

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DOS BAGRES
AUCHENIPTERIDAE (OSTARIOPHYSI: SILURIFORMES):
UMA ABORDAGEM COMBINANDO DADOS
MORFOLÓGICOS E MOLECULARES.**

Bárbara Borges Calegari

PORTO ALEGRE, 2015

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

FACULDADE DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DOS BAGRES AUCHENIPTERIDAE

(OSTARIOPHYSI: SILURIFORMES):

UMA ABORDAGEM COMBINANDO DADOS MORFOLÓGICOS E

MOLECULARES.

Bárbara Borges Calegari

ORIENTADOR: DR. Roberto Esser dos Reis

TESE DE DOUTORADO

PORTO ALEGRE - RS - BRASIL

2015

Aviso

Este trabalho é parte integrante dos requerimentos necessários à obtenção do título de doutor em Zoologia, e como tal, não deve ser vista como uma publicação no senso do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (artigo 9) (apesar de disponível publicamente sem restrições) e, portanto, quaisquer atos nomenclaturais nela contidos tornam-se sem efeito para os princípios de prioridade e homonímia. Desta forma, quaisquer informações inéditas, opiniões e hipóteses, bem como nomes novos, não estão disponíveis na literatura zoológica. Pessoas interessadas devem estar cientes de que referências públicas ao conteúdo deste estudo, na sua presente forma, somente devem ser feitas com aprovação prévia do autor.

Notice

This work is a partial requirement for the PhD degree in Zoology and, as such, should not be considered as a publication in the sense of the International Code of Zoological Nomenclature (article 9) (although it is available without restrictions) therefore, any nomenclatural acts herein proposed are considered void for the principles of priority and homonymy. Therefore, any new information, opinions, and hypotheses, as well as new names, are not available in the zoological literature. Interested people are advised that any public reference to this study, in its current form, should only be done after previous acceptance of the author.

SUMÁRIO

Dedicatória	iv
Agradecimentos	vi
Resumo	xii
Abstract	xiii
Apresentação	xiv
Phylogenetic systematics of the driftwood catfishes (Siluriformes: Auchenipteridae):	
An approach combining morphological and molecular data	1
Abstract	2
Introduction	3
Material and Methods	20
Results	30
Character description	30
Diagnosis	153
Discussion	209
Acknowledgments	223
References	224
Tables	247
Figures	252
Appendix	274

List of Tables

Table 1. Voucher specimens included in the molecular analysis	247
Table 2. Genes and primers used in the study	250
Table 3. Summary statistics for each gene partition	251

