

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Filogenia e biogeografia de *Oligoplites* Gill, 1863 (Teleostei: Carangiformes) com inferências sobre as relações internas de Carangoidei

Phylogeny and biogeography of *Oligoplites* Gill, 1863 (Teleostei: Carangiformes) with inferences about the internal relationships of Carangoidei

Gabriel Vinícius Felix Afonso

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

Ribeirão Preto – SP

2023

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Filogenia e biogeografia de *Oligoplites* Gill, 1863 (Teleostei: Carangiformes) com inferências sobre as relações internas de Carangoidei

Phylogeny and biogeography of *Oligoplites* Gill, 1863 (Teleostei: Carangiformes) with inferences about the internal relationships of Carangoidei

Gabriel Vinícius Felix Afonso

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

Orientador: Prof. Dr. Flávio Alicino Bockmann

Ribeirão Preto – SP

2023

Não autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Afonso, Gabriel Vinícius Felix

Filogenia e biogeografia de *Oligoplites* Gill, 1863 (Teleostei: Carangiformes) com inferências sobre as relações internas de Carangoidei.

Ribeirão Preto 2023.

202 p.

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Biologia comparada

Orientador: Bockmann, Flávio Alicino.

1. Filogenia. 2. Biogeografia. 3. Carangiformes. 4. Oligoplites.

RESUMO

AFONSO, G. V. F. **Filogenia e biogeografia de *Oligoplites* Gill, 1863 (Teleostei: Carangiformes) com inferências sobre as relações internas de Carangoidei.** 2023. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2023.

A família Carangidae abrange uma enorme diversidade de peixes marinhos costeiros e pelágicos que ocupam as zonas tropicais e temperadas. Os estudos filogenéticos de Carangidae, em sua grande maioria, se restringiram a estabelecer as relações subfamiliares ou as relações da família com outros táxons de Percomorphacea. Além de filogenias, poucos estudos investigaram temas como a anatomia e a biogeografia de Carangidae. Dessa forma, gêneros menos inclusivos e de baixa amostragem taxonômica, como *Oligoplites*, que ocorre nas regiões costeiras das Américas, ainda carecem de estudos filogenéticos, assim como também anatômicos e biogeográficos. Além disso, o monofiletismo de Carangidae, apontado por hipóteses com base em dados morfológicos, foi confrontado por estudos moleculares recentes, os quais apontam a inclusão de Echeneoidea em Carangidae. Nesse contexto, o presente estudo teve como objetivos elaborar uma hipótese filogenética para *Oligoplites*, além de propor uma hipótese biogeográfica para o gênero e fazer inferências sobre o monofiletismo de Carangidae. Para isso, investigou-se a anatomia externa, osteológica e miológica de exemplares de cada espécie de *Oligoplites* e um exemplar de cada subfamília de Carangidae, assim como também de um representante de Echeneoidea. Uma matriz de caracteres fenotípicos foi construída e analisada utilizando o princípio da parcimônia com enumeração implícita. A partir das relações interespecíficas obtidas para *Oligoplites*, um areograma foi construído e uma hipótese biogeográfica produzida à luz da biogeografia cladística. A topologia obtida resultou no monofiletismo de *Oligoplites* suportado por 20 sinapomorfias. *Oligoplites saliens* é posicionado como grupo-irmão dos demais membros do gênero. *Oligoplites altus* e *O. palometa* formam um grupo-irmão, assim como também *O. saurus inornatus* e *O. saurus saurus*. *Oligoplites refulgens* é posicionado como grupo-irmão de *O. saurus*. O areograma do gênero indicou um padrão de relações de grupo formado por táxons que ocorrem nas regiões costeiras opostas do continente americano. A hipótese produzida com base nesses dados argumenta um padrão vicariante de cladogênese em quatro eventos geograficamente sobrepostos de colonização e

especiação cruzadas. Esses eventos foram sucedidos pelo surgimento e desaparecimento de barreiras em diferentes momentos da formação da América Central. O presente estudo ainda propôs o monofiletismo de Carangidae, contrariando as hipóteses mais recentes. Apesar de haver características compartilhadas por Echeneoidea e apenas alguns membros de Carangidae, novas sinapomorfias foram propostas no presente estudo para sustentar o monofiletismo da família.

Palavras-chave: Filogenia. Biogeografia. Carangiformes. Oligoplites.

ABSTRACT

AFONSO, G. V. F. **Phylogeny and biogeography of *Oligoplites* Gill, 1863 (Teleostei: Carangiformes) with inferences about the internal relationships of Carangoidei.** 2023. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2023.

The family Carangidae encompasses an enormous diversity of coastal and pelagic marine fishes that occur in tropical and temperate zones. Most phylogenetic studies of Carangidae were restricted to establishing subfamilial relationships or relationships of the family with other taxa of Percomorphacea. In addition to phylogenies, few studies have investigated topics such as the anatomy and biogeography of Carangidae. Thus, less inclusive genera with low taxonomic sampling, such as *Oligoplites*, which occurs in the coastal regions of the Americas, still lack phylogenetic, as well as anatomical and biogeographical studies. Furthermore, the monophyly of Carangidae, pointed out by hypotheses based on morphological data, has been confronted by recent molecular studies, which points to the inclusion of Echeneoidea in Carangidae. In this context, the present study aimed to develop a phylogenetic hypothesis for *Oligoplites*, in addition to proposing a biogeographic hypothesis for the genus and making inferences about the monophyly of Carangidae. For this, the external, osteological and myological anatomy of specimens of each species of *Oligoplites* and one specimen of each subfamily of Carangidae, as well as a representative of Echeneoidea, were investigated. A matrix of phenotypic characters was constructed and evaluated using the principle of parsimony with implicit enumeration. From the interspecific relationships obtained for *Oligoplites*, an areagram was constructed and a biogeographic hypothesis produced in light of cladistic biogeography. The obtained topology resulted in the monophyly of *Oligoplites* supported by 20 synapomorphies. *Oligoplites saliens* is positioned as the sister group to the other members of the genus. *Oligoplites altus* and *O. palometa* form a sister group, as do *O. saurus inornatus* and *O. saurus saurus*. *Oligoplites refulgens* is positioned as a sister group to *O. saurus*. The areagram of the genus indicated a pattern of group relationships formed by taxa that occur in opposite coastal regions of the American continent. The hypothesis produced on the basis of these data argues for a vicarious pattern of cladogenesis in four geographically overlapping events of cross-colonization and cross-speciation. These events were followed by the emergence and disappearance of barriers

at different times in the formation of Central America. The present study also proposed the monophyly of Carangidae, contradicting the most recent hypotheses. Although there are features shared by Echeneoidea and only a few members of Carangidae, new synapomorphies were proposed in the present study to support the monophyly of the family.

Keywords: Phylogeny. Biogeography. Carangiformes. Oligoplites.

INTRODUÇÃO

Os subtópicos da Introdução relatam, com pontuações, parte da história taxonômica e sistemática de Carangidae e *Oligoplites* e parte da história da biogeografia a partir dos trabalhos levantados durante o desenvolvimento desta dissertação. A produção desses subtópicos visou alcançar diferentes objetivos: aproximar o autor das obras em questão para estudar e compreender os temas abordados na dissertação; permitir que o autor desenvolvesse não só o conhecimento específico sobre o objeto de estudo mas também uma visão macro e crítica sobre o avanço do conhecimento do grupo taxonômico de interesse e da biogeografia ao longo dos últimos séculos, associado ao contexto histórico do crescimento da ictiologia; e fornecer ao leitor uma introdução capaz de situá-lo no estado da arte do gênero *Oligoplites*. Além disso, esse formato funciona também como um pequeno resumo para o autor, e mesmo para os leitores, buscarem ou saberem onde buscar informações mais completas sobre o determinado tema. Outro importante ganho com o desenvolvimento desse tipo de introdução foi a utilização das descrições morfológicas pré-cladísticas, ou mesmo pós-cladísticas, porém fora do contexto filogenético, para construção de caracteres filogenéticos, como observado na descrição de cada caráter. Por fim, mas não menos importante, é a utilização desta como treinamento de síntese e escrita e utilização do espaço de uma dissertação ou tese para construção livre do pensamento, cristalizando no tempo a obra como reflexo do que o autor foi um dia.

“O estilo dos textos produzidos para esse fim tem seguido, na nossa época, ditames externos à sua feitura, exprimindo uma espécie de conformismo diante de normas preconcebidas, levando a que os jovens se afastem da imponderabilidade da ousadia, preferindo a segurança da normalidade mediana. Submetidos aos prazos estritos e aos moldes padronizados, os trabalhos acadêmicos têm prestado pouco tributo à inovação, evitando arriscar-se nos caminhos da imaginação criadora, substituídos por uma correção estritamente assumida.”

A nova retórica do capital. A publicidade brasileira em tempos neoliberais – Maria
Eduarda da Mota Rocha.

História natural, taxonomia e classificação de Carangidae

A família Carangidae inclui 4 subfamílias (Caranginae, Naucratinae, Scomberoidinae e Trachinotinae), agrupando 39 gêneros e 152 espécies (Smith-Vaniz, 1984; Fricke *et al.*, 2023). Peixes dessa família apresentam enorme diversidade morfológica, incluindo o formato do corpo, que varia de alongado e fusiforme a alto e extremamente comprimido (*e.g.* *Elagatis* e *Selene*, respectivamente); comprimento total, variando de menos de 20 cm (*Alepes kleinii*) a 2 m (*Lichia amia*); membrana adiposa ao redor dos olhos de ausente a extremamente desenvolvida, focinho variando de alongado a curto; dentes diminutos justapostos em faixas ou caniniformes justapostos em largas fileiras; nadadeiras peitorais longas e recurvadas ou curtas e arredondadas; e nadadeiras pélvicas moderadamente longas a ausentes. Outras características, no entanto, se apresentam relativamente constantes, como duas nadadeiras dorsais, a primeira composta apenas por espinhos; geralmente três espinhos presentes na nadadeira anal; presença de pínulas na porção posterior das nadadeiras dorsal e anal em alguns tipos; nadadeira caudal furcada; pedúnculo caudal baixo; pequenas escamas cicloides; e escudos laterais podem estar presentes ao longo da linha lateral (Smith-Vaniz, 1984; 2002; Nelson *et al.*, 2016). A maioria das espécies de Carangidae forma cardumes e apresenta distribuições geográficas de magnitude continental, ocorrendo amplamente tanto em zonas costeiras, como na zona epipelágica dos oceanos Atlântico, Índico e Pacífico (Smith-Vaniz, 2002). Juvenis são frequentemente encontrados em estuários, rios e lagos (Oliveira, 1979; Leak, 1981; Smith-Vaniz, 2002). Muitas espécies dessa família possuem grande valor comercial. De 2013 a 2017, foram desembarcadas, a cada ano, em escala mundial, de 1,2 milhões a 1,5 milhões de toneladas de *Trachurus murphyi* Nichols, 1920, *T. capensis* Castelnau, 1861, *T. japonicus* Temminck & Schlegel, 1844, *Selar crumenophthalmus* Bloch, 1793 e *Selaroides leptolepis* Cuvier, 1833, estando entre as principais espécies capturadas pela pesca industrial no mundo (FAO, 2017). Espécies de grande porte dos gêneros *Trachinotus* La Cepède, 1801, *Seriola* Cuvier, 1816 e *Caranx* La Cepède, 1801 também são muito apreciadas na pesca esportiva (Smith-Vaniz, 2002).

Apesar de possuir enorme diversidade taxonômica e morfológica, além de grande importância econômica, peixes da família Carangidae, e seus subgrupos, apenas foram submetidos a estudos filogenéticos nas últimas décadas (Johnson, 1984; Smith-Vaniz, 1984; Gushiken, 1988; Reed *et al.*, 2002; Cárdenas *et al.*, 2005; Santini & Carnevale, 2015; Damerou *et al.*, 2017; Girard *et al.*, 2020). Previamente, foram realizados importantes contribuições nos campos da taxonomia e descrição morfológica (*e.g.*, Starks, 1911; Merriman, 1943; Schultz, 1945; Halstead *et al.*, 1972; Smith-Vaniz & Staiger, 1973; Bannikov, 1987; Suda, 1996), além de reportado um valioso registro fóssil, com ampla representatividade taxonômica (*e.g.*,

Bannikov, 1990, 1994; Uyeno & Suda, 1991; Prokofiev, 2002; Carnevale *et al.*, 2008; Smith-Vaniz & Carpenter, 2007).

As primeiras descrições de espécies nomenclaturalmente disponíveis e válidas que são atualmente atribuídas à Carangidae datam do marco da nomenclatura binomial de Linnaeus, sendo encontradas no primeiro volume da décima edição do *Systema Naturae* (Linnaeus, 1758). Nessa obra, espécies de Carangidae foram incluídas no gênero *Scomber* (*S. cordyla*, *S. glaucus*, *S. trachurus* e *S. amia*), juntamente com atuais representantes de Scombridae e Coryphaenidae, e no gênero *Gasterosteus* (*G. ductor*, *G. occidentalis* [*incertae sedis*], *G. ovatus*), agrupadas com atuais representantes de Gasterosteidae, Scorpaenidae e Dactylopteridae. No primeiro volume da décima segunda edição do *Systema Naturae*, Linnaeus (1766) descreveu três novas espécies no gênero *Gasterosteus* e duas em *Scomber*: *G. carolinus* (Carangidae), *G. canadus* (Rachycentridae) e *G. saltatrix* (Pomatomidae), e *Scomber hippos* (Carangidae) e *S. chrysurus* (Carangidae). Já no primeiro volume da décima terceira edição, Linnaeus (1789) incorpora três novas espécies em *Gasterosteus* e dez em *Scomber*, descritas, em parte, por outros autores, como Forskål (1775), as quais também são agrupadas atualmente nas famílias Carangidae e Scombridae (Fricke *et al.*, 2023). Composto atualmente famílias filogeneticamente distintas (e.g., Wiley & Johnson, 2010; Betancur-R *et al.*, 2017), nota-se que a proposição dos gêneros *Gasterosteus* e *Scomber* por Linnaeus (1758) seguiu semelhanças externas comuns entre as espécies em questão, como cabeça comprimida, corpo liso, linha lateral com quilhas e raios "falsos" em direção à nadadeira caudal em *Scomber*, e cauda com quilhas laterais e presença de espinhos separados entre si anteriores à nadadeira dorsal em *Gasterosteus* (Linnaeus, 1789). Algumas das características citadas acima como cabeça comprimida, cabeça e corpo lisos, presença de pequenos raios especializados posteriores às nadadeiras dorsal e anal, e presença de quilhas no pedúnculo caudal surgiram nas diferentes famílias citadas como interessantes exemplos de paralelismo evolutivo para adaptação à natação veloz e constante no ambiente epipelágico dos oceanos.

Ante de continuar o percurso pela linha histórica, é importante salientar que, antes do marco taxonômico estabelecido em Linnaeus em seu *Systema Naturae* de 1758, autores dos séculos XVI e XVIII marcaram a história biológica pré-Linneana produzindo obras sobre diversos peixes, incluindo representantes atuais de Carangidae (e.g., Giovinetti, 1531; Rondeletii, 1554). Em 1554, Gulielmi Rondeletii escreveu, em sua obra intitulada "*Libri de Piscibus Marinis, in quibus verae Piscium effigies expressae sunt*", a respeito de diversas espécies de peixes, separando-as em capítulos próprios, todas acompanhadas por desenhos bem detalhados.

Nota-se que, em dois capítulos ("*De Trachuro*" capítulo VI e "*De Glauco*" capítulo XVI), os peixes desenhados possuem dois espinhos anais anteriores separados do restante da nadadeira anal (sinapomorfia de Carangidae proposta por Smith-Vaniz (1984)), além de outras características externas do grupo, possivelmente representando uma espécie do gênero *Trachurus* Rafinesque, 1810 e *Campogramma glaycos* La Cepède, 1801, respectivamente. Já no século XVIII, Hans Sloane produziu uma imensa obra intitulada "Natural History of Jamaica", país que era, naquele momento, uma colônia inglesa. Nessa obra, dividida em duas partes publicadas em 1707 e 1725, Sloane escreveu sobre as mais variadas coisas, entre elas sobre as ervas, árvores, animais de quatro patas, peixes, pássaros, insetos e répteis da Jamaica, além de apresentar uma descrição dos habitantes, do ar, da água, das doenças e do comércio dessa ilha e suas relações com o continente vizinho e outras ilhas da América. O quinto livro da segunda parte, de 1725, se intitula "Of The Fishes of Jamaica". No capítulo IV desse livro, que se limita a descrever as espécies de peixes de corpo liso e com uma nadadeira dorsal, se encontra a descrição de um peixe nomeado "A Pampus". Espécies do gênero *Trachinotus* e algumas outras espécies de Carangidae recebem o nome popular de "pompano" e em português de pampo. Além do nome comum similar, a descrição desse peixe (Sloane, 1725) condiz com a morfologia geral de *Trachinotus*, a qual o autor descreve possuindo corpo quase arredondado, nadadeira dorsal e anal começando no meio do corpo e se estendendo até próximo à nadadeira caudal, e nadadeira caudal forcada. Já no capítulo V, sobre os peixes com corpo liso e com duas nadadeiras dorsais, Sloane descreve um peixe denominado "Spanish Mackarell". Segundo Sloane, esse peixe é parecido com um "mackarell" e comumente chamado de "chicharros", nome popular atribuído, em países americanos, a peixes do gênero *Trachurus*. A descrição desse peixe (Sloane, 1725) condiz com a morfologia externa geral de *Trachurus*, a qual o autor descreve apresentando corpo fusiforme, primeira nadadeira dorsal iniciando após a cabeça, segunda nadadeira dorsal e nadadeira anal apresentando pequenos raios que se estendem até o início da nadadeira caudal, coloração amarelada em linha reta nas laterais do corpo da cabeça à nadadeira caudal, dorso escuro e ventre claro. É possível que essas sejam duas das primeiras descrições de espécies de Carangidae que ocorrem no continente americano.

Ainda na primeira metade do século XVIII, mas com um caráter mais formal de descrição e classificação, Peter Artedi, considerado por alguns o pai da ictiologia, em seu trabalho publicado postumamente por Linnaeus em 1738, fornece uma incrível descrição histórica dos autores e de suas obras que contribuíram para o conhecimento do mundo natural e da ictiologia até aquele momento (Pietsch & Aili, 2022). Em sua obra "*Ichthyologia*" Artedi

cita em ordem cronológica, começando a partir do "*Seculo post Diluvium Ilmo*", filósofos da era pré-cristã, como Platão e Aristóteles. Em sua obra, os gêneros *Scomber* e *Gasterosteus* são descritos e agrupados na ordem Acanthopterygii, caracterizada pela presença de espinhos nas nadadeiras. No gênero *Scomber* estão descritas cinco "formas" que diferem entre si pelo formato do corpo e número de raios das nadadeiras. Em *Gasterosteus* estão descritas três "formas" que diferem entre si pelo número de espinhos na nadadeira dorsal. Artedi também lista os autores que escreveram sobre as diversas espécies de peixes até então conhecidas. É possível observar que o primeiro autor que escreveu sobre *Scomber*, segundo Artedi, foi Aristóteles. Na tradução para o inglês da obra "*Historia Animalium*" de Aristóteles intitulada "The Works of Aristotle" de 1910 de D. W. Thompson, a palavra "mackerel" e duas derivações "coly-mackerel" e "horse-mackerel" aparecessem ao longo do texto. "Mackerel" é o nome popular em inglês utilizado para diversas espécies de peixes pelágicos que estão incluídas, mas não somente, nas famílias Scombridae e Carangidae. Segundo Scharpf & Lazara (2020), em *Caranx hippos* Linnaeus, 1766 (Carangidae) o termo "*hippos*" possivelmente é derivado de "horse mackerel", o qual parece ter sido um nome comum frequentemente utilizado na América no começo do século XIX para espécies semelhantes de carangídeos. Ainda segundo esses autores, o epíteto genérico "*Scomber*" Linnaeus, 1758 é derivado do grego antigo para "tunny" ou "mackerel", e foi utilizado para nomear alguns gêneros de Carangidae, como *Scomberoides* La Cepède, 1801 e *Chloroscombrus* Girard, 1858. Segundo Thompson (1910), o termo "horse-mackerel" empregado em sua tradução da obra "*Historia Animalium*" de Aristóteles, se refere a *Caranx trachurus* (atualmente válida como *Trachurus trachurus* Linnaeus, 1758), sendo esse possivelmente o primeiro registro de uma espécie de Carangidae na literatura ocidental. Nessa obra, Aristóteles discorre, entre outras coisas, sobre vários aspectos biológicos dessa e de outras espécies de peixes, como alimentação, reprodução, migração sazonal e comportamento de cardume.

Posteriormente, na segunda metade do século XVIII, em uma nova obra inglesa sobre a ainda colônia Jamaica, intitulada *The Civil and Natural History of Jamaica* o autor Patrick Browne (1756) apresenta um conteúdo bastante similar àquele apresentado por Sloane anos antes. Nessa obra, Browne (1756) descreveu diversas "formas" de peixes, incluindo representantes de grupos filogeneticamente próximos à Carangidae, como rêmoras (Echeneidae), dourados (Coryphaenidae) e espadartes (Xiphiidae), além de uma espécie de *Oligoplites*.

