Gymnachirus* + *Apionichthys*].

ABSTRACT

The family Achiridae is a monophyletic group that pertains to a clade named Soleomorpha (Achiridae + [Soleidae + Cynoglossidae]) and it is composed by 33 described species distributed in 6 genera. Morphological studies revealed the occurrence of two morphotypes easily distinguishable in the family Achiridae: a basal one, which corresponds to the genera *Hypocliinemus*, *Catathyridium*, *Achirus*, *Trinectes* and *Gymnachirus*, and a derived one, that corresponds to the genus *Apionichthys*. These two morphotypes are distinguishable externally by the conformation of the supracranial area of dorsal fin, pelvic fin, and by the form of gill opening. The present study had as objective comparatively describes the osteology of the family Achiridae, with emphasis on *Apionichthys*, search for characters to reevaluate definitions of the *Apionichthys* and that of its sub-groups and species, as well as the Achiridae's sub-groups defined in literature. Twenty-eight of the 33 described species were examined. It includes all genera and, in most cases, all species. Of those species, 47 cleaned and stained specimens pertaining to the five genera of basal morphotype were examined, and 13 specimens pertaining to 7 of the 8 species from derived morphotype. X-rays Of *Apionichthys asphyxiatus* were used because there are no specimens available for cleaning and staining purposes. Illustrations were prepared with a camera lucida on a stereoscopic microscope. The genus *Achirus* was used as reference for the osteological description of basal morphotype, represented by *Achirus lineatus*. *Apionichthys finis* was used as reference of the derived morphotype. This species was chosen because of its more basal position in the genus. Initially, the skeleton of *Achirus lineatus* was described; after that, the skeleton of *Apionichthys finis* was compared to that of *A. lineatus*, and the observed modifications described. Finally, the other *Apionichthys*' species were analyzed, and the variations described related to *A. finis*. The skeletons of the studied species were disarticulated, sub-groups were drew and described; after that the same procedure was adopted related to components of those skeletal sub-groups. The analysis and description of the osteology of the two morphotypes corroborated the perception obtained from the observation of external features, that a considerable distinction occurred between the most derived lineage of the family, related to more basal ones, during its evolutionary history. The osteological study detected characters that strengthen the definition of *Apionichthys* and its sub-groups, as well as of two other Achiridae subgroups: six characters strengthen the definition of the genus *Apionichthys*; five characters strengthen the clade *Apionichthys* minus *A. finis*; two characters strengthen the clade ([*A. rosai* + *A. asphyxiatus*] + [*A. seripierriae* + [*A. sauli* + *A. dumerilii*]]); three characters strengthen the clade *A. rosai* + *A. asphyxiatus*; two characters strengthen the clade *A. sauli* + *A. dumerili*; two characters strengthen the clade *Gymnachirus* + *Apionichthys*; two characters strengthen the clade *Trinectes* + [*Gymnachirus* + *Apionichthys*].

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS

LISTA DE TABELAS

RESUMO

ABSTRACT

| | |
|---|------------|
| 1. INTRODUÇÃO..... | 15 |
| 1.1A família Achiridae..... | 19 |
| 2. OBJETIVOS..... | 25 |
| 2.1 Objetivo geral..... | 25 |
| 2.2 Objetivos específicos..... | 25 |
| 3. MATERIAIS E MÉTODOS..... | 26 |
| 3.2 Material examinado..... | 30 |
| 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO..... | 34 |
| 4.1 Generalidades sobre os Pleuronectiformes e sobre os morfótipos da família Achiridae. | 34 |
| 4.2 Descrição osteológica..... | 42 |
| 4.2.1 Neurocrânio..... | 42 |
| 4.2.2 Branquiocrânio..... | 51 |
| 4.2.3 Suspensório + Série Opercular..... | 70 |
| 4.2.4 Aparelho hióideo..... | 76 |
| 4.2.5 Aparelho branquial..... | 82 |
| 4.2.6 Esqueleto Axial Pós-craniano (incluído esqueleto caudal)..... | 85 |
| 4.2.7 Esqueleto Apendicular (dorsal, peitoral, pélvico) | 95 |
| 5. CONCLUSÃO..... | 108 |
| 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 111 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Fig. 1: Distribuição das espécies componentes dos dois morfótipos da família Achiridae em um cladograma que propõe uma história filogenética do grupo. | 20 |
| Fig. 2: Caracteres diagnósticos externos do morfótipo basal (A), representado por um espécime de <i>Hypoclinemus mentalis</i> , e do morfótipo derivado (B), representado por um espécime de <i>Apionichthys dumerili</i> | 21 |
| Fig. 3: Gêneros do morfótipo basal da família Achiridae..... | 22 |
| Fig. 4: Espécies do gênero <i>Apionichthys</i> , morfótipo derivado..... | 23 |
| Fig. 5: Esqueleto de um espécime diafanizado e corado de <i>Apionichthys nattereri</i> | 27 |
| Fig. 6: Radiografia de um espécime de <i>Apionichthys asphyxiatus</i> | 27 |
| Fig. 7: Vista lateral do esqueleto <i>Achirus lineatus</i> (A) (FUTCH, et al. 1972) e <i>Apionichthys dumerili</i> (B)..... | 35 |
| Fig. 8: Porção anterior da nadadeira dorsal de <i>Psettodes</i> (Psettodidae) (A) Ramos, 2003, e <i>Citharichthys</i> (Paralichthyidae) (B) Kobelkowsky (2002). | 37 |
| Fig. 9: Vista lateral, lado p.o., do esqueleto craniano, cintura e nadadeira escapular e pélvica, e porção supracraniana da nadadeira dorsal de <i>Achirus lineatus</i> (A e B) e <i>Apionichthys finis</i> (C e D). | 38 |
| Fig. 10: Neurocrânio de <i>Achirus lineatus</i> (A: vista lateral p.o.; B: vista lateral l.c.; E: vista dorsal; G: vista posterior) e de <i>Apionichthys finis</i> (C: vista lateral p.o.; D: vista lateral l.c.; F: vista dorsal; H: vista posterior). | 47 |
| Fig. 11: Neurocrânios das espécies do gênero <i>Apionichthys</i> (exceto <i>A. asphyxiatus</i>)..... | 50 |
| Fig. 12: Maxila de <i>Achirus lineatus</i> , vista externa, frontal (A) vista interna (B). | 52 |
| Fig. 13: Maxila superior de <i>Apionichthys finis</i> , vista externa frontal (A) vista interna (B). | 52 |
| Fig. 14: Maxilar p.o. de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B) vista externa lateral. | 55 |

| | |
|---|-----------|
| Fig. 15: Maxilar l.c. de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B) vista externa lateral. | 55 |
| Fig. 16: Maxilar p.o. das espécies do gênero <i>Apionichthys</i> (exceto <i>A. asphyxiatus</i>), vista externa lateral. | 57 |
| Fig. 17: Maxilar l.c., das espécies do gênero <i>Apionichthys</i> (exceto <i>A. asphyxiatus</i>), vista externa lateral. | 58 |
| Fig. 18: Pré-maxilar l.c. de <i>Apionichthys finis</i> mostrando o encaixe da cartilagem rostral. | 59 |
| Fig. 19: Pré-maxilar p.o. de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B) vista externa lateral. | 60 |
| Fig. 20: Pré-maxilar l.c. de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B) vista externa lateral. | 60 |
| Fig. 21: Pré-maxilar p.o. das espécies do gênero <i>Apionichthys</i> , vista externa lateral. | 62 |
| Fig. 22: Pré-maxilar l.c. das espécies do gênero <i>Apionichthys</i> , vista externa lateral. | 63 |
| Fig. 23: Articulação entre os dentários de <i>Trinectes paulistanus</i> , vista ântero-ventral. | 64 |
| Fig. 24: Vista externa lateral da maxila inferior p.o. de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B). | 66 |
| Fig. 25: Vista externa lateral da maxila inferior l.c. de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B). | 66 |
| Fig. 26: Vista externa lateral da maxila inferior l.c. das espécies de <i>Apionichthys finis</i> | 68 |
| Fig. 27: Vista externa lateral da maxila inferior l.c. de <i>Apionichthys finis</i> | 69 |
| Fig. 28: Suspensório + Série Opercular p.o. de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B). | 72 |
| Fig. 29: Suspensório + Série Opercular l.c. de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B). | 72 |
| Fig. 30: Suspensório + série opercular p.o. das espécies do gênero <i>Apionichthys</i> | 74 |

| | |
|--|-----------|
| Fig. 31: Suspensório + série opercular l.c. das espécies do gênero <i>Apionichthys</i> | 75 |
| Fig. 32: Aparelho hióideo p.o. de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B) vista lateral externa. | 77 |
| Fig. 33: Aparelho hióideo l.c. de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B) vista lateral externa. | 77 |
| Fig. 34: Uro-hial de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B), vista lateral lado p.o. | 79 |
| Fig. 35: Uro-hial das espécies do gênero <i>Apionichthys</i> , vista lateral p.o. ... | 81 |
| Fig. 36: Radiografia de <i>Apionichthys asphyxiatus</i> , destacando o uro-hial. Vista lateral p.o. | 82 |
| Fig. 37: Aparelho branquial (A) e o elemento epibrânquial 3 (B) de <i>Achirus lineatus</i> e aparelho branquial (C) e elemento epibrânquial 3 (D) de <i>Apionichthys finis</i> , vista dorsal. | 84 |
| Fig. 38: Vértebras pré-caudais e 1ª vértebra caudal de <i>Achirus lineatus</i> , vista lateral p.o. | 86 |
| Fig. 39: Vértebras pré-caudais e 1ª vértebra caudal de <i>Apionichthys finis</i> , vista lateral p.o. | 86 |
| Fig. 40: Vértebras pré-caudais, primeira vértebra caudal e primeiro radial proximal da nadadeira anal a ele associado, e radiais proximais posteriores em <i>Apionichthys finis</i> . Vista lateral p.o. | 87 |
| Fig. 41: 2ª Vértebra caudal de <i>Achirus lineatus</i> (A) <i>Apionichthys finis</i> (B), vista lateral lado p.o. | 88 |
| Fig. 42: Vista lateral do esqueleto da nadadeira caudal de <i>Achirus</i> sp. (A), <i>Apionichthys finis</i> (B). | 92 |
| Fig. 43: Vista lateral p.o. do esqueleto da nadadeira das espécies de <i>Apionichthys</i> | 94 |
| Fig. 44: Radiografia do esqueleto da nadadeira caudal p.o. de <i>Apionichthys asphyxiatus</i> | 95 |
| Fig. 45: Porção anterior da nadadeira dorsal de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B). | 96 |
| Fig. 46: Porção anterior da nadadeira dorsal de <i>Gymnachirus texae</i> (modificado de Chapleau e Keast, 1988). | 97 |

| | |
|---|------------|
| Fig. 47: Porção anterior da nadadeira dorsal de <i>Gymnachirus nudus</i> (modificado de Ramos, 1998). | 98 |
| Fig. 48: Porção anterior da nadadeira dorsal das espécies do gênero <i>Apionichthys</i> | 100 |
| Fig. 49: Radiografia da porção anterior da nadadeira dorsal de <i>Apionichthys asphyxiatus</i> | 101 |
| Fig. 50: Cintura peitoral e pélvica p.o. de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B). | 103 |
| Fig. 51: Cintura peitoral e pélvica l.c. de <i>Achirus lineatus</i> (A) e <i>Apionichthys finis</i> (B). | 103 |
| Fig. 52: Cintura e nadadeira pélvica de <i>Apionichthys nattereri</i> p.o. (A) e l.c. (B). | 105 |
| Fig. 53: Cintura e nadadeira pélvica de <i>Apionichthys dumerili</i> p.o. (A) e l.c. (B). | 105 |
| Fig. 54: Cintura e nadadeira pélvica de <i>Apionichthys asphyxiatus</i> l.c. | 106 |

LISTA DE TABELAS

| | |
|---|------------|
| Tabela 1. Número de radiais supracranianos de representantes dos morfótipos da família Achiridae. n = número de indivíduos. | 36 |
| Tabela 2. Número de vértebras caudais nos Pleuronectiformes. | 41 |
| Tabela 3. Número lepdotríquios da nadadeira caudal de representantes dos dois morfótipos de da família Achiridae. | 91 |
| Tabela 4. Número de raios das nadadeiras pélvica e caudal das espécies de <i>Apionichthys</i> | 107 |

1. INTRODUÇÃO

Os peixes Pleuronectiformes são conhecidos como linguados, certamente devido à forma lateralmente comprimida e alta de seus corpos. A fase larval destes peixes é planctônica, seus corpos são compressiformes e, no estágio inicial, simétricos. À medida que se desenvolvem sofrem uma metamorfose que resulta na assimetria de parte dos ossos, músculos e nervos do crânio, dentição, escamação, nadadeiras pares, linha lateral cefálica e do tronco. Esta assimetria, resultado da metamorfose, difere em grau nos vários grupos de Pleuronectiformes. Durante a metamorfose, nos Psettodoidei (grupo que mantém o estado mais basal da ordem, segundo Chapleau, 1993 e Ramos, 1998), um dos olhos migra até o topo do crânio; nos demais (Pleuronectoidei), um dos olhos migra para o lado oposto, fixando-se junto ou próximo ao outro olho. Após o final da metamorfose, o animal torna-se demersal, passando a viver com o lado cego voltado para o substrato. O esqueleto, principalmente o cranial, sofre complexas modificações decorrentes da assimetria bilateral alcançada pelos adultos, tornando-se bastante especializado e é de fundamental importância na sistemática dos grupos que compõem os Pleuronectiformes (CERVIGÓN, 1966; RAMOS, 1998). Além de apresentar o corpo compressiforme e alto, a morfologia externa dos peixes da ordem Pleuronectiformes é caracterizada por uma ampla extensão das nadadeiras dorsal e anal, que ocupam toda a área das margens dorsal e ventral, até a base da nadadeira caudal: a nadadeira dorsal estende-se sobre a cabeça, podendo cobri-la completamente, e sua base, inclusive, projetar-se à frente da boca (em *Apionichthys*); a nadadeira anal estende-se anteriormente até bem próximo da abertura opercular (RAMOS, 1998; 2003a). A maioria das espécies mimetiza-se no substrato, podendo enterrar-se parcialmente, deixando exposta apenas a parte da cabeça portadora dos olhos e a abertura branquial do lado dos olhos. Quando faz incursões, utiliza o nado próximo ao substrato.

A ordem Pleuronectiformes é considerada um agrupamento monofilético por vários trabalhos que abordaram a morfologia do grupo, como os de Regan (1910), Lauder e Liem (1983), Hensley e Ahlstrom (1984), Chapleau (1993), Cooper e Chapleau (1998), Ramos (1998). O monofiletismo do grupo também é

confirmado por estudos moleculares como os de Berendzen e Dimmick (2002) e de Azevedo (2004). São reconhecidas 574 espécies desta ordem, distribuídas em aproximadamente 120 gêneros e 11 famílias (NELSON, 1994). A ordem está dividida atualmente em duas sub-ordens: Psettodoidei, com uma única família e um gênero com três espécies marinhas, sem representantes na costa brasileira, e Pleuronectoidei, agrupando as outras 10 famílias, com representantes tanto marinhos como de água doce (AZEVEDO, 2004). A família Achiridae, alvo de estudo deste trabalho, pertence a um grupo de peixes Pleuronectiformes denominado Soleomorpha, um termo cunhado por Ramos (1998) para se referir à antiga subordem Soleoidei, que incluía as famílias Achiridae, Soleidae e Cynoglossidae, e é um grupo monofilético. A subordem Soleoidei foi descartada por Chapleau e Keast (1988) e incluída na subordem Pleuronectoidei, por formarem ambas um único grupo monofilético. Os Soleomorpha são um grupo circuntropical, sendo a família Achiridae limitada às Américas, a família Soleidae não ocorre nas Américas, e a família Cynoglossidae tem distribuição circuntropical, ocorrendo em todos os continentes (MUNROE, 1998; RAMOS, 1998). Segundo Figueiredo e Menezes e (2000), na costa brasileira ocorrem representantes das famílias Achiridae, Bothidae, Cynoglossidae, Paralichthyidae e Pleuronectidae.

Os Pleuronectiformes apresentam um modo bastante diferenciado de captura de suas presas, sendo seu aparelho oromandibular bastante estudado: Traquair (1865), Cunningham (1890), Kyle (1921), Norman (1934), Van Dobben (1935), Yazdani (1969), Burgin (1987), Ramos (1998) e Medeiros (2007) descreveram a assimetria das maxilas destes peixes. Este grupo de peixes é formado por espécies predadoras carnívoras, utilizando-se de sua capacidade de mimetismo para captura de suas presas. Na família Achiridae, o principal item alimentar são os Poliquetas (FUTCH et al. 1972; BUSSING, 1998; KEITH et al. 2000).

Os Pleuronectiformes capturam suas presas na coluna d'água, acima de seus corpos. Porém, segundo Van Dobben (1935), Yazdani (1969) e Ramos (1998), este mecanismo de captura não é geral de toda a ordem. Estes autores sugerem que os Soleomorpha são capazes de capturar suas presas à frente e abaixo de seus corpos. Van Dobben (1935) foi o primeiro autor a afirmar que os ramos das maxilas nos lados cego e ocular podem trabalhar independentemente.

Em um indivíduo que não está se alimentando, o lado cego da boca permanece em repouso, enquanto o lado ocular é mantido em funcionamento para a tomada de água, de acordo com Yazdani (1969). Segundo este autor, o lado ocular das maxilas desempenha a função de ventilação e o lado cego está relacionado com a captura de alimento. Ramos (1998) confirmou parte destes fenômenos no campo com a observação de um espécime de *Apionichthys seripierriae* mantido em um saco plástico após a captura – o espécime mantinha seu corpo preso contra a parede do saco plástico, sem que este lado do corpo exibisse qualquer movimento, enquanto ventilava suas brânquias normalmente, utilizando a face ocular do aparelho orobranquial. Um lado pode coadjuvar a ação do lado oposto, como demonstrado por Medeiros (2007), que corrobora a afirmação de Van Dobben (1935) e Yazdani (1969), de que as duas metades das maxilas podem atuar também em conjunto. Os Soleomorpha apresentam três mecanismos de abertura do aparelho oromandibular: são capazes de mover apenas a face ocular, apenas a face cega, ou ambos os lados da boca, simultaneamente, e as maxilas do lado cego destes animais funcionam como uma probóscide voltada para o substrato, com a qual capturam suas presas (YAZDANI, 1969). Corroborando esses achados, Medeiros (2007) demonstrou esta independência das duas metades do aparelho oromandibular nas espécies de Soleomorpha por ele estudadas. No entanto, este mecanismo diferenciado, exclusivo de Soleomorpha, certamente não ocorre em todas as espécies do grupo: duas espécies do gênero *Apionichthys* (*A. asphyxiatus* e *A. rosa*) não possuem abertura opercular no lado ocular – esta ausência implica, provavelmente, que este mecanismo não funciona da mesma maneira em todas as espécies de Soleomorpha e representa uma condição especializada em relação aos demais (RAMOS, 1998). Cunningham (1890) afirma que *Solea solea* (Soleidae) tateia o substrato com o lado cego da cabeça e captura suas presas através de uma rápida sucção realizada com a face da boca voltada para o substrato. Ele também afirma que esta espécie é capaz de capturar apenas presas que repousam sobre o substrato ou imersas nele e que possam ser cobertas com a superfície da cabeça do peixe voltada para o substrato. Um estudo não publicado sobre o comportamento alimentar de *Trinectes paulistanus* (Robson T. C. Ramos, com. pess.) demonstra que todas as observações descritas acerca de *S. solea* por Cunningham (1890), se aplicam à espécie *T. paulistanus*, exceto pelo fato de

que esta última espécie é também capaz de capturar presas à sua frente, sem que seja um imperativo na forma de captura, cobrir a presa com o lado cego da cabeça, embora também o façam.

A família Achiridae é um grupo monofilético (CHAPLEAU, 1988; CHAPLEAU e KEAST, 1988; RAMOS, 1998; AZEVEDO, 2004), considerada por Nelson (1994) como composta por 28 espécies distribuídas em nove gêneros. Walker e Bollinger (2001) descreveram uma nova espécie do gênero *Trinectes*. Os gêneros *Achiropsis*, *Soleonasus*, *Pnictes* e *Apionichthys* foram revisados recentemente por Ramos (2003a). Nesse trabalho, o autor sinonimizou *Achiropsis*, *Soleonasus* e *Pnictes* sob *Apionichthys*, reduzindo o número de gêneros da família a seis, e descreveu quatro novas espécies, ampliando o número de espécies descritas válidas a 33. A descrição de uma nova espécie de *Achirus* está sendo preparada pelo grupo de estudo de Soleomorpha Neotropical da Universidade Federal da Paraíba, e três outras espécies da família Achiridae não descritas foram detectadas pelo mesmo grupo, indicando que o número de espécies conhecidas tende a aumentar. A distribuição da família está restrita às Américas, em seis gêneros: *Hypoclinemus* Chabanaud, 1928 (duas espécies, uma não descrita), *Catathyridium* Chabanaud, 1928 (três espécies), *Achirus* Lacépède, 1802 (onze espécies, duas não descritas), *Trinectes* Rafinesque, 1932 (dez espécies, uma não descrita), *Gymnachirus* Kaup, 1858 (três espécies) e *Apionichthys* Kaup, 1858 (oito espécies).

Alguns autores, além dos citados acima, fizeram estudos sobre a osteologia dos Pleuronectiformes, entre eles, Gregory (1959), Woolcott et al. (1968), Hussain, (1981), Bürgin (1986), Chapleau (1986; 1988), Brewster (1987), Hoshino e Amaoka (1998), Wangemans e Vandewalle (1999; 2001), Kobelkowsky (2002) e Astarloa (2005). Estudos osteológicos, na ordem Pleuronectiformes, como em outras ordens de peixes, são ferramentas importantes para a proposição de identidades taxonômicas e de relações filogenéticas, como é o caso dos trabalhos de Chabanaud (1928), Norman (1934), Chapleau (1986; 1988), Chapleau e Keast (1988), Hoshino e Amaoka (1998), Ramos (1998; 2003a). A morfologia externa, coloração e morfometria são consideradas, por alguns autores, aspectos não muito práticos na diferenciação das espécies de Pleuronectiformes, o que demanda estudos osteológicos (PEQUENO E PLAZA, 1987 *apud* ASTARLOA, 2005), embora Ramos (2003a)

tenha demonstrado que a coloração pode ser um caráter bastante informativo na família Achiridae, sendo muito útil na definição dos táxons específicos. As informações osteológicas também são fundamentais em estudos de alimentação, visto que o conteúdo estomacal normalmente está bastante digerido, freqüentemente restando ossos que podem possibilitar a identificação da presa (ASTARLOA, 2005).

A independência mecânica dos elementos ósseos do lado ocular em relação ao lado cego e todas as suas decorrências funcionais, como discutido acima, fazem dos Soleomorpha candidatos especiais a um estudo osteológico mais aprofundado, visto que este mecanismo diferenciado está certamente relacionado a várias modificações do esqueleto e da estrutura de músculos e tendões, especialmente do lado cego, como demonstrado por Medeiros (2007). Este grupo exibe o grau mais alto de assimetria dos elementos que compõem o aparelho oral dentro dos Pleuronectiformes (RAMOS, 1998; MEDEIROS, 2007).

Exceto pelo estudo de desenvolvimento osteológico de *Achirus lineatus* (FUTCH et al. 1972) e de um estudo de miologia e osteologia dos gêneros *Achirus* e *Trinectes*, tendo sido examinadas as espécies *A. achirus*, *A. lineatus*, *A. novvae*, *T. paulistanus* e *T. inscriptus* (CERVIGÓN, 1985), inexistem estudos osteológicos descritivos sobre as espécies da família Achiridae. Ramos (1998) inclui algumas informações sobre a osteologia da família, mas seu foco de estudo osteológico esteve voltado para a busca de caracteres que embasaram as hipóteses filogenéticas propostas por este autor. Ramos (2003a), além de aspectos morfológicos externos, utilizou-se de caracteres osteológicos para diagnosticar *Apionichthys*. Delamater e Courtenay (1973) descreveram as escamas do gênero *Trinectes*.

1.1 A família Achiridae.

Estudos de morfologia dos Soleomorpha neotropicais, em andamento na Universidade Federal da Paraíba, revelaram a existência de dois morfótipos facilmente distinguíveis na família Achiridae (Fig. 1): um basal, que compreende os gêneros *Hypoclinemus*, *Catathyridium*, *Achirus*, *Trinectes* e *Gymnachirus*, e um derivado, que compreende o gênero *Apionichthys* (*sensu* Ramos, 2003a).

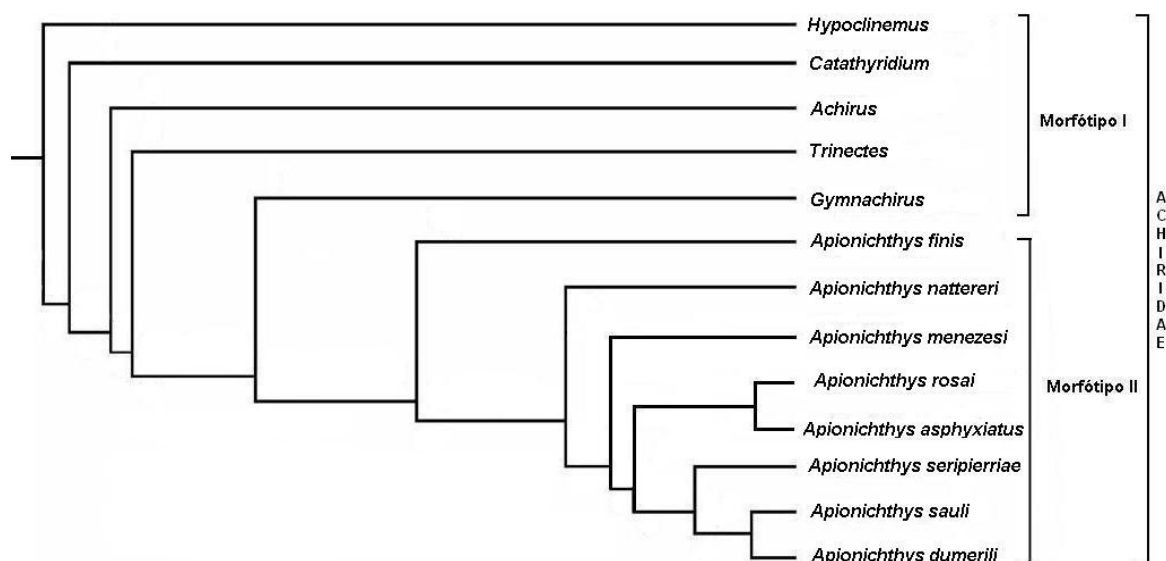


Fig. 1: Distribuição das espécies componentes dos dois morfótipos da família Achiridae em um cladograma que propõe uma história filogenética do grupo (modificado de Ramos, 1998).

O morfótipo basal (Fig. 2 A) é caracterizado por apresentar: (1) a área supracraniana da nadadeira dorsal estendendo-se até a margem anterior da maxila superior, uma pequena projeção tegumentar encobrendo o extremo anterior dos pré-maxilares, e o primeiro raio da nadadeira dorsal inserido em um nível que coincide com a margem anterior do pré-maxilar ou levemente anterior a ele, (2) o primeiro raio da nadadeira pélvica que está inserido após a abertura branquial, (3) a abertura branquial é ampla e contínua entre as duas hemicâmaras por sobre o istmo.

O morfótipo derivado (Fig. 2 B) é caracterizado por apresentar: (1) a nadadeira dorsal estendendo-se além do crânio, ao ponto que a margem anterior da boca está oculta sob uma projeção da porção supracraniana e da parte correspondente de raios da nadadeira dorsal, o primeiro raio inserido imediatamente à frente da sínfise mandibular; (2) a nadadeira pélvica estende-se sob o crânio, de forma que o primeiro raio desta nadadeira insere-se logo abaixo do extremo ventral da sínfise mandibular; (3) as aberturas branquiais são obstruídas ventralmente (conseqüência do caráter 2), ficando restritas a uma fenda lateral (como já explicitado acima, duas espécies de *Apionichthys* não têm

abertura branquial no lado ocular). Os aspectos listados acima denotam o alto nível de especialização alcançado pelas espécies do gênero *Apionichthys*, o que os distingue facilmente dos demais gêneros da família.

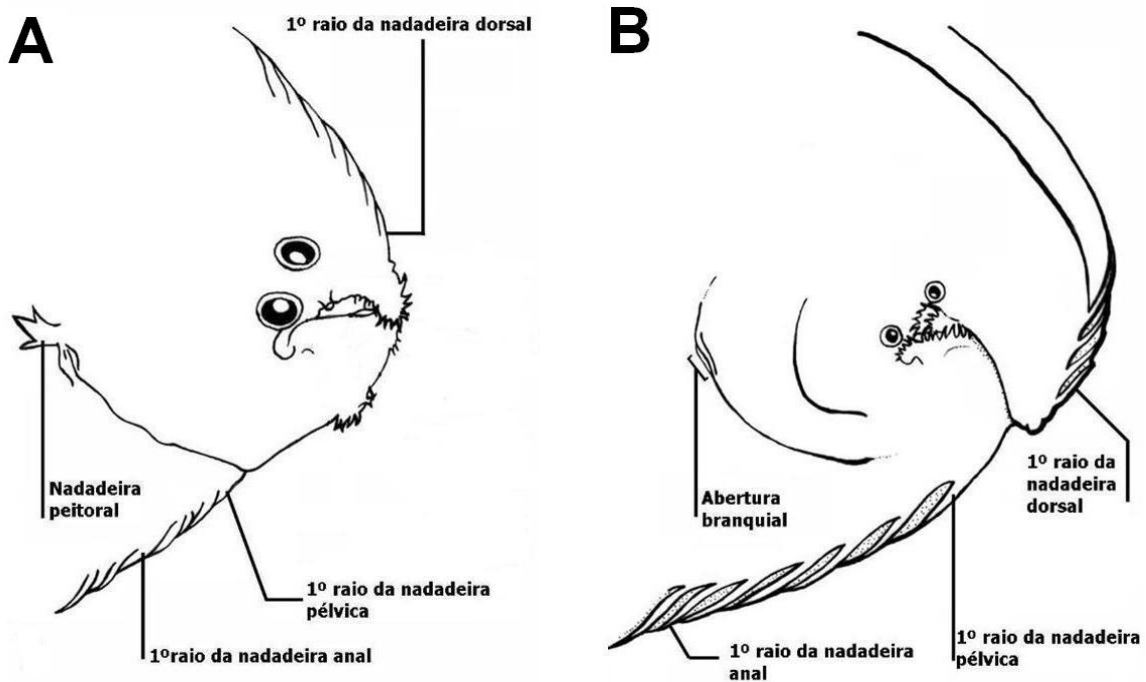


Fig. 2: Caracteres diagnósticos externos do morfótipo basal (A), representado por um espécime de *Hypoclinemus mentalis*, e do morfótipo derivado (B), representado por um espécime de *Apionichthys dumerili* (modificado de Ramos, 2003a).

O gênero *Hypoclinemus* é o mais basal da família (Fig. 3) e se distingue dos outros gêneros pela ausência de caracteres autopomórficos. *Catathyridium* é monofilético baseado em uma sinapomorfia. *Achirus*, em três, *Trinectes*, em duas e *Gymnachirus*, em sete sinapomorfias (RAMOS, 1998). Os gêneros do morfótipo basal ocorrem desde ambiente marinho a ambiente de água doce, com espécies exclusivamente marinhas ou exclusivamente de água doce.

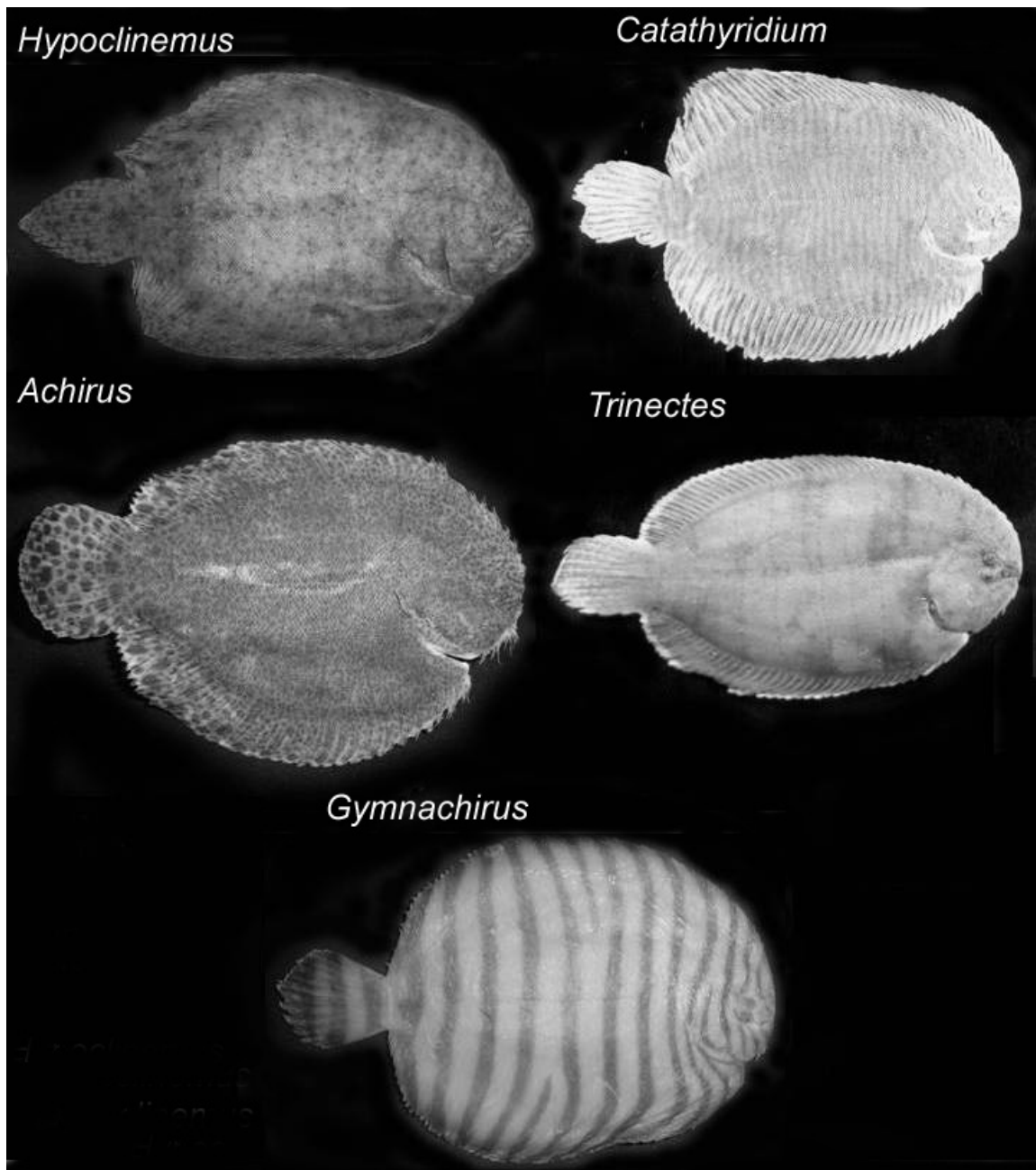


Fig. 3: Gêneros do morfótipo basal da família Achiridae.

Ramos (2003a) realizou uma análise cladística baseada em 23 caracteres morfológicos e demonstrou que *Apionichthys* é um grupo distinto dos outros achirídeos por oito sinapomorfias.

Oito espécies foram reconhecidas em *Apionichthys* por Ramos (2003a) (Fig. 4): *A. finis*, de Tumatumari (Rio Potaro, Bacia Essequibo) e porções média e superior da Bacia do Amazonas; *A. nattereri* do alto e baixo Amazonas; *A. asphyxiatus*, conhecido apenas de um espécime coletado no Rio Amazonas, e do holótipo, cujos dados de coleta são insuficientemente registrados (“Goyaz,

Brazil”); *A. rosai*, do alto e baixo Amazonas; *A. menezesi*, do Rio Napo e Rio Negro, bacia do Amazonas, e Caura, bacia do Orinoco; *A. seripierriae*, dos rios Juruá, Amazonas e Aguarico, bacia do Amazonas; *A. sauli*, dos rios Metica e Guárico, bacia do Orinoco; e *A. dumerili*, de áreas estuarinas dos rios Orinoco, Coratjin, Oiapoque, Amazonas e Grajaú, e de áreas marinhas sob influência desses rios.

