

Henrique Rosa Varella

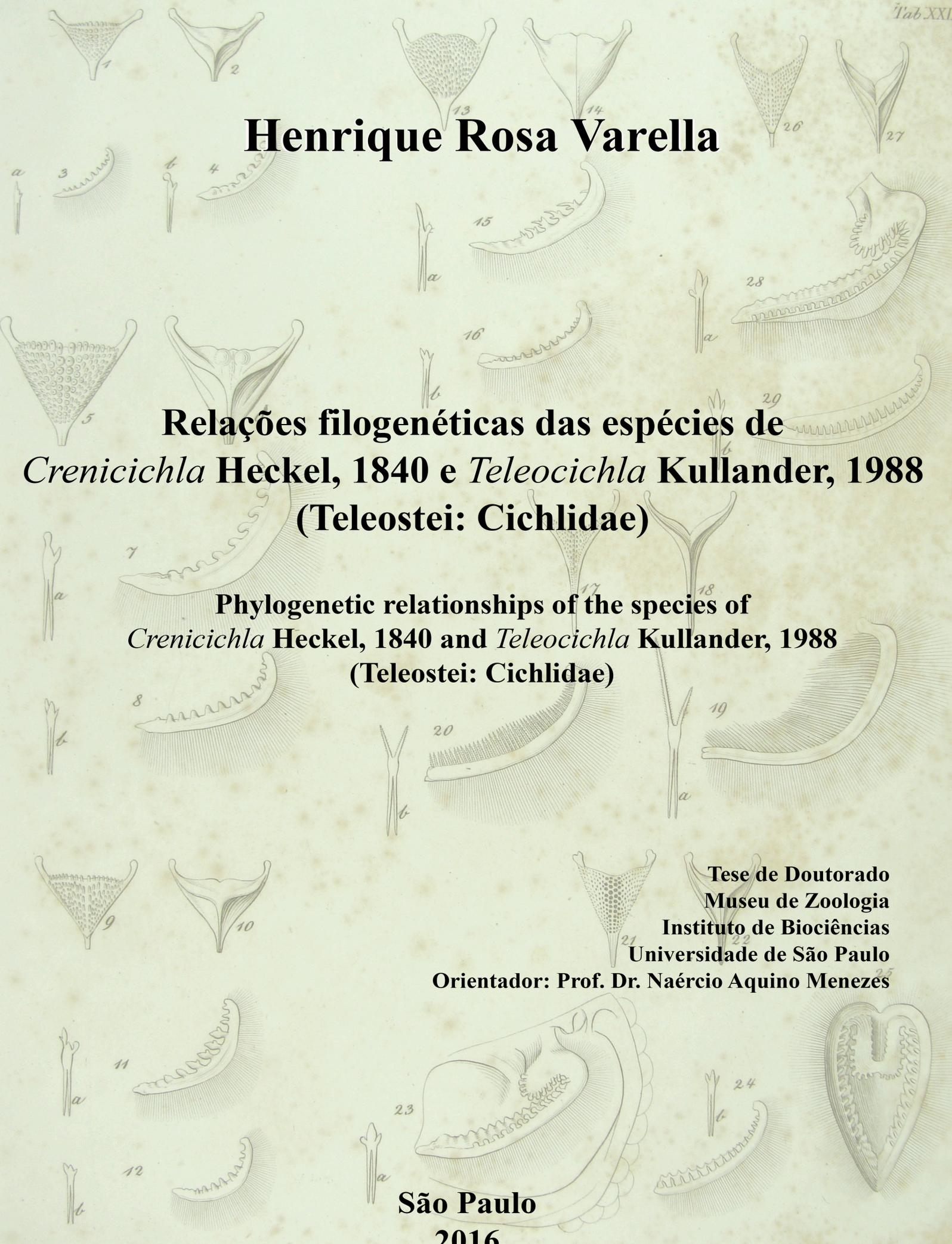
Relações filogenéticas das espécies de *Crenicichla* Heckel, 1840 e *Teleocichla* Kullander, 1988 (Teleostei: Cichlidae)

Phylogenetic relationships of the species of *Crenicichla* Heckel, 1840 and *Teleocichla* Kullander, 1988 (Teleostei: Cichlidae)

Tese de Doutorado
Museu de Zoologia
Instituto de Biociências
Universidade de São Paulo

Orientador: Prof. Dr. Naércio Aquino Menezes

São Paulo
2016



Henrique Rosa Varella

**Relações filogenéticas das espécies de *Crenicichla*
Heckel, 1840 e *Teleocichla* Kullander, 1988
(Teleostei: Cichlidae)**

Phylogenetic relationships of the species of *Crenicichla* Heckel, 1840
and *Teleocichla* Kullander, 1988 (Teleostei: Cichlidae)

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo para a obtenção do
título de Doutor em Ciências, na Área de
Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Naércio Aquino Menezes

São Paulo

2016

Para Dani e nosso(a) filhote
que cresce dentro dela.

Varella, Henrique R.

Relações filogenéticas das espécies de *Crenicichla* Heckel, 1840 e *Teleocichla* Kullander, 1988 (Teleostei: Cichlidae). 330 páginas

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Sistemática 2. Filogenia 3. Taxonomia 4. Evolução 5. Anatomia

Ilustração da capa: Tab. XXIX e XXX de Heckel (1840)

I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Naércio Aquino Meezes

Orientador

Aviso

Essa tese é parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de doutor em Zoologia e, para fins nomenclaturais, não deve ser vista como uma publicação no senso do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Dessa forma, quaisquer informações inéditas, opiniões, hipóteses e conceitos novos não estão disponíveis na literatura zoológica. Pessoas interessadas devem estar cientes de que referências públicas ao conteúdo desse estudo somente devem ser feitas com aprovação prévia do autor.

Notice

This dissertation is a partial requirement for the Doctoral degree in Zoology and as such should not be considered as publication in the sense of the International Code of Zoological Nomenclature. Therefore, any new data, opinions, hypothesis and concepts expressed herein are not available in the zoological nomenclature. Readers are advised that further copying or public reference to this document should only be done after previously acceptance of the author.

Agradecimentos

Agradeço especialmente ao professor Naércio Menezes, pela dedicação à função de orientação e pelo apoio às minhas decisões em relação ao estudo e ao projeto. Além disso, por ter me aceitado como seu aluno em estudos com Cichlidae, mesmo que esse grupo não seja a sua especialidade. Ao Dr. Sven Kullander, do Museu Sueco de História Natural, pela oportunidade de fazer um estágio no exterior sob sua supervisão, pela incrível hospitalidade e dedicação durante todo o tempo que passei em Estocolmo, no museu e em sua casa. Muito obrigado pelas discussões e pelos ensinamentos que foram de Cichlidae à ética e política.

Ao Sven, ao Dr. Carlos Lucena (PUC-RS), à Profª. Maria Isabel Landim (MZUSP) e ao Prof. Hernán López-Fernández (ROM) pela generosidade e receptividade em relação à minha entrada no mundo dos ciclídeos e pelos convites para participar de projetos e desenvolver artigos em parceria. Aos professores Cristiano Moreira (MNRJ), Jansen Zuanon (INPA) e aos pesquisadores Mark Sabaj Pérez (ANSP), Flávio Lima (UNICAMP) e Ricardo Britzke (UNESP), entre outros, pelos trabalhos realizados em parceria durante esses anos de doutorado.

Agradeço a todos os curadores, funcionários e estudantes das instituições que visitei e de coleções que forneceram material para este estudo por meio de empréstimos. A seguir listo e agradeço aos curadores mas, por favor, sintam-se todos recebendo minha gratidão: Ricardo Castro e Flávio Bockmann (LIRP-USP); Júlio Garavello e Alexandre Oliveira (LISDEBE), Carla Pavanelli e Weferson da Graça (UEM); Oscar Shibatta (MZUEL); Vinicius Abilhoa (MHNCI); Roberto Reis e Carlos Lucena (MCP/PUC-RS); Amalia Miquelarena e Hugo Lopez (ILPLA e MLP, La Plata); Ricardo Ferriz (MACN, Buenos Aires); Lúcia Rapp Py-Daniel e Jansen Zuanon (INPA), Carolina Doria (UNIR); James Maclaine, Ralf Britz e Oliver Crimmen (BMNH), Sonia Fisch-Muller (MHNG), Ronald de Ruiter (Naturalis – ZMA, RMNH), Ernst Mikschi (NMW), Patrice Pruvost (MNHN), Kevin Swagel (FMNH), Luiz Rocha, Dave Catania e Jon Fong (CAS).

Agradeço a Jens Gottwald, Oliver Lucanus, José Birindelli, José Sabino, Marcelo Krause, CMC Leite e Nathan Lujan por disponibilizar as fotografias de espécimes vivos que ilustraram essa tese.

Agradeço aos professores da Seção de Peixes do Museu de Zoologia da USP, Heraldo Britski, Mario de Pinna, Aléssio Datovo e José Lima de Figueiredo. Mais diretamente, gostaria de agradecer ao Aléssio Datovo pela atenção ao me orientar em relação a várias dúvidas sobre as análises cladísticas. Ao meu japonês preferido, Osvaldo Oyakawa, pelas conversas e

companheirismo no Museu. Ao Michel Gianeti e à Dona Vera, temos muita sorte de poder ter funcionários como vocês conosco todos os dias. Aos demais funcionários do Museu (bibliotecas, limpeza, segurança, manutenção e CAFÉ) pelo trabalho imprescindível que fazem, tão importante para que realizemos nossos estudos com tranquilidade. Agradeço também aos professores Marcelo Carvalho e Mônica Toledo-Piza Ragazzo do Instituto de Biociências da USP pelo apoio acadêmico na pós-graduação assim como aos funcionários da secretaria de pós e tesouraria do IB, que sempre me ajudaram com trâmites burocráticos dos quais em geral tenho pouca afeição.

Marina Loeb, Túlio Teixeira, Manoela Marinho, Fernando Dagosta e Priscila Camelier, muito obrigado pela troca de favores, idéias, aflições e alegrias durante grande parte do tempo de meu doutorado. Aos companheiros mais recentes de labuta (Murilo Pastana, Gustavo Ballen, Luiz Peixoto, Vinícius Espindola, William Ohara, Vitor Abrahão, Verônica Slobodian), obrigado pela convivência e pela mudança de ares que proporcionaram à Seção de Peixes. Aos companheiros das antigas (José Birindelli, Flávio Lima, André Netto-Ferreira, Leandro Souza, Carine Chamon, Ilana Fichberg, Pedro Holanda, entre outros), agradeço pela ajuda e orientação nos meus primeiros anos de MZUSP.

Agradeço à FAPESP pelo apoio financeiro por meio de bolsa e reserva técnica durante todo o período do doutorado (processo 2011/14630-0), inclusive financiando uma Bolsa de Estágio em Pesquisa no Exterior (BEPE processo 2013/17056-9).

Agradeço também aos meus amigos não-biólogos, pelos escapes da vida zoológica responsáveis pela minha saúde mental. À minha família (Gui, Leu, Nina, Tião e Lucinha) pelo amor e apoio incondicional que sempre recebi em todas as fases da vida.

Especialmente, muito especialmente, quero agradecer à minha esposa e companheira Dani, que tem percorrido comigo esse caminho desde o comecinho e que, assim como eu, não via a hora dessa fase ser finalizada. Agradeço pela paciência e pelos incentivos diários. Gostaria que soubesse que você, agora junto com nosso(a) filhote, é a grande motivação para a busca pela minha maturidade profissional e de vida.

Sumário

Resumo	x
Abstract	xi
Lista de tabelas e figuras	xii
1. Introdução	1
1.1. Histórico taxonômico	5
1.2. Posição filogenética e relações interespecíficas.....	11
1.3. Objetivos	16
2. Material e Métodos	17
2.1. Seleção dos táxons terminais	17
2.2. Aquisição e preparação do material.....	21
2.3. Nomenclatura anatômica.....	21
2.4. Ilustrações dos caracteres	22
2.5. Análise filogenética	22
3. Resultados	27
3.1. Descrição dos caracteres	27
3.1.1. Escamas.....	27
3.1.2. Nadadeiras.....	46
3.1.3. Padrões de colorido	53
3.1.4. Miscelânea: Morfologia externa	79
3.1.5. Sistema da linha látero-sensorial cefálica	91
3.1.6. Esqueleto axial.....	100
3.1.7. Suspensório (incluindo caracteres associados aos dentes e maxilas)	110
3.1.8. Cintura peitoral	131
3.1.9. Neurocrânio.....	134
3.1.10. Arcos branquiais	152
3.1.11. Arco hióide.....	177
3.1.12. Cintura pélvica	181

3.2. Reconstrução filogenética.....	184
3.3. A escolha de Eigenmann & Bray (1894) e a nova proposta de classificação	190
4. Discussão.....	194
4.1. Posicionamento filogenético do gênero <i>Crenicichla</i> em Cichlinae	194
4.2. Monofiletismo do gênero <i>Crenicichla</i>	196
4.3. Relações interespecíficas em <i>Crenicichla</i>	199
4.3.1. Subgêneros em <i>Crenicichla</i>	204
<i>Crenicichla</i> Heckel, 1840, subgênero-tipo	204
Clado 132 – <i>Batrachops</i> Heckel, 1840, subgênero	207
Clado 171 – <i>Teleocichla</i> Kullander, 1988, subgênero	209
Clado 130 – <i>Hemeraia</i> , novo subgênero.....	211
Clado 125 – <i>Saxatilia</i> , novo subgênero	212
Clado 110 – <i>Lugubria</i> , novo subgênero.....	214
Clado 139 – <i>Lacustria</i> , novo subgênero	216
5. Conclusões.....	222
5.1. Comentários finais	223
Referências bibliográficas.....	225
Apêndice 1 – Lista de material examinado na análise filogenética.....	235
Apêndice 2 – Matriz de dados de 211 caracteres codificados para 88 táxons terminais.....	248
Apêndice 3 – Lista de sinapomorfias não-ambíguas de clados e táxons terminais na única árvore mais parcimoniosa obtida pela análise cladística utilizando pesagem implícita (k=3)..	266
Apêndice 4 – Lista das transformações de cada caráter baseada na única árvore mais parcimoniosa obtida pela análise cladística utilizando pesagem implícita (k=3).....	281
Apêndice 5 – Tabela com o número de passos (s) e a variação dos índices de consistência (ic) e retenção (ir) de cada caráter em relação às seis árvores fundamentais obtidas a partir da análise com pesagens iguais e em relação à árvore obtida por meio da análise utilizando pesagem implícita (k=3); W é o peso de cada caráter na análise com a pesagem implícita.....	313

Apêndice 6 – Tabela com os dados referentes às árvores obtidas por meio da análise com pesagem implícita aplicando diferentes valores de k. Cladogramas resultantes dessas análises, assim como aqueles obtidos com as análises com pesagem sucessiva, também são apresentados.....	281
--	-----

Resumo

São reconhecidos 90 nomes específicos válidos de *Crenicichla* e oito de *Teleocichla*. Juntos, os dois gêneros-alvo do presente estudo compreendem quase 1/5 da diversidade total de Cichlinae, subfamília neotropical de Cichlidae. Apesar das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* formarem um clado bem corroborado através de filogenias baseadas tanto em dados morfológicos quanto em dados moleculares, as relações entre as suas espécies foram ainda pouco estudadas. Os dois estudos filogenéticos de *Crenicichla* conhecidos são parcialmente discordantes entre si e incorporaram apenas uma parcela da diversidade do grupo. Baseados apenas em dados moleculares, não foram acompanhados por um estudo de caracteres morfológicos que indicariam as sinapomorfias ou características diagnósticas para identificação dos grupos monofiléticos delimitados. No presente estudo, os principais objetivos consistem em testar o monofiletismo do grupo formado pelas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* e identificar e definir unidades monofiléticas dentro desse grupo, com base na análise cladística de caracteres morfológicos. Como objetivo secundário, são testadas as recentes hipóteses de relações filogenéticas dessas espécies com as demais espécies de ciclídeos neotropicais. Foram incluídas todas as espécies válidas de *Teleocichla* e 54 espécies válidas de *Crenicichla* (60% das espécies válidas), além de uma espécie nova de *Teleocichla* e cinco prováveis espécies novas de *Crenicichla*. 20 representantes de diferentes linhagens de Cichlinae foram incluídos, totalizando 88 táxons terminais. As análises cladísticas foram realizadas a partir de uma matriz com 211 caracteres provenientes do estudo comparado de morfologia externa, incluindo padrões de colorido e osteologia. Além da análise com pesagens igualitárias, foram explorados também os resultados das análises com pesagem implícita utilizando diferentes valores da variável k e com pesagem sucessiva. A partir da comparação e discussão dos resultados obtidos a partir das diferentes análises, a topologia obtida através da análise com pesagem implícita utilizando o valor de $k=3$ foi escolhida para obtenção das inferências filogenéticas. Duas classificações alternativas foram discutidas e, a fim de minimizar mudanças nomenclaturais, aquela baseada no reconhecimento de subgêneros de *Crenicichla* correspondendo aos grupos monofiléticos encontrados foi preferida em detrimento da proposta baseada no reconhecimento de vários gêneros. Isso porque o posicionamento de *Crenicichla macrophthalma* (espécie-tipo de *Crenicichla*) continua sendo considerado instável. O gênero *Crenicichla* é corroborado como um grande clado formado por todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* incluídas e é sustentado por 40 sinapomorfias não-ambíguas. Um complexo cenário foi encontrado quanto às relações entre as espécies de *Crenicichla*, com várias linhagens dentro desse grande grupo, assim como era previsto de acordo com estudos filogenéticos prévios. As relações entre essas linhagens, por outro lado, são ainda instáveis, podendo variar de acordo com os diferentes tipos de pesagem aplicados e apresentam algumas divergências em relação aos estudos prévios, que também divergem entre si. *Teleocichla* é um grupo monofilético dentro de *Crenicichla* e foi considerado como um de seus oito subgêneros. O subgênero *Crenicichla* é constituído apenas por *Crenicichla macrophthalma*. Os seis subgêneros restantes (*Wallaciia*, *Batrachops*, *Hemeraia*, *Saxatilia*, *Lugubria* e *Lacustria*) correspondem totalmente ou parcialmente a grupos de espécies de *Crenicichla* previamente existentes na literatura. Em *Lacustria*, quatro complexos de espécies foram delimitados: *C. missioneira*, *C. scotti*, *C. jaguarensis* e *C. lacustris sensu stricto*. Foram listadas as espécies nominiais de cada subgênero e uma diagnose para auxiliar a identificação dos mesmos foi elaborada. Uma nova hipótese de relações de *Crenicichla* em Cichlinae é inferida a partir da análise realizada, na qual *Crenicichla* é grupo-irmão de um clado formado por *Chaetobranchus flavescens* e todos os representantes de Cichlasomatini e Geophagini incluídos.

Abstract

Ninety valid species of *Crenicichla* and eight of *Teleocichla* are currently recognized. Together, the target-genera of this study represent almost 1/5 of the diversity of Cichlinae, a Neotropical subfamily of Cichlidae. Although the species of *Crenicichla* and *Teleocichla* are part of a monophyletic group, corroborated by phylogenies based on both morphological and molecular data, the relationships among the species included are not well-established. The two previous phylogenetic studies partially disagree with each other and included only part of the diversity of the group. Based only on molecular data, these studies were not supported by a morphological study that would indicate synapomorphies or diagnostic characters for the identification of the monophyletic groups proposed. The primary objectives of the present study are to test the monophyly of the group formed by the species of *Crenicichla* and *Teleocichla* and to identify and define monophyletic unities within this group using morphological characters. As a secondary objective, this study also aims to test the recent hypotheses of phylogenetic relationships between the species of *Crenicichla* and *Teleocichla* and the remaining Neotropical cichlids. All the valid species of *Teleocichla* and 54 species of *Crenicichla* (60% of the valid species) were included, as well as one new species of *Teleocichla* and five new species of *Crenicichla*. Twenty representatives of different lineages of Cichlinae were also included, resulting in a total of 88 terminal taxa. Cladistic analyses were performed on a matrix of 211 characters derived from a comparative study of external morphology, including color patterns, and osteology. Besides the equal-weighting analysis, other analyses using different weighting systems were explored, such as successive weighting and implied weighting using different values of the variant k . After comparison and discussion of the results obtained by the different analyses, the topology obtained by the analysis with implied weighting using $k=3$ was chosen as the base for phylogenetic inferences. Two alternative classifications were discussed and the one based on the choice of subgenera instead of genera to represent the monophyletic groups found was preferred to minimize nomenclatural changes, especially because the position of *Crenicichla macrophthalmalma* (type-species of *Crenicichla*) is still considered instable. The genus *Crenicichla* is corroborated as a monophyletic group formed by all species of *Crenicichla* and *Teleocichla* included, and is supported by 40 synapomorphies. Within the genus, a complex scenario is found with many lineages, as also pointed out in previous studies. However, the relationships between these lineages are instable, being variable according to the different weighting systems used and partially in disagreement with respect to previous studies. *Teleocichla* is a monophyletic group within *Crenicichla* and is, consequently, considered one of the eight subgenera of *Crenicichla*. The subgenus *Crenicichla* is represented only by *C. macrophthalmalma*. The remaining six subgenera (*Wallaciia*, *Batrachops*, *Hemeraia*, *Saxatilia*, *Lugubria* and *Lacustria*) correspond totally or partially to species groups previously proposed for *Crenicichla*. Within *Lacustria*, four species complexes were delimited: *C. missioneira*, *C. scottii*, *C. jaguarensis* and *C. lacustris sensu stricto*. Nominal species of each subgenus were listed and diagnoses for their identification were performed. A new hypothesis of relationships between *Crenicichla* and Cichlinae is inferred based on the results of the analysis, in which *Crenicichla* is sister-group to the clade formed by *Chaetobranchus flavescens* and all the representatives of Cichlasomatini and Geophagini included.

Lista de tabelas e figuras

Tabela. 1. Lista sinonímica dos gêneros e espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*. Espécies válidas apresentadas em ordem alfabética, espécies nominais referentes à cada uma das espécies válidas apresentadas por ordem de data de publicação.....4 e 5

Tabela no Apêndice 5

Tabela com o número de passos (s) e a variação dos índices de consistência (ic) e retenção (ir) de cada caráter em relação às seis árvores fundamentais obtidas a partir da análise com pesagens iguais e em relação à árvore obtida por meio da análise utilizando pesagem implícita ($k=3$); W é o peso de cada caráter na análise com a pesagem implícita.....314 e 315

Tabela no Apêndice 6

Tabela com os dados referentes às árvores obtidas por meio da análise com pesagem implícita aplicando diferentes valores de k.....316

Fig. 1. Esquema sobre o desenvolvimento de estudos de taxonomia dos gêneros *Crenicichla* e *Teleocichla* longo do tempo, a partir dos principais trabalhos de revisão (Parte 1).....8

Fig. 2. Esquema dos principais estudos de taxonomia dos gêneros *Crenicichla* e *Teleocichla* longo do tempo (Parte 2).....9

Fig. 3. Topologias resumidas de alguns estudos de relações filogenéticas em Cichlidae, com destaque às relações de *Crenicichla* e *Teleocichla*.....12

Fig. 4. Topologias resumidas de alguns estudos de relações filogenéticas de Cichlidae e *Crenicichla* (parte 2)13

Fig. 5. Ilustração esquemática do arranjo das escamas na região do *aductor mandibulae*: a) *Crenicichla haroldoi*, MZUEL 1878, 86,9 mm CP; b) *Crenicichla* sp. "PARANAÍBA", MZUSP 104098, 99,9 mm CP; c) *Crenicichla jupiaensis*, MZUSP 4366, 81,7 mm CP. Refere-se aos caracteres 0 e 1.29

Fig. 6. Ilustração esquemática da distribuição das escamas ctenóides (em cinza) e ciclóides (em vermelho no corpo. Contorno-base elaborado a partir de *Crenicichla hemera*, MZUSP 40292, 83,7 mm CP. a) *Retroculus xinguensis*, MZUSP 33058, 94,0 mm CP; b) *Cichlasoma araguaiense*, MZUSP 4944, 47,3 mm CP; c) *Crenicichla macrophthalma*, MZUSP 57731, 163,0 mm CP; d) *Crenicichla vittata*, MZUSP 16052, 203,2 mm CP; e) *Crenicichla reticulata*, MZUSP 63261, 1, 138,3 mm CP; f) *Crenicichla phaiospilus*, MZUSP 35997, 228,0 mm CP; g) *Crenicichla hemera*, MZUSP 40292, 83,7 mm CP; h) MZUSP 108415, 270,0 mm CP. Refere-se aos caracteres 6 a 8.....33

Fig. 7. Desenho esquemático ilustrando o tamanho relativo das escamas da linha lateral em relação às escamas adjacentes. Baseado em *Acarichthys heckeli* (à esquerda) e *Crenicichla hadrostigma* à direita. Refere-se ao caráter 14.39

Fig. 8. Formato das escamas na região médio-lateral do corpo (região delimitada com o retângulo preto). a) *Acarichthys heckelii*, MZUSP 46464; b) *Crenicichla iguassuensis*, NUP 6710 (juvenil, 97,6 mm CP; c) *Crenicichla strigata*, MZUSP 103400, 140,0 mm CP. Refere-se ao caráter 16.41

Fig. 9. Nadadeira caudal de *Crenicichla reticulata*, MZUSP 63261, 1, 138,3 mm CP. Refere-se aos caracteres 24 e 25.45

Fig. 10. *Crenicichla notophthalmus*, macho (acima), fêmea (abaixo), espécimes não-preservedos. Refere-se aos caracteres 27, 74 e 75. Foto: Jens Gottwald.47

- Fig. 11.** *Crenicichla chicha*, MZUSP 93510, 137.7 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 28 e 30. Foto: C. M. C. Leite.48
- Fig. 12.** Vista lateral da cabeça de: a) *Crenicichla lepidota*, NMW 33101, 157,8 mm CP; b) *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena, MZUSP 93697, 89,8 mm CP; c) *Crenicichla chicha*, MZUSP 109198, 100,7 mm CP; d) *Crenicichla hemera*, MZUSP 40292, 87.3 mm CP. Refere-se aos estados dos caracteres 45 e 46.58
- Fig. 13.** Vista lateral da cabeça de: a) *Crenicichla* sp. Paraná, NUP 7330, 126,4 mm CP; b) *Crenicichla jaguarensis*, não-preservedo (Riberião Três Bocas, rio Tibagi, foto: José Birindelli); c) *Crenicichla tendybaguassu*, não-preservedo (bacia do alto rio Uruguai, foto: Oliver Lucanus); d) *Crenicichla* sp. Paranaíba, NUP 1109A, macho adulto, 84,7 mm CP. Refere-se aos caracteres 47, 48, 50, 51, 52, 54 e 55.60
- Fig. 14.** *Crenicichla hadrostigma*, MCP 40959, 101,0 mm CP. Refere-se aos caracteres 55 e 59.64
- Fig. 15.** *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena: macho (primeiro plano) e fêmea (segundo plano), fotografados vivos no rio Verde, tributário do rio Papagaio, bacia do rio Juruena. Refere-se aos caracteres 56, 57 e 73. Foto: Marcelo Krause.65
- Fig. 16.** *Crenicichla alta*, SU 78954, 115,4 mm CP. Refere-se ao caráter 57.66
- Fig. 17.** *Crenicichla lenticulata*, juvenis (acima) e adulto (abaixo) do rio Negro. Espécimes não-preservedos, mantidos e fotografados em aquário. Refere-se aos caracteres 58, 59 e 60 e 70. Foto: Jens Gottwald.66
- Fig. 18.** *Teleocichla gephyrogramma*, espécime não-preservedo do rio Xingu, fotografado em aquário. Refere-se ao caráter 63. Foto: Jens Gottwald.69
- Fig. 19.** *Teleocichla* sp. Preta, do rio Xingu, ca. 60 mm CP, fotografado logo após captura. Refere-se ao caráter 63. Foto: Nathan Lujan.69
- Fig. 20.** a) Padrão reticulado 1 (caráter 67 [1]), em *Crenicichla reticulata*, MZUSP 63261, 138,3 mm CP. b) Padrão reticulado 2 (caráter 68 [1]), em *Crenicichla yaha*, NUP 1796B, 146,8 mm CP.71
- Fig. 21.** *Crenicichla macrophthalma*, MZUSP 57731, 163,0 mm CP. Refere-se ao caráter 69.72
- Fig. 22.** *Crenicichla haroldoi*, MZUEL 1878, 86,9 mm CP. Refere-se ao caráter 69.73
- Fig. 23.** *Crenicichla lacustris*, fêmea (em primeiro plano) e macho (em segundo plano). Espécimes não-preservedos, mantidos e fotografados em aquário. Refere-se aos caracteres 71, 72, 74 e 75. Foto: Oliver Lucanus.74
- Fig. 24.** *Crenicichla jaguarensis*, macho (acima) e fêmea (abaixo), do Riberião Três Bocas, bacia do rio Tibagi. Fotografados logo após captura. Refere-se ao caráter 75. Foto: José Birindelli.76
- Fig. 25.** *Crenicichla lepidota*: a) MZUSP 83584, macho, 71,2 mm CP; b) MZUSP 83584, fêmea, 56,7 mm CP. Refere-se ao caráter 76.77
- Fig. 26.** *Crenicichla lepidota*, exemplares vivos fotografados na natureza, rio Olho D'Água, Alto rio Miranda bacia do rio Paraguai, Jardim, Mato Grosso do Sul: a) fêmea madura; b) macho; c) fêmea madura com coloração de stress. Refere-se ao caráter 76. Fotos: José Sabino – Natureza em Foco.78
- Fig. 27.** Desenho esquemático da posição das narinas em relação à órbita e o focinho pós-labial (caráter 85). a) *Crenicichla haroldoi*, MZUEL 1878, 86,9 mm CP; b) *Crenicichla reticulata*, MZUSP 63261, 138,3 mm CP.85
- Fig. 28.** *Crenicichla tendybaguassu*, espécime não-preservedo da bacia do rio Uruguai, fotografado em vida. Foto: Oliver Lucanus.86
- Fig. 29.** a) *Crenicichla iguassuensis*, NUP 6710, 97.6 mmSL; b) *Crenicichla* aff. *iguassuensis* BIG LIPS, MHNCI 7057, 96.7 mmSL: bacia do rio Iguçu.87

- Fig. 30.** a) *Crenicichla tesay* NUP 3751, 100.8 mm CP; b) *Crenicichla* aff. *tesay* BIGLIPS, MHNCI 7729, 97.5 mm CP: bacia do rio Iguaçú.87
- Fig. 31.** a) *Crenicichla tapii*, NUP 1795C, 101.5 mm CP; b) *Crenicichla tuca* BIG LIPS, MHNCI10378, 133.2 mm CP.88
- Fig. 32.** Gradação do intumescimento dos lábios em *Crenicichla* aff. *iguassuensis* BIG LIPS, vistas lateral, dorsal e ventral: a) lábios pouco intumescidos, NUP 2439, 81,4 mm CP; b) grau intermediário de intumescimento, MHNCI 7057, 96,7 mm CP; c) lábios muito intumescidos, MHNCI 7099B, 142,4 mm CP. Escala 10 mm.88
- Fig. 33.** Vista aproximadamente lateral da cabeça de (a) *Crenicichla jegui*, espécime não-preservedo do rio Tocantins, ca. 200 mm CP, b) *Crenicichla haroldoi*, MZUEL 1878, 86,9 mm, e (c) *Crenicichla macrophthalma*, MZUSP 57731, 163,0 mm CP. Referente ao caráter 89. Foto de *C. jegui*: Oliver Lucanus.91
- Fig. 34.** Série de ossos infraorbitais em vista lateral esquerda: a) *Crenicichla macrophthalma*, MZUSP 105713, 117,0 mm CP, b) *Crenicichla saxatilis* MZUSP 101130, 102,8 mm CP, c) *Crenicichla missioneira*, MCP 18926, 129,9 mm CP; *Crenicichla jupiaensis*, MZUSP 16048, 62,0 mm CP; e) *Teleocichla* sp. Preta, NRM 65527, 63,3 mm CP; f) *Crenicichla chicha*, MZUSP 93683, 70.2 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 94 a 102.95
- Fig. 35.** Vértebras abdominais mais anteriores, em vista lateral. (a) e (b): ilustrações retiradas de Pellegrin (1904:fig. 8) de *Uaru amphiacantoides* e *Acaronia nassa*, respectivamente. (c) *Crenicichla lugubris*, MZUSP 89526, 200,0 mm CP. Refere-se ao caráter 107.104
- Fig. 36.** Radiografias em vista lateral: a) uma espécie de *Apistogramma* (*Apistogramma* sp. Curuá III, MZUSP 116044, 25,0 mm CP); b) *Crenicichla iguassuensis*, NUP 1976, 80,8 mm CP). Linhas vermelhas referem-se aos estados dos caracteres 111 e 209.107
- Fig. 37.** Maxila inferior direita (retroarticular, ângulo-articular, dentário e dentes orais), em vista aproximadamente lateral. a) *Crenicichla lenticulata*, MZUSP 74706, 100,0 mm CP; b) *Crenicichla semifasciata*, NUP 1040, 79,22 mm CP; c) *Crenicichla jegui*, MZUSP 38292, 80,6 mm CP; d) *Crenicichla cyclostoma* INPA 1207, 84,5 mm. Setas referem-se aos estados dos caracteres 123 a 129. Escala 1 mm.116
- Fig. 38.** Desenho esquemático da região anterior do neurocrânio e suspensório, ou região palatovomeriana, em vista aproximadamente lateral. *Teleocichla* sp. Preta, NRM 65527, 63,3 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 131 a 138.121
- Fig. 39.** a) Suspensório direito em vista lateral (à esquerda) e medial (à direita) de *Crenicichla saxatilis*, MZUSP 101130, 102,8 mm CP. Ilustrações b, c, d são do suspensório direito, em vista lateral, de: b) *Crenicichla lenticulata*, MZUSP 74706, 100,0 mm CP; c) *Crenicichla semifasciata*, NUP 1040, 79,22 mm CP; d) *Teleocichla* sp. Preta, NRM 65527, 63,3 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 134 a 145. Escala 1 mm.127
- Fig. 40.** Neurocrânio, em vista aproximadamente dorsal. a) *Crenicichla lugubris*, MZUSP 89526, 200,0 mm CP; b) *Crenicichla acutirostris*, MZUSP não-catalogado, ca. 220 mm CP; c) *Teleocichla prionogenys*, NRM 41436, 58,8 mm CP; d) *Cichla orinocensis*, MZUSP 111039, ca. 250 mm CP; e) *Acaronia nassa*, MZUSP 111046, 124,4 mm CP. Setas referem-se aos estados de alguns caracteres entre o 152 e 165.138
- Fig. 41.** Neurocrânio em vista aproximadamente lateral. a) *Crenicichla lugubris*, MZUSP 89526, 200,0 mm CP; b) *Teleocichla prionogenys*, NRM 41436, 58,8 mm CP; c) *Cichla orinocensis*, MZUSP 111039, ca. 250 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres entre o 153 e 164.139
- Fig. 42.** Desenho esquemático do nasal direito, em vista dorsal: a) *Retroculus xinguensis*, MZUSP 33058, 94,0 mm CP; b) *Apistogramma taeniata*, MZUSP 9219, 24,0 mm CP; c) *Crenicara punctulatum*, FMNH 101912, 78,0 mm CP, d) *Crenicichla reticulata*, MZUSP 33158, 85,1 mm CP; e) *Crenicichla scottii*, MCP 37048, 91,5 mm CP; f) *Crenicichla saxatilis* MZUSP 101130, 102,8 mm CP, g) *Crenicichla macrophthalma*, MZUSP 105713, 117,0 mm

- CP; h) *Crenicichla lenticulata*, MZUSP 74706, ca. 100,0 mm CP; i) *Teleocichla prionogenys*, NRM 41436, 58,8 mm CP. Setas referem-se aos estados de caráter 166 a 170.....149
- Fig. 43.** Crânio, em vista dorsal, ilustrando distância interorbital (DO) em relação ao comprimento do neurocrânio (CN), caráter 172: a) *Crenicichla lugubris*, MZUSP 89526, 200,0 mm CP; b) *Crenicichla acutirostris*, MZUSP não-catalogado, ca. 220 mm CP; c) *Teleocichla prionogenys*, NRM 41436, 58,8 mm CP. Escalas 1 mm.....152
- Fig. 44.** Desenho esquemático dos elementos faringeanos superiores, em vista ântero-dorsal: *Crenicichla macrophthalma*, MZUSP 105713, 117,0 mm CP. Setas referem-se aos estados de vários caracteres entre o 173 e 192.....153
- Fig. 45.** Desenho esquemático do epibrânquial e faringo-brânquial 1, em vista ântero-dorsal: *Teleocichla proselytus*, MZUSP 21852, 56,6 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 173 a 179.....154
- Fig. 46.** Desenho esquemático do epibrânquial e faringo-brânquial 1, em vista ântero-dorsal: *Crenicichla wallacii*, MZUSP 55266, 46,9 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 173 a 179.....155
- Fig. 47.** Primeiro arco branquial, em vista em vista aproximadamente lateral: a) *Geophagus altifrons*, MZUSP 44956, 88,5 mm CP; b) *Retroculus xinguensis*, MZUSP 33058, 94,0 mm CP; c) *Cichla orinocensis*, MZUSP 111039, ca. 250 mm CP; d) *Crenicichla acutirostris*, não-catalogado, ca. 220 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 173 a 187.....159
- Fig. 48.** Placa faringeana inferior, em vista dorsal: a) *Crenicichla iguassuensis*, NUP 6694, 106,9 mm CP; b) *Crenicichla* aff. *iguassuensis*, NUP 1795, 125,8 mm CP; c) *Crenicichla tesay*, NUP 3751, 97,2 mm CP; d) *Crenicichla* aff. *tesay* BIG LIPS, NUP 591, 152,3 mm CP; e) *Crenicichla tapii*, NUP 1788, 134, 6 mm CP; f) *Crenicichla tuca*, NUP 1795C, 128, 0 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 200 e 201. Escalas 10 mm.....175
- Fig. 49.** Urohial, em vista lateral esquerda (a, b, c, d), em vista dorsal (e, acima) e em vista látero-dorsal (e, abaixo): a) '*Geophagus*' *brasiliensis*, MZUSP 83397, 151,1 mm; b) *Satanoperca lilith*, MZUSP 89525, 185,0 mm CP; c) *Cichla orinocensis*, MZUSP 111039, ca. 270,0 mm CP; d) *Crenicichla lugubris*, MZUSP 89526, 200,0 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 203, 204 e 205. Escalas 5 mm.....179
- Fig. 50.** Basihial, em vista dorsal com a parte posterior do osso na parte de cima da figura, anterior abaixo: a) *Acaronia nassa*, MZUSP 111046, 124,4 mm CP; b) *Satanoperca lilith*, MZUSP 89525, 185,0 mm CP; c) *Crenicichla lugubris*, MZUSP 89526, 200,0 mm CP; d) *Crenicichla acutirostris*, MZUSP não-catalogado, ca. 220 mm, Brasil, Pará, rio Tapajós. Setas referem-se aos estados dos caracteres 206 e 207, associados ao basihial. Escalas 5 mm.....181
- Fig. 51.** Cintura pélvica, em vista ventral: a) *Astronotus ocellatus*, MZUSP 26320, 67,8 mm CP; b) MZUSP 16045, 71,3 mm CP; c) *Teleocichla prionogenys*, NRM 41436, 58,8 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 208 e 210, associados ao basipterígio. I = espinho da nadadeira pélvica, 1-3 = primeiros três raios da nadadeira pélvica (ver caráter 35).....182
- Figura 52.** Cladograma de consenso estrito das 6 árvores mais parcimoniosas obtidas através da análise cladística com pesagens iguais. Número dos cladogramas abaixo de cada ramo, valores do suporte de Bremer absoluto e relativo acima dos ramos.....185
- Figura 53.** Relações entre *Crenicichla* e *Teleocichla* e o grupo externo a partir do único cladograma obtido através da análise cladística utilizando pesagem implícita (valor de k=3). Número dos cladogramas abaixo de cada ramo. Acima dos ramos, são apresentados os valores do suporte de Bremer absoluto (decimal, à esquerda) e relativo (porcentagem, à direita).....187
- Figura 54.** Topologia do grupo interno a partir do único cladograma obtido através da análise cladística utilizando pesagem implícita (valor de k=3). Número dos cladogramas abaixo de cada ramo. Acima dos ramos, são apresentados os valores do suporte de Bremer absoluto (decimal, à esquerda) e relativo (porcentagem, à direita).....188

1. Introdução

Cichlidae contém 1680 espécies válidas (Eschmeyer & Fong, 2015) e é uma das maiores famílias de peixes e a maior família de Euteleostei de água doce (Smith *et al.*, 2008). Os ciclídeos formam um grupo monofilético (Stiassny, 1991; Farias *et al.*, 2000; Landim, 2006; Sparks & Smith, 2004) excepcional dentre os Actinopterygii em relação às altas taxas de diversificação fenotípica e de linhagens (Rabosky *et al.*, 2013; Near *et al.*, 2013). A atual distribuição de Cichlidae é essencialmente gondwânica, formada por pelo menos quatro grandes linhagens (Sparks & Smith, 2004). Etroplinae (16 espécies, Madagascar, Índia, and Sri Lanka) é grupo-irmão do restante dos ciclídeos, Ptychochrominae (15 espécies indo-malgaxes) é o grupo-irmão de duas linhagens-irmãs que concentram a maior parte da diversidade da família: uma africana com cerca de 1100 espécies válidas (Pseudocreniclabrinae) e a outra neotropical, com cerca de 550 espécies válidas (Cichlinae).

Os ciclídeos são reconhecidos como um excelente modelo para a investigação de processos macroevolutivos por conta da extraordinária diversidade irregularmente distribuída ao longo de suas linhagens (*e.g.* Gante & Salzburger, 2012). Estudos filogenéticos estiveram tradicionalmente focados nas linhagens africanas de Cichlidae, por conta da grande diversidade e das radiações adaptativas explosivas que ocorreram nos Grandes Lagos Africanos. Dessa forma, grande conhecimento foi acumulado sobre as relações filogenéticas, os padrões e o tempo de diversificação desses ciclídeos (*e.g.* Salzburger & Meyer, 2004; Wagner *et al.*, 2012; Brawand *et al.*, 2014), assim como em relação à morfologia funcional e base genética de padrões fenotípicos (*e.g.* Sugie *et al.*, 2004; Muschick *et al.*, 2012).

Por outro lado, a porção neotropical de Cichlidae foi comparativamente pouco estudada, apesar de também incluir espécies importantes comercialmente para o aquarismo (*e.g.* apistos, oscar, acarás-bandeira, acarás-disco) e para a pesca (tucunarés, jacundás e acarás), além de serem ecologicamente importantes por conta da grande amplitude de nichos ecológicos que ocupam. As relações filogenéticas de Cichlinae começaram a ser melhor compreendidas a partir de uma sequência de filogenias iniciada por Kullander (1998), utilizando dados morfológicos, e Farias *et al.* (1999, 2000) utilizando cytochromo b e evidência total. A partir disso, alguns estudos também contribuíram para a elucidação das relações filogenéticas das

tribos de Cichlinae, como López-Fernández *et al.* (2005a, 2005b; Geophagini), Chakrabarty (2007), Rícan *et al.* (2008), e Hulsey *et al.* (2010) com Heroini, e Musilová *et al.* (2008, 2009; Cichlasomatini), entre outros. Mais recentemente, por fim, estudos com foco mais abrangente voltaram à incrementar o conhecimento das relações em Cichlinae a partir de filogenias utilizando dados moleculares, relativamente mais robustas e com calibração de tempo (López-Fernández *et al.*, 2010, 2013; McMahan *et al.*, 2013), e mais abrangentes tanto em relação à amostragem de táxons de Cichlinae quanto à amostragem de caracteres. No entanto, esse avanço conseguido com as filogenias moleculares não foi acompanhado por um avanço proporcional das filogenias de Cichlidae com base morfológica.

Os dois gêneros-alvo do presente estudo compreendem quase 1/5 da diversidade total de Cichlinae. No inventário mais recente dos ciclídeos neotropicais, realizado por Kullander (2003), atualizado a partir de trabalhos subsequentes (Kullander & Lucena, 2006; Casciotta, Almirón & Gómez, 2006; Lucena, 2007; Casciotta & Almirón, 2008; Montaña *et al.*, 2008; Kullander, 2009; Piálek *et al.*, 2010; Casciotta *et al.*, 2010; Varella, 2011; Varella *et al.*, 2012; Varella & Moreira, 2013; Kullander & Lucena, 2013; Casciotta *et al.*, 2013; Kullander & Varella, 2015; Piálek *et al.*, 2015; Ito & Rapp Py-Daniel, 2015), são reconhecidos 90 nomes específicos válidos de *Crenicichla* Heckel e oito de *Teleocichla* Kullander (Tabela 1). *Crenicichla*, maior gênero de Cichlidae na América do Sul, distribui-se por quase todas as bacias hidrográficas a leste da Cordilheira dos Andes, desde as drenagens costeiras da Venezuela e Guianas até o rio da Prata na Argentina, com exceção da bacia do rio Jequitinhonha e de algumas drenagens costeiras menores do Caribe e Amapá (Brasil). *Teleocichla*, por sua vez, 1988 é constituído por oito espécies adaptadas à vida em corredeiras nos rios amazônicos de água clara (Varella & Moreira, 2013; Varella *et al.*, *no prelo*).

1.1. Histórico taxonômico

Os esquemas das Figuras 1 e 2 indicam o desenvolvimento dos estudos sobre a taxonomia de *Crenicichla* e *Teleocichla* ao longo do tempo, a partir dos principais trabalhos de revisão. Heckel (1840) separou as espécies de ciclídeos alongados em dois gêneros: *Batrachops* e *Crenicichla*. *Crenicichla* incluía dez espécies com corpo comprimido lateralmente, dentes curtos e margem posterior do pré-opérculo denticulado, enquanto *Batrachops* incluía duas espécies com corpo cilíndrico e robusto, dentes mais fortes e margem posterior do pré-opérculo sub-íntegro (irregular). Entretanto, autores subsequentes divergiram quanto ao reconhecimento de dois gêneros, considerando *Batrachops* sinônimo (*e.g.* Günther, 1862) ou um subgênero

(Pellegrin, 1903) de *Crenicichla*. O critério usado por Pellegrin (1903) para separar *Crenicichla* em dois subgêneros foi, no entanto, diferente daquele sugerido por Heckel: *Crenicichla* compreendia espécies com 39-75 escamas na linha longitudinal, enquanto as de *Batrachops* possuíam 80-125 escamas. Um aspecto interessante nessa dicotomia é que *Batrachops* foi sinonimizado sob o nome *Crenicichla*, mas a espécie-tipo de *Crenicichla* (*C. macrophthalmia*, designada por Eigenmann & Bray, 1894) fez parte de seu subgênero *Batrachops*. O gênero monotípico *Boggiana* (*B. ocellata*) proposto por Perugia (1897), apesar de ter sido considerado válido com ressalvas por Pellegrin, é um sinônimo de *Crenicichla* (*C. semifasciata* [Heckel, 1840]).

Regan (1905), separou novamente as espécies de ciclídeos com pré-opérculo denticulado e corpo alongado em dois gêneros, com base nos dentes maxilares: *Batrachops* possuiria de 2 a 3 séries de dentes fixos nas maxilas, enquanto em *Crenicichla* os dentes estariam expostos em várias séries (mais de 4 séries, raramente 3 séries), os das séries internas depressíveis, os da série externa poderiam ser fixos ou móveis. Por sua vez, Haseman (1911) observou que os caracteres relacionados à disposição e fixação dos dentes nas maxilas variam amplamente nas espécies de *Crenicichla* e *Batrachops*, inclusive ontogeneticamente, e considerou os dois gêneros como sinônimos. Tal decisão foi seguida nos trabalhos posteriores, inclusive na subsequente sinopse do gênero feita por Regan (1913). Nos trabalhos de Pellegrin (1903) e de Regan (1905, 1913), uma divisão das espécies de *Crenicichla* em dois grupos pode ser percebida: espécies com escamas grandes e espécies com escamas pequenas nos lados do corpo (atualmente representada pela série E1 de escamas). Esta divisão foi adotada por autores posteriores.

Seguiu-se um lento incremento do número de espécies (*e.g.* Ihering, 1914; Steindachener, 1915; Devincenzi, 1939; Fowler, 1940; Gill, 1958; Britski & Luengo, 1968; Luengo & Britski, 1974), sem nenhuma análise mais abrangente sobre os problemas taxonômicos existentes em *Crenicichla* até os anos 80. Nas últimas três décadas, no entanto, a maioria dos autores procurou identificar unidades menores dentro do gênero. Kullander (1981, 1982) retomou a discussão com a proposta de reconhecimento dos grupos de espécies *C. lacustris* e *C. lepidota*, o último fazendo parte de um grupo maior denominado *C. saxatilis*. Outros estudos realizados nos anos 80 por Kullander com os ciclídeos de rios do Peru e do Suriname (Kullander, 1986; Kullander & Nijssen, 1989; respectivamente) e por Ploeg com as espécies de *Crenicichla* do rio Tocantins, da Guiana Francesa e do Suriname (1986b, c; 1987b, respectivamente) foram importantes para o reconhecimento das espécies de *Crenicichla* de diferentes regiões até então pouco estudadas, mas pouco acrescentaram à discussão sobre as relações entre as espécies.

Tabela. 1. Lista sinonímica dos gêneros e espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*. Espécies válidas apresentadas em ordem alfabética, espécies nominais referentes à cada uma das espécies válidas apresentadas por ordem de data de publicação. Referências dos autores podem ser consultadas em Kullander (2003) e Eschmeyer & Fong (2015). * Problema taxonômico discutido em Material e Métodos.

Gênero válido	Gêneros nominais	Autores
<i>Crenicichla</i>	<i>Crenicichla</i>	Heckel, 1840
	<i>Batrachops</i>	Heckel, 1840
	<i>Boggiana</i>	Perugia, 1897
Espécies válidas	Espécies nominais	Autores
1 <i>Crenicichla acutirostris</i>	<i>Crenicichla acutirostris</i>	Günther, 1862
2 <i>Crenicichla adspersa</i>	<i>Crenicichla adspersa</i>	Heckel, 1840
	<i>Crenicichla funebris</i>	Heckel, 1840
3 <i>Crenicichla albopunctata</i>	<i>Crenicichla saxatilis albopunctata</i>	Pellegrin, 1903b
4 <i>Crenicichla alta</i>	<i>Crenicichla alta</i>	Eigenmann, 1912
	<i>Crenicichla vaillanti*</i>	Pellegrin, 1903a
	<i>Crenicichla pterogramma</i>	Fowler, 1914
	<i>Crenicichla cardiostigma</i>	Ploeg, 1991
5 <i>Crenicichla anamiri</i>	<i>Crenicichla anamiri</i>	Ito & Rapp Py-Daniel, 2015
6 <i>Crenicichla anthurus</i>	<i>Crenicichla anthurus</i>	Cope, 1872
7 <i>Crenicichla britskii</i>	<i>Crenicichla britskii</i>	Kullander, 1982
8 <i>Crenicichla cametana</i>	<i>Crenicichla cametana</i>	Steindachner, 1911
	<i>Crenicichla astroblepa</i>	Ploeg, 1986
9 <i>Crenicichla celidochilus</i>	<i>Crenicichla celidochilus</i>	Casciotta, 1987
10 <i>Crenicichla chicha</i>	<i>Crenicichla chicha</i>	Varella, Kullander & Lima, 2012
11 <i>Crenicichla cincta</i>	<i>Crenicichla brasiliensis fasciata</i>	Pellegrin, 1903b
	<i>Crenicichla cincta</i>	Regan, 1905
12 <i>Crenicichla compressiceps</i>	<i>Crenicichla compressiceps</i>	Ploeg, 1986b
13 <i>Crenicichla coppenamensis</i>	<i>Crenicichla coppenamensis</i>	Ploeg, 1987b
14 <i>Crenicichla cyanonotus</i>	<i>Crenicichla cyanonotus</i>	Cope, 1870
15 <i>Crenicichla cyclostoma</i>	<i>Crenicichla cyclostoma</i>	Ploeg, 1986b
16 <i>Crenicichla empheres</i>	<i>Crenicichla empheres</i>	Lucena, 2007
17 <i>Crenicichla frenata</i>	<i>Crenicichla frenata</i>	Gill, 1858
18 <i>Crenicichla gaucho</i>	<i>Crenicichla gaucho</i>	Lucena & Kullander, 1992
19 <i>Crenicichla geayi</i>	<i>Crenicichla geayi</i>	Pellegrin, 1903a
20 <i>Crenicichla gillmorlisi</i>	<i>Crenicichla gillmorlisi</i>	Kullander & Lucena, 2013
21 <i>Crenicichla hadrostigma</i>	<i>Crenicichla hadrostigma</i>	Lucena, 2007
22 <i>Crenicichla haroldoi</i>	<i>Crenicichla haroldoi</i>	Luengo & Britski, 1974
23 <i>Crenicichla heckeli</i>	<i>Crenicichla heckeli</i>	Ploeg, 1989
24 <i>Crenicichla hemera</i>	<i>Crenicichla hemera</i>	Kullander, 1990a
	<i>Crenicichla guentheri</i>	Ploeg, 1991
25 <i>Crenicichla hu</i>	<i>Crenicichla hu</i>	Piálek, Řičan, Casciotta & Almirón, 2010
26 <i>Crenicichla hummelincki</i>	<i>Crenicichla hummelincki</i>	Ploeg, 1991
27 <i>Crenicichla igara</i>	<i>Crenicichla igara</i>	Lucena & Kullander, 1992
28 <i>Crenicichla iguapina</i>	<i>Crenicichla iguapina</i>	Kullander & Lucena, 2006
29 <i>Crenicichla iguassuensis</i>	<i>Crenicichla iguassuensis</i>	Haseman, 1911
30 <i>Crenicichla inpa</i>	<i>Crenicichla inpa</i>	Ploeg, 1991
31 <i>Crenicichla isbrueckeri</i>	<i>Crenicichla isbrueckeri</i>	Ploeg, 1991
32 <i>Crenicichla jaguarensis</i>	<i>Crenicichla jaguarensis</i>	Haseman, 1911
33 <i>Crenicichla jegui</i>	<i>Crenicichla jegui</i>	Ploeg, 1986b
34 <i>Crenicichla johanna</i>	<i>Crenicichla johanna</i>	Heckel, 1840
	<i>Cychla fasciata</i>	Jardine, 1843
	<i>Crenicichla obtusirostris</i>	Günther, 1862
	<i>Crenicichla johanna carsevensis</i>	Pellegrin, 1905
35 <i>Crenicichla jupiaensis</i>	<i>Crenicichla jupiaensis</i>	Britski & Luengo, 1968
36 <i>Crenicichla jurubi</i>	<i>Crenicichla jurubi</i>	Lucena & Kullander, 1992
37 <i>Crenicichla labrina</i>	<i>Cychla labrina</i>	Spix & Agassiz, 1831

Tabela. 1. (continuação)

Espécies válidas	Espécies nominais	Autores
38 <i>Crenicichla lacustris</i>	<i>Cycla lacustris</i> <i>Crenicichla dorsocellata</i> <i>Crenicichla biocellata</i>	Castelnau, 1855 Haseman, 1911 Ihering, 1914
39 <i>Crenicichla lenticulata</i>	<i>Crenicichla lenticulata</i> <i>Crenicichla ornata</i>	Heckel, 1840 Regan, 1905
40 <i>Crenicichla lepidota</i>	<i>Crenicichla lepidota</i> <i>Crenicichla edithae</i>	Heckel, 1840 Ploeg, 1991
41 <i>Crenicichla lucenai</i>	<i>Crenicichla lucenai</i>	Mattos, Schindler, Ottoni & Cheffé, 2014
42 <i>Crenicichla lucius</i>	<i>Crenicichla lucius</i>	Cope, 1870
43 <i>Crenicichla lugubris</i>	<i>Crenicichla lugubris</i> <i>Cychna rutilans</i>	Heckel, 1840 Jardine, 1843
44 <i>Crenicichla macrophthalma</i>	<i>Crenicichla macrophthalma</i> <i>Crenicichla santaremensis</i>	Heckel, 1840 Haseman, 1911
45 <i>Crenicichla maculata</i>	<i>Crenicichla maculata</i>	Kullander & Lucena, 2006
46 <i>Crenicichla mandelburgeri</i>	<i>Crenicichla mandelburgeri</i>	Kullander, 2009
47 <i>Crenicichla marmorata</i>	<i>Crenicichla brasiliensis marmorata</i>	Pellegrin, 1903b
48 <i>Crenicichla menezesi</i>	<i>Crenicichla menezesi</i>	Ploeg, 1991
49 <i>Crenicichla minuano</i>	<i>Crenicichla minuano</i>	Lucena & Kullander, 1992
50 <i>Crenicichla missioneira</i>	<i>Crenicichla missioneira</i>	Lucena & Kullander, 1992
51 <i>Crenicichla monicae</i>	<i>Crenicichla monicae</i>	Kullander & Varella, 2015
52 <i>Crenicichla mucuryna</i>	<i>Crenicichla mucuryna</i>	Ihering, 1914
53 <i>Crenicichla multispinosa</i>	<i>Crenicichla multispinosa</i>	Pellegrin, 1903a
54 <i>Crenicichla nickeriensis</i>	<i>Crenicichla nickeriensis</i>	Ploeg, 1987
55 <i>Crenicichla notophthalmus</i>	<i>Crenicichla notophthalmus</i>	Regan, 1913
56 <i>Crenicichla pellegrini</i>	<i>Crenicichla pellegrini</i>	Ploeg, 1991
57 <i>Crenicichla percna</i>	<i>Crenicichla percna</i>	Kullander, 1991
58 <i>Crenicichla phaiospilus</i>	<i>Crenicichla phaiospilus</i>	Kullander, 1991
59 <i>Crenicichla prenda</i>	<i>Crenicichla prenda</i>	Lucena & Kullander, 1992
60 <i>Crenicichla proteus</i>	<i>Crenicichla proteus</i> <i>Crenicichla proteus argymis</i> <i>Batrachops nemopterus</i> <i>Crenicichla nijsseni</i>	Cope, 1872 Cope, 1872 Fowler, 1940 Ploeg, 1991
61 <i>Crenicichla punctata</i>	<i>Crenicichla punctata</i> <i>Crenicichla polysticta</i>	Hensel, 1870 Hensel, 1870
62 <i>Crenicichla pydanielae</i>	<i>Crenicichla pydanielae</i>	Ploeg, 1991
63 <i>Crenicichla regani</i>	<i>Crenicichla regani</i>	Ploeg, 1989
64 <i>Crenicichla reticulata</i>	<i>Batrachops reticulatus</i> <i>Crenicichla elegans</i> <i>Batrachops punctulatus</i>	Heckel, 1840 Steindachner, 1881 Regan, 1905
65 <i>Crenicichla rosemariae</i>	<i>Crenicichla rosemariae</i>	Kullander, 1997
66 <i>Crenicichla santosi</i>	<i>Crenicichla santosi</i>	Ploeg, 1991
67 <i>Crenicichla saxatilis</i>	<i>Sparus saxatilis</i> <i>Scarus biocellatus</i> <i>Scarus Pavo</i> <i>Scarus pavoninus</i>	Linnaeus, 1758 Walbaum, 1792 La Cepède, 1802 Gray, 1854
68 <i>Crenicichla scottii</i>	<i>Batrachops scottii</i> <i>Crenicichla (Batrachops) multidentis</i> <i>Labrus amarus</i> <i>Crenicichla lacustris semifasciata</i>	Eigenmann, 1907 Steindachner, 1915 Larrañaga, 1923 Devincenzi, 1939
69 <i>Crenicichla sedentaria</i>	<i>Crenicichla sedentaria</i>	Kullander, 1986
70 <i>Crenicichla semicineta</i>	<i>Crenicichla saxatilis semicineta</i> <i>Crenicichla clancularia</i>	Steindachner, 1892 Ploeg, 1991
71 <i>Crenicichla semifasciata</i>	<i>Batrachops semifasciatus</i> <i>Acharnes chacoensis</i> <i>Boggiana ocellata</i> <i>Crenicichla simoni</i>	Heckel, 1840 Holmberg, 1891 Perugia, 1897 Haseman, 1911

Tabela. 1. (continuação)

Espécies válidas	Espécies nominais	Autores
72 <i>Crenicichla sipaliwini</i>	<i>Crenicichla sipaliwini</i>	Ploeg, 1987b
73 <i>Crenicichla stocki</i>	<i>Crenicichla stocki</i>	Ploeg, 1991
74 <i>Crenicichla strigata</i>	<i>Crenicichla johanna strigata</i>	Günther, 1862
75 <i>Crenicichla sveni</i>	<i>Crenicichla sveni</i>	Ploeg, 1991
76 <i>Crenicichla taikyra</i>	<i>Crenicichla taikyra</i>	Casciotta, Almirón, Aichiro, Gómez, Piálek & Řičan, 2013
77 <i>Crenicichla tapii</i>	<i>Crenicichla tapii</i>	Piálek, Dragová, Casciotta, Almirón & Řičan, 2015
78 <i>Crenicichla tendybaguassu</i>	<i>Crenicichla tendybaguassu</i>	Lucena & Kullander, 1992
79 <i>Crenicichla ternetzi</i>	<i>Crenicichla ternetzi</i>	Norman, 1926
80 <i>Crenicichla tesay</i>	<i>Crenicichla tesay</i>	Casciotta & Almirón, 2009
81 <i>Crenicichla tigrina</i>	<i>Crenicichla tigrina</i>	Ploeg, Jégu & Ferreira, 1991
82 <i>Crenicichla tingui</i>	<i>Crenicichla tingui</i>	Kullander & Lucena, 2006
83 <i>Crenicichla tuca</i>	<i>Crenicichla tuca</i>	Piálek, Dragová, Casciotta, Almirón & Řičan, 2015
84 <i>Crenicichla urosema</i>	<i>Crenicichla urosema</i>	Kullander, 1990b
85 <i>Crenicichla virgatula</i>	<i>Crenicichla virgatula</i>	Ploeg, 1991
86 <i>Crenicichla vittata</i>	<i>Crenicichla vittata</i>	Heckel, 1840
87 <i>Crenicichla wallacii</i>	<i>Crenicichla wallacii</i>	Regan, 1905
	<i>Crenicichla nanus</i>	Regan, 1913
88 <i>Crenicichla yaha</i>	<i>Crenicichla yaha</i>	Casciotta, Almirón & Gómez, 2006
89 <i>Crenicichla ypo</i>	<i>Crenicichla ypo</i>	Casciotta, Almirón, Piálek, Gómez & Řičan, 2010
90 <i>Crenicichla zebrina</i>	<i>Crenicichla zebrina</i>	Montaña, López-Fernández & Taphorn, 2008
<i>nomen dubium</i> da bacia do rio Uruguai (Varella, 2011)	<i>Acharnes niederleini</i>	Holmberg, 1891
Possivelmente de outro gênero (Ploeg, 1991)	<i>Perca brasiliensis</i>	Bloch, 1792

Gênero válido	Gêneros nominais	Autores
<i>Teleocichla</i>	<i>Teleocichla</i>	Kullander, 1988
Espécies válidas	Espécies nominais	Autores
1 <i>Teleocichla centisquama</i>	<i>Teleocichla centisquama</i>	Zuanon & Sazima, 2002
2 <i>Teleocichla centrarchus</i>	<i>Teleocichla centrarchus</i>	Kullander, 1988
3 <i>Teleocichla cinderella</i>	<i>Teleocichla cinderella</i>	Kullander, 1988
4 <i>Teleocichla gephyrogramma</i>	<i>Teleocichla gephyrogramma</i>	Kullander, 1988
5 <i>Teleocichla monogramma</i>	<i>Teleocichla monogramma</i>	Kullander, 1988
6 <i>Teleocichla prionogenys</i>	<i>Teleocichla prionogenys</i>	Kullander, 1988
7 <i>Teleocichla proselytus</i>	<i>Teleocichla proselytus</i>	Kullander, 1988
8 <i>Teleocichla wajapi</i>	<i>Teleocichla wajapi</i>	Varella & Moreira, 2013

Por outro lado, Kullander (1988) criou o gênero *Teleocichla* incluindo seis espécies de ciclídeos de pequeno porte relacionados a *Crenicichla*: *Teleocichla centrarchus*, *T. gephyrogramma* e *T. monogramma*, que ocorrem em simpatria na drenagem do rio Xingu; *T. cinderella*, do baixo rio Tocantins próximo a barragem de Tucuruí; *T. prionogenys* e *T. proselytus*, que ocorrem em simpatria na bacia do rio Tapajós. Propôs 11 sinapomorfias que suportariam o monofiletismo do gênero e fez uma série de considerações sobre modificações morfológicas existentes nestes peixes relacionadas ao hábito reofílico. Kullander (1990a) propôs a reunião das espécies de *Crenicichla* de pequeno tamanho no grupo *C. wallacii*, supostamente monofilético com base no compartilhamento de pelo menos dois caracteres

considerados apomórficos: redução anterior da área coberta por escamas na região pré-dorsal e supracleitro serrilhado.

Ploeg (1991) realizou a última revisão taxonômica abrangente de *Crenicichla*, reconhecendo 72 espécies (15 delas descritas como novas), reunidas em 5 grupos, conforme apresentado na Fig 2. Parte dos resultados de Ploeg, principalmente da revisão taxonômica, são uma compilação de seus estudos anteriores (Ploeg, 1986a, b, c; 1987), e a reunião das espécies em grupos pareceu ter sido influenciada pelos trabalhos de Kullander supracitados. No entanto, Ploeg sinonimizou *Teleocichla* com *Crenicichla*, encaixando-o dentro de um grupo por ele definido como grupo *C. wallacii* de espécies, com base em seus resultados das relações entre as espécies de *Crenicichla*.

Apesar da grande contribuição de Ploeg (1991) para o entendimento da diversidade existente no gênero *Crenicichla*, as relações filogenéticas em *Crenicichla* por ele propostas precisam ser consideradas com ressalvas (ver seção seguinte). A discussão biogeográfica de Ploeg (1991), pautada por uma argumentação dispersionista, também não tem sido levada em consideração pelos trabalhos subsequentes (*e.g.* Piálek *et al.*, 2012). No entanto, o maior foco de críticas e modificações em relação a este trabalho refere-se ao grupo *C. saxatilis*, no qual Ploeg teve (assumidamente) uma postura de "splitter", restringindo várias espécies já descritas às suas localidades-tipo e descrevendo as formas parecidas, de outras drenagens, como espécies novas. Treze das 27 espécies do grupo *C. saxatilis* por ele proposto foram descritas como novas e três delas já foram indicadas como sinônimos juniores subjetivamente (Kullander, 2003), e duas foram invalidadas por meio de uma discussão objetiva de dados comparativos (Lucena & Kullander, 1992; Varella, 2011; Varella *et al.*, 2012).

Em virtude do grande número de espécies, da taxonomia ainda bastante confusa e pelo fato de não terem sido definidos grupos com base em hipóteses de monofiletismo confiáveis, as revisões pós-Ploeg (1991) foram realizadas com uma abrangência regional, restringindo o estudo às espécies que ocorrem em certas bacias hidrográficas ou em outras unidades geográficas (*e.g.* Lucena & Kullander, 1992; Kullander & Lucena, 2006; Varella, 2011). Ainda que importantes para solucionar problemas pontuais de nomenclatura e fornecer subsídios para futuros estudos com um escopo mais abrangente, essas revisões esbarram na limitação geográfica e falham na solução de problemas mais complexos no paradigma da sistemática filogenética.

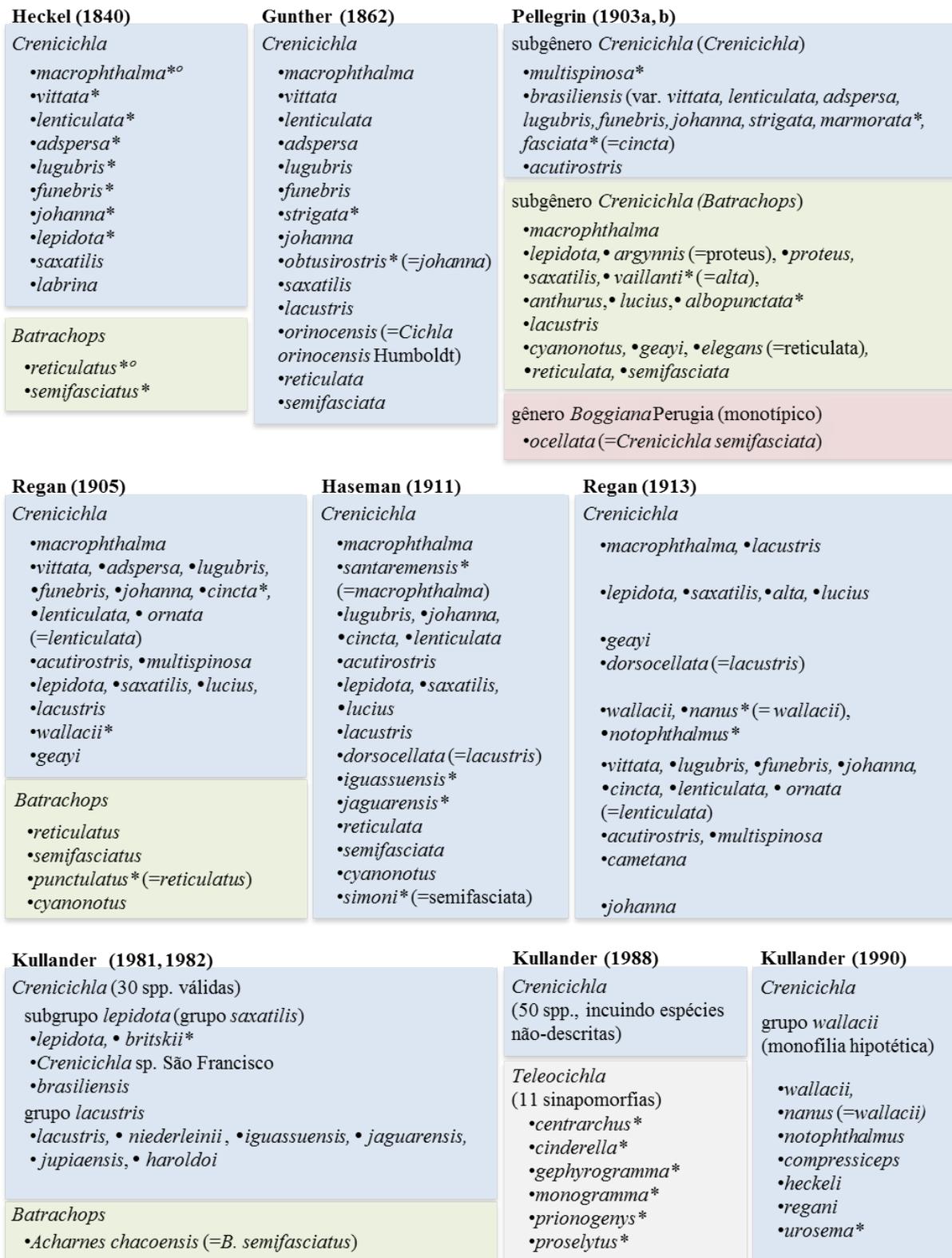


Fig. 1. Esquema sobre o desenvolvimento de estudos de taxonomia dos gêneros *Crenicichla* e *Teleocichla* longo do tempo, a partir dos principais trabalhos de revisão (Parte 1). * indica novos táxons descritos nos referidos trabalhos; ^o indica a espécie-tipo dos gêneros. O(s) autor(es) de cada espécie é(são) notado(s) após o nome específico pelo menos na primeira vez em que aparece no esquema; as sinônimas estão entre parênteses.

Ploeg (1991)Revisão global de *Crenicichla*grupo *saxatilis* (27 spp.)

- *albopunctata*, • *alta*, • *anthurus*, • *britski*,
- *cardiostigma** (= *alta*), • *clancularia** (= *semicincta*),
- *coppenamensis*, • *edithae** (= *lepidota*),
- *frenata*, • *guentheri** (= *hemera*),
- *hummelincki**, • *inpa**, • *isbrueckeri**, • *labrina*,
- *lepidota*, • *lucius*, • *menezesi**, • *nickeriensis*,
- *nijsseni** (= *proteus*), • *pellegrini**, • *proteus*,
- *pydanielae**, • *santosi**, • *saxatilis*, • *semicincta*,
- *sipaliwini*, • *sveni**

grupo *lugubris* (13 spp.)

- *acutirostris*, • *adspersa*, • *cincta*, • *jegui**
- *johanna*, • *lenticulata*, • *lugubris*, • *marmorata*,
- *multispinosa*, • *strigata*, • *ternetzi*,
- *tigrina*, • *vittata*.

grupo *wallacii* (12 spp.)

- *compressiceps*, • *heckeli*, • *notophthamus*,
 - *regani*, • *urosema*, • *virgatula**, • *wallacii*.
- Espécies de *Teleocichla*: • *centrarchus*, • *cinderella*,
- *gephyrogramma*, • *monogramma*, • *prionogenys*
 - (= *proselytus* [?])

grupo *reticulata* (10 spp.)

- *astroblepa* (= *cametana*), • *cametana*,
- *cyanonotus*, • *cyclostoma*, • *geayi*, • *reticulata*, •
- scottii*, • *sedentaria*, • *semifasciata*, • *stocki**

grupo *lacustris* (10 spp.)

- *celidochilus* Casciotta, • *haroldoi*, • *iguassuensis*,
- *jaguarensis*, • *jupiaensis*, • *lacustris*, • *macrophthalmia*,
- *mucuryna* lhering, • *niederleinii*,
- *polysticta* (= *punctata*)

Kullander (1991; 1997)Subdivisão do grupo *lugubris*grupo *lugubris*

- *lugubris*, • *lenticulata*, • *strigata*,
- *cincta*, • *johanna*, • *marmorata*,
- *ornata* (= *lenticulata*), • *rosemariae**

grupo *acutirostris*

- *acutirostris*, • *jegui*, • *multispinosa*,
- *ternetzi*, • *vittata*, • *phaiospilus**
- *percna**

Lucena & Kullander (1992)Revisão das espécies de *Crenicichla* da bacia do rio Uruguai (11 espécies válidas, pertencentes à 4 grupos de espécies)• *celidochilus* (sem grupo definido)grupo *saxatilis*• *lepidota*grupo *lugubris*(sub-grupo *acutirostris*)• *vittata*grupo *missioneira* (5 spp.)

- *missioneira**, • *minuano**
- *tendybaguassu**, • *igara**, • *jurubi**

grupo *scottii* (3 spp.)

- *scottii*, • *gaucho**, • *prenda**

Kullander (2003)

Catálogo das espécies de ciclídeos da América do Sul e Central

Crenicichla – 74 espécies válidas*Teleocichla* – 7 espécies válidas**Kullander & Lucena (2006)**Espécies de *Crenicichla* das drenagens costeiras do Brasil (6 espécies válidas, 2 grupos)grupo *lacustris* (3 spp.)

- *lacustris*, • *iguapina**, • *tingui**

grupo *punctata* (2 spp.)

- *maculata**, • *punctata*

• *mucuryna*

(mais relacionada às espécies do rio Paraná)

Varella (2011)Revisão das espécies de *Crenicichla* das bacias dos rios Paraná e Paraguai (17 espécies válidas, pertencentes a 6 grupos)grupo *lacustris*

- *haroldoi*, • *hu*, • *iguassuensis*, • *jaguarensis*,
- *jupiaensis*, • *mandelburgeri*, • *tesay*, • *yaha*, • *ypo*

Espécies novas: • *Crenicichla* sp. “Paraná”*,• *Crenicichla* sp.

“Paranaíba”*,

• *Crenicichla* sp. “Iguaçu”*grupo *saxatilis*

- *britski*, • *lepidota*, • *Crenicichla* sp. “Alto Paraguai/Juruena”

grupo *lugubris*

- *vittata*

grupo *reticulata*

- *semifasciata*

Fig. 2. Esquema dos principais estudos de taxonomia dos gêneros *Crenicichla* e *Teleocichla* longo do tempo (Parte 2). *novos táxons descritos nos referidos trabalhos; °espécie-tipo dos gêneros. O(s) autor(es) de cada espécie é(são) notado(s) após o nome específico pelo menos na primeira vez em que aparece no esquema; as sinônímias estão entre parenteses.

Kullander (1991; 1997) redefiniu a consituição taxonômica do grupo *Crenicichla lugubris*, que compreende as espécies com escamas pequenas em grande número nos lados do corpo,

com maior refinamento. Assim, dentro desse grupo, reconheceu os subgrupos *C. lugubris*, cujas espécies possuem mais que 100 escamas na série longitudinal e o focinho rombudo, e *C. acutirostris*, cujas espécies apresentam o focinho muito longo e afilado e 80 a 110 escamas na série E1. Na revisão das espécies de *Crenicichla* do rio Uruguai, Lucena & Kullander (1992) delimitaram dois grupos de espécies, sugeriram que estes grupos poderiam ser monofiléticos, com base em combinações de características potencialmente apomórficas, mas sem realizar uma análise filogenética. Kullander & Lucena (2006) restringiram o grupo *Crenicichla lacustris* a algumas espécies das drenagens costeiras do leste do Brasil (*Crenicichla lacustris*, *C. iguapina* e *C. tinguí*), e propuseram um outro grupo formado por *C. punctata* e *C. maculata*. Nesse trabalho, as relações das demais espécies previamente alocadas no grupo *C. lacustris* permaneceram não-resolvidas, mas os autores sugeriram que *Crenicichla mucuryna* estaria mais relacionada a espécies do rio Paraná e Iguaçu do que com as demais espécies dos rios costeiros.

Por fim, no último estudo taxonômico de *Crenicichla*, também com escopo regional, Varella (2011) reconheceu 17 espécies dos rios Paraná e Paraguai, 4 delas novas naquele momento, que poderiam ser alocadas em pelo menos 4 grupos de espécies. Neste trabalho, o grupo *C. lacustris* não foi tratado como em Kullander & Lucena (2006), mas como em Ploeg (excluindo *C. macrophthalma*). Como não foi realizada análise filogenética, o grupo *C. lacustris* não foi tratado como monofilético, mas como um grande aglomerado de espécies compartilhando algumas similaridades, sem qualquer discussão mais aprofundada sobre os demais grupos de espécies.

A partir do que foi mostrado anteriormente, os estudos de taxonomia proveram vários agrupamentos que auxiliaram na identificação nas espécies e que serviram como base para a realização das análises cladísticas mais recentes. Além de *Teleocichla*, considerada um gênero válido pela literatura atual, pelo menos oito grupos tem sido mais utilizados e discutidos com diferentes arranjos, conforme resumido abaixo:

- grupo *C saxatilis* – Ploeg (1991);
 - grupo *C. wallacii* – Kullander (1990a); Ploeg (1991 - incluindo as espécies de *Teleocichla*);
 - grupo *C. lugubris* – Kullander (1991, 1997), Ploeg (1991);
 - grupo *C. acutirostris* – Kullander (1997 – a partir da divisão do grupo *C. lugubris* em subgrupos *C. lugubris* e *C. acutirostris*);
 - grupo *C. reticulata* – Ploeg (1991 – espécies do gênero *Batrachops* e inclusão de outras espécies);
-

-
- grupo *C. missioneira* - Lucena & Kullander (1992), Lucena (2007);
 - grupo *C. scottii* - Lucena & Kullander (1992);
 - grupo *C. lacustris* - Kullander (1981), Ploeg (1991), Piálek *et al.* (2012) – esse grupo engloba as espécies dos grupos ou complexos *C. missioneira* e *C. scottii*.

Doravante, no restante desta tese, para evitar possíveis confusões entre os nomes dos grupos e o das espécies que deram nome para esses grupos, tais agrupamentos serão referidos apenas com o epíteto específico, sem a abreviação do nome genérico (*e.g.* grupo *C. lugubris* = grupo *lugubris*)

1.2. Posição filogenética e relações interespecíficas

É consensual que as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* formam um grupo monofilético (Farias *et al.*, 1999; Landim, 2006; Sparks & Smith, 2004; Landim, 2006; Smith *et al.*, 2008, López-Fernández *et al.*, 2010). Este clado foi relacionado à *Cichla* Bloch & Schneider, em posição basal dentre os ciclídeos neotropicais, pelos estudos filogenéticos utilizando dados morfológicos de Stiassny (1991) e Kullander (1998, Fig 3). Estudos filogenéticos mais recentes com caracteres moleculares e morfológicos, no entanto, têm corroborado outra hipótese na qual as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* fazem parte da tribo Geophagini (*e.g.* López-Fernández *et al.*, 2005a, 2010; Landim, 2006; McMahan *et al.*, 2013; Figs. 3, 4). Mesmo nesses recentes estudos existem divergências quanto à delimitação do grupo-irmão do clado *Crenicichla-Teleocichla*. Por exemplo, as análises de López-Fernández *et al.* (2005), baseadas em evidência total e estritamente em morfologia, resultaram em duas topologias bem diferentes quanto à posição de *Crenicichla* dentro de Geophagini. A primeira indicou *Bitoecus* como o grupo-irmão de *Crenicichla*, numa posição derivada, na segunda *Crenicichla* seria grupo-irmão dos demais geofagíneos analisados. Landim (2006), utilizando dados morfológicos, encontrou *Crenicichla* e *Teleocichla* fazendo parte do grupo formado pelos geofagíneos anões (Fig. 3). Na análise de López-Fernández *et al.* (2010), que pode ser considerada a mais abrangente até o momento, tanto em relação à quantidade de espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* incluídas quanto à de genes analisados, o clado *Crenicichla-Teleocichla* é apresentado como grupo-irmão de *Acarichthys* e *Bitoecus*.

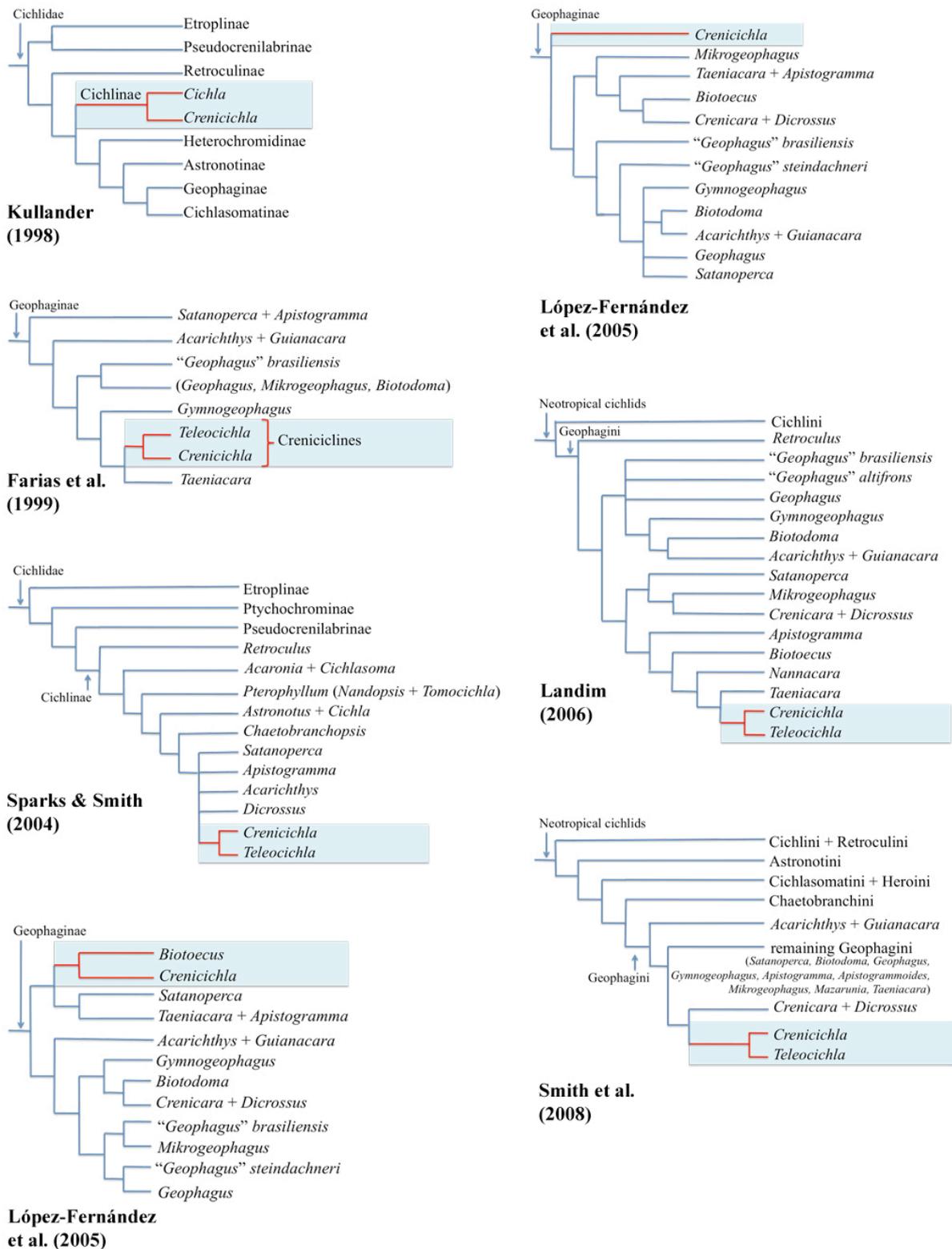


Fig. 3. Topologias resumidas de alguns estudos de relações filogenéticas em Cichlidae, com destaque às relações de *Crenicichla* e *Teleocichla*: Kullander (1998), morfológica, consenso estrito; Farias *et al.* (1999), molecular – 16S rDNA, consenso estrito; Sparks & Smith (2004), molecular (multilocus), consenso estrito; López-Fernández *et al.* [esquerda] (2005a: fig.1b), combinada morfológica e molecular (multilocus), topologia de aproximação sucessiva; López-Fernández *et al.* [direita] (2005a:fig.1a), morfológica, consenso estrito; Landim (2006), morfológica, consenso estrito; Smith *et al.* (2008), análise combinada molecular (multilocus) e morfológica.

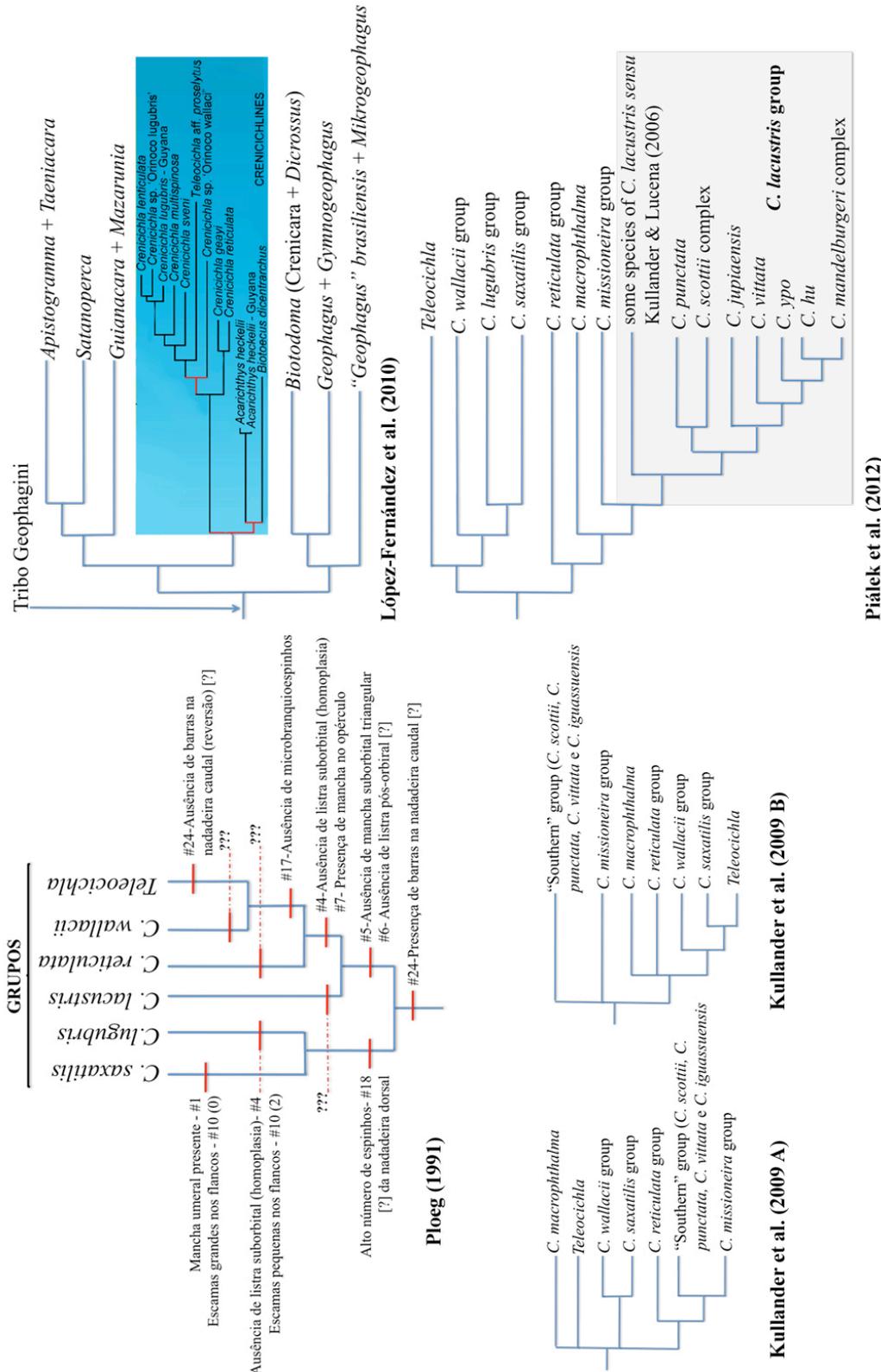


Fig. 4. Topologias resumidas de alguns estudos de relações filogenéticas de Cichlidae e *Crenicichla*: Ploeg (1991), morfológica; Kullander *et al.* (2009 A), molecular, cytochromo b mitocondrial, parcimônia, consenso semi-estrito; Kullander *et al.* (2009 B), molecular, inferência Bayesiana, consenso semi-estrito; López-Fernández *et al.* (2010), molecular, multilocus, inferência Bayesiana.

O conhecimento das relações entre as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* começou a ser desenvolvido há menos de dez anos. Como já foi explicado na seção anterior, *Teleocichla* distingue-se de *Crenicichla* por uma combinação de características hipoteticamente associadas ao hábito reofílico das espécies, o monofiletismo do gênero seria sustentada por 11 sinapomorfias morfológicas putativas e a proximidade filogenética com *Crenicichla* seria evidenciada por 8 sinapomorfias putativas (Kullander, 1988). No entanto, tais sinapomorfias são ainda consideradas provisórias, visto que a comparação se deu com apenas duas espécies de *Crenicichla* (*C. lucius* e *C. ornata*) e pelo fato de não haver sinapomorfias morfológicas que sustentariam o monofiletismo de *Crenicichla* excluindo *Teleocichla*.

Ploeg (1991, Fig. 4) elaborou um diagrama filogenético incluindo todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* até então conhecidas e propôs diversos grupos dentro do gênero. Na sua decisão de sinonimizar *Teleocichla* em *Crenicichla*, o autor destaca o conseqüente problema do parafiletismo de *Crenicichla*, caso *Teleocichla* seja considerado válido, mesmo assumindo o monofiletismo de *Teleocichla*. Porém, algumas inferências sobre as relações interespecíficas de *Crenicichla* deste trabalho, como a invalidação de *Teleocichla* e o monofiletismo de alguns grupos de espécies, não foram seguidas por autores subseqüentes (e.g. Kullander, 1997; Lucena & Kullander, 1992; Kullander & Lucena, 2006; Varella *et al.*, 2012). Alguns problemas da análise são as prováveis causas dessa indiferença em relação aos resultados de Ploeg (1991): a matriz não está disponibilizada e faltaram indicações claras dos parâmetros utilizados na análise, o que dificulta a falseabilidade, por exemplo, da polarização e otimização de alguns caracteres que aparentemente não fazem sentido nos cladogramas por ele elaborados (e.g. Fig. 4). Além disso, Ploeg (1991) não incluiu em sua análise várias das sinapomorfias osteológicas propostas por Kullander (1998).

Além de Ploeg (1991), apenas mais dois trabalhos contemplaram as relações interespecíficas em *Crenicichla* e *Teleocichla*, ambos utilizando dados moleculares (Kullander *et al.*, 2009; Piálek *et al.*, 2012; Fig. 4).

Com dois tipos de análise filogenética baseados no citocromo b mitocondrial, o trabalho de Kullander *et al.* (2009) representou o início das filogenias moleculares com foco nesse grupo, mas apresenta ressalvas pela utilização de apenas um marcador molecular, ter incluído apenas uma espécie de *Cichla* no grupo externo (sem incluir representantes de Geophagini) e poucos táxons amazônicos. Kullander *et al.* (2009) recuperaram hipóteses de monofiletismo de alguns grupos de espécies, como os grupos *saxatilis*, *wallacii*, *reticulata* e *missioneira*, mas não houve uma boa resolução na base da filogenia e baixo suporte em alguns clados mais inclusivos, portanto, pouco foi esclarecido sobre as relações entre tais grupos. O "Southern group"

resultante desta análise parece reunir *Crenicichla vittata* com partes do grupo *lacustris* e *scottii* sem uma resolução satisfatória. Os autores também encontraram as duas espécies de *Teleocichla* analisadas entre as de *Crenicichla*: na primeira topologia como um dos ramos da politomia na base da filogenia; na segunda como grupo-irmão do grupo *saxatilis*. Porém, principalmente pelo fato de as relações da espécie-tipo de *Crenicichla* (*C. macrophthalma*) com as demais espécies de *Crenicichla* não estarem bem definidas, o que inviabilizaria decisões taxonômicas mais profundas, não consideraram esses resultados suficientes para invalidar o gênero, mas sugeriram que as hipóteses encontradas no trabalho indicariam a existência de várias linhagens dentro de *Crenicichla*. Estas linhagens provavelmente representariam diversos gêneros através de estudos filogenéticos que incluíssem uma maior amostragem de táxons terminais.

Piálek *et al.* (2012) realizaram o último e mais abrangente estudo filogenético das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*. Algumas das hipóteses de monofiletismo de grupos de espécies feitas por Kullander *et al.* (2009) foram corroboradas (Fig. 4) e as relações entre os grupos estão mais resolvidas. *Teleocichla* foi corroborada como monofilética, mais relacionada à linhagem que reúne os grupos *wallacii*, *lugubris* e *saxatilis*. Os grupos *reticulata* e *lacustris* foram considerados monofiléticos, formando junto com *Crenicichla macrophthalma* a outra linhagem. Essa topologia revalidou o conceito de um diverso grupo *lacustris* com constituição nova, incluindo vários complexos de espécies (denominados *missioneira*, *scottii* e *mandelburgeri*) e *Crenicichla vittata*, esta última espécie comumente alocada no grupo *C. acutirostris* desde o trabalho de Kullander (1997). O grupo *C. lacustris stricto sensu* (Kullander & Lucena, 2006) não foi corroborado como natural. A espécie-tipo do gênero, *Crenicichla macrophthalma*, que outrora foi alocada no grupo *lacustris* de Ploeg (1991), mas que aparece em posições distintas nos diferentes cladogramas de Kullander *et al.* (2009), aparece como grupo-irmão das demais espécies do grupo *lacustris* na filogenia de Piálek *et al.* (2012).

O principal foco da análise molecular multilocus realizada por Piálek *et al.* (2012) foi o de obter um arcabouço filogenético para a discussão biogeográfica sobre as drenagens adjacentes da bacia do rio da Prata (rio Uruguai, rio Paraná e rio Uruguai) utilizando as espécies de *Crenicichla* como modelo. Dessa forma, a inclusão dos táxons terminais apresentou um viés na diversidade de *Crenicichla* dos rios do sul e sudeste do Brasil e não houve balanceamento na inclusão de táxons terminais dos diferentes grupos de espécies previamente propostos, deixando de lado uma boa parte da diversidade fenotípica de *Crenicichla* e *Teleocichla*. Uma maior amostragem de táxons que são comumente alocados no grupo *C. acutirostris* poderia (possivelmente) alterar o posicionamento de *Crenicichla vittata*, já que apenas *C. multispinosa*

deste grupo foi selecionada. A filogenia proposta não foi acompanhada por um estudo morfológico para discutir as sinapomorfias morfológicas ou demais características úteis para diagnosticar os grupos monofiléticos encontrados. Além disso, apesar de *Teleocichla* ter resultado como um grupo monofilético dentro do clado de *Crenicichla*, os autores argumentaram que a sinonimização de *Teleocichla* com *Crenicichla* estaria fora do escopo do estudo. Assim, apesar de fornecerem uma hipótese de relações relativamente mais robusta para as espécies desse grupo, a classificação geral das espécies permaneceu praticamente inalterada.

Apesar dos esforços concentrados nas recentes filogenias moleculares, apenas uma parte da diversidade do gênero foi contemplada e a base morfológica de sustentação desses resultados ainda não foi oferecida. Neste contexto, um estudo filogenético mais inclusivo do gênero *Crenicichla*, incluindo também as espécies de *Teleocichla*, se faz necessário para identificar unidades monofiléticas, estabelecer hipóteses de agrupamentos e fazer outras inferências sobre as relações interespecíficas com base em uma análise morfológica.

1.3. Objetivos

Este trabalho tem como objetivos primários testar o monofiletismo do grupo composto pelas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* e identificar e definir unidades monofiléticas dentro desse grupo, com base na análise cladística de caracteres morfológicos. Como objetivo secundário deste estudo, são testadas as recentes hipóteses de relações filogenéticas de *Crenicichla* e *Teleocichla* com os demais ciclídeos neotropicais.

2. Material e Métodos

2.1. Seleção dos táxons terminais

Todas as 8 espécies válidas de *Teleocichla* foram examinadas e, das 90 espécies válidas de *Crenicichla*, apenas *C. lucenai*, *C. zebrina* e *C. taikyra* não foram examinadas. 54 (60%) das espécies válidas de *Crenicichla* foram incluídas como táxons terminais do grupo interno na análise filogenética, as restantes foram utilizadas como material comparativo. Cinco morfótipos que correspondem a prováveis novas espécies de *Crenicichla* também foram incluídas: *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena (Varella, 2011: 154); *Crenicichla* sp. Paraná (Varella, 2011: 139); *Crenicichla* sp. Paranaíba (Varella, 2011: 148), *Crenicichla* aff. *iguassuensis* BIG LIPS (forma com lábios hipertrofiados similar à *Crenicichla iguassuensis sensu* Varella, 2011); e *Crenicichla* aff. *tesay* BIG LIPS (forma com lábios hipertrofiados similar à *C. tesay sensu* Varella, 2011). Todas as espécies válidas de *Teleocichla*, mais uma espécie nova (*Teleocichla* sp. Preta – Varella *et al.*, *no prelo*), foram incluídas no grupo interno.

A análise cladística foi realizada com maior ênfase na delimitação de clados no grupo que reúne *Crenicichla* e *Teleocichla*, avaliando assim as hipóteses de agrupamentos anteriores, em vez de focar nas relações intrínsecas entre espécies em grupos menos inclusivos. Dessa forma, uma estratégia foi utilizada para não inflar desnecessariamente a quantidade de táxons terminais na análise e, assim, viabilizar a execução do estudo em tempo hábil. Outras espécies não foram incluídas pela indisponibilidade de material para o estudo ou a tempo para a preparação ou análise osteológica. Mesmo assim, foi assegurado que a maior parte da diversidade morfológica encontrada nesse gênero fosse contemplada, pois vários representantes de todos os grupos de espécies previamente propostos e também das espécies consideradas “aberrantes” e que não haviam sido alocadas satisfatoriamente em nenhum desses grupos foram incluídos.

Dentre as espécies válidas de *Crenicichla* do grupo *wallacii* (*sensu* Kullander, 1990a; Ito & Rapp Py-Daniel, 2015), foram incluídas *C. compressiceps*, *C. heckeli*, *C. notophthalmus*, *C. regani*, *C. urosema* e *C. wallacii*. Apenas *Crenicichla virgatula* e *C. anamiri* não foram

incluídas pela indisponibilidade de material em tempo para realizar a análise osteológica, mas exemplares preservados em álcool foram examinados como material comparativo.

O grupo *lugubris sensu stricto* (Kullander, 1997) foi representado por quatro das nove espécies válidas (*Crenicichla lugubris*, *C. johanna*, *C. strigata* e *C. lenticulata*). Não entraram nesta análise *Crenicichla adspersa*, *C. cincta* e *C. marmorata* por serem bastante similares às outras já incluídas em relação à maioria dos caracteres utilizados. Elas se distinguem por alguns caracteres relacionados ao padrão de colorido peculiar das espécies, que variam ontogeneticamente e que não foram incluídas na análise pela dificuldade de codificação. *Crenicichla monicae* foi descrita recentemente com base em três exemplares coletados em 1924 e nenhum material além dos tipos dessa espécie foi identificado em todas coleções ictiológicas analisadas desde então, da mesma forma que *C. rosemariae* foi descrita baseada apenas no holótipo e um parátipo e não há material disponível para estudos osteológicos.

Do grupo *acutirostris* (*sensu* Kullander, 1997; Montaña, López-Fernández & Taphorn, 2008) foram incluídas *Crenicichla acutirostris*, *C. jegui*, *C. phaiospilus*, *C. multispinosa*, *C. tigrina* e *C. vittata*. *Crenicichla zebrina* foi descrita recentemente com base apenas no holótipo e em um parátipo e não havia material disponível nas coleções analisadas. Como existiam poucos exemplares de *C. percna* e *C. ternetzi* durante a fase de escolha e preparação do material, essas espécies também não foram incluídas na análise. *C. percna* e *C. phaiospillus* são similares, apesar de apresentarem alguns detalhes de colorido que evidenciam a validade das mesmas. *Crenicichla ternetzi* apresenta morfologia geral similar à de outras espécies do grupo *acutirostris* (e.g. *C. multispinosa*), distinguindo-se principalmente pela ausência da mancha caudal.

Crenicichla cametana, *C. cyclostoma*, *C. geayi*, *C. reticulata* e *C. semifasciata* foram incluídas como representantes do grupo *reticulata* (*sensu* Ploeg, 1991 exceto *C. scottii*). Apesar de *Crenicichla cyanonotus*, *C. sedentaria* e *C. stocki* não terem sido incluídas, observou-se que a maior parte da variação do grupo em relação aos caracteres utilizados na análise foi contemplada mesmo sem essas espécies. A distinção entre *Crenicichla stocki* e *C. reticulata* realizada por Ploeg (1991) não é recuperada a partir da comparação do material examinado aqui e talvez *C. stocki* seja um sinônimo júnior. *Crenicichla geayi*, *C. sedentaria* e *C. cyanonotus* são também bastante similares em relação à morfologia externa geral, incluindo o padrão de colorido, mas segundo Kullander (1986) elas são distintas entre si por alguns detalhes relacionados ao comprimento relativo do focinho.

A maior dificuldade na escolha dos táxons terminais foi em relação às espécies do grupo *saxatilis* (*sensu* Ploeg, 1991). Como já explicado na Introdução, apesar de existir muitas espécies válidas (ou ainda não-invalidadas), a identificação de parte delas é difícil utilizando as diagnoses e chave de identificação elaboradas por Ploeg (1987, 1991). Também não foi realizada nenhuma revisão taxonômica desse grupo depois de Ploeg (1991), assim ele deve ser considerado prioritário para futuros estudos taxonômicos e filogenéticos.

A partir da análise de uma grande quantidade de material, incluindo o material-tipo existente de quase todas as espécies desse grupo, observou-se que há espécies que possivelmente formariam pequenos complexos por serem muito semelhantes e que algumas sejam até sinônimas. Dessa forma, aqui foram escolhidos representantes desses complexos de espécies optando, sempre que possível, pelas espécies cujos nomes são mais antigos ou por aquelas com distribuição geográfica mais ampla. Foram incluídas *Crenicichla saxatilis*, *Crenicichla lepidota*, *C. britskii* e *C. labrina*, que possuem o corpo relativamente mais alto, um número relativamente menor de escamas na série E1 e uma mancha suborbital mais alongada ventralmente. As espécies semelhantes não-incluídas seriam *C. isbrueckeri*, *C. frenata*, *C. menezesi*, *C. proteus* e *C. santosi*. *Crenicichla nickeriensis* também pode ser considerada semelhante com *C. saxatilis*, embora tenha uma mancha suborbital triangular e um número de escamas na série E1 ligeiramente maior. *Crenicichla inpa* representa aqui as espécies do grupo *saxatilis* cujo corpo é relativamente mais alongado, o número de escamas na série E1 é relativamente maior do que nas espécies supracitadas, possuem uma mancha suborbital reduzida triangular e uma mancha umeral situada abaixo do ramo anterior da linha lateral. *Crenicichla inpa* distribui-se amplamente na calha principal e em vários tributários amazônicos. *Crenicichla hummelincki*, *C. pellegrini*, *C. lucius*, *C. semicineta* e *C. albopunctata*, não-incluídas, talvez possam ser consideradas espécies semelhantes a *C. inpa* distribuídas nos demais tributários amazônicos, mas que se distinguem por aspectos do colorido não utilizados nos caracteres considerados nesse estudo. *Crenicichla alta* e *C. anthurus* foram incluídas por serem as espécies nominais mais antigas dentre as espécies do grupo *saxatilis* que possuem o corpo alongado, número relativamente grande de escamas na série E1, mancha suborbital triangular e mancha umeral com centro no ramo anterior da linha lateral (*C. copenamensis*, *C. pydanielae* e *C. sipaliwini*). Todas essas espécies distribuem-se em drenagens do escudo das Guianas. Por fim, *Crenicichla hemera* e *C. chicha* também foram incluídas para testar hipóteses divergentes quanto à inclusão ou não dessas espécies no grupo *saxatilis* (Ploeg, 1991; Varela *et al.*, 2012).

A grande maioria das espécies previamente alocadas no grupo *lacustris* (*sensu* Piálek *et al.*, 2012 – exceto *C. vittata*) foi incluída na análise. Isso porque, de acordo com os estudos prévios (*e.g.* Kullander *et al.* 2009), esse seria o grupo mais heterogêneo e mais difícil de diagnosticar dentre os grupos de *Crenicichla*. Todas as espécies válidas de *Crenicichla* alocadas no grupo *missioneira* (*sensu* Lucena & Kullander, 1991; Kullander *et al.*, 2009; complexo *missioneira* Piálek *et al.*, 2012) foram incluídas. As espécies do grupo *lacustris sensu stricto* (Kullander & Lucena, 2006) foram representadas por *Crenicichla lacustris* e *C. iguapina*. Não foi incluída *Crenicichla tingui* por ser muito parecida com *C. lacustris* e *C. iguapina*. Do grupo *Crenicichla punctata-C. maculata* foi incluída a primeira espécie. Não foram incluídas *C. mucuryna* e *C. lucenai* (descrita recentemente) pela indisponibilidade de material. Todas as espécies distribuídas no alto rio Paraná, incluindo o rio Iguazu foram incluídas, assim como a maioria das espécies do grupo *lacustris* distribuídas no rio Paraná abaixo de Itaipu. *Crenicichla* sp. Paraná corresponde ao que era anteriormente denominado *Crenicichla niederleinii* (Holmberg, 1891) (*e.g.* Kullander, 1981, ver discussão em Varela, 2011) e diferencia-se de algumas espécies do rio Paraná recentemente descritas, que não foram incluídas na análise (*C. mandelburgeri* e *C. gillmorlisi*), por alguns detalhes do padrão de colorido associados à ontogenia. *Crenicichla hu* e *C. ypo* são muito similares em relação à quase todas as características utilizadas nessa análise, assim apenas a primeira foi incluída. *Crenicichla taikyra* foi descrita recentemente e não foi incluída na análise por falta de material.

Com o objetivo secundário de testar as diferentes hipóteses prévias sobre o posicionamento filogenético das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* dentro da subfamília de Cichlidae neotropical (Cichlinae), representantes de diferentes linhagens de ciclídeos neotropicais, assim como outros táxons previamente considerados mais relacionados à esses dois gêneros (Introdução, Fig.3 e Fig. 4) foram incluídos. *Taeniacara candidi*, *Dicrossus filamentosus*, *Crenicara punctulatum*, *Apistogramma taeniata*, *Biotocus opercularis*, *Biotodoma warvrini*, *Acarichthys heckeli*, *Satanoperca lilith*, *Mikrogeophagus ramirezi*, *Gymnogeophagus meridionalis*, *Geophagus brasiliensis*, *Geophagus altifrons* e *Geophagus steindachneri* são os representantes da tribo Geophagini (*sensu* López-Fernández *et al.*, (2005a, 2010). *Australoheros minuano* representa Heroini (*sensu* Kullander, 1998; López-Fernandez *et al.*, 2010) e *Acaronia nassa* e *Cichlasoma araguaiensis* representam Cichlasomatini (*sensu* López-Fernández *et al.* (2010). Por fim, *Retroculus xinguensis* (Retroculini), *Cichla pinima* (Cichlini), *Astronotus ocellatus* (Astronotini) e *Chaetobranchius flavescens* (Chaetobranchini) representam as demais linhagens de Cichlinae.

2.2. Aquisição e preparação do material

A maior parte do material utilizado neste estudo está depositada no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). Adicionalmente, exemplares de outras coleções ictiológicas do Brasil e do exterior foram obtidos por meio de empréstimos. Uma lista de material examinado na análise filogenética é apresentada no Apêndice 1. Acronímias das instituições depositárias seguem Fricke & Eschmeyer (2015). O estudo comparativo de morfologia externa e do padrão de colorido foi realizado a partir de exemplares preservados em etanol, com exceção de caracteres de colorido em vida que foram examinados a partir de material fresco e fotografias dos exemplares vivos. O estudo de osteologia foi realizado a partir de exemplares diafanizados de acordo com um método adaptado de Taylor & van Dike (1985) ou em esqueletos secos preparados. Exemplares de algumas espécies foram preparados seguindo o protocolo de Datovo & Bockmann (2010), no qual cartilagens e ossos são corados mas músculos não são digeridos, e foram ocasionalmente utilizados também para análise de estruturas ósseas, ligamentos e tendões. Evitou-se incluir dados sobre os complexos morfológicos da literatura, mas isso foi feito quando estritamente necessário.

2.3. Nomenclatura anatômica

A nomenclatura utilizada para caracterizar os padrões de colorido segue principalmente Kullander (1986; 1988). Kullander (1986) sugere, no entanto, que os componentes dos padrões de colorido variam amplamente entre os gêneros de Cichlidae e que alguns componentes aparentemente idênticos e que são nomeados ou contados da mesma forma em diferentes gêneros, podem não representar homologias primárias. Desta forma, no presente estudo, os componentes dos diferentes padrões de colorido foram denominados livremente a fim de se evidenciar as homologias, em detrimento de sua terminologia tradicional.

O comprimento padrão (doravante apenas CP) é medido da sínfise dos pré-maxilares até o ponto mediano da base da nadadeira caudal, que é limitado posteriormente pela borda posterior dos ossos hipurais, onde ocorre a flexão caudal. As medidas e as contagens foram obtidas de acordo com Kullander (1986), porém algumas contagens e medidas tradicionalmente utilizadas nos trabalhos de taxonomia não representam homologias e não foram utilizadas na análise. A nomenclatura osteológica segue Kullander (1986; 1988), Stiassny (1991), López-Fernández *et al.* (2005a) e Chakrabarty (2007). Explicações mais detalhadas sobre dados merísticos e morfométricos, assim como possíveis divergências quanto à nomenclatura osteológica entre

diferentes autores são oferecidas, quando pertinente, na descrição e discussão de cada caráter na seção Resultados e Discussão.

2.4. Ilustrações dos caracteres

Uma grande parte dos caracteres utilizados neste trabalho, principalmente osteológicos, podem ser observados em boas ilustrações oferecidas em trabalhos prévios. Kullander (1988) ilustrou vários caracteres osteológicos informativos para as relações entre *Crenicichla* e *Teleocichla*. Destacam-se aqui também os trabalhos extensivamente ilustrados de Kullander (1986, 1996), Kullander & Nijssen (1989), Stiassny (1987, 1991), Lippistch (1990) e Casciotta & Arratia (1993a, b), assim como os estudos filogenéticos mais recentes em Cichlidae de López-Fernández *et al.* (2005a) e Chakrabarty (2007). Neste caso, as ilustrações são indicadas após os estados do caráter. Embora ainda não esteja publicada e por isso não teve citações de suas ilustrações, a tese de doutorado de Maria Isabel Landim (Landim, 2006) também contém boas figuras de vários dos caracteres utilizados. As demais ilustrações foram elaboradas com base em fotografias ou em observação direta à lupa com câmara clara e manipuladas digitalmente através de uma mesa digitalizadora em programa de edição de imagens (geralmente Adobe Photoshop e Adobe Illustrator). Algumas ilustrações são elaboradas através da combinação de fotografias em diferentes planos focais obtidas por uma câmera acoplada à uma lupa, ou seja, imagens multifocais.

2.5. Análise filogenética

As hipóteses sobre as relações de parentesco foram inferidas de acordo com a metodologia cladística (Hennig, 1966), posteriormente discutida e aprimorada (*e.g.* Wiley, 1981; Goloboff, 1993, 1998; Kitching *et al.*, 1998; Goloboff *et al.* 2008). Caracteres propostos em estudos taxonômicos e filogenéticos em Cichlidae foram reanalisados e discutidos; novos caracteres foram propostos, ilustrados e discutidos. Uma lista de 211 caracteres utilizados na presente análise, com referências de utilização prévia, discussão acerca da codificação e comentários sobre a otimização de cada caráter a partir da análise cladística é apresentada em Resultados e Discussão. Não houve exclusão de caracteres *a priori* por supor que estes sejam muito homoplásticos, ou pouco informativos, antes de realizar a análise cladística. Também não foram excluídos caracteres que poderiam ser considerados re-expressões de estados ancestrais (“atavismos” *sensu* Stiassny, 1992), ou caracteres “adaptativos”, que seriam supostamente convergências adaptativas de diferentes linhagens relacionadas a especializações ao mesmo

tipo de ambiente ou mesmo tipo de alimentação, como adaptações à reofilia ou à diferentes hábitos alimentares, por exemplo. Dentre todos os caracteres revistos de trabalhos anteriores, alguns caracteres foram excluídos quando não apresentavam variação dentro do grupo interno ou quando não foi possível delimitar satisfatoriamente os estados do caráter. Ainda assim, alguns caracteres que não variaram no grupo interno mas poderiam ser informativos pois variaram entre os táxons do grupo externo foram incluídos, porque poderiam auxiliar no posicionamento de *Crenicichla* e *Teleocichla* dentro de Cichlinae. Infelizmente, não possível reavaliar os caracteres miológicos já propostos em estudos prévios de Cichlidae e, por isso, tais caracteres não foram incluídos.

A matriz de caracteres foi confeccionada no programa Mesquite versão 3.03 (ver Maddison & Madson, 2005). Em geral, os caracteres multiestados foram tratados de forma não ordenada, exceto quando um gradiente morfoclinial entre os estados extremos for identificado (caracteres 5, 9, 13, 15, 17, 26, 29, 34, 79, 84, 104, 117, 120, 168). Ou seja, quando observou-se gradação com um ou mais estados intermediários entre os estados extremos e não houve qualquer outra evidência que permitisse dissociar esses estados de uma série de transformação linear. A polarização dos caracteres foi realizada a partir da comparação com o grupo externo (Nixon & Carpenter, 1993) e o enraizamento foi fixado em *Retroculus xinguensis*, pois é o representante do gênero que tem sido recuperado como grupo-irmão (*e.g.* Kullander, 1998 - Retroculinae) ou como parte do grupo-irmão, juntamente com *Cichla* (Smith *et al.*, 2008; López-Fernández *et al.*, 2010 - Retroculini), dos demais ciclídeos neotropicais.

As análises cladísticas foram executadas através do programa TNT 1.1 - Tree Analysis using New Technology (Goloboff, Farris & Nixon, 2003, 2008), utilizando buscas heurísticas tradicionais e com as novas tecnologias (detalhadas mais abaixo). Foram realizadas análises tanto para os caracteres tratados com pesagens iguais quanto utilizando métodos de pesagem contra homoplasias *i.e.* pesagem implícita (Goloboff, 1993) e pesagem sucessiva (Farris, 1989). Tais métodos foram utilizados por entender que no presente trabalho foi contemplada apenas uma pequena parcela do universo da variação morfológica existente e que diferentes caracteres teriam maior ou menor informação filogenética. Estudos prévios apontam que a anatomia de ciclídeos é, em geral, bastante conservativa. Excluir caracteres homoplásticos (convergências e atavismos) *a priori* resultaria em perda de informação filogenética que poderia incrementar a resolução em diferentes níveis do cladograma. Por outro lado, a análise de uma matriz bastante complexa, repleta de caracteres homoplásticos (ou sem congruência cladística), sem a utilização de algum tipo de pesagem dos mesmos poderia resultar em informação filogenética “perdida” devido ao ruído dos caracteres homoplásticos (Kullander, 1998), dando origem a

falsos agrupamentos.

Na análise com pesagem igualitária, impõem-se *a priori* que todos os caracteres possuem peso 1. No caso da pesagem implícita, os pesos não são atribuídos *a priori*, mas os caracteres homoplásticos são penalizados com um menor peso a partir de uma função que mede a congruência cladística do caráter (“*fit*”, Goloboff, 1993). Essa função é modificada a partir da concavidade do índice de consistência, a fim de penalizar proporcionalmente mais os caracteres menos homoplásticos do que os mais homoplásticos. Uma variável “*k*” controla a intensidade dessa concavidade, quanto menor o *k* mais forte é a penalização dos caracteres homoplásticos. No TNT, não é permitida a pesagem implícita utilizando $k=0$, pois o peso de qualquer caráter homoplástico seria 0, havendo descarte de variação informativa, e a análise resultante não seria mais considerada cladística mas sim uma análise de cliques. Não há um valor ideal de *k* pré-definido teoricamente ou uma fórmula para a determinação de um *k* ótimo para cada conjunto de dados. Mesmo os scripts disponibilizados por Mirande (2009) e Salvador-Arias (não-publicado), que auxiliariam a obtenção de valores de *k* próximos ao ideal para cada conjunto de dados são baseados em parâmetros estabelecidos *a priori* igualmente arbitrários. Optou-se assim pela estratégia de realizar análises com diferentes valores de *k*, comparar as topologias resultantes (inclusive a topologia resultante da análise com pesagem igualitária) e, dentre essas topologias, escolher e discutir aquela mais coerente tanto em relação às hipóteses prévias. A partir disso, observa-se também a constância dos clados obtidos em topologias resultantes de diferentes esquemas de pesagem como uma maneira alternativa de discutir a estabilidade relativa desses clados (*e.g.* Prendini, 2000). Esse tipo de comparação pode ser considerada um tipo de análise de sensibilidade (Wheeler, 1995)

Diferente do método de pesagem implícita, que permite a realização de ‘cálculos de congruência cladística dos caracteres e a busca por árvores mais parcimoniosas concomitantemente, o método de pesagem sucessiva (Farris, 1969) requer uma análise prévia com pesagem igualitária como ponto de partida para a medição do grau de congruência inicial dos caracteres. A partir de um dos índices que avaliam a homoplasia de um caráter são realizadas rodadas de pesagem e reanálise da matriz até que a topologia resultante seja estabilizada. No presente trabalho, foi realizada a pesagem sucessiva por meio de um *script* (*rewt.run*) do TNT, utilizando o comando “*rewt rc*” para pesar de acordo com o índice de consistência reescalado e do comando “*rewt fit 3*” para pesar de acordo com o *fit*. Este último parâmetro (*fit=3*) foi utilizado para observar diferenças entre uma árvore obtida com pesagem sucessiva e pesagem implícita com o mesmo parâmetro. Apesar de aumentar a correlação entre a matriz e as topologias encontradas, tendo como uma das prováveis

consequências a obtenção de um menor número de árvores mais parcimoniosas, a pesagem sucessiva não é considerada a mais adequada por apresentar uma argumentação circular e dependência de uma análise prévia com pesagem igualitária. Ou seja, essa análise apresenta o viés do resultado da análise com a pesagem igualitária. Esse método é abordado de forma exploratória, pois em estudos prévios (*e.g.* Kullander, 1998; López-Fernández *et al.*, 2005a) o método foi utilizado em suas análises, mas a árvore obtida não foi discutida.

