

---

Henrique Rosa Varella

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

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

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

Orientador: Prof. Dr. Naércio Aquino Menezes

São Paulo

2016

---

---

## **Aviso**

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

## **Notice**

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

---

---

## Resumo

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

---

---

## Abstract

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

---

---

## Introdução

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

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

Por outro lado, a porção neotropical de Cichlidae foi comparativamente pouco estudada, apesar de também incluir espécies importantes comercialmente para o aquarismo (*e.g.* apistos, oscar, acarás-bandeira, acarás-disco) e para a pesca (tucunarés, jacundás e acarás), além de serem ecologicamente importantes por conta da grande amplitude de nichos ecológicos que ocupam. As relações filogenéticas de Cichlinae começaram a ser melhor compreendidas a partir de uma sequência de filogenias iniciada por Kullander (1998), utilizando dados morfológicos, e Farias *et al.* (1999, 2000) utilizando cytochromo b e evidência total. A partir disso, alguns estudos também contribuíram para a elucidação das relações filogenéticas das tribos de Cichlinae, como López-Fernández *et al.* (2005a, 2005b; Geophagini), Chakrabarty (2007), Rícan *et al.* (2008), e Hulsey *et al.* (2010) com Heroini, e Musilová *et al.* (2008, 2009; Cichlasomatini), entre outros. Mais recentemente, por fim, estudos com foco mais abrangente voltaram à incrementar o conhecimento das relações em Cichlinae a partir de filogenias

---

---

utilizando dados moleculares, relativamente mais robustas e com calibração de tempo (López-Fernández *et al.*, 2010, 2013; McMahan *et al.*, 2013), e mais abrangentes tanto em relação à amostragem de táxons de Cichlinae quanto à amostragem de caracteres. No entanto, esse avanço conseguido com as filogenias moleculares não foi acompanhado por um avanço proporcional das filogenias de Cichlidae com base morfológica.

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

### **Histórico taxonômico**

Os esquemas das Figuras 1 e 2 indicam o desenvolvimento dos estudos sobre a taxonomia de *Crenicichla* e *Teleocichla* ao longo do tempo, a partir dos principais trabalhos de revisão. Heckel (1840) separou as espécies de ciclídeos alongados em dois gêneros: *Batrachops* e *Crenicichla*. *Crenicichla* incluía dez espécies com corpo comprimido lateralmente, dentes curtos e margem posterior do pré-opérculo denticulado, enquanto *Batrachops* incluía duas espécies com corpo cilíndrico e robusto, dentes mais fortes e margem posterior do pré-opérculo sub-íntegro (irregular). Entretanto, autores subsequentes divergiram quanto ao reconhecimento de dois gêneros, considerando *Batrachops* sinônimo (*e.g.* Günther, 1862) ou um subgênero (Pellegrin, 1903) de *Crenicichla*. O critério usado por Pellegrin (1903) para separar *Crenicichla* em dois subgêneros foi, no entanto, diferente daquele sugerido por Heckel: *Crenicichla* compreendia espécies com 39-75 escamas na linha longitudinal, enquanto as de *Batrachops* possuíam 80-125 escamas. Um aspecto interessante nessa dicotomia é que *Batrachops* foi sinonimizado sob o nome *Crenicichla*, mas a espécie-tipo de *Crenicichla* (*C. macrophthalmia*,

---

---

designada por Eigenmann & Bray, 1894) fez parte de seu subgênero *Batrachops*. O gênero monotípico *Boggiana* (*B. ocellata*) proposto por Perugia (1897), apesar de ter sido considerado válido com ressalvas por Pellegrin, é um sinônimo de *Crenicichla* (*C. semifasciata* [Heckel, 1840]).

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

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

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

---

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

**Tabela. 1. (continuação)**



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

**Tabela. 1. (continuação)**

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

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

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

---

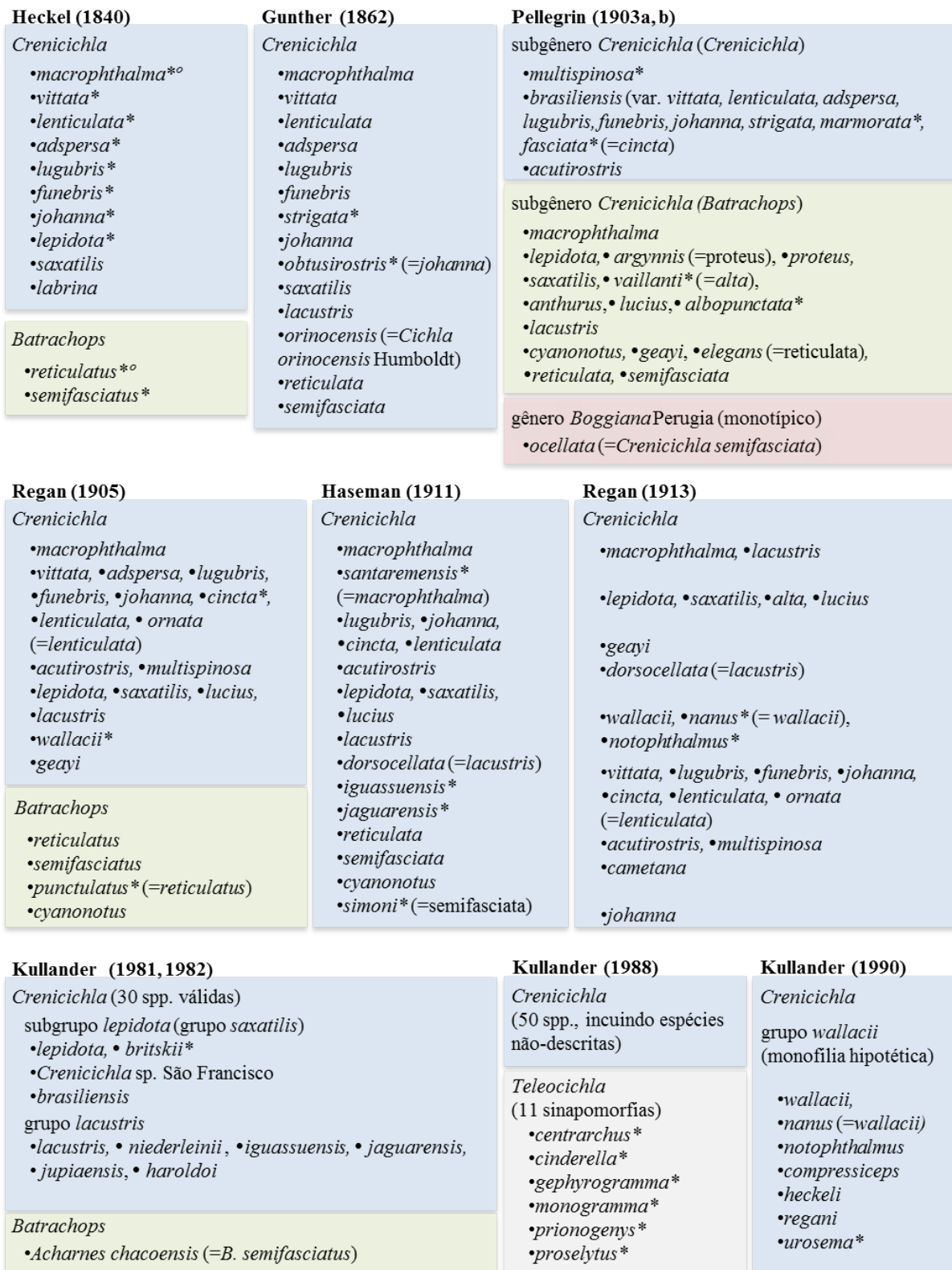
considerados apomórficos: redução anterior da área coberta por escamas na região pré-dorsal e supracleitro serrilhado.

