

**FACULDADE DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

**Um novo ciclídeo fóssil (Teleostei, Perciformes)  
da Formação Lumbrera, Eoceno da Argentina**

**Patrícia Alano Perez**

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO  
PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
Av. Ipiranga 6681 – Caixa Postal 1429  
Fone: (051) 3320-3500 – Fax: (051) 3339-1564  
CEP 90619-900 Porto Alegre – RS  
Brasil  
2009**

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
FACULDADE DE BIOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**Um novo ciclídeo fóssil (Teleostei, Perciformes)**  
**da Formação Lumbrera, Eoceno da Argentina**

Patrícia Alano Perez

Orientadora: Dra. Maria Claudia de S. L. Malabarba

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO  
PORTO ALEGRE – RS – BRASIL

2009

## SUMÁRIO

|  |      |
|--|------|
| DEDICATÓRIA .....                                    | VII  |
| AGRADECIMENTOS .....                                 | VIII |
| RESUMO .....   | IX   |
| ABSTRACT .....                                       | X    |
| INTRODUÇÃO .....                                     | 1    |
| Sistemática dos ciclídeos neotropicais .....         | 3    |
| O registro fóssil dos ciclídeos .....                | 4    |
| MATERIAIS E MÉTODOS .....                            | 6    |
| Material .....                                       | 6    |
| Procedência .....                                    | 6    |
| Métodos .....  | 7    |
| Metodologia cladística .....                         | 8    |
| Material comparativo examinado .....                 | 8    |
| Abreviaturas utilizadas no texto e nas figuras ..... | 8    |
| SISTEMÁTICA .....                                    | 10   |

|   |    |
|---|----|
| DESCRIÇÃO.....                                | 11 |
| RESULTADOS E DISCUSSÃO.....                   | 16 |
| Comparação com outros ciclídeos fósseis ..... | 16 |
| Aspectos ecomorfológicos .....                | 18 |
| Posição filogenética de CNS-V10026 .....      | 19 |
| CONSIDERAÇÕES FINAIS .....                    | 23 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....              | 24 |

## RELAÇÃO DE FIGURAS E TABELAS

- Figura 1. Área de coleta do material: localização (A) e acesso (B) a localidade de Alemania no noroeste argentino; estratigrafia do Grupo Salta (C); e paleoambiente interpretado para o lago eocênico de Faja Verde (D). Modificado de del Papa *et al.* (2002) e Malabarba *et al.* (no prelo)..... 34
- Figura 2. Medidas tomadas do material. A – comprimento padrão; B – altura do corpo; C – comprimento da cabeça; D – altura da cabeça; E – distância pré-anal; F – distância pré-ventral; G – comprimento da nadadeira peitoral; H – comprimento da nadadeira ventral; I – comprimento da área com espinhos na nadadeira dorsal; J – comprimento da área com raios na nadadeira dorsal; K – diâmetro do olho; L – comprimento pré-orbital; M – comprimento pós-orbital ..... 35
- Figura 3. † Gen. nov. sp. A, CNS-V10026: A, espécime fóssil; B, molde em silicone; C, desenho em câmara clara. Escalas = 5 mm..... 36
- Figura 4. † Gen. nov. sp. A, CNS-V10026, crânio em vista lateral: A, espécime fóssil; B, molde em silicone; C, desenho em câmara clara. Escalas = 2 mm ..... 37
- Figura 5. † Gen. nov. sp. A, CNS-V10026: A, detalhe dos elementos mandibulares, dentes e suspensório, escala = 2 mm; B, desenho em camara clara; detalhe dos dentes e alvéolos no molde (revertido), escala = 1 mm ..... 38
- Figura 6. † Gen. nov. sp. A, CNS-V10026, região opercular: A, detalhe do aparelho opercular; B, detalhe das escamas do opercular. Escalas = 2 mm..... 39
- Figura 7. † Gen. nov. sp. A, CNS-V10026, detalhe dos supraneurais, escala = 2 mm ..... 40
- Figura 8. † Gen. nov. sp. A, CNS-V10026, detalhe da cintura e nadadeira peitorais, escala = 3 mm..... 41
- Figura 9. † Gen. nov. sp. A, CNS-V10026, detalhe da cintura e nadadeira pélvicas, escala = 2 mm..... 42

Figura 10. Hipótese de relações de † Gen. nov. sp. A n. sp. baseado na matriz e caracteres apresentados por Kullander (1998). As três árvores resultantes (735 passos, CI 20, RI 50) são idênticas, exceto pelo arranjo dentro de Geophagini (a direita na figura). Os 22 caracteres codificados para CNS-V10026 foram: 38(1), 39(1), 40(0), 41(1), 42(0), 43(0), 45(0), 46(0), 47(1), 48(0), 63(1), 64(1), 65(1), 66(0), 67(1), 69(0), 70(2), 73(0), 79(0), 84(1), 85(1), 87(0). Aqueles não listados foram codificados como ausentes (?)..... 43

Tabela 1. Registros de ciclídeos fósseis. EA = Espécime articulado; EI = elementos isolados..... 44

Tabela 2. Dados morfométricos do espécime CNS-V10026..... 46

*Dedico este trabalho a  
Jane Barcelos Alano e Elcita Nunes Barcellos*

## **AGRADECIMENTOS**

À minha orientadora Dra. Maria Claudia Malabarba pelo incentivo, amizade, ensinamentos e a mais que dedicada atenção ao longo de todo este trabalho.

Ao Museu de Ciências e Tecnologia, na pessoa do diretor, pela disponibilização de toda infra-estrutura utilizada para a realização deste trabalho.

Ao CNPQ pela bolsa concedida durante o período do curso.

Aos professores, alunos e colegas do laboratório de Ictiologia do MCT-PUCRS pelo empréstimo de materiais para comparação, equipamentos e bibliografia.

À equipe do laboratório de ictiologia da UFRGS, pelas idéias trocadas e discussões sobre a fauna de peixes recentes ao longo do curso.

À Universidade Nacional de Salta pelo empréstimo do material.

À Maria Luiza Moreira, secretária do Programa de Pós-Graduação em Zoologia, pelo apoio e pela grande disposição em ajudar.

À amiga e colega Fernanda Elisa Weiss pelas pequenas e grandes ajudas no dia a dia e pela sempre agradável companhia.

À minha família pelo carinho e apoio, em especial a minha mãe e minha avó que sempre confiaram no meu potencial.



## RESUMO

A Bacia do Grupo Salta se desenvolveu durante o Cretáceo e Paleógeno no noroeste da Argentina, acumulando principalmente sedimentos continentais denominados de Grupo Salta. A Formação Lumbreira é a unidade mais espessa e superior do Grupo Salta, cujo paleoambiente é interpretado como um lago perene de idade Eoceno Inferior a Médio (52 a 35 Ma). Seu conteúdo fossilífero inclui palinomorfs, insetos alados, crocodilos, tartarugas, lagartos, marsupiais, notoungulados e ungulados. Os peixes fósseis descritos para a Formação Lumbreira incluem ciclídeos, placas dentais de *Lepidosiren paradoxa* e fragmentos atribuídos a Poeciliidae. Neste trabalho é descrito um novo gênero de ciclídeo heroine com base em um espécime fóssil, quase completo (CNS-V10026), proveniente desta formação. A posição filogenética do novo gênero foi analisada com base na matriz apresentada por Kullander (1998), que inclui 50 táxons modernos de ciclídeos e 91 caracteres. A posição do novo gênero entre os heroines é suportada pela presença dos infraorbitais 2 e 3 de formato tubular, lacrimal aproximadamente quadrado; e cúspide lingual nos dentes anteriores. De acordo com Kullander (1996) a presença de caninos aumentados nas fileiras externas de dentes das mandíbulas orais, como ocorre no fóssil, não é vista em nenhum outro ciclídeo Neotropical, sendo considerada uma sinapomorfia dos Heroini. O reconhecimento deste heroine fóssil, associado aos geofagines já descritos para a mesma formação evidencia uma grande diferenciação da família já no Eoceno inferior (49 Ma). Isto reforça a idéia de que a origem dos ciclídeos teria ocorrido ainda no Cretáceo, no Gondwana.

## ABSTRACT

The Group Salta basin was developed during the Cretaceous and Paleogene in the northwestern Argentina, accumulating mainly continental sediments designated Salta Group. The Lumbrera Formation is the thickest and uppermost unit of the Salta Group, whose paleoenvironment is interpreted as a perenne lake deposited during early to middle Eocene (52-35 Myr). Its fossil content includes palynomorphs, insects, crocodiles, turtles, lizards, marsupials, nothoungulates e ungulates. The fossil fish fauna described for the Lumbrera Formation includes cichlids, poeciliids and tooth plates of *Lepidosiren paradoxa*. In this paper a new genus of heroine cichlid is described, based on an articulated and almost complete fossil specimen (CNS-V10026), coming from this formation. The phylogenetic position of the new genus was assessed using the matrix presented by Kullander (1998), which includes 50 modern cichlid taxa e 91 characters. The inclusion of the new genus among the heroines is supported by the presence of tubular infraorbitals 2 and 3; lachrymal approximately square; and lingual cusp on anterior teeth. According to Kullander (1996) the presence of enlarged canines on the outer tooth series of the oral mandibles, as occurs in the new genus, is not found in any other Neotropical cichlid, being a synapomorphy of the heroines. The occurrence of this fossil heroine, associated to the geophagines described for the same formation provides the strongest evidence to date of a significant diversification of the family in the Lower Eocene. This lends support to the assumption that the Family Cichlidae originated in the Gondwana, sometime during Cretaceous.

## INTRODUÇÃO

A ordem Perciformes é a mais diversificada entre os Teleostei (Osteichthyes, Actinopterygii), possuindo 164 famílias e aproximadamente 10.000 espécies (Eschmeyer & Fricke, 2009). Esta ordem abrange cerca de 20 subordens, sendo que três delas, Percoidei, Labroidei, e Gobioidi, englobam mais de três quartos das espécies. Incluídos na subordem Labroidei, os Cichlidae são os peixes de água doce não-ostariofisiários mais diversos do mundo, e que constituem uma das maiores famílias de vertebrados, com mais de 1500 espécies formalmente descritas, e estimativas que alcançam mais de 2000 (Eschmeyer & Fricke, 2009).

A família foi citada pela primeira vez por Bonaparte (1840) dentro de Chromididae (atual Pomacentridae) com o nome de Cychlini. Kullander (2003) lista uma série de sinapomorfias definindo o grupo: perda de uma associação estrutural principal entre as partes A2 e Aw do músculo adutor mandibular e inserção muscular de uma grande porção ventral do A2 no bordo posterior do processo primordial (Stiassny, 1981); presença de um extenso capuz cartilaginoso na margem anterior de cada segundo epibrânquial (Stiassny, 1981); uma projeção expandida de cada quarto epibrânquial (Stiassny, 1981); distribuição e formato característicos dos micro-espinhos branquiais nos arcos branquiais (Stiassny, 1981); músculo transversal dorsal anterior subdividido em quatro partes distintas (Liem & Greenwood, 1981); estômago com uma área extensível em forma de saco de fundo cego (Zihler, 1982); estômago com uma projeção esquerda que se dirige para o intestino anterior e com a primeira alça intestinal no lado esquerdo (Zihler, 1982); sagitta caracterizada por um pseudocolon antero-caudal, com uma longa e espessa região ventral, que é separada da crista inferior por um longo e pronunciado sulco (Gaemers, 1985); presença de um curto par de hipapófises no terceiro e/ou quarto centro vertebral (Kullander, 1998).

Segundo Kullander (2003), entre os peixes neotropicais, os ciclídeos se diferenciam ainda pela presença de 7-24 (normalmente 13-16) espinhos na nadadeira dorsal; 2-12 (normalmente 3, raramente mais do que 5) espinhos na nadadeira anal;

uma única narina de cada lado da cabeça; linha lateral normalmente dividida em duas porções: uma porção anterior mais dorsal, que se estende do início do pós-crânio até o fim da base da nadadeira dorsal e uma porção posterior mais ventral, que percorre a região média do pedúnculo caudal (Kullander, 2003).