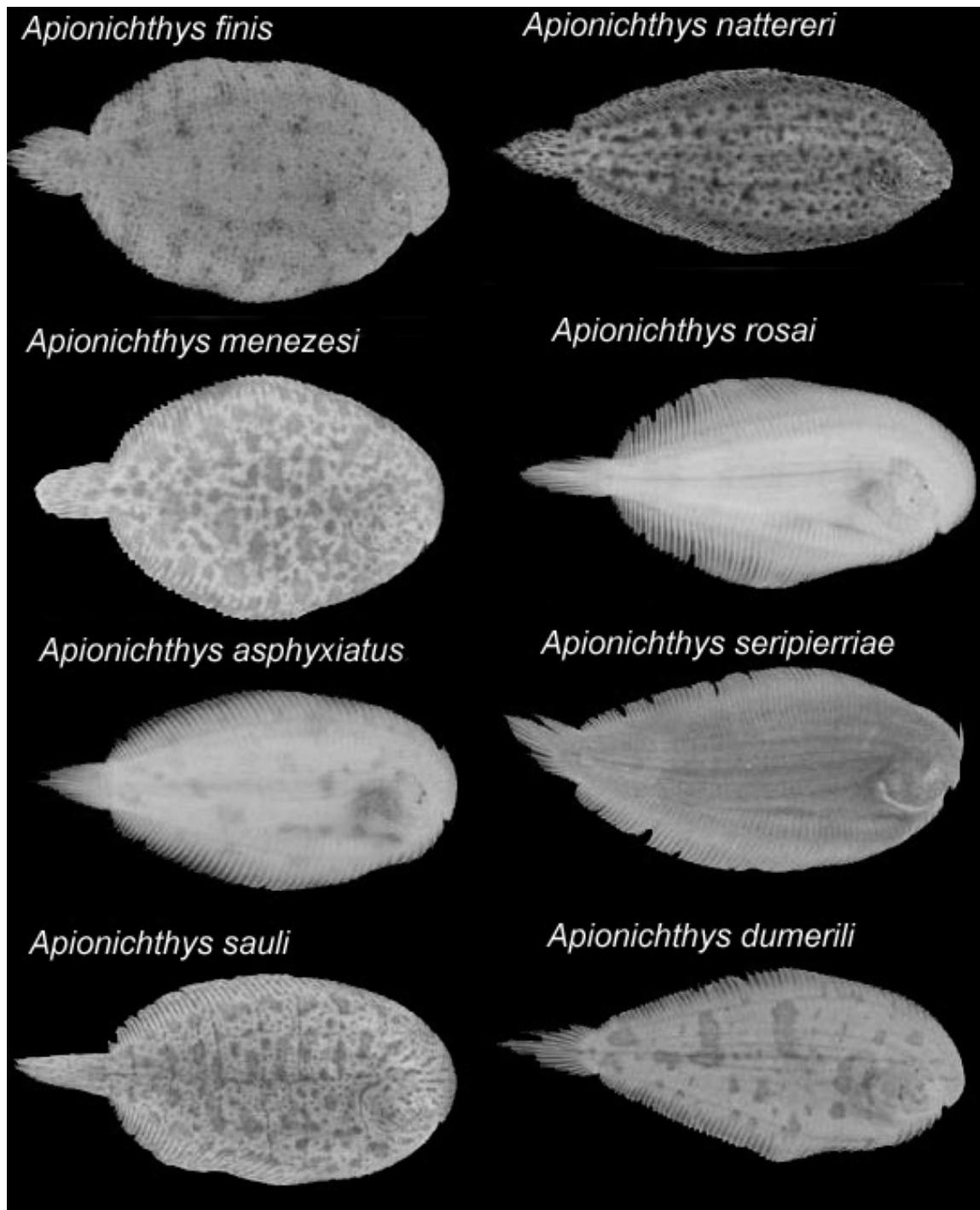


Fig. 4: Espécies do gênero *Apionichthys*, morfótipo derivado.

Apesar das importantes contribuições dos autores acima citados sobre a morfologia dos Soleomorpha, as especializações deste grupo continuam pouco esclarecidas e necessitam ser avaliadas através de estudos osteológicos das espécies que o compõem. O presente trabalho pretendeu aprofundar a análise da osteologia da família Achiridae a partir de uma abordagem histórica, de forma a contribuir para ampliar o conhecimento da evolução da forma dentro do grupo dos Pleuronectiformes.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral:

Descrever a osteologia da família Achiridae, com ênfase no gênero *Apionichthys*.

2.2 Objetivos específicos:

1. Descrever a osteologia de *Achirus lineatus* e compará-la com aquela das demais espécies do morfótipo basal, descrevendo as variações presentes.
2. Analisar a osteologia de *Apionichthys finis*, comparando-a com aquela de *A. lineatus* e com aquela das demais espécies do gênero *Apionichthys*, e descrever as variações presentes.
3. Investigar autapomorfias que reforcem a definição do gênero *Apionichthys* e das espécies que o compõem.
4. Reavaliar os sub-grupos de Achiridae propostos por Ramos (1998), com base nas análises estabelecidas no presente estudo.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

Foram examinados 47 espécimes diafanizados e corados pertencentes aos 5 gêneros representantes do morfótipo basal e 13 espécimes do morfótipo derivado (ver Material examinado). Não há exemplares diafanizados de *Apionichthys asphyxiatus*, da qual são conhecidos apenas dois espécimes, um deles, o holótipo. O número reduzido de réplicas de cada espécie do gênero *Apionichthys* se deve à escassez de espécimes conhecidos deste grupo (de *A. rosai* e *A. seripierriae* apenas 5 e 3 exemplares, respectivamente); de *A. dumerili* se conhece um número maior de espécimes.

O gênero *Achirus* foi utilizado como referencial para a descrição osteológica do morfótipo basal, representado por *Achirus lineatus*, exceto quando descrevendo o esqueleto da nadadeira caudal, para a qual foi utilizada como base a espécie *Achirus* sp., pelo fato de que esta espécie possui um estado mais basal da organização do esqueleto caudal. *Apionichthys finis* foi utilizada como referencial do morfótipo derivado (gênero *Apionichthys*). Esta espécie foi escolhida por exibir os caracteres mais basais dentro de *Apionichthys* (RAMOS, 2003a). Os caracteres das outras espécies que diferem de *A. finis* foram descritos como variações dentro do gênero, seguindo o modelo utilizado por Chapleau (1988).

Foram utilizados espécimes diafanizados e corados (Fig. 5) articulados e desarticulados. O processo de diafanização consiste no clareamento da musculatura e coloração de ossos e cartilagens para sua visualização em posição anatômica original, que permite o estudo da relação posicional e da forma de cada um dos elementos que compõem os esqueletos. A diafanização seguiu modificação do método de Taylor e Van Dyke (1985) proposta por De Pinna (1993). Foram utilizadas radiografias (Fig. 6) como fonte adicional de dados, especialmente, de *Apionichthys asphyxiatus*, devido à ausência de espécimes disponíveis para diafanização.

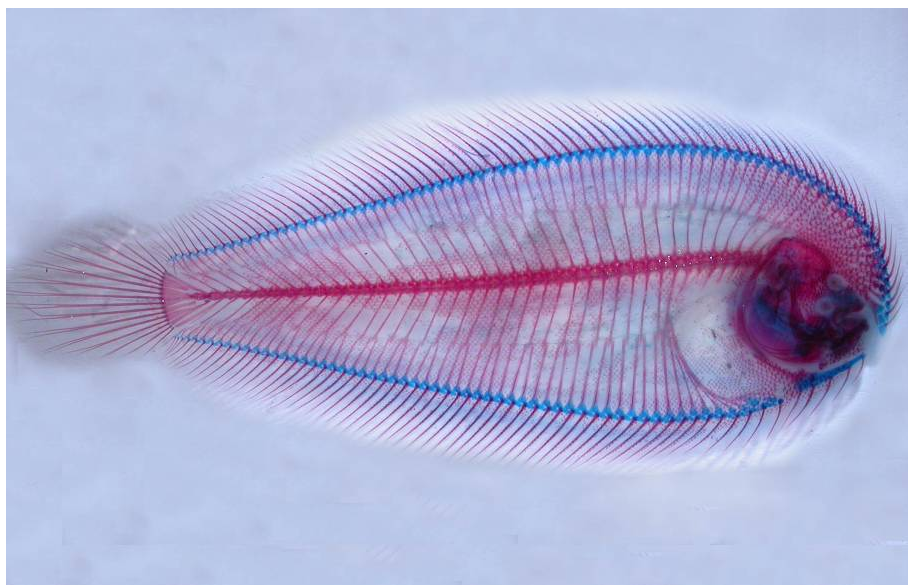


Fig. 5: Esqueleto de um espécime diafanizado e corado de *Apionichthys nattereri* - MZUSP 51862.

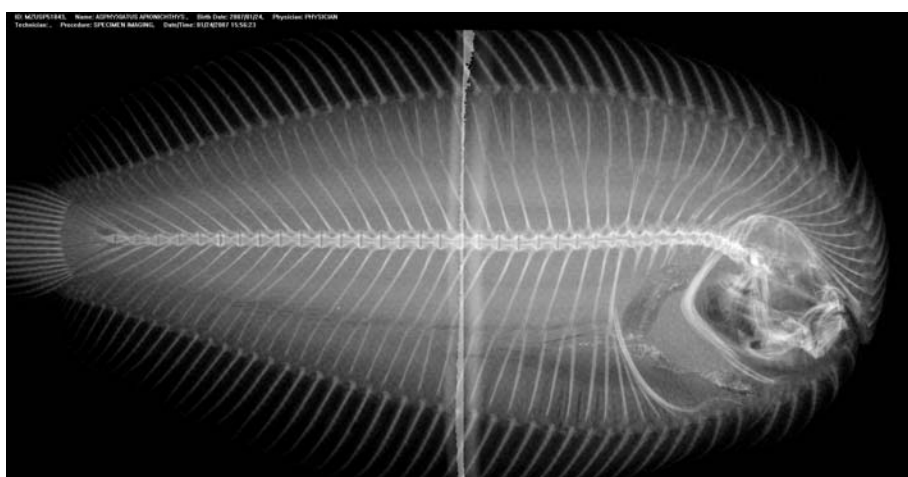


Fig. 6: Radiografia de um espécime de *Apionichthys asphyxiatus* - MZUSP 51843.

A osteologia da família Achiridae foi descrita utilizando dois morfótipos, um basal e um derivado. As interpretações apresentadas neste trabalho quanto à decisão sobre considerar uma determinada condição como apomórfica ou plesiomórfica baseou-se nas hipóteses geradas por Chapleau (1993) e Ramos (1998), quando se considerando o nível de generalidade familiar ou mais amplo; quando as análises se ativeram ao gênero *Apionichthys*, estas interpretações seguiram Ramos (2003).

As observações dos esqueletos diafanizados foram realizadas com microscópios estereoscópicos do Laboratório de Ictiologia da UFPB. As

ilustrações das estruturas esqueléticas foram preparadas com uma câmara clara acoplada a um microscópio estereoscópio.

A nomenclatura adotada para os elementos esqueléticos seguiu Chapleau (1988), exceto aquela dos processos dos maxilares e pré-maxilares, que seguiu Yazdani (1969). Adicionalmente, foi empregado o termo côndilo pré-maxilar secundário, denominação de um dos processos dos maxilares, proposta por Ramos (1998). O nome dos ossos em português seguiu Castro e Castro (1987). As contagens dos lepidotríquios e dos hipurais da nadadeira caudal foram apresentadas no sentido ventral-dorsal, seguindo Futch et al. (1972) e Gosline (1961). Os termos “l.c.” e “l.o.” foram utilizados para referir os lados cego e ocular, respectivamente.

As fotos representativas das espécies utilizadas neste trabalho foram obtidas de Ramos (1998). O lado direito (lado ocular nos Achiridae) foi representado em fotos e desenhos, quando foram cedidas informações de apenas um dos lados.

Nas descrições, um determinado grupo de estruturas foi observado intacto e a descrição realizada, conservando-se a informação de relação entre os ossos e suas posições naturais. Em seguida, o conjunto foi desarticulado e as estruturas descritas e representadas separadamente. As descrições foram realizadas com base no lado ocular. As diferenças no lado cego foram destacadas, quando existentes.

Foi utilizado o termo “par” para os ossos que ocorrem nos dois lados do corpo e “ímpar”, para aqueles que não são bilaterais.

O esqueleto foi dividido em regiões, seguindo Futch et al. (1972), com modificações introduzidas pelo autor do presente estudo:

- **Divisões do esqueleto e abreviaturas.**

Esqueleto Axial Craniano:

Neurocrânio

Região olfatória

| | |
|----------------------|------------------|
| Etmóide..... | etm. |
| Etmóide lateral..... | etm. lat. |
| Vômer..... | vom. |
| Nasal..... | nas. |

Região orbital

| | |
|---|--------------------|
| Frontal direito..... | fro. dir. |
| Frontal esquerdo..... | fro. esq. |
| Pterofenóide..... | pte. |
| Região ótica e Basicranial | |
| Esfenótico..... | esf. |
| Pterótico..... | pto. |
| Pró-ótico..... | pró.-óti, |
| Parietal..... | par. |
| Epoccipital..... | epi. |
| Supra-occipital..... | sup.-ocp. |
| Exoccipital..... | exo. |
| Basioccipital..... | bas. |
| Paraesfenóide..... | paf. |
| Branquiocrânio | |
| Arco mandibular | |
| Pré-maxilar..... | pré.-max. |
| Maxilar..... | max. |
| Dentário..... | den. |
| Ângulo-articular..... | ang-art. |
| Retroarticular..... | ret. |
| Processos | |
| Processo coronóide do dentário..... | pro.cor.den. |
| Processo coronóide do ângulo-articular..... | pro.con.ang. |
| Processo acessório..... | pro. Aces. |
| Processo articular..... | pro. art. |
| Processo dorsal..... | pro. dor. |
| Côndilo pré-maxilar primário..... | con. pré-max. pri. |
| Côndilo pré-maxilar secundário..... | con. pré-max. sec |
| Côndilo cranial..... | con. Cran. |
| Processo ascendente..... | pro. Asc |
| Suspensório + Série opercular | |
| Palatino..... | pal. |
| Metapterigóide..... | met. |
| Ectopterigóide..... | ect. |
| Endopterigóide..... | end. |
| Hiomandibular..... | hio. |
| Simplético..... | sim. |
| Quadrado..... | qua. |
| Opérculo..... | ope. |
| Subopérculo..... | sub. |
| Interopérculo..... | int. |
| Pré-opérculo..... | pré.-ope |
| Aparelho hióideo | |
| Basi-hial..... | bas.-h. |
| Inter-hial..... | int.-h. |
| Cerato-hial anterior..... | cer.-h.a. |
| Cerato-hial posterior..... | cer.-h.p. |

| | |
|--|---------------|
| Hipial dorsal..... | hip.d. |
| Hipial ventral..... | hip.v. |
| Uro-hial..... | uro.-h. |
| Raio Branquiostégio..... | rai.brq. |
| Aparelho branquial | |
| Basibranquial..... | bsb. |
| Hipobranquial..... | hpb. |
| Ceratobranquial..... | crb. |
| Epibranquial..... | epb. |
| Faringo-branquial..... | far.-bra. |
| Esqueleto Axial Pós-craniano (incluído esqueleto caudal): | |
| Vértebra pré-caudal..... | ver.pré.-cau. |
| Vértebra caudal..... | ver.cau. |
| Espinho neural..... | esp.neu. |
| Espinho hemático..... | esp.hem. |
| Epural..... | epu. |
| Paripural..... | pah. |
| Hipurial..... | hip. |
| Pré-zigapófise..... | pré.-zig. |
| Pós-zigapófise..... | pós.-zig. |
| Lepdotríquio..... | lep. |
| Esqueleto Apendicular (peitoral, pélvico, dorsal, anal) | |
| Pós-temporal..... | pós.-tem. |
| Cleitro..... | cle. |
| Supracleitro..... | sup. |
| Complexo coraco-escapular..... | com.cor.esc. |
| Osso pélvico..... | oss.pel. |
| Radiais proximais..... | rad.pro. |
| Radiais distais..... | rad.dis. |

3.2 Material examinado

ACHIRIDAE

Morfótipo basal

Achirus lineatus LIUEFS – 4338, 1 Praia do Cabuçu, Saubará, Bahia, Brasil; UFPB 2069, 1 (69.6), rio Paraíba do Norte, Cabedelo, Paraíba, Brasil; UFPB 3222, 1 (88.8), Lucena, Paraíba, Brasil; *Achirus* sp. LIUEFS 4455, 1 (69,4) Rio Mucuri, Salinas da Margarida, Bahia de todos os Santos, Bahia, Brasil. *Achirus achirus*, UFPB 2828, 1 (105.6), rio Paraíba do Norte, Cabedelo, Paraíba, Brasil; UFPB S/N (A250), USNM – 286780, 2, Rio Amazonas, Pará, Brasil; 1 (81,0); *Achirus declivis*, UFPB 1259, 1 (60.8) rio Paraíba do Norte, Cabedelo, Paraíba,

Brasil; UFPB 1139, 1 (63.2), rio Paraíba do Norte, Cabedelo, Paraíba, Brasil; *Achirus klunzingeri*, USNM 144773, 1 (42,7), canal zone, Miraflores locks (lower chambers) Panama; USNM 144783, 1 (47,9), Pacific coast probably farfan beach (label lost) near Balboa, Panamá; *Achirus mazatlanus*, FMNH 93692, 1 (101,8), La Venadona, Jiquilisco Bay, El Salvador; USNM 286773, 1, El Salvador, Saite, El Salvador; *Achirus novae*, USNM 233585, 1 (56,4), cano chivera, isla chivera, near Barrancas, Venezuela; *Achirus scutum*, FMNH 93688, 2 (54,3-55,8), La Venadona, Jiquilisco Bay, El Salvador; USNM 220787, 1 (69,3), Jiquilisco Bay, El Salvador; *Catathyridium garmani*, MZUSP 51417, 1 (92.9), rio Itajaí-Açu, Santa Catarina, Brasil; *Catathyridium jenynsi*, MZUSP 45707, 1 (83.1), rio Uruguay, praia La Agraciada, Soriano, Uruguai; MZUSP 16247, 1 (60,2), rio Uruguai, Cantão de São Marcos, Uruguiana, Rio Grande do Sul; *Catathyridium lorentzii*, NRM 33118, 2 (30.2-42.8), rio Tebicuary at Cento-cué, rio Paraguay drainage, Misiones, Paraguay; *Gymnachirus cf nudus*, UFRGS 4617, 2 (79.0-3392.6), Garopaba, Santa Catarina, Brasil; *Gymnachirus cf texae*, FMNH 45423, 2 (63.8-82.4), Oregon Sta. 710, Gulf of Mexico; *Hypoclinemus mentalis*, MZUSP 7084, 1 (71,7), rio Canumã, Amazonas. MZUSP 26194, 1 (63,2), rio Ucayali, Bagazan, Cel. Portillo, Peru. MZUSP 33372, 1 (86,0), rio Uraricoera, Maracá, Pará, Brasil. MZUSP 33373, 1 (73,5), rio Trombetas, 20 km acima da boca, beira do rio, Pará, Brasil. MZUSP 33377, 1 (124,2), rio Xingu, Belo Monte, Pará, Brasil. MZUSP 51391, 1 (64,1), igarapé Muru, rio Tocantins, abaixo de Tucuruí, Pará. MZUSP 51410, 1 (84,7), rio Japurá, aproximadamente 50 km da foz, Manacabi, Amazonas, Brasil; *Trinectes fimbriatus*, USNM 291011, 2 (55,8-67,4), Gulf of Panama, Panamá; *Trinectes foncessensis*, FMNH 61595, 1 (114,0); *Trinectes fluviatilis*, USNM 293385, 2 (27,2-30,4), Darien Prov., rio Tuirá 2-3 km above Pinogana, Panamá; *Trinectes maculatus*, UFPB 3594, 2 (66.6-83.5), off Pascagoula, Miss. just inside Petit bars, Sta. 50, Jackson, Mississippi, USA; *Trinectes cf microphythalmus*, MZUSP 4357, 1 (53,4), Atafona, Rio de Janeiro, Brasil; UFPB S/N, 3 (34,4-54,4), Santos, SP, Praia do Perequê, Guarujá, São Paulo, Brasil; *Trinectes paulistanus*, MZUSP 51203, 1 (68.3), Lagoa do Mundaú, Maceió, Alagoas, Brasil; MZUSP 51991, 1 (58.3), Itanhaém, São Paulo, Brasil.

Morfótipo derivado

Apionichthys finis, UFPB 3548, 1 (54.9 mm), rio Jaci-Paraná, aproximadamente 40 km acima de Jaci-Paraná (próximo de Três Marias), Rondônia, Brasil; INPA 10988, 1 (55.3 mm), rio Jaci-Paraná, aproximadamente 40 km acima de Jaci-Paraná (próximo de Três Marias), Rondônia, Brasil; *Apionichthys nattereri*; MZUSP 51862, 1 (86.9 mm), Oriximiná, Pará, Brasil; MZUSP 51766, 1 (52.8 mm), rio Solimões, Paraná das Panelas, Tonantins, Amazonas, Brasil; *Apionichthys rosai*, MZUSP 51859, 1 (34,5 mm), rio Amazonas, próximo do Porto de Moz, Pará, Brasil; *Apionichthys menezesi*, MZUSP 31052, 1 (31.4 mm), rio Negro, Rosa Maria, Amazonas, Brasil; MZUSP 51842, 1 (30.1 mm), rio Negro, próximo do Solimões, Manaus, Amazonas, Brasil; *Apionichthys seripierriae*, MZUSP 51861, 1 (70.8 mm), rio Amazonas, sobre rio Madeira, Amazonas, Brasil; *Apionichthys sauli*, ANSP 163856, 1. (49.6 mm), rio Metica, 1 km (a jusante) da conexão do Metica com Lake Mozambique, Meta, Venezuela; ANSP 163854, 1 (55.1 mm), rio Metica, Along a point on the N do Lake Mozambique, Hacienda Mozambique, Meta, Venezuela; *Apionichthys dumerili*, UFPB 3597, 2 (70.6 – 83.3 mm), Boca do Vigia, Pará, Brasil; MZUSP 51774, 1 (40.4 mm), rio Jari, acima do rio Amazonas, Monte Dourado, Pará, Brasil.

Pleuronectiformes: material comparativo.

CYNOGLOSSIDAE

Symphurus atramentatus, 3 (52,6-62,8), Arena Bank, Gulf of California, Baja California Sur, Mexico; *Symphurus elongatus*, FMNH 70801, 1 (119,0), río Ucayali, Yarinacocha, Peru; *Symphurus tessellatus*, MZUSP 51990 2 (107.2-119.6), Guarujá, São Paulo, Brasil;

SOLEIDAE

Aseraggodes dubius, USNM 137667, 2 (44,3-49,6), P.I. Mindanao, Davao, Filipinas; *Aseraggodes klunzingeri*, USNM 217314, 2 (43,3-67,9), 08° 12' S, 142° 3' E, Papua New Guinea, *Heteromictaris cf japonica*, USNM 056371, 1 (99,3), Tokio, Japão; *Solea elongata*, MCZ 59300, 2 (67.8-81.2), Kuwait Bay, Kuwait.

SAMARIDAE

Samariscus triocellatus, USNM 324733, 2 (38.9-41.1), Ouvea Atoll, Ile Haute; deep surge Channel on ocean side of reef at west end of islet, Loyalty Islands.

RHOMBOSOLEIDAE

Rhombosolea plebeia, ANSP 121539, 2 (74.4-127.2), New Zealand; *Oncopterus darwinii*, MZUSP 51413, 1 (55.0), Bombinhas, Santa Catarina, Brasil.

POECILOPSETTIDAE

Poecilopsetta albomarginata, USNM 184975, 3 (76.5-89.5), 07 34' N 54 50' W, Surinam.

BOTHIDAE

Bothus maculiferus, MZUSP 40424, 1 (67,3); *Bothus podus*, MZUSP 37384, 2 (56,8-67,3), Baía de São Jorge, Líbano; *Monolene antillarum*, MZUSP 52491, 2 (43,8-69,9), 34° 28' S, 51° 50' W, Rio Grande do Sul, Brasil; *Syacium micrurum*, MPEG 1838, 1 (87.5), Costa do Amapá, Amapá, Brasil.

PARALICHTHYIDAE

Citarichthys arenaceus, MZUSP 52479, 1 (76,2), Aracajú, Sergipe, Brasil; *Citarichthys spilopterus*, MZUSP 52481, 2 (57,5-72,9), Ubatuba, São paulo, Brasil; *Etropus crossotus*, MZUSP 52480, 2 (65,8-78,1), Ponte do leste, Cananéia, São Paulo; *Paralichthys isoceles*, MZUSP 52485, 1 (110,9), 31° 19' S, 50° 22' W, Rio Grande do Sul, Brasil; MZUSP 52482, 1 (96,6), 33° 08' S, 50° 45' W, Rio Grande do Sul, Brasil; *Paralichthys patagonicus*, MZUSP 52483, 1 (124,7), 29° 31' S, 48> 35' W, Rio Grande do Sul, Brasil; *Paralichthys triocellatus*, 1 (123,1), 31° 03' S, 49° 46' W, Rio Grande do Sul, Brasil.

PSETTODIDAE

Psettodes belcheri USNM 261353, 2 (184,6-201,5) 05° 59' N 10° 09' W, Libéria; *Psettodes erumei*, USNM 282709, 1 (115.3), off Is. Ajuz. about 16 miles South of Massawa, Ethiopia South Channel, Etiópia.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Generalidades sobre os Pleuronectiformes e sobre os morfótipos da família Achiridae.

A forma geral dos Pleuronectiformes é relativamente alongada: a relação entre comprimento padrão e a maior altura (excluídas as nadadeiras dos Pleuronectiformes não-Soleomorpha) varia de 2,0 a 3,1 vezes, exceto pelos Bothidae, que apresentam corpos mais curtos (1,0 a 2,0 vezes); nos Soleomorpha, os Cynoglossidae (3,5 a 3,8) e os Soleidae (2,3 a 2,7) têm corpos mais alongados; nos Achiridae, as espécies do morfótipo basal (Fig. 7 A) têm corpos mais curtos (1,5 a 1,8) e aquelas do morfótipo derivado (Fig. 7 B), corpos mais alongados (2,2 a 2,6), exceto por *A. menezesi* que tem corpo mais curto (1,7). Adicionalmente, as espécies do morfótipo basal e *A. menezesi* (morfótipo derivado) têm raios das nadadeiras dorsal e anal mais longos que em outros grupos, o que lhes confere um aspecto mais arredondado. No geral, a forma corporal das espécies do morfótipo basal varia de arredondada a ovalada enquanto aquela das espécies do morfótipo derivado varia de oval a alongada.

Detalhes sobre a morfologia externa dos morfótipos em estudo estão apresentadas na Fig. 2, acima. A Fig. 7 A e B mostra o esqueleto completo de um espécime de cada morfótipo. Sua observação denota vários detalhes que distinguem os dois morfótipos desenvolvidos dentro da família, como discutido a seguir.

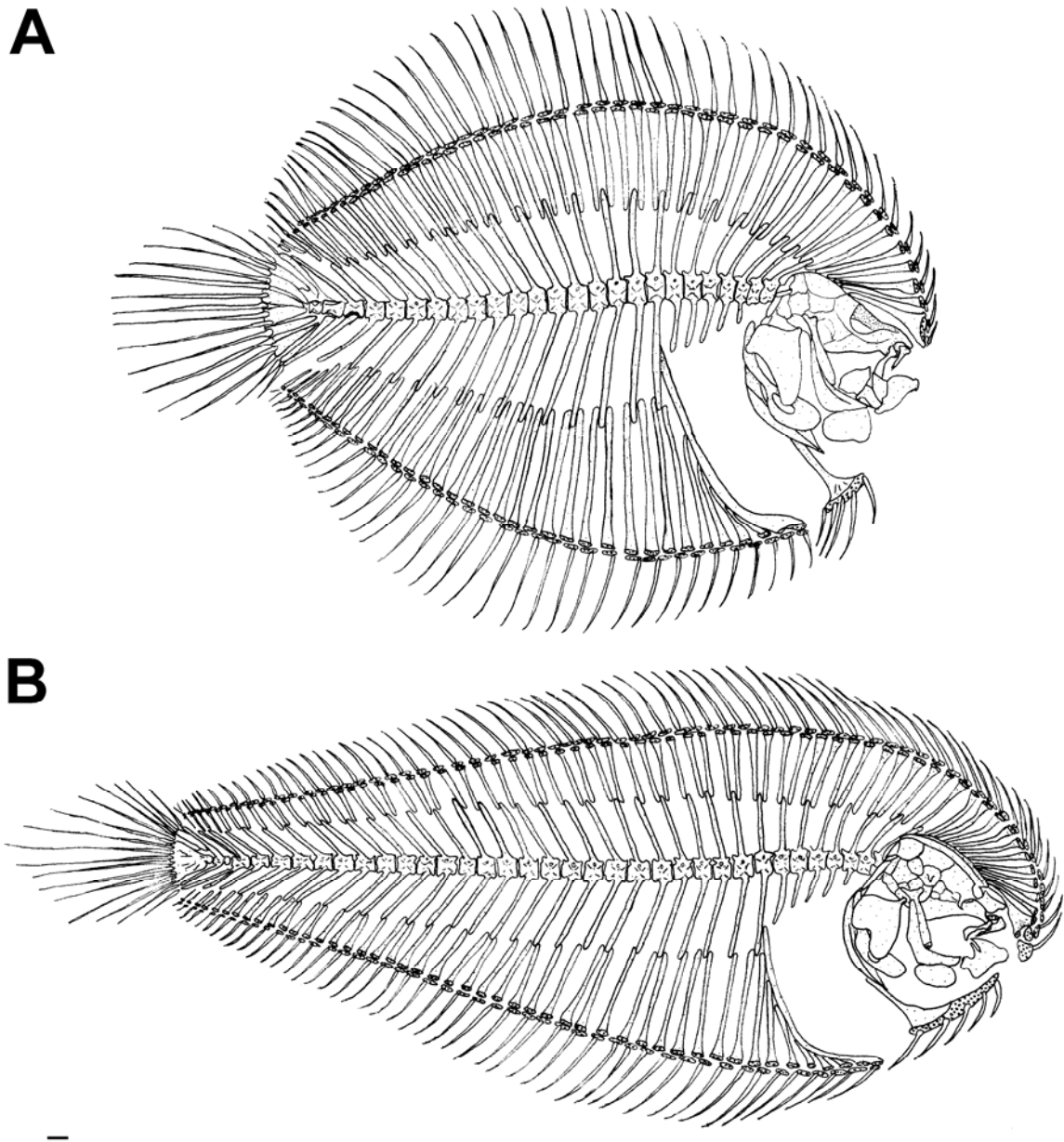


Fig. 7: Vista lateral l.o. do esqueleto *Achirus lineatus* (A) (FUTCH et al. 1972) e *Apionichthys dumerili* (B). Barra de escala = 1 mm.

O número de radiais supracranianos varia de 4 a 11 no morfótipo basal (Tab. 1). Este número é variável dentro da ordem, sendo 4 em *Psettodes*, os demais grupos não-Soleomorpha examinados variando de 1 a 14 e os Soleomorpha, de 1 a 24; *Samariscus triocellatus* (Samaridae – grupo irmão dos Soleomorpha), possui 5 radiais supracranianos. Esta variação denota que o número de radiais sofreu aumento ou redução nos vários grupos de Pleuronectiformes. Nos Achiridae, é possível perceber uma tendência de

aumento no número de radiais entre o morfótipo basal e o derivado, esse número chegando a 18 em *Apionichthys rosai* (Tab. 1).

Tabela 1. Número de radiais supracranianos de representantes dos morfótipos da família Achiridae. n = número de indivíduos. (modificado de Ramos, 1998).

| Táxon / No. de elementos | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 |
|------------------------------------|----|---|----|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | n | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> | 6 | 6 | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Catathyridium garmani</i> | 11 | | 2 | 9 | | | | | | | | | | | |
| <i>Catathyridium paraguayensis</i> | 9 | | 2 | 7 | | | | | | | | | | | |
| <i>Catathyridium jenynsi</i> | 19 | | 10 | 9 | | | | | | | | | | | |
| <i>Achirus Achirus</i> | 5 | | 5 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Achirus lineatus</i> | 7 | | 5 | 2 | | | | | | | | | | | |
| <i>Achirus declivis</i> | 8 | | 7 | 1 | | | | | | | | | | | |
| <i>Achirus novoae</i> | 6 | 8 | 1 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Trinectes maculates</i> | 6 | | | 2 | 4 | | | | | | | | | | |
| <i>Trinectes microphythalmus</i> | 3 | | | 3 | | | | | | | | | | | |
| <i>Trinectes paulistanus</i> | 7 | | 1 | 4 | 2 | | | | | | | | | | |
| <i>Gymnachirus nudus</i> | 2 | | | | | | 1 | 1 | | | | | | | |
| <i>Gymnachirus texae</i> | 2 | | | | | | | 1 | 1 | | | | | | |
| <i>Apionichthys finis</i> | 20 | | | | | | | | | 10 | 8 | 2 | | | |
| <i>Apionichthys nattereri</i> | 18 | | | | | | | 1 | 9 | 7 | 1 | | | | |
| <i>Apionichthys menezesi</i> | 15 | | | | | 1 | 11 | 3 | | | | | | | |
| <i>Apionichthys rosai</i> | 4 | | | | | | | | | | | | | 2 | 2 |
| <i>Apionichthys asphyxiatus</i> | 1 | | | | | | 1 | | | | | | | | |
| <i>Apionichthys seripierriae</i> | 3 | | | | | | | | 2 | 1 | | | | | |
| <i>Apionichthys sauli</i> | 21 | | | | | | | | | 8 | 13 | | | | |
| <i>Apionichthys dumerili</i> | 14 | | | | | | | 1 | 6 | 5 | 2 | | | | |

A extensão da porção supracraniana da nadadeira dorsal sobre o crânio é um fenômeno característico e exclusivo dos Pleuronectiformes, mostrando-se crescente ao longo da história evolutiva do grupo, seu maior desenvolvimento estando presente entre os Soleomorpha, independentemente nos *Apionichthys* e nos *Heteromycteris* (Soleidae). Este fenômeno pode ser notado a partir de uma varredura na posição dos radiais proximais supracranianos mais anteriores da nadadeira dorsal. Em *Psettodes* (Fig. 8 A) o primeiro radial proximal está posicionado sobre a porção mais posterior do neurocrânio e tem uma inclinação anterior com um ângulo de, aproximadamente, 35°. Nos Pleuronectoidei não-Soleomorpha (Fig. 8 B), os radiais proximais estão dispostos sobre o

neurocrânio, o extremo anterior do primeiro radial alcançando a região orbital nos mais basais (Bothidae, Paralichthyidae) e a região olfatória nos mais derivados (Rhombosoleidae, Samaridae); a inclinação aumenta, chegando a se posicionar paralelamente ao eixo longitudinal do corpo; nos Samaridae (*Samariscus triocellatus*), os radiais têm uma inclinação mais ventral, chegando a ultrapassar o eixo longitudinal do corpo.

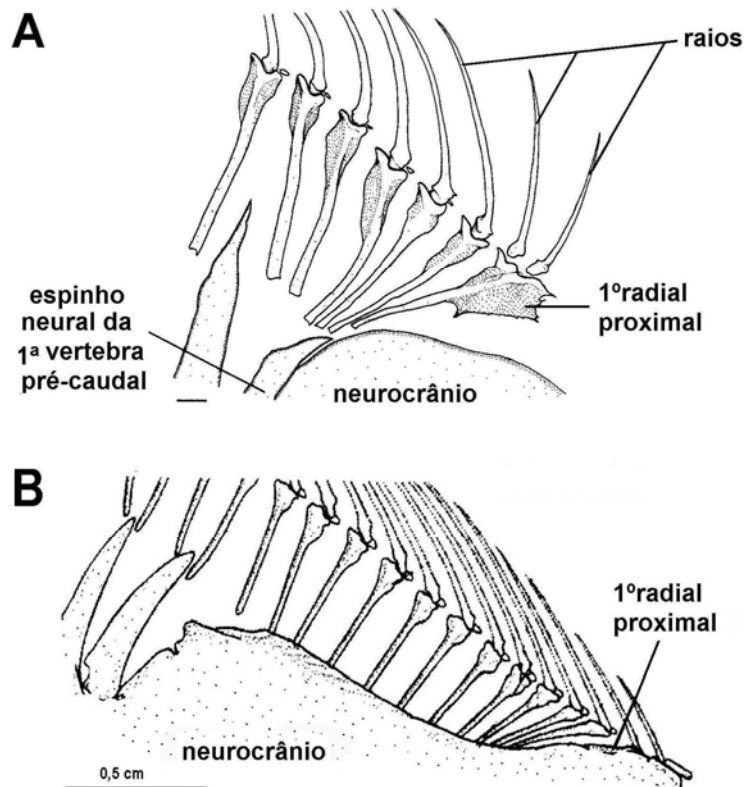


Fig. 8: Porção anterior da nadadeira dorsal de *Psettodes* (Psettodidae) (A) Ramos, 2003, e *Citharichthys* (Paralichthyidae) (B) Kobelkowsky (2002).

Nos Soleomorpha, o extremo anterior dorsal dos radiais proximais ultrapassa a região olfatória e as maxilas, e estão posicionado paralelamente ao eixo do corpo, mas suas porções mediana e distal estão inclinadas ventralmente (Soleidae e Cynoglossidae), ultrapassando ventralmente o eixo longitudinal. Nos Achiridae está o maior nível de especialização destes caracteres. Os radiais proximais, no morfótipo basal (Fig. 9 A), estão voltados ventralmente e o processo anterior deste radial (ele é bifurcado) é voltado também ventralmente, em frente às maxilas.