Já no final do século XVIII e na primeira metade do século XIX naturalistas, como Marcus Elieser Bloch, Bernard Germain La Cépède, Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, Georges Cuvier, e Achille Valenciennes descreveram novas espécies de Carangidae e propuseram novos gêneros, enquanto que espécies previamente agrupadas em *Scomber* foram gradualmente transferidas para esses novos gêneros, permanecendo em *Scomber* apenas espécies de atuns, cavalas e afins (Scombriformes).

Na segunda parte de sua obra "*Ichtyologie, ou Histoire Naturelle, Générale et particulière, des poissons*", Bloch (1785) distinguiu *Scomber* de todos os outros gêneros de peixes pelas laterais afiladas do pedúnculo caudal. É importante notar que as três espécies descritas nesse volume, *S. scomber* (= *S. scombrus* Linnaeus, 1758), *S. thynnus* (= *Thunnus thynnus* Linnaeus, 1758) e *S. trachurus* (= *Trachurus trachurus* Linnaeus, 1758), ocorrem na Europa, única região amostrada por Bloch para esse grupo. Já na décima parte dessa mesma obra, de 1797, Bloch examinou inúmeros peixes de outras regiões do mundo, incluindo a América. O aumento do número de espécies conhecidas juntamente com a diversidade morfológica encontrada fora das águas europeias levou o autor a criar cinco divisões em *Scomber*. Além das novas divisões propostas, o gênero teve seu caráter geral, proposto no segundo volume (Bloch, 1785), modificado para "*la nageoire de la queue roide*." (nadadeira caudal rígida). As divisões se consistiram nas características das nadadeiras dorsais e anais, sendo: primeira divisão caracterizada por duas nadadeiras dorsais e presença de pequenos raios após as nadadeiras dorsal e anal; segunda divisão caracterizada por espinhos anteriores à nadadeira dorsal e presença pequenos raios após as nadadeiras dorsal e anal; terceira divisão caracterizada por espinhos anteriores à nadadeira dorsal e ausência de pequenos raios após as nadadeiras dorsal e anal; quarta divisão caracterizada por duas nadadeiras dorsais sem espinhos anteriores e pequenas nadadeiras após a dorsal e anal; e quinta divisão caracterizada por uma nadadeira dorsal e ausência de espinhos dorsais e pequenos raios após as nadadeiras dorsal e anal (Bloch, 1797). É interessante notar que essas divisões tem certo êxito em separar, pelo menos em parte, espécies atualmente conhecidas de Scombridae, de Carangidae, famílias que até então estavam ambas agrupadas em *Scomber* sem nenhuma distinção. A segunda divisão de Bloch, por exemplo, agrupa *S. aculeatus* (= *Lichia amia* Linnaeus, 1758) e *S. saliens* (= *Oligoplites saliens* Bloch, 1793), ambos membros de Carangidae. As terceira, quarta e quinta divisões também agrupam espécies de Carangidae, juntamente com espécies de outras famílias, mas nota-se a ausência de espécies de Scombridae, estando confinadas à primeira divisão juntamente com um único representante de Carangidae (*Megalaspis cordyla* Linnaeus, 1758).

Essas divisões propostas por Bloch, que englobam as espécies descritas pelo autor e outras já descritas anteriormente, podem ser a primeira tentativa de diferenciar e acomodar em novos grupos a imensa diversidade de espécies até então agrupadas insatisfatoriamente em *Scomber*.

Alguns anos depois, em parte de sua obra “*Histoire Naturelle des Poissons*” (1798, 1800, 1801, 1802, 1803), La Cepède, de maneira similar a Bloch, diferenciou e reclassificou em novos gêneros as várias espécies até então agrupadas em *Scomber*. Os caracteres de identificação e diferenciação dos novos gêneros, referentes atualmente à Carangidae, também foram obtidos a partir das descrições das nadadeiras dorsal, anal e caudal (La Cepède, 1800, 1801, 1802). Dentre os gêneros atualmente válidos de Carangidae, La Cepède foi responsável pela descrição de quatro na obra acima citada: *Scomberoides*, *Caranx*, *Trachinotus* e *Selene*. Esses quatro novos gêneros, mais *Caesiomores* (= *Trachinotus* La Cepède, 1801) e *Centronotus* (= *Naucrates* Rafinesque, 1810), separaram as espécies de Carangidae até então conhecidas, das espécies de atuns e cavalas (Scombridae), que ficaram restritas aos gêneros *Scomber* e *Scomberomorus* La Cepède, 1801, com a exceção de *Scomber guara* (= *Megalaspis cordyla* Linnaeus, 1758). As principais diferenças entre esses novos gêneros e *Scomber* e *Scomberomorus*, são a presença de espinhos anteriores à nadadeira dorsal não conectados entre si por uma membrana, e a presença de dois espinhos anteriores à nadadeira anal (La Cepède, 1800, 1801, 1802).

Ainda no começo do século XIX, a família Carangidae foi proposta originalmente por Rafinesque (1815) como a subfamília Caranxia (van der Laan *et al.*, 2014). Geoffroy Saint-Hilaire (1817), em seu capítulo “*Histoire naturelle des poissons du Nil*” do livro “*Description de L'égypte*”, descreve, entre várias espécies, duas atualmente válidas em Carangidae: *Gallus alexandrinus* (= *Alectis alexandrina* Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) e *Caranx rhonchus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1817. É interessante notar o espanto de St. Hilaire com a morfologia de *Gallus alexandrinus*, uma vez que nem essa espécie, nem aquelas de morfologia externa semelhante, ocorrem na Europa e não tinham sido descritas até então. Diferentemente das espécies de Carangidae descritas até aquele momento, Saint-Hilaire (1817) descreveu com exatidão o formato do corpo composto por cinco arestas, o corpo alto e extremamente comprimido, como uma lâmina, mais largo apenas na região oral e caudal, e a lâmina óssea vertical posterior ao ânus, formada pelo espinho hemal da primeira vértebra caudal e o pelo primeiro pterigióforo anal.

No final da primeira metade do século XIX, Georges Cuvier e Achille Valenciennes produziram uma obra de 22 volumes intitulada *Histoire naturelle des poissons*, publicada de

1828 a 1849. Nessa obra, os volumes oitavo, nono e parte do décimo, ocuparam-se com o que os autores classificaram como família *Scomberoïdes* (Cuvier & Valenciennes, 1832, 1833, 1835). Essa família, aparte da ordem Acanthopterygii, agrupou uma enorme diversidade de espécies marinhas atualmente incluídas em diversas famílias filogeneticamente distantes (e.g. Wiley & Johnson, 2010; Betancur-R. *et al.*, 2017). Como Cuvier & Valenciennes (1832) elevaram o gênero *Scomberoïdes*, proposto por La Cepède (1801), ao nível de família, aqueles autores propuseram um novo gênero para as espécies já descritas por La Cepède e outras novas então descritas, denominado *Chorinemus* Cuvier, 1832. Atualmente, *Chorinemus* não é reconhecido como válido, sendo sinônimo júnior do gênero *Scomberoïdes* (Fricke *et al.*, 2023). Cuvier & Valenciennes (1832) descreveram a família *Scomberoïdes* com base nos mesmos caracteres propostos anteriormente por outros autores, mas com um arranjo diferente de subgrupos. Dentre os caracteres estão raios posteriores da segunda nadadeira dorsal e da nadadeira anal separados entre si; escamas geralmente muito pequenas, fornecendo uma impressão de pele lisa; nadadeiras ímpares desprovidas de escamas e região opercular desprovida de espinhos ou serrilhados. Segundo os autores, esses caracteres variam entre os representantes da família, não estando todos presentes simultaneamente em todas as espécies. Entre as variações, algumas espécies apresentam quilhas ou escudos nas laterais do pedúnculo caudal, raios posteriores das nadadeiras dorsal e anal não conectados entre si por uma membrana, espinhos da primeira nadadeira dorsal livres entre si, não conectados por uma membrana, ou primeiros espinhos da nadadeira anal separados do demais elementos dessa nadadeira (Cuvier & Valenciennes, 1832). Dentro da família *Scomberoïdes*, os autores delimitaram cinco tribos. Na primeira tribo estão as espécies que possuem os raios da primeira nadadeira dorsal unidos entre si por uma membrana, raios posteriores da segunda nadadeira dorsal e da nadadeira anal separados entre si, e presença de quilhas nas laterais da nadadeira caudal; na segunda tribo estão aquelas que possuem espinhos no dorso desprovidos de membrana; na terceira tribo estão aquelas espécies que possuem escudos em parte ou na totalidade da linha lateral; na quarta tribo estão aquelas espécies que não possuem raios separados entre si na região posterior das nadadeiras dorsal e anal, desprovidas de espinhos separados entre si na primeira nadadeira dorsal, e desprovidas de escudos na linha lateral; e na quinta tribo estão aquelas espécies que possuem uma boca protrátil. Na primeira grande tribo foram agrupadas espécies atualmente reconhecidas nas famílias Scombridae, Gempylidae e Trichiuridae. Nessa grande tribo ainda foi incluída a "tribo dos espadartes" (*Tribu des espadons*), sendo caracterizada pela região anterior do crânio em forma de dardo ou espada,

agrupando espécies das famílias atualmente válidas de Xiphiidae e Istiophoridae. Na segunda grande tribo foram agrupadas espécies atualmente atribuídas aos gêneros *Naucrates*, *Lichia*, *Trachinotus*, *Oligoplites*, *Scomberoides* e *Parastromateus*, da família Carangidae, *Rachycentron* (Rachycentridae), e espécies das famílias Mastacembelidae e Notacanthidae. Na terceira grande tribo foram reunidas espécies atualmente assinaladas à família Carangidae e à tribo Carangini de Smith-Vaniz (1984), suportada, nesse último estudo, pelo caráter presença de escudos na linha lateral, que foi originalmente utilizado por Cuvier & Valenciennes (1833) para sua terceira grande tribo. Na quarta grande tribo foram agrupadas espécies atualmente reconhecidas nas famílias Carangidae, Pomatomidae, Lactariidae, Nomeidae, Coryphaenidae, Centrolophidae, Luvaridae, Bramidae, Stromateidae e Kurtidae. Na quinta grande tribo foram agrupadas espécies atualmente reconhecidas nas famílias Zeidae, Caproidae, Lampridae, Leiognathidae e Menidae (Cuvier & Valenciennes, 1832, 1833, 1835; Fricke *et al.*, 2023). Apesar da presença de dois espinhos anteriores à nadadeira anal ser comum a todos os carangídeos (exceto nos gêneros *Elagatis* e *Seriolina*; Smith-Vaniz, 1984) e ter sido citada por Cuvier & Valenciennes (1832; 1833; 1835) em alguns gêneros, esses autores não delimitaram todas as espécies de Carangidae até então conhecidas em um único grupo. Isso pode ter ocorrido pela relevância dada pelos autores a outros caracteres comuns a espécies de Carangidae e de outras famílias, ou devido aos espinhos anteriores à nadadeira anal em alguns carangídeos serem de difícil observação em alguns indivíduos devido ao tamanho reduzido e a cobertura dos mesmos pelo tegumento.

Durante a segunda metade do século XIX, Albert Günther escreveu sua obra *Catalogue of the fishes in the British Museum*. Dividida em oito volumes publicados de 1859 a 1870, o primeiro volume desse conjunto foi publicado mais de 30 anos depois do primeiro volume da obra *Histoire naturelle des poissons* de Cuvier e Valenciennes, em 1828. Günther se ocupou, entre outras coisas, em revisar espécies e grupos descritos por Cuvier e Valenciennes, dando atenção às inúmeras novas formas descobertas desde então, e à possibilidade de subdividir as famílias adotadas no *Règne Animal* de Cuvier e posteriormente no *Histoire Naturelle des Poissons* de Cuvier e Valenciennes, o que resultou na sinonímia de inúmeras espécies e gêneros, e no rearranjo da classificação. Günther também exaltou o número de espécies descritas nos últimos 30 anos publicadas em vários tópicos conhecidos como "Journals", "Voyages" e "Reports", quase dobrando o número total de espécies citadas por Cuvier e Valenciennes. Os avanços de Günther na taxonomia ictiológica naquele momento se deram, em parte, pelo estudo osteológico de espécimes presentes no *British Museum*, levando à discussão de características

como aquelas acima citadas e na introdução de diagnoses originais e descrições rigorosas. É interessante notar que no primeiro volume, Günther (1859) incluiu uma nota explicativa sobre as medidas, contagens e terminologias usadas em sua obra, o que pode ser visto como um avanço para a padronização dos trabalhos ictiológicos. À título de comparação, é interessante notar que no último volume do *Catalogue of the fishes in the British Museum*, Günther (1870) estimou que o número de espécies de peixes até então conhecidas seria de 9.000, número esse que atualmente ultrapassa 35.000, mais de três vezes aquele valor (Fricke *et al.*, 2023). No segundo volume dessa obra, Günther (1860) examinou, entre outras, a família *Scomberoides* de Cuvier & Valenciennes (1832, 1833, 1835). A partir da divisão e reclassificação de *Scomberoides*, Günther introduziu novas famílias, estando Carangidae entre essas. Nessa família o autor agrupou quase todas as espécies conhecidas naquele momento e atualmente válidas em Carangidae, e a diferenciou de Scombridae pelo número consistente de vértebras (10/14 vs. demais contagens), com exceção de *Chorinemus* (10/16-17) (= *Oligoplites* e *Scomberoides*) e *Temnodon saltator* (12/14) (= *Pomatomus saltatrix* Linnaeus, 1766). A família Carangidae foi dividida em dois grupos: Carangina (caracterizada pela presença de dois espinhos anais anteriores e separados do restante dessa nadadeira) e Kurtina (caracterizada pela presença de uma única nadadeira dorsal, sendo essa menor do que a nadadeira anal). Além dos gêneros e espécies atualmente válidas em Carangidae, o grupo Carangina de Günther (1860) agrupou espécies atualmente válidas nas famílias Centrolophidae, Pomatomidae, Monodactylidae, Ehipidae, Zanclidae, Nomeidae, Caproidae, Antigoniidae, Leiognathidae e Lactaridae. O grupo Kurtina foi composto por espécies atualmente válidas nas famílias Pempheridae e Kurtidae. Apesar da presença de dois espinhos anais anteriores e separados dos demais elementos dessa nadadeira estar presente em *Naucrates ductor* (Carangidae), essa espécie foi alocada em Scombridae por Günther (1860). Um grande avanço no conhecimento taxonômico e anatômico de Carangidae abarcado nessa obra (Günther, 1860) foi a descrição osteológica de *Chorinemus lysan* (= *Scomberoides lysan* Fabricius, 1775). Vários complexos osteológicos foram descritos, como a região dorsal do crânio, a dentição do vômer, palatino e pterigoide, o formato da mandíbula, dos ossos pré-maxilar, maxilar e supra-maxilar, a série opercular, as cinturas peitoral e pélvica, as vértebras, os espinhos hemais e neurais, os pré-dorsais, os pterigióforos anais, e as costelas (Günther, 1860). Os gêneros *Macragnathus*, *Mastacembelus* e *Rhynchobdella*, antes agrupados juntamente com várias espécies de Carangidae na família *Scomberoides*, com base na presença de espinhos no dorso separados entre si (Cuvier & Valenciennes, 1832), foram classificados por Günther (1861), no terceiro

volume de sua obra, na nova família Mastacembelidae. Segundo Günther (1861), a estrutura da boca e do aparato branquial, a separação da cintura peitoral do crânio, a ausência de nadadeira pélvicas, a anatomia das partes internas e o hábitat dessa família são provas de que esses peixes são enguias (nome popular dado a peixes da ordem Anguilliformes), nas quais parte da nadadeira dorsal é composta por espinhos. Ainda segundo o autor, não existe nenhuma espécie de "scomberoid" com a qual espécies de Mastacembelidae tenham afinidade. À luz do cenário atual da sistemática filogenética, Mastacembelidae e Anguilliformes são grupos "filogeneticamente distantes", possuindo um ancestral comum somente com a maioria dos peixes de nadadeira raiada conhecidos, em Teleostei, estando o primeiro entre os grupos mais apicais e o segundo compondo o grupo-irmão do clado formado por todos os outros táxons de Teleostei (Wiley & Johnson, 2010; Betancur-R *et al.*, 2017). Nesse contexto é interessante observar que Günther (1861) indicou Mastacembelidae como um grupo de enguias com espinhos em parte da nadadeira dorsal, uma vez que Anguilliformes não possuem espinhos na nadadeira dorsal. A presença de espinhos verdadeiros nas nadadeiras dorsal e anal, no entanto, é uma sinapomorfia de Acanthomorphata, táxon que agrupa Mastacembelidae, mas não Anguilliformes (Wiley & Johnson, 2010).

Paralelamente aos estudos ictiológicos de A. Günther, novos estudos sobre Carangidae começaram a ser publicados por instituições norte-americanas. Em 1855, W. O. Ayres publicou nos *Proceedings of the California Academy of Natural Sciences* a descrição de uma nova espécie de Carangidae (*Caranx symmetricus* [= *Trachurus symmetricus* Ayres 1855]) coletada na baía de São Francisco. Em 1858, C. Girard publicou nos *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* novos gêneros e espécies de peixes da costa dos Estados Unidos e México. Entre os gêneros, foram descritos *Chloroscombrus* Girard, 1858, *Doliodon* (= *Trachinotus* La Cepède, 1801), e *Carangus* (= *Caranx* La Cepède, 1801). Entre as espécies, foram descritas *Chorinemus lanceolatus* (= *Oligoplites saurus* Bloch & Schneider, 1801), e *Chloroscombrus caribbaeus* (= *C. chrysurus* Linnaeus, 1766) (Fricke *et al.*, 2023). Apenas um ano depois, Girard (1859) publicou a parte de peixes da obra *United States and Mexican Boundary Survey*. Nesse trabalho, novas espécies, e aquelas apresentadas em 1858, foram descritas com maior riqueza de detalhes. Apesar de assinalá-las à família Scombridae, Girard (1859) ressaltou que, devido à delimitação de seus integrantes com base em características superficiais, a proposição de novos caracteres possibilitaria criar um grande número de famílias a partir daquela. Essa afirmação, apesar de possuir um caráter classificatório e, portanto, subjetivo, é positiva no saber atual, uma vez que as espécies até então reconhecidas em

Scombridae, são, como mencionado anteriormente, atualmente válidas em diversas famílias, como Scombridae, Gempylidae, Trichiuridae, Carangidae, Rachycentridae, Coryphaenidae, Echeneidae e Pomatomidae (Wiley & Johnson, 2010; Betancur-R. *et al.*, 2017).

Poucos anos depois, em 1862, Theodore Gill publicou, no décimo quarto volume da mesma revista de Girard (1858), sua sinopse sobre as espécies de Carangidae (= Carangoids *sensu* Gill, 1862) da costa leste da América do Norte. Nesse trabalho, Gill buscou corrigir alguns problemas taxonômicos, como os nomes desnecessários aplicados a espécies já conhecidas e espécies e gêneros que foram propostos com base em indivíduos jovens de espécies ou gêneros já descritos. Segundo o autor, características que se modificam ao longo do desenvolvimento e que podem causar esse último problema citado envolvem os espinhos pré-operculares, presentes em juvenis e ausentes em adultos; a primeira nadadeira dorsal, desenvolvida em juvenis e curta ou atrofiada em adultos; e os dentes, presente em juvenis e ausentes em indivíduos de grande porte (Gill, 1862). Atualmente a ontogenia de estruturas como essas citadas anteriormente são de grande importância para a taxonomia de Carangidae, sendo destacadas em revisões taxonômicas (*e.g.* Smith-Vaniz & Staiger, 1973) e em chaves de identificação (*e.g.* Richards, 2006; Smith-Vaniz, 2002). O grupo “Carangoids” de Gill (1862) foi dividido em 6 subfamílias, a saber: Caranginae, Vomeriinae, Chloroscombrinae, Trachynotinae, Centronotinae e Pomatominae. Apesar do objetivo desse trabalho, Gill (1862) propôs cinco novos gêneros (*Trachurops*, *Paratractus*, *Carangops*, *Blepharichthys*, e *Halatractus*), os quais, entretanto, foram sinonimizados em cinco gêneros já conhecidos e atualmente válidos como: *Selar* Bleeker, 1851, *Caranx* La Cepède, 1801, *Hemicaranx* Bleeker, 1862, *Alectis* Rafinesque, 1815 e *Seriola* Cuvier, 1816 (Fricke *et al.*, 2023). Já no décimo quinto volume dessa revista, Gill (1863a: 80) publicou o *Catalogue of the FISHES of Lower California, in the Smithsonian Institution, Collected by Mr. J. Xantus*, aonde apresentou e descreveu diversas famílias e espécies dessa região. Entre as famílias apresentadas, Gill (1863a) descreveu novas espécies de Carangoidae (= Carangidae) atualmente válidas, como *Selene brevoortii*, *Seriola dorsalis* e *Trachinotus rhodopus* (Fricke *et al.*, 2023). Ainda nesse mesmo volume, Gill (1863b: 162) publicou o *Descriptive Enumeration of a collection of FISHES from the Western Coast of Central America, Presented to the Smithsonian Institution, by Capt. John M. Dow.*, no qual, entre outras famílias, descreveu espécies de Carangoidea (= Carangidae) e propôs o gênero *Oligoplites* (ver próximo capítulo).

