

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

GABRIEL DE CARVALHO DEPRÁ

**Estudo das relações filogenéticas em *Satanoperca* Günther, 1862 (Perciformes:
Cichlidae)**

Maringá
2014

GABRIEL DE CARVALHO DEPRÁ

Estudo das relações filogenéticas em *Satanoperca* Günther, 1862 (Perciformes: Cichlidae)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Dr.^a Carla Simone Pavanelli

Coorientador: Prof. Dr. Weferson Júnio da Graça

Maringá
2014

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

D424e Deprá, Gabriel de Carvalho, 1988-
Estudo das relações filogenéticas em *Satanoperca* Günther, 1862 (Perciformes: Cichlidae) / Gabriel de Carvalho Deprá. -- Maringá, 2014.
71 f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2014.
Orientadora: Dr.^a Carla Simone Pavanelli.
Coorientador: Prof. Dr. Weferson Júnio da Graça.

1. *Satanoperca* Günther, 1862 (Perciformes: Cichlidae) "acará" - Filogenia - Região Neotropical. 2. Geophaginae – Filogenia - Região Neotropical. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -597.74012
NBR/CIP - 12899 AACR/2

GABRIEL DE CARVALHO DEPRÁ

Estudo das relações filogenéticas em *Satanoperca* Günther, 1862 (Perciformes: Cichlidae)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de ou Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Dr.^a Carla Simone Pavanelli
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Dr.^a Maria Isabel Landim
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (USP)

Prof. Dr. Fernando de Camargo Jerep
Universidade Estadual de Londrina (UEL)

Aprovado em: 24 de fevereiro de 2014.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico este trabalho a minha
família e aos amigos do Museu.

AGRADECIMENTOS

À Carla, pelas oportunidades que tem me fornecido desde 2008, pela orientação e por sua dedicação ao crescimento de nossa Coleção Ictiológica.

Ao Weferson, por me ajudar a manter o “foco” nos objetivos propostos para o trabalho, por toda sua ajuda na redação desta dissertação. Também por estar constantemente disponível para discutir qualquer coisa relacionada a taxonomia de peixes.

Aos membros da banca, Maria Isabel Landim e Fernando Jerrep, por disponibilizarem seu precioso tempo para ajudar a melhorar este trabalho.

À Salete e ao João, responsáveis pela nossa Biblioteca Setorial do Nupélia, que são muito prestativos quando precisamos de alguma referência difícil de encontrar.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA), ao CNPq e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) e PROEX, pela possibilidade de receber uma bolsa por dois anos e por fornecer ajuda de custo para viagens e produtos de uso do laboratório.

À Renata Ota, amiga e colega no estudo de *Satanoperca*, por me ajudar a entender a diversidade desses peixes e a adquirir exemplares para este estudo.

Aos curadores e demais colaboradores das coleções que emprestaram material para a análise osteológica: Mário de Pinna, Oswaldo Oyakawa, José Lima de Figueiredo e Michel Donato Gianetti (MUZSP); Lúcia Rapp Py-Daniel, Jansen Zuanon, Renildo Ribeiro de Oliveira e Rafaela Priscila Ota (INPA); Alexandre da Cunha Ribeiro (CPUFMT); Otto Castillo, Alvaro Luis Cedeño, Oscar León Mata e Oscar Zambrano (MCNG).

A todos aqueles que me ajudaram a obter amostras de tecido para o estudo molecular, mesmo que este tenha sido deixado de lado: Claudio Oliveira (Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, UNESP/Botucatu), Christian Cramer (Universidade Federal de Rondônia, UNIR) e Jonathan Ready (Universidade Federal do Pará, UFPA).

Também àqueles que gentilmente me introduziram ao laboratório de Genética de Peixes: Vivian Gomes, meu irmão Igor Deprá e os professores Alberto Prioli e Sônia Prioli.

A todos os amigos do Museu com quem convivi durante o mestrado (e em alguns casos desde antes disso), aprendendo muito sobre peixe e fazendo amizades, mesmo àqueles que já foram para outros lugares: Angélica Dias, Alessandra Barbosa, Bifi, Bruno Marchioro, Carlos Oliveira, Claudimar dos Santos (“White”), Claudio “Cabelo” Zawadzki, Fagner de Souza, Nadayca Mateussi (“Naná”), Vivian Gomes, Rafaela Ota, Renata Ota e a Sandra.

À Yngrid, minha companheira há mais de quatro anos, que, embora não faça parte do mundo dos peixes, tem paciência para me ouvir falar deles e me apoiou durante todo esse tempo, inclusive nos momentos de desânimo.

À minha família, que me apoiou sempre, me incentivando a seguir o rumo com o qual eu mais me identifico: Tomires (mãe), Marco (pai), Lucas e Igor (irmãos).

Estudo das relações filogenéticas em *Satanoperca* Günther, 1862 (Perciformes: Cichlidae)

RESUMO

Uma hipótese das relações filogenéticas entre as espécies de *Satanoperca* é apresentada, baseada em 121 caracteres morfológicos, vários descritos pela primeira vez. Foram usados 35 táxons terminais, dos quais sete são espécies válidas em *Satanoperca* (apenas *S. rhynchitis* não foi incluída) e quatro são prováveis espécies novas de *Satanoperca*. Dos 24 táxons que compõem o grupo externo, 14 pertencem a Geophaginae, subfamília que inclui *Satanoperca*. A análise de máxima parcimônia resultou em um cladograma mais parcimonioso, com IC = 0,399 e IR = 0,608. O monofiletismo de *Satanoperca* foi fortemente suportado (*bootstrap* = 100), com 21 sinapomorfias, das quais seis são exclusivas (destas, cinco descritas pela primeira vez). O monofiletismo dos grupos *S. daemon* e *S. jurupari* foi corroborado. O grupo *S. acuticeps* foi encontrado como grupo-irmão do grupo *S. daemon*. Este clado, como grupo-irmão do grupo *S. jurupari*, no qual foram encontradas todas as espécies novas. As relações internas deste grupo foram quase totalmente resolvidas. As espécies que apresentam pintas brancas na face (*S. leucosticta*, *S. mapiritensis* e *Satanoperca* sp. 2) foram encontradas como um grupo monofilético. Outro grupo monofilético inclui *S. pappaterra*, *Satanoperca* sp. 1 e *Satanoperca* sp. “Xingu”, espécies que têm escamação na nadadeira caudal mais extensa. Diferenças na forma do supra-cleito e do pós-temporal de *S. jurupari* e de *S. mapiritensis* corroboram a validade desta última, proposta por outros autores como sinônima júnior de *S. jurupari*.

Palavras-chave: Geophaginae. Morfologia. Osteologia. Região Neotropical. Sistemática. Taxonomia.

Study of the phylogenetic relationships in *Satanoperca* Günther, 1862 (Perciformes: Cichlidae)

ABSTRACT

A hypothesis of the phylogenetic relationships among the species in *Satanoperca* is presented, based in 121 morphological characters, several described for the first time. Thirty-three terminal taxa were used, seven of which are valid species in *Satanoperca* (only *S. rhynchitis* was not included) and four are putatively new species of *Satanoperca*. From 24 out-group taxa, 14 belong in Geophaginae, subfamily including *Satanoperca*. The maximum parsimony analysis resulted in one most-parsimonious cladogram, with CI = 0.399 and RI = 0.608. Monophyly of *Satanoperca* was strongly supported (*bootstrap* = 100), with 21 synapomorphies, six of which exclusive (among these, five described for the first time). Monophyly of *S. daemon* and *S. jurupari* species groups was corroborated. The *S. acuticeps* species group was found as sister to the *S. daemon* species group, and this clade as sister to the *S. jurupari* species group, in which all of the new species were found. Internal relationships of this group were almost fully resolved. Species presenting white spots on the face (*S. leucosticta*, *S. mapiritensis* and *Satanoperca* sp. 2) were found to form a monophyletic group. Another monophyletic group includes *S. pappaterra*, *Satanoperca* sp. 1 and *Satanoperca* sp. “Xingu”, species which have a more extensive squamation on the caudal fin. Differences in supra-cleithrum and post-temporal shape between *S. jurupari* and *S. mapiritensis* corroborate validity of the latter, which has been considered by other authors as a junior synonym to *S. jurupari*.

Keywords: Geophaginae. Morphology. Neotropical Region. Osteology. Systematics. Taxonomy.

Dissertação elaborada e formatada
conforme as normas da publicação
científica *Zoological Journal of the
Linnean Society*. Disponível em:
<[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(
ISSN\)1096-3642/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1096-3642/homepage/ForAuthors.html)>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	MATERIAL E MÉTODOS	13
2.1	SELEÇÃO DE TÁXONS.....	13
2.2	ANÁLISE DOS CARACTERES	13
2.3	ABREVIÇÕES INSTITUCIONAIS	14
2.4	ANÁLISE FILOGENÉTICA	14
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	14
3.1	DESCRIÇÃO DOS CARACTERES.....	14
3.1.1	Grupo A: Caracteres contínuos.....	15
3.1.2	Grupo B: Série opercular	18
3.1.3	Grupo C: Suspensório mandibular	20
3.1.4	Grupo D: Arco hioide	24
3.1.5	Grupo E: Esqueleto branquial e estruturas associadas	24
3.1.6	Grupo F: Neurocrânio e estruturas associadas	30
3.1.7	Grupo G: Cintura peitoral.....	31
3.1.8	Grupo H: Esqueleto axial	32
3.1.9	Grupo I: Padrões de escamação.....	33
3.1.10	Grupo J: Outras estruturas externas.....	34
3.1.11	Grupo K: Padrões de colorido	34
3.1.12	Grupo L: Dimorfismo sexual.....	36
3.1.13	Grupo M: Série infraorbital	36
3.1.14	Grupo N: Nadadeiras	36
3.2	RECONSTRUÇÃO FILOGENÉTICA	37
3.2.1	Monofiletismo de <i>Satanoperca</i>	37
3.2.2	Monofiletismo do clado <i>Satanoperca acuticeps</i> + grupo <i>S. daemon</i>	39
3.2.3	Autapomorfias de <i>Satanoperca acuticeps</i>	39
3.2.4	Monofiletismo do grupo <i>S. daemon</i>	40
3.2.5	Autapomorfias de <i>Satanoperca lilith</i>	40
3.2.6	Monofiletismo do grupo <i>S. jurupari</i>	40
3.2.7	Autapomorfias de <i>Satanoperca</i> sp. “Tapajós”	41
3.2.8	Monofiletismo do grupo <i>S. jurupari</i> excluindo <i>Satanoperca</i> sp. “Tapajós”	41
3.2.9	Autapomorfia de <i>Satanoperca jurupari</i>	41
3.2.10	Monofiletismo do clado incluindo <i>Satanoperca pappaterra</i> , <i>Satanoperca</i> sp. 1 e <i>Satanoperca</i> sp. “Xingu”.....	41
3.2.11	Monofiletismo do clado <i>Satanoperca</i> sp. 1 + <i>Satanoperca</i> sp. “Xingu”	42
3.2.12	Autapomorfias de <i>Satanoperca</i> sp. 1.....	42
3.2.13	Monofiletismo do clado incluindo <i>Satanoperca leucosticta</i> , <i>Satanoperca mapiritensis</i> e <i>Satanoperca</i> sp. 2.....	42

3.2.14	Monofiletismo do clado <i>Satanoperca leucosticta</i> + <i>Satanoperca mapiritensis</i>	42
3.2.15	Autapomorfia de <i>Satanoperca leucosticta</i>	42
3.2.16	Autapomorfia de <i>Satanoperca mapiritensis</i>	43
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	43
	REFERÊNCIAS	44
	FIGURAS	46
	APÊNDICE 1 – LISTA DE MATERIAL EXAMINADO	62
	APÊNDICE 2 – MATRIZ DE CARACTERES	63

1 INTRODUÇÃO

Satanoperca Günther pertence a um subgrupo de Cichlidae por vezes chamado Geophaginae (e.g., Kullander, 1998; Landim, 2001), Geophagini (e.g., Landim, 2006; Smith, Chakrabarty & Sparks, 2008) ou apenas pelo nome comum (em inglês) “*geophagines*” (e.g., Cichocki, 1976; Kullander, 1986; Stiassny, 1991; Casciotta & Arratia, 1993). Independentemente da categoria taxonômica em que esse táxon seja incluído, ele abriga, como sugerem os nomes, espécies filogeneticamente relacionadas a *Geophagus* Heckel, que estão distribuídas nos seguintes gêneros: *Acarichthys* Eigenmann, *Apistogramma* Regan, *Apistogrammoides* Meinken, *Biotodoma* Eigenmann & Kennedy, *Biotocus* Eigenmann & Kennedy, *Crenicara* Steindachner, *Dicrossus* Steindachner, *Geophagus*, *Guianacara* Kullander, *Gymnogeophagus* Miranda-Ribeiro, *Mazarunia* Kullander, *Mikrogeophagus* Meulengracht-Madsen, *Satanoperca*, e *Taeniacara* Myers (Kullander, 1998). Em diversas hipóteses filogenéticas (e.g. Farias *et al.*, 1999; Landim, 2006; Smith *et al.*, 2008) foram incluídas ainda *Crenicichla* Heckel e *Teleocichla* Kullander. Em apenas um trabalho posterior a 1998 (Landim, 2006) foi incluído *Retroculus* Eigenmann & Bray, além de *Nannacara* Regan, nunca antes incluída nesse grupo.

Diversos estudos filogenéticos morfológicos apresentaram hipóteses sobre relações de *Satanoperca* com outros Geophaginae. Cichocki (1976) encontrou uma tricotomia entre *Satanoperca*, *Retroculus* e o grupo “*Geophagus*” *crassilabris*. Essa tricotomia teria como grupo-irmão *Geophagus* (*sensu stricto*). Kullander (1998) encontrou *Satanoperca* como grupo-irmão do grupo “*Geophagus*” *crassilabris* (que pertenceria a um novo gênero). Esse clado formaria uma politomia incluindo *Geophagus*, *Biotodoma*, o grupo “*G.*” *brasiliensis* (que também pertenceria a um novo gênero) e um clado formado por *Gymnoeophagus* e *Apistogramma*, enquanto *Retroculus* estaria excluído de Geophaginae. Landim (2001) encontrou *Satanoperca* como grupo-irmão de um clado incluindo todos os outros Geophaginae de grande porte. López-Fernández *et al.* (2005) encontraram *Satanoperca* em uma politomia com *Geophagus* (*sensu stricto*), *Gymnogeophagus* e um clado formado por *Biotodoma*, *Acarichthys* e *Guianacara*. No mesmo trabalho, porém, foi apresentada uma análise filogenética produzida a partir de dados morfológicos e moleculares concatenados em que *Satanoperca* foi encontrada como grupo-irmão de um clado incluindo *Apistogramma* e *Taeniacara*. Esse clado seria o grupo-irmão de um clado composto por *Crenicichla* e *Biotocus*. Uma outra hipótese (Landim, 2006) encontrou *Satanoperca* como grupo-irmão de um clado incluindo todos os Geophaginae de pequeno porte mais *Crenicichla*, *Teleocichla* e *Nannacara*.

Hipóteses alternativas podem ser encontradas em alguns estudos filogenéticos que empregaram dados moleculares e em outros que empregaram dados morfológicos e moleculares concatenados. Farias *et al.* (1999), com dados exclusivamente moleculares, apresentaram a primeira hipótese filogenética em que *Satanoperca* não estaria relacionada a outros Geophaginae de grande porte, mas a *Apistogramma*. Esse clado seria o grupo-irmão de todos os demais Geophaginae. Farias, Ortí & Meyer (2000), com dados moleculares e morfológicos concatenados, encontraram um resultado similar com a adição de *Taeniacara* como grupo-irmão de *Satanoperca*. Esse táxon não havia sido incluído na análise de Farias *et al.* (1999). Smith (2008), também com dados moleculares e morfológicos concatenados, propuseram *Satanoperca* como grupo-irmão de um clado incluindo *Apistogramma*, *Apistogrammoides*, *Taeniacara*, *Mikrogeophagus* e *Mazarunia*. Este grupo, incluindo *Satanoperca*, seria grupo-irmão de um

clado incluindo os demais Geophaginae de grande porte com um lobo no epibrânquial 1. Finalmente, López-Fernández, Winemiller & Honeycutt (2010) e López-Fernández, Taphorn & Liverpool (2012), empregando dados moleculares e dados morfológicos concatenados, respectivamente, encontraram *Satanoperca* novamente como grupo-irmão de *Apistogramma* e *Taeniacara*. Porém, este clado foi encontrado como grupo-irmão de *Guianacara* e *Mazarunia* por López-Fernández *et al.* (2010), diferentemente de López-Fernández *et al.* (2012), que o encontraram como grupo-irmão de um clado formado por *Acarichthys*, *Biotoecus* e *Crenicichla* (incluindo *Teleocichla*).

Os estudos morfológicos mencionados acima demonstram que *Satanoperca* se diferencia dos demais Geophaginae por um grande número de caracteres. Porém, muitos desses caracteres não são exclusivos de *Satanoperca* e sua polarização não é facilmente inferida, uma vez que não há consenso sobre qual seria o grupo-irmão desse táxon. Mesmo assim, diversas sinapomorfias exclusivas de *Satanoperca* podem ser encontradas na literatura, de modo que o monofiletismo do gênero é bem corroborado. As primeiras foram encontradas por Cichocki (1976): (1) caráter 25[G], extrema redução da expansão laminar ântero-ventral do palatino e perda do ligamento desta com o vômer; (2) caráter 34[C], ramo protremático do nervo glossofaríngeo extensivamente ramificado ao longo do lobo do epibrânquial 1, com várias ramificações entre as bases dos rastros branquiais.

Kullander apresentou apenas uma sinapomorfia para *Satanoperca* que não apresentaria homoplasia dentro de Geophaginae: (3) caráter 88[1]: mácula escura no lobo dorsal da caudal, ocelada ou não. Essa mácula é encontrada em vários outros Cichlidae, *viz.* *Astronotus* spp., *Cichla* spp., *Cichlasoma* spp. Dentro de Geophaginae, algumas espécies de pequeno porte também apresentam mácula na base da nadadeira caudal, mas em uma posição centralizada em vista lateral.

Um maior número de sinapomorfias exclusivas de *Satanoperca* foi listado por Landim (2001): (4) caráter 9[1], presença de concavidade na margem posterior do epibrânquial 1; (5) caráter 15[1], presença de um processo largo para fixação do ligamento *hypohialo-hipobranquiale*; (6) caráter 28[3], alongamento da placa faríngea; (7) caráter 67[0], ramo maxilar do palatino mais longo do que o ramo descendente.

López-Fernández *et al.* (2005) não listaram as sinapomorfias de *Satanoperca*, mas é possível, reanalisando sua matriz de caracteres, encontrar cinco sinapomorfias para o gênero (caracteres 79, 94, 97, 99 e 109). Destas, apenas o caráter 99, equivalente ao caráter 9 de Landim (2001), ou seja, a concavidade na margem posterior do epibrânquial, foi encontrada por esses autores exclusivamente em *Satanoperca*.

Landim (2006) usou mais caracteres e aumentou a lista previamente apresentada por Landim (2001): (8) caráter 29[1], facetas do exoccipital voltadas em direção ventral; (9) caráter 91[1], sobreposição da seção A2 sobre a seção A1 do *adductor mandibulae*; (10) caráter 116[1], abertura do FLN0 no meio da crista supraoccipital; (11) caráter 197[0], molarização dos dentes do faringobranquial 3 ausente.

Se, por um lado, o monofiletismo de *Satanoperca* foi verificado por diversos autores, o mesmo não pode ser dito a respeito das relações entre as espécies do gênero. A primeira especulação sobre elas se encontra em Kullander & Ferreira (1988), que criaram os seguintes grupos de espécies: grupo *S. acuticeps*, incluindo apenas *S. acuticeps* (Heckel); grupo *S. daemon*, incluindo *S. daemon* (Heckel) e *S. lilith* Kullander & Ferreira; e grupo *S. jurupari*, incluindo *S. jurupari* (Heckel), *S. leucosticta* (Müller & Troschel), *S. mapiritensis* (Fernández-Yépez), *S. pappaterra* (Heckel) e, a partir de Kullander (2012), *S. rhynchitis* Kullander. Há também

algumas espécies que ainda não foram formalmente descritas e têm sido incluídas neste último grupo (Willis *et al.*, 2012; Ota, 2013). A divisão em grupos estabelecida por Kullander & Ferreira (1988) se baseou em padrões de colorido, formato dos lábios e da nadadeira dorsal e, principalmente, alguns caracteres merísticos. Estes autores não propuseram qualquer hipótese de relação entre os grupos.