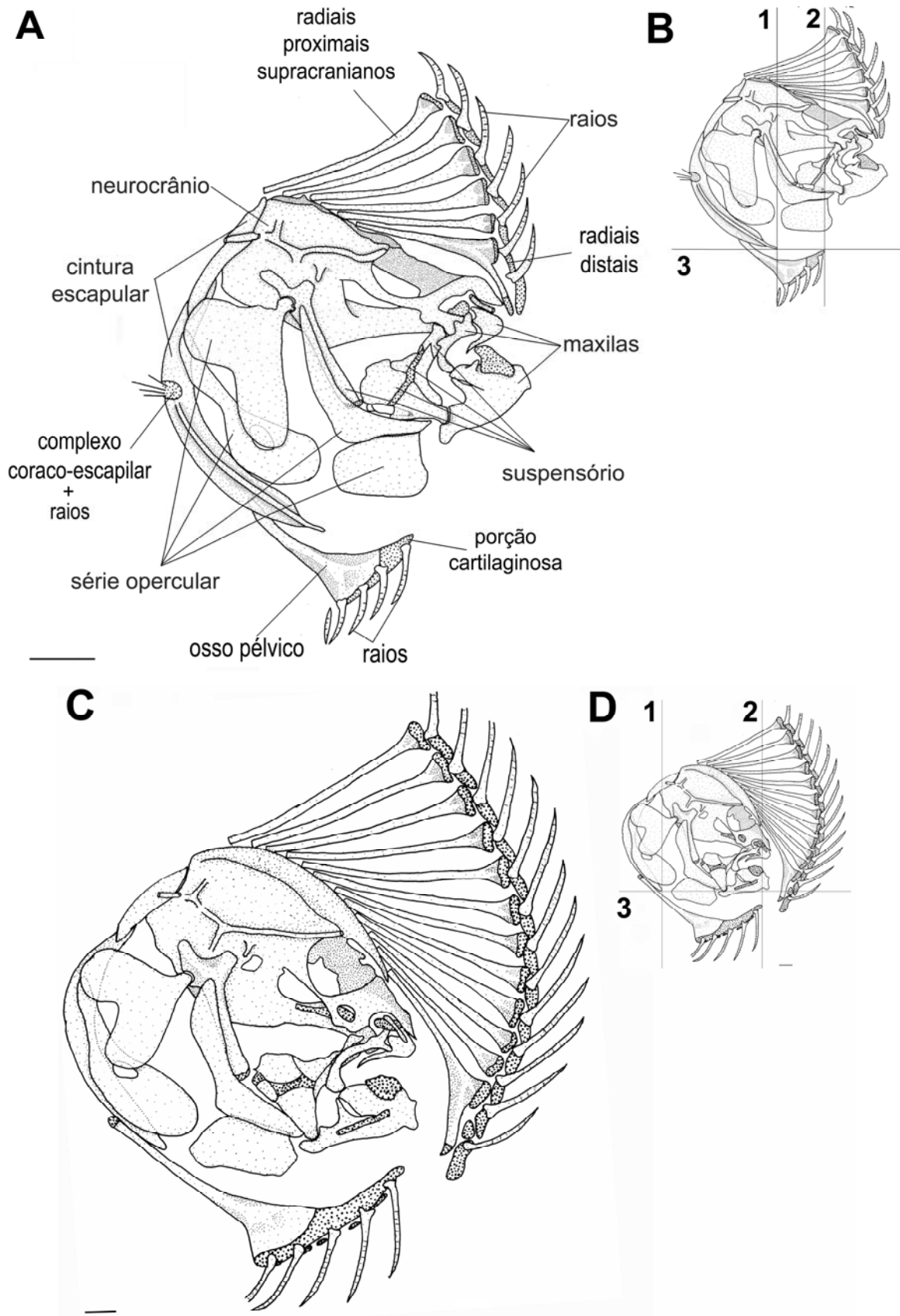


Fig. 9: Vista lateral l.o., do esqueleto craniano, cintura e nadadeira escapular e pélvica, e porção supracraniana da nadadeira dorsal de *Achirus lineatus* (A e B) e *Apionichthys finis* (C e D). As linhas de 1 a 3 foram utilizadas para comparar a posição dos ossos nos dois morfótipos. Barra de escala = 1 mm.

No morfótipo derivado (Fig. 9 B), há uma tendência mais acentuada ao aumento da porção supracraniana da nadadeira dorsal, de forma que ela se estende sobre a região anterior do crânio, obstruindo anteriormente a boca. Dessa forma, os radiais chegam a ocupar uma posição quase vertical em frente à boca, e invertida em relação à condição exibida por *Psettodes*: neste a porção distal do radial está dirigida ântero-dorsalmente e nos *Apionichthys* ela pode estar dirigida ventralmente.

Nadadeira pélvica, no morfótipo basal, na maioria dos casos, possui 5 raios dispostos em uma cartilagem estreita e apenas um pouco mais longa que a extensão da margem distal da porção óssea do osso pélvico. O extremo anterior da porção cartilaginosa se estende até a linha vertical que passa pela margem anterior do interopérculo (Fig. 9 B, linha 2), o que corresponde externamente a um ponto coincidente com a margem anterior da abertura opercular, sendo este o ponto onde se insere o primeiro raio. No morfótipo derivado, nadadeira pélvica l.o. possui 5 raios, enquanto aquela l.c., tende à redução no número de raios, podendo estes estarem ausentes (RAMOS, 2003a). O osso pélvico tem sua porção óssea alongada (sentido proximal-distal) e a porção cartilaginosa é também alongada (sentido pósterio-anterior) e se estende à margem anterior das maxilas (Fig. 9 D, linha 2); o primeiro raio se insere logo abaixo do extremo ventral da sínfise mandibular.

No morfótipo basal, a cintura escapular é uma estrutura bem desenvolvida e com uma posição aproximadamente vertical em relação ao neurocrânio, de forma que sua extremidade ventral (distal) alcança uma linha vertical que passa pela margem anterior do subopérculo (Fig. 9 B, linhas 1 e 3). No morfótipo derivado, a cintura peitoral apresenta-se reduzida (sentido proximal-distal) e girada para trás a partir de sua conexão com o neurocrânio, de forma que sua extremidade distal alcança uma linha vertical que passa pelo próprio ponto de inserção da cintura escapular no neurocrânio (Fig. 9 D, linhas 1 e 3). No morfótipo basal, a nadadeira peitoral, em ambos os lados, varia de 1 a 5 raios. Quando há diferenças no número de raios entre os dois lados do corpo, o l.c. sempre possui um número inferior ao l.o. No morfótipo derivado, a nadadeira peitoral está completamente ausente, assim como o complexo coraco-escapular.

Como tratado acima, o esqueleto das espécies da família Achiridae exhibe o achatamento lateral típico dos Pleuronectiformes, visível a partir da redução da

largura do neurocrânio e da redução ou eliminação (em Achiridae) das costelas. Por outro lado, o aumento da altura corporal nos Achiridae é resultado de um alongamento dos espinhos vertebrais e dos radiais proximais das nadadeiras dorsal e anal, esse alongamento mais acentuado nos elementos ventrais – em todos os Achiridae, o conjunto de espinho hemático + radial proximal anal é mais longo que o conjunto espinho neural + radial proximal dorsal. Uma tendência de aumento no tamanho dos radiais em relação aos espinhos vertebrais pode ser observada nos Pleuronectiformes. Em Psettoidea, o radial proximal anal corresponde a 69,2% do espinho hemático. Pode-se perceber uma tendência de aumento de comprimento do radial em relação ao espinho vertebral ao longo da evolução do grupo: nos Paralichthyidae o radial distal corresponde a 75,5% do espinho hemático; nos Samaridae, 85,1%; nos Cynoglossidae, 48,9% (*Symphurus*) a 75% (*Cynoglossus*) – aqui se registra provavelmente uma reversão; nos Soleidae, 73,7 a 92%. No morfótipo basal dos Achiridae, esta relação está entre 88,9 e 107%, enquanto no morfótipo derivado, entre 100 e 122,1%. Aqui um aspecto interessante: embora as espécies do morfótipo derivado tenham corpos mais alongados (mais baixos, portanto), a tendência de alongamento dos radiais proximais da nadadeira anal continua. A redução da altura corporal das espécies deste morfótipo está associada a um aumento no número de vértebras caudais (ver Tab. 2), o que provocou um alongamento do corpo e uma conseqüente redução da altura. O mesmo fenômeno (aumento do número de vértebras caudais) é também responsável pelo alongamento do corpo de outros Pleuronectiformes: os Pleuronectoidei possuem cerca do dobro de vértebras caudais dos Psettoidei, enquanto o número de vértebras pré-caudais permanece similar.

Tabela 2: Número de vértebras caudais nos Pleuronectiformes. n = número de indivíduos.

| Taxon/nº de elementos | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 |
|----------------------------------|----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | n | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| PSETTOIDEI | 3 | 2 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| BOTHIDAE | 3 | | | | | | | | | | | | | | | | | 2 | 1 | | | | | | | | | | | | |
| PARALICHTHYDAE | 3 | | | | | | | | | | 2 | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| SAMARIDAE | 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 2 | | | | | | | | |
| CYNOGLOSSIDAE | 3 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 3 |
| SOLEIDAE | 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> | 6 | | | | | 4 | 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Catathyridium garmani</i> | 12 | | | | | | | 10 | 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Catathyridium lorentzii</i> | 11 | | | 10 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Catathyridium jenynsi</i> | 19 | | 1 | 4 | 5 | 8 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Achirus achirus</i> | 5 | | | | | | | 3 | 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Achirus lineatus</i> | 7 | | | | 1 | 6 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Achirus declives</i> | 8 | | | | | | 8 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Achirus novoae</i> | 9 | | | | 7 | 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Trinectes maculatus</i> | 7 | | | | 2 | 2 | 3 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Trinectes microphthalmus</i> | 3 | | | | | 3 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Trinectes paulistanus</i> | 7 | | | | | 1 | 6 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Gymnachirus nudus</i> | 2 | | | | | | | | | | | | 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Gymnachirus texae</i> | 2 | | | | | | | | | | | 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Apionichthys finis</i> | 18 | | | | | | | | | | 2 | 14 | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Apionichthys nattereri</i> | 18 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 4 | 11 | 3 | | | | | |
| <i>Apionichthys menezesi</i> | 15 | | | | | | 12 | 2 | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Apionichthys rosai</i> | 4 | | | | | | | | | | | | | | | | 3 | 1 | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Apionichthys asphyxiatus</i> | 1 | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Apionichthys seripierriae</i> | 3 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 2 | | | |
| <i>Apionichthys sauli</i> | 21 | | | | | | | | | | | 10 | 10 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Apionichthys dumerili</i> | 14 | | | | | | | | | | | 1 | 1 | 5 | 4 | 3 | | | | | | | | | | | | | | | |

4.2 Descrição osteológica

4.2.1 Neurocrânio

O neurocrânio das espécies da família Achiridae, como também dos outros Pleuronectiformes, é caracterizado por uma assimetria na região anterior, resultado da torção desta região durante a metamorfose que produz a migração de um dos olhos para o lado oposto. As porções mais afetadas são as regiões olfatória e orbital. As regiões mediana e posterior do neurocrânio têm assimetria ausente ou reduzida, exibindo o padrão geral dos outros Teleostei (ASTARLOA, 2005). Os ossos componentes também são aqueles do padrão teleósteo generalizado, não sendo registrada ausência de qualquer destes componentes em nenhuma das espécies estudadas, exceto pelos ossos circum-orbitais, que tendem à redução no grupo. Um único osso está presente no lado ocular nos Cynoglossidae e Soleidae examinados (CHAPLEAU, 1988; 1993), e nenhum nos Achiridae (RAMOS, 1998).

Morfótipo basal

O neurocrânio no morfótipo basal (Fig. 10 A, B, E e G) é alongado, sua altura correspondendo a aproximadamente 50% de seu comprimento, enquanto a largura, corresponde a aproximadamente 56% do comprimento. O forame magno tem dimensão inferior a 1/3 da largura do neurocrânio.

Região olfatória

Esta é a região do neurocrânio formada pelos ossos etmóide, vômer, nasal e os etmóides laterais l.o. e l.c.

O etmóide é um osso ímpar, localizado na porção dorso-anterior do neurocrânio, acima do vômer e entre os etmóides laterais; a porção anterior deste osso é alongada e afilada anteriormente, formando um espinho, em cuja base um entalhe forma o espaço ao qual se articula, lateralmente, o nasal l.o.

O vômer é um osso ímpar, seu corpo curvado ventralmente a partir de sua conexão com o etmóide e paresfenóide. Dorso-posteriormente liga-se ao etmóide e aos etmóides laterais l.o. e l.c.; posteriormente liga-se ao paresfenóide. Junto com o etmóide, forma uma cavidade que abriga a maxila superior. Compõe, junto com o paresfenóide e o basioccipital, a base do neurocrânio.

O nasal l.o. é um pequeno osso cilíndrico, autógeno, que se conecta à porção lateral do etmóide, no entalhe descrito acima, e é constituído quase que exclusivamente pela extensão distal do canal latero-sensorial supra-orbital, do qual partem expansões laterais. Segundo Futch et al. (1972), este osso é apenas uma extensão do canal. O nasal l.c. é um minúsculo osso, hemcilindro, posicionado próximo à narina anterior, e distante do etmóide. Ao contrário do que afirmam Futch et al. (1972), os dois ossos não estão embebidos na musculatura, mas imersos na porção tegumentar que forma a margem da área nasal, nos dois lados.

Os etmóides laterais l.o. e l.c. são ossos assimétricos situados latero-posteriormente ao vômer e etmóide. Esses ossos formam pilares assimétricos divergentes, cujas bases se fixam na sutura entre o vômer e o paresfenóide e seus topos, que se estendem horizontalmente (formando a barra horizontal de um 'T'), formam uma lâmina inserida entre a porção posterior do etmóide e aquela anterior dos frontais. No lado cego, o etmóide lateral é um osso muito mais desenvolvido, sendo a barra vertical do 'T' várias vezes mais larga que o lado oposto, e a superfície articular com o palatino é muito desenvolvida, enquanto, no lado oposto, ela é apenas uma área de apoio e deslizamento para aquele osso. No lado ocular, uma pequena porção (cerca de 30%) da barra horizontal do 'T' se conecta sob o etmóide, os demais 70%, sob o frontal, visto que este cresce entre o etmóide e o etmóide lateral.

Futch et al. (1972), descrevem os ossos da região olfatória como um complexo formado por componentes etmóides e componentes "pré-frontais" fundidos. No entanto, ao longo de sua explanação eles citam o etmóide, os etmóides laterais, os "pré-frontais" e os frontais como componentes do complexo. No mesmo trecho, a descrição do pré-frontal esquerdo feita pelos autores corresponde a forma, posição e articulação com o palatino, típicos do etmóide lateral l.c. A descrição ora refere o elemento descrito como "pré-frontais esquerdo", ora como "complexo pré-frontal esquerdo". O pré-frontal é um osso circum-orbital ausente nos Achiridae, como na maioria dos Pleuronectiformes. Aparentemente, os autores se referem como "complexo pré-frontal" às porções dos etmóides laterais e frontais que formam a órbita do olho migratório, tratada à frente. A denominação "complexo pré-frontal" não foi adotada no presente trabalho, dado que não constitui um elemento ósseo distinto.

Região orbital

A órbita primitiva dos Teleósteos foi parcialmente perdida nos Pleuronectiformes, dado que os ossos circum-orbitais tenderam à redução e desaparecimento. Um número variável desses ossos estão presentes em grupos mais basais, embora, no mesmo grupo possam estar em um ou outro lado (HOSHINO, 2001a). Futch et al. (1972) não fazem referência a ossos circum-orbitais em seu estudo de *Achirus lineatus*. Ramos (1998) registra a ausência da série de ossos circum-orbitais na família Achiridae. Medeiros (2007) também não diagnosticou esses ossos em seu estudo de *Trinectes paulistanus*. Cervigón (1985) e Chapleau (1993) descrevem a presença de ossos circum-orbitais. Chapleau (1993) cita a presença de um ou dois ossos circum-orbitais como caráter da família Achiridae. Nenhum destes ossos foi encontrado no presente estudo, corroborando a afirmação de Ramos (1998).

Uma órbita secundária está presente, com alguma variação dentro da ordem Pleuronectiformes. A órbita que abriga o olho migratório é como um círculo completo cuja metade dorsal está dobrada na direção do lado cego, de forma que dá suporte à porção posterior, profunda, do olho, mais que à sua margem dorsal propriamente. Essa margem dorsal da órbita (mais apropriadamente 'dorso-lateral') é formada por uma lâmina quase reta, levemente côncava, constituída por parte do frontal l.c. e parte do etmóide lateral l.c. (Fig. 10 B), é resultante de um deslocamento desses elementos, originalmente em posição lateral, dirigidos dorsalmente, adotando uma posição quase dorsal. Essa lâmina é aqui denominada "barra orbital dorsal". A lâmina que forma a margem ventral do olho migratório e parte da margem dorsal do olho fixo tem aspecto acentuadamente côncavo é o resultado de um deslocamento em direção ventral da porção orbitária do frontal l.o. e de uma pequena porção posterior do etmóide que se estende sobre o frontal; o etmóide lateral l.o. está inserido sob o encontro dos dois outros ossos. Essa lâmina é aqui denominada "barra inter-orbital". A órbita do olho fixo é incompleta – apenas a margem anterior tem suporte ósseo, e é constituída pela porção da barra inter-orbital formada pelo extremo anterior do frontal l.o., pela margem póstero-ventral do etmóide lateral l.o., e pela margem póstero-dorsal do maxilar l.o. Os pteroesfenóides guardam forma e posição similar àquela de outros Teleósteos e não têm uma função na constituição da

órbita. Dessa forma, a região orbital consiste de componentes formados pelos ossos frontais l.o. e l.c., etmóides laterais l.o. e l.c., e pelo maxilar l.o.

Os frontais são ossos pares, assimétricos. A porção ântero-posterior se conecta ao etmóide lateral, oferecendo sua contribuição à formação da barra orbital dorsal e da barra inter-orbital. A porção pósterio-ventral conecta-se aos ossos pteroesfenóide e esfenótico, aquela posterior, ao pterótico e parietal; dorsalmente conecta-se ao supra-occipital. Os frontais estão conectados entre si, sob a porção mais anterior do supra-occipital, entre a porção principal do osso e as barras orbital dorsal e inter-orbital. Dorsolateralmente, os frontais formam cristas laminares laterais que são contínuas com os parietais.

Os pteroesfenóides são um pequeno par de ossos praticamente simétricos que formam dois pilares divergentes, suas bases estão apoiadas sobre os paresfenóides, e seus topos conectados ventralmente ao corpo principal dos frontais, o elemento l.o. após a barra inter-orbital, e o elemento l.c., após a barra orbital dorsal. Posteriormente, os pteroesfenóides se conectam ao esfenótico e pró-ótico.

Os etmóides laterais foram descritos acima e o maxilar l.o. será descrito à frente, em local apropriado.

Regiões ótica e Basicranial

Parietal, pterótico, esfenótico, pró-ótico, epoccipital, supra-occipital, exoccipital, basioccipital e paresfenóide são os ossos que compõem as regiões ótica e basibrânquial. Supra-occipital, basioccipital e paresfenóide são ossos ímpares.

Os parietais compõem parte da lateral e do topo do neurocrânio (Fig. 10 E), estas duas regiões (lateral e topo do neurocrânio) estão delimitadas por cristas laminares que são contínuas, anteriormente, com o frontal e, posteriormente, com o epoccipital. Na região anterior, o parietal conecta-se ao frontal, na região posterior, ao epoccipital; a margem dorsal conecta-se ao supra-occipital, a margem ventral, ao pterótico.

O pterótico compõe parte da face médio-lateral do neurocrânio. Liga-se na porção anterior ao frontal e esfenótico e, na porção posterior, ao exoccipital. Dorsalmente, conecta-se ao epoccipital e parietal e, ventralmente, ao pró-ótico e basioccipital.

O esfenótico também compõe a face médio-lateral do neurocrânio. Liga-se na porção anterior ao frontal e pteroesfenóide e, na pósterodorsal, ao pterótico. Dorsalmente se liga ao frontal e, ventralmente, ao pró-ótico. O esfenótico, junto com pterótico, forma a área onde se articula o hiomandibular, este articula o suspensório ao neurocrânio. O esfenótico possui um espinho lateral.

O pró-ótico é um osso par, de posição ventrolateral. Na face ânterodorsal se conecta ao pteroesfenóide, dorsalmente ao esfenótico e, ventralmente, se liga na sutura entre o paresfenóide (anteriormente) e basioccipital (posteriormente).

O epoccipital está localizado na lateral posterior do neurocrânio. Liga-se na porção anterior ao parietal e pterótico e, na ventral, ao exoccipital. Dorsalmente liga-se ao supra-occipital. O epoccipital forma a margem posterior dorsal do neurocrânio e é ponto de articulação do pós-temporal à cintura peitoral. Estes dois ossos formam a margem dorsal do forame magno (Fig. 10 G).

Os exoccipitais estão em posição ventral na região lateroposterior do neurocrânio. Na face anterior liga-se ao pterótico, dorsalmente ao epoccipital e, ventralmente, ao basioccipital. Os exoccipitais formam a margem ventral do forame magno, em sua superfície se articula a base do arco neural da primeira vértebra.

O basioccipital compõe a região postero-ventral do neurocrânio. Liga-se anteriormente ao paresfenóide e pró-ótico, posteriormente articula-se à coluna vertebral através da superfície de articulação com o primeiro centro vertebral.

O supra-occipital (Fig. 10 E) é o único osso completamente dorsal. Está situado na região médio-posterior do neurocrânio. É um osso alongado ânteroposteriormente, com as margens anterior e posterior estreitadas. Na face anterior se liga na conexão entre os frontais. Na face posterior, liga-se entre os epoccipitais e exoccipitais; lateralmente conecta-se aos parietais. Dorsomedialmente, o supra-occipital possui uma crista serrilhada onde se articulam os radiais proximais da porção supracraniana da nadadeira dorsal.

O paresfenóide é o maior osso ventral do neurocrânio. Está disposto medialmente entre o vômer, na região anterior, e o basioccipital, na região posterior; pósterodorsalmente liga-se ao pteroesfenóide e pró-ótico.

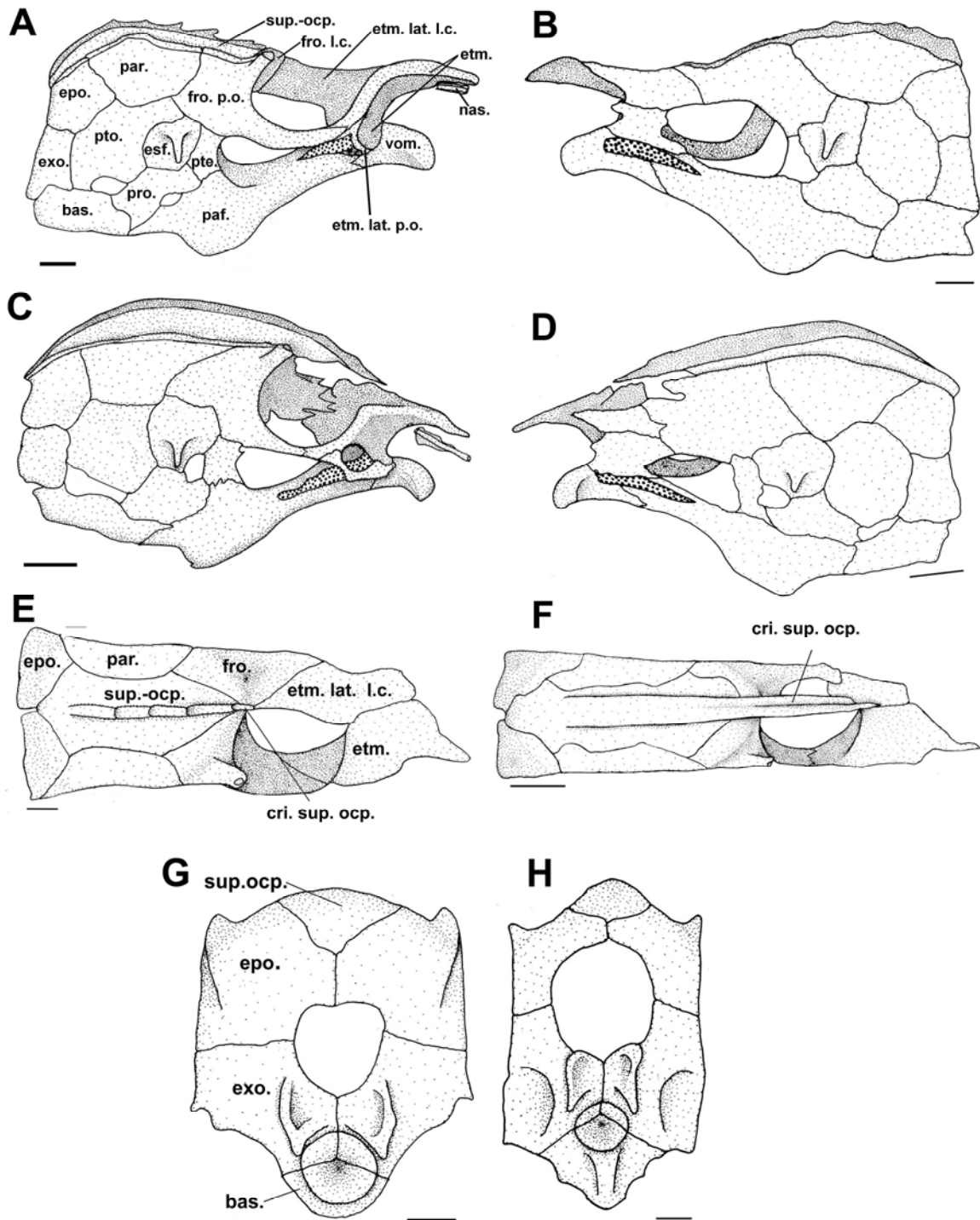


Fig. 10: Neurocrânio de *Achirus lineatus* (A: vista lateral l.o.; B: vista lateral l.c.; E: vista dorsal; G: vista posterior) e de *Apionichthys finis* (C: vista lateral l.o.; D: vista lateral l.c.; F: vista dorsal; H: vista posterior). Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo derivado

O neurocrânio do morfótipo derivado (Fig. 10 C, D, F e H) é menos alongado ântero-posteriormente e mais alto (dorso-ventralmente). Sua altura corresponde a aproximadamente 72% de seu comprimento, enquanto a largura

corresponde a aproximadamente 48% do comprimento. O forame magno tem dimensão que ultrapassa 50% da largura do neurocrânio. O encurtamento é resultado de uma redução longitudinal das regiões olfatória e orbital, embora ela seja pouco evidente na espécie-referencial do morfótipo derivado. Na porção anterior do etmóide deste morfótipo forma-se uma projeção espinhosa. O supra-occipital (Fig. 10 F) se alonga entre os frontais, separando-os, e seu extremo anterior se estende por cima do etmóide lateral. Este fenômeno está certamente associado à extrema extensão da porção supracraniana da nadadeira dorsal, que se antepõe ao crânio. Em todas as espécies do morfótipo derivado, a crista do supra-occipital não possui serrilhação e apenas a porção que se estende sobre a região orbital e olfatória (crista supra-occipital) possui uma concavidade.

A região orbital no morfótipo derivado

A barra orbital dorsal e a barra inter-orbital são muito similares entre *A. finis* e o morfótipo basal, exceto pelo fato de que ambas são mais curtas em *Apionichthys finis*, a barra orbital dorsal é mais alargada dorso-ventralmente e o frontal é mais pronunciado anteriormente, tendo uma participação mais importante na formação da barra.

Em *Apionichthys finis*, o etmóide também possui relação posicional e forma bastante similares àquela do morfótipo basal, exceto pelo fato de que o extremo anterior do espinho tem um direcionamento ventral mais acentuado, e a superfície de articulação com o nasal é frontal (lateral no morfótipo basal). A posição do nasal, na realidade, é idêntica àquela do morfótipo basal. A mudança foi sofrida pelo etmóide, que se tornou mais largo anteriormente, provocando a posição frontal da articulação com o nasal. O frontal l.o. se conecta posteriormente apenas ao parietal e esfenótico, perdendo sua conexão com o pterótico. A margem ântero-ventral do parietal está inclinada anteriormente em *A. finis*, de forma que esse osso tem uma área maior que o correspondente no morfótipo basal, e amplia sua área de contato com o supra-occipital (abaixo dele) e com o frontal (acima dele). Este é um aspecto claramente associado à projeção anterior do supra-occipital.

Variações

Nas demais espécies do gênero *Apionichthys*, o processo espinhoso anterior do etmóide não existem e as barras orbital dorsal e inter-orbital são mais

curtas. O supra-occipital não se projeta tanto quanto em *Apionichthys finis*, alcançando o etmóide.

A região orbital nas demais espécies do morfótipo derivado

Nas outras espécies do gênero *Apionichthys* (Fig. 11), as barras orbital dorsal e inter-orbital são mais abreviadas que em *A. finis*, ao mesmo tempo em que a barra orbital dorsal se alarga dorso-ventralmente e recebe uma contribuição de um processo póstero-dorsal vertical do etmóide, que ocupa parte do espaço ocupado pelo etmóide lateral l.c. em outras espécies; a barra inter-orbital, por sua vez, se alarga horizontalmente, produzindo uma plataforma que se estende em direção ao lado cego. Esta conformação, associada ao encurtamento, resulta em obstrução do espaço interno à órbita do olho migratório, que, nos demais Pleuronectiformes examinados tem comunicação com o espaço mediano entre as duas órbitas, no estado primitivo correspondente em outros Teleósteos. No caso de *Apionichthys*, excetuada *A. finis* e *A. menezesi*, o espaço interno da órbita do olho migratório está limitado a um poro. O espaço mais amplo da órbita de *A. menezesi*, em relação às outras espécies do gênero (exceto *A. finis*), trata-se de uma reversão, quando considerada a história evolutiva proposta por Ramos (2003). Dentre as espécies de *Apionichthys*, *A. rosai* possui a mais curta área correspondente às regiões orbital e etmóide, assim como o mais reduzido espaço interno à órbita do olho migratório. Essa espécie possui também a maior porção da área supracraniana da nadadeira dorsal anteposta ao crânio.

O etmóide nas demais espécies de *Apionichthys* possui modificações bem mais evidentes em relação ao morfótipo basal, que *Apionichthys finis*: o espinho não existe, o osso é mais largo que em *A. finis*, um processo vertical se formou na região póstero-dorsal do lado cego, posicionado sob o extremo anterior do supra-occipital, e toma o lugar da porção mais anterior do etmóide lateral l.c. de outras espécies. Outro aspecto diferenciado do etmóide é o seu alargamento posterior, associado à diferença de forma da região orbital, discutido acima.

Nas demais espécies de *Apionichthys*, o parietal tem um desenho mais próximo daquele do morfótipo basal do que de *A. finis*.

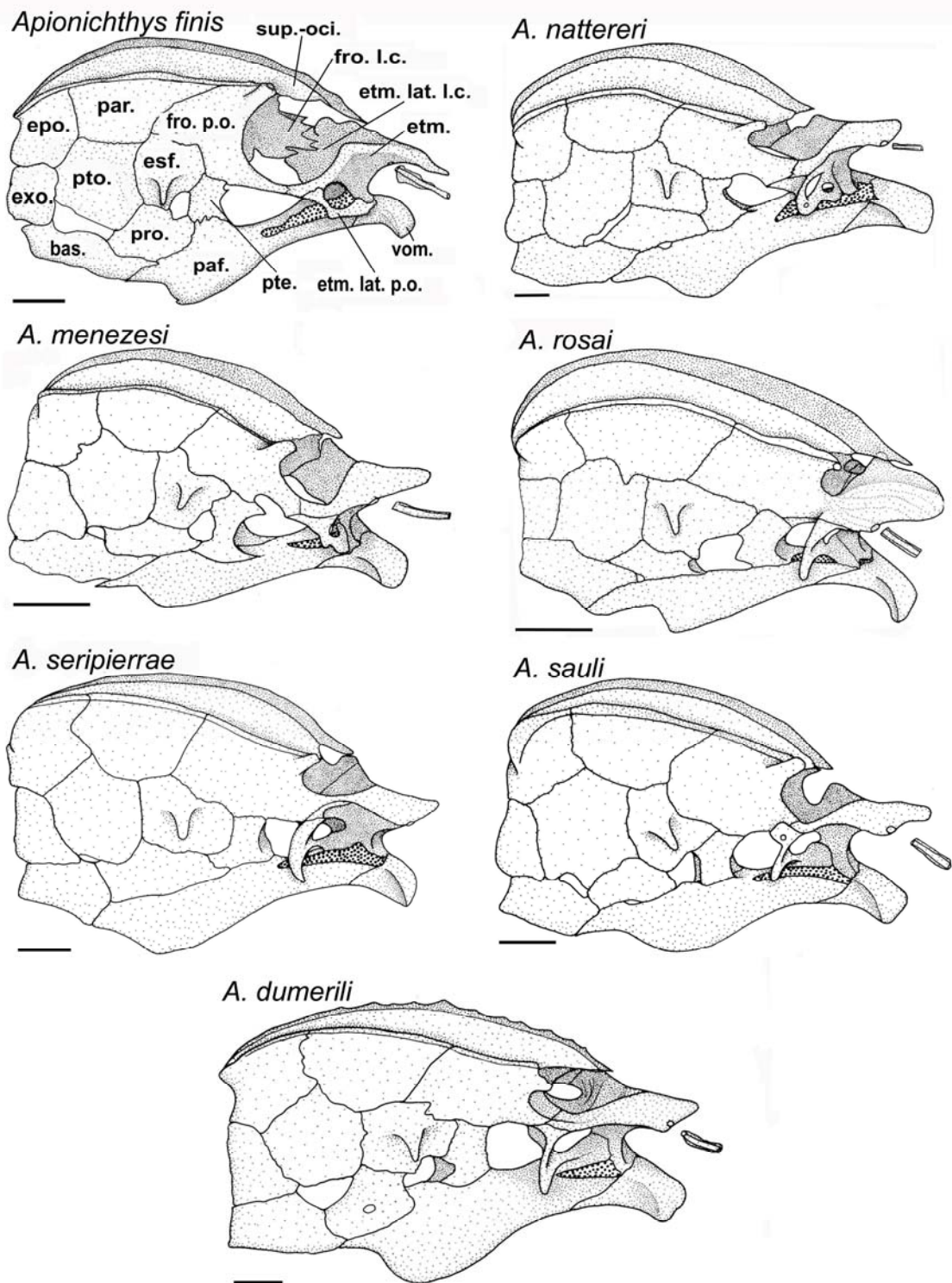


Fig. 11: Neurocrânios das espécies do gênero *Apionichthys* (exceto *A. asphyxiatus*).

4.2.2 Branquiocrânio

Arco mandibular

Em se tratando dos elementos das maxilas, *A. finis* não pode ser utilizada como espécie-referência do morfótipo derivado, dado que exibe um considerável número de especializações autapomórficas. Dessa forma, na análise do arco mandibular, o morfótipo derivado será tratado no conjunto.

Maxila superior

A maxila superior é assimétrica, sendo mais desenvolvida no lado cego que no lado dos olhos, um fenômeno relacionado com o fato de utilizarem, principalmente, o lado cego para a alimentação, enquanto o lado dos olhos é utilizado primordialmente para a respiração. Associado a este fenômeno, generalizado entre os Soleomorpha, está o fato de que os dentes são muito desenvolvidos no lado cego e reduzidos (*Cynoglossidae* e *Soleidae*) ou ausentes (*Achiridae*) no lado dos olhos.

Maxilar l.o. e l.c., pré-maxilar l.o. e l.c. e a cartilagem rostral impar são os elementos que compõem a maxila superior.

O maxilar l.o. possui um espinho projetado dorsalmente, denominado espinho do maxilar, o qual se estende em direção do lado cego em todos os *Achiridae*. No morfótipo basal, este espinho é menor que no morfótipo derivado e se posiciona ventralmente à cartilagem rostral (Fig. 12 A e B), como descrito por Ramos (1998) para *Soleomorpha*. No morfótipo derivado, o espinho maxilar p.o. é maior e se encontra em uma posição mais lateral que ventral à cartilagem rostral (Fig. 13 A e B), representando uma reversão não registrada por Ramos (1998), em seu estudo filogenético. O côndilo cranial l.c. do morfótipo basal é hipertrofiado, quando comparado com outros processos, seu extremo dorsal se posicionando no mesmo nível do extremo dorsal da cartilagem rostral. Estas modificações nas estruturas e na ligação entre estes ossos causam a assimetria deste aparelho, que é responsável pela rotação da maxila do lado cego, resultando em uma maior abertura do l.c. da boca, que se estende lateralmente formando uma probóscide e são importantes caracteres que separam este grupo dos outros *Pleuronectiformes* (RAMOS, 1998; MEDEIROS, 2007).