A grande maioria das espécies de ciclídeos são essencialmente de água doce e, eventualmente, algumas espécies frequentam águas salobras (Nelson, 2006). Estão distribuídas no sul da América do Norte, América Central, América do Sul, Antilhas, África, Madagascar, Irã, Israel, Jordânia, Síria, Costa da Índia e Sri Lanka (Nelson, 2006). Habitam basicamente os trópicos, em ambientes lênticos, mas podem ser encontrados nos mais diferentes habitats, como margens de rios, igarapés, florestas alagadas, lagos e corredeiras (Lowe-McConnell, 1999). Na América do Sul, os ciclídeos são registrados para todas as drenagens, mas raramente ocorrem acima de 500 m de altitude, a maioria permanecendo abaixo dos 200 m.

A grande diversidade dos ciclídeos tem sido explicada por seu avançado cuidado com a prole e pela versatilidade do complexo mandibular e faringeal. Em geral a dieta é onívora, composta de uma grande variedade de invertebrados e de matéria orgânica, mas algumas espécies se alimentam de outros peixes e grandes invertebrados. A variação na forma e tamanho dos dentes e dos elementos esqueléticos reflete as diferentes especializações de dieta.

Devido ao comportamento variado, cores muito atraentes, tamanhos moderados e dimorfismo sexual, os ciclídeos se tornaram bastante populares como peixes ornamentais. As espécies mais tradicionais de aquários são as dos gêneros *Pterophyllum* e *Symphysodon*.

A maioria dos ciclídeos neotropicais apresenta dimorfismo sexual. Os sexos podem diferir em padrão de colorido, tamanho e no desenvolvimento de estruturas como corcovas, cristas e alongamento de raios nas nadadeiras.

Recentes estudos sistemáticos, principalmente aqueles baseados em dados moleculares, reacenderam o polêmico debate sobre a origem e biogeografia dos ciclídeos. Neste contexto, cada registro fóssil de ciclídeo contribui preenchendo uma lacuna neste cenário e fornecendo informações que podem se mostrar cruciais ao entendimento da origem e evolução do grupo.

Neste trabalho é descrito e ilustrado um ciclídeo fóssil representado pela impressão lateral de um único espécime articulado e quase completo. Apesar da

limitada informação disponível, os caracteres são suficientes para diagnosticá-lo como um novo gênero de Heroini.

### **Sistemática dos ciclídeos neotropicais**

Ao longo da maior parte do século 20, a taxonomia dos ciclídeos americanos (cichlíneos doravante em referência a subfamília Cichlinae *sensu* Sparks & Smith, 2004) seguiu Regan (1906). O estudo detalhado, porém não publicado, de Cichocki (1976) representou uma melhor compreensão das relações entre ciclídeos e ciclíneos e uma alternativa ao trabalho de Regan (1906). Posteriormente, vários pesquisadores empregaram os dados apresentados por Cichocki (1976) em estudos enfocando, principalmente, a família Cichlidae (Oliver, 1984; Stiassny, 1987, 1991) e, portanto, pouco contribuindo ao entendimento das relações internas dos ciclíneos. Casciotta & Arratia (1993b) foram os primeiros a abordar as relações dos ciclídeos neotropicais usando o método cladístico e incluindo táxons fósseis. O avanço mais significativo no estudo dos ciclíneos deu-se com a análise filogenética de Kullander (1998) incluindo 51 táxons dos quais 43 sul-americanos e também muitos novos caracteres. Kullander agrupou os ciclídeos do novo mundo com base em 3 sinapomorfias: ramo anterior curto do epibrânquial 1 (2:1); sutura entre vômer e parasfenóide interdigitada (37:1); presença de um ligamento entre o processo dorsal do palatino e o etmóide lateral (57:1). Entretanto, como em Stiassny (1991), a análise de Kullander (1998) não resultou em Cichlinae monofilético, com *Heterochromis* (da África) incluído entre os ciclídeos neotropicais.

Subseqüentemente, estudos moleculares e combinados forneceram resoluções dentro de Cichlinae (Farias *et al.*, 2000; Chakrabarty, 2007; López-Fernández *et al.*, 2005a, 2005b). Análises utilizando dados moleculares (Sparks & Smith, 2004; Smith *et al.*, 2008) resultaram em quatro subfamílias monofiléticas e bem corroboradas, incluindo Cichlinae. Mais recentemente, com base numa análise combinada (dados morfológicos de Kullander, 1998) Smith *et al.* (2008) rearranjaram a sistemática dos Cichlinae dividindo a subfamília em sete tribos: Cichlini, Retroculini, Astronotini, Chaetobranchini, Geophagini, Heroini e Cichlasomatini. Além do suporte molecular, os ciclíneos foram diagnosticados pela presença de uma sutura interdigitada entre o vômer e o parasfenóide (Stiassny, 1991). Assim, a sistemática para os ciclídeos

neotropicais adotada ao longo deste trabalho segue Smith *et al.* (2008), conforme listado abaixo:

Família Cichlidae

Subfamília Cichlinae

Tribo Cichlini

Tribo Retroculini

Tribo Atronotini

Tribo Chaetobranchini

Tribo Geophagini

Sub-tribo Acarichthyina

Sub-tribo Crenicaratina

Sub-tribo Geophagina

Tribo Cichlasomatini

Tribo Heroini

### **O registro fóssil dos ciclídeos**

Ciclídeos fósseis são registrados na África, Europa, América do Sul, América Central e Oriente Médio. Apesar da aparente abrangência, os registros são esparsos e na maioria fragmentários, não justificando a descrição de espécies. Junto com os ciclídeos da Formação Lumbreira, as cinco espécies de *Mahengechromis* do Eoceno (45 Ma) da região de Mahenge, na Tanzânia, constituem os registros mais antigos de ciclídeos. Na tabela 1 estão listados os registros de fósseis identificados como ciclídeos no mundo.

Na América do Sul, os ciclídeos estão registrados no Terciário do Brasil e da Argentina: *Tremembichthys pauloensis* (Schaeffer, 1947) e *T. garciae* Malabarba & Malabarba, 2008 do Oligoceno-Mioceno do Brasil; *Macracara prisca* Woodward, 1939 do Plioceno do Brasil; *Aequidens saltensis* Bardack, 1961 e *Paleocichla longirostrum* (Bardack, 1961) do Mioceno da Argentina; e *Proterocara argentina* Malabarba *et al.*, 2006 do Eoceno da Argentina. Merece menção, também, o primeiro registro de ciclídeo fóssil para as Américas: *Nandopsis woodringi* (Cockerell, 1924), procedente do Haiti (ilha de Hispaniola).

## MATERIAIS E MÉTODOS

### Material

O material descrito foi coletado na Formação Lumbreira, Subgrupo Santa Barbara, Grupo Salta (Fig.1). Está constituído por um único espécime, articulado e quase inteiro, preservado como impressão em vista lateral. A região póstero-ventral do corpo, incluindo as nadadeiras anal e caudal, não ficou preservada. O espécime está depositado na Universidade Nacional de Salta (Salta, Argentina), sob o número CNS-V10026 e, atualmente, encontra-se sob empréstimo no Setor de Paleontologia do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul - PUCRS (Porto Alegre, RS).

### Procedência: Formação Lumbreira

Os sedimentos do Grupo Salta, no noroeste argentino (Fig. 1), alcançam uma espessura de 5.000 metros, possuindo grande importância por sua vasta extensão e pela produção de hidrocarbonetos (Salfity & Marquillas, 1994). Estudos sedimentares e estratigráficos situam o Grupo Salta no intervalo que abrange desde o Cretáceo Inferior até o Paleógeno, cerca de 135 a 23 Ma (Marquillas *et al.*, 2005).

Dentro do Grupo Salta, o Subgrupo Santa Bárbara está formado pelas formações: Lumbreira, Maíz Gordo e Mealla. A Formação Lumbreira é a unidade superior do Grupo Salta, com uma espessura que varia de 300 a 450 metros (del Papa & Salfity, 1999). A idade desta formação foi estabelecida como Eoceno Inferior a Médio (52 a 35 Ma), com base em fósseis (Pascual *et al.* 1981; Babot *et al.*, 2002).

O conteúdo fossilífero inclui palinórfos (Quattrocchio & Volkenheimer, 2000; del Papa *et al.*, 2002), insetos alados das famílias Carabidae e Curculinoidea, além de uma rica paleofauna composta por crocodilos, tartarugas, lagartos, marsupiais, notoungulados e ungulados (Pascual *et al.*, 1981; Goin *et al.*, 1986; Bond & López, 1993; Mulé & Powell, 1998; Babot *et al.*, 2002). Os dados paleontológicos e sedimentológicos obtidos da seção Faja Verde, suportam a interpretação de um ambiente de lago calmo, de baixa-energia, água-doce e circundado por margens de baixo relevo, intensamente vegetadas com inundações esporádicas (Fig. 1D; Malabarba *et al.*, no prelo).



Os restos paleoictiológicos incluem placas dentais de *Lepidosiren paradoxa* (Fernandez *et al.*, 1973) e fragmentos atribuídos a Poeciliidae. Ainda para os mesmos níveis do material aqui estudado, foram recentemente descritos *Proterocara argentina* (Malabarba *et al.*, 2006) e uma nova espécie de *Gymnogeophagus* (Malabarba *et al.* no prelo).

## **Métodos**

Os métodos utilizados para preparação e estudo do material foram os usuais em paleontologia, envolvendo diferentes técnicas para o exame, comparação, ilustração e descrição dos espécimes, conforme descrito abaixo.

**Preparação:** Por ter se preservado como impressão, o espécime fóssil, só necessitou de uma limpeza superficial visando a retirada de excessos de sedimento, sob o microscópio estereoscópico (lupa). Foram utilizados pinceis, agulhas, pinças e pequenas espátulas, com auxílio de álcool, thinner e acetona.

**Estudo e ilustração:** O exame do material foi realizado sob microscópio estereoscópico. Como o fóssil está preservado na forma de impressão, ossos e estruturas anatômicas estão representados em negativo (baixo relevo). Para obtenção do espécime em relevo positivo, foram feitos moldes com borracha de silicone, facilitando a observação e ilustração das estruturas. Na confecção dos moldes foi utilizada borracha de silicone (SQ30), com 2% de catalisador para silicone, aplicada sobre a superfície do fóssil que havia recebido previamente uma camada fina de vaselina para a proteção das estruturas. Por vezes, pulverizou-se cloreto de amônia sobre o fóssil/molde a fim de retirar o brilho evidenciando as estruturas, melhorando a qualidade das observações e fotografias. As ilustrações foram feitas através de câmara clara e fotografias. As fotografias foram obtidas usando uma câmera digital Nikon.

Nas descrições, as medições foram feitas com paquímetro e registradas com precisão de décimos de milímetros (Fig. 2). Contagens e medidas seguem Reis & Malabarba (1988) e Casciotta & Arratia (1993a). As medidas da cabeça e do corpo estão apresentadas como porcentagens do comprimento padrão (CP) e porcentagem do comprimento da cabeça (CC) nas tabelas. Nas contagens dos raios das nadadeiras, os espinhos são indicados por números romanos maiúsculos e os raios moles por algarismos arábicos.

A nomenclatura osteológica segue Reis & Malabarba (1988). A terminologia, medidas e ângulos adotados para a descrição das mandíbulas seguem Casciotta & Arratia (1993a). O termo *coulter* área, utilizado na descrição, é aquele apresentado por Casciotta & Arratia (1993a) para indicar a região retangular do ângulo-articular.

Exemplares fósseis e recentes, do acervo do MCT-PUCRS, foram utilizados para fins comparativos. Os exemplares modernos utilizados são preparados via seca ou diafanizados e corados, para observação de estruturas.