Willis *et al.* (2012) apresentaram o primeiro e único estudo filogenético de *Satanoperca* incluindo a maior parte das espécies disponível até o momento, baseado em dados moleculares, encontrando o cladograma reproduzido na Fig. 1. Neste, os grupos *S. acuticeps* e *S. daemon* são grupos-irmãos. Seus resultados apontaram a existência, dentro do grupo *S. jurupari*, de três novas espécies. Não foi feita nenhuma tentativa de caracterizar morfologicamente essas espécies. As análises do DNA mitocondrial revelaram uma grande similaridade entre *S. jurupari* e *S. mapiritensis*, motivo pelo qual essas espécies não foram consideradas distintas entre si. Outro resultado interessante desta análise é que as espécies que apresentam pintas brancas na cabeça, *S. leucosticta* e *S. mapiritensis*, não foram encontradas como um grupo monofilético.

Ota (2013, dissertação de mestrado não publicada) revisou as espécies de *Satanoperca* usando apenas caracteres da morfologia externa, reconhecendo como válidas todas as espécies listadas por Kullander (2003; 2012) e apresentando descrições para três novas espécies. A espécie que Ota (2013) denominou *Satanoperca* sp. 1 corresponde à espécie que Willis *et al.* (2012) encontraram nas bacias dos rios Araguaia e Paraná, mas inclui também espécimes da bacia do rio Xingu. De acordo com o padrão de colorido de “*S. sp. Xingu*” que pode ser observado na Fig. 1, com a faixa longitudinal do flanco tão nítida quanto as barras verticais, pode-se inferir que esta espécie corresponde aos espécimes da bacia do rio Xingu que foram identificados por Ota (2013) como *Satanoperca* sp. 1.

A espécie denominada *Satanoperca* sp. 2 por Ota (2013) foi encontrada nas bacias dos rios Madeira e Tapajós, onde também ocorrem *S. pappaterra* (Madeira) e *S. jurupari* (Madeira e Tapajós). Não é possível inferir se essa espécie foi amostrada por Willis *et al.* (2012), caso em que pode ter sido confundida com *S. pappaterra* ou, mais provavelmente, com *S. jurupari*. No entanto, esta espécie já havia sido registrada por Stawikowski & Werner (2004:404) e pode ser facilmente distinguida das demais congêneres por apresentar diversas listras sobre o lacrimal, além de pintas claras na face. Assim, o mais provável é que a espécie não tenha sido amostrada. Já a espécie que Willis *et al.* denominaram *Satanoperca* sp. “Tapajós” provavelmente corresponde em parte à *S. jurupari* de Ota (2013), uma vez que na foto da Fig. 1 não são visíveis quaisquer listras no lacrimal e outras espécies não foram encontradas na bacia do rio Tapajós por essa autora.

Quanto a *Satanoperca* sp. 3, uma espécie que possui pintas brancas sobre o lacrimal, também não há evidências de que tenha sido amostrada por Willis *et al.* (2012). Embora ela pudesse ser confundida com *S. leucosticta*, essas duas espécies são encontradas em regiões distintas da bacia do rio Negro (Ota, 2013, Fig.39) e a região amostrada por Willis *et al.* (2012) não incluiu a área de distribuição de *Satanoperca* sp. 3.

Considerando as contribuições dadas pelos trabalhos acima mencionados, este trabalho tem os seguintes objetivos: (1) testar o monofiletismo de *Satanoperca*, verificando a distribuição dos estados de caráter previamente apontados como sinapomórficos para o gênero e procurando outros estados de caráter que possam ser considerados exclusivos do gênero; (2) investigar as relações entre as espécies de *Satanoperca*, testando as hipóteses apresentadas por Willis *et al.* (2012), segundo as quais os grupos *S. acuticeps* e *S. daemon* são grupos-irmãos e as espécies com pintas brancas sobre a cabeça não formam um grupo monofilético; (3) testar se os caracteres

propostos por Kullander & Ferreira (1988) para distinguir os grupos de *Satanoperca* possuem sinal filogenético; (4) investigar, com base em caracteres osteológicos, os limites entre as espécies, a fim de verificar se as espécies apontadas como novas por Willis *et al.* (2012) e por Ota (2013) realmente são distintas umas das outras e se *S. jurupari* e *S. mapiritensis* realmente podem ser consideradas sinônimas.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 SELEÇÃO DE TÁXONS

Foram incluídos na análise 35 táxons terminais. Destes, onze são espécies de *Satanoperca*, das quais quatro são consideradas espécies novas. Das espécies atualmente consideradas válidas em *Satanoperca* (*S. acuticeps*, *S. daemon*, *S. jurupari*, *S. leucosticta*, *S. lilith*, *S. mapiritensis*, *S. pappaterra* e *S. rhynchitis*), apenas *S. rhynchitis* não pôde ser incluída, devido à dificuldade na obtenção de material proveniente da localidade-tipo (bacia do rio Oiapoque, Guiana Francesa). Das novas espécies propostas por Ota (2013), foram incluídas *Satanoperca* sp. 1 e *Satanoperca* sp. 2, que são aqui tratadas pelo mesmo nome. Não foi possível incluir *Satanoperca* sp. 3, devido ao baixo número de exemplares disponíveis. A espécie aqui denominada *Satanoperca* sp. “Xingu” corresponde aos exemplares que Ota (2013) considerou em *Satanoperca* sp. 1 para a bacia do rio Xingu. De acordo com os argumentos apresentados na Introdução, infere-se que essa espécie corresponde a *Satanoperca* sp. “Xingu” de Willis *et al.* (2012), embora não tenha sido possível a análise de exemplares testemunho desse trabalho. Por esse mesmo motivo, não é possível inferir se a espécie aqui tratada como *Satanoperca* sp. “Tapajós” corresponde àquela de Willis *et al.* (2012). Nenhuma espécie é descrita no presente trabalho porque as diagnoses (apresentadas em “Resultados e Discussão”) são amplamente baseadas em osteologia e o número de exemplares disponíveis para a análise osteológica é insuficiente para que a descrição seja feita.

Os caracteres osteológicos foram codificados, em algumas espécies, com base em apenas um exemplar, devido à baixa disponibilidade de exemplares para diafanização. No entanto, sempre que possível foram usados mais exemplares, a fim de permitir que a variação intraespecífica fosse considerada. Uma lista de material examinado pode ser encontrada no Apêndice 1.

2.2 ANÁLISE DOS CARACTERES

Os caracteres usados no presente trabalho provêm da morfologia externa e da osteologia. A nomenclatura dos ossos seguiu Kullander (1983). A preparação dos exemplares diafanizados e corados para a análise do esqueleto seguiu o protocolo de Taylor & van Dyke (1985). A preparação dos esqueletos secos seguiu o protocolo de Bemis *et al.* (2004). Os componentes do esqueleto foram nomeados de acordo com Kullander (1983). Os caracteres foram ilustrados no programa computacional Inkscape 0.48, com base em fotografias dos ossos. Nas ilustrações de ossos, números fora dos colchetes representam caracteres e números dentro dos colchetes

representam estados. Essa linguagem é usada também ao longo do texto na seção “Reconstrução Filogenética”.

2.3 ABREVIACÕES INSTITUCIONAIS

As abreviações institucionais usadas no texto são as seguintes: CPUFMT, Coleção de Peixes da Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá, MT, Brasil; INPA, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, Brasil; MCNG, Museo de Ciencias Naturales de Guanare, Guanare, Venezuela; MZUSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, Brasil; NUP, Coleção Ictiológica do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, PR, Brasil.

2.4 ANÁLISE FILOGENÉTICA

As hipóteses de relações de parentesco foram encontradas usando o método cladístico ou filogenético proposto inicialmente por Hennig (1950, 1966) e, posteriormente, aprimorado por outros autores (*e.g.*, Nelson & Platnick, 1981; Rieppel, 1988; Kitching *et al.*, 1998). Uma análise de parcimônia foi realizada no programa computacional TNT 1.1 (Goloboff, Farris & Nixon, 2008) para gerar uma hipótese de relações filogenéticas e de transformações de estados de caráter, usando uma busca heurística com 10.000 réplicas, salvando 100 cladogramas por réplica, usando TBR (*tree bisection and reconnection*). Todos os caracteres foram considerados como minimamente conectados (não ordenados) e foi aplicada pesagem sucessiva para diminuir a influência dos caracteres mais variáveis sobre a topologia do cladograma. Índices de consistência (IC) e de retenção (IR) foram calculados com o uso do *script* wstats.run para cada caráter e para o cladograma como um todo. Os valores de *bootstrap* foram calculados para cada clado. Em concordância com os argumentos expostos por Agnarsson & Miller (2008), julgamos que não há razão para realizar os procedimentos de otimização ACCTRAN ou DELTRAN. Alternativamente, caracteres com otimização ambígua não foram resolvidos.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 DESCRIÇÃO DOS CARACTERES

Os 121 caracteres descritos a seguir foram usados na análise filogenética e são apresentados em grupos para facilitar sua localização. Todas as referências conhecidas sobre cada caráter previamente descrito são citadas no texto. Embora não publicados, os trabalhos de Cichocki (1976) e Landim (2001; 2006), foram também considerados, pois eles analisaram a fundo a morfologia dos ciclídeos e apresentaram muitas contribuições que não podem ser encontradas nos demais trabalhos. Valores de IC e IR são fornecidos na Fig. 2.

Embora alguns dos caracteres não apresentem variação entre as espécies de *Satanoperca* nem, em alguns casos, entre os Geophaginae, eles foram incluídos por conter informação filogenética útil para a resolução das relações entre os demais táxons.

A matriz de caracteres se encontra no Apêndice 2.

3.1.1 Grupo A: Caracteres contínuos

Os caracteres contínuos são aqui agrupados por conveniência, uma vez que o programa TNT exige que eles sejam todos inseridos na matriz antes dos caracteres numéricos. No entanto, eles incluem diversos caracteres merísticos, como contagens de raios de nadadeiras, rastros branquiais e escamas. Os caracteres morfométricos, quando incluídos, foram adaptados como caracteres numéricos, com caracteres discretos.

O principal motivo para inclusão desses caracteres é que eles são usados para diferenciar os grupos de espécie em *Satanoperca*, já que em outras partes da anatomia do gênero poucos caracteres variáveis foram encontrados.

0. Número total de séries circumpedunculares de escamas.

A maior parte dos táxons analisados apresentou 16 séries circumpedunculares de escamas, sendo sete acima e sete abaixo da linha lateral. O único táxon que apresentou um valor menor foi *Geophagus mirabilis*, com 14-16 séries, sendo que abaixo da linha lateral sempre há sete séries e acima, de cinco a sete. *Cichla kelberi*, *Pterophyllum scalare* e *Symphysodon aequifasciatus* apresentaram valores altos para este caráter, coerentemente com o tamanho pequeno de suas escamas (outras contagens podem ser encontradas em Kullander, 1986). O valor observado em *Astronotus crassipinnis*, 30 séries, é interessante por ser muito alto em comparação com o número de escamas na série E1, em torno de 35.

1. Número de escamas na série infraorbital até a altura da articulação entre o hiomandibular e o opérculo.

Série infraorbital é aqui definida como uma série de escamas que acompanha os ossos infraorbitais. A fim de facilitar a comparação entre os táxons aqui analisados, foi estabelecido que a contagem seria feita até a altura da articulação entre o hiomandibular e o opérculo, que pode ser identificada em exemplares não dissecados por coincidir com o final da fenda que existe posteriormente à porção vertical do pré-opérculo. *Biotocetus opercularis*, *Dicrossus filamentosus* e as espécies de *Geophagus* foram codificados como inaplicável devido à redução da escamação na parte anterior da bochecha (caráter 96). *Pterophyllum scalare* e *Symphysodon aequifasciatus* foram codificados como inaplicável porque nessas espécies não há escamas adjacentes à articulação entre o hiomandibular e o opérculo (caráter 95). *Gymnogeophagus*

balzanii, embora apresente o mesmo estado para o caráter 95, pode ter o presente caráter quantificado.

2. Número total de raios na nadadeira peitoral

Kullander (1998), provavelmente devido a limitações computacionais existentes à época, não usou caracteres contínuos em sua análise filogenética. Os caracteres que deveriam ser tratados como contínuos foram forçados a se enquadrar em estados de caráter discretos, como é o caso de seu caráter 85, que trata da quantidade de raios na nadadeira peitoral. Aquela análise indicou que apenas os Cichlasomatinae possuíam o estado 2, com 13-14 raios. Essa seria uma sinapomorfia para esse grupo. No entanto, Kullander & Ferreira (2006) encontraram esse mesmo valor para *Cichla kelberi*, o que foi confirmado no presente estudo. O presente estudo também encontrou esses valores para *Gymnogeophagus setequedas*. Os valores aqui registrados para as espécies de *Satanoperca* foram baseados em observações diretas e naqueles observados por Ota (2013). Embora *Satanoperca* possa frequentemente apresentar mais que 14 raios na nadadeira peitoral, 13 e 14 são valores comuns.

3. Número de espinhos na nadadeira anal.

A maior parte dos ciclídeos apresenta três espinhos na nadadeira anal e valores maiores foram usados muitas vezes na taxonomia do grupo para distinguir entre gêneros muito parecidos (Kullander, 1998). Nenhum dos gêneros já incluídos em Geophaginae apresenta mais que três espinhos.

4. Número de raios moles na nadadeira anal

Satanoperca e os demais Geophaginae apresentaram entre 6 e 10 raios na nadadeira anal, sendo que 10 raios só foram observados em alguns exemplares de *Biotodoma cupido*. Esses valores são similares aos observados para os Cichlasomatinae *Australoheros kaaygua*, *Bujurquina vittata* e *Cichlasoma paranaense*. As espécies *Pterophyllum scalare* e *Symphysodon aequifasciatus*, de corpo muito alto e comprimido, apresentaram muitos raios (mais de 20). *Etroplus maculatus*, com formato corporal similar, apresentou anal longa, porém com elevado número de espinhos (12) e não de raios (9). *Astronotus crassipinnis* e *Chaetobranchopsis australis*, também de corpo alto, embora não muito comprimido, apresentaram também um valor elevado de raios (17). Espécies de corpo muito alongado, *Cichla kelberi* e *Crenicichla britskii*, apresentaram um número de raios apenas ligeiramente maior que os Geophaginae e alguns Cichlasomatinae.

5. Número de espinhos na nadadeira dorsal.

O número de espinhos na nadadeira anal não apresentou muita variação, a não ser pelo número bastante reduzido apresentado por *Biotocus opercularis* (9) e *Symphysodon aequifasciatus*.

6. Número de raios moles na nadadeira dorsal.

A maior parte das espécies analisadas apresentou entre 8 e 13 raios. As espécies de *Apistogramma* apresentam uma clara redução nesse número, com apenas 6 raios. *Crenicichla britskii* apresenta um aumento moderado em relação a esses valores mais comuns, com 13 a 15. *Astronotus crassipinnis*, *Cichla kelberi* e *Pterophyllum scalare* apresentaram valores um pouco maiores ainda e o extremo de 31 raios foi encontrado em *Symphysodon aequifasciatus*.

7. Proporção entre espinhos e raios da nadadeira dorsal.

Dois hipóteses poderiam explicar a proporção entre espinhos e raios moles de uma nadadeira. Uma pressupõe que as partes mole e espinhosa da nadadeira podem aumentar ou diminuir independentemente. A outra, que raios inicialmente destinados a se transformar em espinhos podem dar origem a raios moles durante a ontogenia e que o inverso também pode ocorrer. Todas as espécies de pequeno porte aqui analisadas (*Apistogramma borellii*, *Apistogramma commbrae*, *Apistogramma trifasciata*, *Biotocus opercularis*, *Dicrossus filamentosus* e *Mikrogeophagus ramirezi*) apresentaram número reduzido de raios totais, entre 21 e 23. Os Geophaginae de maior porte apresentaram valores entre 23 e 28. As espécies de *Apistogramma* apresentaram um número de espinhos maior que algumas espécies de grande porte, e número de raios moles bastante reduzido. Nessas espécies, a proporção entre espinhos e raios moles é a maior observada no presente trabalho. *Dicrossus filamentosus* também apresenta uma proporção relativamente alta. Esta espécie apresenta o pedúnculo caudal um pouco alongado, o que sugere uma possível diminuição da porção posterior da nadadeira dorsal, com perda de raios moles. *Biotocus opercularis*, por outro lado, apresenta um pedúnculo caudal ainda mais alongado, mas com número de raios moles maior que o encontrado na maior parte dos Geophaginae e vários outros táxons analisados, ao mesmo tempo em que apresenta o menor número de espinhos observados. O presente caráter foi introduzido para investigar a hipótese de um evento de transformação ontogenética de raios em espinhos ou o contrário. Nesse caso, uma diminuição no número de raios totais da nadadeira dorsal poderia ser resultado de uma diminuição proporcional entre ambas as partes da nadadeira.

8. Número de rastros branquiais externos no epibrânquial 1.

O presente caráter corresponde ao caráter 14 de Kullander (1998), que também foi considerado como um caráter discreto. Este caráter apresenta diversos problemas de interpretação. Um deles diz respeito à condição encontrada na maior parte dos Geophaginae, os

que possuem um lobo no epibrânquial 1 (caráter 66). Nessas espécies, os rastros geralmente estão distribuídos ao longo da borda do lobo (caráter 60), de modo que há mais espaço para os mesmos se inserirem, o que permite que eles sejam mais numerosos. Além disso, quanto mais alongado o lobo (caráter 63), maior tende a ser o número de rastros aos seu redor. Como comparação, *Acarichthys heckelii*, um Geophaginae que não apresenta esse lobo, apresentou apenas quatro rastros no epibrânquial 1, um valor parecido com aquele apresentado pelos Cichlasomatinae. O segundo problema diz respeito à presença de um tecido carnoso envolvendo o epibrânquial 1 (caráter 62), presente principalmente nos Cichlasomatinae, que aparentemente inibe o crescimento dos rastros na porção do epibrânquial que fica mais próxima do neurocrânio. Outro problema é a redução apresentada por *Symphysodon aequifasciatus*, que quase não apresenta rastros branquiais no primeiro arco, a não ser pelos rastros internos do ceratobranquial 1. Essa perda de rastros pode ter sido uma diminuição gradual ou que aconteceu de uma vez só, e nesse caso este caso deveria ser considerado inaplicável para *Symphysodon* (ver caracteres 10 e 47). O último problema diz respeito às perdas de rastros branquiais que ocorrem em espécies de pequeno porte, tratado com mais detalhe sob o caráter 10.

9. Número de rastros branquiais internos no epibrânquial 1.

O número e forma dos rastros branquiais internos e externos dos arcos branquiais, principalmente do primeiro e do quarto arcos, parece ser independente. Por isso, optou-se por separar os caracteres 9 e 11 dos caracteres 8 e 10.

10. Número de rastros branquiais externos no ceratobranquial 1.

A evolução deste caráter é mais simples que a do caráter 8. O único problema para a interpretação deste caráter é que ele as espécies de pequeno porte parecem apresentar uma redução no número de rastros que resulta do desenvolvimento precário dos rastros que ocupam a porção hipobranquial do osso. Dessa forma, os rastros são mais desenvolvidos próximo à extremidade epibrânquial, enquanto os rastros que ficariam mais distantes dessa extremidade parecem desaparecer por completo. Espécies que não apresentam esse tipo de redução apresentam os rastros igualmente espaçados ao longo de todo o osso, e não concentrados em apenas uma extremidade. Mesmo assim, optou-se por não considerar esse caráter como inaplicável para espécies de pequenos porte e *Symphysodon aequifasciatus*, que parece ter sofrido uma redução a zero resultante de apenas um passo na filogenia do grupo.

11. Número de rastros branquiais internos no ceratobranquial 1.

3.1.2 Grupo B: Série opercular

12. Processo no opérculo para inserção do músculo *dilatator operculi*: [0] presente, claramente distinto (Fig.3A e B); [1] presente, quase totalmente incluído na margem dorsal do osso; [2] ausente ou totalmente incluído na margem dorsal do osso.

O estado 2 pode incluir duas condições diferentes, pois a inclusão do processo na margem dorsal do opérculo não significa necessariamente que ele não tenha se desenvolvido. No entanto, foi impossível distinguir entre essas condições e elas foram tratadas como iguais. O estado 0 é simplesiomórfico para as espécies de *Satanoperca*, mas o estado 1, amplamente distribuído entre os táxons analisados, é aqui interpretado como independentemente adquirido (por reversão) em *Satanoperca leucosticta* e *Satanoperca* sp. “Tapajós”. A análise desse caráter em mais exemplares é importante para verificar se o mesmo pode ser usado para distinguir *Satanoperca* sp. “Tapajós” de *Satanoperca jurupari*.

13. Comprimento da crista para inserção do músculo *levator operculi*: [0] longa (Fig. 3B); [1] curta (Fig. 3A).

14. Comprimento relativo do processo opercular do subopérculo: [0] muito longo; [1] moderadamente longo (Fig. 4B); [2] curto (Fig. 4A).

