



UFRGS
UNIVERSIDADE FEDERAL
DO RIO GRANDE DO SUL



PPGBAN
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

LORENA SANCHES VIEIRA

**ANATOMIA COMPARADA DA BEXIGA NATATÓRIA EM BATRACHOIDIDAE
(TELEOSTEI: BATRACHOIDIFORMES)**

PORTO ALEGRE

2024

LORENA SANCHES VIEIRA

**ANATOMIA COMPARADA DA BEXIGA NATATÓRIA EM
BATRACHOIDIDAE (TELEOSTEI: BATRACHOIDIFORMES)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Biologia Animal.

Área de concentração: Biologia Animal

Linha de pesquisa: Sistemática, Evolução e Biologia Comparada

Orientador(a): Prof. Dr. Andre Luiz Netto Ferreira

PORTO ALEGRE

2024

Ficha Catalográfica

LORENA SANCHES VIEIRA

**ANATOMIA COMPARADA DA BEXIGA NATATÓRIA EM
BATRACHOIDIDAE (TELEOSTEI: BATRACHOIDIFORMES)**

Aprovada em ___ de _____ de ____.

BANCA EXAMINADORA

Dr/a. Avaliador/a 1

Dr/a. Avaliador/a 2

Dr/a. Avaliador/a 3

APRESENTAÇÃO

Esta tese de doutorado foi escrita de acordo com as diretrizes da Resolução N° 44/2023 do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal (PPGBAN) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), que institui normas e procedimentos para apresentação e avaliação da Tese de Doutorado. O texto que compõe este estudo foi elaborado sob a forma de artigos científicos, redigidos em língua inglesa. O primeiro capítulo aborda a anatomia comparada da bexiga natatória em peixes Batrachoidiformes. O segundo capítulo, é voltado a descrição do desenvolvimento ontogenético da bexiga natatória e demais órgãos abdominais na espécie *Porichthys notatus*. O terceiro capítulo propõe a redescrição da espécie *Potamobatrachus trispinosus* e disponibiliza dados inéditos sobre a biologia geral dessa espécie rara em coleções ictiológicas. Dentre os três capítulos apresentados, o segundo encontra-se formalmente publicado na revista *Zoology* (Qualis A1). O primeiro e o terceiro capítulo desta tese estão formatados visando submissão futura à revista *The Zoological Journal of the Linnean Society* (Qualis A1). Ainda de acordo com a Resolução N° 44/2023 do PPGBAN, esta tese conta com um capítulo introdutório sobre os temas abordados e uma conclusão geral sobre os principais resultados do estudo, ambos redigidos em língua portuguesa. A seguir é listada uma declaração informando que não houve coleta de material para este projeto, pois todas as amostras analisadas procedem de instituições de pesquisa e projetos externos a UFRGS, nos isentando assim de aprovação por parte do CEUA.

LICENÇAS

De acordo com a resolução N° 40/2021, que estabelece os critérios para o uso de animais no âmbito do PPGBA, declaramos que a maioria do material utilizado na presente proposta foi oriunda de coleções científicas, não tendo sido, portanto, fruto de coletas realizadas durante este projeto. A única exceção foram os exemplares de *Potamobatrachus trispinosus*, amostrados em São João do Araguaia, PA, em setembro de 2023, que foram capturados de acordo com os preceitos éticos da coleta de peixes, descrita no CONCEA/MCTI, sob as autorizações da CEUA UFRGS, para os projetos de pesquisa aprovados: 4019 e 34410. As coletas foram realizadas com autorização de coleta emitidas pelo SISBIO/ICMBIO, números 22505 e 273608. (apresentadas ao final desta tese – p. 174 e 175). Por fim, o presente projeto é considerado isento de cadastros dos acessos ao material genético na base de dados do SISGEN por possuir finalidade exclusiva de estudo Taxonômico, Filogenético, Sistemática e Ecologia, conforme estabelecido na resolução CGEN 26/2021 e toda a informação dos acessos estar disponível nos bancos de dados das coleções depositárias do material examinado, bem como termos disponibilizado os *accession numbers* das sequências de COI utilizadas neste projeto para o estudo de relações.

Sem mais, colocamo-nos à disposição para esclarecimentos adicionais.

Atenciosamente,



Andre Luiz Netto Ferreira

Orientador



Lorena Sanches Vieira

Discente

Agradecimentos

Esta tese foi desenvolvida graças ao apoio incansável de meus orientadores, Andre e Diego, sem os quais eu não teria chegado até este momento. Obrigada por todas as conversas, conselhos e puxões de orelha. Serei eternamente grata pela amizade, ensinamentos e parceria construída no decorrer desses anos de trabalho.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul pela oportunidade de cursar o doutorado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de pesquisa.

Aos professores Dr. Luiz Malabarba e Dr. Juliano Ferrer pelas preciosas contribuições durante as bancas de acompanhamento deste projeto.

Aos professores Dr. Pedro Rizzatto, Dr. João Paulo Capretz e Dra. Manuela Marinho pela participação e excelentes contribuições na banca de qualificação deste projeto.