A fundação de sociedades e academias de ciências naturais norte-americanas no início do século XIX, como a *Literary and Philosophical Society of New York*, em 1814 (Harris,

1972), a *Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, em 1812 (<https://ansp.org/research/>), e a *California Academy of Natural Sciences*, em 1853 (<https://www.calacademy.org/our-history>), e de suas respectivas revistas científicas, como a *Transactions of the Literary and Philosophical Society of New York*, em 1815 (Williamson *et al.*, 1815), o *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, em 1817 (<https://ansp.org/about/publications/>), e o *Proceedings of the California Academy of Natural Sciences*, em 1854 (Leviton *et al.*, 2010), levaram à produção de trabalhos como os acima destacados (Mitchill, 1815; Ayres, 1855; Gill, 1862; 1863a; 1863b), representando um importante marco do crescimento científico estadunidense e da realização independente das coleções e financiamento europeu, as quais englobavam grande parte das obras taxonômicas ictiológicas até então. Também é interessante notar que parte das espécies descritas nos trabalhos acima citados ocorrem na costa oeste das américas, como na baía de São Francisco (Ayres, 1855) e na Baixa Califórnia (Gill, 1863a) e fizeram parte de material tombado, ou de doações a museus de história natural, como a Smithsonian, como explícito no título de Gill (1863a, 1863b). Ao contrário disso, as espécies descritas nos trabalhos europeus citados anteriormente ocorrem na costa leste americana, como na Jamaica (Sloane, 1725; Browne, 1756), ou em países como Brasil e Venezuela, ou na região caribenha (*e.g.* Bloch, 1793; Bloch & Schneider, 1801; Cuvier & Valenciennes, 1832; Günther, 1860), sendo na primeira metade do século XIX, o início dos estudos sobre a ictiofauna da costa oeste da América do Norte e Central.

A coleta e conseqüente oportunidade de estudo de peixes da costa oeste da América Central, tendo seu início por volta da década de 1860, foi fortemente marcada pelo naturalista amador Capitão John Melmoth Dow (1827-1890). Dow foi funcionário e comandou uma das embarcações da *Panama Railroad Company*, a qual começou as construções da linha férrea transistimica no Panamá. Essa empreitada transoceânica caracterizou uma mudança nas rotas comerciais marítimas entre os oceanos Pacífico e Atlântico, as quais, anteriormente, precisavam contornar a *Tierra del Fuego*, no extremo austral da América do sul (Smith, 2018). Segundo Smith (2018), Dow foi membro-correspondente da *Zoological Society of London*, da *New York Geographical Society* e da *Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. John Dow doou o material biológico coletado por ele na América Central para a Smithsonian Institution, sendo esse trabalho publicado por Gill (1863b) e para o *British Museum*, aonde Albert Günther se ocupou dos estudos referentes, gerando quatro publicações sobre peixes da América Central banhada pelo Pacífico (Günther, 1864a, 1864b, 1866, 1868).

Os três primeiros estudos de Günther (1864a, 1864b, 1866) sobre peixes do continente Americano doados por Dow são bastante sucintos, resumidos a poucas páginas de informes ou memórias de listas de espécies já conhecidas e novas dessa região. Nesses estudos, entretanto, Günther deixou claro que estava trabalhando numa revisão robusta sobre os peixes da América Central, a qual foi publicada em 1868, contendo 117 páginas e 25 pranchas. Nesse estudo, o autor não só descreveu as espécies conhecidas da América Central, mas também discorreu sobre vários outros conteúdos, como os ambientes em que ocorreram as coletas e suas características topográficas, barreiras à fauna, história das publicações prévias, lista de espécies que ocorrem na região, características da ictiofauna da região, divisão da fauna em províncias biogeográficas, e uma interessantíssima discussão sobre a similaridade das ictiofaunas do Pacífico e Atlântico separadas pelo Istmo do Panamá, juntamente com considerações biogeográficas acerca de planícies presentes na América Central e seu papel como canais abertos de troca de água entre esses oceanos em tempos passados. Günther (1868) descreveu espécies de mais de 40 famílias e outros táxons supragenéricos de peixes ósseos e cartilagosos, incluindo três espécies de Carangidae atualmente válidas (Fricke *et al.*, 2023): *Caranx caballus*, *C. caninus* e *Chorinemus altus* (= *Oligoplites altus*).

Jordan & Gilbert (1882a, 1882b) deram prosseguimento aos estudos dos peixes do Panamá e da costa oeste da América Central, descrevendo novas espécies e reavaliando os espécimes coletados e doados por Dow à Smithsonian Institution que ainda permaneciam intocados vinte anos após a incorporação desse material. Logo no ano seguinte foi publicado, pelos mesmos autores, uma revisão das espécies da subfamília Caranginae que ocorrem no continente americano (Jordan & Gilbert, 1883). Nesse estudo, os autores descreveram e apresentaram uma lista de sinonímia e chaves de identificação para os gêneros *Decapterus*, *Trachurus*, *Caranx*, *Selene* e *Chloroscombrus*.

Uma descrição detalhada dos peixes tombados no United States National Museum (USNM), colocado sob comando da Smithsonian Institution por um ato do Congresso de 1846, é fornecida por Jordan e Evermann no trabalho intitulado "*The fishes of North and Middle America*", no qual os carangídeos se encontram na parte II (Jordan & Evermann, 1896).

Alguns anos depois, Gilbert & Starks (1904) publicaram sobre os peixes da baía do Panamá, citando um grande número de espécies de Carangidae e suas diagnoses.

Num estudo de descrição osteológica e relação das espécies de Carangidae, Starks (1911) levantou alguns caracteres que sugeririam a proximidade entre Carangidae e Scombridae. Num cenário pré-cladístico, o autor demonstrou sua preocupação com a escolha,

entre as características observadas, de quais teriam e quais não teriam importância para sustentar as relações entre os grupos. Destaca-se aqui que, dentre os demais carangídeos, o autor considerou *Oligoplites* e *Scomberoides* mais semelhantes à Scombridae, pela aparência externa geral, um grande número de raios semi-destacados nas nadadeiras dorsal e anal (pínulas), maxilares incapazes de protrusão, um maior número de vértebras e o contato contralateral dos epióticos. Starks (1911) dividiu Carangidae em quatro subfamílias: Scomberoidinae, Naucratinae, Caranginae e Trachinotinae. Scomberoidinae agrupa dois gêneros, *Oligoplites* e *Scomberoides*. Os caracteres levantados por Starks (1911) foram mais tarde utilizados por Smith-Vaniz & Staiger (1973) para sustentar a relação de *Oligoplite* e *Scomberoides* e para sugerir a proximidade de *Parona* com esses dois gêneros. Na análise filogenética de Smith-Vaniz (1984) esses mesmos caracteres suportaram o monofiletismo de um grupo formado pelos três gêneros. Apesar de não propor uma relação entre as subfamílias, as três demais subfamílias propostas por Starks (1911) além de Scomberoidinae, foram corroboradas posteriormente em estudos filogenéticos (e.g. Smith-Vaniz, 1984; Girard *et al.*, 2020).

Gregory (1933), em seu trabalho sobre o crânio dos peixes, elaborou interessantes observações relacionando anatomia osteológica e forma e função em Carangidae. Dentre essas observações destaca-se a comparação da forma do corpo e número de vértebras, no qual espécies das subfamílias Caranginae e Trachinotinae apresentam corpo arredondado ou ovalado, enquanto espécies de *Seriola* apresentam corpo alongado apesar de possuírem o mesmo número de vértebras, atribuindo essa variação ao alongamento individual das vértebras. Outra interessante observação morfofuncional de Gregory (1933) foi a relação entre alongamento da boca e a posição da articulação quadrado-articular posterior à linha medial da órbita, enquanto que em espécies com boca pequena a articulação quadrado-articular se situa mais anterior, anteriormente à linha medial da órbita. Esse posicionamento possivelmente está relacionado à capacidade e intensidade de protrusão da boca, a qual está associada ao hábito de alimentação por sucção.

Suzuki (1962) realizou um estudo taxonômico e anatômico de 39 espécies de Carangidae que ocorrem no Japão, descrevendo comparativamente diversos complexos osteológicos, rediagnosticando as espécies, e propondo relações entre gêneros e subfamílias. Nesse estudo, o autor dividiu Carangidae em cinco subfamílias (Naucratinae, Chorineminae, Trachinotinae, Caranginae e Megalaspinae), uma a mais (Megalaspinae) que outros autores que comumente dividiram a família em quatro subfamílias, atribuindo *Megalaspis* à Caranginae. Segundo Suzuki (1962), Megalaspinae apresenta vários caracteres também presentes em

Caranginae, mas se diferencia por apresentar escudos muito avantajados na linha lateral e pela presença de várias pínulas posteriores às nadadeiras dorsal e anal. Além disso, Suzuki (1962) também discorreu, assim como outros autores pré-cladísticos, sobre como seria a morfologia do "*ideal progenitor*" de todos os carangídeos e quais espécies, que seriam as mais primitivas, se aproximam dessa forma. Nota-se na escrita de Suzuki (1962) a interpretação de que mesmo táxons mais derivados, como Caranginae, mantêm características primitivas, como a presença de supramaxila, e de que os táxons mais primitivos, como Trachinotinae, também apresentam características derivadas, como a ausência de supramaxila. Apesar de estar fora do paradigma cladístico e do autor não ter exposto o embasamento teórico para essas afirmações, as observações de Suzuki (1962) se alinham às ideias de plesiomorfia e apomorfia.

Smith-Vaniz (1984) inaugurou o início dos estudos filogenéticos de Carangidae, representando uma mudança nos estudos dessa família, que até então focavam na taxonomia e na proposição de relações por similaridade. Apesar do trabalho representar o avanço da sistemática filogenética na ictiologia, o princípio do grupo-externo não foi utilizado por Smith-Vaniz (1984), e o estado derivado dos caracteres foi presumido pelo autor a partir de estudos descritivos de outros membros de Perciformes. Na hipótese de Smith-Vaniz (1984) Carangidae é proposto como grupo-irmão de Echeneoidea, e grupos monofiléticos como Caranginae + Naucratinae, e *Scomberoides* + *Oligoplites* + *Parona* (Scomberoidinae) foram propostos. No entanto, a relação de *Trachinotus* e *Lichia* com as demais subfamílias de Carangidae não foi estabelecida, compondo uma politomia na base de Carangidae. Apesar de não postular sinapomorfias para Trachinotinae (*Trachinotus* + *Lichia*), o autor manteve a utilização dessa subfamília com base no seu próprio viés subjetivo. Táxons com posição incerta de longa data, como *Nematistius* e *Parastromateus*, tiveram suas relações filogenéticas estabelecidas com Carangidae. *Nematistius* foi considerado grupo-irmão de Carangidae + Echeneoidea pela presença de pré-nasais e escamas cicloides, formando o grupo informalmente denominado de "Carangoids", posteriormente reconhecido como subordem Carangoidei por Johnson (1996). *Parastromateus* foi incluído em Caranginae pela presença de escamas modificadas na linha lateral. Relações entre os gêneros de Naucratinae e de Caranginae não foram abordadas.

Quatro anos após a publicação da hipótese filogenética de Smith-Vaniz (1984), Gushiken (1988) publicou uma hipótese sobre as relações internas de Carangidae, utilizando Echeneoidea e Nematistiidae como grupo-externos. Nesse estudo, *Trachinotus* e *Lichia* formam um grupo monofilético com Scomberoidinae, com base na posição de inserção das costelas nas vértebras. No entanto, nenhuma sinapomorfia foi proposta para agrupar *Trachinotus* e *Lichia*

ou um desses dois gêneros com Scomberoidinae, permanecendo uma politomia entre *Trachinotus*, *Lichia* e Scomberoidinae. Gushiken (1988) ainda propôs relações entre diversos gêneros de Caranginae utilizando caracteres de diferentes complexos osteológicos.

Com o advento das análises moleculares na sistemática, filogenias foram propostas para vários gêneros ao longo dos últimos anos (e.g. *Selene* (Reed, *et al.*, 2001), *Trachurus* (Cárdenas *et al.*, 2005), espécies de *Trachurus* da Turquia (Bektas & Belduz, 2008), *Seriola* (Swart *et al.*, 2015) e *Trachinotus* (Smith-Vaniz & Walsh, 2019)). No entanto, como a família apresenta 39 gêneros e 152 espécies válidas (Fricke *et al.*, 2023), muitos gêneros de Carangidae, como *Oligoplites*, ainda carecem de estudos filogenéticos. Outros tantos estudos moleculares focalizaram num escopo mais abrangente e propuseram hipóteses sobre as relações internas de Carangidae ou de grupos mais representativos de Percomorphacea que abrangem Carangidae. Desses, Reed *et al.* (2002), utilizando o citocromo b mitocondrial, propôs as relações filogenéticas entre 50 espécies de Carangidae. Utilizando três diferentes métodos de análise, parcimônia, máxima verossimilhança e análise bayesiana, os autores propuseram o monofiletismo de três subfamílias de Carangidae, a saber: Caranginae, Naucratinae e Trachinotinae. No entanto, as hipóteses propostas para Scomberoidinae variaram de acordo com o método empregado, se apresentando monofilética apenas na análise por parcimônia. Nas análises paramétricas, *Echeneis naucrates* (Echeneidae) apareceu como parte de Scomberoidinae, tornando essa subfamília, e Carangidae, parafiléticas. Smith & Wheeler (2006) amostraram 228 representantes de Acanthomorpha e cinco genes mitocondriais e nucleares no intento de produzir uma filogenia com o objetivo de mapear os táxons com presença de glândulas de veneno, visando embasar estudos futuros de bioprospecção. A análise de parcimônia dos autores resultou no parafiletismo de Carangidae, no qual *Trachinotus* apareceu como grupo-irmão de Echeneoidea, e Scomberoidinae como grupo-irmão sucessivo daquele clado. Near *et al.* (2012), utilizando nove genes nucleares de 232 actinopterígios, propuseram várias hipóteses de relações entre os peixes de nadadeiras raiadas, dentre elas, o parafiletismo de Carangidae, levando-se em conta a estreita relação entre *Trachinotus* (Carangidae) e Echeneoidea. No entanto, esse grupo apresenta valor de réplicas de bootstrap de 70 a 89%, diferentemente da maioria dos demais nós apicais da filogenia, que apresentam valor de 100%. No ano seguinte, Near *et al.* (2013) ampliaram sua análise filogenética de Acanthomorpha, examinando 10 genes nucleares de 520 representantes, com o intuito também de investigar o tempo de diversificação desse grupo. Na filogenia obtida, e diferentemente dos estudos pretéritos, Carangidae apareceu como parafilético, porém com Caranginae +

Naucratinae como grupo-irmão de Echeneoidea. Betancur-R & Ortí (2014), num esforço para sustentar o monofiletismo de Pleuronectiformes (questionado por estudos moleculares à época), realizaram uma análise com 23 marcadores moleculares de 152 táxons utilizando de máxima-verossimilhança e parcimônia. Táxons de Carangoidei foram incorporados na análise, uma vez que estudos moleculares repetidamente propuseram Pleuronectiformes e Carangoidei como linhagens próximas, internas à Carangimorpharia, grupo que surgiu com os estudos moleculares. O estudo de Betancur-R. & Ortí (2014) resultou no parafiletismo de Carangidae, com Echeneoidea proposto como grupo-irmão de Trachinotinae + Scomberoidinae, uma hipótese com valor de bootstrap de 67%. A primeira árvore de Carangoidei com tempo calibrado foi proposta no estudo de Santini & Carnevale (2015), no qual os autores amostraram 133 espécies de Carangoidei, sete táxons fósseis e sete *loci* mitocondriais e nucleares em análises de máxima verossimilhança e bayesiana. Em ambas as análises, Echeneoidea apareceu como grupo-irmão de Trachinotinae + Scomberoidinae, com valor de bootstrap de 50 a 85% na análise de máxima verossimilhança. Na análise bayesiana com tempo calibrado, Carangoidei teria se originado no Cretáceo tardio (88 milhões de anos (MA) (71–107 MA)); o nó entre Echeneoidea e Trachinotinae + Scomberoidinae é datado em 84 MA (67–104 MA); o nó entre *Parona* e *Oligoplites* + *Scomberoides* é datado entre aproximadamente de 70 a 40 MA; o nó entre *Scomberoides* e *Oligoplites* é datado aproximadamente de 55 a 25 MA; e os nós entre as três espécies de *Oligoplites* amostradas vão de aproximadamente 22 MA ao presente. Um agrupamento interessante observado no estudo de Santini & Carnevale (2015) é aquele formado por Scomberoidinae + Trachinotinae, no qual Scomberoidinae é proposto como grupo-irmão de *Trachinotus*, e *Lichia* aparece como grupo-irmão sucessivo daquele clado. Em Santini & Carnevale (2015: fig. 1) esse grupo aparece com suporte de bootstrap de 50 a 85%, no entanto, no texto os autores atribuem valor de bootstrap menor que 50% a esse nó. Essa relação é interessante uma vez que, apesar de Smith-Vaniz (1984) nomear Trachinotinae o grupo formado pelos gêneros *Trachinotus* e *Lichia*, nenhuma sinapomorfia sustenta essa relação, sendo o grupo considerado válido apenas pelas convicções do autor. Mirande (2016) elaborou uma das maiores análises combinadas para Actinopterygii, concatenando 44 marcadores mitocondriais e nucleares e 274 caracteres morfológicos da literatura. Em sua hipótese final Carangidae é parafiletico, com *Oligoplites*, *Scomberoides* e *Trachinotus* (Scomberoidinae e Trachinotinae) como grupo-irmão de Echeneoidea. Harrington *et al.* (2016), com o objetivo de testar o monofiletismo de Pleuronectiformes, fizeram uma análise de máximo verossimilhança com aproximadamente 1.200 elementos ultraconservados de 45 táxons de Carangimorpha

(grupo formado por Sphyraenidae, Centropomidae, Toxotidae, Leptobramidae, Menidae, Xiphiidae, Istiophoridae, Echeneoidea, Carangidae, Polynemidae e Pleuronectiformes). O resultado apontou o parafiletismo de Carangidae com a inclusão de Echeneoidea como grupo-irmão de Scomberoidinae + Trachinotinae. Smith *et al.* (2016), num estudo sobre o mapeamento do surgimento de glândulas de veneno em peixes, semelhante à Smith & Wheeler (2006), porém com uma amostragem taxonômica mais ampla, abarcando 388 espécies de Chondrichthyes e Actinopterygii, e analisando três *loci* mitocondriais e cinco nucleares, realizaram uma análise de máxima verossimilhança na qual Carangidae aparece parafilético, com Caranginae + Naucratinae como grupo-irmão de Echeneoidea. Betancur-R. *et al.* (2017), no exercício de atualizar o projeto de classificação dos peixes ósseos (www.deepfin.org), ampliou o número de ordens e táxons amostrados das versões pretéritas do projeto, propondo uma relação para Carangidae até então inédita. A análise de Betancur-R. *et al.* (2017) resultou no monofiletismo de Carangidae, porém com grupo-irmão formado por Istiophoriformes, Leptobramidae e Toxotidae. O grupo-irmão sucessivo daquele clado é Sphyraenidae, e sucessivamente a esse, Nematistiidae + Echeneoidea. No mesmo ano, Damerau *et al.* (2017) elaborou uma análise filogenética focalizando na família Carangidae e utilizando dois *loci* mitocondriais e um nuclear. Com uma ampla amostragem taxonômica, as análises de máxima verossimilhança e bayesiana foram congruentes entre si, resultando no parafiletismo de Carangidae com a inclusão de *Coryphaena* mais *Rachycentron* como grupo-irmão de Scomberoidinae + Trachinotinae. Apesar de Echeneidae ter sido amostrado no estudo, surpreendentemente as rêmoras não apareceram como grupo-irmão de *Coryphaena* e *Rachycentron*, como tradicionalmente proposto. A filogenia mais atual com foco na análise de Carangidae e grupos próximos (Carangiformes *sensu* Girard *et al.*, 2020) levantou 463 *loci* de elementos ultraconservados, 201 caracteres morfológicos, 35 táxons para análise morfológica e 33 táxons para molecular, numa análise de verossimilhança particionada (Girard *et al.*, 2020). A análise propôs, assim como a maioria dos estudos moleculares, o parafiletismo de Carangidae com a inclusão de Echeneoidea como grupo-irmão de Scomberoidinae + Trachinotinae.

Em meio aos numerosos estudos moleculares, Genova (2018) utilizou da anatomia comparada, num hiato de 30 anos desde o último emprego da morfologia nos estudos filogenéticos de Carangidae (Gushiken, 1988), examinando 33 gêneros e investigando a pouco conhecida anatomia muscular do grupo para propor uma hipótese filogenética. Carangidae é proposto como monofilético fundamentado em duas sinapomorfias: o alongamento posteroventral do primeiro pterigióforo anal, proposto por Smith-Vaniz (1984: caráter 14), e a

presença de um conjunto de fibras do *levator arcus palatini* passando por um canal tubular na hiomandíbula (Genova, 2018: caráter 8). O caráter 8 de Genova (2018) é aqui abordado na discussão.

