



Australoheros-tembe-Paar mit Gelege (Foto: Rainer Stawikowski)

Die Geschichte der Systematik der Gattung *Australoheros* - Teil 2

Willem Heijns

(Übersetzung: Harald Rosentritt)

Wieviele *Australoheros*-Arten gibt es?

Reverend Jenyns beschrieb *Chromis facetus* nach dem Exemplar, das Charles Darwin auf seiner Reise um die Welt mit der Beagle (GEERTS, 2006) gesammelt hatte. Darwin fand sein Exemplar nahe Maldonado „in einem Süßwassersee, dem man nachsagte, ab und zu ein wenig brackig zu sein“. Die Stadt Maldonado liegt etwa 120 Kilometer östlich von Montevideo, der Hauptstadt Uruguays. Der genaue Fundort und der Name des Sees waren lange ein Geheimnis. Es war erst um 2007, als Pablo Calviño einen Artikel im Journal des argentinischen Killifisch-Klubs veröffentlichte, in welchem er durch Überprüfung aller Seen der Region zu dem Schluss kam, dass die Laguna del Diarío (ein kleiner See in unmittelbarer

Umgebung von Maldonado) der einzige mögliche Platz sein konnte, wo Darwin seine Fische gefangen hatte. Die Typuslokalität und das Typusexemplar von *Chromis facetus* sind Gegenstand eines in Kürze erscheinenden Artikels hier in den DCG-Informationen.

Sieben Jahre später wurde *Chromys oblonga* beschrieben (DE CASTELNAU, 1855). Das ist ein ziemlich problematischer Fall, weil das einzige Exemplar, das der Autor zur Verfügung hatte, in sehr schlechtem Zustand war. Es fehlten alle Schuppen genauso wie die Brustflossen. Darüberhinaus war der angegebene Fundort des Exemplars ziemlich merkwürdig: Rio Tocantins (in der Provinz Goiás) in Brasilien. Kein Fisch, der auch nur ein wenig wie *Chromys oblonga* aussieht, wurde je in

diesem Fluss gefunden. Der Name gilt nun als „nomen dubium“ (ein Name mit zweifelhaftem Status).

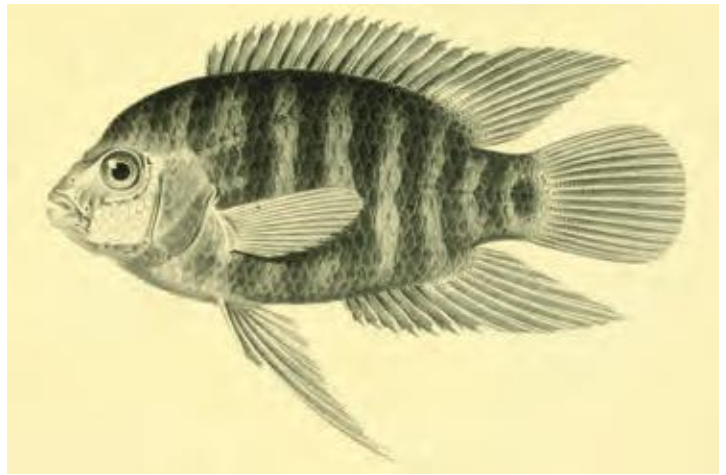
Ein anderer interessanter Fall ist *Heros autochthon* GÜNTHER 1862. Im „Catalogue of the Fishes in the British Museum“ wird der Fundort des Fisches lediglich mit „Brasilien“ bezeichnet, ein ziemlich vager Hinweis. In seiner Übersicht über die Süßwasserfische von Südost-Brasilien listet STEINDACHNER (1874) *Heros autochthon* mit Fundort Rio Parahyba (heute Rio Paraiiba genannt) direkt nördlich von Rio de Janeiro. Das könnte richtig sein, weil die 4 Exemplare, auf denen Günthers Beschreibung beruht, von Lord Stuart, dem Britischen Botschafter in Brasilien, dem Museum geschenkt wurden. Brasilien war seinerzeit mit-

tendrin, seine Unabhängigkeit von Portugal zu gewinnen, und der Biographie von Sir Charles Stuart de Rothesay zufolge ist es ist wahrscheinlich, dass die Typusexemplare von *Heros autochthon* in der Nähe von Rio de Janeiro gesammelt wurden (Schindler, pers. Mitteilung). Und wie oben bereits erwähnt, hat STEINDACHNER (1874) ebenfalls Fische im Umkreis von Rio de Janeiro gefangen, als er die Region als Teilnehmer von Hasslers Expedition besuchte, und die er als *Heros autochthon* identifizierte. Diese Ansicht wird auch von ŘÍČAN & KULLANDER (2003) so dargestellt, die erklärten, dass die von Günther verwendeten Fische, „wahrscheinlich von Rio de Janeiro“ stammten.

Aber das ist noch nicht alles. Wenn man sich den Online-Katalog des Natural History Museums von London anschaut, findet man Bilder der 4 Fische, die Günther für seine Beschreibung von *Heros autochthon* verwendet haben muss. Da ist jedoch etwas Merkwürdiges an diesen Bildern. Die Fische sind etikettiert mit „1961.7.7.2-4“ (3 Exemplare) und „1961.7.7.6“ (1 Exemplar). Letzterer Fisch (im Bild oben links) sieht anders aus, als die anderen drei. Es ist schwer zu glauben, dass Günther diese als eine Art beschrieben hätte, außer es wurde ein Fehler gemacht und die Fische, die nun als Syntypen von *Heros autochthon* registriert sind, sind nicht diejenigen, die Günther zur Verfügung hatte. Das ist nicht unwahrscheinlich, da es sich bei der Zahl 1961 in der Nummer des Etiketts offensichtlich um das Jahr handelt, in dem die Exemplare katalogisiert wurden. Dies wird bestätigt durch die Bemerkung „bisher unregistriert“ im Register. Das würde bedeuten, dass diese Fische nahezu ein Jahrhundert lang unregistriert herumlagen. Auf den Bildern, die ich für meine Zusammenstellung hier verwendet habe, ist im Original ein Lineal (das ich in meinen Bildern weggelassen habe), welches klar zeigt, dass die drei Fische mit den Nummern 1961.7.7.2 bis 4 zwischen 11,3 und 12 Zentimeter groß sind. Der vierte Fisch (1961.7.7.6) misst etwa 10,4 Zentimeter. Aber Günther gibt in seiner Original-Beschrei-

bung als Maß für das größte Exemplar 14 Zentimeter an - eine unerklärliche Differenz.

Die Fische, die Steindachner auf der Hassler-Expedition gesammelt hatte, wurden alle im Naturhistorischen Museum in Wien gelagert. Dieses Museum hat unglücklicherweise keinen Online-Katalog, weshalb ich nicht prüfen konnte, ob und welche Exemplare von *Heros autochthon* es in seiner Sammlung hat. Aber STEINDACHNER (1874) veröffentlichte einen Aufsatz über diese Fische, in welchem er nicht nur Detailinformationen über die Fundorte von *Heros autochthon* gibt, sondern auch eine ausgezeichnete Abbildung präsentiert (wie er es stets getan hat). Beim Betrachten dieser Abbildung und Lesen der Beschreibung komme ich zu dem Schluss, dass Steindachners *Heros autochthon* identisch ist mit dem von Günther 1862. Sollte es sich herausstellen, dass die Exemplare in Wien tatsächlich zur selben Art gehören wie die Syntypen in London, wären wir dessen sicher. Alles was getan werden muss,



Heros autochthon von Rio de Janeiro (aus STEINDACHNER 1874)

wenn sich das bestätigen würde, ist, die Typuslokalität für *Heros autochthon* von „Brasilien“ zu ändern auf z. B. „Umgebung von Rio de Janeiro“, und wir könnten dann sicher diesen verfügbaren Namen für *Australoheros*-Arten von dieser Region verwenden – aber bitte lesen Sie weiter!