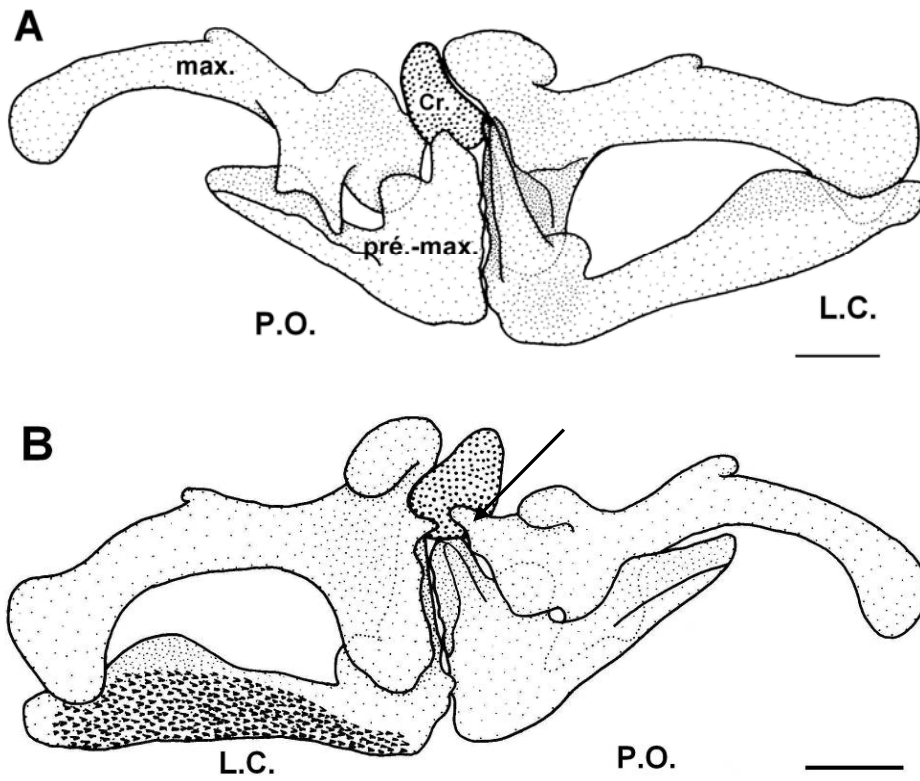


Fig. 12: Maxila de *Achirus lineatus*, vista externa, frontal (A) vista interna (B). Barra de escala = 1 mm.

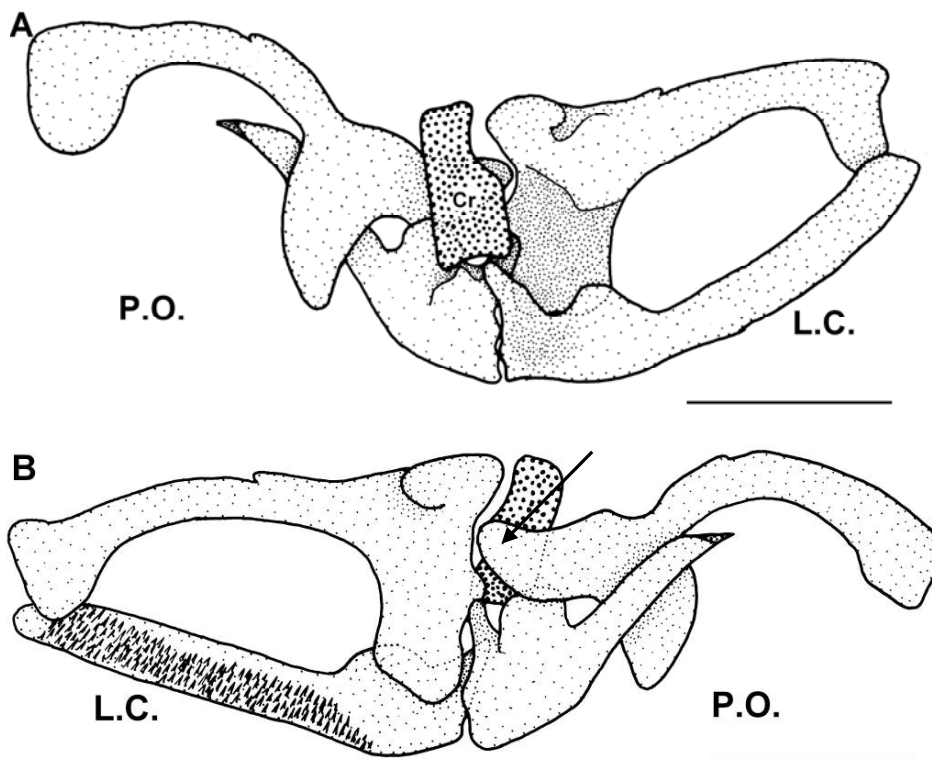


Fig. 13: Maxila superior de *Apionichthys finis*, vista externa frontal (A) vista interna (B). Barra de escala = 1 mm.

Maxilar

O maxilar é assimétrico, mas apresenta diferenças muito menores entre o l.o. e l.c. de cada morfótipo, assim como entre os dois morfótipos estudados, quando comparado aos pré-maxilares.

Processo acessório, processo articular, processo dorsal, côndilo pré-maxilar primário, côndilo pré-maxilar secundário e côndilo cranial são os processos que ocorrem no maxilar.

Morfótipo basal

O maxilar (Fig. 14 A) é constituído de uma porção proximal que porta os processos de articulação e se continua distalmente em uma haste alongada e curvada ventralmente.

O maxilar l.o. possui um espinho robusto dirigido dorsalmente, o espinho maxilar, que se projeta para o l.c. e se posiciona ventralmente à cartilagem rostral (Fig. 12 A e B). O côndilo cranial é uma extensão arredondada da porção ântero-dorsal do maxilar l.o. O processo articular é uma projeção lateral do maxilar l.o., com o extremo distal voltado anteriormente, algumas espécies portando um processo acessório. O processo articular faz a articulação do maxilar l.o. ao pré-maxilar do mesmo lado (Fig.12 e 14 A). O processo articular do maxilar l.o. em *Trinectes* é afilado e longo, projetando-se até próximo da porção anterior do pré-maxilar (CERVIGÓN, 1985; RAMOS, 1998). Ramos (1998) cita este caráter como diagnóstico de *Trinectes* e convergente em *Catathyridium garmani*, o que também foi confirmado no presente estudo. *Trinectes fluviatilis* possui o processo articular curto, como nos gêneros *Gymnachirus* e *Apionichthys*, representando uma redução convergente e um caráter autapomórfico dessa espécie.

O processo acessório do processo articular do maxilar é uma projeção que se origina a partir da base do processo articular. O processo acessório está imerso no tegumento de forma a apoiar a margem de uma porção da região nasal imediatamente anterior à narina anterior, não tendo sido localizado qualquer ligamento a ele associado, o que leva a crer que ele não tenha participação no aparelho maxilar. Segundo Ramos (1998), a presença do processo acessório é caráter exclusivo de Achiridae e foi perdido nos gêneros *Gymnachirus* e *Apionichthys*. No presente estudo foi observado que, além dos gêneros acima

citados, as espécies do gênero *Trinectes* e *Catathyridium garmani* também não possuem o processo acessório. Esta observação reforça a proposição de proximidade filogenética entre *Trinectes* e *Gymnachirus* + *Apionichthys*, feita por Ramos (1998) (Fig. 1). O clado referido é sustentado por apenas um caráter, sendo esta ausência um segundo caráter a reforçar a hipótese proposta pelo autor.

O côndilo pré-maxilar secundário l.o. é um processo ântero-ventral do maxilar que se articula com o processo articular do pré-maxilar l.o. Este caráter é exclusivo de *Soleomorpha* e *Samariscus triocelatus* (Samaridae), grupo irmão de *Soleomorpha* (RAMOS, 1998).

O maxilar l.c. apresenta o côndilo cranial, uma projeção dorsal robusta e destacada. Em sua superfície interna, este côndilo se articula com a cartilagem rostral (Fig.12 e 15 A). O côndilo pré-maxilar primário, outro processo do maxilar l.c., se projeta ventralmente, contrapondo ao côndilo cranial, e sendo maior que este. O côndilo pré-maxilar primário, em sua superfície externa, se articula com o processo articular do pré-maxilar do lado cego (Fig.12). O côndilo pré-maxilar secundário e o processo dorsal são pequenas projeções anteriores do maxilar l.c., que abraçam a cartilagem rostral (Fig.12 e 15 A). O côndilo pré-maxilar secundário é exclusivo de *Soleomorpha* (RAMOS, 1998).

Na face dorsal da haste de ambos os maxilares está presente uma pequena projeção denominada crista dorsal. Este processo foi descrito por (MEDEIROS, 2007) que estudou *Trinectes paulistanus*. Segundo o autor, é um local de inserção de ligamento.

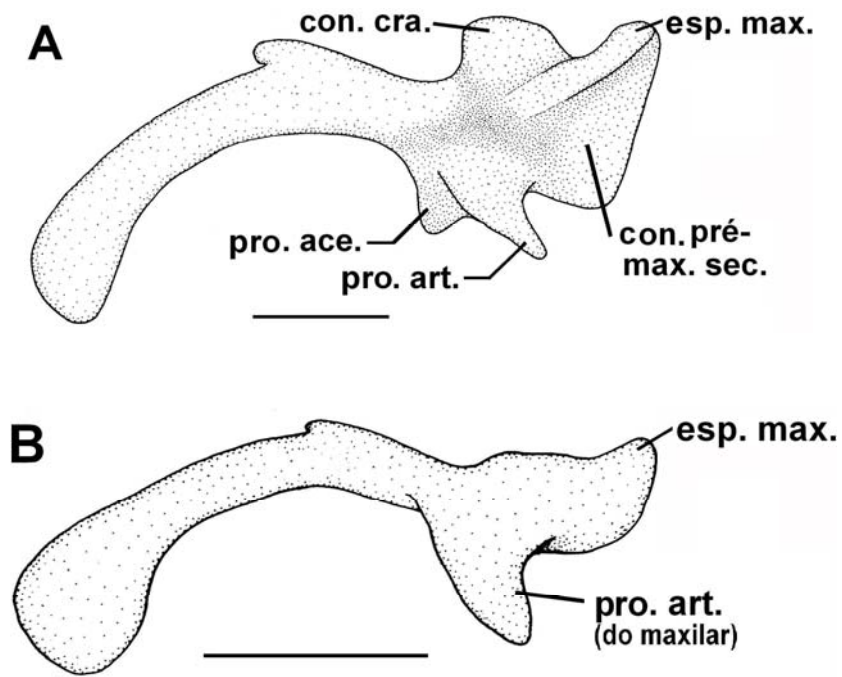


Fig. 14: Maxilar l.o. de *Achirus lineatus* (A) e *Apionichthys finis* (B) vista externa lateral. Barra de escala = 1 mm.

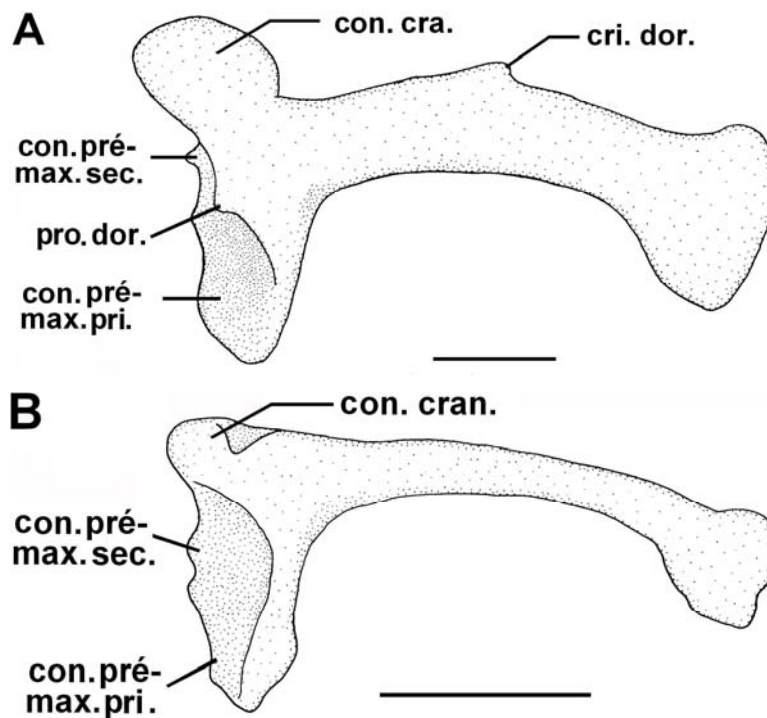


Fig. 15: Maxilar l.c. de *Achirus lineatus* (A) e *Apionichthys finis* (B) vista externa lateral. Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo derivado

O maxilar l.o., principalmente a porção anterior, possui diferenças significativas em relação ao morfótipo basal (Fig. 14 A). O côndilo cranial e o côndilo pré-maxilar secundário estão ausentes em *Apionichthys finis*. O processo acessório está ausente em todas as espécies do morfótipo derivado.

O processo articular do maxilar l.o. no gênero *Apionichthys* é mais evidente por ser mais robusto e por não portar o processo acessório, porém não é tão alongado como nas espécies de *Trinectes* e em *Catathyridium garmani*, citadas acima. A morfologia do processo articular de *Apionichthys* é compartilhada com *Gymnachirus*.

A forma do maxilar l.c. (Fig. 15 B) é bastante próxima daquela do morfótipo basal, diferindo no tamanho reduzido do côndilo cranial, e na ausência do processo dorsal e crista dorsal.

Variações

O côndilo cranial ausente em *Apionichthys finis*, está presente nas outras espécies do morfotipo derivado, porém com tendência à redução. De todas as demais espécies de *Apionichthys* que portam um côndilo cranial, ele é mais reduzido em *A. seripierriae*. O côndilo pré-maxilar secundário também tende à redução no gênero, é muito reduzido em *A. dumerili* e, novamente, está ausente em *A. finis*.

O maxilar l.o. de *A. nattereri*, *A. rosai* e *A. dumerili* possui morfologia similar entre si, diferenciada de *Apionichthys finis* por uma redução no tamanho do processo articular e um maior desenvolvimento do côndilo cranial no maxilar l.o. destas três espécies (Fig. 16).

Apionichthys seripierriae possui uma cartilagem discóide na base posterior do processo articular, uma condição autapomórfica desta espécie.

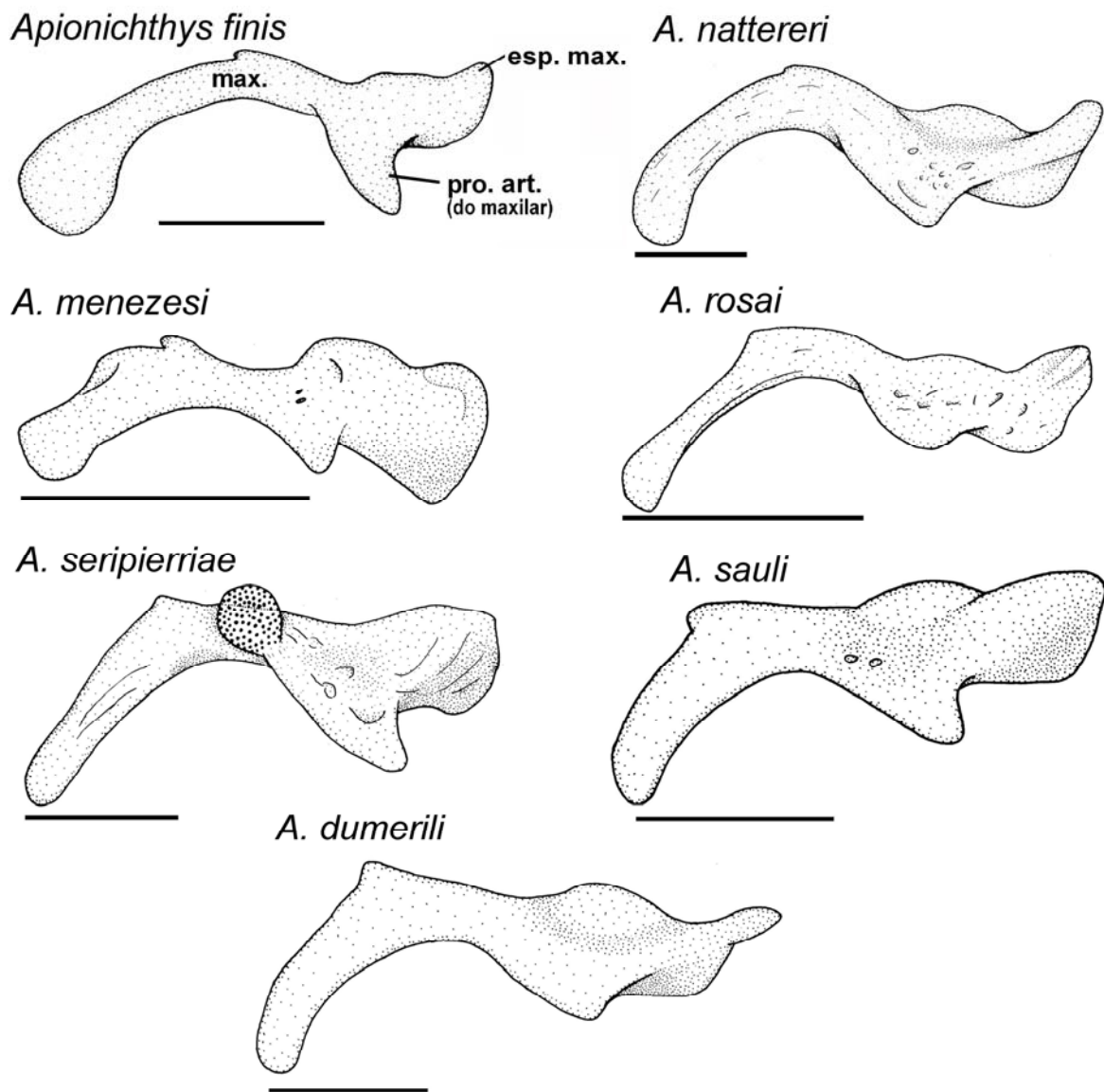


Fig. 16: Maxilar I.o. das espécies do gênero *Apionichthys* (exceto *A. asphyxiatus*), vista externa lateral. Barra de escala = 1 mm.

Na maioria das espécies de *Apionichthys*, a crista dorsal é reduzida e está ausente do maxilar I.c. de *A. finis* e *A. dumerili* (Fig. 17). Em todas as espécies nas quais está presente, a crista dorsal é menos desenvolvida que naquelas do morfótipo basal, o que denota a tendência à redução e a perda independente nas duas espécies que não a possuem.

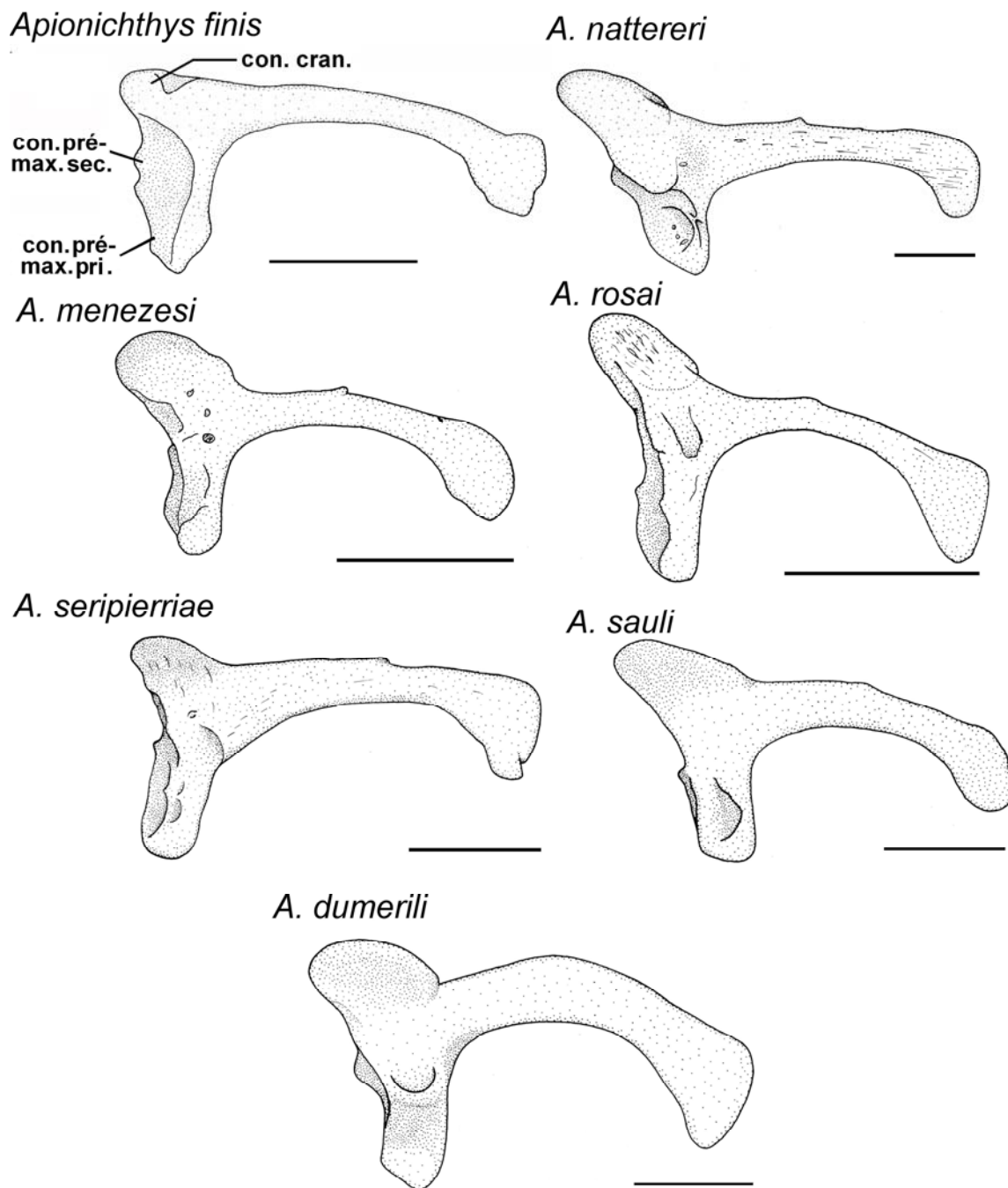


Fig. 17: Maxilar I.c., das espécies do gênero *Apionichthys* (exceto *A. asphyxiatus*), vista externa lateral. Barra de escala = 1 mm.

Pré-maxilar

Os pré-maxilares são destacadamente assimétricos. A região anterior do pré-maxilar se projeta dorsalmente, formando o processo ascendente e, imediatamente atrás destes, mas deslocado externamente, o processo articular; a partir deste ponto, distalmente, desenvolve-se a haste do pré-maxilar, denominada ramo labial. O pré-maxilar I.o. é proporcionalmente menor que

aquele do lado cego, o que está certamente relacionado à função deste osso. No lado cego, o pré-maxilar possui tamanho similar ao maxilar e possui uma área dentígera com uma placa de dentes pontiagudos que atuam na captura do alimento. A área dentígera ocupa a face ventral côncava do pré-maxilar l.c. (Fig. 12 B e 13 B) (que se encaixa em uma área convexa dorsal do dentário). Segundo Ramos (1998), o grau de concavidade/convexidade varia entre os grupos de Soleomorpha, sendo menor dentro dos achirídeos.

No lado ocular, o pré-maxilar tem a metade do comprimento do maxilar, é relativamente retilíneo, e desprovido de dentes (Fig. 12 B e 13 B) – neste lado, o pré-maxilar é utilizado apenas para a ventilação, como já explicitado acima (VAN DOBBEN, 1935; YAZDANI, 1969; RAMOS, 1998). O processo ascendente do pré-maxilar l.o. é alargado distalmente, apresenta uma divisão que resulta em duas projeções, interna e externa, que formam uma cava na qual se encaixa a cartilagem rostral (Fig. 18).

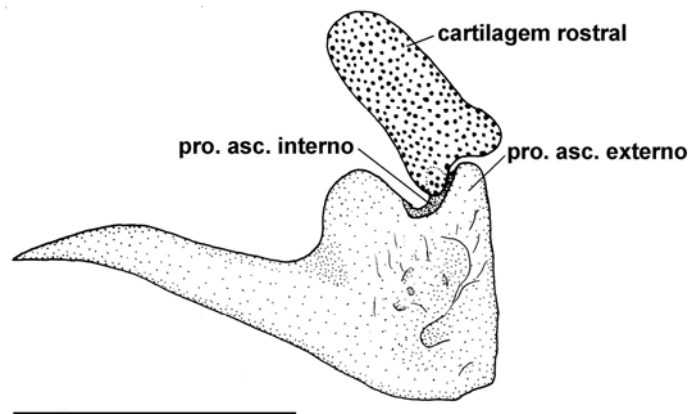


Fig. 18: Pré-maxilar l.c. de *Apionichthys finis* mostrando o encaixe da cartilagem rostral. Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo basal

Neste morfótipo a projeção mais externa do processo ascendente é maior que a interna como descrito por Ramos (1998). No lado cego, em todas as espécies da família, o processo ascendente é único, sem divisão. No pré-maxilar l.c., a região dentígera possui uma área alargada medial e posteriormente. Esta área alargada é um caráter de Soleomorpha, com exceção do gênero *Apionichthys* (RAMOS, 1998), e promove uma ampliação da área dentígera do pré-maxilar, um fenômeno associado à ampliação da área dentígera do dentário, como tratado a seguir.

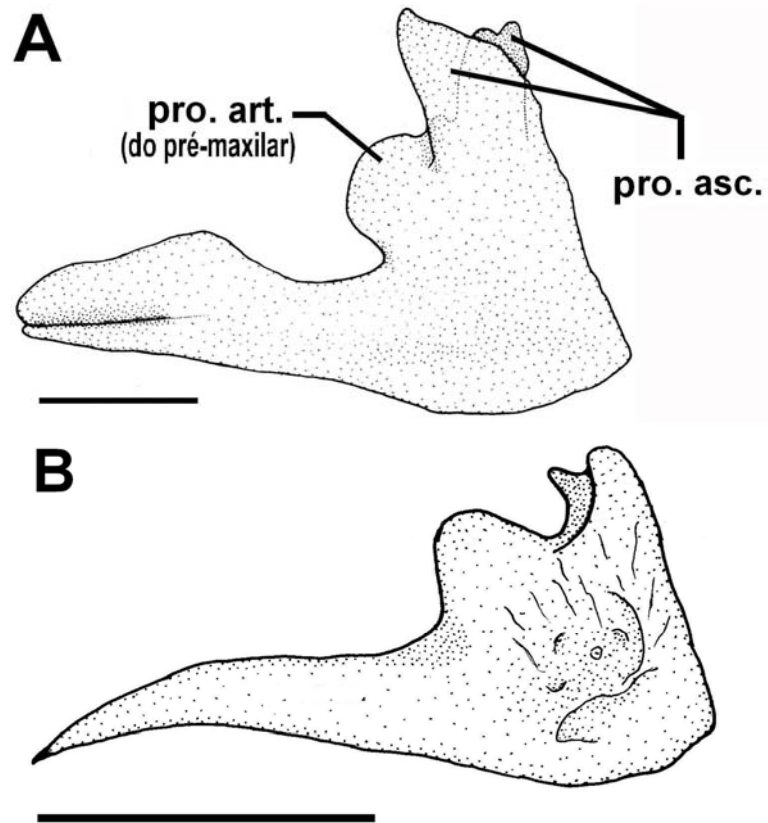


Fig. 19: Pré-maxilar l.o. de *Achirus lineatus* (A) e *Apionichthys finis* (B) vista externa lateral. Barra de escala = 1 mm.

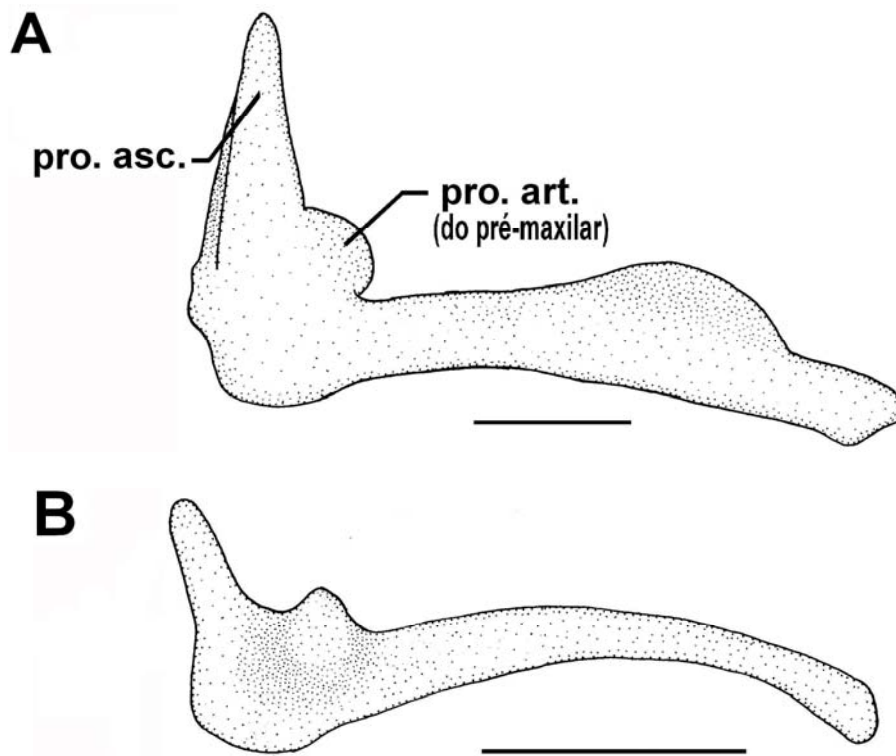


Fig. 20: Pré-maxilar l.c. de *Achirus lineatus* (A) e *Apionichthys finis* (B) vista externa lateral. Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo derivado

A morfologia geral do pré-maxilar do morfótipo derivado é similar àquela do morfótipo basal. O processo ascendente do pré-maxilar l.o. também apresenta divisão distal, porém, diferente do morfótipo basal, as duas projeções resultadas da divisão são mais reduzidas que aquelas do morfótipo basal e possuem tamanhos semelhantes na espécie basal do morfótipo derivado. As demais espécies têm morfologia um pouco diferente, como tratado à frente.

A área alargada mediana que aumenta área dentígera nos pré-maxilares no morfótipo basal está ausente no morfótipo derivado. Neste, a largura do osso e área dentígera do pré-maxilar l.c. são uniformes em toda extensão, um aspecto também destacado por Ramos (1998).

Variações

O processo ascendente do pré-maxilar l.o. nas demais espécies do gênero *Apionichthys* (exceto *A. rosai*) possui a projeção mais externa do processo ascendente menor que a mais interna (Fig. 21), o oposto do que ocorre no morfótipo basal, no qual a projeção interna é maior, e difere também de *A. finis*, na qual as projeções interna e externa possuem tamanhos similares. O extremo distal da projeção interna do processo ascendente de *A. menezesi*, *A. sauli* e *A. dumerili* é dirigida anteriormente, enquanto em *A. nattereri*, *A. rosai* e *A. seripierriae*, as projeções são retas, dirigidas dorsalmente, um estado similar àquela do morfótipo basal. Em *A. finis*, essa projeção interna é voltada posteriormente.

A porção anterior do corpo do pré-maxilar l.o. de *A. rosai* (Fig. 21) é pouco desenvolvida, quando comparado com a mesma porção das outras espécies do gênero. Nesta espécie o processo ascendente é bastante curto.

A porção anterior do pré-maxilar l.o. de *A. sauli* e *A. dumerili* é mais robusta e desenvolvida que nas outras espécies do gênero, com o processo articular maior. No geral, todas as espécies do gênero *Apionichthys* possuem a porção anterior do pré-maxilar robusta e o ramo labial reduzido.

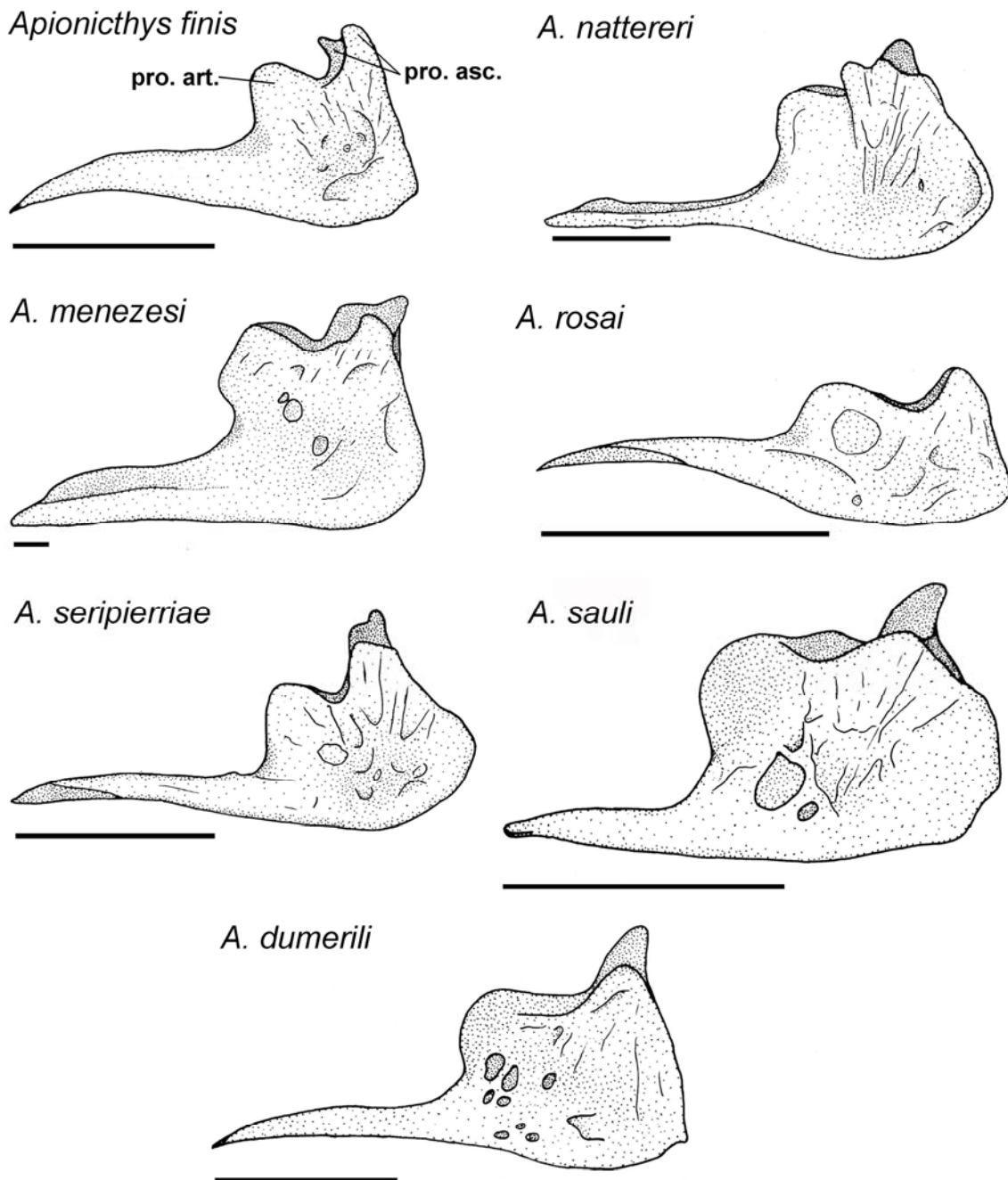


Fig. 21: Pré-maxilar I.o. das espécies do gênero *Apionichthys*, vista externa lateral. Barra de escala = 1 mm.

O pré-maxilar I.c. de *Apionichthys nattereri* (Fig. 22) possui um alargamento dorsal, que resulta em aumento da área dentígera, como ocorre no morfótipo basal. No entanto, este alargamento em *A. nattereri* está localizado na região mais posterior do pré-maxilar I.c., diferente das espécies do morfótipo basal, nas quais essa extensão é mediana e posterior. As outras espécies possuem a morfologia similar àquela de *A. finis*. Na ilustração de *A. rosai*, foi

apresentada a posição dos dentes no pré-maxilar l.c. das espécies do gênero *Apionichthys*.