Buscas heurísticas tradicionais

Buscas heurísticas foram realizadas utilizando o algoritmo *Tree Bisection Reconnection* (TBR), com subsequente submissão das árvores mais parcimoniosas encontradas e salvas na memória à mais uma rodada de TBR (branch-swapping). Isso serve para esgotar as possibilidades de se encontrar outras árvores mais parcimoniosas a partir do rearranjo dos ramos das árvores fundamentais da memória. O número de replicações para a análise de TBR foi fixado quando o menor número de passos (*best score*) foi alcançado na análise pelo menos 50 vezes, o que diminui a chance de se encontrar uma árvore ainda mais parcimoniosa caso seja realizada uma busca mais exaustiva. Por outro lado, o número de árvores salvas por replicação foi fixado quando não houve mais “transbordamento” de árvores (overflow), ou seja, árvores de Wagner mais parcimoniosas que foram geradas a partir do TBR mas que não puderam ser salvas por conta da memória insuficiente. Na matriz com pesagens iguais, a busca heurística utilizando TBR foi realizada com 10.000 replicações, salvando 100 árvores por replicação. O *best score* foi alcançado 52 vezes sem transbordamento de árvores e o número de árvores após TBR branch-swapping continuou o mesmo (6 árvores fundamentais). Acionando a pesagem implícita com diferentes valores de K ($k=0,1$; $k=1-10$; $k=100$ e $k=1000$) e utilizando novamente TBR com 10.000 replicações, salvando 10 árvores por replicação, o *best score* foi alcançado mais que 50 vezes em cerca de 3 minutos, resultando em uma única árvore fundamental.

Buscas utilizando novas tecnologias

Com os métodos implementados no TNT, as buscas em matrizes com grande complexidade são facilitadas por atalhos computacionais e em alguns casos, como em matrizes com grande número de táxons terminais e/ou caracteres, possibilitam encontrar árvores mais parcimoniosas do que as encontradas com as buscas heurísticas tradicionais. Por conta do tempo despendido com a análise de TBR dos dados com pesagens igualitárias, foram realizados vários testes utilizando diversos parâmetros das novas tecnologias. Nas análises mais agressivas, todos os parâmetros de *Sectorial Searches* (RSS, CSS, XSS) com fusão de árvores 50 vezes, 50 interações de *Ratchet*, 50 ciclos de *Drift* e 50 rodadas de *Tree Fusing* foram utilizadas simultaneamente, colocando como metas para o *Driven Search* ora encontrar as

árvores com menor tamanho 50 vezes, ora estabilizar o consenso 3 vezes com fator 75. Com pesagens igualitárias, as duas análises utilizando as novas tecnologias descritas acima, alcançaram o mesmo resultado das buscas heurísticas tradicionais (TBR), porém em tempo muito menor. Nas análises com pesagem implícita utilizando as novas tecnologias, também foram encontradas as mesmas topologias que as obtidas em análises utilizando TBR.

A partir dos cálculos efetuados por meio do TNT, o número de passos e os índices de consistência (IC) e de retenção (IR) das árvores fundamentais foram obtidos, assim como o número de passos, os índices de consistência (ic) e de retenção (ir) dos caracteres para cada árvore fundamental, sumarizados em uma tabela no Apêndice 5. Para calcular o suporte de Bremer (Bremer, 1994) através do TNT, foram obtidas árvores com até 20 passos a mais. Para isso, foi realizado TBR Branch-Swapping nas árvores fundamentais buscando árvores subótimas de 1 a 10 passos a mais de forma sequencial (1, 2, 3... passos a mais) e a partir das subótimas com 10 passos a mais com maior intervalo (12, 14, 16, 18 e 20 passos a mais). Um total de 40.000 foram salvas na memória para calcular o suporte de Bremer absoluto e relativo para cada nó.

A otimização das transformações ambíguas de cada caráter foi avaliada manualmente de forma a preservar a homologia das estruturas e está disponibilizada no Apêndice 5. Em geral, foi utilizada a otimização AccTran para preservar a homologia do estado apomórfico, privilegiando o aparecimento de reversões, e DeITran para preservar a homologia do estado plesiomórfico, privilegiando as convergências (Amorim, 2002).

Apenas as sinapomorfias não-ambíguas são consideradas para efeito de discussão dos grupos monofiléticos obtidos através da análise, já que as sinapomorfias ambíguas são determinadas apenas a partir do esquema de otimização utilizado e são passíveis de refutação a partir de interpretações alternativas. Vale destacar que a nomenclatura dos clados na discussão da otimização dos caracteres da lista oferecida na seção 3.1. já são aqueles da classificação final proposta.

3. Resultados

3.1. Descrição dos caracteres

3.1.1. Escamas

0. Distribuição das escamas sobre a região do *aductor mandibulae*. #10 Lippitsch (1993); #7 López-Fernández *et al.* (2005a); #0 e 1 Landim (2006), modificados; #59 Chacrabarty (2007). Não ordenado.

[0] sobre toda a região do *aductor mandibulae* (Fig. 5 a);

[1] apenas sobre a porção posterior dessa região;

[2] apenas sobre a porção póstero-superior dessa região, ântero-ventralmente sem escamas (Fig. 5b, c);

[3] borda ventral e anterior dessa região sem escamas.

A região sobre o complexo de músculos do *aductor mandibulae* é aquela delimitada ântero-dorsalmente pela boca e órbita e póstero-ventralmente pela porção exposta do pré-opérculo. Essa região também pode ser denominada em estudos de sistemática prévios como bochecha ou “cheek” em inglês (*e.g.* López-Fernández *et al.*, 2005a). A região sobre o *aductor mandibulae* é totalmente coberta por escamas na grande maioria dos táxons analisados (estado 0). Em alguns geofágines (*e.g.* *Geophagus altifrons* e *Gymnogeophagus meridionalis*), as escamas estão distribuídas apenas na metade posterior dessa região, verticalmente dispostas de tal forma que suas margens anteriores definem uma linha vertical delimitando a parte posterior escamada da parte anterior coberta apenas por pele (estado 1).

Em várias espécies reofílicas do grupo interno (espécies de *Teleocichla*, *Crenicichla jegui* e outras espécies de *Cenicichla* do rio Uruguai e do rio Iguaçu) uma borda estreita ventral próxima à margem do pré-opérculo e uma pequena área anterior próxima à boca estão geralmente cobertas apenas por pele, sem escamas (estado 3). Este estado caracteriza também *Biotoecus opercularis* e *Taeniacara candidi* no grupo externo, que são de porte muito pequeno mas não são consideradas reofílicas, logo a redução da escamação nessas espécies pode ter mais relação com diminuição do tamanho do que com reofilia. Diferente do que ocorre no estado 1, não há um limite bem definido entre a área com escamas e sem escamas.

Em *Retroculus xinguensis*, *Crenicichla heckeli*, *Crenicichla jupiaensis*, *Crenicichla* sp. Paranaíba e *Teleocichla cinderella*, que são também reofílicas, a redução da escamação é maior, pois as escamas ficam restritas à uma pequena porção póstero-dorsal mais próxima da margem da órbita (estado 2). *Taeniacara candidi* também apresenta o estado 2, mas isso se deve ao porte muito pequeno da espécie.

Apesar da análise possibilitar a interpretação tanto do estado 0 quanto do 2 como plesiomórfico, consideramos a região do *aductor mandibulae* totalmente coberta por escamas como a condição plesiomórfica no contexto dos ciclídeos neotropicais, já que o estado 2 pode ser claramente relacionada à especialização das espécies à reofilia ou à acentada diminuição do tamanho do corpo. Transformações 0>1 ocorrem apenas no grupo externo e resultam em autapomorfias de *Geophagus altifrons* e *Gymnogeophagus meridionalis*. Transformações convergentes 0>2 resultam em autapomorfias de *Retroculus xinguensis*, *Taeniacara candidi*, *Crenicichla heckeli* e em uma sinapomorfia não-ambígua do clado 157. Várias transformações 0>3 caracterizam autapomorfias em *Dicrosuss filamentosus*, *Biotoecus opercularis* e *Crenicichla jegui* e sinapomorfia do clado 170 (com reversão em *Teleocichla wajapi* e uma transição 3>2 em *T. cinderella*). Por fim, duas transformações ambíguas podem ser otimizadas como sinapomorfias do clado 144 (com reversões no clado 145 e em *Crenicichla hadrostigma*) e do clado 151 (com reversões em *C. tesay* e *Crenicichla tapii*).

1. Organização das escamas na região do *aductor mandibulae*. #58 Chakrabarty (2007), modificado.

[0] formando séries imbricadas (Fig. 5a);

[1] desorganizadas, sem formar séries imbricadas (Fig. 5b, c);

As escamas nessa região não formam séries imbricadas apenas em *Mikrogeophagus ramirezi*, *Biotoecus opercularis*, *Crenicichla heckeli*, *Crenicichla* sp. Paranaíba, *C. jupiaensis*, *Teleocichla proselytus* e *T. centisquama*. A partir da análise, o estado 1 constitui uma sinapomorfia do clado 157, que reúne *Crenicichla* sp. Paranaíba e *C. jupiaensis*, e representam autapomorfias nas demais espécies supracitadas.

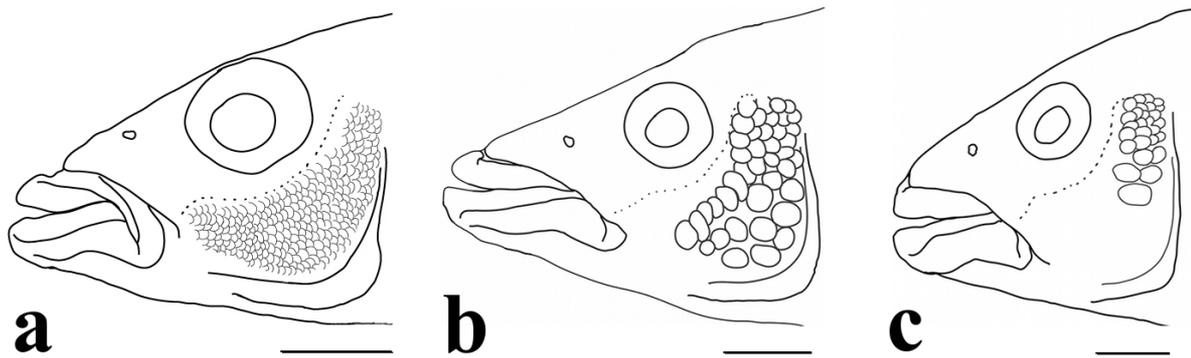


Fig. 5. Ilustração esquemática do arranjo das escamas na região do *aductor mandibulae*: a) *Crenicichla haroldoi*, MZUEL 1878, 86,9 mm CP; b) *Crenicichla* sp. "PARANAÍBA", MZUSP 104098, 99,9 mm CP; c) *Crenicichla jupiaensis*, MZUSP 4366, 81,7 mm CP. Refere-se aos caracteres 0 e 1. Escalas 5 mm.

2. Distribuição das escamas sobre a região do osso opercular. #1 Lippitsch (1993), modificado; #1 López-Fernández *et al.* (2005a). Não ordenado.

[0] escamas cobrindo totalmente a região do osso opercular;

[1] escamas cobrindo parcialmente a região do osso opercular;

[2] extremidade posterior do osso opercular nua;

A codificação utilizada assemelha-se à de López-Fernández *et al.* (2005a, caráter 1), com a adição do estado 2, que corresponde ao 3 de Lippitsch (1993: "scaled except opercular blotch"). O caráter não apresentou variação no grupo interno, que possui a região opercular totalmente coberta por escamas, considerado o estado plesiomórfico mediante a análise. O estado 2 é uma autapomorfia em *Astronotus ocellatus* e o estado 1 corresponde a autapomorfias em *Crenicara punctulatum* e *Biotoecus opercularis*, além de poder ser otimizado como uma sinapomorfia ambígua no clado 97, com reversões em *Geophagus altifrons* e '*Geophagus*' *steindachneri*.

3. Distribuição das escamas sobre a região do osso subopercular. #4 Lippitsch (1993), modificado; #3 López-Fernández *et al.* (2005).

[0] escamas cobrindo totalmente a região do osso subopercular;

[1] borda ventral do osso subopercular nua (Lippitsch, 1993: 912, fig. 2a).

O subopérculo de várias espécies de *Geophagini* e de algumas espécies de *Teleocichla* não apresenta escamas na sua borda ventral no restante dos táxons analisados, o subopérculo é totalmente coberto por escamas.

No grupo externo, o estado 1 pode ser otimizado como uma sinapomorfia ambígua no clado 101, com reversões no clado 106 e em *Acarichthys heckelii*, *Geophagus altifrons* e '*Geophagus*' *steindachneri*. No grupo interno, o estado 1 é uma autapomorfia em *Crenicichla*

jegui e pode ser otimizado como uma sinapomorfia ambígua no clado 170, que reúne as espécies de *Teleocichla* exceto *Teleocichla* sp. Preta (com reversões em *T. proselytus* e *T. wajapi*).

4. Distribuição das escamas sobre a região do osso interopercular. #6 Lippitsch (1993), modificado; #5 López-Fernández *et al.* (2005a). Não ordenado.

[0] cobrindo toda a região do osso;

[1] porção posterior dessa região coberta por escamas, porção anterior nua;

[2] escamas ausentes nessa região, ou até 3 escamas presentes, encobertas por pele espessa, restritas à porção mais posterior da região.

O interopérculo da grande maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* apresenta uma redução da escamação a até três escamas encobertas por pele espessa, ou apresenta uma variação intraespecífica entre a redução da escamação e a total ausência de escamas sobre esse osso (estado 2). Esse estado também caracteriza *Retroculus xinguensis* e vários geofagines do grupo externo. Em algumas espécies de *Crenicichla*, assim como em *Cichla pinima*, *Acarichthys heckeli*, *Crenicara punctulatum* e *Dicrossus filamentosus*, por outro lado, apresentam o interopérculo com várias escamas na sua porção posterior, mas a porção anterior é nua (estado 1). O interopérculo totalmente coberto por escamas (estado 0) caracteriza apenas *Astronotus ocellatus*, *Chaetobranchus flavescens*, *Acaronia nassa*, *Australoheros minuano*, *Cichlasoma araguaiense*, *Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi* do grupo externo.

Não foi possível recuperar o estado plesiomórfico sem ambiguidade a partir da análise, já que os três estados são passíveis de serem considerados plesiomórficos. A partir disso, interpreta-se aqui, para fins de otimização dos estados do caráter no cladograma, o estado 0 como plesiomórfico, com base nas observações de Lippitsch (1993: 905). Transformações convergentes para o estado 1 no grupo externo resultam em uma autapomorfia em *Cichla pinima* e uma sinapomorfia ambígua em um subgrupo de Geophagini (clado 101). Dentro do clado 101, uma transformação 1>2 ocorre no clado 100, com reversão em *Acarichthys heckeli*. Transformações para o estado 2 (0>2) resultam em autapomorfias em *Retroculus xinguensis* e *Biotoecus opercularis* e como uma sinapomorfia ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109). Dentro deste clado, transformações para o estado 1 ocorrem em *Crenicichla macrophthalma*, *C. acutirostris*, *C. lugubris*, *C. alta* e no clado 121.

5. Distribuição das escamas sobre a região pós-orbital. #12 Lippitsch (1993), modificado; #9 López-Fernández *et al.* (2005a). Ordenado.

[0] escamas em uma única coluna (Lippitsch, 1993: fig. 5a);

[1] escamas em duas colunas (Lippitsch, 1993: fig. 5b);

[2] escamas em 4 a 8 colunas,

[3] escamas em 9 a 14 colunas.

A maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* possuem 4 a 8 colunas de escamas na região pós-orbital (estado 2), situadas entre a margem posterior da órbita e a porção dorsal exposta do pré-opérculo, assim como *Cichla pinima* no grupo externo. *Retroculus xinguensis*, *Astronotus ocellatus* *Teleocichla* sp. Preta e *T. wajapi*, no entanto, apresentam apenas duas colunas de escamas nesta região (estado 1) e quase todas as espécies previamente alocadas no grupo *lugubris* (*sensu* Kullander, 1997) apresentam entre 9 e 14 colunas (estado 3). Uma única coluna na região pós-região pós-orbital (estado 0) caracteriza o restante dos táxons do grupo externo, mas nenhum táxon do grupo interno.

O resultado da análise indicou o estado 1 como plesiomórfico e transformações 0>1 e 0>2 indicam existência de autapomorfia em *Cichla pinima* e de sinapomorfia não-ambígua no clado 91 no grupo externo, respectivamente. Uma transformação do 1 para 2 resulta em uma sinapomorfia não-ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109). Dentro deste clado, reversões correspondem a autapomorfias em *Teleocichla* sp. Preta e *T. wajapi* e uma transformação para o estado 3 ocorre em um subgrupo de *Lugubria* (clado 115).

6. Extensão das escamas ciclóides (vs. ctenóides) nas regiões anterior e dorsal do corpo. Não ordenado.

[0] Escamas ciclóides ausentes nas regiões citadas ou escamas ciclóides restritas à porção anterior da cabeça (parte anterior do *aductor mandibulae* e, em alguns táxons, também sobre interopérculo e subopérculo), sem escamas ciclóides na região dorsal do corpo ou escamas ciclóides restritas à metade anterior desta região, entre o primeiro espinho da nadadeira dorsal e o ramo frontal do canal da linha lateral NLF0 [padrão 0, Fig. 6a, c, d];

[1] escamas ciclóides cobrindo totalmente a cabeça, ausentes na região dorsal ou com escamas ciclóides cobrindo totalmente ou parcialmente a região entre o primeiro espinho da nadadeira dorsal e o ramo frontal da linha lateral [padrão 1, Fig. 6b];

[2] escamas ciclóides cobrindo totalmente a cabeça e região dorsal até aproximadamente a vertical que passa pelo meio da nadadeira dorsal [padrão 2, Fig. 6. e, f];

[3] escamas ciclóides cobrindo totalmente a cabeça e a região dorsal do corpo, mas com escamas ctenóides no pedúnculo caudal [padrão 3, Fig. 6g];

[4] todo o corpo coberto por escamas ciclóides [padrão 4, Fig. 6h];

Os caracteres 2, 4, 11 e 47 de Lippitsch (1993) e os caracteres 2, 4, 8, 10 e 12 de López-Fernández *et al.* (2005a), contemplam a distribuição das escamas ctenóides e ciclóides sobre o corpo de ciclídeos. No entanto, eles o fazem dividindo o corpo em várias regiões e analisando a presença de escamas ctenóides ou ciclóides em cada uma delas separadamente, como se o tipo de escamação sobre cada uma das partes tivesse evoluído independentemente nessas pequenas áreas, que muitas vezes são1 limítrofes. As observações realizadas no presente, no entanto, levam à proposição de uma nova codificação.

A partir da análise da distribuição das escamas ctenóides e ciclóides do corpo todo, partindo de um padrão em que o corpo é totalmente ou quase que totalmente coberto por escamas ctenóides (*e.g.* *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima*), foi possível delimitar satisfatoriamente apenas três séries de transformações independentes em relação à distribuição dos dois tipos de escamas. A primeira delas trata da expansão da distribuição relativa das escamas ciclóides, em detrimento das escamas ctenóides, sobre a região anterior e dorsal do corpo (caráter 6), sem levar em consideração as escamas da nadadeira dorsal presentes em algumas espécies. A segunda trata da expansão da distribuição relativa das escamas ciclóides, em detrimento das ctenóides, sobre a região ventral do corpo (caráter 7), também sem levar em conta as escamas sobre a nadadeira anal presentes em algumas espécies. Finalmente, a terceira trata da distribuição relativa das escamas ciclóides (*vs.* ctenóides) sobre a nadadeira caudal (caráter 8). As combinações das transformações possíveis dos três caracteres propostos resultam na grande variação observada em relação ao tipo de escamação no corpo nos ciclídeos neotropicais, principalmente no grupo interno.

A parte anterior e dorsal do corpo coberta exclusivamente ou quase que exclusivamente por escamas ctenóides (estado 0) caracteriza *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima*, entre outras espécies do grupo externo, e é considerado o estado plesiomórfico a partir da análise. Uma transformação para o estado 2 resulta em uma sinapomorfia não-ambígua no clado 90, que reúne as espécies de ciclídeos neotropicais, exceto as duas espécies supracitadas. Dentro do clado 90, uma reversão resulta em sinapomorfia no clado 94 (*Cichlasomatini* + *Geophagini*) e, dentro deste clado, transformações convergentes para o estado 1 resultam em uma sinapomorfia no clado 95 e em autapomorfias em *Biotodoma wravrini*, *Satanoperca lilith* ‘*Geophagus*’ *brasiliensis*, *Dicrossus filamentosus* e *Biotocus opercularis*. Por fim, o estado 3 corresponde a uma sinapomorfia em *Hemeraia* (clado 130) e o estado 4 corresponde a autapomorfias em *Crenicichla johanna* e *Teleocichla centisquama*.

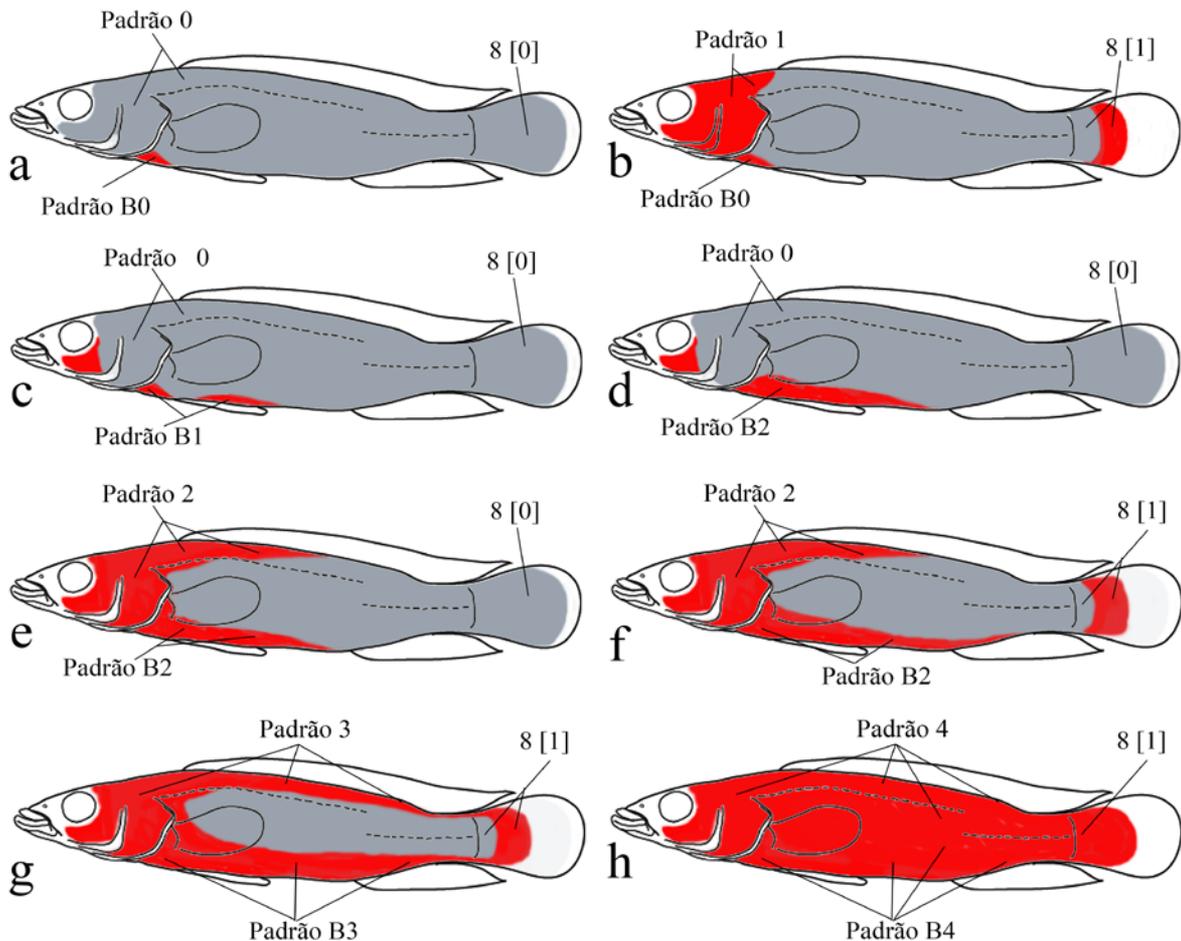


Fig. 6. Ilustração esquemática da distribuição das escamas ctenóides (em cinza) e ciclóides (em vermelho) no corpo. Contorno-base elaborado a partir de *Crenicichla hemera*, MZUSP 40292, 83,7 mm CP. a) *Retroculus xinguensis*, MZUSP 33058, 94,0 mm CP; b) *Cichlasoma araguaiense*, MZUSP 4944, 47,3 mm CP; c) *Crenicichla macrophthalma*, MZUSP 57731, 163,0 mm CP; d) *Crenicichla vittata*, MZUSP 16052, 203,2 mm CP; e) *Crenicichla reticulata*, MZUSP 63261, 1, 138,3 mm CP; f) *Crenicichla phaiospilus*, MZUSP 35997, 228,0 mm CP; g) *Crenicichla hemera*, MZUSP 40292, 83,7 mm CP; h) MZUSP 108415, 270,0 mm CP. Refere-se aos caracteres 6 a 8.

7. Extensão das escamas ciclóides (vs. ctenóides) sobre a região ventral do corpo. Não ordenado.

[0] escamas ciclóides ausentes nessa região ou cobrindo apenas a região ventral anterior às nadadeiras pélvicas [padrão B0, Fig. 7a, b];

[1] escamas ciclóides restritas à região anterior às nadadeiras pélvicas e à uma estreita faixa ventral na região abdominal entre as nadadeiras pélvicas e papila urogenital [padrão B1, Fig. 7c];

[2] escamas ciclóides cobrindo toda a região ântero-ventral e uma parte da região abdominal delimitada por uma linha estendendo-se desde a base da nadadeira dorsal até o primeiro espinho ou até o último raio da nadadeira anal [padrão B2, Fig. 7d, e, f];

[3] escamas ciclóides cobrindo toda a região abdominal, mas com escamas ctenóides no pedúnculo caudal [padrão B3, Fig. 7g];

[4] escamas ciclóides cobrindo todo o corpo [padrão B4, Fig. 7h].

Ver também discussão do caráter 6. Todas as espécies do grupo externo são caracterizadas por possuírem a região ventral do corpo coberta exclusivamente ou quase que exclusivamente por escamas ctenóides, já que algumas dessas espécies possuem escamas ciclóides distribuídas apenas na região anterior às nadadeiras pélvicas (estado 0, plesiomórfico). A grande maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, assim como *Bitoecus opercularis* no grupo externo, são caracterizadas pelo estado 2, com escamas ciclóides cobrindo a região ântero ventral do corpo e parte do abdômen. A partir da análise cladística, esse estado representa uma sinapomorfia não-ambígua do clado (*Crenicichla-Teleocichla*) e uma autapomorfia de *Bitoecus opercularis*. *Crenicichla vittata* possui um padrão parecido com a do estado 0, mas as escamas ciclóides estão distribuídas tanto sobre a região anterior às nadadeiras pélvicas quanto em uma faixa mediana no ventre, entre as nadadeiras pélvicas e a papila urogenital (estado 1), o que corresponde a uma autapomorfia dessa espécie dentro do clado 109. Por fim, o estado 3 é uma sinapomorfia de *Hemeraia* e o estado 4 corresponde a autapomorfias de *Crenicichla johanna* e *T. centisquama*.

8. Escamas ciclóides (vs. ctenóides) sobre a nadadeira caudal.

[0] ausentes ou presentes apenas em uma estreita área marginal (Fig. 7 a c, d, e);

[1] escamas ctenóides cobrindo o terço ou a metade basal da nadadeira, escamas ciclóides presentes posteriormente (Fig. 7 b, f, g, h).

Ver também discussão do caráter 6. Em *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima*, *Acaronia nassa*, *Geophagus altifrons*, ‘*Geophagus*’ *steindachneri*, ‘*Geophagus*’ *brasiliensis*, *Gymnogeophagus meridionalis*, *Crenicichla macrophthalmia*, *C. vittata*, *Crenicichla reticulata*, *C. semifasciata* e *C. geayi*, a nadadeira caudal é extensivamente coberta por escamas ctenóides; as escamas ciclóides, quando presentes, estão restritas à uma estreita faixa marginal (estado 0). Os demais ciclóides neotrópicos analisados são caracterizados pela presença de escamas ctenóides apenas na porção mais basal da nadadeira caudal, e escamas ciclóides cobrindo pelo menos a metade distal da nadadeira (estado 1).

O estado 0 é plesiomórfico e o estado 1 é uma sinapomorfia não ambígua do clado 92, que reúne os ciclóides neotrópicos exceto *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima*. Dentro do clado 92, reversões convergentes resultam em autapomorfias em *Acaronia nassa*, *Crenicichla macrophthalmia* e *C. vittata*, assim como em uma sinapomorfia em um subgrupo de *Batrachops*

(clado 134). Uma transformação ambígua é codificada como reversão no clado 97 (com uma transição $0>1$ em *Satanoperca lilih*).

9. Número de séries horizontais de escamas entre o último espinho da nadadeira dorsal e o ramo anterior da linha lateral. #89 Lippitsch (1993, modificado); #62 López-Fernández *et al.* (2005a, modificado); #18 Landim (2006, modificado). Ordenado.

[0] 1 a 2.

[1] 3 a 5

[2] 6 a 8.

[3] 9 a 14;

Lippitsch (1993) definiu esse caráter como número de séries de escamas acima da linha lateral caudalmente, López-Fernández *et al.* (2005a) como número de escamas entre a última escama com canal do ramo anterior da linha lateral e a base da nadadeira dorsal e Landim (2006) referiu-se a ele como a "menor distância", em número de escamas, entre o ramo anterior da linha lateral e a base da nadadeira dorsal. Concordo com Lippitsch (1993) e López-Fernández *et al.* (2005a), que consideraram o caráter como merístico, mas adoto como ponto referencial para fazer a contagem a base do último espinho da nadadeira dorsal, por conta da posição da última escama do ramo anterior da linha lateral ser muito variável nas espécies de *Crenicichla*, *Teleocichla* e outros ciclídeos do grupo externo analisados.

A maior parte das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, assim como parte do grupo externo, é caracterizada pela presença de 3 a 5 séries de escamas entre o ramo anterior da linha lateral e o último espinho da nadadeira dorsal – estado 1, considerado plesiomórfico a partir dos resultados da análise cladística. No grupo externo, uma transformação $1>3$ origina uma autapomorfia em *Cichla pinima* e uma transformação $1>0$ resulta em sinapomorfia no clado 94 (Cichlasomatini e Geophagini), com reversões dentro deste clado em *Cichlasoma araguaiense* e no clado 99. Dentro do clado 99, por fim, transformações $1>0$ ocorrem em *Gymnogeophagus meridionalis* e ‘*Geophagus*’ *steindachneri*.

No grupo interno, por sua vez, apenas uma transformação do estado 1 para 2 resulta em uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva de *Lugubria*, com uma transformação $2>3$ como sinapomorfia do clado 117.

10. Extensão anterior da distribuição das escamas na região dorsal da cabeça. Kullander (1990a).

[0] estendendo-se até o poro do canal látero-sensorial neurocranial 0 (NLF0) (Kullander, 1990a: fig.3 c, d, e);

[1] não se estendendo até o poro NLF0 (Kullander, 1990a: fig. 3a, b).

[2] escamas ausentes na metade anterior da região pré-dorsal (entre o primeiro espinho da nadadeira dorsal e o poro NLF0).

Os ciclídeos neotropicais são tipicamente caracterizados pela presença de escamas na região dorsal da cabeça estendendo-se até o poro do canal látero-sensorial neurocranial 0 (ou NFL0 – *Neurocranial Lateralis Foramen 0*). Por outro lado, Kullander (1990a: 90) observou que em espécies do grupo *wallacii* por ele proposto, as escamas não se estendem até esse poro e discutiu essa característica (estado 1), dentre outras, como indicativa de uma relação próxima entre as espécies deste grupo. O estado 1 também caracteriza espécies de *Teleocichla* e *Crenicichla igara* e *C. hadrostigma*. *Teleocichla centisquama* e *T. monogramma* apresentam a região pré-dorsal com escamas apenas na sua metade posterior, correspondendo a um aumento dessa redução na distribuição das escamas anteriormente na parte dorsal da cabeça (estado 2).

O estado 1 é recuperado como uma sinapomorfia não-ambígua de *Wallaciia* (clado 164), ocorrendo paralelamente como sinapomorfias do clado 141 e de *Teleocichla* (clado 171). Em *Teleocichla*, uma transformação para o estado 2 ocorre no clado 174.

11. Distribuição das escamas do sistema da linha lateral no flanco. Webb (1990, adaptado); #57 López-Fernández *et al.* (2005a); #3 Landim (2006, modificado).

[0] disjunta, dividida em um ramo anterior mais dorsal e um ramo posterior mediano;

[1] contínua.

A distribuição disjunta das escamas da linha lateral é considerada uma apomorfia compartilhada pelos ciclídeos. No entanto, uma derivação secundária para uma estrutura contínua da linha lateral no flanco pode ocorrer em vários táxons dentro de Cichlidae (*e.g. Cichla, Gobiocichla, Teleogramma*), assim como ocorre em *Teleocichla monogramma* e *T. centisquama* dentre os táxons analisados. O estado 1 é uma sinapomorfia do clado 174, formado por essas duas espécies.

12. Composição da linha lateral disjunta. Webb (1990); 57# López-Fernández *et al.* (2005a, modificado); #4 e 10 Landim (2006, modificados). Não ordenado.

[0] escamas dos dois ramos da linha lateral com canal que percorre toda a extensão da escama (padrão disjunta simples, D1 - Weber, 1990, modificado, López Fernández *et al.*, 2005a: fig. 3B);

[1] maioria das escamas tubulares, mas ocasionalmente com algumas escamas perfuradas (sem canal) na extremidade rostral da linha lateral posterior (D3 - Webb, 1990; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 3D);

[2] maioria das escamas tubulares, mas ocasionalmente com algumas escamas perfuradas (sem canal) nas extremidades caudal da linha lateral anterior e rostral da linha lateral posterior (D8 - Webb, 1990; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 3E);

[3] aproximadamente metade das escamas do ramo anterior da linha lateral e todas as escamas do ramo posterior da linha lateral perfuradas, sem canais (D8.5 - Webb, 1990; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 3F);

[4] escamas do ramo anterior e posterior da linha lateral perfuradas, sem canais (D9 - Webb, 1990; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 3G)

O desenvolvimento ontogenético dos diferentes padrões da composição da linha lateral disjunta no flanco de ciclídeos já foi estudada em detalhe por Webb (1990). Exceto pela característica da linha lateral (contínua vs. disjunta), que foi discutida separadamente no caráter anterior, a codificação utilizada aqui é similar àquela utilizada por López-Fernández *et al.* (2005a).

O estado 1 é uma sinapomorfia do clado 107 (*Crenicara punctulatum* e *Dicrossus filamentosus*), o estado 2 corresponde a autapomorfias de *Australoheros minuano*, *Mikrogeophagus ramirezi*, *Satanoperca lilith* e *Gymnogeophagus meridionalis* e o estado 4 é uma sinapomorfia do clado 105. Dentro do clado 105, o estado 3 é uma autapomorfia de *Apistogramma taeniata*.

13. Número de escamas do ramo anterior da linha lateral. #91 Lippitsch (1993, modificado); #5 Landim (2006). Ordenado.

[0] 12 a 19;

[1] 20 a 31;

[2] mais que 45.

Retroculus xinguensis e todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* possuem entre 20 e 31 escamas no ramo anterior da linha lateral, enquanto quase todas as espécies do grupo externo possuem 12 a 19 escamas (Tabela 2). *Cichla pinima* é o único táxon examinado com mais que 45 escamas no ramo anterior da linha lateral. *Astronotus ocellatus* (19-23 escamas), *Satanoperca lilith* (18-20), *Crenicichla britskii* (19-23), *C. lepidota* (19-24) e *C. wallacii* (19-22) foram codificadas como polimórficas (0&1) em relação ao caráter.

O estado 1 é considerado plesiomórfico a partir dos resultados da análise cladística. Uma transformação para o estado 2 resulta em uma autapomorfia de *Cichla pinima* e duas transformações convergentes originam uma autapomorfia em *Astronotus ocellatus* e uma sinapomorfia no clado 91 (*Chaetobranchius flavescens*, Cichlasomatini e Geophagini), com uma reversão no clado 96.

14. Tamanho relativo das escamas do ramo anterior da linha lateral.

[0] similar ao de uma escama da série adjacente inferior (Fig.7 – esquerda);

[1] correspondente ao tamanho de duas a três escamas da série adjacente inferior (Fig. 7 – direita).

Este caráter tem sido recentemente utilizado em descrições de espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* (e.g. Kullander, 2009; Varella *et al.*, 2012; Varella & Moreira, 2013) para caracterizar o tamanho das escamas dos ramos anterior e posterior da linha lateral. Na maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, as escamas distribuídas no flanco são relativamente pequenas, originando, em consequência, um maior número de escamas na série E1. A diminuição do tamanho das escamas na região médio-lateral do flanco nessas espécies, no entanto, não parece não ter sido acompanhada, proporcionalmente, à diminuição das escamas da linha lateral, originando discrepância de tamanho entre as escamas. O desenvolvimento ontogenético das escamas da linha lateral é diferente das demais escamas do flanco por conta da distribuição dos neuromastos e da formação dos canais, talvez o tamanho relativo das escamas da linha lateral seja influenciada pela distribuição desses neuromastos e seu desenvolvimento.

Em algumas espécies de *Crenicichla* cujas escamas da região médio-lateral do flanco são relativamente grandes e menos numerosas, como *Crenicichla gaucho*, *C. scottii*, *C. prenda*, *C. britskii*, *C. saxatilis* e *C. labrina*, as escamas do ramo anterior da linha lateral são similares às escamas da série adjacente inferior (estado 0). Em *Cichla pinima*, as escamas da linha lateral e as escamas no flanco (série E1 e adjacentes) são igualmente muito pequenas e em grande número, e assim, nesta espécie, o caráter também foi codificado com o estado 0.

O estado 1 é uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva do clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109). Reversões para o estado 0 neste clado resultam em uma sinapomorfia nos clados 128 e 160.

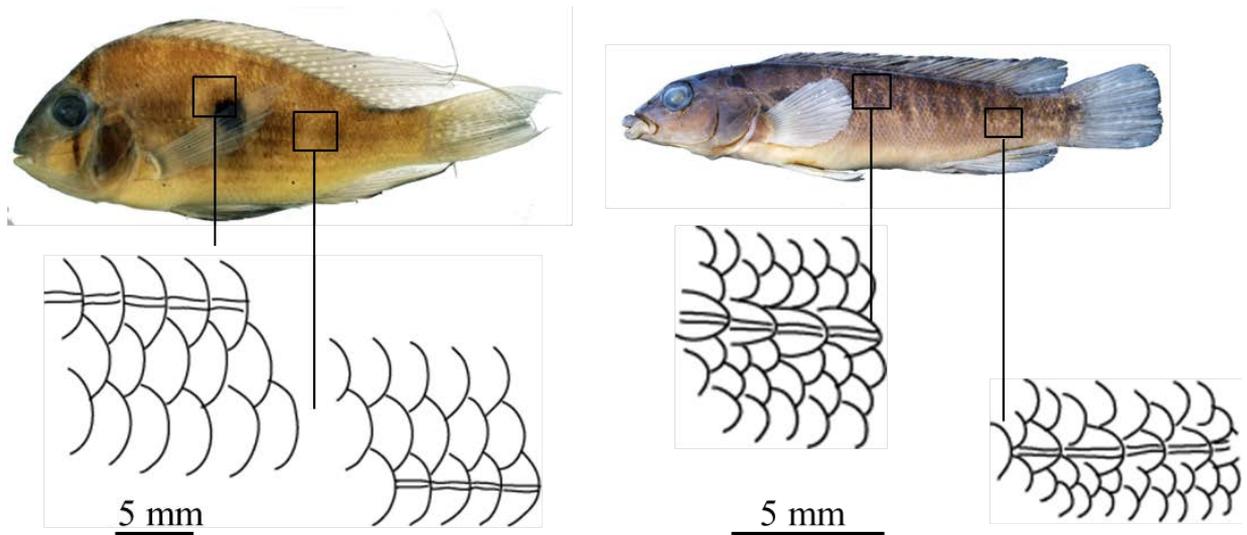


Fig. 7. Desenho esquemático ilustrando o tamanho relativo das escamas da linha lateral em relação às escamas adjacentes. Baseado em *Acarichthys heckeli* (à esquerda) e *Crenicichla hadrostigma* à direita. Refere-se ao caráter 14.

15. Número de séries horizontais de escamas entre os ramos anterior e posterior da linha lateral. #94 e 95 Lippitsch (1993, modificados); #60 López-Fernández *et al.* (2005a); #11 Landim (2006, fig. 11); #122 Graça (2008). Ordenado.

- [0] uma;
- [1] duas ou três;
- [2] quatro ou cinco;
- [3] seis.

Duas ou três séries horizontais de escamas entre os ramos anterior e posterior da linha lateral caracterizam a maioria dos táxons do grupo interno e todos os táxons do grupo externo exceto *Cichla pinima*. Esta espécie, assim como algumas espécies de *Crenicichla* do grupo *lugubris* (*sensu* Kullander, 1997), *C. urosema* e *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena, são caracterizadas por possuírem quatro ou cinco séries de escamas nessa região (estado 2). *Crenicichla chicha*, *C. compressiceps* e *C. lacustris* podem apresentar três, quatro ou cinco séries de escamas entre os ramos da linha lateral e são codificadas como polimórficas em relação ao caráter (1&2). Apenas *Crenicichla johanna*, *C. lenticulata* e *C. strigata* são caracterizadas pelo estado 3, com seis séries de escamas entre os ramos da linha lateral. *Teleocichla wajapi*, *T. gephyrogramma* e *T. cinderella* possuem uma única série (estado 0).

Transformações convergentes 1>2 originam autapomorfias em *Cichla pinima*, no grupo externo, e em *Crenicichla urosema* e *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena no grupo interno. Além disso, uma transformação 1>2 pode ser otimizada como uma sinapomorfia ambígua em

Lugubria (clado 110), com uma reversão em *Crenicichla jegui* e uma transformação 2>3 no clado 119. Uma transformação 1>0 resulta em uma sinapomorfia em um subgrupo de *Teleocichla* (clado 167).

16. Formato das escamas sobre a região médio-lateral do corpo. #25 Lippitsch (1993); #13 López-Fernández *et al.* (2005a); #33 Landim (2006).

[0] ovalado, mais alto que largo (fig. 8a);

[1] arredondado (fig. 8b);

[2] ovalado, mais largo que alto (fig. 8c).

A avaliação do caráter em cada táxon terminal é realizada a partir de algumas escamas retiradas das séries adjacentes inferiores àquela que contém o ramo anterior da linha lateral, aproximadamente na linha vertical que passa pela extremidade da nadadeira peitoral. As escamas da região médio-lateral da maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* são arredondadas, assim como em *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus*. Em várias espécies previamente alocadas no grupo *saxatilis* (*sensu* Ploeg, 1991), as escamas da região médio-lateral do flanco são ovaladas verticalmente, da mesma forma que na maioria das espécies do grupo externo. As escamas são ovaladas horizontalmente apenas em algumas espécies do grupo *lugubris* (*sensu* Kullander, 1997) e em *Teleocichla cinderella* e *T. centisquama*.

O estado 0, caracterizado pela presença de escamas ovaladas verticalmente, foi definido como plesiomórfico em relação aos demais estados resultantes da análise (0 e 1), levando em conta as observações de Lippitsch (1993). Uma transformação para o estado 1 ocorre no clado 89, que reúne todos os ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis*. Dentro do clado 89, reversões convergentes resultam em autapomorfias de algumas espécies de *Crenicichla* e em sinapomorfias no clado 91 (*Chaetobranchus flavescens*, Cichlasomatini e Geophagini) e no clado 125, que reúne *Hemeraia* e *Saxatilia*. Dentro do clado 125, reversões para o estado 1 ocorrem em *Crenicichla alta* e *C. chicha*. Por outro lado, transformações 1>2 originam uma sinapomorfia no clado 116 (com reversão em *C. lugubris*) e são otimizadas como autapomorfias em *Teleocichla gephyrogramma* e *T. centisquama*.

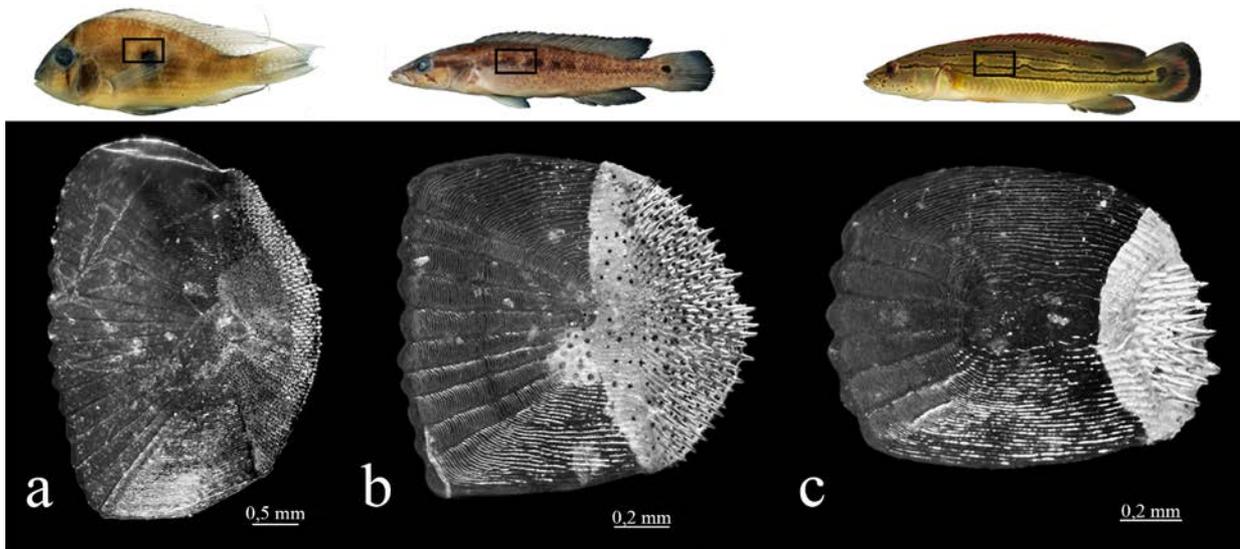


Fig. 8. Formato das escamas na região médio-lateral do corpo (região delimitada com o retângulo preto). a) *Acarichthys heckelii*, MZUSP 46464; b) *Crenicichla iguassuensis*, NUP 6710 (juvenil, 97,6 mm CP; c) *Crenicichla strigata*, MZUSP 103400, 140,0 mm CP. Refere-se ao caráter 16.

17. Número de escamas na série E1. #10 Ploeg (1991); #86 Lippitsch (1993); #20 Landim (2006). Ordenado.

[0] 21 a 30 (Tabela 4, preto);

[1] 31 a 78 (Tabela 4, vermelho);

[2] 79 a 131 (Tabela 4, azul).

A série E1 de escamas corresponde à série horizontal imediatamente dorsal àquela que contém as escamas do ramo posterior da linha lateral. A contagem destas escamas é amplamente utilizada em trabalhos de taxonomia para a distinção entre espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*. Desde Kullander (1981), o número de escamas na série E1 é utilizada para diagnosticar agrupamentos proposto dentro de *Crenicichla*. A partir do número de escamas na série E1, alguns autores separam as espécies de *Crenicichla* em dois grandes grupos: (1) táxons com numerosas escamas pequenas ou *small-scaled taxa* e (2) táxons com escamas grandes e em menor número no flanco ou *large-scaled taxa* (e.g. Kullander, 1997).

O estado 2 (1>2) é uma autapomorfia de *Cichla pinima* no grupo externo e, no grupo interno, é autapomórfico em *Teleocichla centisquama* e representa uma sinapomorfia não-ambígua em *Lugubria* (clado 110). O estado 0 (1>0) é uma sinapomorfia não-ambígua no clado 91 (*Chaetobranchius flavescens*, Cichlasomatini e Geophagini), com reversão no clado 96.

18. Escamas sobre os raios da nadadeira peitoral. #73 Lippitsch (1993); #33 López-Fernández *et al.* (2005a); #29 Landim (2006).

[0] ausentes;

[1] presentes.

A nadadeira peitoral dos ciclídeos é tipicamente sem escamas, mas em alguns táxons terminais foram encontradas escamas na face lateral da porção basal da nadadeira, geralmente encobertas por uma pele espessa. O estado 1 é uma sinapomorfia não-ambígua de um subgrupo de *Lugubria* (clado 114), com reversões em *Crenicichla lugubris* e *C. johanna*. Além disso, o estado 1 pode ser otimizado como autapomorfias de *Retroculus xinguensis*, *Cichlasoma araguaiense*, *Crenicichla macrophthalma*, *C. urosema* e *C. reticulata*.

19. Escamas na região ventral do corpo anterior às nadadeiras pélvicas. #46 Lippitsch (1993); #19 López-Fernández *et al.* (2005a); #34 Landim (2006).

[0] presentes;

[1] ausentes.

A ausência de escama na região ventral do corpo anterior às nadadeiras pélvicas é uma sinapomorfia de um subgrupo de *Teleocichla* (clado 173), correspondendo também a uma autapomorfia em *Biotoecus opercularis*.

20. Arranjo das escamas interpélvicas. #51 e 52 Lippitsch (1993, modificados); #24 e 25 López-Fernández *et al.* (2005a, modificados); #35 Landim.

[0] irregular;

[1] unisserial;

As escamas interpélvicas são grandes e apresentam um arranjo unisserial em algumas espécies de Geophagini e em Cichlasomatini. Uma transformação 0>1 no grupo externo resulta em uma sinapomorfia do clado que reúne esse dois grupos (clado 94). Dentro do clado 94, uma reversão ocorre no clado 99 e, dentro deste clado, transformações 0>1 ocorrem em *Gymnogeophagus meridionalis* e '*Geophagus*' *brasiliensis*. *Crenicichla britskii* também apresenta escamas grandes com um arranjo regular bastante similar ao dos geofagines e cichlasomatines e essa característica corresponde a uma autapomorfia da espécie.

21. Escama apical entre as nadadeiras pélvicas.

[0] ausente;

[1] presente.

Essa escama apical talvez corresponda à *Large Interpelvic Scale* de Lippitsch (1993) e López-Fernández (2005a). Está situada mais posteriormente, fazendo a transição entre as escamas pré-pélvicas e as escamas da série mediana do ventre, é um pouco mais comprida do

que as demais escamas inter e pré-pélvicas e fica destacada da série imbricada a que pertence. Geralmente é encontrada em geofagines e cichlasomatines, que geralmente possuem escamas interpélvicas grandes, mas foi observada, no presente trabalho, a presença de uma escama similar na mesma região do corpo em *Crenicichla britskii* e *Teleocichla* sp. Preta.

A partir da análise realizada, transformações para o estado 1 originaram uma sinapomorfia no clado 94 (Cichlasomatini e Geophagini) e autapomorfias em *Crenicichla britskii* e *Teleocichla* sp. Preta.

22. Escamas sobre a nadadeira dorsal.

[0] ausentes;

[1] presentes.

Caracteres relativos à presença, distribuição e tipo de escamas na nadadeira dorsal e anal de ciclídeos já foram utilizados em algumas filogenias prévias (e.g. Lippitsch, 1993; López-Fernández *et al.*, 2005a; Landim, 2006; Musilová *et al.*, 2009). A nadadeira dorsal de todas as espécies incluídas no grupo interno da presente análise, no entanto, é invariavelmente desprovida de escamas, assim como na maioria das espécies do grupo externo. Por outro lado, nos táxons em que escamas estão presentes, existem diferenças quanto à distribuição dessas escamas na nadadeira. Em *Retroculus xinguensis* e *Astronotus ocellatus*, as escamas estão dispostas em várias séries, cobrindo extensamente a porção basal dos espinhos posteriores e dos raios moles anteriores. Em *Cichla pinima*, *Cichlasoma araguaiense*, *Australoheros minuano*, '*Geophagus*' *steindachneri* e '*Geophagus*' *brasiliensis*, as escamas estão dispostas em poucas séries e situadas apenas próximo à base dos raios moles anteriores e medianos. Em *Geophagus altifrons* as escamas estão arranjadas em uma série única sobre as membranas inter-radiais tanto na porção dos espinhos quanto na dos raios moles.

A nadadeira dorsal provida de escamas (estado 1) constitui estado plesiomórfico nesse nível de abrangência, de acordo com a análise. A nadadeira dorsal desprovida de escamas (estado 0) é sinapomórfico para os ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus* (clado 92). Dentro do clado 92, reversões ocorrem no clado 95, no clado 104 e em *Geophagus altifrons*.

23. Escamas sobre a nadadeira anal.

[0] ausente;

[1] presente.

Assim como a nadadeira dorsal, a nadadeira anal de todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* são desprovidas de escamas. Em *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus*, entretanto, as escamas estão distribuídas em várias séries na nadadeira anal, cobrindo extensivamente sua porção basal (*Ci. pinima*, *R. xinguensis*) ou quase toda (*A. ocellatus*) a porção mole da nadadeira dorsal. Em *Cichlasoma araguaiense* e *Australoheros minuano*, as escamas formam uma ou duas séries nas membranas inter-radiais na porção basal dos raios moles da nadadeira anal.

Nadadeira anal provida de escamas (estado 1), assim como nadadeira dorsal escamada no caráter anterior, constituem estados plesiomórficos nesse nível de abrangência, de acordo com a análise. O estado 0 é uma sinapomorfia dos ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus* (clado 92). Dentro deste clado, uma reversão resulta em sinapomorfia do clado 95 (*Cichlasoma araguaiense* e *Australoheros minuano*).

24. Distribuição das escamas sobre a nadadeira caudal. #65 Lippitsch (1993); #30 López-Fernández *et al.* (2005a); #28 Landim (2006). Não ordenado.

[0] escamas distribuídas na porção basal da nadadeira, estendendo-se de 1/3 a 2/3 do comprimento da nadadeira;

[1] escamas distribuídas em toda a extensão da nadadeira, exceto em uma margem distal estreita (Fig. 9);

[2] escamas estendendo-se por quase toda a extensão da nadadeira mas apenas nas membranas dos raios mais dorsais e ventrais

A codificação deste caráter aproxima-se daquela realizada por Landim (2006, caráter 28), que detalha melhor a variação existente entre os táxons estudados do que àquela de Lippitsch (1993) e López-Fernández *et al.* (2005a), que generalizam os padrões apenas como totalmente escamada, parcialmente escamada e sem escamas. A nadadeira caudal da grande maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* apresenta escamas na porção basal, estendendo-se de 1/3 a 2/3 do comprimento da nadadeira (estado 0), assim como a maioria dos ciclídeos neotropicais. *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus* do grupo externo e *Crenicichla macrophthalmia*, algumas espécies do grupo *lugubris* (*sensu* Kullander, 1997) e a maioria das espécies do grupo *reticulata* (*sensu* Ploeg, 1991) apresentam nadadeira caudal quase que totalmente coberta por escamas, exceto em uma estreita faixa marginal (estado 1). Por fim, *Biotodoma wravrini* e *Geophagus altifrons* também possuem escamas cobrindo uma porção relativamente maior da nadadeira caudal, mas elas se estendem mais posteriormente apenas nas membranas dos raios mais dorsais e ventrais.

Uma transformação do estado 1 para o estado 0 resulta em uma sinapomorfia do clado 92, que reúne os ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus* e, dentro deste clado, reversões ocorrem em *Crenicichla macrophthalmalma*, *C. vittata* e nos clado 120 e 132. Transformações 0>2 dentro do clado 92 correspondem a autapomorfias de *Biotodoma wravrini* e *Geophagus altifrons*.

25. Arranjo das escamas sobre a nadadeira caudal. #67 Lippitsch (1993); #32 López-Fernández *et al.* (2005a). Não ordenado.

[0] uma ou duas séries de escamas intercaladas basalmente, duas ou mais séries irregulares de pequenas escamas ao longo dos raios caudalmente (Lippitsch, 1993: fig. 6 b);

[1] séries únicas, escamas ao longo da membrana inter-radial (Lippitsch, 1993: fig. 6 a);

[2] muitas séries, nadadeira densamente coberta com escamas (Fig. 9).

As escamas na nadadeira caudal na maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, assim como a da maioria dos táxons do grupo externo, estão dispostas em uma a três séries (estados 0 e 1). Em *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus* no grupo externo, assim como em algumas espécies de *Crenicichla*, as escamas da nadadeira caudal formam muitas séries e cobrem extensivamente a nadadeira.

O estado 2 é considerado plesiomórfico a partir dos resultados da análise cladística. Uma transformação para este estado ocorre no clado 92. Dentro deste clado, uma transformação 0>1 ocorre no clado 91 (com uma reversão ocorrendo em *Biotodoma wravrini* dentro deste clado). Transformações 0>1 resultam também em autapomorfias em *Crenicichla yaha*, *C. britskii* e *C. chicha* e em sinapomorfias no complexo *missioneira* dentro de *Lacustria* (clado 136) e de um subgrupo de *Teleocichla* (clado 170). Uma transformação 0>1 ambígua pode ser otimizada no clado 164 (*Wallaciia*). Transformações 0>2 ocorrem em *Crenicichla vittata* e nos clados 120 e 131.

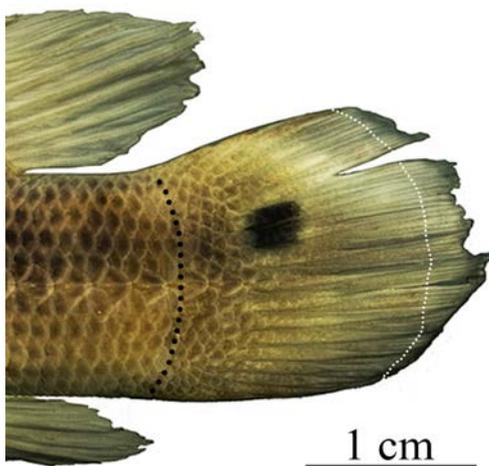


Fig. 9. Nadadeira caudal de *Crenicichla reticulata*, MZUSP não-catalogado, 122,1 mm CP. Linha tracejada preta mostra o limite entre pedúnculo e nadadeira caudal e linha branca o limite posterior da distribuição das escamas na nadadeira. Refere-se aos caracteres 24 e 25.

3.1.2. Nadadeiras

26. Comprimento da nadadeira dorsal, expressa pelo número de espinhos + raios moles. Ordenado.

[0] 21 a 27;

[1] 28 a 35;

[2] 36 a 41.

A contagem total de espinhos e raios na grande maioria das espécies do grupo interno está entre 28 a 35 (estado 1), assim como em *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima*, *Astronotus ocellatus* e *Geophagus altifrons* no grupo externo. Várias espécies de *Crenicichla* do grupo *lugubris* (*sensu* Kullander, 1997) apresentam a contagem maior (28-35), por apresentarem um número relativamente maior tanto de espinhos (22-24, modalmente entre 23-24) quanto de raios (13-18, modalmente entre 14 e 17). A maioria das espécies do grupo externo, por outro lado, apresenta nadadeira dorsal curta (contagem 21-27), com 12-16 espinhos e 6-13 raios moles. Ainda no grupo externo, *Biotoecus opercularis* merece destaque por apresentar o menor número de espinhos dentre os táxons analisados (7-9), mas um número relativamente grande de raios moles (13-16, total 22). Em *Satanoperca lilith* (26-28), *C. heckeli* (26-30) e *T. gephyrogramma* (27-32) o caráter é polimórfico e foi codificado como 0&1, enquanto em *Crenicichla vittata* (35-38), *C. reticulata* (32-36) e *C. lacustris* (32-37) também existe polimorfismo entre os estados 1 e 2.

O estado é uma sinapomorfia não-ambígua no clado 91 (*Chaetobranchus flavescens* + Cichlasomatini+ Geophagini) com uma reversão no clado 96, e o estado 2 uma sinapomorfia no clado 114, que reúne as espécies de *Lugubria* exceto *Crenicichla vittata* e *C. jegui*.

27. Prolongamento dos primeiros espinhos da nadadeira dorsal em machos adultos. Ploeg (1991).

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 10).

O estado 1 caracteriza apenas *Mikrogeophagus ramirezi* e *Taeniacara candidi* no grupo externo e *Crenicichla notophthalmus* no grupo interno, correspondendo a autapomorfias nessas espécies.



Fig. 10. *Crenicichla notophthalmus*, macho (acima), fêmea (abaixo), espécimes não-preservados. Refere-se aos caracteres 27, 74 e 75. Foto: Jens Gottwald.

28. Prolongamento acentuado dos raios moles da nadadeira dorsal dos machos adultos. #22 Ploeg (1991); #74 Chakrabarty (2007); #100 Graça (2008).

[0] ausente;

[1] presente.

A porção posterior da nadadeira dorsal é relativamente mais comprida e pontuda nos machos do que nas fêmeas na grande maioria das espécies de ciclídeos neotropicais. Em algumas espécies analisadas, no entanto, o prolongamento dos raios posteriores da nadadeira dorsal dos machos é bem maior, quase filamentoso, e estende-se caudalmente até quase o fim da nadadeira caudal ou mesmo ultrapassando a nadadeira (estado 1).

Uma transformação do estado 1 resulta em uma sinapomorfia do clado 92, que reúne os ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus*. Dentro do clado 92, reversões convergentes originam autapomorfias em *Australoheros minuano*, *Mikrogeophagus ramirezi*, *Biotodoma wravrini*, *Gymnogeophagus meridionalis* e *Taeniacara candidi* do grupo externo. No grupo interno, uma reversão resulta em uma

sinapomorfia do grande clado 111, que reúne *Lugubria* e *Lacustria* (com reversão em *Crenicichla minuano*). Além disso, outras reversões convergentes sustentam alguns grupos pouco inclusivos (clados 131, 162 e 168).



Fig. 11. *Crenicichla chicha*, MZUSP 93510, 137.7 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 28 e 30. Foto: C. M. C. Leite.

29. Número de espinhos na nadadeira anal. #82 Kullander (1998, modificado); #41 Landim (2006); #48 Chakrabarty (2007, modificado); #82 Graça (2008, modificado); Musilová *et al.* (2009, modificado). Ordenado.

[0] 3, raramente 4;

[1] 4, raramente 3;

[2] 5 ou mais.

Esse caráter já foi discutido amplamente em vários trabalhos, com destaque aos de Kullander (1983, 1989, 1996, 1998) e Varella & Moreira (2013). Quatro espinhos na nadadeira anal caracteriza *Teleocichla centrarchus* e *T. wajapi* e correspondem a autapomorfias nestas espécies. O estado 2 é uma autapomorfia de *Australoheros minuano*, único representante de Heroini (*sensu* Kullander, 1998; López-Fernández *et al.*, 2010) incluído na análise.

30. Prolongamento filamentoso dos raios moles da nadadeira anal [dimorfismo sexual]. #79 Chakrabarty (2007); #102 Graça (2008).

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 11).

Em espécies de *Crenicichla* do grupo *saxatilis* (*sensu* Ploeg, 1991) e em algumas espécies do grupo *wallaci* (*sensu* Kullander, 1990a) e de *Teleocichla*, um prolongamento mais acentuado dos raios moles mais posteriores da nadadeira anal em machos adultos dá origem a uma margem posterior afilada com ponta filamentosa que se estende pelo menos até a metade

do comprimento da nadadeira caudal ou até a extremidade desta nadadeira (estado 1). Esse prolongamento caracteriza também parte das espécies do grupo externo.

Uma transformação para o estado 1 no grupo externo resulta em uma sinapomorfia do clado 91, com reversões no clado 95 e em *Mikrographus ramirezi*, *Biotodoma wravrinie* *Gymnogeophagus meridionalis*. O estado 1 é uma sinapomorfia não-ambígua do clado 126, que reúne *Saxatilia* e *Hemeraia*, e pode ser otimizado como sinapomorfia ambígua de *Wallaciia* (com uma reversão no clado 162) e de um subgrupo de *Teleocichla* (clado 170, com uma reversão no clado 167 e uma transição 0>1 em *T. cinderella*).

31. Formato da nadadeira caudal. #83 Kullander (1998); #49 Landim (2006, modificado); #81 Chakrabarty (2007); #83 Graça (2008); #74 Musilová *et al.* (2009).

[0] emarginado;

[1] truncado ou subtruncado;

[2] arredondado.

A nadadeira emarginada caracteriza apenas algumas espécies do grupo externo. Na maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* ela é arredondada, assim como em *Astronotus ocellatus* e *Taeniacara candidi* no grupo externo. Em algumas espécies de *Teleocichla*, em espécies de *Crenicichla* reofilicas do rio Uruguai e rio Paraná previamente alocadas no grupo *lacustris* (*sensu* Piálek *et al.* 2012) e em *C. heckeli*, a nadadeira caudal é subtruncada, apresentando a margem posterior verticalmente mais reta.

A análise realizada indica que nadadeira emarginada (estado 0) é um caráter plesiomórfico. Uma transformação para o estado 2 dá origem a uma sinapomorfia no clado 90 (ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima*). No grupo externo, o estado 1 (2>1) é uma sinapomorfia do clado 91, com reversão em *Taeniacara candidi* e transições 1>0 no clado 99 e em *Biotocus opercularis*. No clado 99, duas reversões para o estado 1 ocorrem em *Satanoperca lilith* e '*Geophagus*' *brasiliensis*. No grupo interno, transformações 2>1 convergentes resultam em sinapomorfias de três subgrupos de *Lacustria*: clado 136 (com reversão em *Crenicichla missioneira*), 151 e 157. O estado 1 ainda corresponde a caracteres autapomórficos em *Crenicichla heckeli*, *Teleocichla cinderella* e *T. monogramma*.

32. Nadadeira lanceolada em machos dimórficos, por conta do prolongamento dos raios medianos.

[0] ausente, machos e fêmeas com o mesmo formato de nadadeira caudal;

[1] presente.

Machos de *Crenicichla hemera*, *C. chicha* e de algumas espécies de *Crenicichla* do grupo *wallacii* (*sensu* Kullander, 1990a) e de *Teleocichla* apresentam nadadeira caudal lanceolada. O estado 1 é sinapomorfia de um subgrupo de *Wallaciia* (clado 165), de *Hemeraia* (clado 130) e do clado 170, que reúne as espécies de *Teleocichla* exceto *Teleocichla* sp. Preta, com uma reversão no clado 173.

33. Número de raios procurrentes da nadadeira caudal. #84 Kullander (1998); #84 Graça (2008); #276 Landim (2006); #75 Musilová *et al.* (2009).

[0] mais que três;

[1] três (Kullander, 1986: 318, fig. 147).

As espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* compartilham com *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e com a maioria dos táxons analisados de Geophagini a condição plesiomórfica caracterizada pela presença de mais que três raios procurrentes (estado 0). A maioria das transformações do caráter são ambíguas e a otimização realizada aqui aproxima-se daquela resultante da análise de Kullander (1998), com transformações para o estado 1 ocorrendo paralelamente como sinapomorfia ambígua em Cichlasomatini (clado 93) e em um subgrupo de Geophagini (clado 106) e como autapomorfias em *Astronotus ocellatus*, *Chaetobranchus flavescens* e *Gymnogeophagus meridionalis*.

34. Número de raios da nadadeira peitoral. #20 Ploeg (1991); #85 Kullander (1998); #85 Graça (2008). Ordenado.

[0] 11 a 12;

[1] 13 a 14;

[2] 15 a 18.

A delimitação dos intervalos foi feita a partir dos valores modais, seguindo a codificação realizada por Kullander (1998).

O estado 2 representa uma simplesiomorfia compartilhada pela maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* com parte das espécies do grupo externo. No grupo externo, uma transformação para o estado 1 resulta em uma sinapomorfia no clado 91, que reúne *Chaetobranchus flavescens*, Cichlasomatini e Geophagini. Dentro do clado 91, reversões ocorrem no clado 96, em *Biotodoma wravrini*, '*Geophagus*' *brasiliensis*, *Crenicara punctulatum* e *Biotocus opercularis*, e transições 1>0 ocorrem em *Australoheros minuano*, *Mikrogeophagus ramirezi*, *Dicrossus filamentosus* e no clado 106. No grupo interno, duas

transformações convergentes resultam em uma sinapomorfia não-ambígua de *Wallaciia* (clado 164) e uma autapomorfia de *Teleocichla centisquama*.

35. Formato da nadadeira pélvica. #21 Kullander (1998); #86 Kullander (1998, modificado); #52 Landim (2006, modificado); #86 Graça (2008).

[0] longo e pontiagudo, com o primeiro raio mole mais longo (ocasionalmente junto com o segundo), ultrapassando a papila urogenital (Fig. 51 a).

[1] curto e pontiagudo, o primeiro raio mole mais longo, ultrapassando em muito a papila urogenital (*Cichla pinima*);

[2] longo e pontiagudo, o terceiro raio mole mais longo, ultrapassando a papila urogenital (Fig. 51c);

[3] curto e arredondado, segundo raio mais longo (ocasionalmente acompanhado pelo terceiro raio), não alcançando a origem da papila urogenital (Fig. 51b).

Embora a análise indique também os estados 1 e 2 como possíveis estados ancestrais, o estado 0 é interpretado como plesiomórfico. Este estado caracteriza todos os táxons do grupo externo, exceto *Cichla pinima* e *Retroculus xinguensis*, que são caracterizados por meio dos estados 1 e 2. A nadadeira pélvica de *Cichla pinima* diferencia-se da nadadeira dos demais táxons do grupo externo apenas por ser proporcionalmente mais curta e não se estender até a papila urogenital, o que pode ser um reflexo do maior alongamento do corpo associado ao aumento de vértebras abdominais e o hábito piscívoro. Kullander (1998) propôs o estado 2 como uma sinapomorfia de *Teleocichla* e considerou essa característica uma das especializações das espécies ao hábito reofílico. A nadadeira pélvica, segundo esse autor, auxilia na estabilidade quando em repouso junto ao substrato, assim como em outras espécies reofílicas (e.g. *Retroculus xinguensis*). Todas as espécies de *Crenicichla*, por outro lado, apresentam a nadadeira pélvica curta e arredondada, o segundo raio mais longo distante da papila urogenital (estado 3).

Uma transformação para o estado 1 resulta em uma autapomorfia em *Cichla pinima*, enquanto uma transformação do estado 0 para 3 resulta em sinapomorfia não-ambígua e exclusiva no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109). Dentro deste clado, uma transformação para o estado 2 recupera a nadadeira pélvica alongada, com o terceiro raio mais longo como uma sinapomorfia não-ambígua em *Teleocichla*, assim como proposto por Kullander (1998). Uma transformação para o estado 2 ocorre independentemente em *Retroculus xinguensis* no grupo externo.

36. Espessamento da pele sobre a porção mais lateral das nadadeiras pélvicas. Kullander (1988).

[0] ausente;

[1] presente.

O espessamento da pele sobre a porção do espinho e primeiros raios moles da nadadeira pélvica aparentemente relaciona-se ao hábito reofílico de todas as espécies de *Teleocichla* e de algumas espécies de *Crenicichla*. Essas espécies vivem associadas ao fundo em ambientes de corredeiras e o espessamento da pele, assim como o alongamento dos raios medianos (que ocorre apenas em *Teleocichla*, caráter 35), provavelmente aumentam a estabilidade e proteção do animal quando em contato com o substrato.

Transformações convergentes do estado 1 resultam como autapomorfias em *Crenicichla jegui*, *C. phaiospilus* e *Crenicichla* sp. Paraná e em sinapomorfias não-ambíguas no clado 133, que reúne *Batrachops* e *Teleocichla*, e nos clados 144 e 150 dentro de *Lacustria*. O estado 1 também pode ser otimizado, no grupo externo, como uma autapomorfia em *Retroculus xinguensis*.

37. Comprimento relativo da nadadeira peitoral. #75 Chakrabarty (2007); #101 Graça (2008).

[0] nadadeira mais comprida ou aproximadamente com o mesmo comprimento da nadadeira pélvica, sua extremidade ultrapassando a metade do corpo;

[1] nadadeiras peitoral e pélvica aproximadamente com tamanhos similares, ou nadadeira peitoral mais curta do que a pélvica, sua extremidade não alcançando a metade do corpo.

[2] nadadeira peitoral mais comprida que a nadadeira pélvica, sua extremidade estendendo-se muito além da metade do corpo (*Chaetobranchus*).

Todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* são caracterizadas pelo estado 1, assim como parte do grupo externo. O estado 0, por sua vez, caracteriza a maioria das espécies de Geophagini e *Cichlasoma araguaiense*, enquanto apenas *Chaetobranchus flavescens* e *Acaronia nassa* apresentam a nadadeira peitoral muito longa estendendo-se muito além da metade do corpo (estado 2).

Transformações 1>0 originam autapomorfias em *Astronotus ocellatus*, *Cichlasoma araguaiense* e *Apistogramma taeniata*, e uma transformação ambígua 1>0 é otimizada como uma sinapomorfia em um subgrupo de Geophagini (clado 101, com reversão em *Mikrogeophagus ramirezi*). Duas transformações do estado 1 para 2 resultam em autapomorfias em *Chaetobranchus flavescens* e *Acaronia nassa*.

38. Formato da nadadeira peitoral. Kullander (1988); #76 Chakrabarty (2007).

[0] assimétrico e arredondado, com raios dorsais mais longos;

[1] assimétrico e pontudo;

[2] aproximadamente simétrico e arredondado, com raios medianos mais longos.

Todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* exceto *T. monogramma* são caracterizadas por uma nadadeira peitoral aproximadamente simétrica e arredondada (estado 2), assim como *Dicrossus filamentosus*, *Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi* no grupo externo. A nadadeira peitoral de *Teleocichla monogramma*, por outro lado, é assimétrica e pontuda (estado 0), assim como na grande maioria das espécies do grupo externo. Por fim, *Australoheros minuano*, *Mikrogeophagus ramirezi* e *Botoecus opercularis* apresentam uma nadadeira peitoral assimétrica mas arredondada (estado 0).

Uma transformação do estado 1 para 2 resulta em uma sinapomorfia não-ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla* (com uma única reversão em *T. monogramma*). Além disso, no grupo externo, o estado 2 (1>2) é uma autapomorfia de *Dicrossus filamentosus* e pode ser otimizado como uma sinapomorfia ambígua no clado 107 (com uma transição 2>0 em *Botoecus opercularis*). Por fim, o estado 2 corresponde a autapomorfias de *Australoheros minuano* e *Mikrogeophagus ramirezi*.

3.1.3. Padrões de colorido

39. Mancha na nadadeira caudal. #88 Kullander (1998, modificado); #65 López-Fernández *et al.* (2005a, modificado); #58 e 59 Landim (2006, modificados); #88 Graça (2008).

[0] ausente;

[1] presente.

Uma mancha escura, em qualquer posição próxima ou na base da nadadeira caudal está presente na grande maioria dos ciclídeos analisados. A mancha está ausente, no entanto, em *Crenicichla macrophthalma*, *C. johanna*, *C. phaiospillus* e *Teleocichla* sp. Preta no grupo interno e em *Retroculus xinguensis*, *Chaetobranchius flavescens* e vários geofagines dentre os táxons do grupo externo. A mancha caudal pode ser ocelada ou não e estar situada em diferentes regiões. Esses aspectos serão abordados nos caracteres 40 a 43.

A presença de mancha caudal (estado 1) é otimizada como uma sinapomorfia ambígua em todos os ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis*. Dentro desse clado, reversões convergentes resultam em uma sinapomorfia não-ambígua em um subgrupo de Geophagini (clado 101, com uma nova transição 0>1 em *Satanoperca lilith*) e em autapomorfias nas demais espécies supracitadas no parágrafo anterior.

40. Posição relativa da mancha na nadadeira caudal. #66 López-Fernández *et al.* (2005a); #58 e 59 Landim (2006); #54 Chakrabarty (2007); #113 Graça (2008) – modificados.

[0] situada muito dorsalmente, na base da nadadeira;

[1] situada no mesmo nível ou ligeiramente dorsal ao nível do ramo posterior da linha lateral, tangente à base da nadadeira;

[2] situada dorsalmente ao nível do ramo posterior da linha lateral, ligeiramente deslocada posteriormente da base da nadadeira;

[3] situada medial ou ligeiramente acima do nível da linha lateral posterior, deslocada posteriormente na nadadeira;

[4] muito deslocada dorsalmente e posteriormente .

[-] inaplicável, sem mancha na nadadeira caudal.

Cichla pinima e *Astronotus ocellatus* apresentam a mancha caudal situada dorsalmente ao nível do ramo posterior da linha lateral (estado 2). A maioria das espécies do grupo interno, assim como *Satanoperca lilith* e *Taeniacara candidi* no grupo externo, apresentam a mancha próxima ao nível do ramo posterior da linha lateral ou pouco acima deste, mas distintamente deslocada posteriormente da base da nadadeira (estado 3).

Lucena & Kullander (1992) mencionaram a presença da mancha próxima à nadadeira caudal como um dos caracteres diagnósticos das espécies do grupo que denominaram *missioneira*. Confirmamos que as espécies do grupo *missioneira* possuem a mancha caudal tangente à base da nadadeira caudal, em posição mais anterior do que a da maioria das congêneres, porém na mesma posição em relação ao ramo posterior da linha lateral (estado 1). Esse estado também caracteriza *Crenicichla heckeli*, *Teleocichla centrarchus* e *T. cinderella* no grupo interno e *Australoheros minuano*, *Bitoecus opercularis* e *Apistogramma taeniata* no grupo externo. Por fim, espécies previamente alocadas no grupo *reticulata* (*sensu* Ploeg, 1991) apresentam a mancha caudal redonda, bastante deslocada posteriormente em relação à base da nadadeira e dorsalmente em relação ao ramo posterior da linha lateral (estado 4).

Uma transformação 2>3 aparece no clado 92, resultando em uma sinapomorfia não-ambígua nos ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus*. Dentro do clado 92, uma transformação 3>0 ocorre no clado 93 (com uma transição 0>1 em *Australoheros minuano*) e transformações 3>1 convergentes ocorrem no clado 107 (com reversão em *Taeniacara candidi*), no clado 140 (reunindo espécies do complexo *missioneira* exceto *Crenicichla celidochilus*) e em *Crenicichla heckeli*, *Teleocichla centrarchus*

e *T. cinderella*. Ainda dentro do clado 92, no grupo interno, uma transformação 3>4 ocorre no clado 132, correspondendo a uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva de *Batrachops*.

41. Formato da mancha escura da nadadeira caudal. #67 López-Fernández *et al.* (2005a, modificado); #59 Landim (2006, modificado).

[0] ovalada verticalmente;

[1] arredondada;

[2] irregular;

[-] inaplicável, sem mancha caudal.

Cichla pinima, *Astronotus ocellatus*, algumas espécies de *Teleocichla* e a maioria das espécies de *Crenicichla* apresentam a mancha caudal invariavelmente arredondada (estado 1). *Crenicichla jupiaensis*, *C. urosema*, *Teleocichla centrarchus* e *T. proselytus* no grupo interno, assim como *Acaronia nassa*, *Australoheros minuano*, *Cichlasoma araguaiense*, *Biotocetus opercularis* e *Apistogramma taeniata* no grupo externo, apresentam a mancha ovalada ou aproximadamente retangular verticalmente (estado 0). *Crenicichla tesay* e o morfótipo correspondente com lábios hipertrofiados – *Crenicichla* aff. *tesay* BIG LIPS – são polimórficos, com a maioria dos exemplares apresentando mancha arredondada, mas parte deles com uma extensão ventral, tornando-a ovalada verticalmente. A mancha caudal com formato irregular (estado 2) caracteriza *Crenicichla lenticulata*, *C. strigata*, *Teleocichla wajapi* e *Satanoperca lilith*.

Uma transformação 1>0 pode ser otimizada como uma sinapomorfia ambígua no clado 91 (Cichlasomatini + Geophagini), com reversão para o estado 1 em *Taeniacara candidi* e uma transformação para o estado 2 em *Satanoperca lilith*. No grupo interno, transformações convergentes 1>0 resultam em autapomorfias em *Crenicichla urosema*, *C. jupiaensis*, *T. centrarchus* e *T. proselytus*, e transformações 1>2 resultam em autapomorfia em *T. wajapi* e em uma sinapomorfia ambígua do clado 121 (*C. strigata* e *C. lenticulata*).

42. Tamanho relativo da mancha escura na nadadeira caudal.

[0] mancha pequena, sua altura equivalente ao espaço existente entre dois raios consecutivos da nadadeira (entre os raios V1 e D1, ou D1 e D2);

[1] mancha com tamanho médio, sua altura equivalente ao espaço existente entre três e quatro raios da nadadeira (entre os raios V1 e D2, D1 e D4 ou V1 e D3);

[2] manchagrande, sua altura equivalente ao espaço existente entre 5 ou mais raios da nadadeira (entre os raios V1 e D4 ou D1 e D5);

[-] inaplicável, sem mancha na nadadeira caudal.

Os raios da nadadeira caudal ventralmente ao diástema são contados sequencialmente com a letra V (V1, V2, V3...) quanto mais se distanciam do diástema, assim como os raios situados dorsalmente são contados com a letra D (D1, D2, D3...). A mancha na nadadeira caudal é relativamente grande e alta na maioria dos táxons terminais do grupo externo que a possuem e de tamanho médio em *Australoheros minuano* e *Taeniacara candidi*. No grupo interno, os três estados estão presentes: na maioria dos táxons ela tem comprimento médio (estado 1), mas em algumas espécies de *Crenicichla* essa mancha é expandida (estado 2) e, em poucas espécies de *Crenicichla* do grupo *wallacii* (*sensu* Kullander, 1990a), *Crenicichla acutisrostris* e algumas espécies de *Teleocichla* ela é reduzida (estado 0). Em *Crenicichla minuano* existe polimorfismo com relação a este caráter, existindo geralmente uma mancha de tamanho médio (estado 1), mas alguns exemplares (*e.g.* Lucena & Kullander, 1992: fig. 15) possuem uma mancha expandida (estado 2).

Transformações 2>1 resultam em autapomorfias em *Australoheros minuano* e *Taeniacara candidi* no grupo externo. No grupo interno, transformações ambíguas 2>1 podem ser otimizadas nos clados 162 e 113, assim como uma transformação 2>0 é otimizada no clado 165. Dentro do clado 113, reversões convergentes ao estado 2 ocorrem como autapomorfia em *Crenicichla vittata* e sinapomorfias nos clados 120 e 134. Uma transformação 1>0 no clado 113 resulta em uma sinapomorfia no clado 168, com reversões em *Teleocichla gephyrogramma* e *T. monogramma*.

43. Ocelo na mancha da nadadeira caudal em adultos. #67 López-Fernández *et al.* (2005a, modificado); #140 Graça (2008, modificado).

[0] ausente;

[1] presente;

[-] inaplicável: sem mancha caudal.

Os ciclídeos geralmente apresentam uma estreita pigmentação clara circundando a mancha da nadadeira caudal pelo menos nos indivíduos juvenis e subadultos. Adultos da maioria das espécies de *Crenicichla*, de todas as espécies de *Teleocichla*, assim como de *Biotocus opercularis*, *Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi* no grupo externo, perdem esse ocelo e a mancha caudal é composta apenas pela pigmentação escura. Por outro lado, *Cichla pinima*, *Acaronia nassa*, *Australoheros minuano*, *Cichlasoma araguaiense* e *Satanoperca lilith*, assim como algumas espécies de *Crenicichla*, mantêm a mancha ocelada tanto em juvenis quanto em adultos.

A ausência de ocelo na mancha caudal em adultos (estado 0) é sinapomorfia não-ambígua do clado 107 e do clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109). Dentro do clado 109, reversões convergentes resultam em sinapomorfias em *Lugubria* (com transições 1>0 em *Crenicichla acutirostris* e no clado 120), no complexo *scottii* dentro de *Lacustria* (clado 160) e em um subgrupo de *Batrachops* (clado 134), e em autapomorfias de *Crenicichla hadrostigma*, *C. iguapina*, *C. iguassuensis* e *C. chicha*.

44. Dimorfismo sexual: mancha caudal nos machos fragmentada em pequenas manchas, acompanhando o padrão de manchas do pedúnculo caudal. Lucena & Kullander (1992).

[0] ausente;

[1] presente (Lucena & Kullander, 1992: fig. 10).

[-] inaplicável: sem mancha caudal.

Esse tipo de dimorfismo sexual foi proposto por Lucena & Kullander (1992: 149) como uma característica distintiva do grupo que denominaram *missioneira*. A mancha caudal está fragmentada, acompanhando o padrão de fragmentação das barras verticais posteriores em pequenas manchas distribuídas sobre pedúnculo caudal apenas em machos de *Crenicichla jurubi*, *C. igara*, *C. hadrostigma*, *C. missioneira* e *C. minuano* dentre todas as espécies estudadas.

O estado 1 não foi recuperado como uma sinapomorfia do complexo *missioneira*, mas sim de um subgrupo dentro desse complexo (clado 143, constituído pelas espécies supracitadas).

45. Mancha suborbital com pigmentação uniforme.

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 12).

Entre os táxons analisados, pelo menos três padrões de pigmentação são encontrados na área entre a margem inferior da órbita e a parte exposta do pré-opérculo, que pode ser também denominada informalmente como bochecha. Dois padrões diferentes são denominados de mancha suborbital em trabalhos de taxonomia de *Crenicichla*. Este caráter contempla a mancha suborbital presente na maioria das espécies do grupo *saxatilis* (*sensu* Ploeg, 1991) e de algumas espécies do grupo *lugubris* (*sensu* Kullander, 1997). Essa mancha apresenta uma pigmentação homogênea, sem nenhuma subdivisão em pequenas manchas, relativamente mais fraca e pode apresentar um formato de barra oblíqua póstero-inferior, triangular ou hemicircular (caráter 46). Em exemplares vivos, esse tipo de mancha suborbital tem cor cinza, marrom ou avermelhada.

A presença de uma mancha suborbital uniforme é uma sinapomorfia não ambígua no clado 126, que reúne *Saxatilia* (clado 125) e *Hemeraia* (clado 130). Essa mancha ocorre independentemente em um subgrupo de *Lugubria* (clado 115, com reversão no clado 120).

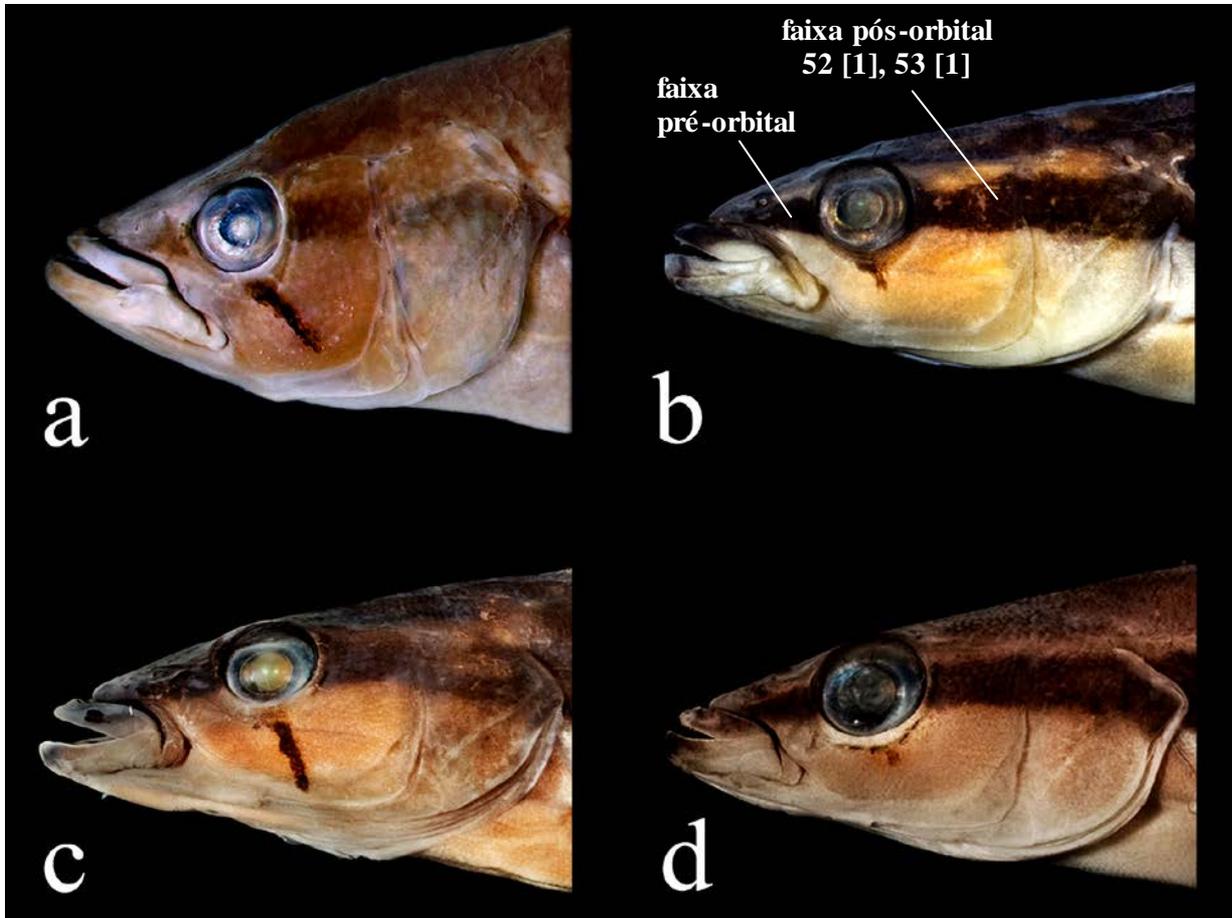


Fig. 12. Vista lateral da cabeça de: a) *Crenicichla lepidota*, NMW 33101, 157,8 mm CP; b) *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena, MZUSP 93697, 89,8 mm CP; c) *Crenicichla chicha*, MZUSP 109198, 100,7 mm CP; d) *Crenicichla hemera*, MZUSP 40292, 87,3 mm CP. Refere-se aos estados dos caracteres 45, 46, 52 e 53.

46. Formato da mancha suborbital uniforme. #5 Ploeg (1991, modificado), Kullander (1982: fig.12).

[0] estendida póstero-ventralmente, com formato de listra, barra ou um triângulo esticado (Fig. 12a, c);

[1] restrita à porção mais próxima da margem ventral da órbita, com formato hemicircular ou aproximadamente triangular (Fig. b, d).

[-] espécies sem mancha suborbital.

Em alguns estudos taxonômicos de *Crenicichla* (e.g. Kullander, 1986; Kullander & Nijssen, 1989, Ploeg, 1991) a forma da mancha suborbital uniforme foi utilizada para distinguir diferentes espécies do grupo *saxatilis* (*sensu* Ploeg, 1991). A mancha apresenta uma forma de

listra, barra ou triângulo esticado pósterio-ventralmente (estado 0), alcançando ou ultrapassando a metade da bochecha, em *Crenicichla jegui*, *C. lepidota*, *C. britskii* e *C. labrina*. Ela é hemicircular ou aproximadamente triangular (estado 1) e restrita à região mais próxima da margem ventral da órbita em *Crenicichla acutirostris*, *C. hemera*, *Crenicichla inpa*, *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena, *C. alta* e *C. anthurus*.

Não foi possível obter a polarização do caráter apenas com a análise efetuada, assim, as transformações do caráter são ambíguas. As duas possibilidades de otimização são detalhadas a seguir. Considerando o estado 0 como plesiomórfico, transformações convergentes para o estado 1 resultariam em uma sinapomorfia em *Saxatilia* (clado 125, com reversão no clado 129) e em autapomorfias em *C. hemera* e *C. acutirostris*. Considerando o estado 1 como plesiomórfico, as transformações para 1 resultariam em sinapomorfias em um subgrupo de *Lugubria* (clado 116) e em um subgrupo de *Saxatilia* (clado 129) e em autapomorfias em *Crenicichla chicha* e *Crenicichla jegui*.

47. Mancha suborbital com pigmentação sarapintada.

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 13).

Esse é o segundo tipo de mancha na bochecha denominada de mancha suborbital em estudos taxonômicos de *Crenicichla* (ver caráter 45). A mancha suborbital sarapintada, diferente da mancha suborbital uniforme, é formada por pequenas manchas pretas (em exemplares preservados), que geralmente são pretas ou cinzas em exemplares vivos. O número de manchas e o distanciamento das manchas entre si definem o formato da mancha suborbital como um todo (ver caráter seguinte). A presença de uma mancha suborbital sarapintada é uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva de *Saxatilia* (clado 139).

48. Formato da mancha suborbital sarapintada. #5 Ploeg (1991, modificado).

[0] listra estreita formada por pequenas manchas aglomeradas (Fig. 13a);

[1] barra formada por pequenas manchas próximas entre si ou borrão de pequenas manchas, geralmente mais espalhadas ventralmente do que próximo à órbita (Fig. 13b);

[2] mancha suborbital reduzida a poucas ou a uma mancha situada(s) abaixo da órbita (Fig. 13c);

[3] mancha suborbital reduzida a poucas ou a apenas uma mancha situada(s) na região mais posterior da bochecha (Fig. 13d);

[-] espécies sem mancha suborbital.

Crenicichla vittata, *Crenicichla* sp. Paraná e *Crenicichla tapii* apresentam a mancha suborbital em forma de listra estreita. Um maior espaçamento entre as pequenas manchas escuras resultam numa mancha suborbital em forma de barra ou borrão em várias espécies do grupo *lacustris* (*sensu* Ploeg, 1991; Piálek *et al.*, 2012). Lucena & Kullander (1992) propuseram a mancha suborbital reduzida a uma ou a poucas manchas abaixo da órbita (estado 3) como uma das características que suportariam a proximidade filogenética entre as espécies de seu grupo *missioneira*. Em *Crenicichla jupiaensis* e *Crenicichla* sp. Paranaíba também existe uma redução da mancha umeral a poucas manchas, mas estas estão situadas mais posteriormente na bochecha e não próximas à margem inferior da órbita.

Uma transformação do estado 0 para 1 representa uma sinapomorfia no clado 138. Dentro desse clado, uma reversão para 0 resulta em autapomorfia em *Crenicichla tapii*, uma transformação 1>3 resulta em sinapomorfia no clado 157 e uma transformação 1>2 converte-se em uma sinapomorfia no complexo *missioneira* de espécies dentro de *Lacustria* (clado 136), assim como proposto por Lucena & Kullander (1992).

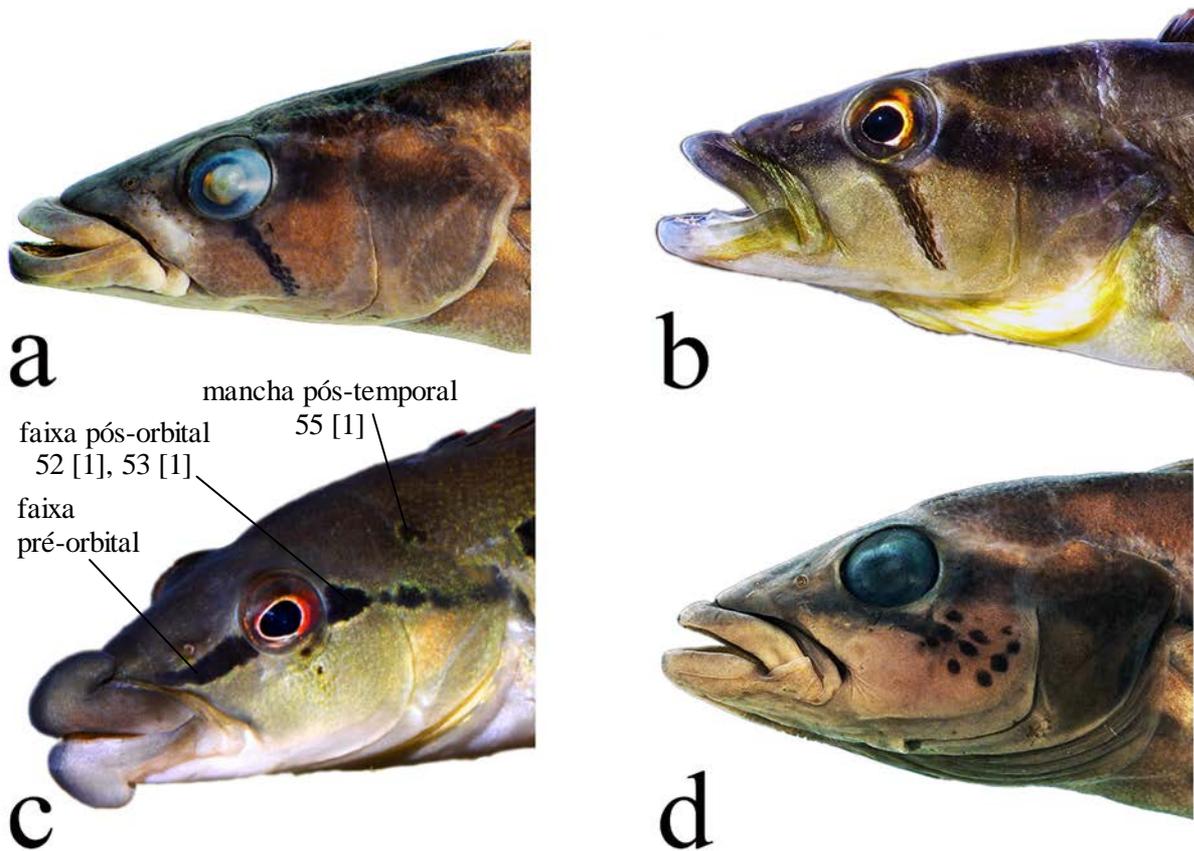


Fig. 13. Vista lateral da cabeça de: a) *Crenicichla* sp. Paraná, NUP 7330, 126,4 mm CP; b) *Crenicichla jaguarensis*, não-preserved (Riberião Três Bocas, rio Tibagi, foto: José Birindelli); c) *Crenicichla tendybaguassu*, não-preserved (bacia do alto rio Uruguai, foto: Oliver Lucanus); d) *Crenicichla* sp. Paranaíba, NUP 1109A, macho adulto, 84,7 mm CP. Refere-se aos caracteres 47, 48, 50, 51, 52, 54 e 55.

49. Faixa escura infraorbital. #4 Ploeg (1991, modificado); #69 López-Fernández *et al.* (2005a, modificado); #62 Landim (2006).

[0] ausente;

[1] presente.

A faixa infraorbital corresponde ao terceiro padrão encontrado entre os táxons analisados (ver caráter 45). Essa faixa escura, presente na bochecha de vários geofagines analisados aqui parece ser contínua à faixa supraorbital (ver caráter 50) e pode se estender para o pré-opérculo e interopérculo ou estar fragmentada (ver López-Fernández *et al.*, 2005a: fig.4). Mesmo quando fragmentadas, as manchas que constituem a faixa infraorbital correspondem em posição à faixa completa. *Acaronia nassa* também apresenta uma faixa infraorbital similar à dos geofagines, mas nessa espécie não há uma mancha supraorbital evidente.

A presença da faixa infraorbital é uma sinapomorfia de um subgrupo de Geophagini (clado 101, com reversões no clado 96, em '*Geophagus*' *steindachneri* e em *Crenicara punctulatum*. Caracteriza-se também como autapomorfia em *Apistogramma taeniata* e *Acaronia nassa*.

50. Faixa escura supraorbital. #70 López-Fernández *et al.* (2005a, modificado); #63 Landim (2006).

[0] ausente;

[1] presente.

A faixa supraorbital percorre desde a margem superior da órbita, obliquamente em direção ântero-dorsal ou pósterio-dorsal, até a porção mediana da cabeça em alguns geofagines. O estado 1 corresponde uma sinapomorfia em um subgrupo de Geophagini (clado 101), com reversão em *Geophagus altifrons*, e uma autapomorfia em *Apistogramma taeniata*.

51. Faixa escura pré-orbital.

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 12, 13).

Uma faixa pré-orbital existe entre a margem anterior da órbita e a ponta do lábio superior ou a margem anterior do focinho pós-labial. Caracteriza todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, *Crenicichla punctulatum*, *Dicrosus filamentosus*, *Apistogramma taeniata*, *Taeniacara candidi* e *Cichla pinima*. No entanto, em *Crenicichla* e *Teleocichla*, essa mancha está presente nos juvenis e subadultos, mas pode ser, ocasionalmente, inconspícua em exemplares adultos de algumas espécies por conta da pigmentação mais escura do focinho. Vale

ressaltar que a faixa pré-orbital é interpretada como não-homóloga à faixa lacrimal de vários táxons africanos e alguns poucos sulamericanos, que se estende desde a margem ântero-ventral da órbita, obliquamente em direção ântero-ventral, até a borda posterior da boca (próximo à extremidade posterior da maxila).

A presença da faixa pré-orbital representa uma sinapomorfia não-ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla*. Paralelamente, o estado 1 também é uma sinapomorfia nos clados 105 e 106 dentro de Geophagini e uma autapomorfia em *Cichla pinima* no grupo externo.

52. Faixa pós-orbital. #6 Ploeg (1991, modificado); #71 López-Fernández *et al.* (2005a).

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 12, 13).

Todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, assim como parte das espécies analisadas no grupo externo, apresentam uma faixa pós-orbital, embora o padrão de pigmentação dessa faixa seja variável (ver caráter 53).

Há dúvida quanto à polarização do caráter na raiz do cladograma mas, em quaisquer das possibilidades de otimização, a presença de faixa pós-orbital é uma simplesiomorfia compartilhada por *Crenicichla-Teleocichla* com vários táxons do grupo externo. A partir da otimização realizada, transformações convergentes do estado 1 para o estado 0 resultam em autapomorfias em *Retroculus xinguensis*, *Astronotus ocellatus* e *Australoheros minuano* e em sinapomorfia em um sungrupo de Geophagini (clado 101, com uma reversão em *Dicrossus filamentosus*). A faixa pós-orbital presente em *Dicrossus filamentosus* foi considerada por López-Fernández *et al.* (2005a) como particular deste gênero (*'Dicrossus type'*). Talvez a transformação 0>1 otimizada aqui como reversão em *Dicrossus filamentosus* possa ser interpretada como uma transformação para um novo estado autapomórfico da espécie.

53. Padrão de pigmentação da faixa pós-orbital. #6 Ploeg (1991, modificado)

[0] faixa contínua desde a margem posterior da órbita até a borda posterior do opérculo (Fig. 12, seta);

[1] faixa dividida em uma mancha anterior mais conspícua próxima à órbita e outra fraca ou obsoleta no opérculo (Fig. 13, seta);

[2] faixa dividida em várias pequenas manchas nos adultos.

Há variação ontogenética em relação a este caráter em alguns táxons dos terminais. Juvenis e subadultos de espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* apresentam a faixa contínua desde a margem posterior da órbita até a borda posterior do opérculo (estado 0). Em adultos da maioria

dessas espécies de *Crenicichla* essa faixa se mantém contínua, mas em adultos de algumas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* a faixa pós-orbital está dividida em uma mancha evidente logo posterior à órbita e outra mais fraca ou obsoleta no opérculo (estado 1). A faixa suborbital em adultos de *Cichla pinima*, por sua vez, é dividida em várias pequenas manchas irregulares (estado 2).

Transformações convergentes para o estado 1, em que a faixa pós-orbital está dividida em duas manchas, resultam em sinapomorfias não-ambíguas em vários pequeno grupos de *Crenicichla*: clados 140, 152, 162 e 166. Além disso, uma transformação ambígua 0>1 pode ser otimizada como sinapomorfia em *Teleocichla*, com reversões em *T. proselytus* e *T. prionogenys*. O estado 2 é otimizado como uma autapomorfia em *Cichla pinima*.

54. Manchas na região posttemporal. #28 Ploeg (1991); Lucena & Kullander (1992); Lucena (2007).

[0] ausente ou presente apenas em juvenis;

[1] presente em juvenis e adultos.

Diferente do que ocorre em todas as espécies do grupo externo exceto *Acaronia nassa*, muitas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* possuem manchas na região pós-orbital, acompanhando dorsalmente o contorno da série opercular (estado 1). O caráter pode variar ontogeneticamente já que, em algumas espécies, os juvenis possuem manchas pós-orbitais, que estão ausentes ou são indistintas nos adultos. Por isso, a codificação foi realizada comparando-se apenas indivíduos adultos.

O estado 1 é uma sinapomorfia não ambígua do clado 112, que reúne *Hemeraia*, *Saxatilia*, *Lugubria* e *Lacustria*, com reversões no clado 120 (grupo *lugubris sensu stricto*) e em dois subgrupos de *Lacustria* (clados 147 e 157). Paralelamente, esse estado também é uma sinapomorfia no clado 170, que reúne todas as espécies de *Teleocichla* exceto *Teleocichla* sp. Preta, e uma autapomorfia em *Acaronia nassa* no grupo externo.

55. Padrão da pigmentação das manchas na região póstemporal nos adultos.

[0] manchas alongadas ou formando uma faixa horizontal contínua;

[1] manchas pequenas anteriormente e uma mancha posterior bem evidente e grande, arredondada, ocelada ou não (Figs. 13, 14; Lucena, 2007: figs.1, 2, 6, 7).

A mancha arredondada evidente na região posttemporal de *Acaronia nassa* no grupo externo e em *Crenicichla hadrostigma*, *C. empheres*, *C. jurubi* e *C. tendybaguassu*, é interpretada como uma diferenciação das manchas mais posteriores da região pós-temporal.

Essa mancha mais desenvolvida pode ser ocelada (e.g. *C. hadrostigma*) ou não. O estado 1 é uma sinapomorfia no clado 140, com reversão no clado 145, e pode ser otimizado como autapomorfia de *Acaronia nassa*.



Fig. 14. *Crenicichla hadrostigma*, MCP 40959, 101,0 mm CP. Refere-se aos caracteres 55 e 59. 56. Mancha umeral. #1 Ploeg (1991, modificados); Varella *et al.*, (2012).

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 15, 16).

Ploeg (1991) propõe a presença de mancha umeral como uma apomorfia compartilhada pelas espécies do grupo que denominou *saxatilis*. Como sugerido por Varella, Kullander & Lima (2012), a presença de uma mancha umeral nas espécies do grupo *saxatilis* é interpretada como sendo não-homóloga à mancha que aparece em espécies do grupo *lugubris* (*sensu* Kullander, 1997) e em *C. hemera* ("blotch behind pectoral fin", Ploeg, 1991 – ver caráter 58). Nas espécies do grupo *saxatilis*, a mancha umeral aparece desde juvenis até os adultos, sempre notável, enquanto nas espécies do grupo *lugubris* existe um escurecimento mais ou menos evidente situado dorsalmente à base da nadadeira peitoral apenas em um estágio ontogenético avançado (indivíduos adultos e grandes, geralmente com mais de 150 mm CP). Em *Crenicichla hemera* essa mancha está variavelmente presente apenas em exemplares maiores que 107 mm de CP (Varella *et al.*, 2012).

O estado 1 é recuperado, na análise efetuada, como uma sinapomorfia não-ambígua, exclusiva e sem reversões em *Saxatilia* (clado 125).



Fig. 15. *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena: macho (primeiro plano) e fêmea (segundo plano), fotografados vivos no rio Verde, tributário do rio rio Papagaio, bacia do rio Juruena. Refere-se aos caracteres 56, 57 e 73. Foto: Marcelo Krause.

57. Posição da mancha umeral.

[0] situada quase totalmente ou totalmente abaixo do ramo anterior da linha lateral, com centro abaixo da linha lateral (Fig. 15);

[1] deslocada dorsalmente, com centro no ramo anterior da linha lateral (Fig.16).

A mancha umeral pode apresentar formas variadas e em posição relativamente mais ventral ou dorsal na região anterior do flanco. Os dois estados do caráter correspondem aos padrões mais gerais encontrados nas espécies do grupo *saxatilis* (*sensu* Ploeg, 1991), utilizados em estudos de taxonomia para a distinção entre algumas de suas espécies (*e.g.* Kullander, 1982; Kullander, 1986; Ploeg, 1991). *Crenicichla inpa*, *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena, *C. lepidota*, *C. britskii*, *C. saxatilis* e *C. labrina* possuem a mancha em posição mais ventral, sua parte central situada abaixo do ramo anterior da linha lateral (estado 0). *C. britskii* e *C. lepidota*, *C. saxatilis* e *labrina* possuem a mancha umeral ligeiramente maior, sua parte dorsal podendo estender-se um pouco mais dorsalmente do que nas demais espécies onde o estado do caráter foi codificado como 0.

Por outro lado, em *Crenicichla alta* e *C. anthurus* a mancha umeral situa-se em posição ainda mais dorsal, sua parte central localizada sobre as escamas do ramo anterior da linha

lateral (estado 1). Esse estado representa uma sinapomorfia não-ambígua no clado 122, que reúne essas duas espécies.



Fig. 16. *Crenicichla alta*, SU 78954, 115,4 mm CP. Refere-se ao caráter 57.

58. Mancha escura na região dorsal à nadadeira peitoral, presente apenas em um estágio ontogenético avançado. #2 Ploeg (1991).

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 17).

Ver discussão caráter 56. O estado 1 é uma sinapomorfia não-ambígua em um subgrupo de *Lugubria* (clado 118), ocorrendo independentemente em *Crenicichla hemera*.

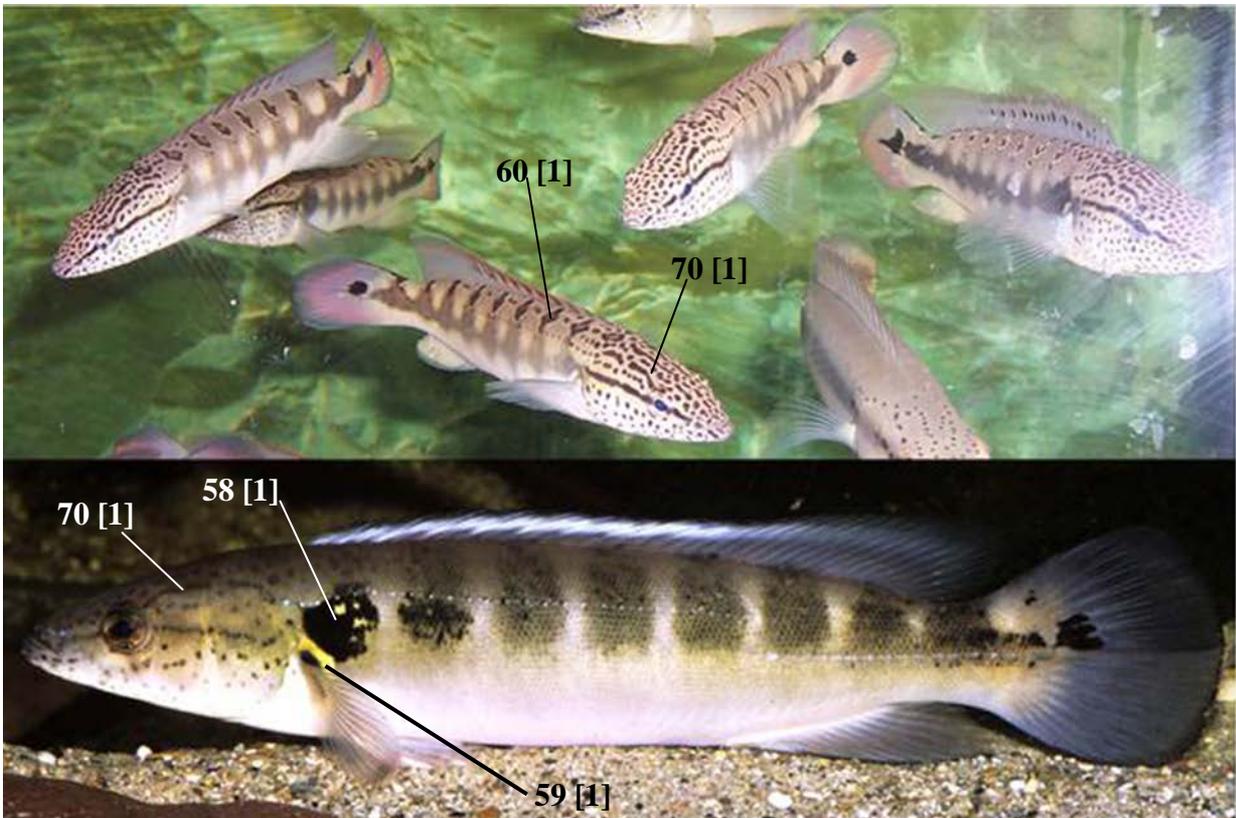


Fig. 17. *Crenicichla lenticulata*, juvenis (acima) e adulto (abaixo) do rio Negro. Espécimes não-preservedos, mantidos e fotografados em aquário. Refere-se aos caracteres 58, 59 e 60 e 70. Foto: Jens Gottwald.

59. Mancha escura na axila peitoral.

[0] ausente;

[1] presente (Figs. 14 e 17).

Presente em *Apistogramma taeniata* e *Dicrossus filamentosus* no grupo externo. No grupo interno, esta mancha caracteriza *Crenicichla macrophthalma*, as espécies do grupo *saxatilis* (*sensu* Ploeg, 1991) e do grupo *missioneira* (*sensu* Lucena & Kullander, 1992) e algumas espécies do grupo *lugubris* (*sensu* Kullander, 1997).

A partir da presente análise, o estado 1 é recuperado como sinapomorfia não-ambígua no clado 120 (grupo *lugubris sensu stricto*), no clado 126, que reúne *Saxatilia* e *Hemeraia* (com uma reversão no clado 122) e no complexo *missioneira* dentro de *Lacustria* (clado 136).

60. Barras verticais dos flancos conspícuas e irregulares, formando um padrão “marmoreado” em adultos. #26 Ploeg (1991).

[0] ausente;

[1] presente (fig. 17).

Esse padrão é encontrado apenas em duas espécies do grupo *lugubris* (*Crenicichla strigata* e *C. lenticulata*) e constitui uma sinapomorfia do clado 121 onde elas estão incluídas.

61. Série de manchas sobre a região médio-lateral do flanco.

[0] ausente;

[1] presente (Figs. 28-31).

Uma série de manchas escuras está presente sobre a região médio-lateral do flanco de várias espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, bem como de *Crenicara punctulatum*, *Dicrossus filamentosus* e *Biotocus opercularis*. Tais manchas são resultantes da pigmentação das barras verticais que se tornam mais conspícuas na região médio-lateral. Em várias espécies, as barras verticais correspondentes continuam visíveis na região dorsal do corpo, porém menos evidentes (pigmentadas) e em outras espécies apenas as manchas médio-laterais são conspícuas.

O estado 1 é uma sinapomorfia no clado 105 e uma autapomorfia em *Biotocus opercularis* no grupo externo. Transformações convergentes para o estado 1 resultam em autapomorfias de *Crenicichla* sp. Paranaíba e *C. punctata* e em sinapomorfias não-ambíguas em dois subgrupos dentro de *Lacustria*: clado 140 (com uma reversão em *C. hadrostigma*) e clado 146. Uma transformação ambígua 0>1 pode ser otimizada como uma sinapomorfia no clado 133, que reúne *Batrachops* e *Teleocichla*, com reversões em *Teleocichla* sp. Preta,

Teleocichla wajapi e no clado 172. Por fim, o estado 1 é uma autapomorfia de *Crenicichla phaiospilus*.

62. Aspecto e posição das manchas sobre a região médio-lateral do flanco.

[0] Até 9 manchas conspícuas desde a região imediatamente posterior ao opérculo até aproximadamente o fim do pedúnculo caudal, as mais posteriores ocasionalmente formando uma faixa (Figs. 28–30);

[1] quatro ou cinco manchas conspícuas, não alcançando o pedúnculo caudal (Kullander, 1991: figs. 1, 3);

[2] uma a três manchas na região mais anterior dos flancos, a mais anterior conspícuas e as mais posteriores menos evidentes (Fig. 31);

[-] manchas ausentes.

Na maioria das espécies que possuem manchas na região médio-lateral do corpo essas estendem-se até aproximadamente o final do pedúnculo caudal (estado 0) e, em *Crenicichla iguassuensis*, *Crenicichla* aff. *iguassuensis* BIG LIPS, *C. tesay*, *Crenicichla* aff. *tesay* BIG LIPS e em *C. yaha*, as manchas mais posteriores podem ocasionalmente formar uma faixa horizontal no pedúnculo caudal. *Crenicichla tapii* e *Crenicichla tuca* apresentam uma única mancha ou uma série de três manchas que não se estendem até a metade do flanco, sendo que apenas a mancha mais anterior é conspícuas e as mais posteriores, quando existem, são menos evidentes. *Crenicichla phaiospilus* apresenta um terceiro padrão, com cinco manchas verticalmente ovaladas, muito parecidas entre si e igualmente conspícuas, que não se estendem até o pedúnculo caudal.

O estado 1 representa uma autapomorfia em *Crenicichla phaiospiluse* uma sinapomorfia no clado 154 (*Crenicichla tapii* e *Crenicichla tuca*).

63. Padrão em zigue-zague das barras ou manchas escuras do flanco.

[0] ausente;

[1] presente (Figs. 18, 19).

O padrão de colorido no flanco constituído por manchas em zigue-zague caracteriza *Teleocichla gephyrograma*, *T. centisquama*, *T. monogramma* e exemplares menores de *T. prionogenys*, *T. wajapi* e *Teleocichla* “PRETA”. Esse padrão é interpretado como resultado do deslocamento posterior da parte inferior das barras verticais dos flancos, que ocorreram paralelamente no clado 168 e em *Teleocichla* sp. Preta e *T. cinderella*, de acordo com a análise cladística realizada.



Fig. 18. *Teleocichla gephyrogramma*, espécime não-preservedo do rio Xingu, fotografado em aquário. Refere-se ao caráter 63. Foto: Jens Gottwald.



Fig. 19. *Teleocichla* sp. Preta, do rio Xingu, ca. 60 mm CP, fotografado logo após captura. Refere-se ao caráter 63. Foto: Nathan Lujan.

64. Padrão de listras verticais estreitas no flanco 1: expressas como subdivisão das barras verticais.

[0] ausentes;

[1] presentes (Fig. 14).

Essas listras verticais estreitas são interpretadas como subdivisões das barras verticais dos flancos, já que conjuntos de listras correspondem em posição às barras verticais. Este padrão está presente em *Gymnogeophagus meridionalis* no grupo externo e em *Crenicichla jupiaensis*, *Crenicichla* sp. Paraná e *C. hadrostigma* no grupo interno e correspondem a autapomorfias dessas espécies de acordo com a análise.