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

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

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

---



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

## Ploeg (1991)

### Revisão global de *Crenicichla*

#### grupo *saxatilis* (27 spp.)

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

#### grupo *lugubris* (13 spp.)

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

#### grupo *wallacii* (12 spp.)

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

#### grupo *reticulata* (10 spp.)

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

#### grupo *lacustris* (10 spp.)

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

## Kullander (1991; 1997)

### Subdivisão do grupo *lugubris*

#### grupo *lugubris*

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

#### grupo *acutirostris*

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

## Lucena & Kullander (1992)

### Revisão das espécies de *Crenicichla* da bacia do rio Uruguai (11 espécies válidas, pertencentes à 4 grupos de espécies)

#### • *celidochilus* (sem grupo definido)

#### grupo *saxatilis*

- *lepidota*

#### grupo *lugubris*

(sub-grupo *acutirostris*)

- *vittata*

#### grupo *missioneira* (5 spp.)

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

#### grupo *scottii* (3 spp.)

- *scottii*, • *gaucho*\*, • *prenda*\*

## Kullander (2003)

Catálogo das espécies de ciclídeos da América do Sul e Central

*Crenicichla* – 74 espécies válidas

*Teleocichla* – 7 espécies válidas

## Kullander & Lucena (2006)

Espécies de *Crenicichla* das drenagens costeiras do Brasil (6 espécies válidas, 2 grupos)

#### grupo *lacustris* (3 spp.)

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

#### grupo *punctata* (2 spp.)

- *maculata*\*, • *punctata*

#### • *mucuryna*

(mais relacionada às espécies do rio Paraná)

## Varella (2011)

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

#### grupo *lacustris*

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

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

- *Crenicichla* sp.

