

Felipe Colbert Tavares Autran

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DO COMPLEXO DE ESPÉCIES
"*Cichlasoma*" *facetum* COM CLADOS DA TRIBO HEROINI
(PERCIFORMES: CICHLIDAE)

TESE APRESENTADA À COORDENAÇÃO
DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA DA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE
JANEIRO, COMO PARTE DOS REQUISITOS
NECESSÁRIOS À OBTENÇÃO DO GRAU DE
MESTRE EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS –
ZOOLOGIA.

Rio de Janeiro

- 2001 -

Felipe Colbert Tavares Autran

**Relações Filogenéticas do Complexo de Espécies “*Cichlasoma*” *facetum*
com Clados da Tribo Heroini (Perciformes: Cichlidae)**

Banca Examinadora:

Prof. Wilson J. E. M. da Costa

(Presidente da banca)

Prof. Paulo M. H. Brito

Prof. Roberto L. Reis

Rio de Janeiro, 04 de junho de 2001

Trabalho realizado no Laboratório de Ictiologia Geral e Aplicada da Universidade
Federal do Rio de Janeiro.

Departamento de Zoologia.

Universidade Federal do Rio de Janeiro

Orientador:

Dr. Wilson José Eduardo Moreira da Costa

Professor Adjunto do Departamento de Zoologia da UFRJ

Instituição:

Universidade Federal do Rio de Janeiro

FICHA CATALOGRÁFICA

AUTRAN, Felipe Colbert Tavares

Relações Filogenéticas do Complexo de Espécies "*Cichlasoma*" *facetum* com Clados da Tribo Heroini (Perciformes: Cichlidae). Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, 2001.

xiv + 104 páginas, 19 figuras, 1 tabela.

Tese: Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia)

1. Filogenia 2. Ictiologia 3. Cichlidae

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro - Museu Nacional

II. Teses

" - A ciência está certa, até certo ponto, quando afirma que nenhuma pluralidade pode conduzir-se sem uma direção, sem uma certa ordem e agrupamento. Mas, por outro lado, não tem razão ao imaginar ser possível somente uma ordenação única, encadeadora, perpétua, para a multiplicidade dos egos subordinados. Esse erro da ciência acarreta conseqüências desagradáveis; sua única vantagem reside na simplificação do trabalho dos mestres e dos educadores a serviço do Estado, poupando-lhes os trabalhos do pensamento e da experimentação. Em conseqüência deste erro, muitos homens que passam por 'normais', e até por valiosos membros da sociedade, são loucos incuráveis, e, por outro lado, muitos que passam por loucos são verdadeiros gênios.

...
- Eis a arte da vida – disse doutoralmente. – O senhor mesmo pode formar e viver no futuro um jogo de sua própria vida e à sua vontade, desenvolvendo-o e enriquecendo-o; está em suas mãos fazê-lo. Assim como a loucura, em seu mais alto sentido, é o princípio de toda sabedoria, assim a esquizofrenia é o princípio de toda arte, de toda fantasia. Mesmo os homens instruídos chegaram ao reconhecimento parcial desta verdade,"

(O LOBO DA ESTEPE, HERMANN HESSE)

AGRADECIMENTOS

Difícil é começar a escrever agradecimentos porque a memória é sempre limitada e, sempre, esquecemos de alguém. Por isso, peço desculpas, antecipadamente, aqueles que, com certeza, "esqueci" momentaneamente, mas que de alguma forma ajudaram na elaboração, execução e correção deste trabalho. *Merci!*

A minha Dinda, a quem dedico este trabalho, por ter participado de todas as angústias, preocupações, contentamentos e alegrias durante o seu desenvolvimento.

A minha maninha, Mary Agnes, pelo apoio em todas as fases de minha vida, mesmo naquelas em que trilhamos caminhos errados.

Aos meus sobrinhos, Andrei e Camila, por me desarmarem nos momentos mais tensos.

Ao meu amigo Rodrigo Skowroski que apesar de longe perpetua a amizade e, por isso, o trago, sempre, do lado esquerdo do peito.

Ao meu orientador Wilson Costa pela grande amizade compartilhada nestes anos de tese e intervenções nos meus momentos de devaneio.

A Maria Anaís Vianna pelas palavras de calma, equilíbrio e discernimento nos meus momentos mais impulsivos.

A Daniel Almeida pelas idéias compartilhadas para elevarmos o nosso *ki* ou *chi*.

A Erika Araújo, a Eriquinha, que nunca me deixou esquecer do meu açai.

A Sérgio Maia pelas palavras de incentivo.

A Úrsula Rodriguez, a nossa Narizinho, termômetro do laboratório, por me trazer a felicidade nos meus momentos mais infelizes.

Ao companheiro Dráusio Belote pelo apoio e boa vontade na aquisição de importantes referências bibliográficas e, pela sincera camaradagem apesar do pouco tempo de convívio.

Aos mais novos colegas de laboratório Aline Rocha de Alencar e Sérgio Ricardo Brito Santos (Pingüim), por ter mais uma vez a chance de ensinar aprendendo. Espero não ter podado alguns dos seus sonhos na biologia ...

Ao companheiro Roberto Cunha pela paixão pela boa música e pelos ciclídeos.

Ao colega de graduação Marcelo Britto, hoje em São Paulo, pela boa vontade em enviar aquelas difíceis referências bibliográficas.

Ao camarada Ricardo Zaluar. Quando voltarão aqueles futebol, mergulho e, quem sabe, trabalho com os labróides?

A Amanda de Andrade, por ter escutado canções em sua voz e alegrar meu espírito.

A amiga Cristina Paragó, pelo prazer de conhecê-la e conviver durante alguns períodos acadêmicos com a sua amizade.

As amigas e colegas de turma Alicelena Bustamante e Liliane Fernandes pelas palavras honestas de apoio e amizade nos momentos de crise.

Ao professor Jorge Vieira da cadeira de Metodologia Científica, que talvez não venha a ler estes agradecimentos, mas que, com certeza, um dia saberá que seus princípios e ensinamentos me ajudaram a vencer esta difícil etapa da minha vida.

Ao professor Miguel Monné, coordenador do curso de pós-graduação em Zoologia, pela solicitude e preocupação verdadeiras com os assuntos acadêmicos.

Aos funcionários do Museu Nacional e, especialmente, Anete Luz da Costa e Edis Moreira da Silva (Sr. Bigode) pela ajuda e apoio na solução de problemas acadêmicos.

Aos seguintes curadores pela presteza e apoio no empréstimo de material de exame: Barry Chernoff e Mary Anne Rogers (FMNH), Mark Sabaj (INHS), Efrem Ferreira (INPA), Carlos Alberto Lucena (MCP), Osvaldo Oyakawa (MZUSP), Susan Jewett (USNM) e, finalmente, Douglas Nelson (UMMZ) pela doação de material de estudo.

A vocês, minha mais profunda e sincera gratidão.

A CAPes pelo apoio financeiro.

Agradeço, finalmente, às “forças ocultas” e aqueles que dificultaram e atrapalharam o andamento normal deste trabalho. Magoaram? Sim... Machucaram? Sim... Enfim, marcaram fundo o meu coração, mas também me ajudaram a ver o que é uma pessoa melhor.

Para minha generosa e carinhosa fada madrinha, Dilce de Cássia, minha Dinda, com
meu eterno carinho.

RESUMO

As relações filogenéticas entre o complexo de espécies “*Cichlasoma*” *facetum* e clados da tribo Heroini, subfamília Cichlasomatinae, incluindo táxons das Américas do Norte e Central, são examinadas. A análise é baseada, exclusivamente, na morfo-osteologia de vinte e uma espécies e inclui cinco caracteres inéditos; os demais são retirados do estudo filogenético mais recente de KULLANDER (1998) e de estudos anteriores, totalizando vinte e nove caracteres em dezessete táxons terminais. De cinco cladogramas igualmente mais parcimoniosos (número de passos 84; índice de consistência 51; índice de retenção 59 e índice de consistência reescalonado 30), é obtida a árvore de consenso estrito com a seguinte topologia: ((((*Mesonauta* + *Pterophyllum*) (*Heros* (*Symphysodon* + *Uaru*))) (“*Cichlasoma*” *meeki* + “*C.*” *nigrofasciatum*) ((Complexo de espécies “*C.*” *facetum*) (*Hypselecara* (“*C.*” *atromaculatum*, “*C.*” *citrinellus*) (“*C.*” *octofasciatum* (*Caquetaia* + *Petenia*)))))). O monofiletismo da tribo Heroini, como proposto por KULLANDER (*op. cit.*), é corroborado pelos estados apomórficos de caracteres relacionados à nadadeira anal. O monofiletismo do complexo de espécies “*C.*” *facetum* é sustentado por duas condições apomórficas inéditas. A presente hipótese filogenética difere da mais recente, proposta por KULLANDER (*op. cit.*) para ciclídeos neotropicais através de estudos osteológicos, miológicos e nevrálgicos.

ABSTRACT

The phylogenetic relationships between the "*Cichlasoma*" *facetum* species complex and clades of the tribe Heroini, subfamily Cichlasomatinae, including taxa of Central and North America, are examined. The analysis is uniquely based on morpho-osteology of twenty-one species and includes five unpublished characters; the others are taken from KULLANDER 's phylogenetic study (1998) and previous studies, in a total of twenty-nine characters in seventeen terminal taxa. From the five equally most parsimonious cladograms (length 84; consistency index 51; retention index 59 and rescaled consistency index 30), one obtains the tree of strict consensus with the following topology: ((((*Mesonauta* + *Pterophyllum*) (*Heros* (*Symphysodon* + *Uaru*))) ((*Cichlasoma*" *meeki* + "*C.*" *nigrofasciatum*) ((*C.*" *facetum* species complex) (*Hypselecara* ((*C.*" *atromaculatum*, "*C.*" *citrinellus*) ("*C.*" *octofasciatum* (*Caquetaia* + *Petenia*)))))). The monophyly of the tribe Heroini as proposed by KULLANDER (*op. cit.*) is corroborated by the apomorphic states of the characters related to the anal fin. The monophyly of the "*C.*" *facetum* species complex is supported by two unpublished apomorphic conditions. The present phylogenetic hypothesis differs from the most recent one, proposed by KULLANDER (*op. cit.*) for the neotropical cichlids through nevralgic, miologic and osteologic studies.

SUMÁRIO

	Página
AGRADECIMENTOS.....	vi
RESUMO	ix
ABSTRACT	x
LISTA DE ILUSTRAÇÕES	xiii
LISTA DE TABELAS	xiv
CAPÍTULO I: INTRODUÇÃO	
A. CICLÍDEOS: POPULARIDADE <i>VERSUS</i> AGRESSIVIDADE	1
B. HISTÓRIA DA SISTEMÁTICA.....	6
C. OBJETIVOS.....	19
CAPÍTULO II: MATERIAIS	
A. ABREVIATURAS.....	21
B. DESIGNAÇÃO GENÉRICA	21
C. PREPARAÇÃO DO MATERIAL EXAMINADO	21
D. MATERIAL EXAMINADO.....	22
E. LISTA DE MATERIAL EXAMINADO	22
▪ GRUPO EXTERNO.....	23
▪ GRUPO DE ESTUDO	23
CAPÍTULO III: MÉTODOS	
A. CARACTERES: DESCRIÇÕES E ESTADOS	26
B. LISTA DE CARACTERES	28
▪ MORFOLOGIA EXTERNA.....	28
▪ NEUROCRÂNIO.....	35
▪ PRÉ-MAXILA.....	37
▪ ESQUELETO BRANQUIAL.....	38
▪ SUSPENSÓRIO MANDIBULAR.....	40
▪ CINTURA PEITORAL.....	42

▪ SÉRIE INFRAORBITAL.....	43
▪ ELEMENTOS SUSTENTADORES DA NADADEIRA DORSAL.....	44
▪ ELEMENTOS SUSTENTADORES DA NADADEIRA ANAL.....	45
▪ ESQUELETO AXIAL	46
▪ ESQUELETO CAUDAL	49
C. ANÁLISE FILOGENÉTICA	50
CAPÍTULO IV: RESULTADOS	54
A. FILOGENIA.....	54
B. CLASSIFICAÇÃO	55
CAPÍTULO V: DISCUSSÃO E CONCLUSÃO.....	65
APÊNDICE A: TABELAS	69
APÊNDICE B: FIGURAS	71
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	87

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura	Página
1: Distribuição da família Cichlidae.	2
2: Diagrama das relações de parentesco entre os gêneros de ciclídeos neotropicais segundo REGAN (1906b).....	9
3: Diagrama das relações de parentesco entre os gêneros de ciclídeos neotropicais segundo MIRANDA-RIBEIRO (1915).....	11
4: Diagrama das relações de parentesco da família Cichlidae segundo CICHOCKI (1976).....	13
5: Relações filogenéticas de Cichlidae segundo OLIVER (1984).....	14
6: <i>Mesonauta</i> sp.....	72
7: " <i>Cichlasoma</i> " <i>atromaculatum</i>	72
8: " <i>Cichlasoma</i> " <i>nigrofasciatum</i>	73
9: " <i>Cichlasoma</i> " <i>meekei</i>	74
10: " <i>Cichlasoma</i> " <i>facetum</i>	74
11: Neurocrânio em vista lateral.....	75
12: Pré-maxila esquerda em vista lateral interna.....	76
13: Palatino em vista lateral.....	77
14: Pterigióforo dorsal em vista lateral.....	78
15: Pterigióforo anal em vista lateral.....	79
16: Costela pleural e hemapófise.....	80
17: Hemapófise.....	82
18: Topologias das relações filogenéticas entre clados da tribo Heroini.....	84
19: Cladograma de consenso estrito entre clados da tribo Heroini.....	85

LISTA DE TABELAS

Tabela	Página
1: Matriz polarizada de caracteres	70

CAPÍTULO I

INTRODUÇÃO

A. Ciclídeos: Popularidade *versus* Agressividade

A família Cichlidae, como relatado em KULLANDER (1986:5), possuía cerca de mil espécies, a maioria delas na África. Poucas espécies eram conhecidas de Madagascar, Sri Lanka, sul da Índia e Oriente médio. Cerca de cem espécies ocorriam no México, América Central e em ilhas do Caribe e, aproximadamente, duzentas e cinquenta distribuía-se nas regiões tropical e subtropical da América do Sul (v. **FIGURA 1** neste Capítulo). Após dez anos, a família conta com, aproximadamente, duzentas e oitenta espécies válidas na América do Sul, oitenta nas Américas do Norte e Central, novecentas na África e Oriente Médio, treze em Madagascar e três na Índia, totalizando, então, cerca de mil duzentas e noventa espécies segundo dados pessoais compilados em KULLANDER (1998:462, tabela 1). Isto documenta bem a grande diversidade do grupo e o seu rápido avanço taxonômico (v. KULLANDER, *op.cit.*:462, tabela 1, para informação adicional sobre o número de espécies e gêneros estimados atualmente para a família Cichlidae).

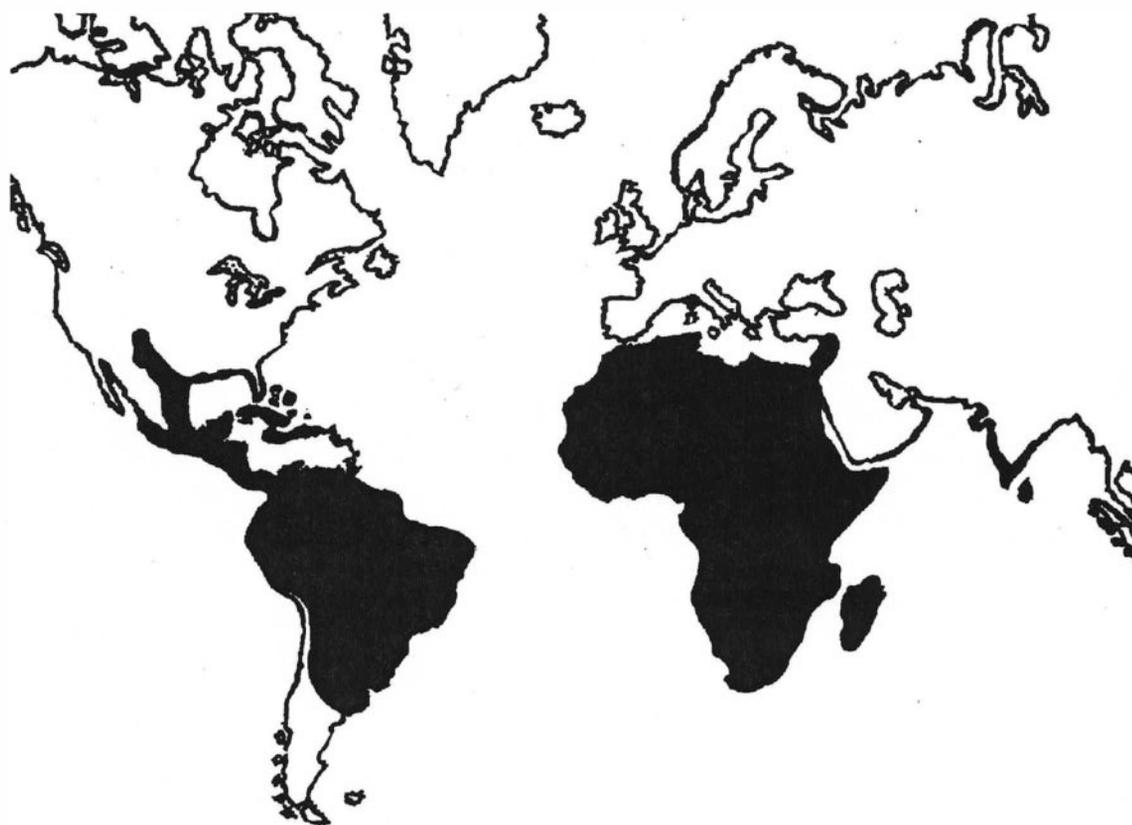


FIGURA 1: Distribuição da família Cichlidae. A distribuição é mostrada em negro.

NELSON (1994) reconhece a família como parte da superclasse Gnathostomata, que inclui os peixes com mandíbulas; classe Osteichthyes, na qual pelo menos parte do esqueleto é formado por ossos verdadeiros; subclasse Actinopterygii, na qual estão os chamados peixes de nadadeiras com raios, que possuem os radiais peitorais ligados ao complexo escápulo-coracóide; infraclasse Neopterygii, na qual os raios e seus respectivos suportes nas nadadeiras anal e dorsal são iguais em número; divisão Halecostomi, na qual interopérculo e supramaxila estão presentes, a maxila é móvel e há um supratemporal em cada lado do crânio; subdivisão Teleostei, como definido por PATTERSON & ROSEN (1977:126), possuindo placas dentíferas basibrânquiais não pareadas, pré-maxila móvel e arcos neurais urais alongados como uroneurais; superordem Acanthopterygii, como definido por ROSEN (1973:409), possuindo mudança na inserção do músculo *arcuum branchialum retractor* (RAB) do quarto, ou terceiro e quarto faringobranquiais, inteiramente para o terceiro faringobranquial, redução ou perda do quarto faringobranquial e sua respectiva placa dentífera, terceiro faringobranquial como principal elemento de suporte dentífero e, aumento na função de suporte do terceiro epibrânquial; e da ordem Perciformes, a mais diversificada de todas as ordens, compreendendo 150 famílias, 1367 gêneros e 7791 espécies, das quais 14 % ocorrem somente em água doce, e segundo LAUDER & LIEM (1983:163) tratando-se de um grupo polifilético, portanto nenhuma apomorfia podendo ser usada diagnosticamente. Cichlidae é ainda incluída entre os faringognatos (v. ROSEN & PATTERSON, 1990:9) por apresentar particularidades em seus aparelhos bucal, faringeano e esqueleto branquial como, por exemplo: a placa faringeana superior suporta um processo de articulação dorsal no terceiro faringobranquial que liga-se diretamente a uma apófise basicranial correspondente no paraesfenóide ou

paraesfenóide e basioccipital. Outra particularidade está na placa faringea inferior que funcionalmente torna-se uma estrutura única ligada ao *basicranium* por músculos dorsais dos arcos branquiais. Além disso, a placa faringea inferior passa a apresentar uma conspícua e contínua quilha ventral mediana e duas estruturas de suporte lateral. Nem todos os representantes da família Cichlidae possuem as particularidades da placa faringea inferior (e. g. *Cichla* sp.).

Como relatado em BAERENDS (1991:xiii) o conhecimento e relacionamento da família Cichlidae com os homens datam de tempos antigos demonstrado pelos espécimes de *Oreochromis niloticus* gravados em afrescos egípcios. Entretanto o reconhecimento de Cichlidae como unidade taxonômica só ocorreu no final do último século com GEORGE BOULENGER e seu *status* monofilético (*i. e.*, como grupo natural) só foi proposto, bem mais tarde, em STIASSNY (1981), sustentado, então, por cinco apomorfias. São elas:

1ª. Perda de uma associação estrutural maior entre as partes A_2 e A_w do músculo *adductor mandibulae* e a inserção muscular de uma grande seção ventral de A_2 sobre a extremidade posterior do processo ascendente do angulo-articular;

2ª. Presença de uma ampla cobertura cartilaginosa na margem anterior do segundo epibrânquial;

3ª. Presença de uma cabeça expandida no quarto epibrânquial;

4ª. Presença de microespinhos branquiais com forma e distribuição características nos arcos branquiais e

5ª. Músculo *transversus dorsalis anterior* dividido em três partes distintas (v. ANKER, 1978, é importante observar que o músculo *transversus dorsalis anterior sensu* STIASSNY em ANKER, *op. cit.* é denominado *musculi transversi dorsales* e está

divido em: *musculus transversus epibranchialis* 2 e 4 e, *musculus transversus pharyngobranchialis* 2).

CASCIOTTA & ARRATIA (1993b:197) propõe mais cinco apomorfias para corroborar o monofiletismo da família, a saber:

1^a. Presença, sobre a sagita do otólito, de um *pseudocolliculum* ântero-caudal que tem uma parte ventral longa e grossa que está separada da crista inferior por um sulco longo, fundo e afiado;

2^a. Saco cego extensível do estômago;

3^a. Saída esquerda do intestino anterior;

4^a. Primeira volta do intestino sobre o lado esquerdo e

5^a. Presença de uma *frayed zone* ou "região recortada" (tradução pessoal) formada de uma a sete concavidades rasas sobre a margem caudal da quarta placa faringea superior.

BAERENDS (*op. cit.*) acrescenta que até a 2^a guerra mundial os ciclídeos não eram populares em decorrência de seus hábitos agressivos e destrutivos com relação às plantas e peixes em geral, então, já observados em cativeiro. Essa pouca popularidade muda quando o estudo etológico da família começa a revelar as possíveis causas para estes "hábitos indesejáveis". Isto pode ser observado a partir de dois trabalhos, BAERENDS & BAERENDS-VAN ROON (1950) e FRYER & ILES (1972), reconhecidos como marcos sobre a literatura da família Cichlidae em KEENLEYSIDE (1991:xvi). O primeiro trata da descrição morfológica e comportamental de várias espécies de ciclídeos e, o segundo, sintetiza toda a informação, até então disponível, sobre a biologia e evolução dos ciclídeos encontrados nos lagos Victoria, Tanganyika, Malawi e alguns pequenos lagos do leste africano. Vários outros trabalhos com a família Cichlidae em outras áreas da biologia como, por exemplo, genética, bioquímica, parasitologia, fisiologia e

manejo de fazendas de pescagem explicam e justificam a popularidade para a família (e. g. VISCONTI *ET AL*, 1984; YANG *ET AL*, 1984; YEW & CHANG, 1984; PARISELLE, & EUZET, 1997 dentre outros).

Infelizmente, o aumento do interesse sobre ciclídeos e o interesse pesqueiro desmedido podem levar a cenários melancólicos. Um exemplo foi a introdução do centropomídeo *Lates niloticus* no lago Victoria (v. BAREL *ET AL*, 1991). O grande aumento desta espécie apoiado pela pesca comercial e consumidores de pescagem quase ocasionou a extinção de espécies endêmicas da subfamília Haplochrominae (v. KULLANDER, 1998:463) para esclarecimento do nome Haplochrominae em vez de Haplochromidae), sem possibilidades de retorno aos números naturais populacionais das espécies em risco (v. KEENLEYSIDE, *op. cit.*:xx). Este dramático evento, a destruição das condições naturais de um ecossistema constitui uma perda irreparável, especialmente para pesquisadores, que tentamos identificar os processos biológicos evolutivos dos organismos. Esse interesse também se reflete na aquarofilia mundial com a criação de livros e revistas especializados em ciclídeos (e. g. Deutsche Cichliden-Gesellschaft Information e Cichlidae (Ekeren)) e, até, clubes afins difundidos, principalmente, pela Europa.

B. História da Sistemática

Os primeiros peixes de água doce sul-americanos foram descritos em um tratado de medicina e de história natural publicado em 1648 e editado por JOHANNES DE LAET. Os autores da obra, dois médicos, WILHELM PISO e GEORG MARCGRAVE. Neste tratado MARCGRAVE contribui com uma seção, separada e paginada, intitulada *Historiae rerum naturalium Brasiliae*.... Tal seção dividida em oito partes traz na sua quarta parte, intitulada *De Piscibus Brasiliae*, cerca de cem espécies de peixes dos quais quase

metade de água doce (v. BÖHLKE *ET AL*, 1978:659 e MENEZES, 1992:18). Destas espécies, duas de ciclídeos do nordeste do Brasil são descritas em MARCGRAVE (1648): *Perca brasiliensis* BLOCH, 1792 (= *Crenicichla brasiliensis*) e uma espécie do gênero *Cichlasoma* que permanece, até hoje, não identificada (v. KULLANDER, 1998:463).

Talvez não fosse oportuno, para esta seção ou mesmo para este trabalho, falar sobre classificação ecológica para os peixes da família Cichlidae (*i. e.*, peixes das divisões primária, secundária e periférica, v. MYERS (1938) e BROWN & GIBSON (1983:294) para respectivas definição e discussão destas divisões). Entretanto, classificá-los neste parágrafo, é plenamente justificável se observarmos que historicamente tal classificação está relacionada à proposta inicial de sistemática para o grupo desde o início do século XIX com PELLEGRIN (1903:151) (v. seção CARACTÈRES MARINS DES CICHLIDÉS). Ciclídeos são peixes da divisão secundária, como citado por BROWN & GIBSON (*op. cit.*:294): "...aqueles ligeiramente tolerantes à água do mar mas não a preferindo..." (tradução pessoal). Esta leve afinidade pela água do mar observada por pesquisadores e/ou autores de espécies novas (*e. g.* CUVIER, CASTELNAU, QUOY, dentre outros) durante o século XIX, talvez, os tenha induzido a inserir e descrever espécies de ciclídeos como combinações do gênero *Chromis* CUVIER, 1817 que faz parte da família Pomacentridae, da qual todas as espécies são marinhas com exceção de duas, a saber: *Neopomacentrus taeniurus* e *Stegastes otophorus* (v. NELSON, 1994:385). PELLEGRIN (*op. cit.*:151) relata em AGASSIZ & AGASSIZ (1869:241) a segura analogia descrita entre os ciclídeos sul-americanos e certas famílias marinhas, a saber: Pomacentridae, Chaetodontidae, Scombridae e Sparidae. Tal procedimento atrasou o reconhecimento taxonômico da família Cichlidae para depois da metade do século XIX (v. PELLEGRIN (*op. cit.*:51)). Por este motivo, as descrições originais de espécies válidas de Cichlidae se reportam ao gênero *Chromis* como, por exemplo, *Chromis brasiliensis*

QUOY & GAIMARD, 1824 (= *Geophagus brasiliensis*) e *Chromis facetus* JENYNS, 1842 (= "*Cichlasoma*" *facetum*) (v. justificativa para a grafia, entre aspas, de "*Cichlasoma*" *facetum* na Seção B: Designação genérica no **CAPÍTULO II: MATERIAIS** ou mais adiante).