História natural, taxonomia e classificação de *Oligoplites* Gill 1863

O gênero *Oligoplites* Gill, 1863 é composto por cinco espécies (*O. altus* Günther, 1868, *O. palometa* Cuvier, 1832, *O. refulgens* Gilbert & Starks, 1904, *O. saliens* Bloch, 1793 e *O. saurus* Bloch & Schneider, 1801) e duas subespécies (*O. saurus saurus* e *O. saurus inornatus*) atualmente válidas que habitam as ilhas Galápagos, as zonas costeiras adjacentes ao continente americano e o Caribe insular, além de ambientes de água doce e salobra (Smith-Vaniz & Staiger, 1973; Smith-Vaniz, 2002; Fig. 1).

Assim como outras espécies de Carangidae, espécies do gênero *Oligoplites* (Scomberoidinae), popularmente conhecidas no Brasil como guaiviras, possuem certo valor comercial e possuem informações como distribuição geográfica e hábitos alimentares bem definidos (e.g. Smith-Vaniz & Staiger, 1973; Sazima & Uieda, 1980; Smith-Vaniz, 2002). Segundo dados do Informe Pesqueiro de São Paulo, foram capturados em 2018 e nos três primeiros trimestres de 2019, 229 e 188 toneladas, respectivamente, de guaivira (*Oligoplites* spp.) no Estado de São Paulo, se configurando como umas das 20 principais categorias de pescado descarregadas no Estado (Ávila-da-Silva *et al.*, 2018, 2019a, 2019b, 2019c). Ambas as modalidades de pesca industrial e artesanal foram atuantes nessas capturas, gerando desenvolvimento para diferentes setores sociais.

A primeira descrição, seguindo a nomenclatura binomial, de uma espécie do gênero atualmente assinalado à *Oligoplites* provavelmente remete a Linnaeus, em sua icônica obra *Systema Naturae* (1758) sobre o epíteto específico *Gasterosteus occidentalis (incertae sedis)*. Segundo Fricke *et al.* (2023), a série-tipo de *Gasterosteus occidentalis* é desconhecida. Entretanto, Jordan & Evermann (1896) sugeriram que *G. occidentalis* (Linnaeus, 1758) seja uma espécie de Carangidae, apesar de não identificável em nível de gênero e espécie. A sugestão desses autores é rapidamente reforçada aqui com base nas descrições realizadas por Linnaeus e no trabalho filogenético de Smith-Vaniz (1984). Segundo Linnaeus (1758), *Gasterosteus occidentalis* ocorre na América, o que condiz com a atual distribuição do gênero *Oligoplites* nas zonas litorâneas tropicais e temperadas de ambas as costas oriental e ocidental do continente Americano (Smith-Vaniz & Staiger, 1973; Fricke *et al.*, 2023). Linnaeus (1758,

1766, 1789) ainda descreveu *G. occidentalis* com um número peculiar de elementos (raios e espinhos) na nadadeira anal ($2, \frac{1}{7}$) que só é compartilhado, com pouca variação no número fracionado após a vírgula, por outras espécies de *Gasterosteus* e *Scomber*, que atualmente são agrupadas na família Carangidae. Diferentemente, as demais espécies representantes de *Gasterosteus* e *Scomber* apresentam apenas o valor fracionado após a vírgula ou um valor único e inteiro para o número de elementos da nadadeira anal (e.g. $\frac{1}{9}$ para *G. aculeatus* e 16 para *G. ductor*) (Linnaeus, 1758). Essa peculiaridade pode ser melhor analisada quando interpretada à luz da sinapomorfia de Carangidae proposta por Smith-Vaniz (1984): alongamento posteroventral do primeiro pterigióforo proximal da nadadeira anal, resultando em um distanciamento relativamente maior entre os últimos dois espinhos anais. O número de elementos anais fornecido por Smith-Vaniz (2002) para Carangidae também auxilia essa análise: nadadeira anal com dois espinhos anteriores (apenas um em *Elagatis*) separados do restante da nadadeira em espécimes pequenos, seguidos por um espinho e 15-28 raios. Dessa forma, a contagem fornecida por Linnaeus (1758) para o número de raios da nadadeira anal de *Gasterosteus occidentalis* ($2, \frac{1}{7}$) pode ser interpretada como uma nadadeira anal típica da família Carangidae, apresentando dois espinhos anteriores separados do restante da nadadeira, seguidos por um espinho e sete raios. O menor número de raios (7) fornecido por Linnaeus (1758) em relação ao descrito por Smith-Vaniz (2002) (15-28) pode se configurar como um erro de contagem, ou como uma interpretação diferente dos elementos, uma vez que *Oligoplites* possui pequenos raios especializados (pínulas) após a nadadeira anal, e que, segundo Smith-Vaniz & Staiger (1973), apresentam contagem variável e de parca informação taxonômica. Essa hipótese é reforçada com a descrição de *Scomber saurus* Bloch & Schneider, 1801, atualmente válido como *Oligoplites saurus* (Bloch & Schneider, 1801), na qual os autores se basearam, para descrever essa espécie, em *Gasterosteus occidentalis* (Linnaeus, 1735), apresentando as mesmas contagens para o número de raios das nadadeiras que Linnaeus (1735) citou para *G. occidentalis*. Fricke *et al.* (2023) consideram *Gasterosteus occidentalis* um *Nomen Oblitum* e sinônimo de *Oligoplites saurus* Bloch & Schneider, 1801.

Entretanto, dois anos antes da publicação da décima edição do *Systema Naturae* e da descrição de *Gasterosteus occidentalis*, Patrick Browne (1756) descreveu em sua obra *The Civil and Natural History of Jamaica* uma "forma" de peixe de seu grupo *Saurus*, que muito provavelmente representa uma espécie de *Oligoplites*. Apesar da descrição de Browne (1756) não seguir o Sistema Linneano de nomenclatura e classificação e preceder o marco temporal da

nomenclatura zoológica (Linnaeus, 1758), conseqüentemente não sendo válida, a descrição, a figura e a localidade fornecidas pelo autor não deixam dúvidas quanto à identificação. Essa "forma" é nomeada como "*Saurus I. Argenteus cute longitudinaliter striatâ, striis prominulis brevibus & interruptis.*", recebendo o nome em inglês de "The Leather-coat" (Fig. 2). Percebe-se a referência à marcante coloração prateada que membros de *Oligoplites* apresentam quando vivos, além de serem popularmente conhecidos na língua inglesa como "leatherjacket", devido às suas pequenas escamas aciculadas e integradas no tegumento, que proporcionam um aspecto coriáceo a esses peixes. A descrição trata do corpo como comprimido e oblongo, ambas maxilas apresentando dentes, duas nadadeiras dorsais sendo a anterior composta por cinco espinhos, nadadeira anal posterior semelhante à nadadeira dorsal posterior, dois espinhos próximos ao ânus formando uma pequena nadadeira anal anterior, e linha lateral em arco se estendendo suavemente até a cauda (Browne, 1756: 452). A figura dessa "forma" descrita (Browne, 1756: pl. 46, fig. 2; Fig. 2) é um forte auxiliar para eliminar qualquer dúvida quanto à identificação, sendo provavelmente a primeira ilustração produzida do gênero *Oligoplites*. Como o espécime dessa "forma" foi capturado na Jamaica, não resta dúvidas quanto à possibilidade de representar uma espécie de morfologia externa similar, como aquelas do gênero *Scomberoides* (distribuição restrita ao Pacífico e Índico) e *Lichia amia* (restrita ao Atlântico oriental e Índico). Pode-se ir além e presumir que essa "forma" se refere à *Oligoplites saurus*, uma vez que essa é a única das cinco espécies válidas do gênero que ocorre no Caribe Insular (Smith-Vaniz & Staiger, 1973).

Durante o final do século XVIII e da maior parte do século XIX, ictiólogos da época, como Marcus Elieser Bloch, Bernard Germain La Cépède, George Cuvier, Albert Günther e Theodore Gill descreveram espécies de *Oligoplites* sob os epítetos genéricos *Scomber*, *Scomberoides*, *Centronotus* e *Chorinemus* (e.g. Bloch, 1793; Bloch & Schneider, 1801; La Cépède, 1801; Cuvier & Valenciennes, 1832; Günther, 1860, 1868; Gill, 1863b).

No sétimo volume de sua obra *Naturgeschichte der ausländischen Fische*, Bloch (1793) descreveu duas espécies de *Oligoplites* sobre os epítetos específicos *Scomber saliens* e *Scomber calcar*. A primeira se diferencia das demais espécies do gênero por apresentar quatro espinhos anteriores à nadadeira dorsal e a segunda se diferencia por apresentar apenas três espinhos nessa mesma região. *Scomber saliens* é atualmente válida como *Oligoplites saliens* Bloch, 1793 e *Scomber calcar* como sinônimo júnior de *O. saliens* (Smith-Vaniz & Staiger, 1973; Fricke *et al.*, 2023). O epíteto específico (*saliens*) significa saltador, pois ao ser pego em redes, o peixe salta para tentar escapar, sendo conhecido pelos franceses como *sauteur* e pelos alemães como *springer* (Bloch, 1793: 50). Apesar de *S. calcar* ter sido descrito com três espinhos anteriores à

nadadeira dorsal (espécies de *Oligoplites* possuem de quatro a seis espinhos, segundo Smith-Vaniz & Staiger (1973)), Bloch (1793) descreveu o espécime examinado apresentando um pequeno espinho anterior aos demais, disposto na horizontal. Esse caráter é observável na sua respectiva figura (Bloch, 1793: pl. 336, fig. 2). Apesar do comprimento do espécime não ter sido fornecido, a sua provável pequenez extrapolada a partir da análise comparativa de sua figura com a de outros carangídeos presentes nesse trabalho pode justificar a posição do primeiro espinho dorsal, concluindo a presença de quatro espinhos dorsais e a sinonímia dessa espécie com *Oligoplites saliens* (Fricke *et al.*, 2023). Essa extrapolação é reforçada por Regan (1903), que afirmou que não se tem muita dúvida de que *S. calcar* foi descrito com base num espécime jovem de *S. saliens* (= *Oligoplites saliens* Bloch, 1793). Ainda segundo Bloch (1793), o espécime em que a descrição de *S. calcar* se fundamentou teria sido capturado na Guiné, o que excluiria essa espécie do gênero *Oligoplites* (confinado nas américas). Entretanto, segundo Smith-Vaniz & Staiger (1973: 218–220) a localidade-tipo dessa espécie estaria provavelmente errada, fazendo referência ao trabalho de Smith (1971: 165, 208) no qual esse autor documentou outros erros similares envolvendo espécies descritas por Bloch. Já na sua obra póstuma *Systema Ichthyologiae*, Bloch & Schneider (1801) descreveram *Scomber saurus*, de ocorrência na Jamaica, e fizeram menção à *Gasterosteus occidentalis* (Linnaeus, 1758) e à "forma" de *Saurus* de Browne (1756), acima mencionada. Apesar da descrição apresentar sete espinhos dorsais e não possuir série-tipo, essa espécie é atualmente válida como *Oligoplites saurus* Bloch & Schneider, 1801 (Fricke *et al.*, 2023). O epíteto específico (*saurus*), não explicado na sucinta descrição de Bloch & Schneider (1801), provavelmente faz referência ao mesmo termo usado por Browne quase 50 anos antes. Browne (1756) também não explicou o motivo dessa nomeação, mas provavelmente fez referência às inúmeras pequenas escamas em formato de agulha que conferem um aspecto coriáceo à pele de espécies de *Oligoplites*, se assemelhando ao couro de um lagarto, e conhecido em inglês como *The leather-coat*, como mencionado por Browne (1756).

Em sua obra *Histoire Naturelle des Poissons*, La Cepède descreveu duas espécies atualmente válidas em *Oligoplites*, sob os gêneros *Scomberoides* e *Centronotus* (La Cepède, 1801). Apesar da espécie descrita como *Scomberoides saltator* não possuir série-tipo, Smith-Vaniz *et al.* (1979) a sinonimizaram com *Oligoplites saliens*, descrita poucos anos antes por Bloch (1793) como *Scomber saliens*. A figura presente em La Cepède (1800: pl. 19, fig. 2), juntamente com a descrição (La Cepède, 1801), que inclui a presença de quatro espinhos anteriores à nadadeira dorsal e dois espinhos anteriores à nadadeira anal, evidenciam a

identificação da espécie como representante de *Oligoplites*. Posteriormente, em 1802, La Cepède escreveu um suplemento de seu gênero *Scomberoides* no qual a espécie *S. saltator* deveria ser considerada como uma variedade da espécie descrita por Bloch (1793) como *Scomber saliens* (= *Oligoplites saliens*). No gênero *Centronotus*, La Cepède (1801) descreveu *Centronotus argenteus*, possuindo sete espinhos anteriores à nadadeira dorsal e sendo uma nova designação para *Gasterosteus occidentalis* Linnaeus, 1758 e para a "forma" de *Saurus* de Browne (1756). Apesar da presença de sete espinhos anteriores à nadadeira dorsal ser desconhecida em *Oligoplites* (4-6, raramente 6 de acordo com Smith-Vaniz & Staiger, 1973), e a "forma" descrita por Browne (1756) apresentar apenas cinco espinhos, Smith-Vaniz *et al.* (1979) sinonimizaram *C. argenteus* com *Oligoplites saurus* Bloch & Schneider, 1801.

Com a elevação do gênero *Scomberoïdes* proposto por La Cepède ao nível de família por Cuvier & Valenciennes (1832) no *Histoire naturelle des poissons*, novos gêneros foram propostos. Dentre esses, *Chorinemus* Cuvier, 1832 agrupou espécies de *Oligoplites* e de gêneros filogeneticamente próximos, como *Scomberoides*, *Lichia* e *Trachinotus*. Em *Lichia*, Cuvier & Valenciennes (1832) incluíram *Scomber calcar* (= *Oligoplites saliens* Bloch, 1793), que passa a ser denominado *Lichia calcar*. Os autores citaram que essa é a única espécie do gênero que não ocorre no Mediterrâneo, e descreveram o corpo sendo mais curto do que das demais espécies do gênero (atualmente válidas como *Lichia amia* Linnaeus, 1758 e *Trachinotus ovatus* Linnaeus, 1758), considerando a possibilidade de que aquela espécie pudesse pertencer ao gênero *Chorinemus*. Em *Chorinemus* Cuvier & Valenciennes (1832) listaram 16 espécies. Dessas, oito são consideradas válidas atualmente, sendo as quatro espécies do gênero *Scomberoides* (*S. lysan* Fabricius, 1775, *S. commersonnianus* La Cepède, 1801, *S. tol* Cuvier, 1832 e *S. tala* Cuvier, 1832) (Indo-Pacífico), *Lichia amia* Linnaeus, 1758 (Atlântico oriental e Índico), e três espécies de *Oligoplites* (*O. saliens* Bloch, 1793, *O. saurus* Bloch & Schneider, 1801 e *O. palometa* Cuvier, 1832) (Atlântico ocidental e Pacífico oriental) (Smith-Vaniz *et al.*, 1979; Fricke *et al.*, 2023). Segundo os autores, o novo nome proposto para o gênero, *Chorinemus*, vem do grego, e significa raios separados, em alusão aos pequenos raios posteriores à nadadeira dorsal e anal que são interligados entre si por uma membrana baixa e frágil, não conectando os raios completamente (Cuvier & Valenciennes, 1832). É importante salientar que *Scomberoides* é atualmente reconhecido como grupo-irmão de *Oligoplites*, com o qual compartilha grandes semelhanças morfológicas (*e.g.* Smith-Vaniz, 1984; Betancur-R. *et al.*, 2017; Girard *et al.*, 2020). Outro caráter evidenciado pelos autores para esse gênero foi a morfologia das escamas, variando de redondas, ovais, pontiagudas e estreitas. Espécies de

Scomberoides possuem uma evidente transição interespecífica de escamas ovais, lanceoladas e aciculadas (Smith-Vaniz & Staiger, 1973: fig. 3), enquanto *Lichia amia* possui escamas ovaladas no corpo e nas bochechas e aciculadas no peito, e *Oligoplites* é caracterizado por possuir apenas escamas aciculadas (Smith-Vaniz & Staiger, 1973). As descrições de Cuvier & Valenciennes (1832) de espécies atualmente válidas no gênero *Scomberoides*, destacaram como características de diferenciação o formato da linha lateral, comprimento da maxila em relação à margem posterior da órbita, manchas na região lateral do corpo, formato do osso pré-opercular, tamanho e formato dos dentes nas mandíbulas, formato das escamas, presença de mancha na metade distal da segunda dorsal, e formato e proporções da cabeça e do corpo. É interessante notar que, enquanto autores anteriores utilizaram o número de raios posteriores às nadadeiras dorsal e anal parcialmente conectados entre si como um caráter de diferenciação entre espécies, Cuvier & Valenciennes (1832: 383) atribuíram ao caráter uma qualidade não específica, e, portanto, variável e de fraca importância taxonômica. As duas novas espécies descritas nesse trabalho, e consideradas válidas (*Scomberoides tala* e *S. tol*), levam nomes utilizados por povos nativos da cidade de Vizagapatão (sudeste da Índia) (*Tala Parah* e *Tol Parah*, respectivamente) e descritas por Russell (1803). Russell, em 1803, em seu trabalho intitulado *Descriptions and figures of two hundred fishes; collected at Vizagapatam on the coast of Coromandel*, descreveu diversas espécies de diferentes gêneros, incluindo *Scomber*. Apesar das detalhadas descrições de exemplares de *Scomberoides* e de diversos outros gêneros, e além de afirmar no prefácio que seu arranjo pouco desviou da classificação Linneana, Russell (1803) não utilizou o sistema de nomenclatura binomial em sua obra, utilizando, no entanto, de uma frase em latim de caráter descritivo e do nome utilizado pelos povos nativos para cada "forma" descrita. Dentre os caracteres descritos por Russell (1803) e Cuvier & Valenciennes (1832), vários foram utilizados na revisão e na chave taxonômica mais recente do gênero (Smith-Vaniz & Staiger, 1973), como número, formato e tamanho das manchas na região lateral do corpo, comprimento da maxila em relação à margem posterior da órbita, tamanho e formato dos dentes nas mandíbulas, formato das escamas e perfil da pigmentação da segunda nadadeira dorsal. Nas descrições das espécies de *Chorinemus* (= *Oligoplites*), Cuvier & Valenciennes (1832) propuseram como caracteres de diferenciação as proporções da cabeça, do corpo e da nadadeira caudal, formato do pré-opérculo, formato da linha lateral e tamanho dos ossos infraorbitais. Cuvier & Valenciennes (1832: 391–392) também destacaram a semelhança entre *Chorinemus saliens* (= *O. saliens*) (descrito da América do Sul nessa obra e das Antilhas em Bloch (1793)) e *Trachinotus ovatus* Linnaeus, 1758 (ocorrência no Mediterrâneo), a partir do

caráter osteológico: "...ses vertèbres caudales sont munies de crochets em dessous, et n'ont pas de trous à leurs apophyses inférieures.". Os ganchos (*crochets*) mencionados na descrição podem equivaler às zigapófises herais anteriores e posteriores, enquanto que os orifícios (*trous*) aos forâmens vertebrais inferiores que algumas espécies de Carangidae apresentam (Suda, 1996; observação pessoal). Os autores também apontaram peculiaridades osteológicas de *Chorinemus saliens* (= *O. saliens*) em relação à *Trachinotus ovatus*, como a presença de uma vértebra caudal a mais, totalizando 25 vértebras (26–27 segundo Smith-Vaniz & Staiger, 1973) e uma massa óssea oblonga que preenche amplamente a concavidade posterior do osso umeral. Essa massa óssea pode ser equivalente à hiperostose do cleitro, conhecida em *Oligoplites* e em outros gêneros de Carangidae (Smith-Vaniz *et al.*, 1995). Das espécies de *Chorinemus* atualmente válidas em *Oligoplites*, Cuvier & Valenciennes (1832) descreveram *C. palometa* (= *O. palometa* Cuvier, 1832). Os autores a descreveram sendo semelhante à *C. saliens*, mas possuindo o corpo mais alongado (sua altura estando quase cinco vezes em seu comprimento vs. altura quase quatro vezes o comprimento) e os infraorbitais menores em comprimento. O espécime da descrição foi capturado no lago Maracaibo (Venezuela), local muito comum de ser encontrado, e sendo conhecido como *palometa* pelos habitantes da região (Cuvier & Valenciennes, 1832).