“Paranaíba”\*,

- *Crenicichla* sp. “Iguaçu”\*

#### grupo *saxatilis*

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

#### grupo *lugubris*

- *vittata*

#### grupo *reticulata*

- *semifasciata*

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

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

---

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

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

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

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

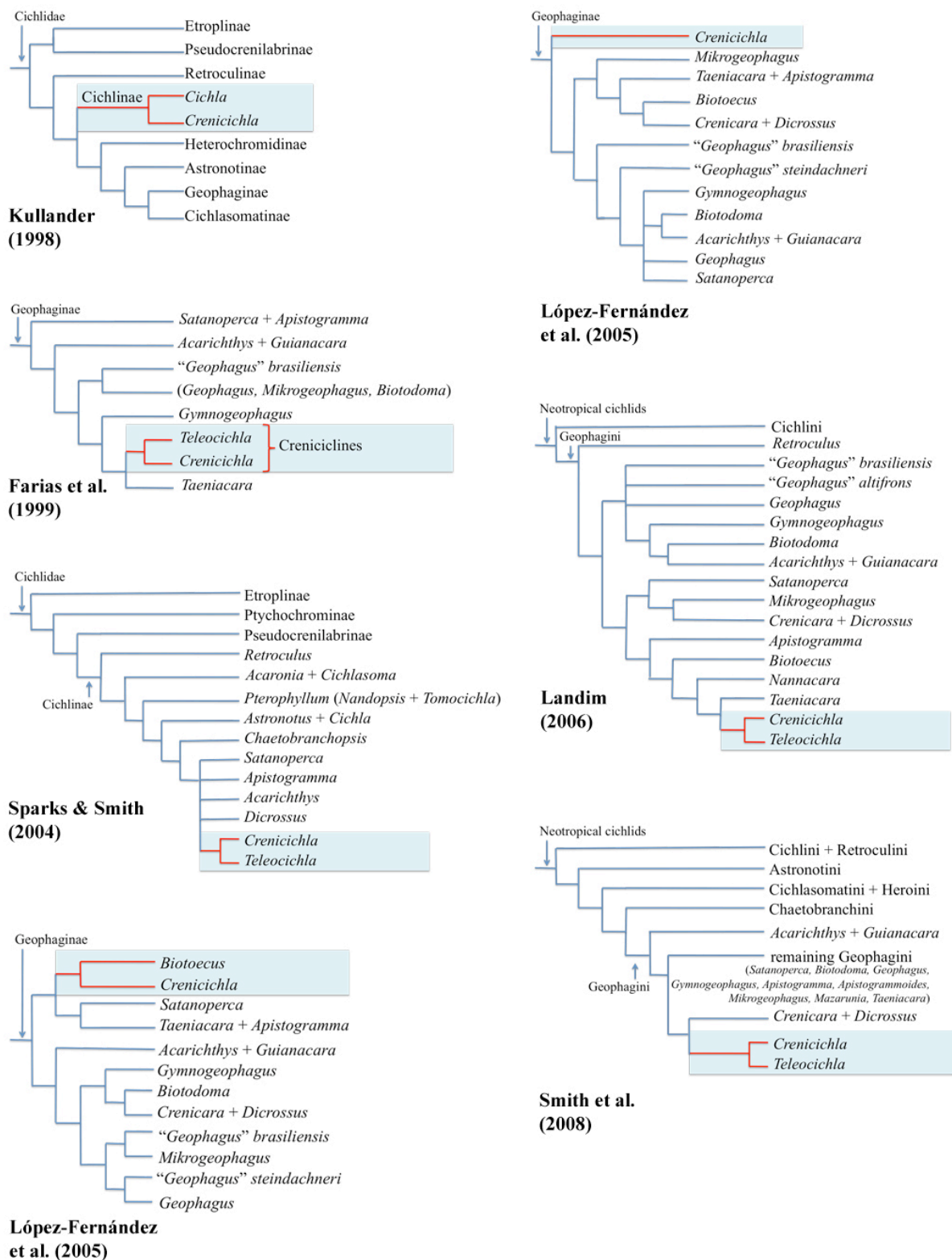
- 
- grupo *C. missioneira* - Lucena & Kullander (1992), Lucena (2007);
  - grupo *C. scottii* - Lucena & Kullander (1992);
  - grupo *C. lacustris* - Kullander (1981), Ploeg (1991), Piálek *et al.* (2012) – esse grupo engloba as espécies dos grupos ou complexos *C. missioneira* e *C. scottii*.

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

### **Posição filogenética e relações interespecíficas**

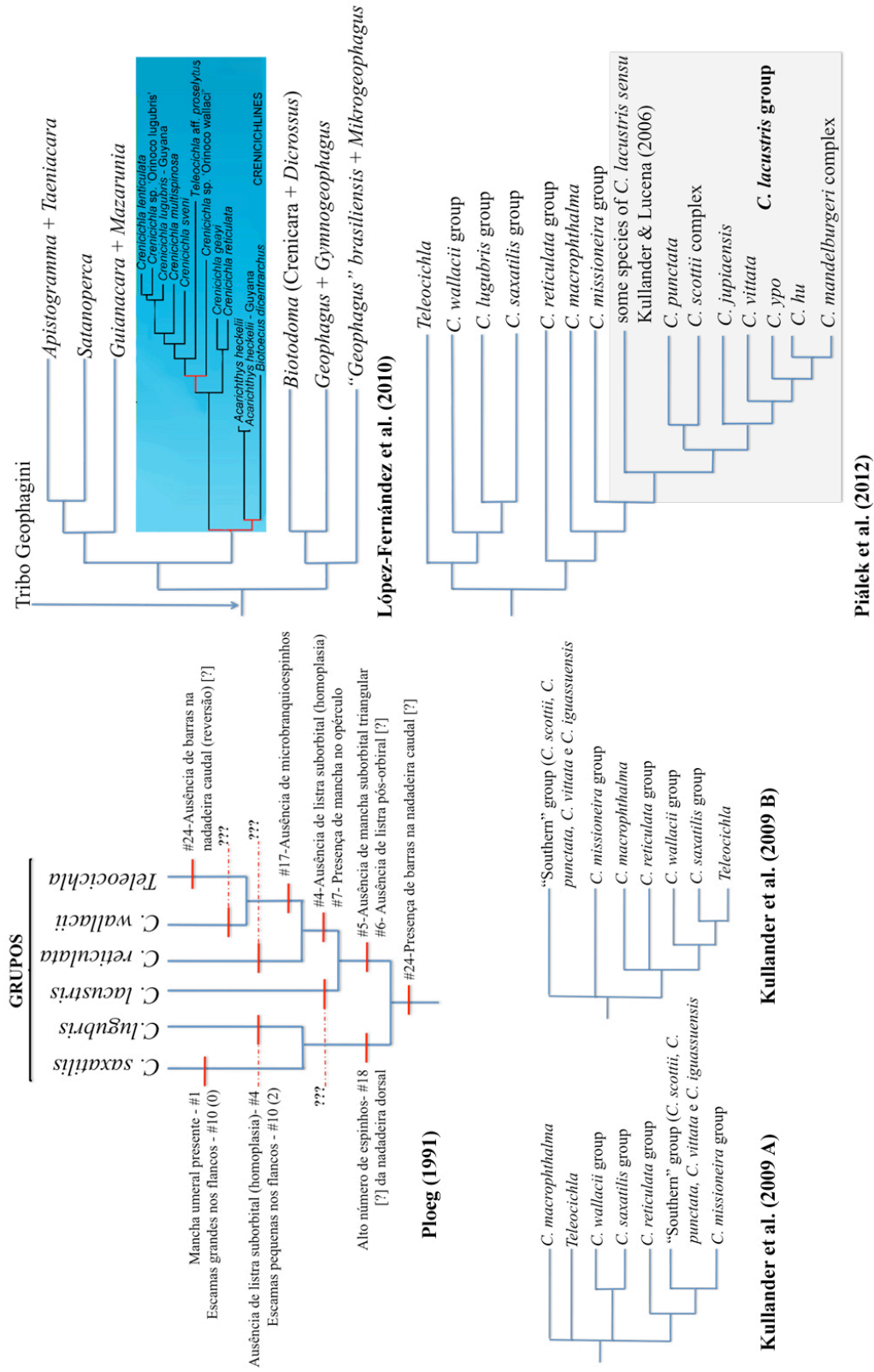
É consensual que as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla* formam um grupo monofilético (Farias *et al.*, 1999; Landim, 2006; Sparks & Smith, 2004; Landim, 2006; Smith *et al.*, 2008, López-Fernández *et al.*, 2010). Este clado foi relacionado à *Cichla* Bloch & Schneider, em posição basal dentre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