Es war STEINDACHNER (1869), der den Namen *Heros jenynsii* zur Liste hinzugefügt hat. Er hatte eine Anzahl Fische bekommen, die in der Region um Montevideo gefangen wurden. Einige Exemplare dieser Sammlung identifizierte er als *Heros facetus*, andere beschrieb er unter dem neuen Namen *Heros jenynsii*. Erneut finden sich zwei gute Illustrationen in seinem Aufsatz, welche die beiden mutmaßlichen Arten



Syntypen von *Heros autochthon* GÜNTHER 1862
(Foto: Natural History Museum, London)

zeigen. Die Unterschiede zwischen den beiden sind erheblich, aber das könnte an der Tatsache liegen, dass einer der beiden mit einem weit geöffneten Maul dargestellt ist, was ihm ein anderes Aussehen im Kopfprofil gibt. Das ist wahrscheinlich ein Ergebnis dessen, wie das Exemplar präpariert wurde.

HENSEL (1870) ist (für diese Zeit) der letzte in der Reihe. Er beschrieb *Heros acaroides*, eine Art, die in der Nähe von Porto Alegre in stehendem Gewässer gefunden wurde.

Die von mir bis hierher besprochenen Namen wurden lange als Synonyme von *Cichlasoma facetum* gehandelt. Seltsamerweise hat STEINDACHNER (1874) das selbst ins Rollen gebracht als er erklärte, dass *Heros acaroides* identisch mit *Heros jenynsii* (diese Art hatte er selbst nur 5 Jahre zuvor beschrieben) und dass der letztgenannte nichts weiter als eine Farbvariante von

guai (Brasilien) zu finden sind. Drei Jahre später wurde die erste Beschreibung einer neuen Art veröffentlicht: '*Cichlasoma*' *tembe* (CASCIOтта et al. 1995). Diese neue Art wurde im Arroyo Urugua-i gefunden, einem Nebenfluss des Rio Paraná. Nach Angaben der Autoren ist dies die erste Art in dieser Gruppe, die in Flüssen mit starker Strömung lebt. Weitere 8 Jahre später wurde '*Cichlasoma*' *scitulum* ŘÍČAN & KULLANDER 2003 beschrieben. Damit zählen wir nun 3 Arten.

In der Zwischenzeit hatten Aquarianer die Region entdeckt. In der zweiten Hälfte der 90er Jahre bereisten einige von ihnen (die meisten aus Deutschland) Südbrasilien, Argentinien, Paraguay und Uruguay. Auf ihren Reisen entdeckten sie viele Cichliden, und natürlich waren Verwandte von '*Cichlasoma*' *facetum* unter ihnen. So gelangten sie in die Heimaquarien und wurden kurz darauf populär. Es bestand

Und dann ging es richtig los. Im selben Jahr beschrieben CASCIOтта et al. (2006) *Australoheros kaaygua* vom oberen Rio Iguazu. Und ŘÍČAN & KULLANDER (2008) fügten *A. forquilha*, *A. charrua*, *A. minuano* und *A. guarani* zur Gattung *Australoheros* hinzu. Drei der sieben unbeschriebenen Arten (siehe oben) hatten also einen gültigen Namen, womit wir es nun mit 8 Arten zu tun hatten.

Felipe OTTONI ist ein brasilianischer Ichthyologe mit einem Gespür fürs Detail. Nachdem er (zusammen mit Co-Autoren) *Australoheros ribeirae* zu der nun schnell umfangreicher werdenden Gattung hinzugefügt hatte, veröffentlichten er und Wilson COSTA 2008 eine „Revision der Systematik der Gattung *Australoheros*“. Nach sorgfältigem Studium des Aufsatzes konnte ich nichts finden, das ich mit dem Begriff „Revision der Systematik“ in Verbindung bringen konnte, aber ich fand Beschrei-



Australoheros minuano von Tacuarembó, Uruguay
(Foto: Uwe Werner)



Australoheros kaaygua
(Foto: Oldrich Říčan)

Heros facetus sei. Im Jahre 1911 fügte HASEMAN *Chromys oblonga* und *Heros autochthon* den Synonymen hinzu. Folglich betrachtete man *Cichlasoma facetum* als einzigen Vertreter südlich von Amazonien aus der Gruppe, die wir heute als heroine Cichliden bezeichnen.

***Australoheros*-Arten der vergangenen 23 Jahre**

Es begann ganz allmählich: Im Jahr 1992 berichteten LUCENA & KULLANDER, dass unbeschriebene Arten dieser Gruppe wahrscheinlich im oberen Rio Uru-

der Wunsch nach einem angemessenen Namen, und so wurden sie als Varianten von '*Cichlasoma*' *facetum* „Lokalität X“ bezeichnet. 2006 erhielt die Gruppe endgültig ihren richtigen Namen. Seit diesem Zeitpunkt können wir diese Cichliden als Mitglieder der Gattung *Australoheros* ansprechen. In der Originalbeschreibung weisen die Autoren (ŘÍČAN & KULLANDER, 2006) darauf hin, dass neben den drei schon beschriebenen Arten mindestens weitere sieben Arten zu dieser Gattung gehören.

bungen von nicht weniger als neun (!) neuen Arten. Das ist umso bemerkenswerter, weil das Verbreitungsgebiet dieser Arten nicht im Einzugsgebiet des Rio Paraná oder des Rio Uruguay liegt (wo die Mehrzahl der bisher bekannten *Australoheros*-Arten vorkommt), sondern weiter nördlich in der Nähe von Rio de Janeiro. In dieser Region fließen viele relativ kurze Flüsse direkt in den Atlantik. Es scheint, dass diese Autoren glauben, dass alle diese isolierten Flüsschen ihre eigene *Australoheros*-Art beherbergen. Sind da Pedanten zuge-



Australoheros forquilha
(Foto: Oldrich Řičan)



Australoheros angiru vom Rio Chopim, Brasilien
(Foto: Wolfgang Staeck)

Eine weitere merkwürdige Beobachtung ist, dass OTTONI & COSTA (2008) das Vorkommen von *Heros autochthon* in dieser Region zu leugnen scheinen. Wie man gesehen hat, wurde diese Art (sehr wahrscheinlich) auch in der Nähe von Rio de Janeiro gefunden, aber die Autoren behaupten einfach: „keine *Australoheros*-Art ist derzeit aus dieser Region beschrieben“. Unbegreiflich!

Und es wird noch schlimmer. In einer aktuellen Veröffentlichung bestimmt OTTONI (2012) einen Lectotypus für *Heros autochthon* GÜNTHER 1862 (siehe auch Abbildung). In seinem Kommentar fügt er hinzu: „Die Untersuchung aktueller Fotografien von Syntypen zeigt, dass (der Lectotypus) nicht zur Gattung *Australoheros* gehört, und, weil seine Rumpfstreifen 6-7 nicht unterbrochen sind, wahrscheinlich nicht einmal zur Familie Heroini“. Ich erhielt dieselben Fotos vom Naturhistorischen Museum in London, und ich war in der Lage, sie mit hoher Auflösung zu betrachten. Es ist keine Bauchstreifung (Otonis Bauchstreifen 6-7) auf dem Bild zu erkennen. Die Vermutung, dass *Heros autochthon* noch nicht einmal zur Familie Heroini gehört, ist geradezu lächerlich. Die einzig vergleichbare Familie würden die Cichlasomatini sein. Diese beiden Familien sind einfach zu unterscheiden anhand der Position des Seitenfleck (siehe ŘIČAN et al. 2005). Bei den Cichlasomatini ist dieser Seitenfleck üblicherweise auf dem fünften Querstreifen (von der Schwanzflosse her) zu finden, bei den Heroini

dagegen auf dem vierten Streifen. Und das ist genau das, was das Foto des Lectotypus zeigt. Unser Arten-Zähler steht nun bei 18.

Und wir sind noch nicht fertig. OTTONI & CHEFFE beschrieben 2009 *Australoheros taura* vom Oberen Rio das Antas in Brasilien. Ein Jahr später stellte OTTONI (2010) *Australoheros capixaba* vor, anscheinend aus der gleichen Region, aus der auch die neun Arten der „Revision der Systematik“ stammen. Kürzlich wurde noch eine weitere Art von OTTONI (2011) beschrieben: *Australoheros perdi*.