Em PELLEGRIN (*op. cit.*) aparece a primeira proposta de relação de parentesco para os gêneros da família Cichlidae. Tal obra foi dividida em duas partes, a primeira, tratando dos aspectos biológicos e anatômicos e, a segunda, dos taxonômicos, reservada à descrição de todos os gêneros e espécies que constituíam o grupo (PELLEGRIN, *op. cit.*:44). PELLEGRIN (*op. cit.*:162) através de chave indentada, que segundo PAPAVERO & MARTINS (1994:87) é a que melhor mostra as relações entre os diversos táxons tratados, construída a partir de caracteres de anatomia externa como, por exemplo, números de espinhos anais, forma dos dentes, preopérculo serrilhado dentre outros, sugere a afinidade entre os diversos gêneros de ciclídeos em geral.

Nos anos de 1905 e 1906, REGAN escreveu vários trabalhos que tratam dos ciclídeos americanos (e. g. REGAN, 1905a, b, c, d e REAGAN, 1906a, b). REGAN (1906b), encerrando a série também através de chave indentada construída a partir de caracteres de anatomia externa, onde são sugeridas relações de parentesco entre os diferentes gêneros de ciclídeos americanos constituindo, então, o primeiro dendrograma filogenético para os gêneros neotropicais (v. **FIGURA 2** neste Capítulo).

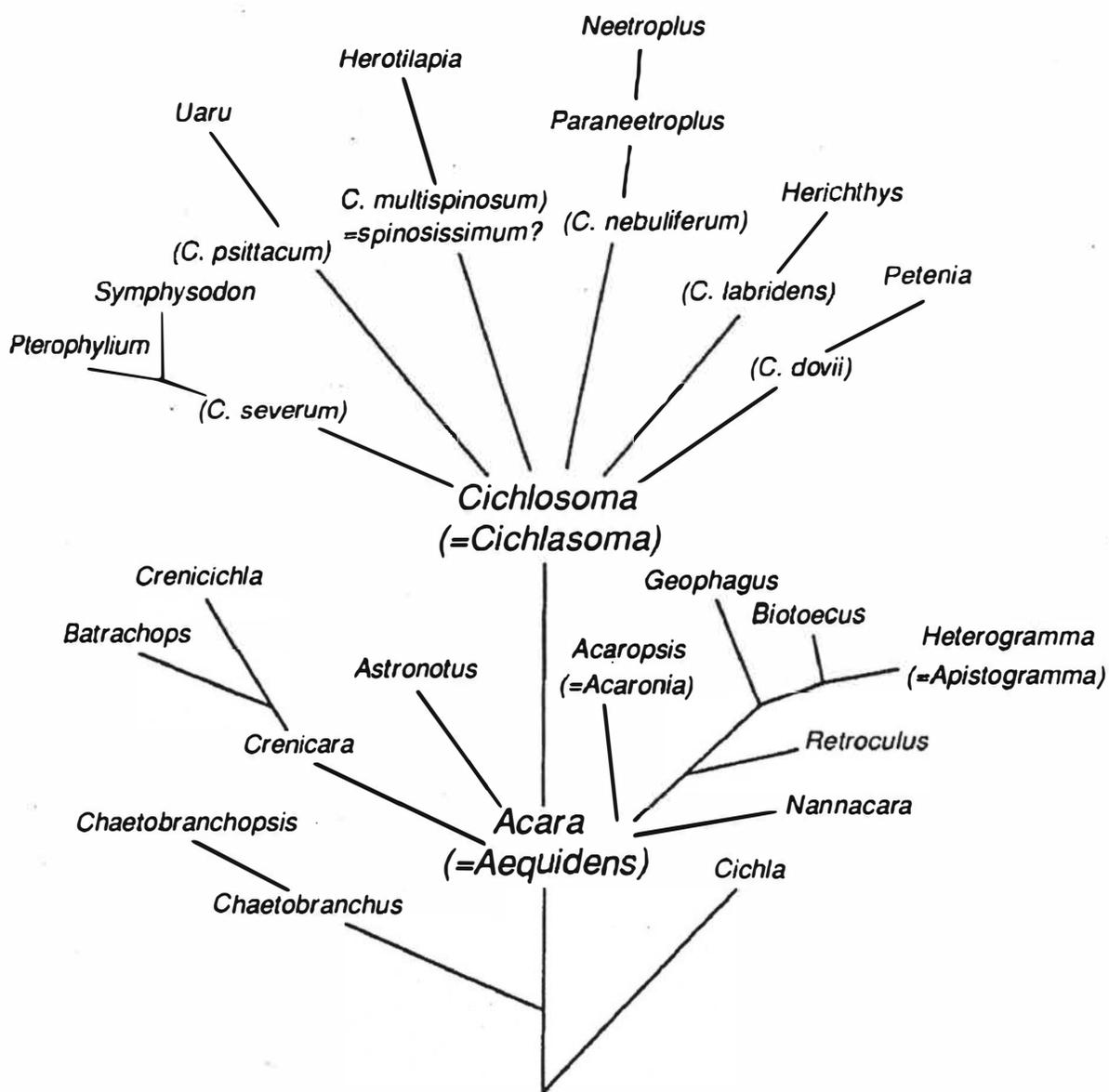


FIGURA 2: Diagrama das relações de parentesco entre os gêneros de ciclídeos neotropicais segundo REGAN (1906b). Reproduzido de STIASSNY (1991:17, figura 1.11).

Entre 1906 e 1976, vários trabalhos envolvendo ciclídeos neotropicais e seus aspectos ecológicos, comportamentais, fisiológicos e bioquímicos dentre outros, tomam como base as filogenia e classificação apresentadas por REGAN (1906b) pois nenhuma nova proposta filogenética ou de classificação foi apresentada neste período. A única exceção é a hipótese filogenética proposta por MIRANDA-RIBEIRO (1915) bastante distinta da de REGAN (1906b), como pode ser observada pela comparação dos dendrogramas mostrados nas **FIGURAS 2 e 3** neste Capítulo. Em nossa opinião, todos os caracteres apresentados por MIRANDA-RIBEIRO (*op. cit.*) na análise de sua hipótese filogenética para ciclídeos neotropicais são muito superficiais e sem fundamento para suportarem as novas relações de parentesco propostas para os gêneros *Pterophyllum*, *Chaetobranchus*, *Cichla*, dentre outros. Neste período predominaram a descrição de novas espécies e a revisão de gêneros (*e. g.* SCHULTZ, 1960, 1967; MACHADO-ALLISON, 1971, 1973; GOSSE, 1971, 1976).

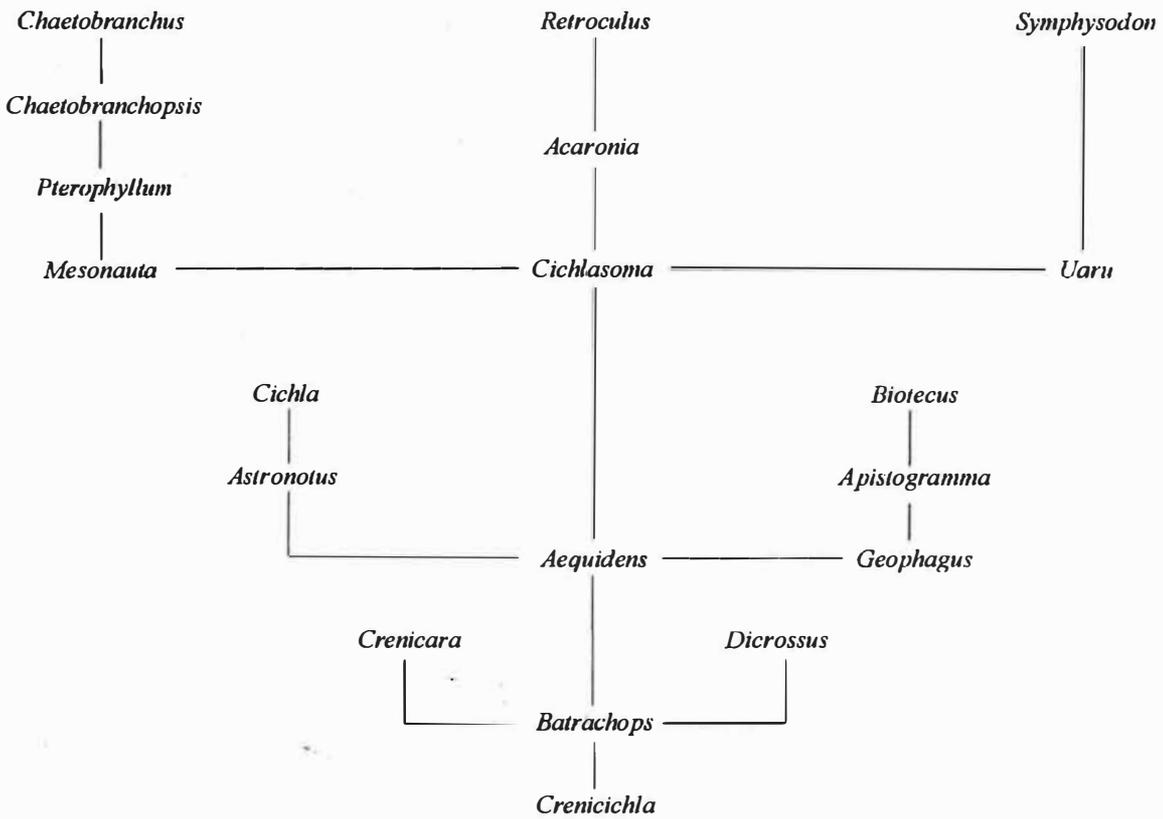


FIGURA 3: Diagrama das relações de parentesco entre os gêneros de ciclídeos neotropicais segundo MIRANDA-RIBEIRO (1915). Modificado de MIRANDA-RIBEIRO (*op. cit.*:6).

Apenas em CICHOCKI (1976) surgiu uma nova proposta para a filogenia da família Cichlidae como um todo, que se utilizou do método de compatibilidade de caráter (método que despreza a parcimônia cladística, v. CICHOCKI, *op. cit.*:11 e ESTABROOK, 1976). Nesta filogenia estão corroboradas algumas das hipóteses para os ciclídeos do Novo Mundo propostas por REGAN (1906b) como se pode ver da comparação entre as **FIGURAS 2 e 4** neste Capítulo que mostram, respectivamente, as relações de parentesco entre os gêneros de ciclídeos do Novo Mundo e para a totalidade da família Cichlidae. Os ciclídeos neotropicais foram, então, classificados em duas subfamílias: Cichlinae BONAPARTE, 1840 constituída do gênero *Cichla* SCHNEIDER, 1801 e Geophaginae HASEMAN, 1912 composta dos demais gêneros neotropicais (v. CICHOCKI, *op. cit.*:198).

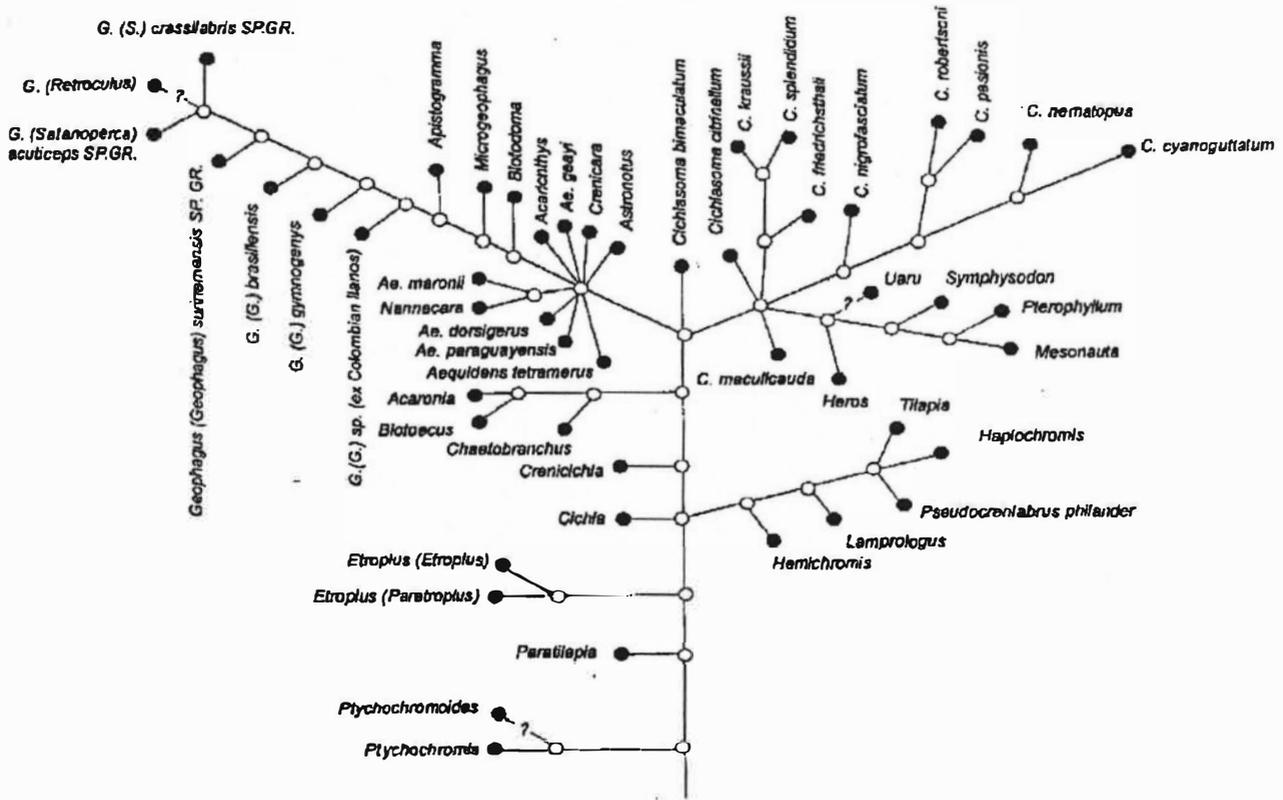


FIGURA 4: Diagrama das relações de parentesco da família Cichlidae segundo CICHOCKI (1976). Relações de parentesco incompletamente estudadas entre alguns táxons terminais aparecem indicadas com ?. Grupo de espécies é abreviado como SP. GR. Reproduzido de CICHOCKI (*op. cit.*:348, figura 1.43).

OLIVER (1984) propôs uma hipótese filogenética para a família Cichlidae, agora baseada na parcimônia, mas sem uma classificação correspondente. Nesta proposta o autor reconhece o gênero africano *Heterochromis* REGAN, 1922 e o neotropical *Cichla* SCHNEIDER, 1801 como os táxons mais primitivos dentre os grupos africano e neotropical, respectivamente. Esta hipótese ainda sugere que tais grupos não sejam monofiléticos. O cladograma proposto por OLIVER (*op. cit.*:42), reproduzido na **FIGURA 5** neste Capítulo, mostra o grupo africano (com exceção do gênero *Heterochromis* REGAN, 1922) como o mais derivado dentro a família Cichlidae, o que vai de encontro, a princípio, com a única subfamília africana estudada por KULLANDER (1998:487, figura 9): Pseudocrenilabrinae.

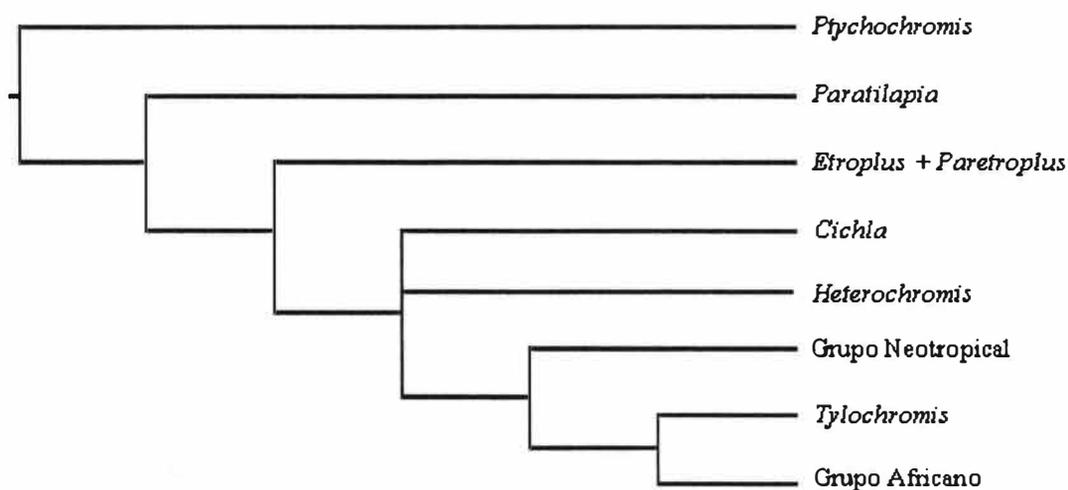


FIGURA 5: Relações filogenéticas de Cichlidae segundo OLIVER (1984).

Reproduzido de OLIVER (*op. cit.*:42, figura 2).

Várias revisões taxonômicas básicas fornecendo suporte à elaboração de hipóteses de parentesco e classificação dos ciclídeos sul-americanos foram sucessivamente apresentadas por KULLANDER (1980, 1983,1986) e KULLANDER & NIJSSEN (1989). Destes, KULLANDER (1983) trata da revisão dos gêneros *Cichlasoma* SWAINSON, 1839 e *Aequidens* EIGENMANN & BRAY, 1894. Esta revisão é de especial interesse pois afeta o status taxonômico de várias espécies que fazem parte do grupo de estudo em nosso trabalho e será apresentada, resumidamente, mais adiante.

KULLANDER (1986) propõe uma lista provisória para os ciclídeos sul-americanos dividida em três grupos, a saber: Gêneros *incertae sedis*, Geophagine e Cichlasomine. Segundo o autor estes grupos se apresentavam até então não monofiléticos e cada um deles tinha meramente o papel de prévia classificação como referência no estudo de morfologia geral.

STIASSNY (1991:34, caráter 18) reconhece o clado “Cichlasomine”, com a inclusão do gênero *Acaronia* que na lista provisória de KULLANDER (1986) faz parte do grupo Gêneros *incertae sedis*, como monofilético. O monofiletismo é sustentado pela presença de quatro poros no dentário que caracteriza o estado apomórfico do caráter número de poros no dentário proposto por KULLANDER (1983:265).

STIASSNY (1991:31) então divide o clado Cichlasomine em dois grupos, a saber: Cichlasomine Grupo A, supostamente monofilético (*i. e.*, sem nenhuma sinapomorfia que o sustente), e Cichlasomine Grupo B, monofilético sustentado por duas sinapomorfias:

1ª. O estado uni- ou tri-serial do caráter padrão de escamação pré-dorsal (*vs.* padrão irregular). Este caráter segue KULLANDER (1983:15 e 264).

2ª. O estado de desova em placa circular densa do caráter tipo de postura (*vs.* desova não circular). Este caráter segue LOISELLE in STIASSNY (1991:24).

Tais grupos estão compostos dos seguintes gêneros:

- Cichlasomine Grupo A: *Acaronia*, *Caquetaia*, “*Cichlasoma Amphilophus*”, “*C. Archocentrus*”, “*C.* *incertae sedis* (e. g. “*C.* *facetum*), “*C. Herichthys*”, “*C. Nandopsis*”, “*C. Paraneetroplus*”, “*C. Theraps*”, “*C. Thorichthys*”, *Hoplarchus*, *Heros*, *Herotilapia*, *Hypselecara*, *Mesonauta*, *Neetroplus*, *Pterophyllum*, *Symphysodon* e *Uaru*.

- Cichlasomine Grupo B: *Aequidens sensu stricto*, “*Aequidens*”, *Bujurquina*, *Cichlasoma sensu stricto*, *Laetacara*, *Nannacara* e *Tahuantinsuyoa*.

Duas explicações devem ser dadas para as grafias dos gêneros *Cichlasoma* e *Aequidens* citados acima. Primeira, as aspas, *sensu stricto* e *incertae sedis* acrescentados a estes nomes genéricos são decorrentes da revisão de KULLANDER (1983) já comentada anteriormente e que resumiremos no próximo parágrafo. A segunda, os nomes justapostos ao gênero *Cichlasoma* se referem às seções de REGAN (1905d) para as espécies da América Central, seguindo recomendação de KULLANDER (*op. cit.*:270).

Até KULLANDER (1983), os gêneros *Aequidens* EIGENMANN & BRAY, 1894 e *Cichlasoma* SWAINSON, 1839 contavam com trinta e cem espécies, respectivamente. Dentre as cem espécies do gênero *Cichlasoma* encontrava-se *C. facetum* (JENYNS, 1842). Sinapomorfias encontradas entre a espécie tipo do gênero *Cichlasoma*, *C. bimaculatum* (LINNAEUS, 1758), uma pequena parte das espécies deste gênero e a espécie *Aequidens portalegrensis* HENSEL, 1870 levaram KULLANDER (*op. cit.*) a rediagnosticar ambos os gêneros, revisando as espécies, então, neles incluídas. Os gêneros *Aequidens* EIGENMANN & BRAY, 1894 e *Cichlasoma* SWAINSON, 1839 foram então restritos a, respectivamente, oito e doze espécies apenas, denominados *Aequidens sensu stricto* e *Cichlasoma sensu stricto* e compostos das seguintes espécies: *A. tetramerus* (HECKEL, 1840) (espécie tipo); *A. pallidus* (HECKEL, 1840); *A. diadema*

(HECKEL, 1840); *A. metae* EIGENMANN, 1922; *A. uniocellatus* (CASTELNAU, 1855); *A. stollei* MIRANDA-RIBEIRO, 1918; *A. viridis* (HECKEL, 1840); *A. chimantanus* (INGER, 1956) e *Cichlasoma bimaculatum* (LINNAEUS, 1758) (espécie tipo); *C. taenia* (BENNETT, 1831); *C. orinocense* KULLANDER, 1983; *C. amazonarum* KULLANDER, 1983; *C. boliviense* KULLANDER, 1983; *C. orientale* KULLANDER, 1983; *C. dimerus* (HECKEL, 1840); *C. portalegrense* (HENSEL, 1870); *C. pusillum* KULLANDER, 1983; *C. sanctifranciscense* KULLANDER, 1983; *C. paranaense* KULLANDER, 1983 e *C. araguaiense* KULLANDER, 1983. As demais espécies de ambos os gêneros foram transferidas para outros gêneros ou excluídas sem serem incluídas em qualquer outro gênero, permanecendo, neste aspecto, taxonomicamente indefinidas ainda hoje. Por isso, são grafadas entre aspas ou como *incertae sedis*, seguindo KULLANDER (*op. cit.*:264) (v. Seção B: Designação genérica no **CAPÍTULO II: MATERIAIS**).

Voltando à classificação proposta por STIASSNY (1991:31), KULLANDER (1996:164) propõe que os clados Cichlasomine Grupos A e B, conhecidos informalmente até então como cichlasomines de escamas grandes e pequenas, sejam reconhecidos como os clados Heroine e Cichlasomine, respectivamente. O nome Heroine proposto pelo autor é justificado por um dos mais antigos nomes genéricos pertencente ao clado Cichlasomine Grupo A, o gênero *Heros* HECKEL, 1840. Esta proposta prevê a classificação sugerida por KULLANDER (1998:494) na qual os clados Cichlasomine e Heroine são explicitamente formalizados como as novas tribos Cichlasomatini e Heroini, respectivamente, ambas pertencentes à subfamília Cichlasomatinae (v. KULLANDER, *op. cit.*:463 para denominação de Cichlasomatinae em vez de Cichlasominae).

A atenção com fósseis da família Cichlidae (†) vem desde PELLEGRIN (1903:166) com a descrição do gênero †*Priscacara* COPE, 1877 composto de sete espécies do

Eoceno dos Estados Unidos. COUVERING (1982) fala de relatos fósseis para a família de há, pelo menos, trinta e seis milhões de anos atrás (*i. e.*, 36 Ma durante o Oligoceno da África, v. CASCIOTTA & ARRATIA, 1993b:198, tabela 1). Esta atenção com fósseis de ciclídeos se mantém, até hoje, demonstrada por trabalhos recentes (*e. g.* CASCIOTTA & ARRATIA, *op. cit.*, SILVA-SANTOS & SECIOSO SANTOS, 1993). CASCIOTTA & ARRATIA (*op. cit.*) propõe uma hipótese filogenética usando a metodologia cladística para os ciclídeos neotropicais fósseis e recentes. Nesta hipótese os clados Cichlasomine Grupos A e B de STIASSNY (1991) não são monofiléticos. SILVA-SANTOS & SECIOSO SANTOS (*op. cit.*) apresentam comparação minuciosa do fóssil †*Tremenbichthys pauloensis* (SHAEFER) com outros ciclídeos. Infelizmente o desconhecimento de informações recentes sobre ciclídeos pelos autores não permite, em nossa opinião, avaliar o status taxonômico do fóssil, o que concorda com KULLANDER (1998:469).

STIASSNY (1991:3) sugere que a origem da família Cichlidae e de outros grupos de Perciformes (*e. g.* famílias de labróides) aconteceu no início do Cretáceo e a diferenciação destes antes da separação dos fragmentos Gondwânicos (*i. e.*, há aproximadamente 100 Ma). Tal teoria se apoia no fato de que os fósseis mais antigos da família Cichlidae datados do Oligoceno (*i. e.*, aproximadamente 36 Ma, v. COUVERING, *op. cit.*) e do Eoceno (*i. e.*, aproximadamente 57 Ma, v. WOODWARD, 1939) já possuem a fisionomia e as numerosas características dentárias, altamente especializadas, dos ciclídeos modernos. Entretanto LUNDBERG (1998:64) rejeita esta hipótese não só para a família Cichlidae, indo na verdade além de Percomorpha, sustentado pela ausência de registro fóssil destes grupos há 100 Ma ao contrário de outros grupos (*e. g.* Ostariophysi). Nas palavras do autor com relação à família Cichlidae: "Postular tão antiga origem para um grupo de Perciformes altamente derivado nos coloca, outra

vez, face à questão do motivo da inexistência de relato mais antigo para ciclídeos nos registros fósseis." (tradução pessoal).

Encerramos este histórico da sistemática dos ciclídeos neotropicais indicando perspectiva futura no desenvolvimento de vários trabalhos em taxonomia e sistemática para o grupo. Taxonomicamente, esta previsão, baseada na enorme variedade de formas, tamanhos, padrões de colorido e comportamentais apresentada por seus representantes, resultará, sem dúvida, no reconhecimento de várias espécies novas. Sistemáticamente, esta previsão, apoiada na classificação duvidosa ainda hoje de alguns clados decorrentes de diagnoses frágeis (*i. e.*, aquelas sustentadas por grande número de caracteres homoplásticos), requererá grande trabalho no levantamento de caracteres diagnósticos não homoplásticos, particularmente na família Cichlidae que ao contrário da grande variedade morfológica externa apresenta grande homogeneidade interna como reconhecida por STIASSNY (1991:1): "Paradoxalmente, considerando a diversidade de formas e tamanhos, ciclídeos são muito conservativos em sua anatomia interna." (tradução pessoal).