### **Metodologia cladística**

A posição filogenética de CNS-V10026 é discutida com base na hipótese proposta por Kullander (1998), que inclui 50 taxons modernos de ciclídeos e 91 caracteres. CNS-V10026 foi adicionado a matriz de Kullander (1998) através do programa Winclada e analisado usando TNT 1.1 via Traditional Search TRB, utilizando caracteres não ordenados. A análise resultou em três árvores igualmente parcimoniosas: 735 passos, CI 20, RI 50.

### **Material comparativo examinado**

**Exemplares fósseis:** *Macracara prisca* DGM 22-P, *Tremembichthys pauloensis* UNG-T006, UNG-T001, DGM 3-P, DGM 841-P, *Proterocara argentina* CNS-V10020, *Tremembichthys garciae* UNG 2T-148.

**Exemplares recentes:** *Australoheros facetum* MCP 23791, *Geophagus sp.* MCP 10318, *Crenicichla punctata* MCP 13187, *Gymnogeophagus meridionalis*, MCP 14767, MCP 16120, MCP 10002.

### **Abreviaturas utilizadas no texto e nas figuras**

aa: ângulo-articular

CC: comprimento da cabeça

cl: cleitro

co: coracóide

CP: comprimento padrão

cso: crista supra-occipital

de: dentário

fcm: forame do canal mandibular

if: infraorbitais  
io: interopercular  
la: lacrimal  
ma: maxilar  
op: opercular  
pm: pré-maxilar  
pop: pré-opercular  
ppc: pós-cleitro proximal  
prp: processo primordial  
qu: quadrado  
ra: retroarticular  
rd: radiais  
sc: escápula  
sn: supraneurais  
so: subopercular

## SISTEMÁTICA

PERCIFORMES Bleeker, 1859

CICHLIDAE Bonaparte, 1840

CICHLINAE Bonaparte, 1840 (*sensu* Smith *et al.*, 2008)

HEROINI Kullander, 1998 (*sensu* Smith *et al.*, 2008)

† Gen. nov.

**Espécie-tipo:** † Gen. nov. sp. A, nov. sp.

**Diagnose:** Ciclídeo pequeno, 54 mm CP, com corpo alto, de formato moderadamente discóide, distinguível de todos os outros Heroini pela seguinte combinação de caracteres: boca subterminal; ramos ascendente e dentífero do pré-maxilar com mesmo comprimento; ramo dentífero com dentes ao longo de todo o bordo oral; mandíbula inferior com dois dentes anteriores caniniformes, grandemente aumentados, recurvados, com segunda cúspide menor interna; 2º e 3º infraorbitais separados; canal mandibular com cinco forames; dois supraneurais; vértebras 10A+13C; nadadeira dorsal XI + 12.

† Gen. nov. sp. A, nov. sp.

(Figs. 3-9)

**Holótipo:** CNS-V10026, impressão em vista lateral de um indivíduo articulado.

**Localidade e idade:** Alemanha, noroeste da Argentina, nível Faja Verde II, Formação Lumbra, Eoceno inferior (~ 45 Ma)

**Diagnose:** Como para o gênero.

## DESCRIÇÃO

### **Estado de preservação**

O espécime CNS-V10026 apresenta-se articulado e fossilizado como impressão em vista lateral (Fig. 3). Apesar de o crânio ter se preservado, a má qualidade da preservação dificulta a identificação e detalhamento anatômico da maior parte dos elementos ósseos. Adicionalmente, a impressão de escamas esconde ou confunde a anatomia dos ossos. A região pósterio-ventral do corpo, incluindo as nadadeiras anal e caudal, não ficou preservada.

### **Forma geral do corpo**

Medidas e contagens estão apresentadas na Tabela 2. Ciclídeo pequeno e de altura moderada, com um comprimento padrão (estimado) de 54,00 mm e com a maior altura do corpo alcançando 25,84 mm. O contorno dorsal da cabeça é curvado desde o focinho até o início da crista supra-occipital, deste ponto até o pedúnculo caudal o contorno é arqueado. O contorno ventral do corpo é levemente curvado, desde a região anterior do dentário até a inserção da nadadeira pélvica. O crânio é mais alto (21,53 mm) do que longo (17,08 mm), com um focinho arredondado em vista lateral e com a boca terminal e curta (Fig. 4).

### **Crânio**

**Neurocrânio:** No neurocrânio a preservação é particularmente pobre, dificultando a interpretação da maior parte dos ossos. A região ântero-ventral do vômer está preservada e apresenta contorno arredondado e a superfície tem aspecto esponjoso. Pouco do frontal ficou preservado, porém o contorno da órbita é bem pronunciado, e pode-se observar que se sutura ântero-ventralmente com o etmóide lateral, e dorsalmente com o supra-occipital. A crista supra-occipital é moderadamente elevada com a margem posterior levemente côncava, quase reta. Parte do trajeto da linha lateral no neurocrânio pode ser observada no frontal e no supra-occipital. A crista parietal é baixa e se inicia na região posterior do frontal, junto ao poro da linha lateral neurocranial 3, se estendendo ao longo do parietal e epiótico. Ao todo são observados três poros da linha lateral no crânio. Dentro da órbita, é visível uma projeção arredondada correspondente ao etmóide lateral (Fig. 4).

Na região mais anterior do teto craniano, há a impressão de uma protuberância arredondada (corcova), aparentemente recoberta com escamas pequenas. Apesar de que a qualidade da preservação não permite uma identificação mais definitiva desta estrutura, é provável que se trate de corcova nuchal (nuchal hump), bastante comum em ciclídeos machos em época de reprodução.

**Série circunorbital:** Apenas o contorno da metade posterior do lacrimal é visível, sugerindo uma forma aproximadamente quadrada, com o canto dorso-posterior projetado em ponta, se sobrepondo ao infraorbital 2 e parte do 3. São visíveis apenas dois dos poros do canal sensorial. Posteriormente ao lacrimal, há quatro infraorbitais (Fig. 4). Os infraorbitais 2 e 3 são distintos, aproximadamente tubulares e estão levemente deslocados. Os infraorbitais 4 e 5 estão levemente deslocados em direção posterior, são delgados e de formato tubular.

A órbita está levemente distorcida, apresentando uma forma levemente oval, com o diâmetro vertical (6,01 mm) maior do que o horizontal (5,06 mm).

**Mandíbulas e suspensório:** A boca é terminal e curta (Fig. 5). O pré-maxilar se encontra preservado em vista lateral, sendo robusto e alongado com o ramo ascendente ultrapassando a metade da órbita. Os ramos ascendente (5,88 mm) e dentífero (5,99 mm), possuem aproximadamente o mesmo comprimento, com a confluência formando um ângulo de 97°. A largura do ramo ascendente é 27% da altura, com um processo articular levemente distinto. O ramo dentífero é levemente curvado ventralmente e possui dentes implantados ao longo de toda a extensão do bordo oral. Alguns dentes, pequenos e cônicos, ficaram preservados na porção mais anterior e posterior do ramo dentífero do pré-maxilar, atestando a presença dos dentes ao longo de todo o comprimento; pode ser observado ainda, na metade anterior do bordo oral a impressão de alvéolos dispostos, aparentemente, em três fileiras (Fig. 5b).

O dentário é curto e alto, com a porção póstero-dorsal (processo coronóide) recoberta pelo maxilar. Ficaram preservadas impressões de cinco dentes no bordo oral. Os dois mais anteriores, próximos a sínfise, são bem maiores (0,49 a 1,13 mm), caniniformes, levemente recurvados, e apresentando uma pequena cúspide acessória na face interna (lingual). Posteriormente, após o segundo dente cônico, há um dente bem menor, com ápice aparentemente triangular (tricuspidado?) e espatulado. Na sequência, parece haver a impressão de outros dentes similares,

provavelmente tratando-se de uma fileira mais interna de dentes. A presença de caninos aumentados na fileira externa de dentes mandibulares, com grande diferenciação de tamanho para as fileiras internas é exclusivo dos heroínes entre os ciclídeos neotropicais (Kullander, 1996). O canal sensorial percorre ventralmente o dentário apresentando cinco poros: um anterior, três na região medial do osso e um na margem posterior, junto ao forame do canal no ângulo-articular. O ângulo-articular é mais alto (4,73 mm) do que longo (4,16 mm), com o processo primordial largo e levemente inclinado para frente. A *coulter* área é praticamente quadrada, quase tão alta (2,16 mm) quanto larga (2,18 mm). O trajeto do canal mandibular no ângulo-articular é levemente oblíquo e podem ser observados os dois poros. O retroarticular é de formato aproximadamente retangular, formando quase totalmente o bordo ventral da *coulter* área.

O hiomandibular é expandido dorsalmente e recurvado sobre a extremidade dorsal do pré-opércular, se sutura ventralmente ao mesopterigóide e apresenta uma crista vertical bem pronunciada. O quadrado é triangular, com o bordo ventral levemente curvo acompanhando o ramo horizontal do pré-opércular. O côndilo de articulação com o ângulo-articular é robusto e arredondado.

**Aparelho opercular:** O pré-opércular é estreito, em forma de “L”, com o ramo horizontal bem mais curto do que o ramo vertical, os dois formam um ângulo aproximadamente reto (Fig. 6a). O canal sensorial, que percorre o osso longitudinalmente, apresenta um total de 6 poros: dois terminais e quatro mediais. O opercular tem formato trapezoidal com o bordo ventral reto e inclinado. O canto póstero-ventral é arredondado e há impressões de grandes escamas ciclóides por toda a superfície. O subopercular é estreito e alongado, acompanhando o bordo ventral do opercular. O processo anterior ascendente, que se projeta entre o opercular e o pré-opércular, é alongado. Assim como o opercular, o subopercular está recoberto por escamas ciclóides grandes e alinhadas (Fig. 6b). O interopercular é ovalado, se estreitando na direção anterior e terminando em ponta. Todos os elementos do aparelho opercular têm as superfícies e margens lisas.

### **Vértebras e supraneurais**

A coluna vertebral é reta, atingindo no nono espinho da nadadeira dorsal a maior altura do corpo. A região mais posterior do peixe não ficou preservada, devido a isso

as últimas vértebras não são observadas. Foram contadas 20 vértebras, 10 abdominais e 10 caudais, e estima-se que três vértebras caudais não teriam se preservado (correspondendo ao pedúnculo caudal), perfazendo o total de 23 vértebras, 10A+13C. As vértebras pré-caudais possuem centros mais longos e espinhos neurais mais fortes e inclinados posteriormente do que as vértebras caudais. O primeiro espinho neural se projeta entre o segundo e o terceiro pterigióforo da nadadeira dorsal.

Dois supraneurais estão posicionados entre a crista supra-occipital e o primeiro pterigióforo dorsal (Fig. 7). Estes são estreitos, alongados e paralelos, sendo que o posterior é levemente inclinado e mais longo do que o anterior. Não há espinhos neurais associados aos supraneurais.

### **Cintura e nadadeira peitoral**

Grande parte da nadadeira e cintura peitoral encontra-se preservada (Fig. 8). Partes do pós-temporal e do extraescapular proximal (medial) são visíveis na região dorsal da cintura, junto ao neurocrânio. O cleitro contorna posteriormente o opercular e ventralmente o subopercular, terminando anteroventralmente em ponta. Logo acima da inserção da nadadeira peitoral, o cleitro apresenta um entalhe de onde se projeta, posteriormente, uma lâmina para articulação do pós-cleitro proximal. Somente parte do pós-cleitro proximal é visível, sendo bem curto e seguido pelo pós-cleitro distal, que é delgado e termina em ponta. Ambos os pós-cleitros estão parcialmente cobertos pelos raios da nadadeira peitoral. A escápula e o coracóide estão parcialmente preservados, articulados entre si e aos radiais da nadadeira peitoral. Os quatro radiais possuem formato aproximadamente retangular e estão preservados entre o coracóide e os raios da nadadeira. A nadadeira peitoral tem 12 raios moles, e a julgar pela parte preservada seu contorno seria arredondado.