Heros acaroides wurde ein besseres Schicksal zuteil als *Heros autochthon*. Die Existenz des Letztgenannten wurde von OTTONI & COSTA (2008) einfach geleugnet, Erstgenannten ließen SCHINDLER et al. (2010) aus der Synonymie von *Australoheros facetus* wieder aufleben. Sie betrachten *Heros acaroides* als gültig und gaben eine Wiederbeschreibung der Art, die sie nun *Australoheros acaroides* nennen. Die Art kann in Rio Grande do Sul gefunden werden, dem südlichsten Bundesstaat von Brasilien. Damit steht der Artenzähler bei 22.

Im Sommer 2011 veröffentlichte Zootaxa Beschreibungen von zwei weiteren neuen Arten. ŘIČAN et al. (2011) fügen *A. ykeregua* und *A. angiru* zur Artenliste hinzu. Damit haben wir 24 Arten in der Gattung *Australoheros*. OTTONI (2012) beschrieb noch drei weitere neue Arten: *Australoheros mat-*

tosi aus dem Rio São Francisco, *Australoheros montanus* aus dem Rio Paraíba do Sul (im Vorkommensgebiet von *A. autochthon*) und *Australoheros tavaresi* aus einem Nebenfluss des oberen Rio Paraná. Wir zählen nun 27 Arten - eine wahre Artenexplosion (19 neue Arten in nur vier Jahren).

Die ganze Zählerei muss ich aber doch relativieren, denn bis hierhin habe ich nur darüber berichtet, welche Namen veröffentlicht wurden und wann. Aber jedes Ding hat zwei Seiten. Eine lautet hier „Verfügbarkeit“ (alle Namen die gemäß der Regeln der ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature) veröffentlicht wurden, sind verfügbar); die andere Seite lautet „Gültigkeit“.



Entwicklungsgeschichtlicher Stammbaum nach ŘIČAN et al. (2011)

Namen können nur gültig sein, wenn sie einer Art zugeordnet werden, die identifiziert (und natürlich korrekt beschrieben) ist. Ob ein Name gültig ist



Australoheros ykeregua
(Foto: Oldrich Řičan)



Männchen von *Australoheros* sp. „Red Ceibal“
(Foto: Uwe Werner)

oder nicht, ist Meinungssache. Entweder identifiziert man eine Art oder nicht. Ein Beispiel: *Heros acaroides* wurde jahrelang als Synonym (und

damit als ungültiger Name) von *Heros facetus* betrachtet, weil man vermutete, dass die Namen *A. acaroides* und *A. facetus* zu einer einzigen Art gehörten.

SCHINDLER et al. (2010) sind der Meinung, dass dies nicht der Fall ist und dass tatsächlich zwei Arten beteiligt sind, und deshalb ist ihrer Ansicht nach *A. acaroides* ein gültiger Name für eine der beiden Arten. Entweder ist man ihrer Meinung (so wie ich) oder nicht. Deshalb gibt es Meinungen und Diskussionen darüber.

Tabelle mit den gültigen *Australoheros*-Namen

Name	Autor	Status
<i>acaroides</i>	HENSEL 1870	gültig
<i>angiru</i>	ŘIČAN et al. 2011	gültig
<i>autochthon</i>	GÜNTHER 1862	gültig
<i>autrani</i>	OTTONI & COSTA 2008	Synonym zu <i>autochthon</i> ?
<i>barbosae</i>	OTTONI & COSTA 2008	Synonym zu <i>autochthon</i> ?
<i>capixaba</i>	OTTONI 2010	Synonym zu <i>autochthon</i> ?
<i>charrua</i>	ŘIČAN & KULLANDER 2008	gültig
<i>facetus</i>	JENYNS 1842	gültig
<i>forquilha</i>	ŘIČAN & KULLANDER 2008	gültig
<i>guarani</i>	ŘIČAN & KULLANDER 2008	gültig
<i>ipatinguensis</i>	OTTONI & COSTA 2008	Synonym zu <i>autochthon</i> ?
<i>jenynsii</i>	STEINDACHNER 1869	Synonym zu <i>facetus</i>
<i>kaaygua</i>	CASCIOTTA ET AL. 2006	gültig
<i>macaensis</i>	OTTONI & COSTA 2008	Synonym zu <i>autochthon</i> ?
<i>macacuensis</i>	OTTONI & COSTA 2008	Synonym zu <i>autochthon</i> ?
<i>mattosi</i>	OTTONI 2012	gültig
<i>minuano</i>	ŘIČAN & KULLANDER 2008	gültig
<i>montanus</i>	OTTONI 2012	Synonym zu <i>autochthon</i> ?
<i>muriae</i>	OTTONI & COSTA 2008	Synonym zu <i>autochthon</i> ?
<i>oblongus</i>	DE CASTELNEAU 1855	Zweifelhafter Name
<i>paraibae</i>	OTTONI & COSTA 2008	Synonym zu <i>autochthon</i> ?
<i>perdi</i>	OTTONI et al. 2011	Synonym zu <i>autochthon</i> ?
<i>ribeirae</i>	OTTONI et al. 2008	gültig
<i>robustus</i>	OTTONI & COSTA 2008	Synonym zu <i>autochthon</i> ?
<i>saquarema</i>	OTTONI & COSTA 2008	Synonym zu <i>autochthon</i> ?
<i>scitulus</i>	ŘIČAN & KULLANDER 2003	gültig
<i>taura</i>	OTTONI & CHEFFE 2009	gültig
<i>tavaresi</i>	OTTONI 2012	gültig
<i>tembe</i>	CASCIOTTA et al. 1995	gültig
<i>ykeregua</i>	ŘIČAN et al. 2011	gültig

In der Tabelle (links) spiegelt sich meine persönliche Meinung über die Gültigkeit der verfügbaren *Australoheros*-Namen wider. Es gibt darin eine Reihe von Fragezeichen. Diese stammen von meinen starken Zweifeln an der Gültigkeit der Namen, die von Ottoni und seinen Mitstreitern für die *Australoheros*-Arten aus der Region von Rio de Janeiro vorgeschlagen wurden. Ich tue mich schwer zu glauben, dass dort in jedem einzelnen Fluss eine eigene Art beheimatet sein soll. Außerdem sind die Unterschiede zwischen diesen Arten sehr gering, oft geringer als die innerartlichen Unterschiede bei anderen *Australoheros*-Arten (ŘIČAN et al. 2011). Ohne Angaben zu ihrem Fundort ist es fast unmöglich, sie voneinander zu unterscheiden. Und wie ich bereits anmerkte, gibt es wahrscheinlich bereits einen gültigen Namen für all diese Arten: *Australoheros autochthon* (GÜNTHER 1862). Die meisten Fragezeichen werden verschwinden, wenn die Existenz (= Gültigkeit) von *Australoheros autochthon* bestätigt würde und die Namen verschiedener Arten um Rio de Janeiro konsequenterweise als Synonym zu *Australoheros autochthon* anerkannt würden.

Tabelle mit den Populärnamen von *Australoheros*-Namen

Populär-Name	Quelle	Art?
Artigas	STAECK 2003	scitulus?
cf. <i>facetus</i>	ŘÍČAN & KULLANDER 2006	
Iguaçu	STAECK 1998	<i>angiru</i>
jacui	ŘÍČAN & KULLANDER 2006	acaroides?
Jacutinga	ŘÍČAN & KULLANDER 2006	<i>angiru</i>
Local	WWW.AQVATERRA.COM	
Palmar	KÖRBER & STAWIKOWSKI 1999	<i>scitulus</i>
Paraguay	ŘÍČAN & KULLANDER 2006	<i>guarani</i>
Pirapo	ŘÍČAN & KULLANDER 2006	<i>charrua</i>
Quarai	STAWIKOWSKI & WERNER 1998	<i>scitulus</i>
Red Ceibal	WWW.AQVATERRA.COM	
São Francisco	BRITSKI et al. 1988	<i>mattosi</i>
Tacuarembó	LITZ et al. 2006	<i>minuano</i>
Uruguay	ŘÍČAN & KULLANDER 2006	<i>minuano</i>

Der Tabelle (Seite 182) ist also zu entnehmen, dass ich die Namen von 16 *Australoheros*-Arten als gültig betrachte. Zusätzlich sind einige Populärnamen in Umlauf, die ich in der nächsten Tabelle zusammengefasst habe. Cichliden mit solchen Namen wurden in einigen Fällen von Aquariarern entdeckt, und es scheint, dass es für einige von ihnen noch keinen wissenschaftlichen Namen gibt.