Entre as primeiras obras publicadas por instituições americanas sobre a taxonomia de Carangidae (ver introdução do Capítulo anterior), estão os trabalhos de Girard (1859) e Gill (1863b). Num trabalho sobre os peixes da fronteira entre Estados Unidos e México, Girard (1859) descreveu uma série de espécies, incluindo *Chorinemus lanceolatus* (= *Oligoplites saurus* Bloch & Schneider, 1801). Na breve descrição apresentada sobre o gênero, o autor enfatiza que o estudo detalhado da dentição das várias espécies pertencentes a esse gênero poderia resultar em um melhor agrupamento daquelas. Das espécies de *Chorinemus* atualmente válidas em *Scomberoides*, a dentição se mostrou um bom caráter de diferenciação interespecífico (Smith-Vaniz & Staiger, 1973). Theodore Gill (1863b) publicou, no decimoquinto volume dos *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, seu estudo intitulado *Descriptive Enumeration of a collection of FISHES from the Western Coast of Central America, Presented to the Smithsonian Institutions, by Capt. John M. Dow*. Esse trabalho representa um marco taxonômico por propor o gênero *Oligoplites* para espécies de *Chorinemus* (Cuvier & Valenciennes, 1832) com ocorrência restrita ao continente americano. Nessa obra, Gill (1863b) apenas citou sua família Carangoidae (diferente daquela proposta por Günther (1860)), e descreveu, dentre outras, a espécie nova *Oligoplites inornatus*. Apesar da

breve explicação sobre a criação do novo gênero, resumida a oito linhas, as intenções de Gill (1863b) são claras. Segundo o autor, os peixes do ocidente (América) atribuídos ao gênero *Chorinemus* por Cuvier & Valenciennes (1832) não parecem ser congêneres com as espécies orientais e africanas, mas sim constituir um gênero peculiar distinguido pelo menor número de espinhos dorsais (4–5 vs. 6–7). Gill (1863b) foi perspicaz em sua afirmação, uma vez que atualmente espécies de *Chorinemus sensu* Cuvier & Valenciennes (1832) são reconhecidas em dois gêneros distintos: *Scomberoides* La Cepède, 1801 (6–7 espinhos dorsais), ocorrendo nos oceanos Índico e Pacífico da África ao Havaí, e *Oligoplites* Gill, 1863 (4–6, raramente 6 espinhos dorsais), possuindo distribuição endêmica anfí-americana (Smith-Vaniz & Staiger, 1973). Na última revisão taxonômica desses gêneros (Smith-Vaniz & Staiger, 1973), a forte semelhança entre *Scomberoides* e *Oligoplites* foi ressaltada, juntamente com o levantamento das características peculiares únicas a *Oligoplites*, interpretadas nessa revisão como especializações das condições encontradas em *Scomberoides*, reforçando a proposta de Gill (1863b) de composição de um gênero distinto, como: número reduzido de espinhos dorsais com o concomitante aumento do número de ossos pré-dorsais; perda de dentes no mesopterigoide, perda do supramaxilar; perda da plataforma suborbital; expansão posterior dos suborbitais 2–4 através da bochecha; redução do número de raios branquiostégios; e presença de escamas aciculadas em todas as espécies. Ainda segundo Gill (1863b), os nomes *Scomberoides* La Cepède, 1801 e *Chorinemus* Cuvier, 1832 foram primariamente aplicados a espécies extra-americanas, não podendo ser retidos para os tipos das américas. As espécies reconhecidas no então novo gênero foram *Chorinemus occidentalis* (= *Oligoplites saurus*), *C. guaribira* e *C. saliens* (= *O. saliens*), e *C. palometa* (= *O. palometa*) (Gill, 1863b). A espécie descrita nesse trabalho, *Oligoplites inornatus*, é atualmente sinônimo júnior de *O. saurus*, mas válida como subespécie *O. saurus inornatus* (Fricke *et al.*, 2023). O ranqueamento subespecífico se deu pelos fracos caracteres que distinguem os espécimes do Pacífico (*O. saurus inornatus*) daqueles do Atlântico (*O. saurus saurus*), tendo os primeiros um maior número de rastros branquiais e de dentes na porção anterior da pré-maxila (Smith-Vaniz & Staiger, 1973). É interessante notar que, segundo Gill (1863b), a espécie *Oligoplites inornatus* é muito semelhante a *O. occidentalis* Günther, 1860 (= *O. saurus saurus*), mas se difere desse pelo osso pré-maxilar menor, subopérculo mais largo e mais convexo na região inferior, aparato opercular mais truncado posteriormente e a posição mais anterior do ânus e da nadadeira anal. Segundo Smith-Vaniz (2002), estudos moleculares são necessários para confirmar o ranqueamento taxonômico subespecífico.

Durante o levantamento histórico das publicações prévias à sua, Günther (1868: 383) reconheceu o trabalho de Gill (1863b), mas discordou da aplicação do epíteto genérico *Oligoplites* aplicado por esse para as espécies americanas até então reconhecidas em *Chorinemus*. Entretanto, nenhuma justificativa é mencionada. Das espécies de *Chorinemus* (= *Oligoplites*) descritas nesse trabalho estão *C. inornatus* (= *O. saurus*) e *C. altus* (= *O. altus*) (Fricke *et al.*, 2023). Nota-se que Günther (1868: 433) reconheceu Gill (1863b) como o descritor de *C. inornatus* (*O. inornatus* em Gill, 1863b), expondo uma cópia direta da descrição da espécie de Gill em sua descrição, mas ignorando o parágrafo seguinte à descrição de Gill (1863b: 167) em que esse justifica a aplicação do epíteto genérico *Oligoplites*. Ainda nesse estudo, Günther (1868) descreveu *Chorinemus altus* (= *Oligoplites altus*) com base em um único espécime coletado no Panamá por J. M. Dow. É possível observar na descrição da espécie a característica que levou à aplicação do epíteto específico: a altura do corpo está contida três vezes no comprimento total excluindo a nadadeira caudal, enquanto que em *C. inornatus* (= *O. saurus*), segundo o autor, quatro vezes e dois terços da altura do corpo estão contidas no comprimento total excluindo a nadadeira caudal. Nota-se uma discrepância quanto ao código do holótipo ao se pesquisar em Fricke *et al.* (2023), em que o holótipo possui código BMNH 1864.9.23.23, enquanto que na base de dados digital do British Museum of Natural History (BMNH), o holótipo apresenta código BMNH 1867.9.23.23. É importante notar também que, apesar do original (Günther, 1868) não citar em qual costa ou oceano o espécime-tipo foi coletado (citando apenas Panamá), assim como também ocorre na base de dados digital da coleção em que o espécime se encontra depositado (<https://data.nhm.ac.uk/dataset/56e711e6-c847-4f99-915a-6894bb5c5dea/resource/05ff2255-c38a-40c9-b657-4ccb55ab2feb/record/3101526>), Fricke *et al.* (2023) o atribuem à costa oeste (Pacífico) do Panamá e Smith-Vaniz & Staiger (1973) também o atribuem à costa oeste do Panamá.

Em Jordan & Evermann (1896) destaca-se que *Oligoplites palometa* foi considerado variação de *Oligoplites saliens* com base no argumento de que essas espécies seriam inteiramente similares exceto pela margem posterior dos infraorbitais. Em um volume seguinte, Jordan & Evermann (1898) descreveram *Oligoplites mundus* (= *O. altus*) da costa oeste da América.

Gilbert & Starks (1904) descreveram *Oligoplites refulgens* do Pacífico e apontaram características compartilhadas por *O. altus* e *O. mundus*, como a presença de uma rede de poros no dorso da cabeça e uma membrana conectiva entre os raios branquiostégios contralaterais anteriores.

No trabalho de Starks (1911) sobre a osteologia e relação de Carangidae, o autor propôs caracteres que ocorrem tanto em *Oligoplites* quanto em *Scomberoides*, posicionando esses gêneros na subfamília Scomberoidinae, mas também forneceu caracteres que os diferenciam, apesar da forte similaridade externa. Dentre esses caracteres, Starks (1911) apontou que, diferentemente de *Oligoplites*, *Scomberoides* possui supramaxila (vs. ausente), a crista temporal se estende até a porção anterior do crânio (vs. termina sob a porção posterior do olho), o dorso do crânio é côncavo de cada lado da crista supraoccipital (vs. plano), os côndilos exocipitais estão em contato (vs. separados), e presença da plataforma suborbital (vs. ausente). Assim como a série de caracteres osteológicos de Starks (1911) que diferenciam *Oligoplites* de *Scomberoides* mesmo com a forte similaridade externa, caracteres miológicos apresentados no presente estudo também evidenciam diferenças entre esses gêneros. Starks (1911) examinou apenas uma espécie de *Oligoplites*, não havendo, portanto, nesse trabalho, inferências de relação entre as espécies do gênero.

No quinto volume do "Fauna Brasiliense", Miranda Ribeiro (1915) descreveu *Oligoplites rathbuni* (= *O. saurus saurus*), sendo a primeira e única descrição para o gênero de um autor brasileiro. Desse trabalho vale salientar que Miranda Ribeiro levantou três espécies para o Brasil; *Oligoplites saurus*, *O. rathbuni*, e *O. saliens*. Nota-se que *Oligoplites palometa* ainda não tinha sido reportada na costa brasileira.

Num estudo taxonômico sobre os peixes marinhos do Panamá, Meek & Hildebrand (1925) utilizaram o formato dos dentes da fileira labial do dentário como caráter taxonômico para diferenciar espécies de *Oligoplites*. Segundo os autores *O. altus* e *O. refulgens* apresentam esses dentes muito próximos entre si, móveis e lateralmente comprimidos. Essa descrição caracteriza dentes de espécimes juvenis de *Oligoplites* segundo Smith-Vaniz & Staiger (1973). Segundo Meek & Hildebrand (1925), *O. saurus* e *O. mundus* apresentam os dentes da fileira labial do dentário bem separados entre si e pontudos, descrição característica de dentes de espécimes adultos do gênero. Segundo Smith-Vaniz & Staiger (1973) a transição de dentes juvenis para adultos ocorre em espécime em torno de 150 mm comprimento furcal (CF). Mesmo examinando uma série de exemplares que inclui ambos estágios de dentição juvenil e adulta, Meek & Hildebrand (1925) utilizaram erroneamente um caráter ontogenético do gênero como um caráter taxonômico para delimitação de espécies. Outro ponto interessante é que os autores identificaram a dentição juvenil de *O. altus* mesmo tendo examinado apenas espécimes entre 220-240 mm CF. Dessa forma, Meek & Hildebrand (1925) podem ter erroneamente associado dentes juvenis a espécimes adultos de *O. altus*, ou os espécimes examinados pelos autores

apresentam de fato uma condição incomum de manutenção de uma característica juvenil no estágio adulto.

Hollister (1941), num estudo descritivo sobre o esqueleto caudal dos peixes de águas rasas de Bermuda, levantou importantes características sobre o desenvolvimento e anatomia osteológica caudal de carangídeos das subfamílias Caranginae e Trachinotinae, enfatizando também as vértebras anteriores e o uróstilo.

Schultz (1945) examinou quase todos os espécimes de *Oligoplites* presentes no United States National Museum (USNM) com o objetivo de determinar a validade taxonômica de *Oligoplites palometa* e para aclarar a confusão taxonômica acerca da identificação das espécies do Atlântico ocidental. Nesse estudo, Schultz (1945) delimitou *Oligoplites inornatus* como uma subespécie de *O. saurus* com base numa pequena diferença do número de rastros branquiais e na presença de dentes filiformes diminutos na pré-maxila. No entanto, o próprio autor indicou que sua conclusão não era substancial e esses caracteres identitários poderiam desaparecer em uma análise com maior número de exemplares. Schultz (1945) também reconheceu *Oligoplites mundus* como uma espécie válida e distinta de *O. altus* pelos comprimentos da pré-maxila, da cabeça e da nadadeira peitoral. *Oligoplites mundus*, no entanto, é sinonimizada em *O. altus* por Smith-Vaniz & Staiger (1973) com base no argumento de que esses autores não conseguiram atribuir com confiança a identidade de muitos exemplares a uma dessas duas espécies.

Após 28 anos do trabalho taxonômico de Schultz (1945) sobre as espécies de *Oligoplites*, Smith-Vaniz & Staiger (1973) publicam uma revisão do gênero com descrições da anatomia externa e osteológica, remodelando o conhecimento taxonômico acerca do gênero. Dentre os novos resultados, alguns contrastantes com Schultz (1945), os autores elencaram *Oligoplites inornatus* como uma subespécie de *Oligoplites saurus*, sinonimizaram *O. mundus* em *O. altus*, incluíram uma extensa lista de sinônimos júnior, propuseram uma nova chave taxonômica, estabeleceram os limites de ocorrência de cada espécie, e propuseram variações de contagens, como número de rastros branquiais e espinhos da nadadeira dorsal, e medidas, como comprimento da maxila e altura do corpo, como caracteres importantes na identificação das espécies do gênero. Além de *Oligoplites*, os autores também revisaram *Scomberoides*, *Parona*, *Lichia*, e discutiram o posicionamento filogenético de *Campogramma*. Smith-Vaniz & Staiger (1973) se figura como um dos trabalhos centrais na taxonomia de *Oligoplites*, servindo de base para os guias de identificação de peixes marinhos da FAO (1995, 2002).

A partir do exposto nesta Introdução é possível concluir dois aspectos importantes para essa dissertação. Estudos acerca da taxonomia e da morfologia de *Oligoplites* foram realizados

(e.g. Starks, 1911; Schultz, 1945; Smith-Vaniz & Staiger, 1973) e atuam como importantes ferramentas no estudo mais amplo de Carangidae e de aplicações em chaves de identificação de órgãos governamentais (e.g. Smith-Vaniz, 2002). No entanto, o estudo das relações internas de *Oligoplites* a partir da anatomia comparada permanece ausente de investigações, tendo sido abordado apenas por inferências de similaridade externa (Smith-Vaniz & Staiger, 1973). O estudo de grupos menos inclusivos e pouco investigados pode fornecer dados interessantes para análises de grupos mais inclusivos. Ainda nesse mesmo raciocínio, e como apontado acima, o monofiletismo de Carangidae permanece aberto à discussão uma vez que não há consenso entre as inúmeras hipóteses produzidas até então (e.g. Girard *et al.*, 2020). O estudo filogenético de *Oligoplites* e a comparação com espécies de Carangidae e Echeneoidea fornece uma oportunidade ímpar de analisar as relações entre esses grupos com base em caracteres já propostos e em novos caracteres a partir do estudo anatômico.

Diante do mesmo cenário, a utilização da anatomia miológica nos últimos anos tem se mostrado importante ferramenta para proposição de homologias primárias, consolidando hipóteses filogenéticas sobre diversos grupos de peixes (e.g., Springer & Johnson, 2004; Datovo & Bockmann, 2010; Datovo & Castro, 2012; Mattox & Toledo-Piza, 2012; Datovo & Vari, 2013, 2014; Datovo *et al.*, 2014; Datovo & Rizzato, 2018; Pastana *et al.*, 2021). Tais caracteres podem ser decisivos quanto ao embate entre as hipóteses filogenéticas conflitantes discutidas ao longo desse texto, e mesmo para elucidar as relações de grupos pouco ou não investigados.

Biogeografia e padrões de distribuição de *Oligoplites*

Como introduzido por Gareth Nelson (1978) em *From Candolle to Croizat: Comments on the History of Biogeography*, a biogeografia é uma disciplina estranha. É de se notar que essa disciplina não foi construída sob um terreno plano, seguindo tradições e se formalizando como uma disciplina histórica, como é o caso de outras, como a anatomia ou a taxonomia. Em 1978, Nelson destacou a ausência de institutos e departamentos de biogeografia, a ausência de profissionais biogeógrafos, professores e curadores dessa área. Pode-se dizer que de lá pra cá houve a pavimentação da biogeografia, existindo hoje em dia departamentos, professores, pesquisadores e estudos especializados na área, além de um grande arcabouço teórico desenvolvido ao longo do tempo, como resumido por Crisci (2001). Segundo Nelson (1978), naquele momento, o recente reavivamento do interesse na biogeografia, causado em parte pelo

desenvolvimento da teoria de tectônica de placas na década de 1960 (Oreskes & Le Grand, 2018), foi o que fez com que o autor escrevesse, nesse trabalho, sobre a história da disciplina e os nomes que a alicerçaram. O surgimento de dúvidas e o desenvolvimento dos princípios da biogeografia originaram-se durante um longo período pontuado por diferentes autores (Nelson, 1978). Na botânica, segundo Nelson (1978), os trabalhos de Augustin Pyramus de Candolle compuseram o início do campo em crescimento da fitogeografia.

Em sua obra *Memoir upon the Geography of the Plants of France, considered more especially with Regard to their Height above the Level of the Sea*, traduzida para o inglês no volume XI de 1818 do *Annals of Philosophy*, é possível observar o contexto histórico da fitogeografia e a conexão estabelecida por de Candolle entre as áreas da botânica e geografia. Segundo de Candolle (1818: 408): "*The geography of plants is almost a new science; although it had been attended to by Linnaeus and some of his successors, yet the first writer, who can be considered as having treated upon it in a regular and systematic manner, is M. de Humboldt.*". Nesse trabalho, o autor relaciona agentes externos, como altitude, latitude, temperatura da atmosfera, humidade, intensidade da luz solar, e caracterização do conteúdo da água em estado líquido, com a distribuição geográfica de espécies vegetais. No mesmo volume da publicação acima citada por de Candolle, N. J. Winch escreveu seu trabalho intitulado *On the Geography of Plants*. Nessa obra, Winch (1818) fez observações sobre a flora nativa da Inglaterra entre as latitudes de 54°30'N a 55°30'N, suas respectivas conexões com o solo e a altitude, e as distribuiu em grupos em relação a aspectos geográficos, o que ele chamou de "um modo de arranjo/cominação".

Voltando a Nelson (1978), o autor cita Darwin e Wallace como os nomes usuais do início da contextualização geográfica na zoologia. Na edição de 2014 da editora Madras, traduzida por Soraya Freitas, de *A Origem das espécies e a Seleção Natural* de Charles Darwin, é possível observar o ponto de vista do autor sobre o assunto no Capítulo XII – *Distribuição Geográfica*, e de forma resumida no trecho: "*No hemisfério sul, se compararmos grandes trechos de terra na Austrália, África do Sul e na América do Sul ocidental, entre as latitudes de 25° e 35°, encontraremos partes muitos similares em todas as condições, mas não seria possível citar três faunas e floras mais diferentes. Ou se compararmos as produções da América do Sul a sul da latitude de 35° com aquelas a norte de 25°, separadas por um espaço de dez graus de latitude e expostas a condições bem diferentes, ainda assim elas são incomparavelmente mais próximas umas às outras do que em relação às produções da Austrália ou da África sob quase o mesmo clima. Há fatos semelhantes a respeito dos*

habitantes marinhos.". Em sua obra *The Geographical Distribution of Animals* Alfred Russel Wallace escreveu: "*The marshes, the heaths, the woods and forests, the chalky downs, the rocky mountains, had each their peculiar inhabitants, which reappeared again and again as we came to tracts of country suitable for them. But as we got further away we began to find that localities very similar to those we had left behind were inhabited by a somewhat different set of species; and this difference increased with distance, notwithstanding that almost identical external condition might be often met with.*" (Wallace, 1876: 4). Nelson (1978) discorreu em seguida, que, apesar da comparação entre diferentes regiões do hemisfério sul e a respectiva dissimilaridade de suas faunas e floras a despeito dos fatores externos semelhantes estar presente no trabalho de Darwin da década de 1860, esse conceito já era discutido na década de 1830, como exposto por James Cowles Prichard em *Into the Physical History of Mankind*: "*It would be easy to discover districts, situated respectively in North America and in Europe, or in equinoctial America, Africa and Asia, in which all the same physical conditions exist, namely, a parallel temperature, and elevation, a similar soil, and the same degrees of humidity in the atmosphere; yet the species of plants in these several districts will be far from being identical. The vegetable tribes will present, in each respectively, analogies of form and general character; but few, if any, of the same species will be found in localities thus separated.*" (Prichard, 1836: 50). Esse pensamento também pode ser observado, como exposto por Nelson (1978), na quinta edição do terceiro volume de *Principles of Geology* de Charles Lyell: "*Antecedently to investigation, there was no reason for presuming that the vegetable productions, growing wild in the eastern hemisphere, should be unlike those of the western, in the same latitude; nor that the plants of the Cape of Good Hope should be unlike those of the South of Europe; situations where the climate is little dissimilar. The contrary supposition would have seemed more probable, and we might have anticipated an almost perfect identity in the animals and plants which inhabit corresponding parallels of latitude. The discovery, therefore, that each separate region of the globe, both of the land and water, is occupied by distinct groups of species, and that most of the exceptions to this general rule may be referred to disseminating causes now in operation, is eminently calculated to excite curiosity, and to stimulate us to seek some hypothesis respecting the first introduction of species which may be reconcilable with such phenomena.*" (Lyell, 1837: 2–3). Lyell adiciona em seguida: "*The luminous essay of De Candolle on "Botanical Geography" presents us with the fruits of his own researches and those of Humboldt, Brown, and other eminent botanists, so arranged, that the principal phenomena of the distribution of plants are exhibited in connection with the causes to which they are chiefly*

referable. 'It might not, perhaps, be difficult,' observes this writer, 'to find two points, in the United States and in Europe, or in equinoctial America and Africa, which present all the same circumstances: as, for example, the same temperature, the same height above the sea, a similar soil, and equal dose of humidity; yet nearly all, perhaps all, the plants in these two similar localities shall be distinct. A certain degree of analogy, indeed, of aspect, and even of structure might possibly be discoverable between the plants of the two localities in question; but the species would in general be different. Circumstances, therefore, different from those which now determine the stations, have had an influence on the habitations of plants.'" (Lyell, 1837: 4–5).