65. Padrão de listras verticais estreitas no flanco 2: barras verticais muito estreitas

[0] ausente;

[1] presente (Ploeg, 1991; fig. 108).

Este padrão de listras verticais é interpretado como resultado da diminuição da espessura das barras verticais e caracteriza apenas *Crenicichla heckeli* (autapomorfia).

66. Faixa horizontal escura bem evidente no flanco, estendendo-se desde a margem posterior do opérculo até o fim do pedúnculo caudal. #73 López-Fernández *et al.* (2005a).

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 14).

Esse caráter foi proposto e brevemente discutido por López-Fernández *et al.* (2005a, caráter 73), que mencionaram que o mesmo pode apresentar variação ontogenética em algumas espécies, especialmente nas de *Cichla*. De fato, existe uma ampla variação ontogenética em relação a este caráter não apenas nas espécies de *Cichla*, mas também em *Crenicichla* e em outros táxons do grupo externo analisados. Juvenis de muitas espécies de *Crenicichla* possuem uma faixa horizontal médio-lateral escura bem evidente no flanco, denominada em trabalhos taxonômicos prévios como banda lateral (*lateral band*, e.g. Kullander & Lucena, 2006). No entanto, em algumas dessas espécies a faixa escura se mantém conspícua nos adultos e, apenas em poucas espécies do grupo *lacustris* (*sensu* Ploeg, 1991) e em *Crenicichla vittata*, elas são fortemente pigmentadas (pretas). Dessa forma, vale ressaltar que a codificação foi feita a partir da comparação de exemplares exclusivamente adultos de cada táxon terminal e, talvez por isso, a delimitação entre a presença ou a ausência da faixa horizontal nos táxons terminais tenha sido diferente daquela realizada por López-Fernández *et al.* (2005a).

A partir dos resultados da análise cladística, a presença de uma faixa horizontal médio-lateral (estado 1) é considerada uma sinapomorfia do clado 106 (*Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi*) no grupo externo. No grupo interno, duas transformações convergentes resultam em sinapomorfias em um subgrupo de *Wallaciia* (clado 165) e em um grande clado 112, que inclui *Hemeraia*, *Saxatilia*, *Lugubria* e *Lacustria*. No clado 112, várias reversões originam autapomorfias em várias espécies, e também uma sinapomorfia (ambígua) no clado 117 dentro de *Lugubria* e sinapomorfias não-ambíguas nos cladogramas 140, 147 e 157 dentro de *Lacustria*.

67. Padrão reticulado 1: devido à pigmentação escura na base das escamas. #3 Ploeg (1991, modificado); Arbour, Salazar & López-Fernández *et al.* (2014).

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 20a; Arbour *et al.*, 2014: fig. 3 a, d);

Esse padrão foi considerado por Ploeg (1991), como um caráter diagnóstico das espécies de *Crenicichla* do grupo que ele denominou *reticulata*, que incluía *Crenicichla scottii*. No entanto, a análise realizada no presente trabalho indicou a existência de dois padrões de colorido diferentes que dão um aspecto “reticulado” às espécies de *Crenicichla*. O padrão reticulado 1 caracteriza as espécies do grupo *reticulata* (*sensu* Ploeg, 1991, exceto *C. scottii*) e *Acaronia nassa* e ‘*Geophagus*’ *brasiliensis* no grupo externo. *Crenicichla scottii* possui um padrão reticulado distinto (caráter 68), que existe apenas em *C. yaha* dentre os táxons terminais.

O padrão reticulado 1 representa uma sinapomorfia não-ambígua em *Batrachops* (clado 132), ocorrendo paralelamente como autapomorfias em *Acaronia nassa* e ‘*Geophagus*’ *brasiliensis*.

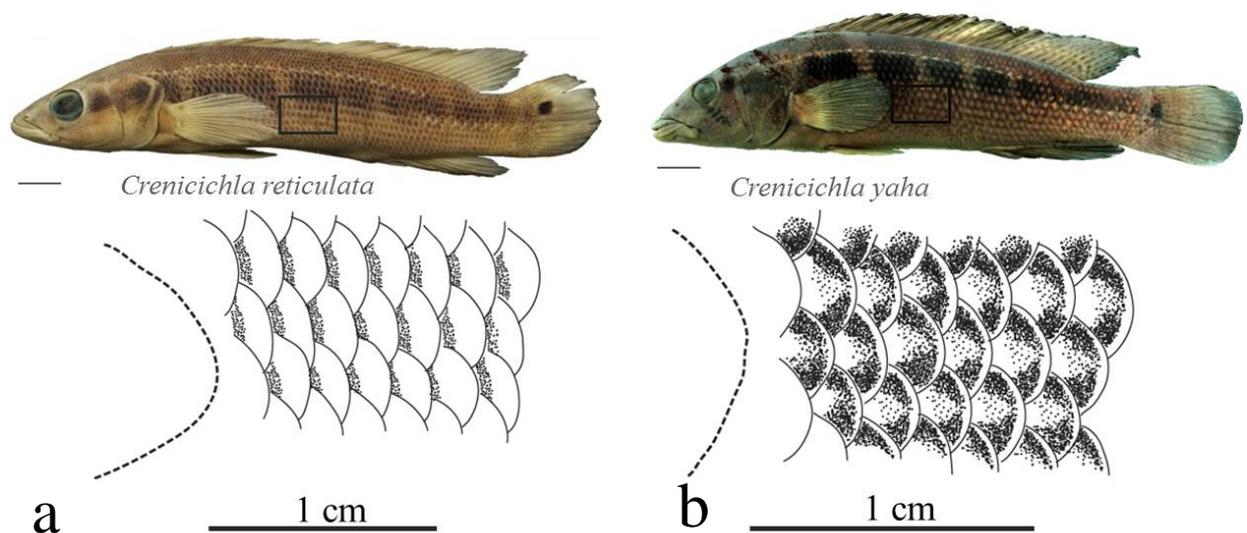


Fig. 20. a) Padrão reticulado 1 (caráter 67 [1]), em *Crenicichla reticulata*, MZUSP não-catalogado, 122,1 mm CP; b) Padrão reticulado 2 (caráter 68 [1]), em *Crenicichla yaha*, NUP 1796B, 146,8 mm CP.

68. Padrão reticulado 2: faixas horizontais escuras estreitas nos limites entre duas séries de escamas adjacentes.

[0] ausente;

[3] presente (Fig. 20b; Arbour *et al.*, 2014: fig. 3 c, f).

Este padrão corresponde a autapomorfias em *Crenicichla scottii* e *C. yaha*. Ver discussão do caráter 67.

69. Pontos pretos sobre os poros da linha lateral.

[0] ausentes;

[1] presentes nas escamas dos ramos anterior e posterior da linha lateral, invariavelmente em juvenis e adultos (Figs. 21 e 22).

Em *Crenicichla macrophthalma*, *C. compressiceps*, *C. heckeli*, *C. jaguarensis*, *C. haroldoi*, *C. jupiaensis* e *Crenicichla* sp. Paranaíba os poros dos ramos anterior e posterior da linha lateral são pretos (pretos ou marrom-escuros em espécimes preservados). Esses poros aparecem tanto em juvenis como adultos e podem ser observados mesmo em espécimes há muito tempo preservados e aparentemente descolorados. Em *Crenicichla macrophthalma*, *C. haroldoi* e *Crenicichla* sp. Paranaíba, estes pontos são mais fortemente pigmentados do que nas demais espécies. Juvenis de algumas espécies do grupo *lugubris* (*sensu* Kullander, 1997) também podem apresentar pontos escuros sobre as escamas do ramo anterior da linha lateral, mas não sobre as escamas da linha lateral posterior. Essas pequenas pintas parecem fazer parte de um padrão juvenil de pintas espalhadas desde a cabeça (caráter 70) que desaparecem nos exemplares adultos e não são consideradas homólogas aos pontos pretos contemplados neste caráter.

O estado 1 é uma sinapomorfia no clado 162 (*Crenicichla compressiceps* e *C. heckeli*) e uma autapomorfia em *C. macrophthalma*. Transformações ambíguas do caráter (0>1) são otimizadas aqui como sinapomorfia no clado 156 (*Crenicichla* sp. Paranaíba, *Crenicichla haroldoi* e *C. jupiaensis*) e como uma autapomorfia em *C. jaguarensis*.



Fig. 21. *Crenicichla macrophthalma*, MZUSP 57731, 163,0 mm CP. Refere-se ao caráter 69.



Fig. 22. *Crenicichla haroldoi*, MZUEL 1878, 86,9 mm CP. Refere-se ao caráter 69.

70. Padrão juvenil de pintas na cabeça. #13 Ploeg (1991); Kullander (1997), Graça, Varella & Vieira (2013).

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 17).

Esse padrão juvenil já foi discutido em Ploeg (1991), Kullander (1997) e Graça, Varella & Vieira (2013) e utilizado como caráter na análise filogenética de Ploeg (1991). A transformação drástica do padrão de colorido de juvenis para adultos, envolvendo a perda de pintas escuras na cabeça, caracteriza algumas espécies do grupo *lugubris* (*sensu* Kullander, 1997). A análise recupera o estado 1 como sinapomorfia no clado 120, formado por essas espécies (*Crenicichla lugubris*, *C. johanna*, *C. lenticulata* e *C. strigata*).

71. Dimorfismo sexual: manchas escuras nos machos. #16 Ploeg (1991), Lucena & Kullander (1992); Kullander & Lucena (2006).

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 23).

A presença de pequenas manchas escuras espalhadas pelos flancos foi discutida por Lucena & Kullander (1992) como uma característica compartilhada por várias espécies de *Crenicichla* distribuídas na bacia do rio Uruguai e rio Paraná e nos rios costeiros do leste e sudeste do Brasil, mostrando diferenças entre alguns padrões encontrados. Em espécies do grupo *lacustris* (*sensu* Kullander & Lucena, 2006), pequenas manchas arredondadas estão distribuídas irregularmente nos lados do corpo e, em *C. jurubi* e *C. igara* do rio Uruguai, essas pintas escuras são numerosas, cobrindo extensivamente todo o corpo. Por outro lado, em espécies de *Crenicichla* do rio Iguaçu (exceto *C. yaha*) e em *C. empheres*, essas pequenas manchas escuras expressam-se de forma mais irregular, como pequenos riscos escuros, e são

menos conspícuas do que as que existem nas demais espécies com esse tipo de dimorfismo sexual.

As fêmeas de espécies que apresentam esse tipo de dimorfismo possuem coloração do corpo mais uniforme, com a diminuição do número e conspicuidade das manchas que podem estar totalmente ausentes e, geralmente, possuem uma mancha ocelada na nadadeira dorsal quando maduras (caráter 74).

Transformações convergentes para o estado 1 indicam que esse tipo de dimorfismo sexual provavelmente apareceu independentemente em diferentes linhagens. Assim, o estado 1 corresponde a autapomorfias em *Crenicichla empheres*, *C. igara* e *C. jurubi* (dentro do complexo *missioneira*) e em *C. gaucho* (no complexo *scottii* de espécies). O estado 1 também representa uma sinapomorfia no clado 146, que reúne espécies distribuídas no rio Iguazu (com reversão em *C. yaha*) e no clado 158, que reúne as espécies do complexo *lacustris sensu stricto*.



Fig. 23. *Crenicichla lacustris*, fêmea (em primeiro plano) e macho (em segundo plano). Espécimes não-preservedos, mantidos e fotografados em aquário. Refere-se aos caracteres 71, 72, 74 e 75. Foto: Oliver Lucanus.

72. Distribuição das manchas escuras dos machos dimórficos.

[0] espalhadas apenas no flanco;

[1] estendendo-se anteriormente sobre a porção lateral da cabeça.

Como já comentado no caráter anterior, podem ser observadas algumas diferenças na forma e distribuição das manchas escuras dos machos dimórficos. Em algumas das espécies, as manchas escuras estão espalhadas apenas pelo flanco, sem estender-se anteriormente sobre a parte látero-posterior da cabeça. Em *Crenicichla jurubi*, *C. igara*, *C. iguassuensis*, *C. lacustris* e *C. punctata*, existem manchas também sobre a série opercular. Pode existir variação intraespecífica, visto que a maior ou menor expressão das manchas, em relação à sua distribuição e grau de pigmentação, provavelmente está associada ao grau de desenvolvimento das gônadas.

O estado 1 é uma sinapomorfia do clado 159 (dentro do complexo *lacustris* sensu stricto) e uma autapomorfia em *C. iguassuensis* dentre as espécies do rio Iguaçu apresentando esse tipo de dimorfismo sexual. Por fim, o estado 1 pode ser otimizado como uma sinapomorfia no clado 143, por caracterizar *Crenicichla igara* e *C. jurubi*.

73. Dimorfismo sexual: manchas claras nos machos. #8 Ploeg (1991).

[0] ausente;

[1] machos com várias manchas claras espalhadas pelo flanco, em algumas espécies também na cabeça (Fig. 15).

Várias espécies de *Crenicichla* do grupo *saxatilis* (sensu Ploeg, 1991) e *C. multispinosa* apresentam um tipo de dimorfismo sexual em que os machos apresentam manchas claras pelos lados do corpo, geralmente espalhadas entre as barras verticais escuras ou restritas à região médio lateral do flanco próxima à faixa horizontal escura. A fêmea não possui essas manchas claras ou as possuem em menor número e menos evidentes.

Esse tipo de dimorfismo sexual apareceu duas vezes no grupo interno: em *Crenicichla multispinosa*, correspondendo à uma autapomorfia da espécie, e em um subgrupo de *Saxatilia* (clado 124, com reversão no clado 127).

74. Dimorfismo sexual: mancha(s) na nadadeira dorsal das fêmeas maduras. #9 Ploeg (1991).

[0] ausente;

[1] presente (Figs. 10, 23 e 24).

Fêmeas maduras de espécies de *Crenicichla* previamente alocadas no grupo *lacustris* (sensu Piálek et al., 201 – exceto *C. vittata*, *C. jurubi* e *C. missioneira*) examinadas aqui apresentaram uma ou até três manchas na nadadeira dorsal, assim como as fêmeas maduras de *Crenicichla notophthalmus*, *C. regani* e *C. wallacii*. Não havia fêmea de *Crenicichla igara* no material examinado da espécie.

A partir dos resultados da análise, o dimorfismo sexual caracterizado pela presença de manchas na nadadeira dorsal apareceu independentemente em um subgrupo de *Wallaciia* (clado 165, composto por *C. notophthalmus*, *C. regani* e *C. wallacii*) e em *Lacustria*, sendo uma sinapomorfia não-ambígua neste grupo, com reversões em *Crenicichla missioneira* e *C. jurubi*. Vale ressaltar que as manchas geralmente estão presentes em fêmeas em estágio de maturação avançado, dessa forma, a ausência de mancha em fêmeas de *C. missioneira* e *C. jurubi* pode também ser devido à falta de fêmeas neste estágio reprodutivo no material examinado, em detrimento de serem reversões autapomórficas dessas espécies.



Fig. 24. *Crenicichla jaguarensis*, macho (acima) e fêmea (abaixo), do Ribeirão Três Bocas, bacia do rio Tibagi. Fotografados logo após captura. Refere-se ao caráter 75. Foto: José Birindelli.

75. Aspecto da(s) mancha(s) escura(s) na nadadeira dorsal das fêmeas dimórficas.

[0] uma ou até três manchas arredondadas, escuras e oceladas (Figs. 10 e 23);

[1] uma faixa horizontal alongada circundada por uma pigmentação clara (Fig. 24);

O dimorfismo sexual da nadadeira dorsal em fêmeas maduras (caráter 74) pode expressar-se como uma ou até três manchas arredondadas situadas geralmente entre os espinhos XIII e XVII ou pouco posteriormente (estado 0) ou como uma faixa horizontal que percorre toda ou quase toda a metade posterior da nadadeira a partir do espinho XIII (estado 1). Tanto as manchas arredondadas quanto a faixa longitudinal são circundadas por uma pigmentação clara.

A expressão da mancha na nadadeira dorsal de fêmeas dimórficas como uma faixa horizontal é uma sinapomorfia não-ambígua no clado 148, que reúne algumas espécies de *Lacustria* do rio Iguaçu e rio Paraná.

76. Dimorfismo sexual: nadadeira dorsal das fêmeas com margem escura e, ocasionalmente, com uma série de pequenas pintas escuras na região submarginal. #81 Musilová *et al.* (2009, modificado).

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 25b, Fig. 26 a, c).

Apenas as fêmeas maduras de espécies do grupo *saxatilis* (*sensu* Ploeg, 1991 – exceto *C. hemera*) apresentam nadadeira dorsal com uma margem escura (preta em espécimes preservados) e uma série de pintas escuras (pretas em espécimes preservados, vermelhas nos peixes vivos) na região submarginal. Essas fêmeas maduras geralmente apresentam também o abdômen com uma coloração avermelhada quando vivas. A presença desse tipo de dimorfismo sexual é uma sinapomorfia de *Saxatilia* (clado 125).



Fig. 25. *Crenicichla lepidota*: a) MZUSP 83584, macho, 71,2 mm CP; b) MZUSP 83584, fêmea, 56,7 mm CP. Refere-Se ao caráter 76.



Fig. 26. *Crenicichla lepidota*, exemplares vivos fotografados na natureza, rio Olho D'Água, Alto rio Miranda bacia do rio Paraguai, Jardim, Mato Grosso do Sul: **a)** fêmea madura; **b)** macho; **c)** fêmea madura com coloração de stress. Refere-se ao caráter 76. Fotos: José Sabino – Natureza em Foco.

77. Pigmentação escura nos primeiros espinhos na nadadeira dorsal. #75 López-Fernández *et al.* (2005); #64 Landim (2006).

[0] ausente;

[1] presente.

Os primeiros espinhos da nadadeiras dorsal de *Bitoecus opercularis*, *Apistogramma taeniata*, *Mikrogeophagus ramirezi*, *Acarichthys heckelii* e ‘*Geophagus*’ *brasiliensis* apresentam uma pigmentação escura (preta) formando um mancha. Essa característica pode ser otimizada como uma sinapomorfia do clado 107 (com reversão em *Taeniacara candidi*) e como autapomorfias de *Mikrogeophagus ramirezi*, *Acarichthys heckelii* e ‘*Geophagus*’ *brasiliensis*.

78 – Mancha alaranjada na região abdominal lateral em fêmeas maduras.

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 23).

Fêmeas de várias espécies de *Crenicichla* do grupo *reticulata* (*sensu* Ploeg, 1991) e do grupo *lacustris* (*sensu* Piálek *et al.*, 2012) apresentam uma pigmentação alaranjada cobrindo a

região lateral do abdômen, logo posteriormente à nadadeira peitoral, assim como observado por Kullander & Lucena (2006). *Crenicichla celidochilus* e *C. vittata* são monomórficos e possuem essa pigmentação tanto em machos quanto em fêmeas adultos (Kullander & Lucena, 2006) e fêmeas de *Crenicichla ypo* (espécies não-incluída) possuem essa pigmentação alaranjada ampla enquanto os machos apresentam apenas algumas pequenas manchas nessa região (Casciotta *et al.*, 2010). Kullander *et al.* (2009) sugeriram que esta característica poderia ser uma potencial sinapomorfia compartilhada por *Crenicichla vittata*, *C. celidochilus* e espécies de seus grupos *reticulata* e *missioneira*. A comparação deste caráter foi feita com base em material vivo coletado ou com base em fotografias e descrições publicadas nas quais o colorido em vida das espécies foi abordado. Dessa forma, a codificação não pôde ser realizada em alguns táxons por não haver informação disponível.

Transformações convergentes para o estado 1 indicam que a pigmentação alaranjada na região lateral do abdômen surgiu independentemente em diferentes linhagens no grupo interno. Como as transformações são ambíguas, a otimização é passível de interpretação, e o estado 1 é interpretado como sinapomorfias ambíguas de *Batrachops* (clado 132, com reversão em *C. cametana*) e do clado 138 (que reúne todas as espécies de *Lacustria* exceto *Crenicichla* sp. Paraná), ocorrendo paralelamente também como uma autapomorfia de *Crenicichla vittata*.

3.1.4. Miscelânea de morfologia externa

79. Tamanho máximo do corpo. #88 Chakrabarty (2007, modificado); Steele & López-Fernández (2014). Ordenado.

[0] tamanho máximo reduzido (<100 mm de comprimento padrão - CP);

[1] tamanho máximo entre 100 e 305 mm CP;

[2] tamanho máximo entre 330-520 mm CP.

Analisando especialmente os heroines da América Central, Chakrabarty (2007) considerou mais de 150 mm de comprimento padrão como um estado apomórfico o grupo. Steele & López-Fernández (2014), por outro lado, realizaram um estudo bastante abrangente da distribuição do tamanho máximo do corpo nos ciclídeos neotropicais. Embora tenham encontrado amplitudes ótimas de tamanho dentro de algumas linhagens, foi possível determinar apenas dois limiares para diferenciar os tamanhos em Cichlinae como um todo. Três ótimos de tamanho foram identificados em Geophagini: “miniatura” com 35 mm, médio-porte com cerca de 100 mm e grande porte com cerca 250 mm CP, mas apenas um limiar de tamanho de corpo foi identificado, correlacionado com o morfoespaço trófico, que corresponde aos 100 mm CP.

Utiliza-se aqui essa separação por se adequar melhor à distribuição do tamanho máximo nas espécies analisadas.

Abaixo de 100 mm de comprimento padrão estão as espécies de Geophagini que apresentam redução de tamanho, os chamados “geofagíneos anões” (*Gymnogeophagus*, *Taeniacara*, *Mikrogeophagus*, *Dicrossus*, *Biotoecus* e *Apistogramma*). Essa amplitude de tamanho também caracteriza *Cichlasoma araguaiense* e *Australoheros fascetus* no grupo externo. *Crenicichla prenda*, espécies de *Crenicichla* do grupo *wallacii*, espécies de *Teleocichla* exceto *Teleocichla* sp. Preta também são caracterizadas pelo pequeno tamanho e foram codificadas com o estado 0.

A maioria das espécies de ciclídeos neotropicais é de médio porte (de 100-305 mm de comprimento padrão máximo) e *Cichla* figura como único gênero com espécies de grande porte, apresentando mais de 267 mm de comprimento padrão máximo, chegando normalmente à 330-520 mm, e alcançando quase 1 metro de comprimento. O grupo *lugubris* (*sensu* Ploeg, 1991 e Kullander, 1997) é formado por espécies relativamente grandes, sendo que o tamanho havia sido previamente utilizado como uma das características distintivas dessas espécies (*e.g.* Kullander, 1997). A amplitude de comprimento padrão máximo dessas espécies (200-300 mm CP) sobrepõe-se ao de várias outras espécies de diferentes grupos e, por isso, considerou-se aqui todas essas espécies como de médio porte (estado 1). No entanto, a partir da observação preliminar de elementos de dimorfismo sexual nas diferentes espécies, a maioria do grupo *acutirostris-lugubris* parece chegar à maturidade sexual com um tamanho maior (por volta de 150-200 mm CP) do que as demais espécies que chegam ao mesmo comprimento máximo (ao redor de 90-100 mm CP). Estudos futuros mais focados na correlação entre tamanho máximo do corpo e maturação sexual talvez tragam mais informações para uma codificação mais acurada do caráter.

O tamanho máximo em torno de 100 e 305 mm CP (estado 1) é considerado plesiomórfico pela análise. No grupo externo, a redução do tamanho do corpo (transição 1>0) pode ser otimizada como sinapomorfia ambígua no clado 94 (Geophagini + Cichlasomatini), com reversões convergentes em *Acaronia nassa* e no clado 99 (com nova redução de tamanho em *Gymnogeophagus ramirezi*). No grupo interno, reduções independentes no tamanho do corpo resultam em sinapomorfias não-ambíguas em *Wallaciia* (clado 164) e um subgrupo de *Teleocichla* (clado 170, que reúne todas as espécies exceto *Teleocichla* sp. Preta), e como autapomorfia em *Crenicichla prenda*. O aumento do tamanho do corpo (transição 1>2) de *Cichla pinima* é uma autapomorfia na espécie.

80. Arranjo das maxilas. #27 Kullander (1988, em parte); #24 Ploeg (1991).

[0] maxilas isognatas ou maxila inferior ligeiramente prognata (Figs. 14, 22, 28, 29b, 30, 22);

[1] maxila inferior distintamente prognata (Figs. 13, 16, 17, 21, 23, 24, 25, 29a);

[2] maxila superior projetando-se à frente da maxila inferior (Figs. 18, 19, 20b, 31)..

Apesar do caráter ter sido utilizado em um contexto cladístico de Cichlidae apenas por Ploeg (1991), ele é amplamente utilizado em trabalhos de taxonomia de *Crenicichla* e *Teleocichla*, tanto em descrições de espécies quanto em chaves de identificação (e.g. Lucena & Kullander, 1992; Casciotta, Almirón & Gómez, 2006). Kullander (1988) indicou a maxila superior projetando-se à frente da maxila inferior como uma característica diagnóstica de *Teleocichla* em relação à *Crenicichla*. Esse autor também fez uma associação do arranjo das maxilas com a forma do focinho e posição da boca nas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*. Observa-se, no entanto, que existe variação em relação ao caráter também dentro de *Crenicichla*, que apresenta os três estados acima propostos.

Táxons com maxilas isognatas ou maxila inferior ligeiramente prognata (estado 0) geralmente apresentam um focinho relativamente comprido e boca em posição terminal. Por outro lado, os táxons com maxila inferior distintamente prognata apresentam boca terminal ou ligeiramente superior, com uma abertura bucal mais ampla do que no estado 1, mas o focinho pode ser longo (e.g. *Crenicichla macrophthalmia*) ou curto (e.g. *C. reticulata*). Em táxons com a maxila superior à frente da inferior o focinho é relativamente longo mas a boca é subterminal e relativamente mais curta que nos táxons codificados com 0 e 1.

A maxila inferior distintamente prognata (estado 1) é definida como plesiomórfica dentre as duas possibilidades provenientes da análise (estados 1 e 2) e o estado 2 é otimizado como uma autapomorfia em *Retroculus xinguensis*. Ainda no grupo externo, uma transformação 1>0 resulta em sinapomorfia não-ambígua no clado 91 (*Chaetobranchus flavescens*, Cichlasomatini e Geophagini), com uma reversão em *Acaronia nassa* e transformações convergentes para o estado 2 nos clados 103 e 105 e em *Cichlasoma araguaiense* e *Satanoperca lilith*. No grupo interno, transformações para 0 resultam em sinapomorfias em um subgrupo de *Wallaciia* (clado 163) e em três subgrupos de *Lacustria*: clado 140 (complexo *missioneira* exceto *C. celidochilus*, com reversões em *C. missioneira* e *C. igara*), clado 156 (com uma transição 0>2 em *C. jupiaensis*) e clado 152 (com transformação 0>2 no clado 155). Além disso, o estado 0 é uma autapomorfia em *C. cyclostoma* dentro de *Batrachops*. Por fim, uma transformação 1>2 resulta em uma sinapomorfia não-ambígua em *Teleocichla* (clado 171).

81. Arranjo dos lábios. Kullander (1983); Stiassny (1987); #62 Kullander (1998); #50 López-Fernández *et al.* (2005a); #78 Landim (2006); #62 Graça (2008).

[0] africano (Kullander, 1986: fig. 12a);

[1] americano (Kullander, 1986: fig. 12b).

O caráter já foi amplamente utilizado e discutido em trabalhos anteriores, principalmente por Kullander (1986, 1998) e Stiassny (1987, 1991). O arranjo americano dos lábios é sinapomorfia do clado 92, que reúne todos os ciclídeos neotropicais analisados exceto *Retroculus xinguense*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus*.

82. Dobra de pele do lábio superior.

[0] contínua;

[1] descontínua, separada por um frênulo de pele na sínfise.

O lábio superior de quase todas as espécies de *Crenicichla* apresenta um espessamento cutâneo próximo à sínfise que resulta na descontinuidade na dobra de cada lado do lábio. Essa descontinuidade também caracteriza várias espécies de Geophagini e *Cichla pinima*, *Australoheros minuano* e *Cichlasoma araguaiense* no grupo externo.

A presença desse frênulo resultou mediante a análise realizada como uma autapomorfia de *Cichla pinima*, sinapomorfia no clado 95 (*Cichlasoma araguaiense* e *Australoheros minuano*) e em um subgrupo de Geophagini (clado 101) do grupo externo. Essa característica também é uma sinapomorfia não-ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109), com uma reversão no clado 135 (*C. reticulata* e *C. semifasciata*).

83. Expansão ventral da pele no lábio inferior. #71 Chakrabarty (2007).

[0] pouco desenvolvida;

[1] bem desenvolvida, aproximadamente com a mesma altura da dobra da pele na porção dorsal do lábio (Chakrabarty, 2007: fig. 32; Kullander, 1988: fig. 3).

Em todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* há uma expansão ventral da pele do lábio inferior que é aproximadamente da mesma altura que a dobra do lábio. No grupo externo o lábio inferior é formado totalmente pela dobra da pele, sem extensão ventral, ou apresenta uma expansão ventral curta apenas na parte posterior do lábio, mais próxima da articulação do dentário com a pré-maxila e maxila, mas sem estender-se anteriormente até a ponta do lábio.

O estado 1 é uma sinapomorfia no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109), caracterizando paralelamente também *Acaronia nassa* e *Biotocus opercularis* no grupo externo.

84. Extremidade posterior do maxilar. #32 Ploeg (1991); #72 Chakrabarty (2007, modificado). Ordenado.

[0] não alcançando a linha vertical que passa pela margem anterior da órbita (Fig. 19);

[1] alcançando até a linha vertical que passa pela margem anterior da órbita (Figs. 12c, d, 13, 21, 22);

[2] ultrapassando a linha vertical que passa pela margem anterior da órbita, não alcançando a linha vertical que passa pela metade do diâmetro da órbita (Figs. 12b, 16);

[3] ultrapassando a linha vertical que passa pela margem anterior da órbita, alcançando a linha que passa pela metade do diâmetro da órbita (Fig. 12a).

Regan (1913) utilizou esse caráter diversas vezes na chave que elaborou sobre identificação das espécies de *Crenicichla*. Ploeg (1991) também incluiu o caráter (#32) na análise filogenética de *Crenicichla* e considerou as maxilas curtas não se estendendo até a margem anterior da órbita como um estado apomórfico, caracterizando algumas espécies de *Crenicichla*. Chakrabarty (2007) também utilizou este caráter no contexto dos heróides mesoamericanos e correlacionou o tamanho da boca pequena com as maxilas não se estendendo até a vertical que passa pela margem anterior da órbita. Para não haver confusão com o termo “maxilas”, que em português pode abranger o conjunto dos ossos dentário, ângulo-articular e retroarticular na maxila inferior e os ossos pré-maxilar e maxilar na maxila superior, utiliza-se aqui como ponto de referência para comparação a extremidade posterior do osso maxilar que limita posteriormente a margem superior da boca.

Analisando a variação encontrada principalmente no grupo interno, é possível detalhar um pouco mais o caráter, mesmo notando que existe uma variação morfoclinial com estados intermediários entre os estados extremos do caráter, sendo necessária, portanto, a ordenação dos estados. Além do tamanho da boca, o caráter parece estar associado também com a forma do lacrimal (ver caráter 95). A extremidade posterior do maxilar na maioria das espécies de *Crenicichla*, estende-se até a vertical que passa pela margem anterior da órbita (estado 1), assim como em *Chaetobranchius flavescens*, *Cichlasoma araguaiense*, *Dicrossus filamentosus* e *Biotocetus opercularis* no grupo externo. Em espécies de *Teleocichla* e em algumas do grupo *wallacii* (*sensu* Kullander, 1990a), assim como em vários geofagines, a boca é pequena e o maxilar não se estende até a margem anterior da órbita (estado 0). O maxilar de *Crenicichla acutirostris* chega perto mas não alcança a margem anterior da órbita. Por fim, os estados 2 e 3 geralmente caracterizam espécies com a boca ampla e com o lacrimal estreito, resultando numa posição ainda mais posterior da margem superior da boca, ultrapassando a vertical que passa

pela margem anterior da órbita (estado 2) ou, em algumas espécies alcançando até a vertical que passa pelo meio da órbita (estado 3).

O estado 1 é interpretado como plesiomórfico, levando em conta a polarização realizada em trabalhos anteriores, embora exista a possibilidade de os estados 0 e 2 também o serem a partir dos resultados da análise cladística. Transformações para o estado 0 no grupo externo resultam em autapomorfias em *Retroculus xinguensis* e *Australoheros minuano*, e pode ser otimizado como sinapomorfia ambígua em um subgrupo de Geophagini (clado 101, com uma reversão em *Dicrosus filamentosus*). No grupo interno, transformações ambíguas 1>0 podem ser otimizadas como sinapomorfias em *Teleocichla* (com reversão em *T. gephyrograma*) e no clado 163 (com reversão em *C. heckeli*) e autapomorfias em *Crenicichla acutirostris* e *C. cyclostoma*. Transformações convergentes 1>2 ocorrem em *Astronotus ocellatus*, *Acaronia nassa* e no clado 106 no grupo externo. No grupo interno, o estado 2 é uma sinapomorfia não-ambígua do complexo *scottii* dentro de *Lacustria* (clado 160) e de *Saxatilia* (clado 125, com uma transição 2>3 no clado 129), e pode ser otimizado como sinapomorfia ambígua no clado 131 (espécies de *Batrachops* exceto *C. cyclostoma*). Uma transformação 1>3 ocorre em *Cichla pinima* e corresponde a uma autapomorfia na espécie.

85. Posição relativa da narina em relação ao focinho pós-labial. #31 Ploeg (1991).

[0] narina deslocada da margem do focinho pós-labial, mais próxima da margem anterior da órbita do que da ponta do focinho pós-labial ou aproximadamente no meio do caminho (Fig. 27 a);

[1] narina muito próxima ou na borda do focinho pós-labial (Fig. 27b);

Em *Crenicichla lugubris*, *C. johanna*, *C. lenticulata*, *C. strigata*, *C. reticulata* e *C. semifasciata*, a narina está situada muito próxima, quase na borda anterior do focinho pós-labial (estado 1). Nessas espécies, geralmente existe uma variação ontogenética do caráter. Indivíduos juvenis podem apresentar o focinho proporcionalmente um pouco mais longo que os adultos, as narinas distanciadas da margem pós-labial, aproximando-se da condição expressa no estado 0. Por conta disso, a comparação é realizada apenas entre exemplares adultos.

A transformação do estado 0 para 1, que resulta na posição das narinas mais próximas da margem do focinho, ocorre independentemente no clado 135 (*Crenicichla reticulata* e *C. semifasciata*) e no clado 120 (*C. lugubris*, *C. johanna*, *C. lenticulata* e *C. strigata*).

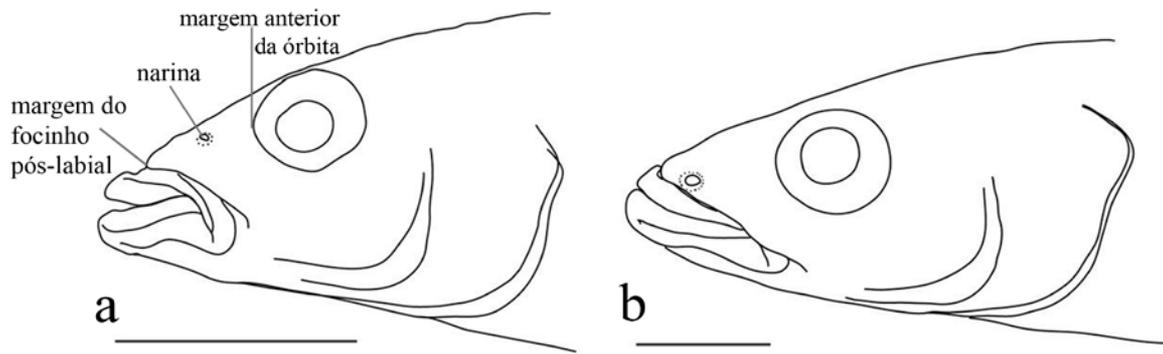


Fig. 27. Desenho esquemático da posição das narinas em relação à órbita e o focinho pós-labial (caráter 85). a) *Crenicichla haroldoi*, MZUEL 1878, 86,9 mm CP; b) *Crenicichla reticulata*, MZUSP não-catalogado, 122,1 mm CP.

86. Lábios hipertrofiados com lobos medianos superior e inferior.

[0] ausentes;

[1] presentes (Figs. 28-32).

A hipertrofia dos lábios em ciclídeos já foi estudada com mais detalhes por alguns autores, principalmente nas espécies dos lagos da África e da América Central (*e.g.* Barel *et al.*, 1977; Elmer *et al.*, 2010; Colombo *et al.*, 2013), mas também em ciclídeos de rios africanos e algumas espécies reofílicas sulamericanas da tribo Cichlasomatini e Geophagini (*sensu* López-Fernández *et al.*, 2010). Lucena & Kullander (1992), por sua vez, descreveram *Crenicichla tendybaguassu*, primeira espécie conhecida de *Crenicichla* com lábios hipertrofiados.

Em Cichlidae, a hipertrofia dos lábios já foi previamente tratada tanto como um caráter espécie-específico (*e.g.* Lucena & Kullander, 1992) quanto como uma variação intraespecífica (*e.g.* Meyer, 1990). Lucena & Kullander (1992) consideraram a hipertrofia labial como um dos caracteres diagnósticos de *Crenicichla tendybaguassu* (Fig. 28). Varella (2011), em sua dissertação de mestrado (não-publicada), estudou três formas de *Crenicichla* com lábios hipertrofiados do rio Iguçu, bacia do rio Paraná. Com base em caracteres morfológicos principalmente externos, essas três formas foram classificadas como variações de três espécies com lábios normais, duas delas descritas (*Crenicichla iguassuensis* e *C. tesay*) e uma espécie até aquele momento nova (descrita como *Crenicichla* sp. Iguçu). A partir de um estudo filogenético simultâneo baseado em dados moleculares, Piálek *et al.* (2012) concordaram com a classificação de Varella (2011), pelo menos em relação à existência de vários táxons terminais de *Crenicichla* do rio Iguçu apresentando lábios hipertrofiados. No entanto, mais recentemente Piálek *et al.* (2015) descreveram duas novas espécies (*Crenicichla tapii* e *C. tuca*) que parecem corresponder às formas com lábios típicos e lábios entumescidos da espécie nova anteriormente caracterizada por Varella (2011) como *Crenicichla* sp. Iguçu, mas não trataram

do status taxonômico dos demais táxons indicados com os lábios hipertrofiados por Varella (2011) e por eles mesmos (Piálek *et al.*, 2012). Para fins de comparação, os morfótipos com lábios típicos (*Crenicichla iguassuensis* [Fig. 29a], *C. tesay* [Fig. 30a] e *Crenicichla tapii* [Fig. 31a]) e com lábios entumescidos (*Crenicichla* aff. *iguassuensis* BIG LIPS [Fig. 29b], *Crenicichla* aff. *tesay* BIG LIPS [Fig. 30b] e *Crenicichla tuca* [Fig. 31b]) foram desmembrados em táxons terminais distintos para estudar a evolução do caráter.

A hipertrofia dos lábios em espécies de *Crenicichla* resulta na formação de lobos medianos dorsal e ventral similares aos de *Lobochilotes labiatus* do lago Tanganica e *Amphilophus* cf. *citrinellus* do lago Nicarágua, diferente da turgescência labial de *e.g.* *Gymnogeophagus labiatus* [Geophagini] que não formam lobos medianos. Os lábios modificados aparentemente não tem relação com sexo, uma vez que foram encontrados tanto em machos como em fêmeas e existe uma gradação entre lábios típicos e lábios hipertrofiados dentro do material estudado (Fig. 32).

A partir da análise cladística realizada, as transformações que resultaram na presença de lábios hipertrofiados ocorreram independentemente em *Crenicichla tendybaguassu*, *Crenicichla* aff. *iguassuensis* BIG LIPS, *Crenicichla* aff. *tesay* BIG LIPS e *Crenicichla tuca*.



Fig. 28. *Crenicichla tendybaguassu*, espécime não-preservedo da bacia do rio Uruguai, fotografado em vida. Foto: Oliver Lucanus.



Fig. 29. a) *Crenicichla iguassuensis*, NUP 6710, 97.6 mmSL; b) *Crenicichla* aff. *iguassuensis* BIGLIPS, MHNCI 7057, 96.7 mmSL: bacia do rio Iguaçú.



Fig. 30. a) *Crenicichla tesay* NUP 3751, 100.8 mm CP; b) *Crenicichla* aff. *tesay* BIGLIPS, MHNCI 7729, 97.5 mm CP: bacia do rio Iguaçú.



Fig. 31. a) *Crenicichla tapii*, NUP 1795C, 101.5 mm CP; b) *Crenicichla tuca* BIG LIPS, MHNCI10378, 133.2 mm CP.

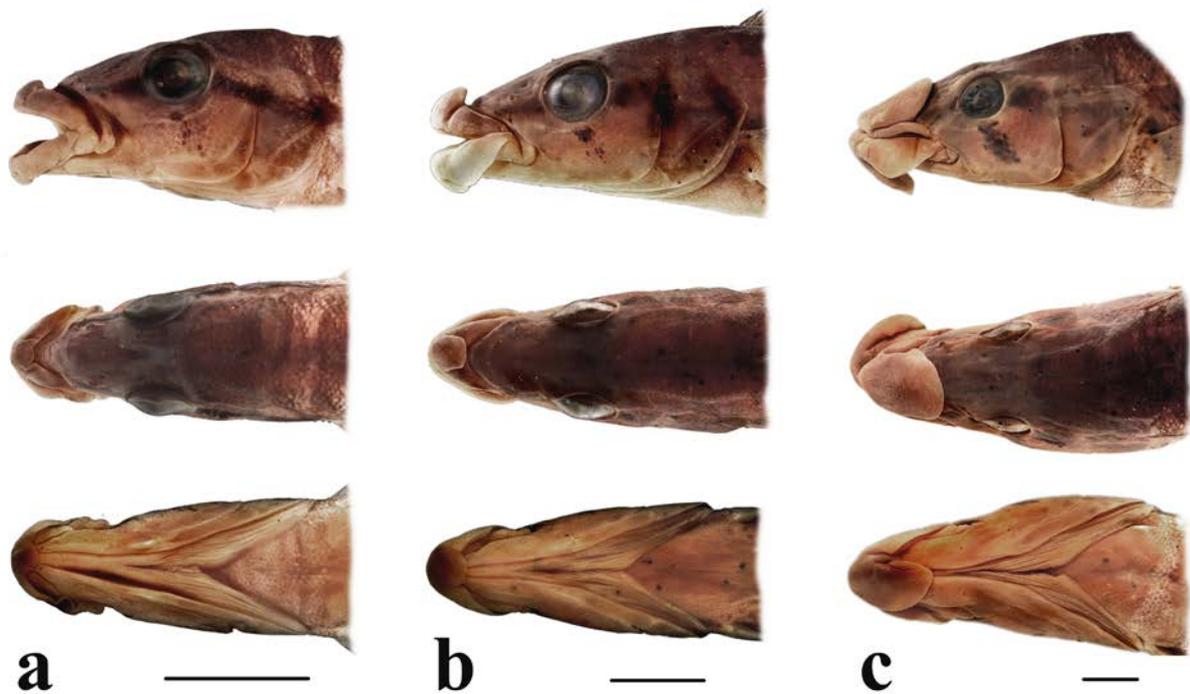


Fig. 32. Gradação do intumescimento dos lábios em *Crenicichla* aff. *iguassuensis* BIG LIPS, vistas lateral, dorsal e ventral: a) lábios pouco intumescidos, NUP 2439, 81,4 mm CP; b) grau intermediário de intumescimento, MHNCI 7057, 96,7 mm CP; c) lábios muito intumescidos, MHNCI 7099B, 142,4 mm CP. Escala 10 mm.

87. Olhos, em vista ventral.

[0] não-visíveis;

[1] visíveis.

Os olhos na maioria das espécies de *Crenicichla*, assim como em *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e alguns geofagines no grupo externo, não são visíveis em vista ventral, provavelmente devido à posição supralateral dos olhos na cabeça. No entanto, em *Crenicichla macrophthalmalma* e nas espécies de *Crenicichla* previamente alocadas nos grupos *wallacii* (sensu Kullander, 1990a) e *saxatilis* (sensu Ploeg, 1991), os olhos são visíveis ventralmente, assim como no restante dos táxons do grupo externo.

Um transformação 0>1 ocorre no clado 90, que reúne os ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima*, com reversão em um subgrupo de Geophagini (clado 99) e no clado 113, que reúne todos os táxons do grupo interno exceto aquelas do clado 108 (*C. macrophthalmalma* + *Wallacii*). Dentro do clado 113, uma transformação 0>1 ocorre em *Saxatilia* (clado 125).

88. Tamanho relativo dos olhos, proporção entre diâmetro orbital e comprimento padrão (em porcentagem).

[0] grandes (8,1-13%)

[1] pequenos (4,9-7,5%).

Enquanto a grande maioria dos ciclídeos apresenta alometria negativa na relação diâmetro do olho/comprimento padrão, em *Crenicichla macrophthalmalma* os olhos são comparativamente grandes tanto em juvenis quanto nos adultos com tamanho próximo ao máximo da espécie. As espécies de *Crenicichla* do grupo *wallacii* (sensu Kullander, 1990a), que alcançam apenas um pequeno tamanho (comparável com o de juvenis de *C. macrophthalmalma*), apresentam olhos proporcionalmente tão grandes quanto em *C. macrophthalmalma*. Talvez o olho grande de *C. macrophthalmalma* seja um resultado da ausência de alometria negativa no desenvolvimento ontogenético do olho em relação ao resto do corpo.

Na avaliação deste caráter, para diminuir o efeito da alometria sobre a variação intraespecífica do tamanho do olho, comparou-se apenas os maiores exemplares disponíveis de cada táxon, buscando contemplar os peixes que alcancem ou se aproximem do comprimento máximo. Por conta de o caráter apresentar alometria, considera-se mais apropriado relativizar o diâmetro do olho em relação ao comprimento padrão em vez do comprimento da cabeça, uma vez que o comprimento padrão é a única medida que reflete diretamente o tamanho do corpo (o

comprimento total não é utilizado pois vários exemplares apresentam nadadeira caudal torcida ou destruída).

Uma transformação para o estado 0, resultando em olhos relativamente grandes, ocorre no clado 90, que reúne os ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima*, com uma reversão no clado 113, que reúne as espécies do grupo interno exceto o clado 108 (*Crenicichla macrophthalma* + *Wallacii*).

89. Distância entre a margem ventral da órbita e a margem ventral da cabeça (**V**), em relação à distância entre a margem ventral da órbita e a margem dorsal da cabeça (**D**). Não ordenado.

[0] V muito maior do que D (V/D mais que 1,52 [Fig. 33a]);

[1] V maior ou similar a D (V/D entre 1,50 e 0,83 [Fig. 33b]);

[2] V menor que D (V/D entre 0,72 e 0,48 [Fig. 33c]).

As medidas para a comparação do caráter foram feitas como na Fig. 33. A distância relativa entre as porções dorsal e ventral da cabeça, com limite na margem ventral da órbita, foi escolhida para relativizar a posição dorsal dos olhos na cabeça.

A grande maioria das espécies analisadas possuem os olhos posicionados parcialmente ou totalmente na parte dorsal da cabeça. Nessas espécies, a distância entre a margem ventral da cabeça e a margem ventral da órbita é pouco maior ou aproximadamente igual à distância entre a margem ventral da órbita e a margem dorsal da cabeça (estado 1). Algumas espécies de *Crenicichla*, assim como *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima* no grupo externo, possuem os olhos situados muito dorsalmente na cabeça. Conseqüentemente, a distância entre a margem ventral da órbita e a margem ventral da cabeça é muito maior do que a distância entre a margem ventral da órbita e a margem dorsal da cabeça (estado 0). Em *Crenicichla macrophthalma* e nas espécies do grupo *wallacii* (*sensu* Kullander, 1990a), os olhos são grandes e a margem inferior da órbita situa-se mais ventralmente na cabeça. Dessa forma, a distância entre a margem ventral da órbita e a margem ventral da cabeça é distintamente menor do que a distância entre a margem inferior da órbita e a margem dorsal da cabeça (estado 2). Esta condição também caracteriza algumas das espécies de geofagines-anões analisados no grupo externo.

Uma transformação para o estado 1 resulta em uma sinapomorfia não-ambígua em todos os ciclídeos analisados exceto *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima* (clado 90). Dentro desse clado, no grupo externo, transformações ambíguas 1>2 foram otimizadas como uma sinapomorfia ambígua no clado 107 (*Biotoecus opercularis*, *Taeniacara candidi* e *Apistogramma taeniata*) e autapomorfias em *Dicrossus filamentosus* e *Mikrogeophagus*

ramirezi. No grupo interno, o estado 1 é uma sinapomorfia não-ambígua no clado 108, que reúne *Crenicichla macrophthalma* e espécies de *Wallacia*. Por fim, reversões para o estado 0 (1>0) ocorrem independentemente em *Crenicichla jegui*, *C. cyclostoma*, *C. missioneira*, *C. tendybaguassu*, *C. jaguarensis* e *Crenicichla* sp. Paraná, e correspondem a autapomorfias nessas espécies.

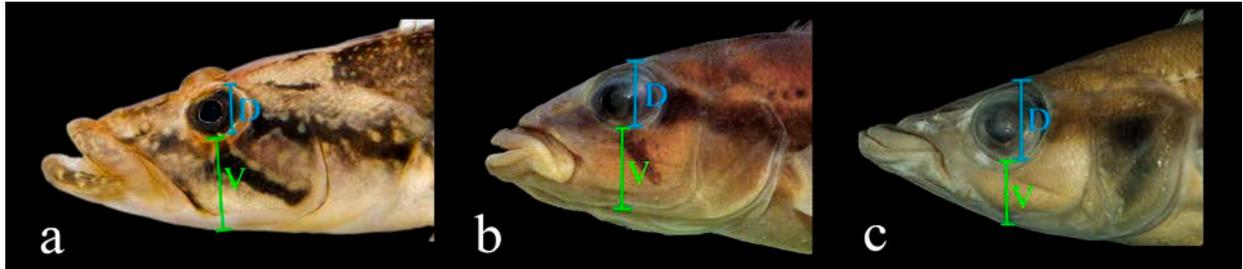


Fig. 33. Vista aproximadamente lateral da cabeça de (a) *Crenicichla jegui*, espécime não-preservedo do rio Tocantins, ca. 200 mm CP, b) *Crenicichla haroldoi*, MZUEL 1878, 86,9 mm, e (c) *Crenicichla macrophthalma*, MZUSP 57731, 163,0 mm CP. Medidas da distância entre a margem ventral da órbita e a margem ventral da cabeça (V) foram feitas conforme a marcação em verde e a (V) e distância entre a margem ventral da órbita e a margem dorsal da cabeça (D) conforme marcação em azul. Referente ao caráter 89. Foto de *C. jegui*: Oliver Lucanus.

3.1.5. Sistema da linha látero-sensorial cefálica

90. Número de aberturas dos canais látero-sensoriais no pré-opérculo. Kullander (1986); Stiassny (1987); #17 Stiassny (1991); #47 Kullander (1998); #55 López-Fernández *et al.* (2005a); #159 Landim (2006); #47 Graça (2008).

[0] 7 (Kullander, 1986: fig. 13g)

[1] 6 (Kullander, 1986: fig. 13h).

A presença de sete aberturas no pré-opérculo caracteriza apenas *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima*, *Astronotus ocellatus* e *Chaetobranchius flavescens* dentre todos os táxons analisados e constituem o estado plesiomórfico em Cichlidae. A redução do número de aberturas para 6 é otimizada como uma sinapomorfia no clado 92, que reúne os ciclídeos neotropicais, exceto *R. xinguensis*, *C. pinima* e *A. ocellatus*, com uma reversão em *Chaetobranchius flavescens*.

91. Número de aberturas dos canais látero-sensoriais no dentário. Kullander (1986); Kullander (1990c), #15 Casciotta & Arratia (1993b); #45 Kullander (1998); #56 López-Fernández *et al.* (2005a); #136 Landim (2006); #10 Chakrabarty (2007); #45 Graça (2008).

[0] 5 ou 4: quarta abertura da série presente (Kullander, 1986: fig. 13I)

[1] 4 ou 3: quarta abertura da série ausente (Kullander, 1986: fig. 13J)

As aberturas dos canais látero-sensoriais no dentário são contadas ântero-posteriormente, assim como em Kullander (1998). O número de aberturas no dentário pode ser afetado pela perda da segunda e/ou quarta aberturas (ver caráter 92). A perda da quarta abertura do dentário é uma sinapomorfia no clado 93 (*Acaronia nassa*, *Cichlasoma araguaiense* e *Australoheros minuano*).

92. Segunda abertura dos canais látero-sensoriais no dentário. Kullander (1990c), #46 Kullander (1998).

[0] presente;

[1] ausente.

A segunda abertura está ausente apenas em *Crenicara puntulatum*, *Dicrossus filamentosus* e *Taeniacara candidi*, sendo recuperada como sinapomorfia em um grupo formado pelas duas primeiras (clado 105), assim como em Kullander, 1998, e ocorrendo independentemente como autapomorfia em *Taeniacara candidi*.

93. Aberturas e poros superficiais dos canais látero-sensoriais na cabeça.

[0] abertura ampla do canal, mas contato com exterior feito por múltiplos pequenos poros;

[1] abertura curta, com um a 3 poros em contato com o exterior.

As aberturas dos canais látero-sensoriais na cabeça de *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus* são amplas e geralmente comunicam-se com o exterior por meio de pequenos poros, consequência de subdivisões superficiais (cutâneas) das aberturas do canal (estado 0). O restante dos ciclídeos possuem a abertura do canal relativamente curta, comunicando-se com o exterior por meio de um único poro ou até três poros superficiais (estado 1). *Acaronia nassa* possui canais e aberturas com diâmetro relativamente maior do que em outros táxons codificados com o estado 1, mas essas aberturas também comunicam-se com o exterior por meio de um poro superficial único igualmente amplo. A abertura curta do canal com um a três poros fazendo o contato com o exterior é uma sinapomorfia do clado 92.

94. Número de ossos lacrimais. Stiassny (1991); #39 Kullander (1998); #117 and #119 López-Fernández *et al.* (2005a); #39 Graça (2008).

[0] dois lacrimais separados, compartilhando um poro; primeiro lacrimal com 3 ou 4 poros (Stiassny, 1991, fig. 1.13b; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig.11A);

[1] um lacrimal, com 4 ou 5 poros (Fig. 34; Stiassny, 1991: fig. 1.13a, c, d; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig.11B, C, D).

[2] um lacrimal, com 3 poros.

Dois ossos lacrimais caracterizam apenas *Cichla pinima*, *Retroculus xinguensis* e *Astronotus ocellatus*. Um lacrimal, com 4 ou 5 poros, caracteriza os demais ciclídeos analisados exceto *Biotocetus opercularis*, que apresenta uma redução de quatro para três poros no lacrimal. A redução em *B. opercularis*, perdendo o poro do canal posterior do lacrimal que seria contínuo aos canais dos infraorbitais posteriores é um reflexo da redução extrema do sistema látero-sensorial infraorbital nesta espécie, que não possui infraorbitais pós-lacrimais.

O estado 1 representa uma sinapomorfia não-ambígua no clado que reúne os ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus*. Esse resultado corrobora em parte os resultados de Kullander (1998: 491), que também obteve a co-ossificação dos dois lacrimais em apenas um (transição 0>1) como uma sinapomorfia em um clado formado pela maioria dos ciclídeos neotropicais. No entanto, essa transição teria ocorrido paralelamente em *Crenicichla*, que não faz parte de tal clado. A partir da presente análise, a co-ossificação das duas placas teria ocorrido apenas uma vez e o grupo interno compartilharia este estado com os demais ciclídeos do clado 92. O estado 2, é recuperado através da análise como autapomorfia em *Biotocetus opercularis*.

95. Forma do primeiro lacrimal. Kullander (1986); #40 Kullander (1998); #180 Landim (2006); #40 Graça (2008); #54 Musilová *et al.* (2009).

[0] aproximadamente quadrado, tão alto quanto longo (Fig. 34c; Kullander, 1986: fig. 13 a, d);

[1] mais alto do que longo (Kullander, 1986: fig. 13e);

[2] pouco mais longo do que alto (Fig. 34 a, d, e, f);

[3] muito mais longo do que alto, lacrimal muito estreito (Fig. 34b; Kullander, 1986: fig. 13 c).

A forma do lacrimal parece fazer parte de uma série de modificações associadas ao alongamento/encurtamento do focinho (ver caracteres 166-168). Apesar da codificação do caráter ter sido inspirada naquela proposta por Cichocki (1976) e seguida por Kullander (1998), um estado a mais foi adicionado a partir da interpretação da variação encontrada no grupo interno. O lacrimal na maioria das espécies de *Crenicichla* é pouco mais longo do que alto (estado 2), assim como o de *Astronotus ocellatus*, *Cichlasoma araguaiense* e *Australoheros minuano*. Espécies do grupo *missioneira* (*sensu* Lucena & Kullander, 1992), *Cichla pinima* e *Crenicara punctulatum*, por outro lado, são caracterizadas por possuírem o lacrimal aproximadamente quadrado (estado 0). Algumas espécies de *Crenicichla*, que têm o focinho curto e maxilas estendendo-se mais posteriormente na cabeça, possuem o lacrimal muito estreito (estado 3), assim como *Acaronia nassa*, *Dicrossus filamentosus*, *Biotocetus opercularis*,

Apistogramma taeniata e *Taeniacara candidi* no grupo externo. O estado 1, por fim, está restrito a algumas espécies de Geophagini que possuem o focinho alongado e a *Retroculus xinguensis*.

O lacrimal aproximadamente quadrado (estado 0) é interpretado aqui como o estado plesiomórfico, levando em consideração as observações de Cichocki (1976) e Kullander (1998), já que a raiz resultou da análise como ambígua, assim como algumas das transformações do caráter. Uma transformação para o estado 1 resulta em uma autapomorfia em *Retroculus xinguensis*, logo na base do cladograma e uma transição 0>2 é otimizada no clado 90. Dentro desse clado, reversões convergentes para o estado 0 resultam em autapomorfias em *Chaetobranchius flavescens* e *Crenicara punctulatum* e em uma autapomorfia no complexo *missioneira* de espécies dentro de *Lacustria* (clado 136). Transformações 2>3 no grupo interno correspondem a sinapomorfias não-ambíguas em *Saxatilia* (clado 125) e em um subgrupo de *Batrachops* (clado 134) e uma autapomorfia em *Crenicichla wallacii*. Outras transformações 2>3, ainda dentro do clado 90 no contexto do grupo externo, são otimizadas como sinapomorfias nos clados 107 e 105 (com uma transição 2>0 em *Crenicara punctulatum*) e autapomorfia em *Acaronia nassa*. Uma transformação 2>1 é otimizada no clado 99, resultando em uma sinapomorfia em um subgrupo de Geophagini.

96. Número de canais infraorbitais ossificados em série completa do lacrimal ao esfenótico. #20 Kullander (1988, em parte); #41 Kullander (1998); #41 Graça (2008); #55 Musilová *et al.* (2009);

[0] cinco (Fig. 34a–c; Kullander, 1986: fig. 13a, c);

[1] quatro (Fig. 34d–e; Kullander, 1986: fig. 13b, d);

[2] três (Kullander, 1986: fig. 13e);

[3] dois, elementos posteriores ausentes (Kullander, 1986: fig. 13f).

[4] apenas um elemento ossificado;

[5] nenhum infraorbital pós-lacrimal ossificado.

O caráter refere-se ao número de canais ossificados infraorbitais pós-lacrimais, que pode variar como resultado de fusões e perdas. A grande maioria das espécies de *Crenicichla* apresentam cinco canais ossificados (estado 0, plesiomórfico). No grupo externo, a redução para quatro canais ossificados (transformação 0>1) ocorre independentemente em *Astronotus ocellatus* e no clado 91. No grupo interno, essa redução resulta em uma sinapomorfia não-ambígua em *Hemeraia* e *Teleocichla*, ocorrendo paralelamente também como autapomorfias em *Crenicichla igara* e *C. jupiaensis*.

Dentro do clado 91, transformações convergentes do estado 1>2 (uma redução de quatro para três canais ossificados por conta da perda ou fusão de um infraorbital mais posterior) resultam em uma sinapomorfia no clado 105 e em autapomorfias em *Biotodoma wravrini* e *Satanoperca lilith*. Uma redução drástica de quatro para apenas dois canais situados mais próximos ao lacrimal, ocorre no clado 107 e, dentro deste clado, a série infraorbital pós-lacrimal fica restrita a apenas um canal ossificado (estado 4) em *Taeniacara candidi*, e a ausência de canais (estado 5) caracteriza *Biotoecus opercularis*.

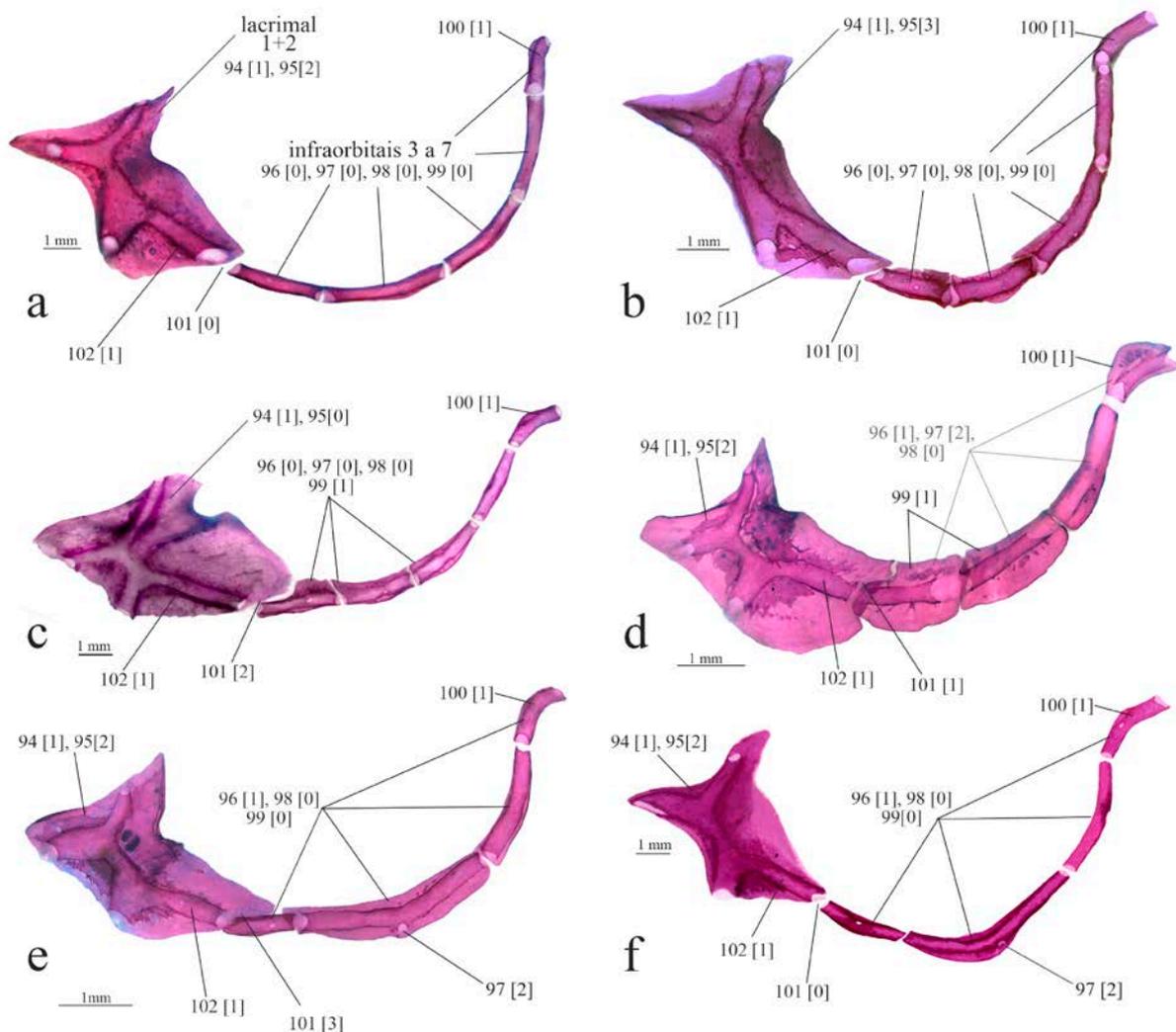


Fig. 34. Série de ossos infraorbitais em vista lateral esquerda: a) *Crenicichla macrophthalmalma*, MZUSP 105713, 117,0 mm CP, b) *Crenicichla saxatilis* MZUSP 101130, 102,8 mm CP, c) *Crenicichla missioneira*, MCP 18926, 129,9 mm CP; *Crenicichla jupiaensis*, MZUSP 16048, 62,0 mm CP; e) *Teleocichla* sp. Preta, NRM 65527, 63,3 mm CP; f) *Crenicichla chicha*, MZUSP 93683, 70,2 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 94 a 102.

97. Co-ossificação terminal dos canais infraorbitais pós-lacrimais. #20 Kullander (1988, em parte); #42 Kullander (1998); #42 Graça (2008); #56 Musilová *et al.* (2009); Varella *et al.* (2012).

[0] segundo (4) e terceiro (5) canais infraorbitais separados (Fig. 34a–c; Kullander, 1986: fig.13a-c);

[1] segundo fundido com o terceiro (4+5), com um poro mediano (Fig. 34e, f; Kullander, 1986: fig. 13d-f);

[2] homologia indeterminada: fusão ou perda de um dos canais infraorbitais pós lacrimais mais anteriores, sem poro mediano em nenhum dos canais (Fig. 34d; Kullander & Nijssen, 1989: fig. 103).

Os ossos infraorbitais são numerados conforme López-Fernandez *et al.* (2005a: fig.11), diferente da forma como eles foram numerados em Kullander (1990b: fig.2) e Varella *et al.* (2012: fig. 2). Os lacrimais, quando separados, são numerados como infraorbitais 1 e 2. Quando há apenas um osso lacrimal, este pode ser indicado como "1+2", expressando a fusão dos mesmos. Dessa forma, a numeração dos infraorbitais posteriores ao lacrimal começa com o infraorbital 3 e pode ir até o infraorbital 7.

A co-ossificação terminal dos canais infraorbitais 3+4 (estado 1) foi proposta por Kullander (1988) como sinapomorfia de *Teleocichla* e por Varella *et al.* (2012) como uma característica que evidenciaria proximidade filogenética entre *Crenicichla chicha* e *C. hemera*. Essa fusão pode ser identificada pela presença de um poro mediano no canal fundido, na mesma posição em que estaria o poro compartilhado pelos dois canais se estivessem separados. *Crenicichla jupiaensis* também possui apenas quatro canais infraorbitais pós-lacrimais ossificados, sendo que os três últimos talvez correspondam aos canais 5, 6 e 7 presentes em outras espécies de *Crenicichla*. No entanto, não foi possível delimitar se o canal infraorbital mais anterior nessa espécie corresponderia ao infraorbital 3 (com perda do 4), ao infraorbital 4 (com a perda do canal 3) ou a um canal resultante da fusão entre os canais infraorbitais 3+4 totalmente, sem a presença de um poro mediano remanescente. Essa configuração é aparentemente igual àquela de *Cleithracara* ilustrada por Kullander & Nijssen, 1989: fig. 103) e codificada por Kullander (1998) com o estado 2.

O estado 1 é recuperado na presente análise como sinapomorfias não-ambíguas em *Teleocichla* (clado 171) e em *Hemeraia* (clado 130) e como autapomorfia em *Crenicichla igara*. Esse estado também pode ser otimizado, no grupo externo, como uma autapomorfia em *Astronotus ocellatus* e uma sinapomorfia ambígua em clado 91. Uma transformação do estado 0 para 2 resulta em uma autapomorfia em *Crenicichla jupiaensis*.

98. Infraorbital 6, ou quarto infraorbital pós-lacrimal. #116 López-Fernández *et al.* (2005a, modificado).

[0] separado dos infraorbitais adjacentes (Fig. 34; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 11A, B);
[1] fundido, em uma série, com os infraorbitais 5 e 4 (4+5+6) ou ausente (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 11C, D).

O infraorbital 6 é fundido com os infraorbitais 5 e 4, formando um canal com três poros remanescentes, ou está ausente, apenas em alguns geofagines. *Biotoeucus opercularis* e *Taeniaca candidi* possuem a série látero-sensorial infraorbital reduzida a apenas um canal ossificado mais anterior ou a nenhum canal ossificado, impossibilitando a comparação do caráter (codificados como inaplicável).

As transformações 0>1 que resultam na fusão anterior do canal 6, ou sua ausência, ocorrem paralelamente dentro de Geophagini e podem ser otimizadas como sinapomorfia ambígua no clado 105 e autapomorfias em *Apistogramma taeniata*, *Biotodoma wravrini* e *Satanoperca lilith*.

99. Ossificação laminar associada aos canais infraorbitais pós-lacrimais. #43 Kullander (1998); #124 López-Fernández *et al.* (2005a, modificado); #191 Landim (191, modificado); #43 Graça (2008); #57 Musilová *et al.* (2009).

[0] ossificação laminar ausente ou muito estreita (Fig. 34a, b, e, f; Kullander, 1986, fig. 13 a-c);
[1] ossificação laminar expandida, associada aos infraorbitais mais anteriores (3+4 ou 3+4+5) (Fig. 34c, d; Kullander, 1986: fig. 102).

A codificação utilizada é a mesma de Kullander (1998, caráter 43), retirando apenas seu estado 2, que não caracteriza qualquer dos táxons incluídos. O desenvolvimento maior da ossificação laminar está associada, de uma forma geral, com a altura e compressão lateral da cabeça relativamente maiores nessas espécies quando comparadas aos seus respectivos táxons supostamente mais relacionados (congêneres ou co-tribais). Pode haver alguma variação sutil entre a amplitude da expansão em diferentes infraorbitais, mas observa-se que geralmente a expansão é decrescente do infraorbital 3 ao infraorbital 5.

A série infraorbital pós-lacrimal na maioria das espécies do grupo interno é formada apenas pela ossificação dos canais látero-sensoriais, sem ossificação laminar associada, ou com uma ossificação muito estreita que se estende apenas um pouco acima ou abaixo dos canais ossificados (estado 0). Estes infraorbitais apresentam um aspecto tubular, que caracteriza também a série infraorbital de várias espécies do grupo externo. Por outro lado, a ossificação

laminar dos infraorbitais anteriores em vários geofagíneos e em algumas espécies de *Teleocichla* e *Crenicichla* é evidentemente expandida, formando placas fundidas sob os canais. Nessas espécies, o limite dorsal da expansão laminar dos infraorbitais parece ser contínua com o limite dorsal da expansão póstero-dorsal do lacrimal.

O estado 1 é uma sinapomorfia não-ambígua em um subgrupo de Geophagini (clado 99) e uma autapomorfia em *Crenicara punctulatum* no grupo externo. No grupo interno, a expansão laminar dos infraorbitais também é uma sinapomorfia não-ambígua em *Teleocichla*, com reversões no clado 172 e em *T. prionogenys*) e em dois subgrupos de *Lacustria* (clado 151 e clado 156). Por fim, o estado 1 ainda pode ser otimizado como sinapomorfia ambígua em mais um subgrupo de *Lacustria* (clado 144, com reversões em *Crenicichla jurubi* e *C. igara*) e como uma autapomorfia em *Crenicichla inpa*.

100. Forma e direção do último infraorbital, ou infraorbital 7. #20 Kullander (1988, em parte).

[0] aproximadamente reto em direção dorsal ou inclinado em direção póstero-dorsal (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 11B-D);

[1] curvado posteriormente, em direção póstero-dorsal (Fig. 34; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 11a; Kullander, 1988: figs. 24, 25);

[-] inaplicável, infraorbital 7 ausente.

Kullander (1988, caráter 20), dentre outras características da série infraorbital, mencionou que a curvatura do último infraorbital em *Teleocichla* e *Crenicichla* difere da condição encontrada nos demais ciclídeos neotropicais, mas que é similar àquela encontrada em espécies de *Cichla*. No presente estudo confirmamos o estado 1 como uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva do clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109). No entanto, consideramos que a condição nesse grupo é diferente da encontrada em *Cichla*. O infraorbital 7 de espécies de *Cichla* (*C. pinima*, *Cichla* cf. *monoculus* e *Cichla* cf. *orinocensis* analisados) é inclinado póstero-dorsalmente, com uma leve curvatura que pode ser comparada a de algumas espécies de *Crenicichla* onde a curvatura não é tão acentuada (*e.g.* *C. macrophthalmia*). No entanto, mesmo em *C. macrophthalmia*, a abertura do canal está em direção aproximadamente caudal (*i.e.* voltada para trás), enquanto em *Cichla* a abertura é dorsal (voltada para cima). Isso se deve provavelmente a maior depressão da cabeça em *Crenicichla* e *Teleocichla*, em comparação à *Cichla*, e a consequente posição mais ventral do poro *Neurocranial Lateralis Foramen 4* (NFL 4).

101. Conexão entre o lacrimal e o infra-orbital contíguo. #47 Cichoki (1976); #44 Kullander (1998); #125 e 126 López-Fernández *et al.* (2005a, modificados); #186 Landim (191, modificado); #44 Graça (2008).

[0] sem conexão (Kullander, 1986: fig. 13 a, c);

[1] conectados distalmente (Kullander, 1986: fig. 13f);

[2] conectados extensivamente sobre a metade do tamanho do primeiro infraorbital ou mais, mas sem sobreposição do infraorbital sobre o lacrimal (Kullander, 1986: fig. 13e);

[3] conectados extensivamente sobre a metade do tamanho do primeiro infraorbital ou mais, com sobreposição do infraorbital sobre o lacrimal (Kullander, 1986: fig. 13d).

O lacrimal fundido (1+2) ou o lacrimal 2, caso estejam separados (ver caráter 94), pode estar distanciado do infraorbital pós-lacrimal mais anterior (normalmente o infraorbital 3) por um pequeno espaço, ou pode estar conectado, com ou sem sobreposição a este infraorbital sobre o lacrimal. A maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* apresentam o lacrimal e o primeiro infraorbital separados ou conectados apenas distalmente (estados 0 e 1), características compartilhadas com a maioria das espécies do grupo externo. *Retroculus xinguensis*, *Biotodoma wavrini*, '*Geophagus*' *steindachneri* e '*Geophagus*' *brasiliensi*, espécies do grupo *missioneria* (*sensu* Lucena & Kullander, 1992) e *Crenicichla yaha* possuem os dois elementos infraorbitais extensivamente conectados através da expansão óssea laminar do lacrimal, que se estende dorsalmente até o meio do comprimento do primeiro infraorbital, mas não há sobreposição do infraorbital sobre o lacrimal (estado 2). Em *Australoheros minuano*, *Cichlasoma araguaiense*, alguns geofagines e algumas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, a conexão se dá pela expansão laminar póstero-dorsal do lacrimal, como no estado 2, mas a parte mais anterior do infraorbital encontra-se sobre a porção posterior do lacrimal (estado 3).

O caráter possui uma distribuição homoplástica tanto no grupo externo quanto no grupo interno e a raiz resulta como ambígua (0,2), assim como a maioria das transformações ao longo do cladograma, o que dificulta a polarização do caráter. Na otimização realizada, o estado 0 é definido como plesiomórfica, seguindo a polarização de Kullander (1998). Dentre as muitas transformações do caráter no cladograma, destaca-se uma transformação não-ambígua no grupo interno (0>3) resultando em sinapomorfia em *Teleocichla* (com transformações convergentes 3>1 no clado 173 e em *T. centrarchus* e, dentro do clado 173, uma subsequente reversão 3>1 em *T. centisquama*).

102. Direção do canal posterior do lacrimal. #120 López-Fernández *et al.* (2005a); #184 Landim (2006).

[0] póstero-ventral (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 11A);

[1] posterior ou póstero-dorsal (Fig. 34; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 11B,C,D).

O canal posterior do lacrimal em *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus* é curvado em direção póstero-ventral (estado 1), provavelmente como um reflexo da continuidade desse canal com o canal anterior do segundo lacrimal que está presente apenas nessas espécies (ver caráter 94). O estado 1 é uma sinapomorfia não-ambígua no clado 92, reunindo os ciclídeos neotropicais exceto as espécies supracitadas.

3.1.6. Esqueleto axial

103. Número de supraneurais ossificados. #50 Cichoki (1976); #1 Kullander (1988); #2 Reis & Malabarba (1988); #25 Stiassny (1991); #34 Casciotta & Arratia (1993b); #66 Kullander (1998); #127 López-Fernández *et al.* (2005a); #255 Landim (2006); #66 Graça (2008); #64 Musilová *et al.* (2009).

[0] dois;

[1] um;

[2] nenhum.

Esse caráter já foi amplamente discutido em vários trabalhos no contexto filogenético (*e.g.* Cichocki, 1976: 108; Kullander, 1988: 219; Stiassny, 1991: 28; Kullander, 1998: 481). Dois elementos supraneurais ossificados (estado 0) são recuperados na análise, representando o estado plesiomórfico nos ciclídeos neotropicais. A redução do número de supraneurais para apenas um elemento ossificado (estado 1) resulta em uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva de Geophagini (clado 102), com apenas uma reversão em *Biotodoma wravrini*. Em *Gymnogeophagus meridionalis* e outros congêneres, existe apenas um supraneural cartilaginoso. Portanto, o caráter foi codificado como estado 2, que corresponde a uma autapomorfia neste táxon dentro de Geophagini. Kullander (1988, caráter 1) propôs a ausência de supraneurais como uma sinapomorfia em uma clado que reuniria *Crenicichla* e *Teleocichla*, o que também foi corroborado na presente análise cladística.

104. Número de vértebras. #57 Cichocki (1976); #22 Kullander (1988); #11 Stiassny (1991); #31 Casciotta & Arratia (1993b); #67 Kullander (1998, em parte); #129 López-Fernández *et al.* (2005a); #67 Graça (2008). Ordenado.

[0] 23 a 24;

[1] 26 a 30;

[2] 31 a 38;

[3] 39 a 44.

A contagem de vértebras inclui o uróstilo, ou último “half centrum”, como designado em vários outros trabalhos de Cichlidae (e.g. Kullander, 1998). O número de vértebras tem sido utilizado e discutido em análises filogenéticas prévias de Cichlidae, com destaque aos trabalhos de Cichocki (1976), Stiassny (1987) e Kullander (1998). A codificação obtida no presente estudo aproxima-se mais das obtidas por Cichocki (1976) e López-Fernández *et al.* (2005a), utilizando apenas o número total de vértebras, do que aquela obtida por Kullander (1998), que combinou número total de vértebras com a proporção entre vértebras abdominais e caudais. A interpretação da variação do número de vértebras entre os táxons, por sua vez, aproximou-se mais daquela realizada por López-Fernández *et al.* (2005a), adicionando um estado a mais para delimitar a variação encontrada nas espécies que eram previamente alocadas no grupo *lugubris* (*sensu* Ploeg, 1991 e Kullander, 1997), que possuem distintamente mais vértebras (39-44 e apenas um exemplar de *C. phaiospillus* apresentou 38 vértebras e foi codificado como polimórfico 2&3). Apenas em *C. heckeli*, que possui 30-32 vértebras, a condição também foi codificada como polimórfica (1&2).

O estado 2 (31 a 38 vértebras) é considerado plesiomórfico a partir dos resultados da análise cladística. No grupo externo, a redução do número de vértebras (26 a 30; estado 1) é uma sinapomorfia do clado 91 (Geophagini + Cichlasomatini + *Chaetobranchius flavescens*). Neste clado, há com uma reversão para o estado 2 no clado *Geophagus altifrons* + *Satanoperca lilith* e uma redução maior no número de vértebras (23 a 24, transformação 1>0) ocorrendo de forma convergente em *Acaronia nassa* e no clado 106 (*Apistogramma taeniata* + *Taeniacara candidi*). A grande maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* compartilham o estado plesiomórfico 2, mas há uma transformação para o estado 3 no clado 110, resultando em uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva em *Lugubria*.

105. Número de vértebras pré-caudais ou abdominais. #130 López-Fernández *et al.* (2005a).

[0] 10 a 17;

[1] 18 a 24.

A primeira vértebra caudal é a vértebra mais anterior que possui um espinho hemal, como definido por Kullander (1988: 224) e pela maioria dos autores que trabalharam com taxonomia e sistemática de Cichlidae, mas não por Ottoni (2013: 168). As vértebras abdominais são aquelas anteriores à essa primeira vértebra caudal.

Este caráter provavelmente contempla parte da variação em relação à proporção entre vértebras abdominais e caudais e à coluna vertebral mais longa em alguns táxons e sua

associação com a ingestão de peixes ou alimentos grandes inteiros, discutida por Kulander (1998 e 1988, respectivamente). No entanto, não foi possível delimitar um caráter tratando diretamente dessa proporção, pois em uma boa parte das espécies de *Crenicichla* analisadas, há variação intraespecífica, ora com mais vértebras abdominais do que caudais, ora com o mesmo número ou também com mais vértebras caudais do que abdominais, tornando o caráter bastante complexo, com muitos polimorfismos, e pouco informativo.

Transformações independentes para o estado 1 resultaram em uma sinapomorfia não-ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109) e uma autapomorfia em *Cichla pinima*. As reversões para o estado 0 distribuem-se paralelamente como autapomorfia em *Crenicichla hadrostigma* e sinapomorfias não-ambíguas em clados menos inclusivos do grupo interno (clados 157 e 163) que agrupam peixes com hábitos reofílicos, assim como em *Teleocichla* (clado 171).

106. Número de vértebras abdominais com centros exibindo compressão rostro-caudal. #58 Cichoki (1976); #131 López-Fernández *et al.* (2005a); #260 Landim (2006).

[0] 1 ou nenhuma.

[1] 2;

[2] 3;

[3] 4 ou 5.

A compressão rostro-caudal das vértebras abdominais mais anteriores parece estar associada ao alongamento ou encurtamento do corpo. Enquanto a maioria das espécies do grupo externo, que são mais altas e curtas, apresentam uma variação total de duas até cinco vértebras com compressão lateral, as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* podem não apresentar vértebras comprimidas ou apresentam uma ou até duas vértebras comprimidas.

O caráter distribui-se de forma bastante homoplástica, com a maioria das transformações ambíguas. A partir da análise, a compressão de três vértebras (condição 2) é considerada plesiomórfica nos ciclídeos neotropicais, em concordância com Cichocki (1976: 119), que interpretou a compressão de 3 ou 4 vértebras plesiomórfica nos ciclídeos. Dentre as várias transformações do caráter, destaca-se uma transformação não-ambígua do estado 2 para 0 (ausência de compressão ou apenas uma vértebra comprimida), que resultou em uma sinapomorfia no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109). Dentro deste clado, várias transformações para o estado 1 (duas vértebras comprimidas) convertem-se em autapomorfias em várias espécies e sinapomorfias em alguns grupos. Uma dessas transformações pode ser

otimizada como sinapomorfia em *Lacustria*, mas isso demanda várias reversões dentro do grupo.

107. Desenvolvimento das hipapófises vertebrais. #8 Kullander (1988); #77 Kullander (1998); #134 López-Fernández *et al.* (2005a); #264 Landim (2006); #77 Graça (2008).

[0] longas, co-ossificadas ventralmente (Fig. 35a)

[1] curtas e pareadas (Fig. 35b);

[2] ausentes (Fig. 35c).

Kullander (1988, caráter 8) propôs e discutiu a ausência das hipapófises vertebrais (estado 2) como uma sinapomorfia compartilhada pelas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*. Ainda segundo Kullander (1988), o desenvolvimento das hipapófises deve estar relacionado ao formato geral do corpo, visto que essas estruturas são mais desenvolvidas em espécies com corpo muito alto, ausentes em espécies com corpo deprimido.

Os resultados obtidos no presente trabalho corroboram as asserções de Kullander (1988). Hipapófises curtas e pareadas no terceiro ou quarto centros vertebrais são encontradas na maioria dos táxons do grupo externo, que possuem o corpo relativamente alto, e constituem o estado plesiomórfico em Cichlinae. Transformações convergentes para o estado 0, em que as hipapófises são mais desenvolvidas, longas e co-ossificadas ventralmente, convertem-se em sinapomorfia do clado 97 (que reúne alguns dos geofagines de corpo alto) e em autapomorfias de *Chaetobranchius flavescens* e *Astronotus ocellatus*. A ausência de hipapófise é recuperada como sinapomorfia não-ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109). Esse estado distribui-se paralelamente em geofagines-anões, que possuem o corpo relativamente mais baixo no contexto dos geofagines, resultando em sinapomorfia no clado 107 e autapomorfia e *Dicrossus filamentosus*.

Foram observados pequenos processos pareados, similares às hipapófises dos demais ciclídeos, em exemplares de *Crenicichla tesay*, *Crenicichla* aff. *tesay* BIGLIPS, *Crenicichla tapii* e *Crenicichla tuca*. A partir disso, a análise trouxe como resultado uma reversão no clado 152, com uma transformação subsequente para o estado 1 em *C. yaha*.

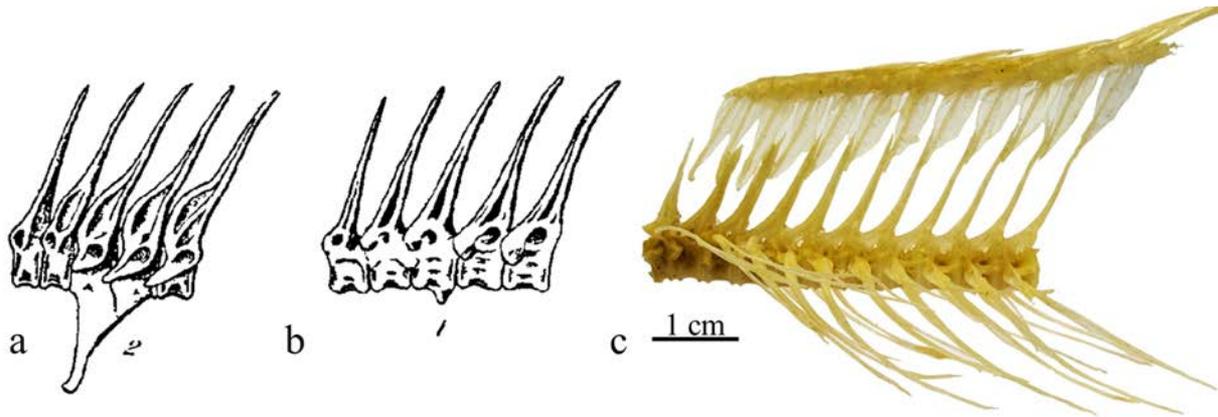


Fig. 35. Vértex abdominais mais anteriores, em vista lateral. (a) e (b): ilustrações retiradas de Pellegrin (1904:fig. 8) de *Uaru amphiacantoides* e *Acaronia nassa*, respectivamente. (c) *Crenicichla lugubris*, MZUSP 89526, 200,0 mm CP. Refere-se ao caráter 107.

108. Posição relativa da última basapófise. #68 Kullander (1998); #68 Graça (2008); #65 Musilová *et al.* (2009).

[0] na 1^a à 3^a vértebra caudal;

[1] na última vértebra abdominal.

Na maioria dos ciclídeos analisados, pelo menos a primeira vértebra (em alguns táxons até a segunda ou terceira) continua apresentando basapófises similares às das vértebras abdominais com as quais se articulam as costelas pleurais (estado 0). Inclusive, em alguns táxons, nessas basapófises das vértebras caudais também se articulam costelas pleurais (ver caráter 109). Em algumas espécies do grupo externo e em algumas espécies de *Crenicichla*, por outro lado, a última basapófise está situada na última vértebra abdominal (1).

O estado 0 é plesiomórfico e o estado 1 distribui-se, no grupo externo, como autapomorfias em *Chaetobranchius flavescens* e *Cichlasoma araguaiense* e como sinapomorfia em um subgrupo de Geophagini (clado 100, com reversão no clado 97). No grupo interno, o estado 1 distribui-se paralelamente como autapomorfia em várias espécies do gênero *Crenicichla* e como sinapomorfia em um subgrupo de *Saxatilia* (com reversões em *C. anthurus* e *C. britskii*). Além disso, o estado 1 pode ser otimizado como uma sinapomorfia ambígua em *Batrachops* (clado 132, com reversão em *C. cametana*).

109 Posição relativa da última costela pleural. #24 Kullander (1988, em parte); #69 Kullander (1998); #270 Landim (2006); #69 Graça (2008).

[0] na penúltima ou última vértebra abdominal;

[1] na primeira vértebra caudal ou em vértebras posteriores.

Os ciclídeos analisados apresentam a última costela pleural nas últimas vértebras abdominais, com exceção de *Cichla pinima*, *Astronotus ocellatus*, *Geophagus altifrons*,

'*Geophagus*' *steindachneri*, *Crenicichla hadrostroma* e *C. igara*, que apresentam a última costela em vértebras caudais (geralmente na primeira dessas vértebras). A partir da otimização realizada, o estado 1 pode ser interpretado como plesiomórfico, com transformações para o estado 0 resultando em autapomorfias de *Retroculus xinguensis* e uma sinapomorfia do clado 92 (ciclídeos neotropicais exceto *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus*). Reversões dentro deste clado convertem-se em autapomorfias em *Geophagus altifrons* e '*Geophagus*' *steindachneri* e uma sinapomorfia do clado 141 (*Crenicichla hadrostroma* e *C. igara*).

110. Posição relativa do primeiro arco hemal. Kullander (1988: 218); Stiassny (1987: 1324); #70 Kullander (1998); #269 Landim (2006); #70 Graça (2008).

[0] na penúltima ou até nas quatro últimas vértebras abdominais;

[1] na última vértebra abdominal;

[2] na primeira vértebra caudal.

O primeiro arco hemal na maioria dos táxons analisados está situado na primeira vértebra caudal (estado 2), enquanto que em outros terminais o primeiro arco hemal já se forma na última vértebra abdominal (estado 1). Apenas em *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima*, *Gymnogeophagus meridionalis* e *Geophagus altifrons* os arcos hemais começam a se formar mais anteriormente, sendo que o primeiro arco encontra-se geralmente na penúltima ou antepenúltima, ou até terceira vértebra abdominal mais anterior (estado 0).

O estado 0 foi interpretado por Kullander (1998) como o estado plesiomórfico nos ciclídeos neotropicais, corroborado na presente análise. Todas as transformações do caráter são ambíguas exceto duas. Uma delas (0>2) resulta em uma sinapomorfia no clado 90, que reúne os ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima*; a outra é uma reversão no grupo interno que resulta em uma autapomorfia de *Crenicichla heckeli*. A partir da otimização do restante das transformações realizadas, o estado 1 dá suporte à Geophagini (clado 102), mas isso resulta em mais uma transição no estado ancestral 0 no clado 103 e algumas reversões no estado 1 dentro do grupo. No grupo interno, por sua vez, uma transição 2>1 é otimizada como sinapomorfia em um subgrupo de *Lacustria* (clado 144, com reversões em *C. hadrostroma* e no clado 145).

111. Número de vértebras correspondentes ao pedúnculo caudal. #73 Kullander (1998).

[0] apenas o uróstilo;

[1] 2 vértebras + uróstilo (Fig. 35a);

[2] 3 ou 4 vértebras + uróstilo;

[3] 5 a 7 vértebras + uróstilo (Fig. 35 b);

[4] mais que 8 vértebras + uróstilo.

O pedúnculo caudal é convencionalizado como a região contida entre a vertical que passa pela parte posterior do último raio mole da nadadeira anal e a vertical da flexão da nadadeira caudal, que ocorre próximo à margem posterior dos ossos hipurais. O número de vértebras nessa região é geralmente utilizado como uma forma de medir o comprimento relativo do pedúnculo caudal em alguns grupos de ciclídeos, principalmente em Cichlasomatini e Heroïni (e.g. Kullander, 1983; Rican & Kullander, 2008). O caráter 73 proposto por Kullander (1998) teve sua codificação baseada na diferenciação entre táxons com o pedúnculo caudal curto e, assim, seria menos informativo para o grupo interno deste trabalho. Tal codificação foi modificada para detalhar a variação encontrada entre os táxons do grupo interno, que em geral possuem o pedúnculo relativamente longo.

Cinco a sete vértebras mais o uróstilo no pedúnculo caudal constitui o estado 3 (plesiomórfico de acordo com a análise), que caracteriza a maioria das espécies do grupo interno e *Cichla pinima*, *Retroculus xinguensis* e *Geophagus altifrons* no grupo externo. *Astronotus ocellatus* é caracterizado com o estado 0, autapomórfico na espécie (transição 3>0). Uma transformação para o estado 2 (3 ou 4 vértebras + uróstilo no pedúnculo caudal) resulta em sinapomorfia no clado 91 no grupo externo. Dentro do clado 91, transições 2>1 ocorrem independentemente em *Chaetobranchius flavescens* e *Apistogramma taeniata*, uma transição 2>0 ocorre no clado 93, uma reversão para o estado 3 ocorre em *Geophagus altifrons* e uma transição para o estado 4 ocorre em *Biotococcus opercularis*.

No grupo interno, o estado 2 é uma sinapomorfia não-ambígua no clado 126 (que reúne *Hemeraia* e *Saxatilia*, com reversão em *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena) e uma autapomorfia em *C. regani*. Além disso, o estado 2 pode ser otimizado como uma sinapomorfia em um subgrupo de *Wallaciia* (clado 163, com reversão em *C. heckeli*). Por fim, o estado 4 é uma autapomorfia em *Teleocichla monogramma* dentro do grupo interno.

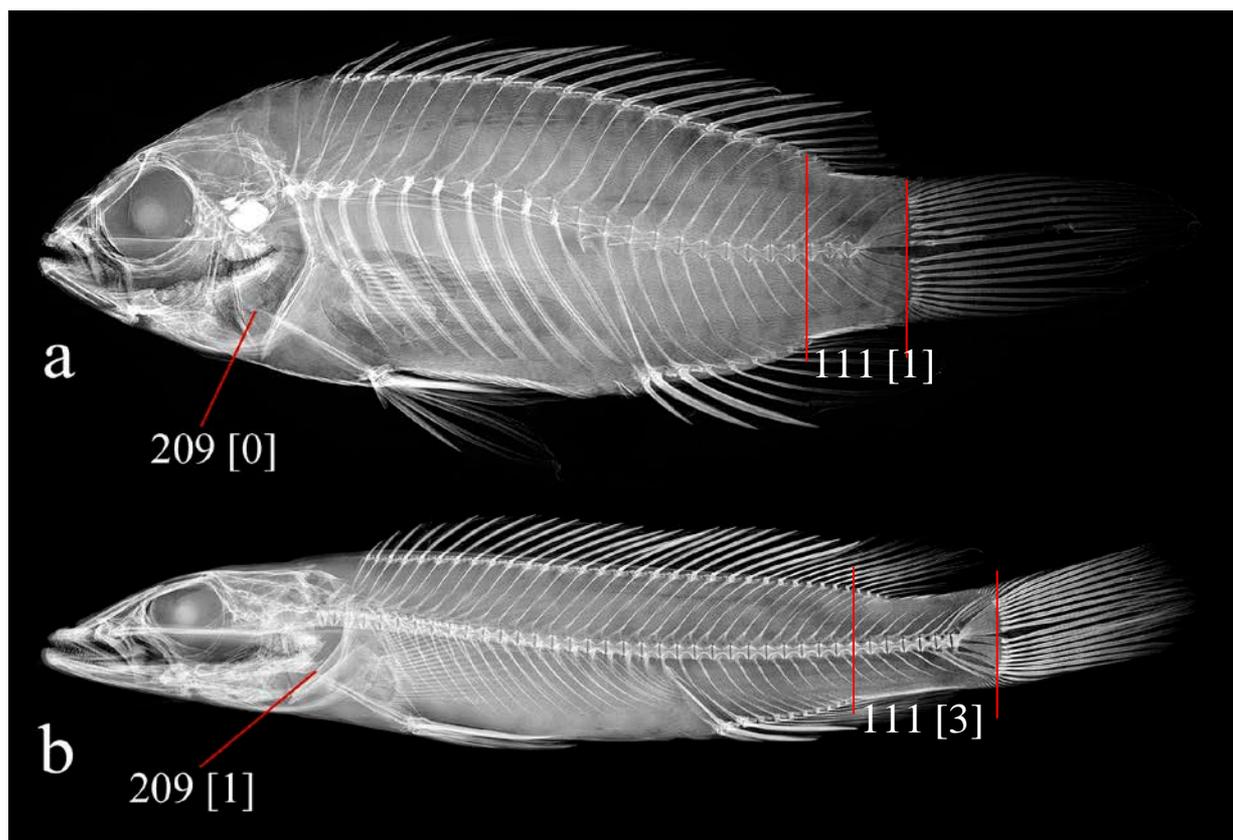


Fig. 36. Radiografias em vista lateral: a) uma espécie de *Apistogramma* (*Apistogramma* sp. Curuá III, MZUSP 116044, 25,0 mm CP); b) *Crenicichla iguassuensis*, NUP 1976, 80,8 mm CP). Linhas vermelhas referem-se aos estados dos caracteres 111 e 209.

112. Paripurapófise. #60 Cichocki (1976); #7 Kullander (1988); #132 López-Fernández *et al.* (2005a); #285 e 286 Landim (2006).

[0] bem desenvolvida, terminando no eixo médio-longitudinal das vértebras;

[1] rudimentar, pequena projeção lateral do paripural;

[2] ausente (Kullander, 1988: fig. 29).

A presença de uma paripurapófise bem desenvolvida, como um “espora” que se projeta em direção póstero-dorsal desde a base do paripural até o eixo médio-lateral das vértebras, corresponde ao estado plesiomórfico em Cichlidae e caracteriza a maioria das espécies do grupo externo analisadas. A redução dessa projeção (estado 1), por sua vez, caracteriza apenas *Astronotus ocellatus*, *Chaetobranchius flavescens* e *Acaronia nassa*, sendo interpretadas como autapomorfias dessas espécies. Kullander (1998, caráter 7) considerou a ausência de paripurapófise como uma sinapomorfia compartilhada pelas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, mas indica que essa é uma perda comum nos ciclídeos sul-americanos. A análise recupera a ausência de paripurapófise (estado 2) como uma sinapomorfia não-ambígua no clado *Crenicichla*–*Teleocichla* (clado 109), mas ocorrendo independentemente também no clado 106 (*Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi*).

113. Costelas da série epipleural nas vértebras caudais. #75 Kullander (1998).

[0] ausentes;

[1] presentes (Stiassny & Jensen, 1987: fig.17A: "EHR")

As costelas epipleurais nos ciclídeos distribuem-se caudalmente até as últimas vértebras abdominais (estado 0), mas em alguns poucos táxons elas chegam até as primeiras vértebras caudais, ainda que fracamente ossificadas (estado 1). A extensão da distribuição posterior dessas costelas não parece ter relação com a extensão da bexiga natatória, diferente do que pode ser observado na extensão da distribuição das costelas pleurais (caráter 109) ou de costelas modificadas, presentes apenas em *Geophagus altifrons* dentre os táxons analisados (Stiassny & Jensen, 1987: fig.17B: "EHR"). Alternativamente, Kullander (1998) inferiu que essa extensão estaria possivelmente correlacionada com uma redução do número de vértebras; embora as espécies do grupo externo (*Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi*) tenham poucas vértebras, o mesmo não pode ser dito das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* onde o caráter foi codificado como estado 1.

A presença de costelas epipleurais nas vértebras caudais é uma sinapomorfia não ambígua do clado 106 (*Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi*) no grupo externo, como sinapomorfia em dois clados poucos inclusivos de *Lacustria* (clados 145 e 157) e autapomorfia em *Crenicichla strigata*. Além disso, no grupo interno, o estado 1 pode ser otimizado como uma sinapomorfia ambígua em *Teleocichla* (clado 171, com reversões em *T. centrarchus*, *T. cinderella* e *T. monogramma*) e em um subgrupo de *Wallaciia* (clado 163, com reversão em *Crenicichla compressiceps*).

114 - Expansão ventral das postexapófises nas vértebras abdominais. #23 Kullander (1988, em parte).

[1] triangulares em direção póstero-ventral e curtas (Kullander, 1988: fig. 9);

[2] longas, curvando-se em direção ventral.

Kullander (1988) sugeriu que a presença de postexapófises longas nas vértebras abdominais de espécies de *Teleocichla* talvez represente uma característica diagnóstica desse gênero, em comparação com as postexapófises relativamente mais curtas (estado 0) ou ausentes (caráter 114 [0]) nos demais ciclídeos. De fato, as postexapófises nas vértebras abdominais de *Mikrogeophagus ramirezi* e em parte das espécies do grupo interno são triangulares e relativamente curtas (estado 0), geralmente distribuindo-se apenas nas vértebras abdominais mais posteriores. Em *Teleocichla centrarchus*, *T. prionogenys*, *T. cinderella* e *T. monogramma*,

as postexpófises são mais longas e curvam-se ligeiramente em direção ventral (estado 1), mas em *Teleocichla* sp. Preta, *T. proselytus*, *T. gephytogramma* e *T. centisquama* essa expansão é mais similar à de outras espécies de *Crenicichla* onde o caráter foi codificado no estado 0. Além disso, as vértebras abdominais em várias espécies de *Crenicichla* apresentam postexpófises tão ou mais longas do que as presentes nas espécies de *Teleocichla* onde o caráter foi codificado no estado 1.

Todas as transformações do caráter no cladograma são consideradas ambíguas exceto a correspondente ao estado 1 que origina uma autapomorfia em *Crenicichla chicha*. O estado 1 não pode ser otimizado como sinapomorfia de *Teleocichla*, mas sim do clado 170, que reúne as espécies de *Teleocichla* exceto *Teleocichla* sp Preta, mas isso requer reversões em três das oito espécies deste grupo. O estado 1 caracteriza todas as espécies de *Lacustria* e pode ser otimizado como uma sinapomorfia do grupo (clado 139), considerando assim a transição 0>1 em *Crenicichla vittata* como independente.

115 - Forma da expansão ventral das postexpófises nas vértebras abdominais #23 Kullander (1988, em parte).

[0] triangulares em direção póstero-ventral e curtas (Kullander, 1988: fig. 9);

[1] longas e curvando-se em direção ventral.

Kullander (1988) sugeriu que a presença de postexpófises longas nas vértebras abdominais de espécies de *Teleocichla* talvez represente uma característica diagnóstica desse gênero, em comparação com as postexpófises relativamente mais curtas (estado 0) ou ausentes (caráter 114 [0]) nos demais ciclídeos. De fato, as postexpófises nas vértebras abdominais de *Mikrogeophagus ramirezi* e em parte das espécies do grupo interno são triangulares e relativamente curtas (estado 0), geralmente distribuindo-se apenas nas vértebras abdominais mais posteriores. Em *Teleocichla centrarchus*, *T. prionogenys*, *T. cinderella* e *T. monogramma*, as postexpófises são mais longas e curvam-se ligeiramente em direção ventral (estado 1), mas em *Teleocichla* sp. Preta, *T. proselytus*, *T. gephytogramma* e *T. centisquama* essa expansão é mais similar à de outras espécies de *Crenicichla* onde o caráter foi codificado no estado 0. Além disso, as vértebras abdominais em várias espécies de *Crenicichla* apresentam postexpófises tão ou mais longas do que as presentes nas espécies de *Teleocichla* onde o caráter foi codificado no estado 1.

Todas as transformações do caráter no cladograma são consideradas ambíguas exceto a correspondente ao estado 1 que origina uma autapomorfia em *Crenicichla chicha*. O estado 1 não pode ser otimizado como sinapomorfia em *Teleocichla*, mas sim no clado 170, que reúne

as espécies de *Teleocichla* exceto *Teleocichla* sp Preta, mas isso requer reversões em três das oito espécies deste grupo. O estado 1 caracteriza todas as espécies de *Lacustria* e pode ser otimizado como uma sinapomorfia do grupo (clado 139), considerando assim a transição 0>1 em *Crenicichla vittata* como independente.

3.1.7. Suspensório (incluindo caracteres associados aos dentes e maxilas)

116. Processo articulador da pré-maxila. #13 Cichoki (1976); #63 Kullander (1998); #151 Landim (2006); #63 Graça (2008); #62 Musilová *et al.* (2009) – modificados.t

[0] distinto e com ápice dorsal separado do ramo ascendente (Casciotta & Arratia 1993a, figs. 3b, e);

[1] processo articulador adjunto ou totalmente coalescido ao ramo ascendente, sem ápice dorsal distinto (Casciotta & Arratia, 1993a, figs. 3c; Kullander, 1986, fig. 106).

Não foi possível delimitar satisfatoriamente os estados B e C propostos por Cichocki (1976; estados 1 e 2 de Kullander, 1998) principalmente em relação à variação deste caráter nas espécies de *Crenicichla* e em alguns táxons de Geophagini. Portanto eles foram reunidos no estado 1, mudando o sentido da codificação para presença ou não de um ápice distinto no processo articulador da pré-maxila, que caracteriza apenas *Cichla pinima*, *Astronotus ocellatus*, *Acaronia nassa* e *Cichlasoma araguaiense* dentre os táxons estudados. O estado 1 é interpretado aqui como simpliesiomórfico nos ciclídeos neotropicais e o estado 0 corresponde a autapomorfias em *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus* e a uma sinapomorfia em Cichlasomatini (clado 93, com reversão em *Australoheros minuano*).

117. Tamanho relativo dos ramos dentífero e ascendente da pré-maxila. #14 Cichoki (1976, modificado); #8 Casciotta & Arratia (1993b); #64 Kullander (1998); #152 Landim (2006); #64 Graça (2008); #63 Musilová *et al.* (2009). Ordenado.

[0] Ramo ascendente com comprimento similar ou mais curto que o ramo dentífero [comprimento do ramo dentífero 87-116% do comprimento do ramo ascendente] (Casciotta & Arratia, 1993, figs. 3b, e);

[1] Ramo ascendente mais longo que o ramo dentífero [comprimento do ramo dentífero 62-83% do comprimento do ramo ascendente] (Graça, 2008: fig. 6);

[2] Ramo ascendente muito mais longo que o dentífero [comprimento do ramo dentífero 42-60% do comprimento do ramo ascendente] (Graça, 2008: fig. 7).

A codificação do caráter 64 de Kullander (1998) originou três estados: ramo ascendente mais curto que o dentífero, ramos dentífero e ascendente com mesmo comprimento e ramo

ascendente mais longo que o ramo dentífero. A partir das medições realizadas, observou-se que a grande maioria dos ciclídeos neotropicais é caracterizada por possuir um ramo ascendente maior do que o ramo ascendente e apenas poucos táxons apresentam uma variação em que os ramos ascendente e dentífero da pré-maxila podem ser considerados similares em comprimento ou com ramo ascendente ligeiramente mais curto. O que parece variar e ser informativo para os ciclídeos analisados é, nesse sentido, quanto o ramo ascendente é maior do que o ramo dentífero: similar ou pouco maior (estado 0), moderadamente maior (estado 1) e muito maior (estado 2).

O estado 1 é otimizado como plesiomórfico, seguindo a argumentação de Casciotta & Arratia (1993a). Transformações convergentes para o estado 0 resultam em autapomorfias em *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus* e em sinapomorfias em um subgrupo de *Lugubria* (clado 120), no complexo *scottii* de espécies dentro de *Lacustria* (clado 160), no clado 134 dentro de *Batrachops* e no clado 124 dentro de *Saxatilia* (com reversões em *C. alta* e *C. saxatilis*). No grupo interno, o estado 2 (1>2) resulta em autapomorfias em *Retroculus xinguensis*, *Australoheros minuano* e *Apistogramma taeniata* e como sinapomorfia em um subgrupo de Geophagini (clado 101, com reversão em '*Geophagus*' *steindachneri*). No grupo interno, por sua vez, o estado 2 representa uma autapomorfia em *Crenicichla macrophthalmia* e sinapomorfias em *Teleocichla* (clado 171, com reversões em *T. prionogenys*, *T. wajapi* e *T. centisquama*) e em dois subgrupos de *Lacustria*: clado 140 (com reversão no clado 142) e clado 153 (com reversão em *Crenicichla tuca*).

118. Forâmen no ramo ascendente da pré-maxila. #15 Cichoki (1976); #89 López-Fernández *et al.* (2005a); #153 Landim (2006); #3 Chakrabarty (2007); #93 Graça (2008).

[0] ausente;

[1] presente.

O caráter não varia nas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, nas quais o forâmen está ausente (estado 0). A partir da otimização realizada, ausência de forâmen é uma autapomorfia compartilhada pelo clado 92, que reúne todos os ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus*. Reversões resultam em autapomorfias em *Astronotus ocellatus* e *Apistogramma taeniata*, e em sinapomorfias não-ambíguas nos clados 101 e 95.

119. Formato da parte posterior do ramo dentífero da pré-maxila. #148 Landim (2006, modificado); #4 Chakrabarty (2007); #94 Graça (2008).

[0] reto, margem posterior da pré-maxila pontuda (Chakrabarty, 2007: fig. 5a);

[1] curvado ventralmente, margem posterior da pré-maxila rombuda (Chakrabarty, 2007: fig. 5b).

A parte póstero-lateral do ramo dentífero da pré-maxila faz contato com a porção póstero-medial do maxilar. Na condição 0, plesiomórfica, a porção da pré-maxila é aproximadamente reta e, em alguns táxons, apresenta uma pequena crista que parece participar da articulação com o maxilar (*e.g.* espécies de *Saxatilia* e *Lugubria*). Em outros táxons, no entanto, a porção posterior da pré-maxila é um pouco mais desenvolvida e curvada em direção ventral, resultando em uma margem posterior arredondada, correspondendo ao estado 1. No grupo interno, esse caráter, assim como o caráter seguinte, podem fazer parte de uma série de transformações correlacionadas, em espécies com a cabeça mais alta, focinho mais afilado e com maxilas isognatas ou maxila superior estendendo-se à frente da inferior. Talvez o estado 1 seja um reflexo do deslocamento anterior da região de articulação entre pré-maxila e maxila nesses animais.

No grupo externo, o estado 1 é uma sinapomorfia no clado 95 (*Australoheros minuano* e *Cichlasoma araguaiense*) e em um subgrupo de Geophagini (clado 100, com reversão no clado 97 e uma subsequente transição no clado 103). No grupo interno, o estado 1 representa uma sinapomorfia não-ambígua em *Hemeraia* (clado 130), em *Wallaciia* (clado 164) e em um subgrupo de *Lacustria* (clado 140, com reversões em *C. igara* e *C. missioneira*). Transformações ambíguas para o estado 1 também são otimizadas como sinapomorfia em *Teleocichla* (clado 171) e em outro subgrupo de *Lacustria* que reúne várias espécies do rio Paraná e rio Iguaçu (clado 149, com reversão em *C. jaguarensis*). Por fim, transformações para o estado 1 ocorrem também independentemente em *Crenicichla cyclostoma* e *C. multispinosa*, originando autapomorfias nessas espécies.

120. Espaço entre as porções ântero-mediais do ramo ascendente das pré-maxilas direita e esquerda, em vista dorsal. Ordenado.

[0] espaço amplo;

[1] espaço reduzido;

[2] sem espaço.

Os ciclídeos neotropicais são geralmente caracterizados por um amplo espaço entre as porções ântero-mediais das pré-maxilas direita e esquerda (estado 0), interpretado como um estado plesiomórfico em Cichlinae. Em várias espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* com focinho mais afilado em vista dorsal e cabeça relativamente mais alta e comprimida

lateralmente, esse espaço é geralmente mais reduzido (estado 1), correspondendo a um estado intermediário entre o estado 0 e o estado 2, presente em poucas espécies de *Crenicichla* e em *Astronotus ocellatus*, nas quais as porções ântero-mediais das pré-maxilas estão muito próximas, sem espaço entre elas (estado 2).

Transformações convergentes para o estado 1 originam autapomorfias em *Cichla pinima*, *Crenicara puntulatum* e *Taeniacara candidi*, e uma autapomorfia para o clado 95 (*Australoheros minuano* e *Cichlasoma araguaiense*) no grupo externo. No grupo interno, o caráter distribui-se também de forma bastante homoplástica. Além de figurar como autapomorfias em *Crenicichla cyclostoma* e *C. chicha*, o estado 1 é sinapomórfico em um subgrupo de *Wallaciia* (clado 163, com uma transformação para o estado 2 no clado 162), e em dois subgrupos de *Lacustria*: clado 140 (complexo *missioneira* exceto *C. celidochilus*, com uma reversão em *C. igara*) e clado 151 (espécies do rio Iguaçu exceto *C. iguassuensis*, com uma transformação 1>2 no clado 155). Uma transformação ambígua do estado 0 para 1 é otimizada no clado 171, resultando em uma sinapomorfia em *Teleocichla*. Por fim, há uma transformação 0>2 que dá suporte ao clado 157 (*Crenicichla jupiaensis* e *Crenicichla* sp. Paranaíba).

121. Séries de dentes próximos à sínfise da pré-maxila.

[0] quatro ou mais séries;

[1] três ou duas séries;

[2] uma única série.

São levadas em consideração as séries internas e externa nas maxilas. Várias espécies de *Crenicichla* possuem mais séries de dentes na pré-maxila do que no dentário, enquanto outras possuem mesmo número de séries em ambas as maxilas. Dessa forma, foram considerados dois caracteres (121 e 122): número de séries de dentes na maxila superior e número de séries de dentes na maxila inferior. Duas ou três séries de dentes na pré-maxila constituem o estado 1, plesiomórfico de acordo com a análise. Transformações convergentes para o estado 0, aumentando para quatro ou mais séries (geralmente até 6 séries) de dentes na pré-maxila, resultam em autapomorfia em *Cichla pinima*, sinapomorfias para dois subgrupos de Geophagini (clados 98 e 105) e uma sinapomorfia não-ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla* (109). Dentro deste clado, reversões podem ser otimizadas como sinapomorfias no complexo *scottii* de espécies (clado 160, com uma transição 0>1 em *C. scottii*), um subgrupo em *Wallaciia* (clado 165, com reversão em *C. regani*) e no clado 135 (*C. reticulata* e *C. semifasciata*). Além disso, outras reversões resultam em autapomorfias em *Crenicichla jegui*,

C. jupiaensis e *C. cyclostoma*, mas essas transformações 0>1 talvez não sejam correspondentes às outras reversões que ocorreram no cladograma. Nessas três espécies, ao contrário do que é observado em outras espécies onde o caráter foi codificado como estado 0, o menor número de séries de dentes não se dá pela diminuição da área dentígera. O tamanho exageradamente grande dos dentes tanto da série mais externa quanto da séries mais internas, ocasionam, inclusive, a diminuição do número de dentes em cada série por conta do espaço ocupado por cada dente. Finalmente, apenas *Chaetobranchius flavescens* e *Satanoperca lilith* possuem uma única série bem definida de dentes na pré-maxila (estado 2), que representam autapomorfias nesses dois táxons.

122. Séries de dentes próximos à sínfise do dentário. #21 Casciotta & Arratia (1993a); #139 Landim (2006).

[0] quatro ou mais;

[1] três ou duas;

[2] uma única série.

A distribuição dos estados dos caracteres 121 e 122 não são iguais, apesar de apresentarem bastante sobreposição. Um número intermediário de séries de dentes (três ou duas séries, estado 1) é plesiomórfico, assim como discutido no caráter anterior, mas caracterizam mais espécies no grupo interno do que em relação àquele caráter. Por meio da análise da distribuição dos estados dos dois caracteres no cladograma, percebe-se que, de uma forma geral as espécies no grupo interno apresentam o mesmo número de séries de dentes na pré-maxila e no dentário, mas *Crenicichla geayi*, *C. empheres*, *C. jaguarensis*, *Crenicichla* sp. Paranaíba, *C. empheres*, *C. scottii*, *C. iguapina* e *C. lacstris*, além de todas as espécies de *Saxatilia* e *Hemeraia*, possuem mais séries de dentes na pré-maxila do que no dentário

A distribuição dos estados no grupo externo é praticamente a mesma, com exceção de *Cichla pinima* e *Chaetobranchius flavescens* que apresentam 3 e 2 séries de dentes, respectivamente (estado 1). O grupo interno (clado 109) é suportado pelo estado 0 como sinapomorfia ambígua. Neste grupo, reversões para o estado 0 ocorrem de forma mais convergente do que no caráter anterior e dão suporte ao clado 126, que reúne os grupos *Hemeraia* e *Saxatilia*, aos cladogramas 157 e 160 de *Lacustria* e a um subgrupo de *Batrachops* (clado 134). Outras reversões no grupo interno resultam em autapomorfias em diversas espécies.

123. Padrão de dentição oral.

[0] heterogênea: dentes da série externa móveis, porém mais robustos do que os dentes posicionados mais internamente (Fig.37 a, c);

[1] dentição homogênea: dentes das séries externas e internas pequenos e depressíveis;

[2] dentição heterogênea: dentes da série externa fixos e distintamente maiores que os das séries internas, que são também fixos ou ligeiramente móveis (Fig.37b, d).

Dentes orais pequenos e depressíveis, sem diferenciação evidente entre os dentes da série mais externa e os das séries internas, caracterizam *Cichla pinima*, *Retroculus xinguensis*, *Geophagus altifrons* e *Biotodoma wravrini* e correspondem ao estado 1, considerado plesiomórfico. Por outro lado, a maioria dos ciclídeos analisados, incluindo a maioria das espécies de *Crenicichla*, possuem dentes da série externa relativamente mais robustos do que os da série externa, porém ainda móveis. *Satanoperca lilith* tem apenas uma série de dentes em cada maxila, o que inviabilizaria a comparação desse caráter. Porém, os dentes de *Satanoperca lilith* têm tamanho médio e são móveis, como na série externa de outros geofagíneos codificados com o estado 0, em vez de depressíveis e pequenos como em *Biotodoma wravrini* ou *Geophagus altifrons*. Assim, *Satanoperca lilith* foi codificada com o estado 0.

Uma transformação ambígua do estado 1 para o estado 0 foi otimizada como representando uma sinapomorfia no clado 90, que reúne os ciclídeos neotropicais exceto *Cichla pinima* e *Retroculus xinguensis*. Reversões para o estado 1, por sua vez, caracterizam os geofagíneos *Biotodoma wravrini* e *Geophagus altifrons*. Por sua vez, dentes na série externa fixos e distintamente maiores que os dentes das séries internas, que podem ser tão fixos quanto os dentes externos ou móveis (transições 0>2), caracterizam *Astronotus ocellatus*, o clado 95 (*Australoheros minuano* e *Cichlasoma araguaiense*) e o clado 105 (*Crenicicara puntulatum* e *Dicrossus filamentosus*) no grupo externo.

No grupo interno, Kullander (1988: 198) indicou a presença de dentes na série externa fixos ou ligeiramente móveis (estado 2) como característica diagnóstica de *Teleocichla*, enquanto Ploeg (1991: 97) também apontou essa característica (“Usually all teeth are fixed.”) como uma das diagnósticas do grupo *reticulata* por ele proposto (que incluía *Crenicichla scottii*). Lucena & Kullander (1992: 151), por outro lado, reuniram *C. scottii* e espécies relacionadas (*C. gaucho* e *C. prenda*) em um grupo que, dentre outras características, compartilhava os dentes fixos ou aproximadamente fixos nas maxilas. Na presente análise, transformações convergentes do estado 0 para 2 recuperam essa característica como sinapomorfia no clado 133, que reúne *Teleocichla* e *Batrachops*, mas também dando sustentação a subgrupos menos inclusivos de *Lacustria*. Um deles é o complexo *scottii* de

espécies (clado 160), corroborando Lucena & Kullander (1992), e os outros (clados 152 e 157) reúnem espécies de *Lacustria* reofilicas do rio Iguazu e rio Paraná, respectivamente. Por fim, o estado 2 também é uma autapomorfia de *Crenicichla hadrostigma* no complexo *missioneira* de espécies.