Wie man das Ganze auch immer betrachtet, es gibt auf jeden Fall einige *Australoheros*-Arten mehr, als man jahrelang glaubte. Und es werden weitere folgen. Einigen Veröffentlichungen ist zu entnehmen, dass Vertreter dieser Gattung von Brasilien (Rio São Francisco, Bahia) Richtung Süden bis zur Mündung des Rio de la Plata in Uruguay und Argentinien (BRUNO et al. 2011) sowie westlich bis zu den Ausläufern der Anden (ŘÍČAN & KULLANDER 2006) verbreitet sind. Merkwürdigerweise habe ich keine Informationen über genaue Fundorte in der Nähe der Anden gefunden.

Auf der Karte im ersten Teil des Artikels (DCG-Informn. 6/2015, S. 131) sind alle dokumentierten Fundorte von *Australoheros*-Arten verzeichnet. Detaillierte Untersuchungen zeigen, dass keine *Australoheros*-Arten im Rio Paraguay oder im oberen Rio Paraná nachgewiesen worden sind (mit Aus-

nahme von *A. tavaresi*). Das ist bemerkenswert, weil die Gattung weiter nördlich im Rio São Francisco und den Küstenflüssen Brasiliens gut vertreten ist. Es ist nicht schwer zu vermuten, dass vielleicht mehr (neue?) Arten in dem Gebiet dazwischen entdeckt werden.

Mehr (neue) Arten?

Die Meisten haben ihre eigene Vorstellung davon, was eine Art ist. Viele von ihnen überlegen keine Sekunde: Eine Art ist eine Art, das war's. Aber einige denken darüber nach und gelangen an einen Punkt wo sie einen ausgearbeiteten „Artbegriff“ haben. Ich hoffe, das ist bei den Wissenschaftlern so, obwohl ich nicht viele Systematiker kenne, die ihren Artbegriff darlegen, den sie für die Beschreibung neuer Arten verwendet haben. Ein weitverbreitet angewandeter Artbegriff ist der biologische. Eines der wichtigsten Kennzeichen dieses Begriffs ist die Fortpflanzungsisolation. Einfach ausgedrückt: Wenn zwei Organismen keine fortpflanzungsfähigen Nachkommen produzieren können, dann gehören sie zu zwei verschiedenen Arten. Das klingt ziemlich einfach, aber es gibt da ein paar Fußangeln. Wie kann man zum Beispiel Fortpflanzungsisolation anhand eines Fisches zeigen, den man in Fluss X gefangen hat? Im nahegelegenen Fluss Y gibt es einen Fisch, der genauso aussieht, aber

die beiden können nicht zueinander gelangen (Überschwemmungen außer Acht gelassen) um Nachkommen zu zeugen. Deshalb zwei Arten? Auf der anderen Seite lassen sich viele Buntbarsch-Arten untereinander kreuzen und haben fortpflanzungsfähige Nachkommen auch noch nach vielen Generationen. Die Fortpflanzungsisolation ist also nicht so starr, wie sie scheint.

Ein anderer Ansatz basiert auf der Annahme, dass sich jede Art auf ihre eigene Art und Weise an ihren Lebensraum angepasst hat und sich so genetisch, morphologisch und vom Verhalten her (Fortpflanzungsisolation ist ein Verhaltensmerkmal) von anderen Arten unterscheidet. Die Unterschiede in genetischen und morphologischen Merkmalen (die viel einfacher festzustellen sind als Verhaltensweisen) werden dann als Indikatoren für die Abgrenzung von Arten in einer Gruppe von Cichliden genutzt. Das führt zu der grundsätzlichen Frage: Wieviele Unterschiede werden benötigt, um eine Artabgrenzung festzulegen, und wie groß sollten diese Unterschiede sein? Wenn man gut im Zählen und Messen ist (und falls nötig, ein Computerprogramm benutzt), sind die Unterschiede einfach zu entdecken, aber wo zieht man hier eine Grenze? Es gibt keine Regeln dafür, egal wie sehr mancher diese auch haben möchte. Da sind zum einen die Systematiker, die nur ein winziges Unterscheidungsmerkmal benötigen, um daraus eine neue Art zu definieren. Ich wage es, Ottoni zu diesem Kreis zu zählen. Er scheint das zu sein, was man „*Splitter*“ nennt. Eine andere Gruppe von Systematikern behauptet, dass diese Unterschiede nichts anderes sind als innerartliche Varianten. Sie nennt man üblicherweise „*Lumper*“. Ich sehe mich selbst mehr auf der Seite der Letzteren.

Aber lassen Sie uns nicht vergessen, dass es nicht die Unterschiede sind, die „eine Art bestimmen“. Die Unterschiede sind nicht mehr (oder weniger) als Indikatoren für die angenommene Fortpflanzungsisolation (vorausgesetzt wir verwenden immer noch den biologischen Artbegriff). Für getrennte (al-

lopatriische Artbildung) Populationen ist es sehr schwierig, Fortpflanzungs-isolation nachzuweisen. Es kann sehr gut sein, dass wir nur die geographische Isolation sehen. Das könnte für viele *Australoheros*-Arten zutreffen, da sie in getrennten Lebensräumen gefunden wurden. Trotzdem könnte man endlos über die Frage diskutieren, ob es sich dabei um lauter unterschiedliche Arten, oder vielleicht nur wenige (oder gar nur eine) handelt. „*Splitter*“ gegen „*Lumper*“.

Einige Arten treten zusammen auf (syn-top). Für diese könnte man herausfinden, ob sie sich kreuzen oder nicht. Wenn sie das nicht tun, sind sie fort-pflanzungstechnisch isoliert und man kann sicher von verschiedenen Arten ausgehen. Leider gibt es nicht viele Beispiele. LUCENA & KULLANDER

(1992) berichten von überlappenden Verbreitungsgebieten von *Australoheros*-Arten und KÖRBER & STAWIKOWSKI (1999) haben zwei verschiedene Arten im Arroyo El Palmar in Uruguay gefunden (*A. facetus* und *A. scitululus*). Felipe Cantera lebt und arbeitet in Uruguay und gibt an (pers. Mitteilung), dass er im Rio Uruguay, im Rio Cuareim und im Rio Negro mehr als eine *Australoheros*-Art gesehen hat. All diese Fälle betreffen *Australoheros scitululus* und eine andere, nahe verwandte *Australoheros*-Art.

Der ultimative Beweis all dessen wäre ein Unterwasserfoto in einem natürlichen Lebensraum, das zwei verschiedene *Australoheros*-Arten gemeinsam zeigt. Aber ich habe bisher noch kein solches Foto gesehen.

Beziehungen innerhalb der Gattung *Australoheros*

ŘÍČAN & KULLANDER diskutierten 2006 auch die Beziehungen zwischen den Arten, die zu Ihrer kürzlich aufgestellten Gattung gehören. Das kann nur eine Vorstudie sein, weil bis dahin nur drei Arten beschrieben waren. Die anderen sieben „potentiellen“ Arten die in der Analyse verwendet wurden, erhielten ihre formalen wissenschaftlichen Namen erst später.

Untersuchungen der entwicklungs-geschichtlichen Beziehungen innerhalb der Gattung *Australoheros* werden sehr durch die Tatsache behindert, dass keine echte „Fremdgruppe“ gefunden werden konnte (ŘÍČAN & KULLANDER, 2008). Dies ist begründet durch die umstrittene Zuordnung von *Australoheros*



Australoheros sp. „Red Cuaro“ (Foto: Stan Sung)

zu den heroischen Cichliden. ŘÍČAN & KULLANDER (2008) verweisen deshalb auf nur vier Art-Gruppen basierend auf ihren gemeinsamen Unterscheidungsmerkmalen.