C. Objetivos

São os seguintes:

1º. Testar o monofiletismo da nova tribo Heroini proposta por KULLANDER (1998:494).

2º. Testar o monofiletismo do complexo de espécies "*Cichlasoma*" *facetum*. A espécie "*Cichlasoma*" *facetum* (JENYNS, 1842), descrita originalmente para Maldonado (Uruguai) como *Chromis facetus* JENYNS, 1842, tem sido registrada para uma ampla área geográfica compreendendo Uruguai, Paraguai, sul e sudeste do Brasil. AUTRAN (1995) observou diferenças a partir de caracteres morfométricos levantados em

exemplares de inúmeras bacias hidrográficas isoladas naquela área de distribuição, sugerindo tratar-se, na verdade, de um grupo de espécies e denominado complexo de espécies “*Cichlasoma*” *facetum*. As espécies deste complexo diferem das demais espécies do gênero *Cichlasoma sensu stricto* por apresentarem seis a oito espinhos anais (vs. dois a seis espinhos anais), ausência de máculas no rosto ou na nuca (vs. presença de máculas frontal, opercular, pré-dorsal, pré-orbital, supra-orbital e na nuca, v. KULLANDER, 1983) e ausência de listra suborbital (vs. presença de listra suborbital, v. KULLANDER, *op.cit.*). É interessante notar que outros trabalhos taxonômicos sobre grupos multiespecíficos com área de distribuição semelhante a de “*Cichlasoma*” *facetum* já foram desenvolvidos como, por exemplo, o complexo *Crenicichla lepidota* (Teleostei: Cichlidae) com distribuição pelas bacias dos rios Paraguai e Paraná e bacias de rios costeiros do Rio Grande do Sul (v. KULLANDER, 1982); espécies da tribo Cynopoecilini (Cyprinodontiformes: Rivulidae) nas bacias costeiras entre o sul da Bahia e leste do Uruguai (v. COSTA, 1995:366); e o gênero *Mimagoniates* REGAN, 1907 (Teleostei: Characiformes, Characidae) nas bacias de rios costeiros do Brasil, desde o sul da Bahia até a lagoa dos Patos, e afluentes do rio Paraguai (v. WEITZMAN *ET AL*, 1988:414).

3º. Testar hipótese de parentesco entre os clados da tribo Heroini e o complexo de espécies “*Cichlasoma*” *facetum*.

CAPÍTULO II

MATERIAIS

A. Abreviaturas

(X), onde X=1,2,...: estado X do caráter.

a: material examinado preservado em etanol 70%.

CI: índice de consistência.

CP: comprimento padrão em milímetros. Medida horizontal feita da extremidade do lábio inferior até a borda posterior dos ossos hipurais.

d: material diafanizado preservado em glicerina 100%.

mtp cb4: medial toothplate of ceratobranchial 4.

RI: índice de retenção.

B. Designação genérica

"*Cichlasoma*" ou "C.": o nome entre aspas demonstra a posição indefinida (*incertae sedis*) do grupo atualmente que, antes da revisão de KULLANDER (1983), fazia parte do gênero *Cichlasoma* SWAINSON, 1839 (*i. e.*, *Cichlasoma sensu lato*).

C. Preparação do material examinado

De exemplares adultos preservados em etanol 70 % foram medidos seus respectivos CP (v. Seção A: Abreviaturas neste capítulo), como definido em AUTRAN (1995), e, posteriormente, corados ossos e cartilagens segundo as técnicas de diafanização de DINGERKUS & UHLER (1977) ou TAYLOR & VAN DYKE (1985).

A dissecação de tais exemplares forneceu as estruturas osteológicas utilizadas no levantamento da maioria dos caracteres. Os demais, relativos à morfologia externa e padrões de colorido, foram observados em exemplares preservados em etanol 70 % ou antes da aplicação das técnicas de diafanização acima citadas (v. Seção **B**: Lista de Caracteres no **CAPÍTULO III: MÉTODOS**).

D. Material examinado

Todo o material examinado encontra-se preservado em etanol 70 % ou glicerina 100 %, e é proveniente das seguintes instituições: Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH); Illinois Natural History Survey, Illinois (INHS); Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus (INPA); Laboratório de Ictiologia, Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (MCP); Museu de Zoologia de São Paulo, São Paulo (MZUSP); Laboratório de Ictiologia Geral e Aplicada da Universidade Federal do Rio de Janeiro - LIGA, Rio de Janeiro (UFRJ); Museum of Zoology of the University of Michigan, Ann Harbor (UMMZ); National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington (USNM).

E. Lista de material examinado

Todo o material examinado pertence à família Cichlidae, inclusive os escolhidos para grupo externo (v. Seção **A**: Caracteres: Descrições e Estados no **CAPÍTULO III: MÉTODOS**). A lista dos exemplares examinados segue o padrão: sigla da instituição de procedência e número na mesma, número total de exemplares no lote, número de exemplares examinados (d: diafanizado e preservado em glicerina 100%, a: preservado em etanol 70%); CP dos menor e maior exemplares examinados (v. Seção **A**:

Abreviaturas neste Capítulo); local da coleta (estado, cidade ou município, bacia hidrográfica, rio da coleta, coordenadas geográficas); coletor(es), data da coleta (dia-mês-ano).

Grupo Externo:

Táxons da América do Sul: Brasil: *Acaronia nassa*: INPA 7611, 5, 1(d) e 2(a); 54,15-75,45; estado de Rondônia, Cadeias do Jamari, bacia do rio Jamari, igarapé Jatuarana, 5 km a montante UHE Sumuel; G. M. Santos, 10-X-1985. *Geophagus brasiliensis*: UFRJ 0005, 19, 2(d) e 17 (a); 21,85-67,80; estado de Minas Gerais, Ipatinga, córrego Braúna; W. Costa, 28-III-1990. **Peru:** *Cichlasoma bimaculatum*: MZUSP 16197, 4, 1(d) e 3(a); 35,55-43,30; Ivita, Pucallpa, Loreto; H. Ortega, 16-XI-1975.

Grupo de Estudo:

Táxons da América do Sul: Brasil: Complexo de espécies *Cichlasoma facetum*: *Cichlasoma facetum*: MCP 16565, 40, 3(d) e 37(a); 25,20-55,40; estado do Rio Grande do Sul, Caxias do Sul, arroio e açude na chácara do Seminário de Fazenda Souza; R. E. Reis & alunos, 19-XI-1993 / N. sp. 2: UFRJ 1918, 4, 1(d) e 3(a); 29,40-71,50; estado de Santa Catarina, Nova Veneza, açude perto do rio São Bento; F. Bockmann, 06-III-1990 / N. sp. 3: UFRJ 2242, 3, 1(d) e 2(a); 50,40-61,15; estado do Paraná, Curitiba, represa de Vassouras; R. M. Castro, 12-II-1977 / N. sp. 14: UFRJ 0823, 5, 1(d) e 4(a); 31,70-64,90; estado do Rio de Janeiro, Silva Jardim, riacho afluente do rio São João; W. Costa, C. Bizerril, R. Sachsse, U. Neira & E. Vicente, 10-VII-1991. *Heros* sp.: MZUSP 8508, 6, 1(d) e 2(a); 55,10-71,35; estado do Pará, Santarém, igarapé afluente da margem esquerda do rio Mapiri; Expedição Permanente à Amazônia, 25-XII-1967.

Hypselecara coryphaenoides: MZUSP 32748, 10, 1(d) e 2(a); 43,55-57,15; estado do Amazonas, Anavilhanas, rio Negro; M. Goulding, VI-1980. *Mesonauta acora*: UFRJ 1453, 12, 1(d) e 11(a); 36,45-61,35; estado de Goiás, São Miguel do Araguaia, buritizal 21 km S de São Miguel do Araguaia; W. Costa, E. Vicente, M. Britto, R. D'Arrigo & F. Autran, 28-VIII-1993. *Mesonauta festivus*: UFRJ 4122, 7, 2(d) e 5(a); 14,10-70,80; estado do Amazonas, município de Parintins, bacia do rio Amazonas, margem do lago Zé-Açu, junto à comunidade Bom-Socorro; C. Figueiredo & C. Codeço, 13-IX-1996. *Pterophyllum* sp.: UFRJ 4133, 4, 3(d) e 1(a); 49,70-58,50; material de aquário; sem coletor, sem data. *Symphysodon* sp.: UFRJ 4845, 1, 1(d); 77,45; material de aquário; sem coletor, sem data. *Uaru amphiacanthoides*: INHS 65617, 2, 1(d); 79,85; estado do Amazonas, lago de Janauacá (drenagem do rio Amazonas); P. B. Bayley, 08-VI-1977. **Venezuela**: *Caquetaia kraussii*: MZUSP 27946, 32, 1(d) e 2(a); 38,30-62,20; Guarico, Fundo Masaguaral, ponte sobre o rio Caracol; R. P. Vari, 19-I-1983.

Táxons da América Central: **Guatemala**: *Cichlasoma meeki*: UMMZ 143914, 80, 1(d) e 7(a); 49,80-101,90; Peten, arroio Subin, Santa Teresa, 13 mi S e um pouco O de La Libertad, afluente dos rios de La Pasion e Usumacinta (pequeno canal lateral); Hubbs, van der Schalie & Taintor, 02-IV-1935. *C. nigrofasciatum*: UMMZ 188081, 108, 1(d) e 9(a); 39,35-64,65; Suchitepequez, arroio Agua Caliente na rodovia 2A, km 130, 2 km N de rio Bravo (drenagem do Pacífico); Rosen, Bailey & Dorion, 30-III-1968. *C. octofasciatum*: UMMZ 143964, 52, 1(d) e 7(a); 38,45-68,65; Peten, saída de Laguna de Petenxil (afluente da Laguna de Peten); Hubbs & van der Schalie, 20-II-1935. *Petenia splendida*: UMMZ 144121, 72, 1(d) e 7(a); 43,15-107,15; Peten, Laguna de Peten ao longo do campo de pouso CNA, próximo do meio da costa sul do braço sul do lago; Hubbs & van der Schalie, 08-II-1935.

Nicarágua: *Cichlasoma citrinellum*: FMNH 5964, 57, 1(d) e 4(a); 75,20-121,95; Manágua, lago Manágua; S. E. Meek, sem data. **Panamá:** *Herichthys atromaculatum*: USNM 298573, 17, 1(d) e 14(a); 25,65-110,70; Panamá, rio Cuadi próximo a Sasardi; sem coletor, 19-III-1967.

CAPÍTULO III

MÉTODOS

A. Caracteres: Descrições e Estados

Todo o estudo morfo-osteológico e as figuras, que ilustram alguns dos caracteres, foram concebidos em lupas estereoscópicas Leica Zoom 2000 e Zeiss Stemi SV6 com câmara clara.

No levantamento de caracteres foram utilizados vinte táxons baseado exclusivamente na morfologia externa e observação anatômica de estruturas osteológicas, a saber: neurocrânio; pré-maxila; esqueletos branquial, axial e caudal; cintura peitoral, série infraorbital e elementos sustentadores das nadadeiras dorsal e anal, o que resultou num total de 29 caracteres dos quais caracteres miológicos (incluindo ligamentos e articulações), neurálgicos ou viscerais (*e. g.* caracteres 55, 56 e 74, respectivamente, em KULLANDER, 1998:479, 480 e 482) não fazem parte.

A presente análise esta baseada em 24 caracteres listados e discutidos por KULLANDER (1998) e em cinco caracteres inéditos. Os caracteres extraídos da análise de Kullander (*op. cit.*) são aqueles que se mostraram pertinentes ao grupo presentemente estudado, com distribuição consistente com a presente análise. Ressalta-se que uma série de caracteres listados por KULLANDER (*op. cit.*), não decisivos para a topologia de hipóteses prévias no que diz respeito aos grupos aqui abordados, foram excluídos da presente análise. Isto ocorreu em duas situações. Na primeira, os caracteres anteriormente propostos não apresentaram distribuição compatível com as observações conduzidas durante o presente estudo, encontrando-se mesmo inconsistências a nível de grupos externos e de outros grupos de Cichlidae aqui não analisados. São os seguintes

caracteres: 1 a 4; 6; 8; 13 a 17; 20; 22; 26 a 28; 35; 41 e 42; 44; 51; 60; 63; 65; 68; 77 a 79; 83 e 84; 87 e 90 (numeração segundo KULLANDER, *op. cit.*).

Em outros casos (*e.g.* caráter 48) as estruturas anteriormente descritas simplesmente não foram encontradas, sugerindo-se que há polimorfismos ainda não determinados, ou que os caracteres foram baseados em observações equivocadas ou exemplares com anomalias morfológicas.

Hoje limitados a um apertado cronograma visando ao cumprimento dos prazos estabelecidos, temos como objetivo em etapa imediatamente posterior à defesa da presente tese, analisar detalhadamente caracteres hoje abandonados, com o intuito de resgatar alguma informação útil, ainda que com distribuição entre táxons distinta de propostas de outros autores.

A codificação dos estados dos caracteres para cada táxon terminal de nosso trabalho é apresentada na matriz polarizada de caracteres na **TABELA 1** no **APÊNDICE A: TABELAS**. Nesta lista, cada caráter vem acompanhado de referência bibliográfica pertinente e/ou de respectiva(s) figura(s), quando necessária(s); estados (*i. e.*, [0], [1], [2], *etc.*); CI e RI individuais no cladograma de consenso (*v.* KLUGE & FARRIS, 1969 e FARRIS, 1989b) para definição de CI e RI, respectivamente, e Seção **A: Abreviaturas** no **CAPÍTULO II: MATERIAIS**); e de comentários, quando necessários, sobre sua polarização e/ou adoção de nomenclatura morfo-osteológica proposta por determinado autor. No texto, elementos referem-se aos raios e espinhos ou raios moles e raios duros preferidos por alguns autores. É importante observar que a referência bibliográfica e/ou figuras que acompanham cada caráter ou estados de caráter, respectivamente, são indicações de estudos já feitos por determinado autor não implicando, necessariamente, que estes autores tenham descrito ou analisado tais caracteres à luz da filogenia (*sensu* HENNIG).

A polarização dos estados de caracteres se faz pelo método de comparação com grupos externos, segundo MADDISON *ET AL* (1984), utilizando como referência o mais recente estudo de filogenia dos ciclídeos neotropicais: KULLANDER (1998). Baseado na árvore de consenso estrito plotada em KULLANDER (*op. cit.*:487, figura 9) que mostra o grupo de estudo em nosso trabalho, a tribo Heroini, se observam as seguintes relações de parentesco: Cichlasomatinae grupo-irmão de Geophaginae, Cichlasomatini + Heroini grupo-irmão de Acaroniini e Cichlasomatini grupo-irmão de Heroini. Podemos simplificar a notação acima da seguinte forma: (Cichlasomatinae + Geophaginae) ou, ainda, (((Cichlasomatini + Heroini) Acaroniini) Geophaginae). Justificado, então, pelo grau de parentesco demonstrado por tais relações adotam-se como representantes do grupo externo em nosso trabalho, os táxons: *Geophagus brasiliensis* (*i. e.*, Geophaginae) *Acaronia nassa* (*i. e.*, Acaroniini) e *Cichlasoma bimaculatum* (*i. e.*, Cichlasomatini), por exemplo (v. AMORIM, 1997:51 e 227 para discussão de escolha de grupos externos). Apesar de nosso trabalho se utilizar de três táxons para compor o grupo externo (*i. e.*, não utilizar o ancestral hipotético) na matriz polarizada de caracteres (v. TABELA 1 no APÊNDICE A: TABELAS), no texto dos caracteres (v. Seção B: Lista de Caracteres , a seguir) sugere-se o estado do caráter no nó do grupo externo (v. MADDISON *ET AL*, *op. cit.*) caso o leitor opte pela construção do ancestral hipotético como grupo externo na matriz polarizada de caracteres.

B. Lista de Caracteres

Morfologia Externa, caracteres 1-10

1. Padrão de escamação pré-dorsal.

[0], irregular; [1], uni-serial; [2], tri-serial (CI= 50 ; RI= 0).

Caráter modificado de KULLANDER (1983:15 e 264). KULLANDER (*op. cit.*:264) propõe dois grupos segundo o tamanho e número de escamas: um, com grande número de escamas pequenas, e outro, com número reduzido de escamas grandes. Três padrões para o segundo grupo são estabelecidos: uni-serial, tri-serial e estocástico. No uni-serial, oito escamas preenchem a linha média pré-dorsal até atingirem a origem da nadadeira dorsal; no tri-serial, estão presentes quatro escamas anteriores dispostas como no modelo uni-serial e as quatro posteriores, agora, são substituídas por duas fileiras de escamas pareadas até atingirem a origem da nadadeira dorsal e, no estocástico, em que nove ou mais escamas estão dispostas irregularmente ao longo da linha média na nuca. KULLANDER (*op. cit.*:264) considera os padrões uni- e tri-serial como estados apomórficos do caráter padrão de escamação pré-dorsal. Entretanto nas palavras de KULLANDER (*op. cit.*:265): "o padrão estocástico inclui uma grande variedade de modelos decorrente da dependência deste com o tamanho das escamas e comprimento da região de escamação da nuca, e não é um estado de caráter *per se*." (tradução pessoal). Por outro lado, KULLANDER (1998:483, caráter 80) utiliza como estado de caráter plesiomórfico a disposição irregular das escamas, comumente, pequenas. Em nossa opinião, tal procedimento pode vir a incluir o grupo do qual fazem parte espécimens com número reduzido de escamas grandes e padrão estocástico, além de todo o grupo formado por espécimens com grande número de escamas pequenas. Por isso, o procedimento utilizado para polarizar o caráter e atribuir seus estados aos táxons terminais foi o da observação topológica (*i. e.*, arranjo espacial) das escamas sem a preocupação com o tamanho ou número de escamas. Nos três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho está presente o padrão irregular de escamação pré-dorsal (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). Propõe-se, então, que este padrão seja o estado plesiomórfico deste

caráter. Segue, então, que no [0] as escamas dispõem-se irregularmente sem um padrão definido de escamação pré-dorsal; no [1] as escamas preenchem a linha média pré-dorsal até atingirem a origem da nadadeira dorsal enquanto que no [2] as escamas anteriores estão dispostas como no modelo uni-serial e as posteriores, agora, são substituídas por duas fileiras de escamas pareadas até atingirem a origem da nadadeira dorsal. O [1] e o [2] são mostrados, respectivamente, em KULLANDER (1986:309, figura 136; *op. cit.*:324, figura 153).

2. Número de raios na nadadeira peitoral.

[0], entre quinze e dezoito; [1], entre doze e catorze (CI= 33; RI= 75).

Caráter modificado de KULLANDER (1998:483, caráter 85). O caráter 85, originalmente proposto em KULLANDER (*op. cit.*:483), está baseado em classes modais para distinguir a redução de raios peitorais em muitos ciclídeos, especialmente em Cichlasomatini e Heroini (v. KULLANDER, *op. cit.*:487, figura 9). No entanto, tais modas se sobrepõem devido às estreitas classes propostas. A definição e utilização destas estreitas classes modais é função do grande número de exemplares examinados de cada táxon terminal na filogenia dos ciclídeos neotropicais proposta por KULLANDER (*op. cit.*), o que não é o caso em nosso trabalho. Então, baseado nas contagens observadas no reduzido número de exemplares examinados, uma nova distribuição mais ampla foi sugerida para os estados do caráter. Os três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho não fornecem informação decisiva no nó do grupo externo (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, o estado de caráter no nó do grupo externo é ambíguo). KULLANDER (*op. cit.*:483, caráter 85) propõe, baseado nas altas contagens de raios peitorais encontradas nos táxons que compõe o grupo externo, que o grande número de raios peitorais caracterize o estado plesiomórfico deste caráter.

3. Número de espinhos na nadadeira anal.

[0], três ou quatro; [1], entre cinco e nove (CI= 100; RI= 100).

Caráter clássico na taxonomia e sistemática de ciclídeos. Segue da sinopse de gêneros em PELLEGRIN (1903:162) que tanto os dentes (*i. e.*, tipo e quantidade) como o número de espinhos anais se mostram essenciais na construção da chave identada de identificação dos ciclídeos do Novo e Velho Mundos. Após estudos sobre o número de espinhos anais (*v.* KULLANDER, 1989:250, 1996:166), este autor propõe, então, em KULLANDER (1998:483, caráter 82) os estados do caráter como adotados acima. Os três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho apresentam quatro ou menos espinhos anais (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). Propõe-se, então, que o número de quatro ou menos espinhos anais caracterize o estado plesiomórfico deste caráter, o que concorda com a polarização adotada por KULLANDER (*op. cit.*:483, caráter 82).

4. Número total de elementos na nadadeira anal.

[0], entre onze e quinze; [1], entre dezesseis e vinte; [2], entre vinte e um e vinte e nove; [3], maior ou igual a trinta (CI= 60; RI= 60).

Caráter clássico na taxonomia e sistemática de ciclídeos presente em PELLEGRIN (1903). KULLANDER (1998:483) propõe, então, o caráter 81 no qual os estados do caráter estão relacionados com a altura do corpo (*i. e.*, grandes contagens são proporcionais à maior altura do corpo). Os três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho apresentam o número total de elementos (*i. e.*, espinhos e raios) na nadadeira anal entre onze e quinze (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). Propõe-se, então, que a classe de onze a quinze elementos na nadadeira anal caracterize o estado plesiomórfico deste caráter, o que concorda com a polarização adotada por KULLANDER (*op. cit.*:483, caráter 81).

5. Nadadeira dorsal.

[0], sem mácula na base dos raios; [1], com mácula na base dos raios (CI= 50; RI= 0).

TREVAWAS (1983:4) reconhece esta mácula na nadadeira dorsal como: *tilapia-mark*. Tal mácula é negra, localizada na junção da região com espinhos e raios na base da nadadeira dorsal, envolvida por uma zona clara ou amarela que está presente, usualmente, em jovens e em algumas espécies, também, no adulto. No entanto esta mácula não está restrita somente aos gêneros *Tilapia*, *Oreochromis*, *Sarotherodon* e *Danakilia* e, também, ocorre em gêneros do Novo Mundo. A ausência desta mácula foi observada nos três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). Propõe-se, então, que a ausência desta mácula caracterize o estado plesiomórfico deste caráter, o que concorda com a polarização adotada por KULLANDER (1998:484, caráter 91). A mácula é mostrada em KULLANDER (1986:417, prancha XXIV, figura 1).

6. Extremidade da nadadeira pélvica.

[0], arredondada: raio médio um pouco maior que os mais externos e internos; [1], pontiaguda: primeiro raio bem maior que os demais raios internos, geralmente o ramo mais externo do primeiro raio é bastante alongado (CI= 20; RI= 55).

Caráter modificado de KULLANDER (1998:483, caráter 86). O caráter 86, originalmente proposto em KULLANDER (*op. cit.*:483), possui o [2] que está relacionado com a maioria dos gêneros da subfamília Geophaginae e não com os grupos externo e de estudo em nosso trabalho: a tribo Heroini (*v.* KULLANDER, *op. cit.*:487, figura 9). Embora ambos os estados estejam presentes nos táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho, o estado de caráter no nó do grupo externo é decisivo segundo MADDISON *ET AL* (*op. cit.*). Dentro do grupo externo em nosso trabalho somente o táxon

externo mais distante, *Geophagus brasiliensis*, possui nadadeira pélvica arredondada o que sugere que este estado caracterize o estado plesiomórfico deste caráter, o que concorda com a polarização adotada por KULLANDER (1998:483, caráter 86). Os [0] e [1] são mostrados, respectivamente, nas **FIGURAS 7 e 6** no **APÊNDICE B: FIGURAS**.

7. Nadadeira caudal.

[0], sem mácula ou ocelo; [1], com mácula ou ocelo simétricos aos lobos caudais; [2], com mácula ou ocelo no lobo caudal superior (CI= 40; RI= 66).

Caráter modificado de KULLANDER (1998:483, caráter 88). O caráter 88, originalmente proposto em KULLANDER (*op. cit.*:483), foi modificado para incluir o [2] observado em algumas espécies do gênero "*Cichlasoma*". Dois estados distintos estão presentes nos três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho e não fornecem informação decisiva no nó do grupo externo (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, o estado de caráter no nó do grupo externo é ambíguo). Levando-se em consideração a filogenia apresentada em KULLANDER (*op. cit.*:487, figura 9) e a sua respectiva matriz de caracteres em KULLANDER (*op. cit.*:470, tabela 2) nas quais a subfamília africana Pseudocrenilabrinae mostra-se mais basal que a neotropical Cichlasomatinae e, que todos os ciclídeos africanos carecem da mácula ou ocelo na nadadeira caudal (*v.* KULLANDER, *op. cit.*:483, caráter 88), infere-se que a ausência de mácula na nadadeira caudal caracterize o estado plesiomórfico deste caráter. Os [1] e [2] são mostrados, respectivamente, nas **FIGURAS 8 e 6** no **APÊNDICE B: FIGURAS**.

8. Subopérculo.

[0], imaculado; [1], maculado (CI= 100; RI= 100).

Esta mácula aparece na região póstero-superior do subopérculo. O subopérculo imaculado foi observado nos três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo

externo). Tal mácula também está ausente nas subfamílias mais basais que a subfamília Cihlasomatinae (v. KULLANDER, 1998:487, figura 9) da qual faz parte o grupo de estudo em nosso trabalho: a tribo Heroini. Propõe-se, então, que o subopérculo imaculado caracterize o estado plesiomórfico deste caráter. O [1] é mostrado na **FIGURA 9** no **APÊNDICE B: FIGURAS**.

9. Listra em Y.

[0], ausente; [1], presente (CI= 100; RI= 100).

Esta listra origina-se na região póstero-superior do opérculo e sobe em direção à região superior da cabeça tangenciando a região posterior da órbita quando, então, bifurca-se na região superior da cabeça. Seu aspecto assemelha-se ao da letra Y. Esta listra não está presente nos três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). Tal listra também está ausente nas subfamílias mais basais que a subfamília Cihlasomatinae (v. KULLANDER, 1998:487, figura 9) da qual faz parte o grupo de estudo em nosso trabalho: a tribo Heroini. Propõe-se, então, que a ausência da listra em Y caracterize o estado plesiomórfico deste caráter. O [1] é mostrado na **FIGURA 10** no **APÊNDICE B: FIGURAS**.

10. Ilha amorfa.

[0], ausente; [1], presente (CI= 100; RI= 100).

Trata-se de uma região de coloração amarelada ou ouro velho que tem como limite as primeiras barras negras, transversais e longitudinal, do corpo. Por estar circunscrita por estas barras lhe coube a denominação de ilha. Amorfa vem do fato de que a ilha não possui uma forma definida por ser dependente do grau de pigmentação das barras transversais e longitudinais que lhe modifica o tamanho e a forma (*i. e.*, a ilha amorfa tem sua superfície modificada em função do “humor” do

indivíduo). A ilha amorfa está ausente nos três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). Ela também está ausente nas subfamílias mais basais que a subfamília Cihlasomatinae (v. KULLANDER, 1998:487, figura 9) da qual faz parte o grupo de estudo em nosso trabalho: a tribo Heroini. Propõe-se, então, que a ausência da ilha amorfa caracterize o estado plesiomórfico deste caráter. O [1] é mostrado na **FIGURA 10** no **APÊNDICE B: FIGURAS**.