### **Cintura e nadadeira pélvica**

Os basipterígio de ambas as nadadeiras pélvicas estão presentes. Trata-se de um osso robusto, de formato triangular, medindo 5,88 mm. A extremidade proximal está coberta pela porção ventral do cleitro e não é visível. Na extremidade distal, o osso pélvico é expandido para articulação, com o espinho e os cinco raios da



nadadeira pélvica. A articulação do basipterígio com o espinho é robusta e bem marcada. A nadadeira pélvica apresenta um espinho e cinco raios moles (Fig. 9).

### **Nadadeira dorsal**

A nadadeira dorsal está totalmente preservada, com 11 espinhos e 12 raios moles. A base da porção com espinhos é mais longa (14,90 mm) do que a base da porção com raios moles (12,05 mm), e as duas são contínuas entre si. Os primeiros quatro espinhos apresentam um aumento gradual de tamanho, que nos seguintes se mantém igual; exceto no último onde o aumento é mais nítido. Os três primeiros pterigióforos são aproximadamente do mesmo tamanho, do quarto em diante há uma diminuição do comprimento. A superfície e as margens dos espinhos são lisas.

### **Escamas**

Impressões de escamas ciclóides estão presentes por praticamente todo o corpo, impedindo a visualização dos detalhes anatômicos dos ossos. Escamas ciclóides, de diferentes tamanhos, são visíveis sobre o opercular, subopercular e em várias regiões do pós-crânio, incluindo a região meio-dorsal do corpo junto ao segmento anterior da linha lateral, a região ao redor da nadadeira peitoral e a região junto à parte mais posterior da nadadeira dorsal. Parte da escamação visível esta representada na figura 3C.

### **Linha lateral**

Como é típico em ciclídeos, a linha lateral é dividida em dois segmentos: dorsal (anterior) e ventral (posterior). O segmento anterior da linha lateral inicia no crânio, junto ao supracleito, e ascende em direção posterior, lateralmente no corpo, terminando na altura da quarta vértebra caudal. O trajeto do segmento ventral (posterior) começa na sexta vértebra caudal e segue junto à coluna vertebral até entrar na nadadeira caudal. Pelo trajeto preservado no fóssil (Fig. 3C) não há encontro ou sobreposição entre os segmentos.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### Comparação com outros ciclídeos fósseis

Os ciclídeos, com já dito antes, apresentam um fraco registro fóssil se comparado a sua diversidade atual. No âmbito da América do Sul, os registros de ciclídeos fósseis estão restritos a seis espécies descritas (vide introdução) pertencentes a cinco gêneros. Como estas espécies não foram incluídas na matriz para a análise filogenética realizada, e visando facilitar a identificação de fósseis de ciclídeos (frequentemente representados por partes de indivíduos), as características que as distinguem de CNS-V10026 são listadas abaixo.

O gênero *Tremembichthys* (Silva Santos & Santos, 1993) foi criado para incluir *Aequidens pauloensis* (Schaeffer, 1947) da Formação Tremembé, Oligoceno-Mioceno de São Paulo, Brasil. Recentemente, foi descrita uma nova, *T. garciae* Malabarba & Malabarba, 2008, para a Formação Entre-Córregos, bacia de Aiuruoca, Eoceno-Oligoceno do sul de Minas Gerais. Com base em uma análise filogenética incluindo as duas espécies, Malabarba & Malabarba (2008) posicionam *Tremembichthys* entre os ciclasomatídeos e apresentam uma diagnose do gênero com características que permitem diferenciá-lo facilmente de CNS-V10026: número de raios da nadadeira dorsal (XV + 16 *versus* XI + 12 em CNS-V10026); 29-31 vértebras *versus* 23 (estimado) em CNS-V10026; primeiro espinho neural inserido entre o segundo supraneural e o primeiro pterigióforo dorsal (em CNS-V10026 ele se insere entre o segundo e o terceiro pterigióforo dorsal). Existem ainda outras diferenças na mandíbula inferior, como a detalhes anatômicos da *coulter* área e tamanho dos dentes (vide discussão abaixo).

*Aequidens saltensis* e *Acaronia longirostrum* foram descritos por Bardack (1961) para os sedimentos miocênicos da Província de Salta, na Argentina. De acordo com Casciotta & Arratia (1993b:199) o material tipo de ambas as espécies está perdido. Apesar da descrição e ilustração fornecidas por Bardack (1961) não permitirem uma comparação mais detalhada, *Aequidens saltensis* pode ser diferenciado de CNS-V10026 pelas seguintes características: número de vértebras (27-28 *versus* 23 em

CNS-V10026), número de raios da nadadeira dorsal (XIII + 13 *versus* XI + 12 em CNS-V10026); número de raios da nadadeira peitoral (13-14 *versus* 11 em CNS-V10026); forma da *coulter* área retangular (segundo Casciotta & Arratia, 1993b:220), diferente de CNS-V10026 onde esta é de formato quadrado. Kullander (1983:318) sugere uma possível inclusão de *A. saltensis* entre os Geophagine.

Casciotta & Arratia (1993b), com base em novos espécimes das províncias de Salta e Catamarca, Criaram o gênero *Palaeocichla*, transferindo *Acaronia longirostrum* para este, redescrivendo a espécie. Baseados em uma análise filogenética dos ciclídeos neotropicais, incluindo formas recentes e fósseis, sugerem uma relação de grupo irmão entre os gêneros *Palaeocichla* e *Cichla*. *Palaeocichla longirostrum* pode ser distinguida de CNS-V10026 pelas seguintes características: forma do corpo alongada; número de vértebras (31-32 *versus* 23 em CNS-V10026); número de raios da nadadeira dorsal (XII + 14 *versus* XI + 12 em CNS-V10026); número de raios da nadadeira peitoral (16 *versus* 11 em CNS-V10026); processo dentígero do pré-maxilar maior do que o processo ascendente, enquanto que em CNS-V10026 são do mesmo tamanho.

*Macracara prisca* Woodward, 1939 foi descrito a partir de dois espécimes coletados nas camadas Nova Yorque, aflorantes nas margens do rio Parnaíba, no estado do Maranhão. Estudos palinológicos (Lima, 1991 e Dino *et al.*, 2006) indicam uma idade pliocênica para estes sedimentos, que provavelmente se depositaram em um meandro abandonado do próprio rio Parnaíba. A espécie já foi considerada geophagine e retroculini (Kullander, 1983; Frickhinger, 1995) mas é necessário um estudo completo e redescrição antes de relacioná-la a qualquer táxon. *Macracara prisca* pode ser diferenciada de CNS-V10026 pelas seguintes características: número de vértebras (36 *versus* 23 em CNS-V10026); número de raios da nadadeira peitoral (10 *versus* 11 em CNS-V10026) e pelo número de raios da nadadeira dorsal (XVI + 10 *versus* XI + 12 em CNS-V10026).

*Proterocara argentina* Malabarba *et al.*, 2006 e CNS-V10026 são ambos procedentes do mesmo nível Faja Verde II da Formação Lumbreira. *Proterocara argentina* pode ser diferenciada de CNS-V10026 pelas seguintes características: número de vértebras (28 = 9 abdominais + 19 caudais *versus* 23 = 10 abdominais + 13 caudais); número de raios moles da nadadeira peitoral (14 *versus* 12 em CNS-V10026); altura do corpo (41,30% CP *versus* 47,85% CP em CNS-V10026); distância

pré-anal (75,10% CP *versus* 69,57% CP em CNS-V10026); comprimento da nadadeira pélvica (20,50% CP *versus* 16,91% CP em CNS-V10026); o primeiro espinho neural se projeta entre o primeiro e o segundo pterigióforo da nadadeira dorsal, enquanto que em CNS-V10026 o espinho neural se projeta entre o segundo e o terceiro pterigióforo; comprimento dos processos ascendente (28,50% CC *versus* 34,53% CC em CNS-V10026) e dentígero (25,30% CC *versus* 35,07% CC em CNS-V10026) do pré-maxilar; forma da *coulter* área retangular (mais alta do que longa), enquanto que em CNS-V10026 é quadrada.

*Nandopsis woodringi* (Cockerell, 1924) foi descrito originalmente como *Cichlasoma* com base em um único espécime proveniente da localidade de Las Cahobas, Mioceno do Haiti (Chakrabarty, 2006). Recentemente, Chakrabarty (2006) re-examinou o fóssil e reconheceu apomorfias que permitem incluí-lo em *Nandopsis*, um gênero de Heroíni endêmico das Antilhas: cúspides linguais nos dentes orais e quatro espinhos na nadadeira anal. O heroíni fóssil de Lumbrera pode ser distinguido daquele das Antilhas por um crânio mais arredondado com boca subterminal e mandíbulas desiguais em tamanho (mandíbula inferior menor). Os dois gêneros se diferenciam ainda pelas contagens do número de vértebras (10A + 13C=23-24 em CNS-V10026 *versus* 12A + 16-17C=28-29 em *N. woodringi*); e de raios na nadadeira dorsal (XI + 12 em CNS-V10026 *versus* XIV + 10 em *N. woodringi*).

### **Aspectos ecomorfológicos**

A ecomorfologia é o campo que estuda a relação entre morfologia funcional e desempenho ecológico (Winemiller *et al.*, 1995). Acredita-se que uma determinada morfologia indicaria um ajuste a uma dada dimensão do nicho ecológico, possibilitando inferências acerca da distribuição ou hábitos tróficos.

A diversificação do aparato mandibular oral têm sido apontado como um elemento chave no sucesso dos ciclídeos, permitindo a evolução de especializados modos de alimentação (Albertson & Kocher, 2001). Massivos estudos (quase exclusivamente em ciclídeos africanos) têm abordado a morfologia funcional deste aparato, identificando 3 maneiras básicas dos ciclídeos captarem alimento: sugador (*suction*), quando a presa é sugada para dentro da cavidade bucal; cortador (*biting*), quando os dentes orais são usados de várias maneiras na obtenção do alimento; e “*ram feeding*”, quando o predador abre a boca e simplesmente engole a presa. Estes

três hábitos podem ser inferidos a partir da morfologia funcional do crânio do ciclídeo (Liem, 1991).

Assim, com base em aspectos morfológicos dos elementos esqueléticos das mandíbulas em CNS-V10026, podemos inferir sobre seu hábito alimentar. Os mordedores são caracterizados por um crânio de perfil alto, crista supraoccipital evidente, região pré-orbital abreviada e vomer verticalizado como ocorre em CNS-V10026. A mandíbula inferior é curta e robusta, com um processo primordial relativamente alto e situado próximo ao processo coronóide; a faceta articulatória para o quadrado é curta sem processo posterior evidente indicando uma maior força de transmissão do adutor mandibular e, conseqüentemente, uma mordida mais forte (Albertson & Kocher, 2001).

No pré-maxilar, a transmissão da força de mordida é otimizada pelo encurtamento do ramo ascendente e aumento do ângulo  $\alpha$  (formado pela junção dos ramos ascendente e dentígero), quanto mais obtuso for o ângulo, maior a força transmitida durante a mordida (Otten, 1983). No fóssil de Lumbrera, o ramo ascendente tem o mesmo tamanho do dentígero e o ângulo  $\alpha$  é levemente obtuso ( $97^\circ$ ), sugerindo também um hábito cortador. Nos sugadores este ângulo é agudo, projetando o pré-maxilar para frente.

Assim, ao compararmos as características de CNS-V10026 com aquelas apresentadas por Albertson & Kocher (2001), percebemos que apesar da ausência de informações, o novo gênero pode ser considerado como tendo um hábito cortador na obtenção de alimentos. Assim, o modo cortador associado a uma boca sub-terminal inferior, permitiria a CNS-V10026 se alimentar enquanto nadando quase em paralelo com o substrato. Com isto, poderia se alimentar em habitats rasos, sob a ação de ondas, onde a competição heteroespecífica é menor.

### **Posição filogenética de CNS-V10026**

Em estudos sistemáticos de ciclídeos modernos são utilizados caracteres de cunho anatômico, fisiológico, ecológico, biológico histológico e genético. Em fósseis, o estudo sempre é mais limitado, quer seja pelo tamanho da amostra, muitas vezes não mais do que um exemplar, quer seja pela qualidade de preservação, se limitando muitas vezes a restos dispersos, que só permitem a identificação dos elementos e o registro do grupo. O material aqui descrito apresenta uma preservação que possibilita

a identificação de diversas estruturas anatômicas, cujas características servem de base para a designação de uma nova espécie.