Apesar da conclusão de que as espécies de regiões remotas são diferentes entre si e apesar da similaridade dos fatores externos presentes nas regiões, é observável no paradigma filogenético atual que muitas dessas espécies possuem algum grau de parentesco entre si, como casos clássicos como os peixes pulmonados dos gêneros *Lepidosiren*, *Protopterus* e *Neoceratodus* que ocorrem, respectivamente, ao longo da América do Sul, África e Austrália; e casos menos conhecidos, como a título do presente estudo, diversos gêneros de Carangidae (*e.g.* *Caranx*, *Trachinotus* e *Trachurus*), que ocorrem em regiões costeiras isoladas ao redor do mundo. Essa relação de semelhança entre espécies de diferentes áreas pode ser vista, num contexto evolutivo, em Wallace (1876: 4): "*There is yet another difference in the nature of the change we have been considering. The new animals which we meet with as we travel in any direction from our starting point, are some of them very much like those we have left behind us, and can be at once referred to familiar types; while others are altogether unlike anything we have seen at home.*".

Esse cenário sofreu um grande avanço com a Teoria da Seleção Natural de Charles Darwin, com a Teoria da Deriva Continental de Alfred Wegner e com a obra Sistemática Filogenética de Willi Hennig, além do desencadeamento teórico gerados por elas, as quais trouxeram novas hipóteses para a distribuição dos seres vivos ao redor da Terra e suas relações de parentesco sob a ótica evolutiva. Por fim, percebe-se, nas falas acima citadas de Darwin e Lyell, a curiosidade e a busca por respostas dos dados observados, evocando formas de propagação das espécies ao redor do globo por meio da teoria dos centros de origem e dispersão, como abordado por Darwin nos subcapítulos *Meios de dispersão* e *Dispersão durante a era glacial* do Capítulo XII – *Distribuição Geográfica* da edição anteriormente mencionada de sua obra. A título de contextualização, segue um trecho do capítulo XII de *A Origem das Espécies e a Seleção Natural* que expressa a opinião de Darwin (1859: 342) sobre o assunto: "*Parece-me que temos bastante evidência de grandes oscilações no nível da terra ou do mar; mas não dessas vastas mudanças na posição e extensão de nossos continentes para uni-los entre si e às várias ilhas*

oceânicas em um período recente. ...Quando se aceitar, como um dia ocorrerá, que cada espécie veio de um único lugar de origem, e soubermos com o tempo algo definitivo sobre os meios de distribuição, conseguiremos especular com segurança sobre a extensão prévia da terra."

Nelson (1978) continua a regressar no tempo em sua obra sobre a história da biogeografia até chegar no século XVIII, no qual o autor denomina Buffon (Georges-Louis Leclerc) como o primeiro autor a incitar a biogeografia. Essa conclusão é atingida por Nelson (1978) com base nas conclusões propostas por Buffon semelhantes às de Candolle, Lyell, Wallace e Darwin no século seguinte, e na lei geral da distribuição geográfica dos seres vivos proposta por Buffon, pelas palavras de Lyell (1837: 28): "*...the great French naturalist [Buffon] caught sight at once of a general law in the geographical distribution of organic beings, namely, the limitation of groups of distinct species to regions separated from the rest of the globe by certain natural barriers.*". Segundo Nelson (1978), apesar do termo "*Buffon's law*" ter caído em desuso ao passar dos anos, essa lei diz respeito aos conceitos que atualmente nomeamos como "alopatria", "diferenciação alopátrica", e "vicariância". Ainda assim, apesar do reconhecimento de uma relação entre espécies e áreas geográficas por Buffon, Nelson (1978) afirma que apenas em 1820 com as ideias mais conclusivas de Candolle que a biogeografia pôde tomar para si uma data de nascimento. Além disso, a conclusão de Buffon abordou apenas os mamíferos das zonas tropicais do velho e novo mundo, a qual foi complementada posteriormente por Alexander von Humboldt (plantas), Pierre André Latreille (artrópodes), e de Candolle e Lyell (animais e plantas no geral) (Nelson, 1978).

O então momento foi marcado por leis gerais que assumiam a distribuição das espécies em áreas de endemismo, e eventos de dispersão que explicavam as anomalias nos padrões geográficos encontrados (Nelson, 1978). Os eventos de dispersão, muito discutidos por Darwin como mencionado acima, e por outros autores como mencionado por Nelson (1978), foram utilizados como hipóteses *ad hoc* para explicar distribuições anômalas de certas espécies ao redor do globo, partindo do pressuposto da estabilidade geográfica dos continentes e oceanos. Pode-se citar como exemplos de distribuições geográficas "anômalas" vegetais dos gêneros *Magnolia*, com ocorrência restrita ao Sudeste da Ásia e Américas, e do gênero *Liriodendron*, ocorrendo apenas nas florestas temperadas da América do Norte e no Sudeste asiático; o colêmbolo *Tetracanthella arctica*, ocorrendo nas distantes regiões da Islândia, Groenlândia, Canadá, e na Europa nos montes Pirineus, Tatra e Cárpatos (Cox & Moore, 1985); e peixes da família Polyodontidae, com ocorrência restrita a rios dos Estados Unidos e China (Nelson,

2016). É interessante notar que Nelson (1978: 288) nomeia esse foco dos estudos biogeográficos na dispersão das espécies de "*Darwin-Wallace tradition in biogeography*", pela volumosa contribuição de ambos autores na disseminação e tentativa de explicação dessa teoria. Com o aumento do número de padrões de distribuição geográfica anômalos reconhecidos com o desenvolvimento de estudos de diversos grupos taxonômicos ao longo do tempo, um maior número de hipóteses *ad hoc* precisou ser criado a fim evitar o falseamento da explicação geral da dispersão sob um pressuposto da estabilidade continental (Nelson, 1978). Por consequência, Nelson afirmou: "...*the Darwin-Wallace tradition became a science of the improbable, the rare, the mysterious, and the miraculous.*" (1978: 289). O autor vai além e brinca com o anacronismo: "*Candolle died in 1841. Had he lived, he might have reminded Darwin and Wallace that there were still things not yet known: that the study of habitations had not yet fully ripened; that means of dispersal do not explain everything.*" (Nelson, 1978: 290). De fato, sabe-se atualmente que a dispersão não explica todos os padrões de distribuição anômalos (e.g. Croizat *et al.*, 1974; Nelson & Platnick, 1981). Ainda segundo Nelson (1978: 290–291), as várias anomalias na distribuição de espécies ao longo de um pressuposto sistema de regiões (regiões de endemismo) propostas por Wallace, podem ser vistas como um subproduto do próprio sistema de regiões, ou seja, as anomalias distribucionais podem ser artefatos metodológicos.

Sclater (1857), em seu trabalho "*On the general Geographical Distribution of the Members of the Class Aves*", criticou a ainda falta de dados taxonômicos e distribucionais para o estudo da biogeografia, e incitou a ainda pouco explorada, provável relação geográfica entre áreas de endemismo e as divisões da superfície da Terra, como pontuado por Nelson (1978).

As questões de Sclater (1857) foram exploradas, em torno de cem anos depois, por Leon Croizat (1952; 1958a; 1958b; 1958c; 1962), independente das ideias cladísticas de Hennig (1966), e sustentado pelo reavivamento e sustentação da Teoria da Deriva Continental (Nelson, 1978). Em sua obra de 1952, Croizat explicou como funciona sua técnica no estudo da fitogeografia utilizando o que o autor chama de "*tracks*" (traduzido no presente estudo como "trajetos"). A técnica de Croizat se baseia em: obtenção de registros de distribuição de espécies, transferência desses registros para um mapa, conexão dos mesmos por linhas que representem trajetos de migrações reais, e assim, assegurar mapas de dispersão (Croizat, 1952: 541). Segundo Croizat (1952), com uma certa quantidade desse tipo de mapa, pode-se produzir generalidades de distribuição, uma vez que as migrações são ordenadas e repetitivas. Segundo o autor, exemplos de generalidades de distribuição são pontos definidos de início dos trajetos, e rotas repetitivas de distribuição. Problemas fitogeográficos podem ser testados a partir dessas

generalizações, buscando, por exemplo, a racionalização das migrações reconhecidas como misteriosas ou anômalas. Essa técnica pode ser aplicada não só a plantas, mas também a animais (Croizat, 1952: 542 item *h*). É importante notar, com base nos tópicos apontados pelo autor (Croizat, 1952: 541–543), que o trabalho se fundamentava numa teoria de movimentação dos continentes ao longo do tempo, e de que a formação geológica do passado era diferente daquela do presente. As biotas ancestrais, então, teriam se originado em massas de terra que uniam diferentes continentes hoje separados, mas passíveis de serem examinadas através dos trajetos formulados a partir das áreas de ocorrência das espécies da biota atual, alinhados com a Teoria da Evolução e a Teoria da Deriva Continental.

É interessante notar que Croizat (1952: 542) citou a migração de "arquetipos" ancestrais ao longo das massas de terra do passado geológico como o evento causal para a distribuição da biota atual em diferentes regiões remotas. O termo "migração", pode ser rapidamente associado à "dispersão", levando a uma associação incoerente entre Croizat e o pensamento dispersivo. Contudo, fica claro que, apesar de não ter utilizado o termo "vicariância", Croizat o desenvolve no trecho: "*As the migrations unfolded themselves, and the maps changed in time, these streams [of archetypes] released along their path new forms of life in agreement with their genetic powers, and in answer to the requirements of the ambient.*" (Croizat, 1952: 542). Dessa forma, o termo "migração" empregado pelo autor, faz referência ao sentido ecológico da palavra (e não histórico), de movimentação periódica de indivíduos e populações ao longo de sua extensão geográfica previamente estabelecida. Platnick (1976) delineou bem a diferença entre dispersão (*dispersal*) e recolonização (*dispersion*), sendo o primeiro empregado num sentido histórico, como agente de eventos cladogenéticos, e o segundo num sentido ecológico, como eventos de movimentação dentro da extensão geográfica flutuante de uma espécie. Croizat (1952) introduziu o interessante termo "*genorheitra*", e o descreveu como sendo o fluxo dos arquetipos em movimentação e evolução.

Nesse contexto de reavivamento da biogeografia entre as décadas de 1950–80, o pensamento vicariante se estabeleceu firmemente nos fundamentos teóricos e empíricos da movimentação das placas que compõem a crosta terrestre (Oreskes & Le Grand, 2018), nos fundamentos da Teoria da Evolução, e nas hipóteses filogenéticas produzidas com base em Hennig (1966). Dessa forma, novos dados empíricos geológicos e novas hipóteses filogenéticas puderam suportar ou falsear as ideias então vigentes. A capacidade que a Teoria da Deriva Continental e as hipóteses filogenéticas tem de serem submetidas a prova (*e.g.* por diferentes metodologias geológicas de medição empírica, ou pela proposição de novas filogenias com

revisão de caracteres ou com novos caracteres de qualquer natureza), dão a elas robustez por corroboração, e as tornam, teorias, ou hipóteses, resistentes, caso os testes/provas não as falseiem. Além disso, os eventos vicariantes não são singulares, mas plurais na repetição do mesmo arranjo filogenético em diferentes táxons sob pressão de um mesmo evento geográfico. Isso produz um "trajeto" generalizado no qual diferentes filogenias de diferentes táxons, com diferentes meios de locomoção e de ocupação do ambiente, corroboram a mesma causa (*i.e.*, vicariância) de especiação. Em contrapartida, a dispersão como teoria explanatória da biogeografia, é ausente de provas, ou mesmo de ser submetida a testes de prova segundo Croizat (1952) e Croizat *et al.* (1974: 268). As premissas da dispersão (centros de origem e meios anômalos de dispersão independentemente do aspecto biológico das espécies) se mostram como problemas para a própria teoria. Croizat *et al.* (1974) mostrou como o conceito de "centros de origem" foi um problema para alguns autores que tentaram exemplificá-lo, na ausência de provas da direção das dispersões. Os meios anômalos de dispersão também são passíveis de falseamento, uma vez que diferentes espécies, que interagem com o ambiente de diferentes formas, não diferem em termos biogeográficos (Croizat, 1958: iv–vi). Da mesma forma, como exposto por Rosen (1978), a dispersão pode ser imune ao falseamento caso uma nova hipótese *ad hoc* de dispersão seja adicionada a cada falha de expectativa do resultado encontrado.

Ainda assim, a dispersão é compreendida por Croizat *et al.* (1974), no paradigma vicariante, como uma exceção à regra da vicariância, sendo causa de simpatria ocorrida em eventos recentes de abertura de passagem temporária através de uma barreira (Croizat *et al.*, 1974: 266–269). Outros eventos de mudança natural, como clima, altitude, inundação, erosão, e glaciação, podem levar ao isolamento populacional e reprodutivo, agindo também como causas de vicariância (Croizat *et al.*, 1974: 268).

Contextualizados os processos/eventos causais da atual distribuição geográfica dos táxons (dispersão, vicariância, extinção e recolonização), segue-se agora para a contextualização da biogeografia cladística como uma das abordagens da biogeografia.

A biogeografia histórica, relativizada acima como subárea do conhecimento derivada das áreas da taxonomia/sistemática e da geografia, é agora relativizada como grande área com o surgimento de abordagens, ou "programas de pesquisa" segundo Ebach & Morrone (2005), ao longo dos anos, como por exemplo a panbiogeografia (Croizat, 1952, 1958a, 1958b, 1958c, 1962), a biogeografia cladística (*e.g.* Rosen, 1978; Nelson & Platnick, 1981; Humphries & Parenti, 1999) e a filogeografia (Avice *et al.*, 1987). Crisci (2001) dividiu a biogeografia histórica em nove abordagens metodológicas: Centros de origem e dispersão, Panbiogeografia,

Biogeografia filogenética, Áreas ancestrais, Biogeografia cladística, Métodos baseados em eventos, Filogeografia, Análise de parcimônia de endemicidade, e Biogeografia experimental. Apesar dessa classificação de Crisci (2001) ser uma boa base introdutória e direcional para aspirantes à biogeografia, Ebach & Morrone (2005) a criticaram argumentando se é logicamente possível construir essa classificação firmada nas diferenças metodológicas, uma vez que as abordagens são aplicadas e fundamentadas por intenções teóricas diferentes ou opostas.

Dentre as abordagens biogeográficas, a Biogeografia cladística surge da síntese entre a cladística de Hennig (1966) e a Panbiogeografia de Croizat (1952, 1958a, 1958b, 1958c, 1962) produzida por Nelson, Platnick e Rosen (e.g. Nelson, 1974; Platnick & Nelson, 1978; Rosen, 1978; Nelson & Platnick, 1981; Platnick & Nelson, 1984). Nesse contexto, o trabalho de Willi Hennig (1966) atribuiu à Panbiogeografia uma forte argumentação filogenética, reforçando, no contexto evolutivo, as ideias vicariantes apresentadas pelo autor (e.g. Croizat *et al.*, 1974).

Ainda segundo Crisci (2001) a Biogeografia cladística pode ser dividida em 12 sub-abordagens: Cladograma de área reduzida, Mapa de espécies ancestrais, Biogeografia filogenética quantitativa, Análise de componentes, Análise de parcimônia de Brooks, Compatibilidade de componentes, Quantificação de análise de componentes, Declaração de três áreas, Método integrativo, "*WISARD*", Subárvores livres de paralogia, e Eventos de vicariância.

Entretanto, segundo Morrone (2005) a Biogeografia cladística pode ser dividida em 13 sub-abordagens: aquelas citados por Crisci (2001) excluindo Método Integrativo e "*WISARD*", com adição de Análise de árvore reconciliada, Análise de dispersão-vicariância, e Filogeografia intraespecífica comparativa.

É interessante pontuar a analogia que Morrone (2001, 2005) faz entre a biogeografia e os termos "homologia primária" e "homologia secundária" de de Pinna (1991). Segundo o autor, a homologia biogeográfica primária se refere às conjecturas de relação entre áreas e "trajetos" propostas, por exemplo, pela Panbiogeografia (Croizat, 1962) ou pela Análise de parcimônia de endemicidade (Rosen, 1988). A homologia biogeográfica secundária, por sua vez, se refere aos testes cladísticos das primeiras homologias biogeográficas, realizadas pela Biogeografia cladística.

No entanto, segundo Ebach & Morrone (2005), as metodologias e os objetivos das sub-abordagens da biogeografia cladística delimitadas acima são conflitantes, variando entre duas divisões da biogeografia: a de classificação (comparativa) e a de explanação (mecânica). Segundo Ebach & Morrone (2005), a primeira se preocupa em classificar as áreas bióticas e

suas conexões geográficas históricas, enquanto a segunda se preocupa em explicar os mecanismos evolutivos e os eventos (*e.g.* vicariância, dispersão, extinção) que levaram ao cenário filogenético atualmente observável. Para M. Ebach (Ebach & Morrone, 2005) as tentativas de explicar os processos evolutivos são especulativas. Tentativas de explanação dos eventos de divergência partem de premissas impassíveis de falseamento ou de teste, que favorecem um tipo de evento em detrimento de outro. Além disso, hipóteses *ad hoc* sempre poderão ser inseridas nas premissas para favorecer ou questionar um mecanismo de divergência. Dessa forma, essas premissas se comportam como um viés de escolha que favorece uma explicação causal. Essa conclusão também é compartilhada por Ebach & Humphries (2002), no qual os autores categorizam métodos da biogeografia cladística que tentam apontar os eventos causais de divergência (vicariância, dispersão e extinção). Ou seja, segundo os autores é impossível explicar os meios pelos quais (*e.g.* vicariância, dispersão) e os respectivos eventos de cada história biogeográfica, sendo apenas hipóteses impassíveis de teste.

De forma contrária, hipóteses sobre relações entre áreas geográficas e biotas podem ser propostas, por exemplo, através da utilização de areagramas e de métodos complementares para a interpretação dos resultados, como a análise de componentes e os pressupostos 1 e 2 (Nelson & Platnick, 1981), a análise de sub-árvores livres de paralogia (Nelson & Ladiges, 1996) e o método transparente (Ebach *et al.*, 2005).

Uma outra crítica aos métodos da Biogeografia cladística foi apontada por Donoghue & Moore (2003) e Riddle (2005), segundo a qual aqueles métodos não são delineados para incorporar informações sobre o tempo absoluto de diversificação de linhagens, levando à falsa congruência durante as comparações de cladogramas e generalizações de eventos de especiação. Uma "solução" abordada por Riddle (2005) para esse problema seria a utilização de dados moleculares, os quais utilizam modelos matemáticos para estipular períodos em que aconteceram os eventos de divergência (relógios moleculares).

Nesse contexto, a biogeografia cladística busca propor congruências geográficas entre áreas recuperadas em um areograma. Por sua vez, um areograma é obtido através da substituição dos ramos terminais de um cladograma pelas suas respectivas áreas de ocorrência. Areagramas resolvidos são aqueles que os ramos terminais representam uma única área, apresentando relações de área diretas. Contudo, areagramas de táxons que apresentam ampla distribuição geográfica, ou simpatria, não são passíveis de extração direta de relações entre áreas. Ambos entraves (ampla distribuição e simpatria) geram ambiguidade na resolução de areagramas, levando a incongruências geográficas. Para resolver tais entraves, diferentes métodos foram

propostos nos últimos 40 anos (e.g. pressuposto 0 (Zandee & Ross, 1987), análise de componentes e pressuposto 1 e 2 (Nelson & Platnick, 1981), análise de parcimônia de Brooks (Wiley, 1987), sub-árvores livres de paralogia (Nelson & Ladiges, 1996), e método transparente (Ebach *et al.*, 2005)). Ebach & Humphries (2002) dividem os métodos de resolução de incongruência em areagramas em dois paradigmas, o da geração e o do descobrimento. Segundo os autores, esses paradigmas lidam de diferentes formas com um conceito/ideia que não pode ser validado/evidenciado por um método proposto. No paradigma da geração, a ideia é mantida e um método ajustado é proposto, qualificando a ideia. No paradigma do descobrimento, a ideia é rejeitada, abrindo a possibilidade de, a partir do método, construir uma nova ideia, que por sua vez constrói novos métodos. Dessa forma, métodos ajustados agem como imunizantes ao falseamento, uma vez que sofrem adequações para explicar a ideia inicial. Ainda segundo Ebach & Humphries (2002), métodos sob o paradigma da geração são incapazes de explorar novas ideias/conceitos. Por outro lado, métodos ajustados não existem no paradigma do descobrimento, o qual permite a exploração de novas ideias/conceitos. Segundo Ebach & Humphries (2002), exemplos de métodos sob o paradigma da geração são o pressuposto 0, análise de parcimônia de Brooks e análise de parcimônia de Brooks modificada.

Uma das etapas prévias à análise das relações expressas num areograma, e fundamental para a biogeografia é a conversão topológica dos nomes dos táxons terminais para o nome das áreas de ocorrência (Ebach *et al.*, 2005: 782). O estudo das áreas geográficas de ocorrência das espécies é fundamental, uma vez que pode afetar completamente as análises entre as áreas e o desenvolvimento das hipóteses de relação.