Neurocrânio, caracteres 11-12

11. Junção mesetmóide / vomer.

[0], com sutura; [1], sem sutura (CI= 33; RI= 0).

Caráter segue KULLANDER (1983:40). No [0] o mesetmóide que apresenta dois processos, um, esquerdo e, outro, direito, liga-se rostralmente ao vomer e lateralmente aos etmóides laterais. A ausência destes processos mesetmoidais no [1] não permite a ligação com o vomer e o que resta é a ligação exclusiva do mesetmóide com os etmóides laterais. Os três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho apresentam processos mesetmoidais e, conseqüentemente, possuem sutura mesetmóide / vomer (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). Portanto, sugere-se que a presença de sutura mesetmóide / vomer caracterize o estado plesiomórfico deste caráter, o que concorda com a polarização adotada por KULLANDER (1998:476, caráter 31) e CASCIOTTA & ARRATIA (1993b:220, caráter 2). Os [0] e [1] são mostrados, respectivamente, em KULLANDER & NIJSSEN (1989:103, figura 47; *op. cit.*:180, figura 98).

12. Crista frontal.

[0], não atinge a extremidade posterior da crista supra-occipital; [1], atinge a extremidade posterior da crista supra-occipital (CI= 100; RI= 100).

A crista frontal caracteriza-se como uma projeção póstero-dorsal do frontal que posteriormente une-se estreitamente à crista supra-occipital. Esta, por sua vez, caracteriza-se como, também, uma projeção póstero-dorsal, porém do occipital e liga-se, anteriormente, estreitamente à crista frontal. O aumento gradativo do ramo pré-maxilar *ascending arm*; definido em BAREL *ET AL* (1976:206), mostrado em BAREL *ET AL* (*op. cit.*:208, figura 23.C) e na **FIGURA 12.A** no **APÊNDICE B: FIGURAS** como *asc. arm*; estende posteriormente a crista frontal, que serve de apoio ao ramo, até o estado de caráter limite quando atinge a extremidade posterior da crista supra-occipital sobrepondo-a completamente (*e. g. Caquetaia kraussii* e *Petenia splendida*, v. CASCIOTTA & ARRATIA, 1993b:220, caráter 5). Nestes táxons, diferente de outros em que o ramo pré-maxilar *ascending arm* é curto e se encaixa numa diminuta concavidade, uma longa calha de apoio, que suporta o ramo pré-maxilar *ascending arm*, estende-se até atingir a extremidade posterior da crista supra-occipital. Esta calha sobrepõe ambas as cristas frontal e supra-occipital (v. CICHOCKI, 1976:59, caráter 3 para discussão mais detalhada sobre a calha de apoio do ramo pré-maxilar *ascending arm*). Os três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho não apresentam o prolongamento da crista frontal até a extremidade da crista supra-occipital (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). Tal prolongamento também está ausente nas subfamílias mais basais que a subfamília Cihlasomatinae (v. KULLANDER, 1998:487, figura 9) da qual faz parte o grupo de estudo em nosso trabalho: a tribo Heroini. Portanto, sugere-se que o não prolongamento da crista frontal até a extremidade da crista occipital caracterize o estado plesiomórfico deste caráter. Os [0] e

[1] são mostrados, respectivamente, nas **FIGURAS 11.B e 11.A** no **APÊNDICE B: FIGURAS**.

Pré-maxila, caracteres 13-14

13. Ramo pré-maxilar *dentigerous arm*.

[0], com processo pouco conspícuo ou ausente; [1], com processo conspícuo (CI= 50; RI=50).

Caráter segue CASCIOTTA & ARRATIA (1993a:5). O ramo pré-maxilar *dentigerous arm*, definido em BAREL *ET AL* (1976:206), é mostrado em BAREL *ET AL* (*op. cit.*:208, figura 23.C) e na **FIGURA 12.B** no **APÊNDICE B: FIGURAS** como *dentig. arm*. O processo, quando presente, localiza-se na região média posterior do ramo pré-maxilar *dentigerous arm*. Os três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho não apresentam este processo (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). Portanto, sugere-se que o processo pouco conspícuo ou ausente caracterize o estado plesiomórfico deste caráter. Tal polarização segue CASCIOTTA & ARRATIA (*op. cit.*:29) que a propõe baseada na ausência deste processo na maioria dos ciclídeos do Novo Mundo. Os [0] e [1] são mostrados, respectivamente, em CASCIOTTA & ARRATIA (*op. cit.*:7, figuras 3.B e 3.C).

14. Ramo pré-maxilar *dentigerous arm*.

[0], distribuição dentígera alcançando a extremidade do ramo pré-maxilar *dentigerous arm*; [1], distribuição dentígera não alcança a extremidade do ramo pré-maxilar *dentigerous arm* (CI= 33; RI= 3).

Caráter modificado de CICHOCKI (1976:70, caráter 18). O ramo pré-maxilar *dentigerous arm*, definido em BAREL *ET AL* (1976:206), é mostrado em BAREL *ET AL* (*op. cit.*:208, figura 23.C) e na **FIGURA 12.B** no **APÊNDICE B: FIGURAS** como

dentig. arm. O caráter 18, originalmente proposto em CICHOCKI (*op. cit.*:70), baseado na fração alveolar do ramo pré-maxilar *dentigerous arm* ocupada pelos dentes pré-maxilares, foi modificado para apresentar uma forma simplificada dos estados do caráter baseada, exclusivamente, na distribuição dentígera total ou parcial no ramo pré-maxilar *dentigerous arm*. Embora ambos os estados estejam presentes nos táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho, o estado de caráter no nó do grupo externo é decisivo segundo MADDISON *ET AL* (*op. cit.*). A polarização para este caráter segue CICHOCKI (*op. cit.*:70, caráter 18) que propõe, baseado nos grupos externos, a distribuição dentígera alcançando a extremidade do ramo pré-maxilar *dentigerous arm* como o estado plesiomórfico deste caráter. Os [0] e [1] são mostrados, respectivamente, nas **FIGURAS 12.A e 12.B** no **APÊNDICE B: FIGURAS**.

Esqueleto Branquial, caracteres 15-17

15. Número de concavidades na quarta placa faríngeana superior.

[0], entre quatro e seis concavidades na sua extremidade posterior; [1], três concavidades na sua extremidade posterior; [2], duas concavidades na sua extremidade posterior; [3], uma concavidade em sua extremidade posterior (CI= 60; RI= 71).

Caráter segue CASCIOTTA & ARRATIA (1993a:19). Estas concavidades são rasas e preenchidas por muitos dentes diminutos unicuspidados e localizadas em região na extremidade posterior da quarta placa faríngeana superior denominada pelos autores acima como *frayed zone* ou "região recortada" (tradução pessoal). Tais concavidades são mostradas em CASCIOTTA & ARRATIA (1993a:20, figuras 12.A e 12.C) e CASCIOTTA & ARRATIA (1993a:21, figuras 13.A, 13.B, 13.C e 13.D). KULLANDER (1998:475, caráter 21) modifica o caráter 17, então, proposto por CASCIOTTA & ARRATIA (1993b:223). O caráter 17, originalmente proposto por CASCIOTTA & ARRATIA

(1993b:223), baseado em duas ou mais concavidades para o estado plesiomórfico e uma para o apomórfico, foi modificado a fim de diferenciar gêneros tradicionalmente reconhecidos segundo KULLANDER (1998:475, caráter 21). KULLANDER (*op. cit.*:475, caráter 21) propõe, então, cinco estados para o caráter dos quais quatro são adotados acima. O estado excluído, definido pela classe de dez a dezoito concavidades que ocorre no gênero africano *Sarotherodon*, não ocorre nos grupos externo ou de estudo em nosso trabalho: a tribo Heroini. Dois estados distintos estão presentes nos três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho e fornecem informação decisiva no nó do grupo externo (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, o estado de caráter no nó do grupo externo é decisivo). A polarização deste caráter segue KULLANDER (*op. cit.*:475, caráter 21) que propõe, baseado no grupo externo, o número de quatro a seis concavidades na extremidade posterior da quarta placa faringeana superior como o estado plesiomórfico deste caráter.

16. Placa faringeana inferior.

[0], com perfil posterior em V; [1], com perfil posterior aproximadamente reto; [2], com perfil posterior sinuoso (CI= 100; RI= 100).

Caráter segue PELLEGRIN (1903). Este caráter enfoca o perfil da região mediana póstero-ventral da placa faringeana inferior ou quinto ceratobranquial como preferem alguns autores. Tais perfis são mostrados em PELLEGRIN (*op. cit.*:58, figuras 4, 5, 6 e 7). KULLANDER (1998:475, caráter 19) propõe, então, os estados do caráter como adotados acima em função da especialização alimentar dos táxons terminais examinados. Os três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho apresentam o perfil posterior da placa faringeana inferior sinuoso (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). A polarização deste caráter segue KULLANDER (*op. cit.*:475, caráter 19) que propõe, baseado no grupo

externo, o perfil posterior da placa faríngea inferior em V como o estado plesiomórfico deste caráter. Os [0], [1] e [2] são mostrados, respectivamente, em PELLEGRIN (*op. cit.*:59, figuras 5 e 4; *op. cit.*:60, figura 6.1).

17. Quarto ceratobranquial.

[0], com placas dentígeras; [1], sem placas dentígeras (CI= 50; RI= 0).

Caráter segue CICHOCKI (1976:92, caráter 39). Este caráter investiga a presença de placas dentígeras, confluentes aos rastros branquiais externos, na região mediana do quarto ceratobranquial. Embora ambos os estados estejam presentes nos táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho, o estado de caráter no nó do grupo externo é decisivo segundo MADDISON *ET AL* (*op. cit.*). A polarização para este caráter segue CICHOCKI (*op. cit.*:92, caráter 39) que propõe, baseado nos grupos externos, a presença de placas dentígeras no quarto ceratobranquial como o estado plesiomórfico deste caráter (v. CICHOCKI, *op. cit.*:93, caráter 39 e KULLANDER, 1998:474, caráter 12 para discussão sobre as formas de perda e redução das placas dentígeras no quarto ceratobranquial). O [1] é mostrado em CICHOCKI (*op. cit.*:309, figuras 1.21.A, 1.21.B e 1.21.C). Nestas figuras as placas dentígeras sobre o quarto ceratobranquial aparecem abreviadas como *mtp cb4* (v. Seção A: Abreviaturas no **CAPÍTULO II: MATERIAIS**).

Suspensório Mandibular, caracteres 18-19

18. Número de aberturas do canal *lateralis* no dentário.

[0], quatro ou cinco, a quarta abertura da série (a partir da anterior) presente;

[1], três ou quatro, a quarta abertura da série (a partir da anterior) ausente (CI= 100; RI= 100).

Caráter segue KULLANDER (1986:49). KULLANDER (1998:479, caráter 45) propõe, então, os estados do caráter como adotados acima. Embora ambos os estados estejam presentes nos táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho, o estado de caráter no nó do grupo externo é decisivo segundo MADDISON *ET AL* (*op. cit.*). A polarização para este caráter segue KULLANDER (*op. cit.*:479, caráter 45) que propõe, baseado nos grupos externos, o número de quatro ou cinco aberturas no canal do dentário (com a quarta sempre presente) como o estado plesiomórfico deste caráter. Os [0] e [1] são mostrados, respectivamente, em KULLANDER (1986:49, figuras 13.I e 13.J).

19. Palatino.

[0], com a sua *anterior palatine dermal splint* maior que a sua *endochondral shaft of palatine*; [1], com a sua *anterior palatine dermal splint* menor ou igual a sua *endochondral shaft of palatine* (CI= 33; RI= 60).

Caráter modificado de CICHOCKI (1976:71, caráter 19). As estruturas do palatino *anterior palatine dermal splint* e *endochondral shaft of palatine*, definidas em CICHOCKI (*op. cit.*:71, caráter 19), são mostradas em CICHOCKI (*op. cit.*:284, figura 1.12) e na **FIGURA 13** no **APÊNDICE B: FIGURAS** como *ds* e *s*, respectivamente. O caráter 19, originalmente proposto em CICHOCKI (*op. cit.*:71), trata da conexão palatino-ectopterigóide. Tal caráter foi modificado pela exclusão da informação relativa ao posicionamento relativo do ectopterigóide frente ao palatino pois esta interação, ainda, carece de estudo mais detalhado (v. KULLANDER, 1998:479, caráter 50). Os três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho não fornecem informação decisiva no nó do grupo externo (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, o estado de caráter no nó do grupo externo é ambíguo). Uma vez que a *anterior palatine dermal splint* maior que a *endochondral shaft of palatine* ocorra em dois dos táxons externos mais distantes em nosso trabalho, propõe-se que a *anterior palatine*

dermal splint maior que a *endochondral shaft of palatine* caracterize o estado plesiomórfico deste caráter, o que concorda com a polarização adotada por CICHOCKI (*op. cit.*:71, caráter 19) baseada no grupo externo. Os [0] e [1] são mostrados, respectivamente, nas **FIGURAS 13.A e 13.B** no **APÊNDICE B: FIGURAS**.

Cintura Peitoral, caráter 20

20. Pós-cleitro distal.

[0], com processo anterior ausente; [1], com processo anterior presente (CI= 25; RI= 50).

Caráter segue CICHOCKI (1976:96, caráter 43). KULLANDER (1998:479, caráter 49) modifica o caráter 43, então, proposto por CICHOCKI (*op. cit.*:96). O caráter 43, originalmente proposto em CICHOCKI (*op. cit.*:96), baseado exclusivamente na presença ou ausência de processo anterior no pós-cleitro distal como adotado acima, foi modificado, então, para incluir os seguintes estados apomórficos: presença de processo anterior longo ou curto no pós-cleitro distal. Embora ambos os estados estejam presentes nos táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho, o estado de caráter no nó do grupo externo é decisivo segundo MADDISON *ET AL* (*op. cit.*). A polarização para este caráter segue KULLANDER (*op. cit.*:479, caráter 49) e CICHOCKI (*op. cit.*:96, caráter 43) que propõem, baseados nos grupos externos, a ausência do processo anterior no pós-cleitro distal como o estado plesiomórfico deste caráter. Os [0] e [1] são mostrados, respectivamente, em KULLANDER (1986:253, figura 109) e KULLANDER & NIJSSEN (1989:185, figura 105).

Série Infraorbital, caracteres 21-22

21. Infraorbitais.

[0], ossículos da série pós-lacrimal sem expansão laminar pósterio-ventral;
 [1], alguns dos ossículos da série pós-lacrimal com expansão laminar pósterio-ventral;
 [2], todos os ossículos da série pós-lacrimal com expansão laminar pósterio-ventral
 (CI= 33; RI= 42).

Caráter modificado de CICHOCKI (1976:98, caráter 45). O caráter 45, originalmente proposto em CICHOCKI (*op. cit.*:98), trata da configuração dos ossículos infraorbitais associada com neuromastos. KULLANDER (1998:478, caráter 43) modifica o caráter 45 originalmente proposto por CICHOCKI (*op. cit.*:98) excluindo a informação relativa aos neuromastos e incluindo a cada um dos estados a forma dos dois primeiros infraorbitais da série pós-lacrimal. Somente a informação relativa à expansão laminar pósterio-ventral nos ossículos da série pós-lacrimal foi observada em nosso trabalho pois a forma dos dois primeiros infraorbitais da série pós-lacrimal não mostrou diferença nos táxons terminais examinados. Embora ambos os estados estejam presentes nos táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho, o estado de caráter no nó do grupo externo é decisivo segundo MADDISON *ET AL* (*op. cit.*). A polarização para este caráter segue KULLANDER (*op. cit.*:478, caráter 43) que propõe, baseado no grupo externo, a ausência da expansão laminar pósterio-ventral dos ossículos da série pós-lacrimal como o estado plesiomórfico deste caráter. Os [0], [1] e [2] são mostrados, respectivamente, em KULLANDER (1986:49, figuras 13.A e 13.C; *op. cit.*: 247, figura 102) e GREENWOOD (1985:147, figura 9).

22. Primeiro infraorbital ou lacrimal.

[0], comprimento aproximadamente igual à altura; [1], comprimento menor que a altura; [2], comprimento maior que a altura (CI= 50; RI= 33).

Caráter segue CICHOCKI (1976:104, caráter 46). Este é o caráter 40 de KULLANDER (1998:478). Embora ambos os estados estejam presentes nos táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho, o estado de caráter no nó do grupo externo é decisivo segundo MADDISON *ET AL* (*op. cit.*). A polarização para este caráter segue CICHOCKI (*op. cit.*:104, caráter 46) e KULLANDER (*op. cit.*:478, caráter 40) que propõem, baseados nos grupos externos, a igualdade entre altura e comprimento do lacrimal como o estado plesiomórfico deste caráter. Os [0], [1] e [2] são mostrados, respectivamente, em CICHOCKI (*op. cit.*:315, figura 1.24.G), CICHOCKI (*op. cit.*:319, figura 1.24.U) e CICHOCKI (*op. cit.*:317, figura 1.24.P).

Elementos Sustentadores da Nadadeira Dorsal, caráter 23

23. Primeiro pterigióforo dorsal.

[0], sem processo espinho-basal; [1], com processo espinho-basal (CI= 100; RI= 100).

Este processo dirigido anteriormente aparece na região superior do primeiro pterigióforo dorsal a qual serve de base à articulação com primeiro espinho dorsal. A ausência deste processo foi observada nos três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). Uma vez que nenhuma informação sobre o estado deste caráter é conhecida em táxon mais basal que *Geophagus brasiliensis* na filogenia apresentada para a família Cichlidae em KULLANDER (1998:487, figura 9) nem em qualquer outro trabalho consultado e, a ausência deste processo ocorra em todos os táxons do grupo externo em nosso trabalho, propõe-se que a ausência deste processo caracterize o estado plesiomórfico deste caráter. Os [0] e [1] são mostrados, respectivamente, nas **FIGURAS 14.B e 14.A** no **APÊNDICE B: FIGURAS**.

Elementos Sustentadores da Nadadeira Anal, caracteres 24-25

24. Número de pterigióforos anais associado à primeira hemapófise ou primeiro espinho hemal.

[0], um ou dois; [1], três ou quatro; [2], cinco ou seis; [3], sete (CI= 50; RI= 50).

Caráter segue CICHOCKI (1976:113, caráter 53). Este é o caráter 72 de KULLANDER (1998:482) no qual os [2] e [3] são transformados num único estado de classe 5 a 7. Os três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho apresentam um ou dois pterigióforos anais associado(s) à primeira hemapófise (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). A polarização para este caráter segue CICHOCKI (*op. cit.*:113, caráter 53) e KULLANDER (*op. cit.*:482, caráter 72) que propõem, baseados nos grupos externos, a classe de um ou dois pterigióforos anais associado(s) à primeira hemapófise como o estado plesiomórfico deste caráter. Os pterigióforos anais associados ao primeiro espinho vertebral hemal são mostrados em KULLANDER (1983:62, figura 29) e em KULLANDER (1989:244, figura 22).

25. Primeiro pterigióforo anal.

[0], monótono; [1], dilatado anteriormente (CI= 50; RI= 0).

Este caráter enfoca a região ântero-ventral do primeiro pterigióforo anal. Tal região apresenta quando dilatada o aspecto de quilha. A ausência desta quilha ou da dilatação ântero-ventral do primeiro pterigióforo anal foi observada nos três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). Uma vez que nenhuma informação sobre o estado deste caráter é conhecida em táxon mais basal que

Geophagus brasiliensis na filogenia apresentada para a família Cichlidae em KULLANDER (1998:487, figura 9) nem em qualquer outro trabalho consultado e, a ausência desta quilha ocorra em todos os táxons do grupo externo em nosso trabalho, propõe-se que a ausência da dilatação ântero-ventral do primeiro pterigióforo anal caracterize o estado plesiomórfico deste caráter. Os [0] e [1] são mostrados, respectivamente, nas **FIGURAS 15.B e 15.A** no **APÊNDICE B: FIGURAS**.

Esqueleto Axial, caracteres 26-28

26. Número de ossos pré-dorsais.

[0], três; [1], dois; [2], um (CI= 100; RI= 100).

Caráter modificado de CICHOCKI (1976:107, caráter 50). O caráter 50, originalmente proposto em CICHOCKI (*op.cit.*:107), foi modificado para incluir o [0], presença de três ossos pré-dorsais, observado em nosso trabalho em "*Cichlasoma citrinellum*" e, excluir o estado de caráter que define a ausência de ossos pré-dorsais observada em *Gymnogeophagus balzanii* e *Crenicichla saxatilis*, que não fazem parte do grupo de estudo em nosso trabalho: a tribo Heroini. Dois estados distintos estão presentes nos três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho e fornecem informação decisiva no nó do grupo externo (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, o estado de caráter no nó do grupo externo é decisivo). Tanto CICHOCKI (*op. cit.*:107, caráter 50) como KULLANDER (1998:481, caráter 66) concordam que a presença de dois ossos pré-dorsais é, aparentemente, o estado plesiomórfico para ciclídeos e que um ou nenhum osso pré-dorsal são condições apomórficas. Entretanto, dentre todas as famílias sugeridas como grupos externos, mais relacionadas com a família Cichlidae e examinadas em CICHOCKI (*op. cit.*), a saber: Banjosidae, Embiotocidae, Labridae, Lethrinidae, Nemipteridae, Pomacentridae, Pomadasyidae e Sparidae, somente Labridae

não possui três ossos pré-dorsais (v. CICHOCKI, *op. cit.*:107, caráter 50) o que indicaria tal número como o estado plesiomórfico deste caráter. A justificativa destes autores em adotar a presença de dois ossos pré-dorsais como o estado plesiomórfico na polarização deste caráter é a variabilidade exibida no número de ossos pré-dorsais em algumas espécies de ciclídeos do Novo Mundo, como as do gênero "*Cichlasoma*", e em formas africanas (v. VANDEWALLE, 1971). Tal variabilidade pode exibir um, dois ou três ossos pré-dorsais e nas palavras de CICHOCKI (*op. cit.*:107, caráter 50) a presença do terceiro elemento é a aquisição de uma nova estrutura: "Quando presente, o terceiro elemento pré-dorsal é invariavelmente um novo elemento em vez de uma estrutura primitiva." (tradução pessoal). Baseado na impossibilidade atual de se testar esta variabilidade pelo número reduzido de exemplares disponíveis para exame, no número de ossos pré-dorsais presentes nas famílias relacionadas com ciclídeos e no número observado no espécime examinado de "*Cichlasoma citrinellum*", propõe-se que o terceiro elemento pré-dorsal defina o estado plesiomórfico deste caráter em vez de dois como proposto por CICHOCKI (*op. cit.*:107, caráter 50). Os [1] e [2] são mostrados, respectivamente, em STIASSNY (1991:28, figuras 1.18.b e 1.18.a).

27. Última costela pleural.

[0], sobre a penúltima ou última vértebra abdominal; [1], sobre a primeira ou seguintes vértebras caudais (CI= 100; RI= 100).

Caráter segue KULLANDER (1983:48). Este é o caráter 69 proposto em KULLANDER (1998:481). As costelas pleurais aparecem adjacentes às basapófises (*i. e.*, processos transversais laterais localizados nas vértebras abdominais). Entretanto estas costelas podem estar presentes em vértebras caudais em alguns gêneros de ciclídeos (*e. g.* *Mesonauta*). Uma costela pleural e sua respectiva basapófise são mostradas em KULLANDER (1983:56, figura 29). Os três táxons que compõem o grupo

externo em nosso trabalho apresentam a última costela pleural sobre a penúltima ou última vértebra abdominal (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). A polarização para este caráter segue KULLANDER (1998:481, caráter 69) que propõe, baseado no grupo externo, a última costela pleural sobre a penúltima ou última vértebra abdominal como o estado plesiomórfico deste caráter. Os [0] e [1] são mostrados, respectivamente, nas **FIGURAS 16.A e 16.B** no **APÊNDICE B: FIGURAS**.

28. Hemapófises anteriores ou espinhos hemais anteriores.

[0], sem modificação; [1], parte proximal dos dois primeiros espinhos hemais relativamente comprimidas lateralmente; [2], parte proximal dos dois primeiros espinhos hemais fortemente comprimidas lateralmente, com a extremidade posterior da primeira hemapófise ligada à extremidade anterior da segunda; [3] parte proximal dos quatro primeiros espinhos hemais fortemente comprimidas lateralmente, com as extremidades destas quatro hemapófises unidas; [4], parte proximal dos cinco primeiros espinhos hemais fortemente comprimidas lateralmente, com as extremidades destas cinco hemapófises unidas (CI= 66; RI= 50).

Caráter modificado de CICHOCKI (1976:115, caráter 55). O caráter 55 de CICHOCKI (*op. cit.*:115) foi modificado a fim de excluir as informações referentes à bexiga natatória e retificar o estado E definido em CICHOCKI (*op. cit.*:115, caráter 55). Este é o caráter 71 utilizado em KULLANDER (1998:481) que reúne todos os estados apomórficos adotados acima num único com a classe de 2 a 5 hemapófises anteriores expandidas, com pelo menos duas delas em contato. O exame de um exemplar de *Symphysodon* sp. mostrou que as cinco primeiras hemapófises estão fortemente comprimidas lateralmente em vez de oito (*v.* CICHOCKI, *op. cit.*:115, caráter 55). Tal caráter aponta as expansões laminares posteriores dos espinhos hemais das

primeiras vértebras caudais e o grau de justaposição entre eles. Estas expansões caracterizam os Heroini que apresentam os corpos mais altos (v. KULLANDER, 1998:481, caráter 71). Os espinhos hemais anteriores sem modificação foram observados nos três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, este estado é decisivo no nó do grupo externo). A polarização para este caráter segue CICHOCKI (*op. cit.*:115, caráter 55) e KULLANDER (*op. cit.*:481, caráter 71) que propõem, baseados nos grupos externos, os espinhos hemais anteriores sem modificação como o estado plesiomórfico deste caráter. Os [0], [1], [2] e [3] são mostrados, respectivamente, nas **FIGURAS 16.A, 17.A., 16.B e 17.B** no **APÊNDICE B: FIGURAS**.

Esqueleto Caudal, caráter 29

29. Número de vértebras contidas no pedúnculo caudal.

[0], maior ou igual a um *centrum* mais meio; [1], menor que meio *centrum* (CI= 25; RI= 57).