À todas as instituições e seus curadores que viabilizaram a realização deste projeto por meio de empréstimo de material ou permissão de acesso as coleções científicas: Eric Hilton, Sarah Huber (VIMS), B. Collette, D. Johnson, L. Parenti, J. Williams, J. Clayton, S. Raredon, K. Murphy, D. Pitassy (USNM), K. Hartel e A. Williston (MCZ), L. Page e R. Robins (UF), M. McGrouther e A. Hay (AMI), A. Graham e W. White (CSIRO), R. Bills e M. Dwani (SAIAB), A. Datovo e M. Gianeti (MZUSP), L. Malabarba (UFRGS), F. Di Dario e M. Mincarone (NPM), C. Moreira e P. Buckup (UFRJ), C. Lucena (MCP) e W. Wosiacki (MPEG).

Aos colegas do laboratório de Ictiologia da UFRGS e aos meus queridos amigos do PPGBAN e PPGBOT, tanto os colegas pós-graduandos quanto os professores

companheiros nas confraternizações. Sou grata também por poder contar com a amizade de pessoas incríveis que conheci em Porto Alegre enquanto desenvolvia este trabalho: Vitória, Júlia, Nataliê, Claudia, Fernanda, Karen e Amanda, vocês foram fundamentais nessa trajetória.

Agradecimentos especiais à minha grande amiga Karmine, que tive a sorte de conhecer no início do doutorado. Tua amizade e companheirismo naqueles terríveis primeiros meses de pandemia me deram forças pra não desistir. Poder contar contigo novamente nas vésperas da entrega da tese foi essencial pra que eu não enlouquecesse. Obrigada do fundo do meu coração!

Aos queridos amigos biólogos que trago comigo desde a graduação, obrigada pela parceria mesmo de longe. Em especial à Brenda, pelas inúmeras discussões sobre ontogenia e afins.

Por fim, ao meu pai, meu grande incentivador!

A régua que mede o seu valor precisa estar dentro de si.

E isso já é o suficiente.

Hwang Bo-reum

SUMÁRIO

Apresentação	i
Licenças	ii
Agradecimentos	iii
Epígrafe	v
Resumo	ix
Abstract	x
INTRODUÇÃO GERAL	1
Referências Bibliográficas.....	8
CAPÍTULO 1 – Comparative anatomy of the swim bladder and associated sonic muscles in Batrachoididae (Teleostei:Batrachoidiformes)	15
<i>Abstract</i>	16
<i>Introduction</i>	17
<i>Material and Methods</i>	21
<i>Results</i>	23
<i>Discussion</i>	58
<i>Conclusion</i>	74
<i>Acknowledgements</i>	75
<i>Credit Statement</i>	76

<i>Conflict of Interest</i>	76
<i>Funding</i>	76
<i>References</i>	77
<i>Tables</i>	91
<i>Figures</i>	93
<i>Appendix</i>	108
CAPÍTULO 2 – Ontogeny of the swim bladder of the Plainfin Midshipman, <i>Porichthys notatus</i> (Percomorphacea: Batrachoidiformes)	110
<i>Abstract</i>	111
<i>Introduction</i>	111
<i>Material and Methods</i>	113
<i>Results</i>	113
<i>Discussion</i>	120
<i>Conclusion</i>	122
<i>Funding</i>	122
<i>Declaration of Competing Interest</i>	122
<i>Acknowledgements</i>	123
<i>References</i>	124
CAPÍTULO 3 – Rediscovery of <i>Potamobatrachus</i>: morphoanatomical description, taxonomic and phylogenetic reappraisal of the genus	126

<i>Abstract</i>	127
<i>Introduction</i>	128
<i>Material and Methods</i>	129
<i>Results</i>	131
<i>Discussion</i>	137
<i>Acknowledgements</i>	142
<i>Credit Statement</i>	142
<i>Conflict of Interest</i>	142
<i>Funding</i>	142
<i>References</i>	143
<i>Tables</i>	147
<i>Figures</i>	150
APPENDICES	158
A. 1 – <i>Potamobatrachus trispinosus</i> conservation status assessment form for the IUCN.....	158
A. 2 – Nota sobre <i>Potamobatrachus trispinosus</i> publicada no Boletim da Sociedade Brasileira de Ictiologia, na seção “Peixe da Vez”.....	164
CONCLUSÕES GERAIS	170
Referências Bibliográficas.....	172
Licenças SISBIO.....	173