Weitere intensive und grundlegende entwicklungs-geschichtliche Untersuchungen wurde von ŘÍČAN et al. (2011) durchgeführt, deren Ergebnisse in dem gleichen Aufsatz veröffentlicht wurden in welchem *A. ykeregua* und *A. angiru*

beschrieben wurden, inklusive einer interessanten Diskussion über die Biogeographie.

Die Flüsse im Dreiländereck Brasilien, Argentinien und Paraguay haben viele Stromschnellen und Wasserfälle. Es ist eine bekannte Tatsache, dass diese wirksame Hindernisse für die Verbreitung von Fischen darstellen. Deshalb ist zu erwarten, dass auf jeder Seite solcher Hindernisse Unterschiede in der Fischfauna gefunden werden können und gefunden werden. Das ist auch hier der Fall, aber es gibt etwas Merkwürdiges bei diesen Hindernissen. Im Rio Uruguay, an der Stelle, wo er die Grenze zwischen Brasilien und Argentinien bildet, liegt Salto Moconá, ein wunderschöner Ort. Und ja, es handelt sich um ein Hindernis. Oberhalb von

Salto Moconá findet man *Australoheros forquilha*, unterhalb kommt die Schwester-Art *Australoheros ykeregua* vor. Die erstgenannte Art ist „älter“ (gemäß DNA) als die zweite, was stark vermuten lässt, dass *A. forquilha* im oberen Rio Uruguay beheimatet war, flussabwärts gewandert ist und so die Entwicklung von *A. ykeregua*

ermöglicht hat, nachdem die Populationen isoliert wurden. Und diesen einen Schritt kann man fortführen, denn dasselbe kann von den *ykeregua*-Populationen gesagt werden. Je weiter man flussabwärts blickt, desto „jünger“ werden die Populationen.

Aber so etwas wie strenge Regeln gibt es in der Natur nicht. Es gibt immer Ausnahmen. In diesem Fall ist das *Australoheros angiru*. Diese Art kommt

Anm. der Redaktion:

Die Begriffe „*Lumper*“ und „*Splitter*“, erstmals 1857 von Charles Darwin in einem Brief an J. D. Hooker verwendet, finden in verschiedenen wissenschaftlichen Disziplinen Anwendung. Mit „*Lumper*“ (engl. *to lump* = zusammenlegen, in einen Topf werfen) bezeichnet man Wissenschaftler, die gemeinsamen Merkmalen größere Bedeutung schenken als unterschiedlichen und somit größere Variationsbreiten akzeptieren. „*Splitter*“ (engl. *to split* = unterteilen, aufspalten) arbeiten mit exakt festgelegten Definitionen und unterteilen diese noch weiter, wenn sie für die Betrachtung einzelner Fälle nicht ausreichen.

im Rio Uruguai beidseits, also flussauf- und flussabwärts von Salto Moconá vor. Und *Australoheros minuano*, die Schwester-Art von *A. angiru*, hat ihre Verbreitung weiter südlich. Und es gibt noch mehr zu *A. angiru*. Die Art findet sich nicht nur im oberen Rio Uruguai, sondern auch im Rio Iguazu. Dieser Fluss hat ebenfalls eine wichtige Barriere: Die berühmten Iguazu-Wasserfälle. Sie befinden sich am Zusammenfluss von Rio Iguazu und Rio Paraná. *A. angiru* kommt im Rio Paraná nicht vor, was für die Hindernis-Theorie sprechen würde. Aber es ist ziemlich befremdlich, dass eine Art unfähig ist, ein Hindernis wie einen Wasserfall zu überwinden, aber in zwei unabhängigen Einzugsgebieten (Rio Uruguai und Rio Iguazu) vorkommt. Es sei denn, beide Einzugsgebiete waren einst verbunden. Das ist genau das, was ŘÍČAN et al. (2011) vermuten. Diese Verbindung muss noch existiert haben, als sich die Wasserfälle gebildet haben. Die späteren Hindernisse sind demzufolge jünger als die Trennung der zwei Einzugsgebiete von Rio Uruguai und Rio Iguazu (für mehr Details und weitere Diskussion über die Biogeographie der Cichliden dieser Region siehe ŘÍČAN 2014).

Ein weiteres kuriose Beispiel ist die Beziehung zwischen *Australoheros kaaygua* und *A. tembe*. Die erste Art dieses Arten-Paares kommt im Rio Iguazu vor, unmittelbar flussaufwärts der Wasserfälle, die zweite Art wird im Arroyo Urugua-i gefunden (nicht zu verwechseln mit dem Rio Uruguai), einem kleinen Flüsschen, das in den Rio Paraná fließt gleich nach der Mündung des Rio Iguazu. An diesem Punkt befindet sich ebenfalls ein Wasserfall: Salto Urugua-i. *Australoheros tembe* kommt nur im Arroyo Urugua-i vor,

nicht im Rio Paraná. Der Salto Urugua-i ist eine deutliche und effektive Barriere. Dass *A. kaaygua* und *A. tembe* Schwester-Arten sind kann deshalb nur durch eine frühere Verbindung zwischen dem Rio Iguazu und dem Arroyo Urugua-i, genau wie beim ersten Beispiel (*A. angiru*), erklärt werden.

Es ist schade, dass solche Theorien nicht auf andere *Australoheros*-Arten und ihre Wechselbeziehung anwendbar sind. Einige Arten haben anscheinend eine große Verbreitung (z. B. *Australoheros scitulus*), die einige Flusssysteme abdeckt, die aber auch andere *Australoheros*-Arten beheimaten.



Diesen *Australoheros* sp. (oblongus?) habe ich in den 80er Jahren im Aquarium gehalten. (Foto: Ad Konings)

Identifizierung von *Australoheros*-Arten

Für alle in diesem Artikel behandelten Namen, sind formale Beschreibungen verfügbar. Diese müssen vorhanden sein wegen der Regeln der ICZN. All diese Beschreibungen basieren auf morphologischen Merkmalen. Einige dieser Merkmale sind sichtbar (Flossenstrahlen, Schuppen, Farbmuster); andere Merkmale kann man am lebenden Objekt nicht feststellen (Wirbel, Kiemenrechen usw.).

Moderne Artbeschreibungen sollten neben diesen (verbalen) Beschreibungen auch Informationen enthalten, mit

denen die beschriebene Art von anderen (ähnlichen) Arten unterschieden werden kann. Das nennt man Diagnose. Diese Diagnosen sind wichtig für die Bestimmung nicht nur für Wissenschaftler, sondern auch für Aquarianer. Um Letztere dabei zu unterstützen ihre (*Australoheros*-) Arten zu identifizieren, habe ich eine Auswahl einiger externer Merkmale aus der veröffentlichten Diagnose mit den Artbeschreibungen dieser Gattung getroffen.

Da gibt es aber Unsicherheiten. Es könnte sein, dass das wichtigste Diagnose-Merkmal ein internes ist (eines, das man an lebenden Exemplaren nicht feststellen kann). Eines der wichtigsten

Diagnose-Merkmale innerhalb der Gattung ist die Anzahl der Wirbel, die aber unmöglich am lebenden Exemplar festzustellen ist. Externe Merkmale können in einigen Fällen zu unzuverlässig sein, um Arten zu unterscheiden. Aber es ist besser als nichts. Die Idee ist, in der Lage zu sein, die Arten durch sorgfältiges Studium der Fische und/oder mit Hilfe eines guten Fotos auseinanderzuhalten. Zusammen mit

den Informationen über den Fundort der Art in der Natur (womit man schon eine ziemliche Menge an Arten ausschließen kann) sollte uns das weiterhelfen.

Flossen:

Ein ziemlich einfaches Merkmal ist die Anzahl der Flossenstrahlen, speziell der Rücken- und Afterflossen. Diese sogenannten unpaarigen Flossen haben (schaut man vom Kopf zum Schwanz) einen hart- und weichstrahligen Teil. Auf einem guten Foto kann man diese Strahlen einfach zählen. Man beachte, dass der erste Weichstrahl nicht immer geteilt ist, so dass man ihn irrtümlicherweise als Hartstrahl zählen könnte. Die

Anzahl der Hartstrahlen wird in römischen Ziffern geschrieben, die der Weichstrahlen in arabischen Ziffern. Die Formel für eine Rückenflosse würde deshalb etwa so aussehen: D (XVI,9); das bedeutet, 16 Hart- und 9 Weichstrahlen in der Rückenflosse. Die meisten *Australoheros*-Arten besitzen 16 Hartstrahlen in ihrer Rückenflosse, aber *A. charrua* und *A. taura* können bis zu 17 haben (*A. scitulus* sogar bis zu 18). Es gibt üblicherweise 6 oder 7 Analflossenstrahlen, aber bei *A. scitulus* bis zu 9.