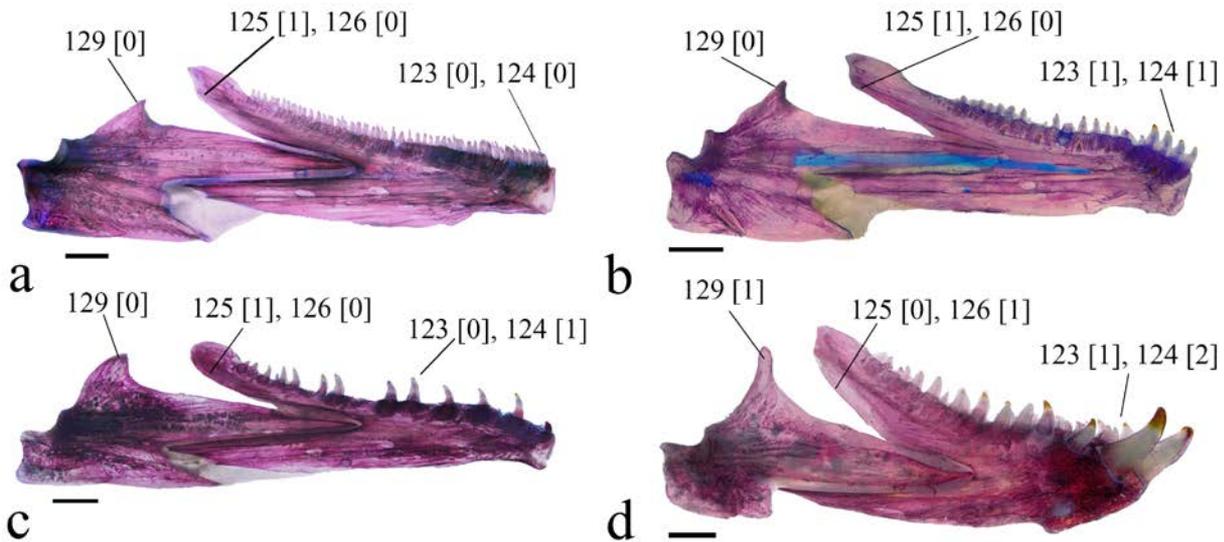


Fig. 37. Maxila inferior direita (retroarticular, ângulo-articular, dentário e dentes orais), em vista aproximadamente lateral. a) *Crenicichla lenticulata*, MZUSP 74706, 100,0 mm CP; b) *Crenicichla semifasciata*, NUP 1040, 79,22 mm CP; c) *Crenicichla jegui*, MZUSP 38292, 80,6 mm CP; d) *Crenicichla cyclostoma* INPA 1207, 84,5 mm. Setas referem-se aos estados dos caracteres 123 a 129. Escala 1 mm.

124 Tamanho relativo dos dentes da série externa situados próximos à sínfise das maxilas, quando comparados aos dentes mais laterais. #145 Landitm (2006); #12 Chakrabarty (2007, modificado); #124 Graça (2008).

[0] tamanho similar ou dentes próximos à sínfise ligeiramente maiores, mas com um gradiente de diminuição até os dentes mais posteriores (Fig. 37a,c);

[1] dentes da série externa próximos à sínfise distintamente maiores que os dentes posteriores, com diminuição abrupta em relação a estes (Fig. 37b);

[2] dentes da série externa próximos à sínfise muito maiores que os dentes posteriores, com diminuição abrupta em relação a estes (Fig. 37d).

A grande maioria dos ciclídeos analisados são caracterizados por compartilharem o estado 0 que indica que os dentes da série externa laterais são sub-iguais em relação aos dentes próximos à sínfise, com um gradiente sutil de diminuição, considerado plesiomórfico nesta análise (estado 0). O estado 1 distribui-se como autapomorfia em *Astronotus ocellatus* e sinapomorfias nos clados 95 (*Australoheros minuano* e *Cichlasoma araguaiense*) e 105 (*Crenicara punctulatum* e *Dicrossus filamentosus*) no grupo externo. No grupo interno, o

estado 1 dá suporte a alguns grupos menos inclusivos de *Lacustria* (clados 153 e 157) e a um subgrupo de *Teleocichla* (clado 174), mas também aparece como autapomorfias de *T. preta*, *Crenicichla cametana* e *C. reticulata*. Espécies do grupo interno caracterizadas pela diferença abrupta entre o tamanho dos dentes da série externa próximos à sínfise e os dentes mais laterais (estado 1) vivem em ambientes com substrato rochoso e correnteza moderada e forrageiam entre rochas ou buscam alimentos que estão aderidos a rochas. Por fim, *Crenicichla cyclostoma*, *C. hadrostigma* e *C. jupiaensis* compartilham o estado 2 como autapomorfias, que talvez possa ser interpretado como uma expressão extrema do caráter, que evidencia os dentes da série externa próximos da sínfise sendo muito maiores e mais robustos do que os dentes mais laterais, resultando inclusive em um número relativamente menor de dentes nas maxilas.

125. Expansão óssea na parte posterior do ramo dentífero do dentário. #140 Landim (2006).

[0] presente (Fig. 37a–c; Chakrabarty, 2007: fig. 8a).

[1] ausente (Fig. 37d; Chakrabarty, 2007: fig. 8b).

Trata-se de uma expansão laminar em direção látero-ventral que tipicamente acompanha a porção posterior do ramo dentífero do dentário nos ciclídeos. A presença desta expansão é considerada como plesiomórfica, levando em consideração a distribuição desse caráter no restante dos ciclídeos neotropicais e fora desse grupos (ver Landim, 2006: 152). A ausência dessa expansão (estado 1) ocorre em táxons com a parte posterior do ramo dentífero do dentário mais delgada, talvez como reflexo de uma maior depressão geral da estrutura da maxila inferior. No grupo externo, a ausência é uma autapomorfia em *Retroculus xinguensis*. No grupo interno, o estado 1 é uma sinapomorfia não-ambígua no grande clado 112, que envolve os grupos *Saxatilia*, *Hemeraia*, *Lugubria* e *Lacustria*, com reversões em dois subgrupos de *Lacustria* (clados 157 e 151) e em *Crenicichla hadrostigma*. Paralelamente, algumas transformações para o estado 1 dão suporte a um subgrupo de *Batrachops* (clado 131) e a um subgrupo de *Wallaciia* (clado 165) e caracterizam, como autapomorfias, *Crenicichla compressiceps*, *Teleocichla proselytus* e *Teleocichla cinderella*.

126. Parte posterior do ramo dentífero do dentário. #141 Landim (2006).

[0] voltada posteriormente ou pouco inclinada em direção póstero-dorsal, formando um ângulo agudo (Fig. 37a–c);

[1] voltada dorsalmente, formando um ângulo aproximadamente reto (Fig. 37 d).

No grupo externo, o estado 1 representa uma sinapomorfia de um subgrupo de Geophagini (clado 98, com reversão em *Gymnogeophagus meridionalis*), mas ocorrendo

independentemente como autapomorfia em *Acaronia nassa*. No grupo interno, distribui-se paralelamente como autapomorfias em *Crenicichla tapii*, *Crenicichla jupiaensis* e *Crenicichla cyclostoma*.

127. Processo mental. Lucena & Kullander (1992); #5 Chakrabarty (2007).

[0] ausente;

[1] presente, mas pouco desenvolvido;

[2] exageradamente desenvolvido.

No grupo interno, a existência do processo mental (estados 1 e 2) pode estar associada com o desenvolvimento dos dentes orais e/ou com o alargamento dos lábios, associados com a estratégia de forrageamento em ambientes com correnteza e substrato rochoso, habitat da maioria das espécies caracterizadas com esses estados. No entanto, em *Crenicichla lugubris* e *Crenicichla johanna* no grupo interno, e em alguns táxons do grupo externo (e.g. *Astronotus ocellatus* e *Chaetobranchus flavescens*) a existência de um processo pouco desenvolvido (estado 1) não parece estar associada com especialização trófica.

Quase todas as transformações do caráter são ambíguas, resultando em uma infinidade de combinações para a otimização dos estados ao no cladograma. A partir da otimização realizada, no grupo externo, o estado 1 é uma autapomorfia em *Astronotus ocellatus* e uma sinapomorfia ambígua no clado 91 (Geophagini + Cichlasomatini + *Claetobranchus flavescens*, com reversões em *Acaronia nassa* e *Dicrossus filamentosus*). No grupo interno, por outro lado, esse estado distribui-se paralelamente como autapomorfias em várias espécies, mas também dando suporte (como sinapomorfias ambíguas) aos clados 142 e 153 (subgrupos dentro de *Lacustria*), *Teleocichla* (clado 171) e ao clado 163 (subgrupo de *Wallaciia*).

A expressão exagerada desse processo mental (estado 2) ocorre apenas em *Crenicichla tendybaguassu*, *Crenicichla* aff. *tesay* BIGLIPS, *Crenicichla* aff. *iguassuensis* BIGLIPS, *Crenicichla tuca*, *Crenicichla jupiaensis* e *Crenicichla cyclostoma*, e corresponde a autapomorfias nessas espécies. Essa condição está fortemente correlacionada à hipertrofia, também extrema, dos lábios dessas espécies, embora esse maior desenvolvimento tenha ocorrido nas espécies de maneira independente (ver caráter 86).

128. Posição relativa do processo do ângulo-articular em relação ao retroarticular. #7 Chakrabarty (2007).

[0] vertical no processo do ângulo-articular não alcançando a borda anterior do osso retroarticular (Chakrabarty, 2007: fig. 8a).

[1] vertical no processo do ângulo-articular ultrapassando a borda anterior do osso retroarticular (Chakrabarty, 2007: fig. 8b).

Chakrabarty (2007, caráter 7) diferenciou dois estados considerando a posição do processo do ângulo articular em plano diferente e no mesmo plano vertical do osso retroarticular e, na figura 8 de seu trabalho, ilustrou dois táxons em que se visualizam condições extremas da variação existente dentro nos dois estados. No entanto, observando a variação principalmente entre as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, há uma dificuldade em delimitar os dois estados quando a vertical do processo do ângulo-articular está muito próxima, mas não tangencia a margem anterior ou cruza o retroarticular. Nesse caso, o processo do ângulo articular estaria em posição relativamente mais posterior do que o mesmo processo em outros táxons do grupo externo onde o caráter foi codificado como estado 0 de Chakrabarty, mas também não estaria no mesmo plano vertical do retroarticular, o que caracterizaria o estado 1. Dessa forma, para evitar dúvidas sobre a codificação do caráter, optou-se aqui por escolher dois pontos de referência relativamente mais fixos para a comparação: a vertical que passa pela ponta do processo do ângulo-articular e a vertical que passa pela margem anterior do osso retroarticular.

O caráter distribui-se de forma bastante homoplástica e não foi possível realizar uma polarização conclusiva na raiz da árvore obtida através da análise. O estado 0 caracteriza a maioria das espécies do grupo externo e é considerado plesiomórfico na otimização realizada. As transformações para o estado 1 no grupo externo, resultam em uma sinapomorfia não-ambígua em um subgrupo de Geophagini e autapomorfias em *Retroculus xinguensis* e *Chaetobranchius flavescens*. No grupo interno, transformações não-ambíguas convertem-se em sinapomorfia no grupo *Hemeraia* (clado 130), no grupo *Batrachops* (clado 132, com reversão no clado 135) e em um subgrupo de *Lacustria* (clado 137, com reversões convergentes em *C. jaguarensis* e *C. gauchoi*). Por fim, a otimização de duas transformações ambíguas, utilizando ACTRAN, dá suporte ao grupo *Lugubria* (clado 110, com reversões em *C. jegui* e *C. lenticulata*) e em um subgrupo de *Teleocichla* (clado 169, com reversões em *T. prionogenys*, *T. cinderella* e *T. centisquama*).

129. Direção do processo do ângulo-articular. #8 Cichocki (1976, modificado); #8 Chakrabarty (2007).

[0] curvado para frente (Chakrabarty, 2007: fig. 9a);

[1] ereto ou curvado para trás (Chakrabarty, 2007: fig. 9b).

A grande maioria das espécies estudadas é caracterizada pela presença de um processo ângulo-articular curvado para frente (estado 0), que é definido na análise como estado

plesiomórfico. Diversas transformações deste caráter ocorrem paralelamente. No grupo externo, estado 1 é sinapomorfia em um subgrupo de Geophagini (clado 97). No grupo interno, o estado 1 é sinapomórfico em três diferentes subgrupos pouco inclusivos do grupo *lacustris* (clados 154, 157 e 161), aparecendo também como autapomorfias em várias espécies em diferentes grupos.

130. Altura do processo do ângulo-articular em relação ao processo do dentário. #9 Chakrabarty (2007).

[0] mais alto ou aproximadamente no mesmo nível horizontal;

[1] muito mais baixo (Chakrabarty, 2007: fig. 10).

Chakrabarty (2007: 7) propôs o estado 1 como uma sinapomorfia do grupo que denominou como Heroini, mas ocorrendo também em *Crenicichla saxatilis*. No presente trabalho, fica confirmado que o processo do ângulo-articular muito mais baixo do que o processo do dentário (estado 1) caracteriza *Crenicichla saxatilis* e a maioria das espécies de *Crenicichla*, mas está presente também na maioria dos táxons do grupo externo. Um processo do ângulo-articular tão alto quanto ou mais alto que o processo do dentário (estado 0) caracteriza apenas *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima*, *Mikrogeophagus ramirezi*, *Crenicichla empheres*, *Crenicichla minuano*, *Crenicichla cametana* e as espécies de *Teleocichla*.

O estado 0 é considerado plesiomórfico e uma transformação para o estado 1 resulta em uma sinapomorfia no clado 90, reunindo os ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima*. Reversões convergentes resultam em autapomorfias em *Mikrogeophagus ramirezi* e *Crenicara puntuluatum* no grupo externo, *Crenicichla empheres*, *C. jurubi*, *C. minuano* e *C. cametana* no grupo interno. Além disso, uma reversão é considerada sinapomórfica (não-ambígua) nas espécies de *Teleocichla* (clado 171).

131. Configuração do ligamento posterior entre palatino/pterigóide e vômer. #6 Kullander (1988).

[0] articulação direta ou com um ligamento situado entre a porção posteriomedial do palatino e o processo lateral vomeriano (Kullander, 1996: fig. 1: “posterior palatovomerine ligament”)

[1] ligamento situado entre a porção anteromedial do ectopterigóide (ou área de articulação do ecto- com endopterigóide) e o processo lateral vomeriano (Fig. 38.; Kullander, 1988: fig. 16: “LIG = palatovomerine ligament”)

Embora a configuração dos demais ligamentos palatovomerianos das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* seja similar ao dos demais ciclídeos analisados, há um claro

deslocamento posterior da inserção do ligamento palatovomeriano nessas espécies, que em vez de ocorrer no palatino, ocorre no ectopterigóide ou na área de articulação entre ecto- e endopteróide. O caráter foi proposto e discutido por Kullander (caráter 6) como uma apomorfia compartilhada por espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*. Talvez exista uma correlação direta entre esse caráter e o caráter 133, pois esse ligamento, em outros ciclídeos, se fixa na lamela óssea ventral do palatino, que é muito reduzida no grupo interno. O estado 1 é corroborado como uma sinapomorfia não-ambígua, exclusiva e sem reversões no clado 109.

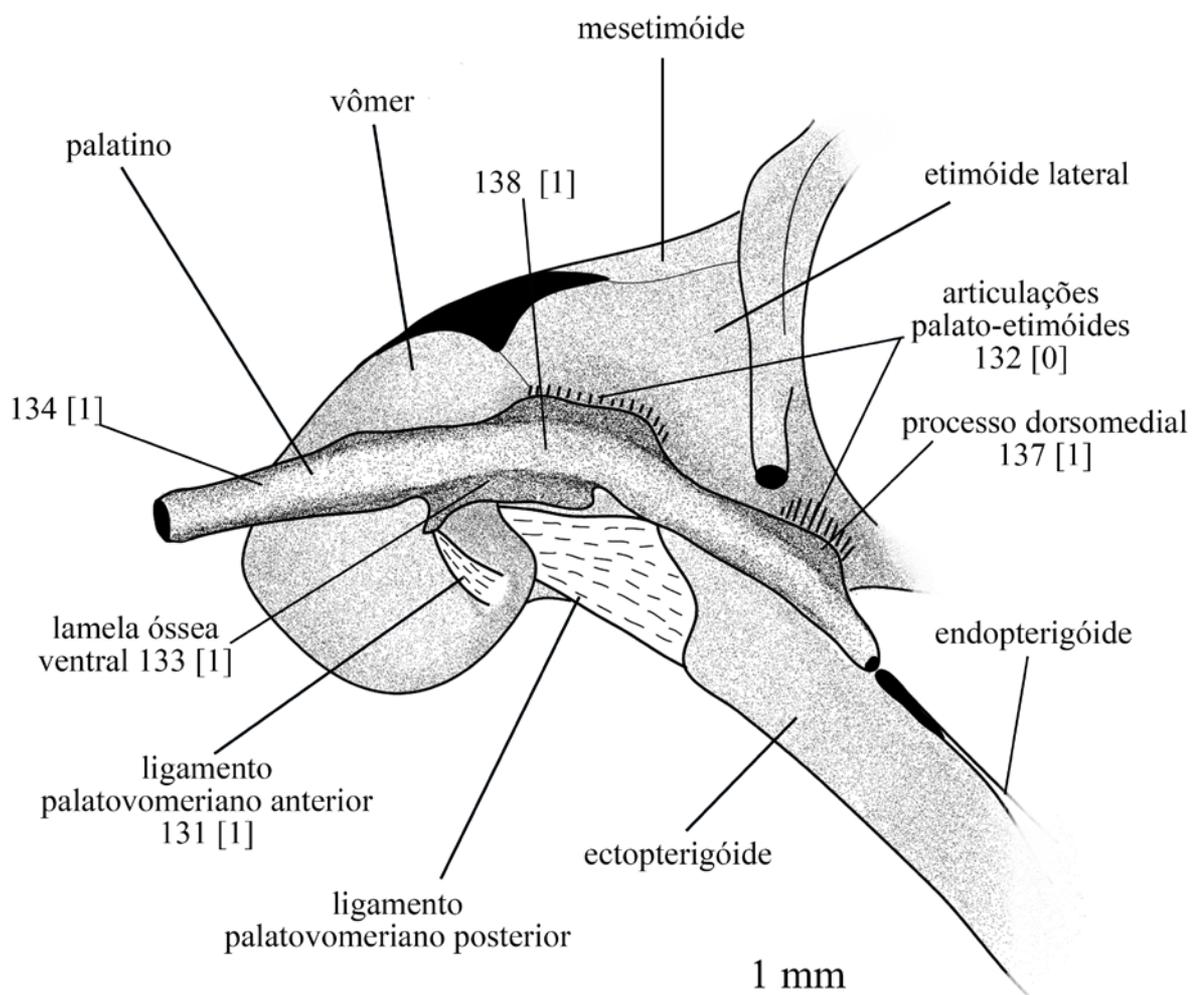


Fig. 38. Desenho esquemático da região anterior do neurocrânio e suspensório, ou região palatovomeriana, em vista aproximadamente lateral. *Teleocichla* sp. Preta, NRM 65527, 63,3 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 131 a 138.

132. Número de articulações palato-etímóides. Kullander (1986); #59 Kullander (1998); #59 Graça (2008); #61 Musilová *et al.* (2009)

[0] duas, a anterior situada abaixo do processo dorsal do palatino e a posterior formada pela aba pósterio-dorsal e o osso lateral etímóide (Fig. 38.; Kullander, 1986: fig. 104);

[1] Uma, simples (Kullander, 1996: fig. 1).

Esse caráter já foi discutido com algum detalhe por Kullander (1998), que considerou a presença de duas articulações palato-etimóides (estado 0) como plesiomórfico em Cichlidae. A presença de apenas uma delas, a articulação mais posterior (estado 1), é definida como sinapomorfias paralelas em Heroini e Geophagini. No entanto, em virtude da discussão na página 493, fica certa dúvida em relação à polarização do caráter quanto à possibilidade do mesmo figurar como sinapomorfia em um clado mais inclusivo envolvendo geofagines e cichlasomatines. Na presente análise, talvez devido à ampla distribuição do caráter no grupo externo, o estado 1 é indicado com simplesiomorfia de todos os táxons analisados, mas as transformações do caráter foram quase todas ambíguas. Em uma das otimizações (ACTRAN), o estado 0 representa uma sinapomorfia do clado 90, reunindo todos os ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima*, com uma reversão no clado 91 (Geophagini+Cichlasomatini+*Chaetobranchus flavescens*). Utilizando DELTRAN, por outro lado, o estado 1 é simplesiomorfia compartilhada pelos táxons do clado 91, e transformações convergentes para o estado 0 originam uma autapomorfia em *Astronotus ocellatus* e em sinapomorfia no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109).

133. Lamela óssea dérmica ventralmente no palatino. #50 Kullander (1998); #90 López-Fernández *et al.* (2005a); #50 Graça (2007), modificados.

[0] longa, estendendo-se até o ectopterigóide (Kullander, 1986, fig. 103);

[1] reduzida, não se estendendo até o ectopterigóide (Fig. 38);

A variação da forma dessa lamela foi discutida por Kullander (1998, caráter 50), que reinterpretou o caráter de Cichocki (1976) em três estados, decisão que foi adotada em trabalhos subsequentes. Na codificação realizada no presente trabalho, optou-se por padrões mais gerais correspondendo a apenas dois estados. Todas as espécies do grupo externo são caracterizadas pela presença de uma lamela longa que se estende até a extremidade do ectopterigóide ou sobre parte desse osso (estado 0). Esse estado parece contemplar a variação codificada nos estados 0 e 1 do caráter 50 de Kullander (1998). A lamela óssea ventral do palatino está presente nas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, servindo inclusive como superfície de fixação do ligamento palatovomeriano anterior que liga palatino e processo lateral do vômer, assim como em outros ciclídeos neotropicais. No entanto, essa lamela é bem mais curta do que nos demais ciclídeos e sua extremidade póstero-ventral está bastante distanciada do ectopterigóide (estado 1). Isso difere da interpretação realizada nos trabalhos prévios, que

consideraram tal lamela ausente em *Crenicichla*. O estado 1 é uma sinapomorfia única e exclusiva do clado *Crenicichla-Teleocichla*.

134. Formato do processo maxilar do osso palatino. #51 Kullander (1998); #91 López-Fernández *et al.* (2005a); #51 Graça (2008); #59 Musilová *et al.* (2009).

[0] curto, muito expandido e achatado dorso-ventralmente (Fig. 39a–c; Stiassny, 1991: fig. 1.15).

[1] curto, porém mais delgado, levemente achatado dorso-ventralmente na extremidade anterior (Figs. 38, 39d);

[2] longo, cilíndrico e delgado .

Esse caráter foi proposto por Kullander (1998) e utilizado em estudos filogenéticos prévios com a mesma codificação. Nesses estudos, o processo do maxilar, em cuja extremidade anterior se fixa o ligamento palato-maxilar, é diferenciado em dois estados: expandido e achatado dorso-ventralmente e cilíndrico e delgado. Segundo Kullander (1998:488, 491), o primeiro estado seria uma simplesiomorfia compartilhada por todos os ciclídeos, enquanto o segundo seria sinapomórfico no clado de ciclídeos neotropicais irmão de *Heterochromis*. Na codificação realizada, optou-se por separar o caráter em três estados. *Cichla pinima*, *Acaronia nassa* e a maioria das espécies de *Crenicichla* possuem o processo maxilar do palatino relativamente curto, distintamente expandido e achatado dorso-ventralmente (estado 0). Essa condição é similar àquela encontrada em alguns táxons africanos (*e.g.* *Hemichromis bimaculatus*) e em linhagens basais (*e.g.* *Ptychocromis* e *Tylochromis*, como ilustrado por Stiassny, 1987: fig. 1.15).

O estado 1 corresponde a um processo maxilar curto, porém mais delgado do que no estado 0 e com compressão dorso-ventral menos evidente e restrita à extremidade anterior. No estado 2, há um alongamento do processo maxilar, que é tão delgado quanto no estado 1, mas que não apresenta compressão dorso-ventral (cilíndrico). O estado 1 é considerado, neste nível de abrangência, uma simplesiomorfia compartilhada por vários táxons do grupo externo. O estado 0 distribui-se paralelamente como autapomorfias em *Cichla pinima* e *Acaronia nassa* e como sinapomorfia no clado 109 (grupo interno). Ainda no grupo externo, o estado 2 é sinapomórfico no clado 94 (com reversão para o estado 1 no clado 98). No grupo interno, reversões do estado 0 para 1 podem ser otimizados como sinapomorfia ambígua em *Teleocichla* (clado 171, com algumas transformações extras dentro do grupo) e em dois subgrupos do grupo *lacustris*: um formado pelas espécies do rio Iguaçu exceto *C. iguassuensis*, o outro formado por *C. jupiaensis* e *Crenicichla* sp. Paranaíba.

135. Expansão laminar póstero-ventral do osso palatino associada ao endopterigóide. #92 López-Fernández *et al.* (2005a, em parte).

[0] presente (López-Fernández *et al.*, 2005: fig. 6A, C–F);

[1] ausente (Fig.38; López-Fernández *et al.*, 2005: fig. 6B).

O palatino na grande maioria dos ciclídeos neotropicais apresenta um processo na região póstero-ventral com desenvolvimento variável. A margem posterior deste processo está aproximadamente no mesmo plano sagital que o osso endopterigóide, com o qual é mais ou menos contínuo (ver caráter 135). A ausência desse processo caracteriza as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, representando uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva no clado 109.

136. Forma da expansão laminar póstero-ventral do osso palatino e sua associação com endopterigóide. #20 Cichoki (1976); #92 López-Fernández *et al.* (2005a, em parte).

[0] pequena e robusta, contínua com o endopterigóide;

[1] quase triangular, com um espaço entre essa lâmina e a margem do endopterigóide (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 6A,C,D)

[2] ampla e contínua com a margem ântero-dorsal do endopterigóide (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 6F);

[3] longa e delgada, contínua com o endopterigóide apenas em sua extremidade ventral (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 6E);

[-] inaplicável [táxons sem essa expansão]

O processo póstero-ventral está ausente no grupo interno (caráter anterior). O estado 0 é considerado plesiomórfico e caracteriza *Cichla pinima*, *Astronotus ocellatus*, *Acaronia nassa* e *Australoheros fascetus*. O estado 1 distribui-se como autapomorfias em *Retroculus xinguensis* e *Cichlasoma araguaiense* e como sinapomorfia em Geophagini (clado 99, com transformações subsequentes para o estado 2 no clado 98 e para o estado 3 no clado formado por *Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi*). O estado 2 (0>2) também corresponde à uma autapomorfia em *Chaetobranchius flavescens*.

137. Expansão em direção dorsomedial da porção mais posterior do osso palatino.

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 38).

Em espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, existe uma pequena expansão em direção dorsomedial na parte posterior do eixo palatino, próximo à extremidade que faz articulação com o endopterigóide, porém situada medialmente ao plano do endopterigóide sem apresentar continuidade com esse osso. Essa expansão é considerada como não-homóloga à expansão póstero-ventral comumente existente nos ciclídeos neotropicais e discutida na descrição dos caracteres anteriores (136 e 135). A partir da análise, o estado 1 resultou como uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva no clado 109.

138. Processo axial lateral no osso palatino. #21 Cichoki (1976, modificado); #93 López-Fernández *et al.* (2005a); #175 Landim (2006).

[0] presente (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 6A,C, D, E, F);

[1] ausente (Fig. 38; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 6B).

Esse processo aparece como uma crista acompanhando lateralmente o eixo do osso palatino, mais evidente ao longo da região mediana desse eixo. López-Fernández *et al.* (2005a) indicou a ausência desse processo nas espécies de *Crenicichla*, em *Taeniacara candidi* e *Apistogrammoides pucallpaensis*. No presente trabalho fica confirmada a ausência do processo em todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* e em *Taeniacara candidi*, bem como em *Bitoecus opercularis*. O estado 1 é, dessa forma, considerado uma sinapomorfia não-ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla*, ocorrendo paralelamente como autapomorfia nas outras duas espécies.

139. Forma do endopterigóide. #177 Landim (2006, modificado).

[0] mais alto que comprido;

[1] tão alto quanto comprido, triangular;

[2] mais comprido que alto, trapezoidal;

[3] comprido e delgado (Fig. 39).

Em parte dos ciclídeos neotropicais do grupo externo analisados, o endopterigóide aparece como uma lâmina óssea achatada e ampla, aproximadamente triangular na região ventral onde interage com o quadrado e o metapterigóide, estendendo-se em direção ântero-dorsal medialmente sobre o palatino, resultando em um formato aproximadamente trapezoidal do osso como um todo (estado 2, plesiomórfico). O endopterigóide em algumas espécies do grupo externo, não se estende ântero-dorsalmente sobre o palatino, apresentando então um formato triangular, tão comprido quanto alto (estado 1) ou mais alto do que comprido (estado 2). O estado 1 distribui-se paralelamente como autapomorfia em *Crenicicara punctulatum* e como

sinapomorfia em um subgrupo de Geophagini (clado 99; transição 0>1), com algumas transformações para o estado 2 dentro desse clado, resultando em autapomorfias em *Acarichthys heckeli*, *Geophagus altifrons* e '*Geophagus*' *steindachneri*. Uma transformação do estado 2 para 0 resulta em uma autapomorfia em *Chaetobranchius flavescens*.

Em *Biotocetus opercularis*, *Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi*, assim como em quase todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, o endopterigóide e o ectopterigóide estendem-se desde a porção ântero-dorsal do quadrado até a extremidade póstero-ventral do palatino como duas placas ósseas delgadas, látero-medialmente pareadas (estado 3). Esse estado caracteriza o clado 107 incluindo as três espécies de Geophagini e o clado 109 (*Crenicichla-Teleocichla*), com apenas duas reversões correspondendo a sinapomorfias em *C. tendybaguassu* e *Crenicichla tapii*.

140. Forma e aspecto do metapterigóide.

[0] aproximadamente triangular, com uma ampla expansão laminar em sua porção ântero-ventral;

[1] comprido e delgado, robusto, com expansão laminar ântero-ventral ausente ou muito reduzida (Fig. 39).

Todas as espécies do grupo externo possuem o metapterigóide amplo, com uma ossificação laminar expandida ântero-ventralmente fazendo limite com o endopterigóide. Em todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, no entanto, o metapterigóide não possui essa ossificação laminar ou, em poucas espécies com cabeça alta (e.g. *C. cyclostoma*), a ossificação é pouco desenvolvida, mas não limita-se amplamente com o endopterigóide, que também é delgado (caráter 140). O estado 1 representa uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva do clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109).

141. Sutura entre hiomandibular e metapterigóide. #24 Oliver (1984); Greenwood (1985); Stiassny (1987); #95 López-Fernández *et al.* (2005a); #165 Landim (2006, modificado).

[0] presente (Stiassny, 1987: fig. 9A, C);

[1] ausente (Fig. 39; Stiassny, 1987: fig. 9B).

Greenwood (1985) e Stiassny (1987: 1323) discutiram com algum detalhe a interação entre o hiomandibular e a porção póstero-dorsal do metapterigóide e a presença de uma sutura entre esses ossos em Cichlidae. A sutura está presente em vários táxons de ciclídeos indo-malgaxes (e.g. etroplines e ptychocromines), mas está ausente em grande parte dos ciclídeos africanos e neotropicais. Na presente análise ficou constatada a presença da sutura (estado 0) como

plesiomorfia neste nível de abrangência, compartilhada por *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima*, os dois táxons em posição sequencialmente mais basal no cladograma. Por sua vez, a ausência da sutura (estado 1) é sinapomórfica em todos os ciclídeos neotrópicos exceto nos dois táxons supracitados. Reversões convergentes resultam em uma autapomorfia compartilhada por '*Geophagus*' *brasiliensis*, *Geophagus altifrons*, *Acaronia nassa* e *Australoheros minuano*.

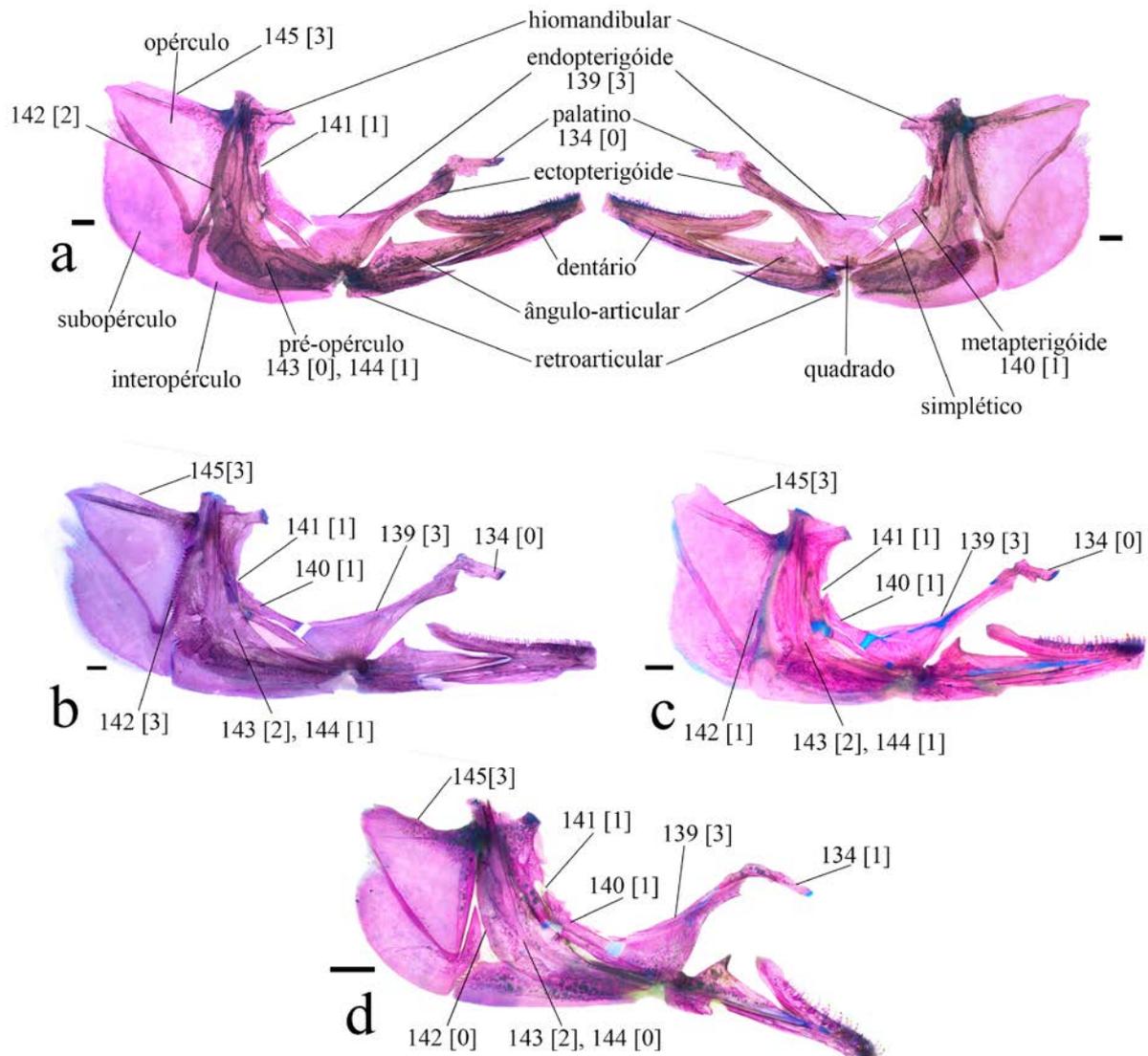


Fig. 39. a) Suspensório direito em vista lateral (à esquerda) e medial (à direita) de *Crenicichla saxatilis*, MZUSP 101130, 102,8 mm CP. Ilustrações b, c, d são do suspensório direito, em vista lateral, de: b) *Crenicichla lenticulata*, MZUSP 74706, 100,0 mm CP; c) *Crenicichla semifasciata*, NUP 1040, 79,22 mm CP; d) *Teleocichla* sp. Preta, NRM 65527, 63,3 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 134 a 145. Escala 1 mm.

142. Margem posterior do pré-opérculo. #11 Ploeg (1991); #46 López-Fernández *et al.* (2005a); #160 Landim (2006).

[0] lisa (Fig. 39d);

[1] irregular com poucas serrilhas irregularmente distribuídas (Fig. 39c);

[2] regularmente serrilhada (Fig. 39a);

[3] fortemente serrilhada: serrilhas proeminentes em forma de espinhos (Fig. 39b).

Além do alongamento do corpo, a presença de serrilhas na margem posterior do pré-opérculo tem sido utilizada como caráter diagnóstico dos gêneros *Crenicichla* e *Batrachops* desde a proposição dos mesmos por Heckel (1840). Regan (1905) também diagnosticou *Crenicichla*, *Crenicara* e *Batrachops* (ainda considerando os três gêneros como distintos dos demais ciclídeos) por apresentarem serrilhas no pré-opérculo. Em estudos filogenéticos prévios, incluindo a revisão de *Crenicichla* realizada por Ploeg (1991), apenas a presença ou ausência dessas serrilhas na margem posterior do pré-opérculo foi codificada. No entanto, desde o trabalho de descrição de *Crenicichla jupiaensis* por Britski & Luengo (1968), seguido pela descrição de *Teleocichla* por Kullander (1988) e das revisões das espécies de *Crenicichla* do rio Uruguai por Lucena & Kullander (1992), uma grande variação em relação à ornamentação da parte posterior do pré-opérculo tem sido observada e discutida. Mais recentemente, Varella (2011), Varella, Kullander & Lima (2012) e Varella & Moreira (2013) discutiram a variação inter- e intraespecífica relacionada ao desenvolvimento ontogenético na ornamentação do pré-opérculo em espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*. No presente trabalho foi realizada uma codificação detalhada, delimitando vários estados da forma mais acurada possível e restringindo a comparação aos exemplares considerados adultos para evitar a influência da variação ontogenética intraespecífica. Apesar disso, em alguns poucos táxons ainda foram descobertos casos de polimorfismo, principalmente entre os estados 0 e 1 e entre 1 e 2.

A grande maioria dos ciclídeos neotropicais apresenta a margem posterior do pré-opérculo lisa (estado 0, plesiomórfico). No grupo externo, apenas três táxons apresentam ornamentações no pré-opérculo. *Mikrogeophagus ramirezi* possui algumas projeções irregulares (estado 1), constituindo uma autapomorfia da espécie. *Crenicara punctulatum* e *Dicrossus filamentosus* apresentam o pré-opérculo regularmente serrilhado, sendo que em *Dicrossus filamentosus* as serrilhas são mais proeminentes. Assim o estado 2 pôde ser otimizado como sinapomorfia ambígua no clado 105 formado pelas duas espécies.

A análise recupera o estado 2, em que o pré-opérculo é regularmente serrilhado, como uma sinapomorfia não-ambígua no clado 109, que reúne todas as espécies de *Crenicichla* e

Teleocichla, confirmando sua importância como caráter diagnóstico do grupo. Dentro do clado 109, o caráter é muito homoplástico, com várias transformações ocorrendo em diferentes grupos. Dentre essas transformações, destacam-se as reversões convergentes para o estado ancestral (pré-opérculo liso) que se distribuem como sinapomorfias não-ambíguas no complexo *missioneira* de espécies dentro de *Lacustria* (clado 136), no clado 170 (espécies de *Teleocichla* exceto *Teleocichla* sp. Preta) e em *Hemeraia* (clado 130). Esses resultados corroboram pré-opérculo liso como caráter diagnóstico do grupo *missioneira*, como proposto por Lucena & Kullander (1992) e as conclusões de Varella *et al.* (2012) que indicaram a proximidade filogenética entre *Crenicichla chicha* e *C. hemera* com base nesse caráter. Além disso, pré-opérculo fortemente serrilhado, com projeções mais proeminentes em forma de espinhos (estado 3) caracteriza, como sinapomorfia não-ambígua, as espécies de *Wallaciia* (clado 164, com uma transição 3>0 em *C. heckeli*) e de *Lububria* (clado 110, com reversão 3>1 em *C. jegui*).

Além das projeções na margem posterior do pré-opérculo, López-Fernández *et al.* (2005a, caráter 96) também codificou a presença de uma extensão pontiaguda na parte ântero-dorsal do interopérculo como presente na maioria dos geofagíneos analisados por ele, mas ausente (ou indeterminado) nos representantes de *Cichla* e *Crenicichla*. Nessa extensão se fixa o ligamento entre interopérculo e retroarticular. Foi possível distinguir tal expansão em alguns dos geofagíneos analisados, principalmente naqueles com o corpo mais alto. No entanto, em parte das espécies do grupo externo e nas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, há dificuldade na delimitação dos estados, pois o interopérculo é relativamente mais baixo e a sua margem anterior é bastante irregular e variável intraespecificamente (ou entre um lado e outro do mesmo exemplar), talvez como reflexo do forte ligamento que se fixa em quase toda a margem anterior do osso. Por conta da dificuldade na delimitação do caráter, este não foi incluído na análise.

143. Proporção de tamanho entre os ramos do pré-opérculo. #158 Landim (2006).

[0] ramo horizontal com aproximadamente dois terços do comprimento do ramo vertical (Fig. 39a);

[1] ramo horizontal com aproximadamente metade do comprimento do ramo vertical;

[2] ramos com aproximadamente o mesmo comprimento (Fig. 39b–d);

[3] ramo horizontal mais longo.

O alongamento (e depressão) da cabeça nas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* provavelmente causaram o alongamento/encurtamento e reformatação de vários dos ossos que

a compõem. Em considerando a diversidade de formas de cabeça, arranjo de maxilas e tamanho do olho, entre outros aspectos relacionados à cabeça nesse grupo, presume-se que diferentes ossos sejam mais ou menos compridos de forma independente. Dessa forma, os caracteres 143 e 144 tratam de alterações na forma do pré-opérculo e na proporção de tamanho de seus ramos associadas à diversificação da forma da cabeça nos ciclídeos analisados.

No grupo externo, a maioria das espécies possuem corpo e cabeça altos e o ramo horizontal do pré-opérculo tem cerca de metade do tamanho do ramo vertical (estado 1). Em algumas espécies de pequeno porte do grupo externo, o comprimento do ramo horizontal tem cerca de 2/3 do ramo vertical (estado 0), mas é proporcionalmente maior do que o tamanho expresso no estado 1. O estado 0 resulta da análise que o caracteriza como uma autapomorfia em *Dicrossus filamentosus* e uma sinapomorfia do clado 107 (*Biotoecus opercularis*, *Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi*).

O estado 2 representa uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109). Reversões convergentes ocorrem em um subgrupo de *Saxatilia* (clado 123), no complexo *scotti* dentro de *Lacustria* (clado 160) e como autapomorfias em *C. yaha* e *Crenicichla tapii*. Transformações convergentes para o estado 3 dentro do clado *Crenicichla-Teleocichla* resultam em sinapomorfias não-ambíguas em *Wallaciia* (com reversões 2>1 em *C. wallacii* e *C. heckeli*), em um subgrupo de *Teleocichla* (clado 172) e como autapomorfias em *T. prionogenys* e *C. cametana*. Além disso, o ramo horizontal mais longo que o ramo vertical (estado 3) caracteriza, como autapomorfias, as espécies de *Crenicichla* que foram previamente alocadas dentro de um subgrupo *acutirostris* proposto por Kullander (1997) como parte do seu grupo *lugubris*, mas esse subgrupo não foi corroborado na presente análise.

144. Ângulo formado pelos ramos horizontal e vertical do pré-opérculo.

[0] obtuso (Fig. 39d);

[1] aproximadamente reto (Fig.39a–c).

O ângulo é formado entre uma reta que tangencia a maior superfície do ramo vertical do pré-opérculo e a que é tangente à maior superfície do ramo horizontal do pré-opérculo. Uma transformação para o estado 1 é uma sinapomorfia do clado 90, reunindo todos os ciclídeos analisados, exceto *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima*. O caráter distribui-se de forma homoplástica neste grupo, com reversões ocorrendo paralelamente e resultando em autapomorfia em várias espécies ou sustentando alguns grupos mais ou menos inclusivos. Uma destas reversões resulta em uma sinapomorfia não-ambígua em *Teleocichla* (clado 171) e duas transformações reversivas subsequentemente nos cladogramas 168 e 172.

145. Expansão dorsal na porção superior do osso opercular. #161 Landim (2006, modificado).

[0] relativamente ampla, com margem aproximadamente reta ou com uma projeção pontiaguda em direção póstero-dorsal.

[1] muito ampla e formando uma margem convexa, sem projeção pontiaguda póstero-dorsal;

[2] muito ampla, formando uma margem afilada, aproximadamente triangular, sem projeção pontiaguda póstero-dorsal;

[3] expansão muito reduzida, geralmente apresentando uma projeção pontiaguda oblíqua e relativamente longa em direção póstero-dorsal em sua porção posterior (Fig. 39).

A parte superior do osso opercular nos ciclídeos neotropicais geralmente apresenta uma expansão dorsal ao nível da crista medial óssea, que corresponde à inserção do músculo *levator operculi*. Com relação a este caráter, são analisadas as variações existentes quanto à forma e amplitude da expansão, duas variáveis que parecem estar estritamente correlacionadas. O estado 0 caracteriza, além de parte dos ciclídeos neotropicais do grupo externo analisados aqui, alguns representantes de Pseudocrenilabrinae e Etroplinae (ver Landim, 2006: 169) e é interpretado como plesiomórfico. Em *Cichlasoma araguaiense*, essa expansão dorsal é bem mais desenvolvida e forma uma margem dorsal convexa e arredondada, sem uma projeção póstero-dorsal característica do estado 0, e corresponde à uma autapomorfia da espécie. Transformações do estado 0 para 2 originam, paralelamente, uma autapomorfia em *Retroculus xinguensis* e *Biotocus opercularis* e uma sinapomorfia de um subgrupo de Geophagini (clado 100). Apesar da expansão dorsal nas espécies caracterizadas com o estado 2 ser tão ou mais expandida que em *Cichlasoma araguaiense*, sua margem dorsal não é arredondada mas sim afilada, quase triangular.

O estado 3 corresponde à uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva do clado 109, que reúne todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, sem qualquer reversão dentro do grupo. A redução da expansão dorsal evidente nessas espécies ocorre possivelmente por conta da hipertrofia e maior desenvolvimento lateral do *levator operculi*, que parece “empurrar” a porção anterior dessa expansão dorsal (existente nos demais táxons) para uma estreita região mais posterior. Talvez por isso a projeção pontiaguda, que é pequena e relativamente mais central nas espécies com estado 0, seja geralmente mais evidente e obliquamente alongada nas espécies com o estado 3.

3.1.8. Cintura peitoral

146. Projeções pontiagudas da margem posterior do supracleitro. Kullander (1990a); #12 Ploeg (1991); #47 López-Fernández *et al.* (2005a); #249 Landim (2006).

[0] ausentes;

[1] presentes (Kullander, 1990a: fig. 2);

Kullander (1990a) considerou o estado 1, compartilhado pelas espécies de *Crenicichla* do grupo *wallacii* por ele proposto, apomórfico. Ploeg (1991) não definiu o grupo *wallacii* (*sensu* Kullander, 1990) como monofilético em seu estudo filogenético e, de acordo com o cladograma da figura 173 naquele trabalho, as projeções pontiagudas no supracleitro aparecem em dois clados diferentes reunindo espécies que formariam o grupo *wallacii*, mas originando uma tricotomia em conjunto com o clado das espécies de *Teleocichla*.

Na presente análise, a hipótese de Kullander (1990a) é corroborada, inclusive recuperando o estado 1 como sinapomorfia não-ambígua em *Wallaciia*, com reversão apenas em *C. heckeli*. Paralelamente, no grupo externo, as denticulações pontiagudas na margem posterior do supracleitro constituem autapomorfias em *Satanoperca lilith* e *Dicrossus filamentosus*.

147. Projeções pontiagudas da margem posterior do osso pós-temporal. #48 López-Fernández *et al.* (2005a); #251 Landim (2006).

[0] ausentes;

[1] presentes.

Esse caráter não varia nas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, mas é informativo nas relações de Geophagini, como sinapomorfia exclusiva do clado formado por *Dicrossus filamentosus* e *Crenicara punctulatum*, como foi encontrado por López-Fernández *et al.* (2005a).

148. Tamanho relativo dos ramos medial (ascendente) e distal (lateral) do extra-escapular proximal. #115 López-Fernández *et al.* (2005a); #252 Landim (2006).

[0] aproximadamente do mesmo tamanho (López-Fernández *et al.* (2005a: fig. 10B);

[1] ramo medial duas vezes mais longo do que o ramo distal (López-Fernández *et al.* (2005a: fig. 10A)

[2] ramo medial aproximadamente 4 vezes mais longo que o distal (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 10C).

O estado 1 é plesiomórfico e caracteriza a maioria dos táxons analisados enquanto o alongamento do ramo ascendente, em algumas espécies com o corpo alto, é mais longo do que o ramo lateral (estado 2) e representa uma sinapomorfia não ambígua e exclusiva em um

subgrupo de Geophagini (clado 100, com uma reversão em '*Geophagus*' *steindachneri*). Por outro lado, a redução do comprimento do ramo ascendente, tornando os dois ramos do extraescapular proximal com aproximadamente o mesmo tamanho, (estado 0) é uma sinapomorfia não-ambígua do clado 111 que reúne *Lugubria* e *Lacustria*. Além disto, esse estado pode ser otimizado como uma sinapomorfia não-ambígua no clado 108, dando suporte ao agrupamento *Crenicichla macrophthalmia* + *Wallaciia*.

149. Associação entre os extra-escapulares proximal e distal. #253 Landim (2006).

[0] sequenciais (Kullander, 1986: fig. 109; Landim, 2006: fig. 60A);

[1] com um pequeno intervalo (Landim, 2006: fig. 60 C);

[2] muito separados (Landim, 2006: fig. 60B).

Na maioria dos táxons do grupo externo o extraescapular distal está em posição relativamente mais ventral, quase sequencial com o extraescapular proximal (estado 0). Essa parece ser a condição ancestral em relação aos ciclídeos neotropicais, embora a análise mostre uma raiz ambígua. Um pequeno intervalo entre as extremidades dos canais extraescapulares devido ao deslocamento dorsal do extraescapular distal (estado 1) é observado em *Retroculus xinguensis*, *Australoheros minuano*, *Gymnogeophagus meridionalis* e '*Geophagus*' *steindachneri*. Entretanto, na maioria das espécies de *Crenicichla* e em todas as de *Teleocichla*, o extraescapular está bastante deslocado em direção dorsomedial, resultando em um grande espaço entre a extremidade dos extraescapulares proximal e distal e pode ser interpretado como uma sinapomorfia (ambígua) do clado *Crenicichla-Teleocichla*. Inclusive, em algumas espécies de *Crenicichla*, a extremidade dorsal dos canais extraescapulares distais ossificados em cada lado da cabeça parecem estender-se, através de um tubo cutâneo, até unirem-se (ou quase) medialmente. Uma reversão (2>1) dentro desse clado, resulta em uma sinapomorfia não-ambígua do clado 126, que reúne *Saxatilia* e *Hemeraia*.

150. Processo dirigido anteriormente na parte distal do pós-cleito. #3 Stiassny (1987); #25 Kullander (1988); #49 Kullander (1998); #114 López-Fernández *et al.* (2005a, modificado); #254 Landim (2006); #49 Graça (2008); #58 Musilová *et al.* (2009).

[0] ausente (Kullander, 1986: fig. 109);

[1] presente, curto e truncado (Kullander, 1988: fig. 27; Kullander & Nijssen, 1989: fig. 105);

[2] presente, longo e pontiagudo (Kullander, 1988: fig. 31).

Presença de um processo pontiagudo na parte distal do pós-cleito das espécies de *Crenicichla* e de *Cichla* (estado 2) foi considerada por Stiassny (1987) e Kullander (1998)

como uma sinapomorfia unindo esses dois gêneros. Kullander (1988, caráter 25) discutiu a presença desse longo processo como uma característica apomórfica compartilhada por *Cichla* e *Crenicichla* mas, pela falta de uma análise cladística, apresentou três interpretações plausíveis para a ausência dessa estrutura em *Teleocichla*: plesiomorfia compartilhada com os ciclídeos neotropicais restantes, uma reversão ao estado ancestral ou ausência devida a uma perda independente, considerada apomórfica.

Na análise realizada neste trabalho não foi possível determinar o estado ancestral, uma vez que a raiz mostrou-se ambígua em relação ao caráter. A polarização segue então Stiassny (1987) e Kullander (1998), considerando ausência do processo no pós-cleíto (estado 0) como plesiomórfico. A partir disso, uma transição para o estado 1 resultaria na presença de um processo reduzido e truncado como uma sinapomorfia ambígua do Clado 89, que inclui todas as espécies de ciclídeos neotropicais exceto *Retroculus xinguensis*, com algumas reversões (1>0) ocorrendo no grupo externo.

A presença do espinho longo em todas as espécies de *Crenicichla* e *Cichla* analisadas (estado 2) foi confirmada. No entanto, não é possível otimizar este estado como sinapomorfia de um clado composto exclusivamente por esses gêneros e sim como uma sinapomorfia ambígua do clado *Crenicichla-Teleocichla*, ocorrendo em paralelo como autapomorfia de *Cichla pinima*. A ausência do processo no pós-cleíto em *Teleocichla* é recuperada, na análise, como uma sinapomorfia não-ambígua deste grupo e pode ser interpretada como uma perda secundária (reversão 2>0). Dentro de *Teleocichla*, apenas em *T. centisquama* o caráter foi codificado como estado 1, ainda que com certa dúvida, por apresentar uma pequena extensão anterior no pós-cleíto, o que corresponde a uma autapomorfia da espécie.

3.1.9. Neurocrânio

151. Composição da apófise do neurocrânio. Regan (1920); #6 Cichoki (1976); Greenwood, 1978; Stiassny (#28 Kullander (1998); #78 López-Fernández *et al.* (2005a); #105 Landim (2006); #28 Graça (2008); #50 Musilová *et al.* (2009).

[0] formada apenas pelo paraesfenóide (Kullander, 1986: fig. 100);

[1] formada pelo paraesfenóide e basioccipital (Greenwood, 1978: fig. 5).

A apófise ventral do neurocrânio, que serve como superfície para articulação dos elementos ósseos superiores da cesta branquial, foi estudada em detalhe por Greenwood (1978), principalmente em linhagens africanas e também foi utilizada em diversas análises filogenéticas mais abrangentes de Cichlidae e de subgrupos da família. Na grande maioria dos ciclídeos neotropicais, essa apófise é formada apenas pela região posterior do paraesfenóide

(estado 0). Em algumas espécies de *Crenicichla*, sua estrutura é mais desenvolvida e saliente e composta lateralmente também pela porção ântero-medial dos basioccipitais. Essa condição parece ter correlação com o maior desenvolvimento dos ossos faringeanos nessas espécies, associado à durophagia (ver caracteres 200 e 201), que ocorre paralelamente em diversos táxons. A placa faringeano inferior (formada pelos ceratobranquiais 5) e faringobranquial 3, nesses peixes são muito robustos e com dentes molariformes. Em *Cichla pinima* e *Taeniacara candidi*, uma pequena porção medial dos basioccipitais também faz parte da apófise, que não é tão proeminente como nas espécies de *Crenicichla*. O estado 1 é otimizado no cladograma como autapomorfia nas espécies.

152. Forma da margem anterior do vômer. #5 Stiassny (1987); #13 Stiassny (1991); #32 Kullander (1998); #88 López-Fernández *et al.* (2005a); #98 Landim (2006); #18 Chakrabarty (2007); #32 Graça (2008).

[0] côncava, com um "entalhe" ou recesso na borda anterior (Fig. 40b, d; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 5A);

[1] plana (Fig. 40a; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 5C);

[2] convexa, com um processo pontudo na borda anterior (Fig. 40c, e; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 5B).

Stiassny (1987, 1991) e Kullander (1998) consideraram a presença de um entalhe característico na parte anterior do vômer (*vs.* entalhe ausente) como apomorfia compartilhada por *Cichla* e *Crenicichla*, sustentando o clado Cichlini (*sensu* Kullander, 1998). Na análise efetuada neste trabalho, entretanto, foi adotada a codificação de López-Fernández *et al.* (2005a), considerada mais acurada, por diferenciar também as espécies com a margem anterior do vômer reta (estado 1) daquelas com uma proeminência pontuda na borda anterior do osso (estado 2). Essa variação entre margem reta e convexa foi notada também por Chakrabarty (2007, caráter 18), embora tenha sido contemplado apenas um único estado.

A polarização do caráter é complicada, e sua distribuição no cladograma é homoplástica, com algumas transformações ambíguas. A partir da análise, o estado 0 é definido como plesiomórfico, contrariando Stiassny (1987) e Kullander (1998). A presença de um entalhe no vômer é característica em *Cichla pinima* (e em outras congêneres examinadas como material comparativo) e em algumas das espécies de *Crenicichla*. Uma concavidade similar na margem anterior do vômer está presente também em *Chaetobranchius flavescens* no grupo externo. Neste, o estado 1 distribui-se como autapomorfia em *Retroculus xinguensis* e *Australoheros minuano*, enquanto o estado 2 representa uma sinapomorfia não-ambígua do clado 94, que

inclui Geophagini e Cichlasomatini, e uma autapomorfia em *Astronotus ocellatus*. Dentre as diversas transformações que ocorrem no grupo interno, há uma transformação 0>1, que resulta em uma sinapomorfia não-ambígua em *Wallacia* (com transformação para o estado 2 no clado 162) e uma transformação 0>2, que sustenta o clado 133 (*Batrachops* + *Teleocichla*), com transformação subsequente para o estado 1 no clado 131.

153. Margem posterior da crista supra-occipital. #14 Kullander (1988, em parte, modificado); #77 López-Fernández *et al.* (2005a, modificado); #111 Landim (2006).

[0] reta (Fig. 41c; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 5a);

[1] com um entathe;

[2] formando um espinho (Fig. 41a; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 5c);

[3] crista medial ausente ou muito reduzida (Fig. 41b; Kullander, 1988: fig. 10).

Na análise dos caracteres relacionados à forma da crista medial do neurocrânio, Kullander (1998) e López-Fernández *et al.* (2005a) limitaram-se apenas a diferenciar presença ou ausência ou redução. No entanto, variações da forma e da extensão relativa dessa crista do neurocrânio, nos táxons estudados, permite uma codificação mais acurada, sendo possível reconhecer, pelo menos, dois caracteres distintos (153 e 154), semelhante à codificação realizada no trabalho ainda não publicado de Landim (2006).

A forma da crista medial do supra-occipital geralmente é um reflexo do formato geral do crânio – comprimido lateralmente ou deprimido. A crista do supra-occipital na maioria dos táxons do grupo externo é bem desenvolvida, com a margem posterior reta (estado 0, plesiomórfico). Nestes táxons o corpo é muito alto e comprimido, com exceção de *Cichla pinima* que também apresenta o corpo comprimido lateralmente, mais alongado do que nos demais táxons. Em outros táxons do grupo externo, representado em sua maioria por espécies de pequeno porte e/ou com o corpo relativamente mais alongado, a crista é menos desenvolvida e apresenta apenas uma leve concavidade em sua margem posterior. Este estado (1) pode ser otimizado como sinapomorfia de Geophagini (clado 102, com reversões no clado 99 e em *Taeniacara candidi*) e como autapomorfia em *Chaetobranchius flavescens* e *Australoheros minuano*.

A crista medial em quase todas as espécies analisadas do grupo interno são reduzidas, baixas, formando um espinho em sua margem posterior. Isso corresponde ao estado 2, otimizado como uma sinapomorfia ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla*, corroborando as observações de Kullander (1988, caracteres 13 e 14). A margem posterior do canal medial de *Crenicichla tendybaguassu* e *C. cyclostoma* é ligeiramente mais alta e menos pontuda

posteriormente, aproximando-se mais do estado 1 e representando autapomorfias nestas espécies.

Por fim, a redução extrema ou ausência da crista medial (estado 3) ocorre em poucos táxons do grupo interno. Esse estado é corroborado como uma sinapomorfia não-ambígua de *Teleocichla*, assim como proposto por Kullander (1988, caráter 14). Além disso, ocorre em paralelo como sinapomorfia no clado 157 (*Crenicichla jupiaensis* e *Crenicichla* sp. Paranaíba) e no clado 163 (*C. urosema*, *C. compressiceps* e *Crenicichla heckeli*) e como autapomorfia de *Crenicichla empheres*.

154. Extensão anterior da crista medial do neurocrânio. #13 Kullander (1988); #77 López-Fernández *et al.* (2005a, modificado); #117 Landim (2006).

[0] estendendo-se desde o supraoccipital até a margem anterior dos ossos frontais, acompanhando a bifurcação anterior dos frontais (Fig. 40d, e);

[1] estendendo-se desde o supraoccipital até o meio do neurocrânio, não atingindo a margem anterior dos ossos frontais;

[2] localizada apenas no supraoccipital (Fig. 40a–c; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. C; Kullander, 1988: fig. 10).

Crista medial estendendo-se até o meio do neurocrânio (estado 1) corresponde à condição plesiomórfica no nível de abrangência desta análise e está presente em alguns táxons do grupo externo e apenas em *Crenicichla iguassuensis* no grupo interno. No estado 0, estende-se mais anteriormente, onde é bifurcada, acompanhando medialmente a bifurcação dos ossos frontais direito e esquerdo. Esse estado é otimizado como sinapomorfia no clado 94, que inclui todos os geofagines e cichlasomatines analisados, com reversões e transformações complementares em grupos menos inclusivos. Por fim, a crista medial reduzida é restrita apenas ao supraoccipital, (estado 2), uma sinapomorfia não ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla* (com apenas uma reversão em *C. iguassuensis*). Esse estado também figura como autapomorfias em *Biotocus opercularis* e *Dicrossus filamentos* no grupo externo.

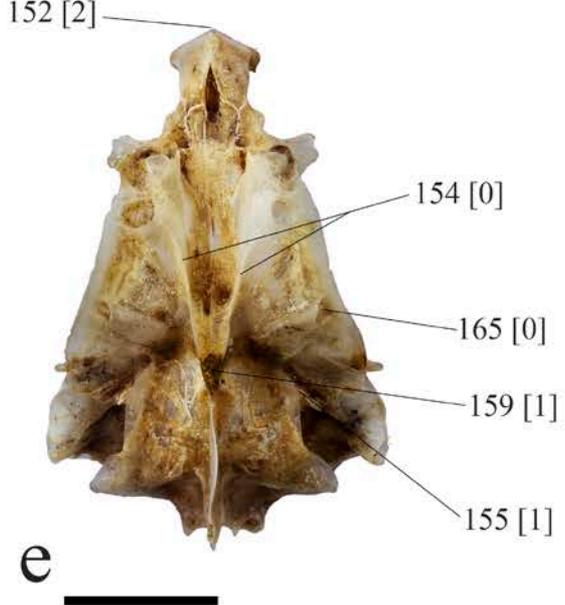
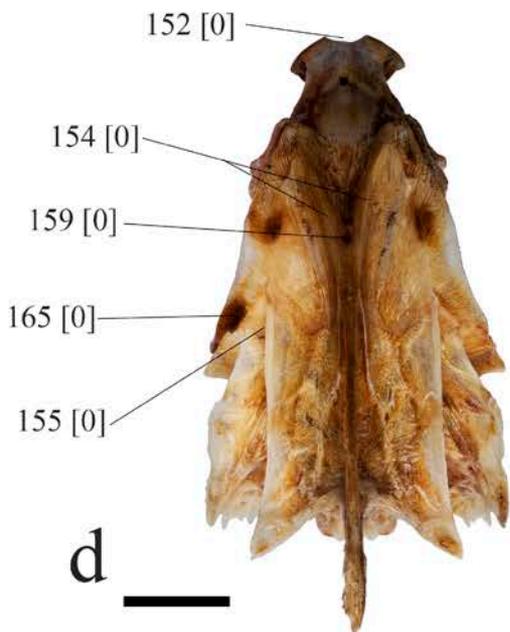
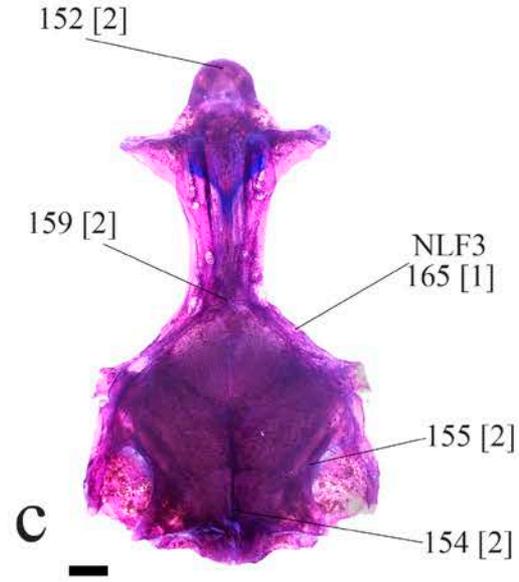
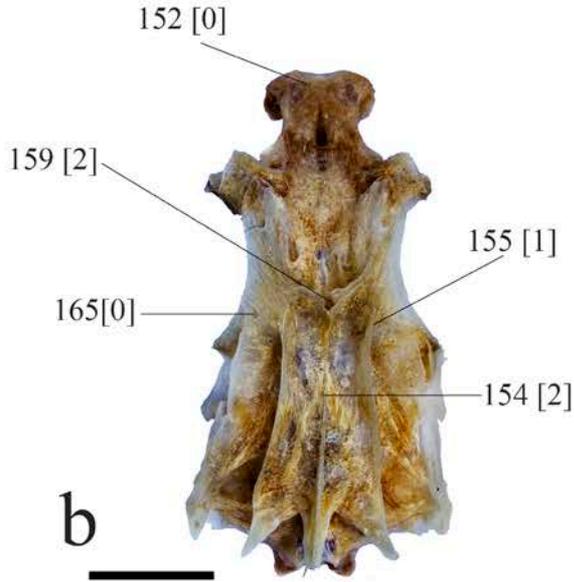
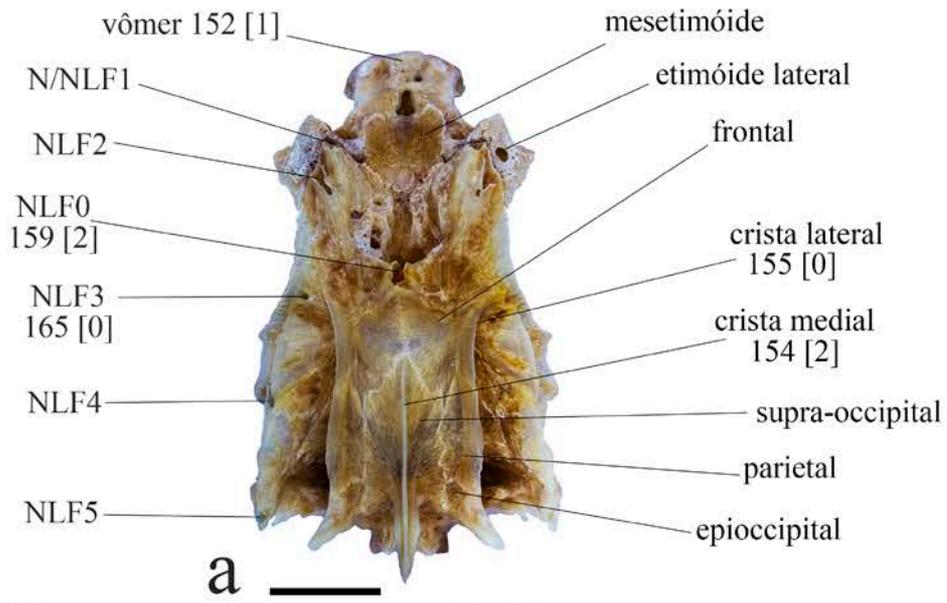


Fig. 40 (página anterior). Neurocrânio, em vista aproximadamente dorsal. a) *Crenicichla lugubris*, MZUSP 89526, 200,0 mm CP; b) *Crenicichla acutirostris*, MZUSP não-catalogado, ca. 220 mm CP; c) *Teleocichla prionogenys*, NRM 41436, 58,8 mm CP; d) *Cichla orinocensis*, MZUSP 111039, ca. 250 mm CP; e) *Acaronia nassa*, MZUSP 111046, 124,4 mm CP. Setas referem-se aos estados de alguns caracteres entre o 152 e 165. N/NLF1 = poro compartilhado pelo canal nasal e frontal; NLF1–5 = *Neurocranial lateralis foramen* 0 – 5. Escalas 10 mm, exceto c) cuja escala é 1 mm.

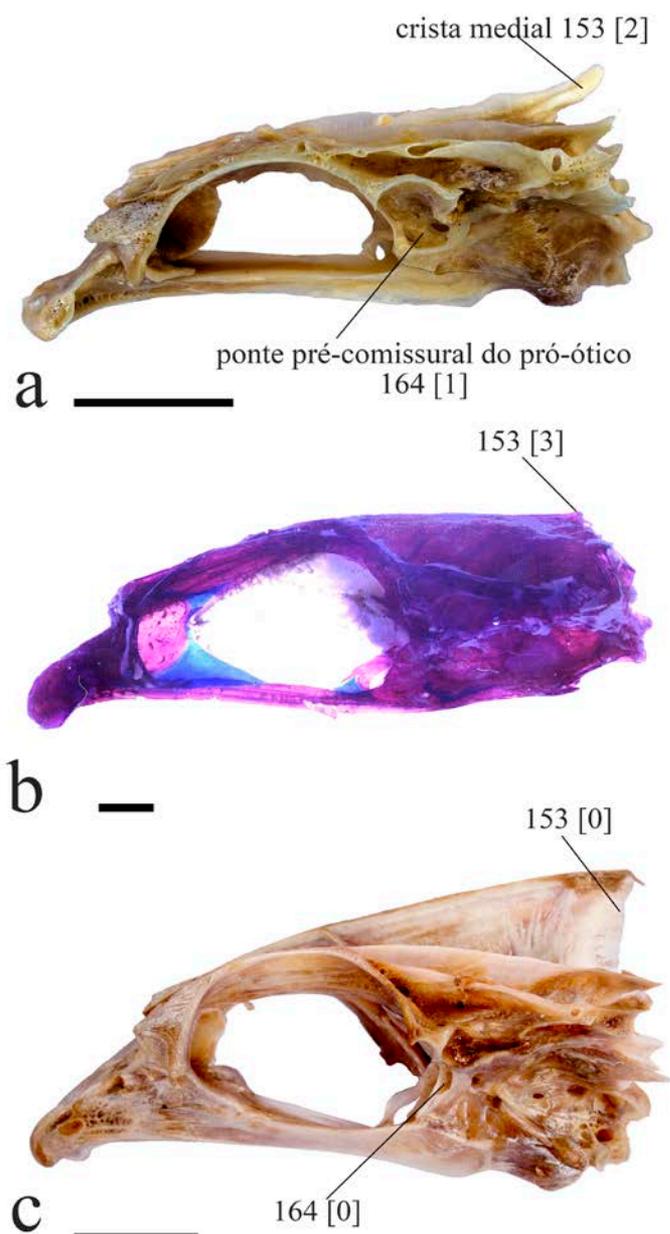


Fig. 41. Neurocrânio em vista aproximadamente lateral. a) *Crenicichla lugubris*, MZUSP 89526, 200,0 mm CP; b) *Teleocichla prionogenys*, NRM 41436, 58,8 mm CP; c) *Cichla orinocensis*, MZUSP 111039, ca. 250 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres entre o 153 e 164. Escalas 10 mm, exceto b) cuja escala é 1 mm.

155. Extensão das cristas laterais epioccipitais. #120 Landim (2006).

[0] estendendo-se até o meio dos ossos frontais (Fig. 40a, d)Kullander, 1986; fig. 100);

[1] estendendo-se até os parietais ou até uma pequena porção mais posterior dos ossos frontais (Fig. 40b, e);

[2] localizada apenas nos epiocipitais (Fig. 40c).

De uma forma geral, as cristas laterais epiocipitais são menos desenvolvidas que a crista medial do neurocrânio. Assim como no caso da crista medial, também ocorre uma variação no desenvolvimento das cristas laterais que está relacionado a uma menor ou maior depressão na cabeça nos táxons analisados. As cristas epiocipitais estendem-se até o meio dos frontais (estado 0) em quase todos os táxons do grupo externo, estado considerado plesiomórfico. No grupo externo, a transformação para o estado 1, caracterizado pela extensão das cristas apenas até os parietais ou até a porção mais posterior dos frontais, resulta em autapomorfias apenas em *Acaronia nassa*, *Dicrossus filamentosus* e *Taeniacara candidi*. No grupo interno, no entanto, a distribuição desse estado é mais ampla. Resulta como sinapomorfia não-ambígua no clado 136 (complexo *missioneira* de espécies) e nos cladogramas 152 e 157, que são agrupamentos menos inclusivos dentro de *Lacustria*. Paralelamente, sustenta um subgrupo de *Wallacia* (clado 165) e ainda pode ser otimizado como sinapomorfia ambígua no clado 115 (espécies de *Lugubria* exceto *C. vittata*) e no clado 133, que inclui *Batrachops* e *Teleocichla*.

Por fim, a extrema redução das cristas laterais, restritas apenas ao epiocipital (estado 2) corresponde a uma sinapomorfia no clado 162 dentro de *Wallacia* e a autapomorfias em *Crenicichla cametana* e *C. acutirostris*. Além disso, o estado 2 pode ser otimizado como uma sinapomorfia ambígua em *Teleocichla* (clado 171).

156. Abertura caudal do miótomo posterior. #15 Kullander (1988, modificado); #4 Stiassny (1990); #30 Kullander (1998); #30 Graça (2008); #50 Musilová *et al.* (2009).

[0] larga (Stiassny, 1990: fig. 7b);

[1] muito reduzida ou ausente

Como mencionado em Kullander (1998, caráter 30), a relação entre os miótomos anterior e posterior e os músculos oculares em Cichlidae já foi estudada com mais detalhe em Oliva & Scorepa (1969). Na grande maioria dos ciclídeos neotropicais o miótomo posterior é desenvolvido (estado 0, considerado plesiomórfico). A redução ou ausência deste miótomo (estado 1) é uma sinapomorfia não-ambígua em Cichlasomatini (clado 93) e *Batrachops* (clado 132), e, paralelamente, como autapomorfias em algumas espécies no grupo externo e interno.

157. Sutura entre vômer e mesetímóide. #12 Kullander (1988); #2 Casciotta & Arratia (1993b); #31 Kullander (1998); #87 López-Fernández *et al.* (2005a); #31 Graça (2008); #52 Musilová *et al.* (2009).

[0] presente (Kullander & Nijssen, 1989: fig. 47);

[1] ausente (Kullander & Nijssen, 1989: fig. 98B; Kullander, 1988: figs. 10, 11).

A ausência de sutura entre o vômer e o mesetímóide (estado 1) já foi discutida e proposta como sinapomorfia em *Teleocichla* por Kullander (1988, caráter 12, “Mesethmoid free from vomer”). Na análise realizada no presente trabalho, o estado é recuperado como sinapomorfia em *Teleocichla*, mas ocorrendo em paralelo como sinapomorfia em Geophagini (com uma reversão no clado 99) e como autapomorfia em *Cichlasoma araguaiense*. Kullander (1988, caráter 12; 1998: 492) sugeriu que a menor associação do vômer com o mesetímóide seria consequência do pequeno tamanho das espécies. No entanto, embora essa correlação pareça existir em relação ao grupo externo, no grupo interno isto não acontece nas espécies de *Wallacia*, que são de pequeno porte mas apresentam a sutura.

158. Aberturas do *Neurocranial lateralis foramen 0* (NLF0), em relação à coalescência ou divergência medial. #4 Stiassny (1991); #34 Kullander (1998); #123 Landim (2006); #34 Graça (2008).

[0] coalescentes, formando uma abertura média (Stiassny, 1991: fig. 1.7b-c, e-f; Kullander, 1988: fig. 11 – *coronalis foramina*).

[1] separadas, nas extremidades dos canais transversais de cada frontal (Stiassny, 1991: fig. 1.7a);

O estado 0, caracterizado pela presença de aberturas coalescentes que formam o *Neurocranial Lateralis Foramen 0* (NLF0, ou *coronalis foramina e.g.* Kullander, 1988), é comum a todos os ciclídeos analisados, exceto *Biotocetus opercularis* e *Apistogramma taeniata*. De acordo com Stiassny (1991) e Kullander (1998), aberturas separadas em cada frontal (estado 1) constituem uma condição plesiomórfica em Cichlidae, presente apenas em *Ptychochromis* e a coalescência medial das aberturas é considerada uma sinapomorfia em todos os ciclídeos exceto *Ptychochromis*. Kullander (1998: 477, caráter 34) indicou a presença do estado 1 apenas em *Biotocetus* e mencionou que esta condição isso poderia ser derivada e correlacionada ao pequeno tamanho do corpo e o pouco desenvolvimento do sistema da linha lateral nestas espécies. Na presente análise, a coalescência medial das aberturas é recuperada como plesiomórfica nos ciclídeos neotropicais e o estado 1 é otimizado como uma sinapomorfia ambígua no clado 107, com uma reversão em *Taeniacara candidi*.

159. Posição relativa da abertura do forâmen NLF0. #116 Landim (2006).

[0] na extremidade anterior da crista medial (Fig. 40d; Stiassny, 1991: fig. 1.7 c, padrão z);

[1] no meio da crista medial (Fig. 40e; Stiassny, 1991: fig. 1.7 f, padrão y);

[2] anterior à crista (Fig. 40a–c; Kullander, 1988: fig. 11).

Os estados 0 e 1 correspondem aos padrões z e y de distribuição do forâmen NLF0 mencionados por Stiassny (1991: 10). O padrão x de Stiassny, por sua vez, corresponde ao estado 1 do caráter anterior, em que as aberturas não estão coalescidas em uma abertura única, mas pareadas. Em todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, assim como em alguns geofagíneos anões, a abertura do NLF0 está situada anteriormente ao fim da crista medial do neurocrânio.

O estado 1 (0>1) é uma sinapomorfia não ambígua no clado 91 (*Chaetobranchius flavescens*, Cichlasomatini e Geophagini), com reversões em um subgrupo de Geophagini (clado 104) e em *Cichlasoma araguaiense*. O estado 2 pode ser otimizado como uma sinapomorfia ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109), e uma convergência no clado 104 (*Biotocus opercularis*, *Apistogramma taeniata* e *Taeniata candidi*) e em *Dicrossus filamentosus*.

160. Expansão da asa dorsal do paraesfenóide. Kullander & Nijssen (1989); #36 Kullander (1998, modificado); #79 López-Fernández *et al.* (2005a); #36 Graça (2008, modificado).

[0] ausente;

[1] presente (Kullander & Nijssen, 1989: fig. 47).

Kullander (1998) relacionou expansão da asa dorsal do paraesfenóide e expansão rostral do basiesfenóide em um mesmo caráter, que considerou sinapomórfico e exclusivo em Acarichthyini (*Acarychthys* e *Guianacara*). López-Fernández *et al.* (2005a), por outro lado, comentou que a expansão do paraesfenóide é comum nos geofagíneos e nem sempre está associada à expansão do basiesfenóide. No presente trabalho também foi observada a independência entre os dois tipos de expansão, embora uma estrutura faça limite com a outra. Dessa forma, o caráter 36 de Kullander (1998) foi desmembrado em dois (caracteres 160 e 161). As expansões do para-esfenóide (caráter 160, estado 1) e do basi-esfenóide (caráter 161, estado 1), como interpretadas aqui, ocorreram em várias espécies e apresentaram distribuição parecida com aquela observada por López-Fernández *et al.* (2005a).

A presença de uma expansão no para-esfenóide (estado 1) representa uma sinapomorfia de um subgrupo de Geophagini (clado 99) e uma autapomorfia em *Crenicara punctulatum* no

grupo externo. No grupo interno distribui-se como sinapomorfia em um subgrupo de *Saxatilia* (clado 129, com reversão em *C. britskii*) e como autapomorfia em *Crenicichla inpa*. É também uma sinapomorfia no clado 133, que reúne *Batrachops* e *Teleocichla*, com reversão em *Crenicichla cametana* e *Teleocichla prionogenys*. Por fim, dá sustentação ao clado 137 dentro de *Lacustria* (com uma reversão em *Crenicichla gaucho*) e corresponde a autapomorfias em *C. compressiceps* e *C. regani*.

161. Expansão do basi-esfenóide. Kullander & Nijssen (1989); #36 Kullander (1998, modificado); #80 López-Fernández *et al.* (2005a); #36 Graça (2008, modificado).

[0] ausente;

[1] presente (Kullander & Nijssen, 1989: fig. 47).

Distintas das transformações do paraesfenóide (ver caráter anterior), as transformações que resultam na expansão no basi-esfenóide são quase todas ambíguas, de acordo com a análise efetuada. A distribuição do caráter é homoplástica e quaisquer combinações de otimização convertem-se em várias convergências e reversões. Assim como a ausência de expansão do paraesfenóide, consideramos aqui a ausência de expansão no basiesfenóide como o estado plesiomórfico. A presença dessa expansão (estado 1) figura como sinapomorfia não ambígua no clado 138, que reúne as espécies de *Lacustria* exceto *Crenicichla* sp. Paraná, com reversão em *C. missioneira*, *C. tendybaguassu* e *C. lacustris*. A otimização do estado 1 realizada também resulta no estado 1 dando sustentação ao clado que inclui *Batrachops* e *Teleocichla* (clado 133), assim como foi discutido no caráter anterior.

162. Sutura entre o eixo vomeriano e a barra paraesfenóide. #8 Stiassny (1991); #37 Kullander (1998); #86 López-Fernández *et al.* (2005a); #37 Graça (2008); #52 Musilová *et al.* (2009).

[0] sindesmótica (Stiassny, 1991: fig. 1.12a);

[1] interdigitada (Stiassny, 1991: fig. 1.12b).

Stiassny (1991) considerou a sutura interdigitada do eixo vomeriano com a barra paraesfenóide (estado 1) como caráter diagnóstico dos ciclídeos neotropicais. Isso foi corroborado por Kullander (1998:477, 490), embora incluindo entre os ciclídeos neotropicais o gênero africano *Heterochromis*. Kullander (1998: 490) também observou algumas reversões do caráter em táxons neotropicais com pequeno tamanho, como *Nannacara*, *Biotocus* e *Dicrosus*. Na análise da distribuição do caráter obtida no presente trabalho, o estado 1 está presente na grande maioria dos táxons neotropicais, sendo recuperado como plesiomórfico nesse nível de abrangência. As transformações para o estado 0 ocorrem, como previstos pelos

autores supracitados, em táxons de pequeno porte, resultando em sinapomorfia não-ambígua no clado 107 (*Biotocetus opercularis*, *Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi*) e no clado 170, que inclui todas as espécies de *Teleocichla*, exceto *Teleocichla* sp. Preta. O estado 0 também pode ser otimizado como uma sinapomorfia ambígua em *Wallacia* (clado 164, com reversão 0>1 no clado 166).

163. Orientação do canal esfenótico-pterótico, ou *pars jugularis*. Greenwood (1986); #85 López-Fernández *et al.* (2005a), #135 Landim (em parte).

[0] moderadamente inclinado em direção ínfero-posterior, ângulo entre 140-160° (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 5A);

[1] inclinado, ângulo de 120° ou menos (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 5B);

[2] aproximadamente reto, ângulo de 180° (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 5C).

A codificação apresentada aqui, assim como a interpretação da variação encontrada nos táxons terminais, aproxima-se bastante daquela realizada por López-Fernández *et al.* (2005a). Geralmente, em espécies com a cabeça alta e bastante comprimida lateralmente, como acontece na maior parte dos táxons de Geophagini analisados e *Retroculus xinguensis*, o canal esfenótico-pterótico é bastante inclinado, formando um ângulo de aproximadamente 120° com a linha horizontal que passa pela eixo do paraesfenóide (estado 1). Por outro lado, em espécies com corpo alongado e cabeça relativamente deprimida, como é o caso da maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, a direção do canal é quase a mesma do eixo horizontal do neurocrânio, formando portanto um ângulo reto. Poucas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* com cabeça um pouco mais alta e comprimida apresentam o estado 0, considerado aqui como plesiomórfico, caracterizando também *Cichla pinima*, *Astronotus ocelatus*, *Biotocetus opercularis*, *Apistogramma taeniata*, *Taeniacara candidi* e os cichlasomatíneos.

O estado 1 distribui-se como autapomorfia de *Retroculus xinguensis* e como sinapomorfia não-ambígua de um subgrupo de Geophagini (clado 101). O estado 2 é otimizado como uma autapomorfia de *Chaetobranchius flavescens*, no grupo externo, e como sinapomorfia ambígua do clado *Crenicichla-Teleocichla*, com reversões resultando em autapomorfias em algumas espécies e em uma sinapomorfia no clado 154.

164. Ponte pré-comissural do pró-ótico. Greenwood (1986); #10 Kullander (1988); #135 Landim (2006, em parte).

[0] curta (Fig. 41c; Greenwood, 1986: fig. 1A,B,D);

[1] comprida (Fig. 41 a; Greenwood, 1986: fig. 1C; Kullander, 1988: figs.10, 12).

Esse caráter foi proposto e discutido por Kullander (1988, caráter 10) como uma sinapomorfia compartilhada pelas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*. De fato, o espaço pré-comissural na maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* é evidentemente mais comprido do que nos demais ciclídeos analisados, com exceção de *Astronotus ocellatus*, que é o único táxon do grupo externo que apresenta o espaço tão comprido quanto no grupo interno. No entanto, pela análise, o estado 1 não foi corroborado como sinapomorfia do clado *Crenicichla-Teleocichla* como um todo, mas sim de alguns de seus grupos de espécies. O estado 1 é uma sinapomorfia em *Wallacia* (clado 164) e no clado 112, que inclui as espécies de *Lugubria*, *Hemeraia*, *Saxatilia* e *Lacustria* (com apenas uma reversão no clado 155). Além disso, a ponte pré-comissural longa representa uma sinapomorfia não-ambígua de um grupo menos inclusivo de *Teleocichla* (clado 167) e uma autapomorfia de *Astronotus ocellatus*.

165. Abertura do canal látero-sensorial do neurocrânio 3 (NLF3). #4 Cichoki (1976, modificado); #124 Landim (2006).

[0] na extremidade distal do canal acessório (Fig. 40a, b, d, e; Kullander & Nijssen, 1989: fig. 47);

[1] ao longo do canal que liga desde o NLF2 ao NLF4, sem formar um canal acessório (Fig. 40c; Kullander, 1988: fig. 11).

A abertura do canal látero-sensorial do neurocrânio 3 (NLF3) situa-se ao longo do canal (estado 1), sem a presença de um canal acessório direcionado lateralmente, apenas em algumas das espécies estudadas, a maioria de pequeno porte. Em espécies-anãs, o espaço interorbital é geralmente reduzido e o neuromasto situa-se mais medialmente, não havendo necessidade de um canal acessório para fazer a ligação entre os neuromastos nesta região. *Crenicichla jegui*, espécie de médio porte, também apresenta um pequeno espaço interorbital e não apresenta o canal acessório, mas isso é provavelmente devido à posição mais dorsal do olho na cabeça. Aqui o estado 1 é indicado também em *Crenicichla multispinosa*, *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena e *Crenicichla chicha*. No entanto, talvez exista uma variação ontogenética em relação à posição do NLF3 e esse resultado seja um artefato, uma vez que os exemplares examinados desses táxons eram relativamente pequenos.

O estado 1 representa uma sinapomorfia não-ambígua em um subgrupo dentro de *Teleocichla* (clado 168). Pode também ser otimizado (utilizando ACTRAN) como sinapomorfia ambígua em *Wallacia* (clado 164, com reversão em *C. notophthalmus*) e, no grupo externo, como sinapomorfia ambígua no clado 107 (reversão em *Apistogramma taeniata*). Por fim, o

estado 1 também aparece como autapomorfias em *Crenicichla jegui*, *C. multispinosa*, *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena e *Crenicichla chicha*.

166. Ligação entre o poro rostral e o forâmen anterior do canal ossificado do nasal. #2 Kullander (1988, em parte, modificado).

[0] poro ligando-se diretamente ou quase diretamente (tubo curto) ao canal ossificado (Fig. 42a–d, h);

[1] poro ligando-se ao canal ossificado por meio de um longo tubo não-ossificado (Fig. 42e–g, i; Kullander, 1988: fig. 23).

Kullander (1998, caráter 2), compôs um padrão geral considerado apomórfico, compartilhado pelas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, a partir da combinação de algumas variáveis. Essas características, no entanto, são consideradas independentes e são codificadas aqui em três caracteres distintos (166, 167 e 170). Além disso, mais dois caracteres relacionados ao complexo nasal são propostos (168 e 169), como complementares às características elencadas por Kullander (1988).

Todos os táxons do grupo externo exceto *Astronotus ocellatus* apresentam o poro rostral na superfície da pele muito próximo da abertura do canal ossificado do nasal, ligando-se diretamente à ele ou então apresentando um tubo curto não-ossificado que faz essa ligação (estado 0). Por outro lado, a grande maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* apresenta o poro rostral deslocado da abertura do canal ossificado, e a ligação entre os dois se dá por um longo tubo não ossificado (estado 1). O estado 0 é plesiomórfico, e uma transformação para o estado 1 no grupo externo resultou em uma autapomorfia de *Astronotus ocellatus*. O estado 1 é confirmado como sinapomorfia não-ambígua do clado que inclui todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* (clado 109). Apenas três reversões neste clado figuram como autapomorfias em espécies de *Crenicichla* com o focinho muito curto e, conseqüentemente, com um encurtamento desse tubo não ossificado: *Crenicichla johanna*, *C. lenticulata* e *C. reticulata*.

167. Abertura do poro rostral. # 2 Kullander (1998, em parte, modificado)

[0] na margem do focinho pós-labial (Fig. 42a–h);

[1] deslocada posteriormente do focinho pós-labial (Fig. 42i).

Em todas as espécies de *Teleocichla* e também em *Crenicichla jupiaensis* e *C. tesay*, o poro rostral, que corresponde à abertura do canal ossificado no nasal para o exterior (caráter 166), está deslocado posteriormente da margem do focinho pós-labial (estado 1). Nas demais

espécies do clado *Crenicichla-Teleocichla*, no entanto, esse poro posiciona-se muito próximo ou na margem do focinho pós-labial (estado 0). O poro rostral situado mais posteriormente também caracteriza vários geofagíneos e *Chaetobranchus flavescens* no grupo externo.

O poro próximo à margem do focinho pós-labial (estado 0) é plesiomórfico e o estado 1 é recuperado na análise como uma sinapomorfia não-ambígua de *Teleocichla* (clado 171), ocorrendo em convergência com as autapomorfias em *Crenicichla jupiaensis* e *C. tesay*. Além disso, no grupo externo, o estado 1 pode ser otimizado como sinapomorfia ambígua em Geophagini (clado 102, com reversão em *Biotodoma wravrini*, *Gymnogeophagus meridionalis* e '*Geophagus*' *brasiliensis*) e como autapomorfia em *Chaetobranchus flavescens*.

168. Forma do canal látero-sensorial nasal ossificado. Ordenado.

[0] curto e bastante curvo (Fig. 42b–e);

[1] moderadamente curto e pouco curvado (Fig. 42f, i);

[2] muito comprido e quase reto (Fig. 42a, g, h).

O canal ossificado do nasal é curto e curvo (estado 0) em espécies de focinho curto, sendo que essa região é delimitada como o espaço entre a margem anterior da órbita e a margem anterior pós-labial da cabeça. No grupo externo, com exceção de *Astronotus ocellatus*, a maioria dos táxons com o focinho curto (apresentando o estado 0) são de pequeno porte, como alguns dos geofagíneos anões e os cichlasomatíneos incluídos; essa correspondência não existe no grupo interno. O canal é muito comprido e quase reto em espécies com focinho comprido, tanto em espécies com a cabeça muito comprida e maxila inferior prognata, quanto em espécies com a cabeça relativamente alta e maxilas isognatas ou lábio superior estendendo-se à frente da inferior (boca subterminal).

O estado 1, em que o canal ossificado também é relativamente curto mas pouco curvado, é intermediário entre essas duas condições extremas. Esse estado é considerado plesiomórfico no nível de abrangência desta análise e caracteriza *Cichla pinima*, *Chaetobranchus flavescens*, *Acaronia nassa* e *Biotocus opercularis* no grupo externo e a maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* que possuem focinho moderadamente curto.

No grupo externo, transformações para o estado 0 foram otimizadas como sinapomorfias-ambíguas no clado 95 (*Cichlasoma araguaiense* e *Australoheros minuano*), clado 105 (*Dicrossus filamentosus* e *Crenicara punctulatum*) e clado 106 (*Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi*) e como autapomorfias em *Astronotus ocellatus* e *Mikrogeophagus ramirezi*. No grupo interno, por sua vez, essas transformações resultaram em sinapomorfia não-ambígua em um subgrupo de *Batrachops* (clado 134) e em um complexo *scottii* de espécies

dentro de *Lacustria*. O estado 2 é otimizado como sinapomorfia ambígua em um subgrupo de Geophagini no grupo externo. No grupo interno, distribui-se em paralelo como sinapomorfia não-ambígua em *Lugubria* (clado 110) e no clado 154 (*Crenicichla tapii* e *Crenicichla tuca*) e como autapomorfias em *Crenicichla macrophthalma* e em outras espécies de *Crenicichla*.

169. Ossificação laminar associada ao canal látero-sensorial nasal.

[0] ossificação lateralmente ao canal ossificado relativamente estreita e com uma ossificação medialmente ao canal ossificado muito reduzida ou ausente (Fig. 42f–i);

[1] ossificação muito reduzida e restrita lateralmente à porção posterior do canal ossificado; sem ossificação medial ao canal ossificado (Fig. 42a, b);

[2] muito expandida lateralmente à porção posterior do canal ossificado e com uma expansão laminar medial conspícua ao lado da porção anterior do canal ossificado (Fig. 42c–e).

O desenvolvimento (comprimento, forma e composição) do canal látero-sensorial nasal e o desenvolvimento da ossificação dérmica, formando uma placa que se funde sob esse canal, não estão estritamente correlacionados. Como exemplo, a maioria dos táxons com o canal curto e curvo (caráter 168 [0]) apresentam a ossificação laminar expandida lateralmente, com uma expansão também medialmente ao canal (estado 2); mas alguns deles, como *Apistogramma taeniata*, possuem apenas uma expansão lateral muito reduzida (estado 1). Por outro lado, todas as espécies do grupo *reticulata* são caracterizadas pela presença do estado 2, porém o canal em apenas três dessas espécies é curto e curvo.

Esse caráter é homoplástico com muitas ambiguidades e qualquer esquema de otimização dos estados promove a ocorrência de várias convergências e reversões. O estado 0 (2>0) como é uma sinapomorfia não-ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109). Transformações do estado 0 para 2 neste clado resultam em sinapomorfias não-ambíguas em *Batrachops* (clado 132) e no complexo *scottii* de espécies dentro de *Lacustria* (clado 160). O estado 2 pode ser otimizado como sinapomorfia ambígua em um subgrupo de *Teleocichla* (clado 173, com reversão em *T. cinderella*). O estado 1 distribui-se paralelamente como autapomorfias em *Crenicichla vittata*, *C. acutirostris*, *C. celidochilus* e *C. igara*.

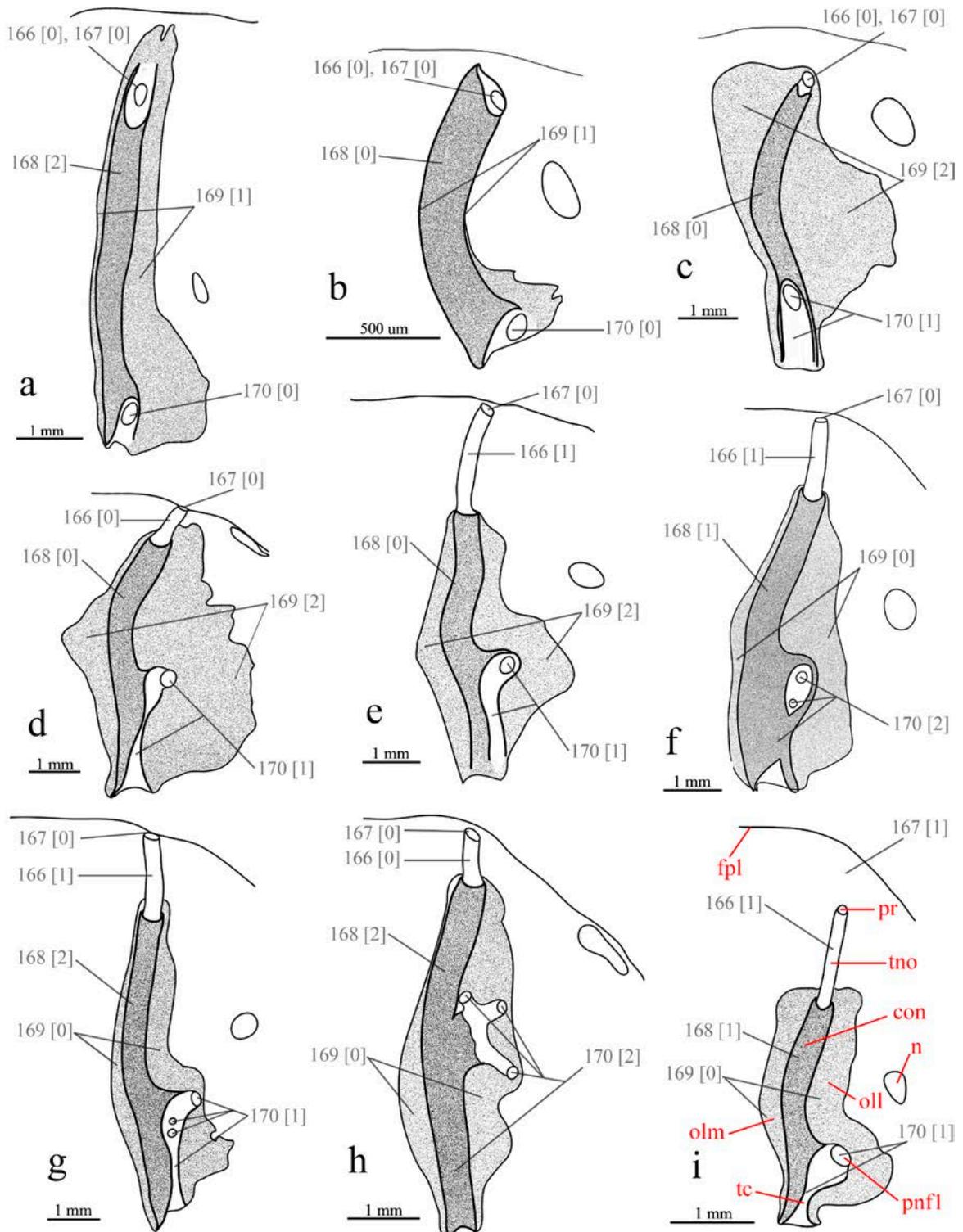


Fig. 42. Desenho esquemático do nasal direito, em vista dorsal: a) *Retroculus xinguensis*, MZUSP 33058, 94,0 mm CP; b) *Apistogramma taeniata*, MZUSP 9219, 24,0 mm CP; c) *Crenicara punctulatum*, FMNH 101912, 78,0 mm CP; d) *Crenicichla reticulata*, MZUSP 33158, 85,1 mm CP; e) *Crenicichla scottii*, MCP 37048, 91,5 mm CP; f) *Crenicichla saxatilis* MZUSP 101130, 102,8 mm CP; g) *Crenicichla macrophthalma*, MZUSP 105713, 117,0 mm CP; h) *Crenicichla lenticulata*, MZUSP 74706, ca. 100,0 mm CP; i) *Teleocichla prionogenys*, NRM 41436, 58,8 mm CP. Setas referem-se aos estados de caráter 166 a 170. fpl = focinho pós-labial, pr = poro rostral, tno = tubo não-ossificado, con = canal ossificado nasal, n = narina, oll/olm = ossificação laminar lateralmente/medialmente ao canal ossificado nasal, tc = tubo cutâneo, pnfl = poro compartilhado pelo nasal e frontal.

170. Composição da parte posterior do canal látero-sensorial nasal e poro(s) associado(s). #2 Kullander (1988, em parte, modificado).

[0] poro abrindo-se diretamente acima do forâmen posterior do canal nasal (Fig. 42a, b);

[1] presença de um tubo coberto por pele na porção posterior do canal nasal e deslocamento anterior do poro (único ou subdividido em pequenos poros) ao longo do tubo cutâneo abrindo-se para o exterior (Fig. 42c–e, g, i);

[2] presença de um tubo coberto por pele na porção posterior do canal nasal e com deslocamento anterior do poro, como no estado 1, mas a cobertura da porção posterior deste tubo é ossificada (Fig. 42f, h).

O poro posterior do canal nasal (N) é compartilhado pelo canal látero-sensorial mais anterior do osso frontal (NFL1). Parte dos táxons do grupo externo compartilham o estado 0, plesiomórfico, caracterizado pela existência de uma abertura (que pode estar subdividida superficialmente em pequenos poros) localizada imediatamente acima do forâmen posterior do canal nasal, bem próxima à abertura anterior do canal frontal. Na maioria dos táxons analisados, no entanto, a abertura compartilhada pelo canal mais anterior do frontal e o canal do nasal está deslocada rostralmente, formando um tubo coberto por pele (não-ossificado superficialmente) e abrindo-se para o exterior através de um poro único ou subdividido em vários poros ao longo desse tubo cutâneo (estado 1).

O estado 2, cuja distribuição é restrita a algumas espécies de *Crenicichla*, também é caracterizado pela formação de um tubo na porção posterior do canal nasal de forma similar ao que ocorre no estado 1, com alguns poros distribuídos ao longo do tubo. Porém, a cobertura da porção posterior desse tubo é mais ou menos ossificada e, conseqüentemente, é possível individualizar a abertura mais posterior daquela na porção mediana do canal nasal (lembrando que, assim como nos estados 0 e 1 essas aberturas podem estar subdivididas superficialmente em pequenos poros). Talvez essa seja a codificação que mais se aproxime do que Kullander (1988: 219, caráter 2) indicou como “three nasal lateralis canal openings...”.

O estado 1 é otimizado como uma sinapomorfia ambígua no clado 92, que reúne a maioria dos táxons estudados, e uma série de convergências e reversões ocorrem no grupo externo. Por sua vez, transformações do estado 1 para o estado 2 ocorrem apenas no clado 109 (*Crenicichla-Teleocichla*), resultando em uma sinapomorfia não-ambígua no complexo *missioneira* de espécies em *Lacustria* (clado 136) e no clado 157 (*Crenicichla jupiaensis* e *Crenicichla* sp. Paranaíba). O estado 2 (1>2) também pode ser otimizado como sinapomorfia ambígua em

Lugubria (clado 110, com reversão em *Crenicichla jegui* e *C. johanna*), além de estar distribuído como autapomorfias em várias espécies de *Crenicichla*.

171. Processo lateral do vômer triangular. #11 Kullander (1988).

[0] ausente (Kullander, 1989: figs. 47, 98);

[1] presente (Kullander, 1988: fig.11).

Esse caráter foi proposto e discutido por Kullander (1988, caráter 11) como sinapomorfia não-ambígua em *Teleocichla*. No presente trabalho, a presença de um processo lateral do vômer triangular é uma sinapomorfia em um subgrupo de *Teleocichla* (clado 169), com reversão em *T. monogramma*. Nesse clado, o processo lateral do vômer, no qual o ligamento palatovomeriano posterior se insere, tem a borda posterior pontuda, aproximadamente triangular. No restante dos ciclídeos examinados o processo lateral do vômer tem a borda posterior arredondada. Dentre esses táxons, aqueles com corpo e cabeça mais altos possuem o processo mais alto e as espécies de *Crenicichla* possuem esse processo mais baixo e mais alongado horizontalmente, com a borda posterior também arredondada, apesar de mais afilada. O processo vomeriano de *Crenicichla compressiceps* é mais similar ao encontrado em *Teleocichla* (estado 1), e a análise indicou tratar-se de uma autapomorfia na espécie.

172. Distância interorbital (DI) em relação ao comprimento do neurocrânio (CN).

[0] DI 2-3 vezes menor que CN (Fig. 43a);

[1] DI 4-8 vezes menor que CN (Fig. 43b, c).

A distância interorbital, medida ponto a ponto, corresponde a menor distância entre as órbitas, medida dorsalmente no osso frontal, enquanto o comprimento do neurocrânio é medido em projeção desde a ponta do vômer até a extremidade posterior dos exoccipitais.

Nos representantes do grupo externo o espaço interorbital é relativamente amplo (estado 0, plesiomórfico), com exceção de *Retroculus xinguensis*, *Geophagus altifrons* e '*Geophagus steindachneri*', caracterizados pelo estado 1 como autapomorfias. Nessas espécies, o espaço entre as órbitas ainda permanece amplo, porém o vômer é mais comprido, provavelmente devido ao alongamento do focinho, responsável por uma menor proporção DO/CN.

A cabeça das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* é mais alongada, devido, principalmente, ao alongamento dos frontais e os olhos estão situados mais dorsalmente na cabeça, tornando a distância interorbital proporcionalmente menor em relação ao comprimento do neurocrânio (estado 1). Esse estado corresponde a uma sinapomorfia não-ambígua no clado 109 (*Crenicichla-Teleocichla*). Reversões para o estado 0, por outro lado, caracterizam

espécies de *Crenicichla* que possuem a cabeça é mais deprimida, os olhos mais laterais e o focinho mais curto. Essas transformações resultaram em sinapomorfias para grupos menos inclusivos de *Crenicichla*: clado 120 (subgrupo de *Lugubria*), clado 129 (subgrupo de *Saxatilia*), clado 134 (*Crenicichla geayi*, *C. semifasciata* e *C. reticulata*) e clado 160 (complexo *scottii* de espécies dentro de *Lacustria*). Por fim, uma reversão origina uma autapomorfia em *Crenicichla tapii*.

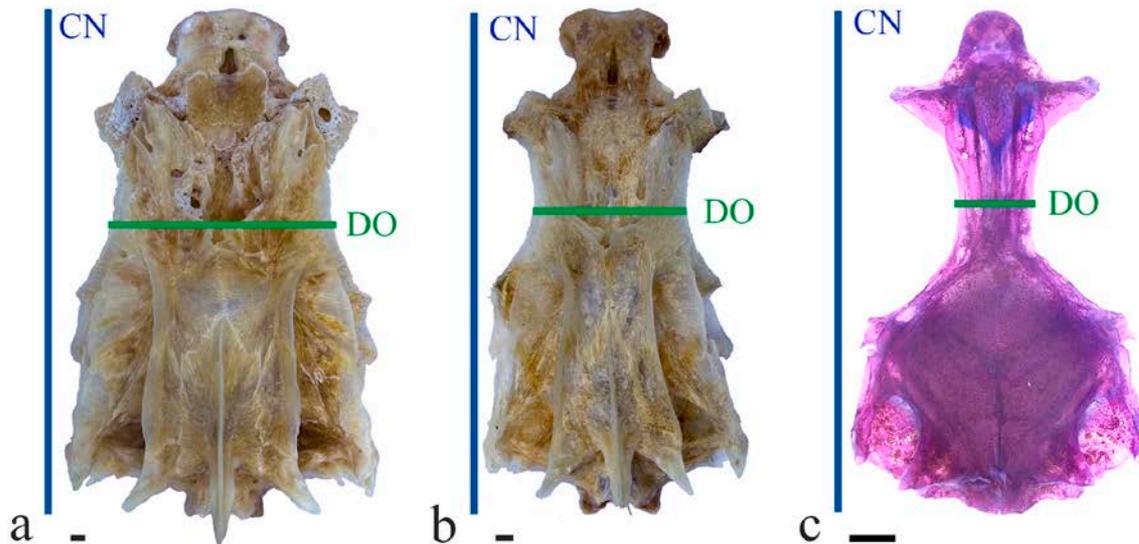


Fig. 43. Crânio, em vista dorsal, ilustrando distância interorbital (DO) em relação ao comprimento do neurocrânio (CN), caráter 172: a) *Crenicichla lugubris*, MZUSP 89526, 200,0 mm CP; b) *Crenicichla acutirostris*, MZUSP não-catalogado, ca. 220 mm CP; c) *Teleocichla prionogenys*, NRM 41436, 58,8 mm CP. Escalas 1 mm.

3.1.10. Arcos branquiais

173. Faringo-branquial 1. #4 Kullander (1988). #104 López-Fernández *et al.*, (2005a).

[0] ossificado (Fig. 47a–c);

[1] cartilaginoso (Figs. 44–46).

Esse caráter foi proposto por Kullander (1988, caráter 4) e recuperado aqui como uma sinapomorfia exclusiva no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109). O faringobranquial 1 cartilaginoso caracteriza todas as espécies deste clado exceto *Crenicichla jupiaensis* e *Teleocichla prionogenys*, exemplares que apresentam o faringobranquial ossificado. Em *Crenicichla empheres* o faringobranquial é ossificado de um lado e cartilaginoso do outro, e o caráter foi codificado como polimórfico mas otimizado como estado 1. No exemplar examinado de *Crenicichla yaha*, o faringobranquial 1 estava deteriorado e não foi totalmente corado, portanto os caracteres 173 e 174 não foram codificados neste táxon. López-Fernández *et al.* (2005a) indicou o estado 1 como sinapomorfia de um clado incluindo as espécies de

Crenicichla e *Biotocetus* (*B. dicentrarchus* analisado). No entanto, os espécimes de *Biotocetus opercularis* analisados apresentaram o faringobranquial 1 ossificado como em outros geofagineos anões.

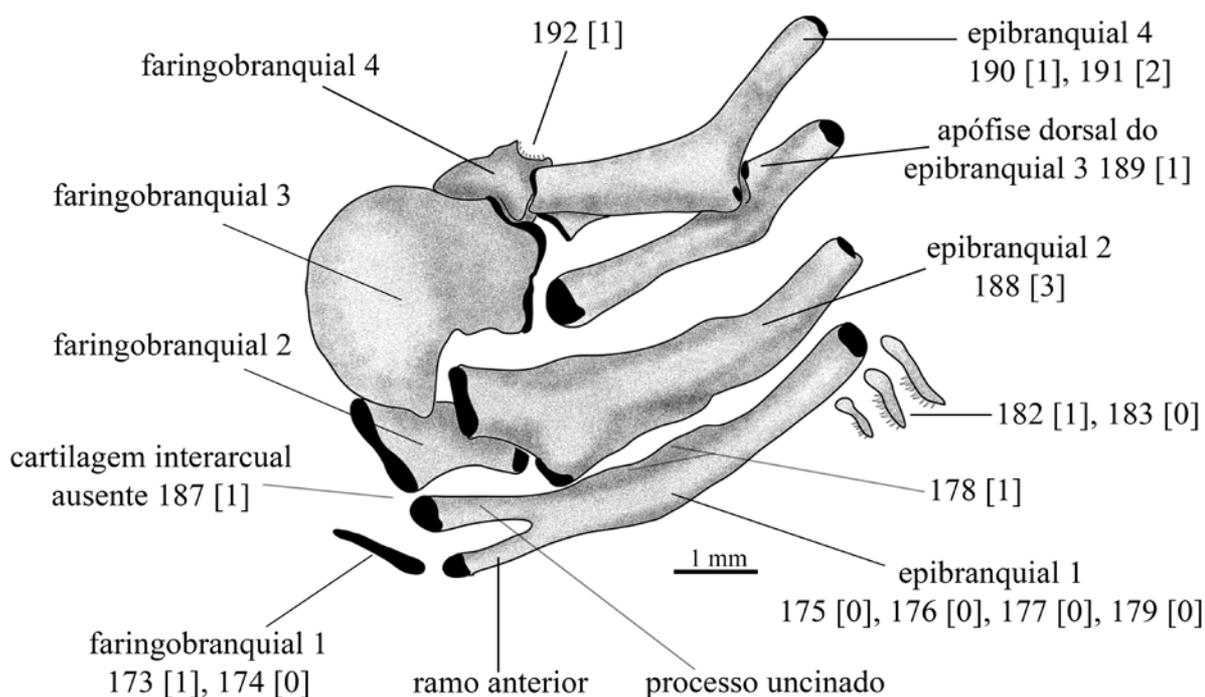


Fig. 44. Desenho esquemático dos elementos faringeanos superiores, em vista ântero-dorsal: *Crenicichla macrophthalmia*, MZUSP 105713, 117,0 mm CP. Setas referem-se aos estados de vários caracteres entre o 173 e 192. Cartilagens em preto.

174. Forma do faringo-branquial 1. #16 Kullander (1988); #105 López-Fernández *et al.* (2005a, modificado).

[0] tubular (Fig. 44; Kullander & Nijssen, 1989: figs. 35, 107, 119);

[1] ligeiramente expandido na porção mais basal (Fig. 46; Kullander & Nijssen, 1986: figs. 36, 39);

[2] triangular, muito expandido basalmente (Fig. 47a; Kullander & Nijssen, 1989: fig. 31);

[3] diminuto (Fig. 45; Kullander, 1988: figs. 17, 18).

López-Fernández *et al.* (2005a) avaliaram a forma do faringobranquial 1 em dois caracteres binários a partir da presença ou ausência de uma expansão lateral na base (caráter 105) e de um achatamento rostrocaudal existente neste osso (caráter 106). Devido a ausência de figuras ilustrativas e de uma discussão da variação ou utilização prévia do caráter, não foi possível resgatar mais informações sobre o critério de codificação desses caracteres. No

presente trabalho, a codificação de vários estados mostra que há uma variação grande em relação à forma do faringobranquial, principalmente da expansão basal que, em geral, é mais achatada e mais expandida rostrocaudalmente. A condição extrema de expansão basal e achatamento rostrocaudal, tornam o faringobranquial 1 um osso aproximadamente triangular (estado 2), e caracteriza apenas *Geophagus altifrons*, *Gymnogeophagus meridionalis*, '*Geophagus*' *steindachneri* e '*Geophagus*' *brasiliensis*. Além disso, a redução do faringobranquial 1 foi confirmada em espécies de *Teleocichla* e de algumas espécies de *Crenicichla* do grupo *wallacii*, originando uma cartilagem diminuta, como já tinha sido observado por Kullander (1988, caráter 16). Dessa forma, é provável que a variação observada por López-Fernández *et al.* (2005a) tenha sido contemplada neste caráter.

Esse caráter apresentou ambiguidade em várias de suas transformações no cladograma e houve dificuldade em relação à sua polarização. Os estados 0 e 1 (faringobranquial tubular e ligeiramente expandido na porção basal) foram indicados como possíveis estados ancestrais e juntos caracterizariam a grande maioria das espécies estudadas. Admitindo-se o faringobranquial 1 tubular como plesiomórfico, há 19 transformações do caráter, das quais 12 dão suporte a grupos no cladograma e apenas quatro destas não são ambíguas. Uma transformação 1>2 resultou em uma sinapomorfia exclusiva em um subgrupo de Geophagini (clado 97, com reversão em *Satanoperca liliti*). O estado 1 (0>1) representa uma sinapomorfia não-ambígua em um subgrupo de *Lacustria* (clado 149), que reúne espécies distribuídas no rio Iguazu e alto rio Paraná, com uma reversão no clado 152. Por fim, o estado 3 (transição 0>3) foi recuperado na análise como uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva de *Teleocichla* (clado 171), assim como proposto por Kullander (1988).

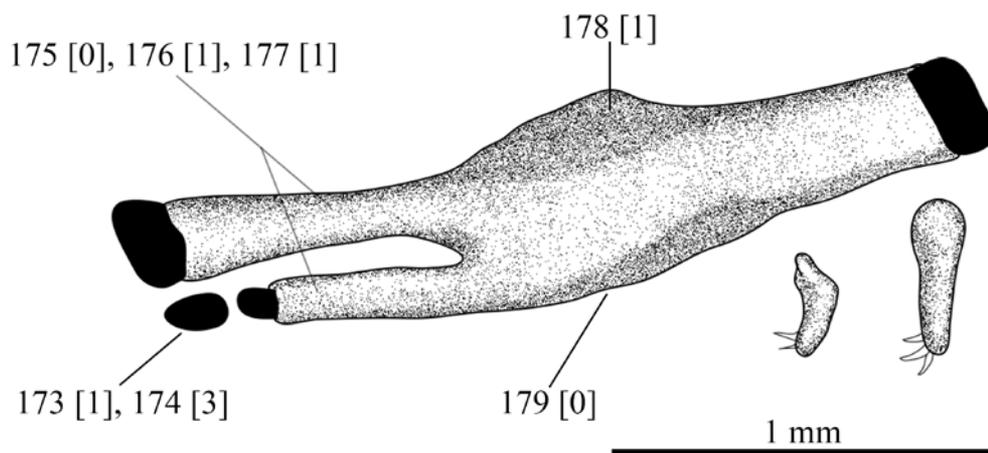


Fig. 45. Desenho esquemático do epibrânquial e faringo-branquial 1, em vista ântero-dorsal: *Teleocichla proselytus*, MZUSP 21852, 56,6 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 173 a 179. Cartilagens em preto.

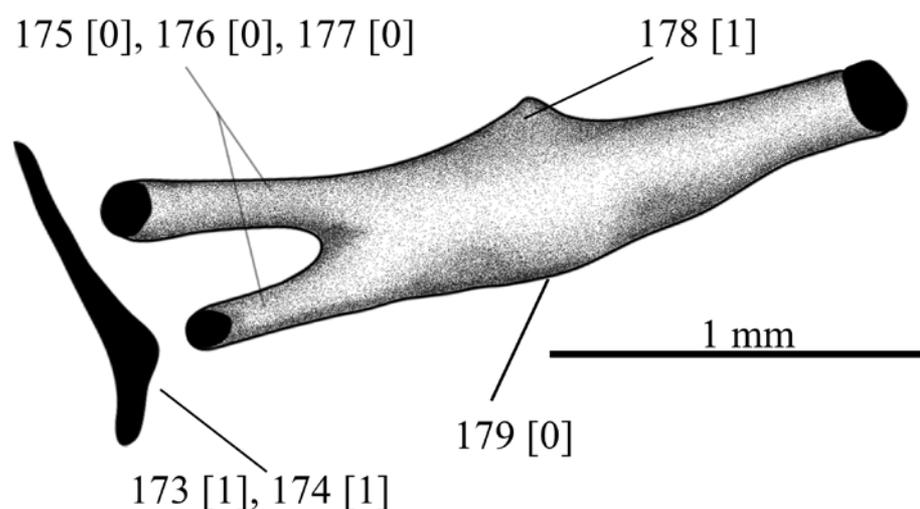


Fig. 46. Desenho esquemático do epibrânquial e faringo-brânquial 1, em vista ântero-dorsal: *Crenicichla wallacii*, MZUSP 55266, 46,9 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 173 a 179. Cartilagens em preto.

175. Comprimento relativo do processo uncinado e do ramo anterior do epibrânquial 1. #31 Cichoki (1976); #1 e 24 Stiassny u(1991); #28 Casciotta & Arratia (1993); #1 Kullander (1998); #98 López-Fernández *et al.* (2005a); #212 Landim (2006); #1 Graça (2008); #32 Musilová *et al.* (2009).