Resumo

Os peixes da família Batrachoididae, conhecidos no Brasil como peixes-sapo, niquim ou pacamon, possuem distribuição global em águas salgadas, salobras e doces. O conhecimento anatômico desse grupo é limitado a algumas espécies, especialmente em relação à bexiga natatória, com foco nas espécies-modelo em estudos bioacústicos. Neste estudo, descrevemos detalhadamente a anatomia externa e interna da bexiga natatória e dos músculos sônicos intrínsecos em 27 espécies das quatro subfamílias de Batrachoididae. Identificamos três padrões morfológicos distintos da bexiga natatória: cordiforme em Batrachoidinae e Thalassophryninae; alongada rostralmente em Porichthyinae; e bilobada em Halophryninae. A segmentação interna da bexiga variou entre duas ou três câmaras, interligadas ou não por poros. A musculatura sônica pode estar disposta nas laterais da bexiga ou diagonalmente, sendo esta última uma característica exclusiva dos Porichthyinae. Propomos 11 caracteres morfológicos associados à morfologia da bexiga natatória para um estudo filogenético da família, combinando-os com dados da literatura, visando uma filogenia mais abrangente. Utilizando micro CT-scan, descrevemos a ontogenia da bexiga natatória, fígado e trato digestivo em larvas de *Porichthys notatus*. Pela primeira vez, descrevemos a anatomia interna (além da bexiga natatória) em *Potamobatrachus trispinosus*, propondo a redescrição da espécie e extraíndo dados moleculares (COI) para avaliar seu posicionamento na família. Nossos dados sugerem que *P. trispinosus* pertence ao gênero *Batrachoides*, mas não propomos rearranjos taxonômicos neste estudo.

Palavras-chave: anatomia interna, bexiga natatória, CT-scan, gonadas, niquim.

Abstract

The fishes in the Batrachoididae family, known in Brazil as toadfish, niquim, or pacamon, are globally distributed in oceans, estuaries, and freshwater rivers. Anatomical knowledge about this group is limited to a few well-studied species, particularly regarding the swim bladder, with information restricted to species considered bioacoustic models. In this study, we provide a detailed description of the external and internal anatomy of the swim bladder and intrinsic sonic muscles in 27 species across the four subfamilies of Batrachoididae. We identified three distinct morphological patterns of the swim bladder: cordiform in Batrachoidinae and Thalassophryninae; rostrally elongated in Porichthyinae; and bilobed in Halophryninae, either totally or partially separated. The internal segmentation of the swim bladder varied between two or three chambers, interconnected or not by pores. The sonic musculature may be arranged laterally or diagonally, with the latter exclusive to Porichthyinae. We propose 11 morphological characters associated with swim bladder morphology for a phylogenetic study of the family, combined with existing literature data, resulting in a comprehensive family phylogeny. Additionally, using micro CT-scan data, we described the ontogeny of the swim bladder, liver, and digestive tract in larval specimens of *Porichthys notatus*. For the first time, we described the internal anatomy (beyond the swim bladder) in *Potamobatrachus trispinosus*, suggested a species re-description, and extracted molecular data (COI) to assess its positioning within the family. Our data suggest that *P. trispinosus* belongs to the genus *Batrachoides*, though no taxonomic rearrangements are proposed in this study.

Keywords: CT-scan, gonads, internal anatomy, niquim, swim bladder.

INTRODUÇÃO GERAL

Os peixes da família Batrachoididae são em sua maioria marinhos e estão distribuídos na plataforma continental de todos os oceanos, sendo também são registrados em regiões estuarinas (Greenfield *et al.* 2008; Nelson *et al.* 2016; Greenfield, 2022). Apenas cinco espécies são endêmicas de água doce, ocorrendo em rios nas Américas do Sul e do Norte (Menezes & Figueiredo, 1998; Greenfield *et al.* 2008; Greenfield, 2022). Os Batrachoididae são bentônicos, encontrados desde águas rasas até áreas oceânicas mais profundas, até cerca 366 m de profundidade (Greenfield, 2022). Possuem de pequeno a médio porte (até 57 cm de comprimento padrão) (Costa, 2004), locomovem-se lentamente e são predadores de emboscada, alimentando-se principalmente de moluscos, crustáceos e pequenos peixes (Costa, 2004; Greenfield *et al.* 2008; Roja & Salih, 2011).

Estes peixes são conhecidos popularmente na América do Sul como peixe-sapo, niquim, pacamon, mangangá, bata-leão, boca-de-sapo, entre outros (Vieira *et al.* 2023a). *Plainfish*, *midshpman*, *oyster toadfish* ou *toadfish* são os nomes mais comuns em países de língua inglesa (Fine, 1978; Knapp *et al.* 1999; Greenfield *et al.* 2008; Greenfield, 2022).

Os representantes dessa família apresentam, de maneira geral, os seguintes caracteres diagnósticos: corpo sem escamas ou com pequenas escamas cicloides; cabeça grande e achatada, com olhos em posição dorsal; boca larga, com dentes moderadamente fortes presentes nas mandíbulas e/ou no céu da boca; nadadeiras pélvicas jugulares, localizadas anteriormente às nadadeiras peitorais. Apresentam duas nadadeiras dorsais, a anterior geralmente composta de espinhos, a posterior por diversos raios moles (Costa, 2004; Greenfield *et al.* 2008; Greenfield, 2022). A maioria dos peixes-sapo tem a cor marrom, com manchas ou listras sobre o corpo (Reis *et al.* 2003; Costa, 2004), somente

algumas espécies, como *Sanopus splendidus* Collette, Starck & Phillips 1974 e *Colletteichthys flavipinnis* Greenfield, Bineesh & Akhilesh 2012, possuem colorido mais marcante (Cervigón *et al.* 1992; Collette, 2003; Greenfield *et al.* 2008; Greenfield *et al.* 2012).