O gênero *Oligoplites* apresenta um interessante padrão de distribuição, ocorrendo em ambas as regiões costeiras leste e oeste do continente americano (Smith-Vaniz, 1995; 2002). Smith-Vaniz & Staiger (1973) elaboraram um estudo taxonômico do gênero delimitando as espécies com base em caracteres morfológicos externos. Nesse trabalho, cinco espécies são consideradas válidas: *Oligoplites saliens* e *O. palometa* com ocorrência no Atlântico, *O. altus* e *O. refulgens* com ocorrência no Pacífico, e *O. saurus* ocorrendo em ambos os oceanos, com *O. saurus saurus* restrito ao Atlântico e *O. saurus inornatus* restrito ao Pacífico. *Oligoplites saurus* é a única espécie que ocorre no Caribe Insular no Oceano Atlântico e em Galápagos no Pacífico, além de ser a única espécie que ocorre ao longo do Golfo do México e na costa nordeste dos Estados Unidos até o Golfo do Maine (Smith-Vaniz & Staiger, 1973). No Pacífico, *O. saurus inornatus* ocorre da costa do Estado da Califórnia nos Estados Unidos à costa do Peru, incluindo as Ilhas Galápagos. Um registro dessa espécie no meio do Oceano Pacífico (SIO

52-93; 14°21'M, 133°5'W) provavelmente representa um erro de identificação, uma vez que o gênero ocorre exclusivamente em regiões costeiras, e a profundidade de captura do espécime em questão está registrada em 860 m de profundidade. *Oligoplites saliens* ocorre no Atlântico ocidental de Honduras à costa do Uruguai (Smith-Vaniz, 2002). Registros de *Oligoplites saliens* no Estado da Baja California (CAS 303) e ao largo de El Salvador (NMNH 220639) podem representar identificações errôneas, visto que essa espécie apresenta distribuição restrita ao Oceano Atlântico. *Oligoplites palometa* ocorre na costa leste do continente americano do Lago Izabal, Guatemala, até o Estado de São Paulo (Smith-Vaniz, 2002). Registros da espécie no Lago Izabal a quilômetros do oceano (FMNH 127944; 127945), no Lago Maracaibo, Venezuela, (FMNH 21494; 21495) e ao largo de Belém (MCZ 16872; 16968) reforçam a capacidade dos juvenis e adultos de tolerarem diferentes gradientes de salinidade (Oliveira, 1979). *Oligoplites altus* ocorre do norte do Golfo da Califórnia até o Golfo de Guayaquil, Equador, e talvez no Peru (Smith-Vaniz & Staiger, 1973). Registros ao largo da Guiana (CAS 88769; FMNH 56846) e da Colômbia (FMNH 56871) podem representar erros de identificação devido à ocorrência restrita da espécie no Pacífico. *Oligoplites refulgens* ocorre do norte do Golfo da Califórnia ao Golfo de Guayaquil no Equador (Smith-Vaniz & Staiger, 1973) com registros ao largo do Peru (YPM ICH 007711; 025046; 025047). Outros grupos taxonômicos de peixes e de outros organismos marinhos compartilham o padrão de distribuição anfí-americano com *Oligoplites*, além da similaridade morfológica e molecular indicar a formação de pares de espécies compostos por uma espécie do Atlântico e outra do Pacífico (padrão conhecido como “espécies geminadas”; e.g. Lessios, 2008). A presença, numa mesma área, de diferentes grupos taxonômicos com o mesmo padrão de distribuição e de relações filogenéticas reforça um evento geográfico histórico comum que direcionou os eventos cladogenéticos desses grupos.

No contexto da introdução apresentada, essa dissertação teve como objetivos a proposição de uma hipótese filogenética sobre as relações internas de *Oligoplites*, bem como também propor uma hipótese biogeográfica para as espécies desse gênero e sua relação com os demais clados de Carangoidei, analisando as relações de grupo entre Carangidae e Echeneoidea.

LITERATURA CITADA

- Aprieto, V. L. 1974. Early development of five carangid fishes of the Gulf of Mexico and the South Atlantic coast of the United States. *Fishery Bulletin*, 72, 415-443.
- Artedi, P. 1738. *Ichthyologia, sive Opera omnia piscibus scilicet: Bibliotheca ichthyologica, Philosophia ichthyologica, Genera piscium, Synonymia specierum, Descriptiones specierum. Omnia in hoc genere perfection, quam antea ulla. Posthuma vindicavit, recognovit, coaptavit et edidit Carolus Linnaeus, Med. Doct. et Ac. Imper. N. C. Conrad Wishoff, Leiden.*
- Àvila-da-Silva, A. O., Carneiro, M. H., Mendonça, J. T., Bastos, G. C. C., Miranda, L. V., Ribeiro, W. R., & S. Santos. 2019a. Produção pesqueira marinha e estuarina do Estado de São Paulo dezembro de 2018. *Informe Pesqueiro de São Paulo*, 1-22.
- Àvila-da-Silva, A. O., Carneiro, M. H., Mendonça, J. T., Bastos, G. C. C., Miranda, L. V., Ribeiro, W. R., & S. Santos. 2019b. Produção pesqueira marinha e estuarina do Estado de São Paulo janeiro a março de 2019. *Informe Pesqueiro de São Paulo*, 1-21.
- Àvila-da-Silva, A. O., Carneiro, M. H., Mendonça, J. T., Bastos, G. C. C., Miranda, L. V., Ribeiro, W. R., & S. Santos. 2019c. Produção pesqueira marinha e estuarina do Estado de São Paulo abril a junho de 2019. *Informe Pesqueiro de São Paulo*, 1-21.
- Àvila-da-Silva, A. O., Carneiro, M. H., Mendonça, J. T., Bastos, G. C. C., Miranda, L. V., Ribeiro, W. R., & S. Santos. 2019d. Produção pesqueira marinha e estuarina do Estado de São Paulo julho a setembro de 2019. *Informe Pesqueiro de São Paulo*, 1-21.
- Avise, J. C. 1992. Molecular population structure and the biogeographic history of a regional fauna: a case history with lessons for conservation biology. *Oikos*, 63, 62-76.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C. A., & Saunders N. C. 1987. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge

- between population genetics and systematics. *Annual review of ecology and systematics*, 18, 489-522.
- Ayres, W. O. 1855. *Caranx symmetricus*. *Proceedings of the California Academy of Natural Sciences*, 1, 62–63.
- Bacon, C. D., Silvestro, D., Jaramillo, C., Smith, B. T., Chakrabarty, P., & A. Antonelli. 2015. Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *PNAS*, 112, 1-6.
- Bannikov, A. F. 1987. On the taxonomy, composition and origin of the family Carangidae. *Scripta Technica*, 1–8.
- Bannikov, A. F. 1990. Fossil carangids and apolectids of the USSR. Nauka Publisher. Moscow. 1–108.
- Bannikov, A. F. 1994. New carangid fish (Perciformes) from the Upper Maikop Deposits of Krasnodar Region. *Paleontological Journal*, 30(1), 67–74.
- Bektas, Y., & A. O. Belduz. 2008. Molecular phylogeny of turkish *Trachurus* species (Perciformes: Carangidae) inferred from mitochondrial DNA analyses. *Journal of Fish Biology*, 73, 1228-1248.
- Berry, F. H. 1969. *Elagatis bipinnulata* (Pisces: Carangidae): Morphology of the Fins and Other Characters. *Copeia*, 1969, 454-463
- Betancur-R, R., & G. Ortí. 2014. Molecular evidence for the monophyly of flatfishes (Carangimorpharia: Pleuronectiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 73, 18–22.
- Betancur-R., Wiley, E. O., Arratia, G., Acero, A., Bailly, N., Miya, M., Lecointre, G., & G. Ortí. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 17(162), 1–40.

- Bloch, M. E. 1785. Ichtyologie ou histoire naturelle, générale et particuliere des poissons. Première partie. La Garde.
- Bloch, M. E. 1793. Naturgeschichte der ausländischen fische. Berlin, 7, 1–192.
- Bloch, M. E. 1797. Ichtyologie ou histoire naturelle, générale et particuliere des poissons. Première partie. Dixième partie.
- Bloch, M. E., & G. Schneider. 1801. Systema ichthyologiae iconibus cx illustratum. Berlin, 1-584.
- Breder, C. M. Jr. 1942. On the behavior of young *Oligoplites saurus* (Bloch and Schneider). *Copeia*, 1942, 267.
- Browne, P. 1756. The civil and natural history of Jamaica. In three parts. London, 1–503.
- de Candolle M. 1818. Memoir upon the geography of the plants of France, considered more especially with Regard to their height above the level of the sea. *Annals of philosophy*, 11, 408-413.
- Cárdenas, L., Hernández, C. E., Poulin, E., Magoulas, A., Kornfield, I., & F. P. Ojeda. 2005. Origin, diversification, and historical biogeography of the genus *Trachurus* (Perciformes: Carangidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35, 496–507.
- Carnevale, G., Caputo, D., & W. Landini. 2008. A leerfish (Teleostei, Carangidae) from the Messinian evaporite succession of the Vena del Gesso basin (Romagna Apennines, Italy): Palaeogeographical and palaeocological implications. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 47(2), 169–176.
- Cha, S. S., McGowan, M. F., & W. J. Richards. 1994. Vertical distribution of fish larvae off the Florida Keys, 26 May-5 June 1989. *Bulletin of Marine Science*, 54, 828-842.

- Cox, C. B., & P. D. Moore. 1985. *Biogeography: An ecological and evolutionary approach*. 4th edition. Blackwell.
- Crisci, J. V. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of biogeography*, 28, 157-168.
- Croizat, L. 1952. *Manual of phytogeography*. Springer Science+Business Media Dordrecht.
- Croizat, L. 1958a. *Panbiogeography or an introductory synthesis of zoogeography, phytogeography, and geology; with notes on evolution, systematics, ecology, anthropology, etc.* Volume I - The new world. Published by the author, Caracas.
- Croizat, L. 1958b. *Panbiogeography or an introductory synthesis of zoogeography, phytogeography, and geology; with notes on evolution, systematics, ecology, anthropology, etc.* Volume IIa - The old world. Published by the author, Caracas.
- Croizat, L. 1958c. *Panbiogeography or an introductory synthesis of zoogeography, phytogeography, and geology; with notes on evolution, systematics, ecology, anthropology, etc.* Volume IIb - The old world. Published by the author, Caracas.
- Croizat, L. 1962. *Space, time, form: the biological synthesis*. Published by the author, Caracas.
- Croizat, L., Nelson, G., & D. E. Rosen. 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic zoology*, 23, 265-287.
- Crother, B. 2016. Donn E. Rosen, skepticism, and evolution. Cap. 4. In: *Assumptions inhibiting progress in comparative biology*. Crother, B. I., & L. R. Parenti (eds). CRC Press.
- Cuvier, G., & A. Valenciennes. 1832. *Historie naturelle des poissons*. Tome Huitième. F. G. Levrault, Paris.
- Cuvier, G., & A. Valenciennes. 1833. *Historie naturelle des poissons*. Tome Neuvième. F. G. Levrault, Paris.

- Cuvier, G., & A. Valenciennes. 1835. *Historie naturelle des poissons*. Tome Dixième. F. G. Levrault, Paris.
- Damerau, M., Freese, M., & R. Hanel. 2017. Multi-gene phylogeny of jacks and pompanos (Carangidae), including placement of monotypic vadigo *Campogramma glaycos*. *Journal of Fish Biology*, 92(1), 1–13.
- Darwin, C. *A origem das espécies e a seleção natural*. Tradução de Soraya Freitas. Madras Editora Lta, 2014.
- Datovo, A., & Castro, R. M. C. 2012. Anatomy and evolution of the mandibular, hyopalatine, and opercular muscles in characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). *Zoology*, 115, 1–33.
- Datovo, A., & Rizzato, P. P. 2018. Evolution of the facial musculature in basal ray-finned fishes. *Frontiers in Zoology*, 15, 1–40.
- Datovo, A., & R. P. Vari. 2013. The jaw adductor muscle complex in teleostean fishes: evolution, homologies and revised nomenclature (Osteichthyes: Actinopterygii). *Plos One*, 8, 1–23.
- de Pinna, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7, 367–394.
- Doiuchi, R., Sato, T., & Nakabo, T. 2004. Phylogenetic relationships of the stromateoid fishes (Perciformes). *Ichthyological Research*, 51, 202–212.
- Donoghue, M. J., & Moore, B. R. 2003. Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology*, 43, 261–270.
- Duque-Nivia, G., Acero, A., & A. Santos-Martinez. 1995. Aspectos reproductivos de *Oligoplites saurus* y *O. palometa* (Pisces: Carangidae) en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe Colombiano. *Caribbean Journal of Science*, 31, 317–326.

- Ebach, M. C., & C. J. Humphries. 2002. Cladistic biogeography and the art of discovery. *Journal of Biogeography*, 29, 427–444.
- Ebach, M. C., Humphries, C. J., Newman, R. A., Williams, D. M., & S. A. Walsh. 2005. Assumption 2: opaque to intuition? *Journal of Biogeography*, 32, 781–787.
- Ebach, M. C., & J. J. Morrone. 2005. Forum on historical biogeography: what is cladistic biogeography? *Journal of Biogeography*, 32, 2179–2187.
- Esguícero, A. L. H., & Bockmann, F. A. 2022. Acid-Free staining procedure to demonstrate nerves in whole vertebrate specimens with the differentiation of bone and cartilage. *Ichthyology & Herpetology*, 110, 466–476.
- FAO. 2017. *FAO yearbook fishery and aquaculture statistics*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Fierstine, H. L. 1990. A paleontological review of three billfish families (Istiophoridae, Xiphiidae, and Xiphiorhynchidae). In: *Planning the Future of Billfishes*, Stroud, R. H. (ed). *Proceedings of the Second International Billfish Symposium in Kailua-Kona, Hawaii, August 1-5, 1988*.
- Flores-Coto, C., & M. Sanchez-Ramirez. 1989. Larval distribution and abundance of Carangidae (Pisces), from the southern Gulf of Mexico. 1983-1984. *Gulf Research Reports*, 8, 117–128.
- Forskål, P. 1775. *Descriptiones Animalium. Hauniae*.
- Franz-Odenaal, T. A., & Hall, B. K. 2006. Skeletal elements within teleost eyes and a discussion of their homology. *Journal of Morphology*, 267, 1326–1337.

- Franz-Odendaal, T. A., Ryan, K., & Hall, B. K. 2007. Developmental and morphological variation in the teleost craniofacial skeleton reveals an unusual mode of ossification. *Journal of Experimental Zoology*, 308B, 709–721.
- Freihofer, W. C. 1978. Cranial nerves of a percoid fish, *Polycentrus schomburgkii* (family Nandidae), a contribution to the morphology and classification of the order Perciformes. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, 128, 1–78.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., & Van der Laan, R. (eds.) 2023. Eschmeyer's Catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 23 Mai 2023.
- Gardiner, B. G., Schaeffer, B., & J. A. Masserie. 2005. A review of the lower actinopterygian phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 144, 511–525.
- Genova, J. G. 2018. Miologia comparada e suas implicações filogenéticas para Carangidae (Teleostei: Percomorphacea: Carangiformes). Dissertação de mestrado. 109 p.
- Gill, T. 1862. Synopsis of the carangoids of the Eastern coast of North America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia*, 14, 430–443.
- Gill, T. 1863a. Catalogue of the fishes of Lower California, in the Smithsonian Institution, Collected by Mr. J. Xantus. Part IV. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia*, 15, 80–88.
- Gill, T. 1863b. Descriptive enumeration of a collection of fishes from the Western coast of Central America, presented to the Smithsonian Institution, by Capt. John M. Dow. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia*, 15, 162–173.
- Gilbert C. H., & E. Starks. 1904. The fishes of Panama bay. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, 4, 1–304.

- Giovio, P. 1531. Pauli Io – VII Comensis Medici – De romanis piscibus libellus ad Ludouicum Borbonium Cardinalem amplissimum. Officina Frobeniana.
- Girard, C. 1858. Notes upon various new genera and new species of fishes, in the Museum of the Smithsonian Institution, and collected in connection with the United States and Mexican Boundary Survey: Major William Emory, Comissioner. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 10, 167–171.
- Girard, C. 1859. Report on the United States and Mexican boundary survey, under the order of Lieut. Col. W. H. Emory, Major first cavalry, and United States Commissioner. Ichthyology of the boundary, 2, 1–85.
- Girard, M. G., Davis, M. P., & L. Smith. 2020. The phylogeny of carangiform fishes: morphological and genomic investigations of a new fish clade. *Copeia*, 108(2), 265–298.
- Gregory, W. K. 1933. Fish skulls - A study of the evolution of natural mechanisms. *Transactions of the American Philosophical Society*, 23, 75-481.
- Günther, A. 1859. Catalogue of the fishes in the British Museum. Volume First. Trustees, London.
- Günther, A. 1860. Catalogue of the fishes in the British Museum. Volume Second. Trustees, London.
- Günther, A. 1861. Catalogue of the fishes in the British Museum. Volume Third. Trustees, London.
- Günther, A. 1864a. On some new species of Central-American fishes. Proceedings of the scientific meetings of the Zoological society of London, 23–27.
- Günther, A. 1864b. Report of a collection of fishes made by Messrs. Dow, Godman, and Salvin in Guatemala. Proceedings of the scientific meetings of the Zoological society of London, 144–154.

- Günther, A. 1866. Memoir on the fishes of the states of Central America collected by Messrs. Salvin and Godman and Capt. Dow. Proceedings of the scientific meetings of the Zoological society of London, 600–604.
- Günther, A. 1868. An account of the fishes of the states of Central America, based on collections made by Capt. J. M. Dow, F. Godman, Esq., and O. Slavin, Esq. Transactions of the Zoological Society of London, 6, 377–494.
- Günther, A. 1870. Catalogue of the fishes in the British Museum. Volume Eight. Trustees, London.
- Gushiken, S. 1988. Phylogenetic relationships of the perciform genera of the family Carangidae. Japanese Journal of Ichthyology, 34(4), 443–461.
- Halstead, B. W., Danielson, D. D., Baldwin, W. J., & P. C. Engen. 1972. Morphology of the venom apparatus of the leatherback fish *Scomberoides sanctipetri* (Cuvier). Toxicon, 10, 249–258.
- Harrington, R. C., Faircloth, B. C., Eytan, R. I., Smith, W. L., Near, T. J., Alfaro, M. E., & M. Friedman. 2016. Phylogenomic analysis of carangimorph fishes reveals flatfish asymmetry arose in a blink of the evolutionary eye. BMC Evolutionary Biology, 16, 1–14.
- Harris, J. 1972. New York's first scientific body: The literary and philosophical society, 1814–1834. Annals New York Academy of Sciences.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. Tradução: Dwight, D., & Zangerl, R. Estados Unidos: University of Illinois Press, 1966.
- Herrick, C. J. 1901. The cranial nerves and cutaneous sense organs of the North American siluroid fishes. Journal of Comparative Neurology, 11, 177–249.

- Hilton, E. J. 2011. Bony fish skeleton. In: Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment. Farrell, A. P. (ed), Academic Press.
- Hilton, E. J., & Johnson, G. D. 2007. When two equals three: developmental osteology and homology of the caudal skeleton in carangid fishes (Perciformes: Carangidae). *Evolution & Development*, 9, 178–189.
- Hilton, E. J., Johnson, G. D., & Smith-Vaniz, W. 2010. Osteology and systematics of *Parastromateus niger* (Perciformes: Carangidae), with comments on the carangid dorsal gill-arch skeleton. *Copeia*, 2010, 312–333.
- Hollister, G. 1941. Caudal skeleton of Bermuda shallow water fishes. V. Order Percomorphi: Carangidae. *Zoologica*, 26, 31–45.
- Humphries, C. J., & L. R. Parenti. 1999. Cladistic biogeography. Second edition. Oxford University Press, Oxford.
- Iturralde-Vinent, M. A. 2006. Meso-Cenozoic Caribbean Paleogeography: Implications for the Historical Biogeography of the Region. *International Geology Review*, 48, 791-827.
- Iturralde-Vinent, M. A. 2003. A Brief Account of the Evolution of the Caribbean Seaway: Jurassic to Present. Chapter 22. In: From greenhouse to icehouse - The marine Eocene-Oligocene Transition. Prothero, D. R., Ivany, L. C., & E. A. Nesbitt (eds). Columbia University Press, New York.
- Jakubowski, M. 1974. Structure of the lateral-line canal system and related bones in the berycoid fish *Hoplostethus mediterraneus* Cuv. et Val. (Trachichthyidae, Pisces). *Acta Anatomica*, 87, 261–274.
- Jackson, J. B. C., & A. O'Dea. 2013. Timing of the oceanographic and biological isolation of the Caribbean Sea from the Tropical Eastern Pacific Ocean. *Bulletin of Marine Science*, 89, 779–800.