List of Figures

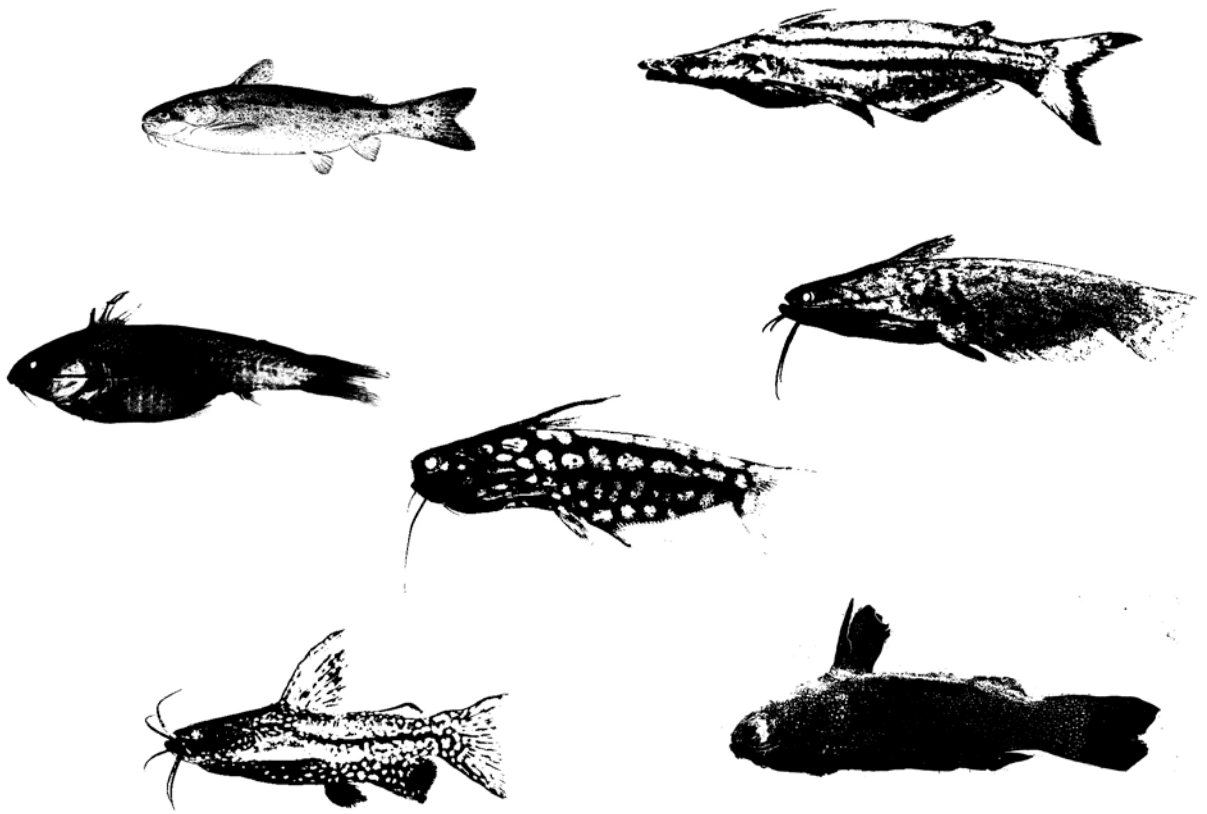
Figure 1. Head on dorsal view of <i>Entomocorus gameroi</i> and <i>Liosomadoras oncinus</i>	252
Figure 2. Head on dorsal view of <i>Auchenipterus nuchalis</i> and <i>Centomochlus existimatus</i>	253
Figure 3. Scheme of the ventral view of vomer of <i>Tetranematichthys wallacei</i> , <i>Gelanoglanis pan</i> , and <i>Tatia strigata</i>	254
Figure 4. Medial view of the lower jaw of view of <i>Centomochlus existimatus</i> , <i>Tympanopleura brevis</i> , and <i>Tatia strigata</i>	255
Figure 5. Medial view of the lower jaw of view of <i>Pseudauchenipterus affinis</i> and <i>Auchenipterus nuchalis</i>	256
Figure 6. Lateral view of suspensorium of <i>Auchenipterus nuchalis</i>	257
Figure 7. Lateral view of suspensorium of <i>Tympanopleura brevis</i>	257
Figure 8. Lateral view of suspensorium of <i>Pseudauchenipterus affinis</i>	258
Figure 9. Lateral view of suspensorium of <i>Asterophysus batrachus</i>	258
Figure 10. Compound centrum and associated structures of <i>Tetranematichthys wallacei</i>	259
Figure 11. Compound centrum and associated structures of <i>Auchenipterus nuchalis</i>	260
Figure 12. Lateral view of pectoral girdle of <i>Gelanoglanis pan</i>	261
Figure 13. Dorsal view of pelvic girdle of <i>Tympanopleura brevis</i>	262
Figure 14. Dorsal view of pelvic girdle of <i>Auchenipterus nuchalis</i>	263
Figure 15. Dorsal view of pelvic girdle of <i>Centomochlus existimatus</i>	264
Figure 16. Dorsal view of pelvic girdle of <i>Pseudauchenipterus affinis</i>	265