Entre as características marcantes que alguns batrachoidídeos possuem, destaca-se a presença de fotóforos bioluminescentes nas espécies do gênero *Porichthys* Girard 1854, únicos na família a possuírem tal característica (Greene, 1899; Gilbert, 1968; Collette, 1966; Anctil, 1977; Thompson, 1987; Reis, 2003; Smith & Wheeler, 2006; Solani, 2008, 2012).

Além disso, espécies de diversos gêneros possuem uma bexiga natatória especializada na produção de sons graças a presença de músculos sônicos intrínsecos (Burkenroad, 1931; Gill, 1907; Fish, 1954; Skoglund 1961; Menni & Miquelarena 1976; Bass, 1996; Rome *et al.* 1996; Fine *et al.* 2001; Parmentier & Diogo, 2006; Greenfield *et al.* 2008; Sisneros 2012; Mosharo & Lobel 2012; Chiu *et al.* 2013; Staaterman *et al.* 2018; Bowen *et al.* 2022; Vieira *et al.* 2023b). Devido a isso, algumas espécies da família são consideradas modelo para estudos de evolução e bioacústica de vertebrados (Bass & Baker, 1991; Bass *et al.* 2008).

Apesar de não possuírem importância econômica para a indústria pesqueira (Cardoso & Haimovici, 2015), as espécies de Batrachoididae de pequeno porte (cerca de 15 cm de comprimento total), dos gêneros *Allenbatrachus* e *Thalassophryne* são muito apreciadas no mercado da aquariofilia devido ao seu colorido bonito e por serem facilmente mantidas nos mais diversos tipos de aquários.

Outros Batrachoididae são objetos de estudo em pesquisas farmacêuticas, contribuindo para avanços médicos em tratamentos de doenças como a asma, por exemplo

(Lima *et al.* 2023a). Isso se dá devido as espécies nos gêneros *Thalassophryne* Günther 1861 e *Daector* Jordan & Evermann 1898 serem as únicas na família Batrachoididae conhecidas por possuírem glândulas produtoras de veneno associadas aos espinhos dorsais e operculares (Collette, 1966; Greenfield *et al.* 2008; Vaz, 2020; Vaz & Hilton, 2020; 2023). *Thalassophryne nattereri* Steindachner 1876 é a espécie peçonhenta mais estudada devido a importância médica advinda dos compostos sintetizados a partir do seu veneno (Lopes-Ferreira *et al.* 1998, 2000, 2001, 2002; Haddad *et al.* 2003; Lima *et al.* 2003; Lopes-Ferreira *et al.* 2004; Facó *et al.* 2005; Smith & Wheeler, 2006; Pareja-Santos *et al.* 2009; Lopes-Ferreira *et al.* 2014; Tenório, 2014; Calazans *et al.* 2018; Marques, 2018; De Cena *et al.* 2022; Haddad & Lopes-Ferreira, 2023; Lima *et al.* 2023b). O veneno dessa espécie possui atividade proteolítica, é inoculado através dos espinhos dorsais ou operculares e é capaz de produzir inflamações graves e até necrose dos tecidos na região atingida. Assim, relatos de acidentes com humanos são frequentes em praias litorâneas ou na Amazônia (Calazans, 2018; Haddad *et al.* 2003; Facó *et al.* 2005).

As primeiras espécies de peixe-sapo a serem descritas foram autoria de Linnaeus, *Cottus grunniens* (Linnaeus, 1758), atualmente *Allenbatrachus grunniens*, e *Gadus tau* (Linnaeus, 1766), atualmente *Opsanus tau*, que mais tarde viriam a compor a família Batrachoididae, única família contida na ordem Batrachoidiformes. O histórico de classificação do grupo é vasto e um tanto confuso, repleto de lacunas temporais. Há mais de uma década, entre as primeiras descrições de espécies (ou gêneros) e estudos de revisão sobre a ordem, sem que informações adicionais tenham sido disponibilizadas. Um histórico de classificação mais detalhado pode ser encontrado na revisão de Greenfield *et al.* (2008).

Em síntese, a primeira hipótese de relacionamento para Batrachoidiformes foi proposta por Starks (1905), com diversas propostas subsequentes. Sendo que, as

propostas mais recentes abordam as relações entre os Batrachoidiformes e as demais ordens pertencentes ao grande clado Percomorphaceae (Chen *et al.* 2003; Miya *et al.* 2005; Greenfield *et al.* 2008; Near *et al.* 2013; Smith *et al.* 2016; Betancur-R *et al.* 2017; Mirande, 2017; Hughes *et al.* 2018; Dornburg & Near, 2021; Ghezelayagh *et al.* 2022; Near & Thacker, 2023).