Beschuppung der Rückenflosse:

Alle *Australoheros*-Arten haben eine Reihe von Schuppen an der Basis der Rückenflosse (siehe den roten Pfeil in der Abbildung). Die Schuppenverteilung variiert unter den Arten. Die erste Schuppe befindet sich sozusagen mehr oder weniger vor der Rückenflosse. Ich habe das wie folgt eingeteilt: Die Schuppenreihe ist lang (erste Schuppe zwischen Hartstrahl 5 und 8), mittel (erste Schuppe zwischen Hartstrahl 9 und 12) und kurz (erste Schuppe zwischen Hartstrahl 13 und 16). Die Schuppenreihe verläuft weiter nach hinten in den weichstrahligen Teil der Dorsalen. *Australoheros facetus* hat die kürzeste Reihe, bei *A. forquilha* und *A. ykeregua* ist sie sehr lang.

Maul und Lippen:

Die Größe und Position des Maules sind wirklich knifflige Merkmale. Was bedeutet groß und was ist klein? Der Vergleich verschiedener Arten mag hier hilfreich sein. Die Position des Maules ist einfacher. Einige Arten (wie *A. facetus*, *A. acaroides* und *A. autochthon*) haben ein (leicht) nach oben gerichtetes Maul (oberständig genannt); andere haben ein endständiges und bei wie-

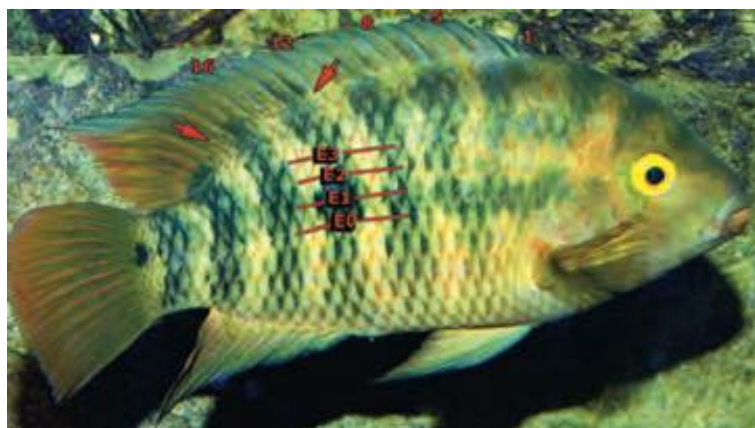


Australoheros sp. „Artigas“ (Foto: Stan Sung)

der anderen (z. B. *A. forquilha*) ist das Maul abwärts gerichtet (unterständig). Einige Arten haben verdickte Lippen (wie *A. tembe*), andere zeigen eher „normale“ Lippen.

Körperproportionen:

Ob der Körper der Fische langgestreckt oder mehr hochrückig ist, kann einfach gemessen werden, indem man die Körperhöhe prozentual zur Standardlänge des Fisches angibt, ohne die Schwanzflosse (Abb. S. 187 unten). Je höher der Körper, desto höher die Prozentzahl. Eine der hochrückigsten Arten ist *A. facetus* (49,1 %), während *A. tembe* die langgestreckteste Art ist (39,7 %). Eine ähnliche Berechnung kann für den Schwanzstiel gemacht werden, der üblicherweise höher als lang ist. Eine einfache Division (Höhe/Länge) ergibt das Verhältnis. Es sollte hier erwähnt werden, dass der Wert der Körperproportionen tatsächlich als Bereich ermittelt wird, aber nur die Mittelwerte sind in der Tabelle aufgeführt.



Numerierung der Schuppenreihen und der Schuppen an der Basis der Rückenflosse.

Färbung:

Buntbarsche sind farbenprächtige Fische. Die Gattung *Australoheros* wird wahrscheinlich nicht den ersten Preis gewinnen, wenn es um Farben geht, aber sie hat genug zu bieten, wenn auch nur feine Variationen. Ich habe hauptsächlich die Grundfärbung betrachtet und (für einige Arten) die Brutpflegefärbung der Männchen. *Australoheros minuano* ist hier der „Sieger“: Männchen

dieser Art zeigen eine rosa bis fast rote Brutpflegefärbung.

Streifen und Bänder:

Heroine Cichliden besitzen ein mehr oder weniger gleichförmiges Muster an (schwarzen) Streifen und Bändern/Flecken. Der Umfang, bis zu welchem diese sichtbar sind, hängt stark vom Erregungszustand der Fische ab, wobei die Brutpflegefärbung die auffälligsten Zeichnungen bietet. Die Position der Streifen und Bänder/Flecken auf dem Körper kann sehr hilfreich sein, um die verschiedenen Arten auseinanderzuhalten. Zu diesem Zweck wurden einige Standards entwickelt (ŘÍČAN et al. 2005). Vertikale Bänder werden entlang des Körpers von hinten nach vorne gezählt (siehe Abb. S. 187 oben). Der Schwanzfleck wird dabei nicht mitgezählt. Der Fleck in der Seitenmitte befindet sich bei *Australoheros* immer auf dem vierten Band und kann groß oder ziemlich klein sein. Die Bänder vor dem vierten (also zwischen dem Kopf und dem vierten Band) werden Abdominalbänder genannt und können ein kompliziertes Muster formen. Die meisten Arten haben nur drei Abdominalbänder, aber einige, wie *Australoheros facetus*, können vier tragen. Ontogenetisch ist dies durch die Teilung des fünften Bandes in zwei getrennte Bänder verursacht (5a und 5p). In Brutpflegefärbung sind

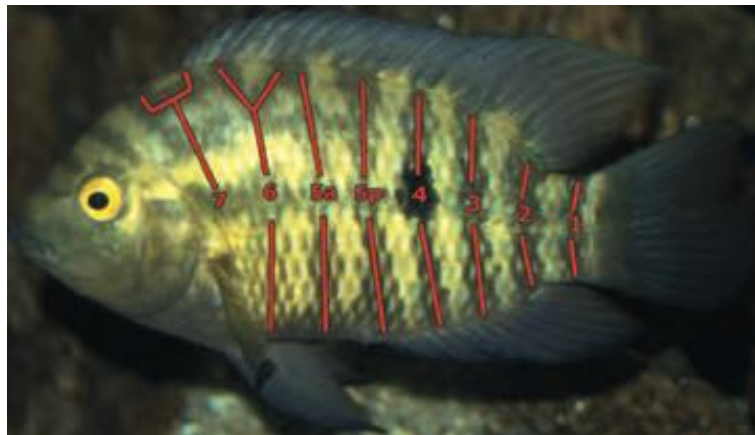
die Abdominalbänder unmittelbar über dem Körperstreifen unterbrochen (siehe unten). Das ist ein diagnostisches Merkmal von *Australoheros*, denn alle Arten zeigen das. Die Komplexität liegt an der Art und Weise, wie die Abdominalbänder über den Körper verlaufen, speziell im Rückenflossenbereich. Bänder können im Rückenbereich gegabelt oder auch miteinander verbunden sein. Ich habe keine Regelmäßigkeit dieses Merkmals gefunden. Sogar innerhalb einer Art kann dies sehr variabel sein.

Der Schwanzfleck zeigt auch Unterschiede. Bei einigen Arten (wie *A. guarani*) ist er gut ausgeprägt,

bei anderen (*A. charrua*, *A. scitulus*) ist er manchmal gar nicht vorhanden.