---



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





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

---

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

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

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

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

---

---

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

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

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

---

---

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

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

## Objetivos

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

## Conclusões

A partir das análises cladísticas realizadas com uma matriz de dados morfológicos constituída por 211 caracteres codificados em relação a 88 táxons terminais, foram discutidas as relações filogenéticas em *Crenicichla*, incluindo as espécies outrora classificadas no gênero *Teleocichla*. As seguintes conclusões são provenientes do presente estudo:

1. Duas classificações alternativas foram discutidas com base nos resultados das análises, levando em conta as limitações metodológicas de cada análise e as consequências nomenclaturais de cada uma das classificações. A classificação baseada no reconhecimento de subgêneros de *Crenicichla*, correspondendo aos grupos monofiléticos encontrados, foi preferida em detrimento da proposta baseada no reconhecimento de vários gêneros, a fim de minimizar mudanças nomenclaturais, pelo menos nesse momento. Isso porque o posicionamento de *Crenicichla macropthalma*, espécie-tipo de *Crenicichla*, continua bastante

---

---

instável tanto na comparação entre as topologias obtidas nas diferentes análises realizadas, quanto na comparação com as hipóteses expressas em estudos prévios. Dessa forma, as relações de *Crenicichla macrophthalmalma* devem continuar sendo consideradas prioritárias em estudos subsequentes de sistemática do grupo, para que mudanças nomenclaturais efetivas possam ser realizadas.

2. Em estudos filogenéticos mais recentes, *Crenicichla* tem sido considerada mais relacionada às espécies da tribo Geophagini, embora o gênero também tenha sido considerado grupo-irmão de *Cichla* por Kullander (1998). No presente estudo, no entanto, uma nova hipótese de relações de *Crenicichla* em Cichlinae é inferida a partir da análise realizada, na qual *Crenicichla* é grupo-irmão de um clado formado por *Chaetobranchius flavescens* e todos os representantes de Cichlasomatini e Geophagini incluídos.

3. Um complexo cenário foi encontrado quanto às relações entre as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, com várias linhagens dentro desse grande grupo, assim como era previsto de acordo com os estudos filogenéticos prévios. As relações entre algumas dessas linhagens, por outro lado, são ainda instáveis, podendo variar de acordo com os diferentes tipos de pesagem aplicados e apresentam algumas divergências em relação aos estudos prévios, que também são divergentes entre si. *Teleocichla* é sempre considerada monofilética dentro do clado formado por todas as espécies de *Crenicichla* e *Teleocichla*, que é considerado como o gênero *Crenicichla* de acordo com a classificação proposta. Assim, *Teleocichla* foi considerado como subgênero de *Crenicichla*. O subgênero *Crenicichla* é representado unicamente por *C. macrophthalmalma* e os demais subgêneros (*Wallaciia*, *Batrachops*, *Hemeraia*, *Saxatilia*, *Lugubria* e *Lacustria*) correspondem majoritariamente ou totalmente a grupos propostos em estudos prévios. As espécies nominais de cada subgênero foram listadas e uma diagnose para auxiliar a identificação dos mesmos foi elaborada.

4. Dentro do subgênero *Lacustria*, alguns grupos monofiléticos foram recuperados e são denominados complexos de espécies. Os complexos *missioneira* e *scottii* foram corroborados como previamente propostos na literatura, são relativamente estáveis em relação às diferentes análises realizadas e são sustentados por várias sinapomorfias não-ambíguas. Os complexos *jaguarensis* e *lacustris sensu stricto*, por sua vez, são instáveis, sustentados por poucas sinapomorfias e correspondem apenas parcialmente a agrupamentos propostos em estudos prévios.

## Referências bibliográficas

**Amorim DS. 2002.** *Fundamentos de sistemática filogenética*. 2ª edição. Ribeirão Preto, SP:

---

---

Holos Editora.

- Anker GC. 1989.** The morphology of joints and ligaments in the head of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Teleostei: Cichlidae). I. The infraorbital apparatus and supensorial apparatus. *The Netherlands Journal of Zoology* **36**: 498–530.
- Arbour JH, López-Fernández H. 2013.** Ecological variation in South American geophagine cichlids arose during an early burst of adaptive morphological and functional evolution. *Proceedings of the Royal Society* **280**: 1–9.
- Arbour JH, López-Fernández H. 2014.** H. Adaptive landscape and functional diversity of Neotropical cichlids: implications for the ecology and evolution of Cichlinae (Cichlidae; Cichliformes). *Journal of Evolutionary Biology* **27**: 2431–2442.
- Arbour JH, Salazar RE, López-Fernández H. 2014.** A new species of *Bujurquina* (Teleostei: Cichlidae) from the Río Danta, Ecuador, with a key to the species in the genus. *Copeia* **2014**: 79–86.
- Barel CDN, Van Oijen MJP, Witte F, Witte-Mass, E. 1977.** An introduction to the taxonomy and morphology of the haplochromine cichlids from Lake Victoria. *Netherlands Journal of Zoology* **27**: 333–389.
- Brawand, D., et al. (+30 autores). 2014.** The genomic substrate for adaptive radiation in African cichlid fish. *Nature* **513**: 375–381.
- Bremer K. 1994.** Branch support and tree stability. *Cladistics* **10**: 295–304.
- Britski HA, Luengo JA. 1968.** Sobre *Crenicichla jupiaensis* n.sp., espécie aberrante do Rio Paraná (Pisces, Cichlidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* **21**: 169-182.
- Burress ED. 2015a.** Cichlid fishes as models of ecological diversification: patterns, mechanisms, and consequences. *Hydrobiologia* **748**: 7–27.
- Burress ED. 2015b.** Ecological diversification associated with the pharyngeal jaw diversity of Neotropical cichlid fishes. *Journal of Animal Ecology* **85**: 302–313.
- Burress ED, Duarte A, Serra WS, Loureiro M, Gangloff MM, Siefferman L. 2013.** Functional diversification within a predatory species flock. *PLOS One* **8**: e80929.
- Burress ED, Duarte A, Serra WS, Loureiro M. 2015.** Rates of piscivory predict pharyngeal jaw morphology in a piscivorous lineage of cichlid fishes. *Ecology of Freshwater Fish* (DOI: 10.1111/eff.12236).
- Casciotta, JR, Arratia G. 1993a.** Jaws and Teeth of American Cichlids (Pisces: Labroidei). *Journal of Morphology* **217**: 1–36.
-