O estudo taxonômico conduzido por Smith (1952) reconheceu a existência de três subfamílias em Batrachoididae, estabelecendo, a partir de então, a divisão do grupo em: Batrachoidinae Jordan 1896, Porichthyinae Miranda-Ribeiro 1915, e Thalassophryniinae Miranda-Ribeiro 1915. A quarta subfamília, Halophryniinae, foi proposta no estudo de Greenfield *et al.* (2008) e nesta, as espécies do “Velho Mundo” (anteriormente incluídas em Batrachoidinae) foram realocadas e permanecem até hoje. Atualmente, a família Batrachoididae é composta por 23 gêneros e 84 espécies válidas (Greenfield *et al.* 2008; Wiley & Johnson, 2010; Betancur *et al.* 2017; Vaz, 2020; Fricke *et al.* 2024) reconhecidas e organizadas da seguinte forma: A subfamília **Batrachoidinae** apresenta seis gêneros (*Amphichthys* Swainson, *Batrachoides* Lacepède, *Opsanus* Rafinesque, *Potamobatrachus* Collette, *Sanopus* Smith e *Vladichthys* Greenfield) e 24 espécies válidas. Seus representantes são reconhecidos principalmente pela presença de três espinhos dorsais; um a três espinhos suboperculares; ausência de glândulas de veneno ligadas aos espinhos dorsais e operculares; ausência de fotóforos e dentes caninos; forames no processo mediano do osso pélvico; processo mediano de osso pélvico conectado ao osso pélvico por todo o seu comprimento; acessório superior radial da nadadeira peitoral totalmente ossificado; borda ventral do ceratohial arredondado onde se junta ao epihial. **Porichthyinae** agrupa dois gêneros (*Aphos* Hubbs & Schultz e *Porichthys* Girard) e 15 espécies válidas. Os únicos caracteres que definem os representantes da subfamília são: dois espinhos dorsais; ausência de glândulas de veneno

associadas aos espinhos dorsais; espinhos suboperculares ausentes; dentes caninos presentes. **Thalassophryninae** compreende dois gêneros (*Thalassophryne* Günther e *Daector* Jordan & Evermann) e 11 espécies válidas conhecidas como “peixes-sapo venenosos”. Os representantes da subfamília compartilham a presença de dois espinhos dorsais; espinhos suboperculares ausentes; espinhos operculares presentes; glândulas de veneno ligadas aos espinhos dorsais e operculares; dentes caninos ausentes. **Halophryninae** agrupa 13 gêneros (*Allenbatrachus* Greenfield, *Austrobatrachus* Smith, *Barchatus* Smith, *Batrachomoeus* Ogilby, *Batrachichthys* Smith, *Bifax* Greenfield *et al.*, *Chatrabus* Smith, *Colletteichthys* Greenfield, *Halobatrachus* Ogilby, *Halophryne* Gill, *Perulibatrachus* Roux & Whitley, *Riekertia* Smith e *Triathalassothia* Fowler) e 30 espécies válidas. Os representantes desta subfamília são reconhecidos principalmente pela presença três espinhos dorsais; um ou dois espinhos suboperculares e até três filamentos presentes; ausência de glândulas de veneno ligadas aos espinhos; ausência de fotóforos e dentes caninos; ausência de forames no processo mediano do osso pélvico; processo mediano de osso pélvico não unido ao osso pélvico ao longo de todo o seu comprimento.

Os Batrachoididae formam um grupo reconhecidamente monofilético, suportado por dados morfológicos e moleculares (Smith & Wheeler 2006; Near *et al.* 2013; Betancur-R *et al.* 2017; Hughes *et al.* 2018; Rabosky *et al.* 2018; Vaz, 2020; Ghezelayagh *et al.* 2022; Near & Thacker, 2023). Até o momento, as análises mais abrangentes objetivando evidenciar as relações entre os gêneros de peixes-sapo são baseadas exclusivamente em dados morfológicos (Greenfield *et al.* 2008; Vaz, 2020), a análise de Greenfield *et al.* (2008), apesar de conter diversos caracteres ambíguos, recupera dois grandes clados monofiléticos (embora que, com baixo suporte) contendo os então denominados clados do Novo Mundo e do Velho Mundo. Em contraste, a análise de Vaz

(2020) recuperou as linhagens de Batrachoididae em uma politomia contendo *Triathalassothia*, e incluindo gêneros previamente alocados em Halophryninae, Thalassophryninae e Batrachoidinae (Vaz, 2020; Near & Thacker, 2023) por Greenfield *et al.* (2008).