Alle *Australoheros*-Arten haben einen mehr oder weniger gut entwickelten Körperstreifen. Der vordere Teil dieses Streifens verläuft von der Kiemenspalte rückwärts zum Seitenfleck (im vierten Band). Die Intensität kann variieren, und die dunkelsten Stellen liegen auf den Kreuzungspunkten der Bänder 7, 6 und 5. Der hintere Teil des Streifens ist weniger auffallend. In den meisten Fällen ist dieser Teil unterbrochen und besteht nur aus einer Serie von Flecken, integriert in die Bänder 3, 2 und 1. Diese Flecken liegen entweder auf oder oberhalb der Körperachse. Erneut einige Standards: Die horizontale Schuppenreihe, welche die untere Seitenlinie enthält, wird E0 genannt (siehe Abb. S. 186). Zählt man Richtung Rückenflosse, werden die Schuppenreihen mit E1, E2, E3 usw. bezeichnet. Die Abbildung zeigt, dass der Seitenfleck sich auf Reihe E1 befindet. Bei einigen Arten ist dies aber nicht der Fall. Der Körperstreifen krümmt sich leicht nach oben so dass die drei Flecken (dort, wo der Streifen die hinteren Bänder kreuzt) jeweils auf den Schuppenreihen E1, E2 und E3 liegen können. *Australoheros*

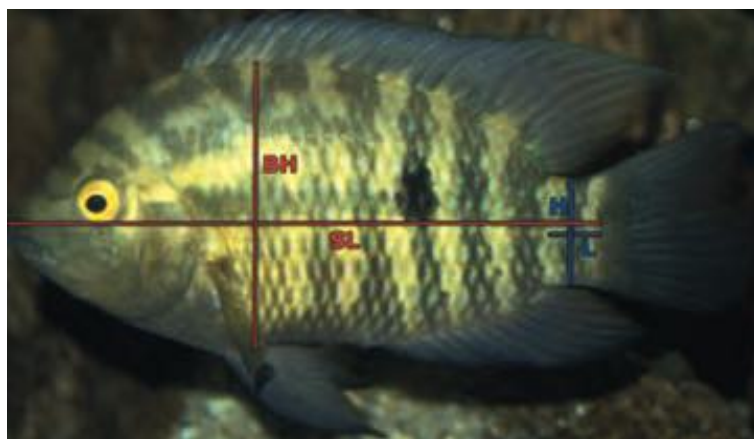
charrua zeigt dieses Muster. Bei anderen Arten (*A. minuano*, *A. ykeregua*) werden die Flecken nach hinten größer und vermitteln den Eindruck eines sich verbreiternden Körperstreifens.



Vertikale Bänder werden von hinten nach vorn gezählt, beginnend am Schwanzstiel.

Zusätzliche Farbaspekte:

Zusätzlich zum Basismuster wie oben dargestellt können einige andere Farbmuster zur Artbestimmung verwendet werden. Das können Kiemendeckelflecken, suborbitale Flecken und/oder Flecken auf anderen Körperteilen sein. Die unpaarigen Flossen können zwischen den Arten ebenfalls variieren. Bei einigen sind die Flossen ohne Zeichnung, andere zeigen ein Schachbrettmuster in den Flossen. Und einige Arten, wie *A.*



Dieses Bild veranschaulicht, wie die Körperproportionen gemessen werden.

acaroides und *A. angiru*, haben rote Ecken am Rand der Schwanzflosse.

Probleme in der Praxis

Wie ich bereits weiter oben erwähnt habe, sind Diagnosen sehr wichtig für die Bestimmung von Arten. Üblicher-

weise werden diese in schriftlicher Form veröffentlicht. Man mag in der Beschreibung von Art „A“ einen Satz lesen: „Art ‘A‘ unterscheidet sich von Art ‘B‘ in Merkmal 1 (Wert x gegen Wert y)“ und bei Art „B“ würde es lauten:

„Art ‘B‘ unterscheidet sich von Art ‘A‘ in Merkmal 1 (Wert y gegen Wert x)“. Das sind viele Textzeilen - und viele Gelegenheiten, Fehler zu machen. Während ich für diesen Artikel recherchierte, fand ich doch einige dieser Fehler. Ich wollte eine Tabelle mit den ausgewählten Merkmalen und ihren spezifischen Werten für alle *Australoheros*-Arten erstellen. Während ich die Felder mit

Daten aus der Literatur ausfüllte, entdeckte ich, dass die Beschreibungen einiger Arten sich widersprachen oder unvollständig waren. Auch war die Definition von Merkmalen auf unterschiedliche Art und Weise dargestellt.

Alles in allem ist meine Tabelle noch nicht fertig. Sie mag auch noch Fehler enthalten. Darüber hinaus werden neue Arten in naher Zukunft beschrieben. Dynamische Entwicklungen wie diese können schwer in einer gedruckten Schrift festgehalten werden.

Einmal gedruckt wird die Tabelle schnell veraltet sein. Deshalb habe ich die Tabelle online gestellt (www.cichlidae.com). Im Internet kann sie angepasst und erweitert werden. Ich plane auch eine Fotogalerie von so vielen Arten wie möglich zu erstellen, von denen ich qualitativ gute Bilder bekommen kann. Eine Galerie der

Gattung *Australoheros*, die viel interessanter ist, als ich je gedacht habe.

Danksagungen

Ich bedanke mich sehr bei Ingo Schindler (Berlin) und Rico Morgenstern (Zethau) für ihre wertvollen Beiträge,

während ich für diesen Artikel recherchierte, und für ihre noch wertvolleren Kommentare zu einem früheren Entwurf dieses Manuskripts, welche das Endergebnis deutlich verbessert haben. Alle verbliebenen Fehler liegen natürlich in meiner Verantwortung.