Figure 17. Dorsal view of pelvic girdle of <i>Tetranematichthys wallacei</i>	266
Figure 18. Strict consensus of maximally parsimonious trees based on combined data	267
Figure 19. Strict consensus of maximally parsimonious trees based on combined data of outgroup	268
Figure 20. Strict consensus of maximally parsimonious trees based on combined data of Auchenipteridae	269
Figure 21. Strict consensus of maximally parsimonious trees based on combined data of Centromochlinae	270
Figure 22. Strict consensus of maximally parsimonious trees based on combined data of Auchenipterinae	271
Figure 23. Phylogenetic tree based on Bayesian Inference of combined data of outgroup and Centromochlinae	272
Figure 24. Phylogenetic tree based on Bayesian Inference of combined data of Auchenipterinae	273

List of Appendixes

Appendix 1 to 6. Reproduction of phylogenetic relationships of Auchenipteridae from previous authors	274
Appendix 7. Comparative material examined	280
Appendix 8. Character state matrix of 261 morphological characters	297
Appendix 9. List of transformation and total number of steps for each character from Parsimony analysis of combined data	325
Appendix 10. List of synapomorphy for each clade and autapomorphy for each taxa	341
Appendix 11. Parsimony tree based only in morphological data	360
Appendix 12. Molecular phylogenetic tree from Maximum Likelihood analysis of outgroup	361
Appendix 13. Molecular phylogenetic tree from Maximum Likelihood analysis of Auchenipteridae	362

*"Dedico esta tese à Richard Vari, por ser uma
inspiração à ictiologia e por sua essencial colaboração".*



Resumo. Auchenipteridae possui uma extensa e confusa história taxonômica e filogenética. Diversos estudos desenvolvidos desde 1766 envolvendo descrições de espécies geraram resultados controversos a cerca da composição da família e suas relações de parentesco. A deficiência no conhecimento da sistemática e diversidade da família tem dificultado a compreensão sobre a história evolutiva, uma vez que o potencial informativo morfológico, molecular, e biogeográfico ainda não foi totalmente explorado. Um estudo filogenético compreensivo e densamente amostrado das relações de parentesco das espécies de Auchenipteridae, uma família de bagres Neotropical inseminadores, é aqui documentado através de um conjunto de dados combinados, morfológicos e moleculares. O presente estudo objetivou incluir a maioria das espécies de Auchenipteridae (109 espécies), bem como diversos membros de outras famílias de Siluriformes representando o grupo externo (28 espécies de Mochokidae, Aspredinidae, Doradidae, Ariidae, Pimelodidae, Cetopsidae, e Diplomystidae) para contemplar a grande diversidade de formas existente dentro de Siluriformes, fornecendo uma robusta comparação entre os táxons além de uma série de informações de diferentes fontes incluindo dados morfológicos (261 caracteres) e moleculares (2814 caracteres de quatro genes: *COI*, *16S*, *RAG2* e *MYH6*). A análise de parcimônia baseada em dados combinados produziu 1691 árvores maximamente parcimoniosas e o consenso estrito corroborou a monofilia da superfamília Doradoidea e de Auchenipteridae e, também, de suas duas subfamílias Centromochlinae e Auchenipterinae. A nova proposta de classificação aumenta o número de tribos em Auchenipteridae, de duas para nove, evidenciando os seguintes grandes grupos dentro de Auchenipterinae: Liosomadoradini, Trachelyopterini, Asterophysini, Auchenipterini, and Ageneiosini; e quatro novas tribos em Centromochlinae: Gelanoglanini, Gephyromochlini, Centromochlini, e Glanidini. Adicionalmente, a maioria dos gêneros de auchenipterídeos foi recuperada como monofilética, exceto por *Centromochlus* e *Tatia*. *Centromochlus* é restringido a somente três espécies, enquanto que *Tatia* é recuperado como gênero mais diverso incluindo as atuais espécies *Centromochlus simplex*, *C. reticulatus* e *Pseudotatia parva*, aqui realocadas. Para resolver a parafilia de *Centromochlus* e *Tatia*, dois novos gêneros de Centromochlinae são propostos e uma reorganização nomenclatural destes gêneros é feita. Adicionalmente, *Glanidium* e *Trachycorystes* resultaram como parafiléticos, e uma nova combinação é proposta para *Glanidium leopardum*, revalidando *Gephyromochlus* para alocar este táxon e também um novo gênero de Auchenipterinae para alocar *Trachycorystes menezesi*. Não obstante, *Ageneiosus* foi recuperado como parafilético, uma vez que *A. militaris* foi recuperado como grupo irmão do clado *Ageneiosus* e *Tympanopleura*. A parafilia de *Ageneiosus* parece ser um artefato de dados morfológicos faltantes para *A. militaris* e até os mesmos serem incluídos na análise para realmente testar a posição desta espécie, os dois gêneros são mantidos como válidos. Uma lista de sinapomorfias e as diagnoses dos clados são apresentadas sob uma nova proposta de classificação. Ainda, as relações de parentesco e a monofilia dos gêneros e grandes grupos são discutidas e comparadas à proposições prévias.