Os ciclídeos são, atualmente, reconhecidos através de nove sinapomorfias (vide introdução), cinco delas correspondendo a tecidos moles e as quatro restantes, a estruturas muito delicadas, tais como microbranquiospinhos ou outros elementos branquiais, que tem pouca ou nenhuma chance de fossilizar. A impossibilidade de verificar essas sinapomorfias no material fóssil torna difícil identificar o espécime CNS-V10026 como ciclídeo em um contexto filogenético. Entretanto, segundo Ax (1987), a combinação de caracteres primitivos, ou primitivos e derivados, pode ser usada na identificação de grupos taxonômicos. Partindo desta premissa, identificamos o espécime fóssil aqui descrito como um ciclídeo, com base em uma combinação de caracteres generalizados, como a forma do corpo, das nadadeiras e das mandíbulas. Outros caracteres de ocorrência mais restrita, que definem agrupamentos internos dentro da família, como número de supraneurais, número de poros no canal lateral do pré-opercular e do dentário e, principalmente, detalhes anatômicos das mandíbulas são mais facilmente preserváveis e puderam ser reconhecidos no fóssil.

Análises filogenéticas de ciclídeos têm sido realizadas com base em dados morfológicos (Cichocki, 1976; Stiassny, 1991; Casciotta & Arratia, 1993b; Kullander, 1998; Landim, 2007), moleculares (Farias *et al.*, 1999; Sparks & Smith, 2004; López-Fernández *et al.*, 2005a) e ambos (“total evidence”; Farias *et al.*, 2000; López-Fernández *et al.*, 2005b; Smith *et al.*, 2008). Estas análises reconhecem um clado monofilético para os ciclídeos neotropicais com diferenças nos agrupamentos internos e linhagens basais. As análises combinadas (molecular + morfológico) abrangendo toda a família (Farias *et al.*, 2000; Smith *et al.*, 2008) usam a matriz de dados morfológicos apresentada por Kullander (1998) por ser a mais inclusiva disponível, em termos de número de táxons e caracteres.

Assim, a posição filogenética de CNS-V10026 foi analisada com base na matriz apresentada por Kullander (1998), que inclui 50 táxons modernos de ciclídeos e 91 caracteres. CNS-V10026 foi adicionado a matriz no programa Winclada e analisado usando TNT 1.1 via *Traditional Search* TRB, com caracteres não ordenados. Somente 22 caracteres e estados (entre parênteses) foram codificados para CNS-

V10026: 38(1), 39(1), 40(0), 41(1), 42(0), 43(0), 45(0), 46(0), 47(1), 48(0), 63(1), 64(1), 65(1), 66(0), 67(1), 69(0), 70(2), 73(0), 79(0), 84(1), 85(1), 87(0).

A análise resultou em três árvores igualmente parcimoniosas: 735 passos, CI 20, RI 50, que diferem apenas no arranjo interno da Tribo Geophagini (Fig. 10). Como em Kullander (1998), *Crenicichla* é grupo-irmão de *Cichla* e o gênero africano *Heterochromis* está posicionada entre os ciclídeos neotropicais (contra Farias *et al.*, 1999, 2000; Sparks & Smith, 2004; Smith *et al.*, 2008). Estes aspectos mais gerais da árvore, referentes as relações entre os ciclídeos, fogem ao escopo do trabalho e não serão discutidos aqui. CNS-V10026 ficou posicionado na subfamília Cichlinae, tribo Heroini.

Das seis sinapomorfias que suportam a Subfamília Cichlinae em nossa análise (3:1, 14:2, 37:1, 57:1, 63:1, 64:2), apenas duas podem ser verificadas em CNS-V10026: processo articular do ramo ascendente pré-maxilar levemente diferenciado (63:1); e ramo ascendente mais longo que o dentígero (64:2). CNS-V10026 apresenta uma reversão do car. 64 com os ramos ascendente e dentígero medindo aproximadamente mesmo tamanho. As sinapomorfias listadas por Kullander (1998, 2:1, 37:1, 57:1) e Smith *et al.* (2008, 37:1) para o mesmo agrupamento não fossilizaram e, portanto, não é possível verificá-las.

A Tribo Heroini está suportada por cinco sinapomorfias (43:1, 49:1, 52:2, 60:1 e 82:1) das quais apenas uma ficou preservada em CNS-V10026: infraorbitais 2 e 3 tubulares, sem expansões ventrais (43:0). Nenhuma das sinapomorfias definidas por Kullander (1998, 49:1, 54:2, 59:1, 82:1) e Smith *et al.* (2008, 54:2, 59:1, 82:1) ficaram preservadas em CNS-V10026. De acordo com Kullander (1996) a presença de caninos aumentados nas mandíbulas orais, com uma grande diferença de tamanho para os demais dentes, como ocorre no fóssil, não é vista em nenhum outro ciclídeo Neotropical, sendo considerada uma sinapomorfia dos Heroini.

Entre os heroines, CNS-V10026 está posicionado nas três árvores no clado com *Heroina*, *Australoheros* (ex-“*Cichlasoma*” *facetum* grupo), *Pterophyllum*, *Symphysodon*, *Mesonauta*, *Heros* e *Uaru*. Este agrupamento de corpo alto (“deep-bodied clade”) já recuperado em estudos prévios (Farias *et al.*, 2000; Sparks & Smith, 2004; mas veja Farias *et al.*, 2001; Concheiro-Pérez *et al.*, 2007; Řičan & Kullander, 2008), está definido por duas sinapomorfias: cúspides linguais nos dentes anteriores (65:1); e vértebras com hipoapófises longas, co-ossificadas distalmente (77:2). A

sinapomorfia 77(2) não pode ser visualizada e sua presença é assumida pela análise. Neste clado, CNS-V10026 está posicionado basalmente como grupo-irmão dos demais heroines de corpo-alto: *Australoheros*, *Heroína*, *Symphysodon*, *Pterophyllum*, *Mesonauta*, *Heros* e *Uaru*. Devido, principalmente, a não preservação das sinapomorfias, mas também a falta de definição dos gêneros em Heroíni, não é possível relacionar CNS-V10026 mais proximamente a nenhum dos gêneros neste clado. *Australoheros* foi definido recentemente (Řičan & Kullander, 2006) e inclui 18 espécies distribuídas nas drenagens das bacias Paraná-Paraguay e Uruguay (Řičan & Kullander, 2006, 2008; Ottoni *et al.*, 2008; Ottoni & Costa, 2008). Comparada ao demais heroines, a distribuição geográfica de CNS-V10026 é a mais ampla e austral, atingindo ao oeste o sopé dos Andes na Argentina. Assim, a relação entre CNS-V10026 e *Australoheros* é tentadora, porém os dois gêneros se diferenciam no número de espinhos na nadadeira dorsal (XV-XVII em *Australoheros* versus XII em CNS-V10026); de vértebras (13A + 13-14C em *Australoheros* versus 10+13-14 em CNS-V10026); e de forames do canal mandibular (quatro em *Australoheros* versus cinco em CNS-V10026). Ainda, a despeito da distribuição, o gênero *Australoheros* é mais proximamente relacionado aos heroines mesoamericanos e das Antilhas do que a maioria dos sul-americanos (Řičan & Kullander, 2008:2).

A análise definiu três autapomorfias para o fóssil: 2º e 3º infraorbitais separados (42:0); canal mandibular com 4 aberturas (45:0); e ramos ascendente e dentífero do pré-maxilar com mesmo comprimento (64:1). Entre os Heroíni, somente CNS-V10026 e *Thorichthys* (Kullander, 1996) apresentam cinco forames no canal mandibular.



## CONSIDERAÇÕES FINAIS

O espécime aqui descrito é o único representante de seu táxon e, pelas limitações impostas pelo modo de fossilização, todos os caracteres observáveis são aqueles disponíveis em uma impressão em vista lateral. Apesar da limitada informação, os caracteres reconhecidos são suficientes para diagnosticar o fóssil como uma nova espécie e posicioná-lo entre os heroines. Tratando-se de um ciclídeo, e em particular de um Heroini, esta limitação ainda se associa a uma extensa diversificação, uma sistemática caótica e diagnósticos baseados pesadamente em coloridos, que obviamente não se preservam. Assim, as poucas sinapomorfias genéricas preserváveis, não são reconhecidas em CNS-V10026, impedindo relacioná-lo com segurança a algum gênero já descrito. Em vista do exposto, o espécime fóssil é atribuído a um novo gênero e espécie. No futuro, a coleta de novos exemplares, poderá completar as lacunas nesta descrição e permitir determinar com precisão suas relações de parentesco.

A despeito das incertezas das relações intragenéricas, o reconhecimento deste fóssil entre os heroines, associado aos geofagines já descritos para a mesma formação (Malabarba *et al.*, 2006, no prelo; Smith *et al.*, 2008), evidencia uma grande diferenciação da família já no Eoceno inferior (49 Ma). Isto reforça a hipótese de que a origem dos ciclídeos teria ocorrido ainda no Cretáceo, sendo o grupo consideravelmente mais antigo que o sugerido previamente (Stiassny, 1991; Sparks & Smith, 2004, 2005, Smith *et al.*, 2008).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albertson, R. C. & T. D. Kocher. 2001. Assessing Morphological Differences in an Adaptive Trait: A Landmark-Based Morphometric. *Journal of Experimental Zoology* 289:385-403.
- Arambourg, C. 1943. Contribution à l'étude géologique et paléontologique do basin du Lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo, 1932-1933, 1:157-230.
- Avinimelech, M. & H. Steinitz. 1951. On fish-remains in the continental Neogene of the Jordan Valley (Israel). *Eclogae geologicae Helveticae* 44:444-447.
- Ax, P. 1987(ed.). *The phylogenetic system. The systematization of organisms on the basis of their phylogenesis.* John Wiley & Sons. New York, 340 pp.
- Babot, M. J., J. E. Powell & C. de Muizon. 2002. *Callistoe vincei*, a new Proborhyaenidae (Borhyaenoidea, Metatheria, Mammalia) from the early Eocene of Argentina. *Geobios* 35:615-629.
- Bauzá Rullán, J. 1958. Contribución al conocimiento de los otolitos de peces. *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural, Sección Geológica* 55:187-195.
- Bardack, D. 1961. New Tertiary teleosts from Argentina. *American Museum Novitates* 2041:1-27.
- Bonaparte, C. L. 1840. *Prodromus Systematis Ichthyologiae.* *Nuovi Annali delle Scienze naturali, Bologna* 4:181-196.

- Bond, M. & G. López. 1993. El primer Notohippidae (Mammalia, Notoungulata) de la formación Lumbreira (Grupo Salta) del noroeste argentino—consideraciones sobre la sistemática de la familia Notohippidae. *Ameghiniana* 30:59-68.
- Carnevale, G., C. Sorbini & W. Landini. 2003. *Oreochromis lorenzoi*, a new species of Tilapiine cichlid from the Late Miocene of central Italy. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:508-516.
- Casciotta, J. & G. Arratia. 1993a. Jaws and teeth of American cichlids (Pisces: Labroidei). *Journal of Morphology* 217:1-36.
- Casciotta, J. & G. Arratia. 1993b. Tertiary cichlid fishes from Argentina and reassessment of the phylogeny of New World Cichlids (Perciformes:Labroidei). *Kaupia* 2:195-240.
- Chakrabarty, P. 2006. Taxonomic status of the Hispaniolan Cichlidae. Occasional papers of the museum of Zoology 737:1-17.
- Chakrabarty, P. 2007. A morphological phylogenetic analysis of middle american cichlids with special emphasis on the section '*Nandopsis*' *sensu* Regan. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan* 198:1-31.
- Cichocki, F. P. 1976. Cladistic history of cichlid fishes and reproductive strategies of the american genera *Acarichthys*, *Biotodoma* and *Geophagus*. Vol. I. Unpublished PhD dissertation, Univ. Michigan. Ann Arbor.
- Cockerell, T. D. A. 1924. A fossil cichlid fish from the Republic of Haiti. *Proceedings of the United States National Museum* 63:1-2.
- Concheiro Pérez, G. A., O. Říčan, G. Ortí, E. Bermingham, I. Doadrio & R. Zardoya. 2007. Phylogeny and biogeography of 91 species of heroine cichlids (Teleostei: Cichlidae) based on sequences of the cytochrome *b* gene. *Molecular phylogenetics and Evolution* 43:91-110.