Apesar da variação existente sobre o estado 0 deste caráter, ele é claramente distinto dos demais estados, de modo que o estado 1 é exclusivo de *Gymnogeophagus balzanii* e o estado 2, de *Cichla kelberi* e *Crenicichla britskii*. A exploração deste caráter como contínuo foi evitada pela falta de uma outra estrutura com a qual pudesse ser feita a proporção do processo opercular.

15. Expansão pré-opercular sobre o processo opercular do subopérculo: [0] ausente (Fig. 4A e B); [1] presente.

Embora essa expansão exista em vários táxons, com vários graus de desenvolvimento, *Dicrossus filamentosus* e *Pterophyllum scalare* apresentaram uma expansão muito maior que a dos outros, sendo os únicos a serem codificados como estado 1. Este é um caráter de difícil mensuração, motivo pelo qual este caráter não foi tratado como contínuo.

16. Margem anterior do subopérculo ultrapassando o eixo do processo opercular: [0] presente (Fig. 4A); [1] ausente (Fig. 4B).

O estado 0 é hipotetizado como uma sinapomorfia para *Cichla* e *Crenicichla*, que nunca antes foi descrita na literatura, embora a relação de grupos-irmãos entre esses táxons tenha sido proposta algumas vezes anteriormente (e.g., Kullander, 1998).

17. Processo anterior do interopérculo para ligamento com o retro-articular: [0] recuado (não é o ponto mais anterior do osso); [1] adiantado (é o ponto mais anterior do osso).

18. Poro 2 do canal sensorial do pré-opérculo: [0] presente; [1] ausente.

Embora a configuração dos poros do pré-opérculo seja difícil de comparar em alguns casos, é razoável considerar que o poro 2 encontrado em *Astronotus crassipinnis*, *Chaetobranchopsis australis*, *Cichla kelberi* e *Etroplus maculatus*, que apresentam sete poros no pré-opérculo, seja correspondente ao poro que está ausente em todos os outros táxons, que apresentam seis poros no pré-opérculo.

19. Largura do poro 4 do pré-opérculo: [0] cerca de duas vezes mais largo que o canal do poro 1; [1] da mesma largura ou ligeiramente mais largo que o canal do poro 1; [2] cerca de metade da largura do poro 1.

3.1.3 Grupo C: Suspensório mandibular

20. Grau de desenvolvimento do *calyx* do metapterigoide: [0] alto (Fig. 5B); [1] baixo (Fig. 5A). Descrição prévia: Kullander & Nijssen (1989, p. 105 e Fig. 49).

O formato do *calyx* do metapterigoide varia um pouco entre os táxons que apresentam essa estrutura. No entanto, apenas em *Satanoperca* foi encontrado um *calyx* extremamente reduzido, na forma de uma pequena crista.

21. Expansão laminar ântero-ventral no ectopterigoide: [0] ausente (Fig. 6A); [1] presente (Fig. 6B). Descrições prévias: Landim (2001), caráter 64 (modificado); Landim (2006), caráter 164 (modificado).

Em todos os gêneros de Geophaginae analisados e também em *Australoheros kaaygua*, *Bujurquina vittata*, *Pterophyllum scalare* e *Symphysodon aequifasciatus*, essa estrutura está presente e sua forma é idêntica. Em *Etroplus maculatus*, o formato é um pouco distinto, mas optou-se por não codificar este táxon como um estado diferente. Nos demais táxons analisados, o ectopterigoide não apresenta qualquer expansão.

22. Expansão ântero-medial do quadrado: [0] ausente (Fig. 7A); [1] pequena (Fig.7B e C); [2] grande (Fig.7D).

O estado 2 deste caráter é hipotetizado como sinapomorfia para as espécies do grupo *S. jurupari* exceto *Satanoperca* sp. “Tapajós”, que apresentou o estado 1.

23. Crista lateral do palatino: [0] longa (Fig. 8A); [1] curta (Fig. 8B). Descrições prévias: Cichocki (1976), caráter 21; López-Fernández *et al.* (2005), caracteres 93 e 94 (em parte).

Crenicichla britskii apresentou o palatino bastante reduzido e simplificado em relação à maioria dos outros táxons analisados. Assim, não foi possível reconhecer nenhuma crista lateral. Entre os que apresentaram crista lateral bem desenvolvida, alguns táxons, como as espécies de *Geophagus (sensu stricto)* apresentaram o que López-Fernández *et al.* (2005) interpretaram como um crista dupla. No presente trabalho, interpretou-se essa crista dupla de maneira diferente. Na Fig. 8, pode-se ver que *Acarichthys heckelii* e *Satanoperca acuticeps* possuem uma crista de formato similar, denominada aqui crista látero-anterior.

24. Processo de articulação do palatino com o vômer: [0] grande (Fig. 8A); [1] pequeno (Fig. 8B). Descrições prévias: Cichocki (1976), caráter 25 (modificado); Landim (2001), caráter 69 (modificado); Landim (2006), caráter 172 (modificado).

A maneira como o palatino articula com o vômer foi explorada na maioria dos trabalhos sobre relações filogenéticas em Cichlidae. Na maior parte, as diferenças observadas são relacionadas aos ligamentos entre esses dois ossos. No presente trabalho, não foi possível verificar os ligamentos na maioria dos táxons analisados, mas foi possível notar que o processo de articulação com o vômer pode aparecer sob diversas formas (Fig. 8). Optou-se por não dividir essas formas em estados distintos, a não ser pelos estados aqui representados. O estado 1 foi encontrado somente em *Etroplus maculatus* e nas espécies de *Satanoperca*, e foi adquirido independentemente por esses táxons.

25. Elevação da borda da fossa quadrática do ângulo-articular: [0] nula; [1] pequena; [2] acentuada.

Em *Satanoperca* foram encontrados os estados 1 e 2, mas não foi possível extrair desse caráter informação filogenética esclarecedora das relações entre as espécies do gênero, uma vez que seria igualmente parcimonioso considerar qualquer um dos estados como simplesiomórfico.

26. Extensão posterior dos dentes em relação à bifurcação do dentário: [0] posterior (Fig. 9A); [1] anterior (Fig. 9B). (CI = 50; RI = 92). Descrições prévias: Landim (2001), caráter 46 (modificado); Landim (2006), caráter 138 (modificado).

Este caráter foi tratado como discreto devido à dificuldade em mensurar a extensão posterior dos dentes.

27. Dentes do dentário situados sobre um patamar mais elevado: [0] ausente (Fig. 9A e B); [1] presente. Descrições prévias: Landim (2006), caráter 137.

Landim (2006) observou este caráter de maneira diferente e codificou as espécies de *Geophagus* como se esta elevação não existisse. Aqui, o estado 1 aparecesse como sinapomórfico para *Geophagus*.

28. Porção do canal sensorial do dentário que contém os poros 1 e 2 dobrada bruscamente em direção ventral, o poro 1 posicionado junto à margem ventral do dentário: [0] ausente (Fig. 9A); [1] presente (Fig. 9B).

O estado 1 é uma autapomorfia para *Satanoperca acuticeps*.

29. Degrau na margem ventral do dentário, entre os poros 3 e 4: [0] ausente (Fig. 9A e B); [1] presente.

O estado 1 é uma autapomorfia para *Satanoperca* sp. “Tapajós”.

30. Presença do poro 4 do canal sensorial do dentário: [0] presente (Fig. 9A e B); [1] ausente. Descrições prévias: Stiassny (1991), caráter 18 (modificado); Casciotta & Arratia (1993), caráter 15 (modificado); Kullander (1998), caráter 45; Landim (2001), caráter 45 (modificado); López-Fernández *et al.* (2005), caráter 56 (modificado); Landim (2006), caráter 136.

O estado 1 só foi observado nos Cichlasomatinae, embora esse grupo não tenha sido encontrado como monofilético na presente análise filogenética.

31. Cabeça do maxilar: [0] pouco projetada dorsalmente; [1] muito projetada dorsalmente.

O estado 1 foi encontrado somente em *Dicrossus filamentosus*, em que o formato da boca é moldado em grande parte pela forma do maxilar, e *Symphysodon aequifasciatus*. O maxilar dessas duas espécies, porém, é diferente. De fato, esse estado de caráter é homoplástico. Quanto ao tamanho da cabeça do maxilar, ela é muito grande nesses táxons, mas também o é em *Biotodoma cupido*. *Acarichthys heckelii*, *Geophagus neambi* e *Gymnogeophagus balzanii* são outros exemplos de táxons com uma grande cabeça do maxilar, embora menores que em *Biotodoma cupido*. Em *Satanoperca* spp., essa estrutura é consideravelmente menor e em *Cichla kelberi* e *Crenicichla britskii*, ainda menor.

32. Presença de côndilo para ligamento com o palatino sobre a crista dorso-lateral do maxilar: [0] ausente; [1] presente (Fig. 10A e B).

Esta estrutura é a mesma que foi ilustrada por Kullander & Nijssen (1989) na Fig. 54 sob a abreviação “LIPR”. Esse ligamento se expande posteriormente e está amplamente aderido ao palatino.

33. Deslocamento dorso-anterior do côndilo para ligamento com o palatino: [0] ausente (Fig. 10A); [1] presente (Fig. 10B).

34. Concavidade acentuada no lado interno do ângulo do pré-maxilar: [0] ausente (Fig. 11A); [1] presente (Fig. 11B).

A concavidade apresentada por *Biotodoma cupido* é nitidamente mais pronunciada do que aquela de quaisquer outros táxons analisados aqui. Deste modo, é considerada um estado apomórfico.

35. Altura do forame vertical na face posterior do ramo vertical do pré-maxilar: [0] abaixo da metade do osso (Fig. 11B); [1] acima da metade do osso (Fig. 11A).

Cichla kelberi e *Crenicichla britskii* apresentaram o forame acima da metade do osso, mas isso provavelmente se deve à pequena altura do ramo vertical do pré-maxilar.

36. Forame vertical atravessando o pré-maxilar e aparecendo na face látero-anterior do ramo vertical do pré-maxilar: [0] presente; [1] ausente. Descrições prévias: Cichocki (1976), caráter 15 (modificado); Landim (2001), caráter 55 (modificado); López-Fernández *et al.* (2005), caráter 89 (modificado); Landim (2006), caráter 153 (modificado).

Nos demais trabalhos que descrevem um forame na face látero-anterior do ramo vertical do pré-maxilar, não é explícito se esse forame é contíguo com o forame que aparece na face posterior do mesmo ramo (ver caráter 14). No presente trabalho, só foram codificados como estado 1 para o caráter 13 aqueles táxons que apresentaram ambos os forames contíguos, formando um canal através do ramo vertical do pré-maxilar.

37. Proporção entre os ramos do pré-maxilar: [0] ramos aproximadamente iguais ou ramo horizontal um pouco mais longo; [1] ramo vertical bem mais longo; [2] ramo vertical ligeiramente mais longo. Descrições prévias: Casciotta & Arratia (1993), caráter 8; Kullander (1998), caráter 64; Landim (2001), caráter 54 (modificado); Landim (2006), caráter 152 (modificado).

Embora todas as espécies de *Satanoperca* tenham sido codificadas como estado 1, *S. acuticeps* possui o ramo vertical maior em relação às outras espécies, de modo que esta pode ser considerada uma autapomorfia da espécie.

3.1.4 Grupo D: Arco hioide

38. Fenda látero-dorsal no cerato-hial anterior: [0] ausente (Fig. 12B) ; [1] presente (Fig. 12A).
 Descrições prévias: Kullander (1986, Fig. 108, p. 252, por exemplo); Casciotta e Arratia (1993), caráter 23; Kullander (1998), caracteres 26 e 27; Landim (2006), caráter 245.

Kullander (1986) encontrou estrutura similar em *Bujurquina*, *Tahuantinsuyo* e, um pouco diferente, em *Laetacara*, chamando-a de “groove”. Posteriormente, Kullander (1998) interpretou essa estrutura como dois caracteres distintos: no caráter 26 são considerados os casos em que a artéria do arco hioide passa pela fenda no cerato-hial anterior; no caráter 27, os casos em que a fenda existe, mas a artéria não passa por ela. No presente estudo, não nos foi possível observar essa artéria, mas sim uma fenda similar à da Fig. 108 de Kullander (1986), presente em diversos táxons.

3.1.5 Grupo E: Esqueleto branquial e estruturas associadas

39. Forma da borda posterior da asa dorsal do uro-hial: [0] não prolongada muito além do eixo do osso (geralmente inteiramente ou parcialmente côncava) (Fig. 13A); [1] prolongada muito além do eixo do osso (geralmente inteiramente convexa) (Fig. 13B). (CI = 33; RI = 83).
 Descrições prévias: Landim (2001), caráter 31 (modificado); Landim (2006), caráter 247 (modificado).

Embora muitos táxons possam ser divididos entre “margem inteiramente côncava” e “margem inteiramente convexa”, não foi possível enquadrar todos os táxons em uma dessas condições, mas foi possível divididos claramente quanto ao prolongamento da asa dorsal.

40. Alargamento do basibranquial 2 imediatamente posterior à articulação com o hipobranquial 1: [0] ausente (osso não alargado ou alargado na extremidade de articulação); [1] presente, mas suave (largura máxima nesse ponto aproximadamente igual à largura da extremidade anterior do osso); [2] presente, bem nítido (largura máxima nesse ponto 1,5 a duas vezes a largura da extremidade anterior do osso); [3] presente, conspícuo, mas consistindo em projeções laminares de formato pontiagudo.

41. Extremidade posterior do basibranquial 2: [0] bem mais larga que a extremidade anterior do basibranquial 3, articulando com os hipobranquiais 2 (Fig. 14A); [1] aproximadamente da mesma largura que a extremidade anterior do basibranquial 3, não articulando com os hipobranquiais 2 (Fig. 14B).

Em Kullander (1991, Fig. 10) é possível ver que *Biotoecus dicentrarchus* apresenta o estado 1, assim como *Satanoperca* spp. No entanto, *Biotoecus opercularis*, analisado no presente trabalho, apresentou o estado 0. Ver também Landim (2001), caráter 20.

42. Expansão látero-anterior (inserção do ligamento *hipohialo-hipobranquiale*) no hipobranquial 1: [0] ausente ou muito pequena, arredondada; [1] média, arredondada; [2] grande, aproximadamente quadrada anteriormente; [3] grande, afilada.

Trata-se de um caráter bastante variável. O estado 2 foi encontrado em todas as espécies de *Satanoperca* e nenhum outro Geophaginae, mas em *Etroplus maculatus*, *Pterophyllum scalare* e *Symphysodon aequifasciatus*, de modo que o presente estudo filogenético sugere duas ou três aquisições independentes desse estado de caráter nos táxons analisados.

43. Expansão anterior do hipobranquial 2: [0] não dobrada para baixo; [1] dobrada para baixo.

Em quase todos os táxons analisados, o hipobranquial 2 possui uma expansão anterior. nas espécies de *Satanoperca*, ela é sempre dobrada para baixo. Em nenhum outro Geophaginae foi observada condição semelhante, mas em *Cichla kelberi* e *Crenicichla britskii* sim.

44. Entalhe na margem ântero-medial do ceratobranquial 1, próximo à sua extremidade hipobranquial: [0] ausente; [1] presente (ver Fig. 15).

Este caráter apresenta um problema de interpretação, porque os táxons analisados apresentam quilhas em graus variados nos ceratobranquiais. Enquanto *Satanoperca* normalmente apresenta uma quilha bem desenvolvida, outros táxons apresentam esse osso redondo em corte transversal, o que não permitiria a existência de tal entalhe.

45. Entalhe na margem ântero-medial do ceratobranquial 2, próximo à sua extremidade hipobranquial: [0] ausente (Fig. 15A); [1] presente (Fig. 15B). (CI = 50; RI = 88). Descrições prévias: desconhecidas.

Este caráter apresenta o mesmo problema discutido sob o caráter 44, mas a análise filogenética mostra que sem dúvida a ausência desse entalhe, em *Satanoperca*, é uma reversão, que é interpretada como autapomorfia de *Satanoperca* sp. 1. O estado 1 seria uma sinapomorfia para o gênero.

46. Ossos que sustentam os filamentos branquiais do ceratobranquial 1: [0] curtos (comprimento menor que a largura do ceratobranquial 1 e cerca de um sexto a um sétimo do comprimento do filamento); [1] médios (comprimento um pouco maior que a largura do ceratobranquial 1 e cerca

de um quarto do comprimento do filamento); [2] longos (comprimento cerca de duas vezes maior que a largura do ceratobranquial 1 e aproximadamente metade do comprimento do filamento).

Os ossos que sustentam os rastros branquiais parecem ter sido totalmente negligenciados pela literatura, assim como os rastros branquiais foram insuficientemente aproveitados nas análises filogenéticas. Devido às dificuldades em medir estruturas tão pequenas, optou-se por não considerar este caráter como contínuo.

47. Rastros branquiais externos no ceratobranquial 1: [0] presentes; [1] ausentes.

Apesar de o caráter 10 já usar a quantidade de rastros branquiais do ceratobranquial 1 como informação filogenética, este caráter foi adicionado porque *Biotoecus opercularis* e *Symphysodon aequifasciatus* apresentam o que parece ser uma redução total desses rastros que ocorreu em apenas um passo evolutivo.

48. Dentes nos rastros externos do ceratobranquial 1: [0] presentes; [1] ausentes. Descrições prévias: Kullander (1998), caráter 17; Landim (2001), caráter 21 (modificado); Landim (2006), caráter 235 (modificado).

Possíveis divergências entre o presente trabalho e outros trabalhos que analisaram a presença de dentes nos rastros branquiais são devidas ao fato de que às vezes os dentes podem ser perdidos e o caráter pode ser mal codificado. Aqui nenhum dente foi encontrado nos rastros branquiais externos do ceratobranquial 1 de qualquer Geophaginae.

49. Extremidade distal dos rastros externos do primeiro ceratobranquial ossificada: [0] presente; [1] ausente. Descrições prévias: Kullander (1998), caráter 16 (em parte).

Embora Kullander (1998) tenha sugerido que apenas "*Geophagus*" *steindachneri* e *Satanoperca* spp. possuem rastros branquiais não completamente ossificados, no presente trabalho foi observado que vários Geophaginae apresentam esse estado. Quanto à forma dos rastros externos do primeiro ceratobranquial, em Geophaginae ela varia de globular até delgada. Em *Apistogramma borellii* e *Apistogramma commbrae*, não foi encontrada nenhuma ossificação nem cartilagem no interior dos rastros externos do ceratobranquial 1.

50. Tamanho dos rastros branquiais externos em relação ao tamanho dos rastros branquiais internos do ceratobranquial 1: [0] bem maior; [1] aproximadamente igual; [2] menor.

Todos os táxons externos a Geophaginae apresentaram o estado 0, que também foi observado em *Dicrossus filamentosus*, mas não foi possível inferir se isso se trata de uma reversão ou se o estado 1 é sinapomórfico para os demais Geophaginae. *Biotoecus opercularis*

foi marcado como “inaplicável” por não apresentar rastros branquiais externos. Isso pode sugerir, na realidade, uma redução extrema desses elementos. Talvez um estudo ontogenético possa revelar a presença dos mesmos em algum estágio anterior do desenvolvimento.

51. Distância entre o dente mais anterior do ceratobranquial 5 (metade da placa faríngea inferior) e o dente mais lateral: [0] aproximadamente igual à distância entre os dentes mais laterais de cada metade da placa faríngea inferior (área com dentes geralmente lembra um triângulo equilátero); [1] maior que a distância entre os dentes mais laterais de cada metade da placa faríngea inferior (área com dentes geralmente lembra um triângulo isósceles alongado).

Este caráter trata do alongamento como um todo da placa faríngea inferior, observado em *Cichla kelberi*, *Satanoperca daemon* e *Satanoperca lilith*.

52. Extremidade posterior da margem interna (sínfise) da placa faríngea inferior: [0] situada a meio caminho entre os dentes mais laterais de cada metade da placa, muito mais perto destes do que dos dentes mais anteriores da placa (margem posterior da placa reta); [1] ligeiramente anterior à reta entre os dentes mais laterais de cada metade da placa, muito mais perto destes do que dos dentes mais anteriores da placa (margem posterior da placa ligeiramente escavada); [2] moderadamente anterior à reta entre os dentes mais laterais de cada metade da placa, um pouco mais perto destes do que dos dentes mais anteriores da placa (margem posterior da placa moderadamente escavada); [3] muito anterior à reta entre os dentes mais laterais de cada metade da placa, aproximadamente tão perto destes quanto dos dentes mais anteriores da placa (margem posterior da placa muito escavada); [4] margem posterior fortemente escavada.

Este caráter descreve basicamente o grau de escavação posterior da placa faríngea inferior, que resulta do adelgaçamento dos dois ceratobranquiais 5. A divisão em vários estados diferentes procurou respeitar a sutil variação que existe entre as espécies de *Satanoperca*, aproveitando ao máximo a informação filogenética existente neste caráter.