- 
- Casciotta, JR, Arratia G. 1993b.** Tertiary cichlid fishes from Argentina and reassessment of the phylogeny of New World cichlids (Perciformes: Labroidei). *Kaupia* **2**: 195–240.
- Casciotta JR, Almirón A, Gómez SE. 2006.** *Crenicichla yaha* sp. n. (Perciformes: Labroidei: Cichlidae), a new species from the río Iguazú and arroyo Urugua-í basins, northeastern Argentina. *Zoologische Abhandlungen* **56**: 107–112.
- Casciotta & Almirón, 2008.** *Crenicichla tesay*, a new species of cichlid (Perciformes: Labroidei) from the río Iguazú basin in Argentina. *Revue Suisse de Zoologie* **115**: 651–659.
- Casciotta JR, Almirón A, Piálek L, Gómez S, Říčan O. 2010.** *Crenicichla ypo* (Teleostei: Cichlidae), a new species from the middle Paraná basin in Misiones, Argentina. *Neotropical Ichthyology* **8**: 643–648.
- Casciotta JR, Almirón A, Aichino D, Gómez S, Piálek L, Ríčan O. 2013.** *Crenicichla taikyra* (Teleostei: Cichlidae), a new species of pike cichlid from the middle río Paraná, Argentina. *Zootaxa* **3721**: 379–386.
- Cichocki F. 1976.** Cladistic history of cichlid fishes and reproductive strategies of the American genera *Acarichthys*, *Biotodoma* and *Geophagus*. Unpublished Thesis, The University of Michigan.
- Chakrabarty P. 2007.** A morphological phylogenetic analysis of Middle American cichlids with special emphasis on the section ‘Nandopsis’ *sensu* Regan. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University Of Michigan* **198**: 1–31.
- Colombo M, Diepeveen ET, Muschick M, Santos E, Indemaur A, Boileau N, Barluenga M, Salzburger W. 2013.** The ecological and genetic basis of convergent thick-lipped phenotypes in cichlid fishes. *Molecular Ecology* **22**: 670–684.
- Datovo A, Bockmann FA. 2010.** Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. *Neotropical Ichthyology* **8**: 193–246.
- Eigenmann CH, Bray WL. 1894.** A revision of the American Cichlidae. *Annals of the New York Academy of Science* **7**: 607–624.
- Elmer KR, Lehtonen TK, Kautt AF, Harrod C, Meyer A. 2010.** Rapid sympatric ecological differentiation of crater lake cichlid fishes within historic times. *BMC Biology* **8**: 60.
- Eschmeyer WN, Fong JD. 2015.** *Catalog of fishes: Species by family/subfamily*. Available at: <http://researcharchive.caacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>
- Farias IP, Ortí G, Sampaio I, Schneider H, Meyer A. 1999.** Mitochondrial DNA Phylogeny of the Family Cichlidae: Monophyly and Fast Molecular Evolution of the Neotropical Assemblage. *Journal of Molecular Evolution* **48**: 703–711.
-

- 
- Farias IP, Orti G, Meyer A. 2000.** Total evidence: molecules, morphology, and the phylogenetics of cichlid fishes. *The Journal of Experimental Zoology* **288**: 76–92.
- Farris JS. 1969.** A successive approximation approach to character weighting. *Systematic Zoology* **18**: 374–385.
- Fowler HW. 1940.** A collection of fishes obtained by Mr. William C. Morrow in the Ucayali River Basin, Peru. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **91**: 219–289.
- Fricke R, Eschmeyer WN. 2015.** *A guide to Fish Collections in the Catalog of Fishes database*. Disponível em:  
<http://research.calacademy.org/redirect?url=http://researcharchive.calacademy.org/research/Ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Gante HF, Salzburger W. 2012.** Evolution: Cichlid Models on the Runaway to Speciation. *Current Biology* **22**: R956–R958.
- Gill TN. 1858.** Synopsis of the fresh water fishes of the western portion of the island of Trinidad, W. I. *Annals of the Lyceum of Natural History of New York* **6**: 363–430.
- Goloboff PA. 1993.** Estimating character weights during tree search. *Cladistics* **9**: 83–91.
- Goloboff PA. 1998.** Parsimony and weighting: a reply to Turner and Zandee. *Cladistics* **11**: 91–114.
- Goloboff PA, Farris J, Nixon K. 2003.** T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. Available at: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>.
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC. 2008.** TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* **24**: 774–786.
- Goloboff PA, Carpenter JM, Arias JS, Miranda-Esquivel DR. 2008.** Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics* **24**: 758–773.
- Graça WJ. 2008.** Sistemática da tribo Heroini Kullander, 1998 (Perciformes, Cichlidae). Tese de doutorado não-publicada, Universidade Estadual de Maringá.
- Graca WJ, Varella HR, Vieira FG. 2013.** Capítulo 51 - Cichlidae. In: Queiroz LJ, Torrente-Vilara G, Ohara WM, Pires THS, Zuanon J, Doria CRC, orgs. *Peixes do rio Madeira, Volume III*. São Paulo, Diaeto Latin American Documentary, 331–389.
- Greenwood PH. 1978.** A review of the pharyngeal apophysis and its significance in the classification of African cichlid fishes. *Bulletin of the British Museum of Natural History* **33**: 297–323.
-