[0] processo uncinado mais longo do que o ramo anterior (Figs. 44, 45, 46 Kullander & Nijssen, 1989);

[1] processo uncinado e ramo anterior aproximadamente com o mesmo comprimento (Fig. 47 a; Kullander, 1986: fig. 107);

[2] processo uncinado mais curto que o ramo anterior (Fig. 47c; Kullander, 1986: fig. 143).

O processo uncinado do epibrânquial situa-se póstero-dorsalmente e se articula com o faringobranquial 2, enquanto que o ramo anterior se articula com o faringobranquial 1. O processo uncinado em *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus* é pouco mais curto que o ramo anterior, correspondendo à condição 2, considerada plesiomórfica segundo Kullander (1998) e Stiassny (1991). O estado 0 representa uma autapomorfia em *Retroculus xinguensis* e uma sinapomorfia ambígua nos ciclídeos neotropicais, exceto *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus* (clado 92). O estado 2 é recuperado na análise como sinapomorfia não-ambígua em Cichlasomatini (clado 93) e em um subgrupo de Geophagini (clado 99, com reversão em *Satanoperca lilith*).

176. Direção do processo uncinado em relação ao ramo anterior do epibrânquial 1. #30 Cichoki (1976, modificado); #3 Kullander (1998, modificado); #97 López-Fernández *et al.* (2005a); #216 Landim (2006); #3 Graça (2008, modificado); #34 Musilová *et al.* (2009, modificado).

[0] direcionado caudalmente, formando um ângulo maior que 15° com o ramo anterior (Figs. 44, 46);

[1] aproximadamente paralelo ao ramo anterior (ângulo entre eles menor que 15°) (Fig. 45).

A codificação utilizada corresponde à de López-Fernández *et al.* (2005a, caráter 97), que difere da realizada por Kullander (1998, caráter 3) por não utilizar mais um estado que caracteriza espécies com o processo uncinado e o ramo anterior recurvados posteriormente. Mesmo com as duas estruturas relativamente recurvadas, elas ainda continuam mantendo suas posições relativas, que é realmente do que trata o caráter.

A maioria das transformações do caráter é ambígua e qualquer combinação utilizada para otimizar os estados resulta em várias reversões e convergências. No grupo externo, a maioria das espécies apresenta o processo uncinado direcionado caudalmente (estado 0, plesiomórfico) e o estado pode ser otimizado como sinapomorfia ambígua no clado 100 (com reversão em *Biotodoma wravrini*) e como autapomorfia em *Acaronia nassa*.

No grupo interno, as poucas transformações não-ambíguas resultam em sinapomorfia nos seguintes grupos menos inclusivos dentro de *Lacustria*: clado 136 (complexo *missioneira* de espécies, com reversão em *Crenicichla tendybaguassu*), clado 156 (*C. haroldoi*, *C. jupiaensis* e *Crenicichla* sp. Paranaíba) e clado 155 (*C. yaha*, *Crenicichla tapii* e *Crenicichla tuca*). Dentre as várias possibilidades de otimização do caráter, a escolhida dá suporte a vários clados do grupo interno. O estado 1 distribui-se como sinapomorfias ambíguas em um subgrupo de *Wallacia* (clado 165 com reversão em *C. wallacii*), em *Batrachops* (clado 132), no clado 126 (*Saxatilis* + *Hemeraia*) e em *Lugubria* (clado 110, com reversões em *C. jegui* e *C. lugubris*).

177. Espessura do processo uncinado em relação à do ramo anterior do epibrânquial 1. #4 Kullander (1998); #100 López-Fernández *et al.* (2005a); #215 Landim (2006); #4 Graça (2008); #35 Musilová *et al.* (2009).

[0] similar (Fig. 44, 46; Kullander, 1986: fig. 107);

[1] mais espesso (Fig. 45; Kullander, 1986: fig. 39; Kullander, 1988: fig. 18);

[2] muito mais espessa, aproximadamente o dobro da espessura do braço anterior (Fig. 47a; Kullander, 1986: fig. 32).

Aproximando-se da codificação realizada por Landim (2006), um estado a mais foi adicionado ao caráter 4 de Kullander (1998), relativizando a maior espessura do processo

uncinado em relação à do ramo anterior, que pode ser um pouco mais espesso ou cerca de duas vezes mais espesso. O processo uncinado mais espesso que o ramo anterior, foi proposto por Kullander (1998) como uma sinapomorfia do clado que ele considerou formado por *Cichla* e *Crenicichla*. No entanto, o estado correspondente na presente análise (estado 1), também compartilhado por *Cichla pinima*, muitas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* e outras do grupo externo, é considerado plesiomórfico.

Processo uncinado com o dobro da espessura do braço anterior (estado 2) caracteriza a maior parte dos geofagineos analisados e o caráter pode ser otimizado como sinapomorfia ambígua no clado 102 (Geophagini). Neste clado, há reversões para o estado 1 em *Acarichthys heckelii* e *Biotoecus opercularis* e uma transformação para o estado 0 no clado 105.

Uma transformação para o estado 0 resulta em uma das duas sinapomorfias não-ambíguas no clado 108, que inclui *Crenicichla macrophthalmia* e *Wallacia*, com uma reversão em *Crenicichla heckeli*. O estado 0 também foi otimizado como sinapomorfia ambígua em *Lugubria* (clado 110, com reversões em *C. jegui* e no clado 118) e em um subgrupo de *Saxatilia* (clado 124, com uma reversão em *C. anthurus*). Por fim, o estado 0 corresponde também a autapomorfias em *Crenicichla semifasciata* e *C. cyclostoma*, *Crenicichla tesay* e *Cichlasoma araguaiense*.

178. Expansão laminar póstero-dorsal na porção posterior do epibrânquial 1. #8 Kullander (1998).

[0] ausente (Fig. 47 a, b);

[1] presente (Fig. 44–46, Fig. 47c, d; Kullander, 1986: fig. 39).

Como comentado por Kullander (1998), a expansão na porção posterior do primeiro epibrânquial serve para fixação do ligamento entre o processo uncinado do epibrânquial e o segundo epibrânquial (Anker, 1989: fig. 8). Está presente na maioria dos táxons analisados e não variou no grupo interno; apresentou muita ambiguidade e pouca significância para a elucidação das relações no nível de abrangência dessa análise.

179. Expansão ântero-ventral do epibrânquial 1. #7 Kullander (1998, modificados); #101 López-Fernández *et al.* (2005a, em parte); #218 Landim (2006); #7 Graça (2008, modificados); #36 Musilová *et al.* (2009).

[0] ausente (Fig. 44 – 46, 47c, d; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 7A);

[1] laminar e muito desenvolvida (Fig. 47a; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 7C);

[2] laminar e pouco desenvolvida;

[3] robusto e bastante reduzido (Fig. 47b; López-Fernández *et al.* (2005a: fig. 7B).

Na maioria dos ciclídeos analisados, incluindo todos os táxons do grupo interno, o epibrânquial 1 não apresenta uma expansão óssea ventral. Essa expansão geralmente origina uma estrutura óssea no lóbulo cutâneo mole dorsalmente situado no primeiro arco branquial em vários Geophagini (ver caráter seguinte). Apenas *Taeniacara candidi* possui expansão ventral do epibrânquial 1, ainda que reduzida, mas não apresenta lóbulo cutâneo bem evidente.

Assim como descrito no caráter 101 de López-Fernández *et al.* (2005a), observa-se que há diferenças no desenvolvimento dessa expansão. Em *Retroculus xinguensis*, há uma extensão ventral do próprio osso epibrânquial 1, que é robusta em vez de laminar e bastante reduzida quando comparada à expansão existente nos geofagíneos (estado 3). A transformação do estado 0 (ausência da expansão, plesiomórfico) para o estado 3, na base do cladograma, resulta em uma autapomorfia nessa espécie. Por outro lado, o estado 3 é otimizado no cladograma como sinapomorfia no clado 105 (*Crenicara punctatum* e *Dicrossus filamentosus*), um subgrupo de Geophagini, mas a partir de uma transição do estado 2 para 1. As expansões nessas duas espécies e a de *R. xinguensis* são semelhantes, mas provavelmente não-homólogas, tanto que Kullander (1998) chegou a propor o caráter 7 como sinapomorfia exclusiva de *Crenicara* e *Dicrossus*. Talvez um estudo do desenvolvimento ontogenético ou funcional dessa estrutura nesses táxons possa trazer mais informações para uma delimitação mais acurada dos estados desse caráter.

O estado 2 caracteriza a maioria das espécies com lóbulo cutâneo no primeiro arco branquial e é recuperado como uma sinapomorfia ambígua de Geophagini (clado 102). Reversões para o estado 0, neste grupo, caracterizam *Acarichthys heckelii* e *Bitoecus opercularis*. Uma transformação para o estado 1, que caracteriza um maior desenvolvimento dessa expansão ventral, resultou em sinapomorfia em um subgrupo de Geophagini (clado 96, transição 2>1).

180. Lóbulo bem desenvolvido dorsalmente no primeiro epibrânquial. #5 Kullander (1998); #101 López-Fernández *et al.* (2005a, em parte); #193 Landim (2006); #5 Graça (2008).

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 47a; Kullander, 1986: fig. 32).

O lóbulo cutâneo forma-se na extremidade ventral da expansão ânteroventral do epibrânquial 1, que possui uma camada cartilaginosa associada, com espessura variável, assim como a expansão ventral do epibrânquial 1 também tem extensão variável (ver caráter

anterior). Os rastros branquiais, nessas espécies, ficam distribuídos na margem do lóbulo, mais ou menos distanciados do osso epibrânquial.

A presença do lóbulo caracteriza as espécies do clado 100 (*Mikrogeophagus ramirezi*, *Biotodoma wravrini*, *Geophagus altifrons*, *Satanoperca lilith*, *Gymnogeophagus meridionalis*, ‘*Geophagus*’ *steindachneri* e ‘*Geophagus*’ *brasiliensis*). Em *Acarichthys heckelii*, também pertencente a esse clado, há uma reversão, já que a espécie não apresenta o lóbulo característico desenvolvido. A presença do lóbulo também ocorre em paralelo como autapomorfia de *Apistogramma taeniata*.

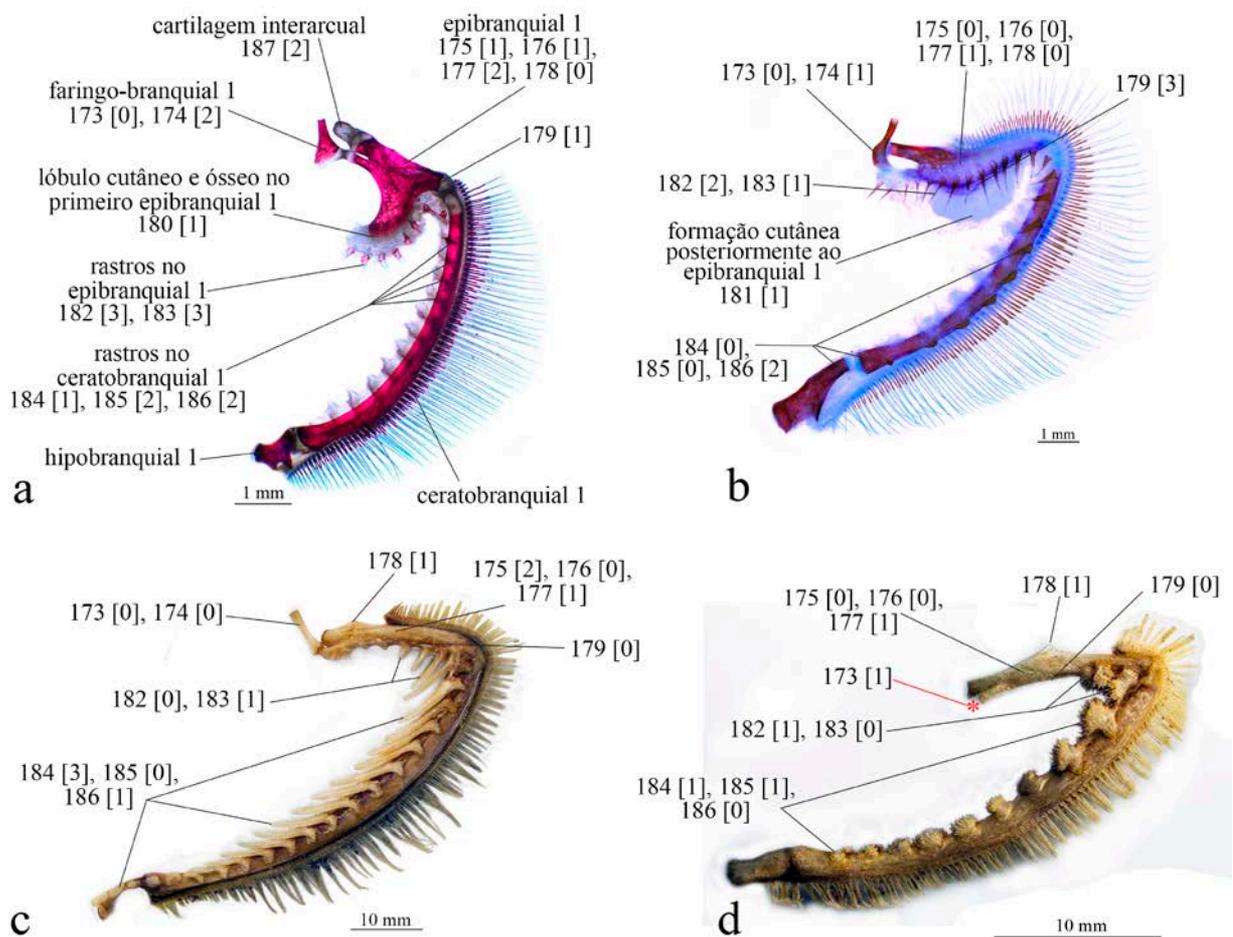


Fig. 47. Primeiro arco branquial, em vista em vista aproximadamente lateral: a) *Geophagus altifrons*, MZUSP 44956, 88,5 mm CP; b) *Retroculus xinguensis*, MZUSP 33058, 94,0 mm CP; c) *Cichla orinocensis*, MZUSP 111039, ca. 250 mm CP; d) *Crenicichla acutirostris*, não-catalogado, ca. 220 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 173 a 187. Asterisco vermelho indica posição do faringo-branquial 1 cartilaginoso.

181. Formação cutânea posteriormente ao epibrânquial.

[0] ausente;

[1] presente (Fig. 47b).

Retroculus xinguensis, *Acarichthys heckelii*, *Biotoecus opercularis* e *Taeniacara candidi* possuem uma formação cutânea na região dorsal dos primeiros arcos branquiais, situada logo posteriormente ao epibrânquial 1. Nessas espécies, os rastros estão situados na extremidade ventral do osso epibrânquial em vez de distanciados desta pelo lóbulo cutâneo característico dos geofagíneos, tratado no caráter anterior. Por outro lado, '*Geophagus*' *steindachneri*, '*Geophagus*' *brasiliensis*, *Satanoperca lilith* e *Apistogramma taeniata* apresentam tanto o lóbulo cutâneo, distanciando os rastros da extremidade do osso epibrânquial, quanto a formação cutânea situada posteriormente ao epibrânquial, estendendo-se em direção ânteromedial por trás dos rastros. Dessa forma, considera-se que a formação cutânea existente em *Retroculus xinguensis* e em outros táxons, não é homóloga ao lóbulo cutâneo característico dos geofagíneos. Consequentemente, essas estruturas são discutidas em dois caracteres independentes.

Além de figurar como uma autapomorfia em *Retroculus xinguensis*, a presença dessa formação cutânea é sinapomórfica em dois subgrupos de Geophagini: clados 98 e 107 (com reversões em *Geophagus altifrons* e *Gymnogeophagus meridionalis*).

182. Rastros branquiais associados ao epibrânquial 1 . #14 Kullander (1998, modificado); #220 Landim (2006); #14 Graça (2008, modificado).

[0] sete ou oito, presentes ao longo do comprimento do epibrânquial (Fig. 47c; Kullander & Nijssen, 1989: fig. 35);

[1] rastros ausentes ou até quatro na porção inferior do epibrânquial (Fig. 47d; Kullander & Nijssen, 1989: fig. 124);

[2] cerca de 13 a 20, ao longo do comprimento do epibrânquial 1 (Fig. 47b);

[3] entre 6 e 15, distanciados do osso epibrânquial pelo lóbulo cutâneo (Fig. 47a).

Este caráter apresenta quase a mesma codificação do caráter 14 de Kullander (1998). No entanto, esse autor incluiu um estado a mais, com o intuito de diferenciar a redução do número de rastros que ocorre em alguns cichlasomatíneos e geofagíneos anões, com nenhum ou apenas um rastro diminuto nesta região, daquela apresentada por outros ciclídeos neotropicais que geralmente apresentam menos de quatro rastros bem desenvolvidos. Optou-se por juntar os dois estados no estado 1, no intuito de obter uma caracterização satisfatória do caráter, utilizando apenas o número e a distribuição dos rastros nessa região, sem incluir as variáveis de formato ou grau de ossificação que foram contempladas no caráter seguinte.

O estado 0 foi otimizado como plesiomórfico, pois está presente em táxons posicionados mais basalmente em Cichlidae, segundo filogenias prévias com maior nível de abrangência

(e.g. *Eetroplus* e *Ptychochromis* – Kullander, 1998; Stiassny, 1991). Dentre os táxons estudados, esse estado caracteriza apenas *Cichla pinima*. A transformação para o estado 1 resulta em uma sinapomorfia ambígua no clado 90. O estado 2 figura como autapomorfia em *Retroculus xinguensis* (0>2) e em *Chaetobranchus flavescens* (1>2). Por fim, o estado 3 representa uma sinapomorfia não-ambígua no clado 100 (com uma reversão para o estado 1 em *Acarichthys heckelii*) e uma autapomorfia em *Apistogramma taeniata*.

183. Forma dos rastros branquiais associados ao epibrânquial 1. #14 Kullander (1998, modificado).

[0] curtos e bem ossificados (Fig. 47d; Kullander & Nijssen, 1989: fig. 45);

[1] relativamente alongados e bem ossificados pelo menos na base (Fig. 47c);

[2] extremamente alongados e finos, bem ossificados (*Chaetobranchus flavescens*).

[3] papiliformes, fracamente ossificados (Fig. 47a; Kullander & Nijssen, 1989: fig. 20);

Em *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima* os rastros são relativamente alongados e bem ossificados (estado 1, plesiomórfico), embora em *Retroculus xinguensis* a extremidade apical dos rastros seja um pouco mais frágil e menos ossificado. O estado 0, caracterizado pela presença de rastros branquiais bem ossificados mas com tamanho reduzido nesta região, representa uma sinapomorfia no clado 90, que inclui os ciclídeos neotrópicos exceto os dois táxons supracitados. O estado 2, caracterizado pela presença de rastros extremamente alongados, é uma autapomorfia em *Chaetobranchus flavescens*. Por fim, transições do estado 0 para o estado 3, com redução da ossificação dos rastros branquiais no epibrânquial 1, resultam em sinapomorfia em dois subgrupos de Geophagini: clado 106 (*Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi*) e clado 100 (com reversão para 0 no clado 104).

184. Rastros branquiais presentes externamente sobre o ceratobrânquial e hipobrânquial 1. #21 Ploeg (1991); #15 Kullander (1998, modificado); #15 Graça (2008).

[0] cerca de 8-12 rastros, presentes também no hipobrânquial (Fig. 47b);

[1] 4 a 10 rastros não se estendendo ao hipobrânquial (Fig. 47d);

[2] apenas 1 ou 2 (raramente 3 ou 4) rastros rudimentares presentes dorsalmente ou rastros ausentes;

[3] 14-17, ou mais que 50 rastros, presentes também no hipobrânquial (Fig. 47c).

O caráter não varia muito no grupo interno, já que na maioria das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* existem até 10 rastros branquiais distribuídos exclusivamente no primeiro

ceratobranquial (estado 1), e apenas algumas espécies que possuem alguns rastros a mais estendendo-se sobre o hipobranquial (estado 0).

A otimização do caráter foi realizada levando em conta principalmente as observações de Kullander (1998), a partir da análise mais abrangente que este autor realizou em ciclídeos neotropicais, já que o estado da raiz é ambíguo, assim como parte das transformações do caráter. O estado 0, que caracteriza *Retroculus xinguensis*, é considerado plesiomórfico e o estado 1 é otimizado como sinapomorfia do clado 90, que reúne as demais espécies analisadas. Reversões do estado 1 para o estado 0 resultam em uma sinapomorfia no clado 103 (*'Geophagus' steindachneri* e *'Geophagus' brasiliensis*) e em autapomorfias em *Acaronia nassa*, *Crenicichla vittata*, *Crenicichla lugubris*, *Crenicichla macrophtalma* e *Crenicichla urosema*. A redução do número de rastros branquiais (transição 1>2) resulta em uma sinapomorfia não-ambígua no clado 107 (*Biotoecus opercularis*, *Apistogramma taeniata* e *Taeniacara*) e o estado 3 aparece como autapomorfias em *Cichla pinima* e *Chaetobranhus flavescens*.

185. Forma dos rastros branquiais associados ao ceratobranquial 1. #16 Kullander (1998); #237 Landim (2006).

[0] finos, longos e subtriangulares (Fig. 47b, c; Kullander & Nijssen, 1989: fig. 14);

[1] curtos, triangulares ou tuberculares (Fig. 47d; Kullander & Nijssen, 1989: fig. 20);

[2] papiliformes e ossificados apenas basalmente (Fig. 47a; Kullander & Nijssen, 1989: fig. 35);

[3] exageradamente alongados e finos (*Chaetobranhus flavescens*).

Apesar de a descrição dos estados deste caráter ser praticamente a mesma do caráter 16 de Kullander (1998), a interpretação da variação encontrada nos táxons terminais não foi a mesma. Os rastros branquiais em *Cichla pinima* e *Retroculus xinguensis* são alongados e finos sobre toda a região dorsal e média da face externa do primeiro ceratobranquial, tornando-se ligeiramente mais curtos apenas mais próximos do hipobranquial (estado 0).

Kullander (1998) considerou que em *Acaronia nassa* e nas espécies de *Crenicichla* examinadas por ele os rastros têm a mesma estrutura daquela encontrada em *Retroculus* e *Cichla*, salientando a variável comprimento (“... more or less elongate”). Algumas espécies de *Crenicichla* possuem alguns rastros ligeiramente mais alongados na região dorsal do ceratobranquial 1, próxima da extremidade do epibranquial 1. No entanto, a variação do comprimento e da forma dos rastros nas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* parece incluir a variação encontrada em *Acaronia nassa* e em *Astronotus ocellatus*, *Australoheros minuano* e

Cichlasoma araguaiense (nas quais o caráter foi codificado por Kullander e também na análise aqui realizada como estado 1). Mesmo com essa variação, esse conjunto de táxons apresenta os rastros distintamente mais curtos do que em *Cichla* e *Retroculus*. Kullander (1998) também considerou que rastros branquiais papiliformes, frágeis e ossificados apenas basalmente (estado 2), caracterizam apenas *Satanoperca* e ‘*Geophagus*’ *steindachneri*, mas na presente análise essa característica se encontra em todos os Geophagini. Por fim, os rastros sobre o primeiro ceratobranquial em *Chaetobranchius flavescens* são extremamente alongados e finos (estado 3).

A reconstrução do caráter no cladograma indica apenas três transformações, não-ambíguas. O estado 0 é plesiomórfico, uma transformação para o estado 1 resulta em sinapomorfia no clado 90, que reúne os ciclídeos neotropicais exceto *Cichla pinima* e *Retroculus xinguensis*, e uma subsequente transformação 1 > 2 resulta em uma sinapomorfia em Geophagini (clado 102). O estado 3 representa uma autapomorfia em *Chaetobranchius flavescens* (transição 1 > 3)

186. Dentição dos rastros branquiais associados à face externa do ceratobranquial 1. #17 Kullander (1998, modificado).

[0] presente, em toda a região exposta dos rastros branquiais (Fig. 47d);

[1] presente, apenas na face medial dos rastros (Fig. 47c; Kullander & Nijssen, 1989: fig. 14);

[2] ausente (Fig. 47a, b).

Kullander (1998) codifica a dentição dos rastros branquiais em todos os arcos branquiais em um só caráter, mas a partir de padrões que diferenciam o primeiro ceratobranquial dos demais. Realmente, existem diferenças na configuração do primeiro arco, tanto em relação ao formato quanto à denticulação dos rastros, como se no primeiro arco branquial existisse uma condição “mais especializada” e nos demais houvesse uma condição mais generalizada entre os diferentes grupos de ciclídeos. No presente trabalho a forma (caráter 185) e a dentição (este caráter) dos rastros ficou restrita aos rastros distribuídos externamente no primeiro arco branquial, limitando a comparação de forma a evidenciar essa “especialização” e evitar possíveis problemas de homologia. Dessa forma, os estados relacionados a este caráter não têm correspondência com os estados discutidos em relação ao caráter 17 por Kullander (1998).

Os rastros branquiais externamente sobre o primeiro arco branquial em *Astronotus ocellatus*, *Acaronia nassa*, *Cichlasoma araguaiense*, *Australoheros minuano* e todas as espécies do grupo interno exceto *Teleocichla monogramma* e *T. centisquama* possuem denticulos em toda a região exposta (estado 0). Em *Cichla pinima* e *Chaetobranchius flavescens*, os denticulos ficam restritas à face interna do rastro branquial (estado 1),

distribuídas ao longo de todo o comprimento do rastro, que é comparativamente alongado (ver caráter 185).

A ausência de rastros branquiais sobre a face externa do ceratobranquial 1 (estado 2) caracteriza todas as espécies de Geophagini. Kullander (1998) mencionou que *Retroculus* (*R. lapidifer*) possui dentição reduzida quando comparada aos outros táxons com rastros denticulados. Os exemplares de *Retroculus xinguensis* examinados apresentam reduzido número de dentículos na extremidade apical dos rastros distribuídos sobre a face externa e interna do segundo e terceiro ceratobranquiais, sobre a face externa do quarto ceratobranquial e sobre a face interna do primeiro ceratobranquial. No entanto, os dentículos estão ausentes nos rastros distribuídos sobre a face externa do primeiro ceratobranquial e sobre a face interna do quarto ceratobranquial, logo o caráter foi codificado como estado 2. *Teleocichla monogramma* é a única espécie do grupo interno que não apresenta dentículos nos rastros da face externa do ceratobranquial 1 que, entretanto, existem nos rastros existentes na face interna do osso, assim como nos demais arcos branquiais. O caráter não pode ser avaliado em *Teleocichla centisquama* por conta do estado de preservação do exemplar diafanizado.

Uma transformação do estado 0 para 2, com a perda dos dentículos nos rastros, resultou em uma sinapomorfia não-ambígua em todos os Geophagini (clado 102) e uma transformação não-ambígua de 0 para 1 resultou em uma autapomorfia em *Chaetobranchius flavescens*. As outras transformações são ambíguas, inclusive na raiz, que foi otimizada como estado 0, com duas transformações para o estado 1, como autapomorfias em *Retroculus xinguensis* e em *Cichla pinima*, e uma transformação para o estado 2 como sinapomorfia ambígua no clado 174 (*Teleocichla monogramma* e *T. centisquama*).

187. Cartilagem interarcual, entre o processo uncinado do epibrânquial 1 e o faringobranquial 2. #5 Kullander (1988); #22 Kullander (1998); #103 López-Fernández *et al.* (2005a); #217 Landim (2006); #22 Graça (2008); #46 Musilová *et al.* (2009).

[0] presente, globular (Kullander, 1986, Fig. 107);

[1] ausente (Fig. 44);

[2] presente, longa (Fig. 47a).

Kullander (1988, 1998) discutiu o caráter no contexto das relações de *Crenicichla* e *Teleocichla* com os demais ciclídeos e das relações gerais em Cichlidae, respectivamente. Cartilagem interarcual diminuta e globular (condição 0) é considerada plesiomórfica e está presente em *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima*, *Astronotus ocellatus*, nos Cichlasomatini incluídos, em *Mikrogeophagus ramirezi* e em *Biotocus opercularis*. Na análise a condição 1

(ausência de cartilagem interarcual) foi recuperada como sinapomorfia não-ambígua nas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* (clado 109), como previamente proposto por Kullander (1988). A ausência de cartilagem também é uma autapomorfia em *Dicrossus filamentosus*. Transformações de uma cartilagem globular e diminuta (condição 0) para uma cartilagem longa (condição 2) resultaram em uma autapomorfia em *Chaetobranchus flavescens* e em sinapomorfia não-ambígua nos clados 99 e 106, dois subgrupos de Geophagini.

188. Expansão óssea e cartilagem associada ventralmente ao epibrânquial 2. #9 Kullander (1988); #102 López-Fernández *et al.* (2005a).

[0] expansão óssea desenvolvida, cartilagem restrita à borda ventral do epibrânquial (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 8C);

[1] expansão óssea reduzida e triangular, cartilagem bastante reduzida e restrita à extremidade ventral do epibrânquial (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 8A);

[2] extremamente desenvolvidas, cartilagem muito expandida ventralmente (López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 8D);

[3] epibrânquial 2 alongado medialmente e baixo, com expansão óssea reduzida e sem cartilagem na borda ventral (Fig. 44; López-Fernández *et al.*, 2005a: fig. 8B).

Na maioria dos ciclídeos analisados, o epibrânquial 2 é relativamente alto e curto em relação ao seu eixo látero-medial, apresentando uma cartilagem ventro-medial que se articula com o faringobrânquial 2 e uma cartilagem ventral associada ao epibrânquial 1 ou, em alguns táxons, com uma formação cutânea existente entre os epibrânquiais 1 e 2. Essa condição (0) é plesiomórfica e está presente em alguns táxons do grupo externo.

Em *Cichla pinima*, a expansão ventral é reduzida e triangular, com uma cartilagem pequena e restrita à região ventral (condição 1, autapomórfica na espécie). A condição 2 corresponde ao maior desenvolvimento da expansão óssea, que se estende mais ventralmente, apresentando uma cartilagem ventral expandida. Transformações da condição 0 para 2 foram otimizadas como sinapomorfias ambíguas em dois subgrupos de Geophagini: clado 107, com reversão em *Taeniacara candidi*, e clado 98, com reversões em '*Geophagus*' *steindachneri* e *Gymnogeophagus meridionalis*. Essa condição também é autapomórfica em *Chaetobranchus flavescens*, embora ainda exista uma dúvida se o maior desenvolvimento da expansão ventral do osso é homóloga ao dos geofagíneos, uma vez que não é acompanhada pela expansão ventral da cartilagem associada.

Kullander (1988) propôs a ausência de cartilagem na borda ventral do epibrânquial 2 como sinapomorfia em *Crenicichla*, mas considerou incerta a polarização do caráter. Essa

característica é codificada aqui como parte da condição 3, que foi recuperada na análise como uma sinapomorfia não-ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla*, pela transição a partir do estado 0. Nessas espécies, o epibrânquial 2 é alongado medialmente e apresenta uma expansão óssea ventral reduzida; a cartilagem ventral está ausente, restando apenas a cartilagem ventromedial que se articula com o faringobrânquial 2. Algumas reversões para o estado 0 resultaram em autapomorfias em algumas espécies do grupo. Nessas espécies, o alongamento do epibrânquial 2 é relativamente menor e existe uma cartilagem bastante reduzida na borda ventral, aproximando-as da configuração encontrada em parte do grupo externo.

189. Apófise dorsal do epibrânquial 3. #17 Kullander (1988).

[0] em posição medial ou ligeiramente lateral (Kullander, 1983: figs. 17, 19)

[1] em posição claramente lateral (Fig. 44; Kullander, 1988: fig. 18).

A apófise dorsal é um processo ósseo do epibrânquial 3 que se articula com o epibrânquial 4. Kullander (1988) propôs e discutiu a condição 1 como uma sinapomorfia em *Teleocichla*. No entanto, a variação encontrada em relação à forma do epibrânquial 3 nas espécies de *Teleocichla* e nas espécies de *Crenicichla* se sobrepõem. Todas essas espécies apresentam a apófise do epibrânquial 1 posicionada mais lateralmente, próximo à extremidade que se articula com o ceratobrânquial. Isso pode estar correlacionado ao alongamento em direção medial dos epibrânquiais que ocorre nesse grupo, em maior ou menor grau dependendo da espécie. Dessa forma, a condição 1 é considerada aqui uma sinapomorfia não-ambígua no clado *Crenicichla-Teleocichla* e não apenas em *Teleocichla*. Há transformações convergentes no grupo externo, resultando em autapomorfias em *Australoheros minuano*, *Apistogramma taeniata*, *Dicrossus filamentosus*, *Mikrogeophagus ramirezi* e *Geophagus altifrons*. Nesses táxons, no entanto, o posicionamento mais lateral da apófise assemelha-se ao das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, mas o epibrânquial 3 é relativamente mais curto.

190. Expansão dorsal na extremidade lateral do epibrânquial 4.

[0] presente;

[1] ausente (Fig. 44).

A expansão nessa região é mais desenvolvida, com formato aproximadamente retangular, nos táxons terminais com corpo alto e cabeça alta e comprimida lateralmente. Está presente também, porém menos desenvolvida, como uma protuberância sem formato definido ou aproximadamente triangular, em parte dos táxons terminais com corpo baixo e alongado (estado 0) e na outra parte a expansão no epibrânquial 4 está ausente (estado 1).

No grupo externo, transformações para o estado 1 resultaram em autapomorfias em *Cichla pinima*, *Acaronia nassa* e *Satanoperca lilith*, e em uma sinapomorfia no clado 106 (*Apistogramma taeniata* e *Taeniaraca candidi*). A perda da expansão dorsal do epibrânquial 4 foi otimizada como sinapomorfia no clado 109 (*Crenicichla-Teleocichla*). Reversões foram otimizadas dentro desse grupo como sinapomorfias ambíguas no clado 128 (com reaparecimento do estado 1 em *C. britski*), no clado 133 (*Batrachops* + *Teleocichla*, com transições 0>1 em *C. cametana* e *T. prionogenys*) e no clado 137 (subgrupo de *Lacustria*, com transições 0>1 em *C. missioneira* e *C. celidochilus*). Por fim, ainda dentro do grupo interno, reversões para o estado 0 também correspondem a autapomorfias em *Crenicichla compressiceps* e *C. anthurus*.

191. Expansão laminar dorsomedial no epibrânquial 4. #108 López-Fernández *et al.* (2005a).

[0] ampla, destacando-se do contorno do epibrânquial (López-Fernández *et al.*, 2005a:fig. 9b);

[1] estreita, acompanhando o contorno do epibrânquial (López-Fernández *et al.*, 2005a:fig. 9a);;

[2] ausente (Fig. 44).

López-Fernández *et al.* (2005a) caracterizaram a maioria dos táxons terminais analisados com o estado 0 e restringiu o estado 1 às espécies de *Cichla* e o estado 2 a todas as quatro espécies de *Crenicichla* analisadas. No entanto, observou-se aqui uma grande variação dentro do clado 109, com a ocorrência dos três estados dentro deste grupo. A presença de uma expansão estreita acompanhando o contorno do epibrânquial 4 (estado 1) é um estado plesiomórfico, compartilhado geralmente por espécies relativamente baixas, mas com cabeça comprimida lateralmente. Espécies com corpo e cabeça altos geralmente apresentam essa expansão laminar mais desenvolvida e aproximadamente retangular ou convexa (estado 0), enquanto que em espécies com corpo baixo e cabeça deprimida, a expansão geralmente está ausente (estado 2).

A distribuição desse caráter no cladograma é bastante complexa e envolve várias transformações, incluindo convergências e reversões em vários grupos e autapomorfias em vários táxons terminais no grupo interno. Vale destacar, no entanto, duas transformações não-ambíguas do estado 0 para 2: uma resultando em uma sinapomorfia no clado 111, que reúne as espécies de *Lacustria* e *Lugubria*, e outra resultando em uma sinapomorfia em *Batrachops*. Além disso, uma transformação para o estado 1 (0>1) resulta em uma sinapomorfia não-ambígua em *Saxatilia* (clado 125)

192. Número de concavidades na zona desgastada da margem posterior da quarta placa superior de dentes faringeanos. Casciotta & Arratia (1993a), #17 Casciotta & Arratia (1993b); #21 Kullander (1998); 113 López-Fernández *et al.* (2005a); #203 Landim (2006); #21 Graça (2008); #45 Musilová *et al.* (2009).

[0] três ou mais (Casciotta & Arratia, 1993a: fig. 12c);

[1] dois;

[2] uma ou nenhuma (Casciotta & Arratia, 1993a: fig. 12a, b).

A margem posterior do quarto faringobranquial em *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus* apresenta três ou mais concavidades na zona desgastada (estado 0). Embora dois dos exemplares examinados de *Acaronia nassa* possuíssem três concavidades nessa região, um terceiro exemplar apresentou dois e, portanto, o caráter, nesta espécie, foi codificado como polimórfico (0&1). *Cichlasoma araguaiense* e *Australoheros minuano* apresentam duas concavidades (estado 1). Os geofagíneos (*Geophaginae sensu* Kullander, 1998) e as espécies do grupo interno apresentam apenas uma concavidade ou essa concavidade está ausente (estado 2). Neste último caso, os denticulos que ficariam distribuídos na parte interna da concavidade (quando presente) estão na margem posterior do osso, que apresenta uma leve curvatura.

Na presente análise cladística, o estado 0 foi recuperado como plesiomórfico, assim como em estudos prévios em Cichlidae (*e.g.* Casciotta & Arratia, 1993b; Kullander, 1998). No entanto, todas as transformações do caráter resultantes da análise são ambíguas. O estado 1 aparece em Kullander (1998) como sinapomorfia em Cichlasomatinae e o estado 2 como sinapomorfia em Geophaginae, mas com convergência em *Crenicichla* e outros grupos menos inclusivos de Cichlasomatinae. Por outro lado, em López-Fernández *et al.* (2005a), o estado 2 sustenta a tribo Geophagini, que seria constituída por espécies de Geophaginae (*sensu* Kullander, 1998) e *Crenicichla*. Landim (2006), em sua tese ainda não publicada, corroborou o posicionamento de *Crenicichla* em Geophagini, também sustentado pela presença de apenas uma concavidade no faringobranquial 4.

Na presente análise, no entanto, o estado 2 não foi corroborado como sinapomorfia em um grupo formado exclusivamente pelos geofagíneos e o clado *Crenicichla-Teleocichla*. A otimização realizada aqui resultou em três transformações, com o estado 1 compartilhado pelas espécies do clado 93 (Cichlasomatinae *sensu* Kullander, 1998) e o estado 3 correspondendo a sinapomorfias ambíguas convergentes em Geophagini (clado 102) e no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109).

193. Placas de dentes no ceratobranquial 4. #39 Cichoki (1976); #3 Stiassny (1991); #12 Kullander (1998); López-Fernández *et al.* (2005a); #236 Landim (2006); #10 Graça (2008, modificados); #38 Musilová *et al.* (2009).

[0] ausentes;

[1] presentes e separadas dos rastros branquiais (Stiassny, 1991, Figs. 1.6a).

Caracteres referentes às placas de dentes no ceratobranquial 4 (estado 0) foram discutidos mais amplamente por Cichoki (1976), Stiassny (1991) e Kullander (1998). A ausência dessas placas foi considerada uma sinapomorfia em Pseudocrenilabrinae por Kullander (1998), mas distribui-se também na linhagem neotropical de Cichlidae. No nível de abrangência da presente análise, placas de dentes no ceratobranquial 4 (estado 1) constituem uma condição plesiomórfica, que caracteriza a grande maioria dos táxons terminais.

A ausência de placas dentíferas (estado 0) é compartilhada pelas espécies do clado 91, que inclui todo o grupo externo, exceto *Retroculus xinguensis*, *Cichla pinima* e *Astronotus ocellatus*, com reversões no clado 95 (*Cichlasoma araguaense* e *Australoheros minuano*) e no clado 100 (com subsequente reaparecimento do estado 0 em *Satanoperca lilith*). Além disso, distribui-se paralelamente como autapomorfias em *Astronotus ocellatus*, em algumas espécies de *Crenicichla* e de *Teleocichla centisquama*.

194. Dentículos unicuspidados nos rastros branquiais externos do ceratobranquial 4. #110 López-Fernández *et al.* (2005a).

[0] presentes;

[1] ausentes.

A ausência de dentículos unicuspidados nos rastros branquiais externos do ceratobranquial 4 foi considerado sinapomórfico no clado SBT (Small Bodied Taxa – ou táxons-anões) na análise com base em dados exclusivamente morfológicos de López-Fernández *et al.* (2005a: fig. 1A), mas esse clado apresentou baixo suporte e não foi corroborado por outras análises no mesmo trabalho. Na presente análise, o estado 1 caracteriza quase os mesmos táxons do clado SBT de López-Fernández *et al.* (2005a), mas também *Teleocichla cinderella*, *T. centisquama* e *T. monogramma*. No entanto, esse estado apresenta-se como uma sinapomorfia não-ambígua em Geophagini (clado 102, com reversões no clado 103 e em *Geophagus altifrons*) e no clado 172, que inclui as espécies de *Teleocichla* supracitadas.

195. Microbranquiospinhos na face externa do primeiro arco branquial. #196 Landim (2006).

[0] ausentes;

[1] presentes.

Apenas *Cichla pinima* e *Acaronia nassa* possuem microbranquiospinhos no primeiro arco branquial, característica autapomórfica nessas espécies.

196. Microbranquiospinhos presentes do segundo ao quarto arcos branquiais. #29 Kullander (1988, em parte), #17 Ploeg (1991); Kullander (1990a, 1990b); #13 Kullander (1998); #13 Graça (2008); #40 Musilová *et al.* (2009) – modificados.

[0] presentes, regularmente distribuídos na face lateral (externa) do segundo ao quarto arcos branquiais.

[1] ausentes, ou presentes apenas em alguns microbranquiospinhos, distribuídos irregularmente em uma pequena porção da face externa do segundo e/ou terceiro arcos branquiais.

[2] presentes, regularmente distribuídos nos dois lados de cada arco branquial.

Stiassny (1991) e Kullander (1998, caráter 13) discutiram com algum detalhe a estrutura, modificações e distribuição dos microbranquiospinhos nos ciclídeos. Kullander (1998) considerou presença e forma do caráter, mas também discutiu a distribuição dessas estruturas nos diferentes arcos branquiais. Kullander (1998) indicou ausência de microbranquiospinhos do segundo ao quarto arcos branquiais (estado 1) em *Mikrogeophagus*, e em outros táxons de Geophagini (*‘Geophagus’ steindachneri*, *Apistogramma*, *Crenicara*, *Dicrossus*, *Guianacara*) e *Nannacara* (Cichlasomatini).

Os exemplares de *Crenicara punctulatum* examinados possuem microbranquiospinhos regularmente distribuídos na face externa do segundo ao quarto arcos branquiais (estado 0), bem como a maioria das espécies do grupo externo e várias espécies do grupo interno. Embora a maioria das transformações desse caráter tenha sido ambígua, inclusive na raiz, o estado 0 foi otimizado como plesiomórfico levando em conta os comentários de Stiassny (1981) e Kullander (1998).

Entre os táxons do grupo externo analisados, a ausência de microbranquiospinhos em *Apistogramma taeniata*, *Dicrossus filamentosus*, *‘Geophagus’ steindachneri* foi confirmada bem como em *Retroculus xinguensis* e *Taeniacara candidi*. Em um dos exemplares de *Mikrogeophagus ramirezi* foi constatada a presença de poucos microbranquiospinhos rudimentares, irregularmente distribuídos na parte externa da porção mediana e dorsal do segundo e terceiro ceratobranquiais e em outro microbranquiospinhos foram observados apenas na parte externa da porção mediana do segundo ceratobranquial. O caráter, portanto, também foi codificado como estado 1. A distribuição do estado 1 no grupo interno apresentou-

se bastante complexa, envolvendo convergências e reversões para o estado 0 em diferentes linhagens. Uma dessas transformações (1>0) que resulta em uma sinapomorfia não-ambígua em *Saxatilia* (clado 125). Microbranquiospinhos distribuídos regularmente nos dois lados de cada arco branquial (estado 2) caracteriza apenas *Cichla pinima* e é considerado uma autapomorfia da espécie.

197. Forma dos microbranquiospinhos. #13 Kullander (1998, modificado).

[0] somente com dentículos laterais;

[1] com dentículos laterais e na face exposta (Kullander, 1986: fig. 14);

[2] microbranquiospinhos relativamente grandes, com muitos dentículos em toda a superfície (Kullander, 1986: fig. 18).

As três transformações que ocorreram foram ambíguas e otimizadas como autapomorfias convergentes em *Cichla pinima* (0>1), *Astronotus ocellatus* e *Chaetobranchius flavescens* (0>2).

198. Rastros branquiais situados lateralmente no quinto ceratobranquial, ou ceratobranquial 5. #18 Kullander (1998); #111 López-Fernández *et al.* (2005a); #239 Landim (2006); #18 Graça (2008).

[0] ausentes;

[1] presentes (Pellegrin, 1904: fig. 25).

'*Geophagus*' *steindachneri*, '*Geophagus*' *brasiliensis*, *Apistogramma taeniata*, *Taeniacara candidi* e as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* possuem rastros branquiais ossificados lateralmente no quinto ceratobranquial. Kullander (1998) indicou presença de rastros no ceratobranquial 5 em *Retroculus* (*R. lapidifer* examinado por ele) e em algumas espécies de *Gymnogeophagus*. No entanto, não foram encontrados rastros no quinto ceratobranquial dos exemplares de *Retroculus xinguensis* e *Gymnogeophagus meridionalis* examinados. López-Fernández *et al.* (2005a) mencionaram a presença deles também em *Mikrogeophagus altispinosus*, mas não em *M. ramirezi*.

Apenas três transformações ocorreram no cladograma, correspondendo a sinapomorfias não-ambíguas no clado *Crenicichla-Teleocichla* (clado 109), do clado 103 ('*Geophagus*' *steindachneri* e '*Geophagus*' *brasiliensis*) e no clado 106 (*Apistogramma taeniata* e *Taeniacara candidi*).

199. Inserção do ligamento central. #11 Kullander (1998); #209 Landim (2006); #10 Graça (2008, modificados); #38 Musilová *et al.* (2009).

[0] na cartilagem central (Stiassny, 1991, Fig 1.9a);

[1] no hipobranquial 3 (Stiassny, 1991, Fig 1.9b).

O ligamento central já foi discutido e ilustrado por Kullander (1998) e Stiassny (1991), respectivamente. Kullander (1998) escolheu dividir seus caracteres 10 e 11 (forma e inserção anterior do ligamento central) por considerar que o ligamento central bifurcado pode estar inserido no hipobranquial exclusivamente, no ceratobranquial 4 ou principalmente no hipobranquial 3, mas também na cartilagem central. Aqui não foi possível delimitar todas essas variações de inserção do ligamento central, logo optou-se pela codificação pelos padrões mais gerais. Em todos os táxons terminais com ligamento central sem bifurcação anterior, a inserção do ligamento ocorre exclusivamente na cartilagem central. Em táxons terminais com placa faríngeana alta, curta e robusta, o ligamento central é bifurcado desde a sua porção mais posterior e insere-se exclusivamente no hipobranquial 3. Nos demais táxons com o ligamento central bifurcado, essa bifurcação geralmente ocorre mais anteriormente. Nesse caso, a inserção anterior do ligamento também ocorre no hipobranquial 3, mas é difícil delimitar o exato lugar onde esse ligamento se bifurca e, com isso, conseguir individualizar a sua parte médio-posterior e definir se há conexão ventral entre o ligamento e a cartilagem central.

O estado 1 foi proposto como sinapomorfia em “Cichlasomineos + Heroineos” (*sensu* Kullander, 1998), e isso foi recuperado na presente análise (sinapomorfia não-ambígua do clado 95). No grupo externo, esse estado também caracteriza *Astronotus ocellatus*, *Biotocus opercularis* e *Crenicara punctulatum*. No grupo interno, o ligamento central bifurcado com inserção no hipobranquial 3 corresponde a sinapomorfias não-ambíguas no clado 133 (*Batrachops* + *Teleocichla*, com reversões em *T. gephyrogramma* e *T. prionogenys*) e em um subgrupo de *Lacustria* (clado 137, com reversão no clado 148 e reaparecimento no clado 152). Além disso, o estado 1 é otimizado como autapomorfias em *Crenicichla urosema* e *C. heckeli*.

200. Forma da margem posterior da placa faríngeana inferior, formada pelos ceratobranquiais 5. #19 Kullander (1998); #205 Landim (2006); #19 Graça (2008).

[0] em forma de “V” alongado (Kullander, 1986: fig. 21; Burress, 2015: fig. 1a, b);

[1] em forma de “V”, com dentes marginais laterais ligeiramente mais posteriores do que os dentes mediais (Burress, 2015; fig. 1e);

[2] aproximadamente reta (Fig. 48. a, b; Kullander, 1986: fig. 19; Burress, 2015: fig. 1f);

[3] convexa (Fig. 48. c–g; Burress, 2015: fig. 1c)

O formato e dentição da placa faringeana inferior dos ciclídeos, contemplados nos caracteres 200 e 201, estão fortemente correlacionadas com a dieta e ocupação diferencial de habitats. A “mandíbula” faringeana funciona como um eficiente processador de alimentos relacionados à uma dieta específica, podendo existir inclusive substituição de dentes ao longo da ontogenia e variação populacional do caráter dependendo do ambiente em que essas populações se encontram (*e.g.* Meyer, 1990; Hulsey *et al.*, 2006; Muschick *et al.*, 2011). Especialização alimentar e compartilhamento de recursos parecem ter sido processos decisivos para a especiação desses peixes, principalmente nas linhagens restritas geograficamente. Vários estudos trataram da distribuição ou discutiram a função adaptativa do aparato faringeano no contexto filogenético de Cichlidae (*e.g.* Liem, 1973; Muschick, Indermaur & Salzburger, 2012; Arbour & López-Fernández, 2014; Burress, 2015a; Burress, 2015b). Estudos mais recentes têm correlacionado o caráter diretamente com a dieta, estabelecendo guildas tróficas, com a morfologia da placa faringeana e outras características adaptativas em espécies de *Crenicichla* (Burress *et al.*, 2013, 2015). As otimizações das transformações ambíguas desses caracteres, que ocorreram abundantemente no cladograma, foram realizadas utilizando DELTRAN (delays the transformation), dando prioridade às convergências. Isso porque os estudos supracitados já demonstraram que essas transformações são convergentes à luz de filogenias utilizando dados morfológicos e moleculares com diferentes níveis de abrangência e estão fortemente correlacionadas com a ecologia desses peixes.

O estado 2 inclui grande parte da variação do caráter, que não pôde ser satisfatoriamente separada em dois ou mais estados, e caracteriza a maioria das espécies analisadas. Essas espécies podem ser classificadas em diferentes guildas tróficas (ver classificação de táxons do grupo externo e alguns do grupo interno em Burress, 2013, 2015a, 2015b), mas a maioria delas são omnívoras pelo menos em parte de seus ciclos de vida. Espécies nas quais o caráter foi codificado com esse estado apresentam a placa faringeana mais larga que comprida ou aproximadamente tão comprida quanto larga e diferentes tipos de dentes cobrindo a região póstero-medial da placa. Em várias espécies dos grupos *reticulata* (*sensu* Ploeg, 1991), *lugubris* (*sensu* Kullander, 1997) e *saxatilis* (*sensu* Ploeg, 1991), cujo caráter também foi codificado com o estado 2, a margem posterior da placa faringeana não é exatamente reta mas ligeiramente côncava com a parte lateral situada posteriormente à parte medial. Em várias espécies dos rios do Sudeste e Sul do Brasil, por sua vez, há uma pequena invaginação ântero-medial na área mais mediana da margem posterior (Fig. ?a, b). Este estado foi otimizado no cladograma como plesiomórfico.

Transformações convergentes para o estado 1 ocorrem em *Retroculus xinguensis*, *Acarichthys heckelii*, *Crenicichla jegui* e *C. vittata* e correspondem a autapomorfias nessas espécies. Espécies caracterizadas como tendo a margem posterior da placa em forma de “V” (estado 1) apresentam os dentes látero-posteriores bastante deslocados posteriormente em relação aos dentes mediais e a placa faríngeana é tão comprida quanto larga (*R. xinguensis*, *A. heckelii* e *C. vittata*) ou pouco mais larga que comprida (*C. jegui*). *Crenicichla vittata* e *C. jegui* alcançam um porte relativamente grande (~20-30 cm de comprimento padrão) e são piscívoras quando adultas. A margem posterior da placa faríngeana tem a forma de “V” alongado (estado 0) em *Chaetobranchius flavescens*, *Cichla pinima* e *Satanoperca lilith*. A placa faríngeana nessas espécies é bastante alongada como um todo, também os braços posteriores são relativamente mais alongados.

Margem posterior convexa da placa faríngeana (estado 4) caracteriza espécies cuja dieta inclui ou é baseada principalmente em itens duros. Transformações do estado 2 para 3 ocorreram paralelamente em várias linhagens, resultando em autapomorfias em *Astronotus ocellatus*, *Crenicichla heckelii*, *C. urosema*, *C. jurubi*, *C. hadro stigma*, *C. minuano*, *C. jupiaensis* e *C. cyclostoma* e em sinapomorfia não-ambígua no clado 103 (*Geophagus brasiliensis* e *G. steindachneri*). Além disso, na otimização realizada, foi recuperado o estado 3 como sinapomorfia ambígua de *Teleocichla* (clado 171, com subsequente reversão 3>2 no clado 173). A placa faríngeana dessas espécies é espessa e muito robusta com braços anterior e posteriores curtos e é coberta por dentes papiliformes ou molariformes na região pósteromedial.

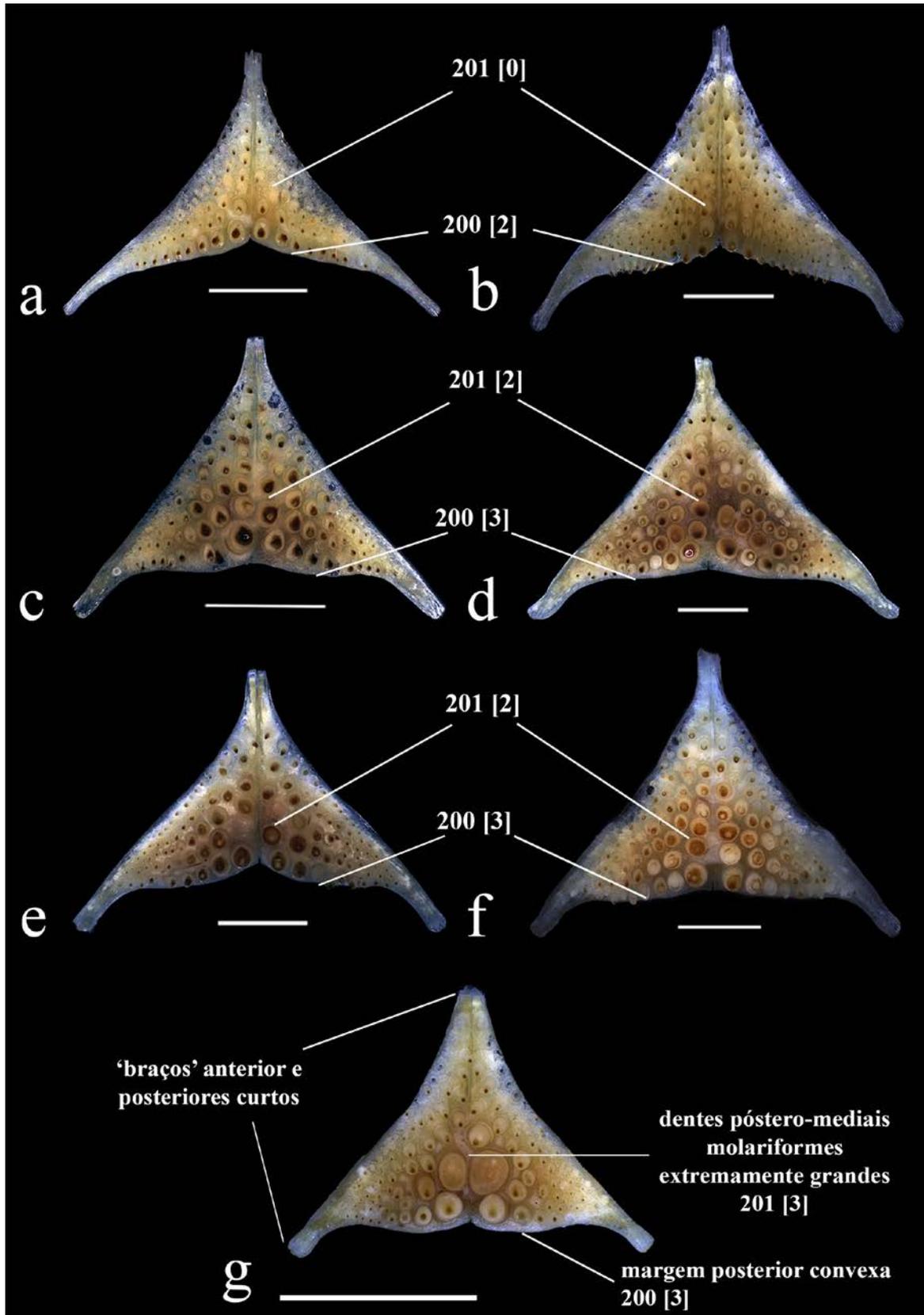


Fig. 48. Placa faringeana inferior, em vista dorsal: a) *Crenicichla iguassuensis*, NUP 6694, 106,9 mm CP; b) *Crenicichla* aff. *iguassuensis*, NUP 1795, 125,8 mm CP; c) *Crenicichla tesay*, NUP 3751, 97,2 mm CP; d) *Crenicichla* aff. *tesay* BIG LIPS, NUP 591, 152,3 mm CP; e) *Crenicichla tapii*, NUP 1788, 134, 6 mm CP; f) *Crenicichla tuca*, NUP 1795C, 128, 0 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 200 e 201. Escalas 10 mm.

201. Molarização dos dentes póstero-mediais da placa faringeana inferior. Barel *et al.* (1977: fig. 57; 207 Landim (2006).

[0] ausente, apenas dentes cuspidados (Fig. 48a, b);

[1] dentes papiliformes (Burress, 2015: fig. 1f);

[2] dentes molariformes (Fig. 48c–f);

[3] dentes molariformes, com até 4 dentes extremamente grandes na área posteromedial da placa (Fig. 48g; Burress, 2015: fig. 1c).

Ausência de molarização (condição 0) contemplou uma grande amplitude de variação que não possibilitou caracterizar satisfatoriamente diferentes estados utilizando apenas informação morfológica (*i.e.* sem considerar dieta ou classificação trófica). Espécies exclusivamente piscívoras (*Cichla pinima*), zooplantívoras (*Chaetobranchus flavescens*) e algumas espécies omnívoras do grupo externo (*Retroculus xinguensis*, *Biotodoma wravrini* e *Satanoperca lilith*) possuem numerosos dentes uni- ou bicuspidados, com pouca ou nenhuma diferenciação de tamanho entre os dentes da região póstero-medial e os dentes laterais e anteriores da placa, sendo todos igualmente pequenos. Em *Acaronia nassa*, *Mikrogeophagus ramirezi*, *Dicrossus filamentosus*, *Biotoecus opercularis*, *Apistogramm taeniata*, *Taeniacara candidi* e todas as espécies de *Crenicichla* também caracterizadas pelo estado 0, os dentes são bicuspidados na região póstero-medial, com uma cúspide retrorsa mais desenvolvida e dentes com uma única cúspide antrorsa na região anterior e lateral da placa faringeana. Geralmente, espécies com esse tipo de dentição são omnívoras pelo menos nos estágios iniciais de desenvolvimento ontogenético e invertívoros ou piscívoros facultativos quando adultos (Burress *et al.*, 2015).

Dentes são considerados papiliformes (condição 1) quando não apresentam compressão lateral e são relativamente mais largos do que os dentes no estado 0 e possuem cúspide, mesmo que desgastada, voltada dorsalmente. Essa é uma condição sinapomórfica no clado 95 (*Cichlasoma araguaiense* e *Australoheros minuano*), no clado 98 (subgrupo de Geophagini, com reversão para 0 em *Satanoperca lilith*) e autapomórfica em algumas espécies do grupo externo e do grupo interno a partir de uma transição do estado 0 para o estado 1. Por outro lado, essa condição também caracteriza as espécies do clado 131 (espécies de *Batrachops* exceto *Crenicichla cyclostoma*) e *Teleocichla prionogenys*, a partir de transições do estado 3 para 1 e de 2 para 1, respectivamente.

O estado 2 caracteriza as espécies com dentes grandes, molariformes e sem cúspide na região póstero-medial da placa faringeana. Este estado distribui-se paralelamente como autapomorfia em *Geophagus brasiliensis* (transição 1>2) e em *C. heckeli*, *C. jurubi* e *C.*

hadrostigma (transições 0>2). Também é recuperado mediante a análise como sinapomorfia não-ambígua no clado 152, que reúne algumas espécies do rio Iguaçu (transição 0>2), e do clado 170, que reúne as espécies de *Teleocichla* exceto *Teleocichla* sp. Preta (transição 3>2).

Por fim, o estado 3 corresponde ao mais alto grau de molarização dos dentes faríngeanos observado neste estudo, resultando inclusive numa conspícua redução do número de dentes na região póstero-medial da placa por conta do diâmetro dos dentes. É uma autapomorfia em *Crenicichla minuano* (transição 0>3), *C. yaha* (2>3) e *C. jupiaensis* (0>3), mas também resulta como sinapomorfia não-ambígua no clado 133, que reúne *Batrachops* e *Teleocichla*. Apesar de sinapomórfico neste clado, o estado 3 caracteriza apenas *Crenicichla cyclostoma* e *Teleocichla* sp. Preta, ambas aparecendo como grupos-irmãos das demais espécies de *Batrachops* e *Teleocichla*, respectivamente. No clado sequencial menos inclusivo de *Batrachops* (clado 131), há uma transformação para o estado 1 e nos cladogramas menos inclusivos de *Teleocichla* ocorrem transformações 3>2 (clado 170) e reversão para o estado 0 (clado 173).

Analisando a distribuição do caráter no gênero *Crenicichla*, é possível inferir que a molarização dos dentes faríngeanos está associada com preferência alimentar por itens duros, ou “durophagia” (ver Wainwright, 2006), principalmente em ambientes reofílicos e com substrato rochoso. As informações disponíveis sobre alimentação das espécies caracterizadas pelo mais alto grau de molarização apontam a preferência por animais com conchas e/ou casulos, como moluscos, gastrópodes e larvas de tricópteros (*e.g.* Lucena & Kullander, 1992; Burrell *et al.*, 2013; Casciotta *et al.*, 2013, Piálek *et al.*, 2015; Varella *et al.*, no prelo).

202. Séries de dentes no faringobranquial 2. #198 Landim (2006); #29 Chakrabarty (2007).

[0] dois;

[1] um;

[2] três ou mais.

Três ou mais séries de dentes no faringobranquial 2 é uma condição sinapomórfica não-ambígua que caracteriza *Teleocichla* (com reversão em *T. prionogenys*) e o clado 163 (*Crenicichla compressiceps*, *C. heckeli* e *C. urosema*). No entanto, transformações da condição 0 para 1 ou para 2 ocorrem paralelamente em diversos táxons terminais do grupo externo e grupo interno.

3.1.11. Arco hióide

203. Espinho do urohial. #18 Kullander (1988, em parte).

[0] presente (Fig. 49a–d);

[1] extremamente reduzido ou ausente (Fig. 49e).

A morfologia do urohial tem sido utilizada e discutida por alguns autores (e.g. Stiassny, 1982, Kullander, 1988) para inferir sobre as relações de *Crenicichla* com *Cichla* e das relações de *Teleocichla*. López-Fernández *et al.* (2005a), no entanto, considerou que o urohial apresenta uma variação muito grande a ponto de não possibilitar um esquema de codificação satisfatória, logo não incluiu qualquer caráter relacionado a esta estrutura. Realmente existe uma variação grande na morfologia do urohial, principalmente em relação à extensão longitudinal das suas abas laterais e/ou crista medial e grau de ossificação geral dessas lâminas. Talvez isso seja devido à influência do grau de desenvolvimento dos músculos ventrais da região anterior do corpo na ossificação dessa estrutura. No entanto, alguns caracteres (203, 204 e 205) puderam ser satisfatoriamente codificados e são informativos para as relações no grupo interno.

Os ciclídeos tipicamente possuem um espinho na porção anterior do osso urohial, imediatamente posterior à bifurcação anterior do osso, de onde saem os ligamentos que se conectam aos hipohiais ventrais. A extrema redução ou ausência do espinho anterior do urohial (estado 1) foi proposto por Kullander (1988) como sinapomorfia no gênero *Teleocichla*, o que foi corroborado na presente análise. Esse estado também é observado em *Acarichthys heckeli* e *Crenicichla hadrostigma* dentre os táxons analisados, correspondendo a autapomorfias nessas espécies. Caracteres do urohial não puderam ser codificados em *Crenicichla hu* (ausência de material).

204. Direção do espinho do urohial. #10 Stiassny (1991); 25 Casciotta & Arratia (1993b); #25 Kullander (1998); #246 Landim (2006); #25 Graça (2008).

[0] posterior ou dorsal (Fig. 49 a, b);

[1] rostral (Fig. 49c–e; Stiassny, 1982: fig. 10b).

[-] inaplicável, para espécies sem espinho.

Stiassny (1982, 1987, 1991) e Kullander (1988, 1998) consideraram o espinho do urohial direcionado rostralmente como uma sinapomorfia em *Cichla* e *Crenicichla*. De fato, *Cichla pinima* e a maioria das espécies de *Crenicichla* possuem o espinho urohial direcionado rostralmente; em *Cichla pinima*, este processo é mais alto e mais encurvado para frente do que em *Crenicichla*. Os exemplares de *Astronotus ocellatus* e *Chaetobranchius flavescens* examinados também apresentaram o espinho ligeiramente voltado para frente e o caráter foi codificado como estado 1, embora a curvatura do espinho seja menos acentuada do que em *Crenicichla*. As espécies restantes, que incluem os ciclasomatíneos, geofagíneos e várias espécies de *Crenicichla* apresentam espinho em direção dorsal ou posterior. Em *Teleocichla*,

Acarichthys heckeli e *Crenicichla hadrostigma* o caráter não foi codificado porque o espinho é reduzido ou está ausente (caráter 203).

O caráter variou tanto no grupo externo quanto no grupo interno de forma homoplástica e mediante a análise o estado 1 não foi recuperado como sinapomorfia de um clado constituído exclusivamente por *Cichla* e *Crenicichla-Teleocichla*. Há uma transformação para o estado 1 no clado 89, que engloba todas as espécies analisadas exceto *Retroculus xinguensis*, e reversões 1>0 ocorrem no clado 94, resultando em uma sinapomorfia compartilhada pelos ciclasomatines e geofagines, e em *Wallacia* (clado 164, com uma transformação para o estado 1 em *Crenicichla wallacii*). Além disso, reversões para o estado 0 ocorrem paralelamente em outros grupos menos inclusivos de *Crenicichla* (nós 152, 156 e 161) e em *Crenicichla cyclostoma*, *C. lacustris*, *C. multispinosa* e *C. jurubi*.

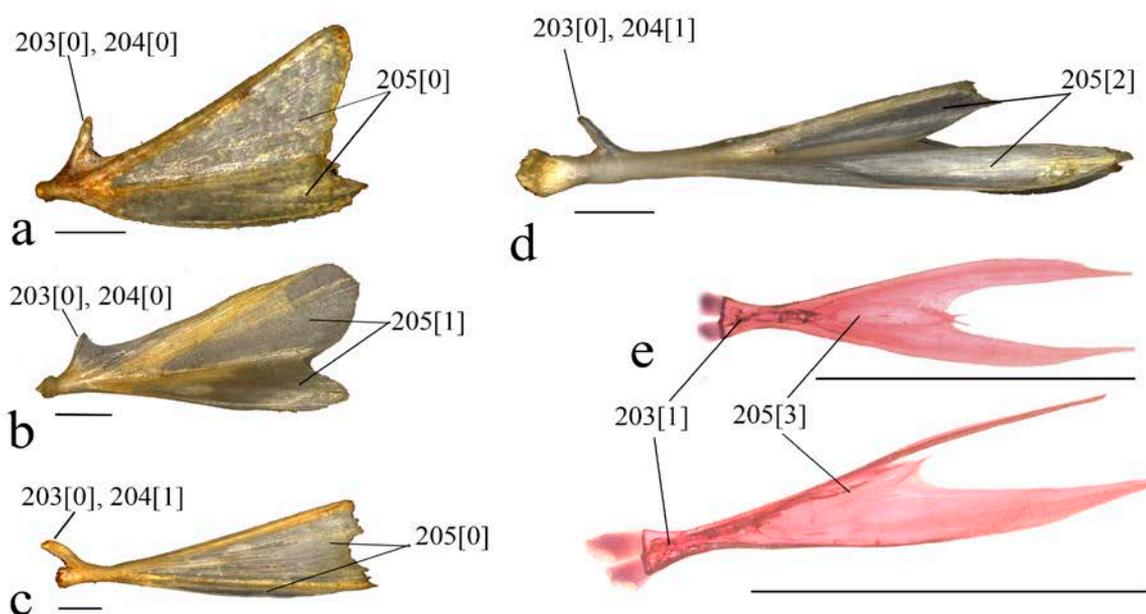


Fig. 49. Urohial, em vista lateral esquerda (a, b, c, d), em vista dorsal (e, acima) e em vista látero-dorsal (e, abaixo): a) *‘Geophagus’ brasiliensis*, MZUSP 83397, 151,1 mm; b) *Satanoperca lilith*, MZUSP 89525, 185,0 mm CP; c) *Cichla orinocensis*, MZUSP 111039, ca. 270,0 mm CP; d) *Crenicichla lugubris*, MZUSP 89526, 200,0 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 203, 204 e 205. Escalas 5 mm.

205. Relação entre as abas laterais e a crista medial do urohial. #18 Kullander (1988, em parte); #27 Ploeg (1991).

[0] crista medial alta e abas estreitas (Fig. 49a, c);

[1] altura da crista medial aproximadamente igual à largura das abas laterais (Fig. 49b);

[2] abas largas, crista medial baixa (Fig. 49d);

[3] abas largas, crista medial ausente (Fig. 49e).

Kullander (1988, caráter 18), reuniu duas características diferentes do urohial no mesmo caráter, que considerou sinapomórfico em *Teleocichla*. No entanto, esses caracteres não parecem estar correlacionados e são tratados aqui como independentes (203 e 205). Em Cichlidae, existe uma grande variação inter- e intraespecífica da largura das abas laterais e da altura da crista medial do urohial. A condição 0 está presente na grande maioria dos ciclídeos, que possui uma crista medial mais alta do que as abas laterais e em algumas espécies (e.g. *Acaronia nassa*) a crista medial é muito mais alta e as abas laterais são muito reduzidas, quase ausentes.

A raiz é ambígua em relação ao caráter (0,1) e o estado plesiomórfico foi determinado pela otimização utilizando DELTRAN (estado 0). O estado 1 ocorre como autapomorfias em espécies do grupo externo cuja região ântero-ventral do corpo é relativamente mais baixa (*Retroculus xinguensis*, *Satanoperca lilith* e “*Geophagus*” *steindachneri*). O urohial com abas largas e crista medial baixa (estado 2) é uma sinapomorfia não-ambígua no clado 109 (gênero *Crenicichla*). Neste clado, transformações para o estado 1 resultam em autapomorfias em algumas espécies de *Saxatilia* (*C. inpa*, *C. alta* e *C. britskii*). Por fim, o estado 3 definido pela ausência da crista medial do urohial é uma sinapomorfia não-ambígua no clado 171 (*Teleocichla*), indicado também como autapomorfia em *Crenicichla cametana*.

206. Margem caudal do basihial. #243 Landim (2006).

[0] reta ou côncava (Fig. 50a);

[1] convexa (Fig. 50b–d).

O basihial, também denominado glossohial em alguns trabalhos (e.g. Kullander, 1988), é um osso do arco hióide, associado a membranas e músculos na transição entre a porção ventral do aparato bucal e da cesta branquial. A porção posterior do basihial sobrepõe parcialmente o primeiro basibrânquial, com o qual está articulado, e as faces látero-posteriores pareadas apresentam concavidades onde se articulam os ceratohiais esquerdo e direito. A maior parte das espécies do grupo externo possui a margem caudal do basihial com formato côncavo, ligeiramente afilado em alguns táxons terminais (e.g. *Acaronia nassa*), ou é reto. Apenas *Cichla pinima*, *Satanoperca lilith* e o clado *Apistogramma taeniata-Taeniacara candidi* possuem o estado 1 dentre os táxons do grupo externo. Na maior parte das espécies do clado *Crenicichla-Teleocichla*, o basihial possui margem convexa (estado 1). Dentro desse clado, a distribuição do estado 0 é homoplástica, correspondendo a autapomorfias nas espécies de diferentes subgrupos (*Crenicichla heckeli*, *C. jegui*, *C. hadrostigma* e *C. minuano*) Além disso, uma transformação ambígua para o estado 0 dentro do grupo interno pode ser otimizada como

uma sinapomorfia ambígua no clado 133, que inclui *Batrachops* e *Teleocichla*, com subsequente reversão em *Teleocichla* sp. Preta.

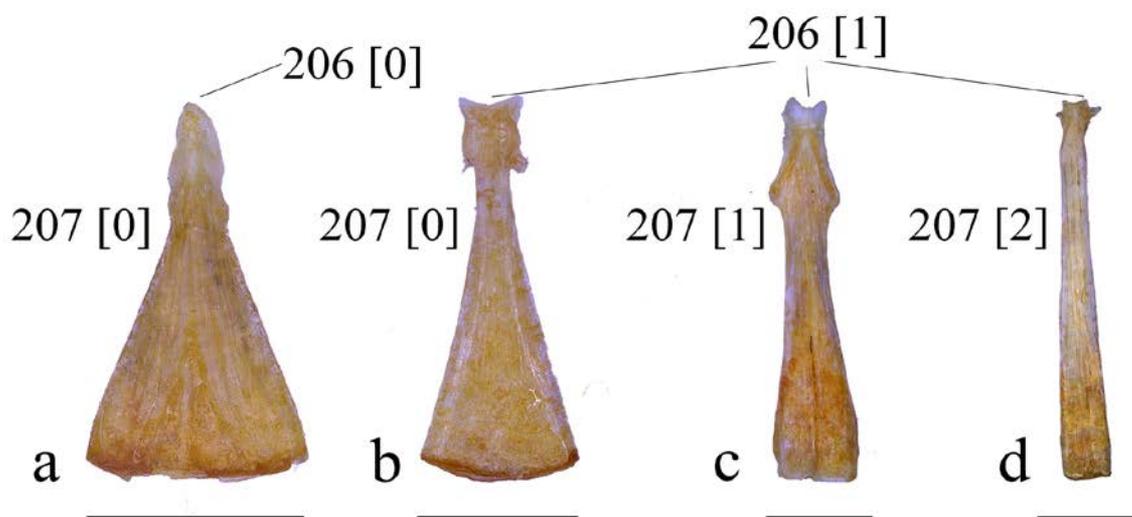


Fig. 50. Basihial, em vista dorsal com a parte posterior do osso na parte de cima da figura, anterior abaixo: a) *Acaronia nassa*, MZUSP 111046, 124,4 mm CP; b) *Satanoperca lilith*, MZUSP 89525, 185,0 mm CP; c) *Crenicichla lugubris*, MZUSP 89526, 200,0 mm CP; d) *Crenicichla acutirostris*, MZUSP não-catalogado, ca. 220 mm, Brasil, Pará, rio Tapajós. Setas referem-se aos estados dos caracteres 206 e 207, associados ao basihial. Escalas 5 mm.

207. Forma do basihial.

[0] curto e triangular (Fig. 50a, b);

[1] comprido, ligeiramente achatado dorsoventralmente (Fig. 50c);

[2] muito comprido e quase cilíndrico (Fig. 50d).

Todos os táxons do grupo externo apresentam o basihial como um osso aproximadamente triangular e bastante achatado dorso-ventralmente (estado 0). O estado 1 é recuperado mediante a análise como uma sinapomorfia no gênero *Crenicichla* (clado 109), já que na grande maioria das espécies incluídas ocorre um alongamento do basihial, o que talvez faça parte de uma série de modificações associadas com o alongamento da cabeça e das maxilas. A transformação do estado 1 para 2, por sua vez, ocorreu várias vezes no grupo interno. Distribui-se como autapomorfias em algumas espécies (*Crenicichla lacustris*, *C. hemera*, *Teleocichla* sp. Preta e *T. prionogenys*), mas também como sinapomorfias em alguns clados menos inclusivos, como o clado 163 (*Crenicichla compressiceps*, *C. heckelii* e *C. urosema*) e o clado 115 (espécies de *Lugubria* exceto *C. vittata*, com reversões no clado 120 e em *C. phaiospillus*).

3.1.12. Cintura pélvica

208. Basiptérigeo. Regan (1905); #3 Kullander (1988, em parte).

[0] convergindo ou quase convergindo anteriormente (Fig. 51a);

[1] divergindo anteriormente (Fig. 51b, c; Kullander, 1988: fig. 28).

Regan (1905) citou esse caráter na sua breve descrição da osteologia de *Crenicichla* (que não incluía espécies de *Batrachops*/grupo *reticulata*). Kullander (1988), na descrição e classificação de *Teleocichla*, reuniu características relacionadas ao basipterígio em um único caráter (caráter 3), que considerou como sinapomorfia compartilhada pelas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*. Não há evidências de que esses caracteres estejam correlacionados e, portanto, estão desmembrados aqui em dois caracteres distintos (108 e 109). Em geral, os ciclídeos neotropicais possuem as porções bilaterais anteriores do basipterígio direcionadas medialmente, resultando em uma forma quase triangular para o basipterígio como um todo. Em gêneros com a porção ventral do corpo relativamente alto e mais comprimido (e.g. *Cichla*, *Astronotus*, *Chaetobranchus* e maioria dos geofagíneos), essas porções convergem quase totalmente, sobrando apenas um pequeno espaço entre as suas extremidades anteriores (estado 0). Em algumas espécies analisadas de tamanho pequeno e corpo mais baixo (*Dicrossus filamentosus*, *Biotoecus opercularis* e *Taeniacara*), as extremidades anteriores do basipterígio não convergem totalmente, formando um espaço maior, mas seguem em direção medial convergente (também estado 0). As espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, por fim, apresentam as porções anteriores divergentes, seguindo paralelamente na direção anterior, formando um amplo espaço entre as suas extremidades anteriores (estado 1). A transformação 0>1 ocorre apenas no clado que reúne as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* (clado 109) e é corroborado como uma sinapomorfia não-ambígua e exclusiva no grupo.

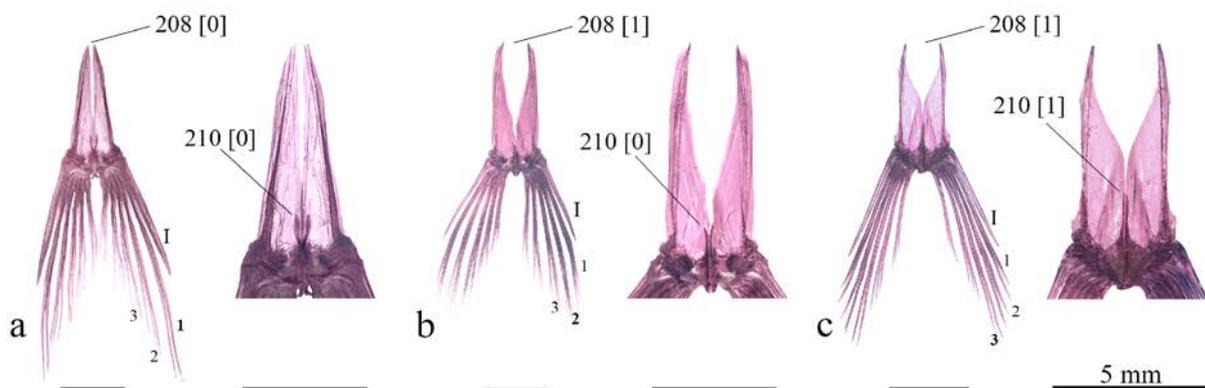


Fig. 51. Cintura pélvica, em vista ventral: a) *Astronotus ocellatus*, MZUSP 26320, 67,8 mm CP; b) MZUSP 16045, 71,3 mm CP; c) *Teleocichla prionogenys*, NRM 41436, 58,8 mm CP. Setas referem-se aos estados dos caracteres 208 e 210, associados ao basipterígio. I = espinho da nadadeira pélvica, 1-3 = primeiros três raios da nadadeira pélvica (ver caráter 35).

209. Extensão da porção anterior do basipterígeo. #3 Kullander (1988, em parte).

[0] estendendo-se à frente do cleitro (Fig. 36a);

[1] não se estendendo à frente do cleitro (Fig. 36b; Kullander, 1988: fig. 28).

Todos os ciclídeos neotropicais analisados, exceto as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, apresentam as extremidades anteriores estendendo-se à frente do cleitro (em vista lateral). Dessa forma, o basipterígeo não se estendendo à frente do cleitro, proposto como apomórfico por Kullander (1988), foi corroborado como uma sinapomorfia exclusiva do gênero *Crenicichla* (clado 109). Diferentemente do caráter anterior, a extensão anterior do basipterígeo não parece ter relação direta com a altura ou compressão lateral da região ântero-ventral do corpo.

210. Processo medial do basipterígeo. Kullander (1983: 60, fig. 27, *processos medialis*); #42 Chakrabarty (2007)

[0] curto e bifurcado (Fig. 51a, b);

[1] longo e sem bifurcação (Fig. 51c).

Esse caráter é uma reinterpretação do caráter 42 de Chakrabarty (2007), que separou o processo robusto, com bifurcação ampla do processo delgado e indicou *Crenicichla saxatilis* como portadora do segundo estado do caráter. A partir da análise dos táxons terminais no presente estudo, foi observada uma grande variação do comprimento e robustez do processo medial do basipterígeo, assim como na amplitude da abertura da sua bifurcação, tanto em relação ao polimorfismo existente entre indivíduos quanto em relação à ontogenia. Dessa forma, não foi possível delimitar os estados como em Chakrabarty (2007). Por outro lado, as espécies de *Teleocichla* apresentam um processo medial do basipterígeo muito alongado e sem bifurcação, estendendo-se anteriormente até aproximadamente a metade da distância entre a extremidade posterior do basipterígeo e o contato com o cleitro (estado 1). *Crenicichla*, assim como a maioria dos ciclídeos neotropicais, apresenta o processo medial mais curto, estendendo-se até um terço ou menos da distância entre a extremidade posterior do basipterígeo e o contato com o cleitro. Nessas espécies, há uma bifurcação evidente na porção anterior do processo medial, mesmo que com a amplitude da abertura bastante variada. A única transformação do caráter (0>1) ocorreu no clado 171 (*Teleocichla*) e corresponde à uma sinapomorfia exclusiva no grupo.

3.2. Reconstrução filogenética

A análise cladística cujos resultados possibilitam a reconstrução filogenética das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* foi realizada sobre uma matriz com 211 caracteres e 88 táxons terminais, apresentada no Apêndice 2. A análise dessa matriz a partir da pesagem igualitária dos caracteres resultou em 6 árvores mais parcimoniosas com 1615 passos, índice de consistência 0,21 e índice de retenção 0,67, e *fit* total entre 107,82 e 108,07. O consenso obtido dessas árvores contém 83 nós (Fig. 52). Todas as análises realizadas com o método de pesagem implícita dos caracteres geraram apenas uma árvore, independentemente do valor de *k* aplicado, assim como as duas análises com pesagem sucessiva que foram realizadas utilizando o índice de consistência reescalado e o valor do *fit* igual a 3. Dados de cada uma das árvores obtidas por meio dos esquemas de pesagem são apresentados no Apêndice 6.

Como era esperado (*e.g.* Goloboff, 1998; Prendini, 2000), todas as árvores obtidas por meio de pesagem sucessiva e de pesagem implícita exceto uma (*k*=1000) correspondem a árvores com mais passos do que as árvores fundamentais obtidas por meio da pesagem igualitária, se a otimização dos caracteres fosse realizada considerando pesos iguais a 1. A única árvore obtida com pesagem *k*=1000 é idêntica à uma das árvores fundamentais obtidas a partir da análise com pesagens iguais (com o mesmo número de passos: 1615). Isso também era esperado já que quanto maior o valor de *k*, menor o valor de homoplasia ajustada (peso) e menos passos a mais as árvores apresentaram. No caso do uso do *k*=1000, a pesagem é quase nula (homoplasia ajustada ou *best score*: 1,26).

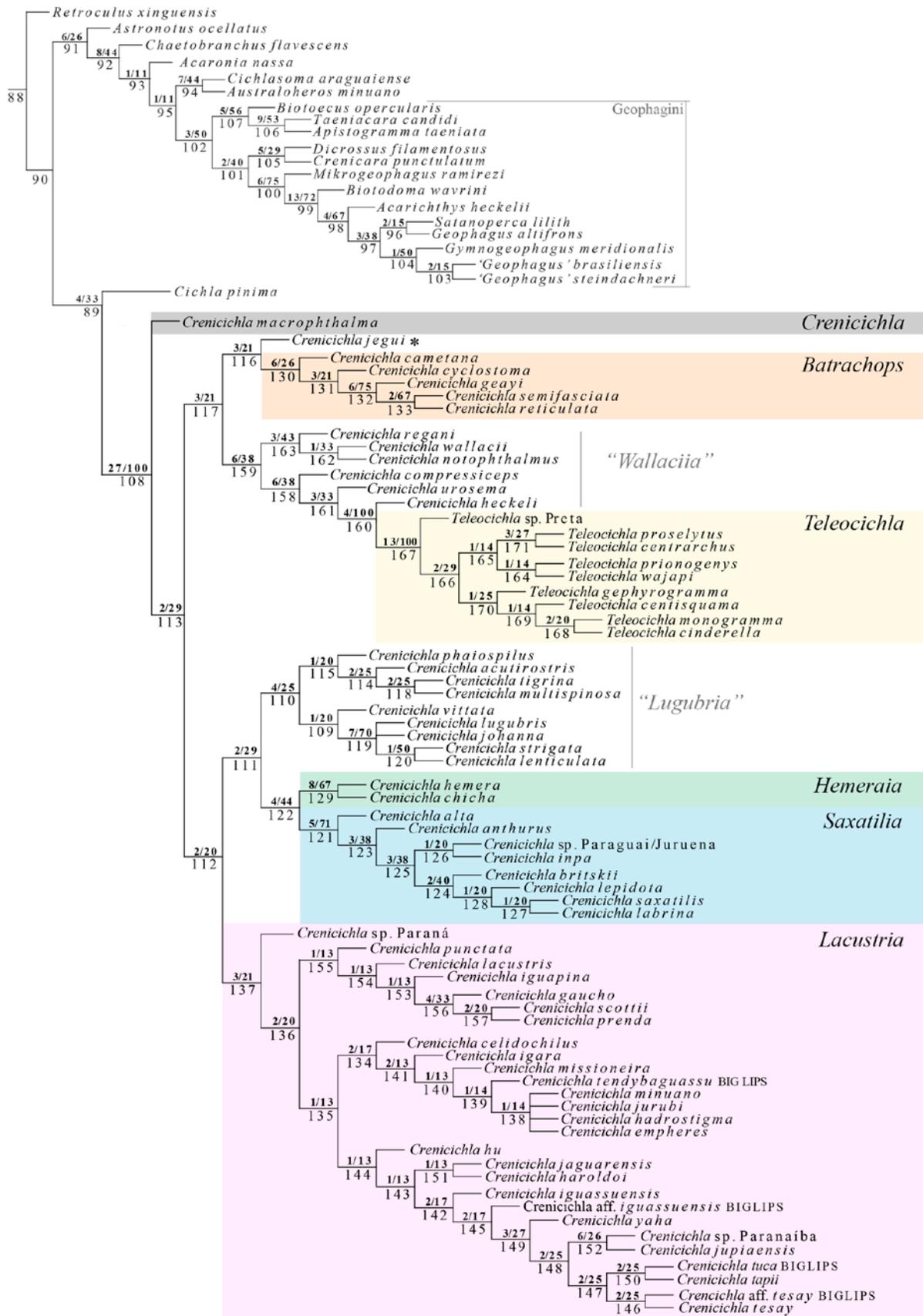


Fig. 52. Cladograma de consenso escrito das 6 árvores mais parcimoniosas obtidas através da análise cladística com pesagens iguais. Número dos clados abaixo de cada ramo, valores do suporte de Bremer absoluto e relativo acima dos ramos.

Dentre todas essas árvores, incluindo aquela com pesagens igualitárias, foi escolhida a topologia obtida partir da pesagem implícita aplicando valor de k igual a 3 (Figs. 53, 54, *best score* 117,24, índice de consistência 0,20, índice de retenção 0,66, *fit* total= 111,75) para elaborar as hipóteses de relacionamento e a reconstrução dos caracteres. Esta árvore apresentou 86 nós e corresponderia a uma árvore com 1664 passos se fosse otimizada como se os caracteres tivessem pesos iguais, 49 passos a mais do que a árvore obtida da análise com pesagem igualitária realizada. Uma lista das sinapomorfias não-ambíguas em cada clado e de autapomorfias em cada táxon terminal em relação à essa árvore é apresentada no Apêndice 3. Uma lista de transformações de cada caráter nesse cladograma, com os parâmetros utilizados para a otimização das transformações ambíguas, é apresentada no Apêndice 4 e comentada na lista de caracteres da seção 3.1. Os índices de consistência e de retenção de cada caráter para as árvores fundamentais obtidas por meio da pesagem igualitária e para a árvore obtida por meio da pesagem implícita ($k=3$), junto com o peso (ou homoplasia ajustada) de cada caráter, são apresentados na tabela no Apêndice 5. A escolha da árvore seguiu alguns critérios discutidos abaixo.

Análises com pesagem sucessiva são enviesadas pelo resultado da análise com pesagens iguais e, por isso, foram realizadas para efeito de comparação entre topologias, no intuito de verificar a constância dos clados obtidos nos mais diferentes esquemas de pesagem, e não para serem base para a discussão das relações entre as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*. As duas análises com pesagem sucessiva resultaram em cladogramas muito semelhantes entre si. Comparando as relações entre os grupos destacados nas diferentes topologias (em cores diferentes), pode-se inferir que as que foram obtidas com pesagem sucessiva são bem diferentes tanto daquelas com pesagem implícita quanto daquelas obtidas com pesagens igualitárias. Comparando apenas a composição dos grupos, as topologias corroboram todos os clados destacados no grupo interno na topologia escolhida (pesagem implícita, $k=3$), exceto o grupo *wallacii sensu* Kullander, 1990 (“*Wallaciia*”). É interessante observar também que análises utilizando o mesmo parâmetro (*i.e.* *fit* com valor de $k=3$), porém obtidas a partir de métodos de pesagem diferentes (implícita e sucessiva), podem originar topologias bem distintas.

Topologias obtidas a partir análises com pesagem implícita utilizando diferentes valores de k corroboraram a maioria dos clados destacados no cladograma escolhido, apesar de apresentarem algumas hipóteses alternativas quanto às relações entre esses clados.

Valores de k iguais a 0,1-2 talvez possam ser considerados excessivos (Goloboff, 1993), pois a concavidade da função do *fit* torna-se muito acentuada, penalizando muito inclusive os

caracteres pouco homoplásticos. As análises resultantes da pesagem com os valores de $k=0,1, 1$ e 2 , apesar de gerarem topologias congruentes com relação aos clados destacados no grupo interno encontrados na análise com $k=3$, mostram algumas incongruências nas relações do grupo externo referentes ao que é amplamente corroborado em estudos prévios em Cichlidae (e.g. espécies de Cichlasomatini e Heroini, assim como *Chaetobranchus flavescens*, dentro de Geophagini, contra e.g. Kullander, 1998; López-Fernández *et al.*, 2010).

Análises com valores de k iguais 3 e 4 geraram topologias muito similares, divergindo apenas nas relações intrínsecas entre algumas poucas espécies dentro de um grupo menos inclusivo (clado 136), que não correspondem ao foco da discussão no presente estudo. O valor de k igual a 3 pode ser considerado moderado, geralmente utilizado por Goloboff (e.g. 1993, 1998) nos trabalhos discutindo o método e é o valor de k pré-definido (*default*) no TNT. Porém não há qualquer fundamento teórico que defina esse valor como o mais apropriado. A topologia resultante da análise com pesagem implícita utilizando valor de $k=3$ é a mais congruente com as hipóteses de relações entre as espécies de *Crenicichla* propostas em filogenias prévias (e.g. Ploeg, 1991; Kullander *et al.*, 2009; Piálek *et al.*, 2012) e em alguns trabalhos de taxonomia que buscaram definir grupos de espécies dentro de *Crenicichla* (e.g. Kullander, 1990a, 1991, 1997; Lucena & Kullander, 1992; Kullander & Lucena, 2006).

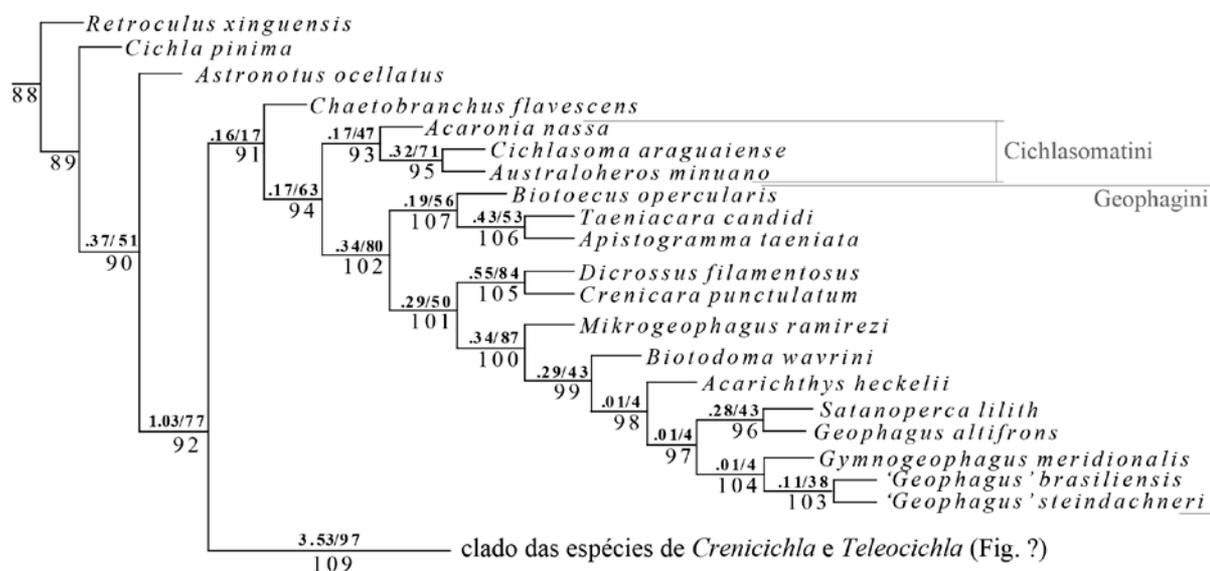


Figura 53. Relações entre *Crenicichla* e *Teleocichla* e o grupo externo a partir do único cladograma obtido através da análise cladística utilizando pesagem implícita (valor de $k=3$). Número dos clados abaixo de cada ramo. Acima dos ramos, são apresentados os valores do suporte de Bremer absoluto (decimal, à esquerda) e relativo (porcentagem, à direita).

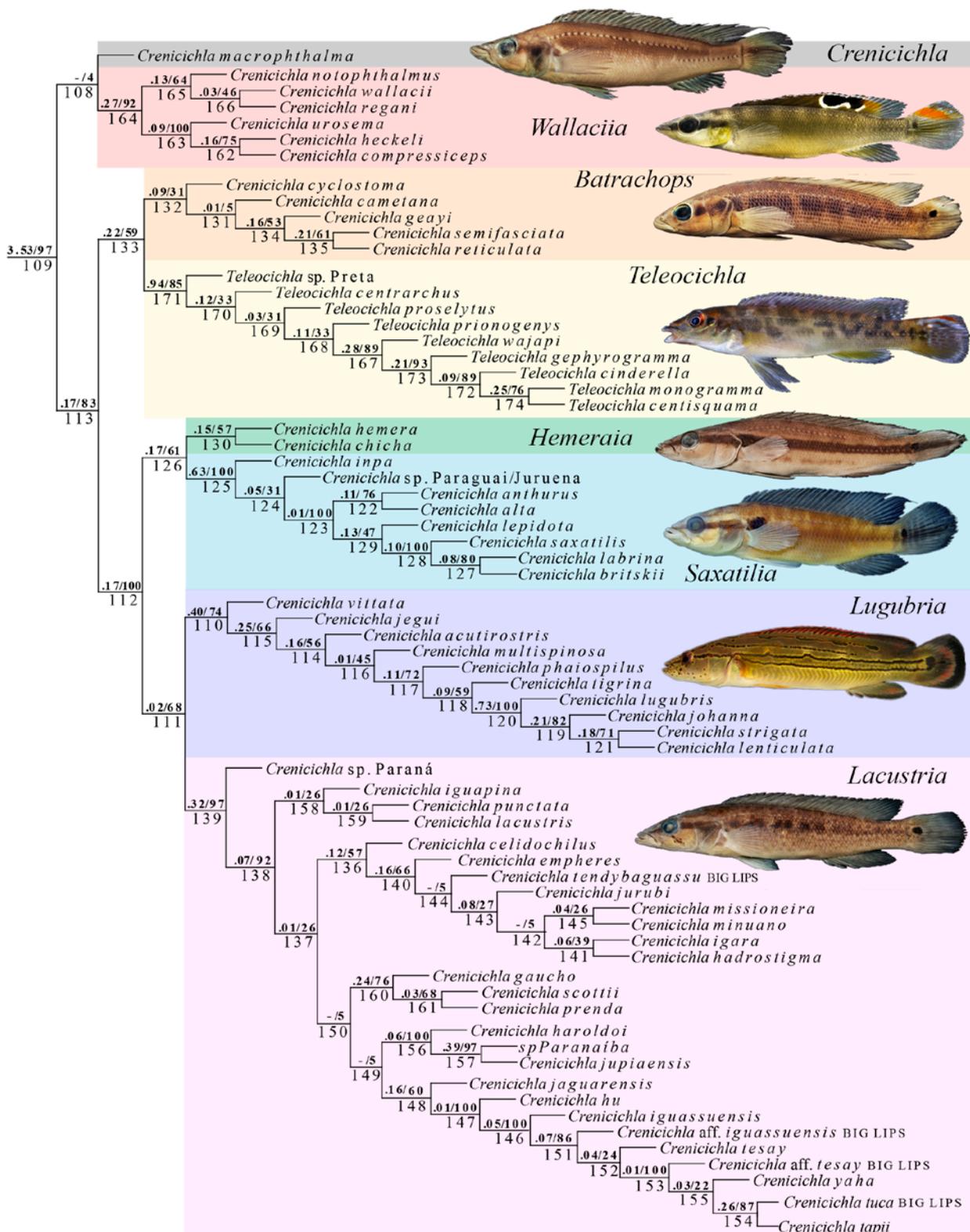


Figura 54. Topologia do grupo interno a partir do único cladograma obtido através da análise cladística utilizando pesagem implícita (valor de $k=3$). Número dos clados abaixo de cada ramo. Acima dos ramos, são apresentados os valores do suporte de Bremer absoluto (decimal, à esquerda) e relativo (porcentagem, à direita). Fotos (de cima para baixo): *Crenicichla macrophthalmus*, *C. regani*, *C. reticulata*, *Teleocichla* sp. Preta (por Nathan Lujan), *C. hemera*, *C. lepidota*, *C. strigata* (por José Birindelli) e *C. iguassuensis*.

Assim como foi observado por Mirande (2009), devido à concavidade da função para calcular o *fit* dos caracteres, análises com pesagem implícita utilizando valores de *k* relativamente mais altos (*i.e.* pesando caracteres de forma menos acentuada) tendem a produzir resultados similares. As análises realizadas com valores de *k*=5-10 geraram árvores quase idênticas, divergindo apenas nas relações intrínsecas entre algumas espécies previamente alocadas no grupo *lacustris* (*sensu* Piálek *et al.*, 2012 exceto *Crenicichla vittata*). Essas análises foram descartadas durante a escolha da topologia que usada para estabelecer as hipóteses de relações porque há claramente uma influência de caracteres associados à reofilia na posição do clado *Teleocichla* dentro de um grupo menos inclusivo do que seria *Lacustria*, tornando-o parafilético. O posicionamento das espécies de *Teleocichla*, que estão distribuídas estritamente em alguns rios de corredeira e água clara da bacia amazônica, entre as espécies de *Crenicichla* distribuídas na bacia do rio Iguazu e alto rio Paraná não foi indicado em filogenias prévias do grupo ou sugerido em nenhum trabalho de taxonomia realizados anteriormente. Presume-se que isso seja devido ao efeito da atração de ramos longos, que pode originar agrupamentos falsos (*e.g.* Felsenstein, 1978). Nesse caso, isso deve ter ocorrido em função do compartilhamento de várias características que correspondem a especializações desses peixes para o deslocamento e alimentação em ambientes de corredeira.

A topologia obtida através da análise com pesagem implícita utilizando valor de *k* igual a 100 é muito discordante do restante das topologias obtidas com a utilização de diferentes parâmetros tanto nas relações entre as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* quanto nas relações do clado formado por essas espécies e os demais ciclídeos neotropicais. As espécies previamente incluídas no grupo *lacustris* (*sensu* Piálek *et al.* 2012, exceto *Crenicichla vittata*) formam um grupo polifilético, inclusive mantendo o posicionamento de *Teleocichla* dentre as espécies do rio Iguazu e alto rio Paraná. No entanto, o restante dos cladogramas monofiléticos destacados continuam sendo recuperados como tal.

Alguns estudos filogenéticos optam por realizar a discussão com base na topologia obtida a partir da pesagem igualitária dos caracteres, quando esta oferece uma topologia razoavelmente resolvida e congruente com as relações prévias, sem apresentar cladogramas alternativos a partir de outros esquemas de pesagem. As topologias obtidas aqui por meio da análise com pesagem igualitária são tão bem resolvidas quanto às árvores obtidas por meio de pesagem diferencial contra homoplasias. Mesmo assim, considera-se aqui mais apropriado não se discutir as relações no grupo interno usando as topologias obtidas com pesagem igualitária. O cladograma obtido por meio da pesagem implícita aplicando *k*=3 (Figs. 53 e 54) é mais congruente com as hipóteses mais recentes de relações entre as espécies de *Crenicichla* e

Teleocichla (Kullander *et al.*, 2009; Piálek *et al.*, 2012) do que os cladogramas obtidos aplicando pesagem igualitária (Fig. 52), pelo menos com relação ao monofiletismo dos grupos de espécies. Além disso, na topologia obtida com pesagem igualitária de caracteres, *Crenicichla macrophthalmalma* é considerada grupo-irmão de todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*; esse posicionamento não se repetiu nas topologias obtidas usando os demais esquemas de pesagem.

Crenicichla macrophthalmalma é a espécie-tipo do gênero *Crenicichla* e tem sido constantemente tratada como uma espécie problemática por não se encaixar em nenhum dos grupos de espécies propostos em trabalhos de taxonomia e por aparecer em diferentes posições nas filogenias previamente propostas por Ploeg (1991), Kullander *et al.* (2009) e Piálek *et al.* (2012), como discutido a seguir. Como bem indicado por Kullander (1998), resolver a questão da posição filogenética de *Crenicichla macrophthalmalma* é fundamental para resolver os problemas taxonômicos de *Crenicichla*, pois isso cria também as opções para resolver problemas de nomenclatura dos clados dentro do gênero. A topologia escolhida (pesagem implícita $k=3$) possibilita a proposição de uma hipótese, segundo a qual *Crenicichla macrophthalmalma* estaria mais proximamente relacionada às espécies do grupo *wallacii* (destacado como *Wallacii*). Essa hipótese é constante pelo menos em parte das árvores obtidas (pesagem implícita $k=0,1, 1, 2, 4$ e 100).

3.3. A escolha de Eigenmann & Bray (1894) e a nova proposta de classificação

Eigenmann & Bray (1894) selecionaram *Crenicichla macrophthalmalma* e *Batrachops reticulatus* como espécies-tipo dos gêneros propostos por Heckel (1840), pelo fato deste autor ter citado, na diagnose de *Crenicichla*, figuras de *C. macrophthalmalma* (e também de *C. lepidota*) e, na de *Batrachops*, figuras de *B. reticulatus*. Obviamente os autores não estavam cientes que isso causaria problemas taxonômicos, principalmente com relação a mudanças nomenclaturais decorrentes da elaboração de novas hipóteses filogenéticas, já que a espécie-tipo carrega o nome genérico.

Como mencionado anteriormente de forma breve, as relações entre *Crenicichla macrophthalmalma*, as demais espécies de *Crenicichla* (*Batrachops* incluído) e *Teleocichla* eram divergentes. Ploeg (1991) incluiu *Crenicichla macrophthalmalma* no grupo *lacustris* por ele proposto, como única espécie amazônica do grupo, mas não indicou qualquer sinapomorfia que daria suporte à esse clado. Na análise de parcimônia baseada no gene mitocondrial citocromo b,

Kullander *et al.* (2009) não obteve uma boa resolução das relações entre os grandes grupos de *Crenicichla* e *Crenicichla macrophthalma* posiciona-se como um dos ramos da politomia na base do cladograma. A partir da análise de inferência Bayesiana, por outro lado, Kullander *et al.* (2009) encontrou *Crenicichla macrophthalma* como um dos ramos de uma politomia na base do clado que reúne as espécies de *Crenicichla* do grupo *reticulata*, *wallacii* e *saxatilis* e espécies de *Teleocichla*. Na topologia obtida por Piálek *et al.* (2012: fig.1) por meio de inferência Bayesiana, foi recuperada a relação proposta por Ploeg (1991) de *Crenicichla macrophthalma* como grupo-irmão do grupo *lacustris*. Esse clado, no entanto, não foi encontrado ou teve pouco suporte nas demais análises realizadas nesse trabalho, como naquelas baseadas em parcimônia.

Uma nova hipótese de relacionamento da espécie-tipo de *Crenicichla* é proposta com a topologia escolhida. *Crenicichla macrophthalma* constitui o grupo-irmão de *Wallaciia* (que corresponde ao grupo *wallacii* definido por Kullander, 1990a), formando o clado 108. Este clado, por sua vez, é grupo-irmão do restante das espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*. A partir desses resultados, considera-se pertinente a discussão entre as duas classificações alternativas.

Classificação 1

Clado 109 – Crenicichlines (tribo Crenicichlini)

Clado 108- gênero *Crenicichla* (*C. macrophthalma* + subgênero *Wallaciia* [clado 164])

Clado 113

Clado 133

Clado 132 – gênero *Batrachops*

Clado 171 – gênero *Teleocichla*

Clado 112

Clado 126

Clado 130 –gênero *Hemeraia*

Clado 125 –gênero *Saxatilia*

Clado 111

Clado 110 –gênero *Lugubria*

Clado 139 –gênero *Lacustria*

Os grupos monofiléticos destacados no cladograma (Fig. 54) seriam considerados gêneros. O gênero *Crenicichla* Heckel, 1840 ficaria restrito ao clado que reúne *C. macrophthalma* e as espécies do clado *Wallaciia*. *Teleocichla* Kullander, 1988 continuaria sendo considerado válido, *Batrachops* Heckel, 1840 seria revalidado como um gênero que reúne as espécies previamente alocadas no grupo *reticulata* (*sensu* Ploeg, 1991) e quatro novos gêneros seriam descritos (*Hemeraia*, *Saxatilia*, *Lugubria* e *Lacustria*).

Essa classificação esbarra em um sério problema. A identificação genérica de *Crenicichla* com um conceito mais amplo (*i.e.* todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*) é bastante fácil e o gênero seria bem sustentado por 40 sinapomorfias e um alto valor de suporte de Bremer. A partir apenas dos resultados do presente trabalho, restringir *Crenicichla* apenas ao clado 108 não seria a proposição mais adequada pois este clado não pode ser considerado estável: apresenta um baixo suporte de Bremer tanto absoluto quanto relativo, é sustentado por apenas duas sinapomorfias não-ambíguas e não é constante em todas as topologias obtidas através dos diferentes esquemas de pesagem. Embora alguns dos clados (*Teleocichla*, *Hemeraia* e *Saxatilia*) tenham alto suporte, sejam constantes em todas análises realizadas e facilmente diagnosticáveis, a decisão resultaria em outras mudanças nomenclaturais que talvez devessem ser evitadas no momento, visto a instabilidade do posicionamento de *Crenicichla macrophthalmalma*.

Por outro lado, há pelo menos 30 anos, muitos estudos taxonômicos recentes vêm reconhecendo unidades menores dentro de *Crenicichla* (Kullander 1981, 1982, 1988, 1990a, 1991, 1997; Ploeg, 1991; Lucena & Kullander, 1992; Kullander & Lucena, 2006; Kullander *et al.*, 2009; Piálek *et al.*, 2012; Varella *et al.* 2012). A nomenclatura e composição desses grupos de espécies varia entre os diferentes autores e a diagnose de alguns desses grupos é vaga e insatisfatória. Apesar de *Teleocichla* ter sido recuperada como um grupo monofilético dentro de *Crenicichla* nos recentes estudos filogenéticos (Kullander *et al.*, 2009; Piálek *et al.* 2012), também não ficou decidido objetivamente se esse gênero deveria continuar válido. Como consequência, há confusão na terminologia, composição e diagnose dos grupos de espécies, dificuldade de se restringir o universo de comparação ou ocorrem comparações equivocadas entre grupos nas descrições de novas espécies de *Crenicichla*, inclusive com a incerteza se *Teleocichla* deveria ser incluída nas comparações taxonômicas, biogeográficas ou ecológicas.

Como uma tentativa de resolver esse problema, sugere-se uma classificação na qual nomes de grupos de espécies de *Crenicichla* seriam substituídos por subgêneros que representariam os grupos monofiléticos destacados no cladograma. Isso serviria para padronizar a classificação e provavelmente evitaria que esta seja confundida com classificações prévias baseadas em grupos de espécies informais. Além disso, possibilitaria que os subgêneros sejam formalmente utilizados em diferentes tipos de trabalhos (taxonômicos, ecológicos, anatômicos) por constituírem uma categoria taxonômica válida, embora seu uso seja facultativo.

Classificação 2: preferida.

Clado 109: Gênero *Crenicichla*

-
- Clado 108
 - Crenicichla macrophthalmia* – subgênero *Crenicichla*
 - Clado 164 – subgênero *Wallaciia*
 - Clado 113
 - Clado 133
 - Clado 132 – subgênero *Batrachops*
 - Clado 171 – subgênero *Teleocichla*
 - Clado 112
 - Clado 126
 - Clado 130 – subgênero *Hemeraia*
 - Clado 125 – subgênero *Saxatilia*
 - Clado 111
 - Clado 110 – subgênero *Lugubria*
 - Clado 139 – subgênero *Lacustria*

Os nomes dos subgêneros foram baseados em nomes de grupos de espécies que tenham sido corroborados parcialmente ou totalmente ou em nomes genéricos disponíveis, afim de oferecer alguma compatibilidade com estudos prévios. O gênero *Crenicichla* apresenta muitos problemas taxonômicos e o presente estudo visa construir um arcabouço filogenético para que as revisões taxonômicas subsequentes possam ser realizadas de forma mais eficiente com base em grupos monofiléticos. No intuito facilitar o uso da classificação para tal fim, na discussão sobre o monofiletismo dos subgêneros propostos, além dos táxons terminais incluídos, são listadas todas as espécies nominais e não só as espécies válidas que se encaixam na definição desses subgêneros.

4. Discussão

4.1. Posicionamento filogenético do gênero *Crenicichla* em Cichlinae

Examinar as recentes hipóteses de relações filogenéticas do clado que reúne as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* com os demais ciclídeos neotropicais é um objetivo secundário neste estudo. Isso porque existem óbvias limitações quanto à amostragem dos táxons terminais e de caracteres na análise realizada, já que seu foco principal consistia, basicamente, em elucidar as relações entre as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*. A topologia resultante é parcialmente congruente com estudos prévios. *Retroculus xinguensis* (fixada como raiz na análise) e *Cichla pinima* foram recuperados como os táxons mais basais entre os ciclídeos neotropicais (e.g. Kullander, 1998; López-Fernández *et al.*, 2010), seguido por *Astronotus ocellatus*. *Astronotus* havia sido considerado grupo-irmão de Cichlasomatini + Heroini por López-Fernández *et al.* (2010) e como grupo grupo-irmão de *Chaetobranchus* por Kullander (1998). Na hipótese resultante da presente análise filogenética, *Chaetobranchus flavescens* é grupo-irmão de um clado que reúne Cichlasomatini e Geophagini.

Cichlasomatini (clado 93) é recuperado como um grupo monofilético constituído por espécies que Kullander (1998) classificou na subfamília Cichlasomatinae, mas que estão nas tribos Cichlasomatini (*Acaronia nassa* e *Cichlasoma araguaiense*) e Heroini (*Australoheros minuano*) de acordo com a filogenia de López-Fernández *et al.* (2010). Esse clado é corroborado por quatro sinapomorfias (caracteres 40 [0], 91 [1], 156 [1] e 175 [1]).

A composição da tribo Geophagini corresponde àquela que Kullander (1998) considerou como subfamília Geophaginae). O monofiletismo desse grupo é suportado por seis sinapomorfias (caracteres 103 [1], 136 [1], 157 [1], 185 [2], 186 [2] e 194 [1]). Geophagini com a presença de espécies de *Crenicichla* (*sensu* Farias *et al.*, 1999; Sparks & Smith, 2004; López-Fernández *et al.*, 2005a, 2010; Landim, 2006; Smith *et al.* 2008) não foi corroborado no presente estudo. Em análises prévias baseadas parcialmente ou totalmente em caracteres morfológicos, a presença de apenas uma concavidade na zona desgastada da margem posterior do quarto faringobranquial (caráter 192 [2]) havia sido proposta como uma das sinapomorfias (Landim, 2006) ou única sinapomorfia (López-Fernández *et al.*, 2005a) morfológica de

Geophagini incluindo *Crenicichla*. Porém, no presente trabalho, essa característica é considerada convergente nos dois grupos. Além desse caráter, Landim (2006) propôs outros oito caracteres cujos estados seriam sinapomórficos em Geophagini. Seis desses caracteres foram reavaliados e alguns (caracteres 103 [1] e 185 [2]) foram recuperados como sinapomorfias na tribo Geophagini.

Na topologia escolhida, assim como na topologia obtida a partir de quase todas as outras análises com diferentes métodos de pesagem (pesagem implícita $k=0,1-10$, pesagem sucessiva rc e $k=3$), o posicionamento de *Crenicichla* dentre os ciclídeos neotropicais não é congruente com nenhuma das hipóteses anteriores. O gênero *Crenicichla* (clado 109) resulta como grupo-irmão do clado 91 que reúne *Chaetobranchius* e todos os Geophagini e Cichlasomatini incluídos, formando o clado 92. Esse clado é corroborado por dez sinapomorfias e apresenta alto valor de suporte de Bremer absoluto e relativo:

8 [1] Maior distribuição das escamas ciclóides na nadadeira caudal: escamas ctenóides cobrindo apenas um terço ou na metade basal da nadadeira e escamas ciclóides cobrindo a porção mais posterior da nadadeira;

22 [1] Ausência de escamas na nadadeira dorsal (reversões no clado 104 e em *Geophagus altifrons*);

23 [0] Ausência de escamas sobre a nadadeira anal (com reversão no clado 95: *Cichlasoma araguaiense* e *Australoheros minuano*);

24 [0] Escamas distribuídas sobre 1/3 a 2/3 do comprimento da nadadeira caudal (com algumas reversões e transformações subsequentes em *Crenicichla*, ver comentários na descrição do caráter);

28 [1] Presença de um prolongamento filamentosos dos raios moles da nadadeira dorsal (com várias reversões tanto no grupo externo quanto em *Crenicichla*, ver comentários na descrição do caráter);

40 [3] Mancha caudal situada medial ou ligeiramente acima do nível da linha lateral posterior, mancha deslocada posteriormente na nadadeira (ver comentários na descrição do caráter);

81 [1] Arranjo dos lábios tipo americano;

93 [1] Aberturas dos canais látero-sensoriais na cabeça curtas, com um a três poros em contato com o exterior;

94 [1] Apenas um lacrimal, com 4 ou 5 poros (o lacrimal de *Biotococcus opercularis* apresenta apenas 3 poros [estado 2], autapomorfia da espécie);

102 [1] Canal posterior do lacrimal em direção posterior ou póstero-dorsal.

Apenas na topologia obtida a partir da análise com pesagens iguais e com pesagem implícita utilizando $k=1000$, *Crenicichla* não constituiria o grupo-irmão de um clado formado por *Chaetobranchius flavescens* e as espécies de Geophagini e Cichlasomatini, mas sim de *Cichla pinima*. Essa hipótese aproximar-se-ia daquela de Kullander (1998), que foi refutada nas análises filogenéticas mais recentes baseadas em dados moleculares e morfológicos (e.g. López-Fernández *et al.*, 2005a, 2010; Smith *et al.*, 2008). Além disso, o clado formado por *Crenicichla* e *Cichla* nesse cladograma apresentou menor suporte de Bremer absoluto e relativo quando comparado ao clado 92 na topologia escolhida e não é constante nas demais topologias obtidas nas análises com os diversos esquemas de pesagem, inclusive naquelas com pesagem sucessiva, que toma como ponto de partida dados resultantes da própria análise com pesagem igualitária.

4.2. Monofiletismo do gênero *Crenicichla*

O gênero *Crenicichla*, incluindo as espécies de *Teleocichla*, é amplamente corroborado pelas análises filogenéticas prévias em Cichlidae com diferentes níveis de abrangência (ver Introdução) e por todas as análises realizadas com altos valores de suporte de Bremer absoluto e relativo. A partir da topologia escolhida, o monofiletismo do gênero *Crenicichla* (clado 109) é suportado por 40 sinapomorfias não-ambíguas, 14 delas exclusivas:

5 [1] Escamas na região pós-orbital distribuídas em quatro a oito colunas (reversão em *Teleocichla* sp. Preta e *Teleocichla centisquamata*).

7 [2] Escamas ciclóides cobrindo toda a região ântero-ventral e uma parte da região abdominal delimitada por uma linha deste a base da nadadeira dorsal até o primeiro espinho ou até o último raio da nadadeira anal [padrão B2]. Ocorre paralelamente em *Biotoecus opercularis*.

14 [1] Escamas do ramo anterior da linha lateral maiores do que as escamas da série adjacente inferior do flanco, tamanho correspondente ao de duas a três escamas da série adjacente inferior. Sinapomorfia exclusiva, com reversões nos clados 128 e 160.

35 [3] Nadadeira pélvica curta e arredondada, segundo raio mais longo não alcançando a origem da papila urogenital (sinapomorfia exclusiva).

38 [1] Nadadeira peitoral aproximadamente simétrica e arredondada, com raios medianos mais longos.

43 [0] Ausência de um ocelo na mancha da nadadeira caudal em adultos (várias reversões dentro do gênero, ver comentários na descrição do caráter).