53. Rastros no ceratobranquial 5: [0] ausentes; [1] presentes. Descrições prévias: Cichocki (1976), caráter 40; Casciotta & Arratia (1993), caráter 18 (modificado); Kullander (1998), caráter 18; Landim (2001), caráter 23; López-Fernández *et al.* (2005), caráter 111 (modificado); Landim (2006), caráter 239.

54. Dentes nos rastros internos do ceratobranquial 1: [0] presentes; [1] ausentes. Descrições prévias: Landim (2001), caráter 21 (modificado); Landim (2006), caráter 235 (modificado).

Ver comentário do caráter 48.

55. Extremidade distal dos rastros internos do primeiro ceratobranquial: [0] ossificada; [1] não ossificada.

Observamos em todas as espécies uma semelhança de formato entre os rastros internos do ceratobranquial 1 e os rastros internos e externos dos ceratobranquiais posteriores. Há exceções apenas quanto aos rastros internos do ceratobranquial 4, que podem ser diferentes na ossificação, além de sempre serem muito menores. Por isso não há caracteres para descrever os rastros dos arcos posteriores.

56. Processos basais dos rastros internos do primeiro ceratobranquial igualmente longos: [0] ausente; [1] presente.

57. Processos basais dos rastros internos do primeiro ceratobranquial: [0] não abertos em ângulo de 180 graus (Fig. 16A); [1] abertos em ângulo de 180 graus.

Em *Satanoperca*, os processos basais de cada rastro se unem aos dos rastros adjacentes, formando uma espécie de corrente. Em *Geophagus* os rastros a partir do ceratobranquial 2 parecem com o estado 1, mas aqui consideramos apenas o que foi observado no ceratobranquial 1.

58. Placas de dentes no ceratobranquial 4: [0] presentes; [1] ausentes. (CI = 50; RI = 92).
Descrições prévias: Cichocki (1976), caráter 39 (modificado); Kullander (1998), caráter 12; Landim (2001), caráter 22; López-Fernández *et al.* (2005), caráter 109; Landim (2006), caráter 236.

59. Crista na margem medial da fenda branquial do ceratobranquial 4: [0] ausente (Fig. 17A); [1] presente (Fig. 17B).

A fenda branquial é uma espécie de “canaleta” onde se inserem os filamentos branquiais.

60. Inserção dos rastros branquiais externos do epibranchial 1: [0] diretamente sobre o eixo do osso; [1] ao longo da borda de um lobo óssea ou cartilaginosa.

Symphysodon aequifasciatus foi codificado como inaplicável porque não possui rastros branquiais externos no primeiro arco (caráter 47).

61. Grossura do processo uncinado do epibranchial 1: [0] bem menor que a do processo anterior; [1] aproximadamente igual à do processo anterior; [2] um pouco maior que a do processo anterior; [3] bem maior que a do processo anterior.

62. Epibrânquial 1: [0] não envolto por tecido carnoso contínuo com o céu da boca, de modo que a sua forma pode ser observada externamente; [1] envolto quase completamente por tecido carnoso contínuo com o céu da boca, de modo que sua forma não pode ser observada externamente.

O tecido carnoso aqui referido aparentemente contém em sua maior parte músculos. Porém, não foram utilizados exemplares preparados para observações miológicas, motivo pelo qual o caráter é descrito de uma maneira pouco detalhada. *Biotodoma cupido* apresentou a porção dorsal do epibrânquial 1 (incluindo uma parte do lobo) envolta por tecido translúcido ligado à base do crânio. No entanto, esse tecido é muito diferente daquele observado nos táxons que apresentaram o estado 2. Em *Crenicichla britskii* existe também um tecido carnoso amplamente conectado ao epibrânquial 1, mas de forma distinta do estado 2, pois não se conecta diretamente ao céu da boca.

63. Alongamento do lobo do epibrânquial 1: [0] ausente; [1] presente, pouco intenso, não formando uma acentuada concavidade em sua margem dorsal; [2] presente, muito intenso, formando uma acentuada concavidade em sua margem dorsal.

64. Processo anterior do epibrânquial 1: [0] voltado posteriormente; [1] alinhado com o eixo do osso; [2] voltado anteriormente.

65. Processo uncinado do epibrânquial 1: [0] voltado posteriormente; [1] alinhado ao eixo do osso.

66. Presença de lobo anterior no epibrânquial 1: [0] ausente (Fig. 18A); [1] presente (Fig. 18B). (CI = 33; RI = 66). Descrições prévias: Heckel (1840); Cichocki (1976), caráter 32; Casciotta & Arratia (1993), caráter 27; Kullander (1998), caracteres 5 e 7; Landim (2001), caráter 5 (modificado); López-Fernández *et al.* (2005), caracteres 101 e 102; Landim (2006), caráter 218.

Dentre os táxons externos a Geophaginae, a maior parte apresentou o epibrânquial 1 em forma de bastão; *Pterophyllum scalare* apresentou uma expansão óssea de formato similar à de *Dicrossus filamentosus*, menor que a das espécies de *Satanoperca*, por exemplo, mas foi também codificado como estado 1. Os Geophaginae, à exceção de *Acarichthys heckelii*, *Biotocus opercularis* e *Dicrossus filamentosus* apresentaram um lobo de formato típico (Fig. 14.B). *Acarichthys heckelii* não apresentou qualquer tipo de lobo, com um epibrânquial em formato de bastão porém mais robusto que aqueles observados fora de Geophaginae. *Biotocus opercularis* não apresentou lobo, mas uma crista ântero-lateral ao longo do osso, diferente do que foi observado nos outros táxons. *Dicrossus filamentosus* apresentou um lobo relativamente curto, mas que ainda assim se parece com o lobo dos demais Geophaginae.

67. Presença de processo na margem posterior do epibrânquial 1: [0] ausente (Fig. 18A); [1] presente (Fig. 18B). Descrições prévias: Kullander (1998), caráter 8; Landim (2001), caráter 7 (modificado); Landim (2006), caráter 219 (modificado).

68. Tamanho do processo uncinado em relação ao tamanho do ramo anterior do epibrânquial 1: [0] menor; [1] igual; [2] maior. Descrições prévias: Cichocki (1976), caráter 31 (modificado); Stiassny (1991), caracteres 1 e 24 (modificados); Casciotta & Arratia (1993), caráter 28 (modificado); Kullander (1998), caracteres 1 e 2 (modificados); Landim (2001), caracteres 1, 2 e 3 (modificados); López-Fernández *et al.* (2005), caráter 98 (modificado); Landim (2006), caracteres 212, 213 e 214 (modificados).

69. Largura da extremidade epibrânquial do faringobrânquial 1 em relação à largura do processo anterior do epibrânquial 1: [0] cerca de duas vezes maior ou mais (expansão anterior presente, junto à articulação com o epibrânquial 1) (Fig. 18A); [1] igual ou um pouco maior (expansão anterior ausente ou deslocada em direção à extremidade neurocranial) (Fig. 18B). (CI = 50; RI = 88). Descrições prévias: Landim (2001), caráter 11 (modificado); López-Fernández *et al.* (2005), caráter 105 (modificado); Landim (2006), caráter 223 (modificado).

A relação deste caráter com o caráter 105 de López-Fernández *et al.* (2005) é duvidosa, na verdade, uma vez que esses autores não explicitaram a que tipo de estrutura se referiam pelo nome “*lateral expansion at the base of pharyngobranchial 1*”.

70. Extremidade epibrânquial do faringobrânquial 1 com depressão posterior bem definida: [0] ausente; [1] presente.

71. Faringobrânquial 2: [0] com lado medial muito mais alto; [1] com ambos os lados quase do mesmo tamanho e forma.

72. Superfície de articulação do faringobrânquial 3 com o neurocrânio: [0] larga e pouco elevada; [1] estreita, moderadamente elevada; [2] estreita, muito elevada; [3] larga e muito elevada.

3.1.6 Grupo F: Neurocrânio e estruturas associadas

73. Canal sensorial do nasal: [0] em forma de “)””, com as extremidades voltadas lateralmente; [1] aproximadamente em forma de “S”, com a extremidade posterior voltada medialmente ou posteriormente (Fig. 19A e B).

74. Presença de crista ventro-medial no nasal: [0] presente (Fig. 19A); [1] ausente (Fig. 19B). (CI = 33; RI = 81).

75. Tamanho dos poros do pterótico (NLF5 e 6): [0] similar ao tamanho do poro do frontal acima da órbita (NLF3); [1] bem menor que o do NLF3.

3.1.7 Grupo G: Cintura peitoral

76. Ângulo entre o eixo do processo anterior e o eixo do canal posterior do pós-temporal: [0] pequeno (bem menor que 45°); [1] médio (pouco menor que 45°) (Fig. 20A e B); [2] grande (maior que 45°).

Este caráter foi muito difícil de codificar em alguns exemplares, mas mesmo assim optou-se por empregá-lo na análise por ser uma das poucas estruturas ósseas a apresentar diferenças entre as espécies de *Satanoperca*.

77. Canal sensorial posterior do pós-temporal: [0] curto (distância entre o poro ventral e o poro posterior do pós-temporal menor ou aproximadamente igual à distância do poro ventral ao poro dorsal); [1] longo (distância entre o poro posterior e o poro ventral maior que a distância deste até o poro dorsal) (Fig. 20A e B).

Alguns indivíduos apresentaram um prolongamento ósseo posterior ao poro posterior do pós-temporal. Em alguns exemplares, esse poro se apresentou mais próximo do poro posterior do supra-cleitro do que do poro anterior. No entanto, essas variações foram incluídas no estado 1.

78. Poro posterior do canal sensorial do pós-temporal: [0] muito mais estreito que o poro ventral (Fig. 20B); [1] aproximadamente igual à do poro ventral; [2] muito mais largo que o poro ventral (Fig. 20A).

Biotoecus opercularis e *Eetroplus maculatus* foram marcados como inaplicável porque o canal sensorial é aberto dorsalmente, dificultando a delimitação dos poros.

79. Serrilhas na margem posterior do supra-cleitro: [0] ausentes (Fig. 20A); [1] presentes, pouco desenvolvidas (Fig. 20B); [2] presentes, muito desenvolvidas. Descrições prévias: Landim (2001), caráter 41; López-Fernández *et al.* (2005), caráter 47; Landim (2006), caráter 249.

O grau de desenvolvimento (baixo ou alto) das serrilhas do supra-cleitro não chega a ser problemático. No entanto, algumas espécies podem apresentá-las ou não. Alguns indivíduos as apresentam apenas de um lado do corpo (como é o caso de alguns exemplares de *Satanoperca* spp. e um de *Acarichthys heckelii* analisados no presente trabalho). Dentre as espécies de *S. acuticeps* é a única que parece apresentar as serrilhas sempre. *S. lilith* e *S. daemon* podem

apresentá-las ou não, assim como algumas espécies do “grupo *Satanoperca jurupari*”. Há também pelo menos uma espécie, *Satanoperca* sp. 1, que parece nunca apresentar serrilhas.

80. Presença de crista pós-temporal no supra-cleito: [0] ausente (Fig. 20A); [1] presente (Fig. 20B).

81. Crista pós-temporal do supra-cleito: [0] uniformemente alta; [1] elevada posteriormente (Fig. 20B); [2] elevada anteriormente.

82. Serrilhas na margem póstero-dorsal do cleito: [0] ausentes; [1] presentes (Fig. 21).

3.1.8 Grupo H: Esqueleto axial

83. Primeiro pterigióforo dorsal com um espinho anterior: [0] ausente; [1] presente (ver Fig. 2 de Gosse, 1975). Descrições prévias: Gosse (1975); Cichocki (1976), caráter 51; Casciotta & Arratia (1993), caráter 38; Landim (2001), caráter 40; López-Fernández *et al.* (2005), caráter 128.

84. Presença de costelas nas vértebras caudais: [0] ausente; [1] presente. Descrições prévias: Cichocki (1976), caráter 54; Kullander (1998), caráter 69; Landim (2006), caráter 271.

85. Presença de supraneural anterior ao espinho neural da primeira vértebra: [0] presente; [1] ausente. Descrições prévias: Gosse (1975); Cichocki (1976), caráter 50; Stiassny (1991), caráter 25 (modificado); Casciotta & Arratia (1993), caráter 34 (modificado); Kullander (1998), caráter 66 (modificado); Landim (2001), caráter 33 (modificado); López-Fernández *et al.* (2005), caráter 127 (modificado); Landim (2006), caráter 255 (modificado).

Cichocki (1976, pp. 108-112) oferece uma tabela com a quantidade de supraneurais apresentada por cada táxons, incluindo uma grande quantidade de táxons africanos. Consta-se a partir desses dados que a maior parte dos ciclídeos apresenta apenas um supraneural. Infelizmente, não fica claro se esse único supraneural é anterior ou posterior ao primeiro espinho neural. Cichocki (1976) também toma como estado ancestral a presença de dois supraneurais.

86. Presença de supra-neural posterior ao espinho neural da primeira vértebra: [0] presente; [1] ausente. Descrições prévias: Gosse (1975); Cichocki (1976), caráter 50; Stiassny (1991), caráter 25 (modificado); Casciotta & Arratia (1993), caráter 34 (modificado); Kullander (1998), caráter 66 (modificado); Landim (2001), caráter 33 (modificado); López-Fernández *et al.* (2005), caráter 127 (modificado); Landim (2006), caráter 255 (modificado).

Ver discussão do caráter 42.

87. Ponte estreita ligando os dois processos hemais da última e/ou penúltima vértebra pré-caudal, próximo ao centro das vértebras: [0] ausente; [1] presente.

88. Espinhos hemais de algumas das vértebras caudais mais anteriores expandidos longitudinalmente, apresentando formato laminar: [0] ausente; [1] presente.

3.1.9 Grupo I: Padrões de escamação

89. Linha lateral superior: [0] distante da base da nadadeira dorsal; [1] próxima à base da nadadeira dorsal.

90. Escamas sobre os raios da nadadeira peitoral: [0] ausentes; [1] presentes.

91. Escamas sobre a nadadeira dorsal: [0] presentes; [1] ausentes. Descrições prévias: López-Fernández *et al.* (2005), caráter 34; Landim (2006), caráter 23.

92. Organização das escamas sobre a nadadeira caudal: [0] todas as fileiras inter-radiais bem separadas daquelas das membranas adjacentes (nunca imbricando com elas), cobrindo completamente a base dos raios entre elas ou não; [1] algumas fileiras inter-radiais como no estado 0, mas também algumas fileiras interpostas com fileiras das membranas adjacentes (imbricadas com elas), cobrindo completamente a base dos raios entre elas. Descrições prévias: López-Fernández *et al.* (2005), caráter 32 (modificado).

93. Escamas inter-radiais secundárias sobre a nadadeira caudal: [0] ausentes; [1] presentes.

94. Fileiras inter-radiais duplas sobre a nadadeira caudal: [0] ausentes; [1] presentes. Descrições prévias: López-Fernández *et al.* (2005), caráter 32 (modificado).

95. Séries de escamas entre olho e pré-opérculo (no ponto onde a distância é mínima): [0] uma (distância entre a série infraorbital e o pré-opérculo menor que a metade do diâmetro do olho); [1] duas (distância entre a série infraorbital e o pré-opérculo cerca de metade do diâmetro do olho); [2] 4–5 (distância entre a série infraorbital e o pré-opérculo quase o diâmetro do olho); [3] nenhuma.

96. Escamas sobre a bochecha: [0] cobrindo toda a área da bochecha, começando anteriormente junto à margem póstero-ventral do lacrimal; [1] cobrindo apenas a metade posterior da bochecha; [2] cobrindo toda a área da bochecha, menos uma pequena parte posterior à boca. Descrições prévias: Kullander (1986); López-Fernández *et al.* (2005), caráter 7 (modificado); Landim (2006), caráter 1 (modificado).

Este caráter foi considerado como não aplicável para *Biotoecus opercularis*, devido a uma redução geral da escamação da bochecha nessa espécie, em que a região anterior da bochecha e a região ventral não possuem escamas e as escamas próximas a essas regiões são às vezes desconectadas das demais escamas, como acontece em algumas espécies de *Crenicichla*. Apesar de ser típica de espécies miniaturizadas, essa redução não foi encontrada nas demais espécies de pequeno porte analisadas. As três espécies de *Apistogramma* apresentaram claramente o estado 0, enquanto a condição de *Dicrossus filamentosus* foi considerada equivalente ao estado 1, como em *Geophagus*.

97. Número de séries de escamas circumpedunculares: [0] igual ventralmente e dorsalmente à linha lateral; [1] maior ventralmente à linha lateral.

Etroplus maculatus foi codificado como inaplicável porque a linha lateral está ausente. *Geophagus* sp. “Aripuanã” foi marcado como polimórfico por apresentar um número variável de escamas acima da linha lateral na série circumpeduncular.

98. Tamanho relativo entre as escamas pré-pélvicas e pós-pélvicas: [0] aproximadamente iguais; [1] pré-pélvicas muito menores. Descrições prévias: Kullander (1998), caráter 21 (modificado), Landim (2006), caráter 38 (modificado).

3.1.10 Grupo J: Outras estruturas externas

99. Prega na parte mediana da dobra do lábio inferior: [0] presente; [1] ausente. Descrições prévias: Heckel (1840); López-Fernández *et al.* (2005), caráter 49.

100. Tipo de lábio: [0] americano; [1] africano.

101. Supra-cleitro: [0] quase totalmente coberto pela membrana opercular (às vezes parcialmente coberto pelo opérculo também); [1] quase totalmente exposto.

Em alguns casos o opérculo chega a cobrir parcialmente o supra-cleitro. Em outros, o opérculo é dorsalmente reduzido e apenas a membrana branquiostegal o recobre.

102. Inserção dorsal da membrana opercular: [0] na margem anterior do supra-cleitro; [1] na parte dorsal do supra-cleitro.

3.1.11 Grupo K: Padrões de colorido

103. Faixa longitudinal no flanco: [0] presente, abaixo da linha lateral, formada principalmente por cromatóforos da borda posterior da escama, assim como o resto da coloração do corpo, mas mais intensos; [1] ausente; [2] ausente, mas ao longo do meio da E1 as faixas verticais são escurecidas e alargadas, quase formando uma faixa, e os cromatóforos são distribuídos uniformemente; [3] presente, ao longo da E1, sendo sobreposta ou não por manchas.

104. Mancha preta densamente pigmentada em posição similar à do *midlateral spot* de *Geophagus*: [0] presente, não pertencendo a uma série longitudinal incluindo outras marcas similares de igual intensidade; [1] ausente; [2] presente, pertencendo a uma série longitudinal incluindo outras marcas similares de igual intensidade.

105. Listra suborbital em adultos: [0] ausente; [1] presente, completa; [2] presente, só na bochecha.

As espécies de *Satanoperca* apresentam uma condição especial do caráter 0, em que os jovens sempre apresentam uma listra suborbital que é perdida antes de eles se tornarem adultos.

106. Intensidade das barras verticais e faixa longitudinal: [0] ambas ausentes; [1] faixa longitudinal mais intensa (barras verticais podem estar ausentes); [2] barras verticais mais intensas (faixa longitudinal pode estar ausente); [3] ambas presentes, com intensidades iguais.

107. Máculas brancas sobre o lacrimal persistentes em indivíduos fixados: [0] ausentes; [1] presentes.

108. Máculas brancas sobre a parte dorsal da cabeça persistentes em indivíduos fixados: [0] ausentes; [1] presentes.

109. Presença de mácula na base dos raios da caudal (seja sobre os raios medianos ou restrito ao lobo superior), ocelada ou não: [0] presente; [1] ausente. Descrições prévias: Kullander (1998), caráter 88; López-Fernández *et al.* (2005), caráter 65; Landim (2006), caráter 58.

O estado apresentado por *Geophagus cf. brasiliensis* foi considerado incerto, porque essa espécie apresenta uma mancha muito difusa na base dos raios da caudal.

110. Deslocamento da mácula da base dos raios da caudal para cima, de modo que ela esteja contida no quarto superior do pedúnculo caudal: [0] ausente; [1] presente. Descrições prévias: López-Fernández *et al.* (2005), caráter 66.

111. Listra bucal: [0] ausente; [1] presente.

112. Ornamentação na face composta por manchas claras que persistem em indivíduos fixados em álcool: [0] ausente; [1] presente.

3.1.12 Grupo L: Dimorfismo sexual

113. Presença de gibosidade: [0] presente; [1] ausente.

Um exemplar de *Apistogramma borellii* foi encontrado com uma pequena gibosidade, o que fez com que essa espécie fosse codificada como estado 1, embora não tenha sido encontrada na literatura qualquer referência à presença dessa estrutura nesta espécie (Kullander, 1980).

3.1.13 Grupo M: Série infraorbital

114. Poro 3 do canal sensorial do lacrimal: [0] muito mais largo que o poro 2 e contido em um canal muito mais longo; [1] aproximadamente da mesma largura que o poro 2 e contido em um canal aproximadamente tão longo quanto o do poro 2.