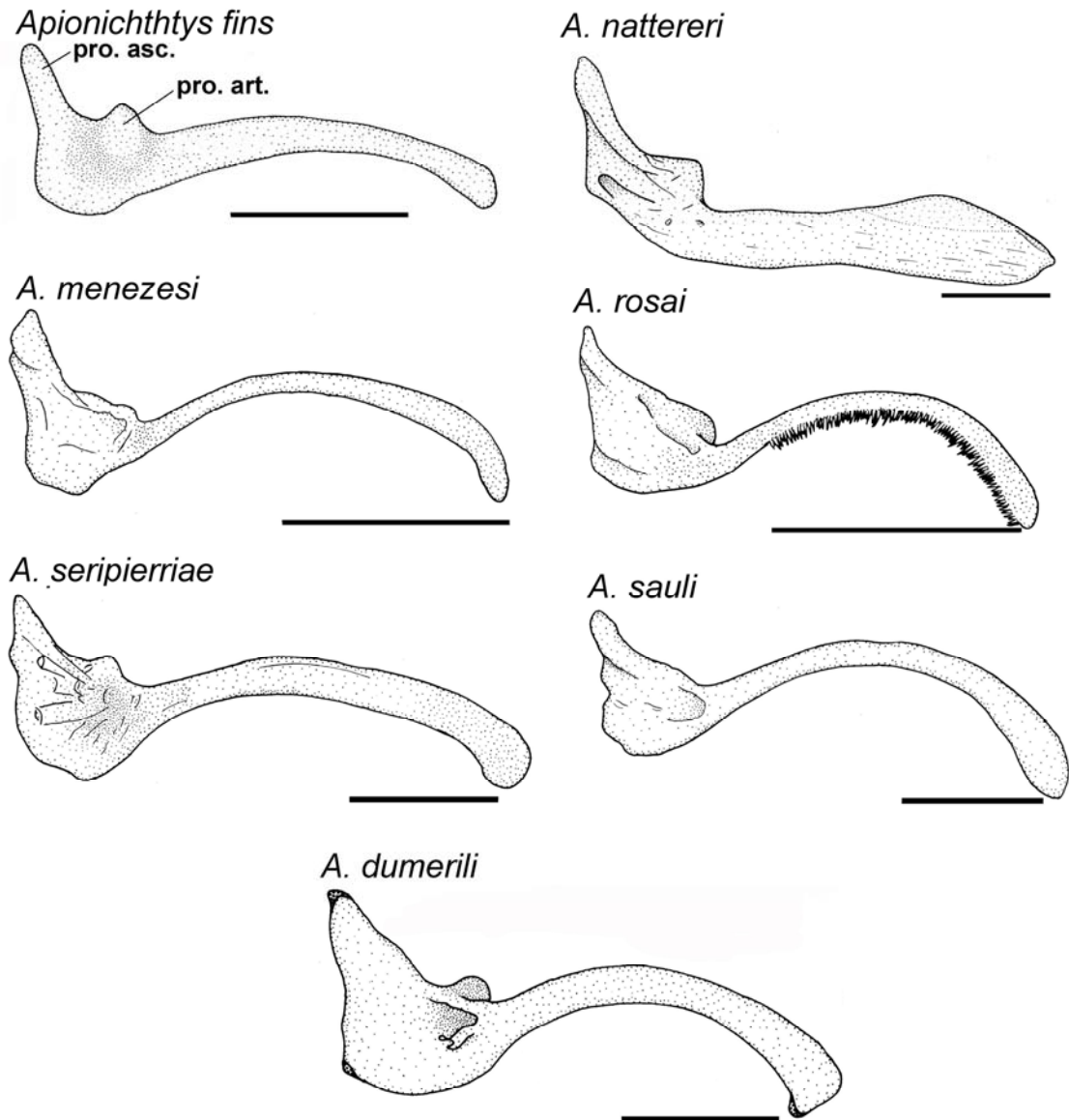


Fig. 22: Pré-maxilar l.c. das espécies do gênero *Apionichthys*, vista externa lateral. Barra de escala = 1 mm.

Maxila inferior

A maxila inferior também é assimétrica, apresentando diferenças significativas entres os dois lados. Cada maxila é composta pelos ossos dentário, ângulo-articular e retroarticular. Adicionalmente, existe uma cartilagem localizada externamente ao dentário, associada à sua margem dorso-lateral, aqui

denominada cartilagem intralabial. Chabanaud (1928) utiliza esta última cartilagem para definir a família Achiridae, mas Ramos (1998) relata a presença desta cartilagem nas famílias Soleidae, Cynoglossidae, Poecilopsettidae e Bothidae. Ramos (2003b) destaca que Achiridae é a família que possui a maior cartilagem intralabial, dentre as famílias de Pleuronectiformes, e que este é um caráter diagnóstico. Cervigón (1985) definiu a cartilagem intralabial como sendo um tecido conjuntivo muito compacto. Neste estudo, a peça referida é considerada uma cartilagem, visto que reage distintamente de outros tecidos conjuntivos em seu entorno, comportando-se, em termos de aquisição do corante, da mesma forma que outras peças reconhecidamente cartilaginosas (como a cartilagem coronomeckeliana).

Como nos pré-maxilares, só há dentes no dentário do lado cego, com exceção de *Hypoclinemus*, que possui uma placa de dentes moderadamente desenvolvidos (RAMOS, 1998). A presença de dentes no lado cego e ausência no lado ocular é um caráter de Achiridae menos *Hypoclinemus*. A sínfise do dentário l.c. possui uma superfície articular do tipo côndilo-soquete entre os dois ramos da mandíbula (Fig. 23).

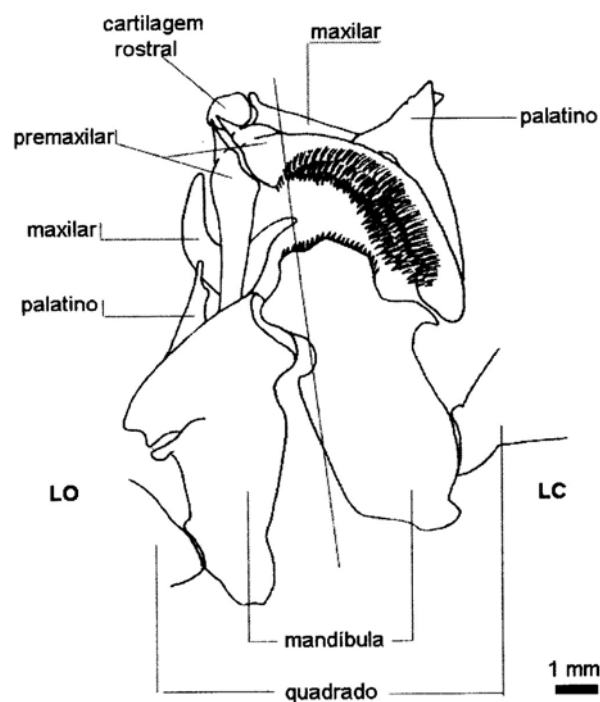


Fig. 23: Articulação entre os dentários de *Trinectes paulistanus*, vista ântero-ventral (MEDEIROS, 2007).

Morfótipo basal

O dentário é o osso mais anterior da maxila inferior. O dentário l.o. do morfótipo basal possui uma forma aproximadamente triangular (Fig. 24 A). Existe uma aba lateral na margem dorsal do dentário l.o. bastante desenvolvida que está restrita à porção posterior do osso. A face interna posterior possui uma cavidade por onde penetra o ângulo-articular. A margem anterior e dorsal do dentário l.c. se estende lateral e externamente formando uma aba oblíqua na qual estão implantados os dentes. Esta aba, como afirma Medeiros (2007), atua na captura da presa no substrato. A aba do dentário l.c. encaixa na face ventral côncava do pré-maxilar l.c., como descrito por Ramos (1998) e Medeiros (2007). Na face ventral, o dentário l.c. possui um entalhe que forma uma cava e, na face posterior, uma ampla invaginação onde se conecta o ângulo-articular. O ângulo-articular, em ambos os lados, é um osso alongado, com a porção anterior mais estreita. Esta porção anterior encaixa-se na concavidade da face interna do dentário.

Em sua face dorsal, o dentário e o ângulo-articular de ambos os lados possuem projeções dirigidas dorsalmente formando os processos denominados de processos coronóides. Os processos coronóides do dentário e do ângulo-articular no l.o. são inclinados posteriormente, caráter de *Soleomorpha* (RAMOS, 1998). Segundo este autor, o extremo dorsal do processo coronóide da mandíbula em ambos os lados se articulam com o extremo posterior dos maxilares. No lado cego, o processo coronóide do ângulo-articular é dirigido dorsalmente (Fig. 25 A).

O retroarticular é um pequeno osso localizado em uma porção póstero-ventral do ângulo-articular em ambos os lados. O ângulo-articular e o retroarticular possuem tamanhos similares em ambos os lados.

Localizada postero-dorsalmente sobre o ângulo-articular está a superfície de articulação quadrado-articular, que é provida de revestimento cartilaginoso. A cartilagem intralabial no morfótipo basal possui a base larga e se estreita dorsalmente, formando um espinho encurvado posteriormente.

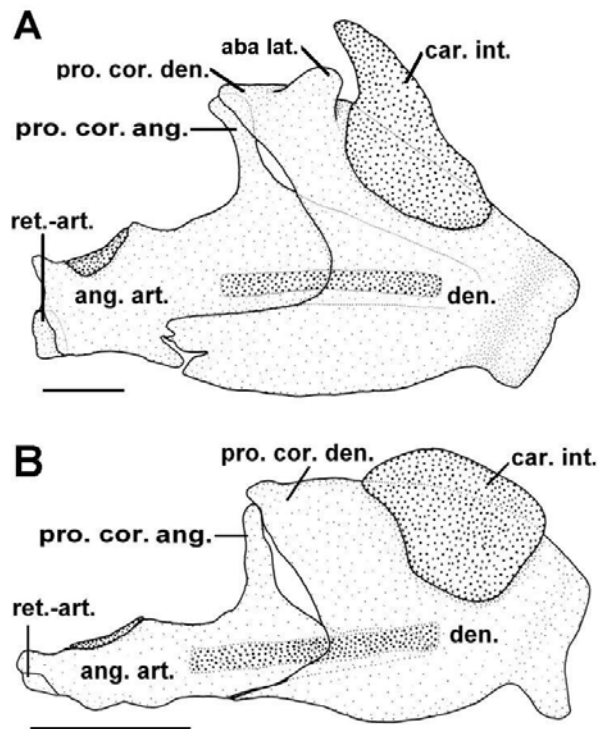


Fig. 24: Vista externa lateral da maxila inferior l.o. de *Achirus lineatus* (A) e *Apionichthys finis* (B). Barra de escala = 1 mm.

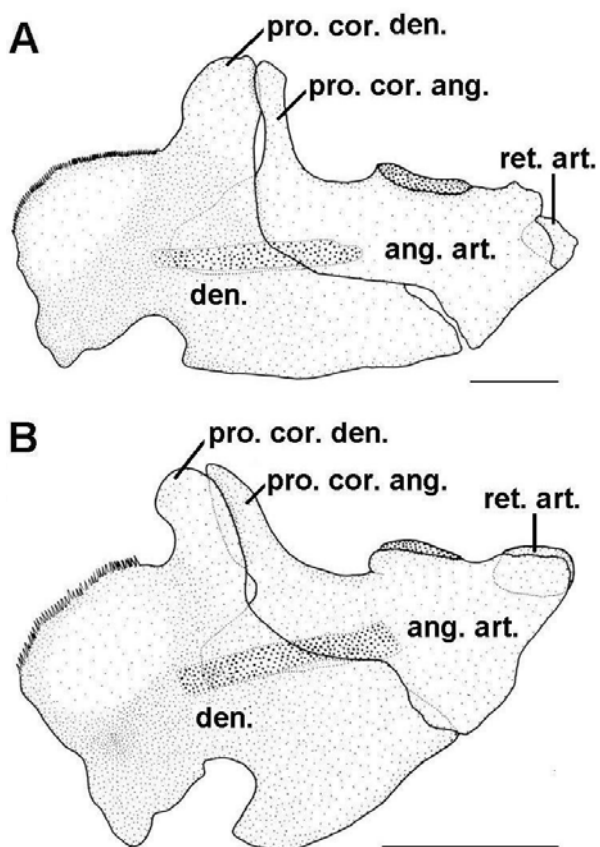


Fig. 25: Vista externa lateral da maxila inferior l.c. de *Achirus lineatus* (A) e *Apionichthys finis* (B). Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo derivado

O dentário l.o. de *Apionichthys finis* (Fig. 24 B) possui o perfil anterior mais alto, resultando em uma morfologia mais arredonda que aquela triangular do morfótipo basal. No entanto, pode-se afirmar que este é um aspecto especializado da *A. finis*, quando se observa que as demais espécies do gênero possuem o mesmo padrão morfológico das espécies do morfótipo basal.

O ângulo-articular l.o. é similar àquele do morfótipo basal, com exceção da posição do retroarticular, que é deslocado ventralmente e um pouco anteriormente. O extremo posterior do ângulo-articular também se apresenta um pouco modificado, em dois grupos: em *A. finis*, o extremo posterior deste osso tem altura bastante reduzida e a superfície da articulação com o quadrado tende a mais horizontal; nas demais espécies do gênero, o ângulo-articular é um pouco mais curto que aquele do morfótipo basal, e mais alto, seguindo o alongamento dorso-ventral do dentário, e a superfície articular tende a mais vertical (Fig. 24 B), o que deve refletir mudança na forma de atuação das maxilas.

Nas espécies do morfótipo derivado, não ocorre aba lateral do dentário l.o. Ramos (1998) cita esta aba como caráter de Soleomorpha, o que denota a ausência desse processo em *Apionichthys* como uma reversão e amplia o número de caracteres que separa o gênero *Apionichthys* dos demais gêneros da família Achiridae.

A cartilagem intralabial tem desenvolvimento similar àquele do morfótipo basal, mas não forma um espinho posterior, exceto por uma pequena projeção espinhosa em *A. nattereri*.

O dentário l.c. (Fig. 25 B) é similar àquele do morfótipo basal, com exceção da invaginação antero-ventral de articulação com o dentário que é relativamente maior no morfótipo derivado, e dos processos coronóides. O processo coronóide do dentário l.c. é inclinado anteriormente em *A. finis*, o que representa mais uma especialização, visto que a condição deste processo nas demais espécies do gênero é similar àquele do morfótipo basal. O processo coronóide do dentário exibe uma modificação em relação ao morfótipo basal – uma inclinação anterior, mais acentuada em *A. finis*. Em *A. seripierriae* esse processo exibe uma condição especializada, sendo dirigido posteriormente, o que deve refletir mudança na forma de atuação das maxilas.

O ângulo-articular l.c. também é similar àquele do morfótipo basal, com exceção, também, da posição do retroarticular e da superfície articular com o quadrado (Fig. 25 B e 26). O retroarticular desloca-se dorsalmente, em contra-posição ao deslocamento ventral do lado oposto. A superfície articular mantém-se em posição próxima da horizontal, mas está inclinada internamente, com exceção de *A. seripierriae*.

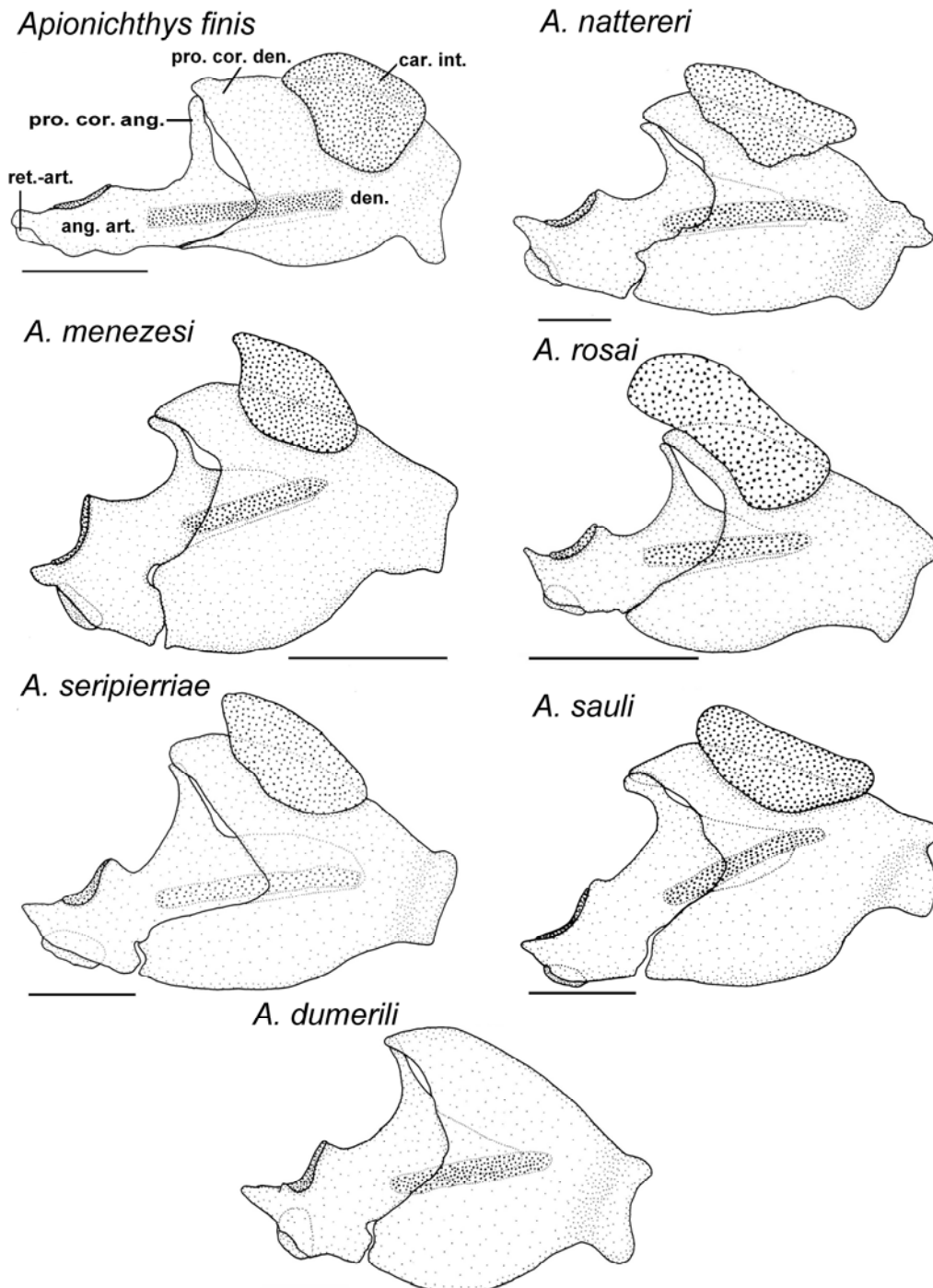


Fig. 26: Vista externa lateral da maxila inferior l.o. das espécies de *Apionichthys finis*. Barra de escala = 1 mm.

Apionichthys sauli, *A. menezesi*, *A. nattereri* e *A. seripierriae* possuem a cava de articulação com o dentário do l.c. bastante reduzida em relação ao que ocorre em *A. finis*. A cava de articulação de *A. dumerili* e *A. rosai* é bastante reduzida, quase ausente (Fig. 27).

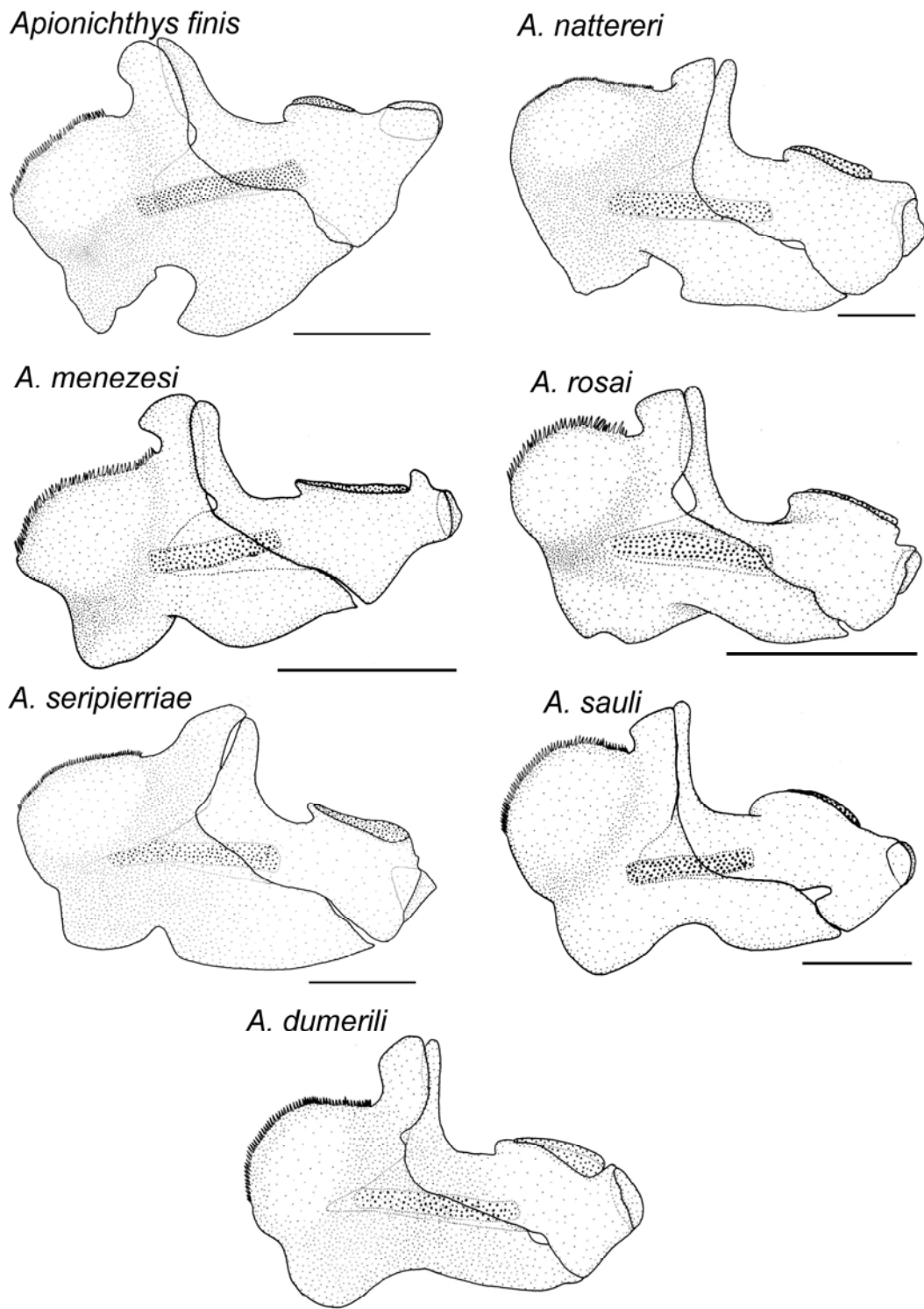


Fig. 27: Vista externa lateral da maxila inferior l.c. de *Apionichthys finis*. Barra de escala = 1 mm.

4.2.3 Suspensório + Série Opercular

O suspensório é um aparelho formado pelo hiomandibular, ectopterigóide, metapterigóide, endopterigóide, quadrado, simplético e palatino. A série opercular: pré-opérculo, opérculo, subopérculo e interopérculo, foi aqui apresentada junto com o suspensório.

Morfótipo basal

O hiomandibular (Fig. 28 A) é um osso alongado dorso-ventralmente. No extremo dorsal (proximal) estão duas projeções, as quais portam as superfícies articulares do suspensório com o neurocrânio. Estas projeções articulam o hiomandibular aos ossos esfenótico e pterótico. Na face posterior, próximo ao extremo dorsal, articula-se ao opérculo; ao longo da face posterior, articula-se à metade dorsal do pré-opérculo. Ao extremo ventral do hiomandibular articula-se o inter-hial, dando suporte à barra hial.

O simplético é um pequeno osso em forma de cone, localizado abaixo do hiomandibular. A porção afilada do cone insere-se em um entalhe no corpo do quadrado, na margem posterior, conecta-se ao pré-opérculo e, na margem anterior, ao metapterigóide.

O metapterigóide possui as margens aproximadamente arredondadas, anteriormente se conecta ao endopterigóide, posteriormente ao simplético e, ventralmente, ao quadrado.

Endopterigóide é um osso aproximadamente triangular, com as faces abauladas, que se conecta anteriormente ao palatino, posteriormente ao metapterigóide e, na porção ventral, ao ectopterigóide.

O ectopterigóide é alongado, curvo ântero-ventralmente, localizado entre o palatino e o quadrado e liga-se dorsalmente ao endopterigóide.

Os ossos do suspensório descritos até o momento possuem morfologia aproximadamente similar em ambos os lados. Os palatinos, no entanto, possuem diferenças significativas. Esses ossos se conectam posteriormente ao endopterigóide e ectopterigóide. A margem do extremo anterior do palatino l.o. é convexa, seus extremos com uma pequena projeção lateral dorsal e outra, similar, ventral (Fig. 28 A). No palatino l.c., a margem anterior é côncava, e as duas projeções destacadamente maiores (Fig. 29 A). A projeção dorsal destes palatinos articula-se ao etmóide lateral e a projeção ventral, ao maxilar. Cervigón

(1985), referindo-se a *Achirus achirus*, não cita estes processos. A condição dos palatinos de *Achirus*, descrita acima é derivada, considerando a filogenia proposta por Ramos (1998). Em *Hypoclinemus* e *Catathyridium* os processos do palatino, acima referidos, são um pouco mais desenvolvidos e robustos, no lado ocular; no lado cego, a projeção ventral é mais desenvolvida que a dorsal. Em *Gymnachirus*, as duas projeções possuem formato espinhoso e curvado, a projeção dorsal, ventralmente, e a ventral, internamente.

Na região de conexão entre os ossos do suspensório estão presentes porções de cartilagem que podem ser contínuas (maioria das espécies) ou descontínuas.

Na série opercular (Fig. 28 A e 29 A), o opérculo possui a porção anterior estreita se alargando posteriormente e formando dois lobos, dorsal e ventral, separados por um entalhe arredondado. O lobo ventral é mais alongado que o dorsal. Um processo antero-dorsal faz a articulação com hiomandibular. Nos dois lados do corpo, a estrutura de articulação possui uma pequena aba que cobre a superfície de articulação com o hiomandibular. Esta aba pode ser observada nas ilustrações de Cervigón (1985). Na face interna, o opérculo se conecta ao hiomandibular com uma conexão exposta, sem a cobertura de uma aba.

O subopérculo é alongado dorso-ventralmente, com margens arredondadas e porção dorsal mais delgada. Este osso possui um orifício no centro da porção ventral e articula-se anteriormente com o opérculo. O forame do subopérculo foi descrito por Ramos (1998) como um caráter de *Achirus achirus*, *Hypoclinemus mentalis* e todo o gênero *Apionichthys*. Nos outros Pleuronectiformes, ele descreve o sub-opérculo como compacto, sem forame.

O pré-opérculo é alongado dorso-ventralmente, com as extremidades afiladas voltada anteriormente. A face anterior dorsal se conecta ao hiomandibular, e a anterior ventral, com o simplético e o quadrado. A face pósterio-ventral, com o inter-opérculo.

O interopérculo é um osso um pouco alongado, sua altura (dorso-ventral) cerca do dobro de seu comprimento, e seu formato geral é aproximadamente ovalado. O contorno da face anterior varia entre retilínea com os cantos abaulados e côncavo. O interopérculo se articula com a margem antero-dorsal do pré-opérculo. Ramos (1998) descreve a forma do subopérculo de Achiridae como uma lâmina alongada antero-posteriormente, larga anteriormente, com uma

construção central e um pequeno alargamento posterior. Esta forma foi utilizada pelo autor na sistemática do grupo como caráter exclusivo da família Achiridae, o que foi observada também no presente estudo.

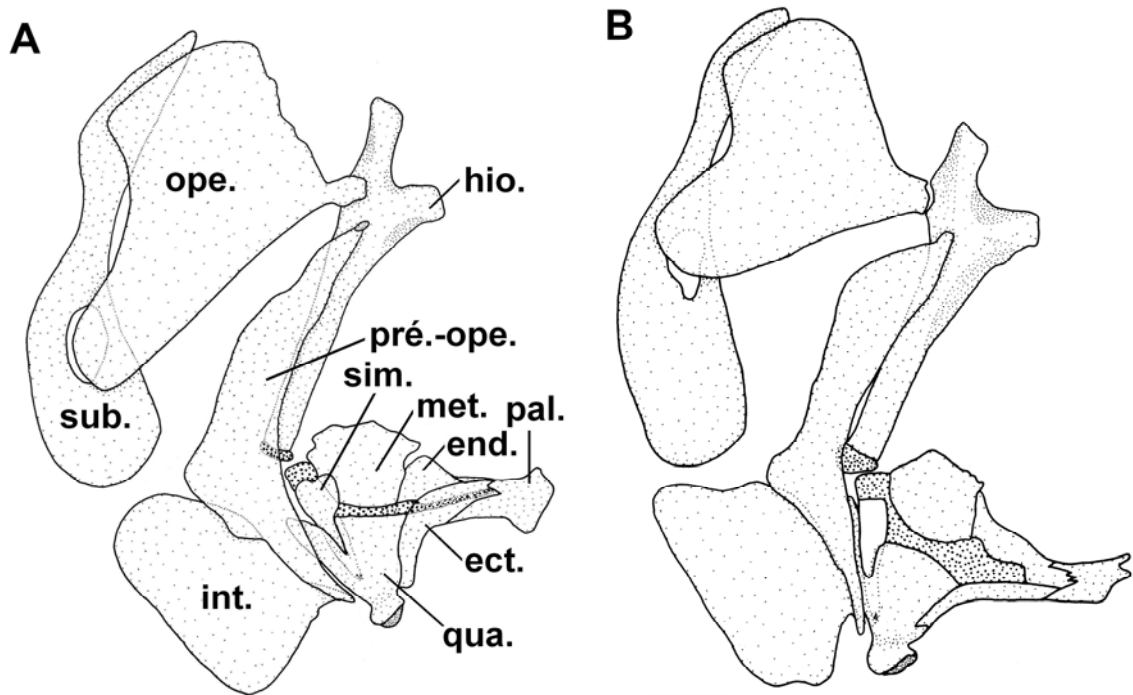


Fig. 28: Suspensório + Série Opercular I.o. de *Achirus lineatus* (A) e *Apionichthys finis* (B). Barra de escala = 1 mm.

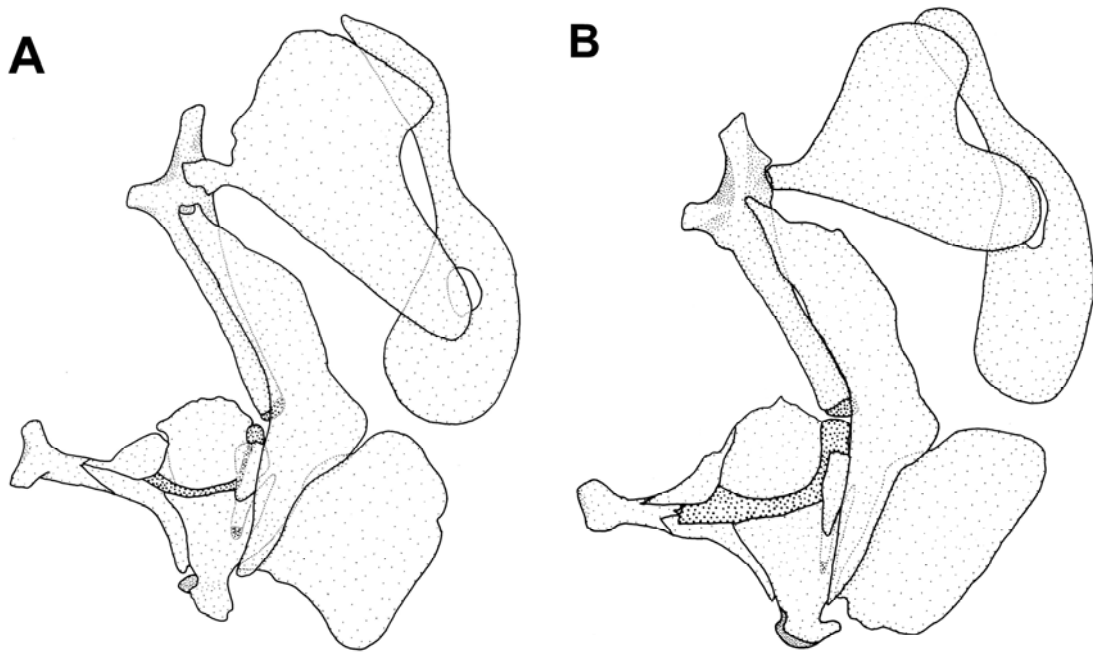


Fig. 29: Suspensório + Série Opercular I.c de *Achirus lineatus*. (A) e *Apionichthys finis* (B). Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo derivado

Com exceção dos palatinos, os ossos do suspensório não apresentaram diferenças significativas entre os morfótipos. Os palatinos são assimétricos, como no morfótipo basal. O osso todo e, especialmente, a porção anterior do palatino do lado l.o. (Fig. 28 B) é reduzida e os processos são igualmente reduzidos. No lado cego o padrão do palatino de *Apionichthys finis*, possui uma condição especializada, única no gênero, no qual a extremidade anterior deste osso é convexa.

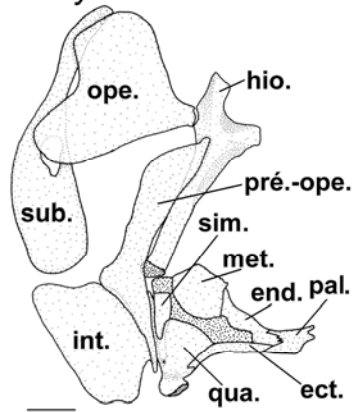
Na série opercular, o opérculo não possui a aba que cobre a superfície de articulação com o hiomandibular. Em seu lugar, é visível um ligamento que conecta as duas superfícies, sendo a superfície articular do hiomandibular côncava, e a do opérculo, convexa (Fig. 28 B e 29 B). O tamanho dos lobos dorsal e ventral do opérculo é similar, e o lobo ventral é mais largo e arredondado que no morfótipo basal.

Variações

O extremo anterior do palatino l.o. (Fig. 30) é mais estreito e os dois processos estão presentes nas demais espécies do gênero, exceto *A. menezesi* e *A. seripierriae*. Os processos, no entanto, estão deslocados dorsalmente, não sendo possível definir suas homologias com clareza: eles podem representar os mesmos processos do morfótipo basal reduzidos e deslocados dorsalmente, ou o processo ventral foi perdido e um segundo processo dorsal foi desenvolvido. É também observável que a tendência de redução se acentua ao longo da história do gênero, estando nas cinco espécies que formam o clado mais derivado os processos com maior grau de redução ou a sua ausência. No lado cego, o padrão morfológico geral do palatino do gênero *Apionichthys* (Fig. 31) é similar àquele do morfótipo basal, a forma é semelhante, mas os processos são reduzidos.

Apionichthys rosai possui o subopérculo compacto, sem orifício na região onde se liga o lobo ventral do opérculo. Isto ocorre em ambos os lados (Fig. 30 e 31). O orifício do subopérculo também está ausente em *Apionichthys asphyxiatus* (este caráter foi constatado através de pequena dissecação superficial, dada a inexistência de espécimes diafanizados – Robson Ramos, comunicação pessoal). É importante salientar que estas espécies não possuem abertura branquial no lado ocular.

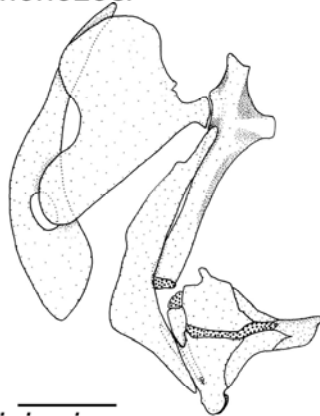
Apionichthys finis



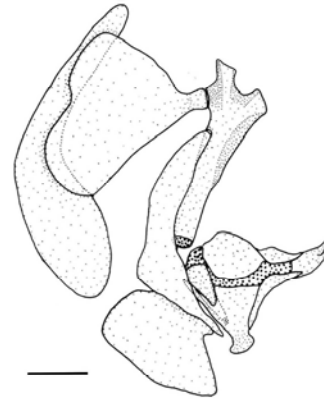
A. nattereri



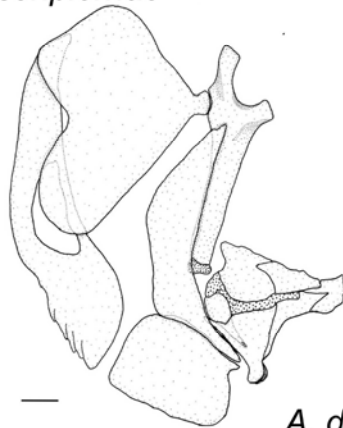
A. menezesi



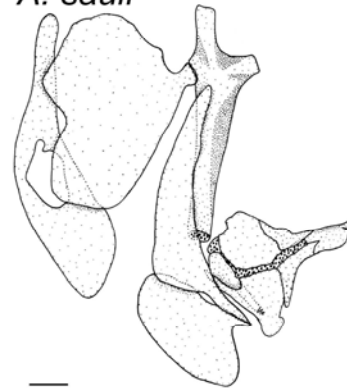
A. rosai



A. seripierriae



A. sauli



A. dumerili

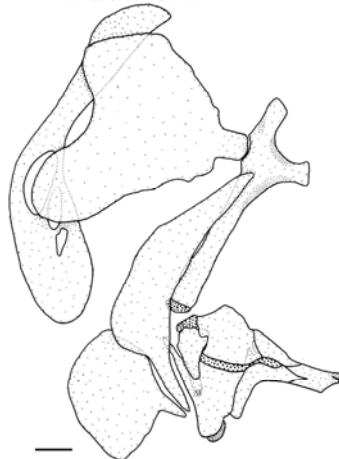


Fig. 30: Suspensório + série opercular I.o. das espécies do gênero *Apionichthys*.