Caráter segue KULLANDER (1983:56). KULLANDER (1998:482) propõe, então, o caráter 73 no qual o [1], dos três estados relacionados com a contagem de vértebras no pedúnculo caudal, foi excluído pois não está presente nos táxons que compõem os grupos externo e de estudo em nosso trabalho. Algumas definições devem ser feitas para esclarecer ao leitor sobre como foi realizada a contagem de vértebras no pedúnculo caudal em nosso trabalho e deixar claro possíveis diferenças entre nossas contagens e as da literatura citada que não expõe claramente tais definições. Primeira, cada vértebra é composta de dois *centra* e cada *centrum* é mostrado em WEITZMAN (1962:70, fig. 14). Segunda, a última vértebra caudal em nosso trabalho refere-se à *first caudal vertebra*, definida em KULLANDER (1983:56) como a fusão dos *centra* pré-ural e ural, é mostrada

em KULLANDER (*op. cit.*:63, fig. 30) como *pul+pu*. E, finalmente, terceira, o pedúnculo caudal é definido como a menor distância horizontal entre duas retas paralelas, perpendiculares ao eixo longitudinal do corpo que passem, respectivamente, pela base do último raio anal e pelo final da penúltima vértebra caudal (*i. e.*, a penúltima vértebra caudal em nosso trabalho é aquela anterior à *first caudal vertebra*). Os três táxons que compõem o grupo externo em nosso trabalho não fornecem informação decisiva no nó do grupo externo (*i. e.*, segundo MADDISON *ET AL*, *op. cit.*, o estado de caráter no nó do grupo externo é ambíguo). A polarização para este caráter segue KULLANDER (*op. cit.*:482, caráter 73) que propõe, baseado no grupo externo e na maioria dos ciclídeos, o alto número de vértebras contidas no pedúnculo caudal como o estado plesiomórfico deste caráter.

C. Análise Filogenética

A metodologia utilizada para testar a hipótese de monofiletismo do complexo de espécies "*Cichlasoma*" *facetum* e as relações de parentesco deste com clados da tribo Heroini é da Sistemática Filogenética. Concebida em 1950 por WILLI HENNIG, originalmente escrita em alemão (v. HENNIG, 1950), e só traduzida para o inglês em 1966 (v. HENNIG, 1966), também é conhecida como escola Cladística ou Cladismo. De uma forma resumida e objetiva, procura utilizar caracteres compartilhados pelos táxons de interesse para formar grupos naturais ou monofiléticos utilizando-se sempre do princípio da parcimônia. Consequentemente, a partir de HENNIG (1966), a sistemática, que até então baseava-se numa abordagem essencialista dos organismos (*i. e.*, orientando-se pela escola lineana), passou a ser fundamentada no conhecimento evolutivo destes (v. AMORIM, 1997:xv).

O conjunto de caracteres, listados e comentados anteriormente na Seção B: Lista de Caracteres, forneceu a matriz polarizada de caracteres apresentada na TABELA 1 no APÊNDICE A: TABELAS. Esta matriz, através de tratamento computacional que será descrito a seguir, deu origem às árvores filogenéticas ou cladogramas apresentados nas FIGURAS 18 e 19 no APÊNDICE B: FIGURAS. Um procedimento computacional se fez necessário em nosso trabalho pois o número de táxons terminais, em torno de vinte, implica num aumento considerável no número de cladogramas igualmente mais parcimoniosos (*e. g.* FELSENSTEIN, 1977) e, por isso, a confecção manual destes poderia se tornar trabalhosa ou quase impossível segundo FITZHUGH (1989). Na construção destes cladogramas foi utilizado o programa HENNIG86 versão 1.5, desenvolvido por FARRIS (1988), juntamente com o TREE GARDENER 2.2, um editor de matriz e visualizador de árvores filogenéticas desenvolvido por RAMOS (1997), e o WINCLADA para mapear e otimizar caracteres. Todos os caracteres multi-estados (*i. e.*, aqueles cujas séries de transformação apresentam mais que dois estados) foram codificados no TREE GARDENER 2.2 desabilitando a opção "additive" (*i. e.*, estes são tratados como "não-ordenados" ou "não-aditivos" ou, ainda, "maximamente conectados" segundo terminologia proposta por SLOWINSKI, 1993).

Muitos são os algoritmos para gerar árvores filogenéticas a partir de uma matriz polarizada de caracteres. Estes algoritmos, que fazem parte do programa HENNIG86 versão 1.5 e TREE GARDENER 2.2, podem ser classificados nas categorias de métodos exatos ou métodos heurísticos. Em ambos os programas acima, estes métodos estão disponíveis, respectivamente, sob o comando *ie*, do inglês "implicit enumeration", e suas variantes *ie** e *ie-*, que através de uma busca exaustiva fornecem a(s) árvore(s) igualmente mais parcimoniosa(s) ou; sob os comandos *hennig* e *mhennig* com suas respectivas variações *hennig** e *mhennig**, que analisam as informações da matriz

polarizada de caracteres de forma superficial e não exaustiva como nos métodos exatos e, por isso, nem sempre geram as árvores igualmente mais parcimoniosas (v. FARRIS, 1988:seção 13) para detalhes sobre os métodos e suas combinações). É necessário lançar mão dos métodos heurísticos quando o tempo de busca pelos métodos exatos se torne crítico (*i. e.*, o tempo de busca, por exemplo, levar dias). Esta dilatação no tempo de busca do(s) cladograma(s) mais parcimonioso(s) em matrizes polarizadas de caracteres pelos métodos exatos é função do grande número de táxons terminais e/ou caracteres incogruentes presentes nelas (*i. e.*, CI abaixo de 50, v. KLUGE & FARRIS, 1969 e FARRIS, 1989b). Portanto a troca da exatidão pela rapidez na geração do(s) cladograma(s) com os métodos heurísticos deve ser explicitamente apresentada na discussão do trabalho.

A análise da matriz polarizada de caracteres apresentada na **TABELA 1** no **APÊNDICE A: TABELAS** será feita, primeiramente, através da combinação do métodos heurístico mhennig* com bb* justificada pelo grande número de informações incluídas. Esta combinação fornecerá, com certeza, todas as árvores igualmente mais parcimoniosas. Posteriormente, então, aplicaremos a combinação do método exato ie- com bb para confirmar os resultados heurísticos.

Como é possível encontrar mais de um cladograma, para uma dada matriz polarizada de caracteres, que tenha o mesmo número de passos, se faz necessário utilizar técnicas já desenvolvidas para comparar e sintetizar a informação filogenética contida nestes diferentes cladogramas. A esta síntese dá-se o nome de consenso (v. AMORIM, 1997:71 e FERRARAZZI & MARQUES, 1997:183 para descrição e discussão dos vários tipos de consenso desenvolvidos). O consenso utilizado nos cladogramas gerados em nosso trabalho será o de SOKAL & ROHLF (1981) ou Estrito que transpõe para a árvore de consenso apenas os grupos monofiléticos que estão presentes em todos

os cladogramas (v. AMORIM, 1997:71). Este consenso está disponível no HENNIG86 versão 1.5 e TREE GARDENER 2.2 sob os comandos nelsen e consenso, respectivamente. A justificativa para utilizar este consenso, e não outro na análise de nosso trabalho, é a conclusão de ANDERBERG & TEHLER (1990) de que o consenso Estrito é o mais adequado em hipóteses de classificações.

AMORIM (1997:86) denomina de otimização de caracteres ao procedimento de encontrar a árvore ótima para um determinado conjunto de caracteres. O problema pode ser colocado da seguinte forma: dada uma única topologia de dendrogramas com o mesmo número de passos, como escolher dentre as diferentes formas de distribuição de um determinado caráter apresentadas por eles? Há dois critérios básicos de escolha: ACCTTRAN e DELTRAN, do inglês "procedures that ACCelerate the evolutionary TRANsformation of a character" e "procedures that DELays the evolutionary TRANsformation of the character", respectivamente (v. SWOFFORD & MADDISON, 1987). Segundo AMORIM (1997:86), o primeiro dá preferência a origem anterior de um caráter (seguida de uma reversão) em relação à duas ou mais origens homoplásticas enquanto que, o segundo, tem afinidade pelo aparecimento mais tardio de condições idênticas, preferindo homoplasias a surgimentos anteriores com reversão. Resumindo, o primeiro prefere as reversões enquanto que, o segundo, o paralelismo ou convergência. Novamente, como já exposto anteriormente, a escolha do critério utilizado para cada caráter deve ser discutida e justificada claramente no texto do trabalho. Em nosso trabalho não estamos interessados na discussão da evolução dos caracteres e, portanto, a otimização de caracteres não será utilizada (*i. e.*, assumimos em nosso trabalho o procedimento DELTRAN para todos os caracteres que é o default do programa WINCLADA).

CAPÍTULO IV

RESULTADOS

A. Filogenia

A análise dos dados da matriz polarizada de caracteres (v. **TABELA 1** no **APÊNDICE A: TABELAS**) incluindo vinte e nove caracteres listados e comentados na Seção **B: Lista de Caracterers** no **CAPÍTULO III: MÉTODOS**, através da combinação do algoritmo heurístico mhennig*, bb* ou exato ie-, bb (v. FARRIS, 1988:seção 13) e executado pelo programa TREE GARDENER 2.2, forneceram cinco árvores filogenéticas igualmente mais parcimoniosas com 84 passos, CI: 51, RI: 59 e índice de consistência reescalado: 30. Estas cinco topologias são apresentadas na **FIGURA 18** no **APÊNDICE B: FIGURAS** e diferem, exclusivamente, nas relações intra-específicas do complexo de espécies "*Cichlasoma*" *facetum*. A árvore de consenso Estrito ou SOKAL & ROHLF (1981) com os caracteres mapeados pelo programa WINCLADA é apresentada na **FIGURA 19.B** no **APÊNDICE B: FIGURAS** que junto à **FIGURA 19.A** no **APÊNDICE B: FIGURAS** servirão de base à classificação na seção seguinte.

B. Classificação

Tribo Heroini KULLANDER

(FIGURAS 19.A e 19.B)

Diagnose.

Cinco a nove espinhos na nadadeira anal (3[1], estado único deste caráter para esta tribo como concorda KULLANDER, 1998:493, caráter 82), dezesseis a vinte elementos na nadadeira anal (4[1]) e três ou quatro pterigióforos anais associados à primeira hemapófise ou primeiro espinho hemal (24[1]).

Táxons incluídos.

Mesonauta, *Pterophyllum*, *Heros*, *Symphysodon*, *Uaru*, “*Cichlasoma*” *meekei*, “*C.*” *nigrofasciatum*, Complexo de espécies “*C.*” *facetum*, *Hypselecara*, “*C.*” *atromaculatum*, “*C.*” *citrinellum*, “*C.*” *octofasciatum*, *Caquetaia* e *Petenia*.

Clado anônimo A

Diagnose.

Última costela pleural sobre a primeira ou seguintes vértebras caudais (27[1], estado único deste caráter para este clado) e parte proximal dos quatro primeiros espinhos hemais fortemente comprimidas lateralmente, com as extremidades destas quatro hemapófises unidas (28[3]).

Táxons incluídos.

Os gêneros *Heros*, *Mesonauta*, *Pterophyllum*, *Symphysodon* e *Uaru*.

Clado anônimo B

Diagnose.

Primeiro pterigióforo dorsal com processo espinho-basal (23[1], estado único deste caráter para este clado) e cinco ou seis pterigióforos anais associados à primeira hemapófise ou primeiro espinho hemal (24[2]).

Táxons incluídos.

Os gêneros *Mesonauta* e *Pterophyllum*.

Gênero *Mesonauta* GÜNTHER

Mesonauta GÜNTHER, 1862: 300 (espécie-tipo *Heros insignis* HECKEL, por monotipia).

Diagnose.

Mácula ou ocelo no lobo superior da nadadeira caudal (7[2]) e parte proximal dos dois primeiros espinhos hemais fortemente comprimidas lateralmente, com a extremidade posterior da primeira hemapófise ligada à extremidade anterior da segunda (28[2]).

Táxons incluídos.

Seis espécies segundo a lista de espécies da família Cichlidae fornecida pelo FishBase (<http://www.fishbase.org/search.cfm>): *M. guyanae* SCHINDLER, *M. acora* (CASTELNAU), *M. egregius* KULLANDER & SILFVERGRIP e *M. mirificus* KULLANDER & SILFVERGRIP (v. KULLANDER, 2001); *M. insignis* (HECKEL) (v. ORTEGA, 1991) e *M. festivus* (HECKEL) (v. ROBINS ET AL, 1991).

Distribuição.

Bacia dos rios Negro (Brasil e Venezuela); Orinoco (Venezuela); Inírida, Vichada e Meta (Colômbia); Paraguai (Paraguai e Brasil); Beni, Mamoré e Guaporé (Bolívia);

Madre de Dios, Ucayali e Napo (Peru) e Jamari, Tapajós, Xingu e Tocantins (Brasil); e rios da Guiana.

Gênero *Pterophyllum* HECKEL

Pterophyllum HECKEL, 1840: 334 (espécie-tipo *Platax scalaris* CUVIER, por monotipia).

Plataxoides CASTELNAU, 1855: 21 (espécie-tipo *Plataxoides dumerilli* CASTELNAU, por monotipia).

Diagnose.

Padrão de escamação pré-dorsal uni-serial (1[1]), trinta ou mais espinhos e raios na nadadeira anal (4[3]), mesetmóide não suturado ao vomer (11[1]), uma concavidade na extremidade posterior da placa faríngeana superior (15[3]), perfil posterior da placa faríngeana inferior aproximadamente reto (16[1], estado único deste caráter para este gênero) e primeiro pterigióforo anal sem dilatação anterior (25[1]).

Táxons incluídos.

Três espécies segundo a lista de espécies da família Cichlidae fornecida pelo FishBase (<http://www.fishbase.org/search.cfm>): *P. scalare* (LICHTENSTEIN), *P. leopoldi* (GOSSE) e *P. altum* PELLEGRIN (v. AXELROD, 1993).

Distribuição.

Bacia dos rios Ucayali e Amazonas (Peru); Javari (Brasil) e Orinoco e Negro (Colômbia).

Clado anônimo C

Diagnose.

Vinte e um a vinte e nove elementos na nadadeira anal (4[2]), *anterior palatine dermal splint* maior que *endochondral shaft of palatine* (19[0]) e pós-cleitro distal com processo anterior (20[1]).

Táxons incluídos.

Os gêneros *Heros*, *Symphysodon* e *Uaru*.

Gênero *Heros* HECKEL

Heros HECKEL, 1840: 362 (espécie-tipo *Heros severus* HECKEL, por designação subsequente).

Diagnose.

Nadadeira dorsal com mácula na base dos raios (5[1]) e parte proximal dos dois primeiros espinhos hemais relativamente comprimidas lateralmente (28[1]).

Táxons incluídos.

Quatro espécies segundo a lista de espécies da família Cichlidae fornecida pelo FishBase (<http://www.fishbase.org/search.cfm>): *Heros severus* HECKEL, *H. spurius* HECKEL e *H. notatus* JARDINE (v. KULLANDER, 2001) e *H. efasciatus* HECKEL (v. KEITH ET AL, 2000).

Distribuição.

Bacia dos rios Ucayali, Itaya e Yavari (Peru); Amazonas (Peru e Colômbia); Javari, Guaporé e Içá (Brasil); Napo (Equador e Peru); Putumayo (Colômbia) e altos rios Orinoco e Negro.

Clado anônimo DDiagnose.

Ossículos da série pós-lacrimal sem expansão laminar póstero-ventral (21[0]).

Táxons incluídos.

Os gêneros *Symphysodon* e *Uaru*.

Gênero *Symphysodon* HECKEL

Symphysodon HECKEL, 1840: 332 (espécie-tipo *Symphysodon discus* HECKEL, por monotipia).

Diagnose.

Trinta ou mais espinhos e raios na nadadeira anal (4[3]), ramo pré-maxilar *dentigerous arm* com processo conspícuo (13[1]), perfil posterior da placa faríngeana inferior em V (16[0], caráter não homoplástico como explicar esta "reversão"?), ausência de placas dentíferas no quarto ceratobranquial (17[1]), sete pterigióforos anais associado à primeira hemapófise ou primeiro espinho hemal (24[3]), primeiro pterigióforo anal dilatado anteriormente (25[1]) e parte proximal dos cinco primeiros espinhos hemais fortemente comprimidas lateralmente, com as várias extremidades unidas (28[4]).

Táxons incluídos.

Duas espécies segundo KULLANDER (1986:229): *S. discus* HECKEL e *S. aequifasciatus* PELLEGRIN.

Distribuição.

Bacia dos rios Putumayo (Peru); Solimões, Trombetas e Abacaxis (Brasil) e baixo rio Negro (Brasil).

Gênero *Uaru* HECKEL

Uaru HECKEL, 1840: 330 (espécie-tipo *Uaru amphiacanthoides* HECKEL, por monotipia).

Diagnose.

Quinze a dezoito raios na nadadeira peitoral (2[0]), nadadeira pélvica arredondada (6[0]), mesetmóide não suturado ao vomer (11[1]) e comprimento do lacrimal menor que a sua altura (22[1]).

Táxons incluídos.

Duas espécies segundo a lista de espécies da família Cichlidae fornecida pelo FishBase (<http://www.fishbase.org/search.cfm>): *U. amphiacanthoides* HECKEL (v. ROBINS ET AL, 1991) e *U. fernandezyepezi* STAWIKOWSKI (v. LA MARCA, 1997).

Distribuição.

Baixo rio Negro (Brasil); rio Cupai (Peru) e rios da Venezuela.

Clado anônimo EDiagnose.

Mácula ou ocelo simétricos aos lobos da nadadeira caudal (7[1]).

Táxons incluídos.

“*Cichlasoma*” *meekei* (BRIND), “*C.*” *nigrofasciatum* (GÜNTHER), Complexo de espécies “*C.*” *facetum*, *Hypselecara*, “*C.*” *atromaculatum* REGAN, “*C.*” *citrinellum* (GÜNTHER), “*C.*” *octofasciatum* (REGAN), *Caquetaia*, e *Petenia*.

Clado anônimo FDiagnose.

Subopérculo maculado (8[1], estado único deste caráter para este clado), distribuição dentígera alcançando a extremidade do ramo pré-maxilar *dentigerous arm* (14[0]) e três concavidades na extremidade posterior da placa faríngeana superior (15[1]).

Táxons incluídos.

Duas espécies “*Cichlasoma*” *meekei* (Brind) e “*C.*” *nigrofasciatum* (GÜNTHER).

Clado anônimo G

Diagnose.

Nadadeira pélvica arredondada (6[0]) e ossículos da série pós-lacrimal sem expansão laminar póstero-ventral (21[0]).

Táxons incluídos.

Complexo de espécies "*Cichlasoma*" *facetum*, *Hypselecara*, "*C.*" *atromaculatum* REGAN, "*C.*" *citrinellum* (GÜNTHER), "*C.*" *octofasciatum* (REGAN), *Caquetaia* e *Petenia*.

Complexo de espécies "*Cichlasoma*" *facetum*

Diagnose.

Baseada em dois caracteres ligados ao padrão de colorido em que seus respectivos estados são únicos para este complexo de espécies. São eles: presença da listra em Y (9[1]) e da ilha amorfa (10[1]).

Táxons incluídos.

Quatro espécies do complexo de espécies "*Cichlasoma*" *facetum*: "*C.*" *facetum* (JENYNS), N. sp. 2, N. sp. 3 e N. sp. 4.

Distribuição.

Bacias dos rios Uruguai (Argentina, Uruguai e Brasil); Paraná (Argentina e Brasil) e do rio São Francisco (Brasil); bacias do sudeste do Brasil, que incluem as drenagens costeiras dos estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná e São Paulo, e do leste do Brasil que incluem as drenagens costeiras dos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e sul da Bahia, a drenagem do rio Paraíba do Sul, a drenagem do Jequitinhonha e a do rio Doce.

Clado anônimo H

Diagnose.

Quinze a dezoito raios na nadadeira peitoral (2[0]).

Táxons incluídos.

Hypselecara, “*Cichlasoma*” *atromaculatum* REGAN, “*C.*” *citrinellum* (GÜNTHER),

“*C.*” *octofasciatum* (REGAN), *Caquetaia* e *Petenia*.

Gênero *Hypselecara* KULLANDER

Hypselecara KULLANDER, 1986: 232 (espécie-tipo *Heros temporalis* HECKEL, por designação original).

Diagnose.

Comprimento do lacrimal maior que a sua altura (22[2]).

Táxons incluídos.

Duas espécies segundo KULLANDER (1986:232): *H. temporalis* (GÜNTHER) e

H. coryphaenoides (HECKEL).

Distribuição.

Bacia dos rios Negro, Trombetas e Orinoco; Ucayali, Pacaya, Itaya, Napo e Nanay (Peru); Amazonas (Colômbia e Peru) e Içá e Javari (Brasil).

Clado anônimo I

Diagnose.

Mácula ou ocelo no lobo superior da nadadeira caudal (7[2]) e quatro a seis concavidades na extremidade posterior da placa faríngea superior (15[0]).

Táxons incluídos.

“*Cichlasoma*” *atromaculatum* REGAN, “*C.*” *citrinellum* (GÜNTHER),
 “*C.*” *octofasciatum* (REGAN), *Caquetaia* e *Petenia*.

Clado anônimo JDiagnose.

Pós-cleitro distal com processo anterior (20[1]).

Táxons incluídos.

“*C.*” *octofasciatum* (REGAN), *Caquetaia* e *Petenia*.

Clado anônimo KDiagnose.

Crista frontal prolonga-se até a extremidade da crista occipital (12[1], estado único deste caráter para este clado), ramo pré-maxilar *dentigerous arm* com processo conspicuo (13[1]), comprimento do lacrimal maior que a sua altura (22[2]) e parte proximal dos dois primeiros espinhos hemais relativamente comprimidas lateralmente (28[1]).

Táxons incluídos.

Os gêneros *Caquetaia* e *Petenia*.

Gênero *Caquetaia* FOWLER

Caquetaia FOWLER, 1945: 133 (espécie-tipo *Caquetaia amploris* FOWLER, por designação original e monotipia).

Diagnose.

Nadadeira pélvica pontiaguda (6[1]), *anterior palatine dermal splint* maior que *endochondral shaft of palatine* (19[0]) e um ou dois pterigióforos anais associado à primeira hemapófise ou primeiro espinho hemal (24[0]).

Táxons incluídos.

Quatro espécies segundo a lista de espécies da família Cichlidae fornecida pelo FishBase (<http://www.fishbase.org/search.cfm>): *C. kraussii* (STEINDACHNER), *C. myersi* (SCHULTZ), *C. spectabilis* (STEINDACHNER) e *C. umbriferum* (MEEK & HILDEBRAND) (v. AXELROD, 1993).

Distribuição.

Rios da Colômbia até a bacia do rio Maraicabo (Venezuela); alto Amazonas.

Gênero *Petenia* GÜNTHER

Petenia GÜNTHER, 1862: 301 (espécie-tipo *Petenia splendida* GÜNTHER, por monotipia).

Diagnose.

Quinze ou menos espinhos e raios na nadadeira anal (4[0]), mesetmóide não suturado ao vomer (11[1]).

Táxons incluídos.

Uma única espécie segundo a lista de espécies da família Cichlidae fornecida pelo FishBase (<http://www.fishbase.org/search.cfm>): *P. splendida* GÜNTHER (v. CONKEL, 1993).

Distribuição.

México, Guatemala e Belize no lado do Atlântico.

CAPÍTULO V

DISCUSSÃO E CONCLUSÃO

O monofiletismo da tribo Heroini, primeiramente proposta por KULLANDER (1998:493), é sustentado por quatro sinapomorfias: processo curto e rombudo sobre o pós-cleito distal; palatino deslocado para longe da cabeça do vomer; articulação palato-etmóide única e cinco ou mais espinhos na nadadeira anal. O presente estudo corrobora esta hipótese, agora sustentada por três sinapomorfias: cinco a nove espinhos na nadadeira anal; dezesseis a vinte elementos na nadadeira anal e três ou quatro pterigióforos anais associados à primeira hemapófise ou primeiro espinho hemal (v. Seção B: Classificação no **CAPÍTULO IV: RESULTADOS** e **FIGURAS 19.A e 19.B** no **APÊNDICE B: FIGURAS**).

Segundo KULLANDER (*op. cit.*:493) as relações filogenéticas entre os gêneros da tribo Heroini são bem corroboradas no grupo monofilético formado pelos gêneros que apresentam o corpo alto, (*Symphysodon* (*Heros* + *Uaru*) (*Mesonauta* + *Pterophyllum*)) (v. KULLANDER, *op. cit.*:489, figura 11), e diagnosticado por nove sinapomorfias das quais cinco correlacionadas com a altura do corpo. São elas: braço anterior do primeiro epibrânquial curto; ligamento central do esqueleto branquial ligado exclusivamente à cartilagem central; placa faríngeana inferior não suturada; *anterior palatine dermal splint* longa e, as demais correlacionadas com a altura do corpo, lacrimal mais alto do que largo; última costela pleural sobre a primeira ou seguintes vértebras caudais; hemapófises anteriores expandidas; cinco a sete pterigióforos associados à primeira hemapófise e ausência de vértebras no pedúnculo caudal. Em nosso trabalho, o grupo monofilético denominado clado anônimo A e composto por gêneros de corpo alto,

((*Mesonauta* + *Pterophyllum*) (*Heros* (*Symphysodon* + *Uaru*))) (v. Seção B: Classificação no **CAPÍTULO IV: RESULTADOS** e **FIGURA 19.A** e **19.B** no **APÊNDICE B: FIGURAS**), é diagnosticado por duas sinapomorfias: última costela pleural sobre a primeira ou seguintes vértebras caudais e parte proximal dos quatro primeiros espinhos hemais fortemente comprimidas lateralmente, com as extremidades destas quatro hemapófises unidas. Nesta hipótese filogenética, a topologia do clado anônimo A mostra o grupo monofilético denominado clado anônimo B, (*Mesonauta* + *Pterophyllum*) (v. Seção B: Classificação no **CAPÍTULO IV: RESULTADOS** e **FIGURA 19.A** no **APÊNDICE B: FIGURAS**), como o mais basal dentre os demais ciclídeos de corpo alto, ao contrário, da hipótese sugerida por KULLANDER (*op. cit.*:489, figura 11) já apresentada acima. Da mesma forma, a topologia do clado anônimo A mostra o grupo monofilético denominado clado anônimo D, (*Symphysodon* + *Uaru*) (v. Seção B: Classificação no **CAPÍTULO IV: RESULTADOS** e **FIGURA 19.A** no **APÊNDICE B: FIGURAS**), que sugere maior afinidade entre os gêneros *Symphysodon* e *Uaru* do que entre *Heros* e *Uaru* como na hipótese de KULLANDER (*op. cit.*:489, figura 11) já exposta acima.

As relações filogenéticas para os demais gêneros da tribo Heroini, segundo KULLANDER (*op. cit.*:493), revelam-se não resolvidas, com exceção do grupo formado pelos gêneros *Heroina* e *Caquetaia* e os táxons meso-americanos *Parachromis* e *Petenia*, diagnosticado por estados derivados de caracteres relacionados aos ligamentos etmo-etmóide e palato-vomeriano, no qual as relações de parentesco são bem corroboradas (v. KULLANDER, 1996). Entretanto somente os gêneros *Heroina* e *Caquetaia* estão presentes como táxons terminais na filogenia proposta por KULLANDER (1998:489, figura 11). Nesta hipótese filogenética o gênero *Heroina* está mais relacionado ao clado formado por ciclídeos de corpo alto do que aos demais ciclídeos da

tribo Heroini. O grupo monofilético composto pelos gêneros *Caquetaia* e “*Cichlasoma*” *atromaculatum* revela-se como um dos clados mais basais dentro da tribo Heroini, ao contrário, do que propõe a filogenia apresentada em nosso estudo atual. Nesta os gêneros *Caquetaia* e “*Cichlasoma*” *atromaculatum* compõem o grupo monofilético denominado de clado anônimo I formado pelos gêneros, ((“*C.*” *atromaculatum*, “*C.*” *citrinellum*) (“*C.*” *octofasciatum* (*Caquetaia* + *Petenia*))) (v. Seção B: Classificação no **CAPÍTULO IV: RESULTADOS** e **FIGURA 19.A** no **APÊNDICE B: FIGURAS**), um dos mais derivados clados da tribo Heroini.