115. Número de ossos da série infraorbital que são substancialmente maiores que os demais: [0] um; [1] dois.

O segundo osso da série infraorbital de *Cichla kelberi* pode ser parcialmente coberto por escamas, como observado no lote NUP 7586. Isso é interessante porque em nenhum outro táxon analisado foram observadas escamas sobre o lacrimal. Portanto, isso pode ser uma evidência de que *Cichla kelberi* possui o lacrimal consistindo em apenas um osso, enquanto que o osso subsequente, embora seja substancialmente maior que os demais, seria apenas um infraorbital aumentado.

116. Largura do lacrimal em relação à altura do lacrimal: [0] maior; [1] igual; [2] menor.

117. Fenda paraetmoidal: [0] ausente ou rasa (Fig. 22A); [1] média; [2] profunda (Fig. 22B).
Descrições prévias: López-Fernández *et al.* (2005), caráter 123.

118. Quantidade de ossículos presentes na série infraorbital (contando a segunda parte do lacrimal quando presente): [0] nenhum; [1] dois; [2] três; [3] quatro; [4] cinco; [5] seis.

3.1.14 Grupo N: Nadadeiras

119. Formato da expansão laminar anterior do primeiro pterigióforo anal: [0] pequena, não vai muito além da inserção do primeiro espinho; [1] média, vai um pouco além da inserção do primeiro espinho; [2] grande, vai muito além da inserção do primeiro espinho.

120. Margem posterior da nadadeira caudal: [0] redonda, convexa; [1] reta ou ligeiramente emarginada.

3.2 RECONSTRUÇÃO FILOGENÉTICA

A análise filogenética encontrou um cladograma mais parcimonioso (fit = 49.21582), exibido nas Figs. 23-25. O índice de consistência encontrado foi de 0,399 e o índice de retenção, 0,608. A análise corrobora fortemente o monofiletismo de *Satanoperca* (*bootstrap* = 100). O monofiletismo dos grupos propostos por Kullander & Ferreira (1988) também foi corroborado. O grupo *S. daemon* obteve um forte suporte (*bootstrap* = 96), mas o grupo *S. jurupari* obteve apenas um valor de *bootstrap* de 49. As relações entre as espécies do grupo *S. jurupari* foram quase totalmente resolvidas, embora com suportes relativamente baixos.

3.2.1 Monofiletismo de *Satanoperca*:

Foram encontradas 21 sinapomorfias que em conjunto corroboram o monofiletismo de *Satanoperca*:

- 8: 11 rastros branquiais externos no epibrânquial 1.
- 9: 8 rastros branquiais internos no epibrânquial 1
- 10: 16 rastros branquiais externos no ceratobrânquial 1
- 11: 16 rastros branquiais internos no ceratobrânquial 1
- 20[1]: Grau de desenvolvimento do *calyx* do metapterigoide baixo.
- 22[1]: Expansão ântero-medial do quadrado pequena.
- 23[1]: Crista lateral do palatino curta.
- 24[1]: Processo de articulação do palatino com o vômer pequeno.
- 26[1]: Extensão posterior dos dentes em relação à bifurcação do dentário, anterior.
- 33[1]: Deslocamento dorso-anterior do côndilo para ligamento com o palatino presente.
- 41[1]: Extremidade posterior do basibrânquial 2 aproximadamente da mesma largura que a extremidade anterior do basibrânquial 3, não articulando com os hipobrânquiais 2
- 42[2]: Expansão látero-anterior (inserção do ligamento *hipohialo-hipobrânquiale*) no hipobrânquial 1 grande, aproximadamente quadrada anteriormente.
- 43[1]: Expansão anterior do hipobrânquial 2 dobrada para baixo.
- 45[1]: Entalhe na margem ântero-medial do ceratobrânquial 2, próximo à sua extremidade hipobrânquial presente.
- 57[1]: Processos basais dos rastros internos do primeiro ceratobrânquial abertos em ângulo de 180 graus.
- 59[1]: Crista na margem medial da fenda branquial do ceratobrânquial 4 presente.
- 63[1]: Alongamento do lobo do epibrânquial 1 presente, pouco intenso, não formando uma acentuada concavidade em sua margem dorsal.

71[1]: Faringobranquial 2 com ambos os lados quase do mesmo tamanho e forma.

77[1]: Canal sensorial posterior do pós-temporal longo (distância entre o poro posterior e o poro ventral maior que a distância deste até o poro dorsal).

78[0]: Poro posterior do canal sensorial do pós-temporal muito mais estreito que o poro ventral.

105[0]: Listra suborbital em adultos ausente.

As primeiras quatro representam caracteres contínuos e são basicamente exclusivas do gênero. Dos caracteres discretos, os seguintes representam sinapomorfias exclusivas: 20[1], 33[1]*, 45[1]* (embora com uma reversão em *Satanoperca* sp. 1), 59:[1]*, 63[1]* e 71:[1]* (asteriscos representam caracteres descritos pela primeira vez no presente trabalho). O caráter 22 apresenta dois estados em *Satanoperca*: o estado 1 é aqui considerado sinapomorfia do gênero, com aquisição independente pelo clado formado por *G. neambi* e *G. cf. sveni*; o estado dois é uma sinapomorfia das espécies do grupo *S. jurupari* exceto *Satanoperca* sp. “Tapajós”. O caráter 23[1] foi independentemente adquirido por *Apistogramma trifasciata*, *Biotocus opercularis*, *Cichla kelberi* e *Symphysodon aequifasciatus*. O caráter 24[1]: é compartilhado apenas com *Etroplus maculatus*. O caráter 26[1] é compartilhado com *Chaetobranchopsis australis*, *Pterophyllum scalare*, *Symphysodon aequifasciatus* e com as espécies de *Geophagus*. O caráter 41[1], descrito pela primeira vez aqui, é compartilhado com *Astronotus crassipinnis*, *Etroplus maculatus*, *Gymnogeophagus setequedas* e *Pterophyllum scalare*. o caráter 42:[2] é compartilhado com *Etroplus maculatus*, *Pterophyllum scalare* e *Symphysodon aequifasciatus*. Os seguintes caracteres foram descritos pela primeira vez no presente trabalho e não são exclusivos de *Satanoperca*: 43:[1], compartilhado apenas com *Cichla kelberi* e *Crenicichla britskii*; 57[1], apresentou uma aquisição independente em *Apistogramma borellii*; 77:[1], foi encontrado também em *Australoheros kaaygua*, *Bujurquina vittata*, *Cichlasoma paranaense* e *Pterophyllum scalare*; 78:[0], em *Acarichthys heckelii*, *Biotodoma cupido*, *Crenicichla britskii*, nas espécies de *Geophagus* e em *Gymnogeophagus balzanii*. O caráter 105[0] foi também registrado em diversos outros táxons.

Das sinapomorfias exclusivas de *Satanoperca* apresentadas em trabalhos anteriores (ver Introdução), a sinapomorfia (1), caráter 25[G] de Cichocki (1976) corresponde ao caráter 24[1] aqui apresentado, que representa uma sinapomorfia de *Satanoperca* com aquisição independente em *Etroplus*. A sinapomorfia (2), caráter 34[C] de Cichocki (1976) foi analisada apenas em alguns indivíduos de *Satanoperca pappaterra* e parece ser da forma que este autor descreveu. No entanto, não foi possível determinar sua presença em outros táxons. A sinapomorfia (3), caráter 88[1] de Kullander (1998), correspondente ao caráter 109[0] do presente trabalho, não foi aqui interpretada como sinapomorfia de *Satanoperca*, mas de um clado mais inclusivo, com *Apistogramma*. A sinapomorfia (4), caráter 9[1] de Landim (2001), também foi desconsiderada, pois parece ser uma interpretação diferente do caráter 65 do presente trabalho. Diversos táxons analisados apresentam graus diferentes de inclinação posterior do processo uncinado do epibrânquial 1, o que dá uma aparência côncava à margem posterior desse osso. Em

Satanoperca, essa aparência é ainda acentuada pela presença, exceto no grupo *S. daemon*, de um processo na base do processo uncinado (caráter 67[1]). A sinapomorfia (5), caráter 15[1] de Landim (2001) corresponde ao caráter 42[2] do presente trabalho, uma sinapomorfia não exclusiva de *Satanoperca*. A sinapomorfia (6), caráter 28[3] de Landim (2001), corresponde ao caráter 51 do presente trabalho, aqui interpretado como uma sinapomorfia do grupo *S. daemon*, com aquisição independente em *Cichla kelberi*. O caráter 52 também descreve a morfologia da placa faríngea em *Satanoperca*. A sinapomorfia (7), caráter 67[0] de Landim, não foi analisada no presente trabalho porque essa autora não especificou a metodologia para a mensuração dos ramos do palatino. As sinapomorfias (8) e (11), caracteres 29[1] e 197[0] de Landim (2006), não foram analisadas no presente trabalho. A sinapomorfia (9), caráter 91[1] de Landim (2006) foi confirmada em todas as espécies de *Satanoperca*, mas não foi analisada em outros táxons. A sinapomorfia (10), caráter 116[1] de Landim (2006) foi analisada em todas as espécies de *Satanoperca* e verificou-se que a abertura do FLN0 não se situa meio da crista supraoccipital, mas em sua base.

3.2.2 Monofiletismo do clado *Satanoperca acuticeps* + grupo *S. daemon*:

5: 14 espinhos na nadadeira dorsal.

6: 11-12 raios moles na nadadeira dorsal.

7: Proporção entre espinhos e raios moles na nadadeira dorsal, 1.166-1.272.

10: 18-19 rastros branquiais externos no ceratobranquial 1.

79[1]: Serrilhas na margem posterior do supra-cleitro presentes, pouco desenvolvidas.

81[1]: Crista pós-temporal do supra-cleitro elevada posteriormente.

Embora este clado tenha apresentado um suporte relativamente alto (*bootstrap* = 71), os estados apresentados para os caracteres 5, 6 e 7 são bastante comuns em comparação com outros Geophaginae e os caracteres 79[1] e 81[1] são também encontrados em algumas espécies do grupo *S. jurupari*, hipoteticamente adquiridos independentemente. Portanto, o conhecimento do grupo-irmão de *Satanoperca* é muito importante para a determinação segura da polaridade desses caracteres, o que é crucial para entender a história desses caracteres dentro de *Satanoperca*. Na presente análise, *Apistogramma* foi encontrado como grupo-irmão de *Satanoperca*, grupo que teve baixo suporte (*bootstrap* = 19). A presença de manchas no flanco (caráter 104), usada por Willis *et al.* (2012) para agrupar estas espécies, diferenciando-as do grupo *S. jurupari*, não apresentou sinal filogenético, devido à existência ou não, entre as espécies analisadas de *Apistogramma*, de séries de manchas no flanco.

3.2.3 Autapomorfias de *Satanoperca acuticeps*:

28[1]: Porção do canal sensorial do dentário que contém os poros 1 e 2 dobrada bruscamente em direção ventral, o poro 1 posicionado junto à margem ventral do dentário presente.

82[1]: Serrilhas na margem póstero-dorsal do cleitro presentes.

99[1]: Prega na parte mediana da dobra do lábio inferior ausente.

Dessas sinapomorfias, as duas primeiras são exclusivas de *Satanoperca acuticeps*, enquanto o caráter 99[1] pode ser encontrado em algumas outras espécies analisadas. Esta espécie também se distingue das congêneres por apresentar um processo vertical do pré-maxilar mais comprido, além das características já mencionadas por Kullander & Ferreira (1988) e Ota (2013).

3.2.4 Monofiletismo do grupo *S. daemon*:

0: 20 séries circumpedunculares de escamas.

8: 12 rastros branquiais no epibrânquial 1.

51[1]: Distância entre o dente mais anterior do ceratobrânquial 5

72[2]: Superfície de articulação do faringobrânquial 3 com o neurocrânio estreita, muito elevada.

103[1]: Faixa longitudinal no flanco ausente.

111[1]: Listra bucal presente.

Embora quase todas essas sinapomorfias apresentem homoplasias com outros ciclídeos, dentro de *Satanoperca* são exclusivas do grupo *S. daemon*. Kullander & Ferreira (1988) e Ota (2013) listam ainda outras características que podem ser usadas para identificar esse grupo.

3.2.5 Autapomorfias de *Satanoperca lilith*:

19[2]: Largura do poro 4 do pré-opérculo cerca de metade da largura do poro 1.

104[0]: Mancha preta densamente pigmentada em posição similar à do *midlateral spot* de *Geophagus* presente, não pertencendo a uma série longitudinal incluindo outras marcas similares de igual intensidade.

O caráter 19[2] é exclusivo de *Satanoperca lilith*, embora o caráter 104[0] não seja.

3.2.6 Monofiletismo do grupo *S. jurupari*:

104[1]: Mancha preta densamente pigmentada em posição similar à do *midlateral spot* de *Geophagus* ausente.

110[1]: Deslocamento da mácula da base dos raios da caudal para cima, de modo que ela esteja contida no quarto superior do pedúnculo caudal presente.

Embora todas as espécies do grupo *S. jurupari* sejam extremamente parecidas entre si, fazendo com que a própria distinção entre as espécies seja difícil, o monofiletismo do grupo não é evidenciado por muitas sinapomorfias e seu suporte é baixo. A ausência de mancha similar ao *midlateral spot* de *Geophagus* (caráter 104[1]) ocorre em outros táxons analisados, mas pode realmente ser sinapomórfica para o grupo *S. jurupari*. O caráter 110[1] pode ser exclusivo desse clado.

3.2.7 Autapomorfias de *Satanoperca* sp. “Tapajós”:

29[1]: Degrau na margem ventral do dentário, entre os poros 3 e 4 presente.

117[2]: fenda paraetmoidal profunda.

O caráter 29[1] é exclusivo de *Satanoperca* sp. “Tapajós”, mas condições semelhantes ao caráter 117[0] são encontradas em outras espécies do grupo *S. jurupari*, *viz.* *Satanoperca pappaterra* e *Satanoperca* sp. “Xingu”. A otimização desse caráter é ambígua e esse estado pode ter surgido nesses três táxons independentemente. Externamente, *Satanoperca* sp. “Tapajós” é idêntica a *Satanoperca jurupari*, de modo que os caracteres osteológicos aqui reportados como diferentes entre ambas as espécies devem ser investigados mais a fundo.

3.2.8 Monofiletismo do grupo *S. jurupari* excluindo *Satanoperca* sp. “Tapajós”:

22[2]: Expansão ântero-medial do quadrado grande.

Este único caráter define este grupo de espécies que inclui uma tricotomia entre *Satanoperca jurupari* e dois outros clados, cada um incluindo três espécies.

3.2.9 Autapomorfia de *Satanoperca jurupari*:

81[1]: Crista pós-temporal do supra-cleito elevada posteriormente.

Esta única autapomorfia de *Satanoperca jurupari* é compartilhada com *Satanoperca* sp. 1 e com *Satanoperca acuticeps* e o grupo *S. daemon*.

3.2.10 Monofiletismo do clado incluindo *Satanoperca pappaterra*, *Satanoperca* sp. 1 e *Satanoperca* sp. “Xingu”:

93[1]: Escamas inter-radiais secundárias sobre a nadadeira caudal presentes.

Este caráter, descrito pela primeira vez no presente trabalho, não é encontrado entre outras espécies de *Satanoperca*.

3.2.11 Monofiletismo do clado *Satanoperca* sp. 1 + *Satanoperca* sp. “Xingu”:

70[1]: Extremidade epibrânquial do faringobrânquial 1 com depressão posterior bem definida.

Além dessa sinapomorfia, essas duas espécies possuem listra longitudinal e barras verticais no flanco de igual intensidade (caráter 106). Em *Satanoperca*, esse estado de caráter é exclusivo dessas duas espécies. Na análise filogenética, porém, a polarização desse caráter resultou ambígua.

3.2.12 Autapomorfias de *Satanoperca* sp. 1:

45[0]: Entalhe na margem ântero-medial do ceratobrânquial 2, próximo à sua extremidade hipobrânquial ausente.

81[1]: Crista pós-temporal do supra-cleito elevada posteriormente.

Nenhum desses estados de caráter é exclusivo de *Satanoperca* sp. 1 e o caráter 45[0] representa uma reversão de uma sinapomorfia do gênero.

3.2.13 Monofiletismo do clado incluindo *Satanoperca leucosticta*, *Satanoperca mapiritensis* e *Satanoperca* sp. 2:

112[1]: Ornamentação na face composta por manchas claras que persistem em indivíduos fixados em álcool presente.

Embora a análise de Willis *et al.* (2012) tenha resultado no polifiletismo do grupo de espécies que apresenta pintas brancas na face, este grupo foi aqui encontrado como monofilético. Embora esse caráter não tenha sido incluído na análise, *Satanoperca* sp. 2 possui uma autapomorfia, que é a presença de diversas listras no lacrimal.

3.2.14 Monofiletismo do clado *Satanoperca leucosticta* + *Satanoperca mapiritensis*:

107[1]: Máculas brancas sobre o lacrimal persistentes em indivíduos fixados presentes.

3.2.15 Autapomorfia de *Satanoperca leucosticta*:

12[1]: Processo no opérculo para inserção do músculo *dilatator operculi* presente, quase totalmente incluso na margem dorsal do osso.

Esta única autapomorfia de *Satanoperca leucosticta* apresenta uma aquisição independente em *Satanoperca* sp. “Tapajós”.

3.2.16 Autapomorfia de *Satanoperca mapiritensis*:

108[1]: Máculas brancas sobre a parte dorsal da cabeça persistentes em indivíduos fixados presentes.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O monofilatismo de *Satanoperca* foi verificado (Objetivo 1) e os caracteres previamente apontados como sinapomórficos para o gênero foram investigados, sendo que alguns se revelaram simplesiomórficos em *Satanoperca* ou mal interpretados. As relações entre as espécies de *Satanoperca* foram quase totalmente resolvidas (Objetivo 2), sendo que o presente estudo corrobora a hipótese de que o grupo *S. acuticeps* é irmão do grupo *S. daemon*. No entanto, as espécies que apresentam pintas brancas sobre a face foram aqui encontradas como um grupo monofilético, diferentemente de Willis *et al.* (2012). Os caracteres propostos por Kullander & Ferreira (1988) foram testados filogeneticamente (Objetivo 3) e revelaram possuir sinal filogenético, inclusive contribuindo para o estabelecimento do clado que incluiu os grupos *S. acuticeps* e *S. daemon*. Alguns caracteres osteológicos encontraram se apresentam como possível solução para diferenciar espécies crípticas (Objetivo 4) e apontam que *S. jurupari* e *S. mapiritensis* podem ser consideradas espécies distintas, a despeito dos resultados de Willis *et al.* (2012). No entanto, para que as novas espécies encontradas possam ser descritas é essencial que mais material seja analisado. Da mesma forma, a obtenção de mais exemplares de *S. rhynchitis* e *Satanoperca* sp. 3 poderia contribuir muito para a melhor resolução das relações filogenéticas entre as espécies estudadas.

AGRADECIMENTOS

Agradecimentos devem ser feitos aos curadores e demais colaboradores das coleções que emprestaram material para a análise osteológica: Mário de Pinna, Oswaldo Oyakawa, José Lima de Figueiredo e Michel Donato Gianetti (MUZSP); Lúcia Rapp Py-Daniel, Jansen Zuanon, Renildo Ribeiro de Oliveira e Rafaela Priscila Ota (INPA); Alexandre da Cunha Ribeiro (CPUFMT); Otto Castillo, Alvaro Luis Cedeño, Oscar León Mata e Oscar Zambrano (MCNG).