Apesar das inúmeras análises citadas, ainda é notável a escassez de estudos abordando hipóteses de relacionamento entre gêneros ou entre as espécies pertencentes a cada gênero em Batrachoididae. Por exemplo, entre as espécies pertencentes a cada gênero no clado do Novo Mundo, a maioria dos estudos disponíveis oferecem hipóteses insuficientes em refletir relacionamento entre as espécies analisadas. Isso pode ser observado no estudo de Collette & Russo (1981), sobre as espécies do gênero *Batrachoides*, no qual uma hipótese morfológica que expressa as relações entre as nove espécies contidas no gênero não oferece dados suficientes para resolver as duas tricotomias encontradas na análise. Da mesma forma, o estudo genético de González-Ochoa *et al.* (2012) inclui apenas três (de 14) espécies de *Porichthys* e tem ênfase somente em *Porichthys analis* Hubbs & Schultz 1939 (população restrita ao Golfo de Califórnia). A proposta filogenética apresentada ressalta unicamente a baixa distância genética entre as espécies analisadas, sem qualquer outra menção acerca de suas relações de parentesco (González-Ochoa *et al.* 2012). Por outro lado, o estudo filogenético mais completo é encontrado para as espécies de *Opsanus* em Freshwater *et al.* (2000), onde três diferentes genes mitocondriais são utilizados com êxito na reconstrução das relações entre as espécies do gênero.

Assim como demonstrado para os estudos taxonômicos, sistemáticos e filogenéticos, os avanços no conhecimento ecológico, comportamental e reprodutivo dos Batrachoididae anda a passos mais lentos. Tudo o que é sabido até aqui, refere-se a um número ínfimo de espécies, quando observamos a total diversidade da família. A ecologia,

aspectos comportamentais e reprodutivos dos Batrachoididae são conhecidos a partir de dados coletados em estudos e experimentos focados em espécies como *Amphichthys cryptocentrus* (Valenciennes 1837), *Batrachoides liberiensis* (Steindachner 1867), *Halobatrachus didactylus* (Bloch & Schneider 1801), *Porichthys notatus* Girard 1854, *Opsanus beta* (Goode & Bean 1880) e *Opsanus tau* (Linnaeus 1766) (Brantley & Bass, 1994; Barni *et al.* 2001; Modesto, 2003; Campos, 2008; Vasconcelos *et al.* 2010; Carriço, 2011; Pereira *et al.* 2011; Ramos *et al.* 2012; Félix *et al.* 2016; López *et al.* 2017; Saaterman *et al.* 2018; Mitparian *et al.* 2021; Sukkhee *et al.* 2021; Simier *et al.* 2023), as quais tem estação reprodutiva e sítios de desova bem definidos, e/ou acesso relativamente fácil para coleta de dados.

Além das numerosas lacunas de conhecimento apresentadas, observa-se ainda que a maioria dos gêneros e espécies de Batrachoididae carecem de revisões e atualizações taxonômicas. Pouco se sabe acerca das relações intra- e interespecíficas, a diversidade populacional de espécies de ampla distribuição e a possível importância médica e econômica das toxinas produzidas por glândulas de veneno ou por outras vias ainda não investigadas. Por fim, entre os Batrachoididae, estudos sobre anatomia interna mole e ontogenia são raros e focados principalmente nas espécies modelo (Tracy, 1959; Dovel, 1960; Tracy, 1961; Fine *et al.* 1990; Forbes *et al.* 2006; Atencio García *et al.* 2008; Felix *et al.* 2016; Mohr *et al.* 2017; Vieira *et al.* 2023b).

Diante da importância evolutiva da comunicação acústica entre animais vertebrados (Bass *et al.* 2008; Fine & Parmentier, 2015; Brian *et al.* 2022), o estudo anatômico da bexiga natatória e seus músculos sônicos intrínsecos em Batrachoididae é essencial para compreendermos como essas estruturas se apresentam nesses peixes (Han *et al.* 2023) os quais, dependem em parte da vocalização para seu sucesso reprodutivo e perpetuação na natureza (Carriço, 2011; Amorim *et al.* 2016). Deste modo, esta tese

apresenta estudos focados em descrições anatômicas comparadas e no desenvolvimento ontogenético da bexiga natatória, músculos sônicos e vísceras dos Batrachoididae, além da redescoberta e redescrição de *Potamobatrachus trispinosus* Collette 1995, uma das raras espécies de Batrachoididae endêmicas de rios amazônicos. Assim, disponibilizamos aqui dados inéditos sobre *P. trispinosus*, parcialmente publicados no Boletim da Sociedade Brasileira de Ictiologia (na seção “Peixe da Vez”; Vieira *et al.* 2023a) e no terceiro capítulo desta tese. Contribuímos também com a avaliação do *status* de conservação de *Potamobatrachus trispinosus* junto a IUCN (disponível no Apêndice 1).

Referências Bibliográficas

Amorim MCP, Conti C, Sousa-Santos C, Novais B, Gouveia MD, Vicente JR, Fonseca PJ. (2016). Reproductive success in the Lusitanian toadfish: Influence of calling activity, male quality and experimental design. *Physiology & behavior*, 155, 17-24.

Atencio García, VJ, Hernández Muñoz, J, Pardo Carrasco, SC. (2008). Descripción morfológica del tubo digestivo de juveniles de rubio *Salminus affinis* (Pisces: Characidae). *Acta Biológica Colombiana*, 13(3), 97-110.