- 
- Greenwood PH. 1986.** The pars jugularis and the intrarelationships of cichlid fishes (Labroidei, Teleostei). *Journal of Natural History* **20**: 949–974.
- Günther ACLG. 1862.** *Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Acanthopterygii Pharyngognathi and Anacanthini in the collection of the British Museum.* London: The Trustees.
- Haseman JD. 1911.** An annotated catalog of the cichlid fishes collected by the expedition of the Carnegie Museum to central South America, 1907-10. *Annals of the Carnegie Museum* **7**: 329–373.
- Heckel JJ. 1840.** Johann Natterer's neue Flussfische Brasilien's nach den Beobachtungen und Mittheilungen des Entdeckers beschrieben (Erste Abtheilung, Die Labroiden). *Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte* **2**: 325–471.
- Hennig W. 1966.** *Phylogenetic Systematics.* Urbana, IL: University of Illinois Press.
- Holmberg EL. 1891.** Sobre algunos peces nuevos ó poco conocidos de la República Argentina. *Revista Argentina de Historia Natural* **1**: 180–193.
- Hulsey CD, García de León FJ, Rodiles-Hernández R. 2006.** Micro- and macroevolutionary decoupling of cichlid jaws: a test of Liem's key innovation hypothesis. *Evolution* **60**: 2096–2109.
- Hulsey CD, Hollingsworth Jr PR, Fordyce JA. 2010.** Temporal diversification of Central American cichlids. *BMC Evolutionary Biology* **10**: 279.
- Ihering R von. 1914.** Duas espécies novas de Peixes da Família Cichlidae. *Revista do Museu Paulista* **9**: 333–337.
- Ito PM, Py-Daniel LR. 2015.** A small new species of *Crenicichla* Heckel, 1840 from middle rio Xingu, Brazil (Teleostei: Cichlidae). *Neotropical Ichthyology* **13**: 471–478
- Kitching IJ, Forey PL, Humphries CJ, Williams DM. 1998.** *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis. Second edition.* New York, NY: Oxford University Press.
- Kullander SO. 1981.** Cichlid fishes from the La Plata basin. Part I. Collections from Paraguay in the Muséum d'Histoire naturelle de Genève. *Revue Suisse de Zoologie* **88**: 675–692.
- Kullander SO. 1982.** Cichlid fishes from the La Plata basin. Part III. The *Crenicichla* lepidota species group. *Revue Suisse Zoologie* **89**: 627–661.
- Kullander SO. 1986.** *The cichlid fishes of the Amazon river drainage of Peru.* Stockholm: Swedish Museum of Natural History.
- Kullander SO. 1988.** *Teleocichla*, a new genus of South American rheophilic cichlid fishes with six new species. *Copeia* **1988**: 196–230.
- Kullander SO. 1990a.** A new species of *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae) from the Rio
-

---

Tapajós, Brazil, with comments on interrelationships of small crenicichline cichlids. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **1**: 85–94.

**Kullander SO. 1990b.** *Crenicichla hemera* (Teleostei: Cichlidae), a new cichlid species from the Rio Aripuanã drainage, Mato Grosso, Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **1**: 213–218.

**Kullander, SO. 1990c.** *Mazarunia mazarunii* (Teleostei: Cichlidae), a new genus and species from Guyana, South America. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **1**: 3–14.

**Kullander SO. 1991.** *Crenicichla phaiospilus* and *C. percna*, two new species of pike cichlid (Teleostei: Cichlidae) from the Rio Xingu, Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **2**: 351–360.

**Kullander SO. 1997.** *Crenicichla rosemariae*, a new species of pike cichlid (Teleostei, Cichlidae) from the upper Rio Xingu drainage, Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **7**: 279–287.

**Kullander SO. 1998.** A phylogeny and classification of the South American Cichlidae. In: Malabarba L, Reis RE, Vari RP, Lucena ZM, Lucena CAS, eds. *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre: EDIPUCRS, 461–498.

**Kullander SO. 2003.** Family Cichlidae. In: Reis RE, Kullander SO, Ferraris JCJ, orgs. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre: EDIPUCRS, 605–654.

**Kullander SO. 2009.** *Crenicichla mandelburgeri*, a new species of a cichlid fish (Teleostei: Cichlidae) from the Paraná river drainage in Paraguay. *Zootaxa* **12**: 41–50.

**Kullander SO, Lucena CAS. 2006.** A review of the species of *Crenicichla* (Teleostei, Cichlidae) from the Atlantic coastal rivers of southeastern Brazil from Bahia to Rio Grande do Sul States, with descriptions of three new species. *Neotropical Ichthyology* **4**: 127–46.

**Kullander SO, Lucena CAS. 2013.** *Crenicichla gillmorlisi*, a new species of cichlid fish (Teleostei: Cichlidae) from the Paraná river drainage in Paraguay. *Zootaxa* **3641**: 149–16.

**Kullander SO, Nijssen H. 1989.** *The cichlids of Surinam*. Leiden: E.J. Brill.

**Kullander SO, Norén M, Friðriksson GB, Lucena CAS. 2009.** Phylogenetic relationships of species of *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae) from southern South America based on the mitochondrial cytochrome b gene. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **48**: 248–258.

**Kullander SO, Varella HR. 2015.** Wallace's Pike Cichlid Gets a Name after 160 Years: A New Species of Cichlid Fish (Teleostei: Cichlidae) from the Upper Rio Negro in Brazil. *Copeia* **103**: 512–519.