REFERÊNCIAS

- Agnarsson I, Miller JA. 2008.** Is ACCTRAN better than DELTRAN?. *Cladistics*, **24**: 1-7.
- Bemis WE, Hilton EJ, Brown B, Arrindell R, Richmond AM, Little CD, Grande L, Forey PL, Nelson GJ. 2004.** Methods for preparing dry, partly articulated skeletons of osteichthyans, with notes on making Ridewood Dissections of the cranial skeleton. *Copeia*, **2004**: 603-609.
- Casciotta JR, Arratia G. 1993.** Tertiary cichlid fishes from Argentina and reassessment of the phylogeny of the New World cichlids. *Kaupia*, **2**: 195-240.
- Cichocki, FP. 1976.** Cladistic history of cichlid fishes and reproduction strategies of American genera *Acarichthys*, *Biotodoma* and *Geophagus*. Ann Arbor, 1976. Tese de Doutorado - The University of Michigan, Ann Harobor.
- 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, Ortí G, Meyer A. 2000.** Total evidence: Molecules, Morphology, and the Phylogenetics of Cichlid Fishes. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, **288**: 76-92.
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC. 2008.** TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, **24**: 774-786.
- Gosse JP. 1975.** Révision du genre *Geophagus*. *Mém. Acad. R. Sci. Outre-mer. Cl. Sci. Nat. méd. (N.S.)*, **19**: 1-172.
- Heckel J. 1840.** Johann Natterer's neue Flussfische Brasiliens's nach den Beobachtungen und Mittheilungen des Entdeckers beschrieben. Erste Abtheilung, die Labroiden. *Annalen des wiener Museums der Naturgeschichte*, **2**: 327-470.
- Hennig W. 1950.** *Grundzüge einer theorie der phylogenetischen systematik*. Berlin: Deutscher Zentralverlag.
- Hennig W. 1966.** *Phylogenetic systematics*. Urbana: University of Illinois Press.
- Kitching IJ, Forey PL, Humphries CJ, Williams DM. 1998.** Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis. Oxford, The Systematics Association Special Issue, 228p.
- Kullander SO. 1983.** *A revision of the South American cichlid genus Cichlasoma*. Swedish Museum of Natural History, Stockholm, 296p.
- Kullander SO. 1986.** *Cichlid fishes of the Amazon River drainage of Peru*. Swedish Museum of Natural History. Stockholm, Naturhistoriska Riksmuseet, 431p.
- Kullander SO. 1989.** *Biotoecus* Eigenmann & Kennedy (Teleostei: Cichlidae): description of a new species from the Orinoco basin and revised generic diagnosis. *Journal of Natural History*, **23**: 225-260.
- Kullander SO. 1998.** A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). In: Malabarba LR, Reis RE, Vari RP, Lucena ZMS, Lucena CAS (Ed.). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Porto Alegre: EDIPUCRS. p. 461-498.

- Kullander SO. 2012.** A taxonomic review of *Satanoperca* (Teleostei: Cichlidae) from French Guiana, South America, with description of a new species. *Cybium*, **35**: 1-16.
- Kullander SO, Ferreira EJJ. 1988.** A new *Satanoperca* species from the Amazon River basin in Brazil. *Cybium*, **12**: 343-355.
- Kullander SO, Ferreira EJJ. 2006.** A review of the South American cichlid genus *Cichla*, with descriptions of nine new species (Teleostei: Cichlidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, **17**: 289-398.
- Kullander SO, Nijssen H. 1989.** *The cichlids of Surinam*. E. J. Brill, Leiden, 256 p.
- Landim MI. 2001.** Relações filogenéticas na subfamília Geophaginae Haseman (Perciformes: Cichlidae). Dissertação de mestrado apresentada à coordenação de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Landim MI. 2006.** Tese de doutorado apresentada ao Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- López-Fernández H, Honeycutt RL, Stiassny MLJ, Winemiller KO. 2005.** Morphology, molecules, and character congruence in the phylogeny of South American geophagine cichlids (Perciformes: Labroidei). *Zoologica scripta*, **34**: 627-651.
- 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, Taphorn DC, Liverpool EA. 2012.** Phylogenetic diagnosis and expanded description of the genus *Mazarunia* Kullander, 1990 (Teleostei: Cichlidae) from the upper Mazaruni River, Guyana, with description of two new species. *Neotropical Ichthyology*, **10**: 465-486.
- Nelson GE, Platnick NI. 1981.** *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press.
- Ota, RR. 2013.** Revisão taxonômica de *Satanoperca* Günther, 1862 (Perciformes, Cichlidae) com a descrição de três espécies novas. Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais da Universidade Estadual de Maringá.
- Rieppel O. 1988.** *Fundamentals of Comparative Biology*. Basel, Birkhäuser Verlag, 202p.
- Stiassny MLJ. 1991.** Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae: an overview. Pp. 1-35. In: Keenleyside MHA (ed.). *Cichlid fishes. Behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall, London.
- 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.
- Willis SC, López-Fernández H, Montaña CG, Farias IP, Ortí G. 2012.** Species-level phylogeny of 'Satan's perches' based on discordant gene trees (Teleostei: Cichlidae: *Satanoperca* Günther 1862). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **63**: 798-808.

Fig. 3. Opérculo direito, vista lateral. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, *Acarichthys heckelii* (NUP 13506). B, *Satanoperca acuticeps* (MZUSP 8215). Abreviações: âec = ângulo entre as cristas; cl = crista lateral; clo = crista para inserção do músculo *levator operculi* (na face medial do osso); cp = côndilo posterior; mpd = margem póstero-dorsal; mpv = margem póstero-ventral; pdo = processo para inserção do músculo *dilatator operculi*.

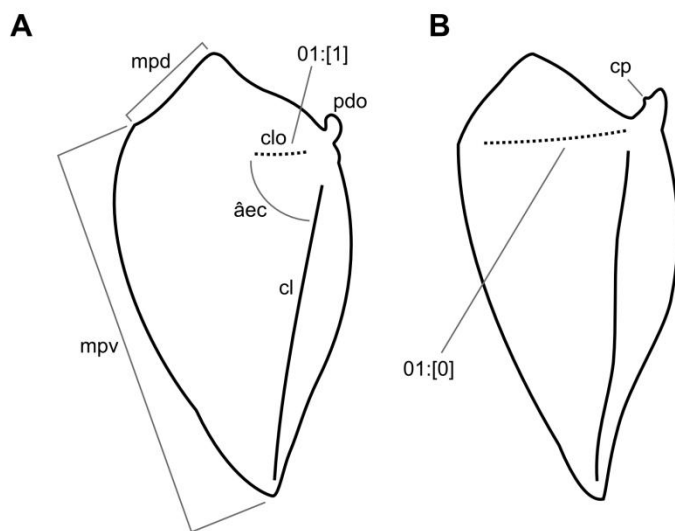


Fig. 4. Subopérculo direito, vista lateral. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, *Cichla kelberi* (NUP 5662). B, *Acarichthys heckelii* (NUP 13506). Abreviações: co = crista opercular; e = eixo do processo opercular; epo = expansão preopercular; fo = fossa opercular; ma = margem anterior; po = processo opercular.

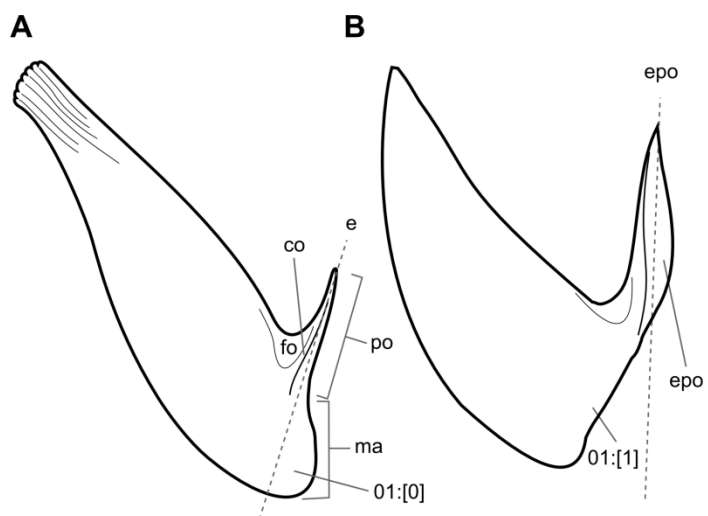


Fig. 5. Metapterigoide direito, vista lateral. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. Linhas pontilhadas representam o contorno dos ossos adjacentes. A, *Satanoperca acuticeps* (MZUSP 8215). B, *Biotodoma cupido* (NUP 13507). Abreviações: cx = calyx; ep = endopterigoide; hm = hiomandibular; s = simplético.

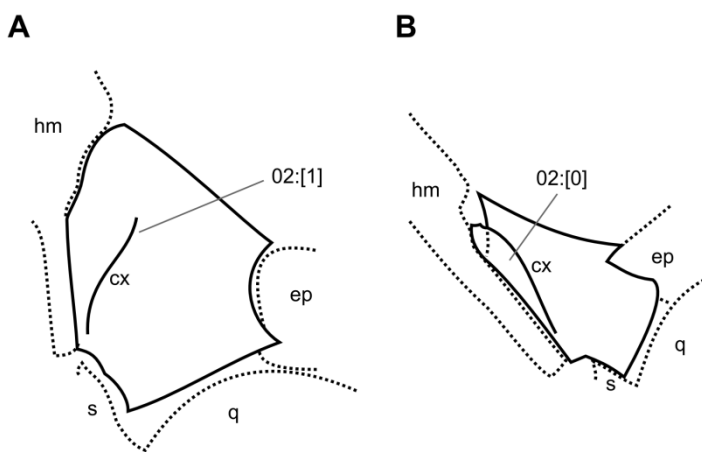


Fig. 6. Ectopterigoide direito, vista lateral (em A, também é mostrado o palatino). Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. Linhas pontilhadas representam o contorno dos ossos adjacentes. A, *Cichla kelberi* (NUP 5662). B, *Satanoperca acuticeps* (MZUSP 8215). Abreviações: cla = crista látero-anterior; elav = expansão laminar ântero-ventral; ep = ectopterigoide; p = palatino; pav = processo de articulação com o vômer.

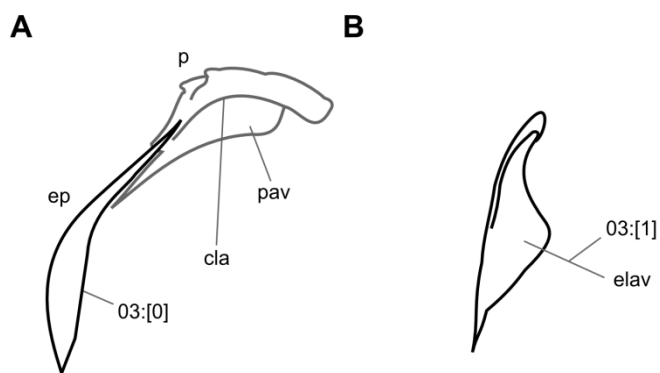


Fig. 7. Quadrado direito, vista medial. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, *Biotodoma cupido* (NUP 13507). B, *Satanoperca acuticeps* (MZUSP 8215). C, *Satanoperca* sp. “Tapajós” (MZUSP 33042, ex. 558). D, *Satanoperca* sp. 1 (NUP 13254). Abreviações: ccl = côndilo sobre a cabeça lateral do quadrado; eam = expansão ântero-medial.

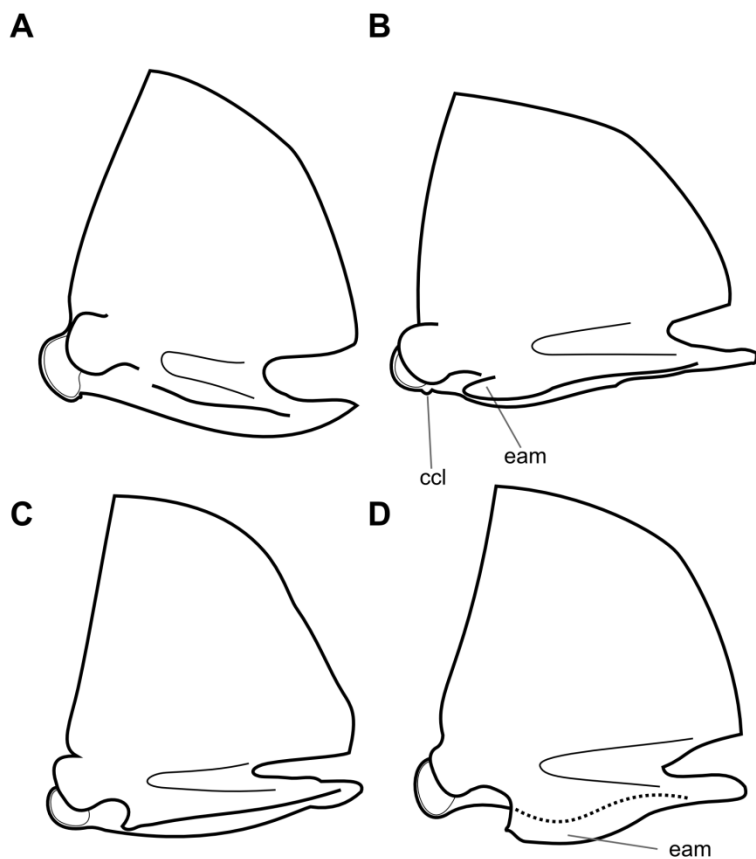


Fig. 8. Palatino direito, vista lateral. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, *Acarichthys heckelii* (NUP 13506). B, *Satanoperca acuticeps* (MZUSP 8215). Abreviações: cl = crista lateral; cla = crista látero-anterior; pav = processo de articulação com o vômer.

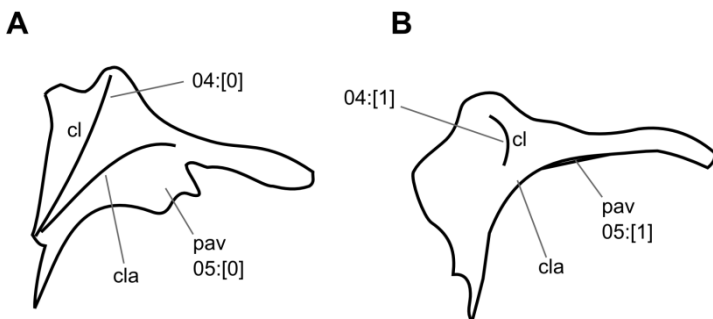


Fig. 9. Dentário direito, vista lateral. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, *Biotodoma cupido* (NUP 13507). B, *Satanoperca acuticeps* (MZUSP 8215). Abreviações: ad = asa dorsal; bd = bifurcação do dentário; p1-5 = poros do canal sensorial do dentário.

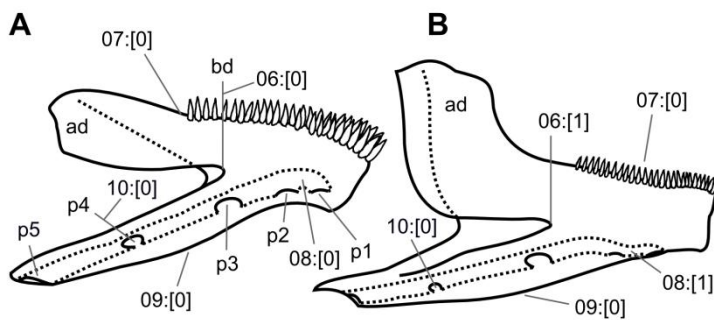


Fig. 10. Maxilar direito, vista lateral. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, *Biotodoma cupido* (NUP 13507). B, *Satanoperca acuticeps* (MZUSP 8215). Abreviações: cld = crista látero-dorsal; epd = expansão póstero-dorsal; epv = expansão póstero-ventral; plp = processo para ligamento com o palatino.

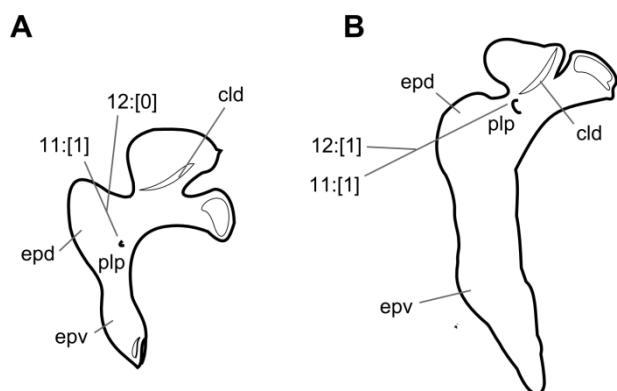


Fig. 11. Pré-maxilar direito, vista posterior. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, *Cichla kelberi* (NUP 5662). B, *Biotodoma cupido* (NUP 13507). Abreviações: fv = forame vertical; pam = processo de articulação com o maxilar.

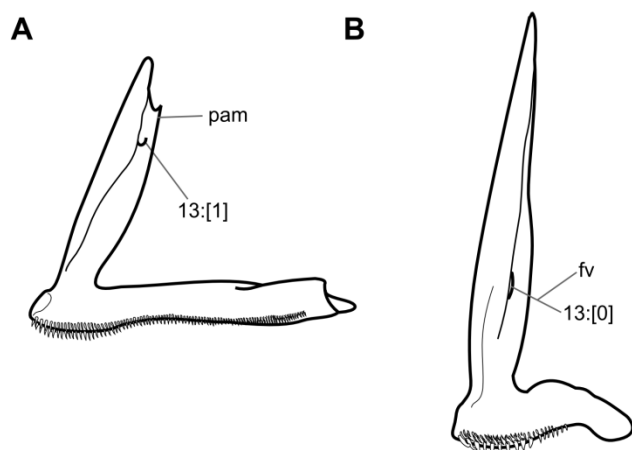


Fig. 12. Arco hioide direito, vista lateral. Parte anterior para cima. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. Somente a porção proximal dos raios branquiostégios foi representada. A, *Biotodoma cupido* (NUP 13507). B, *Satanoperca acuticeps* (MZUSP 8215), inter-hioide não representado. Abreviações: cha = cerato-hial anterior; chp = cerato-hial posterior; fhhd = forame do hipo-hial dorsal; fld = fenda látero dorsal; hhd = hipo-hial dorsal; hhv = hipo-hial ventral; ih = inter-hioide; pca = “pescoço” do cerato-hial anterior; rb1-4 = raios branquiostégios; s = sutura entre os cerato-hiais anterior e posterior.

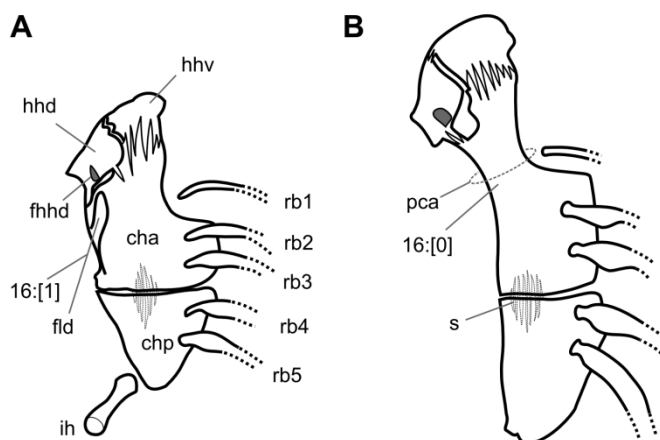


Fig.13. Uro-hial, vista lateral direita. Parte anterior para cima. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, “*Geophagus*” *brasiliensis* (NUP 13552). B, *Satanoperca acuticeps* (MZUSP 8215), inter-hioide não representado. Abreviações: ad = asa dorsal; alv = asa látero-ventral; ct = corte transversal; e = espinho do uro-hial; pad = prolongamento da asa dorsal. Os desenhos esquemáticos ao lado de cada osso representam a forma do corte transversal; em A, pode-se notar a presença de uma plataforma dorsal, que está ausente em B.

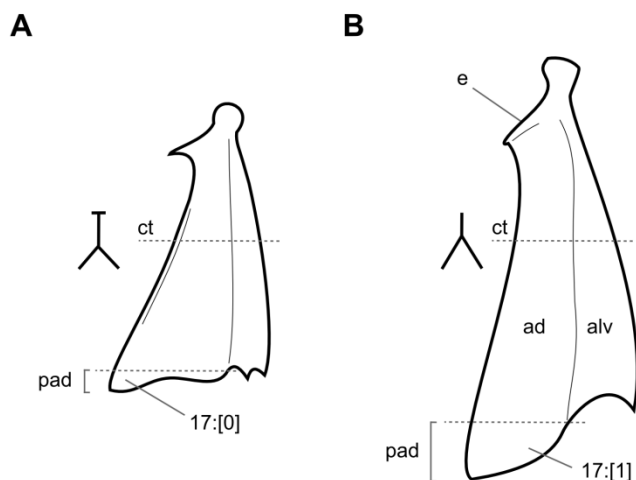


Fig. 14. Basibrânquiais e Hipobrânquiais do lado direito, vista dorsal. Parte anterior para baixo. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, “*Geophagus*” *brasiliensis* (NUP 13552). B, *Satanoperca acuticeps* (MZUSP 8215). Abreviações: bb1-3 = basibrânquiais; hb1-3 = hipobrânquiais.

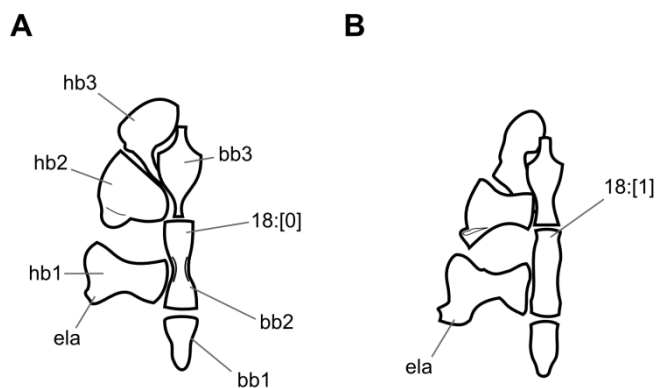


Fig. 15. Ceratobranquial 2, face externa. Extremidade epibranquial para cima. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, *Satanoperca* sp. 1 (NUP 13254). B, *Satanoperca* sp. 2 (CPUFMT 365). Abreviação: ct = corte transversal. O desenho esquemático ao lado do osso da ilustração B representa a forma do corte transversal, evidenciando a presença de quilha.