51 [1] Presença de uma faixa pré-orbital escura entre a margem anterior do olho e a ponta do focinho.

-
- 82 [1] Dobra de pele do lábio superior descontínua, separada por um frênulo de pele na sínfise.
- 83 [1] Expansão ventral da dobra de pele no lábio inferior bem desenvolvida.
- 100 [1] Último infraorbital, ou infraorbital 7, curvado posteriormente, em direção pósterodorsal.
- 103 [2] Ausência de supraneurais ossificados. Ocorre independentemente apenas em *Gymnogeophagus meridionalis*.
- 105 [1] 18 a 24 vértebras pré-caudais ou abdominais (com várias reversões dentro do gênero, ver discussão do caráter).
- 106 [0] Uma ou nenhuma vértebra abdominal com centro exibindo compressão rostro-caudal.
- 107 [2] Hipapófises ausentes nas vértebras abdominais (com reversão em um clado dentro de *Crenicichla*).
- 112 [2] Paripurapófise ausente.
- 114 [1] Presença de uma expansão ventral das postexapófises nas vértebras abdominais.
- 121 [0] Quatro ou mais séries de dentes próximos à sínfise da pré-maxila. Caráter muito homoplástico, com reversões e outras transformações dentro de *Crenicichla* (ver comentários do caráter).
- 131 [1] Ligamento palatovomeriano posterior entre a porção anteromedial do ectopterigóide (ou área de articulação do ecto- com endopterigóide) e o processo lateral vomeriano (sinapomorfia exclusiva).
- 133 [1] Lamela óssea dérmica ventralmente no palatino reduzida, não se estendendo até o ectopterigóide (sinapomorfia exclusiva).
- 134 [0] Processo maxilar do osso palatino curto, muito expandido e achatado dorsoventralmente. Caráter muito homoplástico e com várias transformações ambíguas (ver comentários do caráter).
- 135 [1] Ausência de uma expansão laminar póstero-ventral no osso palatino (sinapomorfia exclusiva, sem reversão).
- 137 [1] Presença de uma expansão em direção dorsomedial da porção mais posterior do osso palatino (sinapomorfia exclusiva, sem reversão).
- 138 [1] Ausência de processo axial lateral do osso palatino. Ocorre independentemente em *Taeniacara candidi* e *Biotoecus opercularis*.
- 139 [3] Endopterigóide comprido e delgado (com reversões em *Crenicichla tendybaguassu* e *C. tapii*).
- 140 [1] Metapterigóide comprido e delgado, com expansão laminar ântero-ventral ausente ou muito reduzida (sinapomorfia exclusiva).
-

142 [2] Margem posterior do pré-opérculo regularmente serrilhada (caráter multiestado com distribuição homoplástica dentro de *Crenicichla*, ver comentários na descrição do caráter).

143 [2] Ramos horizontal e vertical do pré-opérculo com mesmo comprimento. Caráter com distribuição homoplástica dentro de *Crenicichla* (ver comentários sobre o caráter).

145 [3] Expansão dorsal da porção superior do opérculo muito reduzida (sinapomorfia exclusiva).

154 [2] Crista medial do neurocrânio localizada apenas no supraoccipital.

169 [0] Ossificação laminar associada ao canal látero-sensorial nasal estreita, estendendo-se lateralmente ao canal ossificado, sem ossificação medial ao canal ossificado. Caráter com distribuição homoplástica e algumas transformações ambíguas (ver comentários na descrição do caráter).

172 [1] Distância interorbital quatro a oito vezes menor que o comprimento do neurocrânio. Reversões resultam em sinapomorfias em alguns clados e em autapomorfia em *Crenicichla tapii*.

173 [1] Faringo-branquial 1 cartilagenoso. Sinapomorfia exclusiva, com reversões em *Crenicichla jupiaensis* e *T. prionogenys*.

187 [1] Cartilagem interarcual ausente.

188 [3] Epibranchial 2 alongado medialmente e baixo, com expansão óssea reduzida e sem cartilagem na borda ventral. Reversões como autapomorfias em algumas espécies dentro do gênero.

189 [1] Apófise dorsal do epibranchial 3 em posição claramente lateral.

198 [1] Rastros branquiais presentes lateralmente no quinto ceratobranquial.

205 [2] Abas laterais do urohial largas, mais largas do que a altura da crista medial (com algumas transformações para os estados 1 e 3 dentro do gênero).

207 [1] Basihial comprido e ligeiramente achatado dorsoventralmente. Sinapomorfia exclusiva, com várias transformações para o estado 2 dentro de *Crenicichla*.

208 [1] Basiptério divergindo anteriormente (sinapomorfia exclusiva).

209 [1] Basiptério não se estendendo à frente do cleitro (sinapomorfia exclusiva)

Parte dos caracteres cujos estados são propostos como sinapomorfias em *Crenicichla* correspondem a ou foram modificados de caracteres previamente definidos por Kullander (1988) como apomorfias compartilhadas pelas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* (caracteres 103, 107, 112, 131, 169, 173, 187, 188, 208, 209). Os caracteres 114, 189 e 205, propostos por Kullander (1988) como sinapomorfias de *Teleocichla*, resultam no presente trabalho como sinapomorfia de *Crenicichla* como um todo. Uma transformação subsequente

para o estado 3 no caráter 205, por sua vez, corresponde a uma sinapomorfia de *Teleocichla*. Alguns dos caracteres indicados como autapomorfias de *Crenicichla* na análise de Kullander (1998) também resultaram como sinapomorfias do gênero a partir da presente análise (caracteres 103, 107, 134, 187, 198). Vários outros estados de caracteres, que não estão listados acima, correspondem a sinapomorfias ambíguas de *Crenicichla* a partir da interpretação realizada *a posteriori* na otimização dos caracteres.

A identificação genérica de *Crenicichla* dentre os demais ciclídeos neotropicais pode ser realizada com base na chave de identificação e diagnoses elaboradas por Kullander (1986) e Kullander & Nijssen (1989) e pela simples combinação de características de morfologia externa a seguir. O corpo das espécies de *Crenicichla* é alongado (altura do corpo aproximadamente 14–32% CP), enquanto o corpo é alto (altura maior que 33 % CP) nos demais gêneros neotropicais exceto *Cichla* Bloch & Schneider, *Dicrossus* Steindachner, *Biotocetus* Eigenmann & Kennedy, *Apistogrammoides* Meiken, *Taeniacara* Myers e algumas espécies de *Apistogramma* Regan (e.g. *A. taeniata*, espécies do grupo *A. agassizi*). *Crenicichla* distingue-se dos gêneros supracitados exceto *Cichla* por possuir maior número de escamas na série E1 (31–123 vs. menos de 30 escamas) e distingue-se de *Cichla* por apresentar nadadeiras dorsal e anal desprovidas de escamas (vs. dorsal e anal cobertas por escamas nos adultos), pela ausência de um "entalhe" na nadadeira dorsal, resultante da diminuição de tamanho dos últimos espinhos dorsais, e por apresentar o arranjo dos lábios do “tipo americano” (ver caráter 81).

4.3. Relações interespecíficas em *Crenicichla*

Enquanto a hipótese de relações entre *Crenicichla* e os demais ciclídeos neotropicais diverge daquelas encontradas na literatura, as hipóteses de relações interespecíficas são relativamente mais congruentes com os resultados de estudos taxonômicos e filogenéticos prévios. Os grupos monofiléticos destacados no cladograma correspondem majoritariamente ou totalmente aos grupos previamente propostos. No entanto, como esperado, as relações entre tais grupos parece ser complexa e é difícil de ser reconstruída, a julgar pelas divergências nas hipóteses entre os estudos filogenéticos prévios em *Crenicichla* (Kullander *et al.*, 2009; Piálek *et al.*, 2012). Nas diferentes análises efetuadas no presente trabalho, embora vários grupos sejam constantes nas diferentes topologias, as relações entre eles podem mudar consideravelmente dependendo do esquema de pesagem utilizado.

A topologia escolhida está em concordância com os resultados de estudos filogenéticos prévios (Ploeg, 1991; Kullander *et al.*, 2009 em parte; López-Fernández *et al.*, 2010; Piálek *et*

al. 2012) que indicam um cenário complexo em que *Teleocichla* é um grupo sempre monofilético dentro do gênero *Crenicichla lato sensu* (i.e. constituído por todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*). Essa relação foi encontrada na maioria das análises realizadas com diferentes esquemas de pesagem no presente trabalho. Dessa forma, *Teleocichla* foi considerada como subgênero de *Crenicichla*. Por outro lado, apenas os resultados da análise com pesagem implícita utilizando $k=2$ e das análises com pesagem sucessiva ainda mantêm aberta a possibilidade de *Teleocichla* ser um grupo monofilético irmão das espécies de *Crenicichla*, porém esses resultados são considerados hipóteses alternativas à escolhida para a discussão, pelos motivos indicados na seção 3.2.

De acordo com a topologia escolhida, o clado 108, formado por *Crenicichla macrophthalma* e o subgênero *Wallaciia* (clado 164), é grupo-irmão das espécies restantes de *Crenicichla*. Esse clado possui valores de suporte de Bremer tanto relativo quanto absoluto muito baixos. Porém, em outras análises realizadas no presente estudo, utilizando pesagem implícita com valores de $k= 0,1, 1, 2, 4$ e 100 , um clado formado por *Crenicichla macrophthalma* e as espécies de *Wallaciia* se mantém. O monofilismo do clado é sustentado por apenas duas sinapomorfias não-ambíguas:

89 [2] Distância entre a margem inferior da órbita e a margem ventral da cabeça muito menor do que a distância entre a margem inferior da órbita e a margem dorsal da cabeça (sem reversões).

177 [0] Espessura do processo uncinado similar à espessura do ramo anterior do epibrânquial 1 (com reversão em *Crenicichla heckeli*). Esse caráter possui uma distribuição homoplástica no cladograma, com várias transformações dentro do gênero.

O estado 0 do caráter 148 (ramos medial e distal do extraescapular com aproximadamente o mesmo tamanho) pode corresponder a uma sinapomorfia ambígua deste clado se otimizado com ACCTRAN; apresenta uma reversão para o estado 1 em *C. heckeli*.

O clado 108 corresponde a uma nova hipótese de relacionamento da espécie-tipo do gênero *Crenicichla*. Kullander *et al.* (2009) mencionou que *Crenicichla macrophthalma* possui uma morfologia distinta, caracterizada por ter olhos muito grandes, e que o posicionamento dessa espécie nos grupos existentes sempre foi problemática com base em caracteres morfológicos (ver seção 3.3). No presente estudo, os caracteres relacionados aos olhos incluídos na análise foram importantes para delimitar as relações de *Crenicichla macrophthalma*. Como mostrado, o caráter 89, que configura sinapomorfia do clado *Crenicichla macrophthalma* + *Wallaciia* está associado à posição dorsoventral dos olhos na cabeça. Por outro lado, o clado 113 formado pelo restante das espécies de *Crenicichla*, com o valor de suporte de Bremer absoluto baixo mas o

relativo alto (83%), é sustentado por duas sinapomorfias não-ambíguas também associadas ao olhos:

87 [0] Olhos não são visíveis em vista ventral. Os olhos são visíveis em vista ventral apenas em *Crenicichla macrophthalmia*, em *Wallaciia* e nas espécies de *Saxatilia*.

88 [1] Olhos pequenos, diâmetro da órbita correspondendo a 4,9-7,5% do comprimento padrão (em adultos). No grupo interno, apenas *Crenicichla macrophthalmia* e *Wallaciia* possuem os olhos relativamente grandes, correspondendo a 8,1-13% do comprimento padrão.

As espécies do clado 113 dividem-se em dois grandes clados, numerados 112 e 133. O clado 133 reúne os subgêneros *Batrachops* (clado 132) e *Teleocichla* (clado 171), discutidos abaixo, que são compostos majoritariamente (*Batrachops*) ou totalmente (*Teleocichla*) por espécies amazônicas. O clado 133 apresenta valores de suporte absoluto e relativo médios (0,22 e 59%) e o seu monofiletismo é sustentado por sete sinapomorfias não-ambíguas, nenhuma delas exclusiva para o clado:

36 [1] Pele sobre a porção mais lateral das nadadeiras pélvicas espessa. Caráter com distribuição homoplástica dentro do gênero *Crenicichla*, presente em várias espécies com hábitos reofílicos (ver comentários sobre o caráter).

123 [2] Dentição oral heterogênea, os dentes na série externa fixos e distintamente maiores que os das séries internas, que são também fixos ou ligeiramente móveis. Caráter com distribuição homoplástica, ocorrendo paralelamente em subgrupos de *Lacustria*.

142 [1] Margem posterior do pré-opérculo irregular, com poucas serrilhas irregularmente distribuídas. Distribuição dos estados muito homoplástica dentro de *Crenicichla* (ver comentários sobre o caráter), uma transformação subsequente para o estado 0 ocorre no clado 170, formado pelas espécies de *Teleocichla* exceto *Teleocichla* sp. Preta.

152 [2] Margem anterior do vômer convexa, com um processo pontudo na borda anterior. Distribuição do caráter homoplástica em *Crenicichla* (ver comentários sobre o caráter), uma transformação para o estado 1 (margem anterior do vômer reta) ocorre no clado 131 dentro de *Batrachops*.

160 [1] Expansão da asa dorsal do paraesfenóide presente. Caráter com distribuição homoplástica, ocorrendo paralelamente como sinapomorfias em outros clados e autapomorfias em algumas espécies (ver comentários sobre o caráter). Dentro do clado *Batrachops+Teleocichla*, há reversões em *Crenicichla cametana* e *T. prionogenys*.

199 [1] Inserção do ligamento central no hipobranquial 3. Reversões ocorrem em *Teleocichla gephyrogramma* e *T. prionogenys*. O estado 1 ocorre independentemente em uma subgrupo de *Lacustria* e pode ser otimizado como autapomorfias em outras espécies do gênero.

201 [3] Dentes póstero-mediais da placa faríngeana inferior molariformes, com até 4 dentes extremamente grandes na área posteromedial da placa. Apesar de sinapomórfico no clado *Batrachops*+*Teleocichla*, o estado 3 caracteriza apenas *Crenicichla cyclostoma* e *Teleocichla* sp. Preta, ambas aparecendo como grupos-irmãos das demais espécies do grupo *reticulata* e *Teleocichla*, respectivamente. No clado sequencial menos inclusivo de *Batrachops* (clado 131), há uma transformação para o estado 1 e nos cladogramas menos inclusivos de *Teleocichla* ocorrem transformações 3>2 (clado 170) e reversão para o estado 0 (clado 173).

Ploeg (1991) encontraram um clado formado pelos grupos *wallacii* + *reticulata* (correspondentes a *Wallaciia* e *Batrachops*) como grupo-irmão do grupo *lacustris* por ele proposto, que corresponde a *Crenicichla macrophthalma* + *Lacustria* no presente trabalho. Em uma das análises de Kullander *et al.* (2009: fig. 2), o grupo *reticulata* resultou como grupo-irmão do clado “Southern group” (que inclui *Crenicichla vittata*) + grupo *missioneira* propostos por ele; este clado corresponderia a uma nova hipótese de grupo *lacustris*. No entanto, *C. macrophthalma* seria excluído desse grande clado. Piálek *et al.* (2012) corroboraram Ploeg (1991) e Kullander *et al.* (2009) quanto à maior proximidade filogenética entre os grupos *reticulata* e *lacustris* incluindo *Crenicichla vittata*, porém com *Crenicichla macrophthalma* novamente sendo o grupo-irmão do grupo *lacustris*, aproximando-se mais das relações propostas por Ploeg (1991).

Embora Kullander *et al.* (2009) não tenham incluído caracteres morfológicos na análise, eles sugeriram como uma característica compartilhada por várias espécies dos grupos *reticulata* e *lacustris* a presença de uma ‘mancha alaranjada na região abdominal lateral nas fêmeas maduras. Assim como comentado na descrição do caráter 78, esse tipo de mancha está presente em várias espécies dos subgêneros *Batrachops* e *Lacustria* independentemente e o agrupamento desses dois subgêneros não foi recuperado nas análises realizadas no presente trabalho exceto aquelas utilizando pesagem implícita com $k=0,1$ e 1 (nessas análises *Batrachops* é parafilético) e pesagem sucessiva. Por outro lado, a relação de grupos-irmãos entre *Batrachops* e *Teleocichla* é recuperada apenas nas topologias obtidas com valor de $k=3$ (escolhida) e $k=4$; nas demais topologias o posicionamento tanto de *Teleocichla* quanto de *Batrachops* varia consideravelmente, o que sugere instabilidade do clado *Batrachops* + *Teleocichla*.

Um grande clado formado pelos subgêneros *Hemeraia*, *Saxatilia*, *Lugubria* e *Lacustria* (clado 112) apresenta um valor de suporte de Bremer absoluto mediano (0,17) mas 100 % de suporte de Bremer relativo, que indica que não há evidências contra a formação do clado nessa

análise. O monofiletismo clado 112 é sustentado por quatro sinapomorfias não ambíguas, nenhuma delas exclusiva:

54 [1] Manchas na região póstemporal presentes em juvenis e adultos.

66 [1] Presença de uma faixa horizontal escura bem evidente no flanco, estendendo-se desde a margem posterior do opérculo até o fim do pedúnculo caudal.

125 [1] Ausência de uma expansão óssea na parte posterior do ramo dentífero do dentário.

164 [1] Ponte pré-comissural do pró-ótico comprida.

Os caracteres 54, 66 e 125 apresentam uma distribuição homoplástica, incluindo reversões dentro do clado 112, e o caráter 164 havia sido proposto por Kullander (1988) como uma sinapomorfia compartilhada pelas espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, o que não foi corroborado no presente trabalho (ver comentários na descrição dos caracteres na seção 3.1).

As espécies do clado 112 dividem-se nos clados 126 e 111. O clado formado pelos subgêneros *Hemeraia* e *Saxatilia* (126) é constante em todas as análises não importa o esquema de pesagem utilizado e apresenta valores de suporte de Bremer moderados (0,17 e 61%). Ele corresponde ao que Ploeg (1991) propôs como grupo *saxatilis*, mas no presente estudo esse grupo foi subdividido entre as espécies que possuem uma mancha umeral sempre evidente no flanco (*Saxatilia*) e as que possuem um escurecimento quase na mesma posição da mancha umeral como um elemento do colorido adquirido apenas em um estágio ontogenético mais avançado (*Hemeraia*), de forma similar às espécies do grupo *Lugubria* (ver Varella *et al.* 2012). O monofiletismo do clado 126 é sustentado por cinco sinapomorfias não-ambíguas, nenhuma delas exclusiva do grupo:

30 [1] Prolongamento filamentosos dos raios moles da nadadeira anal em machos maduros (dimorfismo sexual). Ocorre paralelamente em um subgrupo de *Teleocichla* e pode também ser otimizado como sinapomorfia ambígua em *Wallaciia* (ver comentários sobre o caráter).

45 [1] Mancha suborbital com pigmentação uniforme presente. Ocorre paralelamente em um subgrupo de *Lugubria*.

59 [1] Mancha escura na axila peitoral presente. Ocorre paralelamente em um subgrupo de *Lacustria* e em um subgrupo de *Lugubria*. Dentro do clado 126, uma reversão ocorre no clado 122.

111 [2] 3 ou 4 vértebras + uróstilo na região correspondente ao pedúnculo caudal (com reversão em *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena).

149 [1] Pequeno intervalo entre os extra-escapulares proximal e distal. Corresponde a uma reversão a partir do estado 0, que foi otimizada como sinapomorfia ambígua no gênero *Crenicichla*. Reversões dentro do clado 126 ocorrem em *Crenicichla anthurus* e *C. chicha*.

Por fim, o clado 111, incluindo os subgêneros *Lugubria* (clado 110) e *Lacustria* (clado 139), apresenta um valor de suporte de Bremer absoluto bastante baixo (0,02) e o relativo mediano (68%). O monofiletismo desse clado é sustentado por apenas três sinapomorfias não-ambíguas, nenhuma delas exclusiva:

28 [0] Machos adultos sem dimorfismo sexual associado ao prolongamento acentuado dos raios moles da nadadeira dorsal. Caráter com distribuição homoplástica no cladograma (ver comentários sobre o caráter). No clado 111, há apenas uma reversão em *Crenicichla minuano*.

148 [0] Tamanho relativo dos ramos medial (ascendente) e distal (lateral) do extra-escapular proximal aproximadamente com o mesmo tamanho.

191 [2] Expansão dorsomedial no epibrânquial 4 ausente. Esse caráter é homoplástico, o estado 2 ocorre independentemente em *Batrachops* e algumas transformações do caráter, incluindo reversões, ocorrem dentro do clado 111.

4.3.1. Subgêneros em *Crenicichla*

***Crenicichla* Heckel, 1840, subgênero-tipo de *Crenicichla*.**

Espécie-tipo *Crenicichla macrophthalma* Heckel, 1840.

Espécies nominais: *Crenicichla macrophthalma* e *C. santaremensis* (sinônimo de *C. macrophthalma*).

Dentre as 17 autapomorfias em *C. macrophthalma* caracterizando, conseqüentemente, o subgênero *Crenicichla*, pode-se destacar:

6 [0] Escamas ciclóides ausentes na região anterior e dorsal do corpo (apenas escamas ctenóides no corpo), ou escamas ciclóides restritas à porção mais anterior da cabeça e à metade anterior da região dorsal do corpo entre o primeiro espinho da nadadeira dorsal e o ramo frontal do canal da linha lateral. Corresponde a uma reversão ao estado ancestral, que ocorre paralelamente também em *Crenicichla vittata*, a partir do estado 2, que é sinapomórfico em todos os ciclídeos analisados exceto *Retroculus xinguensis* e *Cichla pinima* (ver comentários na descrição do caráter).

7 [0] Escamas ciclóides ausentes na região ventral do corpo (coberta apenas por escamas ctenóides) ou cobrindo apenas a região ventral anterior às nadadeiras pélvicas (Padrão B0). Corresponde a uma reversão, que ocorre paralelamente em *C. britskii*, ao estado ancestral a partir do estado 2, sinapomorfia no gênero *Crenicichla*.

8 [0] Escamas ciclóides ausentes na nadadeira caudal (coberta apenas por escamas ctenóides) ou escamas ciclóides presentes apenas em uma estreita área marginal. Ocorre paralelamente em *Crenicichla vittata* e em um subgrupo de *Batrachops*.

24 [1] Escamas distribuídas em toda a extensão da nadadeira caudal exceto em uma margem distal estreita. Ocorre independentemente em *Crenicichla vittata* e em subgrupos de *Lugubria* e de *Batrachops*.

39 [0] Ausência de mancha na nadadeira caudal, assim como em *Crenicichla johanna*, *C. phaiospillus* e *Teleocichla* sp. Preta, correspondendo a autapomorfias nessas espécies.

69 [1] Presença de pontos pretos sobre os poros da linha lateral. Ocorre independentemente como sinapomorfia em um subgrupo de *Wallaciia* e pode ser otimizado como sinapomorfia em um subgrupo de *Lacustria* e autapomorfia em *C. jaguarensis*.

117 [2] Ramo ascendente muito mais longo que o dentífero. Ocorre independentemente em *Teleocichla* e em dois subgrupos de *Lacustria*.

168 [2] Canal látero-sensorial nasal ossificado muito comprido e quase reto. Esse estado distribuiu-se de forma homoplástica dentro no gênero, ocorrendo paralelamente como sinapomorfia em *Lugubria* e, dentro de *Lacustria*, como sinapomorfia em um subgrupo e como autapomorfia em algumas espécies.

Diagnose: olhos muito grandes (8,4–11,6% CP) mesmo em adultos, corpo totalmente ou quase totalmente coberto por escamas ctenóides e ausência de qualquer tipo de mancha abaixo dos olhos ou mancha na nadadeira caudal. Apenas *Crenicichla vittata* é também caracterizada por ter quase todo o corpo coberto por escamas, uma condição bastante incomum dentre as espécies de *Crenicichla*, mas adultos dessa espécie possui olhos menores (5,8–8,7% SL em exemplares maiores que 100 mm CP), mais escamas na série E1 (79–93 vs. 64–68 scales in *C. macrophthalmus*), uma mancha suborbital escura e uma mancha na nadadeira caudal bem evidente e ocelada (ausentes em *C. macrophthalmus*).

Crenicichla macrophthalmus distribuiu-se amplamente em tributários (rio Negro, rio Trombetas, rio Tapajós, rio Xingu) e na calha principal do rio Amazonas.

Clado 164 - *Wallaciia*, novo subgênero de *Crenicichla*.

Espécie-tipo *Crenicichla wallacii* Regan, 1905.

Táxons incluídos na análise: *C. compressiceps*, *C. heckeli*, *C. notophthalmus*, *C. regani*, *C. urosema*, *C. wallacii*.

Espécies nominais incluídas: *Crenicichla anamiri*, *C. compressiceps*, *C. heckeli*, *C. notophthalmus*, *C. regani*, *C. urosema*, *C. virgatula*, *C. wallacii*, *C. nanus* (sinônimo de *C. wallacii*).

O clado 164 é sustentado por 10 sinapomorfias não-ambíguas, nenhuma delas exclusiva, e apresenta valor de suporte de Bremer relativo alto (92%):

10 [1] Escamas dorsalmente na cabeça não se estendendo anteriormente até o poro NLF0. Ocorre paralelamente em *Teleocichla* e no clado 141.

34 [1] Modalmente 13 a 14 raios na nadadeira peitoral. Ocorre independentemente em *Teleocichla centisquama*.

79 [0] Tamanho máximo do corpo reduzido. Ocorre paralelamente em um subgrupo de *Teleocichla* e em *Crenicichla prenda*.

119 [1] Parte posterior do ramo dentífero do pré-maxilar curvado ventralmente, com a margem posterior da pré-maxila rombuda. Caráter com distribuição homoplástica no gênero *Crenicichla* (ver comentários sobre o caráter), correspondendo também a sinapomorfias em *Hemeraia* e em um subgrupo de *Lacustria*.

142 [3] Margem posterior do pré-opérculo fortemente serrilhada, com serrilhas proeminentes em forma de espinhos. Em *C. heckeli*, ocorre uma transformação 3>0 (pré-opérculo liso) e o estado 3 ocorre paralelamente em *Lugubria* no gênero *Crenicichla*.

143 [3] Ramo horizontal do pré-opérculo mais longo que o ramo vertical (com reversões em *Crenicichla wallacii* e *C. heckeli*).

146 [1] Presença de projeções pontiagudas na margem posterior do supracleitro (com reversão em *C. heckeli*).

152 [1] Margem anterior do vômer plana. Uma transformação para o estado 2 (margem anterior do vômer convexa) ocorre no clado 162, que reúne *Crenicichla compressiceps* e *C. heckeli*.

164 [1] Ponte pré-comissural do pró-ótico comprida. Ocorre paralelamente em outros clados no gênero *Crenicichla*.

204 [0] Espinho do urohial em direção posterior ou dorsal (com uma reversão em *Crenicichla wallacii*).

Diagnose: espécies de pequeno porte (tamanho máximo 48–79 mm CP), com distribuição das escamas na região pré-dorsal reduzida, não se estendendo anteriormente até o poro NFL0 modalmente 13-14 raios na nadadeira peitoral (*vs.* modalmente 15 a 17 raios), infraorbitais 3-4 separados (*vs.* infraorbitais co-ossificados em *Teleocichla* e *Hemeraia*). Todas as espécies de *Wallaciia* exceto *Crenicichla heckeli* apresentam projeções pontiagudas na margem posterior do supracleitro, ausentes nas demais espécies de *Crenicichla*.

A composição e diagnose de *Wallaciia* corresponde àquela do grupo *wallacii* proposto por Kullander (1990a) e Kullander *et al.* (2009). Piálek *et al.* (2012) também corroboraram um grupo denominado de *wallacii* formado por espécies que foram provisoriamente identificadas como relacionadas a *Crenicichla wallacii* e *C. regani*. Corresponde também ao grupo *wallacii* de Ploeg (1991) se as espécies de *Teleocichla* forem excluídas. O subgênero *Wallaciia* como proposto no presente trabalho é constante na maioria das análises realizadas (pesagem implícita com valores de $k = 1 - 10$ e 100). Na análise com pesagem implícita com $k=0,1$ *Wallacia* é parafilético pois inclui *Crenicichla macrophthalma*, mantendo porém um grupo monofilético formado por espécies de *Wallaciia* e *Crenicichla macrophthalma*, como indicado na topologia escolhida. Nas análises com pesagens iguais, com pesagem implícita $k=1000$ e pesagem sucessiva também é encontrado como parafilético, mas com relações diferentes com os demais grupos dentro de *Crenicichla*.

As espécies de *Wallaciia* distribuem-se na bacia amazônica, bacia do rio Orinoco e rio Essequibo (Guiana).

Clado 132 – *Batrachops* Heckel, 1840, subgênero de *Crenicichla*

Espécie-tipo *Batrachops reticulatus* Heckel, 1840.

Boggiana Perugia, 1897 é um sinônimo júnior.

Táxons incluídos na análise: *Crenicichla cametana*, *C. cyclostoma*, *C. geayi*, *C. semifasciata* e *C. reticulata*.

Espécies nominais incluídas: *Acharnes chacoensis* (sinônimo de *Crenicichla semifasciata*), *Batrachops punctulatus* (sinônimo de *C. reticulata*), *B. reticulatus*, *B. semifasciatus*, *C. astroblepa* (sinônimo de *C. cametana*), *Boggiana ocellata* (sinônimo de *C. semifasciata*), *C. cametana*, *C. cyanonotus*, *C. cyclostoma*, *C. elegans* (sinônimo de *C. reticulata*), *C. geayi*, *C. sedentaria*, *C. simoni* (sinônimo de *C. semifasciata*) e *C. stocki*.

O clado *Batrachops* apresenta baixos valores de suporte de Bremer absoluto (0,09) e relativo (92%). O monofiletismo desse subgênero é sustentado por 6 sinapomorfias não-ambíguas, uma delas exclusiva:

40 [4] Mancha da nadadeira caudal muito deslocada dorsalmente e posteriormente (sinapomorfia exclusiva).

67 [1] Presença de um padrão de colorido reticulado no flanco, devido à pigmentação escura na base das escamas (Padrão reticulado 1). Ocorre paralelamente em *Acaronia nassa* e '*Geophagus*' *brasiliensis*.

128 [1] Vertical no processo do ângulo-articular ultrapassando a borda anterior do osso retroarticular. Esse caráter apresenta uma distribuição homoplástica, com algumas transformações ambíguas no gênero *Crenicichla* (ver comentários sobre o caráter). Em *Batrachops*, uma reversão ocorre no clado 135, que inclui *C. reticulata* e *C. semifasciata*.

156 [1] Abertura caudal do miótomo posterior muito reduzida ou ausente (ocorre paralelamente como autapomorfias em outras espécies do gênero *Crenicichla*).

169 [1] Ossificação laminar associada ao canal látero-sensorial nasal muito expandida lateralmente à porção posterior do canal ossificado e com uma expansão laminar medial conspícua ao lado da porção anterior do canal ossificado. Em *Teleocichla*, esse estado caracteriza paralelamente o complexo *scottii* de espécies em *Lacustria* e um subgrupo de *Teleocichla*.

191 [2] Expansão dorsomedial no epibrânquial 4 ausente (ocorrendo paralelamente no clado 111, que reúne *Lacustria* e *Lugubria*).

Diagnose: padrão de colorido do flanco incluindo estreitas faixas horizontais formadas pela pigmentação escura concentrada na porção basal de cada escama; estas faixas estão presentes em todas as espécies do subgênero, mas são variáveis em conspicuidade ontogeneticamente ou entre as espécies. Adultos possuem dentes na série externa das maxilas fixos e distintamente maiores que os dentes nas séries internas, que podem ser também fixos ou ligeiramente móveis; *C. cyclostoma* possui menos dentes nas maxilas pois estes são extremamente grandes e fixos, o que é interpretado como uma derivação da condição encontrada no subgênero. Nadadeira caudal com escamas cobrindo densamente quase toda a nadadeira (vs. cobrindo entre 1/3 e metade da nadadeira), escamas ctenóides exclusivamente ou com escamas ciclóides cobrindo a parte mais posterior da nadadeira; em *C. cyclostoma*, 2/3 do comprimento da nadadeira caudal é coberta por escamas. Mancha na nadadeira caudal ocelada e em posição mais dorsal e posterior em comparação às demais espécies de *Crenicichla*. As espécies desse subgênero possuem o corpo deprimido e cilíndrico e boca ampla exceto *C. cyclostoma*, única espécie de *Batrachops* com corpo comprimido lateralmente e alto, abertura bucal mais estreita, porém com maxilas e dentes extremamente fortes.

A composição do subgênero *Batrachops* corresponde àquela do grupo *reticulata* proposto por Ploeg (1991) mas excluindo *Crenicichla scottii*, que no presente trabalho é incluída em *Lacustria*. Um grupo *reticulata* também foi corroborado pelas análises filogenéticas com dados moleculares realizadas por Kullander *et al.* (2009), que incluiu apenas *Crenicichla geayi* e *C. semifasciata*, e Piálek *et al.* (2012), que incluiu *C. cametana*, *C. geayi*, *C. reticulatae* *C. semifasciata* e uma espécie preliminarmente identificada como *C. cyanonotus*. O clado

Batrachops é constante em quase todas as análises realizadas no presente trabalho. Numa das análises em que *Batrachops* é merofilético (pesagem implícita $k=0,1$ e 1), apenas *Crenicichla cametana* se desloca do que seria o clado *Batrachops*, sendo então grupo-irmão do clado *Teleocichla*.

As espécies de *Batrachops* distribuem-se na bacia amazônica e nas bacias dos rios Orinoco e rio Essequibo, com exceção de *Crenicichla semifasciata* que ocorre na bacia do rio Paraguai e na porção baixa e média do rio Paraná. *Crenicichla semifasciata* também foi encontrada recentemente na bacia do alto rio Paraná, provavelmente devido à ação antrópica (Roa-Fuentes *et al.*, 2015).

Clado 171 – *Teleocichla* Kullander, 1988, subgênero de *Crenicichla*

Espécie-tipo *Teleocichla centrarchus* Kullander, 1988.

Espécies nominais incluídas (todas elas consideradas válidas e incluídas como táxons terminais na presente análise cladística): *Teleocichla centisquama*, *T. centrarchus*, *T. cinderella*, *T. gephyrogramma*, *T. monogramma*, *T. prionogenys*, *T. proselytus* e *T. wajapi*. *Teleocichla* sp. Preta foi incluída na análise como uma espécie potencialmente nova.

O clado *Teleocichla* apresenta valores de suporte de Bremer bastante altos (absoluto 0,94, relativo 85%), sinal de que há muitas evidências a favor e poucas evidências contra a formação desse grupo, de acordo com a análise efetuada. É constante em todas as análises realizadas no presente trabalho, embora o seu posicionamento dentro do clado composto por todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* seja bastante variável. O monofilismo de *Teleocichla* é recuperado a partir de 20 sinapomorfias não-ambíguas, duas delas exclusivas:

10 [1] Escamas dorsalmente na cabeça não se estendendo anteriormente até o poro NLF0 (ocorrendo paralelamente em *Wallacii* e no clado 141).

35 [2] Nadadeira pélvica longa e pontiaguda, com o terceiro raio mole mais longo ultrapassando a papila urogenital.

80 [2] Maxila superior projetando-se à frente da maxila inferior. Esse caráter multiestado apresenta uma distribuição homoplástica no gênero *Crenicichla* e o estado 2 ocorre paralelamente em *Crenicichla jupiaensis* e no clado 155 dentro de *Lacustria*.

96 [1] Quatro canais infraorbitais ossificados em uma série completa do lacrimal ao esfênótico. Ocorrendo paralelamente em *Hemeraia*, *Crenicichla jupiaensis* e *C. igara* dentro do gênero *Crenicichla*.

97 [1] Segundo canal infraorbital fundido com o terceiro (infraorbitais 4+5), com um poro mediano (ocorrendo paralelamente em *Hemeraia* e *Crenicichla igara* dentro de *Lacustria*).

99 [1] Ossificação laminar associada aos canais infraorbitais pós lacrimais expandida, associada aos infraorbitais mais anteriores (3+4 ou 3+4+5).

101 [3] Lacrimal conectado extensivamente sobre a metade do tamanho do primeiro infraorbital ou mais, com sobreposição do infraorbital sobre o lacrimal. Caráter com alto grau de homoplasia e algumas ambiguidades, com distribuição homoplástica em *Teleocichla*.

105 [0] 10 a 17 de vértebras pré caudais ou abdominais. Ocorre paralelamente em *Crenicichla hadrostigma* e no clado 157 dentro de *Lacustria* e no clado 163 dentro de *Wallaciia*.

117 [2] Ramo ascendente da pré-maxila muito mais longo que o ramo dentífero. Caráter com distribuição homoplástica no gênero *Crenicichla*, com convergências em dois subgrupos de *Lacustria* (clados 142 e 153, ver comentários sobre o caráter). Reversões ocorrem em *Teleocichla prionogenys*, *T. wajapi* e *T. centisquama*).

130 [0] Processo do ângulo-articular mais alto ou aproximadamente no mesmo nível horizontal.

144 [0] Ângulo formado pelos ramos horizontal e vertical do pré opérculo. Caráter com distribuição homoplástica dentro de gênero *Crenicichla* e, dentro de *Teleocichla*, uma reversão ocorre no clado 168, com reaparecimento do estado 0 no clado 172.

150 [0] Ausência de um processo dirigido anteriormente sobre a parte distal do pós cleitro (com uma reversão em *Teleocichla centisquama*, ver comentários sobre o caráter).

153 [3] Crista supraoccipital ausente ou muito reduzida. Esse estado ocorre independentemente no clado 157 e em *Crenicichla empheres* dentro de *Lacustria* e no clado 163 dentro de *Wallaciia*.

157 [1] Sutura entre vômer e mesetmóide ausente.

167 [1] Abertura do poro rostral associado ao canal látero-sensorial nasal deslocada posteriormente do focinho pós-labial (ocorrendo paralelamente em *Crenicichla jupiaensis* e *C. tesay* dentro de *Lacustria*).

174 [3] Faringo branquial 1 diminuto (sinapomorfia exclusiva).

202 [2] Três ou mais séries de dentes no faringobranquial 2. Reversão em *T. prionogenys* e há convergência no clado 163 dentro de *Wallaciia*.

203 [1] Espinho do urohial extremamente reduzido ou ausente (ocorrendo paralelamente em *Crenicichla hadrostigma* em *Lacustria*).

205 [3] Crista medial do urohial ausente, abas laterais largas. Ocorrendo paralelamente apenas em *Crenicichla cametana* dentre todos os táxons analisados.

210 [1] Processo medial do basipterígio longo e sem bifurcação (sinapomorfia exclusiva).

A maioria dos estados sinapomórficos indicados acima foram reinterpretados a partir dos caracteres propostos por Kullander (1988) como sinapomorfias de *Teleocichla* (caracteres 35,

96, 97, 153, 157, 174 e 205). Kullander (1988) elaborou uma diagnose e uma descrição osteológica bastante detalhadas das espécies de *Teleocichla*, que segue correta e útil para a identificação desses peixes com relação às demais espécies de *Crenicichla*. A seguir é oferecida, apenas para fins de simplificação, uma breve diagnose de *Teleocichla* a partir dos resultados obtidos no presente trabalho.

Diagnose: pequeno porte (48-90 mm CP) exceto *Teleocichla* sp. Preta (máximo 121,3 mm CP); nadadeira pélvica longa e pontiaguda, com o terceiro raio mole mais longo alcançando ou ultrapassando a papila urogenital; maxila superior projetando-se à frente da maxila inferior; apenas quatro canais infraorbitais ossificados em uma série completa do lacrimal ao esfênótico, com o segundo canal infraorbital fundido ao terceiro (infraorbitais 4+5) e formando um poro mediano; geralmente mais vértebras caudais do que abdominais (17 ou menos vértebras abdominais); ausência de projeções pontiagudas na margem posterior do supracleitro; e abertura do poro rostral associado ao canal látero-sensorial nasal deslocada posteriormente do focinho pós-labial (vs. situada na margem ou bem próximo à margem do focinho pós-labial em quase todas as demais espécies de *Crenicichla*).

A distribuição das espécies de *Teleocichla* é aparentemente restrita a rios de águas claras amazônicas com corredeiras (bacias dos rios Jari, Tapajós, Xingu e Tocantins).

Clado 130 – *Hemeraia*, novo subgênero de *Crenicichla*.

Espécie tipo *Crenicichla hemera* Kullander, 1991.

Espécies nominais incluídas: *Crenicichla chicha*, *C. guentheri* (sinônimo de *C. hemera*) e *C. hemera*.

O clado *Hemeraia* é constante em todas as análises realizadas no presente trabalho, como grupo-irmão de *Saxatilia*, e apresenta valores de suporte de Bremer absoluto e relativo medianos (0,15 e 57%). O monofiletismo de *Hemeraia* é sustentado por oito sinapomorfias não-ambíguas, duas delas exclusivas:

6 [2] Padrão 3 de distribuição de escamas ciclóides (vs. ctenóides) nas regiões dorsal e anterior do corpo: escamas ciclóides cobrindo totalmente a cabeça e a região dorsal do corpo, mas com escamas ctenóides no pedúnculo caudal. Sinapomorfia exclusiva.

7 [3] Padrão B3 de distribuição das escamas ciclóides (vs ctenóides) na região ventral do corpo: escamas ciclóides cobrindo toda a região abdominal, mas com escamas ctenóides no pedúnculo caudal. Sinapomorfia exclusiva.

32 [1] Nadadeira lanceolada em machos dimórficos, devido ao prolongamento dos raios medianos. Ocorre paralelamente em um subgrupo de *Wallaciia* e de *Teleocichla*);

96 [1] Quatro infraorbitais em série completa do lacrimal ao esfênótico (convergente com *Teleocichla*, *Crenicichla jupiaensis* e *C. igara*).

97 [1] Segundo canal infraorbital fundido com o terceiro (infraorbitais 4+5), com um poro mediano (ocorrendo paralelamente em *Teleocichla* e *Crenicichla igara*).

119 [1] Parte posterior do ramo dentífero do pré-maxilar curvado ventralmente, com a margem posterior da pré-maxila rombuda. Caráter com alto grau de homoplasia, ver comentários sobre o caráter.

128 [1] Vertical que passa no processo do ângulo-articular ultrapassando a borda anterior do osso retroarticular. Esse caráter apresenta uma distribuição homoplástica com algumas transformações ambíguas no gênero *Crenicichla* (ver comentários sobre o caráter).

142 [0] Margem posterior do pré-opérculo lisa. Esse estado distribui-se paralelamente como sinapomorfia em subgrupos de *Lacustria* e em um subgrupo de *Teleocichla*.

Diagnose: escamas ciclóides cobrindo grande parte do corpo e escamas ctenóides cobrindo apenas uma porção posterior do flanco e pedúnculo caudal, quatro canais látero-sensoriais infraorbitais em série completa do lacrimal ao esfênótico, com os infraorbitais 3+4 co-ossificados (vs. separados), microbranquiospinhos ausentes (vs. presentes do segundo ao quarto arcos branquiais) e margem posterior do pré-opérculo lisa.

A maior proximidade filogenética entre *Crenicichla hemera*, distribuída no rio Aripuanã (bacia do rio Madeira), e *Crenicichla chicha* do rio Juruena (bacia do rio Tapajós) foi primariamente proposta por Varella *et al.* (2012). Os autores argumentaram que essas duas espécies compartilham características que eram consideradas diagnósticas tanto do grupo *saxatilis* (*Saxatilia*) quanto do grupo *lugubris* (*Lugubria*). A partir dos obtidos no presente trabalho, observa-se que esses três grupos, juntamente com *Lacustria*, estão proximamente relacionados no clado 113.

Clado 125 – *Saxatilia*, novo subgênero de *Crenicichla*.

Espécie-tipo *Perca saxatilis* Linnaeus, 1758.

Táxons terminais incluídos na análise: *Crenicichla alta*, *C. anthurus*, *C. britskii*, *C. labrina*, *C. lepidota*, *C. saxatilis*. *Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena foi incluída como uma espécie potencialmente nova.

Espécies nominais incluídas: *Batrachops nemopterus* (sinônimo de *C. proteus*), *Crenicichla saxatilis albopunctata*; *C. alta*, *C. anthurus*, *C. britskii*, *C. cardiostigma* (sinônimo de *C. alta*), *C. clancularia* (sinônimo de *C. semicineta*), *C. coppenamensis*, *C. edithae* (sinônimo de *C. lepidota*), *C. frenata*, *C. hummelincki*, *C. inpa*, *C. isbrueckeri*, *Cychla labrina*, *C. lepidota*, *C.*

lucius, *C. menezesi*, *C. nickeriensis*, *C. nijsseni*, *C. pellegrini*, *C. proteus*, *Crenicichla proteus argynnis* (sinônimo de *C. proteus*), *C. pterogramma* (sinônimo de *C. alta*), *C. pydanielae*, *C. santosi*, *Crenicichla saxatilis semicineta*, *C. sipaliwini*, *C. sveni*, *C. vaillanti* (sinônimo de *C. alta*), *Perca saxatilis*, *Scarus biocellatus* (sinônimo de *C. saxatilis*), *Scarus Pavo* (sinônimo de *C. saxatilis*), *Scarus pavoninus* (sinônimo de *C. saxatilis*). *Perca brasiliensis* Bloch, 1792 foi excluída de *Crenicichla* by Ploeg (1991), mas um estudo em progresso sugere que ela pertence a *Saxatilia* dentro do gênero (Varella & Kullander, em preparação).

O clado *Saxatilia* é constante em todas as análises realizadas no presente trabalho e apresenta valores de suporte de Bremer absoluto e relativo altos (0,63 e 100 %). O monofiletismo do subgênero é sustentado com sete sinapomorfias não-ambíguas, duas delas exclusivas:

56 [1] Mancha umeral presente (sinapomorfia exclusiva).

76 [1] Nadadeira dorsal das fêmeas com margem escura e, ocasionalmente, com uma série de pequenas pintas escuras na região submarginal (dimorfismo sexual). Sinapomorfia exclusiva.

84 [2] Extremidade posterior do maxilar ultrapassando a linha vertical que passa pela margem anterior da órbita, não alcançando a linha vertical que passa pela metade do diâmetro da órbita. A polarização do caráter é difícil e ele apresenta uma distribuição homoplástica dentro do gênero, com o estado 2 ocorrendo em outros grupos (ver comentários sobre o caráter). Dentro de *Saxatilia*, há uma transformação para o estado 3 no clado 129, em que a extremidade posterior do maxilar ultrapassa a linha vertical que passa pela metade do diâmetro da órbita, correspondendo ao estado extremo do caráter.

87 [1] Olhos visíveis em vista ventral.

95 [3] Lacrimal muito estreito (muito mais longo do que alto). Esse estado caracteriza paralelamente um subgrupo de *Batrachops* (clado 134) e *Crenicichla wallacii*.

191 [1] Expansão laminar dorsomedial no epibrânquial 4 estreita, acompanhando o contorno do epibrânquial. Ver comentários sobre o caráter.

196 [0] Microbranquiospinhos presentes e regularmente distribuídos na face lateral do segundo ao quarto arcos branquiais. Caráter com distribuição homoplástica dentro de *Crenicichla*, mas sem reversão dentro de *Saxatilia*.

Diagnose: escamas no flanco relativamente grandes (31–64 na série E1), presença de uma mancha umeral invariavelmente bem evidente na ontogenia, embora muito variável entre as espécies com relação ao formato. Machos de espécies de *Saxatilia* apresentam os raios moles da nadadeira dorsal estendendo-se pelo menos até o meio da nadadeira caudal, geralmente estendendo-se além da margem posterior da nadadeira caudal, e pequenas manchas claras

espalhadas pelo flanco e eventualmente também pela cabeça. Fêmeas maduras apresentam uma pigmentação avermelhada na região abdominal e a nadadeira dorsal com uma margem enegrecida e eventualmente com uma série de pequenas manchas escuras ao longo da região submarginal da nadadeira.

A composição e a diagnose de *Saxatilia* corresponde ao do grupo *saxatilis* proposto por Ploeg (1991), com exceção de *Crenicichla guentheri*, que é considerada sinônimo júnior de *C. hemera* (Kullander, 1997; Varella *et al.*, 2012). Todos os táxons terminais incluídos no grupo *saxatilis* nas análises de Kullander *et al.* (2009) e Piálek *et al.* (2012) fazem parte desse subgênero.

A distribuição de *Saxatilia* é a mais ampla dentre os subgêneros de *Crenicichla*. Espécies de *Saxatilia* estão presentes em quase todas as bacias hidrográficas sul-americanas, com exceção de algumas drenagens costeiras na região Sudeste e sul da região Nordeste do Brasil. A diversidade de *Saxatilia* está concentrada na bacia amazônica, drenagens costeiras das Guianas e Suriname e no rio Orinoco. Porém, *Crenicichla lepidota* e *C. britski* estão distribuídas na bacia do rio do Prata e sistema da Lagoa dos Patos e Lagoa Mirim no Sul do Brasil, *C. menezesi* e *C. brasiliensis* estão presentes no rio São Francisco e drenagens do Nordeste do Brasil.

Clado 110 – *Lugubria*, novo subgênero de *Crenicichla*.

Espécie-tipo *Crenicichla lugubris* Heckel, 1840.

Táxons terminais incluídos na análise: *Crenicichla acutirostris*, *C. jegui*, *C. johanna*, *C. lenticulata*, *C. lugubris*, *C. multispinosa*, *C. phaiospilus*, *C. strigata*, *C. tigrina*, *C. vittata*.

Espécies nominiais incluídas: *Cychla fasciata* (sinônimo de *C. johanna*), *Cychla rutilans* (sinônimo de *C. lugubris*), *Crenicichla acutirostris*, *Crenicichla adspersa*, *C. funebris* (sinônimo de *C. adspersa*), *C. cincta*, *Crenicichla brasiliensis fasciata* (sinônimo sênior de *C. cincta*, homônimo de *Cychla fasciata*), *C. jegui*, *C. johanna*, *C. johanna carsevennensis* (sinônimo de *C. johanna*), *C. lenticulata*, *C. lugubris*, *Crenicichla brasiliensis marmorata*, *C. multispinosa*, *C. obtusirostris* (sinônimo de *C. johanna*), *C. ornata* (sinônimo de *C. lenticulata*), *C. percna*, *C. phaiospilus*, *C. rosemariae*, *Crenicichla johanna strigata*, *C. ternetzi*, *C. tigrina*, *C. zebrina*.

O clado *Lugubria* apresenta valores de suporte de Bremer relativamente altos (0,40 e 74%) e é praticamente constante nas análises realizadas com diferentes esquemas de pesagem realizadas no presente trabalho, com exceção da análise com pesagem igualitária e com pesagem implícita utilizando $k=1000$. A partir dessas duas análises, apenas *Crenicichla jegui* é

excluído do que seria o subgênero *Lugubria* e posiciona-se como grupo-irmão do clado *Batrachops*, formando um clado com baixo suporte. O monofilismo do subgênero é sustentado por seis sinapomorfias não-ambíguas, duas delas exclusivas:

9 [2] 6 a 8 séries horizontais de escamas entre o último espinho da nadadeira dorsal e o ramo anterior da linha lateral. Sinapomorfia exclusiva, com uma transformação para o estado 3 no clado 117, que reúne espécies com 9 a 14 séries horizontais de escamas nessa região, correspondendo ao estado extremo do caráter.

17 [2] 79 a 131 escamas na série E1. Ocorre paralelamente em *Cichla pinima* no grupo externo e em *Teleocichla centisquama*.

43 [1] Presença de um ocelo com pigmentação clara na mancha da nadadeira caudal em adultos. Ocorre paralelamente como sinapomorfias de outros clados e atapomorfias de alguns táxons dentro de *Crenicichla*. Dentro de *Lugubria*, há uma reversão em *Crenicichla acutirostris*.

104 [3] 39 a 44 vértebras. Sinapomorfia exclusiva.

142 [3] Margem posterior do pré-opérculo fortemente serrilhada, com serrilhas proeminentes em forma de espinhos. Uma transformação para o estado 1 (pré-opérculo com poucas serrilhas irregularmente distribuídas na margem posterior) ocorre em *Crenicichla jegui*. O estado 3 ocorre paralelamente em *Wallaciia*.

168 [2] Canal látero-sensorial nasal ossificado muito comprido e quase reto. Caráter com distribuição homoplástica dentro do gênero e este estado ocorre paralelamente no clado 154 dentro de *Lacustria* e em outras espécies de diferentes subgêneros.

Diagnose: espécies de médio a grande porte (tamanho máximo entre 200–300 mm SL), com escamas relativamente pequenas e em grande número no flanco (79 ou mais na série E1, exceto *Crenicichla jegui* com 74–75 escamas) e com um grande número de vértebras (39 a 44), mais vértebras abdominais (20 ou mais) do que caudais, exceto em um único exemplar de *Crenicichla jegui* que possui 19 vértebras abdominais e 20 vértebras caudais.

Lugubria, como definido no presente estudo, corresponde ao grupo *lugubris* proposto por Ploeg (1991), Kulander (1997) e Piálek *et al.* (2012). Kulander (1997) propôs a divisão desse grupo em subgrupo *acutirostris* e subgrupo *lugubris sensu stricto*, adotada mais recentemente por Montaña *et al.* (2008) e Kulander & Varella (2015). O subgrupo *acutirostris* não foi corroborado como monofilético. As espécies que pertenceriam a este subgrupo aparecem sequencialmente na porção basal do clado *Lugubria* a partir das análises realizadas, utilizando pesagem implícita com valores de $k = 0,1$ e $1-6$. Nas análises utilizando pesagem igualitária, pesagem sucessiva e pesagem implícita com valor de $k = 6 - 10, 100$ e 1000 , origina-se um

grupo composto por *Crenicichla acutirostris*, *C. multispinosa*, *C. phaiospilus* e *C. tigrina*, mas sem *C. jegui* e *C. vittata*.

Por outro lado, o clado 120 dentro de *Lugubria* é formado exclusivamente por espécies alocadas no subgrupo *lugubris sensu stricto* como proposto por Kullander (1997). Esse clado é constante em todas as análises realizadas no presente estudo, com valores de suporte de Bremer absoluto e relativo altos (0,73 e 100%). Algumas das 13 sinapomorfias não-ambíguas (nenhuma delas exclusiva) que sustentam o clado 120 correspondem a características que foram previamente utilizadas por Kullander & Varella (2015) para distinguir os subgrupos *acutirostris* e *lugubris*. Assim, as espécies do subgrupo *lugubris sensu stricto* (clado 120) distinguem-se por possuírem focinho rombudo e as narinas mais próximas da margem do focinho pós-labial (vs. focinho pontudo e narinas no meio do caminho entre a margem anterior da órbita e a margem do focinho pós-labial, caráter 85 [1]) e por uma mudança drástica no padrão de colorido ao longo do desenvolvimento ontogenético, com os juvenis apresentando pequenas pintas escuras na cabeça (caráter 70 [1]) e os adultos um escurecimento dorsalmente à nadadeira peitoral (eventualmente presente também em *Crenicichla tigrina* do subgrupo *acutirostris*). Todas as espécies do subgrupo *lugubris sensu stricto* não apresentam uma mancha suborbital (caráter 45 [0]), que geralmente é uniformemente pigmentada nas espécies do subgrupo *acutirostris*.

De acordo com Ploeg (1991), os grupos *lugubris* (= *Lugubria*) e *saxatilis* (= clado 126) seriam grupos-irmãos. A análise de Piálek *et al.* (2012) corroborou essa hipótese, apesar de *Crenicichla vittata* não ter sido recuperada como uma espécie do grupo *lugubris*, mas sim do grupo *lacustris* proposto por eles. A partir dos resultados do presente estudo, *Crenicichla vittata* é grupo-irmão das demais espécies de *Lugubria*, que é o subgênero-irmão de *Lacustria*. *Crenicichla vittata* distribui-se amplamente ao longo da bacia do rio da Prata, nos rios Paraguai, Uruguai e no baixo Paraná (à jusante da barragem de Itaipu), não se estendendo até o alto rio Paraná e ausente na bacia amazônica. Ou seja, é a única dentre as espécies nominais de *Lugubria* que não se distribui na bacia amazônica ou drenagens adjacentes no escudo das Guianas. De forma complementar, as espécies de *Lacustria* estão distribuídas nas bacias dos rios Paraná e Uruguai, drenagens costeiras do Sul e Sudeste do Brasil, e uma espécie nova (Varella, em preparação) no rio São Francisco, mas ausentes na bacia amazônica e na bacia do rio Paraguai.

Clado 139 – *Lacustria*, novo subgênero de *Crenicichla*.

Espécie-tipo *Crenicichla lacustris* (Castelnau, 1855).

Táxons terminais incluídos na análise: *Crenicichla celidochilus*, *C. empheres*, *C. gaucho*, *C. hadrostigma*, *C. haroldoi*, *C. hu*, *C. igara*, *C. iguapina*, *C. iguassuensis*, *C. jaguarensis*, *C. jupiaensis*, *C. jurubi*, *Crenicichla lacustris*, *C. minuano*, *C. missioneira*, *C. prenda*, *C. punctata*, *C. scottii*, *C. tapii*, *C. tendybaguassu*, *C. tesay*, *C. tuca*, *C. yaha*. Além desses táxons, *Crenicichla* sp. Paraná, *Crenicichla* sp. Paranaíba, *Crenicichla* aff. *iguassuensis* BIG LIPS e *Crenicichla* aff. *tesay* BIG LIPS foram adicionados à análise como espécies potencialmente novas.

Espécies nominais incluídas no subgênero: *Batrachops scottii*, *Crenicichla biocellata* (sinônimo de *C. lacustris*), *C. celidochilus*, *C. dorsocellata* (sinônimo de *C. lacustris*), *C. empheres*, *C. gaucho*, *C. gillmorlisi*, *C. hadrostigma*, *C. haroldoi*, *C. hu*, *C. igara*, *C. iguapina*, *C. iguassuensis*, *C. jaguarensis*, *C. jupiaensis*, *C. jurubi*, *Crenicichla lacustris semifasciata* (sinônimo de *C. scottii*), *C. lucenai*, *C. maculata*, *C. mandelburgeri*, *C. minuano*, *C. missioneira*, *C. mucuryna*, *Crenicichla (Batrachops) multidens* (sinônimo de *C. scottii*), *C. polysticta*, *C. prenda*, *C. punctata*, *C. taikyra*, *C. tapii*, *C. tendybaguassu*, *C. tesay*, *C. tingui*, *C. tuca*, *C. yaha*, *C. ypo*, *Cycla lacustris*, *Labrus amarus* (sinônimo de *C. scottii*).

O subgênero *Lacustria* é recuperado como monofilético nas análises com pesagem implícita com valor de $k = 0,1, 1, 2, 3, 4$ e $k=1000$ e nas análises com pesagem igualitária e sucessiva, mas se apresenta parafilético (com a presença de *Teleocichla*) nas análises com pesagem implícita com valor de $k = 5-10$ e polifilética na análise com $k=100$. O clado 139 apresenta valores de suporte de Bremer absolutos e relativos altos (0,37 e 97%). Isso indica que, pelo menos na topologia escolhida (análise com pesagem implícita com $k=3$), existem poucas evidências contrárias à formação do grupo, apesar de o monofiletismo do subgênero ser sustentado apenas por três sinapomorfias não-ambíguas, sendo uma delas exclusiva do grupo, como listadas abaixo:

47 [1] Presença de uma mancha suborbital com pigmentação sarapintada (sinapomorfia exclusiva).

74 [1] Presença de uma ou algumas manchas escuras na nadadeira dorsal das fêmeas maduras (dimorfismo sexual). Ocorre paralelamente no clado 165 dentro de *Wallaciia* e reversões dentro de *Lacustria* ocorrem em *Crenicichla missioneira* e *C. jurubi*.

196 [0] Microbranquiospinhos presentes, regularmente distribuídos na face externa do segundo ao quarto arcos branquiais. Caráter com distribuição homoplástica dentro de *Crenicichla* (ver comentários sobre o caráter). Dentro de *Lacustria*, há reversões do caráter em *Crenicichla hadrostigma* e *C. jurubi*.

Diagnose: mancha suborbital escura presente, formada por pequenas pintas escuras (mancha suborbital sarapintada, ausente nas demais espécies de *Crenicichla*), escamas exclusivamente ciclóides na cabeça e na região pré-dorsal (vs. ctenóides no subgênero *Crenicichla*); menos que 75 escamas na série E1 (vs. 79 ou mais escamas em *Lugubria* exceto *C. jegui*); mancha umeral ausente (vs. presente em *Saxatilia*); margem posterior do supracleitro liso (vs. supracleitro com algumas projeções pontiagudas em *Wallaciia* exceto *C. heckeli*). Fêmeas de vários táxons terminais alocados nesse subgênero apresentam uma mancha alaranjada na região lateral do abdômen e uma ou algumas manchas escuras oceladas na nadadeira dorsal. Esse padrão de pigmentação alaranjada no abdômen das fêmeas (ver caráter 78) também ocorre em espécies de *Batrachops* e em *Crenicichla vittata*, enquanto a presença de uma ou algumas manchas escuras oceladas na nadadeira dorsal também ocorre em espécies de *Wallaciia*.

A composição do subgênero *Lacustria* corresponde à do grupo *lacustris* proposto por Ploeg (1991) excluindo *Crenicichla macrophthalmia* (subgênero *Crenicichla*) e incluindo *Crenicichla scottii*, que fez parte do grupo *reticulata* proposto por aquele autor, além de outras espécies ainda não-descritas até aquele momento. Corresponde a todos os táxons terminais incluídos nos grupos *missioneira* e “Southern group” (exceto *Crenicichla vittata*) de Kullander *et al.* (2009). Em uma das análises (fig. 2), esses dois grupos resultaram em um clado que poderia ser chamado de grupo *lacustris*, mas na outra (fig. 3) eles eram ramos da politomia na base do cladograma. Na análise realizada por Piálek *et al.* (2012), que incluiu uma grande quantidade de táxons terminais distribuídos em drenagens do sul e sudeste da América do Sul, um grupo denominado *lacustris* também foi proposto e corresponderia ao subgênero *Lacustria* exceto pela presença de *C. vittata* (alocado no subgênero *Lugubria*).

Grupos menos inclusivos dentro do subgênero *Lacustria*. O complexo *missioneira* de espécies (clado 136), representado na análise por *C. celidochilus*, *C. empheres*, *C. hadrostigma*, *C. igara*, *C. jurubi*, *C. missioneira*, *C. minuano* e *C. tendybaguassu*, apresenta valores medianos de suporte de Bremer (0,12 e 57%), mas é constante em todas as análises realizadas com diferentes esquemas de pesagem. Ele corresponde ao grupo *missioneira* de espécies proposto por Lucena & Kullander (1992), incluindo neste grupo *C. celidochilus*, e corroborado como monofilético com base em dados moleculares por Piálek *et al.* (2012). Além das espécies nominadas citadas acima, todas endêmicas das bacias do alto e médio rio Uruguai, inclui-se nesse complexo *Acharches niederleinii*, que foi considerada um *nomen dubium* da bacia do rio Uruguai e pode corresponder a *C. missioneira*, *C. minuano* ou *C. hadrostigma*, segundo Varela (2011). O monofiletismo desse clado é corroborado a partir do compartilhamento de nove

sinapomorfias não-ambíguas. Duas delas haviam sido indicadas por Lucena & Kullander (1992) como características diagnósticas do grupo *missioneira*: 48 [2] mancha suborbital sarapintada reduzida a poucas ou a uma mancha situada abaixo da órbita (sinapomorfia exclusiva, sem reversão) e 142 [0] margem posterior do pré-opérculo lisa (ocorrendo independentemente em outros clados dentro do gênero). A maior parte das espécies do complexo *missioneira* também apresentam um tipo de dimorfismo sexual no qual a mancha caudal dos machos adultos é fragmentada em pequenas manchas que acompanham o padrão de manchas espalhadas pelo pedúnculo caudal, tornando a mancha caudal indistinta. Todas as espécies desse complexo exceto *Crenicichla celidochilus* e *C. hadrostigma* apresentam uma série de manchas na região médio lateral dos flancos, mas essa característica está presente também em outras espécies do subgênero *Lacustria*.

O complexo *scottii* de espécies (clado 160) é representado na análise por *Crenicichla gaucho*, *C. prenda* e *C. scottii*, todas distribuídas na bacia do rio Uruguai. As espécies nominais *Crenicichla [Batrachops] multidentis*, *Labrus amarus* e *Crenicichla lacustris semifasciata* são incluídas no complexo pois são consideradas sinônimas de *C. scottii*. O complexo *scotti* corresponde totalmente ao grupo *scottii* proposto por Lucena & Kullander (1992), posteriormente corroborado como complexo *scottii* por Piálek *et al.* (2012). Na análise de Kullander *et al.* (2009), *Crenicichla scottii* foi a única espécie do complexo *scottii* incluída na análise e fez parte do “Southern group” formado por espécies previamente alocadas no grupo *lacustris* exceto àquelas do grupo *missioneira*. Esse clado é constante nas topologias obtidas por meio das demais análises realizadas no presente estudo, exceto naquelas obtidas a partir de pesagem implícita com valor de $k=0,1$ e 1 , e apresenta valores de suporte de Bremer absoluto e relativo de $0,24$ e 76% , respectivamente. O monofiletismo desse grupo é corroborado por 10 sinapomorfias não-ambíguas, que incluem: extremidade posterior do maxilar ultrapassando a vertical que passa pela margem anterior da órbita (caráter 84 [2]), ramo ascendente do pré-maxilar com comprimento similar ou mais curto que o ramo dentífero (caráter 117 [0]), dentição oral heterogênea, com dentes da série externa fixos e distintamente maiores que os dentes das séries internas, que são também fixos ou ligeiramente móveis (caráter 123 [2]), canal látero-sensorial do nasal ossificado curto e bastante curvo (caráter 168 [0]) com ossificação laminar associada muito expandida lateralmente à porção posterior do canal e com uma expansão laminar medial conspícua ao lado porção anterior do canal (caráter 169 [2]) e distância interorbital apenas 2-3 vezes menor que o comprimento do neurocrânio (caráter 172 [0]). Os estados de caráter acima listados podem ser utilizados, em combinação, como uma diagnose das espécies deste complexo em relação às demais espécies de *Lacustria* e refletem o

formato do corpo das espécies deste complexo, que é robusto e mais baixo, quase cilíndrico, com um espaço interorbital amplo, boca ampla e focinho curto e rombudo.

Mais dois grupos menos inclusivos podem ser identificados dentro de *Lacustria* de acordo com a topologia escolhida e são denominados complexo *jaguarensis* e complexo *lacustris sensu stricto*. Porém, estes clados são menos constantes nas topologias obtidas a partir das demais análises do que os complexos *missioneira* e *scottii*.

O complexo *jaguarensis* de espécies (clado 149), é representado por todas as espécies da bacia do rio Paraná exceto (curiosamente) *Crenicichla* sp. Paraná. Esse complexo apresenta valores de suporte de Bremer absoluto e relativo muito baixos (>0,01 e 5%) e é instável também de acordo com as demais análises realizadas no presente trabalho, já que está presente apenas nas topologias que foram obtidas com pesagem igualitária, com pesagem implícita utilizando $k = 3, 4$ e 1000 e naquelas obtidas nas análises com pesagem sucessiva. O monofiletismo desse complexo de espécies é sustentado por apenas duas sinapomorfias não-ambíguas, devidas a caracteres que apresentam uma distribuição homoplástica dentro do gênero, muitas transformações ambíguas e algumas reversões dentro do complexo *jaguarensis*: faringo-branquial 1 ligeiramente expandido, achatado na porção mais basal (174 [1]) e expansão laminar dorsomedial no epibrânquial 4, acompanhando o contorno do osso (191 [1]).

O complexo *jaguarensis* corresponderia ao clado 32 obtido por Piálek *et al.* (2012) que reúne as espécies do complexo *mandelburgeri* proposto por eles mais *Crenicichla hu*, *C. ypo*, *C. jupiaensis* e *C. vittata*, se esta última espécie fosse excluída. Inclusive, esse clado é recuperado como grupo-irmão do complexo *scotti*, assim como foi encontrado em Piálek *et al.* (2012). *Crenicichla mandelburgeri*, que dá nome ao complexo de Piálek *et al.* (2012), não foi incluída na análise mas apresenta muitas similaridades em relação ao formato geral do corpo e padrão de colorido com *C. jaguarensis* e provavelmente faz parte desse complexo, assim como outras espécies do médio rio Paraná que não foram incluídas na análise (*C. gillmorlisi*, *C. taikyra* e *C. ypo*). No entanto, muitas similaridades também são compartilhadas por essa espécie e *Crenicichla* sp. Paraná, distribuída no limite entre o alto e o médio rio Paraná, em tributários e na calha principal do rio Paraná na região do Salto de Sete Quedas agora inundada pelo reservatório de Itaipu, que resultou na análise como grupo-irmão das demais espécies de *Lacustria*. Dada a instabilidade do complexo *jaguarensis* de espécies, o posicionamento “estranho” de *Crenicichla* sp. Paraná na base de *Lacustria* e a complexidade biogeográfica da região missioneira (ver, por exemplo, Piálek *et al.*, 2012), considera-se necessário um estudo mais aprofundado e abrangente das relações intrínsecas entre as espécies da bacia do rio da Prata, visto que esse não foi o foco principal no presente estudo.

Diferente dos resultados obtidos por Piálek *et al.* (2012), um grupo formado por espécies distribuídas no baixo rio Iguaçu, acima das cataratas, foi recuperado como monofilético (clado 146). Todas as espécies desse grupo são endêmicas dessa drenagem exceto *Crenicichla yaha*, que foi descrita do rio Urugua-í, mas distribuída também no rio Iguaçu (Varella, 2011, contra Piálek *et al.*, 2015). Esse grupo é sustentado por duas sinapomorfias não-ambíguas: presença de uma série de manchas escuras sobre a região médio lateral do flanco (61[1]) e de um caráter associado a dimorfismo sexual: machos adultos apresentando manchas escuras espalhadas pelo flanco (71 [1]). Apesar de apresentar um valor baixo de suporte de Bremer absoluto (0,05), o valor do suporte relativo é de 100%, ou seja, apesar de poucas sinapomorfias sustentarem o clado, não há evidências contra a formação deste a partir da análise.

O complexo *lacustris sensu stricto* (clado 158) é composto por espécies de *Crenicichla* previamente alocadas no grupo *lacustris* (*sensu* Ploeg, 1991; Piálek *et al.*, 2012) distribuídas nos rios costeiros do Sul e Sudeste do Brasil (*C. lacustris*, *C. iguapina* e *C. punctata*). As duas primeiras espécies foram incluídas no grupo *lacustris* restrito por Kullander & Lucena (2006), que incluiria também *Crenicichla tinguí*. *Crenicichla punctata*, junto com *C. maculata* e a recentemente descrita *C. lucenai* (não-incluída na análise), fariam parte do grupo *punctata* proposto por Kullander & Lucena (2006). O complexo *lacustris sensu stricto* é recuperado como monofilético apenas através das topologias obtidas com pesagem implícita com $k = 3 - 6$ e 100 e apresenta valores baixos de suporte de Bremer absoluto e relativo (0,01 e 26%). Além disso, o monofiletismo desse clado é sustentado por apenas uma sinapomorfia não-ambígua, que não é exclusiva no grupo: manchas escuras nos machos dimórficos distribuindo-se no flanco e também mais anteriormente sobre a porção lateral da cabeça (72 [1]). Não foi incluída na análise *Crenicichla mucuryna*, espécie descrita do rio Mucuri. Apesar de estar numa drenagem costeira do Leste do Brasil, assim como as espécies do complexo *lacustris sensu stricto*, essa espécie é mais similar e está provavelmente mais relacionada a espécies do complexo *jaguarensis*, principalmente a duas espécies novas desse grupo que estão distribuídas no rio Paranaíba (bacia do alto rio Paraná) e rio São Francisco (Varella, em preparação).

5. Conclusões

A partir das análises cladísticas realizadas com uma matriz de dados morfológicos constituída por 211 caracteres codificados em relação a 88 táxons terminais, foram discutidas as relações filogenéticas em *Crenicichla*, incluindo as espécies outrora classificadas no gênero *Teleocichla*. As seguintes conclusões são provenientes do presente estudo:

1. Duas classificações alternativas foram discutidas com base nos resultados das análises, levando em conta as limitações metodológicas de cada análise e as consequências nomenclaturais de cada uma das classificações. A classificação baseada no reconhecimento de subgêneros de *Crenicichla*, correspondendo aos grupos monofiléticos encontrados, foi preferida em detrimento da proposta baseada no reconhecimento de vários gêneros, a fim de minimizar mudanças nomenclaturais, pelo menos nesse momento. Isso porque o posicionamento de *Crenicichla macrophthalma*, espécie-tipo de *Crenicichla*, continua bastante instável tanto na comparação entre as topologias obtidas nas diferentes análises realizadas, quanto na comparação com as hipóteses expressas em estudos prévios. Dessa forma, as relações de *Crenicichla macrophthalma* devem continuar sendo consideradas prioritárias em estudos subsequentes de sistemática do grupo, para que mudanças nomenclaturais efetivas possam ser realizadas.

2. Em estudos filogenéticos mais recentes, *Crenicichla* tem sido considerada mais relacionada às espécies da tribo Geophagini, embora o gênero também tenha sido considerado grupo-irmão de *Cichla* por Kullander (1998). No presente estudo, no entanto, uma nova hipótese de relações de *Crenicichla* em Cichlinae é inferida a partir da análise realizada, na qual *Crenicichla* é grupo-irmão de um clado formado por *Chaetobranchius flavescens* e todos os representantes de Cichlasomatini e Geophagini incluídos.

3. Um complexo cenário foi encontrado quanto às relações entre as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, com várias linhagens dentro desse grande grupo, assim como era previsto de acordo com os estudos filogenéticos prévios. As relações entre algumas dessas linhagens, por outro lado, são ainda instáveis, podendo variar de acordo com os diferentes tipos de pesagem aplicados e apresentam algumas divergências em relação aos estudos prévios, que também são divergentes entre si. *Teleocichla* é sempre considerada monofilética dentro do

clado formado por todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, que é considerado como o gênero *Crenicichla* de acordo com a classificação proposta. Assim, *Teleocichla* foi considerado como subgênero de *Crenicichla*. O subgênero *Crenicichla* é representado unicamente por *C. macrophthalmalma* e os demais subgêneros (*Wallaciia*, *Batrachops*, *Hemeraia*, *Saxatilia*, *Lugubris* e *Lacustria*) correspondem majoritariamente ou totalmente a grupos propostos em estudos prévios. As espécies nominais de cada subgênero foram listadas e uma diagnose para auxiliar a identificação dos mesmos foi elaborada.

4. Dentro do subgênero *Lacustria*, alguns grupos monofiléticos foram recuperados e são denominados complexos de espécies. Os complexos *missioneira* e *scottii* foram corroborados como previamente propostos na literatura, são relativamente estáveis em relação às diferentes análises realizadas e são sustentados por várias sinapomorfias não-ambíguas. Os complexos *jaguarensis* e *lacustris sensu stricto*, por sua vez, são instáveis, sustentados por poucas sinapomorfias e correspondem apenas parcialmente a agrupamentos propostos em estudos prévios.

5.1. Considerações finais

Este trabalho corresponde ao estudo filogenético mais abrangente de *Crenicichla* realizado até o momento. Com a intenção de contribuir para o entendimento da evolução das espécies incluídas neste gênero, uma quantidade de dados morfológicos sem precedentes foi estudada e está agora disponível para estudos posteriores. Espera-se, portanto, que os resultados obtidos sirvam como um arcabouço filogenético para estudos subsequentes de sistemática e taxonomia do grupo. A principal complexidade para o desenvolvimento de estudos taxonômicos em *Crenicichla* é devida ao grande número de espécies nominais existentes, que desencoraja revisões abrangentes e, provavelmente, laboriosas. Apesar de alguns autores terem utilizado uma estratégia que se baseia no estudo taxonômico limitado a espécies em uma determinada unidade geográfica (*i.e.* bacias hidrográficas, países e outras delimitações políticas), as revisões taxonômicas talvez sejam realizadas de forma mais adequada e eficiente quando se define como objetos de estudo grupos naturais com base em análise filogenética.

Embora a categoria de subgênero seja de uso facultativo de acordo com as regras de nomenclatura zoológica, a adoção da classificação padronizada que foi proposta neste estudo visa contribuir com o reconhecimento de grupos supraespecíficos que reflitam, da melhor maneira possível, relações filogenéticas preservando a estabilidade nomenclatural. Pesquisadores que não trabalham diretamente com taxonomia, assim como taxonomistas que

não são especialistas em Cichlidae, talvez tenham dificuldade para identificar corretamente exemplares de *Crenicichla* em nível específico. Porém, podem aumentar a acurácia de seus estudos (como inventários de fauna e estudos ecológicos) identificando-os em subgêneros, limitando assim o universo de comparação e amplitude de erro.

Referências bibliográficas

- Amorim DS. 2002.** *Fundamentos de sistemática filogenética*. 2ª edição. Ribeirão Preto, SP: Holo Editora.
- Anker GC. 1989.** The morphology of joints and ligaments in the head of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Teleostei: Cichlidae). I. The infraorbital apparatus and supensorial apparatus. *The Netherlands Journal of Zoology* **36**: 498–530.
- Arbour JH, López-Fernández H. 2013.** Ecological variation in South American geophagine cichlids arose during an early burst of adaptive morphological and functional evolution. *Proceedings of the Royal Society* **280**: 1–9.
- Arbour JH, López-Fernández H. 2014.** H. Adaptive landscape and functional diversity of Neotropical cichlids: implications for the ecology and evolution of Cichlinae (Cichlidae; Cichliformes). *Journal of Evolutionary Biology* **27**: 2431–2442.
- Arbour JH, Salazar RE, López-Fernández H. 2014.** A new species of *Bujurquina* (Teleostei: Cichlidae) from the Río Danta, Ecuador, with a key to the species in the genus. *Copeia* **2014**: 79–86.
- Barel CDN, Van Oijen MJP, Witte F, Witte-Mass, E. 1977.** An introduction to the taxonomy and morphology of the haplochromine cichlids from Lake Victoria. *Netherlands Journal of Zoology* **27**: 333–389.
- Brawand, D., et al. (+30 autores). 2014.** The genomic substrate for adaptive radiation in African cichlid fish. *Nature* **513**: 375–381.
- Bremer K. 1994.** Branch support and tree stability. *Cladistics* **10**: 295–304.
- Britski HA, Luengo JA. 1968.** Sobre *Crenicichla jupiaensis* n.sp., espécie aberrante do Rio Paraná (Pisces, Cichlidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* **21**: 169–182.
- Burruss ED. 2015a.** Cichlid fishes as models of ecological diversification: patterns, mechanisms, and consequences. *Hydrobiologia* **748**: 7–27.
- Burruss ED. 2015b.** Ecological diversification associated with the pharyngeal jaw diversity of Neotropical cichlid fishes. *Journal of Animal Ecology* **85**: 302–313.
-

- Burress ED, Duarte A, Serra WS, Loureiro M, Gangloff MM, Siefferman L. 2013.** Functional diversification within a predatory species flock. *PLOS One* **8**: e80929.
- Burress ED, Duarte A, Serra WS, Loureiro M. 2015.** Rates of piscivory predict pharyngeal jaw morphology in a piscivorous lineage of cichlid fishes. *Ecology of Freshwater Fish* (DOI: 10.1111/eff.12236).
- Casciotta, JR, Arratia G. 1993a.** Jaws and Teeth of American Cichlids (Pisces: Labroidei). *Journal of Morphology* **217**: 1-36.
- Casciotta, JR, Arratia G. 1993b.** Tertiary cichlid fishes from Argentina and reassessment of the phylogeny of New World cichlids (Perciformes: Labroidei). *Kaupia* **2**: 195–240.
- Casciotta JR, Almirón A, Gómez SE. 2006.** *Crenicichla yaha* sp. n. (Perciformes: Labroidei: Cichlidae), a new species from the río Iguazú and arroyo Uruguay-í basins, northeastern Argentina. *Zoologische Abhandlungen* **56**: 107–112.
- Casciotta & Almirón, 2008.** *Crenicichla tesay*, a new species of cichlid (Perciformes: Labroidei) from the río Iguazú basin in Argentina. *Revue Suisse de Zoologie* **115**: 651-659.
- Casciotta JR, Almirón A, Piálek L, Gómez S, Říčan O. 2010.** *Crenicichla ypo* (Teleostei: Cichlidae), a new species from the middle Paraná basin in Misiones, Argentina. *Neotropical Ichthyology* **8**: 643–648.
- Casciotta JR, Almirón A, Aichino D, Gómez S, Piálek L, Říčan O. 2013.** *Crenicichla taikyra* (Teleostei: Cichlidae), a new species of pike cichlid from the middle río Paraná, Argentina. *Zootaxa* **3721**: 379-386.
- Cichocki F. 1976.** Cladistic history of cichlid fishes and reproductive strategies of the American genera *Acarichthys*, *Biotodoma* and *Geophagus*. Unpublished Thesis, The University of Michigan.
- Chakrabarty P. 2007.** A morphological phylogenetic analysis of Middle American cichlids with special emphasis on the section ‘Nandopsis’ *sensu* Regan. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University Of Michigan* **198**: 1–31.
- Colombo M, Diepeveen ET, Muschick M, Santos E, Indemaur A, Boileau N, Barluenga M, Salzburger W. 2013.** The ecological and genetic basis of convergent thick-lipped phenotypes in cichlid fishes. *Molecular Ecology* **22**: 670–684.
- Datovo A, Bockmann FA. 2010.** Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. *Neotropical Ichthyology* **8**: 193–246.
- Eigenmann CH, Bray WL. 1894.** A revision of the American Cichlidae. *Annals of the New York Academy of Science* **7**: 607–624.
-

-
- Elmer KR, Lehtonen TK, Kautt AF, Harrod C, Meyer A. 2010.** Rapid sympatric ecological differentiation of crater lake cichlid fishes within historic times. *BMC Biology* **8**: 60.
- Eschmeyer WN, Fong JD. 2015.** *Catalog of fishes: Species by family/subfamily*. Available at: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>
- Farias IP, Ortí G, Sampaio I, Schneider H, Meyer A. 1999.** Mitochondrial DNA Phylogeny of the Family Cichlidae: Monophyly and Fast Molecular Evolution of the Neotropical Assemblage. *Journal of Molecular Evolution* **48**: 703–711.
- Farias IP, Orti G, Meyer A. 2000.** Total evidence: molecules, morphology, and the phylogenetics of cichlid fishes. *The Journal of Experimental Zoology* **288**: 76–92.
- Farris JS. 1969.** A successive approximation approach to character weighting. *Systematic Zoology* **18**: 374–385.
- Fowler HW. 1940.** A collection of fishes obtained by Mr. William C. Morrow in the Ucayali River Basin, Peru. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **91**: 219–289.
- Fricke R, Eschmeyer WN. 2015.** *A guide to Fish Collections in the Catalog of Fishes database*. Disponível em: <http://research.calacademy.org/redirect?url=http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Gante HF, Salzburger W. 2012.** Evolution: Cichlid Models on the Runaway to Speciation. *Current Biology* **22**: R956–R958.
- Gill TN. 1858.** Synopsis of the fresh water fishes of the western portion of the island of Trinidad, W. I. *Annals of the Lyceum of Natural History of New York* **6**: 363–430.
- Goloboff PA. 1993.** Estimating character weights during tree search. *Cladistics* **9**: 83–91.
- Goloboff PA. 1998.** Parsimony and weighting: a reply to Turner and Zandee. *Cladistics* **11**: 91–114.
- Goloboff PA, Farris J, Nixon K. 2003.** T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. Available at: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>.
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC. 2008.** TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* **24**: 774–786.
- Goloboff PA, Carpenter JM, Arias JS, Miranda-Esquivel DR. 2008.** Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics* **24**: 758–773.
- Graça WJ. 2008.** Sistemática da tribo Heroini Kullander, 1998 (Perciformes, Cichlidae). Tese de doutorado não-publicada, Universidade Estadual de Maringá.
-

- Graca WJ, Varella HR, Vieira FG. 2013.** Capítulo 51 - Cichlidae. In: Queiroz LJ, Torrente-Vilara G, Ohara WM, Pires THS, Zuanon J, Doria CRC, orgs. *Peixes do rio Madeira, Volume III*. São Paulo, Diaeto Latin American Documentary, 331-389.
- Greenwood PH. 1978.** A review of the pharyngeal apophysis and its significance in the classification of African cichlid fishes. *Bulletin of the British Museum of Natural History* **33**: 297–323.
- Greenwood PH. 1986.** The pars jugularis and the intrarelationships of cichlid fishes (Labroidei, Teleostei). *Journal of Natural History* **20**: 949–974.
- Günther ACLG. 1862.** *Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Acanthopterygii Pharyngognathi and Anacanthini in the collection of the British Museum*. London: The Trustees.
- Haseman JD. 1911.** An annotated catalog of the cichlid fishes collected by the expedition of the Carnegie Museum to central South America, 1907-10. *Annals of the Carnegie Museum* **7**: 329–373.
- Heckel JJ. 1840.** Johann Natterer's neue Flussfische Brasilien's nach den Beobachtungen und Mittheilungen des Entdeckers beschrieben (Erste Abtheilung, Die Labroiden). *Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte* **2**: 325–471.
- Hennig W. 1966.** *Phylogenetic Systematics*. Urbana, IL: University of Illinois Press.
- Holmberg EL. 1891.** Sobre algunos peces nuevos ó poco conocidos de la República Argentina. *Revista Argentina de Historia Natural* **1**: 180–193.
- Hulsey CD, García de León FJ, Rodiles-Hernández R. 2006.** Micro- and macroevolutionary decoupling of cichlid jaws: a test of Liem's key innovation hypothesis. *Evolution* **60**: 2096–2109.
- Hulsey CD, Hollingsworth Jr PR, Fordyce JA. 2010.** Temporal diversification of Central American cichlids. *BMC Evolutionary Biology* **10**: 279.
- Ihering R von. 1914.** Duas espécies novas de Peixes da Família Cichlidae. *Revista do Museu Paulista* **9**: 333–337.
- Ito PM, Py-Daniel LR. 2015.** A small new species of *Crenicichla* Heckel, 1840 from middle rio Xingu, Brazil (Teleostei: Cichlidae). *Neotropical Ichthyology* **13**: 471–478
- Kitching IJ, Forey PL, Humphries CJ, Williams DM. 1998.** *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis. Second edition*. New York, NY: Oxford University Press.
- Kullander SO. 1981.** Cichlid fishes from the La Plata basin. Part I. Collections from Paraguay in the Muséum d'Histoire naturelle de Genève. *Revue Suisse de Zoologie* **88**: 675–692.
- Kullander SO. 1982.** Cichlid fishes from the La Plata basin. Part III. The *Crenicichla lepidota*
-

-
- species group. *Revue Suisse Zoologie* **89**: 627–661.
- Kullander SO. 1986.** *The cichlid fishes of the Amazon river drainage of Peru*. Stockholm: Swedish Museum of Natural History.
- Kullander SO. 1988.** *Teleocichla*, a new genus of South American rheophilic cichlid fishes with six new species. *Copeia* **1988**: 196–230.
- Kullander SO. 1990a.** A new species of *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae) from the Rio Tapajós, Brazil, with comments on interrelationships of small crenicichline cichlids. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **1**: 85–94.
- Kullander SO. 1990b.** *Crenicichla hemera* (Teleostei: Cichlidae), a new cichlid species from the Rio Aripuanã drainage, Mato Grosso, Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **1**: 213–218.
- Kullander, SO. 1990c.** *Mazarunia mazarunii* (Teleostei: Cichlidae), a new genus and species from Guyana, South America. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **1**: 3–14.
- Kullander SO. 1991.** *Crenicichla phaiospilus* and *C. percna*, two new species of pike cichlid (Teleostei: Cichlidae) from the Rio Xingu, Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **2**: 351–360.
- Kullander SO. 1997.** *Crenicichla rosemariae*, a new species of pike cichlid (Teleostei, Cichlidae) from the upper Rio Xingu drainage, Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **7**: 279–287.
- Kullander SO. 1998.** A phylogeny and classification of the South American Cichlidae. In: Malabarba L, Reis RE, Vari RP, Lucena ZM, Lucena CAS, eds. *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre: EDIPUCRS, 461–498.
- Kullander SO. 2003.** Family Cichlidae. In: Reis RE, Kullander SO, Ferraris JCJ, orgs. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre: EDIPUCRS, 605–654.
- Kullander SO. 2009.** *Crenicichla mandelburgeri*, a new species of a cichlid fish (Teleostei: Cichlidae) from the Paraná river drainage in Paraguay. *Zootaxa* **12**: 41–50.
- Kullander SO, Lucena CAS. 2006.** A review of the species of *Crenicichla* (Teleostei, Cichlidae) from the Atlantic coastal rivers of southeastern Brazil from Bahia to Rio Grande do Sul States, with descriptions of three new species. *Neotropical Ichthyology* **4**: 127–46.
- Kullander SO, Lucena CAS. 2013.** *Crenicichla gillmorlisi*, a new species of cichlid fish (Teleostei: Cichlidae) from the Paraná river drainage in Paraguay. *Zootaxa* **3641**: 149–16.
- Kullander SO, Nijssen H. 1989.** *The cichlids of Surinam*. Leiden: E.J. Brill.
-

- Kullander SO, Norén M, Friðriksson GB, Lucena CAS. 2009.** Phylogenetic relationships of species of *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae) from southern South America based on the mitochondrial cytochrome b gene. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **48**: 248–258.
- Kullander SO, Varella HR. 2015.** Wallace's Pike Cichlid Gets a Name after 160 Years: A New Species of Cichlid Fish (Teleostei: Cichlidae) from the Upper Rio Negro in Brazil. *Copeia* **103**: 512–519.
- Landim MIPF. 2006.** Relações filogenéticas na família Cichlidae Bonaparte, 1840 (Teleostei: Perciformes). Tese de doutorado não publicada, Universidade de São Paulo.
- Liem KF. 1973.** Evolutionary strategies and morphological innovations: cichlid pharyngeal jaws. *Systematic Zoology* **22**: 425–441.
- Lippitsch E. 1993.** A phyletic study on lacustrine haplochromine fishes (Perciformes, Cichlidae) of East Africa, based on scale and squamation characters. *Journal of Fish Biology* **42**: 903–946.
- López-Fernández H, Honeycutt RL, Stiassny MLJ, Winemiller KO. 2005a.** Morphology, molecules, and character congruence in the phylogeny of South American geophagine cichlids (Perciformes, Labroidei). *Zoologica Scripta* **34**: 627–651.
- López-Fernández H, Honeycutt RL, Winemiller KO. 2005b.** Molecular phylogeny and evidence for an adaptive radiation of geophagine cichlids from South America (Perciformes: Labroidei). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **34**: 227–244.
- López-Fernández H, Winemiller KO, Honeycutt RL. 2010.** Multilocus phylogeny and rapid radiations in Neotropical cichlid fishes (Perciformes: Cichlidae: Cichlinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **55**: 1070–1086.
- López-Fernández H, Arbour J, Winemiller KO, Honeycutt RL. 2013.** Testing for ancient adaptive radiations in Neotropical cichlid fishes. *Evolution* **67**: 1321–1337.
- Lucena CAS. 2007.** Two new species of the genus *Crenicichla* Heckel, 1840 from the upper rio Uruguay drainage (Perciformes: Cichlidae). *Neotropical Ichthyology* **5**: 449–456.
- Lucena, C.A.S. & S.O. Kullander. 1992.** The *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae) species of the Uruguai River drainage in Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **3**: 97–160.
- Luengo JA, Britiski HA. 1974.** Una *Crenicichla* nueva del Rio Paraná, Brasil (Osteichthyes, Cichlidae). *Acta Biologica* **8**: 553–564.
- Maddison DR, Maddison WP. 2005.** Mesquite, versão 3.03 (para Mac OS X).
-

-
- Meyer A. 1990.** Ecological and evolutionary consequences of the trophic polymorphism in *Cichlasoma citrinellum*. *Biological Journal of the Linnean Society* **39**: 279–299.
- Mirande JM. 2009.** Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics* **25**: 1–40.
- Montaña CG, López-Fernández H, Taphorn DC. 2008.** A new species of *Crenicichla* (Perciformes: Cichlidae) from the Ventuari River, Upper Orinoco River Basin, Amazonas State, Venezuela. *Zootaxa* **1856**: 33–40.
- Musilova Z, Říčan O, Janko K, Novák J. 2008.** Molecular phylogeny and biogeography of the Neotropical cichlid fish tribe Cichlasomatini (Teleostei: Cichlidae: Cichlasomatinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **46**: 659–672.
- Musilova Z, Říčan O, Novák J. 2009.** Phylogeny of the Neotropical cichlid fish tribe Cichlasomatini (Teleostei: Cichlidae) based on morphological and molecular data, with the description of a new genus. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **47**: 234–247.
- Muschick M, Barluenga M, Salzburger W, Meyer A. 2011.** Adaptive phenotypic plasticity in the Midas cichlid fish pharyngeal jaw and its relevance in adaptive radiation. *BMC Evolutionary Biology* **11**: 116.
- Muschick M, Indermaur A, Salzburger W. 2012.** Convergent evolution within an adaptive radiation of cichlid fishes. *Current Biology* **22**: 2362–2368.
- Near TJ, Dornburg A, Eytana RI, Keck BP, Smith WL, Kuhna KL, Moored JA, Price SA, Burbrink FT, Friedmann M, Wainwright PC. 2013.** Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**: 12738–12743.
- Nixon KC, Carpenter JC. 1993.** On outgroups. *Cladistics* **9**: 413–426.
- Oliva O, Skorepa V. 1969.** The myodome myodome in cichlid fishes. *Vestník Československéj Společnosti Zoologické* **33**: 241–251.
- Otoni, FP. 2013.** *Australoheros sanguineus* sp. n. – a new cichlid species from the rio Cubatão basin, southern Brazil (Cichlidae: Heroini). *Vertebrate Zoology* **63**: 161–169.
- Pellegrin J. 1903.** Description de Cichlidés nouveaux de la collection du Muséum. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* **9**: 120–125.
- Pellegrin J. 1904.** Contribution à l'étude anatomique, biologique et taxinomique des poissons de la famille des Cichlidés. *Memoires Société Zoologie Française* **16**: 41–400.
- Perugia R. 1897.** Di alcuni pesci raccolti nell' alto Paraguay dal Cav. Guido Boggiani. *Annali*
-

del Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria **18**: 147–150.

- Piálek L, Říčan O, Casciotta J, Almirón A. 2010.** *Crenicichla hu*, a new species of cichlid fish (Teleostei: Cichlidae) from the Paraná basin in Misiones, Argentina. *Zootaxa* **2537**: 33–46.
- Piálek L, Říčan O, Casciotta J, Almirón A, Zrzavy J. 2012.** Multilocus phylogeny of *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae), with biogeography of the *C. lacustris* group: species flocks as a model for sympatric speciation in rivers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **62**: 46–61.
- Piálek L, Dragová K, Casciotta J, Almirón A, Říčan O. 2015.** Description of two new species of *Crenicichla* (teleostei: cichlidae) from the lower Iguazú river with a taxonomic reappraisal of *C. iguassuensis*, *C. tesay* and *C. yaha*. *Historia Natural* **3**: 5–27.
- Ploeg A. 1986a.** Occurrence and variability of *Crenicichla saxatilis* (Linnaeus, 1758) in Surinam, and restriction of its type-locality. *Bijdragen tot de Dierkunde* **56**: 47–59.
- Ploeg A. 1986b.** The cichlid genus *Crenicichla* from the Tocantins River, State of Pará, Brazil, with descriptions of four new species. *Beaufortia* **36**: 57–80.
- Ploeg A. 1986c.** The fishes of the cichlid genus *Crenicichla* in French Guiana. *Bijdragen to de Dierkunde* **56**: 221–231.
- Ploeg A. 1987.** Review of the cichlid genus *Crenicichla* Heckel, 1840 from Surinam, with descriptions of three new species (Pisces, Perciformes, Cichlidae). *Beaufortia* **5**: 73–98.
- Ploeg A. 1991.** Revision of the South American cichlid genus *Crenicichla* Heckel, 1840 with descriptions of fifteen new species and considerations on species groups, phylogeny and biogeography (Pisces, Perciformes, Cichlidae). Unpublished Thesis, Universiteit van Amsterdam.
- Prendini L. 2000.** Phylogeny and Classification of the Superfamily Scorpionoidea Latreille 1802 (Chelicerata, Scorpiones): An Exemplar Approach. *Cladistics* **16**: 1–78.
- Rabosky DL, Santini F, Eastman J, Smith SA, Sidlauskas B, Chang J, Alfaro ME. 2013.** Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. *Nature Communications* **4**: 1958.
- Regan CT. 1905.** A revision of the fishes of the South-American cichlid genera *Crenacara*, *Batrachops*, and *Crenicichla*. *Proceedings of the Zoological Society* **1905**: 152–168.
- Regan CT. 1913.** A synopsis of the cichlid fishes of the genus *Crenicichla*. *Annals and Magazine of Natural History* **8**: 498–540.
- Regan CT. 1920.** The classification of the fishes of the family Cichlidae – I. The Tanganyika genera. *Annals and Magazine of Natural History* **5**: 33–53.
-

-
- Reis & Malabarba. 1988.** Revision of the neotropical cichlid genus *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918, with descriptions of two new species (Pisces, Perciformes). *Revista Brasileira de Zoologia* **4**: 259–305.
- Říčan O, Zardoya R, Doadrio I. 2008.** Phylogenetic relationships of Middle American cichlids (Cichlidae, Heroini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **49**: 941–957.
- Salzburger W, Meyer A. 2004.** The species flocks of East African cichlid fishes: recent advances in molecular phylogenetics and population genetics. *Naturwissenschaften* **91**: 277–290.
- Smith WL, Chakrabarty P, Sparks JS. 2008.** Phylogeny, taxonomy, and evolution of Neotropical cichlids (Teleostei: Cichlidae: Cichlinae). *Cladistics* **24**: 625–641.
- Sparks JS, Smith WL. 2004.** Phylogeny and biogeography of cichlid fishes Teleostei: Perciformes: Cichlidae). *Cladistics* **20**: 501–517.
- Steele SE, López-Fernández H. 2014.** Body size diversity and frequency distributions of Neotropical cichlid fishes (Cichliformes: Cichlidae: Cichlinae). *PLoS ONE* **9**: e106336.
- Stiassny MJL. 1982.** The relationships of the neotropical genus *Cichla*: a phyletic analysis including some functional considerations. *Journal of Zoology* **197**: 427–453.
- Stiassny MJL. 1987.** Cichlid familial intrarelationshps and the placement of the neotropical genus *Cichla*. *Journal of Natural History* **21**: 1311–1331.
- Stiassny MJL. 1991.** Phylogenetic intrarelationshps of the family Cichlidae: an overview. In: Keenleyside MHA, ed. *Cichlid fishes. Behaviour, ecology and evolution*. New York, NY: Chapman and Hall, 1–35.
- Stiassny, 1992.** Atavisms, phylogenetic character reversals, and the origin of evolutionary novelties. *Netherlands Journal of Zoology* **42**: 260–276.
- Stiassny MLJ, Jensen JS. 1987.** Labroid intrarelationshps revisited: morphological complexity, key innovations, and the study of comparative diversity. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **151**: 269–319.
- Sugie A, Terai Y, Ota Y, Okada N. 2004.** The evolution of genes for pigmentation in African cichlid fishes. *Gene* **343**: 337–346.
- Taylor WR, Van Dyke GC. 1985.** Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium* **9**: 107–119.
- Varella HR. 2011.** Revisão taxonômica das espécies de *Crenicichla* Heckel das bacias dos rios Paraná e Paraguai (Teleostei: Cichlidae). Dissertação de mestrado não publicada, Universidade de São Paulo.
-

- Varella HR, Kullander SO, Lima FCT. 2012.** *Crenicichla chicha*, a new species of pike cichlid (Teleostei: Cichlidae) from the rio Papagaio, upper rio Tapajós basin, Mato Grosso, Brazil. *Neotropical Ichthyology* **10**: 233–244.
- Varella, HR, Moreira CR. 2013.** *Teleocichla wajapi*, a new species of cichlid from the rio Jari, Brazil, with comments on *T. centrarchus* Kullander, 1988 (Teleostei: Cichlidae). *Zootaxa* **3641**: 177–187.
- Varella HR, Zuanon J, Kullander SO, López-Fernández H. no prelo.** *Teleocichla preta*, a new species of cichlid fish from the Rio Xingu basin in Brazil (Teleostei: Cichlidae). *Journal of Fish Biology*.
- Wagner CE, Harmon LJ, Seehausen O. 2012.** Ecological opportunity and sexual selection together predict adaptive radiation. *Nature* **487**: 366–369.
- Wainwright PC. 2006.** Functional morphology of the pharyngeal jaw apparatus. In: Shadwick RE., Lauder GV, eds. *Fish Biomechanics, Volume 23*. San Diego, CA: Elsevier Academic Press, 77–101.
- Webb JF. 1990.** Ontogeny and phylogeny of the trunk lateral line system in cichlid fishes. *Journal of Zoology* **221**: 405–418.
- Wheeler M. 1995.** Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. *Systematic Biology* **44**: 321–331.
- Wiley EO. 1981.** *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, NY: John Wiley & Sons.
-

APÊNDICE 1

Lista de material examinado na análise filogenética.

Grupo interno – espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*:

Crenicichla acutirostris, BMNH 1853.3.19.46 (holótipo), 173,8 mm, “River Cupai”. Brasil, Pará, bacia do rio Tapajós: MZUSP 22018, 4, 75,6–150,0 mm (c&s: 1, 87,6 mm), São Luís, poça de pedra do rio Tapajós; MZUSP 32767, 12, 73,2–204,0 mm (c&s: 2, 110,3–165,9 mm, mus: 2, 89,9–106,0 mm), Itaituba, rio Tapajós, Pederneiras, abaixo de Itaituba, poço de pedral, 04°12'00"S 55°10'00"W; MZUSP não-catalogado (esq: 1, ca. 220 mm, Brasil, Pará, rio Tapajós.

Crenicichla alta, Guiana, bacia do rio Essequibo: MNHN 2993 (sítipo de *Crenicichla vaillanti*), 124,0 mm, Guiana, bacia do rio Essequibo; MZUSP 108846, 1, 142,7 mm, rio Kuribrong e tributários, acampamento da base da montanha, 5°23'48.0"N 59°32'0.0"W; MZUSP 109061, 1, 101,5 mm, Potaro-Siparuni, rio Amaila, do acampamento "intermediate Amaila" a cerca de 2 km rio abaixo, 5°21' 27.0"N 59°35'21.0"W; MZUSP 109098, 1, 182,6 mm, Potaro-Siparuni, rio Kuribrong, corredeiras acima do acampamento "upstream Kuribrong", 5°20'16.0"N 59°33'57.0"W; MZUSP 109178, 2, 67,5–157,2 mm, Potaro-Siparuni, rio Kopinang, afluente do rio Potaro, vila de Kopinang, 4°57'15.0"N 59°51'32.0"W. Brasil, Roraima, rio Branco: INPA 2916 (holótipo de *Crenicichla cardiostigma*), 108,3 mm, rio Mucajaí, boca do igarapé Traíra; MZUSP 32768, 18, 52,8–103,1 mm (c&s: 2, 75,2–94,6 mm; mus: 82,6 mm)/MZUSP 32770, 1, 89,1 mm, cachoeira do Bem Querer, igarapé, 1°56'0.0"N 61°0' 0.0"W.

Crenicichla anthurus, MZUSP 26100, 7, 55,6–89,1 mm (mus: 1, 64,8 mm), Perú, Loreto, Ivita, Pucallpa, Prov. Coronel Portillo, Depto. Ucayali; MZUSP 26101, 6, 46,6–94,3 mm (c&s: 1, 85,7 mm), Perú, Ucayali, Ivita, Pucallpa, Prov. Coronel Portillo, Depto. Ucayali; MZUSP 26321, 3, 121,3–155,0 mm, Peru, Província Coronel Portillo, Departamento Ucayall, Cashibococha, Pucallpa; MZUSP 26273, 2, 82,6–89,0 mm, Perú, Ucayali, Yarinacocha, Pucallpa, Provincia Cel. Portillo; MZUSP 41154, 1, 99,3 mm, Brasil, Amazonas, Santo Antônio do Içá, igarapé Boa Vista, margem esquerda do Rio Içá, acima de Cuiauí, 03°06'00"S 67°57'00"W; SU 53807, 10, 28,1–128,6 mm, Colômbia, "R. Orinoco-Guaviare Dr., small swift brook about 3 mi. below El Refugio on R. Guayabero; SU 36718, 8, 70,2–187,0 mm, Peru, Loreto, rio Ampiyacu, Cano del Cancho, próximo de Pebas.

Crenicichla britskii, MZUSP 41266, 13, 58,1–101,0 mm (c&s: 2, 72,4–89,2 mm, mus: 2, 70,5–83,9 mm), Penápolis, Usina Campestre, riacho da Fazenda Aparecida, 21°24'00"S 50°05'00"W. Material restante em etanol listado em Varella (2011).

Crenicichla cametana, Brasil, Pará, bacia do rio Tocantins: NMW 32816 (lectótipo), 169,4 mm rio Tocantins, Cametá; NMW 32815 (paralectótipo), 1, 154,3 mm SL), rio Tocantins, Cametá; INPA 856 (holótipo de *Crenicichla astroblepa*), 105,1 mm, Tucuruí, rio Tocantins; MZUSP 41155, 3, 46,7–102,9 mm, Jatobal, lagoa perto do canal do Capitariquara, próximo a Jatobal, 4°34'0.0"S 49°39'0.0"W; MZUSP 41156, 125 (c&s: 6, 33,4–104,5 mm; mus: 4, 37,5–92,7 mm), Jatobal, lagoa em frente a Jatobal, 4°34'0.0"S 49°39'0.0"W.

Crenicichla celidochilus, MCP 44294, 1, ca 150,0 mm, Brasil, Rio Grande do Sul, Cristal, rio Uruguai, rio da Várzea em áreas de 3 PCHs, 28°04'36"S 053°15'20"W. MCP 20771 (c&s: 1, 127,0 mm), Brasil, Santa Catarina, Uruguai, rio Uruguai, próximo à pedra da Fortaleza, 27°11'42"S 53°38'34"W.

Crenicichla chicha, MZUSP 93683, 7, 45,2–94,1 mm (c&s: 1, 70,2 mm), Brasil, Mato Grosso, Sapezal, bacia do rio Tapajós, rio Papagaio, cerca de 3 km acima da estrada entre Sapezal e Tangará da Serra, 13°36'03"S 058°25'05"W. Material restante em etanol listado na descrição original (Varella *et al.*, 2012: 234).

Crenicichla compressiceps, INPA 855 (holótipo), 53,0 mm, Brasil, Pará, rio Tocantins, corredeiras à jusante de Jatobal; MZUSP 41174, 272, 20,0–43,0 mm (c&s: 4, 33,5–41,5 mm, mus: 5, 23,3–40,7 mm), Brasil, Pará, Jatobal, rio Tocantins, lagoa em frente a Jatobal, 4°34'00"S 49°39'00"W.

Crenicichla cyclostoma, Brasil, Pará, bacia do rio Tocantins: INPA 854 (holótipo), 94,2 mm, Tucuruí, rio Tocantins; INPA 1207, 7 de 83, 48,6–87,5 mm (c&s: 2, 48,5–84,5 mm), Tucuruí, rio Tocantins, poças à jusante da represa de Tucuruí; MZUSP 115243, 18, 43,1–90,5 mm, Jatobal, rio Tocantins, lagoa em frente a Jatobal, 4°34'S 49°39'W.

Crenicichla empheres, MCP 40690 (holótipo), 104,0 mm, Brasil, Santa Catarina, Abelardo Luz, rio Chapecó, na estrada entre Abelardo Luz e Coronel Firmino Martins, 26°33'35"S 52°19'41"W; MCP 40176 (parátipo, c&s: 93,2 mm), coletado com o holótipo.

Crenicichla gaucho, Brasil, Rio Grande do Sul, bacia do rio Uruguai: MCP 14328 (holótipo), 103,6 mm/ MCP 127 20 (parátipos, c&s: 2, 68,8–94,8 mm), São Nicolau, arroio Passo do Alto, próximo a Mineral, 28°11'00"S 55°16'00"W; MCP 26080, 1, 85,4 mm, Lageado São Francisco, na estrada entre Esperança do Sul e Porto Soberbo, 27°18'31"S 54°06'37"W.

Crenicichla geayi, CAS 67078, 3, 67,1–81,9 mm, Venezuela, Sucre, rio Caraico, oeste de Caraico; SU 67118, 1, 131,0 mm, Venezuela, Yaracuy, rio Yuruci, tributário do rio Yaracuy, 1 km a leste de San Felipe; SU 67120, 2, 83,2–89,5 mm, Venezuela, Monagas, "rio Amana (Amanda?)", 6 km a leste de Santa Barbara, 35 km a oeste de Maturin; SU 67121, 3, 70,5–122,4 mm, Venezuela, Carabobo, rio Noguera, 30 km ao sul de Valencia, tributário do Lago

Valencia; SU 67127, 3, 44,5–89,6 (mus: 1, 53,5 mm), Venezuela, Carabobo, rio Torito, tributário do rio Paíto, 15 km a leste de Valencia; SU 67137, 1, 91,7 mm, Venezuela, Carabobo, rio Urama, tributário do rio Yaracuy, em Urama, a 40 km a oeste de Puerto Cabelo; CAS 67075, 7, 67,6–142,7 mm (c&s: 1, 79,6 mm), Venezuela, Portuguesa, Cano Maraca, próximo a Guanare.

Crenicichla hadro stigma, MCP 40959 (holótipo), 101,0 mm, Brasil, Santa Catarina, Coronel de Freitas, Vila São Miguel, rio Chapecó, na antiga estrada entre Coronel de Freitas e Quilombo, 26°51'26"S, 52°44'29"W; MCP 45885 (c&s: 1, 103,4 mm) Brasil, Rio Grande do Sul, bacia do rio Uruguai, rio Ijuí, junto à barragem de passo São José, 28°10'38"S 54° 48'56"W.

Crenicichla haroldoi, MZUSP 16038, 23 de 43, 46,4–105,2 mm (c&s: 1, 90,3 mm), Ilha Solteira, rio Paraná, enseada da margem direita, 20°15'00"S 51°07'00"W; MZUSP 109743, 17, 60,3–108,4 mm (c&s: 3, 66,6–80,8 mm, mus: 2, 76,7–92,4 mm), Brasil, Minas Gerais São Simão, trecho do rio Paraná entre as usinas hidrelétricas de São Simão e Ilha Solteira, 19°02'17.21"S 50°30'44.67"W. Material restante em etanol listado em Varella (2011).

Crenicichla heckeli, INPA 2853, 15 de 121, 26,3–36,9 mm (c&s: 1, 47,0 mm) Brasil, Pará, Oriximiná, rio Trombetas, Cachoeira Vira-Mundo; INPA 39048, 1, 45,3 mm, Brasil, Pará, Oriximiná, Cachoeira Viramundo.

Crenicichla hemera, ZUEC 9534, 1 de 2 (c&s: 1, 99,3 mm), Brasil, Mato Grosso, rio Aripuanã, imediatamente acima do Salto de Dardanelos (Andorinhas), 10°09'59"S 59°27'25"W. Material restante em etanol listado em Varella *et al.* (2012: 243).

Crenicichla hu, MACN-ict 9429 (holótipo), 118,0 mm, Argentina, Misiones, bacia do rio Paraná, arroyo Piray–Miní, 26°20'00.3"S 53°52'30.0"W; MACN-ict 9430, 17, 71,3–153,0 mm/ AI 261, 4, 94,5–108,1 mm/ AI 262 (c&s: 1, 93,9 mm), coletados com o holótipo.

Crenicichla igara, MCP 12906 (holótipo), 154,7 mm, Brasil, Santa Catarina, Campos Novos, rio Canoas em Passo do Canoas, (rodovia SC-458), na estrada entre Tupitinga e Celso Ramos; MCP 18927, 1 de 3 (c&s: 107,5 mm), Brasil, Rio Grande do Sul, bacia do rio Uruguai, rio Uruguai em Marcelino Ramos.

Crenicichla iguapina, Brasil, São Paulo, drenagem do rio Ribeira de Iguape: MZUSP 78701, 6, 58,5–93,4 mm (c&s: 1, 64,7 mm), rio São Lourenço, no bairro São Lourenço, 24°8'57.0"S 47°11'27.0"W; MZUSP 79974, 5, 49,7–113,9 mm (mus: 2, 64,7–80,6 mm, c&s: 1, 94,8 mm), rio Espreado, Estação Ecológica Juréia-Itatins, 24°24'11.0"S 47°22'15.0"W.

Crenicichla iguassuensis, NUP 1796A, 6, 51,7–118,2 mm (c&s: 1, 87,7 mm, mus: 1, 109,4 mm), Brasil, Paraná, rio Iguçu, reservatório Caxias. Material restante em etanol listado em Varella (2011: 35).

Crenicichla aff. *iguassuensis* BIG LIPS, NUP 2439A, 4, 82,0–96,4 mm (c&s: 1, 95,5 mm), Capitão Leônidas Marques, divisa de Nova Prata do Iguaçú, reservatório Caxias, 25°32'12"S 53°29'11"W. Material restante em etanol listado em Varella (2011: 35).

Crenicichla inpa, INPA 1427 (holótipo), 135,6 mm, Brasil, Amazonas, rio Amazonas, Ilha do Careiro; MZUSP 107089, 15, 30,0–91,8 mm (mus: 3, 57,5–81,5 mm, c&s: 5, 68,6–80,7 mm), Brasil, Pará, Tocantins, bacia do rio Tocantins, afluente do rio Parauapebas sob ponte na estrada de terra entre a Vila Bom Jesus e a Serra do Rabo, 50°01'16.0"S 6°25'29.0"W.

Crenicichla jaguarensis, MZUSP 16045, 26, 65,9–160,1 mm (mus: 2, 83,6–113,4 mm, c&s: 2, 71,3–89,5 mm), Brasil, São Paulo, Ilha Solteira, rio Paraná, enseada da margem direita, 20°15'00"S 51°07'00"W. Material restante em etanol listado em Varella (2011: 47).

Crenicichla jegui, INPA 857 (holótipo), 104,6 mm), Brasil, Pará, Itupiranga, rio Tocantins, Julho de 1980; INPA 859 (parátipo), 1, 56,9 mm, Brasil, Pará, Tucuruí, rio Tocantins, corredeira do igarapé Jatobal; INPA 883 (parátipo), 1, 198,3 mm, Brasil, Pará, Tucuruí, rio Tocantins, poço à jusante da represa da UHE Tucuruí. MZUSP 38292, 7, 67,7–89,2 mm (c&s: 1, 80,6 mm), ; NRM 14840, 1, 99,5 mm, Brasil, Pará, baixo rio Araguaia.

Crenicichla johanna, NMW 16431 (holótipo, espécime seco), 282 mm, “Rio Guaporé, Natterer; MZUSP 41197, 8, 88,6–215,0 mm (c&s: 1, 103,0 mm), Brasil, Pará, bacia do rio Capim, Igarapé Caranandéua; MZUSP 108415, 2, 260–270 mm (esq: 1, 240 mm), Pará, bacia do rio Tocantins, rio Parauapebas, na fundação de uma ponte de madeira que existia sobre o rio, 6°24'46.0"S 50°1'36.0"W.

Crenicichla jupiaensis, MZUSP 16048, 15 de 25, 41,6–62,0 mm (c&s: 2, 50,9–64,7 mm), Brasil, São Paulo, Ilha Solteira, enseada no rio Paraná, 20°15'00"S 51°07'00"W. Material restante em etanol listado em Varella (2011: 58).

Crenicichla jurubi, MCP 14326 (holótipo), 118,3 mm, Brasil, Santa Catarina, rio Marombasat, ponte Irineu Bornhausen; MCP 12987 (c&s: 1, 81,0 mm), Brasil, Rio Grande do Sul, rio Uruguai, confluência dos rios Canoas e Pelotas, 27°36'22"S 51°27'40"W; MCP 46845 (mus: 1, 85,0 mm), Brasil, Rio Grande do Sul, bacia do rio Uruguai, rio Passo Fundo, UHE Monjolinho, 27°26'02"S 52°44'25"W. LIRP 6100, 3, 120,8–158,7 mm, Brasil, Santa Catarina, São José dos Ausentes, rio da fazenda da pousada da Cruzinha, trecho superior da bacia do rio Pelotas, sistema do rio Uruguai, 28°34'36"S 49°43'20"W.

Crenicichla labrina, MZUSP 89126, 5, 43,8–87,8 mm (c&s: 1, 56,3 mm), Brasil, Goiás, bacia do rio Araguaia, lagoa marginal na estrada de terra entre Aruanã e Cocalinho, 14°39'23.0"S 50°54'3.0"W; MZUSP 41202, 43, 25,0–167,0 mm (mus: 2, 70,8–77,5 mm, c&s: 3, 61,8–170,0 mm), Brasil, Tocantins, rio Tocantins, Igarapé Mapará, paraná Samuuma.

Crenicichla lacustris, MZUSP 80301, 3, 61,0–124,1 mm (c&s: 1, 61,9 mm), Brasil, Rio de Janeiro, drenagem costeira, afluente do rio São João, 28 km norte pela estrada Boqueirão-Japuíba, em Gaviões, 22°34'0.0"S 42°34'0.0"W. LIRP 6845, 2, 118,8–110,6 mm, Brasil, Espírito Santo, Mimoso do Sul, rio Itabapoana, 21°12'21"S 41°27'09"W; LIRP 6425, 1, 178,5 mm, Rio de Janeiro, Bom Jesus do Itabapoana, rio Itabapoana ca 300 m à jusante do eixo da barragem da usina hidrelétrica de Rosal, 41°73'25"S 20°92'58"W.

Crenicichla lenticulata, MZUSP 74706, 19, 100,8–143,0 mm (c&s: 1, ca. 100,0 mm), Brasil, Amazonas, rio Negro, Igarapé Sirinau, margem direita do rio Cuieiras, cerca de 25 km da foz, 2°42'0.0"S 60°20'0.0"W; MZUSP 111042 (esq: 1, 285 mm), Brasil, Roraima, Caracará, bacia do rio Negro, igarapé Caicubi, próxima à vila de Caicubi, 0°59'15"S 62°1'12"W; MZUSP 112084 (esq: 2, 300–310 mm), Brasil, Roraima, Caracará, bacia do rio Negro, Lago do Boto, próximo à Vila de Caicubi.

Crenicichla lepidota, MZUSP 16025, 7, 72,1–111,3 mm (c&s: 1, 77,6 mm), Brasil, Mato Grosso, Poconé, rio Paraguai, Campo do Jofre. Material restante em etanol listado em Varella (2011: 70).

Crenicichla lugubris, MZUSP 32832, 3, 130,5–170,0 mm (mus: 1, 128,9 mm), Brasil, Amazonas, rio Negro, Anavilhanas, lago do Prato, 2°42'0.0"S 60°45'0.0"W; MZUSP 89526, 2 (esq: 1, 200,0 mm), Goiás, bacia do rio Tocantins, rio Verde, afluente do rio Araguaia, 13°9'28.0"S 50°30'22.0"W. MZUSP 112088 (esq: 175 mm), Brasil, bacia do rio Solimões, lago Janauacá, próximo a Manaus.