---

- 
- Landim MIPF. 2006.** Relações filogenéticas na família Cichlidae Bonaparte, 1840 (Teleostei: Perciformes). Tese de doutorado não publicada, Universidade de São Paulo.
- Liem KF. 1973.** Evolutionary strategies and morphological innovations: cichlid pharyngeal jaws. *Systematic Zoology* **22**: 425–441.
- Lippitsch E. 1993.** A phyletic study on lacustrine haplochromine fishes (Perciformes, Cichlidae) of East Africa, based on scale and squamation characters. *Journal of Fish Biology* **42**: 903–946.
- López-Fernández H, Honeycutt RL, Stiassny MLJ, Winemiller KO. 2005a.** Morphology, molecules, and character congruence in the phylogeny of South American geophagine cichlids (Perciformes, Labroidei). *Zoologica Scripta* **34**: 627–651.
- López-Fernández H, Honeycutt RL, Winemiller KO. 2005b.** Molecular phylogeny and evidence for an adaptive radiation of geophagine cichlids from South America (Perciformes: Labroidei). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **34**: 227–244.
- López-Fernández H, Winemiller KO, Honeycutt RL. 2010.** Multilocus phylogeny and rapid radiations in Neotropical cichlid fishes (Perciformes: Cichlidae: Cichlinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **55**: 1070–1086.
- López-Fernández H, Arbour J, Winemiller KO, Honeycutt RL. 2013.** Testing for ancient adaptive radiations in Neotropical cichlid fishes. *Evolution* **67**: 1321–1337.
- Lucena CAS. 2007.** Two new species of the genus *Crenicichla* Heckel, 1840 from the upper rio Uruguay drainage (Perciformes: Cichlidae). *Neotropical Ichthyology* **5**: 449–456.
- Lucena, C.A.S. & S.O. Kullander. 1992.** The *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae) species of the Uruguai River drainage in Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **3**: 97–160.
- Luengo JA, Britiski HA. 1974.** Una *Crenicichla* nueva del Rio Paraná, Brasil (Osteichthyes, Cichlidae). *Acta Biologica* **8**: 553–564.
- Maddison DR, Maddison WP. 2005.** Mesquite, versão 3.03 (para Mac OS X).
- Meyer A. 1990.** Ecological and evolutionary consequences of the trophic polymorphism in *Cichlasoma citrinellum*. *Biological Journal of the Linnean Society* **39**: 279–299.
- Mirande JM. 2009.** Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics* **25**: 1–40.
- Montaña CG, López-Fernández H, Taphorn DC. 2008.** A new species of *Crenicichla* (Perciformes: Cichlidae) from the Ventuari River, Upper Orinoco River Basin, Amazonas State, Venezuela. *Zootaxa* **1856**: 33–40.
-

- 
- Musilova Z, Říčan O, Janko K, Novák J. 2008.** Molecular phylogeny and biogeography of the Neotropical cichlid fish tribe Cichlasomatini (Teleostei: Cichlidae: Cichlasomatinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **46**: 659–672.
- Musilova Z, Říčan O, Novák J. 2009.** Phylogeny of the Neotropical cichlid fish tribe Cichlasomatini (Teleostei: Cichlidae) based on morphological and molecular data, with the description of a new genus. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **47**: 234–247.
- Muschick M, Barluenga M, Salzburger W, Meyer A. 2011.** Adaptive phenotypic plasticity in the Midas cichlid fish pharyngeal jaw and its relevance in adaptive radiation. *BMC Evolutionary Biology* **11**: 116.
- Muschick M, Indermaur A, Salzburger W. 2012.** Convergent evolution within an adaptive radiation of cichlid fishes. *Current Biology* **22**: 2362–2368.
- Near TJ, Dornburg A, Eytana RI, Keck BP, Smith WL, Kuhna KL, Moored JA, Price SA, Burbrink FT, Friedmann M, Wainwright PC. 2013.** Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**: 12738–12743.
- Nixon KC, Carpenter JC. 1993.** On outgroups. *Cladistics* **9**: 413–426.
- Oliva O, Skorepa V. 1969.** The myodome myodome in cichlid fishes. *Vestník Československé Společnosti Zoologické* **33**: 241–251.
- Otoni, FP. 2013.** *Australoheros sanguineus* sp. n. – a new cichlid species from the rio Cubatão basin, southern Brazil (Cichlidae: Heroini). *Vertebrate Zoology* **63**: 161–169.
- Pellegrin J. 1903.** Description de Cichlidés nouveaux de la collection du Muséum. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* **9**: 120–125.
- Pellegrin J. 1904.** Contribution à l'étude anatomique, biologique et taxinomique des poissons de la famille des Cichlidés. *Memoires Société Zoologie Française* **16**: 41–400.
- Perugia R. 1897.** Di alcuni pesci raccolti nell' alto Paraguay dal Cav. Guido Boggiani. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria* **18**: 147–150.
- Piálek L, Říčan O, Casciotta J, Almirón A. 2010.** *Crenicichla hu*, a new species of cichlid fish (Teleostei: Cichlidae) from the Paraná basin in Misiones, Argentina. *Zootaxa* **2537**: 33–46.
- Piálek L, Říčan O, Casciotta J, Almirón A, Zrzavy J. 2012.** Multilocus phylogeny of *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae), with biogeography of the *C. lacustris* group: species flocks as a model for sympatric speciation in rivers. *Molecular Phylogenetics and*
-

---

*Evolution* **62**: 46–61.