Literatur

- BRITSKI, H.A., Y.SATO & A.B.S.ROSA (1988): Manual de identificação de peixes da região de Três Marias. CODEVASF, Brasília: pp. 70-71
- BRUNO, M.C., M.LIZARRALDE, A.ALMIRÓN & J.CASCIOTTA. (2011): Presence of *Australoheros facetus* (Teleostei: Cichlidae) in the southern Pampean area. Considerations about the ichthyofaunal settlement and distribution in the southern boundary of the Brazilian subregion. *Ichth.Contr. PecesCriol.* 22: 1-3
- CALVIÑO, P.A. (2007): Precisión sobre la localidad tipo de cuatro especies de peces de aguas continentales colectadas por Charles Darwin, en Maldonado, Uruguay. *BIBKCA* 13: 40-51
- CASCIOTTA, J.R. & G.ARRATIA (1993): Tertiary cichlid fishes from Argentina and reassessment of the phylogeny of New World cichlids (Perciformes, Labroidei). *Kaupia* (2): 195-240
- CASCIOTTA, J.R., S.E.GÓMEZ & N.I.TORESANI (1995): '*Cichlasoma tembe*, a new cichlid species from the Río Paraná basin, Argentina (Osteichthyes: Labroidei). *Ichthyol.Explor.Freshwaters*. 6(3): 193-200
- CASCIOTTA, J.R., A.E.ALMIRÓN & S.E.GÓMEZ (2006): A new species of *Australoheros* (Teleostei: Perciformes: Cichlidae) from the Río Iguazú basin, Argentina. *Zool.Abh.* 55: 77-83
- DE CASTELNAU, COMTE FRANÇOIS (1855): Animaux nouveaux ou rares de l'Amérique du Sud, poissons. Paris. 13-19
- CHAKRABARTY, P. (2006): Phylogenetic and biogeographic analyses of Greater Antillean and Middle American Cichlidae. Unpublished PhD dissertation. Univ.Michigan. Ann Arbor. pp 197-235
- CHAKRABARTY, P. & J.ALBERT (2011): Not so fast, a new take on the Great American Biotic Interchange. In: *Historical Biogeography of Neotropical freshwater fishes*; Eds. J.Albert & R.Reis, Univ.Cal. pp 293-305
- CONCHEIRO, G.A., O.ŘIČAN, G.ORTÍ, E.BERMINGHAM, I.DOADRIO & R.ZARDOYA (2007): Phylogeny and biogeography of 91 species of heroine cichlids (Teleostei: Cichlidae) based on sequences of the cytochrome b gene. *Mol.Phyl.Evol.* 43: 91-110
- GEERTS, M.A.P.H. (2006): Darwins cichliden. *Cichlidae (Journ. NVC)* 32(4): 73-96
- GÜNTHER, A. 1862. A catalogue of the fishes in the British Museum (Nat.Hist.) IV: 264-316
- HASEMAN, J. D. (1911): An annotated catalog of the cichlid fishes collected by the expedition of the Carnegie Museum to central South America, 1907-10. *Ann. Carneg. Mus.* 7 (3-4): 329-373, Pls. LIII-LXXII
- HECKEL, J. (1840): Johann Natterer's neue Flussfische Brasiliens nach der Beobachtungen und Mittheilungen des Entdeckers (erste Abtheilung, die Labroiden). *Ann.Wien.Mus Nat.Gesch.* 2(1): 327-470
- HENSEL, R. (1870): Beiträge zur Kenntniss der Wirbeltiere Südbrasilens. *Arch.Nat.Gesch.* 36(1): 52
- HEIJNS, W.P.C. (2009): De heroine cichliden van Midden-Amerika, een fylogenetische benadering. *Cichlidae (Journ. NVC)* 35(2): 5-17
- Heijns, W.P.C. (2015): Die Geschichte der Systematik der Gattung *Australoheros* - Teil 1, *DCG-Infmn.* 43 (6): 130-135
- JENYNS, L. (1842): The zoology of the voyage of HMS Beagle during the years 1832/1836. *Fishes* 4 London: 104-105
- KÖRBER, S. & R.STAWIKOWSKI (1999): '*Cichlasoma*' sp. Palmar = '*Cichlasoma*' sp. Quarai? *DCG-Info* 30(7): 121-129
- KULLANDER, S.O. (1983): A revision of the South American cichlid genus *Cichlasoma* (Teleostei: Cichlidae). *Swed.Mus.Nat.Hist.Stockholm*: 296 pp.
- KULLANDER, S.O. (1996): *Heroína isonycterina*, a new genus and species of cichlid fish from western Amazonia, with comments on cichlasomine systematics. *Ichthyol.Explor.Freshwaters*. 7(2): 149-172
- KULLANDER, S.O. (1998): A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). In: MALABARBA ET AL. (eds.) *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*: 461-498
- LITZ, T., H.SALVIA & R.STAWIKOWSKI (2006): Ein weiterer Chanchito aus Uruguay. *DATZ* 59(3): 6-11
- LUCENA C.A.S. & S.O.KULLANDER (1992): The *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae) species of the Uruguai river drainage in Brazil. *Ichth.Expl.Freshw.* 3: 97-160
- OTTONI, F.P. (2010): *Australoheros capixaba*, a new species of *Australoheros* from south-eastern Brazil (Labroidei: Cichlidae: Cichlasomatinae). *Vert.Zool.* 60(1): 19-25
- OTTONI, F.P. (2012): Three new species of *Australoheros* from southeastern Brazil, with taxonomic notes on *Chromys oblonga*, *Heros autochthon* and *H. jenymsii* (Teleostei: Labroidei: Cichlidae). *Vert.Zoll.* 62(1): 83-96
- OTTONI, F.P., O.T.OYAKAWA & W.J.E.M.COSTA (2008): A new species of the genus *Australoheros* from the Rio Ribeira do Iguape basin, São Paulo, Brazil (Labroidei: Cichlidae: Cichlasomatinae). *Vert.Zool.* 58(1): 75-81
- OTTONI, F.P. & W.J.E.M.COSTA (2008): Taxonomic revision of the genus *Australoheros* Rican & Kullander, 2006 (Teleostei: Cichlidae) with descriptions of nine new species from southeastern Brazil. *Vert.Zool.* 58(2): 207-232
- OTTONI, F.P. & M.M.CHEFFE (2009): A new species of *Australoheros* from the upper Rio das Antas, Laguna dos Patos system, southern Brazil. *Spixiana* 32(1): 153-159
- OTTONI, F.P., A.Q.LEZAMA, M.L.TRIQUES, E.N.FRAGOSO-MOURA, C.C.T.LUCAS & F.A.R.BARBOSA (2011): *Australoheros perdi*, new species (Teleostei: Labroidei: Cichlidae) from the lacustrine region of the Doce River valley, southeastern Brazil, with biological information. *Vert.Zool.* 61(1): 137-145
- REGAN, C.T. (1905): A revision of the fishes of the American cichlid genus *Cichlosoma* and of the allied genera. *Ann.Mag.Nat.Hist.* 7(16): 60-77; 225-243; 316-340; 433-445
- ŘIČAN, O. (2014): Zur Artenvielfalt in der argentinischen Provinz Misiones. *DCG-Info* 45(9): 182-192
- ŘIČAN, O. & S.O.KULLANDER (2003): '*Cichlasoma scitulum*, A new species of cichlid fish from the Río de la Plata region in Argentina, Brazil and Uruguay. *Copeia* 2003(4): 794-802
- ŘIČAN, O., Z.MUSILOVÁ, M.MUŠKA & J.NOVÁK (2005): Development of coloration patterns in Neotropical cichlids (Teleostei: Cichlidae: Cichlasomatinae). *Folia.Zool.* 54(1): 46pp
- ŘIČAN, O. & S.O.KULLANDER (2006): Character- and tree-based delimitation of species in the '*Cichlasoma*' *facetum* group (Teleostei, Cichlidae) with the description of a new genus. *J.Zool.Syst.Evol.Res.* 44(2): 136-152
- ŘIČAN, O. & S.O.KULLANDER (2008): The *Australoheros* (Teleostei: Cichlidae) species of the Uruguay and Paraná river drainages. *Zootaxa* 1724: 1-51
- ŘIČAN, O., R.ZARDOYA & I.DOADRIO (2008): Phylogenetic relationships of Middle American cichlids (Cichlidae, Heroini) based on combined evidence from nuclear genes, mtDNA and morphology. *Mol.Phyl.Evol.* 49: 941-957
- ŘIČAN, O., L.PIÁLEK, A.ALMIRÓN & J.CASCIOTTA (2011): Two new species of *Australoheros* (Teleostei: Cichlidae), with notes on diversity of the genus and biogeography of the Río de la Plata basin. *Zootaxa* 2982: 1-26
- SCHINDLER, I., F.P.OTTONI & M.M.CHEFFE (2010): *Heros acaroides* Hensel 1870 - a valid species of *Australoheros* (Teleostei: Perciformes: Cichlidae) from the Patos-Mirim lagoon system, south Brazil. *Vert.Zool.* 60(2): 139-146
- SMITH, W.L., P.CHAKRABARTY & J.S.SPARKS (2008): Phylogeny, taxonomy and evolution of Neotropical cichlids (Teleostei: Cichlidae: Cichlinae). *Cladistics* 24: 1-17
- STAECK, W. (1998): Ein neuer Cichlide aus dem '*Cichlasoma*' *facetum* Komplex. *DCG-Info* 29(5): 81-85
- STAECK, W. (2003): Ein Rückblick auf die Anfänge der Aquaristik. *DATZ* 56(9): 60-65
- STAWIKOWSKI, R. & U.WERNER (1998): Die Buntbarsche Amerikas, Band I. Ulmer Verlag: pp 318-319
- STEINDACHNER, F. (1869): Über eine Sammlung von Süßwasserfischen aus der Umgebung von Montevideo. *Ichthyologische Notizen (IX)*. *Sitz.Kais.Akad.Wiss.* 60: 290-318
- STEINDACHNER, F. (1874): Die Süßwasserfische des südöstlichen Brasilien. *Sitz.Ber.Kais.Akad.Wiss.* 70: 499-511
- STIASSNY, M.L.J. (1981): The phylogenetic status of the family Cichlidae (Pisces, Perciformes): a comparative anatomical investigation. *Neth.J.Zool.* 31(2): 275-314
- STIASSNY, M.L.J. (1991): Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae: an overview. In: *Cichlid fishes, behaviour, ecology and evolution*. Ed.: M.Keenleyside, Chapman & Hall. pp 1-35
- WESSELIINGH, F.P. & C.HOORN (2011): Geological development of Amazon and Orinoco basins. In: *Historical Biogeography of Neotropical freshwater fishes*; Eds. J.Albert & R.Reis, Univ.Cal. pp 59-67