Abstract. The Auchenipteridae have an extensive and confusing taxonomic and phylogenetic history. Several studies developed since 1766 involving descriptions of species generated controversial results about the composition of the family and their interrelationships. The weakness of the systematic knowledge and diversity of the family hinders the understanding about the evolutionary history since the informative potential of morphology, molecules and biogeography was not yet fully explored. A comprehensive and densely sampled phylogenetic study of the species relationships of the Auchenipteridae, a Neotropical family of inseminating catfishes, is here documented based on combined datasets, morphological and molecular. The present study aimed to include most species of Auchenipteridae (109 species), as well as several members of other siluriform families representing the outgroup (28 species comprising Mochokidae, Aspredinidae, Doradidae, Ariidae, Pimelodidae, Cetopsidae, and Diplomystidae) to embrace the greater diversity of forms existing within Siluriformes, providing a robust comparison between the taxa and providing therefore a series of information from different sources including morphology (261 characters) and molecular data (2814 characters based on four genes: *COI*, *16S*, *RAG2*, and *MyH6*). The parsimony analysis based on combined data yielded 1691 maximally parsimonious trees and the strict consensus corroborated the monophyly of the superfamily Doradoidea, the family Auchenipteridae and its two subfamilies, Centromochlinae and Auchenipterinae as well. The new classificatory proposal also raises the number of tribes within Auchenipteridae from two to nine, evidencing the following major groups within Auchenipterinae: Liosomadoradini, Trachelyopterini, Asterophysini, Auchenipterini, and Ageneiosini; and in Centromochlinae: Gelanoglanini, Gephyromochlini, Centromochlini, and Glanidini. Additionally, most of auchenipterid genera were recovered as monophyletic, except for *Centromochlus* and *Tatia*. *Centromochlus* is restricted to only three species while *Tatia* is recovered as the most specious centromochline genus including the currently *Centromochlus simplex*, *C. reticulatus* and *Pseudotatia parva*, herein reallocated. To address the parphyly of *Centromochlus* and *Tatia*, two new genera of Centromochlinae were proposed and a nomenclatural reorganization of the species in these genera was conducted. Furthermore, *Glanidium* and *Trachycorystes* resulted as paraphyletic, and a new combination for *Glanidium leopardum*, resurrecting *Gephyromochlus*, to allocate this taxa and a new genus of Auchenipterinae to allocate *Trachycorystes menezesi* were proposed. Notwithstanding, *Ageneiosus* was recovered as paraphyletic since *Ageneiosus militaris* was recovered as sister group to *Ageneiosus* and *Tympanopleura*. The parphyly of *Ageneiosus* seems to be an artifact of morphological missing data for *A. militaris* and until these data are included in the analysis to readily test the position of this species, both genera are maintained as valid. A synapomorphy list and the diagnosis for each clade are presented under a new classification proposal. Furthermore, the interrelationship and monophyly of the genera and major groups are discussed and compared to previous propositions.