- del Papa, C. E. & J. A. Salfity . 1999. Non-marine Paleogene sequences, Salt Group, Northwest Argentina. *Acta Geológica Hispánica* 34:105-122.
- del Papa, C. E., V. García, & M. Quattrocchio. 2002. Sedimentary facies and palynofacies assemblage in Eocene perennial lake, Lumbrera Formation, northwest Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 15:553-569.
- del Papa, C. E. 2006. Estratigrafía y paleoambientes de la Formación Lumbrera, Grupo Salta, noroeste argentino. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 61:313-327.
- Dino, R., M. J. Garcia, L. Antonioli & M. R. Lima. 2006. Palinoflora das Camadas Nova Iorque, registro sedimentar do Plioceno na Bacia do Parnaíba (Maranhão). In: J.A. Perinotto; I.C. Lino; A.R. Saad; M.L. Etchebehere & N. Morales (eds.) *Boletim do VII Simpósio do Cretáceo do Brasil, UNESP*, p. 42.
- Eschmeyer, W. N. & Fricke, R. (eds.) *Catalog of Fishes electronic version (updated 2 July 2009)*. <http://research.calacademy.org/ichthyology/catalog/fishcatsearch.html>
- Farias, I. P., G. Ortí, I. Sampaio, H. Schneider & A. Meyer. 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, I. P., G. Ortí & A. Meyer. 2000. Total evidence: Molecules, morphology, and the phylogenetics of cichlid fishes. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)* 288:76-92.
- Fernandez, J., P. Bondesio & R. Pascual. 1973. Restos de *Lepidosiren paradoxa* (Osteichthyes, Dipnoi) de la Formación Lumbrera (Eoceno, Eoceno?) de Jujuy. *Ameghiniana* 10:152-172.
- Frickhinger, K. A. 1995. *Fossil Atlas, Fishes*. Tetra Press. Blacksburg, 1088 pp.

- Gaemers, P. A. M. 1985. Taxonomic position of the Cichlidae as demonstrated by the morphology of their otoliths. *Netherlands Journal of Zoology* 34:566-595.
- Goin, F. J., R. M. Palma, R. Pascual & J. Powell. 1986. Persistencia de un primitivo Borhyaenidae (Mammalia, Marsupialia) en el Eoceno Temprano de Salta (Fm. Lumbrera, Argentina). Aspectos geológicos y paleoambientales relacionados. *Ameghiniana* 23(1-2):47-56.
- Greenwood, P. H. 1951. Fish remains from Miocene deposits of Rusinga Island and Kavirondo Province, Kenya. *Annals and Magazine of Natural History* 12:1192-1201.
- Greenwood, P. H. 1968. The osteology and relationships of the Denticipitidae, a family of clupeomorph fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* 16(6):215-273.
- Greenwood, P. H. 1972. New fish fossils from the Pliocene of Wadi Natrun, Egypt. *Journal of Zoology* 168:503-519.
- Greenwood, P. H. 1974. The cichlid fishes of Lake Victoria, East Africa: The biology and evolution of species flock. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Supplement* 6:1-134.
- Kullander, S. O. 1983. Taxonomic studies on the percoid freshwater fish Family Cichlidae in South America. Stockholm, Swedish Museum of Natural History, 440 pp.
- Kullander, S. O. 1996. *Heroina isonycterina*, a new genus and species of cichlid fish from Western Amazonia, with comments on cichlasomine systematics. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 7(2):149-172.

- Kullander, S. O. 1998. A phylogeny and classification of the South American Cichlids (Teleostei: Perciformes); pp. 461-498 in Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (eds.), *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, 603 pp.
- Kullander, S. O. 2003. Family Cichlidae (Cichlids). pp. 605-654 in R.E.Reis, S.O. Kullander & C.J. Ferraris, Jr., (eds.), *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*, Edipucrs, Porto Alegre, 742 pp.
- Landim, M. I. 2007. *Relações Filogenéticas na família Cichlidae Bonaparte (Perciformes: Labroidei)*. Tese de Doutorado, USP.
- Landini, W. & L. Sorbini. 1989. Ichthyofauna of the evaporitic Messinian in the Romagna and Marche regions. *Bollettino della Societa Paleontologica Italiana* 28(2-3):287-293.
- Liem, K. F. 1991. Functional morphology. pp. 129-150 in M. H. Keenleyside (ed.), *Cichlid fishes: behavior, ecology and evolution*, London.
- Liem, K. F. & P. H. Greenwood. 1981. A functional approach to the phylogeny of the pharyngognath teleosts. *American Zoologist* 21:83-101.
- Lima, M. R. 1991. Estudo palinológico das “Camadas Nova Iorque”, Terciário do Estado do Maranhão, Brasil. In: *Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 12, 1991. *Boletim de Resumos*, São Paulo, USP, p. 45.
- López-Fernández, H., R. L. Honeicutt & K. O. Winemiller. 2005a. Molecular phylogeny and evidence for an adaptative radiation of geophagine cichlids from South America (Perciformes: Labroidei). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34:227-244.
- López-Fernández, H., R. L. Honeicutt, M. L. J. Stiassny & K. O. Winemiller. 2005b. Morphology, molecules, and character congruence in the phylogeny of South

- American geophagine cichlids (Perciformes, Labroidei). *Zoologica Scripta* 34:627-651.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. Editora da universidade de São Paulo. São Paulo, 535 pp.
- Malabarba, M. C., O. D. Zuleta & C. del Papa. 2006. *Proterocara argentina*, a new fossil cichlid from the Lumbrera Formation, Eocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26:267-275.
- Malabarba, M. C. & L. R. Malabarba 2008. A new cichlid *Tremembichthys garciae* (Actinopterygii, Perciformes) from the Eocene-Oligocene of eastern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 11(1):59-68.
- Malabarba, M. C., L. Malabarba & C. del Papa no prelo *Gymnogeophagus* n. sp. (Perciformes: Cichlidae), an Eocene cichlid from the Lumbrera Formation in Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Marquillas, R., C. del Papa & I. Sabino. 2005. Sedimentary aspects and paleoenvironmental evolution of a rift basin: Salta Group (Cretaceous-Paleogene), northwestern Argentina. *International Journal of Earth Sciences* 94:94-113.
- Micklich, N. & B. Roscher. 1990. Neue Fischfunde aus der Baid-Formation (Oligozan; Tihamat Asir, SW Saudi-Arabien). *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaontologie Abhandlungen* 180(2):139-175.
- Mulé, P. & J. E. Powell. 1998. Un Notohippidae de la Formación Lumbrera (Eoceno) de la provincia de Salta, Argentina: consideraciones cronológicas. *Paleontologia em Destaque* 26:74.
- Murray, A. M. 2000. Eocene cichlids fishes from Tanzania, East África. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:651-664.

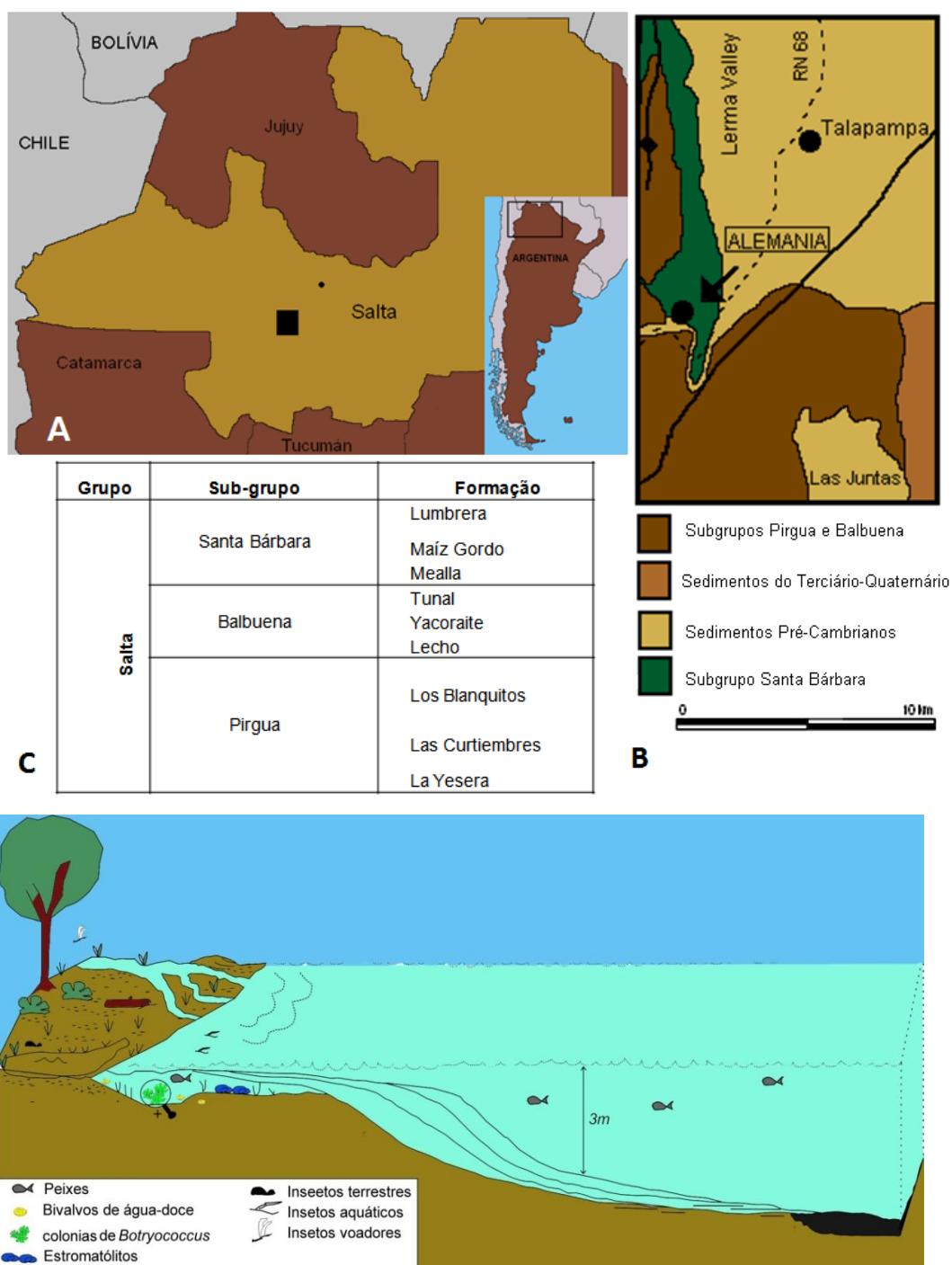
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the World*. Nova York, John Wiley & Sons, Inc., 624 pp.
- Oliver, M. K. 1984. Systematics of african cichlid fishes: determination of the most primitive taxon, and studies on the haplochromines of Lake Malawi (Teleostei: Cichlidae). Unpublished Phd Thesis, Yale University, New Haven.
- Otten E. 1983. The jaw mechanism during growth of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas, 1933 (Pisces, Cichlidae). *Netherlands Journal of Zoology* 33:55-98.
- Otoni, F. P. & W. J. E. M. Costa. 2008. Taxonomic revision of the genus *Australoheros* Řičan & Kullander, 2006 (Teleostei: Cichlidae) with description of nine new species from southeastern Brazil. *Vertebrate Zoology* 58:207-232.
- Otoni, F. P., O. T. Oyakawa & W. J. E. M. Costa. 2008. A new species of the genus *Australoheros* from the rio Ribeira do Iguape basin, São Paulo, Brazil (Labroidei: Cichlidae: Cichlasomatinae). *Vertebrate Zoology* 58:63-69.
- Pascual, R., M. Bond & M. Vucetich. 1981. El Subgrupo Santa Bárbara (Grupo Salta) y sus vertebrados, cronología, paleoambientes y paleobiogeografía. *Actas 8th Congreso Geológico Argentino* 3:743-178.
- Quattrocchio, M. & W. Volkheimer. 2000. Paleoclimatic changes during the Paleocene-lower Eocene, in Salta Group Basin, NW Argentina. pp. 353-367 in P. Smolka and W. Volkheimer (eds.), *Southern Hemisphere Paleo and Neoclimates*. Springer-Verlag, Berlin.
- Regan, C. T. 1906. A revision of the fishes of the South-American cichlid genera of *Cichla*, *Chaetobranchus* and *Chaetobranchopsis*, with notes on the genera of the American Cichlidae. *Annals and Magazine of Natural History* 7:230-239.