O monofiletismo do complexo de espécies “*Cichlasoma*” *facetum* é corroborado no presente estudo por duas sinapomorfias de caracteres inéditos relacionados ao padrão de colorido: presença da listra em Y e da ilha amorfa (v. **FIGURA 10** no **APÊNDICE B: FIGURAS**). No momento, duas hipóteses de relações de parentesco do complexo de espécies “*C.*” *facetum* com os demais clados da tribo Heroini serão apresentadas. São elas:

1ª. O complexo de espécies “*C.*” *facetum* estar mais relacionado ao grupo monofilético formado pelos gêneros *Hypselecara* e *Heroina* e pelo clado composto por ciclídeos de corpo alto, (*Hypselecara* (*Heroina* (*Symphysodon* ((*Heros* + *Uaru*) (*Mesonauta* + *Pterophyllum*))))). Esta hipótese segue KULLANDER (1998:489, figura 11).

2ª. O complexo de espécies “*C.*” *facetum* estar mais relacionado ao grupo monofilético formado pelo gênero *Hypselecara* e táxons meso-americanos, (*Hypselecara* ((“*C.*” *atromaculatum*, “*C.*” *citrinellum*) (“*C.*” *octofasciatum* (*Caquetaia* + *Petenia*))))). Esta hipótese segue o nosso estudo atual (v. Seção B: Classificação no **CAPÍTULO IV: RESULTADOS** e **FIGURA 19.A** no **APÊNDICE B: FIGURAS**).

A hipótese filogenética apresentada em nosso trabalho é frágil devido à grande quantidade de caracteres homoplásticos (v. **FIGURA 19.B** no **APÊNDICE B: FIGURAS**) o que reflete o CI limite igual a 50. Concordamos com KULLANDER (1998:484) que morfologicamente os representantes da família Cichlidae formam um grupo bastante homogêneo e, por isso, o grande número de homoplasias nas quais estão incluídos os atavismos ou reexpressões de estados de caracteres ancestrais (v. STIASSNY, 1992 para discussão de atavismos).

Entretanto, apesar da fragilidade da hipótese filogenética constatada em nosso trabalho, a inclusão de cinco táxons das Américas do Norte e Central, "*Cichlasoma*" *meeki*, "*C.*" *nigrofasciatum*, "*C.*" *citrinellum*, "*C.*" *octofasciatum* e *Petenia*, foi suficiente para revelar, como apresentado anteriormente, relações de parentesco diversas àquelas encontradas na filogenia de KULLANDER (1998:489, figura 11). Ciclídeos meso e norte-americanos perfazem 24 % do número total de espécies de ciclídeos do Novo Mundo (v. KULLANDER (*op. cit.*:462, tabela 1). Por isso, em nossa opinião, testar hipóteses filogenéticas deixando a margem os táxons das Américas do Norte e Central implicará em frágeis filogenias, possivelmente refutadas, por aquelas que os incluem.

Encerramos este Capítulo, sugerindo o estudo futuro de outros mais táxons meso e norte-americanos, de acordo com KULLANDER (1998:493), a fim de testar novas hipóteses filogenéticas que corroborem ou não as apresentadas no presente estudo para o complexo de espécies "*Cichlasoma*" *facetum* e os demais clados da tribo Heroini.

APÊNDICE A

TABELA

	1-5	6-10	11-15	16-20	21-25	26-29
<i>Acaronia nassa</i>	00000	10000	00012	21101	12000	1000
<i>Cichlasoma bimaculatum</i>	01000	12000	00012	20110	10000	1001
<i>Geophagus brasiliensis</i>	00000	00000	00003	2000?	00000	2000
<i>Caquetaia</i>	00110	12000	01110	20101	02000	1010
“ <i>Cichlasoma Amphilophus</i> ”						
<i>citrinellus</i>	10110	02000	00010	20110	00010	0000
“ <i>Cichlasoma Archocentrus</i> ”						
<i>nigrofasciatum</i>	01110	11100	00001	20110	20010	1010
<u>Complexo de espécies</u>						
“ <i>Cichlasoma</i> ” <i>facetum</i> :						
“ <i>Cichlasoma</i> ” <i>facetum</i>	01110	01011	00012	20110	00010	1000
N. sp. 2	01110	12011	00012	20110	00000	1000
N. sp. 3	01110	01011	00012	20110	?0010	1001
N. sp. 14	01110	02011	00012	20110	00010	1001
“ <i>Cichlasoma Herichthys</i> ”						
<i>atromaculatum</i>	00111	02000	00010	20110	20000	1000
“ <i>Cichlasoma Herichthys</i> ”						
<i>meeki</i>	01110	11100	00001	20111	10010	1000
“ <i>Cichlasoma Herichthys</i> ”						
<i>octofasciatum</i>	00110	02000	00000	20111	10010	1000
<i>Heros</i>	01121	10000	00012	20101	10010	1111
<i>Hypselecara</i>	00110	01000	00012	2011?	02010	1000
<i>Mesonauta</i>	01110	12000	00012	20110	10120	1121
<i>Petenia</i>	00100	02000	11110	20111	02010	1010
<i>Pterophyllum</i>	11130	10000	10013	10110	10121	1131
<i>Symphysodon</i>	01130	10000	0011?	0110?	00031	1141
<i>Uaru</i>	00120	00000	10010	20101	01010	1131

TABELA 1: Matriz polarizada de caracteres. Matriz de dados de 29 caracteres usados na análise filogenética entre 17 táxons da tribo Heroini, tendo *Acaronia nassa*, *Cichlasoma bimaculatum* e *Geophagus brasiliensis* como grupo externo. Números e estados dos caracteres estão de acordo com aqueles apresentados no texto da Seção B: Lista de Caracteres no **CAPÍTULO III: MÉTODOS**. ? indica que o caráter não pôde ser observado no material examinado (*i. e.*, estrutura danificada ou ausente). Os táxons terminais estão ordenados alfabeticamente segundo grupo externo e grupo de estudo.

APÊNDICE B

FIGURAS

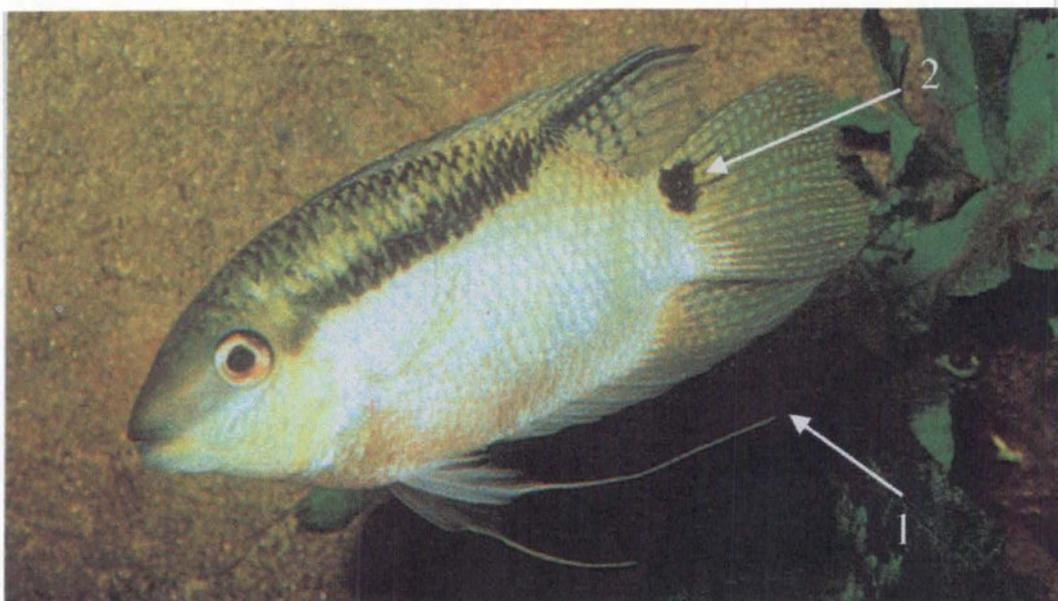


FIGURA 6: *Mesonauta* sp.. As setas 1 e 2 indicam, respectivamente, a extremidade da nadadeira pélvica e a mácula caudal. Reproduzido de GLASER ET AL (1996:122, figura S51535-3). Foto: U. WERNER.

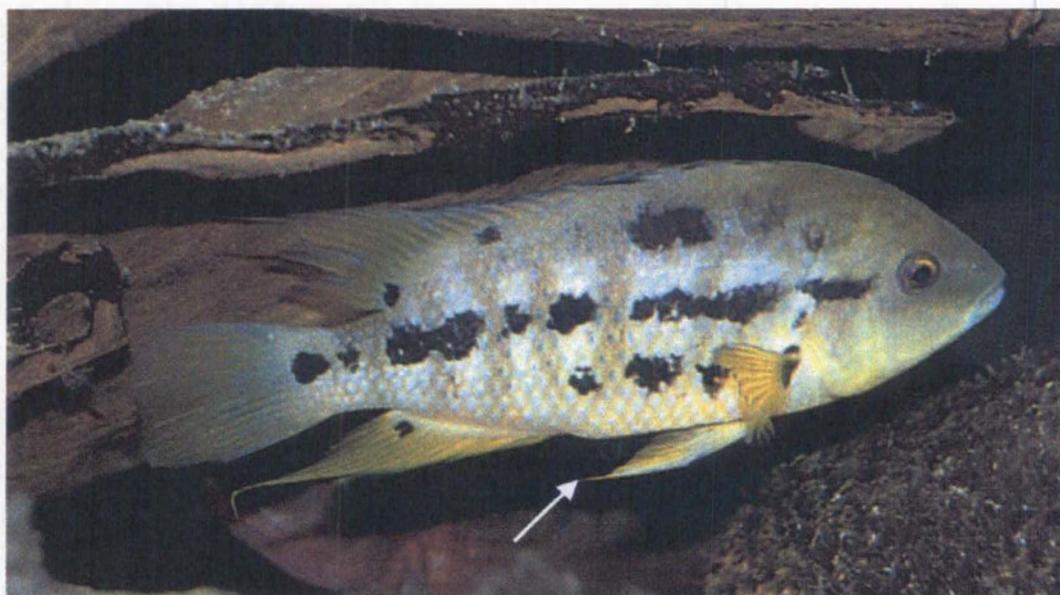


FIGURA 7: “*Cichlasoma*” *atromaculatum*. A seta indica a extremidade da nadadeira pélvica. Reproduzido de GLASER ET AL (1996:90, figura S51535-3). Foto: WITTKOPF-GOTTWALD.



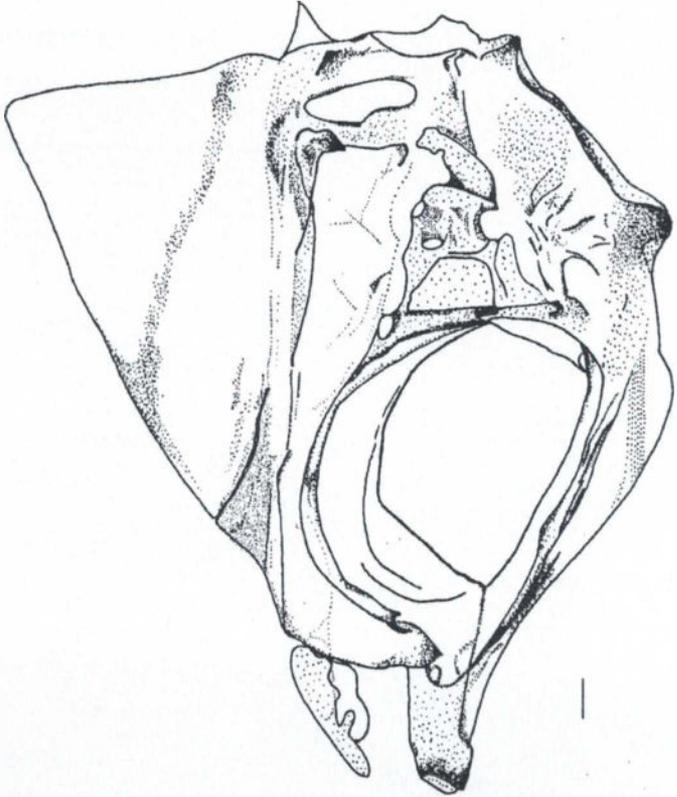
FIGURA 8: “*Cichlasoma*” *nigrofasciatum*. A seta indica a mácula caudal. Reproduzido de GLASER ET AL (1996:74, figura S05924-4). Foto: U. WERNER.



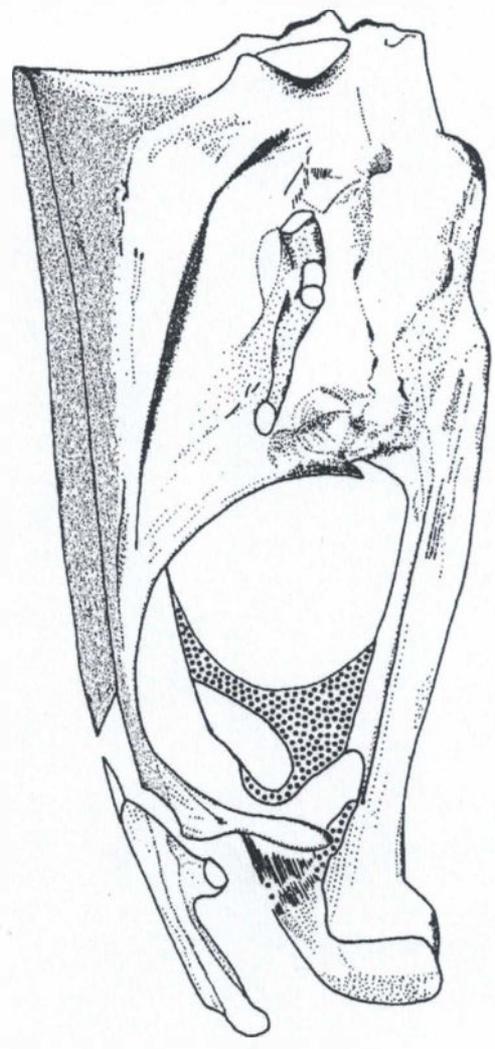
FIGURA 9: “*Cichlasoma*” *meeki*. A seta indica a mácula subopercular.
Reproduzido de AXELROD (1993:591).



FIGURA 10: “*Cichlasoma*” *facetum*. As setas 1 e 2 indicam, respectivamente, a listra em Y e a ilha amorfa. Reproduzido de GLASER ET AL (1996:104, figura S53020-4). Foto: U. WERNER.



B



A

FIGURA 11: Neurocrânio em vista lateral. A. *Petenia splendida*: UMMZ 144121; 73,50 mm CP. B. *Pterophyllum* sp.: UFRJ 4133; 49,70 mm CP. Em cinza, crista frontal. Círculos, cartilagem. Escalas 1 mm.

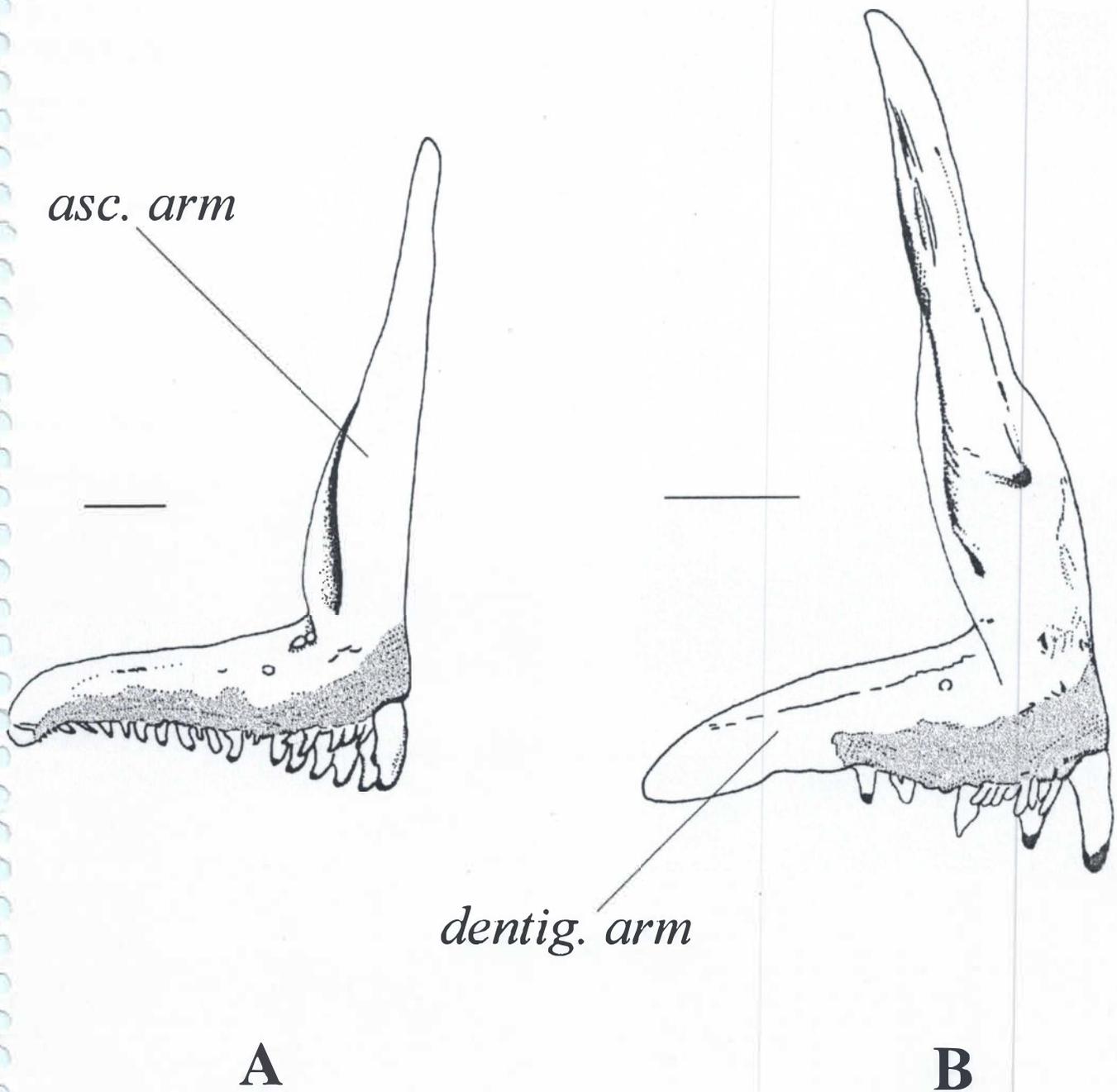


FIGURA 12: Pré-maxila esquerda em vista lateral interna. **A.** *Cichlasoma octofasciatum*: JMMZ 143964; 66,65 mm CP. **B.** *C. facetum*: MCP 16565; 53,55 mm CP. Em cinza, região alveolar do ramo pré-maxilar *dentigerous arm*; *dentig. arm*: *dentigerous arm*; *asc. arm*: *ascending arm*.
Escala 1 mm.

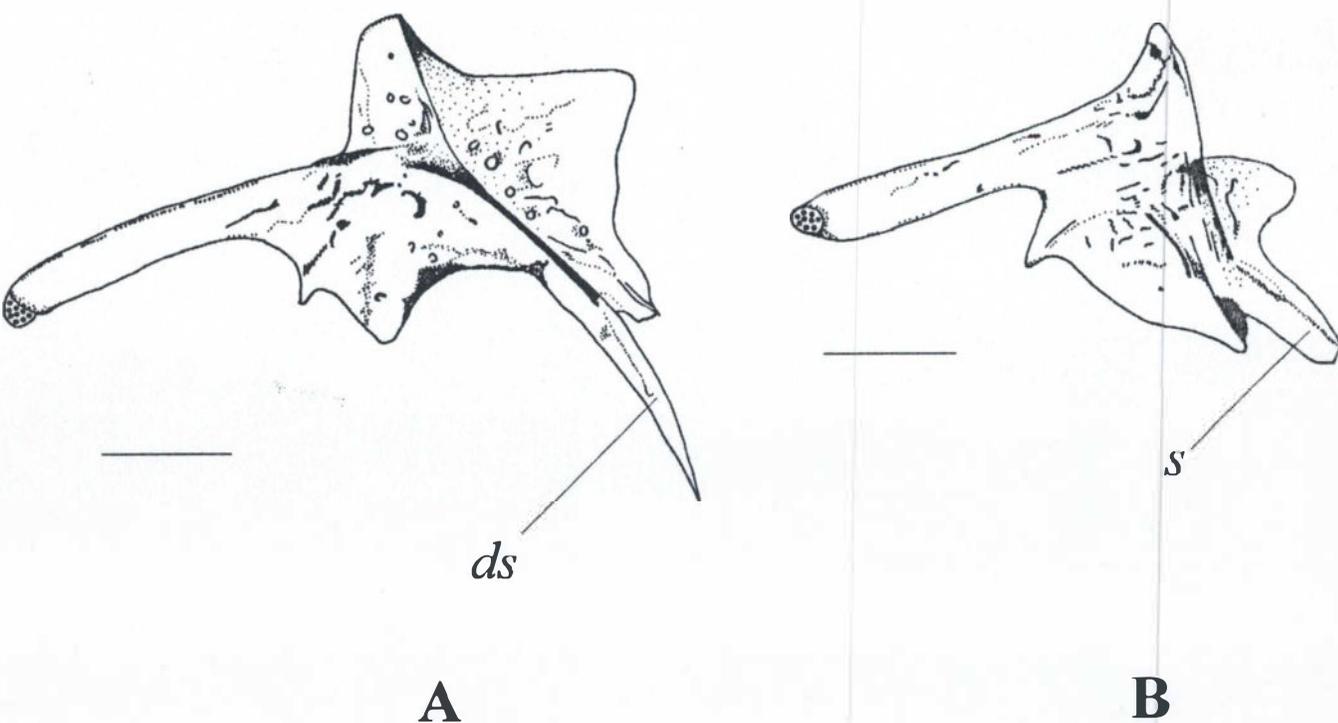


FIGURA 13: Palatino em vista lateral. **A.** *Geophagus brasiliensis*: UFRJ 0005; 67,75 mm CP.
B. *Cichlasoma nigrofasciatum*: UMMZ 188081; 63,85 mm CP. Círculos, cartilagem; *ds*:
anterior palatine dermal splint; *s*: *endochondral shaft of palatine*. Escalas 1 mm.

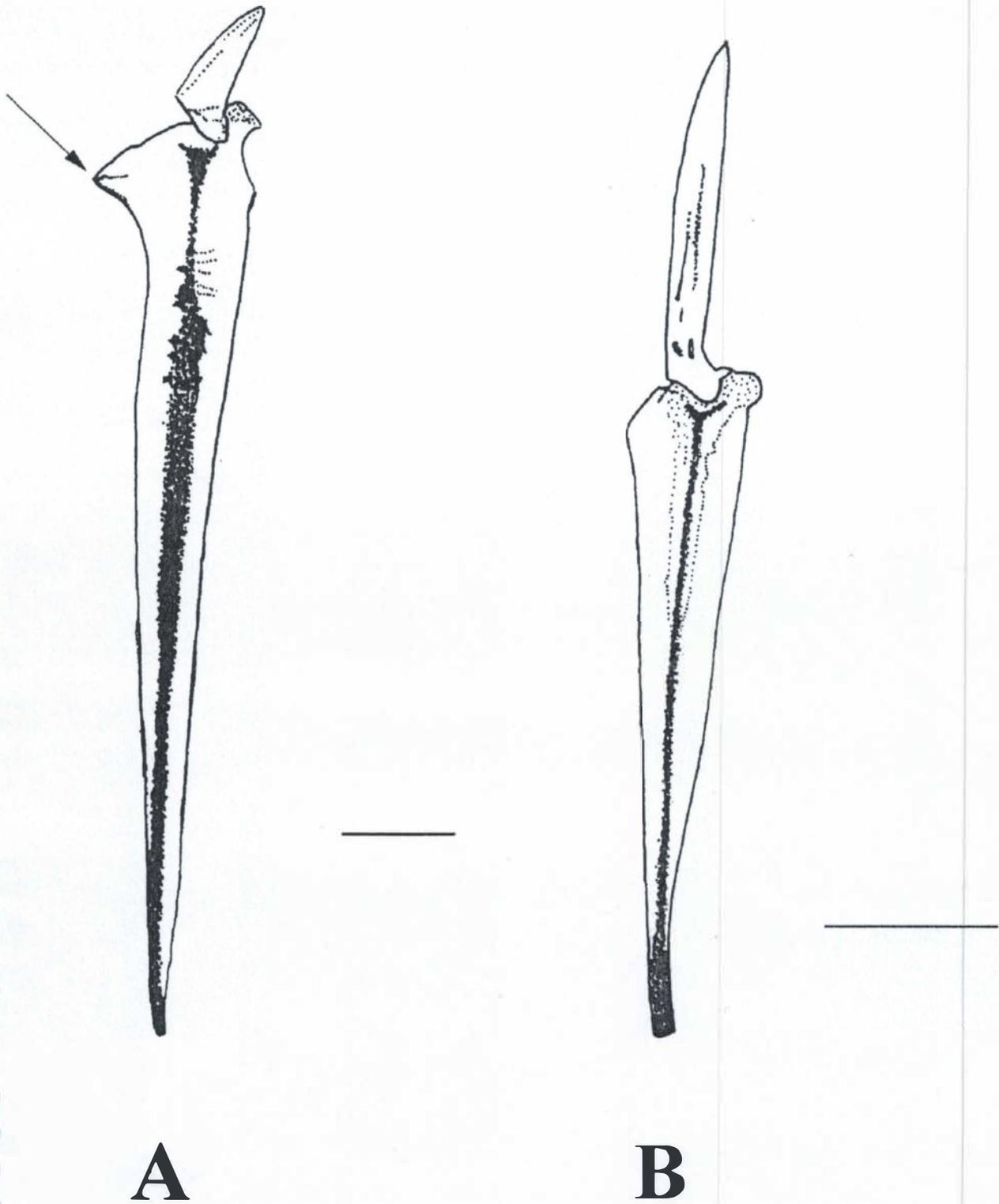


FIGURA 14: Pterigióforo dorsal em vista lateral. A. *Pterophyllum* sp.: UFRJ 4133; 53,50 mm CP. *Mononauta festivus*: UFRJ 4122; 34,60 mm CP. A seta indica o processo espinho-basal. Escalas 1 mm.