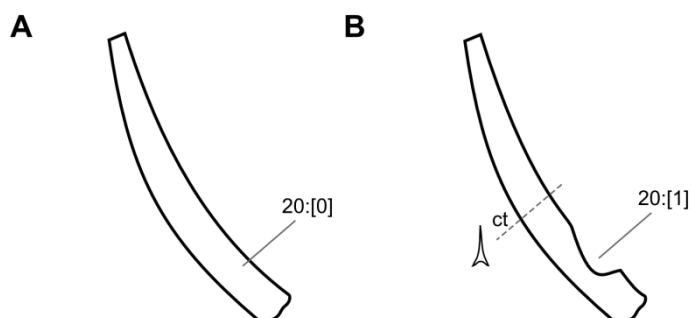


Fig.16. Rastros branquiais aderidos ao ceratobranquial 1. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, *Geophagus* sp. “Aripuanã” (NUP 15117). B, *Cichlasoma paranaense* (NUP a catalogar). Abreviações: pb = processo basal; re = rastro externo; ri = rastro interno. Área listrada representa cartilagem.

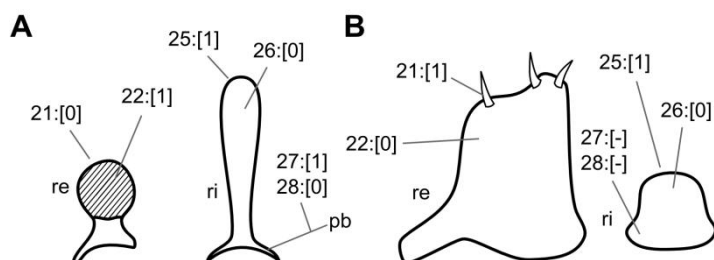


Fig. 17. Ceratobranquial 4, vista da face interna. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, *Satanoperca* sp. 2 (CPUFMT 365). B, *Cichlasoma paranaense* (NUP a catalogar). Abreviações: cm = crista na margem medial da fenda branquial; fb = fenda branquial; ri = rastros internos. Rastros removidos em B. Parte ondulada representa a fenda branquial.

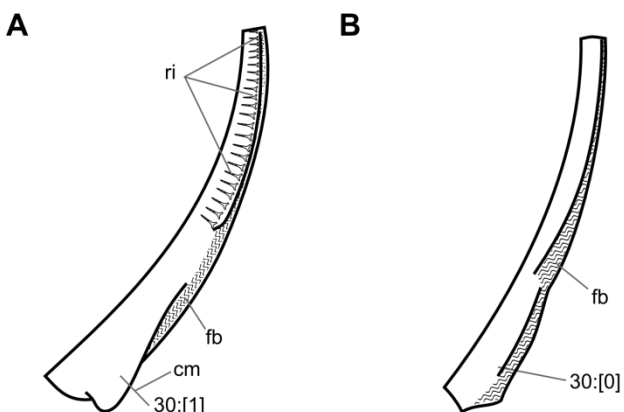


Fig. 18. Epibranchial 1 e fairngobranquial 1 direitos, vista lateral. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, *Cichlasoma paranaense* (NUP a catalogar). B, *Satanoperca* sp. 2 (CPUFMT 365). Abreviações: laeb = lobo anterior do epibranchial 1; pp = processo na margem posterior do epibranchial 1. Os rastros branquiais e a cartilagem que margeia o lobo não foram representados em B.

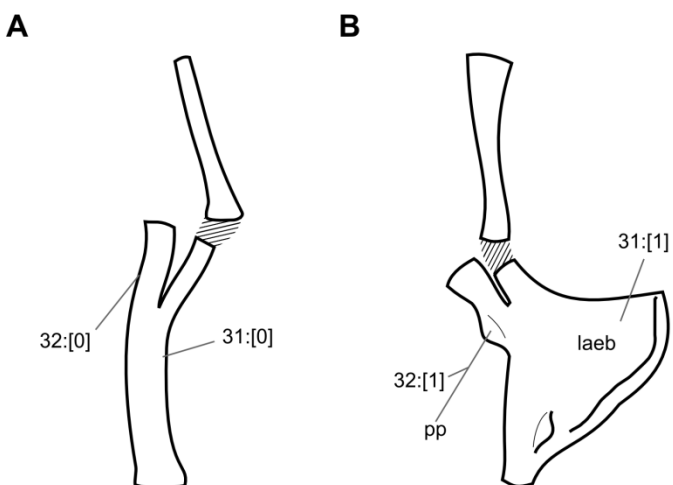


Fig. 19. Nasal direito, vista dorsal. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, *Biotodoma cupido* (NUP 13507). B, *Satanoperca acuticeps* (MZUSP 8215). Abreviações: cvm = crista ventro-medial; el = expansão lateral.

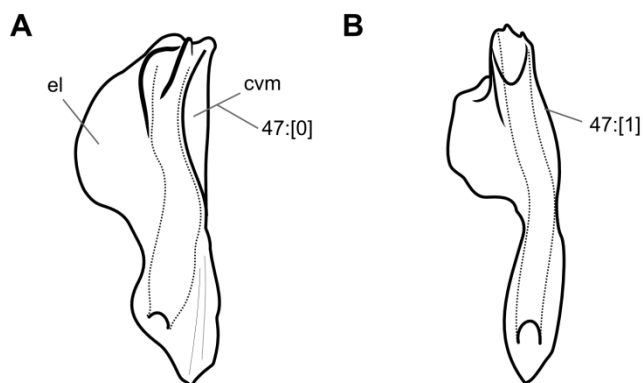


Fig. 20. Supra-cleito direito e ossos adjacentes, vista lateral. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. A, *Cichlasoma paranaense* (NUP a catalogar). B, *Satanoperca acuticeps* (MZUSP 8215). Abreviações: cpt = crista pós-temporal; cssc = canal sensorial do supra-cleito; eep = extra-escapular proximal; pt = pós-temporal; s = serrilhas.

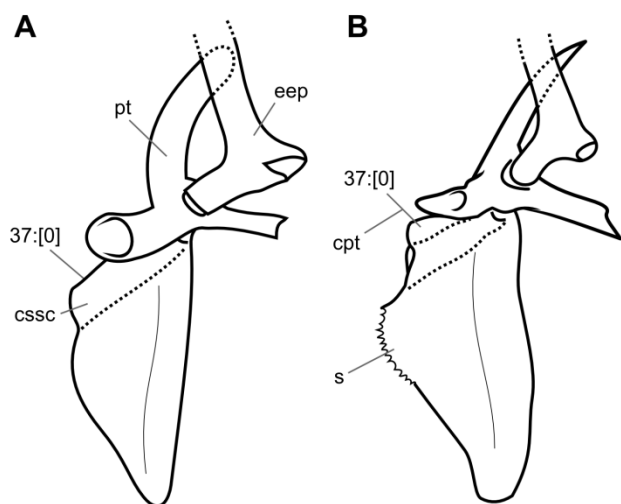


Fig. 21. *Satanoperca acuticeps* (MZUSP 8215). Cleitro direito, vista lateral. Apenas a parte dorsal representada. Números fora dos colchetes representam caracteres, números dentro dos colchetes representam estados. Abreviação: s = serrilhas.

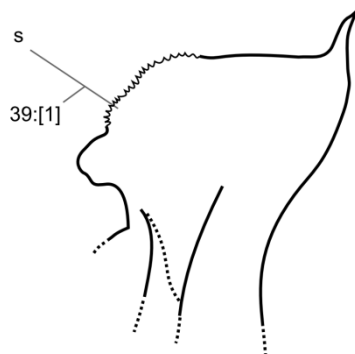


Fig.22. Lacrimal direito, vista medial. A, *Satanoperca* sp. 2 (CPUFMT 365). B, *Acarichthys heckelii*. Abreviações: alt = altura do lacrimal; cp = crista paretmoidal; fep = fenda paretmoidal; fop = fossa paretmoidal; larg = largura do lacrimal.

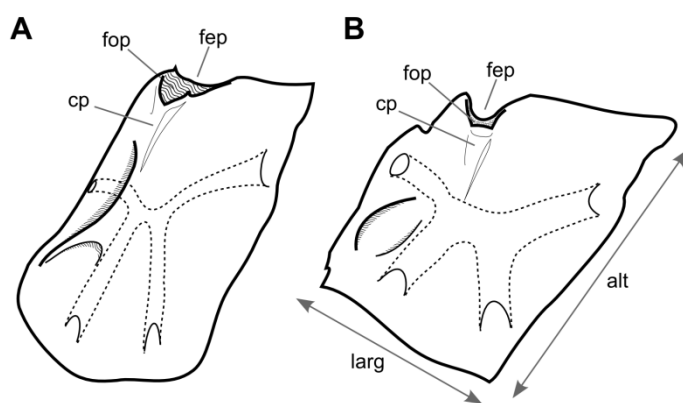


Fig. 23. Cladograma das relações filogenéticas entre as espécies analisadas. Ramos sem táxons terminais são representados nas Figs. 24 e 25.

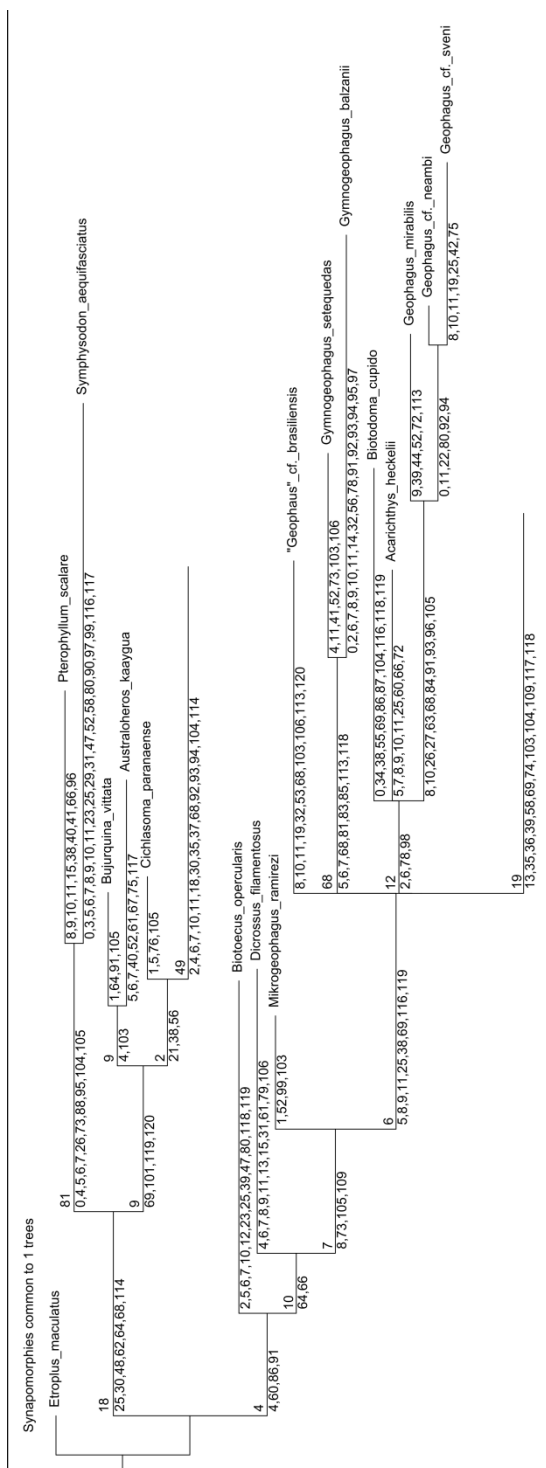


Fig. 24. Relações filogenéticas entre membros do grupo externo.

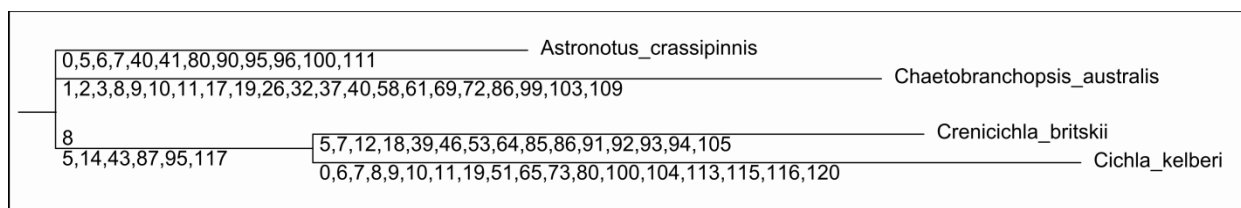
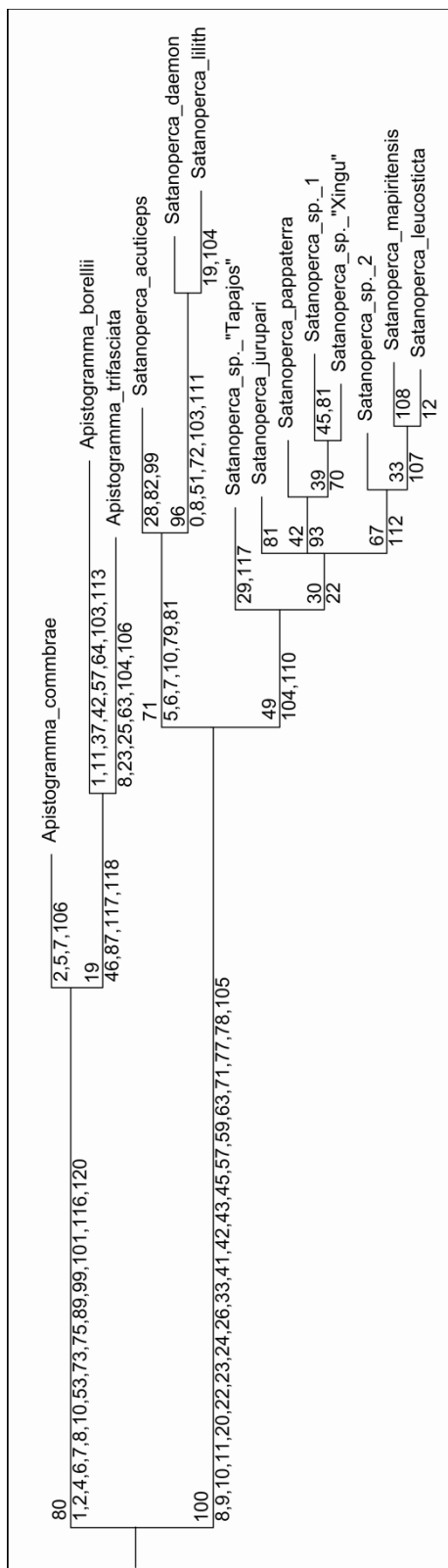


Fig.25. Relações filogenéticas entre as espécies de *Apistogramma* e *Satanoperca*.

APÊNDICE 1 – LISTA DE MATERIAL EXAMINADO

Lista detalhada de material examinado: Todos diafanizados e corados, exceto quando sinalizado pela abreviação esq. (= esqueleto seco). *Eetroplus maculatus*: NUP 14728, 1, 32,0 mm CP; *Astronotus crassipinnis*: NUP 14834, 1, 84, 0 mm CP; *Australoheros kaaygua*, NUP 9757, 1, 60,0 mm CP; *Chaetobranchopsis australis*: NUP 12669, 1, 57,0 mm CP; *Cichla kelberi*: NUP 5662, 1, 83,0 mm CP; *Cichlasoma paranaense*: NUP a catalogar, 1, 65,0 mm CP; *Crenicichla britskii*: NUP 1876, 1, 53,0 mm CP; *Acarichthys heckelii*: NUP 13191, 1, 78,0 mm CP, NUP 13504, 1, 66,9 mm CP, NUP 13506, 1, 71,0 mm CP; *Apistogramma commbrae*: NUP 13830, 1, 24,1 mm CP, NUP a catalogar, 1, 30,0 mm CP; *Biotodoma cupido*: NUP 13192, 1, 63,4 mm CP, NUP 13507, 1, 66,5 mm CP; *Biotocus opercularis*: INPA 7583, 1, 47 mm CP; *Dicrossus filamentosus*: INPA 11111, 1, 32,0 mm CP; *Geophagus neambi*: NUP 9039, 1, 72,1 mm CP; *Geophagus cf. sveni*: NUP a catalogar, 1, 98,3 mm CP; *Geophagus* sp. “Aripuanã”: NUP 15117, 1, 85,5 mm CP; “*Geophagus*” *brasiliensis*: 13552, 1, 75,2 mm CP; *Gymnogeophagus balzanii*: NUP 13509, 1, 74,3 mm CP, NUP 13510, 1, 75,7 mm CP; *Gymnogeophagus setequedas*: NUP 2440, 2, 65,0-78,0 mm CP; *Mikrogeophagus ramirezi*: NUP 14757, 1, 34,0 mm CP. *Satanoperca acuticeps*: MZUSP 8215, 2, 70,0-82,3 mm CP; *Satanoperca daemon* MCNG 39638, 1, 91,2 mm CP; *Satanoperca jurupari*: MZUSP 6656, 1, 79,8 mm CP, MZUSP 44195, 1, 69,7 mm CP; *Satanoperca leucosticta*: MZUSP 33048, 1, 80,2 mm CP; *Satanoperca lilith*: MZUSP 21932, 2, 84,1-93,4 mm CP; *Satanoperca mapiritensis*: MCNG 55644, 1, 83,2 mm CP; *Satanoperca pappaterra*: NUP 13831, 1, 65,2 mm CP; *Satanoperca* sp. 1: NUP 13254, 1, 65,3 mm CP, NUP 13585, 1, 75,0 mm CP, NUP 13586, 1, 72,8 mm CP, NUP a catalogar, 1, 82,0 mm CP, NUP a catalogar (esq.), 1, 154,3 mm CP; *Satanoperca* sp. 2: CPUFMT 365, 2, 65,4-72,0 mm CP; *Satanoperca* sp. “Tapajós”: MZUSP 33042, 2, 65,0-69,8 mm CP; *Satanoperca* sp. “Xingu”: MZUSP 33037, 75,5 mm CP.