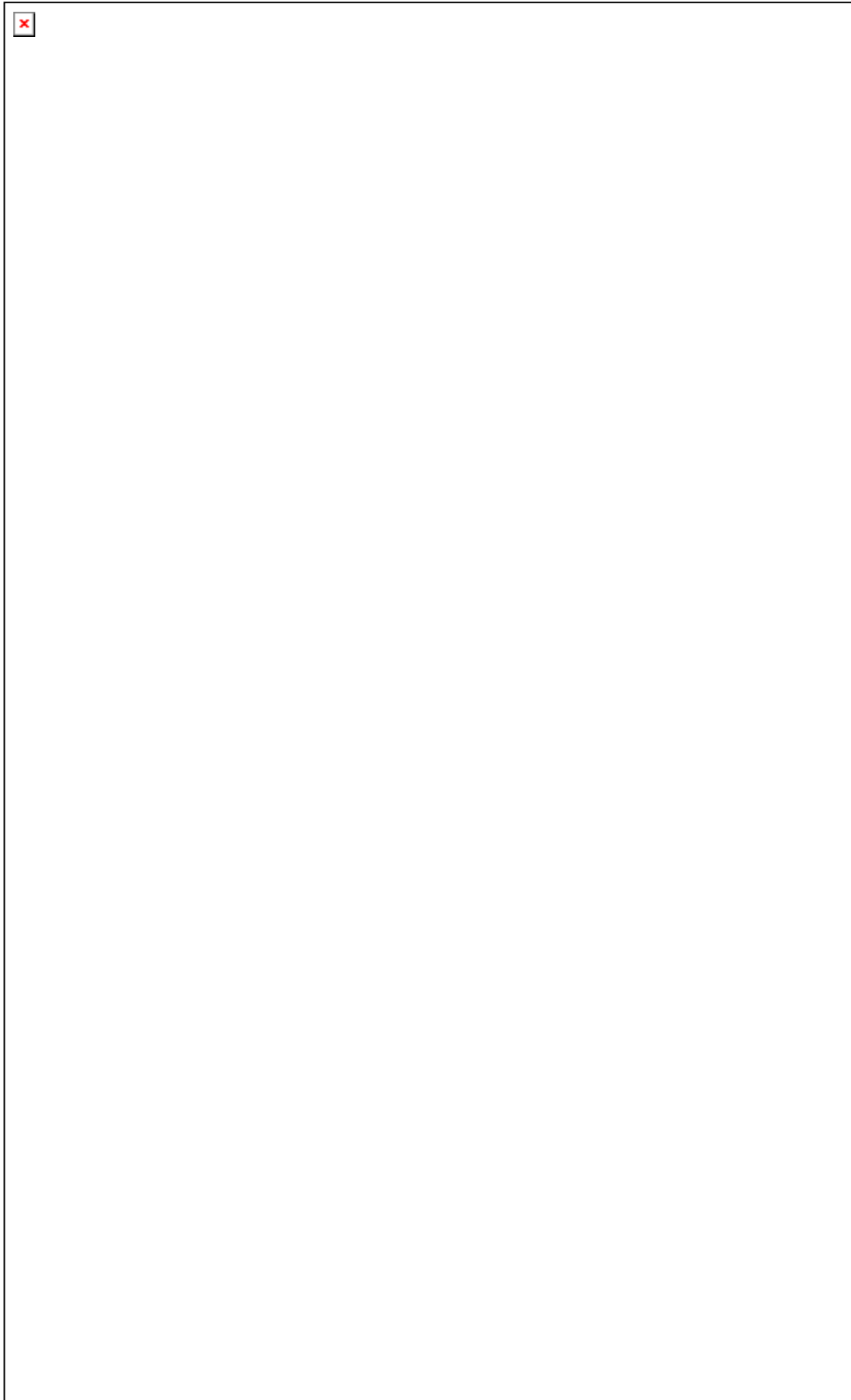


Fig. 31: Suspensório + série opercular l.c. das espécies do gênero *Apionichthys*.

Apionichthys seripierriae possui o suspensório + série opercular com o mesmo padrão de *A. nattereri*. Porém, o subopérculo de *A. seripierriae* possui a margem posteroventral fimbriada, sendo a do lado cego mais fimbriada que aquela do lado ocular (Fig. 30 e 31). Fimbriações no subopérculo são um caráter presente em todos os Pleuronectiformes e ausente em Achiridae (RAMOS, 1998). O estado presente em *A. seripierriae* é uma reversão autapomórfica desta espécie.

4.2.4 Aparelho hióideo

Este aparelho é pouco assimétrico e é composto pelo inter-hial, cerato-hial anterior e cerato-hial posterior, hipo-hial dorsal e hipo-hial ventral, basi-hial e raios branquiostégios.

Morfótipo basal

O inter-hial (Fig. 32 A e 33 A) é um osso curto, cilíndrico, dorsalmente conecta-se ao hiomandibular e ventralmente ao cerato-hial posterior. O inter-hial liga a barra hióide ao conjunto formado pelo suspensório e série opercular.

O cerato-hial posterior é um dos elementos da barra hial. Na margem pósterodorsal, articula-se ao inter-hial e na anterior conecta-se ao cerato-hial anterior. Na porção ventral suporta raios branquiostégios. O cerato-hial anterior é a outra parte, que compõe a barra hial, a porção anterior liga-se ao hipo-hial dorsal e ventral e na posterior ao cerato-hial posterior. A margem ventral suporta raios branquiostégios. Entre o cerato-hial anterior e posterior existe na região mais ventral uma porção cartilaginosa.

O conjunto hipo-hial é composto pelos segmentos dorsal e ventral. Anteriormente o segmento dorsal articula-se ao basi-hial e o ventral, ao uro-hial. Posteriormente, ambos se conectam ao cerato-hial anterior.

O basi-hial é um osso pequeno e cilíndrico que conecta o aparelho hióideo ao aparelho branquial.

O morfótipo basal possui 7 raios branquiostégios, os quais se articulam ao cerato-hial anterior, cerato-hial posterior e a uma porção cartilaginosa localizada entre estes dois ossos. Os raios branquiostégios 1 a 4 do lado ocular possuem um processo uncinado projetado anteriormente, sendo o 3º e o 4º mais

desenvolvidos que os dois anteriores (Fig. 32 A). No lado cego, os raios 2 a 5 têm processos uncinados, sendo, novamente, o 3º e o 4º mais desenvolvidos. Os processos uncinados são mais afilados no lado cego (Fig. 33 A). Em *Gymnachirus* os processos uncinados são pouco desenvolvidos.

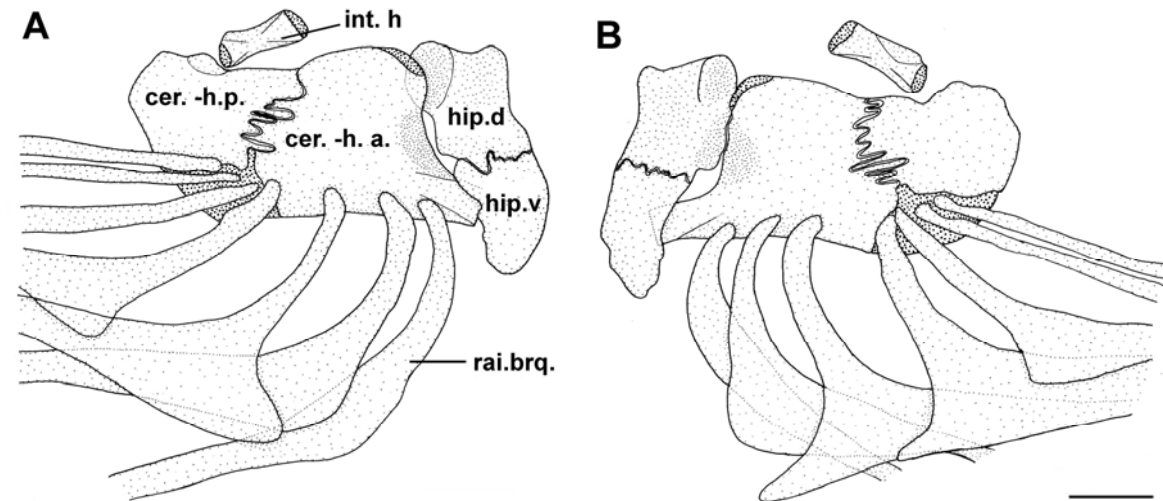


Fig. 32: Aparelho hióideo l.o. de *Achirus lineatus* (A) e *Apionichthys finis* (B), vista lateral externa. Barra de escala = 1 mm.

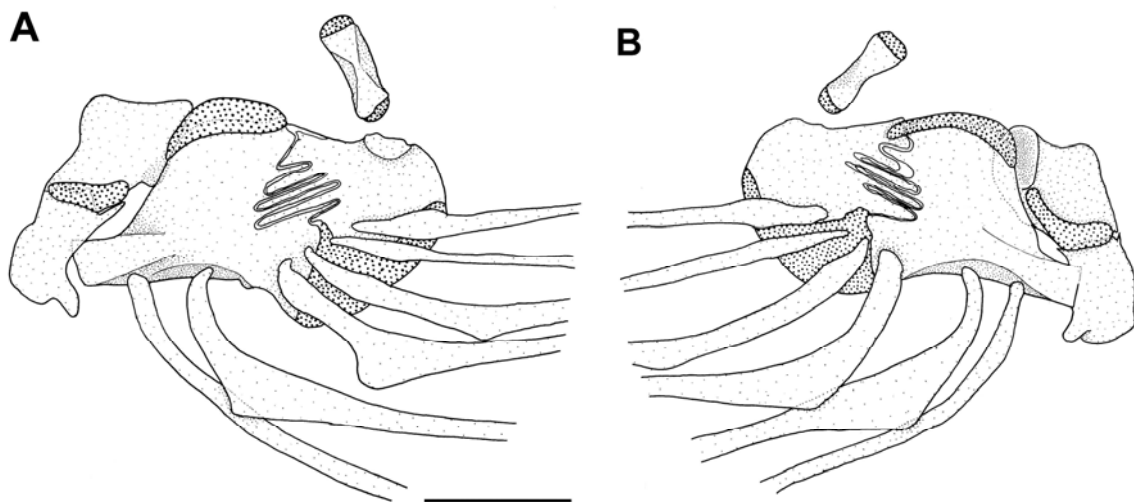


Fig. 33: Aparelho hióideo l.c. de *Achirus lineatus* (A) e *Apionichthys finis* (B), vista lateral externa. Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo derivado

O aparelho hióideo exibe um padrão similar nos dois morfótipos, com um pequeno número de diferenças. As espécies do morfótipo derivado possuem apenas 6 raios branquiostégios, apenas os raios 2 a 4 possuem processos uncinados, que são reduzidos em relação ao morfótipo basal, especialmente o 2º raio (Fig. 32 B e 33 B).

Apionichthys finis possui um pequeno processo póstero-ventral no hipohial ventral dos dois lados, o que não ocorre no morfótipo basal.

A área cartilaginosa dorsal ao cerato-hial anterior e entre os cerato-hial anterior e posterior são mais desenvolvidas que no morfótipo basal. Uma área cartilaginosa entre os hipohial dorsal e ventral está presente nas espécies no morfótipo derivado, uma condição autapomórfica.

Uro-hial

Nos Pleuronectiformes, o uro-hial tem a forma de um arco bastante fechado com a porção aberta voltada para frente (Fig. 34), onde se conecta ao basi-hial e o vértice, posterior, articulado ao cleitro, conectados por músculos e ligamentos. Cervigón (1985) e Astarloa (2005) comparam a forma do uro-hial dos grupos de Pleuronectiformes estudados por eles, com a de um “bumerangue”.

O uro-hial é um osso de morfologia bastante variável nos grupos de peixes, sendo utilizado na sistemática de grandes grupos como o trabalho de Arratia e Schultze (1990). Em trabalhos descritivo-comparativo mais específicos como o de Astarloa (2005), foram encontradas diferenças morfológicas significativas no uro-hial de três espécies do gênero *Paralichthys* (Paralichthyidae).

Morfótipo basal

O uro-hial do morfótipo basal (Fig. 34 A) possui o ramo dorsal um pouco maior que o ventral. O ramo dorsal tem uma orientação longitudinal e o ventral é inclinado ventralmente; no extremo anterior do ramo dorsal existem pontos de inserção de musculatura. Uma lâmina óssea se projeta na margem dorsal da região posterior do ramo dorsal, no vértice do osso. Esta lâmina foi descrita por Cervigón (1985), para o gênero *Achirus*. *Gymnachirus* não possui a morfologia

típica do morfótipo basal, sendo o uro-hial deste gênero mais comprimido dorsoventralmente.

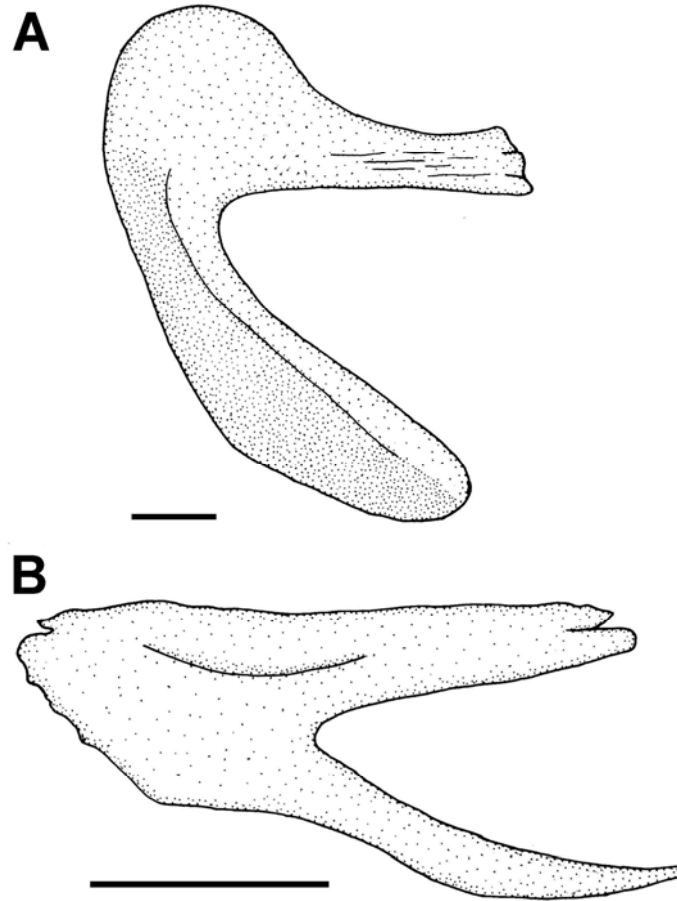


Fig. 34: Uro-hial de *Achirus lineatus* (A) e *Apionichthys finis* (B), vista lateral lado l.o. Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo derivado

O uro-hial do morfótipo derivado (Fig. 34 B) tem a altura (dorso-ventral) reduzida e é mais alongado, quando comparado com o morfótipo basal. A diferença na altura do osso parece estar associada a mudança na orientação do ramo ventral, que se desloca dorsalmente, posicionando-se mais próximo do eixo longitudinal. O ramo ventral é também mais delgado e mais afilado que o ramo correspondente do morfótipo basal, podendo o comprimento dos dois ramos ser similar entre si, ou o ramo ventral ser maior ou menor que o dorsal. No entanto, é

preciso destacar que esta diferença mais evidente no padrão é, na verdade, restrita a *Apionichthys finis*, uma especialização, portanto. Nas demais espécies, a divergência morfológica é menor, embora também observável. Adicionalmente, a lâmina da margem dorsal possui um desenvolvimento posterior ao vértice da estrutura, chegando a alcançar quase o comprimento de um dos ramos, especialmente em *A. finis*.

Variações

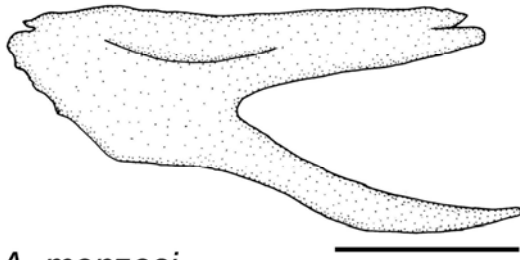
Em todas as outras espécies de *Apionichthys* (Fig. 35) a região posterior (vértice) do uro-hial se estende póstero-dorsalmente, diferente de *A. finis*, na qual o vértice segue o eixo longitudinal. Esta configuração representa uma condição próxima da condição do morfótipo basal e também ocorre no gênero *Gymnachirus*. A condição de *A. finis*, mais uma vez, constitui uma autopomorfia.

A forma do uro-hial de *Apionichthys dumerili* é bastante similar àquela de *A. sauli*. Em ambas, forma-se um vértice afilado na região posterior (Fig. 35). No entanto, eles diferem quanto ao comprimento do ramo ventral, que é mais curto em *A. dumerili*.

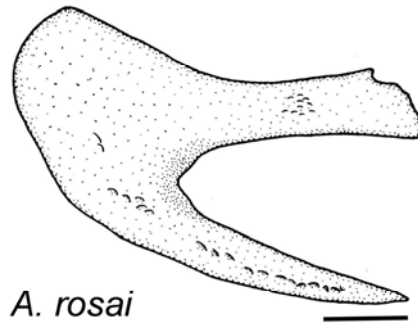
Em *Apionichthys nattereri*, *A. menezesi* e *A. seripierriae* o vértice é arredondado e representa a manutenção de um estado próximo aquele do morfótipo basal.

O padrão do uro-hial de *Apionichthys rosai* é similar àquela das outras quatro espécies do clado mais derivado do gênero. No entanto, a conformação do vértice do uro-hial em *A. rosai* é afilada, formando um espinho dirigido póstero-dorsalmente, e o ramo ventral é mais longo que o ramo dorsal. Este mesmo padrão morfológico está presente em *A. asphyxiatus* (Fig. 36), representando mais um caráter que corrobora a proximidade filogenética entre as duas espécies, proposta por Ramos (1998).

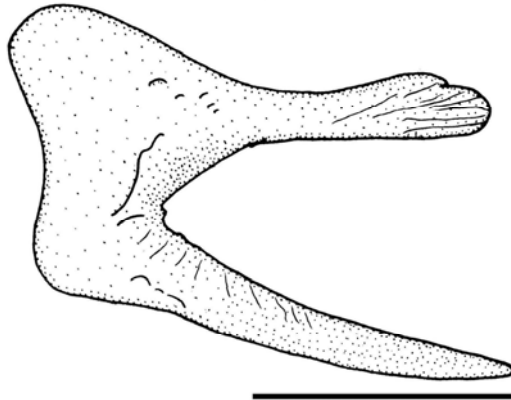
Apionichthys finis



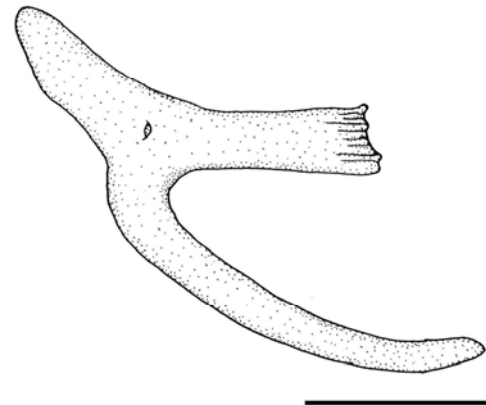
A. nattereri



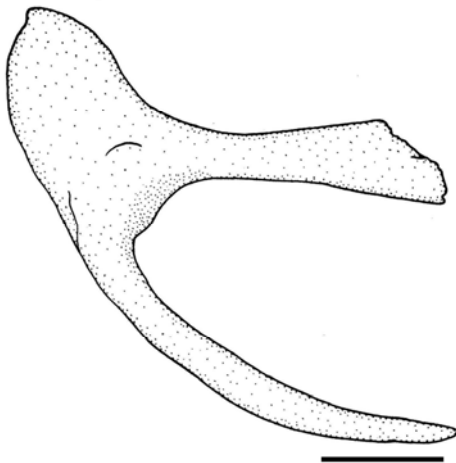
A. menzesi



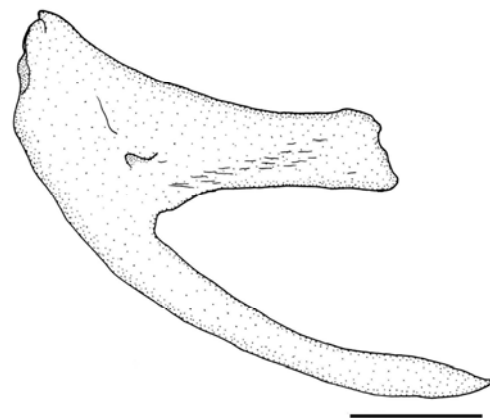
A. rosai



A. seripierriae



A. sauli



A. dumerili

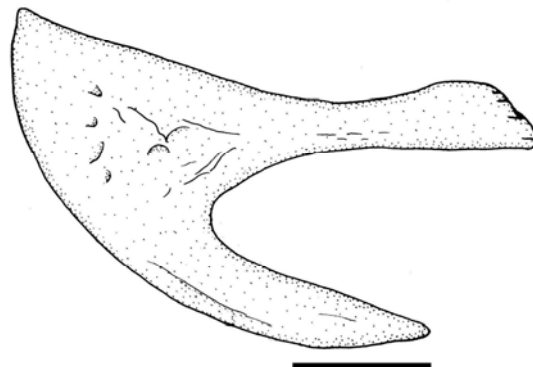


Fig. 35: Uro-hial das espécies do gênero *Apionichthys*, vista lateral l.o. Barra de escala = 1 mm.

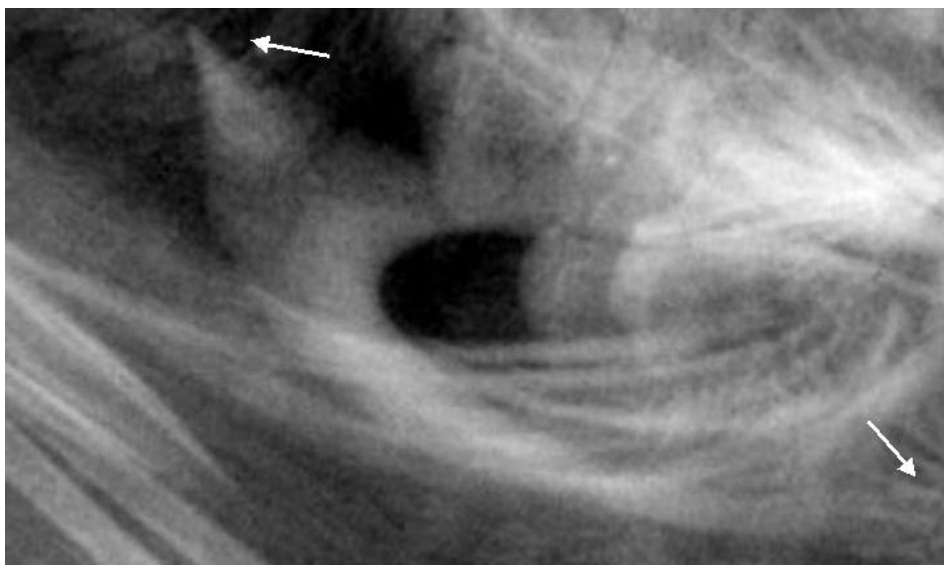


Fig. 36: Radiografia de *Apionichthys asphyxiatus*, destacando o uro-hial. Vista lateral I.O. Barra de escala = 1 mm.

4.2.5 Aparelho branquial

O aparelho branquial é quase simétrico e formado pelos elementos ímpares basibranquiais (1-4), e os ossos pares hipobranquiais (1-3), ceratobranquiais (1-5), epibranquiais (1-4) e faringo-branquiais (1-4). Este aparelho não foi representado em posição natural, sendo aberto para uma melhor visualização dos elementos. Na posição natural, o aparelho branquial tem a mesma organização e posição relativa daquela de outros Acanthopterygii.

Morfótipo basal

Os basibranquiais (Fig. 37 A) são ossos alongados, exceto o quarto elemento, que é curto, aproximadamente globoso e cartilaginoso. Esta série está localizada mediano-ventralmente no aparelho, entre os dois lados do arco. O basibranquial 1 é o osso mais anterior do arco, tem forma triangular, com um processo digitiforme anterior formando o ápice do triângulo, sua base sendo formada pela porção posterior desse elemento, que se articula com a face anterior plana do basibranquial 2; anteriormente, o basibranquial 1 conecta o aparelho branquial ao aparelho hióideo, através do basiial. O basibranquial 2 é um osso alongado ântero-posteriormente, robusto, sendo a porção anterior mais

estreita. As margens laterais mais anteriores provêm superfície de conexão para os primeiros hipobranquiais. O basibranquial 3 tem forma de um cone com o ápice voltado posteriormente; anteriormente se articula com o basibranquial 2, latero-anteriormente, com os hipobranquial 2, e, látero-posteriormente, com o hipobranquial 3; posteriormente, conecta-se ao quarto basibranquial cartilaginoso. À margem posterior deste último, conectam-se o ceratobranquial 4 de ambos os lados.

Os hipobranquiais são ossos curtos, robustos, os dois anteriores aproximadamente retangulares, com irregularidades nas margens para prover conexão com os basibranquiais e ceratobranquiais. O hipobranquial 1 é o mais alongado da série, sua margens laterais providas com abas, o que promove o formato retangular; o hipobranquial 2 tem formato similar, sendo mais curto que o elemento anterior. O hipobranquial 3 é alargado e arredondado posteriormente e se pronuncia anteriormente formando um processo digitiforme. Em seus extremos distais os hipobranquiais 1 a 3 conectam-se, respectivamente aos ceratobranquiais 1 a 3.

Os ceratobranquiais são ossos alongados, cilíndricos, um pouco curvados. Os ceratobranquiais 1, 2 e 3 se articulam anteriormente com os hipobranquiais e posteriormente se articulam aos epibranchiais. O ceratobranquial 5 possui uma área com dentes pontiagudos, que ocupa quase todo o osso, apenas a região mais posterior não tem dentes. Esses ossos conectam-se anteriormente entre si e recebem apoio lateral de uma processo lateral interno do ceratobranquial 4. *Trinectes* e *Gymnachirus* possuem a área dentígera dos ceratobranquial 5 mais alargada.

Os epibranchiais também são ossos cilíndricos, se articulam anteriormente com a série de ceratobranquiais e posteriormente a serie de faringo-branquiais. O epibranquial 1 é o maior osso da série, possui um projeção interna, que varia de tamanho nas espécies do morfótipo basal, podendo estar ausente em algumas espécies, como por exemplo, *Achirus novoae* (como registrado por Cervigón, 1985). O epibranquial 2 possui pequenas abas laterais. Os epibranchiais 3 possuem um processo (Fig. 37 B) interno médio-lateral, que se projeta sobre o epibranquial 4. No lado cego, o epibranquial 1 possui um processo alongado lateral próximo ao extremo distal, que oferece apoio ao faringobranquial 2.

Os faringo-branquiais são ossos pequenos, os mais dorsais do aparelho branquial. Esta série conecta o aparelho branquial à região postero-ventral do neurocrânio através do faringo-branquial 1, um osso cilíndrico e desprovido de dentes. Os faringo-branquiais 1, 2 e 3 são curtos, robustos, possuem uma área dentígera anterior e uma projeção digitiforme posterior.

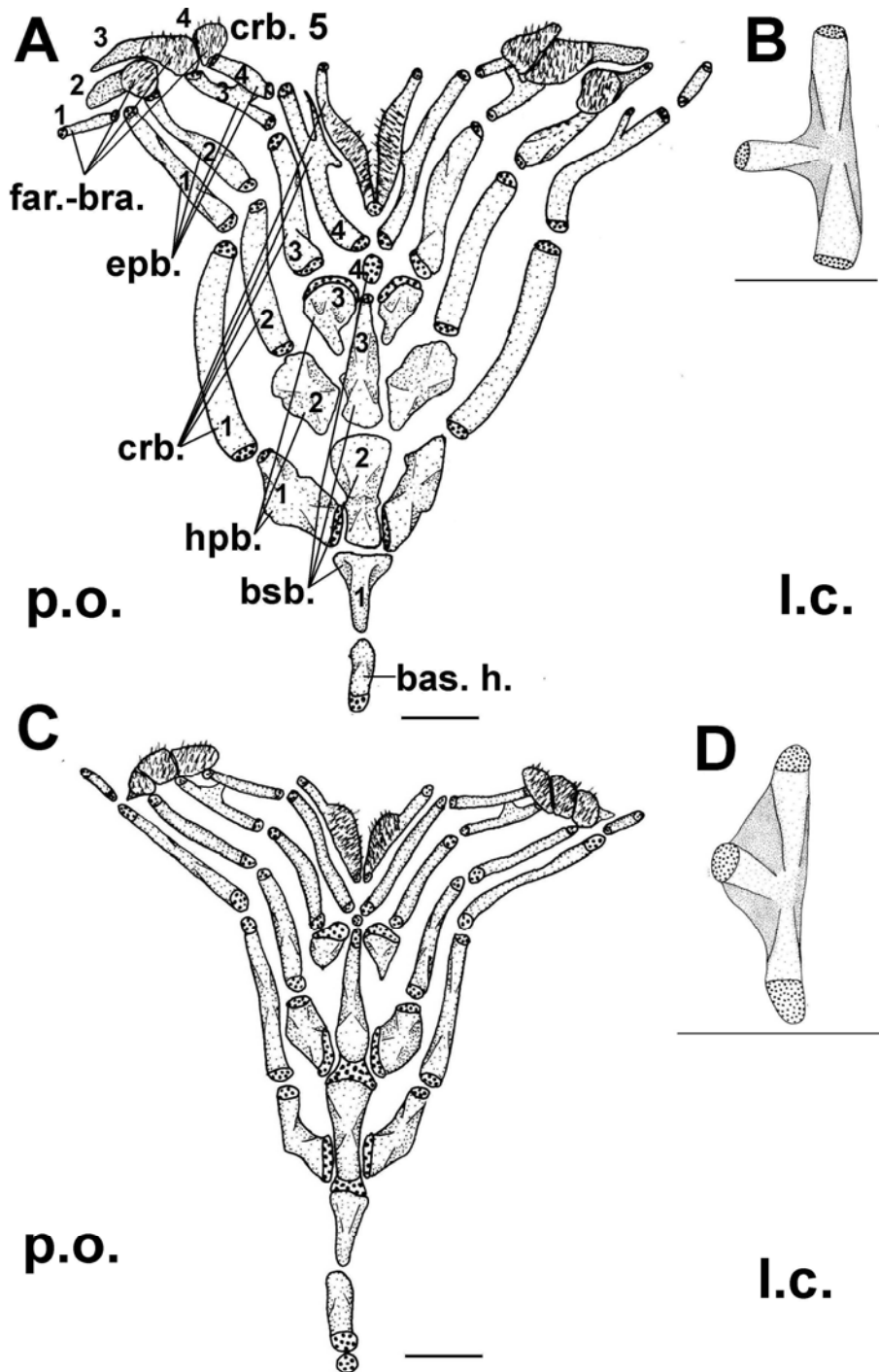


Fig. 37: Aparelho branquial (A) e elemento epibranchial 3 (B) de *Achirus lineatus* e aparelho branquial (C) e elemento epibranchial 3 (D) de *Apionichthys finis* vista dorsal. Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo derivado

A morfologia geral do aparelho branquial é similar entre os morfótipos. Porém, os ossos desse aparelho no morfótipo derivado (Fig. 37 B) são menos robustos.

O ceratobranquial 5 possui a área dentígera mais alargada e nos epibranquiais 4, seguindo a projeção lateral destes ossos existem abas laterais. Este mesmo padrão de ossos foi registrado em *Gymnachirus* e *Trinectes*, o que reforça a hipótese de história evolutiva proposta por Ramos (1998).

Os processos laterais presentes nos ceratobranquiais 4 e epibranquiais 1 ocorrem em varias espécies do morfótipo basal, não estando presente no morfotipo derivado.

O processo do epibranquial 3 está inclinado dorsalmente e porta abas ósseas que conectam o processo ao corpo principal do elemento, bem mais desenvolvidos que no morfótipo derivado.

4.2.6 Esqueleto Axial Pós-craniano (incluído esqueleto caudal)

As vértebras são formadas pelo centro vertebral, arcos e espinhos neural e hemático, e possuem pré-zigapófise e pós-zigapófise de desenvolvimento moderado. As costelas estão ausentes na família Achiridae como citado por Nelson (1969), um caráter derivado, visto que estão presentes em todas as demais espécies de Pleuronectiformes examinadas. Outros detalhes sobre a coluna vertebral nos dois morfótipos foram indicados na seção 4.1.

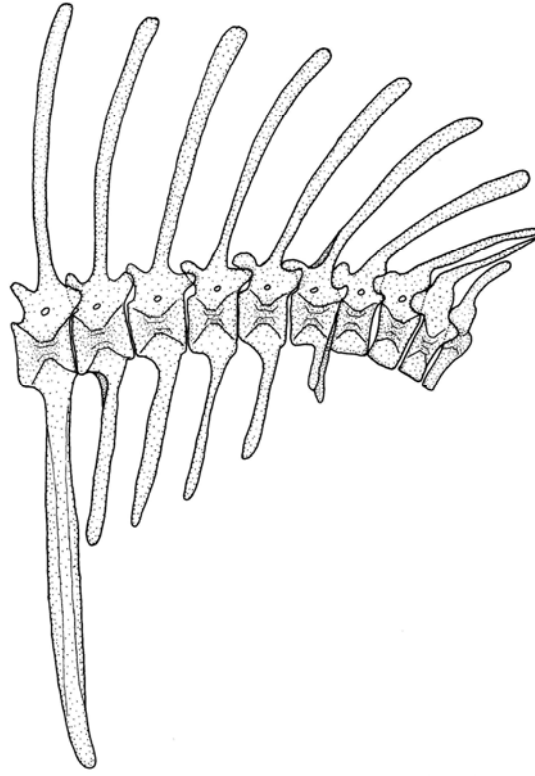


Fig. 38: Vértebras pré-caudais e 1^a vértebra caudal de *Achirus lineatus*, vista lateral l.o. Barra de escala = 1 mm.

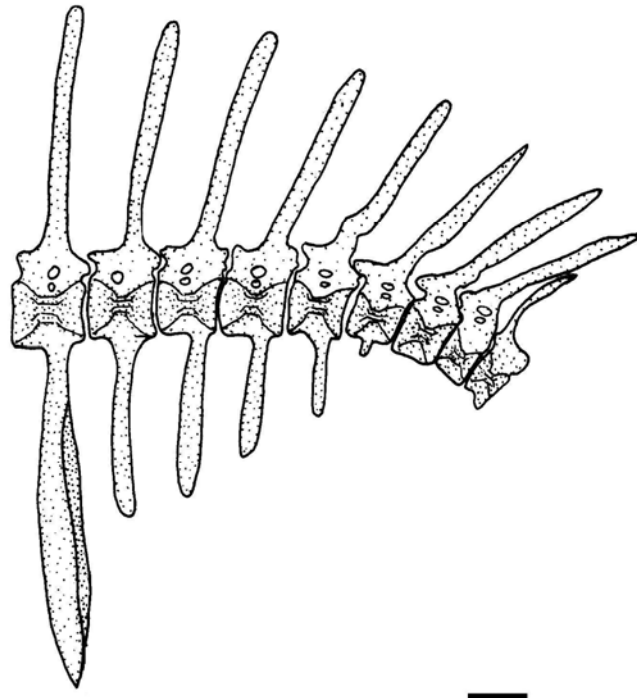


Fig. 39: Vértebras pré-caudais e 1^a vértebra caudal de *Apionichthys finis*, vista lateral l.o. Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo basal

Entre 24 (*Achirus*) e 35 (*Gymnachirus*) vértebras estão presentes nas espécies do morfótipo basal. Estas vértebras são divididas em pré-caudais e caudais, sendo o primeiro radial proximal modificado da nadadeira anal, o marco que define o início da porção caudal (Fig. 40).

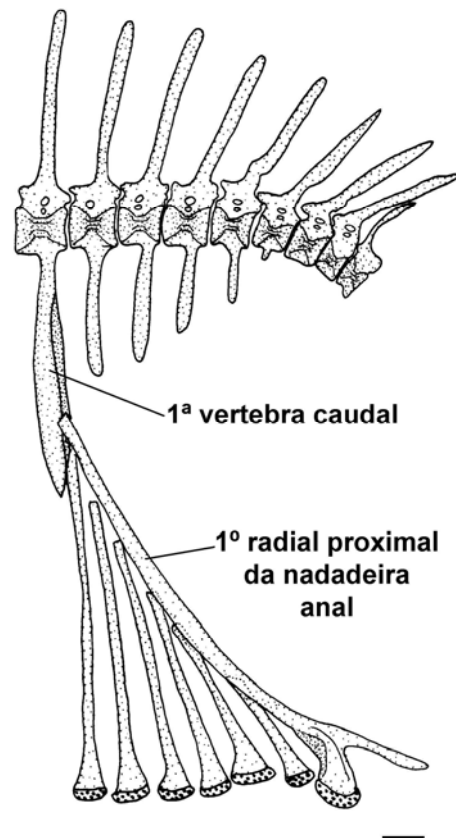


Fig. 40: Vértebras pré-caudais, primeira vértebra caudal e primeiro radial proximal da nadadeira anal a ele associado, e radiais proximais posteriores em *Apionichthys finis*. Vista lateral l.o. Barra de escala = 1 mm.