Crenicichla macrophthalma, sítipos: NMW 33082, 1, 197,6 mm/ NMW 77820, 1, 149,4 mm, rio Negro, Natterer; MZUSP 32834, 4, 156,3–171,4 mm, Brasil, Pará, Tapajós, rio Tapajós, entre Itaituba e São Luís, 4°27'0.0"S 56°15'0.0"W; MZUSP 57731, 1, 163 mm, Brasil, Amazonas, rio Purus, 13 km abaixo do lago do Estopa, 3°57'S 61°27'W; MZUSP 105713, 2, 120,0–142,5 mm (c&s: 1, 117,0 mm), Brasil, Pará, Rio Xingu.

Crenicichla minuano, Brasil, Rio Grande do Sul, bacia do rio Uruguai: MCP 14321 (holótipo), 126,8 mm, rio Comandá na estrada entre Porto Xavier e Porto Lucena; MCP 40171, 1, 103,6 mm, rio Uruguia, fazenda a 10 km de balsa de Itapiranga, na estrada entre Barra do Guarita e Palmitinho, 27°11'47"S 53°39'07"W; MCP 45887, 1 de 24, 90,1 mm, rio Ijuí, junto à barragem de passo São João, 28°08'20"S 55° 02'57"W; MCP 12957 (c&s: 1, 93,5 mm), rio Dourado, entre Três Barras e Mariano Moro, 27°20'S 52°14'W.

Crenicichla missioneira, Brasil, bacia do rio Uruguai: MCP 14324 (holótipo), 158,6 mm, Rio Grande do Sul, rio Comandá, na estrada Porto Xavier-Porto Lucena; MCP 10879 (parátipo, c&s: 111,6 mm), Rio Grande do Sul, rio Piratini, afluente do rio Uruguai, na fazenda dos Hinz,

distrito de Coimbra, 28°42'00"S 54°25'00"W; MCP 18926, 1 de 3 (c&s: 1, 129,9 mm), Santa Catarina, rio do Engano (ou rio Uvá), na estrada de Itá para Seara, 27°09'00"S 52°13'00"W; MCP 19753, 1, 148,1 mm, rio Passo, na foz com o rio Uruguai, 27°17'S 52°42'W; MZUSP 41055, 19, 30,0–157,2 mm + 9 juvenis ca. 20 mm), Rio Grande do Sul, rio Piratini, faz. dos Hinz, distrito de Coimbra, 28°47'0.0"S 54° 27'0.0"W.

Crenicichla multispinosa, MNHN A-9542 (lectótipo), 134,1 mm, “Guyane fse, Mélinon; MNHN A-9497 (paralectótipos), 3, 99,9–211,0 mm, “Cayenne (Guyane fr.), Mélinon [coll.]”; MNHN 1986-0398 (paralectótipo), 81,3 mm, “Guyane fse, Mélinon; MZUSP 41229, 4, 43,8–69,7 mm (c&s: 1, 69,0 mm), Suriname, rio Lawa, Pleike Village, distrito de Marowijne; MZUSP 41230, 6, 40,9–48,9 mm, Suriname, rio Lawa, Pleike Village, distrito de Marowijne; MZUSP 99321, 6, 61,4–114,1 mm (mus: 117,9 mm), Suriname, rio Marowijne.

Crenicichla notophthalmus, MZUSP 74411, 69, 30,1–75,2 mm (c&s: 2, 60,0–75,5 mm, mus: 2, 56,9–72,9 mm), Brasil, Amazonas, rio Negro, igarapé Sirinau, margem direita do rio Cuieiras, cerca de 25 km da foz, 2°42'0.0"S 60°20'0.0"W.

Crenicichla phaiospilus, Brasil, bacia do rio Xingu: MZUSP 35997 (holótipo), 228,0 mm, Pará, São Felix do Xingu, rio Fresco na aldeia Gorotire; MZUSP 89513, 1, 144,2 mm, Mato Grosso, rio Curisevo, afluente do rio Xingu, Porto do Vitória, próximo ao ribeirão Kevuaieli, 13°2'5.0"S 53°25'19.0"W; MZUSP 91893, 2, 111,6–121,4 mm, Mato Grosso, córrego na fazenda do Lício, afluente do Rio Culuene, 13°50'22.0"S 53°14'59.0"W; MZUSP 94149, 5, 91,2–161,3 mm (mus: 1, 97,7 mm, c&s: 1, 93,9 mm), Mato Grosso, rio Culuene, fazenda do Sr. Zezé (cerca de 2 km acima da ponte), 13°30'53.0"S 53°5'40.0"W; MZUSP 95545 (1, 59,6 mm), Mato Grosso, rio Couto de Magalhães, perto da vila de São José do Rio do Couto, 13°50'17.0"S 53°3'53.0"W; MZUSP 97007 (2, 50,8–53,6 mm), Mato Grosso, rio Couto de Magalhães, no foz do córrego Água Clara, fazenda Meu Ranchinho, 13°48'2.0"S 53°3'43.0"W.

Crenicichla prenda, Brasil, bacia do rio Uruguai: MCP 13016 (holótipo), 85,7 mm, Brasil, Santa Catarina, rio Jacutinga, na rodovia BR 283 Seara-Concordia; MCP 10858 (parátipo, c&s: 83 mm), Rio Grande do Sul, Sanga das Águas Frias, cerca de 100m do rio Uruguai, 27°12'00"S 53°17'00"W; MZUSP 40973, 2, 25,6–49,1 mm, Rio Grande do Sul, foz do rio Guarita no rio Uruguai, 27°11'0.0"S 53°42'0.0"W. MZUSP 40980, 2, 41,3–94,5 mm, Rio Grande do Sul, arroio Lageado União, afluente do rio Pardo, em Linha dos Lima, Palmitinho, 10°21'0.0"S 53°34'0.0"W; MZUSP 41049, 10, 16,0–83,4 mm (mus: 1, 58,7 mm), Rio Grande do Sul, Sanga das Águas Frias, cerca de 100 metros do rio Uruguai, 27°12'0.0"S 53°17'0.0"W.

Crenicichla punctata, MCP 13187, 1 de 2, c&s: 82.0 mm), Brasil, Rio Grande do Sul, Guaíba, lago Guaíba, entre Guaíba e Barra do Ribeiro, 30°14'00"S 51°20'00"W; MCP 21318, 1 de 3,

75,9 mm, Brasil, Rio Grande do Sul, Jacuí, arroio Corupá, cerca de 15 km a noroeste de Agudo, na estrada para UHE Dona Francisca, 29°33'54"S 53°17'09"W.

Crenicichla regani, IRSNB 767 (parátipos), 10 de 20, 33,7–69,2 mm, Brasil, Pará, rio Trombetas, Cachoeira Porteira; MZUSP 39049, 54, 24,6 – 69,4 mm (mus: 1, 64,4 mm, c&s: 2, 49,3–57,2 mm), Brasil, Pará, bacia do rio Trombetas, lago Jacaré, 1°20'S 56°51'W.

Crenicichla reticulata, CAS 67132, 2, 84,4–104,5 mm, Venezuela, Bolívar, bacia do rio Essequibo, rio Yuruari, em El Callao, 280km a oeste de Ciudad Bolívar, 13 Mar 1939, F.F. Bond. MZUSP 33158, 2, 62,4–90,8 mm (c&s: 1, 85,1 mm), Brasil, Roraima, rio Branco, rio Uraricoera, 3°20'0.0"N 61°40'0.0"W; MZUSP 40681, 2, 62,8–87,6 mm (mus: 1, 60,4 mm), Brasil, Goiás, Monte Alegre de Goiás, rio Tocantins, rio Bezerra, afluente da margem direita rio Paranã, 2 km acima da fazenda, 13°15'0.0"S 46°44'0.0"W; MZUSP 63261, 1, 138,3 mm, Brasil, Amazonas, Manacapuru, bacia do rio Solimões, Lago Manacapuru, 03°13'00"S 60°45'00"W; MZUSP 79161, 1, 110,2 mm, Brasil, Amazonas, rio Negro, Anavilhanas (beira das ilhas), 2°42'0.0"S 60°45'0.0"W. MZUSP não-catalogado, 1, 122,1 mm, Brasil, bacia do rio Araguaia, riacho Água Branca, afluente do rio das Almas.

Crenicichla saxatilis, CAS 77935, 3, 85,8–104,1 mm, Guiana, "Koriobo Rubber Plantation"; CAS 77936, 3, 98,1–118,3 mm, Guiana, Aruka river; CAS 77942, 4, 42,3–93,9 mm, Guiana, "Lama Creek, Lama Stop-Off, near Georgetown"; MZUSP 2535, 1, 79,6 mm, Suriname; MZUSP 43640, 1, 67,5 mm, Suriname, Botanical Garden; MZUSP 65403, 1, 46,6 mm, Suriname, Maykaboeka Creek, Gros Rosebel Area, área de concessão Golden Star, distrito de Brokopondo, 5°4'45.0"N 55°16'9.0"W; MZUSP 101130, 1, 102,8 mm (c&s: 1, 102,8 mm), Suriname, Paramaribo, Zanderlj road, km 38, clear pond, edge of Marsh, 5°28'N 55°11'W; MZUSP 101200, 1, 28,7 mm, Suriname, primeiro córrego na estrada Gros Rosebel - Paramaribo, distrito de Brokopondo, 5°4'13.0"N 55°8'10.0"W.

Crenicichla scottii, MCP 37048, 1 de 5 (c&s: 91,5 mm), Brasil, Rio Grande do Sul, bacia do rio Uruguai, arroio Forte, afluente da margem esquerda do rio Ijuí, 28°15'24"S 54°52'55"W; MCP 11212, 2 de 29, 140,3 mm (mus: 1, 107,5 mm), Brasil, Rio Grande do Sul, bacia do rio Uruguai, drenagem do rio Ibicuí, afluente do rio Ibirapuitã, São Leandro, 30°11'S 55°39'W.

Crenicichla semifasciata, NUP 1040, 5 de 31, 51,8–109,8 mm (2 c&s, 43,5–79,22 mm), Brasil, Mato Grosso, Chapada dos Guimarães na divisa com Nobres, reservatório Manso, afluente do rio Paraguai; MZUEL não-catalogado (mus: 1, 109,4 mm), Brasil, Mato Grosso, rio Paraguai. Material restante em etanol listado em Varella (2011: 99).

Crenicichla strigata, INPA 2942, 3, 112,6–124,8 mm (c&s: 1, 107,8 mm), MZUSP 32871, 1, 101,5 mm, Brasil, Pará, rio Trombetas, Cuminá, 1°46'S 55°52'W; MZUSP 41279, 4, 136,3–

159,6 mm, Pará, Tapajós, igarapé Jacaré, margem direita do Rio Tapajós, perto de Boim, 3°0'0.0"S 55°15'0.0"W; MZUSP 99859, 2, 93,5–121,4 mm, Brasil, Pará, Tapajós, rio Teles Pires, a jusante das Sete Quedas, 9°18'42.0"S 56°46'47.0"W; MZUSP 103400, 1, 140,0 mm, Brasil, Pará, Monte Dourado, Igarapé Ponte Maria, afluente da margem direita do Jari, na estrada para o Porto Sabão, jusante da Cachoeira de Santo Antonio, 00°46'10"S 52°35'31"W.

Crenicichla tendybaguassu, Brasil, bacia do rio Uruguai: LIRP 7007, 2, 162,2–182,2 mm, Brasil, Santa Catarina, Ipuacu, PCH Salto do Voltão, rio Chapecozinho, 26°47'17"S 52°30'12"W; MCP 10876 (holótipo), 152,4 mm, Brasil, Rio Grande do Sul, Santo Ângelo, rio Piratinim, fazenda dos Hinz, Coimbra; MCP 18934, 2 de 4, 150,8 mm (c&s: 1, 148,2 mm), Brasil, Santa Catarina, bacia do rio Uruguai, rio do Engano (ou rio Uvã), na estrada de Itá/Seará, 27°09'S 52°13'W, 13 Jan 1996.

Crenicichla tapii, Brasil, Paraná, bacia do rio Iguacu: NUP 1788, 7, 65.7–70,3 mm (c&s: 1 110.0 mm), limite entre Capitão Leônidas Marques e Nova Prata do Iguacu, reservatório da usina hidrelétrica de Salto Caxias, 25°32'12"S 53°29'11"W.

Crenicichla tesay, NUP 1676, 28, 66,0–141,4 mm (c&s: 1, 96,0 mm), Brasil, Paraná, Foz do Jordão, divisa de Reserva do Iguacu, fazenda Pato Branco, reservatório Jordão, afluente do rio Iguacu, 25°45'S 52°05'W. Material restante em etanol listado em Varella (2011: 107).

Crenicichla aff. *tesay* big lips, Brasil, Paraná, bacia do rio Iguacu: NUP 2397 (c&s, 1, 105,4 mm), Mangueirinha, divisa de Reserva do Iguacu, reservatório Segredo, afluente do rio Iguacu, 25°53'49.04"S 52° 8'6.49"W. NUP 591, 1, 152.3 mm, córrego Passo do Aterrado, próximo à foz do rio Jordão, 25°45'S 52°10'W; NUP 1673, 1, 88.6 mm, limite entre Foz do Jordão e Reserva do Iguacu, próximo ao reservatório, 25°45'S 52°05'W; NUP 1795B, 1, 138.7 mm, limite entre Capitão Leônidas Marques e Nova Prata do Iguacu, reservatório da usina hidrelétrica de Salto Caxias, 25°32'12"S 53°29'11"W; MHNCI 7729, 1, 97.5 mm, limite entre Pinhão e Guarapuava, rio Jordão abaixo da Barragem Lutscher.

Crenicichla tigrina, Brasil, Pará, bacia do rio Trombetas: INPA 1800 (holótipo), 270,0 mm, Oriximiná, rio Trombetas na altura do igarapé Caxipacoré, córrego entre grandes pedras; INPA 2855, 5 de 20, 82,2 – 246,0 mm, Brasil, Pará, Oriximiná, rio Trombetas, cachoeira Vira-Mundo; NRM 59042, 3, 108,2 – 192,5 mm (c&s: 1, 100,1 mm), rio Erepecuru, Cachoeira Tijucal.

Crenicichla tuca, Brasil, Paraná, bacia do rio Iguacu: NUP 705, 1, 123.3 mm, limite entre Capitão Leônidas Marques e Nova Prata do Iguacu, reservatório da usina hidrelétrica de Salto Caxias, 25°32'12"S 53°29'11"W; NUP 1621B, 2, 79.3–120.1 mm, limite entre Capitão Leônidas Marques e Nova Prata do Iguacu, reservatório da usina hidrelétrica de Salto Caxias,

collecting sites in the rio Chopim, rio Guarani and rio Jaracatiá, 25°32'12"S 53°29'11"W; NUP 1795C, 6, 102,9–132.3 mm (c&s: 89,0 mm), limite entre Capitão Leônidas Marques e Nova Prata do Iguaçu, reservatório da usina hidrelétrica de Salto Caxias, 25°32'12"S 53°29'11"W; NUP 2439B, 1, 93.0 mm, limite entre Capitão Leônidas Marques e Nova Prata do Iguaçu, reservatório da usina hidrelétrica de Salto Caxias, 25°32'12"S 53°29'11"W.

Crenicichla urosema, Brasil, Pará, bacia do rio Tapajós: MZUSP 40289 (holótipo), 46,9 mm, rio Tapajós, São Luís, acima de Itaituba; MZUSP 21851, 1, 52,9 mm, Cachoeira Lombo de Anta, perto de São Luís. MZUSP 22019, 4, 38,1–53,3 mm, São Luís, poça de pedra no rio Tapajós. MZUSP 32872, 3, 41,5–57,4 mm, rio Tapajós em São Luís, acima de Itaituba. MZUSP 38298, 1, 67,8 mm, Cachoeira do Maranhãozinho, rio Tapajós, perto de São Luís. INPA 7010, 10 de 30, 31,5 – 58,4 mm (c&s: 2, 37,5–47,3 mm), Brasil, Pará, Itaituba, rio Tapajós, Pimental, abaixo da foz do rio Jamanxim, 4°33'41"S 56°15'50"W.

Crenicichla vittata, NUP 883, 2 de 19, 82,9–130,2 mm (c&s: 1, 96,2 mm), Brasil, Mato Grosso, bacia do rio Paraguai, Chapada dos Guimarães, reservatório Manso, na divisa de Nobres, 14°48'37,3"S 55°16'34,5"W. Material restante em etanol listado em Varella (2011: 118).

Crenicichla wallacii MZUSP 55266, 19, 27,4–64,4 mm (1 mus, 47,4 mm; 2 c&s: 39,2–46,9 mm), Brasil, Amazonas, bacia do rio Negro, igarapé em São João, perto de Tapurucuara, 0°24'0.0"S 65°2'0.0"W, 27 Out 1972, Expedição Permanente à Amazônia.

Crenicichla yaha, NUP 2966A, 23, 75,5–111,5 mm (c&s: 1, 92,7 mm), Capitão Leônidas Marques, divisa de Nova Prata do Iguaçu, reservatório Caxias, afluente do rio Iguaçu, 25°32'12"S 53°29'11"W. Material listado em Varella (2011: 129; Dissertação de Mestrado não publicada).

Teleocichla centisquama, Brasil, Pará, Altamira, bacia do rio Xingu: INPA 14935 (parátipo), 1, 28,4 mm, Ilha do Izaltino Barbosa, pedral ao lado da ilha, margem esquerda, 3°16'21"S 52°12'07"W. INPA 14936, 1 de 4 (c&s: 36,5 mm), Viracebo do Arroz Cru, pedral em corredeira, 3°25'16"S 51°55'08"W; INPA 39043, 1, 39,1 mm, Furo da Meranda, 3°26'27"S 52°15'18"W. Material restante em etanol listado em Varella *et al.* (no prelo).

Teleocichla centrarchus, Brasil, bacia do rio Xingu: Mato Grosso, Altamira: MZUSP 111972, 11, 21.7–41.0 mm (c&s: 1, 32.4 mm SL, mus: 1, 38.1 mm, rio Iriiri, Cachoeira Grande, 3°50'36.40"S 52°44'2.80"W; INPA 4173, 4 of 27 specimens, 43.3–73.0 mm (c&s: 1, 65,7 mm), rio Xingu em Ilha de Babaquara, 3° 18' 14" S; 52° 12' 37" W. Material restante em etanol listado em Varella & Moreira (2013: 178) e Varella *et al.* (no prelo).

Teleocichla cinderella, Brasil, Pará, bacia do rio Tocantins: INPA 1476, 8 de 303, 40,2–53,6 mm (c&s: 2, 47,0–52,5 mm), rio Tocantins, poço a jusante de Tucuruí; MZUSP 45820, 18, 27,6–54,4 mm (mus: 1, 40,2 mm, c&s: 1, 27,7 mm), Brasil, Pará, Jatobal, rio Tocantins, lagoa em frente a Jatobal, 4°34'00"S 49°39'00"W. Material restante em etanol listado em Varella *et al.* (no prelo).

Teleocichla gephyrogramma, MZUSP 112083, 1, 49,7 mm (c&s: 1, 40,5 mm), Brasil, Pará, Belo Monte, rio Xingu, à jusante da cachoeira de Belo Monte, em frente ao local de construção do vertedouro da usina hidrelétrica. Material restante em etanol listado em Varella & Moreira (2012: 179) e Varella *et al.* (no prelo).

Teleocichla monogramma, Brasil, Pará, bacia do rio Xingu, próximo à Altamira: INPA 3973, 3 de 12, 46,3 – 61,3 mm (c&s: 2, 44,0–45,0 mm), rio Xingu, Cachoeira de Kaituka, 3°12'27"S 52°12'28"W; MZUSP 112018, 5, 27,0–45,2 mm (mus: 1, 33,5 mm), rio Xingu, praia na Cachoeira da Mucura, localidade de Jericoá, 3°24'39.0"S 51°44'50.0"W. Material restante em etanol listado em Varella & Moreira (2012: 179) e Varella *et al.* (no prelo).

Teleocichla prionogenys, NRM 41436, 8, 48,9–61,3 mm (c&s: 1, 58,8 mm), Brasil, Pará, bacia do rio Tapajós. Material restante em etanol listado em Varella & Moreira (2012: 179) e Varella *et al.* (no prelo).

Teleocichla proselytus, Brasil, Pará, bacia do rio Tapajós: MZUSP 21852, 23, 24,8–66,1 mm (1 c&s: 56,6 mm), São Luís, rio Tapajós, Cachoeira Lombo de Anta, perto de São Luis, 04°27'00"S 56°15'00"W; MZUSP 22017, 54, 23,0–61,9 mm (mus: 1, 56,8 mm; c&s: 1, 59,5 mm), São Luís, poça de pedra do rio Tapajós, 04°27'00"S 56°15'00"W. Material restante em etanol listado em Varella & Moreira (2012: 179) e Varella *et al.* (no prelo).

Teleocichla wajapi, MZUSP 102381, 1, 69,2 mm SL (mus: 1, 56,9 mm), Brasil, Pará, Monte Dourado, rio Jari, margem direita do rio Jari, acima de Cachoeira de Santo Antônio, acima de Iratapuru, 0°29'9"S 52°41'29"W. Material restante listado na descrição original (Varella & Moreira, 2013).

Novas espécies

Crenicichla n.sp. Alto Paraguai/Juruena, MZUSP 108380, 4, 27,0–57,3 mm (c&s: 3, 59,2–67,7 mm), Brasil, Mato Grosso, Sapezal, rio Juruena, abaixo da PCH Ilha Comprida, 13°11'32"S 58°58'51"W; ZUEC 10144, 4, 41,4–190,4 mm SL, São José do Rio Claro, rio Claro, 13°50'43"S 56°41'46"W. Material restante em etanol listado em Varella (2011: 155).

Crenicichla n.sp. Paraná, NUP 3661, 5, 57,4–84,2 mm (c&s, 1, 76,3 mm); NUP 3665, 5, 79,6–101,9 mm, Brasil, Paraná, Foz do Iguaçu, tomada d'água do canal da piracema de Itaipu,

afluente do rio Paraná, 25°26'21"S 54°33'25"W. Material restante em etanol listado em Varella (2011: 139).

Crenicichla n.sp. Paranaíba, Brasil, Minas Gerais, bacia do alto rio Paraná, rio Paranaíba: MZUSP 104098, 1, 99,9 mm, Uberlândia, rio Araguari, região da UHE Miranda, afluente do Paranaíba, 18°54'00"S 48°02'00"W; NUP 1109A, 7, 70,7–84,7 mm (c&s: 1, 72,1 mm), Caldas Novas, na divisa com Pires do Rio (Goiás), reservatório de Corumbá, 17° 43' 37.00"S 48° 32' 54.00"W.

Teleocichla n. sp. Preta, (*Teleocichla preta* – Varella, Zuanon, López-Fernández & Kullander, *no prelo*) Brasil, Pará, Altamira, bacia do rio Xingu: MZUSP 111992, 10, 62,3–99,7 mm/ NRM 65527 (c&s: 1, 63,3 mm), corredeiras do rio Xingu em frente à Praia do Besouro, 3°17'4"S; 52°11'34"W; MZUSP 112080 (mus: 1, 108,2 mm), corredeiras do rio Xingu ca. 15 km à jusante de Altamira, 3°14'29"S; 52°04'36"W. Material restante em etanol listado na descrição original (Varella *at al.*, *no prelo*).

Grupo externo

Tribo Geophagini (subfamília Geophaginae *sensu* Kullander, 1998; tribo Grophagini *sensu* López-Fernández *et al.*, 2005, 2010)

Acarichthys heckelii, MZUSP 46464, 13 (c&s: 1, 119,9 mm), Brasil, Pará, rio Trombetas, lago Jacaré; MZUSP 6239, 405 (c&s: 1, 44,7 mm), Brasil, Amazonas, Manaus, lago na margem do rio Negro, acima de Manaus.

Apistogramma taeniata, MZUSP 9219, 37 de 50, 13,0–22,8 mm (c&s: 2, 21,0–24,0 mm), Brasil, Pará, Santarém, rio Maicá.

Biotodoma warvrini, MZUSP 29738, 9 de 36, 43,4–92,5 (c&s: 1, 89,7 mm), Brasil, Amazonas, rio Negro, na confluência com o rio Urubaxi.

Biotocus opercularis, MZUSP 5754, 165, ca 25 mm (c&s: 2, 22,5–24,8 mm), Brasil, Amazonas, Urucará, lago Caruaçu.

Crenicara punctulatum, FMNH 101912, 23, 16,5 – 77,6 mm (c&s: 2, 56,0–78,0 mm), Equador, Napo, rio Yasuni, quadrado para rio Jantuncocha, cerca de 1 km acima de Lagna Jatuncocha, 1°00'06"S 75°31'36"W.

Dicrossus filamentosus, MZUSP 29719, 496 (c&s: 2, 24,8–28,3mm), Brasil, Amazonas, rio Negro, na confluência com o rio Urubaxi; MZUSP 8454, 44 (c&s: 2, 24,6–35,0 mm), Brasil, Pará, Santarém, Alter do Chão, lago Jacundá.

Geophagus altifrons, MZUSP 44956, 7 de 16, 51,3–91,6 mm (c&s: 1, 88,5 mm), Brasil, Pará, braço do igarapé São Lourencinho, furo de Panaquera, 1°43'S 48°54'W.

'Geophagus' brasiliensis, MZUSP 75332, 344 (c&s: 2, 62,9–81,7 mm), Brasil, Minas Gerais, Dolores de Guanhanes, rio Guanhanes, Fazenda Sacramento; MZUSP 83397, 5 (esq: 1, 151,1 mm), Brasil, São Paulo, Bariri, rio Tietê, a jusante da represa da sına hidrelétrica de Bariri.

'Geophagus' steindachneri, FMNH 58582, 4 de 53, 51,1–85,4 mm (c&s: 94,5 mm), Colombia, Soplaviento; FMNH 58583, 5 de 55, 48,5–68,3 mm, Colombia, Bernal Creek.

Gymnogeophagus meridionalis, MCP 10582, 5, 46,2–73,3 mm (c&s: 1, 64,7 mm), Brasil, Rio Grande do Sul, Uruguaiana, sanga nos fundos da faculdade de Zootecnia da PUCRS, drenagem do rio Uruguai.

Mikrogeophagus ramirezi, MZUSP 27976, 4, 25,2–30,8 mm (c&s: 2, 28,5–32,3 mm), Venezuela, Apure, Cunaviche, canal principal do rio Cunaviche; MZUSP 96045, 9, 20,3–31,7 mm, Venezuela, Bolivar, Caicara de Orinoco, afluente do rio Orinoco, Punta Brava, 7°37'21"N 66°06'29"W.

Satanoperca lilith, MZUSP 8503, 8 de 20, 65,9–101,4 mm (c&s: 1, 83,0 mm), Brasil, Pará, Santarém, igarapé afluente da margem esquerda do rio Mapiri, 2°26'S 54°44'W; MZUSP 89525 (esq: 1, 185,0 mm), Brasil, Roraima, Boa Vista, igarapé Murupu, afluente do rio Branco, 2°57'57"S 60°47'44"W.

Taeniacara candidi, MZUSP 7807, 8, 15,5–27,7 mm (c&s: 2, 25,0–25,7 mm), Brasil, Amazonas, Parintins, igarapé do lago José Açu.

Tribo Cichlasomatini (subfamília Cichlasomatinae *sensu* Kullander, 1998)

Acaronia nassa, MZUSP 32656, 5 (c&s: 1, 123,5 mm), Brasil, Pará, Prainha, rio Trmbetas, Cuminá; MZUSP 57484, 4 de 21, 32,3–44,4 mm (c&s: 1, 54,9 mm), Brasil, Amazonas, Santa Isabel do rio Negro, Paricatuba, lagoa na margem do rio Negro, 0°31'S 65°01'W; MZUSP 111046 (esq: 1, 124,4 mm), Brasil, Roraima, Caracará, bacia do rio Branco, igarapé Pretinho, afluente do rio Jufari, Vila de Caicubi, 1°01'25"S 62°06'16"W.

Cichlasoma araguaiense, MZUSP 4944, 54, 31,7–46,3 mm (c&s: 2, 45,7–47,3 mm), Brasil, Goiás, Gurupi, riacho na rodovia Belém-Brasília, 30 km ao norte de Gurupi.

Australoheros minuano, MZUSP 16167, 4, 42,3–66,2 mm (c&s: 1, 57,2 mm), Brasil, Rio Grande do Sul, Rio Grande, arroio do Vieira, estrada entre rio Grande e Cassino, 32°05"S 52°12'W.

Tribo Astronotini (*sensu* López-Fernández *et al.*, 2010)

Astronotus ocellatus, MZUSP 26320, 15, 41,4–101,9 mm (c&s: 55,0–67,8 mm), Peru, Ucayali, Pucallpa, Coronel Portilho, Cashobococha; MZUSP 112086 (esq: 1, 200,0 mm), comprado no Mercado de Manaus.

Tribo Chaetobranchini (*sensu* López-Fernández *et al.*, 2010)

Chaetobranchus flavescens, MZUSP 3536, 5 (c&s: 1, 112,9 mm), Brasil, Pará, Lago Arari, Ilha de Marajó, 0°41'S 49°08'W; MZUSP 50235, 99,2–112,6 mm (c&s: 1, 102,7 mm), Brasil, Pará, Tucuruí, lagoa na margem do igarapé Muru, rio Tocantins abaixo de Tucuruí, 3°46'S 49°41'W.

Tribo Cichlini (*sensu* López-Fernández *et al.*, 2010)

Cichla pinima, MZUSP 50245, 5, 162,3–182,0 mm, Brasil, Pará, Ilha Tapaiuna, rio Tapajós. MZUSP 50246, 82 juvenis, 59,2–65,1 mm (c&s: ca. 70,0 mm), Brasil, Pará, Baião, rio Tocantins, 2°50'S 49°40'W.

Tribo Retroculini (subfamília *Retroculinae sensu* Kullander, 1998; tri *Retroculini* López-Fernández *et al.*, 2010)

Retroculus xinguensis, MZUSP 33058, 110, 20,2 – 89,7 mm (c&s: 2, 30,2–94,0 mm), Brasil, Pará, Belo Monte, rio Xingu, poço de praia, 3°07'S 51°42'W.

APÊNDICE 2

Matriz de dados de 211 caracteres codificados para 88 táxons terminais. Numeração dos caracteres corresponde à da lista de caracteres no texto.

	0-9	10-19	20-29	30-39
<i>Retroculus xinguensis</i>	2 0 0 0 2 1 0 0 0 1	0 0 0 1 0 1 0 1 1 0	0 0 1 1 1 2 1 0 0 0	0 0 0 0 2 2 1 1 1 0
<i>Cichla pinima</i>	0 0 0 0 1 2 0 0 0 3	0 0 0 2 0 2 1 2 0 0	0 0 1 1 1 2 1 0 0 0	0 0 0 0 2 1 0 1 1 1
<i>Astronotus ocellatus</i>	0 0 2 0 0 1 2 0 0 1	0 0 0 0 0 1 1 1 0 0	0 0 1 1 1 2 1 0 0 0	0 2 0 1 2 0 0 0 1 1
<i>Chaetobranchius flavescens</i>	0 0 0 0 0 0 2 0 1 1	0 0 0 0 0 1 0 0 0 0	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 1 0 0 2 1 0
<i>Acaronia nassa</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 1 0 0 2 1 1
<i>Australoheros minuano</i>	0 0 0 0 0 0 1 0 1 0	0 0 2 0 0 1 0 0 0 0	1 1 1 1 0 1 0 0 0 2	0 1 0 1 0 0 0 1 0 1
<i>Cichlasoma araguaiense</i>	0 0 0 0 0 0 1 0 1 1	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 1 1 0 1 0 0 1 0	0 1 0 1 1 0 0 0 1 1
<i>Geophagus altifrons</i>	1 0 0 0 2 0 0 0 0 1	0 0 0 1 0 1 0 1 0 0	0 1 1 0 2 1 1 0 1 0	1 0 0 0 2 0 0 0 1 0
<i>Geophagus steindachneri</i>	0 0 0 0 2 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 1 0 0 0 0	0 1 1 0 0 1 0 0 1 0	1 0 0 0 1 0 0 0 1 0
<i>Geophagus brasiliensis</i>	0 0 1 1 2 0 1 0 0 1	0 0 0 0 0 1 0 0 0 0	1 1 1 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 0 2 0 0 0 1 0
<i>Gymnogeophagus meridionalis</i>	1 0 1 1 2 0 0 0 0 0	0 0 2 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 0 0 1 0 0 0 0	0 0 0 1 1 0 0 0 1 0
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	0 1 0 1 2 0 0 0 1 0	0 0 2 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 0 0 1 0 1 0 0	0 1 0 0 0 0 0 1 0 0
<i>Acarichthys heckelii</i>	0 0 0 0 1 0 0 0 1 1	0 0 0 0 0 1 0 0 0 0	0 1 0 0 0 1 0 0 1 0	1 0 0 0 1 0 0 0 1 0
<i>Biotodoma wavrini</i>	0 0 0 1 2 0 1 0 1 1	0 0 0 0 0 1 0 0 0 0	0 1 0 0 2 0 0 0 0 0	0 0 0 0 2 0 0 0 1 0
<i>Satanoperca lilith</i>	0 0 1 1 2 0 1 0 1 1	0 0 2 0 0 1 0 1 0 0	0 1 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 0 2 0 0 0 1 1
<i>Crenicara punctulatum</i>	0 0 1 1 1 0 0 0 1 0	0 0 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 0 2 0 0 0 1 0
<i>Dicrossus filamentosus</i>	3 0 0 1 1 0 1 0 1 0	0 0 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 0 0 0 0 0 2 0
<i>Apistogramma taeniata</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 1 0	0 0 3 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 0 0 0 2 1
<i>Taeniacara candidi</i>	2 0 0 0 0 0 0 0 1 0	0 0 4 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 0 0 1 0 1 0 0	1 2 0 1 0 0 0 1 2 1
<i>Biotoecus opercularis</i>	3 1 1 1 2 0 1 2 1 0	0 0 4 0 0 1 0 0 0 1	- 1 0 0 0 1 0 0 1 0	1 0 0 0 2 0 0 1 0 1
<i>Crenicichla macrophthalma</i>	0 0 0 0 1 2 0 1 0 1	0 0 0 1 1 1 0 1 1 0	0 0 0 0 1 0 1 0 1 0	0 2 0 0 2 3 0 1 2 0
<i>Crenicichla vittata</i>	0 0 0 0 2 2 0 2 0 2	0 0 0 1 1 2 1 2 0 0	0 0 0 0 1 2 1 0 0 0	0 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla acutirostris</i>	0 0 0 0 1 3 2 2 1 2	0 0 0 1 1 2 1 2 1 0	0 0 0 0 0 0 2 0 0 0	0 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla jegui</i>	3 0 0 1 2 3 2 2 1 2	0 0 0 1 1 1 1 2 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0	0 2 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla multispinosa</i>	0 0 0 0 2 3 2 2 1 2	0 0 0 1 1 2 2 2 1 0	0 0 0 0 0 0 2 0 0 0	0 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla phaiospilus</i>	0 0 0 0 2 3 2 2 1 3	0 0 0 1 1 2 2 2 1 0	0 0 0 0 0 0 2 0 0 0	0 2 0 0 2 3 1 1 2 0
<i>Crenicichla tigrina</i>	0 0 0 0 2 3 2 2 1 3	0 0 0 1 1 2 2 2 1 0	0 0 0 0 0 0 2 0 0 0	0 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla johanna</i>	0 0 0 0 2 3 4 4 1 3	0 0 0 1 1 3 2 2 0 0	0 0 0 0 1 2 2 0 0 0	0 2 0 0 2 3 0 1 2 0
<i>Crenicichla lenticulata</i>	0 0 0 0 1 3 2 2 1 3	0 0 0 1 1 3 2 2 1 0	0 0 0 0 1 2 2 0 0 0	0 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla lugubris</i>	0 0 0 0 1 3 2 2 1 3	0 0 0 1 1 2 1 2 0 0	0 0 0 0 1 2 2 0 0 0	0 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla strigata</i>	0 0 0 0 1 3 2 2 1 3	0 0 0 1 1 3 2 2 1 0	0 0 0 0 1 2 2 0 0 0	0 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla alta</i>	0 0 0 0 1 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 1 0	1 2 0 0 2 3 0 1 2 1

	0-9	10-19	20-29	30-39
<i>Crenicichla anthurus</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 0 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 1 0	1 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla britskii</i>	0 0 0 0 2 2 2 0 1 1	0 0 0 0&1 0 1 0 1 0 0	1 1 0 0 0 1 1 0 1 0	1 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla inpa</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 0 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 1 0	1 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla labrina</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 0 1 0 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 1 0	1 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla lepidota</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 0&1 1 1 0 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 1 0	1 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla saxatilis</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 0 1 0 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 1 0	1 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla</i> sp. "Paraguai/Juruena"	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 2 0 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 1 0	1 2 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla chicha</i>	0 0 0 0 2 2 3 3 1 1	0 0 0 1 1 1&2 1 1 0 0	0 0 0 0 0 1 1 0 1 0	1 2 1 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla hemera</i>	0 0 0 0 2 2 3 3 1 1	0 0 0 1 1 1 0 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 1 0	1 2 1 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla cametana</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 1 2 1 0 0 0	0 2 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla cyclostoma</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 1 0	0 2 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla geayi</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 0 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 1 2 1 0 0 0	0 2 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla reticulata</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 0 1	0 0 0 1 1 1 1 1 1 0	0 0 0 0 1 2 1&2 0 0 0	0 2 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla semifasciata</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 0 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 1 2 1 0 0 0	0 2 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla celidochilus</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 1 1 0 0 0	0 1 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla empheres</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 1 1 0 0 0	0 1 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla hadrostigma</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	1 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 1 1 0 0 0	0 1 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla igara</i>	3 0 0 0 2 2 2 2 1 1	1 0 0 1 1 1 0 1 0 0	0 0 0 0 0 1 1 0 0 0	0 ? 0 0 2 3 0 1 2 1
<i>Crenicichla jurubi</i>	3 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 1 1 0 0 0	0 1 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla minuano</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 1 1 0 1 0	0 1 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla missioneira</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 1 1 0 0 0	0 2 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla tendybaguassu</i> BL	3 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 0 1 0 0	0 0 0 0 0 1 1 0 0 0	0 1 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla iguassensis</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0	0 2 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla</i> aff. <i>iguassensis</i> BL	3 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0	0 1 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla tesay</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0	0 1 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla</i> aff. <i>tesay</i> BL	3 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 0 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0	0 1 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla tapii</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0	0 1 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla tuca</i> BL	3 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0	0 1 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla yaha</i>	3 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 1 1 0 0 0	0 1 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla haroldoi</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0	0 2 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla jaguarensis</i>	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0	0 2 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla</i> sp. "Paranaba"	2 1 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0	0 1 0 0 2 3 1 1 2 1
<i>Crenicichla</i> sp. "Paraná"	0 0 0 0 2 2 2 2 1 1	0 0 0 1 1 1 1 1 0 0	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0	0 2 0 0 2 3 1 1 2 1

	0-9				10-19				20-29				30-39																									
<i>Crenicichla jupiaensis</i>	2	1	0	0	2	2	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2	3	1	1	2	1				
<i>Crenicichla hu</i>	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	2	3	1	1	2	1				
<i>Crenicichla iguapina</i>	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	2	3	0	1	2	1				
<i>Crenicichla lacustris</i>	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1&2	0	0	0	0	2	0	0	2	3	0	1	2	1				
<i>Crenicichla punctata</i>	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	2	3	0	1	2	1				
<i>Crenicichla gaucho</i>	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	2	3	1	1	2	1				
<i>Crenicichla prenda</i>	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	2	3	1	1	2	1				
<i>Crenicichla scottii</i>	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	2	3	1	1	2	1				
<i>Crenicichla compressiceps</i>	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	1	3	0	1	2	1				
<i>Crenicichla heckeli</i>	2	1	0	0	2	2	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	3	0	1	2	1				
<i>Crenicichla notophthalmus</i>	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	0	1	3	0	1	2	1				
<i>Crenicichla regani</i>	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	0	1	3	0	1	2	1				
<i>Crenicichla urosema</i>	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	0	0	1	3	0	1	2	1				
<i>Crenicichla wallacii</i>	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	0	1	3	0	1	2	1				
<i>Teleocichla wajapi</i>	0	0	0	0	2	1	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	2	2	1	1	2	1				
<i>Teleocichla cinderella</i>	2	0	0	1	2	2	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	2	1	1	2	1				
<i>Teleocichla</i> sp. "Preta"	0	0	0	0	2	1	2	2	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	2	2	1	1	2	0				
<i>Teleocichla centrarchus</i>	3	0	0	1	2	2	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0	2	2	1	1	2	1				
<i>Teleocichla gephyrogramma</i>	3	1	0	1	2	2	2	2	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	2	2	1	1	2	1				
<i>Teleocichla centisquama</i>	3	1	0	-	2	-	4	4	1	1	2	1	0	-	1	-	2	2	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	2	1	1	2	1				
<i>Teleocichla monogramma</i>	3	0	0	1	2	2	2	2	1	1	2	1	0	-	1	-	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	2	1	1	1	1
<i>Teleocichla prionogenys</i>	3	0	0	1	2	2	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	2	2	1	1	2	1				
<i>Teleocichla proselytus</i>	3	0	0	0	2	2	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	0	2	2	1	1	2	1				

	40-49							50-59							60-69							70-79																					
<i>Crenicichla jupiaensis</i>	3	0	1	0	0	0	-	1	3	0	0	1	1	1	0	-	0	-	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	0	1	0	0	0	1	1		
<i>Crenicichla hu</i>	3	1	1	0	0	0	-	1	1	0	0	1	1	0	?	?	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	1	0	0	1	1		
<i>Crenicichla iguapina</i>	3	1	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	?	1		
<i>Crenicichla lacustris</i>	3	1	1	0	0	0	-	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1		
<i>Crenicichla punctata</i>	3	1	1	0	0	0	-	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	?	1		
<i>Crenicichla gaucho</i>	3	1	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1		
<i>Crenicichla prenda</i>	3	1	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	?	0		
<i>Crenicichla scottii</i>	3	1	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	1	1		
<i>Crenicichla compressiceps</i>	3	1	1	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	1	0	-	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0		
<i>Crenicichla heckeli</i>	1	1	1	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	1	0	-	0	-	0	0	0	0	-	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0		
<i>Crenicichla notophthalmus</i>	3	1	0	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	0	0	-	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	0		
<i>Crenicichla regani</i>	3	1	0	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	1	0	-	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	0		
<i>Crenicichla urosema</i>	3	0	2	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	0	0	-	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0		
<i>Crenicichla wallacii</i>	3	1	0	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	1	0	-	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	0		
<i>Teleocichla wajapi</i>	3	2	0	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	1	1	0	0	-	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0		
<i>Teleocichla cinderella</i>	1	1	0	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	1	1	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0		
<i>Teleocichla sp. "Preta"</i>	-	-	-	-	-	0	-	-	-	0	0	1	1	1	0	-	0	-	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	1	
<i>Teleocichla centrarchus</i>	1	0	1	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	1	1	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	0	
<i>Teleocichla gephyrogramma</i>	3	1	1	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	1	1	0	0	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	0	
<i>Teleocichla centisquama</i>	3	1	0	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	1	?	?	0	-	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	?	0
<i>Teleocichla monogramma</i>	3	1	1	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	1	1	0	0	-	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	0	
<i>Teleocichla prionogenys</i>	3	1	0	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	0	
<i>Teleocichla proselytus</i>	3	0	1	0	0	0	-	-	-	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	0	

	80-89				90-99				100-109				110-119														
<i>Retroculus xinguensis</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	2	1	0	0	3	0	0	0	-	1	2	1	0
<i>Cichla pinima</i>	1	0	1	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Astronotus ocellatus</i>	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	2	0	1
<i>Chaetobranchius flavescens</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	0	0	-	1
<i>Acaronia nassa</i>	1	1	0	1	2	0	0	1	1	1	0	1	1	3	1	1	0	0	1	0	0	0	3	1	2	0	1
<i>Australoheros minuano</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	0	3	1	0	1	0	1	2	0	0
<i>Cichlasoma araguaiense</i>	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	0	3	1	0	1	0	2	2	0	0
<i>Geophagus altifrons</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	3	1	2	0	2	0	0	1	0
<i>Geophagus steindachneri</i>	2	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	3	0	0	2	2
<i>Geophagus brasiliensis</i>	2	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	2	0	0	1	2
<i>Gymnogeophagus meridionalis</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	3	1	2	1	0	2	0	0	0
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	2	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	1
<i>Acarichthys heckelii</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	3	1	1	0	2	1	1	0	1
<i>Biotodoma wavrini</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	1	1	0	2	1	0	1	0	2	1	1	0
<i>Satanoperca lilith</i>	2	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	1	0	0	3	1	2	0	2	0	0	2	2
<i>Crenicara punctulatum</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	2	1	1	0	3	1	1	0	1	1	0	2	2
<i>Dicrosus filamentosus</i>	2	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	3	2	1	1	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1
<i>Apistogramma taeniata</i>	0	1	0	0	2	0	0	1	0	1	1	3	3	1	1	0	-	1	1	1	0	0	1	2	0	2	1
<i>Taeniacara candidi</i>	0	1	0	0	2	0	0	1	0	1	1	1	3	4	?	-	-	0	1	1	0	0	1	2	0	2	2
<i>Biotocus opercularis</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	2	3	5	-	-	-	-	-	1	1	0	1	0	1	0	2	0
<i>Crenicichla macrophthalmalma</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	1	0	1	2	2	1	1	2	1	0	1
<i>Crenicichla vittata</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	1	0	1	2	3	1	0	2	0	2	0
<i>Crenicichla acutirostris</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	1	1	1	2	3	1	0	2	0	0	0
<i>Crenicichla jegui</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	1	3	1	2	3	1	0	2	0	0	0
<i>Crenicichla multispinosa</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	1	1	1	2	3	1	0	2	0	0	0
<i>Crenicichla phaiospilus</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	1	1	1	2	2&3	1	0	2	1	0	0
<i>Crenicichla tigrina</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	1	1	1	2	3	1	0	2	0	0	0
<i>Crenicichla johanna</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	1	3	1	2	3	1	1	2	0	0	0
<i>Crenicichla lenticulata</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	1	3	1	2	3	1	0	2	1	0	0
<i>Crenicichla lugubris</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	1	3	1	2	3	1	1	2	1	0	0
<i>Crenicichla strigata</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	1	3	1	2	3	1	0	2	0	0	0
<i>Crenicichla alta</i>	1	1	1	1	2	0	0	1	1	1	0	1	3	0	0	0	1	0	1	2	2	1	0	2	1	0	0

	80-89				90-99				100-109				110-119																																											
<i>Crenicichla anthurus</i>	1	1	1	1	2	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	2	1	0	2	0	0	2	2	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0								
<i>Crenicichla britskii</i>	1	1	1	1	3	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	2	1	1	2	0	0	2	2	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0								
<i>Crenicichla inpa</i>	1	1	1	1	2	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	2	1	0	2	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0				
<i>Crenicichla labrina</i>	1	1	1	1	3	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	2	1	1	2	1	0	2	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0								
<i>Crenicichla lepidota</i>	1	1	1	1	3	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	2	1	0	2	1	0	2	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0								
<i>Crenicichla saxatilis</i>	1	1	1	1	3	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	2	1	0	2	1	0	2	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0								
<i>Crenicichla</i> sp. "Paraguay/Juruena"	1	1	1	1	2	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	2	1	1	2	1	0	2	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0								
<i>Crenicichla chicha</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	1	2	2	1	0	2	0	0	2	2	2	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0				
<i>Crenicichla hemera</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	1	2	2	1	1	2	0	0	2	2	2	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0				
<i>Crenicichla cametana</i>	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	2	1	0	2	0	0	2	3	2	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0				
<i>Crenicichla cyclostoma</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	2	1	0	2	1	2	2	0	0	2	3	2	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>Crenicichla geayi</i>	1	1	1	1	2	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	2	1	0	2	1	0	2	2	0	0	2	3	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0				
<i>Crenicichla reticulata</i>	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	1	0	2	1	0	2	2	0	0	2	3	2	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0				
<i>Crenicichla semifasciata</i>	1	1	0	1	2&3	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	1	0	2	1	0	2	2	0	0	2	3	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0				
<i>Crenicichla celidochilus</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	2	1	1	2	0	0	2	2	0	0	2	3	2	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0				
<i>Crenicichla empheres</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	1	1	2	0	0	2	2	0	0	2	3	2	0	1	1	1	1	2	0	1	0	1	0				
<i>Crenicichla hadrostroma</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	2	0	0	1	2	0	0	1	2	3	2	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0				
<i>Crenicichla igara</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	2	1	0	2	0	0	1	1	3	2	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0								
<i>Crenicichla jurubi</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	1	1	2	0	0	1	3	2	0	1	1	1	1	2	0	1	0	1	0								
<i>Crenicichla minuano</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	2	2	1	1	2	0	0	2	3	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0				
<i>Crenicichla missioneira</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	2	1	0	2	2	0	0	2	2	3	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0								
<i>Crenicichla tendybaguassu</i> BL	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	2	1	0	2	2	0	0	1	3	2	0	1	1	1	1	2	0	1	0	1	0								
<i>Crenicichla iguassuensis</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	1	0	2	0	0	2	2	3	2	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0								
<i>Crenicichla</i> aff. <i>iguassensis</i> BL	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	1	0	2	0	0	2	2	3	2	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0								
<i>Crenicichla tesay</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	1	1	1	0	0	2	2	3	2	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0								
<i>Crenicichla</i> aff. <i>tesay</i> BL	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	2	2	1	1	1	0	0	2	3	2	0	1	1	1	2	0	1	0	1	0								
<i>Crenicichla tapii</i>	2	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	2	2	1	1	1	0	0	2	3	2	0	1	1	1	1	2	0	0	1	0								
<i>Crenicichla tuca</i> BL	2	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	1	1	1	0	0	2	2	3	2	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0								
<i>Crenicichla yaha</i>	2	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	2	2	1	1	2	2	0	0	2	2	3	2	0	1	1	1	2	0	1	0	1	0								
<i>Crenicichla haroldoi</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	1	1	2	0	0	2	2	3	2	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0								
<i>Crenicichla jaguarensis</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	1	0	2	0	0	2	2	3	2	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0								
<i>Crenicichla</i> sp. "Paranaíba"	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	0	1	2	0	0	2	2	3	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0								
<i>Crenicichla</i> sp. "Paraná"	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	1	1	2	0	0	2	2	3	2	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0								

	80-89	90-99	100-109	110-119
<i>Crenicichla jupiaensis</i>	2 1 1 1 1 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 1 2 0 1	1 1 1 2 2 0 1 2 0 0	2 3 2 1 1 1 1 0 1
<i>Crenicichla hu</i>	1 1 1 1 1 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 0 0 0 0	1 1 1 2 2 1 ? 2 0 0	2 3 2 0 1 1 1 0 1
<i>Crenicichla iguapina</i>	1 1 1 1 1 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 0 0 0 0	1 1 1 2 2 1 0 2 0 0	2 3 2 0 1 1 1 0 0
<i>Crenicichla lacustris</i>	1 1 1 1 1 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 0 0 0 0	1 1 1 2 2 1 0 2 0 0	2 3 2 0 1 1 1 0 0
<i>Crenicichla punctata</i>	1 1 1 1 1 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 0 0 0 0	1 1 1 2 2 1 1 2 0 0	2 3 2 0 1 1 1 0 0
<i>Crenicichla gaucho</i>	1 1 1 1 2 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 0 0 0 0	1 1 1 2 2 1 1 2 0 0	2 3 2 0 1 1 1 0 0 0
<i>Crenicichla prenda</i>	1 1 1 1 2 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 0 0 0 0	1 1 1 2 2 1 1 2 0 0	2 3 2 0 1 1 1 0 0 0
<i>Crenicichla scottii</i>	1 1 1 1 2 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 0 0 0 0	1 1 1 2 2 1 1 2 0 0	2 3 2 0 1 1 1 0 0 0
<i>Crenicichla compressiceps</i>	0 1 1 1 0 0 0 1 0 2	1 0 0 1 1 2 0 0 0 0	1 0 1 2 2 0 1 2 0 0	2 2 2 0 1 0 1 1 0 1
<i>Crenicichla heckeli</i>	0 1 1 1 1 0 0 1 0 2	1 0 0 1 1 2 0 0 0 0	1 1 1 2 ^{1&2} 0 0 2 0 0	1 3 2 1 0 - 1 1 0 1
<i>Crenicichla notophthalmus</i>	1 1 1 1 1 0 0 1 0 2	1 0 0 1 1 2 0 0 0 0	1 0 1 2 2 1 0 2 1 0	2 3 2 0 1 0 1 1 0 1
<i>Crenicichla regani</i>	1 1 1 1 1 0 0 1 0 2	1 0 0 1 1 2 0 0 0 0	1 0 1 2 2 1 0 2 0 0	2 2 2 0 0 - 1 1 0 1
<i>Crenicichla urosema</i>	1 1 1 1 0 0 0 1 0 2	1 0 0 1 1 2 0 0 0 0	1 1 1 2 2 0 0 2 0 0	2 2 2 1 1 0 1 1 0 1
<i>Crenicichla wallacii</i>	1 1 1 1 1 0 0 1 0 2	1 0 0 1 1 3 0 0 0 0	1 0 1 2 2 1 0 2 0 0	2 3 2 0 0 - 1 1 0 1
<i>Teleocichla wajapi</i>	2 1 1 1 0 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 1 1 0 1	1 3 1 2 2 0 0 2 0 0	2 3 2 ? ? ? 1 1 0 1
<i>Teleocichla cinderella</i>	2 1 1 1 0 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 1 1 0 0	1 1 1 2 2 0 1 2 0 0	2 3 2 0 1 1 1 2 0 1
<i>Teleocichla</i> sp. "Preta"	2 1 1 1 0 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 1 1 0 1	1 3 1 2 2 0 0 2 0 0	2 3 2 1 1 0 1 2 0 1
<i>Teleocichla centrarchus</i>	2 1 1 1 0 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 1 1 0 1	1 1 1 2 2 0 0 2 0 0	2 3 2 0 1 1 1 2 0 1
<i>Teleocichla gephyrogramma</i>	2 1 1 1 1 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 1 1 0 1	1 1 1 2 2 0 0 2 0 0	2 3 2 1 1 0 1 2 0 1
<i>Teleocichla centisquama</i>	2 1 1 1 0 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 1 1 0 0	1 1 1 2 2 0 1 2 0 0	2 3 2 1 1 0 1 1 0 1
<i>Teleocichla monogramma</i>	2 1 1 1 0 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 1 1 0 0	1 3 1 2 2 0 0 2 0 0	2 4 2 0 1 1 1 2 0 1
<i>Teleocichla prionogenys</i>	2 1 1 1 0 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 1 1 0 0	1 3 1 2 2 0 0 2 0 0	2 3 2 1 1 1 1 1 0 1
<i>Teleocichla proselytus</i>	2 1 1 1 0 0 0 0 1 1	1 0 0 1 1 2 1 1 0 1	1 3 1 2 2 0 0 2 0 0	2 3 2 1 1 0 1 2 0 1

	120-129	130-139	140-149	150-159
<i>Retroculus xinguensis</i>	0 1 1 1 0 1 0 0 1 0	0 0 1 0 1 0 1 0 0 2	0 0 0 1 0 2 0 0 1 1	0 0 1 0 1 0 0 0 0 0
<i>Cichla pinima</i>	1 0 1 1 0 0 0 0 0 0	0 0 1 0 0 0 0 0 0 2	0 0 0 1 0 0 0 0 0 0	2 1 0 0 0 0 0 0 0 0
<i>Astronotus ocellatus</i>	2 1 1 2 1 0 0 1 0 0	1 0 0 0 1 0 0 0 0 2	0 1 0 1 1 0 0 0 1 1	1 0 2 0 1 0 1 0 0 0
<i>Chaetobranchius flavescens</i>	0 2 1 0 0 0 0 1 1 0	1 0 1 0 1 0 2 0 0 0	0 1 0 1 1 0 0 0 1 0	1 0 0 1 1 0 0 0 0 1
<i>Acaronia nassa</i>	0 1 1 0 0 0 1 0 0 0	1 0 1 0 0 0 0 0 0 2	0 0 0 1 0 0 0 0 1 0	1 0 2 0 0 1 1 0 0 1
<i>Australoheros minuano</i>	1 1 1 2 1 0 0 1 0 0	1 0 1 0 2 0 0 0 0 2	0 0 0 1 1 0 0 0 1 1	0 0 1 1 0 0 1 0 0 1
<i>Cichlasoma araguaiense</i>	1 1 0 2 1 0 0 1 0 0	1 0 0 0 2 0 1 0 0 2	0 1 0 1 1 1 0 0 1 0	0 0 2 0 1 0 1 1 0 0
<i>Geophagus altifrons</i>	0 0 0 1 0 0 1 1 1 1	1 0 1 0 2 0 2 0 0 0	0 0 0 1 1 2 0 0 2 0	0 0 2 0 1 0 0 0 0 1
<i>Geophagus steindachneri</i>	0 0 0 0 0 0 1 1 1 1	1 0 1 0 1 0 2 0 0 0	0 1 0 1 1 2 0 0 1 1	0 0 2 0 0 0 0 0 0 0
<i>Geophagus brasiliensis</i>	0 1 1 0 0 0 1 1 1 1	1 0 1 0 2 0 2 0 0 1	0 0 0 1 0 2 0 0 2 0	1 0 2 0 1 0 0 0 0 0
<i>Gymnogeophagus meridionalis</i>	0 0 0 0 0 0 0 1 1 1	1 0 1 0 1 0 2 0 0 1	0 1 0 1 1 2 0 0 2 1	0 0 2 0 0 0 0 0 0 0
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	0 1 1 0 0 0 0 1 0 0	0 0 1 0 2 0 1 0 0 2	0 1 1 1 1 2 0 0 2 0	0 0 2 1 0 0 0 1 0 1
<i>Acarichthys heckelii</i>	0 0 0 0 0 0 1 1 0 0	1 0 0 0 1 0 2 0 0 0	0 1 0 1 0 2 0 0 2 0	1 0 2 0 0 0 0 0 0 1
<i>Biotodoma wavrini</i>	0 1 1 1 0 0 0 1 0 0	1 0 1 0 2 0 1 0 0 1	0 1 0 1 0 2 0 0 2 0	1 0 2 0 0 0 0 0 0 1
<i>Satanoperca lilith</i>	0 2 2 0 0 0 1 1 1 1	1 0 1 0 1 0 2 0 0 1	0 1 0 1 0 2 1 0 2 0	0 0 2 0 0 0 0 0 0 1
<i>Crenicara punctulatum</i>	1 0 0 2 1 0 0 1 0 0	0 0 1 0 2 0 1 0 0 1	0 1 2 1 1 0 0 1 1 0	0 0 2 1 0 0 0 1 0 1
<i>Dicrossus filamentosus</i>	0 0 0 2 1 0 0 0 0 0	1 0 1 0 2 0 1 0 0 2	0 1 3 0 1 0 1 1 1 0	0 0 2 1 2 1 0 1 0 2
<i>Apistogramma taeniata</i>	0 1 1 0 0 0 0 1 0 0	1 0 1 0 2 0 3 0 0 3	0 1 0 0 1 0 0 0 1 0	0 0 2 1 1 0 0 1 1 2
<i>Taeniacara candidi</i>	1 1 1 0 0 0 0 1 0 0	1 0 1 0 2 0 3 0 1 3	0 1 0 0 0 0 0 0 1 -	1 1 2 0 1 1 1 1 0 2
<i>Biotoecus opercularis</i>	0 1 1 0 0 0 0 1 0 0	1 0 1 0 2 0 1 0 1 3	0 1 0 0 1 2 0 0 0 -	1 0 2 1 2 0 0 1 1 2
<i>Crenicichla macrophthalma</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 2 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla vittata</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 2 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 0 1 0 0 2
<i>Crenicichla acutirostris</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 3 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla jegui</i>	0 1 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 1 3 1 3 0 0 1 2	2 0 0 2 2 2 1 0 0 2
<i>Crenicichla multispinosa</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 3 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla phaiospilus</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 3 1 3 0 0 0 2	2 0 1 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla tigrina</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 3 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 1 1 0 0 2
<i>Crenicichla johanna</i>	0 0 0 0 0 1 0 1 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 2 1 3 0 0 0 1	2 0 1 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla lenticulata</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 2 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla lugubris</i>	0 0 0 0 0 1 0 1 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 2 1 3 0 0 0 2	2 0 1 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla strigata</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 2 1 3 0 0 0 2	2 0 1 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla alta</i>	0 0 1 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 0 1 3 0 0 0 1	2 0 0 2 2 0 1 0 0 2

	120-129	130-139	140-149	150-159
<i>Crenicichla anthurus</i>	0 0 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 0 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla britskii</i>	0 0 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 0 1 3 0 0 1 1	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla inpa</i>	0 0 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 2 1 3 0 0 1 1	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla labrina</i>	0 0 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 0 1 3 0 0 1 1	2 0 0 2 2 0 1 0 0 2
<i>Crenicichla lepidota</i>	0 0 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 0 1 3 0 0 1 1	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla saxatilis</i>	0 0 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 0 1 3 0 0 1 1	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla</i> sp. "Paraguai/Juruena"	0 0 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 2 1 3 0 0 1 1	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla chicha</i>	1 0 1 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 0 2 0 3 0 0 1 0	2 0 0 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla hemera</i>	0 0 1 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 0 2 1 3 0 0 0 1	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla cametana</i>	0 0 0 2 1 1 0 1 1 0	0 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 1 3 1 3 0 0 1 2	2 0 1 2 2 2 1 0 0 2
<i>Crenicichla cyclostoma</i>	1 1 1 2 2 0 1 2 1 1	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 1 2 1 3 0 0 1 2	2 1 2 1 2 1 1 0 0 2
<i>Crenicichla geayi</i>	0 0 1 2 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 2 1 3 0 0 1 2	2 0 1 2 2 1 1 0 0 2
<i>Crenicichla reticulata</i>	0 1 1 2 1 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 2 1 3 0 0 1 2	2 0 1 2 2 1 1 0 0 2
<i>Crenicichla semifasciata</i>	0 1 1 2 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 2 1 3 0 0 1 1	2 0 1 2 2 0 1 0 0 2
<i>Crenicichla celidochilus</i>	0 0 0 0 0 1 0 1 1 1	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 0 2 1 3 0 0 0 2	2 0 1 2 2 1 1 0 0 2
<i>Crenicichla empheres</i>	1 0 1 0 0 1 0 0 1 0	0 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 0 2 1 3 0 0 0 2	2 0 0 3 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla hadrostigma</i>	1 0 0 2 2 0 0 1 1 1	1 1 0 1 1 1 - 1 1 3	1 1 0 2 1 3 0 0 0 2	2 1 2 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla igara</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 0 2 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla jurubi</i>	1 0 0 0 0 1 0 0 1 0	0 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 0 2 1 3 0 0 0 2	2 1 2 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla minuano</i>	1 0 0 0 0 1 0 1 1 0	0 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 0 0 0 3 0 0 0 2	2 1 0 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla missioneira</i>	1 0 0 0 0 1 0 1 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 0 2 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla tendybaguassu</i> BL	1 0 0 0 0 1 0 2 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 2	1 1 0 2 0 3 0 0 0 2	2 0 2 1 2 1 1 0 0 2
<i>Crenicichla iguassuensis</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 2 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla</i> aff. <i>iguassuensis</i> BL	1 0 0 0 0 0 0 2 1 0	1 1 0 1 1 1 - 1 1 3	1 1 1 2 1 3 0 0 0 2	2 0 2 2 1 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla tesay</i>	1 0 0 2 0 0 0 0 1 1	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 1 2 0 3 0 0 0 2	2 1 2 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla</i> aff. <i>tesay</i> BL	1 0 0 2 1 0 0 2 1 0	1 1 0 1 1 1 - 1 1 3	1 1 0&1 2 0 3 0 0 0 2	2 0 2 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla tapii</i>	2 0 0 2 1 0 1 1 1 1	1 1 0 1 2 1 - 1 1 2	1 1 0 0 0 3 0 0 1 2	2 0 2 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla tuca</i> BL	2 0 0 2 1 0 0 2 1 1	1 1 0 1 1 1 - 1 1 3	1 1 0&1 2 0 3 0 0 0 2	2 0 2 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla yaha</i>	2 0 0 0 0 0 0 1 1 0	1 1 0 1 1 1 - 1 1 3	1 1 1 0 1 3 0 0 0 2	2 1 2 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla haroldoi</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 1 0 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla jaguarensis</i>	0 0 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 2 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla</i> sp. "Paraná"	2 0 1 2 1 0 0 0 1 1	1 1 0 1 1 1 - 1 1 3	1 1 1 2 0 3 0 0 0 2	2 0 2 3 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla</i> sp. "Paraná"	0 0 0 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 2 1 3 0 0 0 2	2 0 2 2 2 0 0 0 0 2

	120-129	130-139	140-149	150-159
<i>Crenicichla jupiaensis</i>	2 1 1 2 2 0 1 2 1 1	1 1 0 1 1 1 - 1 1 3	1 1 0 2 0 3 0 0 0 2	2 1 2 3 2 1 1 0 0 2
<i>Crenicichla hu</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 ? ?	? ? ? 1 0 1 - 1 1 3	1 1 1&2 2 1 3 0 0 ? ?	2 ? ? ? ? ? ? ? 0 ?
<i>Crenicichla iguapina</i>	0 0 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 2 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla lacustris</i>	0 0 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 2 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla punctata</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 2 1 3 0 0 0 2	2 0 0 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla gaucha</i>	0 1 1 2 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 0 1 3 0 0 0 2	2 0 1 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla prenda</i>	0 1 1 2 0 1 0 0 1 1	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 0 1 3 0 0 1 2	2 0 1 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla scottii</i>	0 0 1 2 0 1 0 0 1 1	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 2 0 1 3 0 0 1 2	2 0 1 2 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla compressiceps</i>	2 0 0 0 0 1 0 1 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 3 0 3 1 0 1 2	2 0 2 3 2 2 0 0 0 2
<i>Crenicichla heckeli</i>	2 0 0 0 0 0 0 1 1 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 0 2 0 3 0 0 1 2	2 0 2 3 2 2 0 0 0 2
<i>Crenicichla notophthalmus</i>	0 1 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 3 1 3 1 0 0 1	2 0 1 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla regani</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 3 1 3 1 0 1 2	2 0 1 2 2 1 0 0 0 2
<i>Crenicichla urosema</i>	1 0 0 0 0 0 0 1 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 3 1 3 1 0 1 2	2 0 1 3 2 0 0 0 0 2
<i>Crenicichla wallacii</i>	0 1 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 3 2 1 3 1 0 0 2	2 0 1 2 2 1 0 0 0 2
<i>Teleocichla wajapi</i>	1 0 0 2 0 0 0 0 1 0	0 1 0 1 1 1 - 1 1 3	1 1 0 2 1 3 0 0 1 2	0 0 2 3 2 2 0 1 0 2
<i>Teleocichla cinderella</i>	1 0 0 2 0 1 0 1 0 0	0 1 0 1 1 1 - 1 1 3	1 1 1 3 0 3 0 0 1 2	0&1 0 2 3 2 2 0 1 0 2
<i>Teleocichla</i> sp. "Preta"	1 0 0 2 1 0 0 1 0 0	0 1 0 1 1 1 - 1 1 3	1 1 1 2 0 3 0 0 1 2	0 0 2 3 2 2 0 1 0 2
<i>Teleocichla centrarchus</i>	1 0 0 2 0 0 0 1 0 0	0 1 0 1 2 1 - 1 1 3	1 1 0&1 2 0 3 0 0 1 2	0 0 2 3 2 2 0 1 0 2
<i>Teleocichla gephyrogramma</i>	1 0 0 2 0 0 0 1 1 1	0 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 0 2 1 3 0 0 1 2	0 0 2 3 2 2 0 1 0 2
<i>Teleocichla centisquama</i>	1 0 0 2 1 0 0 0 0 0	0 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 0 3 0 3 0 0 0 2	1 0 2 3 2 2 0 1 0 2
<i>Teleocichla monogramma</i>	1 0 0 2 1 0 0 1 1 1	0 1 0 1 1 1 - 1 1 3	1 1 1&2 3 0 3 0 0 1 2	0 0 2 3 2 2 0 1 0 2
<i>Teleocichla prionogenys</i>	1 0 0 2 0 0 0 0 0 0	0 1 0 1 1 1 - 1 1 3	1 1 0 3 1 3 0 0 0 2	0 0 2 3 2 2 0 1 0 2
<i>Teleocichla proselytus</i>	1 0 0 2 0 1 0 1 1 1	0 1 0 1 0 1 - 1 1 3	1 1 0 2 0 3 0 0 0&1 2	0 0 2 3 2 2 0 1 0 2

	160-169	170-179	180-189	190-199
<i>Retroculus xinguensis</i>	0 1 1 1 0 0 0 0 2 1	0 0 1 0 1 0 0 1 0 3	0 1 2 1 0 0 2 0 0 0	0 1 0 1 0 0 1 - 0 0
<i>Cichla pinima</i>	0 0 1 0 0 0 0 0 1 1	0 0 0 0 0 2 0 1 1 0	0 0 0 1 3 0 1 0 1 0	1 1 0 1 0 1 2 1 0 0
<i>Astronotus ocellatus</i>	0 1 1 0 1 0 1 0 0 2	0 0 0 0 1 2 0 1 0 0	0 0 1 0 1 1 1 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 2 0 1
<i>Chaetobranchius flavescens</i>	0 1 1 2 0 0 0 1 1 1	1 0 0 0 1 0 0 1 1 0	0 0 2 2 3 3 1 2 2 0	0 0 0 0 0 0 0 2 0 0
<i>Acaronia nassa</i>	0 0 1 0 0 0 0 0 1 1	0 0 0 0 0 1 1 1 1 0	0 0 1 0 0 1 0 0 0 0	1 1 0 0 1 0 0 0 0
<i>Australoheros minuano</i>	0 0 1 0 0 0 0 0 0 2	1 0 0 0 1 1 0 1 0 0	0 0 1 0 1 1 1 0 0 0 1	0 0 1 1 0 0 0 0 0 1
<i>Cichlasoma araguaense</i>	0 0 1 0 0 0 0 0 0 2	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	0 0 1 0 1 1 1 0 0 0 0	0 0 1 1 0 0 0 0 0 1
<i>Geophagus altifrons</i>	1 1 1 1 0 0 0 1 2 1	0 0 1 0 2 1 1 2 0 1	1 0 3 3 1 2 2 2 2 1	0 0 2 1 0 0 0 0 0 0
<i>Geophagus steindachneri</i>	1 1 1 1 0 0 0 1 2 0	1 0 1 0 2 1 1 2 1 2	1 1 3 0 0 2 2 2 0 0	0 0 2 1 0 0 1 - 1 0
<i>Geophagus brasiliensis</i>	1 1 1 0 0 0 0 0 2 1	1 0 0 0 2 1 1 2 0 2	1 1 3 0 0 2 2 2 2 0	0 0 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Gymnogeophagus meridionalis</i>	1 1 1 1 0 0 0 0 2 0	1 0 0 0 2 1 1 2 1 2	1 0 3 0 1 2 2 2 0 0	0 0 2 1 1 0 0 0 0 0
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	0 1 1 1 0 0 0 1 0 2	0 0 0 0 1 0 1 2 0 2	1 0 3 3 1 2 2 0 0 1	0 0 2 1 1 0 1 - 0 0
<i>Acarichthys heckelii</i>	1 1 1 1 0 0 0 1 2 0	1 0 0 0 1 1 1 1 1 0	0 1 1 3 1 2 2 2 2 0	0 0 2 1 1 0 0 0 0 0
<i>Biotodoma wavrini</i>	1 0 1 1 0 0 0 0 2 0	0 0 0 0 1 1 0 2 1 2	1 0 3 3 1 2 2 2 0 0	0 0 2 1 1 0 0 0 0 0
<i>Satanoperca lilith</i>	1 1 1 1 0 0 0 1 2 1	0 0 0 0 0 0 1 2 0 1	1 1 3 3 1 2 2 2 2 0	1 0 2 0 1 0 0 0 0 0
<i>Crenicara punctulatum</i>	1 1 1 1 0 0 0 1 0 2	1 0 0 0 1 0 0 0 0 3	0 0 1 0 1 2 2 0 0 0	0 0 2 0 1 0 0 0 0 1
<i>Dicrossus filamentosus</i>	0 1 0 1 0 0 0 1 0 2	1 0 0 0 0 0 0 0 0 3	0 0 1 0 1 2 2 1 0 1	0 1 2 0 1 0 1 - 0 0
<i>Apistogramma taeniata</i>	0 1 0 0 0 0 0 1 0 1	0 0 0 0 0 0 0 2 1 2	1 1 3 3 2 2 2 2 2 1	1 1 2 0 1 0 1 - 1 0
<i>Taeniacara candidi</i>	0 0 0 0 0 1 0 1 0 2	0 0 0 0 0 0 0 2 1 2	0 1 1 3 2 2 2 2 0 0	1 1 2 0 1 0 1 - 1 0
<i>Botoecus opercularis</i>	0 0 0 0 0 1 0 1 1 2	0 0 0 0 0 0 0 1 1 0	0 1 1 0 2 2 2 0 2 0	0 1 2 0 1 0 0 0 0 1
<i>Crenicichla macrophthalma</i>	0 0 1 2 0 0 1 0 2 0	1 0 1 1 0 0 0 0 1 0	0 0 1 0 0 1 0 1 3 1	1 2 2 1 0 0 1 0 1 0
<i>Crenicichla vittata</i>	0 0 1 2 1 0 1 0 2 1	2 0 1 1 0 0 1 0 1 0	0 0 1 0 0 1 0 1 3 1	1 2 2 1 0 0 1 - 1 0
<i>Crenicichla acutirostris</i>	0 0 1 2 1 0 1 0 2 1	2 0 1 1 0 0 1 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 2 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla jegui</i>	0 0 1 2 1 1 1 0 2 0	1 0 1 1 0 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 2 2 0 0 0 1 - 1 0
<i>Crenicichla multispinosa</i>	0 0 1 2 1 1 1 0 2 0	2 0 1 1 0 0 1 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 1 2 1 0 0 1 - 1 0
<i>Crenicichla phaiospilus</i>	0 0 1 2 1 0 1 0 2 0	2 0 1 1 0 0 1 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 2 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla tigrina</i>	0 0 1 2 1 0 1 0 2 0	2 0 1 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 2 2 1 0 0 1 0 1 0
<i>Crenicichla johanna</i>	0 0 1 2 1 0 0 0 2 0	1 0 0 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 2 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla lenticulata</i>	0 0 1 2 1 0 0 0 2 0	2 0 0 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 0 1 0 1 3 1	1 1 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla lugubris</i>	0 0 1 2 1 0 1 0 2 0	2 0 0 1 ? 0 0 1 1 0	0 0 1 0 0 1 0 ? 3 1	1 2 2 1 0 0 0 0 1 ?
<i>Crenicichla strigata</i>	0 0 1 2 1 0 1 0 2 0	2 0 0 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 2 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla alta</i>	0 0 1 2 1 0 1 0 1 0	1 0 1 1 0 0 1 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 1 2 1 0 0 0 0 1 0

	160-169	170-179	180-189	190-199
<i>Crenicichla anthurus</i>	0 0 1 2 1 0 1 0 1 0	1 0 1 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 1 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla britskii</i>	0 0 1 2 1 0 1 0 1 0	1 0 0 1 0 0 1 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 0 1	1 1 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla inpa</i>	1 0 1 2 1 0 1 0 1 0	1 0 1 1 1 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 1 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla labrina</i>	1 1 1 2 1 0 1 0 1 0	1 0 0 1 0 0 1 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 1 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla lepidota</i>	1 0 1 2 1 0 1 0 1 0	1 0 0 1 0 0 1 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 1 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla saxatilis</i>	1 1 1 2 1 0 1 0 1 0	2 0 0 1 0 0 1 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 1 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla</i> sp. "Paraguai/Juruena"	0 0 1 2 1 1 1 0 1 0	1 0 1 1 1 0 1 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 1 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla chicha</i>	0 0 1 2 1 1 1 0 1 0	1 0 1 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 0 2 1 0 0 1 - 1 0
<i>Crenicichla hemera</i>	0 0 1 2 1 0 1 0 1 0	2 0 1 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 0 2 1 0 0 1 - 1 0
<i>Crenicichla cametana</i>	0 1 1 2 0 0 1 0 1 2	1 0 1 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 2 2 1 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla cyclostoma</i>	1 1 1 2 0 0 1 0 1 2	1 0 1 1 0 0 1 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 2 2 1 0 0 1 - 1 1
<i>Crenicichla geayi</i>	1 0 1 2 0 0 1 0 0 2	1 0 0 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 1 2 1 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla reticulata</i>	1 0 1 2 0 0 0 0 0 2	1 0 0 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 2 2 1 0 0 1 - 1 1
<i>Crenicichla semifasciata</i>	1 1 1 2 0 0 1 0 0 2	1 0 0 1 0 0 1 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 1 2 1 0 0 1 - 1 1
<i>Crenicichla celidochilus</i>	1 1 1 2 1 0 1 0 2 1	2 0 1 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 2 2 0 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla empheres</i>	1 1 1 2 1 0 1 0 1 0	2 0 1 0&1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 0 1	0 1 2 1 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla hadrostigma</i>	1 1 1 0 1 0 1 0 1 0	2 0 1 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 0 2 0 0 0 1 - 1 1
<i>Crenicichla igara</i>	1 1 1 2 1 0 1 0 2 1	2 0 1 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 1 2 1 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla jurubi</i>	1 1 1 2 1 0 1 0 1 0	2 0 1 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 1 2 1 0 0 1 - 1 1
<i>Crenicichla minuano</i>	1 1 1 2 1 0 1 0 1 0	2 0 1 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 0 2 1 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla missioneira</i>	1 0 1 2 1 0 1 0 2 0	2 0 1 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 1 2 1 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla tendybaguassu</i> BL	1 0 1 2 1 0 1 0 2 0	2 0 1 1 0 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 0 2 1 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla iguassuensis</i>	1 1 1 2 1 0 1 0 1 0	1 0 1 1 1 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 0 1	0 1 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla</i> aff. <i>iguassensis</i> BL	1 1 1 2 1 0 1 0 1 0	2 0 1 1 1 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 0 1	0 0 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla tesay</i>	1 1 1 2 1 0 1 1 2 0	1 0 1 1 0 0 0 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 0 2 1 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla</i> aff. <i>tesay</i> BL	1 1 1 2 1 0 1 0 1 0	1 0 1 1 0 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 0 2 1 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla tapii</i>	1 1 1 0 0 0 1 0 2 0	2 0 0 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 0 1	0 0 2 0 0 0 1 - 1 1
<i>Crenicichla tuca</i> BL	1 1 1 0 0 0 1 0 2 0	1 0 1 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 2 2 1 0 0 0 - 1 1
<i>Crenicichla yaha</i>	1 1 1 2 0 0 1 0 1 0	1 0 1 ? ? 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 1 2 0 0 0 1 - 1 1
<i>Crenicichla haroldoi</i>	1 1 1 2 1 0 1 0 1 0	1 0 1 1 1 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 1 2 1 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla jaguarensis</i>	1 1 1 2 1 0 1 0 1 0	1 0 1 1 1 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 1 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla</i> sp. "Paranaíba"	1 1 1 2 1 0 1 0 1 0	2 0 1 1 0 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 0 2 1 0 0 1 - 1 1
<i>Crenicichla</i> sp. "Paraná"	0 0 1 2 1 0 1 0 1 0	1 0 1 1 0 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 1 2 1 0 0 0 0 1 0

	160-169	170-179	180-189	190-199
<i>Crenicichla jupiaensis</i>	1 1 1 0 1 0 1 1 1 0	2 0 1 0 1 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 0 2 1 0 0 1 - 1 1
<i>Crenicichla hu</i>	? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? 1 1 0 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	? ? 2 1 0 0 0 0 1 ?
<i>Crenicichla iguapina</i>	0 1 1 2 1 0 1 0 1 0	1 0 1 1 1 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 2 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla lacustris</i>	0 0 1 2 1 0 1 0 1 0	2 0 1 1 1 0 0 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 2 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla punctata</i>	0 1 1 2 1 0 1 0 1 0	1 0 1 1 0 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 2 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla gaucho</i>	0 1 1 2 1 0 1 0 0 2	1 0 0 1 0 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 2 2 1 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla prenda</i>	1 1 1 2 1 0 1 0 0 2	1 0 0 1 0 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 1 2 1 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla scottii</i>	1 1 1 2 1 0 1 0 0 2	1 0 0 1 0 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 2 2 1 0 0 0 0 1 1
<i>Crenicichla compressiceps</i>	1 1 0 2 1 1 1 0 1 0	1 1 1 1 3 0 0 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 0 1	0 1 2 1 0 0 1 - 1 0
<i>Crenicichla heckeli</i>	0 1 0 2 1 1 1 0 1 0	1 0 1 1 3 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 0 2 0 0 0 1 - 1 1
<i>Crenicichla notophthalmus</i>	0 0 0 2 1 0 1 0 1 0	1 0 1 1 1 0 1 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 1 2 1 0 0 1 - 1 0
<i>Crenicichla regani</i>	1 0 1 2 1 1 1 0 1 0	1 0 1 1 1 0 1 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 1 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Crenicichla urosema</i>	0 1 0 2 1 1 1 0 1 0	1 0 1 1 3 0 0 0 1 0	0 0 1 0 0 1 0 1 3 1	1 0 2 1 0 0 1 - 1 1
<i>Crenicichla wallacii</i>	0 0 1 2 1 1 1 0 1 0	1 0 1 1 1 0 0 0 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	1 1 2 1 0 0 0 0 1 0
<i>Teleocichla wajapi</i>	1 1 0 2 1 1 1 1 1 0	1 1 1 1 3 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 0 2 1 0 0 1 - 1 1
<i>Teleocichla cinderella</i>	1 1 0 2 1 1 1 1 1 0	1 1 1 1 3 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 0 2 1 1 0 1 - 1 1
<i>Teleocichla sp. "Preta"</i>	1 1 1 0 0 0 1 1 1 0	1 0 1 1 3 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 0 2 1 0 0 1 - 1 1
<i>Teleocichla centrarchus</i>	1 1 0 0 0 0 1 1 1 0	1 0 1 1 3 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 0 1	0 0 2 1 0 0 1 - 1 1
<i>Teleocichla gephyrogramma</i>	1 1 0 0 1 1 1 1 1 2	1 1 1 1 3 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 0 2 1 0 0 1 - 1 0
<i>Teleocichla centisquama</i>	1 1 0 2 1 1 1 1 1 2	1 1 1 1 3 ? ? ? 1 0	0 0 1 0 1 1 ? 1 3 1	0 1 2 0 ? 0 1 - 1 ?
<i>Teleocichla monogramma</i>	1 1 0 0 1 1 1 1 1 2	1 0 1 1 3 0 0 1 1 0	0 0 1 0 1 1 2 1 0 1	0 0 2 1 1 0 1 - 1 1
<i>Teleocichla prionogenys</i>	0 1 0 2 0 1 1 1 1 0	1 1 1 0 3 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 0 1	1 0 2 1 0 0 1 - 1 0
<i>Teleocichla proselytus</i>	1 1 0 2 0 0 1 1 1 0	1 1 1 1 3 0 1 1 1 0	0 0 1 0 1 1 0 1 3 1	0 0 2 1 0 0 1 - 1 1

	200-209									210
<i>Retroculus xinguensis</i>	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cichla pinima</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Astronotus ocellatus</i>	2&3	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Chaetobranchus flavescens</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Acaronia nassa</i>	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Australoheros minuano</i>	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cichlasoma araguaiense</i>	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geophagus altifrons</i>	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geophagus steindachneri</i>	3	1	2	0	0	1	0	0	0	0
<i>Geophagus brasiliensis</i>	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gymnogeophagus meridionalis</i>	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acarichthys heckelii</i>	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>Biotodoma wavrini</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Satanoperca lilith</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Crenicara punctulatum</i>	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dicrossus filamentosus</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apistogramma taeniata</i>	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Taeniacara candidi</i>	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Biotoecus opercularis</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crenicichla macrophthalmia</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla vittata</i>	1	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla acutirostris</i>	2	0	2	0	1	2	1	2	1	0
<i>Crenicichla jegui</i>	1	0	0	0	1	2	0	2	1	0
<i>Crenicichla multispinosa</i>	2	0	0	0	0	2	1	2	1	0
<i>Crenicichla phaiospilus</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla tigrina</i>	2	0	0	0	1	2	1	2	1	0
<i>Crenicichla johanna</i>	2	0	2	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla lenticulata</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla lugubris</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla strigata</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla alta</i>	2	0	2	0	1	1	1	1	1	0

	200-209									210
<i>Crenicichla anthurus</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla britskii</i>	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Crenicichla inpa</i>	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Crenicichla labrina</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla lepidota</i>	2	0	2	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla saxatilis</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla</i> sp. "Paraguai/Juruena"	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla chicha</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla hemera</i>	2	0	0	0	1	2	1	2	1	0
<i>Crenicichla cametana</i>	2	1	0	0	1	3	0	1	1	0
<i>Crenicichla cyclostoma</i>	3	3	0	0	0	2	0	1	1	0
<i>Crenicichla geayi</i>	2	1	0	0	1	2	0	1	1	0
<i>Crenicichla reticulata</i>	2	1	0	0	1	2	0	1	1	0
<i>Crenicichla semifasciata</i>	2	1	1	0	1	2	0	1	1	0
<i>Crenicichla celidochilus</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla empheres</i>	2	1	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla hadrostigma</i>	3	2	2	1	-	2	0	1	1	0
<i>Crenicichla igara</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla jurubi</i>	3	2	0	0	0	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla minuano</i>	3	3	0	0	1	2	0	1	1	0
<i>Crenicichla missioneira</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla tendybaguassu</i> BL	2	1	2	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla iguassuensis</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla</i> aff. <i>iguassensis</i> BL	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla tesay</i>	3	2	0	0	0	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla</i> aff. <i>tesay</i> BL	3	2	0	0	0	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla tapii</i>	3	2	0	0	0	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla tuca</i> BL	3	2	0	0	0	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla yaha</i>	3	3	0	0	0	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla haroldoi</i>	2	0	1	0	0	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla jaguarensis</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla</i> sp. "Paranaíba"	2	0	0	0	0	2	1	1	1	0
<i>Crenicichla</i> sp. "Paraná"	2	0	2	0	1	2	1	1	1	0

	200-209										210
<i>Crenicichla jupiaensis</i>	3	3	0	0	0	2	1	1	1	1	0
<i>Crenicichla hu</i>	2	0	0	?	?	?	1	1	1	1	0
<i>Crenicichla iguapina</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	1	0
<i>Crenicichla lacustris</i>	2	0	0	0	0	2	1	2	1	1	0
<i>Crenicichla punctata</i>	2	0	2	0	1	2	1	1	1	1	0
<i>Crenicichla gaucho</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	1	0
<i>Crenicichla prenda</i>	2	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0
<i>Crenicichla scottii</i>	2	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0
<i>Crenicichla compressiceps</i>	2	0	2	0	0	2	1	2	1	1	0
<i>Crenicichla heckeli</i>	3	2	2	0	0	2	1	2	1	1	0
<i>Crenicichla notophthalmus</i>	2	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0
<i>Crenicichla regani</i>	2	0	2	0	0	2	1	1	1	1	0
<i>Crenicichla urosema</i>	3	1	2	0	0	2	0	2	1	1	0
<i>Crenicichla wallacii</i>	2	0	0	0	1	2	1	1	1	1	0
<i>Teleocichla wajapi</i>	3	2	2	1	-	3	0	1	1	1	1
<i>Teleocichla cinderella</i>	2	0	2	1	-	3	0	1	1	1	1
<i>Teleocichla</i> sp. "Preta"	3	3	2	1	-	3	1	2	1	1	1
<i>Teleocichla centrarchus</i>	3	2	2	1	-	3	0	1	1	1	1
<i>Teleocichla gephyrogramma</i>	2	0	2	1	-	3	0	1	1	1	1
<i>Teleocichla centisquama</i>	2	0	2	1	-	3	0	1	1	1	1
<i>Teleocichla monogramma</i>	2	1	2	1	-	3	0	1	1	1	1
<i>Teleocichla prionogenys</i>	2	1	0	1	-	3	0	2	1	1	1
<i>Teleocichla proselytus</i>	3	2	2	1	-	3	0	1	1	1	1

APÊNDICE 3

Lista de sinapomorfias não-ambíguas de clados e táxons terminais na única árvore mais parcimoniosa obtida pela análise cladística utilizando pesagem implícita ($k=3$). A numeração dos nós corresponde àquela árvore de consenso.

<i>Retroculus xinguensis:</i>	124: 0>1	54: 0>1
Sem autapomorfias	152: 0>2	67: 0>1
	156: 0>1	80: 0>1
<i>Cichla pinima:</i>	164: 0>1	83: 0>1
5: 1>2	168: 1>0	84: 1>2
9: 1>3	199: 0>1	104: 1>0
13: 1>2	201: 0>1	106: 2>3
15: 1>2		126: 0>1
17: 1>2	<i>Chaetobranchus flavescens:</i>	127: 1>0
51: 0>1	37: 1>2	134: 2>0
79: 1>2	39: 1>0	144: 1>0
82: 0>1	108: 0>1	155: 0>1
84: 12>3	121: 1>2	176: 0>1
105: 0>1	128: 0>1	184: 1>0
106: 2>1	136: 0>2	190: 0>1
121: 1>0	139: 2>0	191: 0>1
134: 1>0	182: 1>2	195: 0>1
148: 1>0	183: 0>2	
151: 0>1	184: 1>3	<i>Australoheros minuano:</i>
154: 1>0	185: 1>3	12: 0>2
188: 0>1	186: 0>1	28: 1>0
190: 0>1	187: 0>2	29: 0>2
195: 0>1	188: 0>2	34: 1>0
206: 0>1	200: 2>0	38: 1>0
		40: 0>1
<i>Astronotus ocellatus:</i>	<i>Acaronia nassa:</i>	42: 2>1
2: 0>2	8: 1>0	52: 1>0
37: 1>0	37: 1>2	84: 1>0
120: 01>2	49: 0>1	117: 1>2

149: 0>1	189: 0>1	
152: 2>1	194: 1>0	<i>Gymnogeophagus</i>
170: 0>1	202: 0>2	<i>meridionalis:</i>
178: 1>0		0: 0>1
189: 0>1	<i>'Geophagus' steindachneri:</i>	12: 0>2
	3: 1>0	28: 1>0
<i>Cichlasoma araguaiense:</i>	49: 1>0	30: 1>0
9: 0>1	106: 2>3	33: 0>1
18: 0>1	117: 2>1	64: 0>1
37: 1>0	118: 1>0	79: 1>0
80: 0>2	139: 1>0	103: 1>2
108: 0>1	148: 2>1	126: 1>0
122: 1>0	172: 0>1	
132: 1>0	196: 0>1	Mikrogeophagus ramirezi:
136: 0>1	202: 0>2	
145: 0>1	205: 0>1	1: 0>1
157: 0>1		12: 0>2
159: 1>0	<i>'Geophagus' brasiliensis:</i>	27: 0>1
177: 1>0	6: 0>1	34: 1>0
	31: 0>1	38: 1>0
<i>Geophagus altifrons:</i>	34: 1>2	77: 0>1
0: 0>1	67: 0>1	114: 0>1
3: 1>0	77: 0>1	130: 1>0
22: 0>1	109: 0>1	142: 0>1
24: 0>2	121: 0>1	189: 0>1
50: 1>0	122: 0>1	196: 0>1
109: 0>1	134: 1>2	
111: 2>3	141: 1>0	<i>Acarichthys heckelii:</i>
123: 0>1	150: 0>1	3: 1>0
134: 1>2	154: 0>1	4: 2>1
139: 1>0	163: 1>0	77: 0>1
141: 1>0	169: 0>1	132: 1>0
154: 0>1	178: 1>0	139: 1>0
172: 0>1	201: 1>2	177: 2>1

179: 2>0	190: 0>1	189: 0>1
180: 1>0	193: 1>0	191: 0>1
182: 3>1	200: 2>0	196: 0>1
200: 2>1	201: 1>0	
202: 0>2	205: 0>1	<u>Apistogramma taeniata:</u>
203: 0>1	206: 0>1	12: 4>3
		37: 1>0
<u>Biotodoma wavrini:</u>	<u>Crenicara punctulatum:</u>	49: 0>1
6: 0>1	2: 0>1	50: 0>1
24: 0>2	34: 1>2	59: 0>1
25: 1>0	99: 0>1	117: 1>2
34: 1>2	101: 1>3	118: 0>1
96: 1>2	120: 0>1	150: 1>0
103: 1>0	130: 1>0	169: 2>1
118: 1>0	139: 2>1	180: 0>1
123: 0>1	160: 0>1	182: 1>3
161: 1>0	199: 0>1	189: 0>1
167: 1>0	201: 0>1	
		<u>Taeniacara candidi:</u>
<u>Satanoperca lilith:</u>	<u>Dicrossus filamentosus:</u>	0: 0>2
6: 0>1	0: 0>3	27: 0>1
12: 0>2	6: 0>1	28: 1>0
31: 0>1	34: 1>0	31: 1>2
39: 0>1	38: 1>2	41: 0>1
80: 0>2	59: 0>1	42: 2>1
96: 1>2	107: 1>2	92: 0>1
98: 0>1	127: 1>0	101: 1>0
99: 1>0	143: 1>0	120: 0>1
118: 1>0	146: 0>1	144: 1>0
121: 0>2	154: 0>2	151: 0>1
122: 0>2	155: 0>1	153: 1>0
146: 0>1	159: 1>2	155: 0>1
174: 2>0	162: 1>0	156: 0>1
175: 1>0	187: 0>1	

<u><i>Biotoecus opercularis</i></u> :	191: 0>2	119: 0>1
0: 0>3		165: 0>1
1: 0>1	<u><i>Crenicichla vittata</i></u> :	191: 2>1
2: 0>1	6: 2>0	204: 1>0
6: 0>1	8: 1>0	
7: 0>2	24: 0>1	<u><i>Crenicichla phaiospilus</i></u> :
19: 0>1	25: 0>2	36: 0>1
31: 1>0	42: 1>2	39: 1>0
34: 1>2	169: 0>1	61: 0>1
61: 0>1	184: 1>0	108: 0>1
83: 0>1		
94: 1>2	<u><i>Crenicichla acutirostris</i></u> :	<u><i>Crenicichla tigrina</i></u> :
111: 12>4	4: 2>1	156: 0>1
145: 0>2	42: 1>0	
148: 1>0	43: 1>0	<i>Crenicichla johanna</i> :
199: 0>1	84: 1>0	6: 2>4
	169: 0>1	7: 2>4
<u><i>Crenicichla macrophthalma</i></u> :	202: 0>2	39: 1>0
4: 2>1		149: 2>1
6: 2>0	<u><i>Crenicichla jegui</i></u> :	170: 2>1
7: 2>1	0: 0>3	202: 0>2
8: 1>0	3: 0>1	
16: 1>0	36: 0>1	<u><i>Crenicichla lenticulata</i></u> :
18: 0>1	66: 1>0	108: 0>1
24: 0>1	89: 1>0	128: 1>0
39: 1>0	121: 0>1	152: 1>0
59: 0>1	142: 3>1	184: 1>0
69: 0>1	148: 0>1	191: 2>1
106: 0>1	165: 0>1	
108: 0>1	193: 1>0	<u><i>Crenicichla lugubris</i></u> :
117: 1>2	206: 1>0	16: 2>1
128: 0>1		108: 0>1
168: 1>2	<u><i>Crenicichla multispinosa</i></u> :	176: 1>0
184: 1>0	73: 0>1	184: 1>0

	205: 2>1	170: 1>2
<u><i>Crenicichla strigata</i></u> :		207: 1>2
66: 0>1	<u><i>Crenicichla labrina</i></u> :	
113: 0>1	156: 0>1	<u><i>Crenicichla cametana</i></u> :
		89: 1>0
<u><i>Crenicichla alta</i></u> :	<u><i>Crenicichla lepidota</i></u> :	124: 0>1
4: 2>1	202: 0>2	130: 1>0
16: 0>1		143: 2>3
66: 1>0	<u><i>Crenicichla saxatilis</i></u> :	160: 1>0
117: 0>1	117: 0>1	190: 0>1
128: 0>1	170: 1>2	205: 2>3
156: 0>1		
202: 0>2	<u><i>Crenicichla sp.</i></u>	<u><i>Crenicichla cyclostoma</i></u> :
205: 2>1	<u>Paraguay/Juruena</u> :	80: 1>0
	15: 1>2	101: 0>1
<u><i>Crenicichla anthurus</i></u> :	106: 0>1	121: 0>1
108: 1>0	111: 2>3	124: 0>2
149: 1>2	165: 0>1	126: 0>1
177: 0>1		127: 01>2
190: 1>0	<u><i>Crenicichla chicha</i></u> :	129: 0>1
	25: 0>1	151: 0>1
<u><i>Crenicichla britskii</i></u> :	43: 0>1	153: 2>1
7: 2>0	66: 1>0	177: 1>0
20: 0>1	115: 0>1	204: 1>0
21: 0>1	120: 0>1	
25: 0>1	144: 1>0	<u><i>Crenicichla geayi</i></u> :
108: 1>0	149: 1>0	sem autapomorfias
160: 1>0	155: 0>1	
188: 3>0	165: 0>1	<u><i>Crenicichla reticulata</i></u> :
205: 2>1		18: 0>1
	<u><i>Crenicichla hemera</i></u> :	114: 1>0
<u><i>Crenicichla inpa</i></u> :	58: 0>1	124: 0>1
99: 0>1	106: 0>1	166: 1>0
160: 0>1	148: 1>0	

<u><i>Crenicichla semifasciata:</i></u>	196: 0>1	31: 1>2
149: 2>1	202: 0>2	74: 1>0
155: 1>0	203: 0>1	80: 0>1
177: 1>0	206: 1>0	89: 1>0
202: 0>1		106: 1>0
	<u><i>Crenicichla igara:</i></u>	119: 1>0
<u><i>Crenicichla celidochilus:</i></u>	16: 1>0	161: 1>0
127: 0>1	36: 1>0	168: 1>2
129: 0>1	71: 0>1	190: 0>1
152: 0>1	80: 0>1	
156: 0>1	96: 0>1	<u><i>Crenicichla tendybaguassu:</i></u>
168: 1>2	97: 0>1	16: 1>0
169: 0>1	106: 1>0	86: 0>1
193: 1>0	119: 1>0	89: 1>0
	120: 1>0	106: 1>0
<u><i>Crenicichla empheres:</i></u>	168: 1>2	127: 0>2
71: 0>1	169: 0>1	139: 3>2
130: 1>0		144: 1>0
153: 2>3	<u><i>Crenicichla jurubi:</i></u>	153: 2>1
188: 3>0	71: 0>1	156: 0>1
	74: 1>0	161: 1>0
<u><i>Crenicichla hadrostigma:</i></u>	130: 1>0	168: 1>2
43: 0>1	196: 0>1	176: 1>0
61: 1>0	204: 1>0	191: 1>0
64: 0>1		202: 0>2
105: 1>0	<u><i>Crenicichla minuano:</i></u>	
123: 0>2	28: 0>1	<u><i>Crenicichla iguassuensis:</i></u>
124: 0>2	130: 1>0	43: 0>1
125: 1>0	143: 2>0	72: 0>1
129: 0>1	144: 1>0	
134: 0>1	191: 1>0	<u><i>Crenicichla aff. iguassuensis</i></u>
163: 2>0	206: 1>0	<u>BIG LIPS:</u>
191: 1>0		86: 0>1
193: 1>0	<u><i>Crenicichla missioneira:</i></u>	154: 2>1

170: 1>2	68: 0>1	173: 1>0
	71: 1>0	200: 2>3
<u>Crenicichla tesay:</u>	101: 13>2	201: 0>3
129: 0>1	107: 1>2	
151: 0>1	123: 2>0	<u>Crenicichla sp Paranaíba:</u>
167: 0>1	144: 0>1	61: 0>1
168: 1>2	151: 0>1	174: 1>0
177: 1>0	155: 1>0	
	191: 0>1	<u>Crenicichla sp Paraná:</u>
<u>Crenicichla aff. tesay</u>	201: 2>3	36: 0>1
<u>BIG LIPS:</u>		64: 0>1
16: 1>0	<u>Crenicichla haroldoi:</u>	66: 1>0
86: 0>1	143: 2>0	89: 1>0
	202: 0>1	152: 0>2
<u>Crenicichla tapii:</u>		191: 2>1
0: 3>0	<u>Crenicichla jaguarensis:</u>	202: 0>2
48: 1>0	89: 1>0	
95: 2>0	128: 1>0	<u>Crenicichla hu:</u>
126: 0>1		174: 1>0
134: 1>2	<u>Crenicichla jupiaensis:</u>	
139: 3>2	41: 1>0	<u>Crenicichla iguapina:</u>
148: 0>1	53: 0>1	43: 0>1
170: 1>2	64: 0>1	155: 0>1
172: 1>0	80: 0>2	
188: 3>0	96: 0>1	<u>Crenicichla lacustris:</u>
	97: 0>2	161: 1>0
<u>Crenicichla tuca</u>	121: 0>1	170: 1>2
<u>BIG LIPS:</u>	126: 0>1	177: 1>0
86: 0>1	127: 0>2	204: 1>0
117: 2>1	142: 1>0	207: 1>2
191: 0>2	151: 0>1	
	156: 0>1	<u>Crenicichla punctata:</u>
<u>Crenicichla yaha:</u>	163: 2>0	61: 0>1
25: 0>1	167: 0>1	66: 1>0

202: 0>2	146: 1>0	<u>Teleocichla cinderella:</u>
	177: 0>1	0: 3>2
<u>Crenicichla gaucho:</u>	193: 1>0	28: 0>1
71: 0>1	201: 0>2	30: 0>1
128: 1>0		40: 3>1
160: 1>0	<u>Crenicichla notophthalmus:</u>	63: 1>0
	27: 0>1	125: 0>1
<u>Crenicichla prenda:</u>	108: 0>1	176: 0>1
79: 1>0	149: 2>1	
191: 2>1		<u>Teleocichla</u> sp. Preta:
	<u>Crenicichla regani:</u>	5: 2>1
<u>Crenicichla scottii:</u>	111: 3>2	21: 0>1
68: 0>1	160: 0>1	28: 1>0
	202: 0>2	39: 1>0
<u>Crenicichla compressiceps:</u>		63: 0>1
106: 0>1	<u>Crenicichla urosema:</u>	124: 0>1
125: 0>1	15: 1>2	207: 1>2
160: 0>1	18: 0>1	
171: 0>1	41: 1>0	<u>Teleocichla centrarchus:</u>
188: 3>0	184: 1>0	29: 0>1
190: 1>0	201: 0>1	40: 3>1
191: 0>1	206: 1>0	101: 3>1
		134: 01>2
<u>Crenicichla heckeli:</u>	<u>Crenicichla wallacii:</u>	188: 3>0
0: 0>2	95: 2>3	
1: 0>1	143: 3>2	<u>Teleocichla gephyrogramma:</u>
31: 2>1	204: 0>1	1: 0>1
40: 3>1		42: 0>1
65: 0>1	<u>Teleocichla wajapi:</u>	84: 0>1
110: 2>1	0: 3>0	129: 0>1
114: 1>0	5: 2>1	134: 1>0
128: 0>1	29: 0>1	163: 2>0
142: 3>0	41: 1>2	199: 1>0
143: 3>2		

<i>Teleocichla centisquama:</i>	201: 2>1	80: 1>0
1: 0>1	202: 2>0	104: 2>1
6: 2>4	207: 1>2	
7: 2>4		<u>Clado 92:</u>
17: 1>2	<i>Teleocichla proselytus:</i>	8: 0>1
34: 2>1	125: 0>1	22: 1>0
117: 2>1	129: 0>1	23: 1>0
127: 1>0		24: 1>0
134: 1>0	<u>Clado 89:</u>	28: 0>1
148: 1>0	Sem sinapomorfias	40: 2>3
150: 0>1		81: 0>1
191: 0>1	<u>Clado 90:</u>	93: 0>1
193: 1>0	6: 0>2	94: 0>1
	31: 0>2	102: 0>1
<i>Teleocichla monogramma:</i>	87: 0>1	
38: 2>1	88: 1>0	<u>Clado 93:</u>
42: 0>1	89: 0>1	40: 3>0
101: 1>3	110: 0>2	91: 0>1
111: 3>4	130: 0>1	156: 0>1
129: 0>1	141: 0>1	175: 0>1
163: 2>0	144: 0>1	
171: 1>0	183: 1>0	<u>Clado 94:</u>
188: 3>0	185: 0>1	6: 2>0
201: 0>1	191: 1>0	9: 1>0
		20: 0>1
<i>Teleocichla prionogenys:</i>	<u>Clado 91:</u>	21: 0>1
99: 1>0	5: 1>0	101: 0>1
143: 2>3	13: 1>0	134: 1>2
148: 1>0	16: 1>0	152: 0>2
160: 1>0	17: 1>0	204: 1>0
173: 1>0	26: 1>0	
188: 3>0	30: 0>1	<u>Clado 95:</u>
190: 0>1	31: 2>1	6: 0>1
199: 1>0	34: 2>1	22: 0>1

23: 0>1	126: 0>1	82: 0>1
30: 1>0	134: 2>1	117: 1>2
82: 0>1	136: 1>2	118: 0>1
101: 1>3	201: 0>1	163: 0>1
118: 0>1		
119: 0>1	<u>Clado 99:</u>	<u>Clado 102:</u>
120: 0>1	9: 0>1	103: 0>1
123: 0>2	20: 1>0	136: 0>1
124: 0>1	31: 1>0	157: 0>1
150: 1>0	79: 0>1	185: 1>2
193: 0>1	87: 1>0	186: 0>2
199: 0>1	99: 0>1	194: 0>1
201: 0>1	139: 2>1	
	153: 1>0	<u>Clado 103:</u>
<u>Clado 96:</u>	157: 1>0	
17: 0>1	160: 0>1	22: 0>1
34: 1>2	168: 01>2	80: 0>2
49: 1>0	169: 2>0	101: 3>2
104: 1>2	175: 0>1	184: 1>0
169: 0>1	187: 0>2	194: 1>0
178: 1>0		198: 0>1
179: 2>1	<u>Clado 100:</u>	200: 2>3
	108: 0>1	
<u>Clado 97:</u>	119: 0>1	<u>Clado 104:</u>
107: 1>0	145: 0>2	159: 1>0
108: 1>0	148: 1>2	183: 3>0
110: 1>02	180: 0>1	
128: 0>1	182: 1>3	<u>Clado 105:</u>
129: 0>1	183: 0>3	12: 0>1
174: 1>2	193: 0>1	51: 0>1
		61: 0>1
<u>Clado 98:</u>	<u>Clado 101:</u>	80: 0>2
121: 1>0	39: 1>0	92: 0>1
122: 1>0	50: 0>1	96: 1>2

121: 1>0		154: 1>2
122: 1>0	<u>Clado 108:</u>	169: 12>0
123: 0>2	89: 1>2	172: 0>1
124: 0>1	177: 1>0	173: 0>1
147: 0>1		187: 0>1
170: 0>1	<u>Clado 109:</u>	188: 0>3
	5: 1>2	189: 0>1
<u>Clado 106:</u>	7: 0>2	198: 0>1
34: 1>0	14: 0>1	205: 0>2
51: 0>1	35: 0>3	207: 0>1
66: 0>1	38: 1>2	208: 0>1
84: 1>2	43: 1>0	209: 0>1
104: 1>0	51: 0>1	
112: 0>2	82: 0>1	<u>Clado 110:</u>
113: 0>1	83: 0>1	9: 1>2
136: 1>3	100: 0>1	17: 1>2
183: 0>3	103: 0>2	43: 0>1
187: 0>2	105: 0>1	104: 2>3
190: 0>1	106: 2>0	142: 2>3
196: 0>1	107: 01>2	168: 1>2
198: 0>1	112: 01>2	
206: 0>1	114: 0>1	<u>Clado 111:</u>
	121: 1>0	28: 1>0
<u>Clado 107:</u>	131: 0>1	148: 1>0
12: 0>4	133: 0>1	191: 0>2
43: 1>0	134: 1>0	
107: 1>2	135: 0>1	<u>Clado 112:</u>
139: 2>3	137: 0>1	54: 0>1
143: 1>0	138: 0>1	66: 0>1
159: 1>2	139: 2>3	125: 0>1
162: 1>0	140: 0>1	164: 0>1
181: 0>1	142: 0>2	
184: 1>2	143: 1>2	<u>Clado 113:</u>
191: 0>1	145: 0>3	87: 1>0

88: 0>1	85: 0>1	45: 0>1
	101: 1>3	59: 0>1
<u>Clado 114:</u>	117: 1>0	111: 3>2
18: 0>1	143: 3>2	149: 2>1
26: 1>2	172: 1>0	
		<u>Clado 127:</u>
<u>Clado 115:</u>	<u>Clado 121:</u>	73: 1>0
5: 2>3	60: 0>1	106: 0>1
45: 0>1		
143: 2>3	<u>Clado 122:</u>	<u>Clado 128:</u>
207: 1>2	57: 0>1	14: 1>0
	59: 1>0	
<u>Clado 116:</u>	148: 1>0	<u>Clado 129:</u>
16: 1>2		46: 1>0
	<u>Clado 123:</u>	84: 2>3
<u>Clado 117:</u>	143: 2>0	160: 0>1
9: 2>3		172: 1>0
	<u>Clado 124:</u>	
<u>Clado 118:</u>	73: 0>1	<u>Clado 130:</u>
58: 0>1	108: 0>1	6: 2>3
177: 0>1	117: 1>0	7: 2>3
	177: 1>0	32: 0>1
<u>Clado 119:</u>		96: 0>1
15: 2>3	<u>Clado 125:</u>	97: 0>1
	56: 0>1	119: 0>1
<u>Clado 120:</u>	76: 0>1	128: 0>1
24: 0>1	84: 1>2	142: 2>0
25: 0>2	87: 0>1	
42: 1>2	95: 2>3	<u>Clado 131:</u>
43: 1>0	191: 0>1	24: 0>1
45: 1>0	196: 1>0	25: 0>2
54: 1>0		28: 1>0
59: 0>1	<u>Clado 126:</u>	84: 01>2
70: 0>1	30: 0>1	125: 0>1

152: 2>1	121: 0>1	80: 1>0
201: 3>1	128: 1>0	117: 1>2
		119: 0>1
<u>Clado 132:</u>	<u>Clado 136:</u>	120: 0>1
40: 3>4	25: 0>1	191: 2>1
67: 0>1	31: 2>1	
128: 0>1	48: 1>2	<u>Clado 141:</u>
156: 0>1	59: 0>1	10: 0>1
169: 0>2	95: 2>0	109: 0>1
191: 0>2	142: 2>0	
	155: 0>1	<u>Clado 142:</u>
<u>Clado 133:</u>	170: 1>2	117: 2>1
36: 0>1	176: 0>1	
123: 0>2		<u>Clado 143:</u>
142: 2>1	<u>Clado 137:</u>	44: 0>1
152: 0>2	128: 0>1	
160: 0>1	160: 0>1	<u>Clado 144:</u>
199: 0>1	199: 0>1	36: 0>1
201: 0>3		
	<u>Clado 138:</u>	<u>Clado 145:</u>
<u>Clado 134:</u>	48: 0>1	55: 1>0
8: 1>0	161: 0>1	113: 0>1
42: 1>2		
43: 0>1	<u>Clado 139:</u>	<u>Clado 146:</u>
95: 2>3	47: 0>1	61: 0>1
117: 1>0	74: 0>1	71: 0>1
142: 1>2	196: 1>0	
168: 1>0		<u>Clado 147:</u>
172: 1>0	<u>Clado 140:</u>	66: 1>0
	40: 3>1	
<u>Clado 135:</u>	53: 0>1	<u>Clado 148:</u>
82: 1>0	55: 0>1	75: 0>1
85: 0>1	61: 0>1	106: 1>0
101: 0>1	66: 1>0	199: 1>0

	<u>Clado 154:</u>	152: 0>2
<u>Clado 149:</u>	62: 0>2	153: 2>3
174: 0>1	129: 0>1	155: 0>1
191: 2>1	163: 2>0	170: 1>2
	168: 1>2	191: 1>0
<u>Clado 150:</u>		196: 0>1
36: 0>1	<u>Clado 155:</u>	
	80: 0>2	<u>Clado 158:</u>
<u>Clado 151:</u>	120: 1>2	71: 0>1
31: 2>1	164: 1>0	
99: 0>1	176: 0>1	<u>Clado 159:</u>
120: 0>1		72: 0>1
125: 1>0	<u>Clado 156:</u>	
142: 2>1	80: 1>0	<u>Clado 160:</u>
152: 0>2	99: 0>1	14: 1>0
191: 1>0	142: 2>1	43: 0>1
	176: 0>1	84: 1>2
<u>Clado 152:</u>	204: 1>0	117: 1>0
53: 0>1		123: 0>2
80: 1>0	<u>Clado 157:</u>	143: 2>0
106: 0>1	0: 0>2	152: 0>1
107: 2>1	1: 0>1	168: 1>0
123: 0>2	31: 2>1	169: 0>2
144: 1>0	48: 1>3	172: 1>0
155: 0>1	54: 1>0	
174: 1>0	66: 1>0	<u>Clado 161:</u>
199: 0>1	105: 1>0	129: 0>1
200: 2>3	113: 0>1	148: 0>1
201: 0>2	120: 0>2	204: 1>0
204: 1>0	123: 0>2	
	125: 1>0	<u>Clado 162:</u>
<u>Clado 153:</u>	129: 0>1	28: 1>0
117: 1>2	134: 0>1	53: 0>1
	144: 1>0	69: 0>1

80: 1>0		35: 3>2
120: 1>2	<u>Clado 166:</u>	80: 1>2
144: 1>0	53: 0>1	96: 0>1
152: 1>2	114: 1>0	97: 0>1
155: 0>2	196: 1>0	99: 0>1
		101: 0>3
<u>Clado 163:</u>	<u>Clado 167:</u>	105: 1>0
105: 1>0	15: 1>0	117: 1>2
120: 0>1	30: 1>0	130: 1>0
153: 2>3	164: 0>1	144: 1>0
202: 0>2		150: 2>0
207: 1>2	<u>Clado 168:</u>	153: 2>3
	28: 1>0	157: 0>1
<u>Clado 164:</u>	42: 1>0	167: 0>1
10: 0>1	63: 0>1	174: 0>3
34: 2>1	144: 0>1	202: 0>2
79: 1>0	165: 0>1	203: 0>1
119: 0>1		205: 2>3
142: 2>3	<u>Clado 169:</u>	210: 0>1
143: 2>3	171: 0>1	
146: 0>1		<u>Clado 172:</u>
152: 0>1	<u>Clado 170:</u>	99: 1>0
164: 0>1	0: 0>3	143: 2>3
204: 1>0	25: 0>1	144: 1>0
	30: 0>1	194: 0>1
<u>Clado 165:</u>	32: 0>1	
32: 0>1	54: 0>1	<u>Clado 173:</u>
42: 12>0	79: 1>0	19: 0>1
66: 0>1	162: 1>0	32: 1>0
74: 0>1	201: 3>2	101: 3>1
125: 0>1		201: 2>0
155: 0>1	<u>Clado 171:</u>	
191: 0>1	10: 0>1	

 APÊNDICE 4

Lista das transformações de cada caráter baseada na única árvore mais parcimoniosa obtida pela análise cladística utilizando pesagem implícita ($k=3$). Transformações ambíguas que foram otimizadas utilizando ACCTRAN são seguidas pela letra A e as otimizadas utilizando DELTRAN são seguidas pela letra D.