APÊNDICE 2 – MATRIZ DE CARACTERES

Caracteres contínuos

Espécie	0	1	2	3	4	5	6	7
<i>Etropus maculatus</i>	21	12.0	15.0-16.0	12.0	9.0	18.0	8.0	2.250
<i>Chaetobranchopsis australis</i>	19	10.0	15.0	5.0	17.0	14.0	14.0	1.000
<i>Astronotus crassipinnis</i>	30	12.0	14.0	3.0	17.0	12.0	20.0	0.600
<i>Cichla kelberi</i>	38	11.0-14.0	13.0-14.0	3.0	11.0-12.0	15.0	17.0	0.882
<i>Crenicichla britskii</i>	18-20	13.0-16.0	14.0-16.0	3.0	8.0-11.0	16.0-18.0	13.0-15.0	1.066-1.384
<i>Australoheros kaaygua</i>	16	12.0	12.0-13.0	5.0-6.0	6.0-7.0	16.0	9.0	1.777
<i>Bujurquina vittata</i>	16	8.0	13.0-14.0	3.0	7.0	14.0	10.0	1.400
<i>Cichlasoma paranaense</i>	16	8.0	12.0-13.0	3.0	8.0-10.0	15.0	10.0-11.0	1.363-1.500
<i>Symphysodon aequifasciatus</i>	36	<	11.0-13.0	7.0-9.0	27.0-31.0	10.0	31.0	0.322
<i>Pterophyllum scalare</i>	24	<	11.0-12.0	5.0-6.0	24.0-28.0	12.0	23.0	0.521
<i>Apistogramma commbrae</i>	16	8.0	11.0	3.0	6.0	16.0	6.0	2.666
<i>Apistogramma trifasciata</i>	16	9.0	11.0-12.0	3.0	6.0	15.0	6.0	2.500
<i>Apistogramma borellii</i>	16	7.0	12.0	3.0	6.0	15.0	6.0	2.500
<i>Acarichthys heckelii</i>	16	12.0	15.0	3.0	8.0-9.0	12.0-13.0	11.0-12.0	1.000-1.181
<i>Biotodoma cupido</i>	18	12.0	15.0-16.0	3.0	8.0-10.0	15.0	9.0-11.0	1.363-1.666
<i>Biotoecus opercularis</i>	16	<	17.0	3.0	7.0	9.0	13.0	0.692
<i>Dicrossus filamentosus</i>	16	<	11.0-12.0	3.0	6.0	14.0	8.0	1.75
<i>Geophagus cf. sveni</i>	18	<	15.0-16.0	3.0	7.0-8.0	17.0	11.0	1.545
<i>Geophagus cf. neambi</i>	18	<	16.0-17.0	3.0	7.0	17.0	11.0	1.545
<i>Geophagus mirabilis</i>	14-16	<	15.0-16.0	3.0	7.0-8.0	15.0-17.0	9.0-12.0	1.250-1.888
"Geophagus" cf. <i>brasiliensis</i>	16	11.0	14.0-15.0	3.0	8.0-9.0	15.0	10.0	1.500
<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	18	12.0	15.0-16.0	3.0	8.0	13.0	14.0	0.928
<i>Gymnogeophagus setequedas</i>	16	12.0	13.0-14.0	3.0	9.0	13.0	11.0	1.181
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	16	8.0	11.0-12.0	3.0	8.0	14.0	9.0	1.555
<i>Satanoperca acuticeps</i>	16	12.0-14.0	12.0-15.0	3.0	8.0-9.0	13.0-14.0	11.0-13.0	1.000-1.272
<i>Satanoperca lilith</i>	20	13.0-14.0	13.0-16.0	3.0	7.0-9.0	13.0-16.0	9.0-13.0	1.000-1.777
<i>Satanoperca daemon</i>	20	<	14.0-15.0	3.0	7.0-8.0	14.0	12.0-13.0	1.076-1.166
<i>Satanoperca leucosticta</i>	16	10.0	13.0-15.0	3.0	7.0	15.0-16.0	9.0-11.0	1.363-1.777
<i>Satanoperca mapiritensis</i>	16	<	14.0-15.0	3.0	6.0-7.0	15.0-16.0	9.0-11.0	1.363-1.777
<i>Satanoperca pappaterra</i>	16	11.0	13.0-16.0	3.0	6.0-8.0	14.0-16.0	9.0-11.0	1.272-1.777
<i>Satanoperca jurupari</i>	16	10.0-11.0	14.0-15.0	3.0	6.0-8.0	14.0-16.0	9.0-11.0	1.363-1.777
<i>Satanoperca sp.</i> "Xingu"	16	9.0-11.0	<	3.0	6.0-8.0	14.0-15.0	10.0-11.0	1.272-1.500
<i>Satanoperca sp.</i> "Tapajos"	16	10.0-11.0	<	3.0	6.0-8.0	15.0	9.0-10.0	1.500-1.666
<i>Satanoperca sp.</i> _2	16	<	14.0-15.0	3.0	7.0-8.0	15.0-16.0	9.0-10.0	1.500-1.777
<i>Satanoperca sp.</i> _1	16	<	13.0-16.0	3.0	6.0-8.0	14.0-16.0	9.0-11.0	1.272-1.777

Espécie	8	9	10	11
<i>Etroplus maculatus</i>	6.0	4.0	8.0	8.0
<i>Chaetobranchopsis australis</i>	18.0	15.0	63.0	55.0
<i>Astronotus crassipinnis</i>	2.0	3.0	10.0	10.0
<i>Cichla kelberi</i>	7.0	6.0	16.0	15.0
<i>Crenicichla britskii</i>	2.0	4.0	10.0	11.0
<i>Australoheros kaaygua</i>	2.0	3.0	8.0	9.0
<i>Bujurquina vittata</i>	2.0	3.0	6.0	9.0
<i>Cichlasoma paranaense</i>	1.0-2.0	2.0-3.0	6.0	7.0-8.0
<i>Symphysodon aequifasciatus</i>	0.0	0.0	0.0	5.0
<i>Pterophyllum scalare</i>	5.0	5.0	14.0	16.0
<i>Apistogramma commbrae</i>	4.0	3.0	2.0	10.0
<i>Apistogramma trifasciata</i>	2.0	4.0	2.0	10.0
<i>Apistogramma borellii</i>	4.0	3.0	4.0	9.0
<i>Acarichthys heckelii</i>	4.0	3.0	7.0	9.0
<i>Biotodoma cupido</i>	5.0	5.0	8.0	10.0
<i>Biotocus opercularis</i>	2.0	3.0	0.0	8.0
<i>Dicrossus filamentosus</i>	0.0	0.0	5.0	6.0
<i>Geophagus cf. sveni</i>	11.0	5.0	14.0	14.0
<i>Geophagus cf. neambi</i>	9.0	5.0	13.0	13.0
<i>Geophagus mirabilis</i>	6.0-10.0	6.0	10.0-13.0	10.0
" <i>Geophagus</i> " <i>cf. brasiliensis</i>	6.0	4.0	11.0	11.0
<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	7.0	5.0	10.0	13.0
<i>Gymnogeophagus setequedas</i>	5.0	4.0	8.0	9.0
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	3.0	3.0	8.0	7.0
<i>Satanoperca acuticeps</i>	8.0-11.0	8.0-10.0	18.0-22.0	16.0-17.0
<i>Satanoperca lilith</i>	12.0-15.0	9.0	19.0-21.0	16.0-17.0
<i>Satanoperca daemon</i>	12.0-15.0	<	18.0-22.0	<
<i>Satanoperca leucosticta</i>	10.0-13.0	8.0	15.0-19.0	17.0
<i>Satanoperca mapiritensis</i>	9.0-12.0	<	14.0-18.0	<
<i>Satanoperca pappaterra</i>	10.0-12.0	8.0-9.0	14.0-18.0	14.0-16.0
<i>Satanoperca jurupari</i>	8.0-14.0	7.0-9.0	15.0-18.0	16.0-18.0
<i>Satanoperca sp.</i> "Xingu"	11.0-12.0	8.0	18.0	15.0-17.0
<i>Satanoperca sp.</i> "Tapajos"	10.0-12.0	8.0-9.0	16.0	16.0
<i>Satanoperca sp.</i> _2	9.0-12.0	<	14.0-16.0	<
<i>Satanoperca sp.</i> _1	9.0-13.0	<	15.0-19.0	<

Espécie	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
<i>Etroplus maculatus</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	<	1	2	0	0
<i>Chaetobranchopsis australis</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Astronotus crassipinnis</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Cichla kelberi</i>	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Crenicichla britskii</i>	2	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	<	0	2	0	0
<i>Australoheros kaaygua</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Bujurquina vittata</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Cichlasoma paranaense</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Symphysodon aequifasciatus</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Pterophyllum scalare</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>Apistogramma commbrae</i>	2	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Apistogramma trifasciata</i>	2	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Apistogramma borellii</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Acarichthys heckelii</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Biotodoma cupido</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Biotocus opercularis</i>	2	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Dicrossus filamentosus</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0	0
<i>Geophagus cf. sveni</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	2	1	1
<i>Geophagus cf. neambi</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Geophagus mirabilis</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1
"Geophagus" cf. brasiliensis	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Gymnogeophagus setequedas</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0	0
<i>Satanoperca acuticeps</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	0
<i>Satanoperca lilith</i>	0	0	1	0	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Satanoperca daemon</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Satanoperca leucosticta</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	0
<i>Satanoperca mapiritensis</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	0
<i>Satanoperca pappaterra</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	0
<i>Satanoperca jurupari</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	0
<i>Satanoperca sp. "Xingu"</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	0
<i>Satanoperca sp. "Tapajos"</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	0
<i>Satanoperca sp. 2</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	0
<i>Satanoperca sp. 1</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	0

Espécie	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
<i>Etoplus maculatus</i>	0	0	0	0	0	<	0	0	0	0	1	0	2	1	2	0
<i>Chaetobranchopsis australis</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	3	0	3	0
<i>Astronotus crassipinnis</i>	0	0	0	0	0	<	0	1	1	0	0	0	2	1	1	0
<i>Cichla kelberi</i>	0	0	0	0	0	<	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Crenicichla britskii</i>	0	0	0	0	0	<	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1
<i>Australoheros kaaygua</i>	0	0	1	0	0	<	0	0	0	1	1	0	2	0	3	0
<i>Bujurquina vittata</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	3	0
<i>Cichlasoma paranaense</i>	0	0	1	0	0	<	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Symphysodon aequifasciatus</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	2	0
<i>Pterophyllum scalare</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	3	1	2	0
<i>Apistogramma commbrae</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	2	0	1	0
<i>Apistogramma trifasciata</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	3	0	1	0
<i>Apistogramma borellii</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	0	1	3	0	0	0
<i>Acarichthys heckelii</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Biotodoma cupido</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0
<i>Biotoecus opercularis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	3	0
<i>Dicrossus filamentosus</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Geophagus cf. sveni</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	3	0	2	0
<i>Geophagus cf. neambi</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	3	0	1	0
<i>Geophagus mirabilis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	3	0	1	0
"Geophaus" cf. brasiliensis	0	0	0	0	0	<	0	0	0	1	0	0	3	0	1	0
<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	0	0	0	0	0	<	0	0	0	1	0	0	3	0	1	0
<i>Gymnogeophagus setequedas</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1	0
<i>Satanoperca acuticeps</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	2	1
<i>Satanoperca lilith</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	2	1
<i>Satanoperca daemon</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	2	1
<i>Satanoperca leucosticta</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	2	1
<i>Satanoperca mapiritensis</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	2	1
<i>Satanoperca pappaterra</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	2	1
<i>Satanoperca jurupari</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	2	1
<i>Satanoperca sp. "Xingu"</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	2	1
<i>Satanoperca sp. "Tapajos"</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	2	1
<i>Satanoperca sp. 2</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	2	1
<i>Satanoperca sp. 1</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	2	1

Espécie	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
<i>Etropius maculatus</i>	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Chaetobranchopsis australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0
<i>Astronotus crassipinnis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<	<	0	0
<i>Cichla kelberi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crenicichla britskii</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Australoheros kaaygua</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	<	<	0	0
<i>Bujurquina vittata</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Cichlasoma paranaense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Symphysodon aequifasciatus</i>	0	0	2	1	<	<	<	0	1	0	<	<	<	<	1	0
<i>Pterophyllum scalare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Apistogramma commbrae</i>	0	0	0	0	1	<	2	0	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>Apistogramma trifasciata</i>	0	0	1	0	1	1	2	0	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Apistogramma borellii</i>	0	0	1	0	1	<	2	0	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Acarichthys heckelii</i>	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Biotodoma cupido</i>	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Biotoecus opercularis</i>	0	0	2	1	<	<	<	0	0	0	0	0	<	<	1	0
<i>Dicrossus filamentosus</i>	<	<	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	<	<	1	0
<i>Geophagus cf. sveni</i>	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Geophagus cf. neambi</i>	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Geophagus mirabilis</i>	1	0	0	0	1	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0
"Geophagus" cf. brasiliensis	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	0	0	0	0	1	<	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Gymnogeophagus setequedas</i>	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	0	0	1	0	1	<	1	0	1	0	<	<	<	<	0	0
<i>Satanoperca acuticeps</i>	0	1	0	0	1	1	2	0	3	0	1	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca lilith</i>	0	1	0	0	1	1	2	1	3	0	1	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca daemon</i>	0	1	0	0	1	1	2	1	3	0	1	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca leucosticta</i>	0	1	0	0	1	1	2	0	2	0	1	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca mapiritensis</i>	0	1	0	0	1	1	2	0	2	0	1	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca pappaterra</i>	0	1	0	0	1	1	2	0	2	0	1	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca jurupari</i>	0	1	0	0	1	1	2	0	2	0	1	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca sp. "Xingu"</i>	0	1	0	0	1	1	2	0	2	0	1	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca sp. "Tapajos"</i>	0	1	0	0	1	1	2	0	2	0	1	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca sp. 2</i>	0	1	0	0	1	1	2	0	2	0	1	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca sp. 1</i>	0	0	0	0	1	1	2	0	2	0	1	1	1	1	1	1

Espécie	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
<i>Etroplus maculatus</i>	0	3	0	<	1	0	0	0	2	1	0	0	1	0	1	<
<i>Chaetobranchopsis australis</i>	0	1	0	<	2	1	0	1	2	1	0	0	2	0	0	0
<i>Astronotus crassipinnis</i>	0	2	1	<	2	1	0	0	0	0	0	0	3	0	1	0
<i>Cichla kelberi</i>	0	3	0	<	2	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Crenicichla britskii</i>	0	2	0	<	1	1	0	1	2	<	<	0	0	0	1	0
<i>Australoheros kaaygua</i>	0	1	1	<	2	1	0	1	1	0	0	0	3	0	1	1
<i>Bujurquina vittata</i>	0	3	1	<	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cichlasoma paranaense</i>	0	3	1	<	2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Symphysodon aequifasciatus</i>	<	1	1	<	2	0	0	0	1	<	0	0	1	1	0	0
<i>Pterophyllum scalare</i>	<	0	1	0	2	1	1	0	1	1	0	0	3	1	0	0
<i>Apistogramma commbrae</i>	1	3	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	1	0
<i>Apistogramma trifasciata</i>	1	3	0	2	0	0	1	1	2	1	0	0	0	0	1	0
<i>Apistogramma borellii</i>	1	3	0	0	1	0	1	1	2	1	0	0	0	0	1	0
<i>Acarichthys heckelii</i>	0	3	0	<	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1
<i>Biotodoma cupido</i>	1	3	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	3	1	0	1
<i>Biotoecus opercularis</i>	1	3	0	<	1	1	0	0	2	1	0	0	3	0	0	1
<i>Dicrossus filamentosus</i>	1	2	0	0	0	0	1	0	2	<	0	0	0	0	0	0
<i>Geophagus cf. sveni</i>	1	3	0	2	0	0	1	0	1	0	0	0	3	1	0	0
<i>Geophagus cf. neambi</i>	1	3	0	2	0	0	1	0	1	0	0	0	3	1	0	1
<i>Geophagus mirabilis</i>	1	3	0	2	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1
"Geophagus" cf. brasiliensis	1	3	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	3	1	0	1
<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	1	3	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	3	1	0	1
<i>Gymnogeophagus setequedas</i>	1	3	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	3	0	0	1
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	1	3	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	1
<i>Satanoperca acuticeps</i>	1	3	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca lilith</i>	1	3	0	1	0	0	1	0	2	1	0	1	2	1	1	1
<i>Satanoperca daemon</i>	1	3	0	1	0	0	1	0	2	1	0	1	2	1	1	1
<i>Satanoperca leucosticta</i>	1	3	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca mapiritensis</i>	1	3	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca pappaterra</i>	1	3	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca jurupari</i>	1	3	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca sp.</i> "Xingu"	1	3	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca sp.</i> "Tapajos"	1	3	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca sp.</i> 2	1	3	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1
<i>Satanoperca sp.</i> 1	1	3	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1

Espécie	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91
<i>Etroplus maculatus</i>	<	<	<	0	0	<	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetobranchopsis australis</i>	<	0	1	0	0	<	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Astronotus crassipinnis</i>	<	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cichla kelberi</i>	<	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Crenicichla britskii</i>	2	0	0	0	0	<	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Australoheros kaaygua</i>	2	1	2	0	0	<	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bujurquina vittata</i>	2	1	2	0	0	<	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cichlasoma paranaense</i>	1	1	2	0	0	<	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Symphysodon aequifasciatus</i>	<	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Pterophyllum scalare</i>	1	1	2	0	0	<	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Apistogramma commbrae</i>	0	0	1	0	0	<	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Apistogramma trifasciata</i>	2	0	1	0	0	<	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Apistogramma borellii</i>	1	0	1	0	0	<	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Acarichthys heckelii</i>	0	0	0	0	1	<	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Biotodoma cupido</i>	2	0	0	0	1	<	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Biotoecus opercularis</i>	<	<	<	0	1	<	0	0	0	0	1	<	0	0	0	1
<i>Dicrossus filamentosus</i>	<	0	1	2	0	<	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Geophagus cf. sveni</i>	1	0	0	0	0	<	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Geophagus cf. neambi</i>	1	0	0	0	0	<	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Geophagus mirabilis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	[01]	0
" <i>Geophagus</i> " <i>cf. brasiliensis</i>	0	0	1	0	0	<	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	2	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Gymnogeophagus setequedas</i>	2	0	1	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	2	0	1	0	0	<	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Satanoperca acuticeps</i>	[01]	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Satanoperca lilith</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Satanoperca daemon</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Satanoperca leucosticta</i>	0	1	0	[01]	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Satanoperca mapiritensis</i>	2	1	0	[01]	0	<	0	0	0	0	1	<	0	0	0	1
<i>Satanoperca pappaterra</i>	2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Satanoperca jurupari</i>	0	1	0	[01]	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Satanoperca sp.</i> "Xingu"	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Satanoperca sp.</i> "Tapajos"	2	1	0	[01]	1	0	0	0	0	0	1	[01]	0	0	0	1
<i>Satanoperca sp.</i> _2	[12]	1	0	0	0	<	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Satanoperca sp.</i> _1	[02]	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1

Espécie	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107
<i>Etropus maculatus</i>	0	0	0	0	0	<	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0
<i>Chaetobranchopsis australis</i>	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	<	0
<i>Astronotus crassipinnis</i>	1	1	1	1	2	1	0	0	1	0	1	1	1	0	2	0
<i>Cichla kelberi</i>	1	1	1	2	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	2	0
<i>Crenicichla britskii</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	2	0
<i>Australoheros kaaygua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0
<i>Bujurquina vittata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	2	2	0
<i>Cichlasoma paranaense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	2	0
<i>Symphysodon aequifasciatus</i>	0	0	0	3	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	2	0
<i>Pterophyllum scalare</i>	0	0	0	3	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	2	0
<i>Apistogramma commbrae</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	3	2	1	3	0
<i>Apistogramma trifasciata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	3	1	1	1	0
<i>Apistogramma borellii</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	2	1	2	0
<i>Acarichthys heckelii</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	2	0
<i>Biotodoma cupido</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	2	0
<i>Biotoecus opercularis</i>	0	0	0	0	<	0	<	0	0	1	1	1	2	0	2	0
<i>Dicrossus filamentosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0
<i>Geophagus cf. sveni</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	2	0
<i>Geophagus cf. neambi</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	2	0
<i>Geophagus mirabilis</i>	0	1	0	0	1	<	1	0	0	1	1	1	0	0	2	0
"Geophagus" cf. brasiliensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	0	1	3	0
<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	1	1	1	3	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0
<i>Gymnogeophagus setequedas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	1	2	0
<i>Satanoperca acuticeps</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	3	2	0	2	0
<i>Satanoperca lilith</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0
<i>Satanoperca daemon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	2	0
<i>Satanoperca leucosticta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	0	2	1
<i>Satanoperca mapiritensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	0	2	1
<i>Satanoperca pappaterra</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	0	1	0
<i>Satanoperca jurupari</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	0	2	0
<i>Satanoperca sp. "Xingu"</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	0	3	0
<i>Satanoperca sp. "Tapajos"</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	0	2	0
<i>Satanoperca sp. 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	0	2	0
<i>Satanoperca sp. 1</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	0	3	0

Espécie	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120
<i>Etoplus maculatus</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	5	1	1
<i>Chaetobranchopsis australis</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	3	0	0
<i>Astronotus crassipinnis</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	3	0	0
<i>Cichla kelberi</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	5	0	1
<i>Crenicichla britskii</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	4	0	0
<i>Australoheros kaaygua</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	3	0	0
<i>Bujurquina vittata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0
<i>Cichlasoma paranaense</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0
<i>Symphysodon aequifasciatus</i>	0	0	<	0	0	1	0	0	1	1	3	1	1
<i>Pterophyllum scalare</i>	0	0	<	0	0	1	0	0	0	0	3	1	1
<i>Apistogramma commbrae</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0
<i>Apistogramma trifasciata</i>	0	<	<	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Apistogramma borellii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Acarichthys heckelii</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	2	2	3	0	1
<i>Biotodoma cupido</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	2	1	1
<i>Biotoecus opercularis</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1
<i>Dicrossus filamentosus</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	<	1	<
<i>Geophagus cf. sveni</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	2	2	3	0	1
<i>Geophagus cf. neambi</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	2	2	3	0	1
<i>Geophagus mirabilis</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	2	2	3	0	1
"Geophagus" cf. <i>brasiliensis</i>	0	<	0	0	0	0	1	0	2	2	3	0	0
<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	2	2	2	0	1
<i>Gymnogeophagus setequedas</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	2	2	2	0	1
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	3	1	1
<i>Satanoperca acuticeps</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	2	1	2	0	1
<i>Satanoperca lilith</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	2	1	2	0	1
<i>Satanoperca daemon</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	2	1	2	0	1
<i>Satanoperca leucosticta</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	2	0	1
<i>Satanoperca mapiritensis</i>	1	0	1	0	1	1	1	0	2	1	2	<	1
<i>Satanoperca pappaterra</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	2	2	2	0	1
<i>Satanoperca jurupari</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	2	1	2	0	1
<i>Satanoperca sp.</i> "Xingu"	0	0	1	0	0	1	1	0	2	2	2	0	1
<i>Satanoperca sp.</i> "Tapajos"	0	0	1	0	0	1	1	0	2	2	2	0	1
<i>Satanoperca sp.</i> _2	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	2	0	1
<i>Satanoperca sp.</i> _1	0	0	1	0	0	1	1	0	2	1	2	0	1