As vértebras possuem o padrão geral ancicélico dos peixes. Os espinhos neurais e hemáticos são alongados (Fig. 40 A). Estão presentes zigapófises moderadamente desenvolvidas em todas as vértebras. Uma parapófise distinta está presente na vértebra pré-caudal 4 e parapófises paulatinamente mais reduzidas estão presentes nas vértebras pré-caudais 5 a 7. Na maioria das espécies, está presente nos arcos neurais um pequeno forame tubular dirigido ventralmente. Dois forames estão presentes em algumas vértebras de parte das espécies de *Trinectes*.

A primeira vértebra pré-caudal é reduzida, articula-se anteriormente ao neurocrânio, fazendo a junção crânio-vertebral. O centro da primeira vértebra se liga ao basioccipital, em uma forte conexão através de ligamentos. O arco e o espinho neural desta primeira vértebra também se conectam à região occipital do neurocrânio, curvando-se sobre a porção postero-dorsal deste. Este arco neural é autógeno, como também observado por Futch et al. (1972). Cervigón (1985) descreve a presença de arcos neurais, em sua maioria, autógenos, alguns espécimes com o arco soldado ao centro vertebral. As três primeiras vértebras pré-caudais do morfótipo basal não possuem apófises hemáticas (Fig. 38).

Uma vértebra caudal dos Achiridae segue o padrão geral dos peixes, composta por um centro vertebral cilíndrico, côncavo nos lados, anterior e posterior, dorsalmente há o arco e espinho neural e ventralmente arco e espinho hemático, esses espinhos bastante alongados no morfótipo basal os centrais são maiores (Fig. 41 A). Os arcos neurais portam zigapófises que articulam uma vértebra a outra. Além dessas estruturas existem as zigapófises, que são projeções anterior e posterior dos centros vertebrais. Estas zigapófises apóiam uma vértebra à outra.

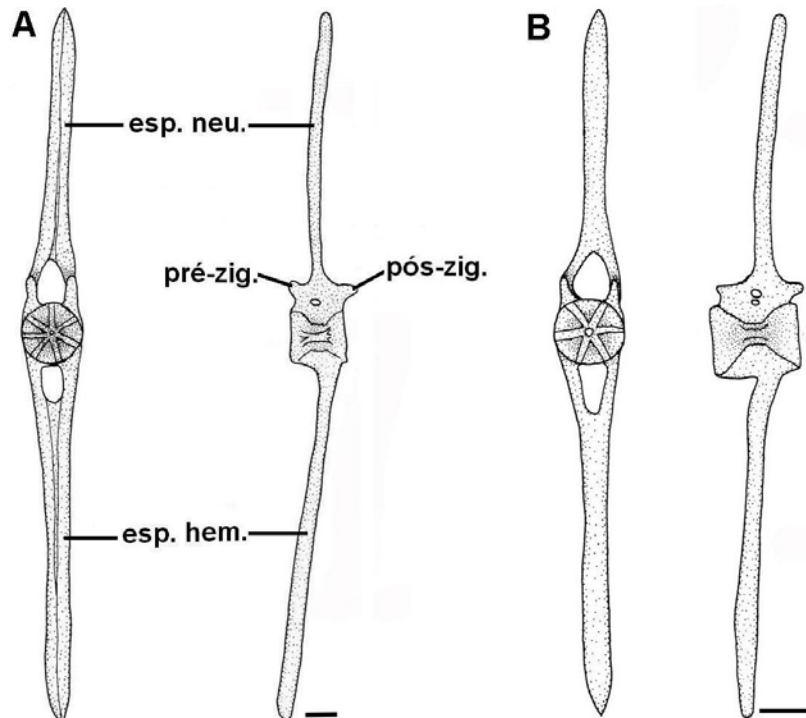


Fig. 41: 2ª Vértebra caudal de *Achirus lineatus* (A) *Apionichthys finis* (B), vista lateral lado l.o. Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo derivado

O número de vértebras das espécies do gênero *Apionichthys* varia de 27 a 45. As vértebras do morfótipo derivado (Fig. 41 B) são similares àquela do morfótipo basal. Diferem deste nos aspectos a seguir: as zigapófises são menos desenvolvidas, especialmente quando comparadas a região pré-caudal; parapófises distintas estão presentes nas vértebras 3 a 6; dois forames estão presentes nos arcos neurais da maioria das vértebras pré-caudais (Fig. 39 e 41 B) e em 2 a 4 vértebras caudais (há, portanto, uma predominância de dois forames na porção pré-caudal e de um forame na porção caudal); os forames são recortes em uma parede estreita (ao invés de túbulos em uma parede mais espessa), dirigidos lateralmente; as apófises hemáticas da quarta vértebra não se encontram ventralmente, não formando o espinho.

Esqueleto caudal

O esqueleto da nadadeira caudal é composto por elementos dos centros ural e pré-urais e seus derivados. Os elementos derivados são espinhos neurais, espinhos hemáticos, parahipural, epural, e hipurais. Ao esqueleto caudal estão associados os lepidotríquios, que compõem o corpo da nadadeira caudal.

O marco de divisão entre os elementos hemáticos do esqueleto ural e pré-ural é o ponto em que os vasos sanguíneos deixam os arcos hemáticos e se bifurcam para correr lateralmente aos hipurais (SCHULTZE e ARRATIA, 1989). O último elemento pré-ural, portanto, é o parahipural.

A disposição dos raios (lepidotríquios) mais externos observada no presente estudo contradiz a afirmação de Hoshino (2001b) quanto à disposição dos raios da nadadeira caudal dos Achiridae. Hoshino (2001b) fez um estudo de homologia dos lepidotríquios caudais dos Pleuronectiformes, mas utilizou apenas um espécime de *Trinectes maculatus* (que ele tratou como *Achirus fasciatus*) como representante da família Achiridae em seu estudo. O autor dividiu a nadadeira caudal nos lobos, dorsal e ventral e descreveu a disposição dos lepidotríquios no esqueleto caudal, representando o mais dorsal do lobo dorsal conectado ao epural, e o mais ventral do lobo ventral conectado ao parahipural. Esta disposição não foi observada no presente trabalho. Ao contrário, em todas as espécies de achirídeos examinados, o lepidotríquio mais dorsal do lobo dorsal

está conectado ao espinho neural da vértebra PU2, e o lepidotríquio mais ventral do lobo ventral, conectado ao espinho hemático da vértebra PU3. O presente estudo inclui dois espécimes de *T. maculatus* diafanizados e 4 espécimes radiografados, nos quais a disposição dos elementos citados é esta, descrita acima, e é a mesma de todos os demais achirídeos. A disposição descrita no presente trabalho é relatada por Fuch et al. (1972) e Cervigón (1985). Hoshino, (2001b) se equivocou, certamente, ao representar o ordenamento dos lepidotríquios no esqueleto caudal dos Achiridae. Este mesmo autor cita a ausência de raios procurrentes como caráter da família Achiridae, o que foi observado também por Fuch et al. (1972) e Cervigón (1985). Todas as espécies examinadas no presente estudo não possuem raios procurrentes, o que reforça este caráter como geral dos Achiridae.

Morfótipo basal

O esqueleto da nadadeira caudal (Fig. 42 A) é composto por elementos derivados dos centros ural e pré-urais 2 e 3. O centro ural é formado pela fusão das vértebras ural e pré-ural 1 (HENSLEY e AHLSTROM, 1984). O espinho hemático do centro pré-ural 3 dá suporte ao lepidotríquio mais ventral e seu espinho neural não sustenta lepidotríquios. Do centro pré-ural 2, parte um espinho hemático autógeno que sustenta o lepidotríquio acima do mais ventral; o espinho neural desta mesma vértebra sustenta o lepidotríquio mais dorsal. Os demais lepidotríquios são sustentados pelo parahipural, hipurais 1 a 5 e pelo único epural. Os elementos parahipural, epural são autógenos e têm origem no centro pré-ural 2, como citado para *Achirus lineatus* por Fuch et al. (1972). Entre o parahipural e o epural estão localizados os 5 hipurais. Os hipurais são elementos derivados do centro ural e são todos autógenos (Fig. 42 A). Esta condição está presente em todas as espécies examinadas do morfótipo basal, exceto por *Trinectes fluviatilis* e *T. microphthalmus*, nas quais os hipurais são conectados ao centro ural.

O centro ural, em várias espécies do morfótipo basal possui o uróstilo, uma projeção dorso-posterior que forma um espinho (Fig. 42 A).

O número predominante de lepidotríquios na nadadeira caudal das espécies examinadas é 16, variando entre 14 a 21 (Tab. 3).

Tabela 3. Número lepidotríquios da nadadeira caudal de representantes dos dois morfótipos de da família Achiridae. n = número de indivíduos. (modificado de Ramos, 1998).

| Táxon / No. de elementos | n | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
|------------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>Hypoclinemus mentalis</i> | 7 | | | 5 | 2 | | | | |
| <i>Catathyridium garmani</i> | 20 | | | 18 | 1 | 1 | | | |
| <i>Catathyridium paraguayensis</i> | 18 | | | 3 | 13 | 1 | 1 | | |
| <i>Catathyridium jenynsi</i> | 29 | | | 1 | | 8 | 18 | 1 | 1 |
| <i>Achirus achirus</i> | 4 | | | 4 | | | | | |
| <i>Achirus lineatus</i> | 5 | | | 5 | | | | | |
| <i>Achirus declivis</i> | 6 | | | 6 | | | | | |
| <i>Achirus novoae</i> | 21 | | | 20 | 1 | | | | |
| <i>Achirus scutum</i> | | | | | 1 | | | | |
| <i>Achirus mazatlanus</i> | 2 | | | 2 | | | | | |
| <i>Achirus klunzingeri</i> | 2 | | | 2 | | | | | |
| <i>Trinectes fluviatilis</i> | 2 | | | 2 | | | | | |
| <i>Trinectes microphythalmus</i> | 2 | | | 2 | | | | | |
| <i>Trinectes paulistanus</i> | 3 | | | 3 | | | | | |
| <i>Gymnachirus nudus</i> | 2 | | | 2 | | | | | |
| <i>Gymnachirus texae</i> | 1 | | | 1 | | | | | |
| <i>Apionichthys finis</i> | 24 | | | 1 | 6 | 6 | 7 | 4 | |
| <i>Apionichthys nattereri</i> | 25 | | 2 | 23 | | | | | |
| <i>Apionichthys menezesi</i> | 20 | 18 | | 2 | | | | | |
| <i>Apionichthys rosai</i> | 5 | | 1 | 4 | | | | | |
| <i>Apionichthys asphyxiatus</i> | 2 | | | 1 | 1 | | | | |
| <i>Apionichthys seripierriae</i> | 3 | | 2 | 1 | | | | | |
| <i>Apionichthys sauli</i> | 22 | | 4 | 17 | 1 | | | | |
| <i>Apionichthys dumerili</i> | 93 | | 4 | 84 | 5 | | | | |

Segundo Hoshino (2001b), 16 é o número geral de lepidotríquios para a família Achiridae. No entanto, Ramos (1998) informa que *Hypoclinemus mentalis* possui entre 14 a 18 lepidotríquios, com predominância também de 16 e *Catathyridium*, entre 16 e 21 lepidotríquios, com a predominância nas três espécies sendo 16, 17 e 19, respectivamente.

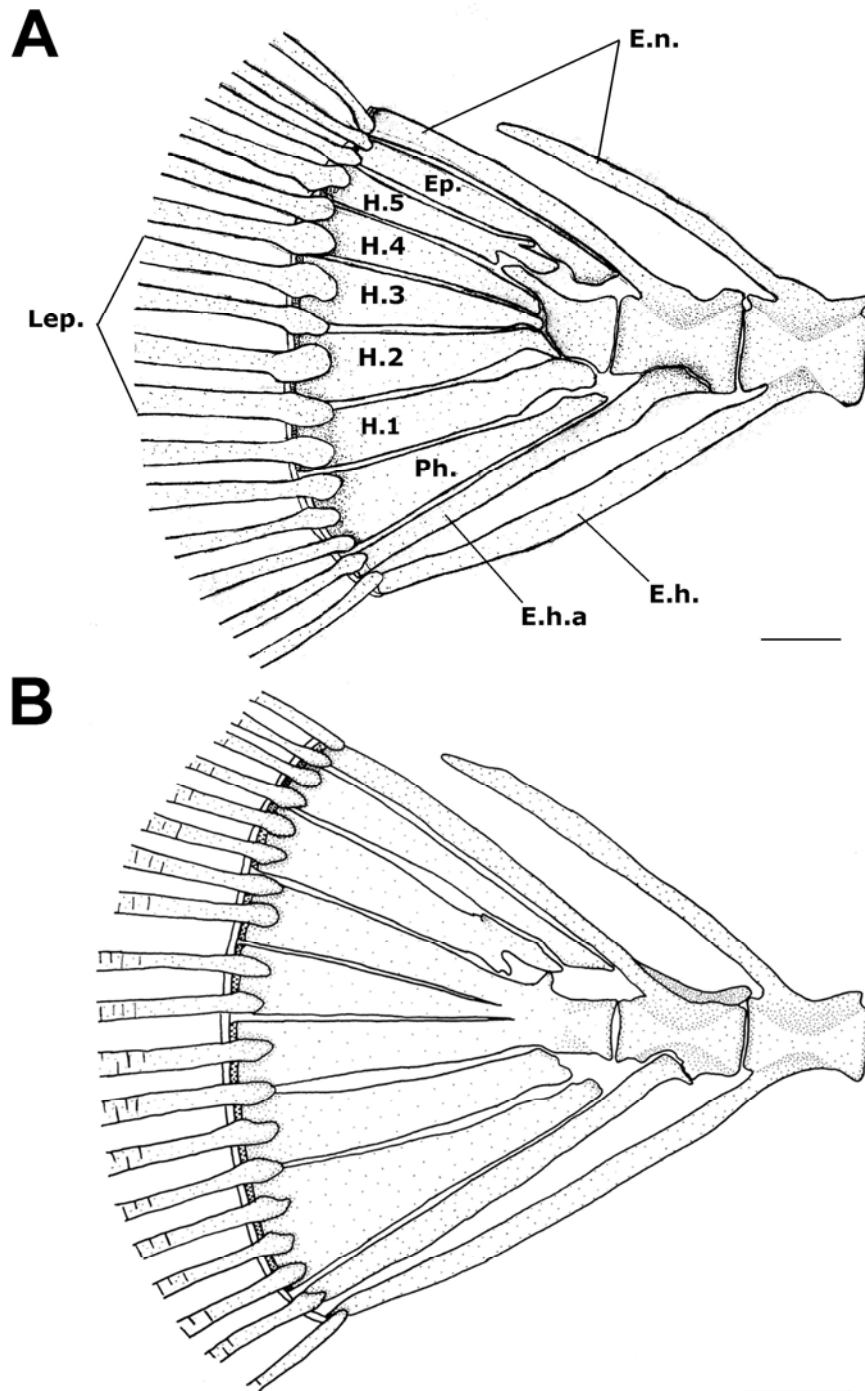


Fig. 42: Vista lateral do esqueleto da nadadeira caudal de *Achirus* sp. (A), *Apionichthys finis* (B). Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo derivado

A nadadeira caudal das espécies do morfótipo derivado possui os mesmos elementos daquelas do morfótipo basal. Futch et al. (1972) e Gosline (1961) comparam a morfologia desta nadadeira àquela encontrada nos perciformes basais.

As fusões de elementos hipurais com o centro ural e as fusões sofridas pelos hipurais entre si foram as variações mais evidentes encontradas na nadadeira caudal das espécies que compõem *Apionichthys* (Fig. 42 B e 43). A fusão dos elementos hipurais com o centro ural ocorre em outros grupos de Pleuronectiformes, como *Citharichthys* (Paralichthyidae) (KOBELKOWSKY, 2002) e *Cynoglossus* (Cynoglossidae) (CHAPLEAU, 1988).

No gênero *Apionichthys*, 16 lepidotríquios é o número predominante na nadadeira caudal (Ver Tab. 3), como no morfótipo basal.

Variações

As características do esqueleto caudal observadas no presente estudo corroboram a hipótese de relações proposta por Ramos (2003). Nas duas espécies mais basais do gênero (*Apionichthys finis* e *A. nattereri*) os hipurais 2, 3 e 4 estão fundidos ao centro ural, diferindo da condição basal (dessa forma, uma sinapomorfia do grupo – a fusão de hipurais ao centro ural) e representando a condição basal do gênero, visto que, nas demais espécies, o hipural 5 está também fundido ao centro ural. Este último caráter corrobora o clado proposto pelo citado autor, que abriga estas cinco espécies. Por fim, *A. dumerili* e *A. sauli* compartilham a fusão do segundo, terceiro e quarto hipurais, os quais formam uma placa única nas duas espécies (Fig. 43).

Em *Apionichthys menezesi*, o quinto hipural está parcialmente fundido com o quarto. O padrão desta espécie é similar àquela de *A. sauli*, exceto pelo fato de que os hipurais 4 e 5 estão parcialmente fundidos na primeira e totalmente, na segunda.

Em *Apionichthys nattereri*, *A. rosai*, *A. dumerili* e *A. sauli*, predominam 16 lepidotríquios; *A. asphyxiatus*, da qual se conhecem apenas dois espécimes, possui 16 e 17. No entanto, em *A. menezesi* predominam 14 e em *A. finis*, a maioria dos espécimes possui entre 18 e 20, com uma frequência equilibrada, e nenhum dos espécimes examinados possuem 16 lepidotríquios. *A. serripierriae* possui 15 (2 espécimes) e 16 (1 espécime). Esta variação no número de raios denota uma tendência por parte de algumas espécies do gênero em derivar para um número mais afastado do plano basal da família.

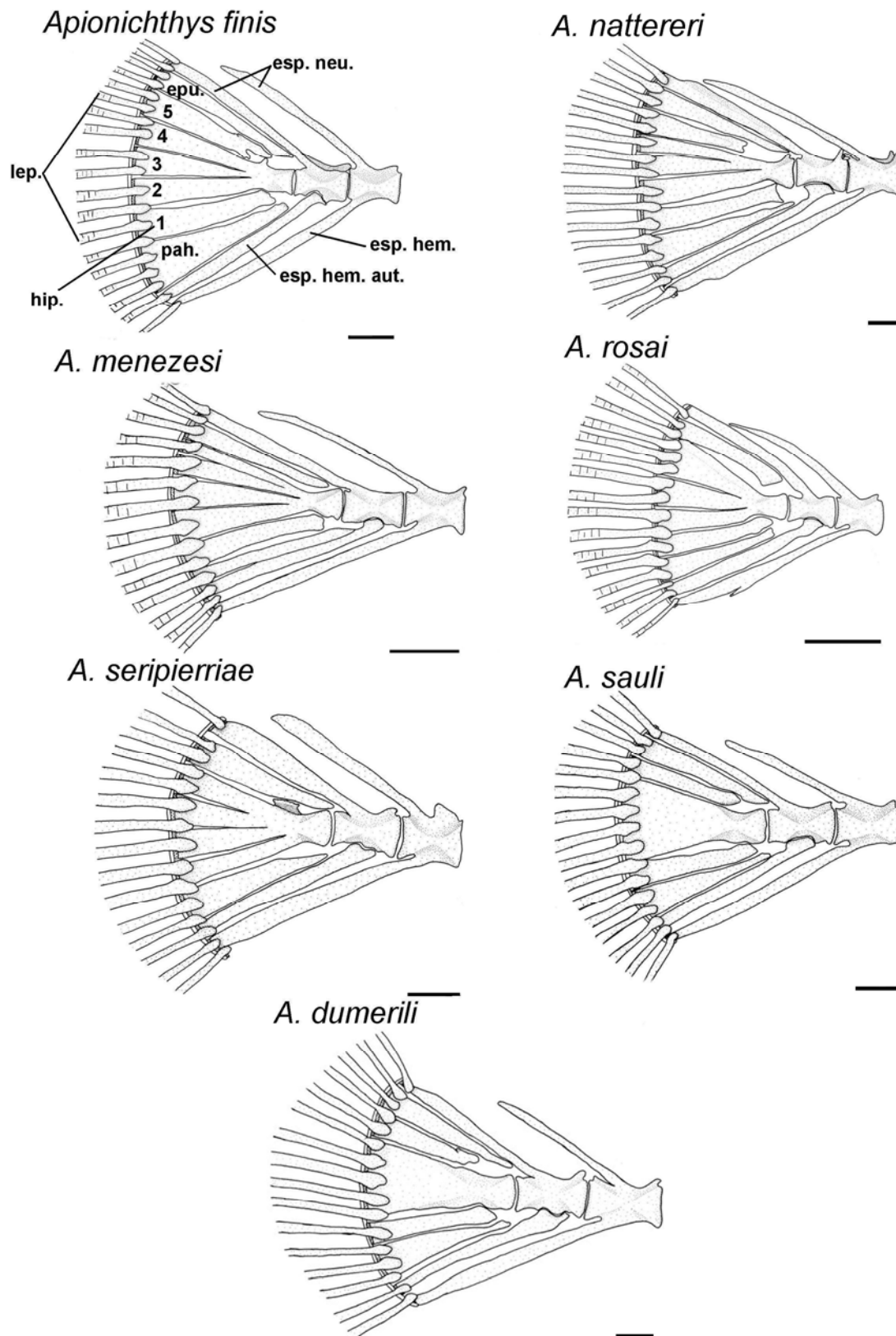


Fig. 43: Vista lateral l.o. do esqueleto da nadadeira das espécies de *Apionichthys*. Barra de escala = 1 mm.

A disposição dos elementos da nadadeira caudal de *Apionichthys asphyxiatus* (Fig. 44) é aparentemente mais próxima daquela de *A. rosai*: compartilha semelhanças no parahipural (forma e número de lepidotríquios associados); o ordenamento e forma dos hipurais 2 a 5 é similar, exceto pelo fato dos hipurais 4 e 5 não estarem fundidos, a despeito da extrema semelhança na forma e posição.

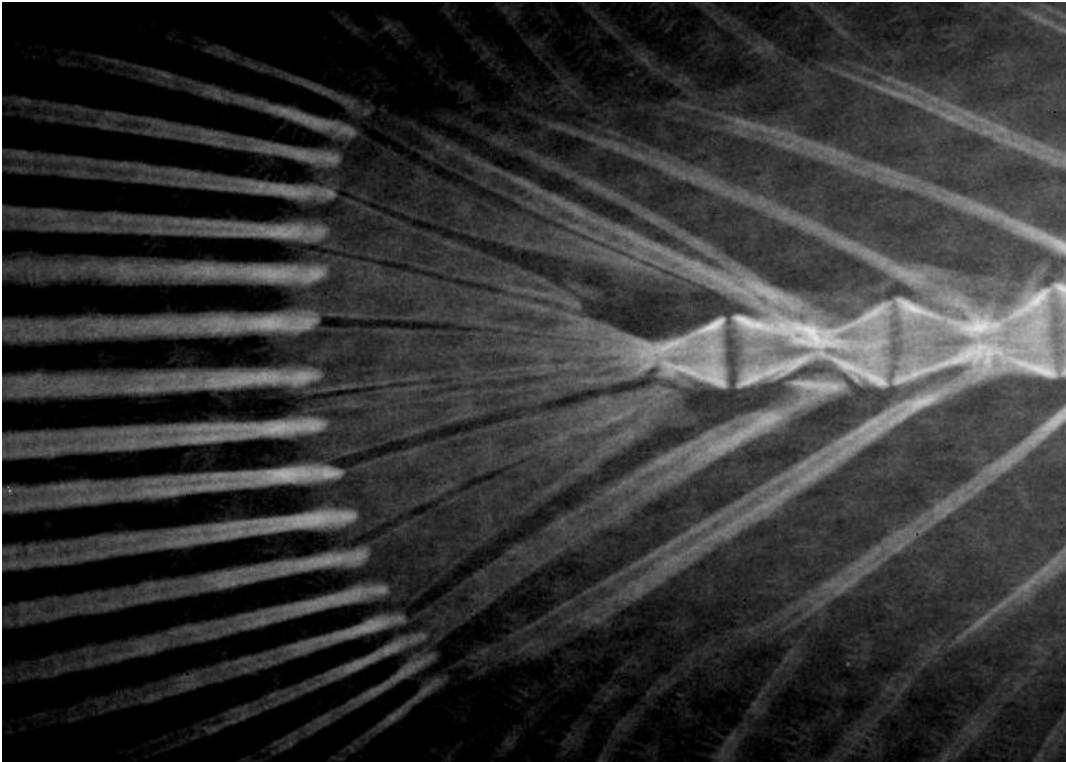


Fig. 44: Radiografia do esqueleto da nadadeira caudal l.o. de *Apionichthys asphyxiatus*.

4.2.7 Esqueleto Apendicular (peitoral, pélvico, dorsal, anal)

Porção anterior da nadadeira dorsal

A porção supracraniana da nadadeira dorsal, como discutido na seção 4.1, é um dos caracteres mais evidentes que separam os dois morfótipos, com seus elementos radiais proximais, radiais distais e seus respectivos raios. O primeiro radial proximal está dividido em dois processos (anterior e posterior) e o primeiro radial distal está dividido em duas porções (anterior e posterior)

(RAMOS, 1998). O primeiro radial distal dividido em duas porções é um caráter exclusivo dos Pleuronectoidei (RAMOS, 1998; 2003a). Em *Apionichthys* estas porções sofrem modificações que foram empregadas por Ramos (2003) na proposição de uma historia filogenética do gênero.

A porção anterior da nadadeira dorsal foi bastante explorada por Ramos (1998; 2003a) em seus estudos de história filogenética do grupo.

Morfótipo basal

No morfótipo basal os radiais proximais supra-cranianos apóiam-se sobre a porção anterior do crânio, com a região proximal do primeiro raio apoiada sobre o supra-occipital e a porção distal anterior se estendendo um pouco além do etmóide (Fig. 45 A). O primeiro radial proximal tem uma posição levemente inclinada em direção ventral, quando considerado o eixo longitudinal. A porção anterior do primeiro radial distal tem forma alongada, esse alongamento variando nas várias espécies. *Gymnachirus* representa uma exceção entre alguns dos aspectos tratados acima, que será discutida à frente.

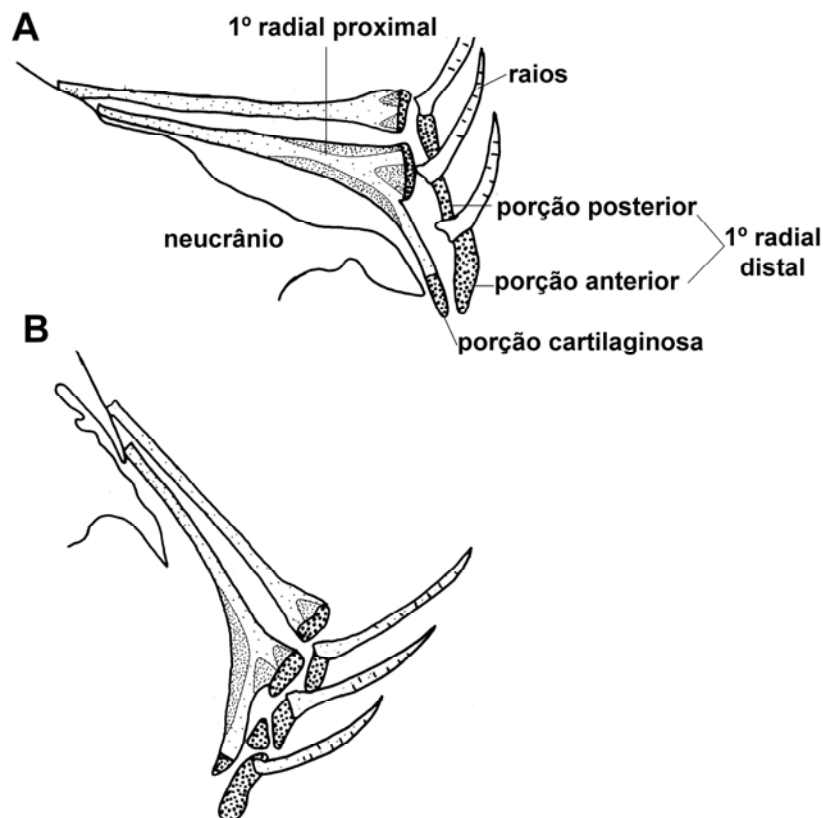


Fig. 45: Porção anterior da nadadeira dorsal de *Achirus lineatus* (A) e *Apionichthys finis* (B). Barra de escala = 1 mm.

O processo anterior do primeiro radial proximal possui uma porção cartilaginosa alongada que se estende além do etmóide. Este processo cartilaginoso alongado é um caráter de Soleomorpha, com exceção do clado *Gymnachirus* + *Apionichthys*, no qual este processo é curto (RAMOS, 1998).

A disposição dos radiais proximais supra-cranianos em *Gymnachirus* (Fig. 46), é diferente daquela observada nas outras espécies do morfótipo basal, descrita acima. Neste gênero, o corpo do primeiro radial proximal não está apoiado sobre o neurocrânio. Neste aspecto o padrão encontrado em *Gymnachirus* é similar ao morfótipo derivado descrito a seguir.

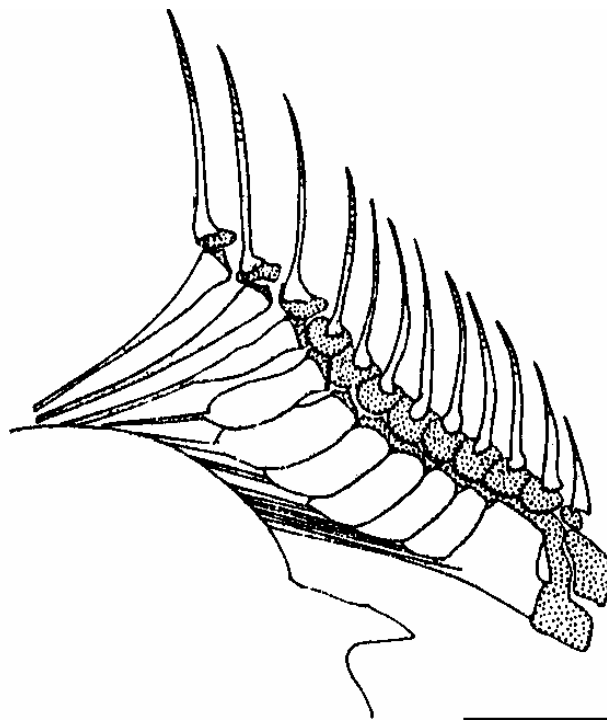


Fig. 46: Porção anterior da nadadeira dorsal de *Gymnachirus texae* (modificado de Chapleau e Keast, 1988). Barra de escala = 3mm.

As porções anterior e posterior do primeiro radial proximal de *Gymnachirus* possui um padrão único dentro da família Achiridae, como descrito por Ramos (1998): (1) as porções cartilaginosas distais do processo posterior do primeiro radial proximal e dos sete ou oito radiais proximais seguintes são fundidas entre si; (2) a porção anterior do primeiro radial proximal está deslocada para trás e parcialmente posicionada sobre a porção posterior e (3) o raio correspondente foi perdido.

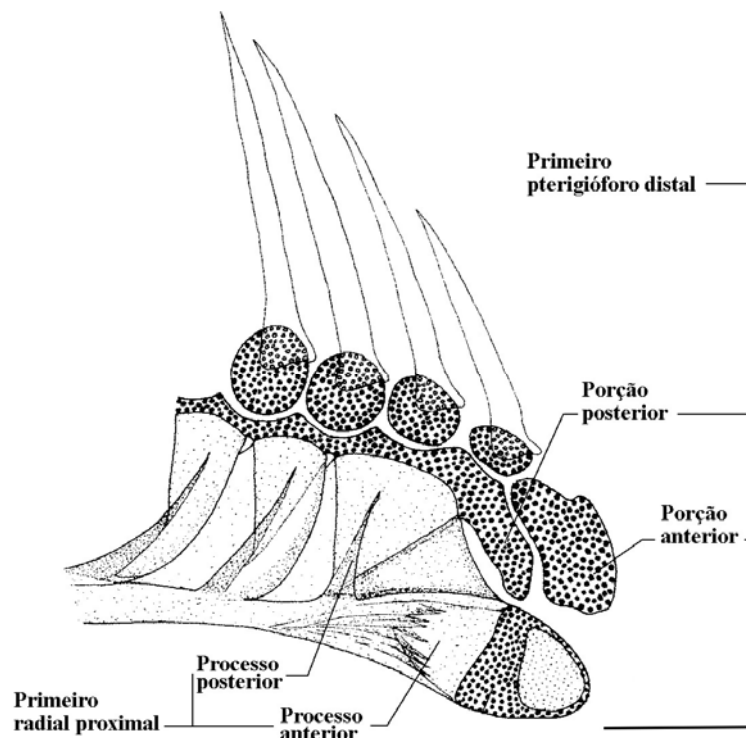


Fig. 47: Porção anterior da nadadeira dorsal de *Gymnachirus nudus* (modificado de Ramos, 1998). Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo derivado

Em *Apionichthys* (Fig. 45 B e 48) os radiais proximais supra-cranianos não se apóiam totalmente sobre o crânio, como ocorre em *Achirus*. Apenas a porção proximal do primeiro radial proximal está apoiada sobre o extremo anterior do supra-occipital e sobre o etmóide. Diferentemente do morfótipo basal, o primeiro radial proximal tem uma inclinação ventral muito acentuada, de forma que o extremo anterior do primeiro radial proximal está girado no sentido horário. Como consequência, sua haste está à frente do etmóide. Esta disposição está associada ao crescimento anterior do supra-occipital, que se projeta entre os frontais e oferece um suporte adiantado para a base dos primeiros radiais proximais. Na espécie basal do morfótipo derivado, a porção anterior do primeiro radial distal é alongada, como no morfótipo basal. Nas demais espécies do gênero, esta peça é curta e ovalada, ou toma outra forma, como será discutido à frente. A porção distal do primeiro radial proximal é proporcionalmente reduzida à metade ou menos daquela do morfótipo basal.

Variações

Na discussão que se segue, deve ser levado em consideração o fato de que, tendo o primeiro radial proximal sofrido um giro no sentido horário, levando consigo as duas divisões do radial proximal, a orientação dorsal-ventral está alterada, podendo estar invertida, como é o caso de *Apionichthys rosai*. Assim, como forma de facilitar a compreensão da discussão, o neurocrânio será utilizado como referência, de forma a se usar os termos dorsal, ventral, anterior e posterior de forma regular, embora se sabendo que os termos não representam posições homólogas.

A porção anterior do primeiro radial distal no morfótipo basal em *Apionichthys finis* está posicionada à frente do processo anterior do primeiro radial proximal. Nos outros membros do gênero *Apionichthys* esta porção do radial distal está posicionado quase ventralmente (*A. nattereri* e *A. menezesi*) ou ventralmente (demais espécies) ao processo anterior do primeiro radial proximal (Fig. 48).

Apionichthys dumerili, *A. sauli*, *A. menezesi* e *A. rosai* apresentam o processo anterior separado do posterior por uma pequena lamina óssea. Nas outras espécies de *Apionichthys* estudadas, o processo posterior é contíguo ao anterior. Segundo Ramos (2003), esta é uma condição de reversão e é considerada uma sinapomorfia das espécies de *Apionichthys* que possuem este caráter.

Apionichthys sauli e *A. dumerili* possuem o processo anterior do primeiro radial proximal curvado dorso-ventralmente, quase perpendicular ao processo posterior. Nas outras espécies estudadas esta porção é reta e oblíqua.