- Piálek L, Dragová K, Casciotta J, Almirón A, Říčan O. 2015.** Description of two new species of *Crenicichla* (teleostei: cichlidae) from the lower Iguazú river with a taxonomic reappraisal of *C. iguassuensis*, *C. tesay* and *C. yaha*. *Historia Natural* **3**: 5–27.
- Ploeg A. 1986a.** Occurrence and variability of *Crenicichla saxatilis* (Linnaeus, 1758) in Surinam, and restriction of its type-locality. *Bijdragen tot de Dierkunde* **56**: 47–59.
- Ploeg A. 1986b.** The cichlid genus *Crenicichla* from the Tocantins River, State of Pará, Brazil, with descriptions of four new species. *Beaufortia* **36**: 57–80.
- Ploeg A. 1986c.** The fishes of the cichlid genus *Crenicichla* in French Guiana. *Bijdragen to de Dierkunde* **56**: 221–231.
- Ploeg A. 1987.** Review of the cichlid genus *Crenicichla* Heckel, 1840 from Surinam, with descriptions of three new species (Pisces, Perciformes, Cichlidae). *Beaufortia* **5**: 73–98.
- Ploeg A. 1991.** Revision of the South American cichlid genus *Crenicichla* Heckel, 1840 with descriptions of fifteen new species and considerations on species groups, phylogeny and biogeography (Pisces, Perciformes, Cichlidae). Unpublished Thesis, Universiteit van Amsterdam.
- Prendini L. 2000.** Phylogeny and Classification of the Superfamily Scorpionoidea Latreille 1802 (Chelicerata, Scorpiones): An Exemplar Approach. *Cladistics* **16**: 1–78.
- Rabosky DL, Santini F, Eastman J, Smith SA, Sidlauskas B, Chang J, Alfaro ME. 2013.** Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. *Nature Communications* **4**: 1958.
- Regan CT. 1905.** A revision of the fishes of the South-American cichlid genera *Crenacara*, *Batrachops*, and *Crenicichla*. *Proceedings of the Zoological Society* **1905**: 152–168.
- Regan CT. 1913.** A synopsis of the cichlid fishes of the genus *Crenicichla*. *Annals and Magazine of Natural History* **8**: 498–540.
- Regan CT. 1920.** The classification of the fishes of the family Cichlidae – I. The Tanganyika genera. *Annals and Magazine of Natural History* **5**: 33–53.
- Reis & Malabarba. 1988.** Revision of the neotropical cichlid genus *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918, with descriptions of two new species (Pisces, Perciformes). *Revista Brasileira de Zoologia* **4**: 259–305.
- Říčan O, Zardoya R, Doadrio I. 2008.** Phylogenetic relationships of Middle American cichlids (Cichlidae, Heroini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **49**: 941–957.
-

- 
- Salzburger W, Meyer A. 2004.** The species flocks of East African cichlid fishes: recent advances in molecular phylogenetics and population genetics. *Naturwissenschaften* **91**: 277–290.
- Smith WL, Chakrabarty P, Sparks JS. 2008.** Phylogeny, taxonomy, and evolution of Neotropical cichlids (Teleostei: Cichlidae: Cichlinae). *Cladistics* **24**: 625–641.
- Sparks JS, Smith WL. 2004.** Phylogeny and biogeography of cichlid fishes Teleostei: Perciformes: Cichlidae). *Cladistics* **20**: 501–517.
- Steele SE, López-Fernández H. 2014.** Body size diversity and frequency distributions of Neotropical cichlid fishes (Cichliformes: Cichlidae: Cichlinae). *PLoS ONE* **9**: e106336.
- Stiassny MJL. 1982.** The relationships of the neotropical genus *Cichla*: a phyletic analysis including some functional considerations. *Journal of Zoology* **197**: 427–453.
- Stiassny MJL. 1987.** Cichlid familial intrarelationships and the placement of the neotropical genus *Cichla*. *Journal of Natural History* **21**: 1311–1331.
- Stiassny MJL. 1991.** Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae: an overview. In: Keenleyside MHA, ed. *Cichlid fishes. Behaviour, ecology and evolution*. New York, NY: Chapman and Hall, 1–35.
- Stiassny, 1992.** Atavisms, phylogenetic character reversals, and the origin of evolutionary novelties. *Netherlands Journal of Zoology* **42**: 260–276.
- Stiassny MLJ, Jensen JS. 1987.** Labroid intrarelationships revisited: morphological complexity, key innovations, and the study of comparative diversity. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **151**: 269–319.
- Sugie A, Terai Y, Ota Y, Okada N. 2004.** The evolution of genes for pigmentation in African cichlid fishes. *Gene* **343**: 337–346.
- Taylor WR, Van Dyke GC. 1985.** Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium* **9**: 107–119.
- Varella HR. 2011.** Revisão taxonômica das espécies de *Crenicichla* Heckel das bacias dos rios Paraná e Paraguai (Teleostei: Cichlidae). Dissertação de mestrado não publicada, Universidade de São Paulo.
- Varella HR, Kullander SO, Lima FCT. 2012.** *Crenicichla chicha*, a new species of pike cichlid (Teleostei: Cichlidae) from the rio Papagaio, upper rio Tapajós basin, Mato Grosso, Brazil. *Neotropical Ichthyology* **10**: 233–244.
- Varella, HR, Moreira CR. 2013.** *Teleocichla wajapi*, a new species of cichlid from the rio Jari, Brazil, with comments on *T. centrarchus* Kullander, 1988 (Teleostei: Cichlidae). *Zootaxa* **3641**: 177–187.
-

- 
- Varella HR, Zuanon J, Kullander SO, López-Fernández H. no prelo.** *Teleocichla preta*, a new species of cichlid fish from the Rio Xingu basin in Brazil (Teleostei: Cichlidae). *Journal of Fish Biology*.
- Wagner CE, Harmon LJ, Seehausen O. 2012.** Ecological opportunity and sexual selection together predict adaptive radiation. *Nature* **487**: 366–369.
- Wainwright PC. 2006.** Functional morphology of the pharyngeal jaw apparatus. In: Shadwick RE., Lauder GV, eds. *Fish Biomechanics, Volume 23*. San Diego, CA: Elsevier Academic Press, 77–101.
- Webb JF. 1990.** Ontogeny and phylogeny of the trunk lateral line system in cichlid fishes. *Journal of Zoology* **221**: 405–418.
- Wheeler M. 1995.** Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. *Systematic Biology* 44: 321–331.
- Wiley EO. 1981.** *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, NY: John Wiley & Sons.
-