- Johnson, G. D. 1984. Percoidei: development and relationships. In: *Ontogeny and Systematics of Fishes Based on An International Symposium Dedicated to the Memory of Elbert Halvor Ahlstrom*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication, 1, 464–498.
- Johnson, G. D. 1986. Scombroid phylogeny: an alternative hypothesis. *Bulletin of Marine Sciences*, 39, 1–41.
- Johnson, G. D. 1993. Percomorph phylogeny: progress and problems. *Bulletin of Marine Science*, 52, 3–28.
- Jordan, D. S., & B. W. Everman. 1896. The fishes of North and Middle America: Descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the waters of North America, North of the Isthmus of Panama. Part I. *Bulletin of the United States National Museum*, 47(1), 1–1240.
- Jordan, D. S., & B. W. Everman. 1898. The fishes of North and Middle America: A descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the waters of North America, North of the Isthmus of Panama. Part III. *Bulletin of the United States National Museum*, 47, 1–3136.
- Jordan, D. S., & C. H. Gilbert. 1882a. Descriptions of nineteen new species of fishes from the Bay of Panama. *Bulletin of the United States Fish Commission*, 306–335.
- Jordan, D., & C. H. Gilbert. 1882b. List of fishes collected at Panama by Captain John M. Dow, now in the United States National Museum. *Proceedings of United States National Museum*, 373–378.
- Jordan, D., & C. H. Gilbert. 1883. A review of the American Caranginae. *Proceedings of United States National Museum*, 188–207.
- Katsuragawa, M., & Y. Matsuura. 1992. Distribution and abundance of carangid larvae in the southeastern Brazilian Bight during 1975–1981. *Boletim do Instituto oceanográfico de São Paulo*, 40, 55–78.

- Kimura, S., Iwatsuki, Y., & Kojima, J. 1998. Descriptive morphology of the juvenile stages of two Indo-Pacific carangids, *Scomberoides lysan* and *Scomberoides tol* (Pisces: Perciformes). *Copeia*, 1998, 510–515.
- Kohno, H. 1997. Osteological development of the caudal skeleton in the carangid, *Seriola lalandi*. *Ichthyological Research*, 44, 219-221.
- Lacépède, B. G. 1798. *Histoire naturelle de poissons. Tome Premier*. Paris
- Lacépède, B. G. 1800. *Histoire naturelle de poissons. Tome Second*. Paris
- Lacépède, B. G. 1801. *Histoire naturelle de poissons. Tome Troisième*. Paris
- Lacépède, B. G. 1802. *Histoire naturelle de poissons. Tome Quatrième*. Paris
- Lacépède, B. G. 1803. *Histoire naturelle de poissons. Tome Cinquième*. Paris
- Laroche, W. A., Ditty, J. G., Lamkin, J. T., & S. R. Whicraft. 2006. Carangidae: Jacks. In: *Early stages of Atlantic fishes - An identification guide for the Western Central North Atlantic*. Richards, W. J. (ed). Taylor & Francis, Florida.
- Lauder, G. V. 1982. Patterns of evolution in the feeding mechanism of actinopterygian fishes. *American Zoologist*, 22, 275–285.
- Leak, J. C. 1981. Distribution and abundance of carangid fish larvae in the Eastern Gulf of Mexico, 1971-1974. *Biological Oceanography*, 1, 1-28.
- Leigh, E. G., O'Dea, A., & G. J. Vermeij. 2014. Historical biogeography of the Isthmus of Panama. *Biological Reviews*, 89, 148-172.
- Leis, J. M. 1994. Larvae, adults and relationships of the monotypic perciform fish family Lactariidae. *Records of the Australian Museum*, 46, 131–143.

- Lessios, H. A. 2008. The Great American Schism: Divergence of Marine Organisms After the Rise of the Central American Isthmus. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 63-91.
- Leviton, A. E., Wogan, G. O. U., & Aldrich, M L. 2010. Scientific publications of the California Academy of Sciences. *Occasional papers of the California Academy of Sciences*, 158, 1–568.
- Linné, C. 1758. *Systema naturae. Regnum animale. Editio decima*, Lipsiae.
- Linnaeus, C. 1766. *Systema naturae per Regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio duodecima*, Holmiae.
- Linnaeus, C. 1789. *Systema naturae. Tom. I Pars III*.
- Lyell, C. 1837. *Principles of geology*. John Murray, London.
- Major, P. F. 1973. Scale Feeding Behavior of the Leatherjacket, *Scomberoides lysan* and Two Species of the Genus *Oligoplites* (Pisces: Carangidae). *Copeia*, 1973, 151-154.
- Maxwell, E. E., & Wilson, L. AB. 2013. Regionalization of the axial skeleton in the ‘ambush predator’ guild – are there developmental rules underlying body shape evolution in ray-finned fishes? *BMC Evolutionary Biology*, 13, 1-17.
- McAllister, D. E. 1964. The evolution of branchiostegal rays in Teleostome fishes. *Tese de doutorado*. 483 p.
- Meek, S. E., & S. F. Hildebrand. 1925. The marine fishes of Panama. Part II. *Field Museum of Natural History*, 331-707.

- Merriman, D. 1943. The distribution, morphology and relationships of the carangid fish, *Trachurus lathami* Nichols. *Copeia*, (4), 205–211.
- Miranda Ribeiro, A. 1915. Fauna Brasiliense. Peixes. V. (Eleutherobranchios Aspirophoros). Physoclisti. *Archivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, XVII.
- Mirande, J. M. 2016. Combined phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) and the use of morphological characters in large-scale analyses. *Cladistics*, 1-18.
- Mok, H., & Liu, S. 2012. Morphological Variations in the Scleral Ossicles of 172 Families of Actinopterygian Fishes with Notes on their Phylogenetic Implications. *Zoological Studies*, 51, 1490-1506.
- Morrone, J. J. 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions*, 7, 297-300.
- Morrone, J. J. 2005. Cladistic biogeography: identity and place. *Journal of Biogeography*, 32, 1281-1286.
- Near, T. J., Eytan, R. I., Dornburg, A., Kuhn, K. L., Moore, J. A., Davis, M. P., ... & W. L. Smith. 2012. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(34), 13698–13703.
- Near, T. J., Dornburg, A., Eytan, R. I., Keck, B. P., Smith, W. L., Kuhn, K. L., Moore, J. A., Price, S. A., Burbrink, F. T., Friedman, M., & P. C. Wainwright. 2013. Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 31, 12738–12743.
- Nelson, G. J. 1969. Infraorbital bones and their bearing on the phylogeny and geography of osteoglossomorph fishes. *American Museum Novitates*, 1-37.
- Nelson, G. 1974. Historical biogeography: An alternative formalization. *Systematic Zoology*, 23, 555-558.

- Nelson, G. 1978. From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *Journal of the History of Biology*, 11, 269-305.
- Nelson, J. S., Grande, T. C., & M. V. Wilson. 2016. *Fishes of the World*. John Wiley & Sons, New Jersey.
- Nelson, G., & P. Y. Ladiges. 1996. Paralogy in Cladistic Biogeography and Analysis of Paralogy-Free Subtrees. *American Museum Novitates*, 1-58.
- Nelson, G., & N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Nunes, Y. B. S., Aranha, M. B., Freitas, J., Fernandes, J. F. F., Silva, L. R., & M. B. Figueiredo. 2020. Length at first sexual maturity of economically important fishes in the Brazilian Northeast Coast. *Ocean and Coastal Research*, 68, 1-5.
- O'Dea, A., Lessios, H. A., Coates, A. G., Eytan, R. I., Restrepo-Morne, S. A., Cione, A. L., Collins, L. S., de Queiroz, A., Farris, D. W., Norris, R. D., Stallard, R. F., Woodburne, M. O., Aguilera, O., Aubry, M., Berggren, W. A., & Jackson, J. B. C. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, 2, 1-11.
- Oliveira, A. M. E. 1979. Distribuição dos peixes nos estuários do Nordeste brasileiro de acordo com a salinidade da água. *Dissertação de Mestrado*. 88 p.
- Oreskes N., & H. Le Grand. 2018. *Plate tectonics. An insider's history of the modern theory of the Earth*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Pastana, M. N. L., Bockmann, F. A., & A. Datovo. 2019. The cephalic lateral-line system of Characiformes (Teleostei: Ostariophysi): anatomy and phylogenetic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 189, 1-46.

- Pastana, M. N. L., Johnsonm G. D., & A. Datovo. 2021. Comprehensive phenotypic phylogenetic analysis supports the monophyly of stromateiform fishes (Teleostei: Percomorphacea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 1-123.
- Pietsch, T. W., & H. Aili. 2022. Swedish naturalist Peter Artedi (1705–1735) and his place in the history of biosystematics as exemplified by his *Ichthyologia sive opera omnia piscibus* of 1738. *Zootaxa*, 5169, 589-598.
- Platnick, N. I. 1976. Concepts of dispersal in historical biogeography. *Systematic Zoology*, 25, 294-295.
- Platnick, N. I., & Nelson, G. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology*, 27, 1-16.
- Platnick, N. I., & Nelson, G. 1984. Composite areas in vicariance biogeography. *Systematic zoology*, 33, 328-335.
- Potthoff, T. 1975. Development and structure of the caudal complex, the vertebral column, and the pterygiophores in the blackfin tuna (*Thunnus atlanticus*, pisces, Scombridae). *Bulletin of Marine Science*, 25, 205-231.
- Potthoff, T., Kelley, S., & L. A. Collins. 1988. Osteological development of the red snapper, *Lutjanus campechanus* (Lutjanidae). *Bulletin of Marine Science*, 43, 1-40.
- Potthoff, T., & J. A. Tellock. 1993. Osteological development of the snook, *Centropomus undecimalis* (Teleostei, Centropomidae). *Bulletin of Marine Science*, 52, 669-716.
- Prichard, J. C. 1836. *Researches into the physical history of mankind*. Volume I. Joseph Rickerby, London.
- Prokofiev, A. M. 2002. A remarkable new genus of Carangidae from the Upper Paleocene of Turkmenistan (Osteichthys: Perciformes). *Zoosystematica Rossica*, 11(1), 219–228.

- Rabosky, D. L., J. Chang, P. O. Title, P. F. Cowman, L. Sallan, M. Friedman, K. Kaschner, C. Garilao, T. J. Near, M. Coll, & M. E. Alfaro. 2018. An inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes. *Nature*, 559, 392–395.
- Rafinesque, C. S. 1815. *Analyse de la nature, ou tableau de l'univers et des corps organises*. Palerme.
- Reed, D. L., deGravelle, M. J., & K. E. Carpenter. 2001. Molecular systematics of *Selene* (Perciformes: Carangidae) based on cytochrome b sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 21, 468-475.
- Reed, D. L., Carpenter, K. E., & M. J. deGravelle. 2002. Molecular systematics of the Jacks (Perciformes: Carangidae) based on mitochondrial cytochrome b sequences using parsimony, likelihood, and Bayesian approaches. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 23(2002), 513–524.
- Regan, C. T. 1903. XXXII. - On the genus *Lichia* of Cuvier. *Annals and Magazine of Natural History*, 348-350.
- Reis, R. E., Britski, H. A., Britto, M. R., Buckup, P. A., Calegari, B. B., Camelier, P., Delapieve, M. L. S., Langeani, F., Lehmann, P., Lucinda, P. H. F., Marinho, M., Martins, F. O., Menezes, N. A., Moreira, C. R., de Pinna, M. C. C., Pavanelli, C. S., Py-Daniel, L. R., & L. M. Sousa. 2019. Poor taxonomic sampling undermines nomenclatural stability: A reply to Roxo et al. (2019). *Zootaxa*, 4701, 497-500.
- Richards, W. J. 2006. *Early stages of Atlantic fishes - An identification guide for the Western Central North Atlantic*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Riddle, B. R. 2005. Is biogeography emerging from its identity crisis?. *Journal of Biogeography*, 32, 185-186.
- Robertson, D. R., Grove, J. S., & McCosker, J. E. 2004. *Tropical Transpacific Shore Fishes*. *Pacific Science*, 58, 507-565.

- Rocha, M. E. M. 2010. A nova retórica do grande capital: a publicidade brasileira entre o neoliberalismo e a democratização. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Rondeletii, G. 1554. Libri de piscibus marinis, in quibus verae piscium essigies expressae sunt. Lugduni, Apud Matthiam Bonhomme.
- Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: Analytical biogeography, Cap. 14, 437-481. Myers, A. A., & P. S. Giller. (Eds). Springer, Dordrecht.
- Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. Systematic zoology, 27, 159-188.
- Rosenblatt, R. H., & M. A. Bell. 1976. Osteology and relationships of the Roosterfish, *Nematistiu pectoralis* Gill. Natural History Museum of Los Angeles County Contributions in Science, 1-23.
- Russell, P. 1803. Descriptions and figures of two hundred fishes; collected at Vizagapatam on the coast of Coromandel. W. Bulmer and CO. Shakspeare Press, London.
- Saint-Hilaire, G. 1817. Histoire naturelle des poissons du Nil. In: Description del l'Egypte ou recueil des observations et des recherches qui ont été faites em Égypte pendant l'expédition de l'Armée français, publié par les ordres de as Majesté-L'Empereur Napoléon le Grand. Paris.
- Santini, F. & G. Carnevale. 2015. First multilocus and densely sampled timetree of trevallies, pompanos and allies (Carangoidei, Percomorpha) suggests a Cretaceous origin and Eocene radiation of a major clade of piscivores. Molecular Phylogenetics and Evolution, 83, 33–39.
- Sato, M., Asaoka, R., Nakae, M., & Sasaki, K. 2017. The lateral line system and its innervation in *Lateolabrax japonicus* (Percoidei incertae sedis) and two apogonids (Apogonidae), with

special reference to superficial neuromasts(Teleostei: Percomorpha). *Ichthyological Research*, 64, 308-330.

Sato, M., Nakae, M., & Sasaki, K. 2019. Convergent evolution of the lateral line system in Apogonidae (Teleostei: Percomorpha) determined from innervation. *Journal of Morphology*, 280, 1026-1045.

Sazima, I., & V. S. Uieda. 1979. Adaptações defensivas em jovens de *Oligoplites palometa* (Pisces, Carangidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 39, 687-694.

Sazima, I., V. S. Uieda. 1980. Comportamento lepidofágico de *Oligoplites saurus* e registro de lepidofagia em *O. palometa* e *O. saliens* (Pisces, Carangidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 40(4), 701–710.

Scharpf, C., & K. J. Lazara. 2013. The ETYfish project. <http://www:etyfish.org>

Schultz, L. P. 1945. The leatherjackets, carangid fishes of the genus *Oligoplites* Gill, inhabiting American waters. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 35(10), 330–336.

Schultz, O. 1987. Taxonomische Neugruppierung der Überfamilie Xiphoidea (Pisces, Osteichthyes). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 89, 95-202.

Sclater, P. L. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2, 130-136.

Sereno, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23, 565-587.

Sloane, H. 1725. A voyage to the islands Madera, Barbadoes, Nieves, St Christophers, and Jamaica; with the natural history of the herbs and trees, four-footed beasts, fishes, birds, insects, reptiles, &c. Printed for the author, London.

- Smith, C. L. 1971. A revision of the american Groupers: *Epinephelus* and allied genera. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 146, 71-241.
- Smith, D. G. 2018. Fishes collected by Captain John M. Dow mainly on the Pacific coast of Central America (1861-1865) and deposited in the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 131, 65-89.
- Smith, W. L., Stern, J. H., Girard, M. G. & Davis, M. P. 2016. Evolution of venomous cartilaginous and ray-finned fishes. *Integrative and Comparative Biology*, 56(5), 950–961.
- Smith, W. L., & W. C. Wheeler. 2006. Venom Evolution Widespread in Fishes: A Phylogenetic Road Map for the Bioprospecting of Piscine Venoms. *Journal of Heredity*, 97, 206-217.
- Smith-Vaniz, W. F. 1983. Carangidae. In: *FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes: Western Indian Ocean (fishing Area 51)*. Fischer, W., & G. Bianchi (eds.). *FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes: Western Indian Ocean*. FAO.
- Smith-Vaniz, W. F. 1984. Carangidae: relationships. In: *Ontogeny and Systematics of Fishes Based on An International Symposium Dedicated to the Memory of Elbert Halvor Ahlstrom*. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, 1, 522–530.
- Smith-Vaniz, W. F. 1995. Carangidae. In: *Guia FAO para identificacion de especies para los fines de la pesca - Pacifico Centro-Oriental, Volumen II. Vertebrados - Parte 1*. Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E., & V. H. Niem (Eds.). *Organizacion de las naciones unidas para la agricultura y alimentacion, Roma*.
- Smith-Vaniz, W. F. 2002. Carangidae. In: *The living marine resources of the western central Atlantic, Volume 3. Bony fishes, Part 2 (Opisthognathidae to Molidae), sea turtles and marine mammals*. K. E. Carpenter (ed.). *FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication No. 5*. FAO, Rome.

- Smith-Vaniz, W. F., Bauchot, M. L., & M. Desoutter. 1979. Catalogue critique des types de poissons du Muséum national d'Histoire naturelle. Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle, 1, 18-66.
- Smith-Vaniz, W. F., & K. E. Carpenter. 2007. Review of the crevalle jacks, *Caranx hippos* complex (Teleostei: Carangidae), with a description of a new species from West Africa. Biological Sciences Faculty Publications, 68, 207–233.
- Smith-Vaniz, W. F., Kaufman, L. S., & Glowacki, J. 1995. Species-specific patterns of hyperostosis in marine teleost fishes. Marine Biology, 121, 573-580.
- Smith-Vaniz, W. F., & J. C. Staiger. 1973. Comparative revision of *Scomberoides*, *Oligoplites*, *Parona*, and *Hypacanthus* with comments on the phylogenetic position of *Campogramma* (Pisces: Carangidae). Proceedings of the California Academy of Sciences, 39(13), 185–256.
- Smith-Vaniz, W. F., & S. J. Walsh. 2019. Indo-West Pacific species of *Trachinotus* with spots on their sides as adults, with description of a new species endemic to the Marquesas Islands (Teleostei: Carangidae). Zootaxa, 4651, 1-37.
- Springer, V. G., & W. F. Smith-Vaniz. 2008. Supraneural and pterygiophore insertion patterns in carangid fishes, with description of a new Eocene carangid tribe, †*Paratrachinotini*, and a survey of anterior anal-fin pterygiophore insertion patterns in Acanthomorpha. Bulletin of the Biological Society of Washington, 16, 1-73.
- Starks, E. C. 1911. Osteology of certain Scombroid Fishes. Leland Stanford Junior University Publications – University Series, (5), 27–49.
- Suda, Y. 1996. Osteology and muscular attachments of the Japanese jack mackerel, *Trachurus japonicus*. Bulletin of Marine Science, 58(2), 438–493.
- Suzuki, K. 1962. Anatomical and taxonomical studies of the carangid fishes of Japan. Report of Faculty of Fisheries, Prefectural University of Mie, 4, 43-232.

- Swart, B. L., Heyden, S. V. D., Merwe, A. B., & R. Roodt-Wilding. 2015. Molecular systematics and biogeography of the circumglobally distributed genus *Seriola* (Pisces: Carangidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93, 274-280.
- Thompson, D. W. 1910. *The works of Aristotle*. The Clarendon Press, Oxford.
- Uyeno, T. & Suda, Y. 1991. A new Miocene queenfish of the genus *Scomberoides* (Pisces, Carangidae) from Tottori, Japan. *Bulletin of National Science Museum, Tokyo, Ser. C*, 17(2), 41–48.
- van der Laan, R., Eschmeyer W. N., & R. Fricke. 2014. Family-group names of Recent fishes. *Zootaxa*, 3882, 1-230.
- Wallace, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals - With a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface*. Volume I. Macmillan and Co., London.
- Ward, A. B., & Mehta, R. S. 2010. Axial Elongation in Fishes: Using Morphological Approaches to Elucidate Developmental Mechanisms in Studying Body Shape. *Integrative and Comparative Biology*, 50, 1106-1119.
- Watson, W., Charter, S. R., Moser, H. G., Ambrose, D. A., & E. M. Sandknop. 1996. Carangidae: Jacks. In: *The early stages of fishes in the California current region*. Moser, H. G. (ed). Allen Press, Kansas.
- Webb, J. 1989. Gross morphology and evolution of the mechanoreceptive lateral-line system in teleost fishes. *Brain, behavior and evolution*, 33, 34-43.
- Wiley, E. O. 1988. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Systematic Zoology*, 37, 271-290.

- Wiley, E. O. & G. D. Johnson. 2010. A teleost classification based on monophyletic groups. In: Origin and phylogenetic interrelationships of teleosts. Nelson, J. S., Schultze, H-P. & Wilson, M. V. H. (eds.). Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Williamson, H., Hosack, D., & J. Pintard. 1815. Transactions of the literary and philosophical society of New-York: instituted in the year MDCCCXIV. Volume I. Van Winkle and Wley, New-York.
- Winch, N. J. 1818. On the geography of plants. *Annals of philosophy*, 11, 334-342.
- Winterbottom, R. 1973. A Descriptive Synonymy of the Striated Muscles of the Teleostei. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 125, 225-317.
- Zandee, M., & M. C. Roos. 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 3, 305-332.
- Zheng, P., Ma, Z., Guo, H., Zhang, D., Fu, M., Zhang, N., & Jiang, S. 2014a. Osteological ontogeny and malformations in larval and juvenile golden pompano *Trachinotus ovatus* (Linnaeus 1758). *Aquaculture Research*, 1-11.
- Zheng, P., Ma, Z., Guo, H., Li, Y., Zhang, D., & S. Jiang. 2014b. Ontogenetic development of caudal skeletons in *Trachinotus ovatus* larvae. *South China Fisheries Science*, 10, 46-50.