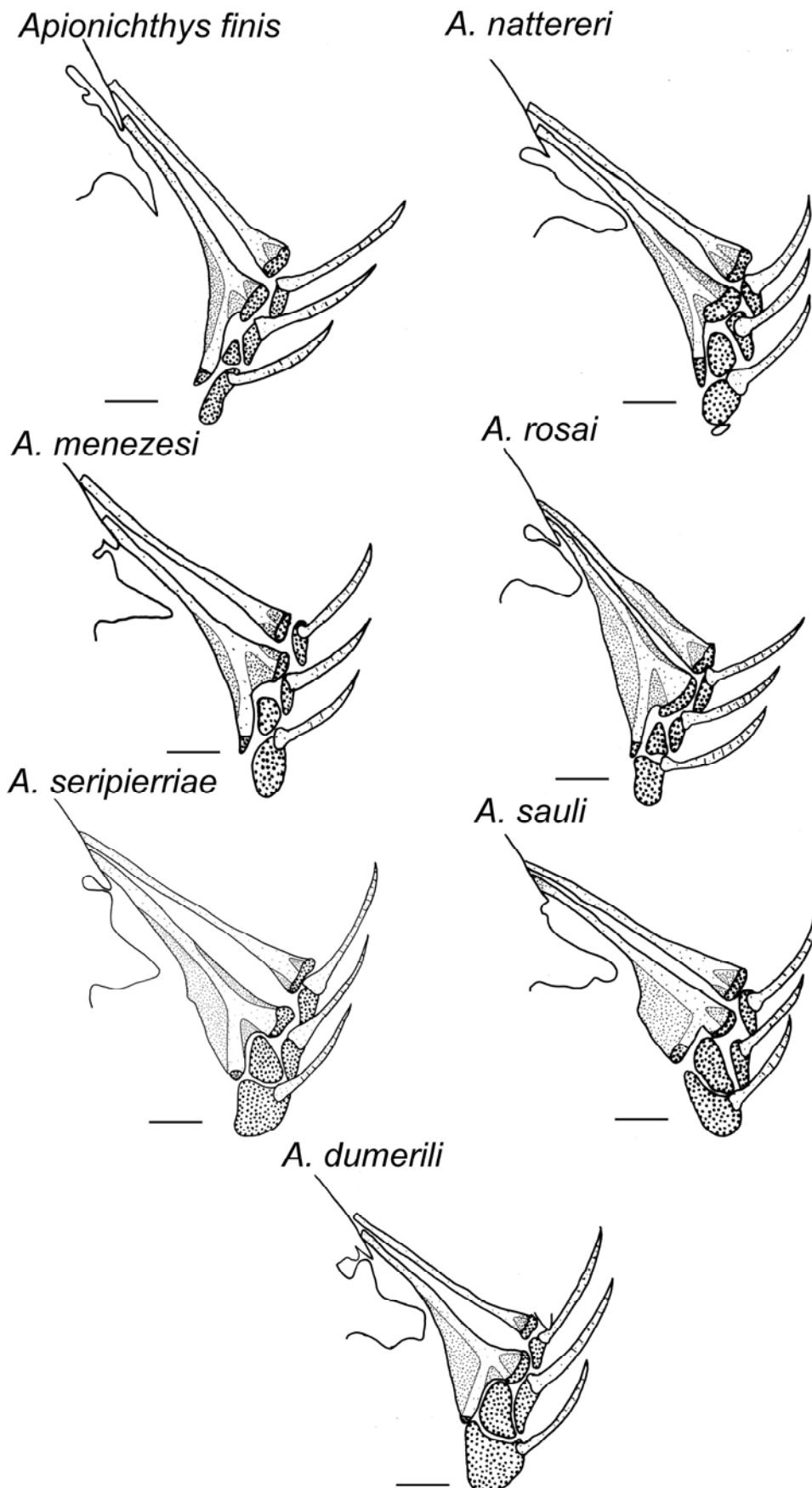


Fig. 48: Porção anterior da nadadeira dorsal das espécies do gênero *Apionichthys*. Barra de escala = 1 mm.

Na radiografia de *Apionichthys asphyxiatus* (Fig. 49) foi possível diagnosticar apenas que nesta espécie ocorre o padrão geral das outras espécies do gênero.



Fig. 49: Radiografia da porção anterior da nadadeira dorsal de *Apionichthys asphyxiatus*.

Cinturas e nadadeiras peitorais e pélvicas

Nos Pleuronectiformes as nadadeiras peitorais podem estar presentes nos lado ocular e cego, apenas no lado ocular ou estar completamente ausente (RAMOS, 1998). Segundo o citado autor, estas nadadeiras também podem estar representadas apenas pelos radiais, apenas pelos raios ou por ambos. Na maioria dos Achiridae permanecem cinco raios nos dois lados do corpo.

Os ossos que compõem a cintura peitoral são: pós-temporal, supracleitro, cleitro e complexo coraco-escapular. Complexo coraco-escapular é a denominação dada por Chapleau e Keast (1988) ao reduzido conjunto de elementos que caracteriza a porção da cintura peitoral correspondente à escápula e coracóide em outros Pleuronectiformes. O conjunto tende à redução extrema ou ausência nos Soleomorpha. Nos Achiridae, o complexo coraco-escapular está reduzido a uma membrana cartilaginosa (CHAPLEAU E KEAST,

1988) ou está completamente ausente (RAMOS, 1998). É ao complexo coraco-escapular que estão conectados os raios da nadadeira peitoral. Nenhum traço de radiais foi observado nas espécies estudadas e também não há na literatura referência à presença destes elementos nos Achiridae.

A cintura pélvica é composta pelo osso pélvico. Este, em todas as espécies da família é composto por uma porção proximal óssea, distalmente alongada e uma porção distal cartilaginosa que suporta os raios da nadadeira pélvica.

Morfótipo basal

O pós-temporal (Fig. 50 A e 51 A) é um osso curto. Na porção dorsal, se articula com o epoccipital, e na porção ventral, com o supracleitro. O supracleitro é também um pequeno osso, disposto entre o pós-temporal e o cleitro. O cleitro é um osso curvado, alongado dorso-ventralmente, que se articula no extremo dorsal ao supracleitro e, no extremo ventral, em sua face posterior, à cintura pélvica. Na metade ventral do cleitro existe uma lâmina óssea que se desenvolve perpendicularmente ao corpo principal do cleitro, formando uma lamela. Futch et al. (1972) verificaram a presença de um pós-cleitro nas larvas de *Achirus lineatus*, mas este elemento não está presente em nenhuma das espécies examinadas.

A nadadeira peitoral pode estar ausente em ambos os lados, presente apenas no lado ocular ou em ambos os lados. No gênero *Achirus*, representante do morfótipo basal, a nadadeira peitoral apresenta de quatro a seis raios (FUTCH et al. 1972; ARAÚJO et al. 2004) podendo ter até três (FIGUEIREDO e MENEZES, 2000). A escápula e o coracóide estão ausentes, portanto os raios são suportados por uma base cartilaginosa que foi citada por Cervigón (1985). Futch et al. (1972), não mencionam nada a respeito dessa base cartilaginosa. Segundo estes últimos autores, a perda e redução de elementos do esqueleto apendicular são características de Soleidae (Achiridae).

O osso pélvico é similar nos dois lados do corpo (Fig. 50 A e 51 A). É um osso estreito, alongado e com uma leve curvatura anterior na porção dorsal. A extremidade dorsal se articula entre os cleitros, em sua porção ventral. A nadadeira pélvica possui cinco raios no lado ocular, assim como, na maioria dos casos, no lado cego, onde, raramente, este número pode ser menor (quatro

raios). Os raios do lado ocular são mais desenvolvidos que os do lado cego, como também verificado por Cervigón (1985). O último raio não está ligado diretamente ao osso pélvico e é menor que os demais, em *Achirus* e *Trinectes*. Este raio está posicionado logo atrás da porção cartilaginosa da cintura e é conectado por tecido conjuntivo.

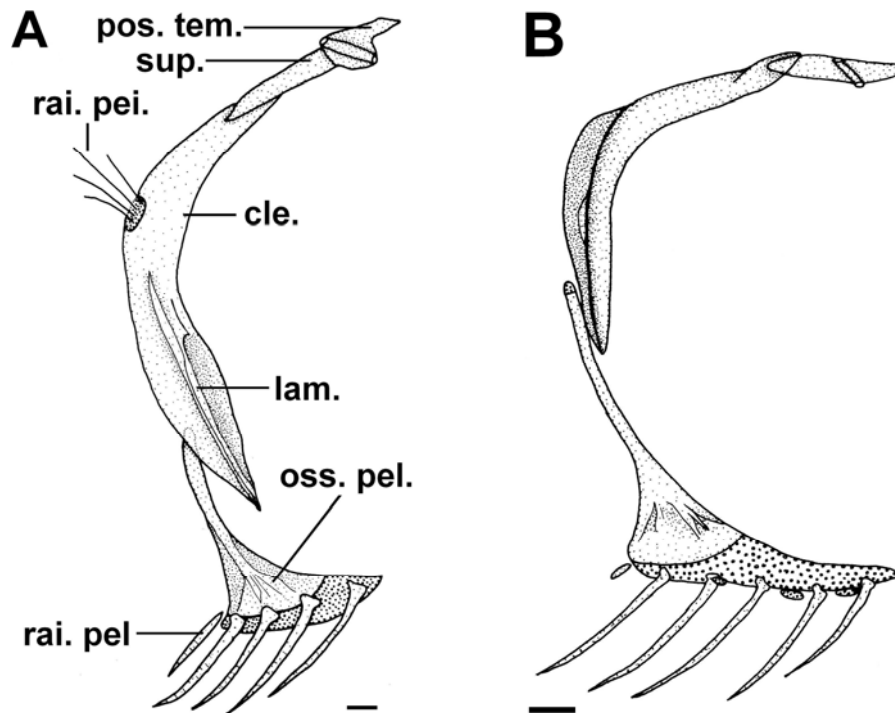


Fig. 50: Cintura peitoral e pélvica l.o. de *Achirus lineatus* (A) e *Apionichthys finis*(B). Barra de escala = 1 mm.

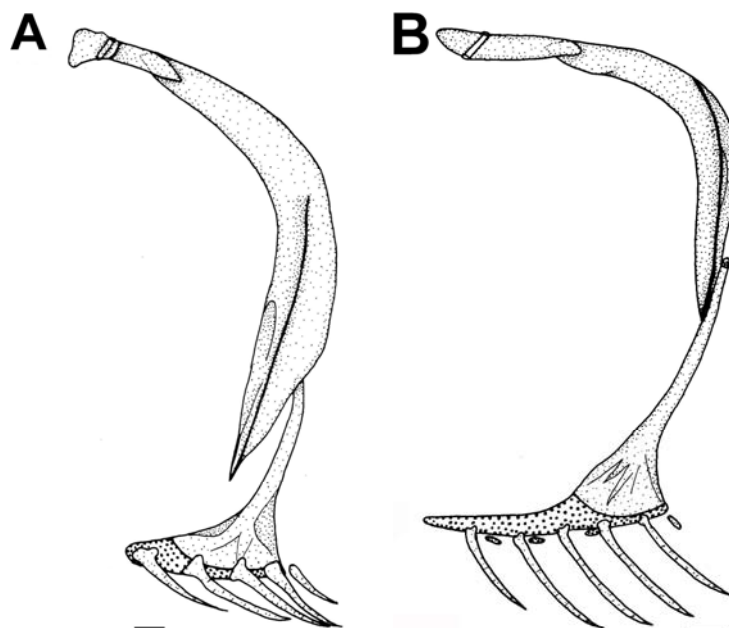


Fig. 51: Cintura peitoral e pélvica l.c. de *Achirus lineatus* (A) e *Apionichthys finis* (B). Barra de escala = 1 mm.

Morfótipo derivado

As cinturas peitoral e pélvica (Fig. 51 B e 52 B) sofreram modificações na forma e dimensão de seus elementos, assim como na posição em relação ao crânio, como discutido na seção 4.1. A cintura peitoral possui os mesmos elementos do morfótipo basal, no entanto, é menos desenvolvida. O conjunto é mais curto e girado no sentido anti-horário. O cleitro também tem forma de arco, no entanto é mais fechado. O pós-temporal e o supracleitro têm uma posição horizontal, diferente da posição inclinada dorso-ventralmente do morfótipo basal.

A nadadeira peitoral está ausente nas espécies do gênero *Apionichthys*.

Na cintura pélvica ocorre o contrário da cintura peitoral. No morfótipo derivado, a cintura pélvica é mais desenvolvida, sendo mais alongada tanto no sentido proximal-distal quanto ântero-posterior, um fenômeno certamente associado às mudanças na cintura peitoral (veja Fig. 9 e texto correspondente na seção 4.1). No morfótipo derivado, a cartilagem do osso pélvico se estende ântero-posteriormente (Fig. 52 e 53), um caráter sinapomórfico de *Apionichthys* (RAMOS, 1998; 2003a). Os cinco raios das nadadeiras pélvicas de ambos os lados em *Apionichthys finis* possuem aproximadamente o mesmo tamanho e todos estão conectados diretamente ao osso pélvico, diferente do que ocorre em *Achirus* e *Trinectes* do morfótipo basal, onde o quinto raio é menor e não está diretamente ligado ao osso pélvico. *Apionichthys finis* possui um pequeno osso imediatamente após à região posterior, o qual não foi observado em nenhuma outra espécie analisada neste estudo.

Variações

A cintura peitoral das outras espécies do gênero *Apionichthys* é semelhante àquela descrita de *Apionichthys finis*. O osso pélvico l.c. é reduzido em todas as outras espécies de *Apionichthys* (Fig. 52 e 53), como também verificado por Ramos (1998; 2003a). O gênero parece ter sofrido uma tendência à redução no osso pélvico l.c., dado que se pode observar uma redução gradativa, no grupo *Apionichthys* menos *A. finis*, desde as espécies mais basais às mais derivadas: em *A. nattereri* (Fig. 52) a redução é de aproximadamente 50% e em *A. dumerili* (Fig. 53), de aproximadamente 75%, a porção cartilaginosa tendo uma extensão apenas um pouco maior que a distal da porção óssea.

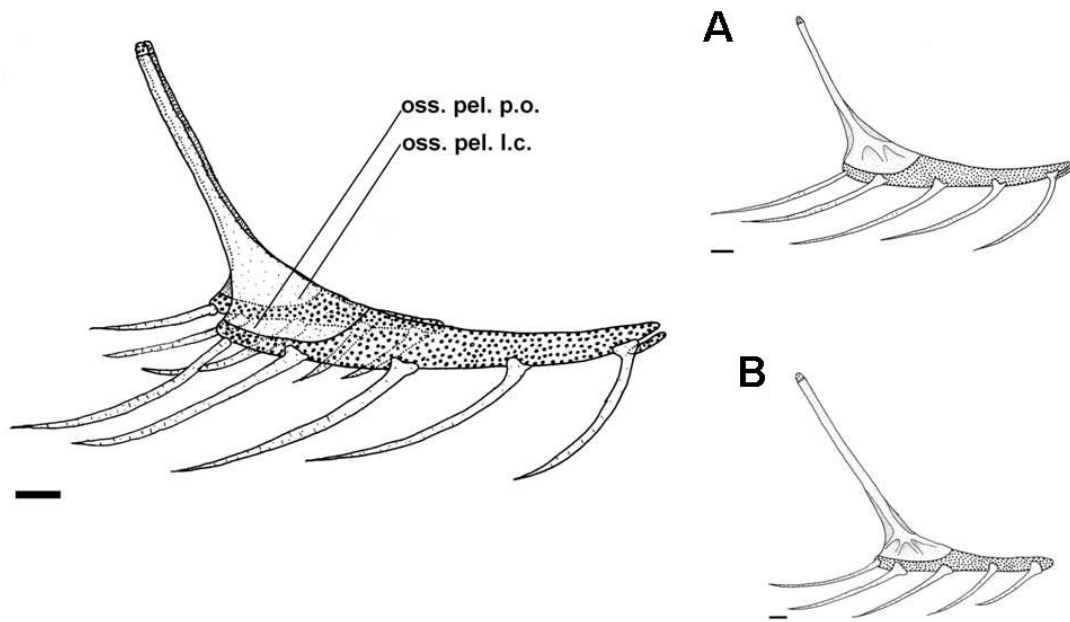


Fig. 52: Cintura e nadadeira pélvica de *Apionichthys nattereri* l.o. (A) e l.c. (B). Barra de escala = 1 mm.

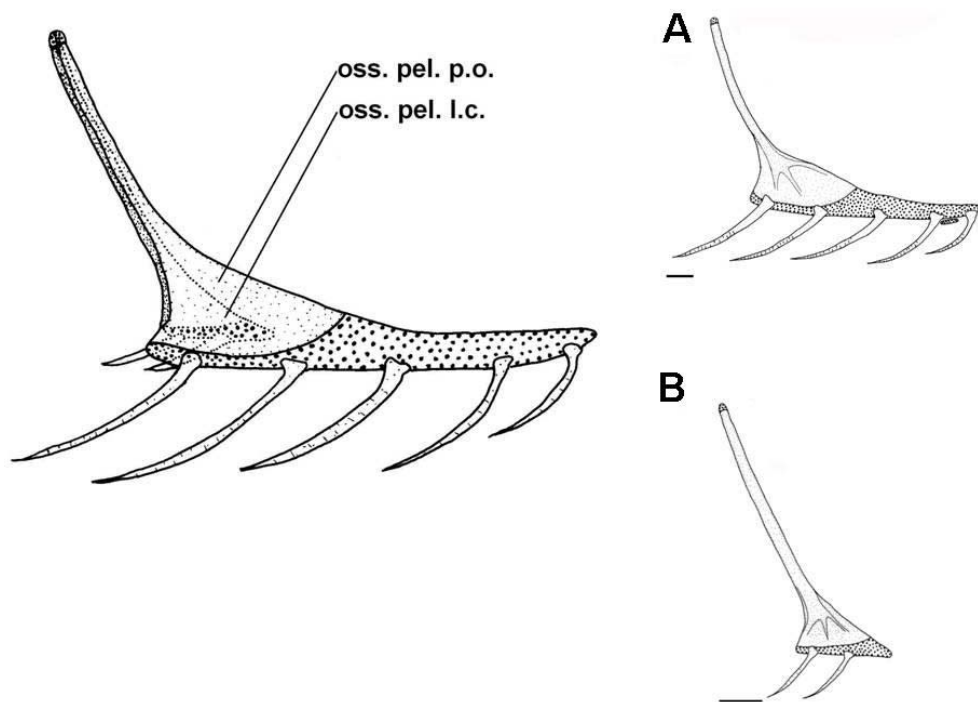


Fig. 53: Cintura e nadadeira pélvica de *Apionichthys dumerili* l.o. (A) e l.c. (B). Barra de escala = 1 mm.

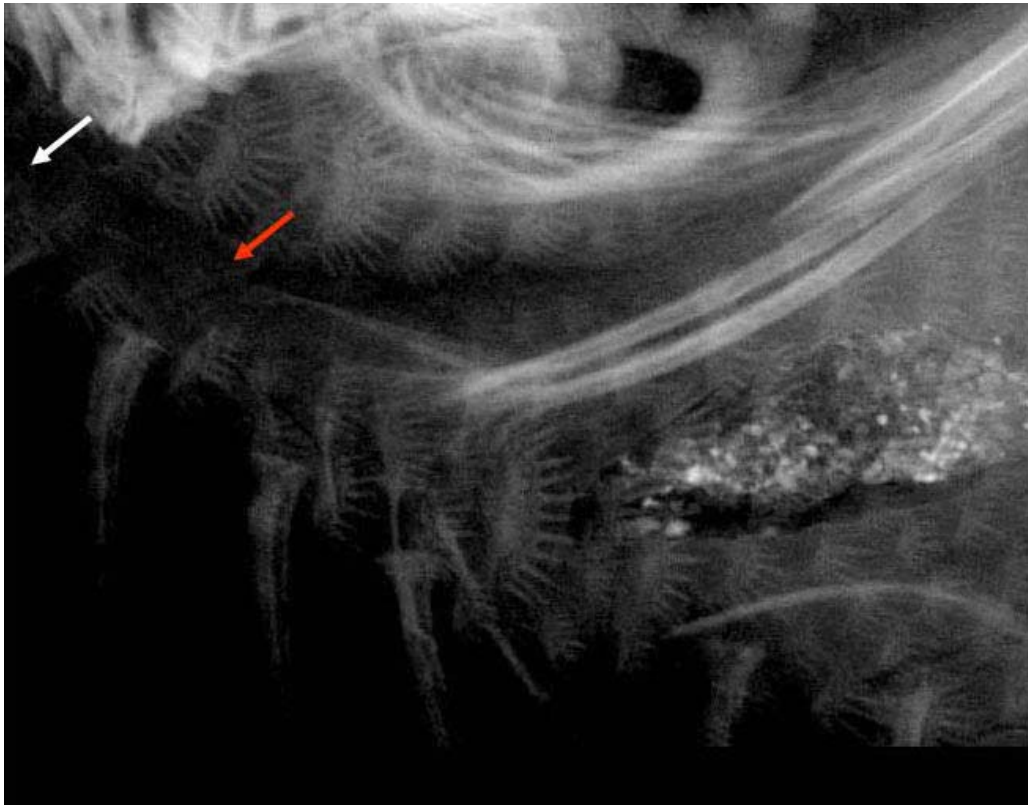


Fig. 54: Cintura e nadadeira pélvica de *Apionichthys asphyxiatus* l.c. Setas indicando a extremidade anterior das nadadeiras - MZUSP 51843.

O número de raios da nadadeira pélvica l.o. é constante em todas as espécies do gênero *Apionichthys*, 5 raios (ver Tab. 4). No lado cego de *A. dumerili*, *A. menezesi*, *A. rosai*, *A. sauli* e *A. serripieriae* o número de raios varia de zero a cinco. *Apionichthys finis*, *A. nattereri* e *A. asphyxiatus* possuem cinco raios nas nadadeiras pélvicas dos dois lados. É possível se observar que, associada à redução do comprimento da porção cartilaginosa distal, houve uma redução no número e no tamanho dos raios, mas a variação é também polimórfica nas espécies que exibem redução. Por exemplo, *A. dumerili* pode possuir quatro ou nenhum raio na nadadeira pélvica l.c. (Tab. 4), sendo uma das espécies com menor tamanho de porção cartilaginosa que suporta os raios.

Tabela 4. Número de raios das nadadeiras pélvica e caudal das espécies de *Apionichthys*. n = número de indivíduos. (modificado de Ramos, 2003a).

| Taxon / Número de raios | n | Nadadeira Pélvica | | | | | |
|----------------------------------|-----|-------------------|-----|-----|-----|-----|-----|
| | | 5\0 | 5\1 | 5\2 | 5\3 | 5\4 | 5\5 |
| <i>Apionichthys finis</i> | 24 | | | | | | 24 |
| <i>Apionichthys nattereri</i> | 25 | | | | | | 25 |
| <i>Apionichthys menezesi</i> | 20 | 18 | 1 | 1 | | | |
| <i>Apionichthys rosai</i> | 5 | | 2 | 1 | 1 | 1 | |
| <i>Apionichthys asphyxiatus</i> | 2 | | | | | | 2 |
| <i>Apionichthys seripierriae</i> | 3 | | | | 2 | | 1 |
| <i>Apionichthys sauli</i> | 22 | 1 | 6 | 15 | | | |
| <i>Apionichthys dumerili</i> | 98 | | 21 | 54 | 9 | 14 | |
| Total | 199 | | | | | | |

5. CONCLUSÃO

O presente trabalho é o mais extensivo estudo osteológico já realizado sobre a família Achiridae. Vinte e oito das 36 espécies foram examinadas, portanto, todos os gêneros e quase todas as espécies foram representadas. O gênero *Apionichthys* foi representado com todas as espécies, exceto por *A. asphyxiatus*, do qual apenas alguns aspectos foram avaliados com o uso de radiografias e a partir de dissecação superficial que oferecesse dano mínimo ao único espécime conhecido, além do holótipo.

A osteologia da família Achiridae foi descrita utilizando dois morfótipos, um basal e outro derivado, tomando como base a filogenia do grupo proposta por Chapleau, 1993 e Ramos, 1998. Os caracteres comuns a cada um dos morfótipos foram descritos, e suas variações destacadas. Além de uma exposição meramente descritiva, procurou-se interpretar, a partir de uma visão histórica, a morfologia em análise, procurando-se fazer um intercurso na história mais basal da ordem como um todo, com o fim de compreender os aspectos mais obscuros da morfologia da família em análise, utilizando-se dos princípios da sistemática filogenética. Para isto, foi utilizado um rico material comparativo, tomado dos principais clados de Pleuronectiformes reconhecidos atualmente.

A análise e descrição da osteologia dos dois morfótipos da família Achiridae corroboraram a percepção que se tem a partir da observação dos aspectos externos, de que há uma distinção considerável entre a linhagem mais derivada da família e as outras mais basais, estabelecida durante sua história evolutiva. Embora o gênero *Gymnachirus* conserve a forma corporal geral do morfótipo basal, exibiu elementos transicionais em direção ao morfótipo mais especializado, como alguns elementos do aparelho oral. Apesar dos aspectos transicionais destacados no trabalho, no conjunto, a morfologia do gênero *Gymnachirus* corresponde àquela do morfótipo basal da família.

O estudo osteológico detectou novos caracteres que reforçam a definição de *Apionichthys* e seus sub-grupos, assim como de dois subgrupos de Achiridae:

- Oito caracteres reforçaram a definição de *Apionichthys*:
 - ausência da aba lateral do dentário; forame magno proporcionalmente maior; a conexão do posterior do frontal ao esfenótico e parietal; margem

anterior do parietal; crista dorsal dos maxilares reduzida ou ausente; presença de processo espinhoso póstero-ventral no hipohial ventral; fusão de hipurais (de 3 ou mais) ao centro ural, crista supra-occipital com uma concavidade na porção que se estende sobre a região orbital.

- Cinco caracteres reforçaram o clado *Apionichthys* menos *A. finis*:
 - alargamento do etmóide; perda do espinho etmóide; barra orbital dorsal mais curta e mais larga verticalmente; processo póstero-dorsal do etmóide contribui com a formação da barra orbital dorsal; barra interorbital alargada horizontalmente, em direção ao lado cego.
- Três caracteres reforçaram o clado *Apionichthys rosai* + *A. asphyxiatus*:
 - uro-hial com um processo posterior em forma de espinho; ausência um forame no subóperculo; organização do esqueleto e lepidotríquios caudais.
- Dois caracteres reforçaram o clado *Apionichthys sauli* + *A. dumerili*:
 - forma do uro-hial com processo posterior gradativamente afilado; fusão completa dos hipurais 2 a 4 entre si.
- Dois caracteres reforçaram o clado (*[A. rosai + A. asphyxiatus]* + *[A. seripierriae + [A. sauli + A. dumerili]]*):
 - redução ou ausência dos processos articulares do palatino l.o.; fusão de 4 hipurais ao centro ural.
- Dois caracteres reforçam o clado *Gymnachirus* + *Apionichthys*:
 - processo articular do maxilar l.o. curto; epibrânquial 3 porta uma lâmina óssea entre o processo acessório e o corpo principal do osso.
- Dois caracteres reforçam o clado *Trinectes* + *[Gymnachirus + Apionichthys]*:
 - ausência do processo acessório; área dentígera do ceratohial 5 alargada;

- Autapomorfias detectadas:

Apionichthys finis: ausência do côndilo cranial e o côndilo pré-maxilar secundário; porção anterior do dentário l.o. mais alargado dorsoventralmente; extremo posterior do ângulo-articular tem altura bastante reduzida e a superfície da articulação com o quadrado mais horizontal; processo coronóide do dentário l.c. é inclinado anteriormente; região posterior (vértice) do uro-hial se segue o eixo longitudinal.

Apionichthys rosai: fusão completa entre os hipurais 4 e 5; porção anterior do corpo do pré-maxilar l.o. é pouco desenvolvido,

Apionichthys seripierriae: uma cartilagem discóide na base do processo acessório do processo articular; a margem posteroventral do subopérculo fimbriada; O processo coronóide do dentário l.o. dirigido posteriormente.

Trinectes fluviatilis: processo articular curto, convergente com *Gymnachirus* e *Apionichthys*.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARAÚJO, M. E.; TEIXEIRA, J. M. C.; OLIVEIRA, A. M. E. **Peixes estuarinos marinhos do Nordeste brasileiro**. Fortaleza: Edições UFC/UFPE. 260p. 2004.

ARRATIA, G e SCHULTZE, H.-P. The Urohial: Development and Homology Within Osteichthyans. **Journal of morphology**. 203:247-282. 1990.

ASTARLOA, J. M. D. Osteologia craneal comparada de tres especies de lenguado del género *Paralichthys* (Pleuronectiformes, Paralichthyidae) del Atlántico suroccidental. **Revista Chilena de Historia Natural**. 78: 343-391. 2005.

AZEVEDO, M. F. C. **Citogenética, genética molecular e biologia evolutiva de linguados (Pisces, Pleuronectiformes)**. (Ph.D. Dissertação), Inst. Bioc. Univ. Est. Paulista. ix + 137. 2004.

BERENDZEN P. B. e DIMMICK, W. W. Phylogenetic relationships of Pleuronectiformes based on molecular evidence. **Copeia**. 3: 642-652. 2002.

BREWSTER, B. Eye migration and cranial development during metamorphosis: a reappraisal (Teleostei: Pleuronectiformes). **J. Fish Biol.** 31: 805-833. 1987.

BURGIN, T. The syncranial morphology of the bastard sole *Microchirus theophila* (Risso, 1810) (Pleuronectiformes, Soleidae). **Netherlands Journal of Zoology**. 36 (1):117-161. 1986.

_____. Asymetry and functional design – the pharyngeal jaw apparatus in soleoid flatfish (Pisces: Pleuronectiformes). **Netherlands Journal of Zoology**. 37 (3-4): 322-364. 1987.

BUSSING, W. A. Peces de las aguas continentales de Costa Rica [Freshwater fishes of de Costa Rica]. **2 Ed. San José Costa Rica**: Editorial de La Universidad de Costa Rica. 468 p. 1998.

CASTRO, R. M. C. e CASTRO, M. M. C. Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). **Bolm. Mus. Para. "Emilio Goeldi" ser. Zool.** 3 (1): 25-32. 1987.

CERVIGÓN, F. Los peces marinos de Venezuela. **Fondo cultura Científica**. Caracas, 951p. 1966.

_____. Las especies de los géneros *Achirus* y *Trinectes* (Pisces: Soleidae) da las costa da Venezuela (Osteologia, Musculatura y Ligamentos faciales, y Sistemática). **Fundacion Cientifica los Roques**. Monografia, Caracas. 2: 1-83. 1985.

CHABANAUD, P. Observation morphologiques et remarques sur la systematique des poissons Hetéresomes Soléiformes. **Bull. Ins. Océanogr. Monaco**. 523: 1-55. 1928.

CHAPLEAU, F. **Comparative osteology and phylogenetic relationships of the Pleuronectiformes (Pisces: Acanthopterygii)**. (Ph.D Dissertation), Queen's University, Kingston. 1986.

_____. Comparative osteology and intergenetic relationships of the tongue soles (Pisces; Pleuronectiformes; Cynoglossidae). **Can. J. Zool.** 66:1214-1232. 1988.

_____. Pleuronectiform relationships: a cladistic reassessment. **Bulletin of Marine Science**. 52(1): 516-540. 1993.

CHAPLEAU, F. e KEAST, A. A phylogenetic reassessment of the monophyletic status of the family Soleidae, with notes on the suborden Soleidae. **Can. J. Zool.** 66: 2797-2810. 1988.

COOPER, J. A. e CHAPLEAU, F. Monophyly and intrarelationships of the family Pleuronectidae (Pleuronectiformes) with a revised classification. **Fish. Bull.** 96 (4): 686-726. 1998.

CUNNINGHAM, J. T. A treatise on the common sole (*Solea vulgaris*). **Plymouth, Marine Biological Association of United Kingdom.** 147 pp. 1890.

DeLAMATER, E. D. e COURTENAY, W. R. Jr. Studies on scale structure of flatfishes. I. The genus *Trinectes*, with notes on related forms. Proc. 27 th. **An. Conference Southeastern Assoc. Game and fish Commissioners.** 591-608. 1973.

DE PINNA, M. C. C. **High level Phylogeny of Siluriformes, with a new classification of the order (Teleostei, Ostariophysa).** The City University of New York, New York. (Ph.D. dissertation). 428 p. 1993.

FIGUEIREDO, J. L. e MENEZES, N. A. **Manual de Peixes Marinhos do Sudeste do Brasil VI. Teleostei (5).** Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo – USP. 116 pp. 2000.

FUTCH, C. H.; TOPP, R. W.; HOUDE, E. D. Developmental osteology of the lined sole, *Achirus lineatus* (PISCES: SOLEIDAE). **Contributions in Marine Science (USA).** 16: 33-58. 1972.

GREGORY, W.K. Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanisms. **Eric Lundberg,** Laurel, Florida, 481 p. 1959.

GOSLINE, W. A. The perciform caudal skeleton. **Copeia.** 3: 265-270. 1961.

HENSLEY, D. A e AHLSTROM, E. H. Pleuronectiformes: relationships. In Ontogeny and Systematics of Fishes. Moser, H. G., Richards, W. J., Cohen, D. M., Faray, M. P., Kendall, A. W. jr., Richardson, S. L. (eds.). **Am. Soc. Ichthyo. Herpet. Special Publication.** 1: 670-687. 1984

HOSHINO, K. e K. AMAOKA. Osteology of the flounder, *Tephrinectes sinensis* (Lacèpede) (Teleostei: Pleuronectiformes), with comments on its relationships. **Ichthyological Research**. 45 (1): 69-77. 1998.

HOSHINO, K. Monophyly of the Citharidae (Pleuronectoidei: Pleuronectiformes: Teleostei) with considerations of pleuronectoid phylogeny. **Ichthyological Research**. 48: 391- 404. 2001.

_____. Homologies of the caudal fin rays of Pleuronectiformes (Teleostei). **Ichthyological Research**. 48: 231-246. 2001.

HUSSAIN, S. M. Osteological study of girdles in selected representatives of five families of flat-fishes (Pleuronectiformes), Institute of Marine Biology, University of Karachi. **Hydrobiologia**. 85: 85-91. 1981.

KEITH, P.; LE BAIL, O. Y. e PLANQUETTE, P. Atlas des poissons d'eau douce de Guyane (tome 2, fascicule I). **Publications scientifiques du M. N. H. N. Paris**. 286 p. 2000.

KYLE, H. M. The asymmetry, metamorphosis and origins of flat-fishes. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**. Series B, 211: 75-129. 1921.

KOBELKOWSKY, D. A. Osteologia del lenguado *Citharichthys spilopterus* (Pisces: Pleuronectiformes). **Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México**. Serie Zoología. 73 (1): 53-65. 2002.

LAUDER, G.V. e LIEM, K. F. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. **Bull. Mus. Comp. Zool**. 150: 95 -197. 1983.

MEDEIROS, P. R. **Morfologia funcional e aspectos ecomorfológicos do aparelho oral de *Trinectes paulistanus* e *Symphurus tessellatus* (Teleostei: Pleuronectiformes)**. (Dissertação Mestrado). Univ. Fed. da Paraíba. 87 p. 2007.

MUNROE, T. A. Systematics and ecology of tongue-fishes of the genus *Symphurus* (Cynoglossidae: Pleuronectiformes) from the western atlantic ocean. **Fish. Bul.** 96: 1-182. 1998.

NELSON, J. S. Gill arches and the phylogeny of fishes with notes on the classification of vertebrates. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.** 141 (4): 477-552. 1969.

NELSON, J. S. **Fishes of the World.** John Wiley and Sons. Inc. New York. 3rd. 600pp. 1994.

NORMAN, J. R. A systematic monograph of the Flatfishes (Heterosomata), Vol. 1, Psettoidea, Bothidae, Pleuronectidae. **British Museum of Natural History.** London, United Kingdom. 459 p. 1934.

PEQUEÑO, G. e PLAZA, R. Descripción de *Paralichthys delfini* n. sp., con notas sobre otros lenguados congénéricos de Chile (Pleuronectiformes, Bothidae). **Revista de Biología Marina.** (Chile) 23: 159-172. 1987.

RAMOS, R. T. C. **Estudo filogenético da família Achiridae (Teleostei: Pleuronectiformes: Pleuronectoidei), com a revisão das formas de água doce da América do Sul cisandina e a reavaliação do monofiletismo de Soleomorpha ("Soleoidei").** (Ph.D. dissertação). Inst. Bioc. Univ. São Paulo, xii + 159p. 1998.

_____. Systematic review of *Apionichthys* (Pleuronectiformes: Achiridae), with description of four new species. **Ichthyol. Explor. Freshwaters.** 14 (2). 97-126. 2003.

_____. Family Achiridae (American soles). In: REIS, Roberto Esser; Kullander, Sven O.; Ferraris, Junior Carl J. **Check List of the freshwater fishes of South and Central America.** Porto Alegre: EDIPUCRS, 2003. p. 605-654. 2003.

REGAN, C. T. The origin and evolution of the teleostean fishes of the order Heterosomata. **Ann. Mag. Nat. Hist. London.** 8 (6): 484-496. 1910.

SCHULTZE H.-P. e ARRATIA, G. The composition of the caudal skeleton of teleosts (Actinopterygii: Osteichthyes). **Zoological Journal of the Linnean Society.** 97: 189-231. 1989.

TAYLOR, W. R. e VAN DYKE, G. C. Revised procedures for for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium.** 9 (2): 107-119. 1985.

TRAQUAIR, R. H. On the asymmetry of the Pleuronectidae as elucidated by an examination of the skeleton in the turbot, halibut and plaice. **Transactions of the Royal Society of London.** 25: 263-296. 1865.

VAN DOBBEN, W. H. Über den Kiefermechanismus der Knochenfishe. **Arch. Neerl. Zool.** 2: 1-72. 1935.

WALKER, H. J., JR. e BOLLINGER, J. A new species of *Trinectes* (Pleuronectiformes: Achiridae), with comments on the other eastern Pacific species of the genus. **Rev. Biol. Trop.** 177-185. 2001.

WANGEMANS, F. e VANDEWALLE, P. Development of the cartilaginous skull in *Solea solea*: trends in Pleuronectiforms. **Annales des Sciences Natwelles.** 22: 39-52. 1999.

_____. Development of the bony skull in common sole: brief survey of morpho-functional aspects of ossification sequence. **Journal of Fish Biology.** 59: 1350–1369. 2001.

WOOLCOTT, W. S., BEIRNE, C.; HALL Jr, W. M. Descriptive and Comparative osteology of the young of three species of flounders, genus *Paralichthys*. **Chesapeake Science.** 9 (2): 109 – 120. 1968.

YADZANY, G. M. Adaptation in the jaws of flatfish (Pleuronectiformes). **Journal Zoology**. 159: 181-222. 1969.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)