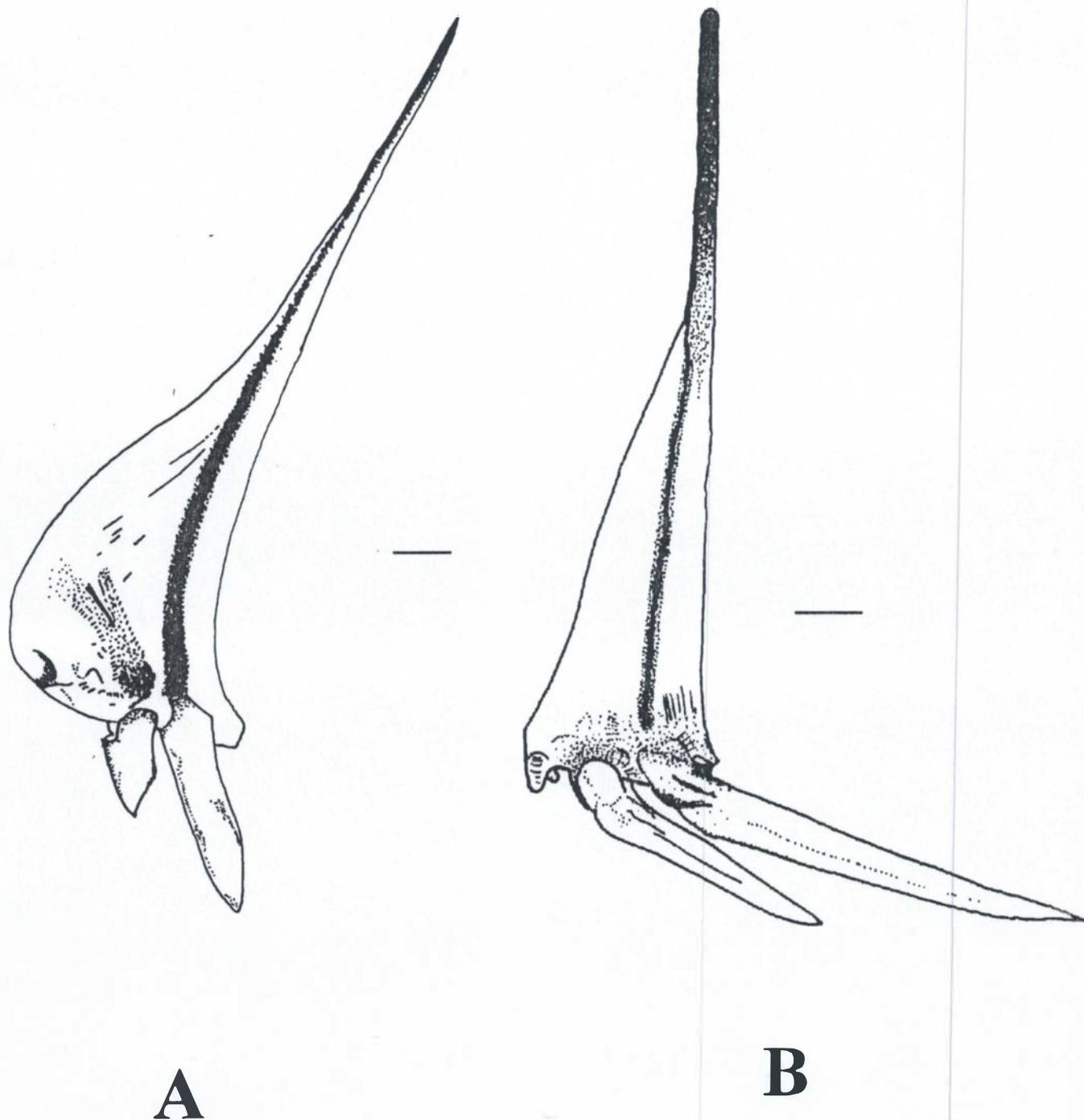


FIGURA 15: Pterigióforo anal em vista lateral. **A.** *Pterophyllum* sp.: UFRJ 4133; 53,50 mm CP.
B. *Cichlasoma meeki*: UMMZ 143914; 68,85 mm CP. Escalas 1 mm.

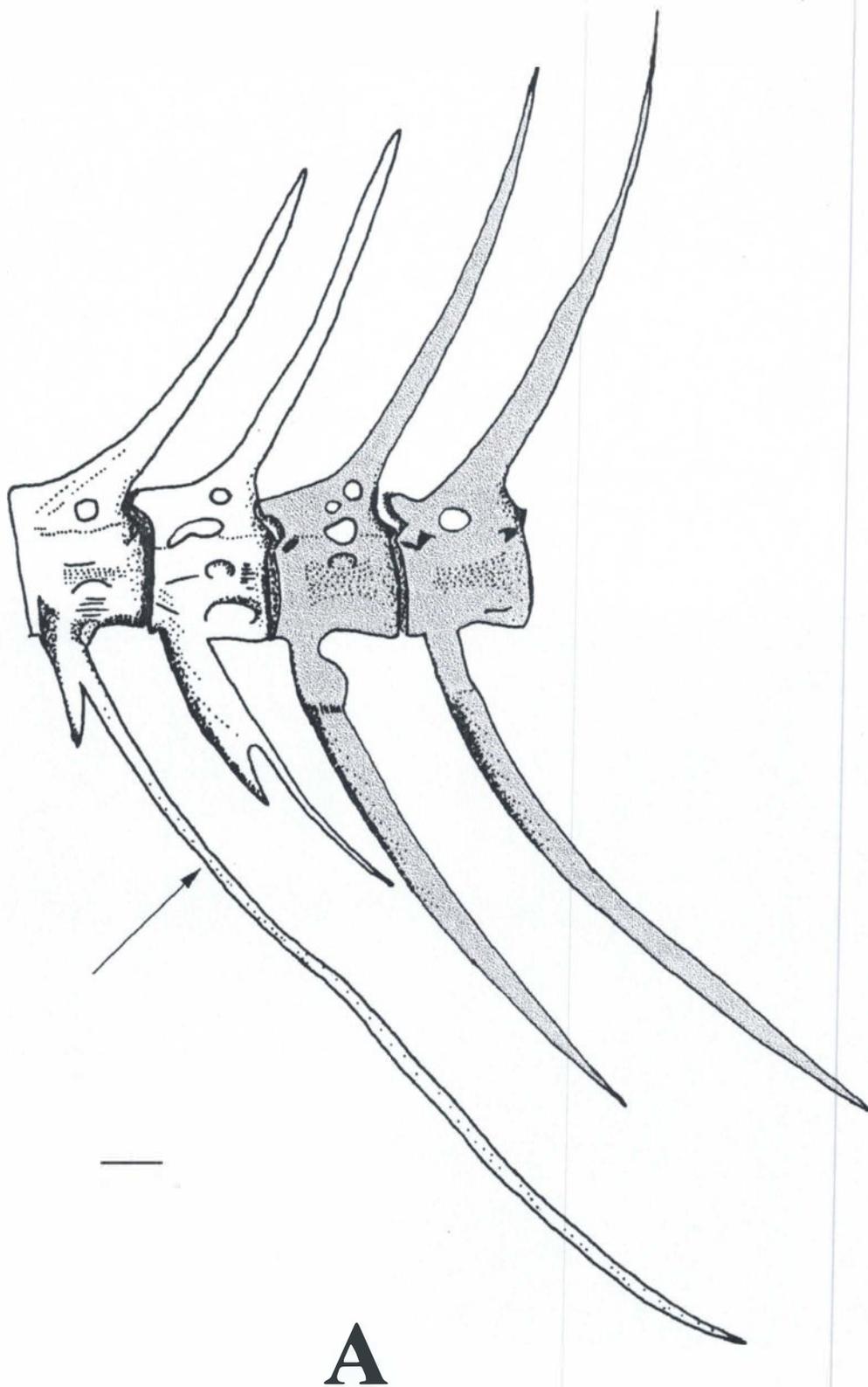


FIGURA 16: Costela pleural e hemapófise. **A.** *Acaronia nassa*: INPA 7611; 75,45 mm CP.
B. *Mesonauta acora*: UFRJ 1453; 53,10 mm CP. A seta indica a última costela pleural. Em cinza, as duas primeiras vértebras caudais e suas respectivas hemapófises. Escalas 1 mm.

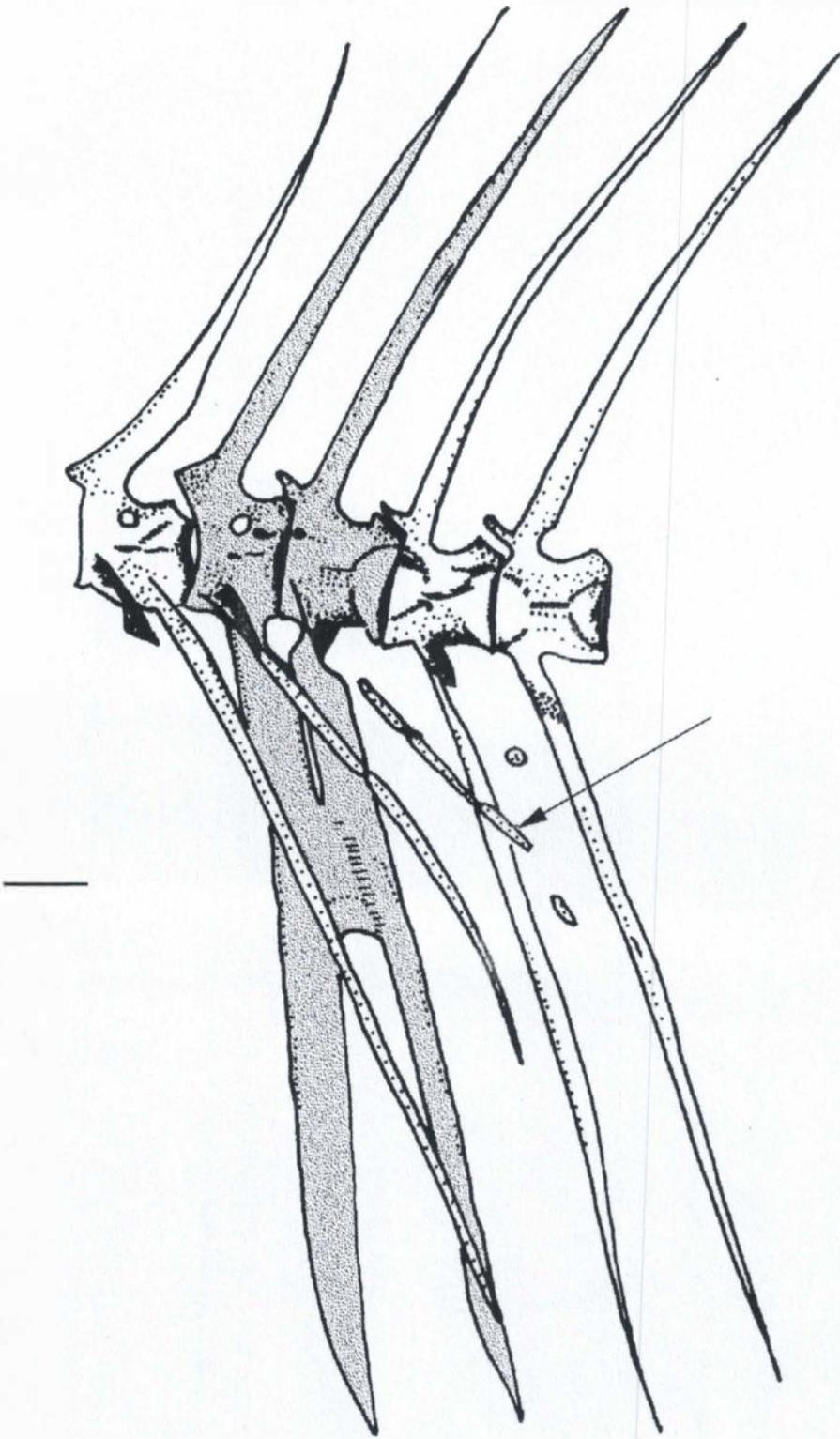
**B**

FIGURA 16: Continuação.

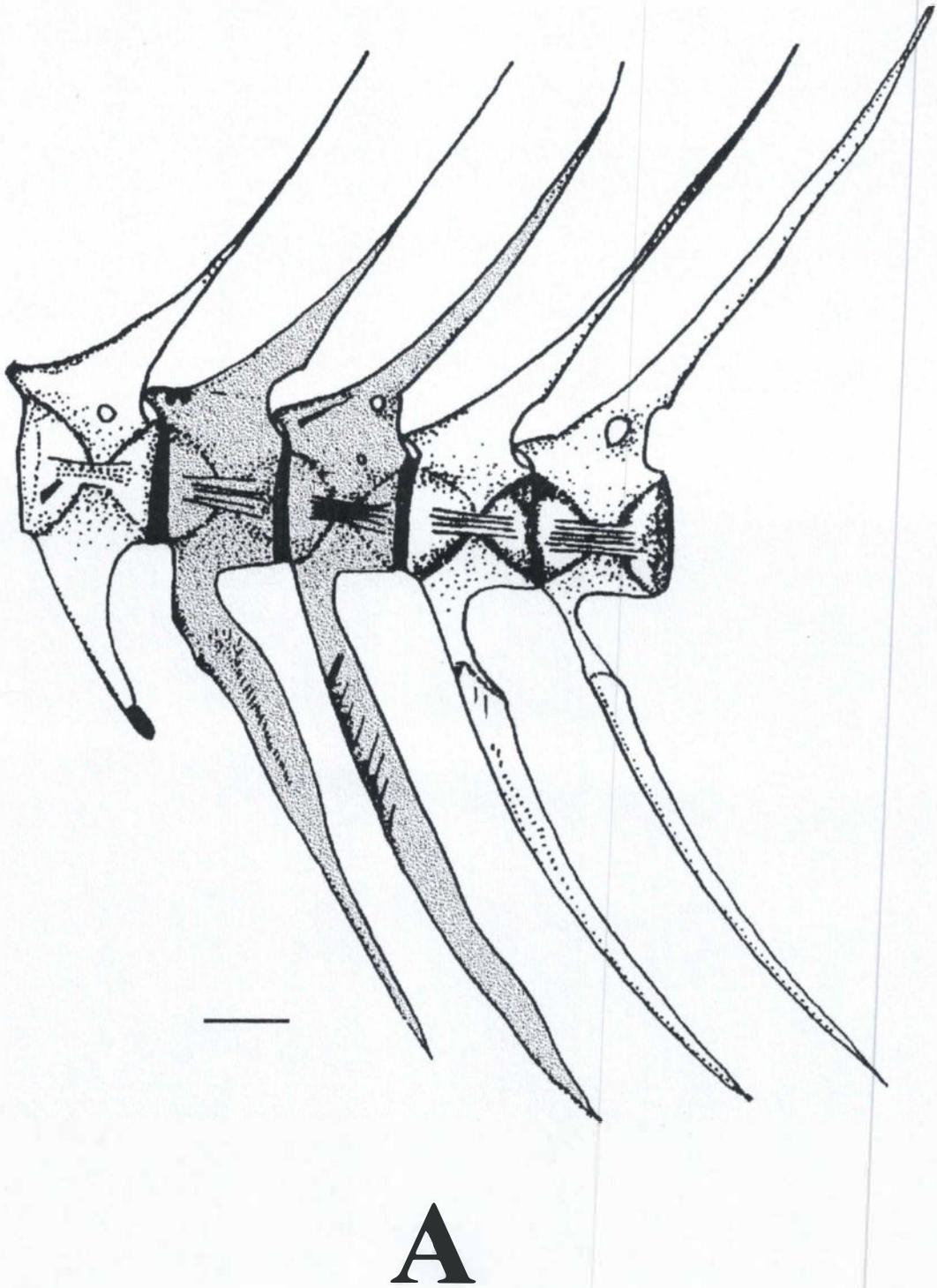


FIGURA 17: Hemapófise. **A.** *Petenia splendida*: UMMZ: 144121; 73,50 mm CP. **B.** *Pterophyllum* sp.: UFRJ 4133; 49,70 mm CP. Em cinza, as duas primeiras vértebras caudais e suas respectivas hemapófises. Escalas 1 mm.

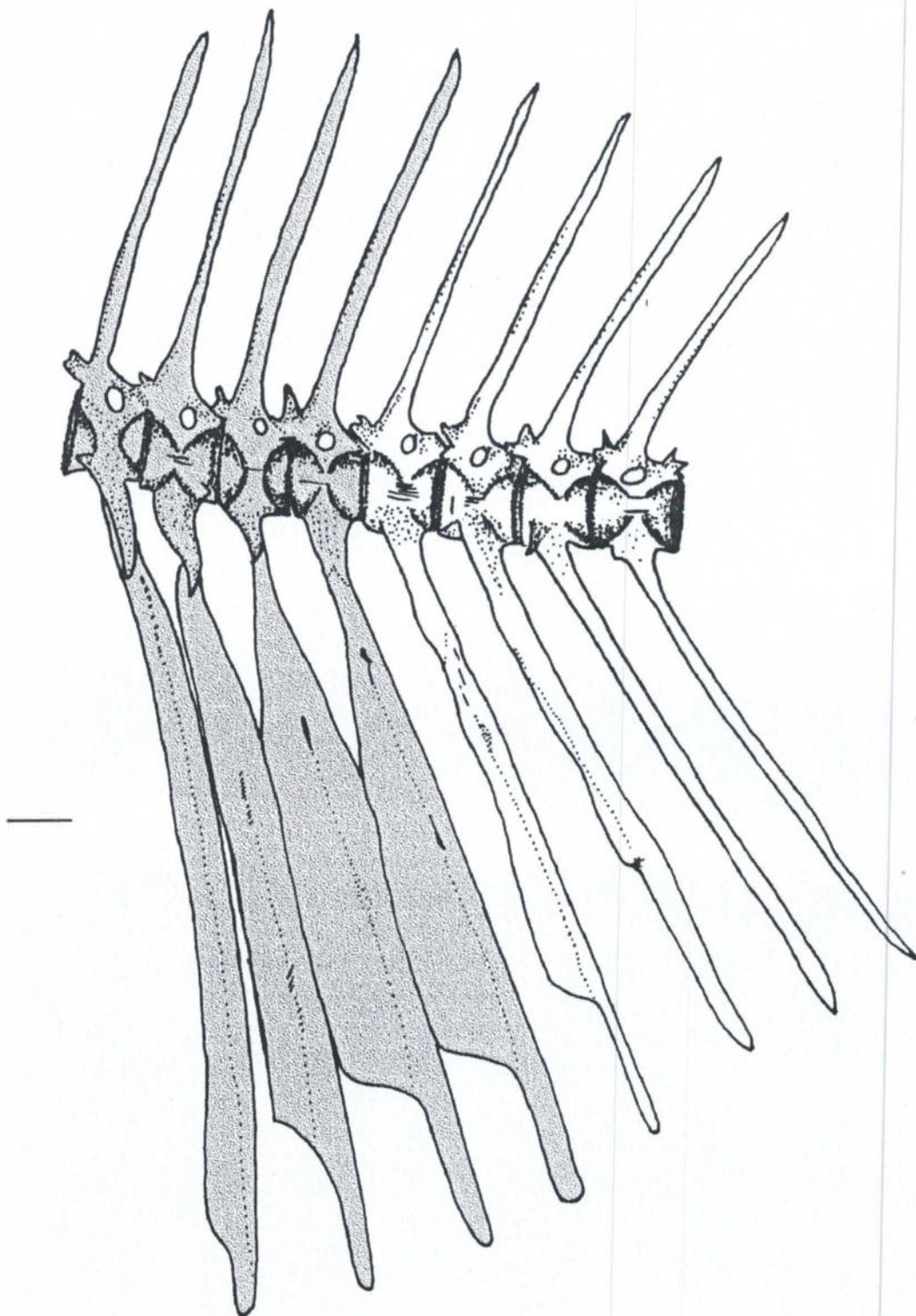
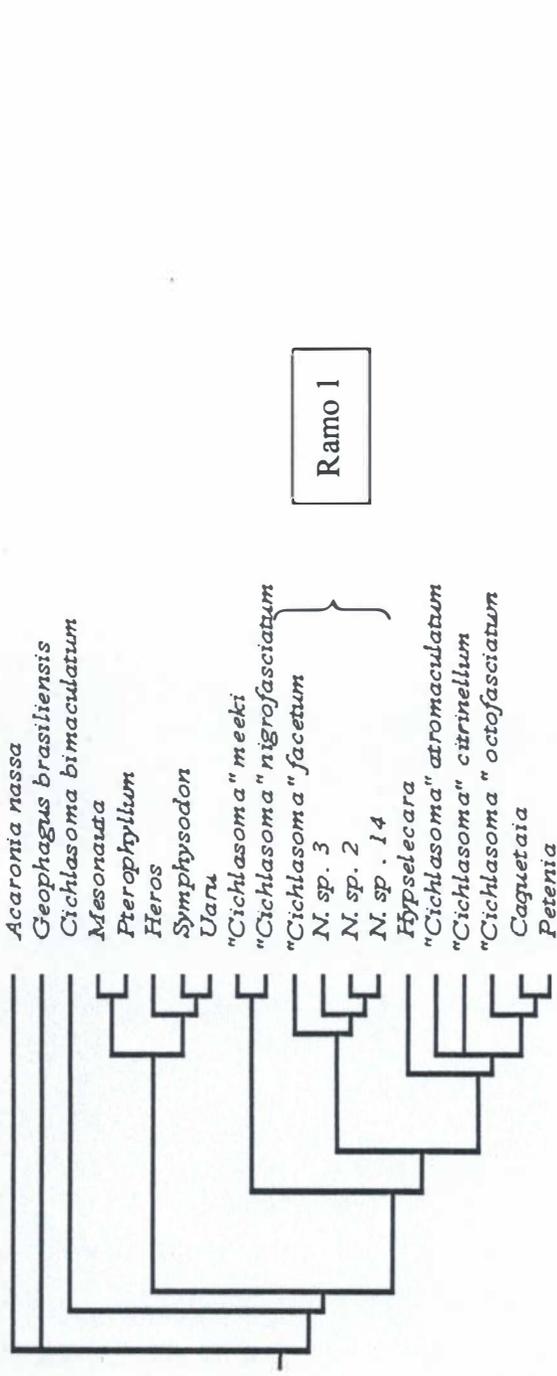
**B**

FIGURA 17: Continuação.



Topologia 1



N. sp. 2
N. sp. 3
N. sp. 14

Ramo 2 ⇒ topologia 2



N. sp. 2
"Cichlasoma" facetum
N. sp. 3
N. sp. 14

Ramo 3 ⇒ topologia 3



"Cichlasoma" facetum
N. sp. 3
N. sp. 2
N. sp. 14

Ramo 4 ⇒ topologia 4



"Cichlasoma" facetum
N. sp. 3
N. sp. 2
N. sp. 14

Ramo 5 ⇒ topologia 5

FIGURA 18: Topologias das relações filogenéticas entre clados da tribo Heroini. A figura mostra uma das cinco árvores filogenéticas igualmente mais parcimoniosas com 84 passos, CI: 51, RI: 59 e índice de consistência reescalonado: 30, gerada a partir da matriz polarizada de caracteres na TABELA 1 no APÊNDICE A: TABELAS. As demias árvores são obtidas pela substituição do ramo 1 pelos ramos 2, 3, 4 e 5. Grupo externo: *Acaronia nassa*, *Cichlasoma bimaculatum* e *Geophagus brasiliensis*.

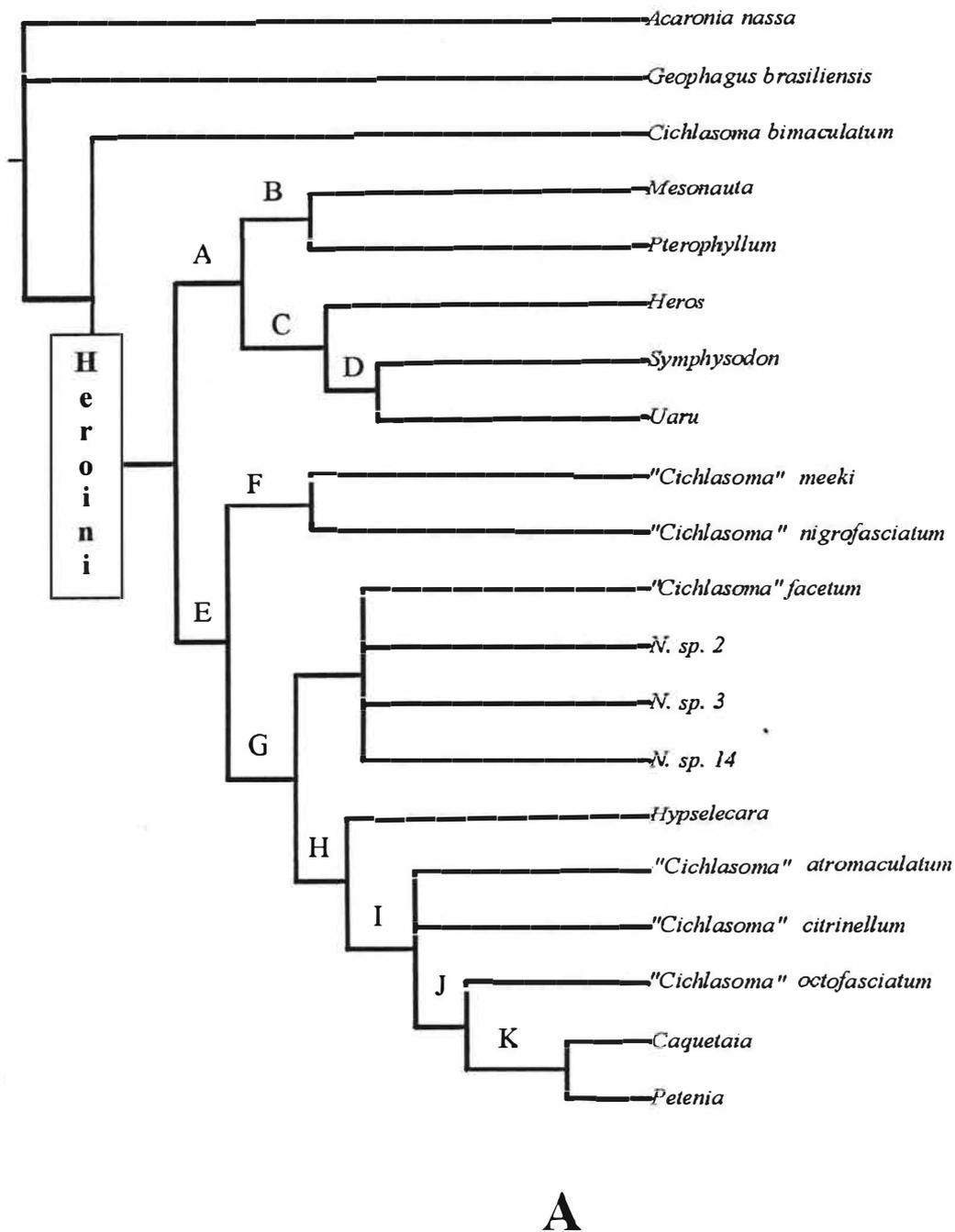
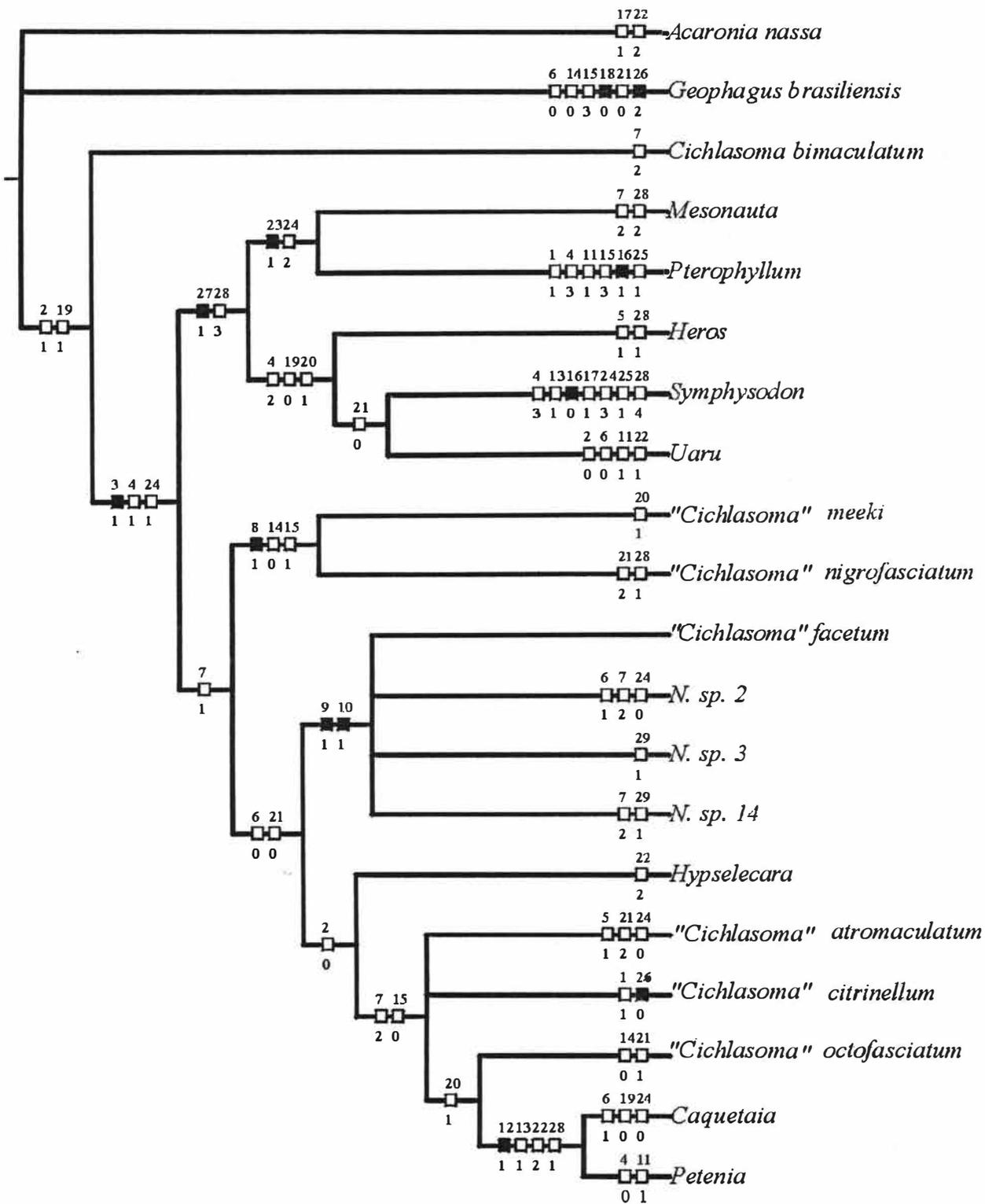


FIGURA 19: Cladograma de consenso estrito entre clados da tribo Heroini. A figura mostra a árvore de consenso estrito com 85 passos, CI: 50, RI: 58 e índice de consistência reescalonado: 29, gerada a partir das cinco árvores filogenéticas igualmente mais parcimoniosas da **FIGURA 18** neste Capítulo. Grupo externo: *Acaronia nassa*, *Cichlasoma bimaculatum* e *Geophagus brasiliensis*. **A.** Clados anônimos. As letras representam os clados da Seção **B**: Classificação no **CAPÍTULO IV**: RESULTADOS. **B.** Mapa de caracteres. Branco, homoplasias; negro, caracteres não homoplásticos. Número superior, caráter discutido na seção **B**: Lista de Caracteres no **CAPÍTULO III**: MÉTODOS; número inferior, estado do respectivo caráter.