Bass AH, Gilland EH, Baker R. (2008). Evolutionary origins for social vocalization in a vertebrate hindbrain–spinal compartment. *Science*, 321(5887), 417-421.

Barni A, Mazzoldi C, Rasotto MB. (2001). Reproductive apparatus and male accessory structures in two batrachoid species (Teleostei, Batrachoididae). *Journal of Fish Biology*, 58(6), 1557-1569.

Brantley RK, Bass AH. (1994). Alternative male spawning tactics and acoustic signals in the plainfin midshipman fish *Porichthys notatus* Girard (Teleostei, Batrachoididae). *Ethology*, 96(3), 213-232.

Calazans EM. (2018). Pescadores Artesanais do Litoral de Alagoas: Socioeconomia e Acidentes de Trabalho Envolvendo Organismos Marinhos. *Revista Portal: Saúde e Sociedade*, 3(2), 831-848.

Campos MCMRDS. (2008). Actividade e comportamento alimentar do xarroco (*Halobatrachus didactylus*, Bloch & Schneider, 1801) (Master's thesis, Universidade de Évora).

Cardoso LG, Haimovici M. (2015). Peixes marinhos e estuarinos inclusos na portaria 445/2014–MMA que ocorrem no Sul do Brasil. Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande.

Cariço RAO. (2011). Influência do comportamento vocal no sucesso reprodutor do xarroco lusitano *Halobatrachus didactylus* (Bloch & Schneider, 1801) (Doctoral dissertation).

Cervigón F, Cipriani R, Fischer W, Garibaldi L, Hendrickx M, Lemus AJ, Rodríguez B. (1992). Guía de campo de las especies comerciales marinas y de aguas salobres de la costa septentrional de Sur América (No. Sirsi) i9789253031290). Roma: FAO.

Collette BB. (1966). A review of the venomous toadfishes, subfamily Thalassophryninae. *Copeia*, 846-864.

Costa JL. (2004). A biologia do xarroco, *Halobatrachus didactylus* (Bloch & Schneider, 1801), e o seu papel na estruturação e funcionamento das comunidades em que se insere;

referência especial à população do estuário do Mira. D. Phil. Thesis, Universidade de Lisboa, Lisbon.

Dovel W. (1960). Larval development of the oyster toadfish, *Opsanus tau*. Chesapeake. Science 1 (3), 187-195.

Facó P, Gomes E, Bezerra G, Barbosa P, Martins A, Guimaraes J & Monteiro H (2005). Epidemiologia dos acidentes por *Thalassophryne nattereri* (niquim) no Estado do Ceará (1992-2002). Rev Soc Bras Med Trop, 38, 479-482.

Felix, PM, Gonçalves, A, Vicente, JR, Fonseca, PJ, Amorim, MCP, Costa, JL, Martins, GG. (2016). Optical micro-tomography “OPenT” allows the study of large toadfish *Halobatrachus didactylus* embryos and larvae. Mechanisms of Development, 140, 19-24.

Fine, M. L. (1978). Seasonal and geographical variation of the mating call of the oyster toadfish *Opsanus tau* L. Oecologia, 36, 45-57.

Fine ML, Burns NM, Harris TM. (1990). Ontogeny and sexual dimorphism of sonic muscle in the oyster toadfish. Canadian Journal of Zoology, 68(7), 1374-1381.

Fine ML, Parmentier E. (2015). Mechanisms of fish sound production. *Sound communication in fishes*, 77-126.

Forbes JG, Morris HD, Wang K. (2006). Multimodal imaging of the sonic organ of *Porichthys notatus*, the singing midshipman fish. Magn. Reson. Imaging 24, 321-331.

Greenfield DW, Bineesh KK, Akhilesh KV. (2012). *Colletteichthys flavipinnis*, a new toadfish species from Sri Lanka and India (Teleostei: Batrachoididae). *Zootaxa*, 3437(1), 24-31.

Han, SM, Land, BR, Bass, AH e Rice, AN (2023). Biomecânica da produção de som em peixes-sapo de três espinhos e potenciais consequências funcionais da morfologia da

bexiga natatória em Batrachoididae. O Jornal da Sociedade Acústica da América, 154 (5), 3466-3478.

Knapp R, Wingfield JC, Bass AH. (1999). Steroid hormones and paternal care in the plainfin midshipman fish (*Porichthys notatus*). *Hormones and Behavior*, 35(1), 81-89.

De Cena GL, Scavassa BV, Conceição K. (2022). In silico prediction of anti-infective and cell-penetrating peptides from *Thalassophryne nattereri* natterin toxins. *Pharmaceuticals*, 15(9), 1141.

Haddad Junior V, Lopes-Ferreira M. (2023). Envenomations caused by fish in Brazil: an evolutionary, morphological, and clinical vision of a neglected problem. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, 56, e0144-2023.

Lima C, Falcão MAP, Pinto FJ, Bernardo JTG, Lopes-Ferreira M. (2023a). The Anti-Inflammatory Peptide Tn P Is a Candidate Molecule for Asthma Treatment. *Cells*, 12(6), 924.