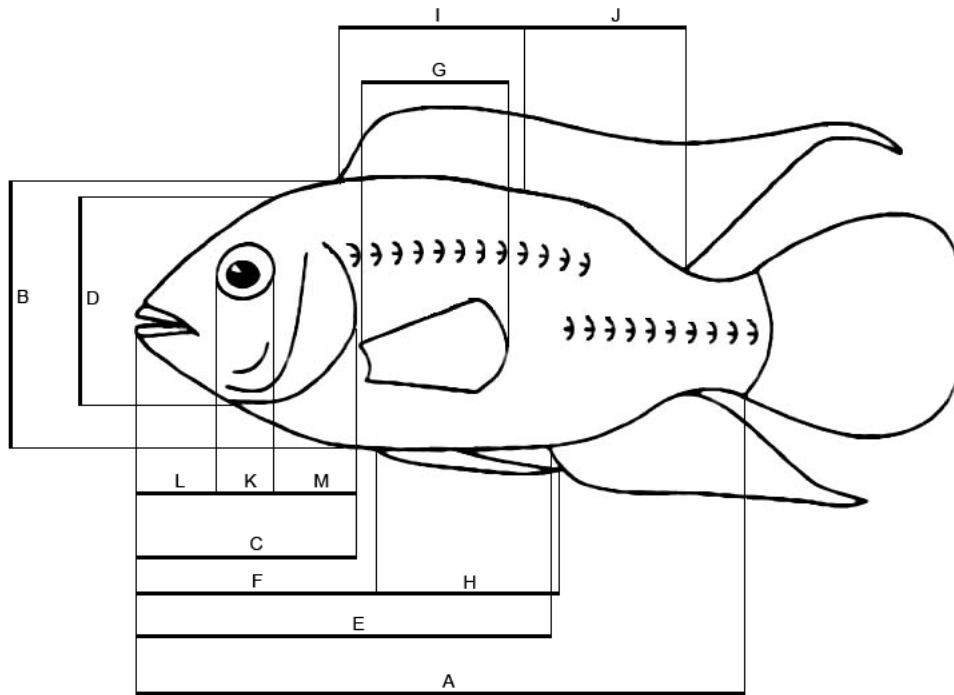
- Reis, R. E. & L. R. Malabarba. 1988. Revision of the Neotropical genus *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918, with descriptions of two new species (Pisces, Perciformes). *Revista Brasileira de Zoologia* 4:259-305.
- Řičan, O. & S. O. Kullander. 2006. Character- and tree-based delimitation of species in the 'Cichlasoma' facetum group (Teleostei, Cichlidae) with the description of a new genus. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 44:136-152.
- Řičan, O. & S. O. Kullander. 2008. The *Australoheros* (Teleostei: Cichlidae) species of the Uruguay and Paraná River drainages. *Zootaxa* 1724:1-51.
- Salfity, J. A. & R. A. Marquillas. 1994. Tectonic and Sedimentary Evolution of the Cretaceous-Eocene Salta Group Basin, Argentina. pp. 266-315 in J. A. Salfity (ed.), *Cretaceous Tectonics of the Andes*. Earth Evolution Sciences, Friedrich Vieweg and Sohn, Berlin, Germany.
- Sauvage, H. E. 1907. Sur des poissons de la famille des cichlides trouvés dans le terrain de Guelma. *Comptes rendus hebdomadaires des Sances de l'Academie des Sciences de Paris* 145:360-361.
- Sauvage, H. E. 1910. Les poissons des marnes sulfogypseuses de la vallée de la Seybouse - Miocène de la région de Guelma - Carte géologique de l'Algerie. *Paléontologie* 4:40-54.
- Schaeffer, B. 1947. Cretaceous and Tertiary actinopterygian fishes from Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 89(1):1-38.
- Silva Santos, R. & H. S. Santos . 1993. *Tremembichthys pauloensis* (Schaeffer, 1947) (Pisces, Cichlidae) da Formação Tremembé, Estado de São Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 65:41-55.

- Smith, W. L., P. Chakrabarty & J. S. Sparks. 2008. Phylogeny, taxonomy, and evolution of Neotropical cichlids (Teleostei: Cichlidae: Cichlinae). *Cladistics* 24:625-641.
- Sorbini, L. 1988. Biogeography and climatology of Pliocene and Messinian fossil fish of Eastern Central Italy. *Bolletino Museo Civico di Storia Naturale* 14:1-85.
- Sparks, J. S. & W. L. Smith. 2004. Phylogeny and biogeography of cichlid fishes (Teleostei: Perciformes: Cichlidae). *Cladistics* 20:501-517.
- Sparks J. S. & W. L. Smith. 2005. Freshwater fishes, dispersal ability, and nonevidence: "Gondwana Life Rafts" to the rescue. *Systematic Biology* 54:158-165.
- Stiassny, M. L. J. 1981. The phyletic status of the family Cichlidae: a comparative anatomical investigation. *Netherlands Journal of Zoology* 31:275-314.
- Stiassny, M. L. J. 1987. Cichlid familial intrarelationships and the placement of the Neotropical genus *Cichla* (Perciformes: Labroidei). *Journal of Natural History* 21:1311-1331.
- Stiassny, M. L. J. 1991. Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae: an overview. 35 pp. In Keenleyside, M.H.A. (ed.), *Cichlid fishes. Behaviour, ecology and evolution*.
- Trewavas, E. 1937. Fossil cichlid fishes of Dr. L.S.B. Leakey's expedition to Kenya in 1934-5. *Annals and Magazine of Natural History* 19(10):381-386.
- Trewavas, E. 1966. A preliminary review of the fishes of the genus *Tilapia* in the eastward-flowing rivers of Africa, with proposals of two new specific names. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines* 74:394-424.

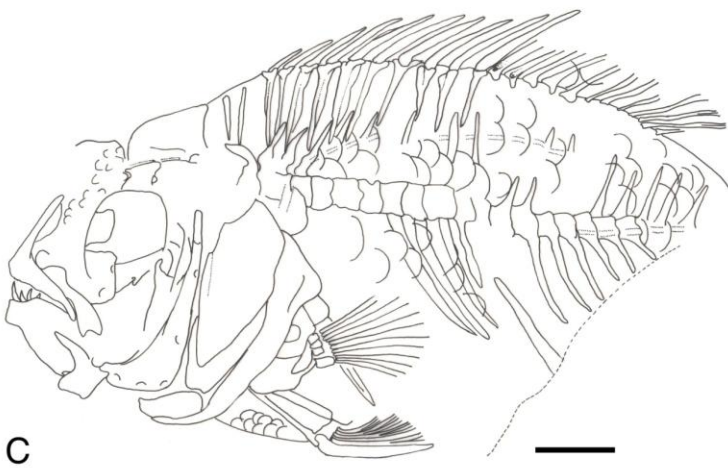
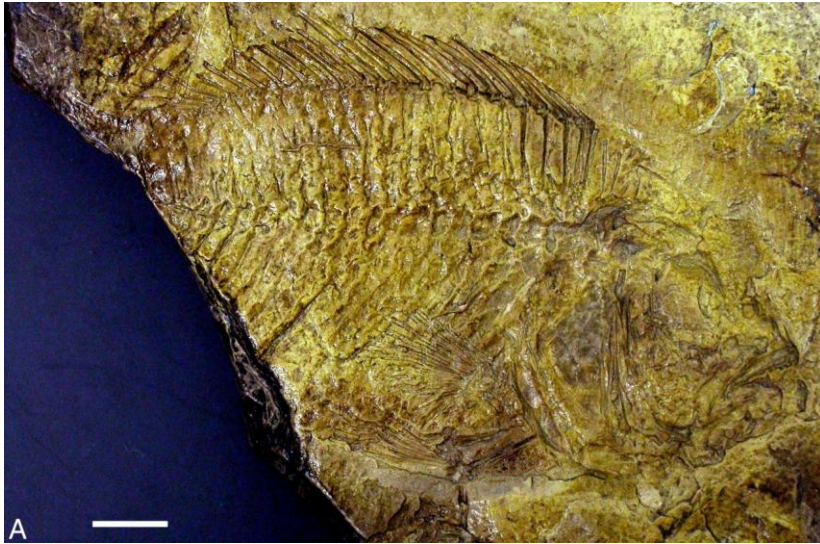
- Van Couvering, J. A. H. 1982. Fossil cichlid fish of Africa. Special Papers in Palaeontology, The Palaeontological Association, London 29.
- Weiler, W. 1970. Fishfunde aus dem Tertiär des Wadi Araba-Grabens in Jordanien. Geologische Jahrbuch 89:193-208.
- Winemiller, K. O., L. C. Kelso-Winemiller & A. L. Brenkerf. 1995. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. Environmental Biology of Fishes 44:235-261
- Woodward, A. S. 1898. Considerações sobre alguns peixes terciários dos schistos de Taubaté, estado de São Paulo, Brasil. Revista Museu Paulista 3:63-70.
- Woodward, A. S. 1939. Tertiary fossil fishes from Maranhão, Brasil. Annals and magazine of Natural History 11:450-453.
- Zihler, F. 1982. Gross morphology and configuration of digestive tracts of cichlidae: phylogenetic and functional significance. Netherlands Journal of Zoology 32:544-571.



**Figura 1.** Área de coleta do material: localização (A) e acesso (B) à localidade de Alemanía no noroeste argentino; estratigrafia do Grupo Salta (C); reconstrução do paleoambiente interpretado para os sedimentos eocênicos de Faja Verde, Formação Lumbrera (D). Modificado de del Papa *et al.* (2002) e Malabarba *et al.* (no prelo).