B

FIGURA 19: Continuação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGASSIZ, L., 1859. — Remarks on New Fishes from Lake Nicaragua. **Proc. Boston Soc. Nat. Hist.** 6: 407-408.

AGASSIZ, M^{me}. & M. L. AGASSIZ, 1869. — Voyage au Brèsil. **Tr. Fr. De F. Vogeli.**

AMORIM, D. S., 1997. — **Elementos Básicos de Sistemática Filogenética.**
Editora Holos & Sociedade Brasileira de Entomologia, Ribeirão Preto, xviii+276 pp..

ANKER, G. Ch., 1978. — The Morfology of the Head Muscles of a Generalized *Haplochromis* Species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae). **Netherl. J. Zool.** 28: 234-271.

ANDERBERG, A. & A. TEHLER, 1990. — Consensus Tree, a Necessity in Taxonomic Practice. **Cladistics** 6(4): 399-402.

AULETE, C., 1974. — **Dicionário Contemporâneo da Língua Portuguesa.** Delta, Rio de Janeiro, 3999 pp..

AUTRAN, F. C. T., 1995. — **Revisão Taxonômica do Complexo de Espécies *Cichlasoma facetum* (Perciformes: Cichlidae)**. Monografia apresentada ao Departamento de Biologia Marinha para obtenção do Diploma de Bacharel em Biologia - Modalidade Biologia Marinha - do Instituto de Biologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (não publicada), xi+136 pp..

AXELROD, H. R., 1993. — **The Most Complete Colored Lexicon of Cichlids**. T. F. H. Publications, Neptune City, 864 pp..

BAERENDS, G. P., 1991. — Foreword. Pp xiii-xv in: M. H. A. Keenleyside (ed.), **Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution**. Chapman & Hall, London, xxi+378 pp..

BAERENDS, G. P. & J. M. Baerends-Van Roon, 1950. — An Introduction to the Study the Ethology of Cichlid Fishes. **Behaviour (Supplement 1)**: 1-243.

BAREL, C. D. N., F. WITTE & M. J. P. VAN OIJEN , 1976. — The Shape of the Skeletal Elements in the Head of a Generalized *Haplochromis* Species: *H. elegans* Trewavas, 1933 (Pisces, Cichlidae). **Netherl. J. Zool.** **26**(2): 163-265.

BAREL, C. D. N., M. J. P. VAN OIJEN, F. WITTE & E. L. M. WITTE-MAAS, 1977. — An Introduction to the Taxonomy and Morphology of the Haplochromine Cichlidae from Lake Victoria. **Netherl. J. Zool.** **27**(4): 333-389.

- BAREL, C. D. N., W. LIGTVOET, T. GOLSCHMIDT, F. WITTE & P. C. GOUDSWAARD, 1991. — The Haplochromine Cichlids in Lake Victoria: an assessment of Biological and Fisheries Interests. Pp 258-279 in: M. H. A. Keenleyside (ed.), **Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution**. Chapman & Hall, London, xxi+378 pp..
- BÖHLKE, J. E., S. H. WEITZMAN & N. A. MENEZES, 1978. — Estado Atual da Sistemática de Peixes de Água Doce da América do Sul. **Acta Amaz.** 8: 657-677 .
- BOND, C. E., 1979. — **Biology of Fishes**. Saunders, Philadelphia, 514 pp..
- BROWN, J. H. & A. C. GIBSON, 1983. — Distribution Patterns of Freshwater Fishes. Pp 294-302 in: D. Bowen (ed.), **Biogeography**. The C. V. Mosby Co., London, xi+643 pp..
- BRYANT, H. N., 1997. — Hypothetical Ancestors and Rooting in Cladistic Analysis. **Cladistics** 13: 337-348.
- CASCIOTTA, J. R. & G. ARRATIA, 1993a. — Jaws and Teeth of American Cichlids (Pisces: Labroidei). **J. Morphol.** 217: 1-36.
- _____, 1993b. — Tertiary Cichlid Fishes from Argentina and Reassessment of the Phylogeny of New World Cichlids (Perciformes: Labroidei). **Kaupia** 2: 195-240.

CICHOCKI, F., 1976. — **Cladistic History of Cichlid Fishes and Reproductive Strategies of the American Genera *Acarichthys*, *Biotodoma* and *Geophagus* (Volumes I and II)**. Ph. D. thesis, Univ. Michigan, Ann Arbor, USA. xvi+710 pp..

CONKEL, D., 1993. — **Cichlids of North and Central America**. T.F.H. Publications, Inc., USA, 400 pp..

COSTA, W. J. E. M., 1995. — Revision of the Neotropical Annual Fish Genus *Campellolebias* (Cyprinodontiformes: Rivulidae), with Notes on Phylogeny and Biogeography of the Cynopoecilina. **Cybium** 19(4): 349-369.

COVERING, J. A. H. VAN, 1982. — Fossil Cichlid Fish of Africa. **Spec. Pap. Palaentol.** 29: 1-103.

DINGERKUS, G. & L. D. UHLER, 1977. — Enzyme Clearing of Alcian Blue Stained Whole Small Vertebrates of Demonstration of Cartilage. **Stain. Tech.** 52: 229-232.

ESTABROOK, G. F., 1976. — A Mathematical Foundation for the Analysis of Cladistic Character Compatibiliy. **Math. Biosciences.** 29: 181-187.

FARRIS, J. S., 1982. — Outgroups and Parsimony. **Syst. Zool.** 31(3): 328-334.

_____, 1988. — **Hennig86 Reference Version 1.5**. James S. Farris, Port Jefferson Station, New York, 17 pp..

_____, 1989a. — Hennig86. A PC-DOS Program for Phylogenetic Analysis. **Cladistics 5**: 163.

_____, 1989b. — The Retention Index and the Rescaled Consistency Index. **Cladistics 5(4)**: 417-419.

FELSESTEIN, J., 1977. — The Number of Evolutionary Trees. **Syst. Zool. 27**: 27-33.

_____, 1978. — Cases in Which Parsimony or Compatibility Methods Will Be Positively Misleading. **Syst. Zool. 27**: 401-410.

FERRARAZZI, H. & A. C. MARQUES, 1997. — Análises Cladísticas Numéricas e Ferramentas Computacionais. Pp 163-186 in: D. S. Amorim (ed.), **Elementos Básicos de Sistemática Filogenética**. Editora Holos & Sociedade Brasileira de Entomologia, Ribeirão Preto, xviii+276 pp..

FITZHUGH, K., 1989. — Cladistics in the Fast Lane. **J. New. York Entomol. Soc. 97(2)**:234-241.

FOWLER, H. W., 1945. — Colombian Zoological Survey. Part I. — The Fresh-water Fishes Obtained in 1945. **Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 97**: 93-135.

FOWLER, H. W., 1954. — Os Peixes de Água Doce do Brasil. Volume II. **Arquivos de Zool. do Est. de S. Paulo** 9: 1-400.

FRYER, G. & T. D. ILES, 1972. — **The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa: their Biology and Evolution**. Oliver and Boyd, Edinburgh, 300 pp..

GLASER, U., F. SCÄFER & W. GLASER, 1996. — **Southamerican Cichlids III**. Aqualog, Germany, 144 pp..

GOLDSTEIN, R. J., 1973. — **Cichlids of the World**. T. F. H. Publications, Neptune City, 382 pp..

GOSSE, J. P., 1971. — Révision du Genre *Retroculus* (CASTELNAU, 1855), Designation d'un Neotype de *Retroculus lapidifer* (CASTELNAU, 1855) et Description de Deux Espèces Nouvelles. **Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg.** 47(43): 1-13.

_____, 1976. — Révision du Genre *Geophagus*. **Mém. Acad. R. Sci. Outre-mer. Cl. Sci. nat. méd. (N. S.)** 19(3): 1-172.

GREENWOOD, P. H., 1985. — Notes on the Anatomy and Phyletic Relationships of *Hemichromis* Peters, 1858. **Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zoology)** 48: 131-171.

GÜNTHER, A., 1862. — **Catalogue of the Fishes in the British Museum. Volume Fourth**. London, 534 pp..

HECKEL, J., 1840. — Johann Natterer's neue Flussfische Brasilien's nach den Beobachtungen und Mittheilungen des Entdeckers beschrieben. (Erste Abtheilung, die Labroiden). **Annl. Wien. Mus. Natges. 2:** 327-470.

HENNIG, W. , 1950. — **Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik.** Deutsche Zentral Verlag, Berlin.

_____, 1966. — **Phylogenetic Systematics.** University of Illinois Press, Urbana.

KEENLEYSIDE, M. H. A., 1991. — Introduction. Pp xvi-xxi in: M. H. A. Keenleyside (ed.), **Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution.** Chapman & Hall, London, xxi+378 pp..

KEITH, P., O.-Y. LE BAIL & P. PLANQUETTE, 2000. — **Atlas des Poissons d'Eau Douce de Guyane (Tome 2, Fascicule I).** Publications scientifiques du M.N.H.N, Paris, 286 pp..

KLUGE, A. G. & J. S. FARRIS, 1969. — Quantitative Phyletics and the Evolution of Anurans. **Syst. Zool. 18(1):** 1-32.

KULLANDER, S. O., 1980. — **A Taxonomical Study of the Genus *Apistogramma* REGAN, with a Revision of Brazilian and Peruvian Species (Teleostei: Percoidae: Cichlidae).** Bonner Zoologische Monographien, Nr. 14. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany, 152 pp..

- _____, 1982. — Cichlid Fishes from La Plata Basin. Part III. The *Crenicichla lepidota* Species Group (Teleostei: Cichlidae). **Revue suisse Zool.** **89**(3): 627-661.
- _____, 1983. — **A Revision of the South American Cichlid genus *Cichlasoma* (Teleostei: Cichlidae).** The Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden, iii+296 pp..
- _____, 1986. — **Cichlid Fishes of the Amazon River Drainage of Peru.** The Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden, 431 pp..
- _____, 1987. — A New *Apistogramma* species (Teleostei, Cichlidae) from the Rio Negro in Brazil and Venezuela. **Zoologica Scripta** **16**(3): 259-270.
- _____, 1988. — *Teleocichla*, a New Genus of South American Rheophilic Cichlid Fishes with Six New Species (Teleostei: Cichlidae). **Copeia** **1988**(1): 196-230.
- _____, 1989. — *Biotocetus* EIGENMANN & KENNEDY: Description of a New Species from Orinoco Basin and Revised Generic Diagnosis. **J. Nat. Hist.** **23**: 225-260.
- _____, 1990. — *Mazarunia mazarunii* (Teleostei: Cichlidae), a New Genus and Species from Guyana, South America. **Ichthyol. Explor. Freshwaters** **1**(1): 3-14.

_____, 1996. — *Heroina Isonecteria*, a New Genus and Species of Cichlid Fish from Western Amazonia, with Comments on Cichlasomine Systematics. **Icthyol. Explor. Freshwaters** 7(2): 149-172.

_____, 1998. — A Phylogeny and Classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). Pp 461-498 in: L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (eds.), **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Editora Universitária-EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil, x+603 pp..

_____, 2001 (in preparation). — Cichlidae. Pp - in: [Editorial list.], **Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America**. , pp..

KULLANDER, S. O. & H. NIJSSEN, 1989. — **The Cichlids of Surinam**. E. J. Brill, Leiden, Netherlands, xxxii+256 pp..

KULLANDER, S. O. & A. M. C. SILFVERGRIP, 1991. — Review of the South American Cichlid Genus *Mesonauta* GÜNTHER (Teleostei, Cichlidae) with Descriptions of Two New Species. **Revue suisse Zool.** 98(2): 407-448.

LA MARCA, E., 1997. — Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela. Pp. 55-100 in: E. La Marca (ed.), **Serie Catálogo Zoológico de Venezuela Vol. 1**. Museo de Ciencia y Tecnología de Mérida, Venezuela, 150 pp..

LAUDER, G. V. & K. F. LIEM, 1983. — The Evolution and Interrelationships of the Actinopterygian Fishes. **Bull. Mus. Comp. Zool.** **150**(3): 95-197.

LUNDBERG, J. G., 1972. — Wagner Networks and Ancertors. **Syst. Zool.** **21**: 398-413.

_____, 1998. — The Temporal Context for the Diversification of Neotropical Fishes. Pp 461-498 in: L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (eds.), **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Editora Universitária-EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil, x+603 pp..

MACHADO-ALLISON, A., 1971. — Contribución al Conocimiento de la Taxonomía del Género *Cichla* en Venezuela. Parte I. **Acta. Biol. Venez.** **7**: 459-497.

_____, 1973. — Contribución al Conocimiento de la Taxonomía del Género *Cichla* en Venezuela. Parte II. Osteología Comparada. **Acta. Biol. Venez.** **8**: 155-205.

MADDISON, W. P., M. J. DONOGHUE & D. R. MADDISON, 1984. — Outgroup Analysis and Parcimony. **Syst. Zool.** **33**(1): 83-103.

Marcgrave, G., 1648. — *De Piscibus Brasiliae*. Pp 142-181 in: J. de Laet (ed.), *Historiae rerum naturalium Brasiliae, auspicio et beneficio Illustriss. I. Mauritii Com. Nassau illius Provinciae et Maris summi praefecti adornata in qua non tantum Plantae et Animalia, sed et Indigenarum morbi, ingenia et mores describuntur et iconibus supra quingentas illustrantur*. Lugduni Batavorum & Amstelodami, vii+293 pp..

MENEZES, N. A., 1992. — Sistemática de Peixes. Pp 18-28 in: A. A. Agostinho & E. Benedito-Cecílio (eds.), *Situação Atual e Perspectivas da Ictiologia no Brasil (Documentos do IX Encontro Brasileiro de Ictiologia)*. UEM - NUPELIA - SBI, Maringá, 200 pp..

MIRANDA-RIBEIRO, A. DE, 1915. — Fauna Brasiliense. Peixes V (Eleutherobranchios Aspirophoros) Physoclisti. *Archos. Mus. Nacl. Rio de J.* 17: [paginação por família, Cichlidae: 70 pp.].

MYERS, G. S., 1938. — Fresh-water Fishes and West Indian Zoogeography. *Ann. Rept. Smithsonian Inst., for 1937*: 339-364.

NELSON, G. & P. Y. LADIGES, 1993. — Missing Data and Three-Item Analysis. *Cladistics* 9: 111-113.

NELSON, J. S., 1994. — *Fishes of the World*. John Wiley & Sons, New York, xvii+ 600 pp..

- NEWSOME, Y., 1971. — Comparative Osteology and Relationships of Neotropical Cichlid Fishes. Ph. D. thesis, University of Illinois at the Medical Center, Chicago.
- NIXON, K. C., 1991. — **Clados, version 1.07**. Programa e documentação. Trumansburg, New York.
- NIXON, K. C., 1999. — **Winclada, version 0.9.95a (BETA)**. Programa e documentação preliminar.
- NIXON, K. C. & J. M. CARPENTER, 1993. — On Outgroups. **Cladistics** 9: 413-426.
- OLIVER, M. K., 1984. — Systematics of African Cichlid Fishes: Determination of the Most Primitive Taxon, and Studies on the Haplochromines of Lake Malawi (Teleostei: Cichlidae). Ph. D. thesis, Yale University, New Haven, ix+326 pp..
- ORTEGA, H., 1991. — Adiciones y correcciones a la lista anotada de los peces continentales del Peru. **Publ. Mus. Hist. nat. UNMSM (A)** 39:1-6.
- PAPAVERO, N. & U. R. MARTINS, 1994. — Itens da Publicação Taxonômica. Pp 69-106 in: N. Papavero (ed.), **Fundamentos Práticos de Taxonomia Zoológica**. Editora UNESP, São Paulo, 285 pp..
- PARISELLE, A. & L. EUZET, 1997. — New Species of *Cichlidogyrus Paperna*, 1960 (Monogenea, Ancyrocephalidae) from the Gills of *Sarotherodon occidentalis*

(Daget) (Osteichthyes, Cichlidae) in Guinea and Sierra Leone (West Africa).

Systematic Parasitology 38(3): 221-230.

PATTERSON, C. & D. E. ROSEN, 1977. — Review of Ichthyodectiform and Other Mesozoic Teleost Fishes and the Theory and Practice of Classifying Fossils. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.** 158: 81-172.

PELLEGRIN, J., 1903. — Contribution a l'Étude Anatomique, Biologique et Taxonomique des Poissons de la Famille des Cichlidés. **Mém. Soc. Zool. de France XVI**: 41-399.

QUEIROZ, A. DE, 1995. — Separate versus Combined Analysis of Phylogenetic Evidence. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 26: 657-681.

RAMOS, T. C., 1997. — **Tree Gardener 2.2**. Programa e documentação.

REGAN, C. T., 1905a. — A Revision of the South-American Cichlid Genera *Crenacara*, *Batrachops* and *Crenicichla*. **Proc. Zool. Soc. London 1905**: 152-168.

_____, 1905b. — A Revision of the Fishes of the American Cichlid Genera *Acara*, *Nannacara*, *Acaropsis* and *Astronotus*. **Ann. Mag. Nat. Hist.** 15(7): 329-347.

_____, 1905c. — Description of *Acara subocularis* COPE. **Ann. Mag. Nat. Hist.** 15(7): 557-558.

- _____, 1905d. — A Revision of the Fishes of the American Cichlid Genus *Cichlosoma* and of Allied Genera. **Ann. Mag. Nat. Hist.** 16(7): 60-70; 225-243; 316-340; 433-445.
- _____, 1906a. — A Revision of the South-American Cichlid Genera *Retroculus*, *Geophagus*, *Heterogramma* and *Biotoecus*. **Ann. Mag. Nat. Hist.** 17(7): 49-66.
- _____, 1906b. — A Revision of the South-American Cichlid Genera *Cichla*, *Chaetobranchus* and *Chaetobranchopsis*, with Notes on the Genera of American Cichlidae. **Ann. Mag. Nat. Hist.** 17(7): 230-239.
- _____, 1920. — The Classification of the Fishes of the Family Cichlidae. - I. The Tanganyika Genera. **Ann. Mag. Nat. Hist.** 5(9): 33-53.
- ROBINS, C.R., R.M. BAILEY, C.E. BOND, J.R. BROOKER, E.A. LACHNER, R.N. LEA & W.B. SCOTT, 1991. — World Fishes Important to North Americans. Exclusive of Species from the Continental Waters of the United States and Canada. **Am. Fish. Soc. Spec. Publ.** 21: 1-243.
- ROSEN, D. E., 1973. — Interrelationships of Higher Euteleostean Fishes. Pp 397-513 in: P. H. Greenwood, R. S. Miles & C. Patterson (eds.), **Interrelationships of Fishes**. Academic Press, London, 536 pp..

ROSEN, D. E. & C. PATTERSON, 1990. — On Müller and Cuvier's Concepts of Pharingognath and Labirinth Fishes and the Classification of Percomorph Fishes, with an Atlas of Percomorph Dorsal Gill Arches. **American Museum Novitates** 2983, 57 pp..

SILVA-SANTOS, R. DA & H. R. SECIOSO SANTOS, 1993. — *Tremembichthys pauloensis* (SHAEFFER, 1947) (Pisces: Cichlidae) da Formação Tremembé, Estado de São Paulo, Brasil. **Anais Acad. Bras. Ciênc.** 65: 41-55.

SCHULTZ, L. P., 1960. — A Review of the Pompadour or Discus Fishes, Genus *Symphysodon* of South America. **Trop. Fish Hobby** 8(10): 5-17.

_____, 1967. — Review of South American Freshwater Angelfishes - Genus *Pterophyllum*. **Proc. U. S. Nat. Mus.** 120 (3555): 1-10.

SLOWINSKI, J. B., 1993. — Unordered *Versus* Ordered Characters. **Syst. Biol.** 42(2): 155-165.

SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF, 1981. — Taxonomic Congruence in the Leptopodomorpha Reexamined. **Syst. Zool.** 30(3): 309-325.

STIASSNY, M. L. J., 1981. — The Phyletic Status of the Family Cichlidae (Pisces, Perciformes): a Comparative Anatomical Investigation. **Netherl. J. Zool.** 31(2): 275-314.

_____, 1982. — The Relationships of the Neotropical Genus *Cichla* (Perciformes, Cichlidae): a Pyletic Analysis Including some Functional Considerations. **J. Zool. Lond.** 197: 427-453.

_____, 1987. — The Cichlid Familial Intrarelations and the placement of the Neotropical Genus *Cichla* (Perciformes, Labroidei). **J. Nat. Hist.** 21: 1311-1331.

_____, 1991. — Phylogenetic Intrarelations of the Family Cichlidae: an Overview. Pp 1-35 in: M. H. A. Keenleyside (ed.), **Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution**. Chapman & Hall, London, xxi+378 pp..

_____, 1992. — Atavisms, Phylogenetic Character Reversals, and the Origin of Evolutionary Novelties. **Netherl. J. Zool.** 42(2-3): 260-276.

STIASSNY, M. L. J. & J. S. JENSEN, 1987. — Labroid Intrarelations Revisited: Morphological Complexity, Key Innovations, and the Study of Comparative Diversity. **Bull. Mus. Comparative Zool.** 151(5): 269-319.

SWOFFORD, D. L. & W. P. MADDISON, 1987. — Reconstructing Ancestral Character States under Wagner Parcimony. **Math. Biosc.** 87: 199-229.

TAYLOR, W. R. & G. C. VAN DYKE, 1985. — Revised Procedures for Staining and Clearing Small Fishes and Other Vertebrates for Bone and Cartilage Study. **Cybiurn** 9: 107-119.

- TREWAVAS, E., 1983. — **Tilapiine Fishes of the Genera *Sarotherodon*, *Oreochromis*, and *Danakilia***. British Museum (Natural History), Cromwell Road, London, x+583 pp..
- VANDEWALLE, P., 1971. — Comparison Osteologique et Miologique de Cinqt Cichlidae Africains et Sud-Americains. **Am. Mus. Roy. Zool. Belg.** 101:259-292.
- VISCONTI, M. A., A. M. DE L. CASTRUCCI & D. VALENTE, 1984. — A Study on Melanophore Receptors of *Papiliochromis ramirezi* (Teleostei, Cichlidae). **Comparative Biochemistry and Physiology Comparative Pharmacology** 77(1): 161-165.
- WATROUS, L. E. & Q. D. WHEELER, 1981. — The Out-Group Comparison Method of Character Analysis. **Syst. Zool.** 30: 1-11.
- WEITZMAN, S. H., 1962. — The Osteology of *Brycon meeki*, a Generalized Characid Fish, with an Osteological Definition of the Family. **Stanford Ichthyological Bulletin** 8(1): 1-77.
- WEITZMAN, S. H., N. A. Menezes & M. J. Weitzman, 1988. — Phylogenetic Biogeography of the Glandulocaudini (Teleostei: Characiformes, Characidae) with Comments on the Distributions of Other Freshwater Fishes in Eastern and Southeastern Brazil. Pp 379-427 in: P. E. Vanzolini & W. R. Heyer (eds.), **Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns**. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 608 pp..

WOODWARD, A. S., 1939. — Tertiary Fishes from Maranhão, Brazil.

Ann. Mag. Nat. Hist. 3(2): 450-453.

YANG, X., C. DENG & H. CHEN, 1984. — Electrophoretic Studies on the Lactate Dehydrogenase and Malate Dehydrogenase Isozymes in Tissues of Three Species

in Genus *Tilapia*. **Acta Genetica Sinica** 11(2): 132-140.

YEW, F. H. & L. M. CHANG, 1984. — DNA Replication and Repair in *Tilapia* Cells.

1. The Effect of Ultraviolet Radiation. **Journal of Cell Science** 72: 213-226.