Lima C, Andrade-Barros AI, Carvalho FF, Falcão MAP, Lopes-Ferreira M. (2023b). Inflammasome coordinates senescent chronic wound induced by *Thalassophryne nattereri* venom. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(9), 8453.

Lopes-Ferreira M, Disner GR, Falcão MAP, Lima C. (2023a) PEIXES ESPECIAIS: DO VENENO DE PEIXE A NOVOS MEDICAMENTOS.

Lopes Ferreira M, Falcão MAP, Bruni FM, Haddad Jr V, Marques EE, Seibert CS, Lima C. (2023b). Effective pre-clinical treatment of fish envenoming with polyclonal antiserum. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(9), 8338.

López JF, Santes González AG, Abarca Arenas LG, Bedía Sánchez C, Barrera Escorcía H, Martínez Pérez JA, Viveros Legorreta JL. (2017). Ecology and reproduction of

Opsanus beta (Actinopterygii: Batrachoididae) in the Alvarado Lagoon, Veracruz, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 65(4), 1381-1396.

Mitparian T, Senarat S, Kettratad J, Jiraungkoorskul W, Kaneko G, Kangwanrangsang N, Ampawong S. (2021). Histological and Ultrastructural Characterization of the Gonads of the Grunting Toadfish *Allenbatrachus grunniens* (Linnaeus, 1758) from the Pranburi River Estuary, Thailand. *Trends in Sciences*, 18(22), 489-489.

Modesto TIM. (2003). Hormonal control of the reproductive cycle of the Lusitanian toadfish, *Halobatrachus didactylus*.

Mohr RA, Whitchurch EA, Anderson RD, Forlano PM, Fay RR, Ketten DR, Sisneros JA, (2017). Intra-and intersexual swim bladder dimorphisms in the plainfin midshipman fish (*Porichthys notatus*): Implications of swim bladder proximity to the inner ear for sound pressure detection. *J. Morphol.* 278 (11), 1458–1468.

Pereira TJ, Silva G, Costa MJ, Costa JL. (2011). Life strategies of *Halobatrachus didactylus* (Bloch and Schneider, 1801) in the Tagus estuary: comparison among different morphotypes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 93(4), 328-335.

Pinto F. (2022). Potencial Biotecnológico em Toxinas de Peixes Peçonhentos no Brasil: Revisão Bibliográfica entre 2000-2022.

Ramos A, Fonseca PJ, Modesto T, Almada VC, Amorim MCP. (2012). Alloparental behavior in the highly vocal Lusitanian toadfish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 434(435), 58-62.

Silva VA. (2022). Identificação e análise da atividade antimicrobiana dos peptídeos sintéticos Tn CRT derivados da sequência CART isolada de *Thalassophryne nattereri*.

Simier M, Sadio O, Tito de Morais L, Ecoutin JM. (2023). A review of the ecological knowledge on the species *Batrachoides liberiensis* in estuarine and lagoon environments of West Africa. *African Journal of Ecology*, 61(2), 298-305.

Staaterman E, Brandl SJ, Hauer M, Casey JM, Gallagher AJ, Rice AN. (2018). Individual voices in a cluttered soundscape: acoustic ecology of the Bocon toadfish, *Amphichthys cryptocentrus*. *Environmental Biology of Fishes*, 101, 979-995.

Sukkhee N, Mitparian T, Kanjanarakha T, Senarat S, Jiraungkoorskul W, Kangwanrangsan N, Kettratad J. (2021). Spermatogenic ultrastructure of the grunting toadfish *Allenbatrachus grunniens* (Batrachoididae). *Journal of Ichthyology*, 61(3), 467-475.

Thompson EM. (1987). *Biochemistry, physiology, and ecology of bioluminescence in Porichthys notatus* (Pisces: Batrachoididae). University of Southern California, Los Angeles (USA).

Tracy HC. (1959). Stages in the development of the anatomy of motility of the toadfish (*Opsanus tau*). *J. Comp. Neurol.* 111 (1), 27–81.

Tracy HC. (1961). Development of the spinal neural crest, nerves, and muscles in the toadfish (*Opsanus tau*). *J. Comp. Neurol.* 116 (3), 291–315.

Vasconcelos RO, Simoes JM, Almada VC, Fonseca PJ, Amorim MCP. (2010). Vocal behavior during territorial intrusions in the Lusitanian toadfish: boatwhistles also function as territorial ‘keep-out’ signals. *Ethology*, 116(2), 155-165.

Vieira LS, Akama A, Sousa LM, Amorim EP, Cunha CV, Netto-Ferreira AL. (2023a). Peixe da Vez: *Potamobatrachus trispinosus*. *Boletim da Sociedade Brasileira de Ictiologia – SBI* 2023;143:54-58.

Vieira LS, Vaz DF, Netto-Ferreira AL. (2023b). Ontogeny of the swim bladder of the Plainfin Midshipman, *Porichthys notatus* (Percomorphacea: Batrachoidiformes). *Zoology*, 126102.