Apresentação. A presente tese está sob forma de artigo científico, formatado de acordo com as normas da revista *Zoological Journal of the Linnean Society*, para a qual será submetida. As normas de submissão de artigos para tal revista são fornecidas na seção de apêndices. A tese consiste no arranjo de um único artigo científico redigido em inglês e de pleno acordo com as recomendações exigidas pelo Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. O capítulo único da tese apresenta os resultados obtidos do estudo filogenético da família Auchenipteridae (Ostariophysi: Siluriformes) gerados a partir de dados combinados (3075 caracteres), morfológicos (261 caracteres) e moleculares (2814 caracteres). Os dados moleculares incluem dos genes mitocondriais (*COI* e *16S*) e dois genes nucleares (*RAG2* e *MyH6*). A análise filogenética dos integrantes de Auchenipteridae contempla a maioria das espécies atualmente conhecidas e um grupo externo abrangente incluindo seis famílias de bagres. Os resultados obtidos da análise de Máxima Parcimônia corroboram o monofiletismo da superfamília Doradoidea, de Auchenipteridae e suas duas subfamílias, bem como dos gêneros e linhagens atualmente reconhecidos, exceto por *Centromochlus*, *Tatia*, *Glanidium* e *Trachycorystes*, os quais são rearranjados sob uma nova proposta de classificação e quatro novos gêneros são propostos. Adicionalmente são propostas nove novas tribos para as linhagens pertencentes à Auchenipterinae e Centromochlinae. Ainda são fornecidas as diagnoses para os clados mais inclusivos, bem como para todos os gêneros da família. Comparativamente, são apresentadas as árvores alternativas resultantes de diferentes critérios de análise (Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana) e as relações da família, suporte de ramos e sinapomorfias são discutidas numa visão geral.

Classification

Family Auchenipteridae Bleeker, 1862

Subfamily Centromochlinae Bleeker, 1862

Gelanoglanini, new tribe

Genus *Gelanoglanis* Böhlke, 1980

Gephyromochlini, new tribe

Genus *Gephyromochlus* Hoedmann, 1961

Tribe Centromochlini Bleeker, 1862

New genus "A"

Genus *Centromochlus* Kner, 1858

Glanidini, new tribe

New genus "B"

Genus *Glanidium* Lütken, 1874

Genus *Tatia* Miranda-Ribeiro, 1911

Subfamily Auchenipterinae Bleeker, 1862

Liosomadoradini, new tribe

Genus *Liosomadoras*

Tribe Trachelyopterini Bleeker, 1862

Subtribe Trachelyopterina Bleeker, 1862

Genus *Spinipterus* Akama and Ferraris, 2011

Genus *Trachelyopterus* Valenciennes, 1840

Trachycorystina, new subtribe

Genus *Tocantinsia* Mees, 1974

Genus *Trachycorystes* Bleeker, 1858

Auchenipterichthyina, new subtribe

Genus C, New "*T. menezesi*"

Genus *Auchenipterichthys* Bleeker, 1862

Genus *Trachelyichthys* Mees, 1974 *sedis mutabilis*

Genus *Trachelyopterichthys* Bleeker, 1862 *sedis mutabilis*

Tribe Asterophysini Bleeker, 1862

Genus *Asterophysus* Kner, 1857

Tribe Auchenipterini Bleeker, 1862

Genus *Pseudauchenipterus* Bleeker, 1862

Genus *Entomocorus* Eigenmann, 1917

Genus *Pseudepapterus* Steindachner, 1915

Genus *Epapterus* Cope, 1878

Genus *Auchenipterus* Valenciennes, 1840

Tribe Ageneiosini Bleeker, 1862

Genus *Tetranematichthys* Bleeker, 1858

Genus *Tympanopleura* Eigenmann, 1912

Genus *Ageneiosus* La Cepède, 1803