Caráter 0:

clado 144: 0>3 A

clado 145: 3>0 A

clado 151: 0>3 A

clado 157: 0>2

clado 170: 0>3

Retroculus xinguensis: 02>2*Biotoecus opercularis*: 0>3*Crenicichla heckeli*: 0>2*Taeniacara candidi*: 0>2*Dicrossus filamentosus*: 0>3*Crenicichla jegui*: 0>3*Teleocichla wajapi*: 3>0*Geophagus altifrons*: 0>1*Gymnogeophagus meridionalis*: 0>1*Teleocichla cinderella*: 3>2*Crenicichla hadro stigma*: 3>0 A*Crenicichla tesay*: 3>0 D*Crenicichla tapii*: 3>0Caráter 1:

clado 157: 0>1

Mikrogeophagus ramirezi: 0>1*Biotoecus opercularis*: 0>1*Crenicichla heckeli*: 0>1*Teleocichla gephyrogramma*: 0>1*Teleocichla centisquama*: 0>1Caráter 2:

clado 97: 0>1 A

Astronotus ocellatus: 0>2*Biotoecus opercularis*: 0>1*Crenicara punctulatum*: 0>1*Satanoperca lilith*: 01>1*Geophagus altifrons*: 1>0 A'*Geophagus*' *steindachneri*: 1>0 ACaráter 3:

clado 102: 0>1 A

clado 106: 1>0 A

clado 170: 0>1 A

Geophagus altifrons: 1>0'*Geophagus*' *steindachneri*: 1>0*Acarichthys heckelii*: 1>0*Crenicichla jegui*: 0>1*Teleocichla wajapi*: 1>0 A*Teleocichla proselytus*: 1>0 ACaráter 4:

clado 100: 1>2 A

clado 101: 0>1 A

clado 109: 0>2 D

clado 121: 2>1 D

Retroculus xinguensis: 0>2 D*Cichla pinima*: 0>1 D

Astronotus ocellatus: 2>0 A

Crenicichla macrophthalma: 2>1

Biotocus opercularis: 0>2 D

Crenicichla acutirostris: 2>1

Acarichthys heckelii: 2>1

Crenicichla alta: 2>1

Crenicichla lugubris: 2>1 D

Caráter 5:

clado 91: 1>0

clado 109: 1>2

clado 115: 2>3

Cichla pinima: 1>2

Teleocichla Preta: 2>1

Teleocichla wajapi: 2>1

Caráter 6:

clado 90: 0>2

clado 94: 2>0

clado 95: 0>1

clado 130: 2>3

Crenicichla macrophthalma: 2>0

Biotocus opercularis: 0>1

Crenicichla vittata: 2>0

Dicrossus filamentosus: 0>1

Biotodoma wavrini: 0>1

Satanoperca lilith: 0>1

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 0>1

Teleocichla centisquama: 2>4

Crenicichla johanna: 2>4

Caráter 7:

clado 109: 0>2

clado 130: 2>3

Crenicichla macrophthalma: 2>1

Biotocus opercularis: 0>2

Crenicichla britskii: 2>0

Teleocichla centisquama: 2>4

Crenicichla johanna: 2>4

Caráter 8:

clado 92: 0>1

clado 97: 1>0 A

clado 134: 1>0

Crenicichla macrophthalma: 1>0

Acaronia nassa: 1>0

Crenicichla vittata: 1>0

Satanoperca lilith: 0>1 A

Caráter 9:

clado 94: 1>0

clado 99: 0>1

clado 110: 1>2

clado 117: 2>3

Cichla pinima: 1>3

Cichlasoma araguaiense: 0>1

Gymnogeophagus meridionalis: 1>0 D

'*Geophagus*' *steindachneri*: 1>0 D

Caráter 10:

clado 164: 0>1

clado 141: 0>1

clado 171: 0>1

clado 174: 1>2

Caráter 11:

clado 174: 0>1

Caráter 12:

clado 107: 0>4

clado 105: 0>1

Australoheros minuano: 0>2*Apistogramma taeniata*: 4>3*Mikrogeophagus ramirezi*: 0>2*Satanoperca lilith*: 0>2*Gymnogeophagus meridionalis*: 0>2Caráter 13:

clado 91: 1>0

clado 96: 0>1 A

Cichla pinima: 1>2Caráter 14:

clado 109: 0>1

clado 160: 1>0

clado 128: 1>0

Caráter 15:

clado 110: 1>2 A

clado 119: 2>3

clado 167: 1>0

Cichla pinima: 1>2*Crenicichla urosema*: 1>2*Crenicichla jegui*: 2>1 A*Crenicichla* sp. Paraguai/Juruena: 1>2Caráter 16:

clado 89: 0>1 A

clado 91: 1>0

clado 126: 1>0 A

clado 116: 1>2

Crenicichla macrophthalmalma: 1>0*Crenicichla chicha*: 0>1 A*Crenicichla alta*: 0>1*Crenicichla tendybaguassu*: 1>0*Crenicichla lugubris*: 2>1*Crenicichla igara*: 1>0*Crenicichla* aff. *tesay* BIGLIPS: 1>0*Teleocichla cinderella*: 1>2 D*Teleocichla centisquama*: 1>2 DCaráter 17:

clado 91: 1>0

clado 96: 0>1

clado 110: 1>2

Cichla pinima: 1>2*Teleocichla centisquama*: 1>2Caráter 18:

clado 114: 0>1

Retroculus xinguensis: 0>1 D*Crenicichla macrophthalmalma*: 0>1*Crenicichla urosema*: 0>1*Cichlasoma araguaiense*: 0>1*Crenicichla reticulata*: 0>1*Crenicichla lugubris*: 01>0*Crenicichla johanna*: 01>0Caráter 19:*Biotocetus opercularis*: 0>1

clado 173: 0>1

Caráter 20:

clado 94: 0>1

clado 99: 1>0

Gymnogeophagus meridionalis: 0>1 D*Crenicichla britskii*: 0>1

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 0>1 D

Caráter 21:

clado 94: 0>1

Teleocichla sp. Preta: 0>1

Crenicichla britskii: 0>1

Caráter 22:

clado 92: 1>0

clado 95: 0>1

clado 103: 0>1

Geophagus altifrons: 0>1

Caráter 23:

clado 92: 1>0

clado 95: 0>1

Caráter 24:

clado 92: 1>0

clado 120: 0>1

clado 131: 0>1

Crenicichla macrophthalma: 0>1

Crenicichla vittata: 0>1

Biotodoma wavrini: 0>2

Geophagus altifrons: 0>2

Caráter 25:

clado 91: 0>1 A

clado 92: 2>0 A

clado 113: 01>0

clado 120: 0>2

clado 131: 0>2

clado 136: 0>1

clado 164: 0>1 A

clado 170: 0>1 A

Crenicichla macrophthalma: 01>0

Crenicichla vittata: 0>2

Crenicichla chicha: 0>1

Biotodoma wavrini: 1>0

Crenicichla britskii: 0>1

Crenicichla yaha: 0>1

Caráter 26:

clado 91: 1>0

clado 96: 0>1 A

clado 114: 1>2

Caráter 27:

Crenicichla notophthalmus: 0>1

Taeniacara candidi: 0>1

Mikrogeophagus ramirezi: 0>1

Caráter 28:

clado 92: 0>1

clado 111: 1>0

clado 131: 1>0

clado 162: 1>0

clado 168: 1>0

Australoheros minuano: 1>0

Taeniacara candidi: 1>0

Mikrogeophagus ramirezi: 1>0 D

Biotodoma wavrini: 1>0 D

Gymnogeophagus meridionalis: 1>0

Crenicichla minuano: 0>1

Teleocichla cinderella: 0>1

Teleocichla sp. Preta: 1>0

Caráter 29:

Australoheros minuano: 0>2

Teleocichla centrarchus: 0>1

Teleocichla wajapi: 0>1

Caráter 30:

clado 91: 0>1

clado 95: 1>0

clado 164: 0>1 A

clado 126: 0>1

clado 170: 0>1

clado 162: 1>0 A

clado 167: 1>0

Mikrogeophagus ramirezi: 1>0 D

Biotodoma wavrini: 1>0 A

Gymnogeophagus meridionalis: 1>0

Teleocichla cinderella: 0>1

Caráter 31:

clado 90: 0>2

clado 91: 2>1

clado 99: 1>0

clado 136: 2>1

clado 151: 2>1

clado 157: 2>1

Biotocus opercularis: 1>0

Taeniacara candidi: 1>2

Satanoperca lilith: 0>1

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 0>1

Crenicichla heckeli: 2>1

Crenicichla missioneira: 1>2

Teleocichla monogramma: 2>1 D

Teleocichla cinderella: 2>1 D

Caráter 32:

clado 165: 0>1

clado 170: 0>1

clado 130: 0>1

clado 173: 1>0

Caráter 33:

clado 93: 0>1 D

clado 101: 01>0

clado 106: 01>1

Astronotus ocellatus: 01>1

Chaetobranchus flavescens: 01>1

Gymnogeophagus meridionalis: 0>1

Biotocus opercularis: 01>0

Caráter 34:

clado 91: 2>1

clado 96: 1>2

clado 106: 1>0

clado 164: 2>1

Biotocus opercularis: 1>2

Australoheros minuano: 1>0

Dicrosus filamentosus: 1>0

Crenicara punctulatum: 1>2

Mikrogeophagus ramirezi: 1>0

Biotodoma wavrini: 1>2

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 1>2

Teleocichla centisquama: 2>1

Caráter 35:

Retroculus xinguensis: 0>2 D

Cichla pinima: 0>1 D

clado 109: 0>3

clado 171: 3>2

Caráter 36:

clado 133: 0>1

clado 144: 0>1

clado 150: 0>1

Retroculus xinguensis: 0>1 D*Crenicichla* sp. Paraná: 0>1*Crenicichla jegui*: 0>1*Crenicichla phaiospilus*: 0>1*Crenicichla igara*: 1>0Caráter 37:

clado 101: 1>0 A

Astronotus ocellatus: 1>0*Chaetobranchus flavescens*: 1>2*Acaronia nassa*: 1>2*Cichlasoma araguaiense*: 1>0*Apistogramma taeniata*: 1>0*Mikrogeophagus ramirezi*: 0>1 ACaráter 38:

clado 107: 1>2 A

clado 109: 1>2

Biotoecus opercularis: 2>0 A*Australoheros minuano*: 1>0*Dicrossus filamentosus*: 1>2*Mikrogeophagus ramirezi*: 1>0*Teleocichla monogramma*: 2>1Caráter 39:

clado 89: 0>1 A

clado 101: 1>0

Chaetobranchus flavescens: 1>0*Crenicichla macrophthalmia*: 1>0*Teleocichla* sp. Preta: 1>0*Crenicichla phaiospilus*: 1>0*Satanoperca lilith*: 0>1*Crenicichla johanna*: 1>0Caráter 40:

clado 92: 2>3

clado 93: 3>0

clado 107: 3>1 A

clado 132: 3>4

clado 140: 3>1

Australoheros minuano: 0>1*Taeniacara candidi*: 1>3*Teleocichla centrarchus*: 3>1*Crenicichla heckeli*: 3>1*Teleocichla cinderella*: 3>1Caráter 41:

clado 94: 1>0 D

clado 121: 1>2 D

Crenicichla urosema: 1>0*Teleocichla centrarchus*: 1>0 D*Taeniacara candidi*: 0>1*Teleocichla proselytus*: 1>0 D*Teleocichla wajapi*: 1>2*Satanoperca lilith*: 0>2 D*Crenicichla jupiaensis*: 1>0Caráter 42:

clado 113: 2>1 D

clado 120: 1>2

clado 134: 1>2

clado 162: 2>1 D

clado 165: 2>0 D

clado 168: 1>0

Australoheros minuano: 2>1

Taeniacara candidi: 2>1

Crenicichla vittata: 1>2

Crenicichla acutirostris: 1>0

Teleocichla gephyrogramma: 0>1

Teleocichla monogramma: 0>1

Caráter 43:

clado 107: 1>0

clado 109: 1>0

clado 120: 1>0

clado 110: 0>1

clado 134: 0>1

clado 160: 0>1

Crenicichla chicha: 0>1

Crenicichla iguapina: 0>1

Crenicichla acutirostris: 1>0

Crenicichla iguassuensis: 0>1

Crenicichla hadrostigma: 0>1

Caráter 44:

clado 143: 0>1

Caráter 45:

clado 126: 0>1

clado 115: 0>1

clado 120: 1>0

Caráter 46:

Raiz 0

clado 125: 0>1

clado 129: 1>0

Crenicichla hemera: 0>1

Crenicichla acutirostris: 0>1

ou

Raiz 1

clado 116: 1>0

clado 129: 1>0

Crenicichla chicha: 1>0

Crenicichla jegui: 1>0

Caráter 47:

clado 139: 0>1

Caráter 48:

clado 136: 1>2

clado 138: 0>1

clado 157: 1>3

Crenicichla tapii: 1>0

Caráter 49:

clado 96: 1>0 A

clado 101: 0>1 A

Acaronia nassa: 0>1

Apistogramma taeniata: 0>1

Crenicara punctulatum: 1>0 A

'Geophagus' steindachneri: 1>0

Caráter 50:

clado 101: 0>1

Apistogramma taeniata: 0>1

Geophagus altifrons: 1>0

Caráter 51:

clado 105: 0>1

clado 106: 0>1

clado 109: 0>1

Cichla pinima: 0>1

Caráter 52:

clado 101: 1>0 A

Retroculus xinguensis: 1>0 A*Astronotus ocellatus*: 1>0 A*Australoheros minuano*: 1>0*Dicrossus filamentosus*: 0>1 ACaráter 53:

clado 140: 0>1

clado 152: 0>1

clado 162: 0>1

clado 166: 0>1

clado 171: 0>1 A

Cichla pinima: 0>2 D*Cichlasoma araguaiense*: 0>1 D*Teleocichla proselytus*: 1>0 A*Teleocichla prionogenys*: 1>0 A*Crenicichla jupiaensis*: 0>1Caráter 54:

clado 112: 0>1

clado 120: 1>0

clado 147: 1>0 A

clado 157: 1>0

clado 170: 0>1

Acaronia nassa: 0>1Caráter 55:

clado 140: 0>1

clado 145: 1>0

Acaronia nassa: 0>1Caráter 56:

clado 125: 0>1

Caráter 57:

clado 122: 0>1

Caráter 58:

clado 118: 0>1

Crenicichla hemera: 0>1Caráter 59:

clado 120: 0>1

clado 122: 1>0

clado 126: 0>1

clado 136: 0>1

Crenicichla macrophthalmia: 0>1*Apistogramma taeniata*: 0>1*Dicrossus filamentosus*: 0>1Caráter 60:

clado 121: 0>1

Caráter 61:

clado 105: 0>1

clado 133: 0>1 A

clado 140: 0>1

clado 146: 0>1

clado 172: 1>0 D

Biotoecus opercularis: 0>1*Crenicichla punctata*: 0>1*Crenicichla phaiospilus*: 0>1*Crenicichla* sp Paranaíba: 0>1*Crenicichla hadrostigma*: 1>0*Teleocichla* sp. Preta: 1>0 A*Teleocichla wajapi*: 1>0 D

Caráter 62:*Crenicichla phaiospilus*: 0>1 D

clado 154: 0>2

Caráter 63:

clado 168: 0>1

Teleocichla sp. Preta: 0>1*Teleocichla cinderella*: 1>0Caráter 64:*Gymnogeophagus meridionalis*: 0>1*Crenicichla* sp. Paraná: 0>1*Crenicichla jupiaensis*: 0>1*Crenicichla hadrostigma*: 0>1Caráter 65:*Crenicichla heckeli*: 0>1Caráter 66:

clado 106: 0>1

clado 112: 0>1

clado 117: 1>0 A

clado 140: 1>0

clado 147: 1>0

clado 157: 1>0

clado 165: 0>1

Crenicichla sp Paraná: 1>0*Crenicichla chicha*: 1>0*Crenicichla jegui*: 1>0*Crenicichla punctata*: 1>0*Crenicichla alta*: 1>0*Crenicichla saxatilis*: 1>0 D*Crenicichla tigrina*: 0>1 A*Crenicichla britskii*: 1>0 D*Crenicichla strigata*: 0>1Caráter 67:

clado 132: 0>1

Acaronia nassa: 0>1'*Geophagus*' *brasiliensis*: 0>1Caráter 68

Root: 0

Crenicichla scottii: 0>1*Crenicichla yaha*: 0>1Caráter 69:

clado 162: 0>1

clado 156: 0>1 D

Crenicichla macrophthalma: 0>1*Crenicichla jaguarensis*: 0>1 DCaráter 70:

clado 120: 0>1

Caráter 71:

clado 146: 0>1

clado 158: 0>1

Crenicichla gaucho: 0>1*Crenicichla empheres*: 0>1*Crenicichla jurubi*: 0>1*Crenicichla igara*: 0>1*Crenicichla yaha*: 1>0Caráter 72:

clado 159: 0>1

clado 143: 0>1 D

Crenicichla iguassuensis: 0>1

Caráter 73:

clado 124: 0>1

clado 127: 1>0

Crenicichla multispinosa: 0>1

Caráter 74:

clado 165: 0>1

clado 139: 0>1

Crenicichla jurubi: 1>0

Crenicichla missioneira: 1>0

Caráter 75:

clado 148: 0>1

Caráter 76:

clado 125: 0>1

Caráter 77:

clado 107: 0>01

Biotoecus opercularis: 01>1

Taeniacara candidi: 01>0

Apistogramma taeniata: 01>1

Mikrogeophagus ramirezi: 0>1

Acarichthys heckelii: 0>1

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 0>1

Caráter 78:

clado 132: 0>1 A

clado 138: 0>1 D

Crenicichla cametana: 1>0 A

Crenicichla vittata: 0>1 D

Caráter 79:

clado 94: 1>0 A

clado 99: 0>1

clado 164: 1>0

clado 170: 1>0

Cichla pinima: 1>2

Acaronia nassa: 0>1 A

Gymnogeophagus meridionalis: 1>0

Crenicichla prenda: 1>0

Caráter 80:

clado 91: 1>0

clado 103: 0>2

clado 105: 0>2

clado 140: 1>0

clado 152: 1>0

clado 155: 0>2

clado 156: 1>0

clado 162: 1>0

clado 171: 1>2

Retroculus xinguensis: 1>2 D

Acaronia nassa: 0>1

Satanoperca liliti: 0>2

Crenicichla cyclostoma: 1>0

Cichlasoma araguaiense: 0>2

Crenicichla jupiaensis: 0>2

Crenicichla missioneira: 0>1

Crenicichla igara: 0>1

Caráter 81:

clado 92: 0>1

Caráter 82:

clado 95: 0>1

clado 101: 0>1

clado 109: 0>1

clado 135: 1>0

Cichla pinima: 0>1

Caráter 83:

clado 109: 0>1

Acaronia nassa: 0>1

Biotocetus opercularis: 0>1

Caráter 84:

clado 101: 1>0 A

clado 106: 1>2

clado 125: 1>2

clado 129: 2>3

clado 131: 1>2 D

clado 160: 1>2

clado 163: 1>0 A

clado 171: 1>0 D

Retroculus xinguensis: 1>0 A

Cichla pinima: 1>3 D

Astronotus ocellatus: 1>2 D

Acaronia nassa: 1>2

Crenicichla cyclostoma: 1>0 D

Australoheros minuano: 1>0

Crenicichla heckeli: 0>1 A

Dicrossus filamentosus: 0>1 A

Crenicichla acutirostris: 1>0

Teleocichla gephyrogramma: 0>1

Caráter 85:

clado 135: 0>1

clado 120: 0>1

Caráter 86

Crenicichla tendybaguassu: 0>1

Crenicichla aff. *iguassuensis* BIGLIPS:
0>1

Crenicichla aff. *tesay* BIGLIPS: 0>1

Crenicichla tuca: 0>1

Caráter 87:

clado 90: 0>1

clado 113: 1>0

clado 125: 0>1

clado 99: 1>0

Caráter 88:

clado 90: 1>0

clado 113: 0>1

Caráter 89:

clado 90: 0>1

clado 107: 1>2 D

clado 108: 1>2

Mikrogeophagus ramirezi: 1>2 D

Crenicichla cametana: 1>0

Crenicichla sp. Paraná: 1>0

Dicrossus filamentosus: 1>2 D

Crenicichla jegui: 1>0

Crenicichla jaguarensis: 1>0

Crenicichla tendybaguassu: 1>0

Crenicichla missioneira: 1>0

Caráter 90:

clado 92: 0>1 A

Chaetobranchus flavescens: 1>0 A

Caráter 91:

clado 93: 0>1

Caráter 92:

clado 105: 0>1

Taeniacara candidi: 0>1Caráter 93:

clado 92: 0>1

Caráter 94:

clado 92: 0>1

Botoecus opercularis: 1>2Caráter 95:

clado 90: 0>2 A

clado 99: 2>1 D

clado 105: 2>3 A

clado 107: 2>3 D

clado 125: 2>3

clado 134: 2>3

clado 136: 2>0

Retroculus xinguensis: 0>1 A*Chaetobranchus flavescens*: 2>0 A*Acaronia nassa*: 2>3 D*Crenicichla wallacii*: 2>3*Crenicara punctulatum*: 3>0 A*Crenicichla tapii*: 2>0Caráter 96:

clado 91: 0>1 D

clado 105: 1>2

clado 107: 1>3 A

clado 130: 0>1

clado 171: 0>1

Astronotus ocellatus: 0>1 D*Botoecus opercularis*: 3>5 A*Taeniacara candidi*: 3>4 A*Biotodoma wavrini*: 1>2*Satanoperca lilith*: 1>2*Crenicichla jupiaensis*: 0>1*Crenicichla igara*: 0>1Caráter 97:

clado 91: 0>1 D

clado 171: 0>1

clado 130: 0>1

Astronotus ocellatus: 0>1 D*Crenicichla jupiaensis*: 0>2*Crenicichla igara*: 0>1Caráter 98:

clado 105: 0>1 D

Apistogramma taeniata: 0>1 D*Biotodoma wavrini*: 0>1 D*Satanoperca lilith*: 0>1Caráter 99:

clado 99: 0>1

clado 144: 0>1 A

clado 151: 0>1

clado 156: 0>1

clado 171: 0>1

clado 172: 1>0

Satanoperca lilith: 1>0*Crenicichla inpa*: 0>1*Crenicara punctulatum*: 0>1*Crenicichla tendybaguassu*: 01>1

Crenicichla jurubi: 1>0 A

Crenicichla igara: 1>0 A

Teleocichla prionogenys: 1>0

Caráter 100:

clado 109: 0>1

Caráter 101:

clado 94: 0>1

clado 95: 1>3

clado 98: 2>3 A

clado 99: 1>2 A

clado 103: 3>2

clado 111: 0>1 A

clado 120: 1>3

clado 135: 0>1

clado 145: 1>2 A

clado 163: 0>1 A

clado 171: 0>3

clado 173: 3>1

Retroculus xinguensis: 0>2 A

Crenicichla cyclostoma: 0>1

Teleocichla centrarchus: 3>1

Crenicichla vittata: 1>0 A

Crenicichla compressiceps: 1>0 A

Taeniacara candidi: 1>0

Crenicara punctulatum: 1>3

Crenicichla jegui: 1>3 D

Crenicichla celidochilus: 1>2 D

Crenicichla tendybaguassu: 1>2 D

Teleocichla monogramma: 1>3

Crenicichla minuano: 2>3 A

Crenicichla hadrostigma: 1>2 D

Crenicichla aff. *tesay* BIGLIPS: 1>3 D

Crenicichla yaha: 1>2 D

Crenicichla tapii: 1>3 D

Caráter 102:

clado 92: 0>1

Caráter 103:

clado 109: 0>2

clado 102: 0>1

Biotodoma wavrini: 1>0

Gymnogeophagus meridionalis: 1>2

Caráter 104:

clado 91: 2>1

clado 96: 1>2

clado 106: 1>0

clado 110: 2>3

Acaronia nassa: 1>0

Caráter 105:

clado 109: 0>1

clado 157: 1>0

clado 163: 1>0

clado 171: 1>0

Cichla pinima: 0>1

Crenicichla hadrostigma: 1>0

Caráter 106:

clado 105: 2>1 D

clado 107: 2>1 D

clado 109: 2>0

clado 127: 0>1

clado 139: 0>1 A

clado 148: 1>0

clado 152: 0>1

clado 172: 0>1 A

Cichla pinima: 2>1

Crenicichla macrophthalmus: 0>1

Acaronia nassa: 2>3 D

Australoheros minuano: 2>1 D

Crenicichla hemera: 0>1

Crenicichla compressiceps: 0>1

Crenicichla sp. Paraguai/Juruena: 0>1

Crenicichla iguapina: 1>0 A

Crenicichla lacustris: 1>0 A

Crenicichla tendybaguassu: 1>0

'*Geophagus*' *steindachneri*: 2>3

Teleocichla monogramma: 1>0 A

Crenicichla lugubris: 0>1 D

Crenicichla johanna: 0>1 D

Crenicichla missioneira: 1>0

Crenicichla igara: 1>0

Caráter 107:

clado 97: 1>0

clado 107: 1>2

clado 109: 1>2 D

clado 152: 2>1

Chaetobranchus flavescens: 1>0 D

Astronotus ocellatus: 1>0 D

Dicrossus filamentosus: 1>2

Crenicichla yaha: 1>2

Caráter 108:

clado 97: 1>0

clado 100: 0>1

clado 124: 0>1

clado 132: 0>1 A

Chaetobranchus flavescens: 0>1

Crenicichla macrophthalmus: 0>1

Crenicichla notophthalmus: 0>1

Cichlasoma araguaiense: 0>1

Crenicichla cametana: 1>0 A

Crenicichla anthurus: 1>0

Crenicichla phaiospilus: 0>1

Crenicichla britskii: 1>0

Crenicichla lugubris: 0>1

Crenicichla lenticulata: 0>1

Caráter 109:

clado 92: 1>0 A

clado 141: 0>1

Retroculus xinguensis: 1>0 A

Geophagus altifrons: 0>1

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 0>1

Caráter 110:

clado 90: 0>2

clado 97: 1>0 A

clado 102: 2>1 A

clado 103: 0>2 A

clado 106: 1>2 A

clado 144: 2>1 A

clado 145: 1>2 A

Crenicichla heckeli: 2>1

Crenicara punctulatum: 1>2 A

Satanoperca lilih: 0>2 A

Crenicichla hadrostigma: 1>2

Caráter 111:

clado 91: 3>2 A

clado 93: 2>0 A

clado 126: 3>2

clado 163: 3>2 A

Astronotus ocellatus: 3>0

Chaetobranchus flavescens: 3>1 A

Biotoecus opercularis: 2>4 D

Crenicichla regani: 3>2

Crenicichla heckeli: 2>3 A

Apistogramma taeniata: 2>1 D

Crenicichla sp Paraguai/Juruena: 2>3

Geophagus altifrons: 2>3

Teleocichla monogramma: 3>4

Caráter 112:

clado 109: 0>2 D

clado 106: 0>2 D

Astronotus ocellatus: 0>1 D

Chaetobranchus flavescens: 0>1 D

Acaronia nassa: 0>1 D

Caráter 113:

clado 106: 0>1

clado 145: 0>1

clado 157: 0>1

clado 163: 0>1 A

clado 171: 0>1 A

Crenicichla compressiceps: 1>0 A

Teleocichla centrarchus: 1>0 D

Teleocichla cinderella: 1>0 D

Teleocichla monogramma: 1>0 D

Crenicichla strigata: 0>1

Caráter 114:

clado 109: 0>1

clado 116: 1>01

clado 166: 1>0

Mikrogeophagus ramirezi: 0>1

Crenicichla reticulata: 1>0

Crenicichla heckeli: 1>0

Crenicichla multispinosa: 1>0 D

Crenicichla phaiospilus: 1>0 D

Caráter 115:

clado 170: 0>1 A

clado 139: 0>1 D

Crenicichla vittata: 0>1 D

Crenicichla chicha: 0>1

Teleocichla proselytus: 1>0 A

Teleocichla gephyrogramma: 1>0 A

Teleocichla centisquama: 1>0 A

Caráter 116:

clado 93: 1>0 A

Cichla pinima: 1>0

Astronotus ocellatus: 1>0

Australoheros minuano: 0>1 A

Caráter 117:

clado 101: 1>2

clado 120: 1>0

clado 124: 1>0

clado 134: 1>0

clado 140: 1>2

clado 142: 2>1

clado 153: 1>2

clado 160: 1>0

clado 171: 1>2

Retroculus xinguensis: 1>2 D

Cichla pinima: 1>0 D

Astronotus ocellatus: 1>0 D
Crenicichla macrophthalma: 1>2
Australoheros minuano: 1>2
Apistogramma taeniata: 1>2
Teleocichla prionogenys: 2>1 D
Teleocichla wajapi: 2>1 D
Crenicichla alta: 0>1
Crenicichla saxatilis: 0>1
‘*Geophagus*’ *steindachneri*: 2>1
Teleocichla centisquama: 2>1
Crenicichla tapii BIGLIPS: 2>1

Caráter 118:

clado 92: 1>0 A
clado 101: 0>1 A
clado 95: 0>1 A
Cichla pinima: 1>0 A
Apistogramma taeniata: 0>1
Biotodoma wavrini: 1>0
Satanoperca lilith: 1>0
‘*Geophagus*’ *steindachneri*: 1>0

Caráter 119:

clado 95: 0>1
clado 97: 1>0 A
clado 100: 0>1
clado 103: 0>1 A
clado 130: 0>1
clado 140: 0>1
clado 149: 0>1 A
clado 164: 0>1
clado 171: 0>1 D
Crenicichla cyclostoma: 0>1 D
Crenicichla multispinosa: 0>1

Crenicichla jaguarensis: 1>0 A
Crenicichla missioneira: 1>0
Crenicichla igara: 1>0

Caráter 120:

clado 95: 0>1
clado 140: 0>1
clado 151: 0>1
clado 155: 1>2
clado 157: 0>2
clado 162: 1>2
clado 163: 0>1
clado 171: 0>1 D
Retroculus xinguensis: 1>0
Cichla pinima: 0>1 D
Astronotus ocellatus: 0>2 D
Crenicichla cyclostoma: 0>1 D
Crenicichla chicha: 0>1
Taeniacara candidi: 0>1
Crenicara punctulatum: 0>1
Crenicichla igara: 1>0

Caráter 121:

clado 98: 1>0
clado 105: 1>0
clado 109: 1>0
clado 135: 0>1
clado 160: 0>1 A
clado 165: 0>1 A
Cichla pinima: 1>0
Chaetobranchus flavescens: 1>2
Crenicichla cyclostoma: 0>1
Crenicichla regani: 1>0 A
Crenicichla jegui: 0>1

Satanoperca lilith: 0>2

Crenicichla scottii: 1>0 A

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 0>1

Crenicichla jupiaensis: 0>1

Caráter 122:

clado 98: 1>0

clado 105: 1>0

clado 109: 1>0 A

clado 126: 0>1 A

clado 134: 0>1 A

clado 157: 0>1 A

clado 160: 0>1 A

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 0>1

Satanoperca lilith: 0>2

Cichlasoma araguaiense: 1>0

Crenicichla cyclostoma: 0>1 A

Crenicichla notophthalmus: 0>1 A

Crenicichla wallacii: 0>1 A

Crenicichla jegui: 0>1 A

Crenicichla iguapina: 0>1 A

Crenicichla lacustris: 0>1 A

Crenicichla empheres: 0>1 A

Crenicichla jaguarensis: 0>1 A

Caráter 123:

clado 90: 1>0 A

clado 95: 0>2

clado 105: 0>2

clado 133: 0>2

clado 152: 0>2

clado 157: 0>2

clado 160: 0>2

Astronotus ocellatus: 0>2 A

Biotodoma wavrini: 0>1

Geophagus altifrons: 0>1

Crenicichla hadrostigma: 0>2

Crenicichla yaha: 2>0

Caráter 124:

clado 95: 0>1

clado 105: 0>1

clado 153: 0>1 A

clado 157: 0>1 A

clado 174: 0>1

Astronotus ocellatus: 0>1

Teleocichla sp. Preta: 0>1

Crenicichla cyclostoma: 0>2

Crenicichla cametana: 0>1

Crenicichla reticulata: 0>1

Crenicichla jupiaensis: 1>2 A

Crenicichla hadrostigma: 0>2

Crenicichla yaha: 1>0 A

Caráter 125:

clado 112: 0>1

clado 131: 0>1

clado 157: 1>0

clado 151: 1>0

clado 165: 0>1

Retroculus xinguensis: 0>1

Crenicichla compressiceps: 0>1

Teleocichla proselytus: 0>1

Teleocichla cinderella: 0>1

Crenicichla hadrostigma: 1>0

Caráter 126:

clado 98: 0>1

Acaronia nassa: 0>1

Gymnogeophagus meridionalis: 1>0

Crenicichla cyclostoma: 0>1

Crenicichla jupiaensis: 0>1

Crenicichla tapii: 0>1

Caráter 127:

clado 91: 0>1 D

clado 142: 0>1 A

clado 153: 0>1 A

clado 163: 0>1 A

clado 171: 0>1 A

Astronotus ocellatus: 0>1 D

Acaronia nassa: 1>0

Crenicichla cyclostoma: 1>2 D

Crenicichla cametana: 0>1 D

Dicrossus filamentosus: 1>0

Teleocichla prionogenys: 1>0 D

Teleocichla wajapi: 1>0 D

Crenicichla celidochilus: 0>1

Crenicichla igara: 1>0 A

Crenicichla tendybaguassu: 0>2

Teleocichla centisquama: 1>0

Crenicichla jupiaensis: 0>2

Crenicichla lugubris: 0>1 D

Crenicichla johanna: 0>1 D

Crenicichla aff. *iguassuensis* BIGLIPS:

0>2

Crenicichla aff. *tesay* BIGLIPS: 0>2

Crenicichla tuca: 1>2

Caráter 128:

clado 97: 0>1

clado 110: 0>1 A

clado 130: 0>1

clado 132: 0>1

clado 135: 1>0

clado 137: 0>1

clado 169: 0>1 A

Retroculus xinguensis: 0>1 D

Chaetobranchus flavescens: 0>1

Crenicichla macrophthalmia: 0>1

Crenicichla heckeli: 0>1

Crenicichla jegui: 1>0 A

Crenicichla lenticulata: 1>0

Crenicichla alta: 0>1

Crenicichla gaucho: 1>0

Crenicichla jaguarensis: 1>0

Teleocichla prionogenys: 1>0 A

Teleocichla cinderella: 1>0 A

Teleocichla centisquama: 1>0 A

Caráter 129:

clado 97: 0>1

clado 154: 0>1

clado 157: 0>1

clado 161: 0>1

Crenicichla cyclostoma: 0>1

Teleocichla proselytus: 0>1

Crenicichla celidochilus: 0>1

Teleocichla gephyrogramma: 0>1

Teleocichla monogramma: 0>1

Crenicichla hadrostigma: 0>1

Crenicichla tesay: 0>1

Caráter 130:

clado 90: 0>1

clado 171: 1>0

Crenicichla cametana: 1>0

Crenicara punctulatum: 1>0

Mikrogeophagus ramirezi: 1>0

Crenicichla empheres: 1>0

Crenicichla jurubi: 1>0

Crenicichla minuano: 1>0

Caráter 131:

clado 109: 0>1

Caráter 132:

clado 90: 1>0 A

clado 91: 0>1 A

Cichlasoma araguaiense: 1>0

Acarichthys heckelii: 1>0

ou

clado 109: 1>0 D

Astronotus ocellatus: 1>0 D

Cichlasoma araguaiense: 1>0

Acarichthys heckelii: 1>0

Caráter 133

clado 109: 0>1

Caráter 134:

clado 94: 1>2

clado 98: 2>1

clado 109: 1>0

clado 151: 0>1 A

clado 157: 0>1

clado 171: 0>1 A

Cichla pinima: 1>0

Acaronia nassa: 2>0

Geophagus altifrons: 1>2

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 1>2

Crenicichla hadrostigma: 0>1

Crenicichla tesay: 1>0 D

Crenicichla tapii: 1>2

Teleocichla centrarchus: 1>2 A

Teleocichla proselytus: 1>0 A

Teleocichla gephyrogramma: 1>0

Teleocichla centisquama: 1>0

Caráter 135:

clado 109: 0>1

Caráter 136:

clado 98: 1>2

clado 102: 0>1

clado 106: 1>3

Retroculus xinguensis: 0>1

Chaetobranchus flavescens: 0>2

Cichlasoma araguaiense: 0>1

Caráter 137:

clado 109: 0>1

Caráter 138:

clado 109: 0>1

Biotocetus opercularis: 0>1 D

Taeniacara candidi: 0>1 D

Caráter 139:

clado 99: 2>1

clado 107: 2>3

clado 109: 2>3

Chaetobranchius flavescens: 2>0
Crenicara punctulatum: 2>1
Acarichthys heckelii: 1>0
Geophagus altifrons: 1>0
Crenicichla tendybaguassu: 3>2
 'Geophagus' *steindachneri*: 1>0
Crenicichla tapii: 3>2

Caráter 140:

clado 109: 0>1

Caráter 141:

clado 90: 0>1

Acaronia nassa: 1>0 D

Australoheros minuano: 1>0 D

Geophagus altifrons: 1>0

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 1>0

Caráter 142:

clado 105: 0>2 A

clado 109: 0>2

clado 110: 2>3

clado 130: 2>0

clado 133: 2>1

clado 134: 1>2

clado 136: 2>0

clado 151: 2>1

clado 154: 1>0 A

clado 156: 2>1

clado 164: 2>3

clado 170: 1>0 A

clado 172: 0>1 A

Crenicichla heckeli: 3>0

Dicrossus filamentosus: 2>3 A

Mikrogeophagus ramirezi: 0>1

Crenicichla jegui: 3>1

Teleocichla monogramma: 1>2 A

Teleocichla centisquama: 1>0 A

Crenicichla jupiaensis: 1>0

Crenicichla aff. *tesay* BIGLIPS: 1>0 A

Caráter 143:

clado 107: 1>0

clado 109: 1>2

clado 115: 2>3

clado 120: 3>2

clado 123: 2>0

clado 160: 2>0

clado 164: 2>3

clado 172: 2>3

Crenicichla cametana: 2>3

Crenicichla wallacii: 3>2

Crenicichla heckeli: 3>2

Dicrossus filamentosus: 1>0

Teleocichla prionogenys: 2>3

Crenicichla haroldoi: 2>0

Crenicichla minuano: 2>0

Crenicichla yaha: 2>0 D

Crenicichla tapii: 2>0 D

Caráter 144:

clado 90: 0>1

clado 99: 1>0 A

clado 152: 1>0

clado 157: 1>0

clado 162: 1>0

clado 168: 0>1

clado 171: 1>0

clado 172: 1>0

Acaronia nassa: 1>0

Crenicichla chicha: 1>0

Taeniacara candidi: 1>0

Geophagus altifrons: 0>1 A

Gymnogeophagus meridionalis: 0>1 A

Crenicichla tendybaguassu: 1>0

'*Geophagus*' *steindachneri*: 0>1 A

Crenicichla minuano: 1>0

Crenicichla yaha: 0>1

Caráter 145:

clado 100: 0>2

clado 109: 0>3

Retroculus xinguensis: 0>2

Biotoecus opercularis: 0>2

Cichlasoma araguaiense: 0>1

Caráter 146:

clado 164: 0>1

Crenicichla heckeli: 1>0

Dicrossus filamentosus: 0>1

Satanoperca lilith: 0>1

Caráter 147:

clado 105: 0>1

Caráter 148:

clado 100: 1>2

clado 108: 1>0 A

clado 111: 1>0

clado 122: 1>0

clado 161: 0>1

clado 163: 0>1 A

Cichla pinima: 1>0

Biotoecus opercularis: 1>0

Crenicichla hemera: 1>0

Crenicichla regani: 0>1 A

Teleocichla proselytus: 1>01

Crenicichla jegui: 0>1

Teleocichla prionogenys: 1>0

'*Geophagus*' *steindachneri*: 2>1

Teleocichla centisquama: 1>0

Crenicichla tapii: 0>1

Caráter 149:

clado 104: 0>1 A

clado 109: 0>2 D

clado 126: 2>1

Retroculus xinguensis: 0>1

Astronotus ocellatus: 0>1 D

Crenicichla notophthalmus: 2>1

Australoheros minuano: 0>1

Crenicichla chicha: 1>0

Crenicichla semifasciata: 2>1

Crenicichla anthurus: 1>2

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 1>0 A

Crenicichla johanna: 2>1

Caráter 150:

clado 90: 0>1 A

clado 95: 1>0

clado 97: 1>0 A

clado 101: 1>0 A

clado 109: 1>2 A

clado 171: 2>0

Cichla pinima: 1>2 A

Apistogramma taeniata: 1>0

Biotodoma wavrini: 0>1 A

Acarichthys heckelii: 0>1 A

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 0>1

Teleocichla centisquama: 0>1

Caráter 151:

Cichla pinima: 0>1

Crenicichla cyclostoma: 0>1

Taeniacara candidi: 0>1

Crenicichla jupiaensis: 0>1

Crenicichla jurubi: 0>1 D

Crenicichla minuano: 0>1 D

Crenicichla hadrostigma: 0>1 D

Crenicichla tesay: 0>1

Crenicichla yaha: 0>1

Caráter 152:

clado 94: 0>2

clado 117: 0>1 A

clado 133: 0>2

clado 131: 2>1

clado 144: 0>2 A

clado 145: 2>0 A

clado 151: 0>2

clado 157: 0>2

clado 160: 0>1

clado 162: 1>2

clado 164: 0>1

Retroculus xinguensis: 0>1

Astronotus ocellatus: 0>2

Australoheros minuano: 2>1

Crenicichla sp. Paraná: 0>2

Crenicichla celidochilus: 0>1

Crenicichla tigrina: 1>0 A

Crenicichla igara: 2>0 A

Crenicichla lenticulata: 1>0

Caráter 153:

clado 99: 1>0

clado 109: 0>2 A

clado 102: 0>1 D

clado 157: 2>3

clado 171: 2>3

clado 163: 2>3

Chaetobranchus flavescens: 0>1 D

Crenicichla cyclostoma: 2>1

Australoheros minuano: 0>1

Taeniacara candidi: 1>0

Crenicichla empheres: 2>3

Crenicichla tendybaguassu: 2>1

Caráter 154:

clado 94: 1>0 A

clado 107: 0>1 A

clado 109: 1>2

Cichla pinima: 1>0

Biotocus opercularis: 1>2 A

Cichlasoma araguaiense: 0>1 A

Dicrossus filamentosus: 0>2

Geophagus altifrons: 0>1

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 0>1

Crenicichla aff. *Crenicichla* aff.

iguassuensis BIGLIPS: 2>1

Caráter 155:

clado 115: 0>1 A

clado 120: 1>0 A

clado 133: 0>1 A

clado 136: 0>1

clado 171: 1>2 A

clado 152: 0>1

clado 157: 0>1

clado 162: 0>2

clado 165: 0>1

Acaronia nassa: 0>1

Crenicichla cametana: 1>2 A

Crenicichla semifasciata: 1>0

Crenicichla chicha: 0>1

Taeniacara candidi: 0>1

Dicrossus filamentosus: 0>1

Crenicichla jegui: 1>2 A

Crenicichla iguapina: 0>1

Crenicichla phaiospilus: 1>0 A

Crenicichla yaha: 1>0

Caráter 156:

clado 93: 0>1

clado 132: 0>1

Astronotus ocellatus: 0>1

Crenicichla vittata: 0>1 D

Taeniacara candidi: 0>1

Crenicichla jegui: 0>1 D

Crenicichla celidochilus: 0>1

Crenicichla alta: 0>1

Crenicichla tendybaguassu: 0>1

Crenicichla tigrina: 0>1

Crenicichla labrina: 0>1

Crenicichla jupiaensis: 0>1

Caráter 157:

clado 99: 1>0

clado 102: 0>1

clado 171: 0>1

Cichlasoma araguaiense: 0>1

Caráter 158

clado 107: 0>1 A

Taeniacara candidi: 1>0 A

Caráter 159

clado 91: 0>1

clado 104: 1>0

clado 107: 1>2

clado 109: 0>2 D

Cichlasoma araguaiense: 1>0

Dicrossus filamentosus: 1>2

Caráter 160:

clado 99: 0>1

clado 129: 0>1

clado 133: 0>1

clado 137: 0>1

Crenicichla cametana: 1>0

Crenicichla inpa: 0>1

Crenicichla regani: 0>1

Crenicichla compressiceps: 0>1

Crenicara punctulatum: 0>1

Crenicichla gaucho: 1>0

Crenicichla britskii: 1>0

Teleocichla prionogenys: 1>0

Caráter 161:

clado 101: 0>1

clado 133: 0>1 A

clado 134: 1>0 A

clado 138: 0>1

clado 163: 0>1 A

Retroculus xinguensis: 0>1

Biotocus opercularis: 1>0 A

Taeniacara candidi: 1>0 A

Apistogramma taeniata: 01>1

Biotodoma wavrini: 1>0

Crenicichla semifasciata: 0>1 A

Crenicichla lacustris: 1>0

Crenicichla saxatilis: 0>1 D

Crenicichla tendybaguassu: 1>0

Crenicichla labrina: 0>1 D

Crenicichla missioneira: 1>0

Caráter 162:

clado 107: 1>0

clado 164: 1>0 A

clado 170: 1>0

clado 166: 0>1 A

Dicrossus filamentosus: 1>0

Caráter 163:

clado 101: 0>1

clado 109: 0>2 D

clado 154: 2>0

Retroculus xinguensis: 0>1

Chaetobranhus flavescens: 02>2

Teleocichla sp. Preta: 2>0 D

Teleocichla centrarchus: 2>0 D

Teleocichla gephyrogramma: 2>0

Teleocichla monogramma: 2>0

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 1>0

Crenicichla jupiaensis: 2>0

Crenicichla hadrostigma: 2>0

Caráter 164:

clado 112: 0>1

clado 155: 1>0

clado 164: 0>1

clado 167: 0>1

Astronotus ocellatus: 0>1

Caráter 165:

clado 107: 0>1 A

clado 164: 0>1 A

clado 168: 0>1

Crenicichla notophthalmus: 1>0 A

Crenicichla chicha: 0>1

Apistogramma taeniata: 1>0 A

Crenicichla jegui: 0>1

Crenicichla sp Paraguai/Juruena: 0>1

Crenicichla multispinosa: 0>1

Caráter 166:

clado 109: 0>1 D

Astronotus ocellatus: 0>1 D

Crenicichla reticulata: 1>0

Crenicichla johanna: 01>0 D

Crenicichla lenticulata: 01>0 D

Caráter 167:

clado 102: 0>1 D

clado 171: 0>1

Chaetobranhus flavescens: 0>1 D

Biotodoma wavrini: 1>0

Gymnogeophagus meridionalis: 1>0 D

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 1>0 D

Crenicichla jupiaensis: 0>1

Crenicichla tesay: 0>1

Caráter 168:

clado 95: 1>0 D

clado 99: 1>2 D

clado 105: 1>0 D

clado 106: 1>0 D

clado 110: 1>2

clado 134: 1>0

clado 154: 1>2

clado 160: 1>0

Retroculus xinguensis: 1>2*Astronotus ocellatus*: 1>0*Mikrogeophagus ramirezi*: 1>0 D*Crenicichla macrophthalmia*: 1>2*Crenicichla celidochilus*: 1>2*Crenicichla tendybaguassu*: 1>2*Crenicichla missioneira*: 1>2*Crenicichla igara*: 1>2*Crenicichla tesay*: 1>2Caráter 169:

clado 95: 1>2 D

clado 96: 0>1

clado 99: 2>0

clado 102: 1>2 D

clado 109: 1>0 D

clado 132: 0>2

clado 160: 0>2

clado 173: 0>2 A

Astronotus ocellatus: 1>2 D*Crenicichla vittata*: 0>1*Apistogramma taeniata*: 2>1*Crenicichla acutirostris*: 0>1*Crenicichla celidochilus*: 0>1*Teleocichla cinderella*: 2>0 A'*Geophagus*' *brasiliensis*: 0>1*Crenicichla igara*: 0>1Caráter 170:

clado 92: 0>1 A

clado 94: 1>0 A

clado 96: 1>0 A

clado 98: 0>1 A

clado 105: 0>1

clado 110: 1>2 A

clado 136: 1>2

clado 157: 1>2

Crenicichla hemera: 1>2*Crenicichla jegui*: 2>1 A*Acarichthys heckelii*: 0>1 A*Crenicichla lacustris*: 1>2*Crenicichla saxatilis*: 1>2*Crenicichla johanna*: 2>1*Crenicichla* aff. *iguassuensis* BIGLIPS:

1>2

Crenicichla tapii: 1>2Caráter 171:

clado 169: 0>1

Crenicichla compressiceps: 0>1*Teleocichla monogramma*: 1>0Caráter 172:

clado 109: 0>1

clado 120: 1>0

clado 129: 1>0

clado 134: 1>0

clado 160: 1>0

Retroculus xinguensis: 0>1

Geophagus altifrons: 0>1

'*Geophagus*' *steindachneri*: 0>1

Crenicichla tapii: 1>0

Caráter 173:

clado 109: 0>1

Teleocichla prionogenys: 1>0

Crenicichla jupiaensis: 1>0

Caráter 174:

clado 97: 1>2

clado 100: 0>1 A

clado 149: 0>1

clado 152: 1>0

clado 158: 0>1 A

clado 163: 0>3 D

clado 165: 0>1 D

clado 171: 0>3

Satanoperca liliti: 2>0

Dicrossus filamentosus: 1>0 A

Retroculus xinguensis: 0>1

Astronotus ocellatus: 0>1

Chaetobranchius flavescens: 0>1

Australoheros minuano: 0>1 D

Crenicichla inpa: 1>1 D

Crenicichla sp. Paraguai/Juruena: 0>1 D

Crenicichla punctata: 1>0 A

Crenicichla hu: 1>0

Crenicichla sp. Paranaíba: 1>0

Caráter 175:

clado 92: 2>0 A

clado 93: 0>1

clado 99: 0>1

Retroculus xinguensis: 2>0 A

Satanoperca liliti: 1>0

Caráter 176:

clado 100: 0>1 A

clado 110: 0>1 A

clado 126: 0>1 D

clado 132: 0>1 D

clado 136: 0>1

clado 155: 0>1

clado 156: 0>1

clado 165: 0>1 A

Crenicichla wallacii: 1>0 A

Acaronia nassa: 0>1

Biotodoma wavrini: 1>0 D

Crenicichla jegui: 1>0 A

Crenicichla tendybaguassu: 1>0

Crenicichla lugubris: 1>0

Teleocichla proselytus: 0>1 D

Teleocichla prionogenys: 0>1 D

Teleocichla cinderella: 0>1

Caráter 177:

clado 102: 1>2 A

clado 105: 2>0 A

clado 108: 1>0

clado 110: 1>0 A

clado 118: 0>1

clado 124: 1>0

Acarichthys heckelii: 2>1

Biotocus opercularis: 2>1 A

Cichlasoma araguaiense: 1>0

Crenicichla heckeli: 0>1

Crenicichla jegui: 0>1 A

Crenicichla anthurus: 0>1

Crenicichla cyclostoma: 1>0

Crenicichla semifasciata: 1>0

Crenicichla lacustris: 1>0

Crenicichla tesay: 1>0

Caráter 178:

clado 92: 0>1 D

clado 96: 1>0 D

clado 105: 1>0

Cichla pinima: 0>1 A

Australoheros minuano: 1>0

Mikrogeophagus ramirezi: 1>0

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 1>0

Caráter 179:

Retroculus xinguensis: 0>3 A

clado 96: 2>1

clado 102: 0>2 A

clado 105: 2>3 A

Biotocetus opercularis: 2>0 A

Acarichthys heckelii: 2>0

Caráter 180:

clado 100: 0>1

Apistogramma taeniata: 0>1

Acarichthys heckelii: 1>0

Caráter 181:

clado 98: 0>1 A

clado 107: 0>1

Retroculus xinguensis: 0>1

Geophagus altifrons: 1>0 A

Gymnogeophagus meridionalis: 1>0 A

Caráter 182:

clado 90: 0>1 A

clado 100: 1>3

Retroculus xinguensis: 0>2 A

Chaetobranchus flavescens: 1>2

Apistogramma taeniata: 1>3

Acarichthys heckelii: 3>1

Caráter 183:

clado 90: 1>0

clado 100: 0>3

clado 104: 3>0

clado 106: 0>3

Chaetobranchus flavescens: 0>2

Caráter 184:

clado 90: 0>1 A

clado 103: 1>0

clado 107: 1>2

Cichla pinima: 1>3 A

Chaetobranchus flavescens: 1>3

Crenicichla macrophthalma: 1>0

Acaronia nassa: 1>0

Crenicichla urosema: 1>0

Crenicichla vittata: 1>0

Crenicichla lugubris: 1>0

Crenicichla lenticulata: 1>0

Caráter 185:

clado 90: 0>1

clado 102: 1>2

Chaetobranchus flavescens: 1>3

Caráter 186:

clado 102: 0>2

Retroculus xinguensis: 0>2 D*Cichla pinima*: 0>1 D*Chaetobranchus flavescens*: 0>1*Teleocichla monogramma*: 0>2 DCaráter 187:

clado 99: 0>2

clado 109: 0>1

clado 106: 0>2

Chaetobranchus flavescens: 0>2*Dicrossus filamentosus*: 0>1Caráter 188:

clado 98: 0>2 A

clado 107: 0>2 A

clado 109: 0>3

Cichla pinima: 0>1*Chaetobranchus flavescens*: 0>2'*Geophagus*' *steindachneri*: 2>0 A*Gymnogeophagus meridionalis*: 2>0 A*Taeniacara candidi*: 2>0 A*Crenicichla compressiceps*: 3>0*Crenicichla empheres*: 3>0*Crenicichla britskii*: 3>0*Crenicichla iguassuensis*: 3>0 D*Crenicichla* aff. *iguassuensis* BIGLIPS:
3>0 D*Crenicichla tapii*: 3>0*Teleocichla centrarchus*: 3>0*Teleocichla prionogenys*: 3>0*Teleocichla monogramma*: 3>0Caráter 189:

clado 109: 0>1

Australoheros minuano: 0>1*Apistogramma taeniata*: 0>1*Dicrossus filamentosus*: 0>1*Mikrogeophagus ramirezi*: 0>1*Geophagus altifrons*: 0>1Caráter 190:

clado 106: 0>1

clado 109: 0>1 A

clado 128: 1>0 A

clado 133: 1>0 A

clado 137: 1>0 A

Cichla pinima: 0>1*Acaronia nassa*: 0>1*Satanoperca liliti*: 0>1*Crenicichla cametana*: 0>1*Crenicichla compressiceps*: 1>0*Crenicichla celidochilus*: 0>1 A*Crenicichla anthurus*: 1>0*Crenicichla britskii*: 0>1 A*Crenicichla missioneira*: 0>1*Teleocichla prionogenys*: 0>1Caráter 191:

clado 90: 1>0

clado 107: 0>1

clado 111: 0>2

clado 125: 0>1

clado 132: 0>2

clado 134: 2>1 A

clado 140: 2>1

clado 149: 2>1

clado 151: 1>0

clado 157: 1>0

clado 165: 0>1

sp Paraná: 2>1

Acaronia nassa: 0>1

Dicrossus filamentosus: 0>1

Crenicichla macrophthalma: 0>2

Crenicichla compressiceps: 0>1

Crenicichla reticulata: 1>2 A

Crenicichla multispinosa: 2>1

Crenicichla prenda: 2>1

Crenicichla tendybaguassu: 1>0

Crenicichla minuano: 1>0

Crenicichla hadrostigma: 1>0

Crenicichla lenticulata: 2>1

Crenicichla yaha: 0>1

Crenicichla tuca: 0>2

Teleocichla centisquama: 0>1

Caráter 192:

clado 93: 0>1 D

clado 109: 0>2 D

clado 102: 0>2 D

Caráter 193:

clado 91: 1>0 A

clado 95: 0>1

clado 100: 0>1 A

Astronotus ocellatus: 1>0 A

Satanoperca lilith: 1>0

Crenicichla heckeli: 1>0

Crenicichla jegui: 1>0

Crenicichla celidochilus: 1>0

Crenicichla hadrostigma: 1>0

Crenicichla yaha: 1>0 D

Crenicichla tapii: 1>0 D

Teleocichla centisquama: 1>0

Caráter 194:

clado 102: 0>1

clado 103: 1>0

clado 172: 0>1

Geophagus altifrons: 1>0

Caráter 195:

Cichla pinima: 0>1

Acaronia nassa: 0>1

Caráter 196

clado 106: 0>1

clado 109: 0>1 D

clado 114: 1>0 A

clado 125: 1>0

clado 131: 1>0 A

clado 139: 1>0

clado 155: 0>1 A

clado 157: 0>1

clado 166: 1>0

Retroculus xinguensis: 0>1

Cichla pinima: 0>2

Mikrogeophagus ramirezi: 0>1

Dicrossus filamentosus: 0>1

'*Geophagus*' *steindachneri*: 0>1

Crenicichla cametana: 1>0 A

Crenicichla geayi: 1>0 A

Crenicichla multispinosa: 0>1 A

Crenicichla tigrina: 0>1 A

Crenicichla jurubi: 0>1

Crenicichla hadrostigma: 0>1

Caráter 197:

Cichla pinima: 0>1 D

Astronotus ocellatus: 0>2 D

Chaetobranchus flavescens: 0>2 D

Caráter 198:

clado 109: 0>1

clado 106: 0>1

clado 103: 0>1

Caráter 199:

clado 95: 0>1

clado 133: 0>1

clado 137: 0>1

clado 148: 1>0

clado 152: 0>1

Astronotus ocellatus: 0>1

Biotocetus opercularis: 0>1

Crenicara punctulatum: 0>1

Crenicichla urosema: 0>1 D

Crenicichla heckeli: 0>1 D

Teleocichla prionogenys: 1>0

Teleocichla gephyrogramma: 1>0

Caráter 200:

clado 103: 2>3

clado 152: 2>3

clado 171: 2>3 D

clado 173: 3>2 D

Retroculus xinguensis: 2>1 D

Cichla pinima: 2>0 D

Astronotus ocellatus: 2>23 D

Chaetobranchus flavescens: 2>0

Acarichthys heckelii: 2>1

Satanoperca lilith: 2>0

Crenicichla cyclostoma: 2>3 D

Crenicichla urosema: 2>3 D

Crenicichla vittata: 2>1 D

Crenicichla jegui: 2>1 D

Crenicichla heckeli: 2>3 D

Crenicichla jupiaensis: 2>3

Crenicichla jurubi: 2>3 D

Crenicichla minuano: 2>3 D

Crenicichla hadrostigma: 2>3 D

Teleocichla prionogenys: 3>2 D

Caráter 201:

clado 95: 0>1

clado 98: 0>1

clado 131: 3>1

clado 133: 0>3

clado 152: 0>2

clado 170: 3>2

clado 173: 2>0

Astronotus ocellatus: 0>1

'*Geophagus*' *brasiliensis*: 1>2

Satanoperca lilith: 1>0

Crenicichla urosema: 0>1

Crenicichla heckeli: 0>2

Crenicara punctulatum: 0>1

Crenicichla empheres: 0>1 D

Crenicichla tendybaguassu: 0>1 D

Crenicichla jupiaensis: 0>3

Crenicichla jurubi: 0>2 D

Crenicichla minuano: 0>3 D

Crenicichla hadrostigma: 0>2

Crenicichla yaha: 2>3

Teleocichla prionogenys: 2>1

Teleocichla monogramma: 0>1

Caráter 202:

clado 171: 0>2

clado 163: 0>2

Retroculus xinguensis: 0>2

Chaetobranchus flavescens: 0>1D

Acaronia nassa: 0>1 D

Australoheros minuano: 0>1

Geophagus altifrons: 0>2

'*Geophagus*' *steindachneri*: 0>2

Acarichthys heckelii: 0>2

Crenicichla sp. Paraná: 0>2

Crenicichla regani: 0>2

Crenicichla semifasciata: 0>1

Crenicichla acutirostris: 0>2

Crenicichla punctata: 0>2

Crenicichla lepidota: 0>2

Crenicichla alta: 0>2

Crenicichla haroldoi: 0>1

Crenicichla tendybaguassu: 0>2

Crenicichla johanna: 0>2

Crenicichla hadrostigma: 0>2

Teleocichla prionogenys: 2>0

Caráter 203:

clado 171: 0>1

Acarichthys heckelii: 0>1

Crenicichla hadrostigma: 0>1

Caráter 204:

clado 89: 0>1 D

clado 94: 1>0

clado 164: 1>0

clado 152: 1>0

clado 161: 1>0

clado 156: 1>0

Crenicichla cyclostoma: 1>0

Crenicichla wallacii: 0>1

Crenicichla lacustris: 1>0

Crenicichla multispinosa: 1>0

Crenicichla jurubi: 1>0

Caráter 205:

clado 109: 0>2

clado 171: 2>3

Retroculus xinguensis: 0>1 D

Satanoperca lilith: 0>1

'*Geophagus*' *steindachneri*: 0>1

Crenicichla cametana: 2>3

Crenicichla inpa: 2>1

Crenicichla alta: 2>1

Crenicichla britskii: 2>1

Caráter 206:

clado 109: 0>1A

clado 132: 1>0 A

clado 106: 0>1

Cichla pinima: 0>1

Satanoperca lilith: 0>1

Teleocichla sp. Preta: 0>1 A

Crenicichla urosema: 1>0

Crenicichla jegui: 1>0

Crenicichla minuano: 1>0

Crenicichla hadrostigma: 1>0

Caráter 207:

clado 109: 0>1

clado 163: 1>2

clado 115: 1>2

clado 120: 2>1 A

Crenicichla hemera: 1>2

Crenicichla lacustris: 1>2

Teleocichla sp. Preta: 1>2

Teleocichla prionogenys: 1>2

Crenicichla phaiospilus: 2>1 A

Caráter 208:

clado 109: 0>1

Caráter 209:

clado 109: 0>1

Caráter 210:

clado 171: 0>1

APÊNDICE 5

Tabela com o número de passos (s) e a variação dos índices de consistência (ic) e retenção (ir) de cada caráter em relação às seis árvores fundamentais obtidas a partir da análise com pesagens iguais e em relação à árvore obtida por meio da análise utilizando pesagem implícita ($k=3$); W é o peso de cada caráter na análise com a pesagem implícita.

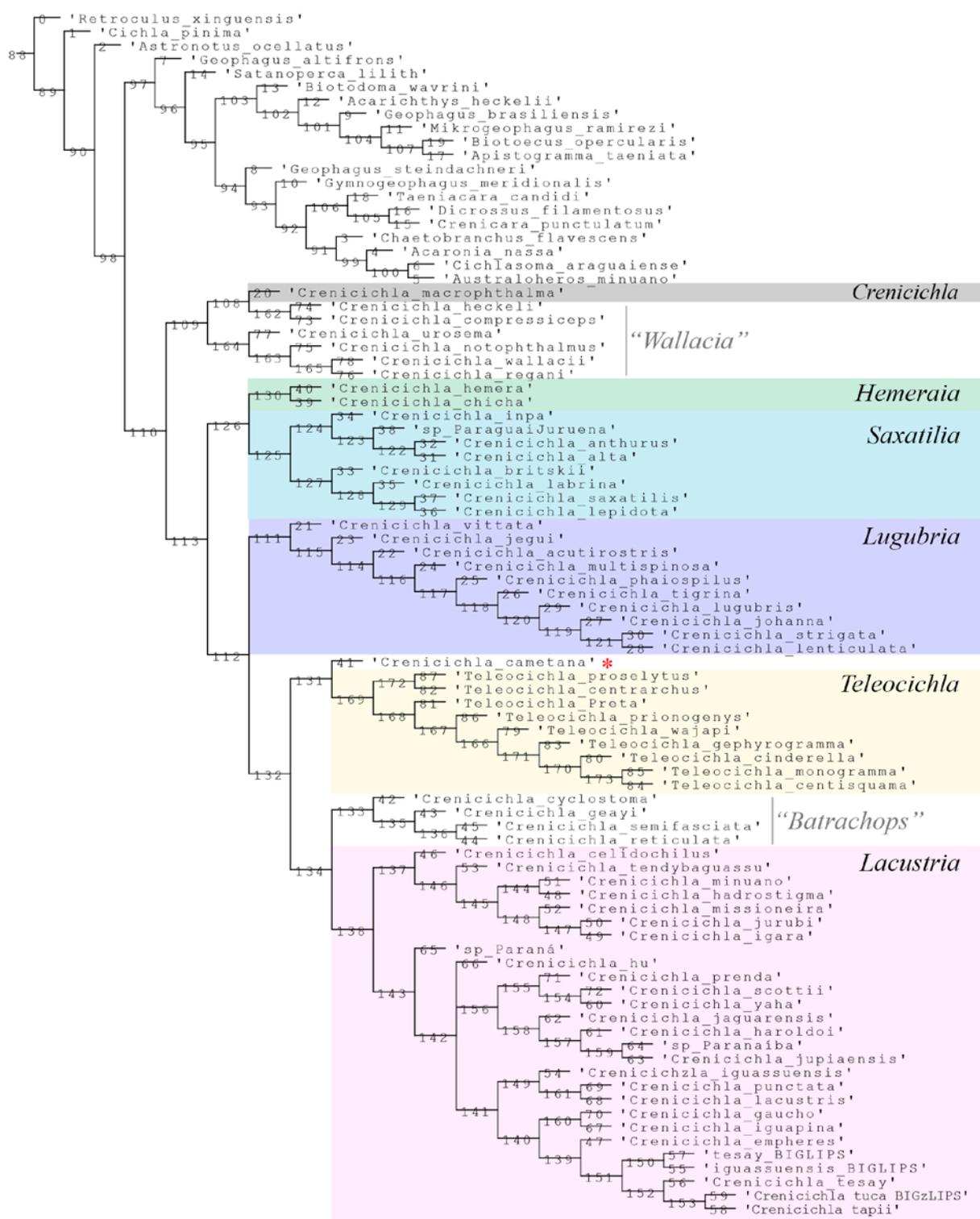
Caráter /nº estados	Pesagens iguais			Pesagem implícita (k=3)			Caráter /nº estados	Pesagens iguais			Pesagem implícita (k=3)				
	nº passos	ic	ir	W	ic	ir		nº passos	ic	ir	W	ic	ir		
0	4	18	0,17	0,29	0,83	0,17	0,29	51	2	3	0,33	0,86	0,50	0,25	0,79
1	2	6	0,17	0,17	0,63	0,17	0,17	52	2	5	0,20	0,64	0,57	0,20	0,64
2	3	6	0,33	0,00	0,57	0,33	0,00	53	3	10	0,20	0,67	0,73	0,20	0,67
3	2	9	0,11	0,39	0,73	0,11	0,39	54	2	6	0,17	0,87	0,63	0,17	0,87
4	3	11	0,18	0,40	0,77	0,17	0,33	55	2	3	0,33	0,50	0,40	0,33	0,50
5	4A	7	0,43	0,91	0,50	0,50	0,93	56	2	1	1,00	1,00	0,00	1,00	1,00
6	5	13	0,31	0,55	0,75	0,31	0,55	57	2	1	1,00	1,00	0,00	1,00	1,00
7	5	7	0,57	0,86	0,50	0,57	0,86	58	2	3	0,33	0,60	0,25	0,50	0,80
8	2	7	0,14	0,50	0,67	0,14	0,50	59	2	7	0,14	0,73	0,67	0,14	0,73
9	4A	12	0,25	0,64	1,07	0,33	0,76	60	2	1	1,00	1,00	0,00	1,00	1,00
10	3	5	0,40	0,80	0,40	0,50	0,87	61	2	12	0,08	0,59	0,79	0,08	0,59
11	2	2	0,50	0,00	0,00	1,00	1,00	62	3	2	1,00	1,00	0,00	1,00	1,00
12	5	7	0,57	0,40	0,50	0,57	0,40	63	2	3	0,33	0,60	0,40	0,33	0,60
13	3A	3	0,67	0,93	0,25	0,67	0,93	64	2	4	0,25	0,00	0,50	0,25	0,00
14	2	4	0,25	0,88	0,40	0,33	0,92	65	2	1	--	--	--	--	--
15	4A	7-8	0,38-0,43	0,67-0,73	0,57	0,43	0,73	66	2	12	0,08	0,52	0,83	0,06	0,35
16	3	13-14	0,14-0,15	0,67-0,69	0,79	0,15	0,69	67	2	3	0,33	0,67	0,40	0,33	0,67
17	3A	6	0,33	0,84	0,65	0,40	0,88	68	2	2	0,50	0,00	0,25	0,50	0,00
18	2	7	0,14	0,40	0,70	0,13	0,30	69	2	5	0,20	0,33	0,50	0,25	0,50
19	2	2	0,50	0,75	0,25	0,50	0,75	70	2	1	1,00	1,00	0,00	1,00	1,00
20	2	5	0,20	0,60	0,57	0,20	0,60	71	2	7-8	0,13-0,14	0,42-0,50	0,67	0,14	0,50
21	2	3	0,33	0,88	0,40	0,33	0,88	72	2	3	0,33	0,50	0,40	0,33	0,50
22	2	5	0,20	0,43	0,50	0,25	0,57	73	2	5	0,20	0,20	0,40	0,33	0,60
23	2	3	0,33	0,50	0,25	0,50	0,75	74	2	4	0,25	0,89	0,50	0,25	0,89
24	3	7	0,29	0,62	0,63	0,29	0,62	75	2	3	0,33	0,75	0,00	1,00	1,00
25	3	12	0,17	0,78	0,77	0,17	0,78	76	2	1	1,00	1,00	0,00	1,00	1,00
26	3A	3	0,67	0,95	0,25	0,67	0,95	77	2	5	0,20	0,00	0,57	0,20	0,00
27	2	3	0,33	0,00	0,40	0,33	0,00	78	2	3	0,33	0,88	0,50	0,25	0,81
28	2	14	0,07	0,58	0,80	0,08	0,61	79	3A	7	0,29	0,78	0,67	0,25	0,74
29	3A	4	0,50	0,00	0,40	0,50	0,00	80	3	16	0,13	0,65	0,83	0,12	0,63
30	2	11	0,09	0,66	0,77	0,09	0,66	81	2	2	0,50	0,50	0,00	1,00	1,00
31	3	13	0,15	0,67	0,80	0,14	0,64	82	2	4	0,25	0,63	0,57	0,20	0,50
32	3	3	0,33	0,75	0,50	0,25	0,63	83	2	3	0,33	0,88	0,40	0,33	0,88
33	2	4	0,25	0,57	0,57	0,20	0,43	84	4A	19	0,16	0,64	1,67	0,16	0,64
34	3A	13	0,15	0,48	1,20	0,17	0,52	85	2	2	0,50	0,80	0,25	0,50	0,80
35	4	4	0,75	0,96	0,25	0,75	0,96	86	2	4	0,25	0,00	0,50	0,25	0,00
36	2	9	0,11	0,78	0,70	0,13	0,81	87	2	6	0,17	0,80	0,50	0,25	0,88
37	3	7	0,29	0,58	0,63	0,29	0,58	88	2	4	0,25	0,88	0,25	0,50	0,96
38	3	7	0,29	0,69	0,63	0,29	0,69	89	3	13	0,15	0,39	0,75	0,18	0,50
39	2	8	0,13	0,50	0,70	0,13	0,50	90	2	2	0,50	0,67	0,25	0,50	0,67
40	5	11	0,36	0,61	0,67	0,40	0,67	91	2	2	0,50	0,50	0,00	1,00	1,00
41	3	8	0,25	0,46	0,70	0,22	0,36	92	2	2	0,50	0,50	0,25	0,50	0,50
42	3	11	0,18	0,57	0,77	0,17	0,52	93	2	2	0,50	0,50	0,00	1,00	1,00
43	2	10	0,10	0,53	0,77	0,09	0,47	94	3	3	0,67	0,50	0,00	1,00	1,00
44	2	3	0,33	0,50	0,00	1,00	1,00	95	4	13	0,23	0,71	0,77	0,23	0,71
45	2	3	0,33	0,86	0,40	0,33	0,86	96	6	11	0,46	0,77	0,70	0,42	0,73
46	2	4	0,25	0,40	0,50	0,25	0,40	97	3	5	0,40	0,89	0,57	0,33	0,85
47	2	1	1,00	1,00	0,00	1,00	1,00	98	2	4	0,25	0,25	0,50	0,25	0,25
48	4	4	0,75	0,90	0,25	0,75	0,90	99	2	11-12	0,08-0,09	0,56-0,60	0,79	0,08	0,56
49	2	6	0,17	0,29	0,63	0,17	0,29	100	2	1	1	1,00	0,00	1,00	1,00
50	2	3	0,33	0,78	0,40	0,33	0,78	101	4	26-27	0,11-0,12	0,50-0,52	0,89	0,11	0,48

APÊNDICE 6

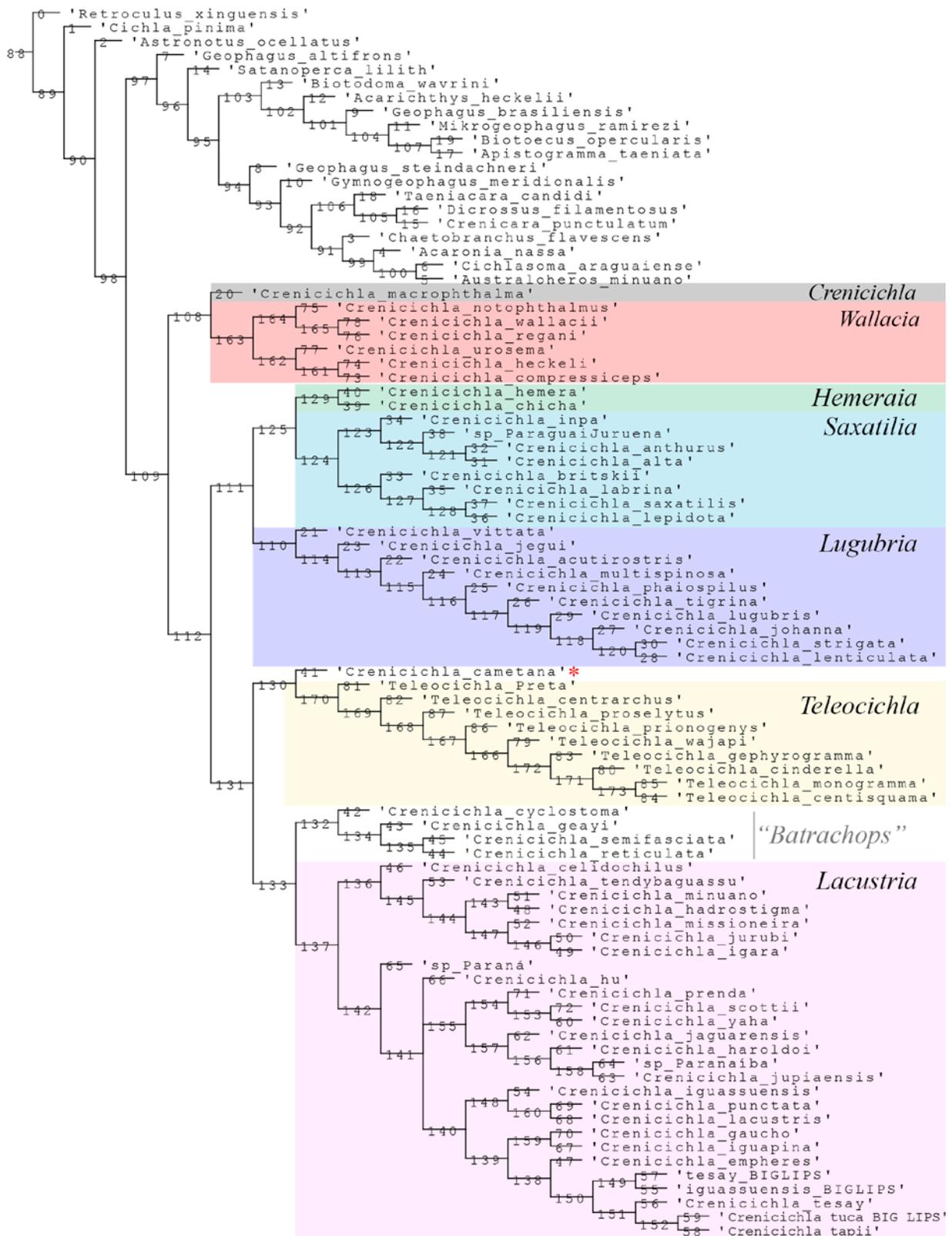
Tabela com os dados referentes às árvores obtidas por meio da análise com pesagem implícita aplicando diferentes valores de k. Cladogramas resultantes dessas análises, assim como aqueles obtidos com as análises com pesagem sucessiva, são apresentados nas próximas páginas.

k	<i>best score*</i>	CI	RI	S	<i>total fit</i>
0,1	182,34615	0,187	0,619	1818	46,65
1	153,34249	0,189	0,623	1802	75,66
2	132,42318	0,199	0,648	1707	96,58
3	117,24686	0,204	0,659	1664	111,75
4	105,69368	0,205	0,661	1656	123,31
5	96,46989	0,208	0,665	1638	132,53
6	88,89542	0,208	0,665	1638	140,10
7	82,52632	0,208	0,667	1631	146,47
8	77,07795	0,208	0,667	1631	151,92
9	72,35763	0,209	0,668	1629	156,64
10	68,21429	0,209	0,668	1627	160,79
100	11,63905	0,210	0,671	1617	217,36
1000	1,26356	0,211	0,671	1615	227,74

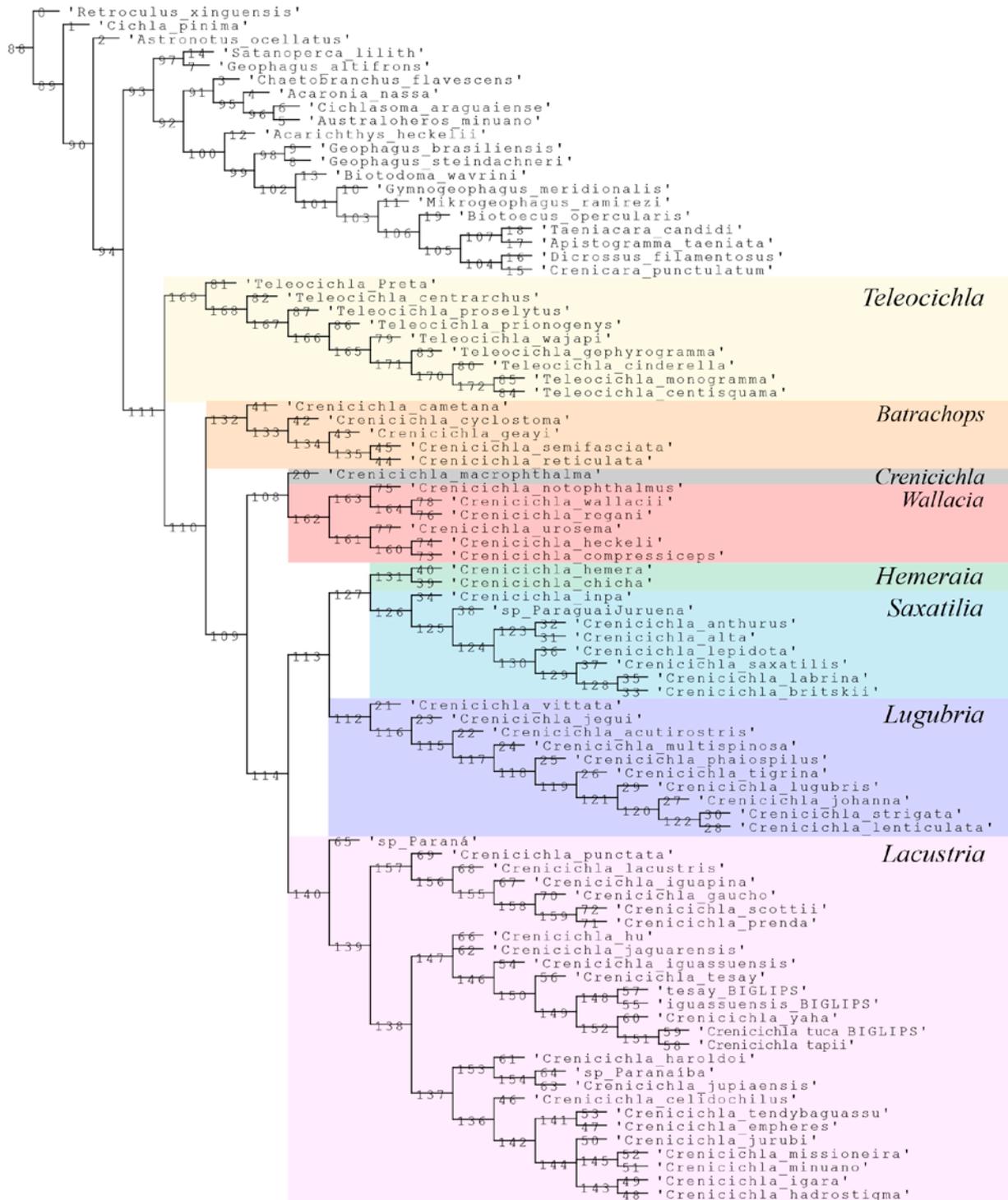
* refere-se ao total de homoplasia ajustada (*Adjusted homoplasy*)



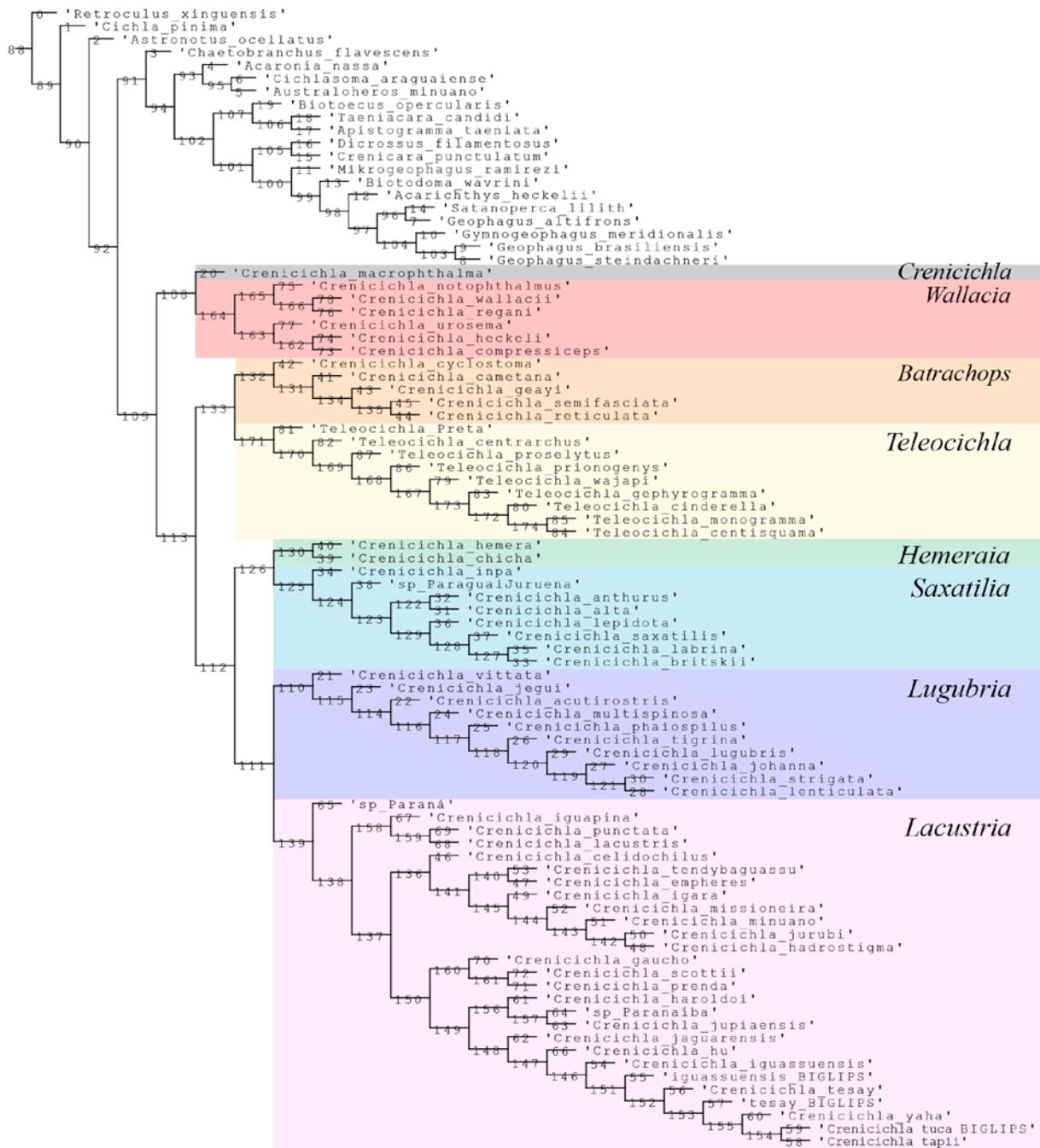
Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem implícita utilizando o valor de $k=0,1$.



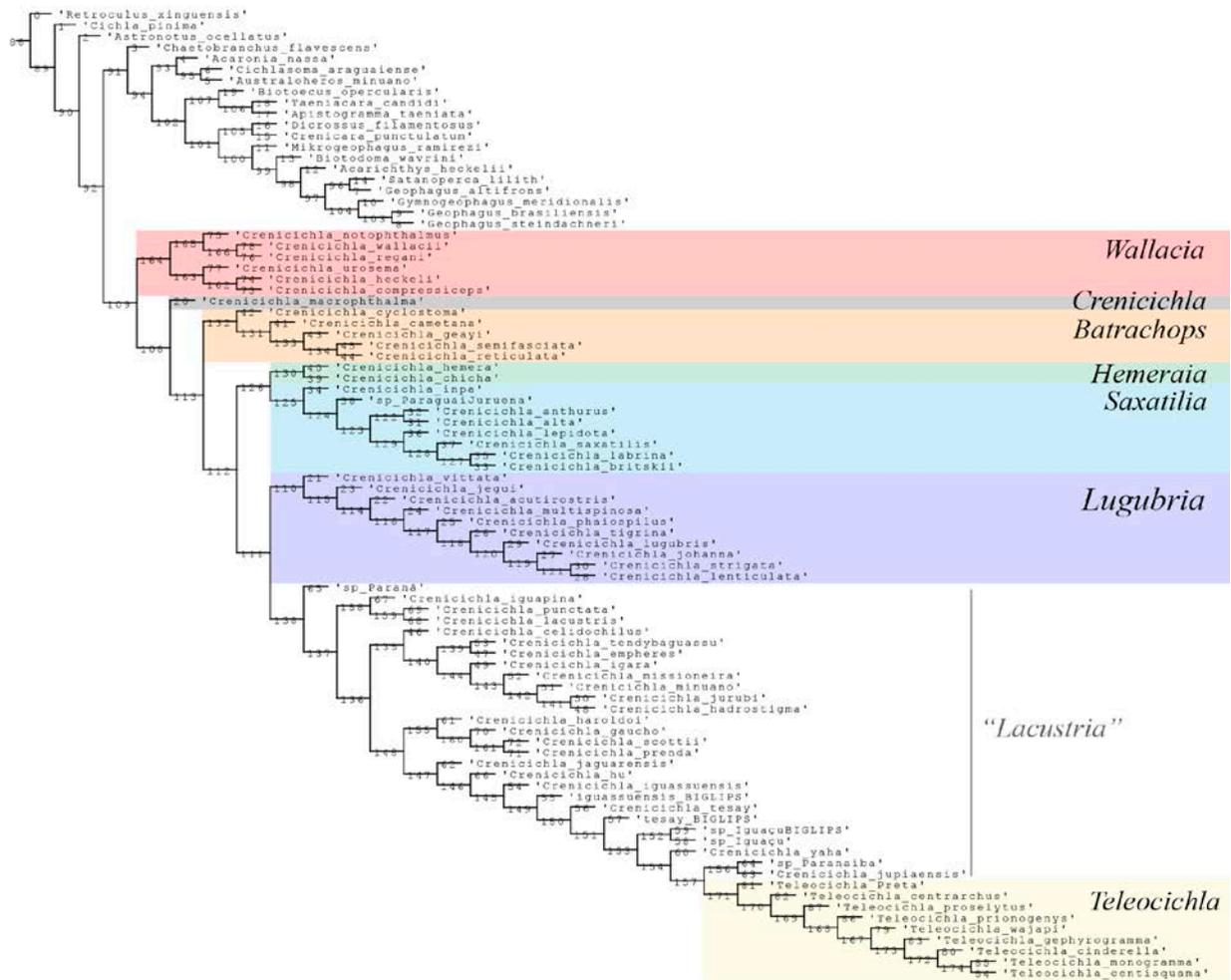
Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem implícita utilizando o valor de $k=1$.



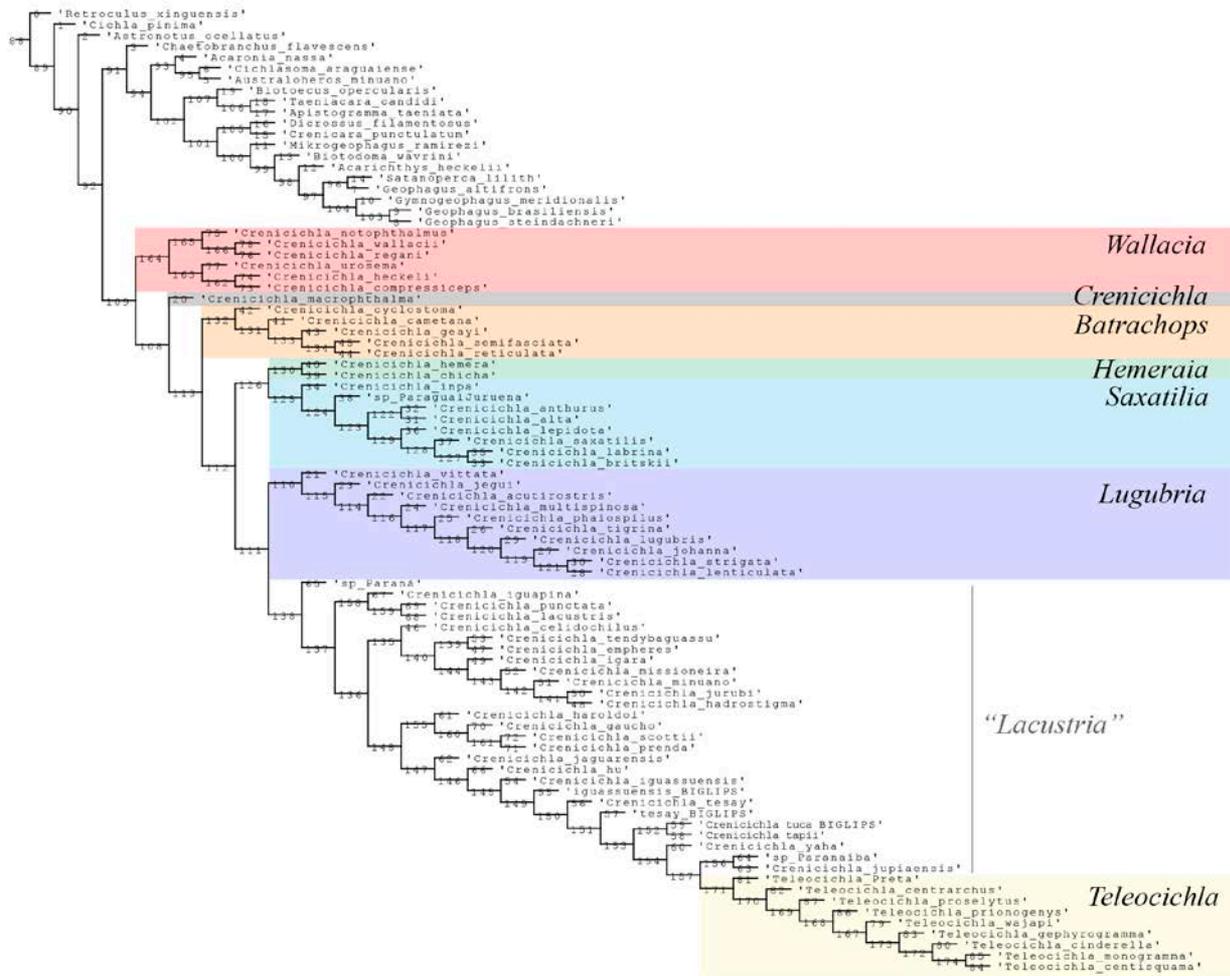
Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem implícita utilizando o valor de $k=2$.



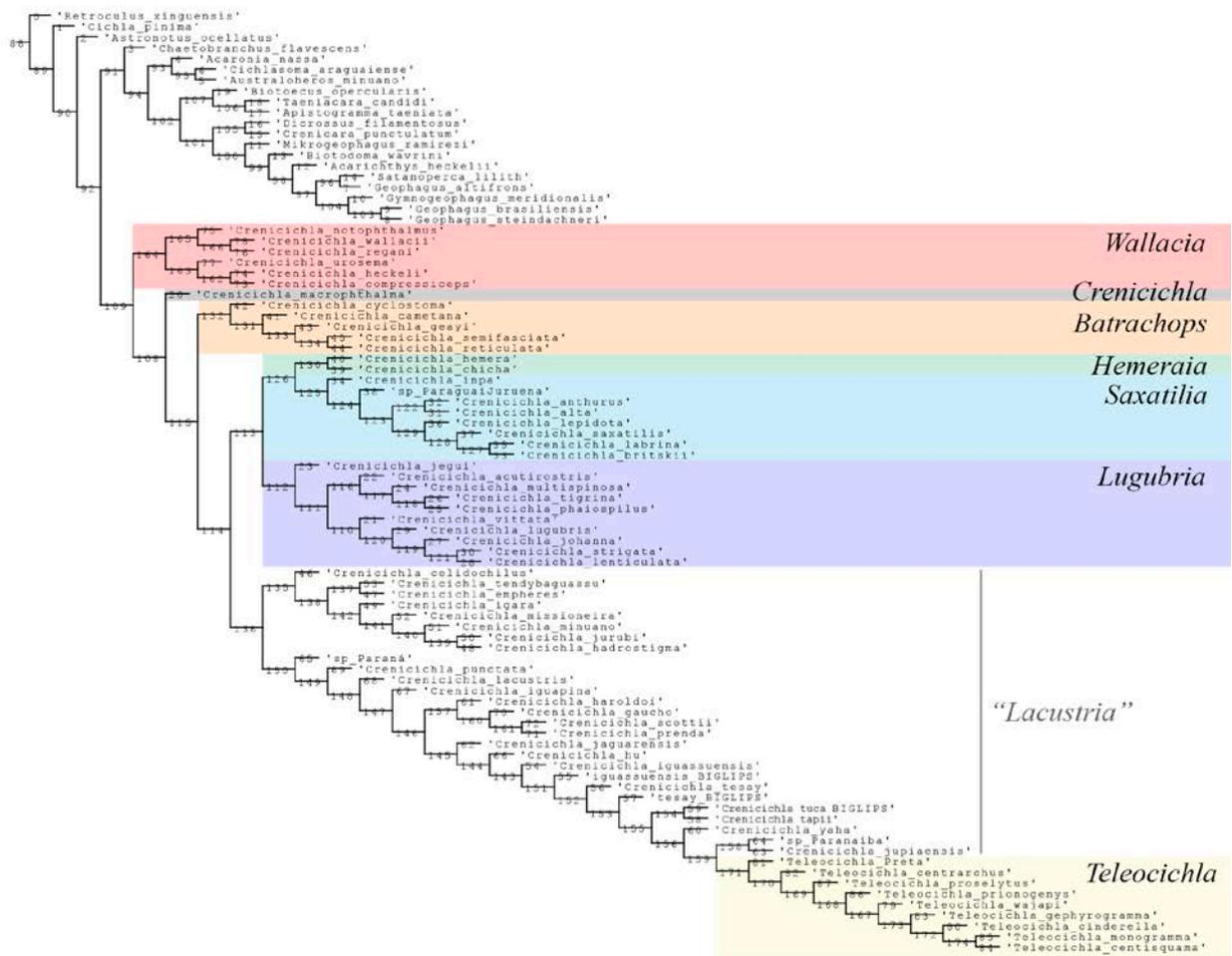
Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem implícita utilizando o valor de $k=4$.



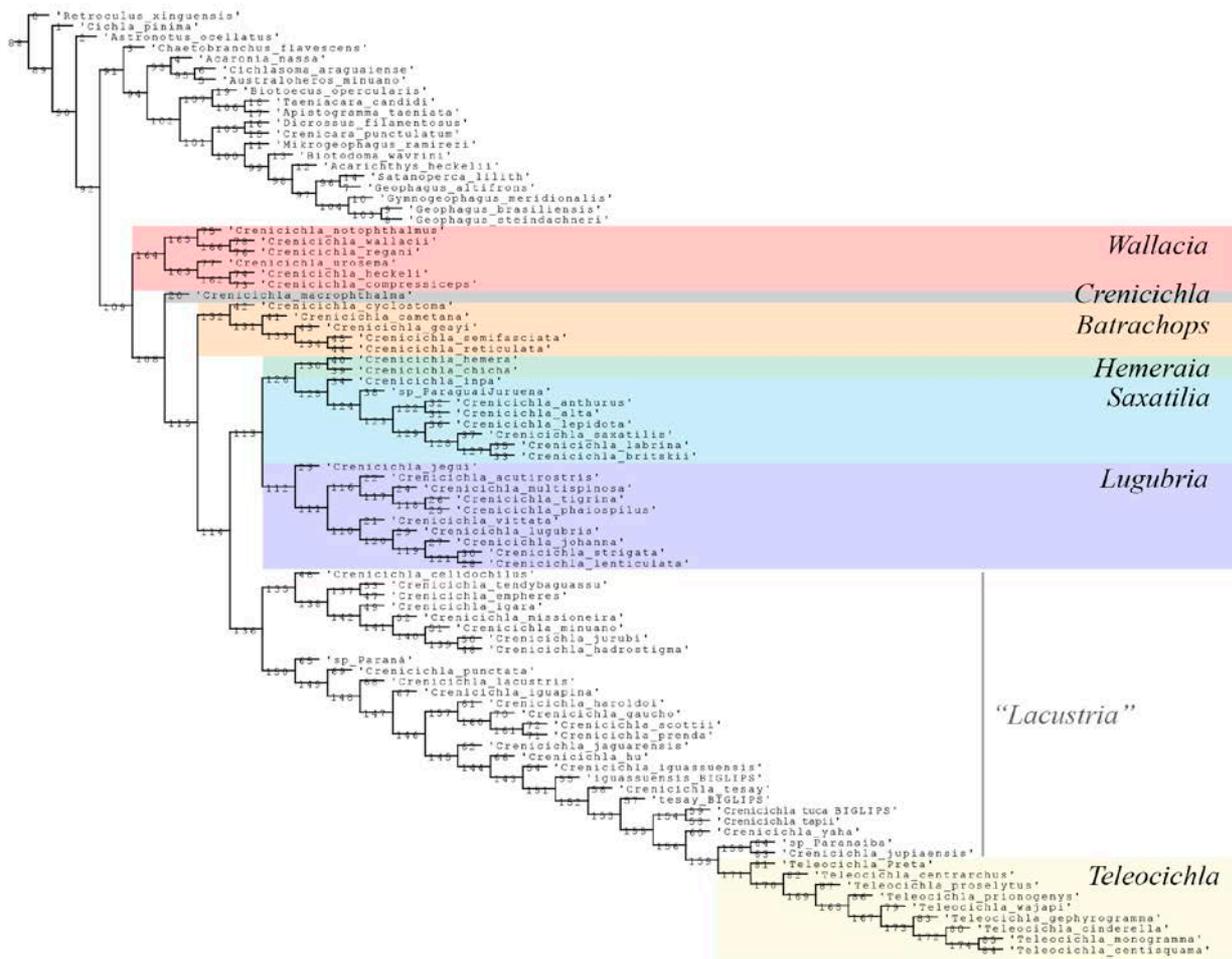
Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem implícita utilizando o valor de $k=5$.



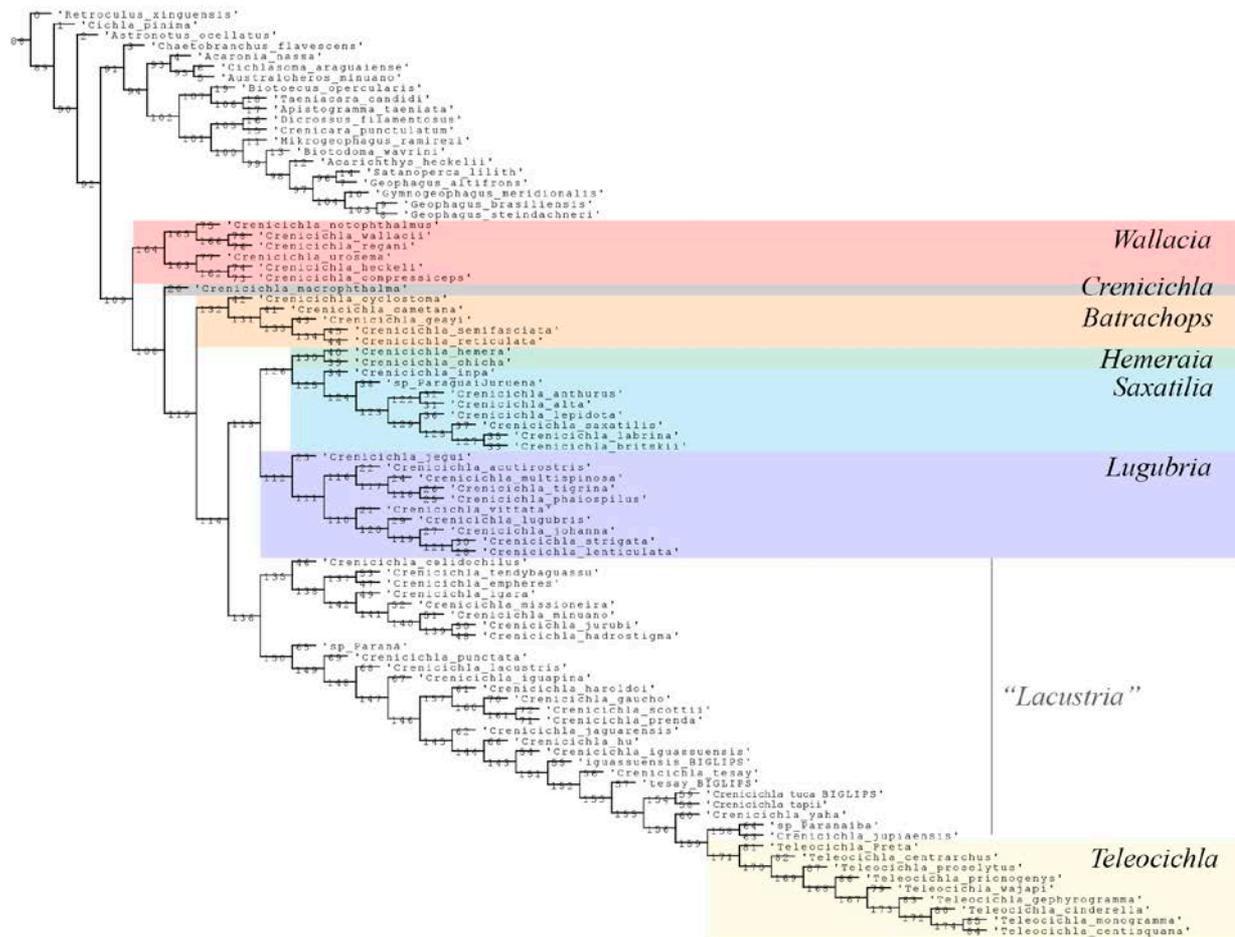
Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem implícita utilizando o valor de k=6.



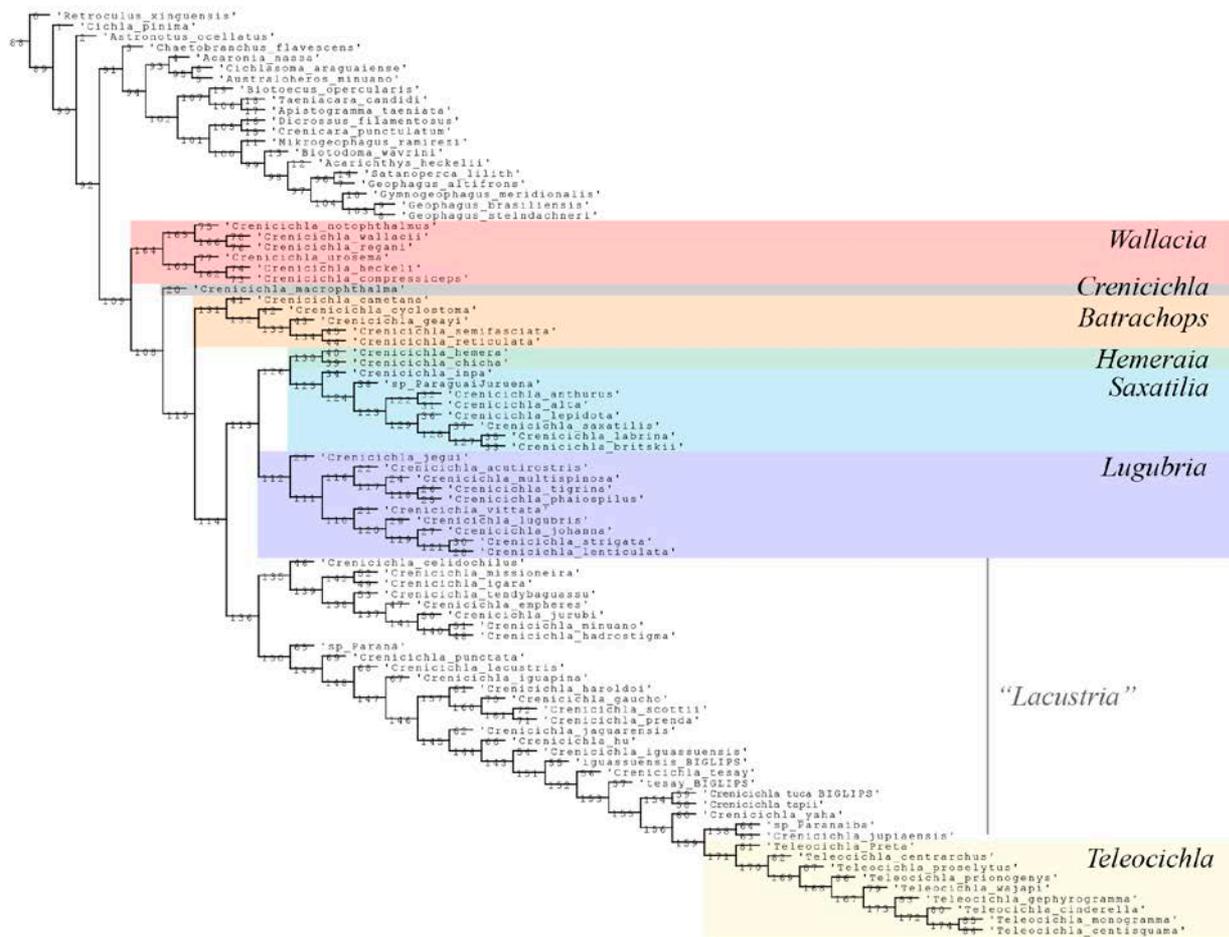
Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem implícita utilizando o valor de $k=7$.



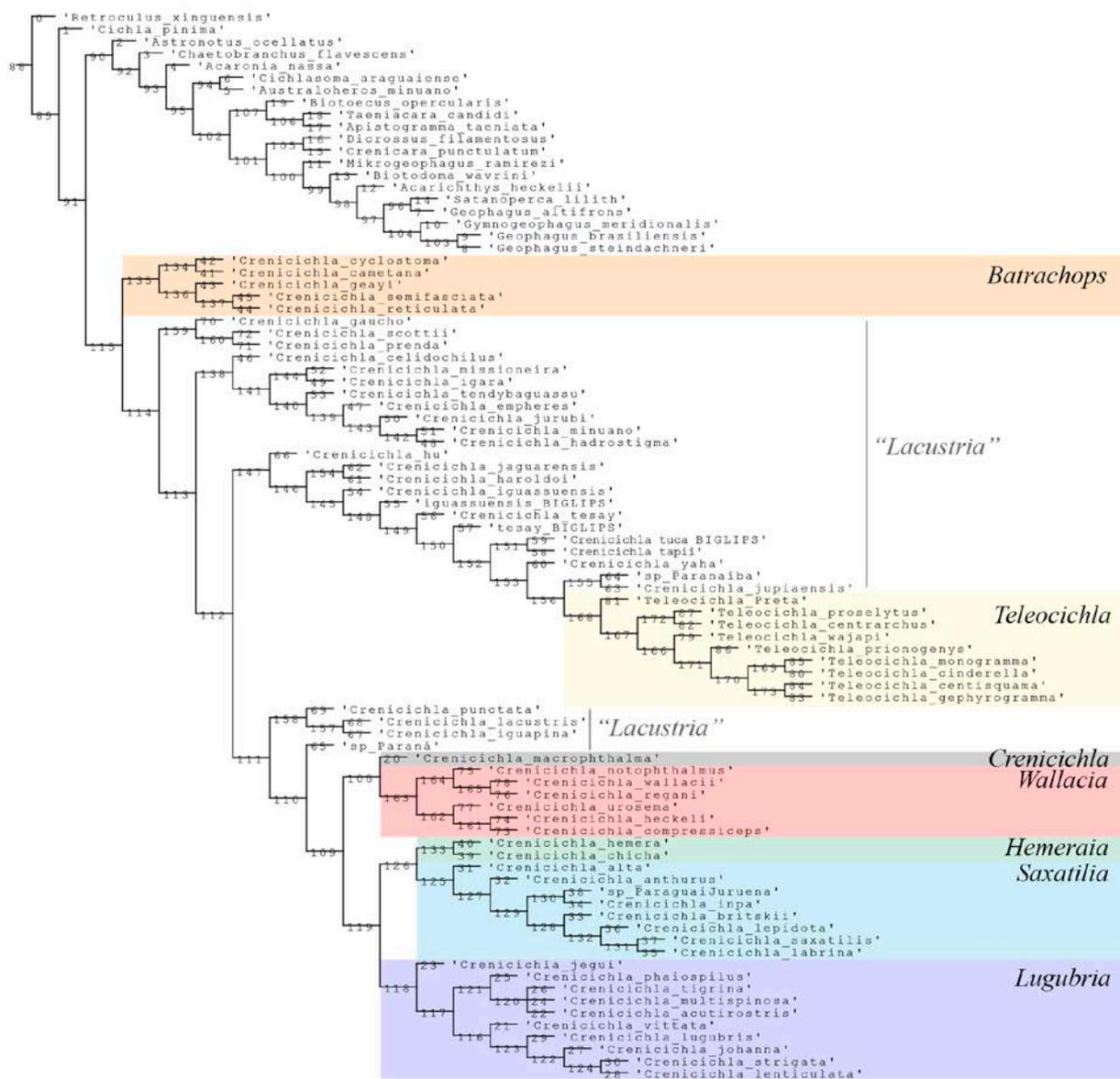
Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem implícita utilizando o valor de k=8.



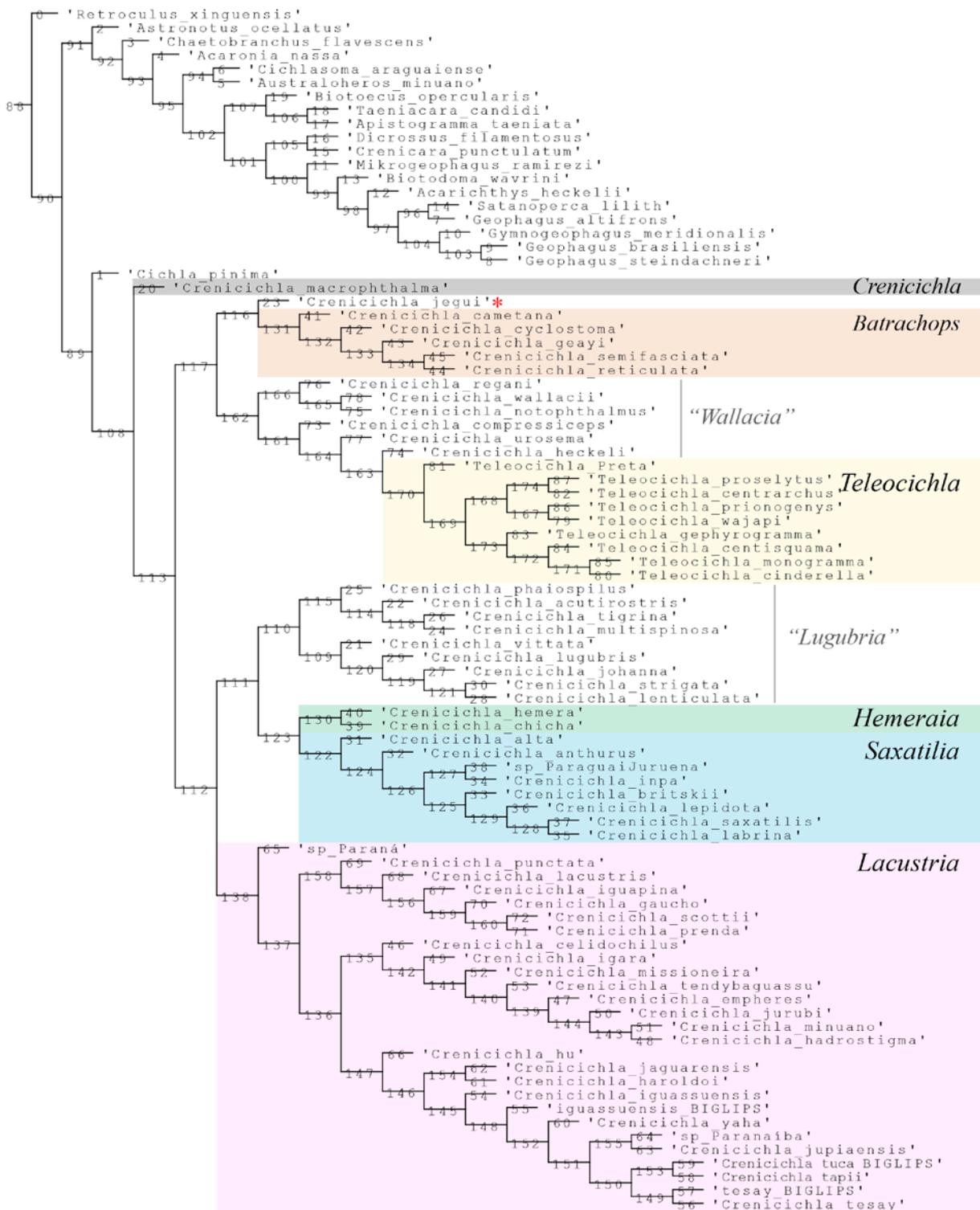
Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem implícita utilizando o valor de $k=9$.



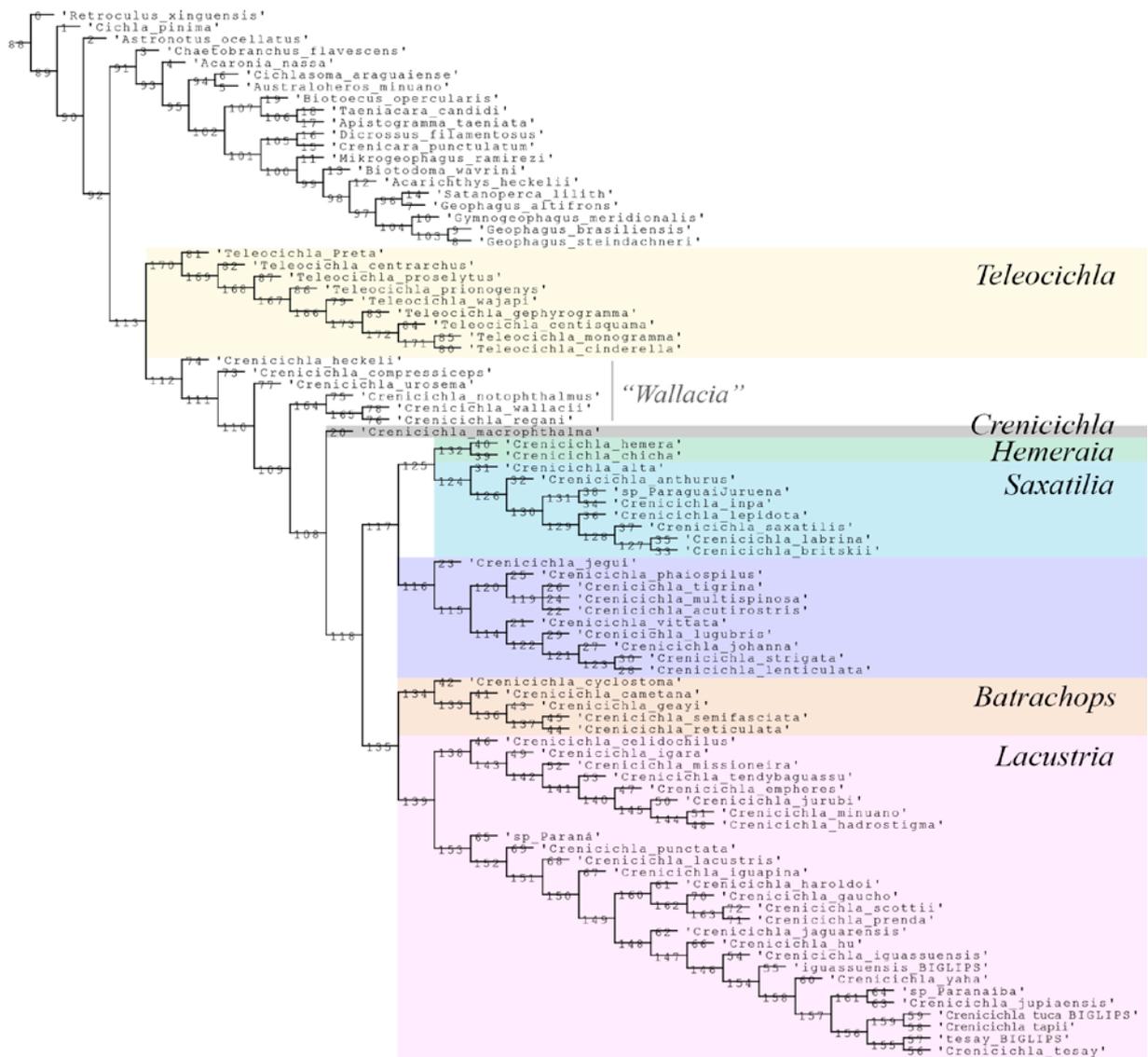
Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem implícita utilizando o valor de $k=10$.



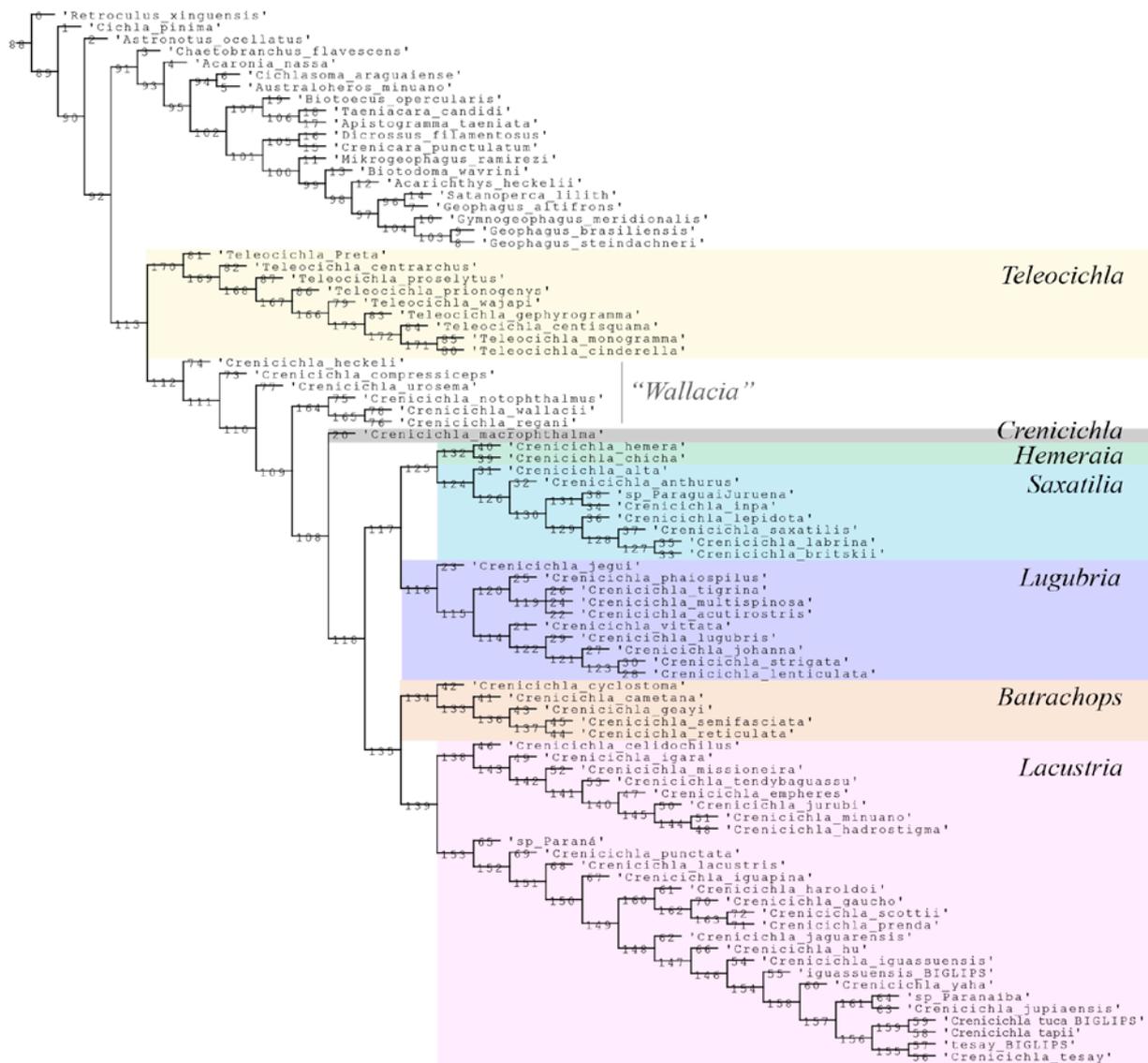
Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem implícita utilizando o valor de $k=100$.



Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem implícita utilizando o valor de $k=1000$.



Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem sucessiva utilizando o valor do índice de consistência reescalonado (rc). Duas rodadas de pesagem foram necessárias para a estabilização. Árvore com 85 nós, número de passos da árvore 21475, índice de consistência 0,388 e índice de retenção 0,829.



Cladograma único obtido por meio da análise com pesagem sucessiva utilizando o valor do *fit* com regulador de concavidade *k* igual a 3. Duas rodadas de pesagem foram necessárias para a estabilização. Árvore com 86 nós, número de passos da árvore 48465, índice de consistência 0,293 e índice de retenção 0,746.