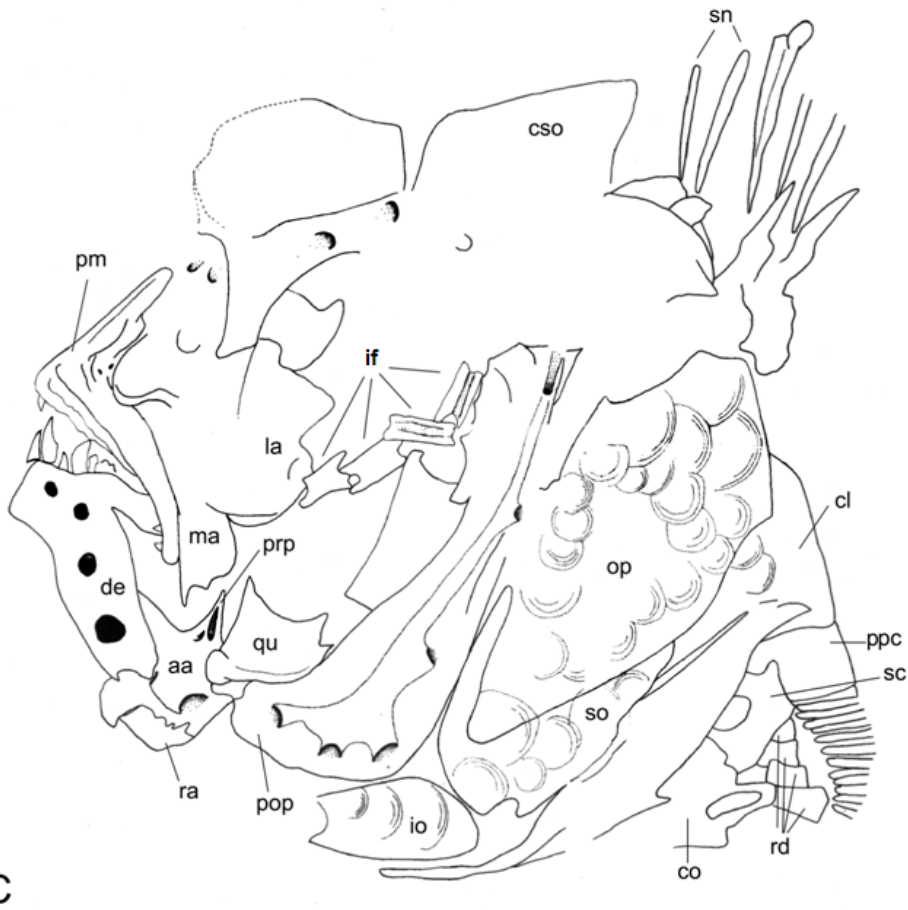
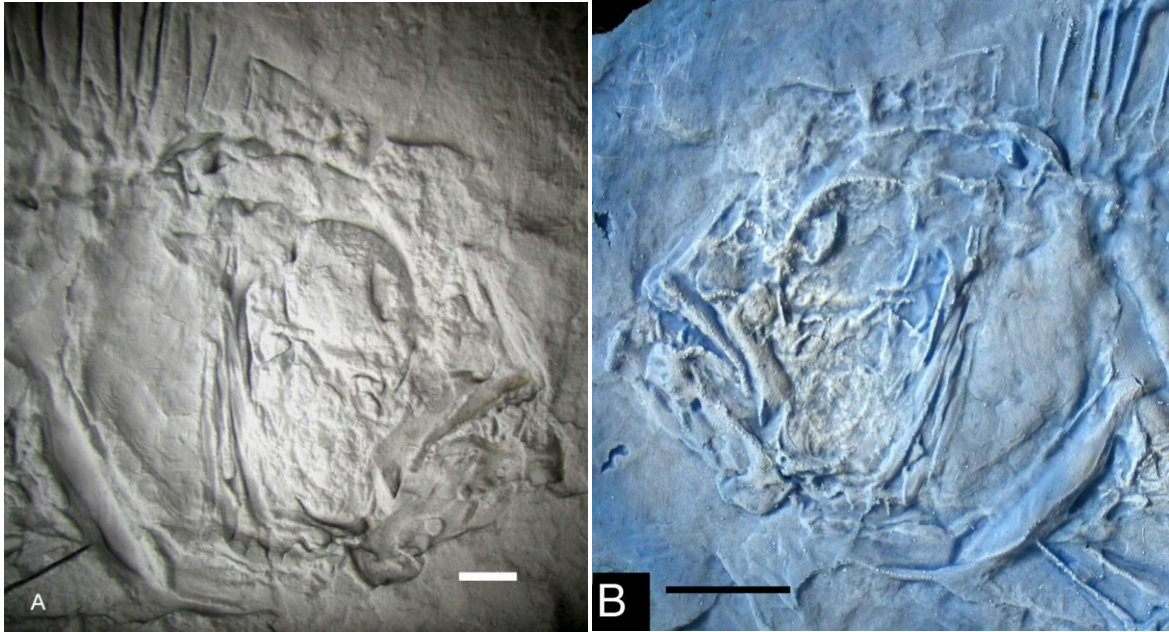


**Figura 2.** Medidas tomadas do material. **A** - comprimento padrão; **B** - altura do corpo; **C** - comprimento da cabeça; **D** - altura da cabeça; **E** - distância pré-anal; **F** - distância pré-ventral; **G** - comprimento da nadadeira peitoral; **H** - comprimento da nadadeira ventral; **I** - comprimento da área com espinhos na nadadeira dorsal; **J** - comprimento da área com raios na nadadeira dorsal; **K** - diâmetro do olho; **L** - comprimento pré-orbital; **M** - comprimento pós-orbital.



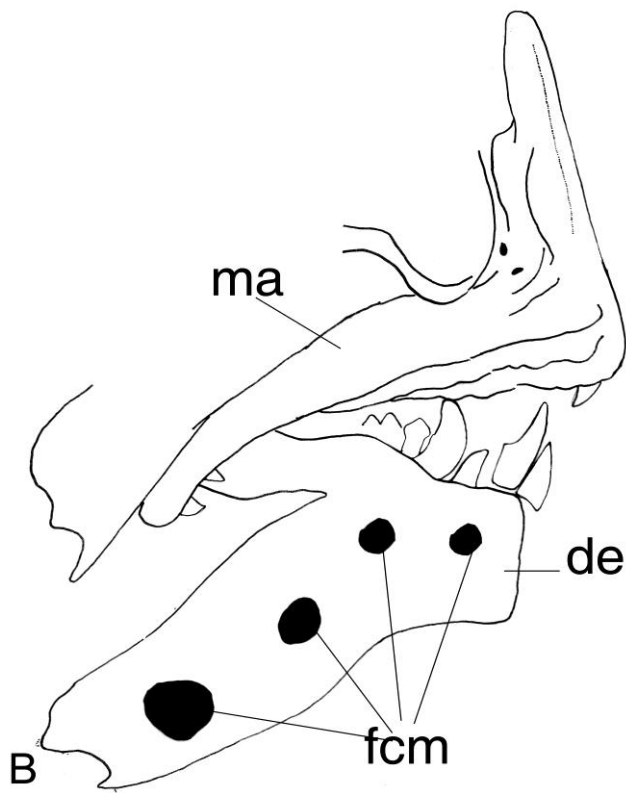
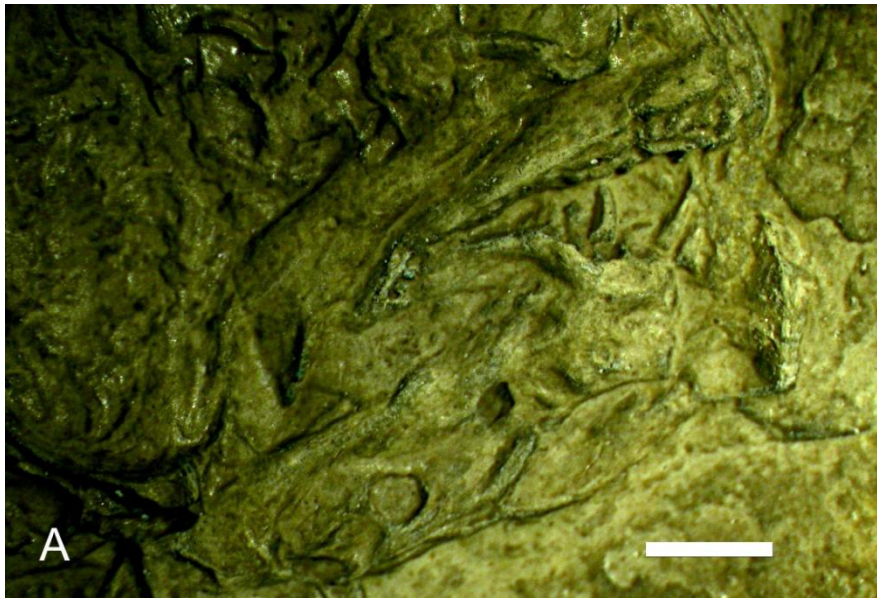
**Figura 3.** † Gen. nov. sp. A, nov. sp., CNS-V10026: A, espécime fóssil; B, molde em silicone; C, desenho em câmara clara. Escalas = 5 mm.





C

**Figura 4.** † Gen. nov. sp. A, nov. sp., CNS-V10026, crânio em vista lateral: A, espécime fóssil; B, molde em silicone; C, desenho em câmara clara. Escalas = 2 mm.



**Figura 5.** † Gen. nov. sp. A, nov. sp., CNS-V10026: A, detalhe dos elementos mandibulares, dentes e suspensório, escala = 2 mm; B, desenho em camara clara; detalhe dos dentes e alvéolos no molde (revertido), escala = 1 mm.

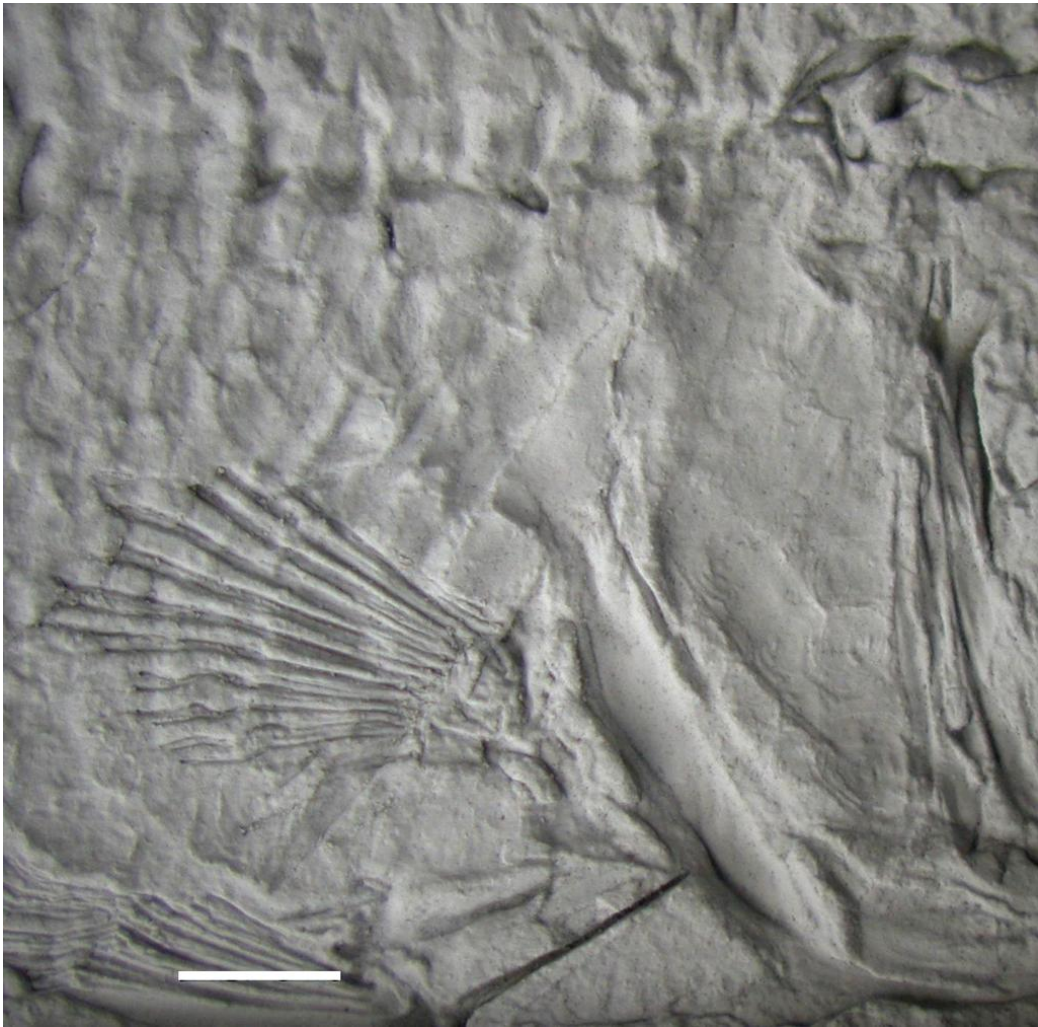




**Figura 6.** † Gen. nov. sp. A, nov. sp., CNS-V10026, região opercular: A, detalhe do aparelho opercular; B, detalhe das escamas do opercular. Escalas = 2 mm



**Figura 7.** † Gen. nov. sp. A, nov. sp., CNS-V10026, detalhe dos supraneurais, escala = 2 mm.

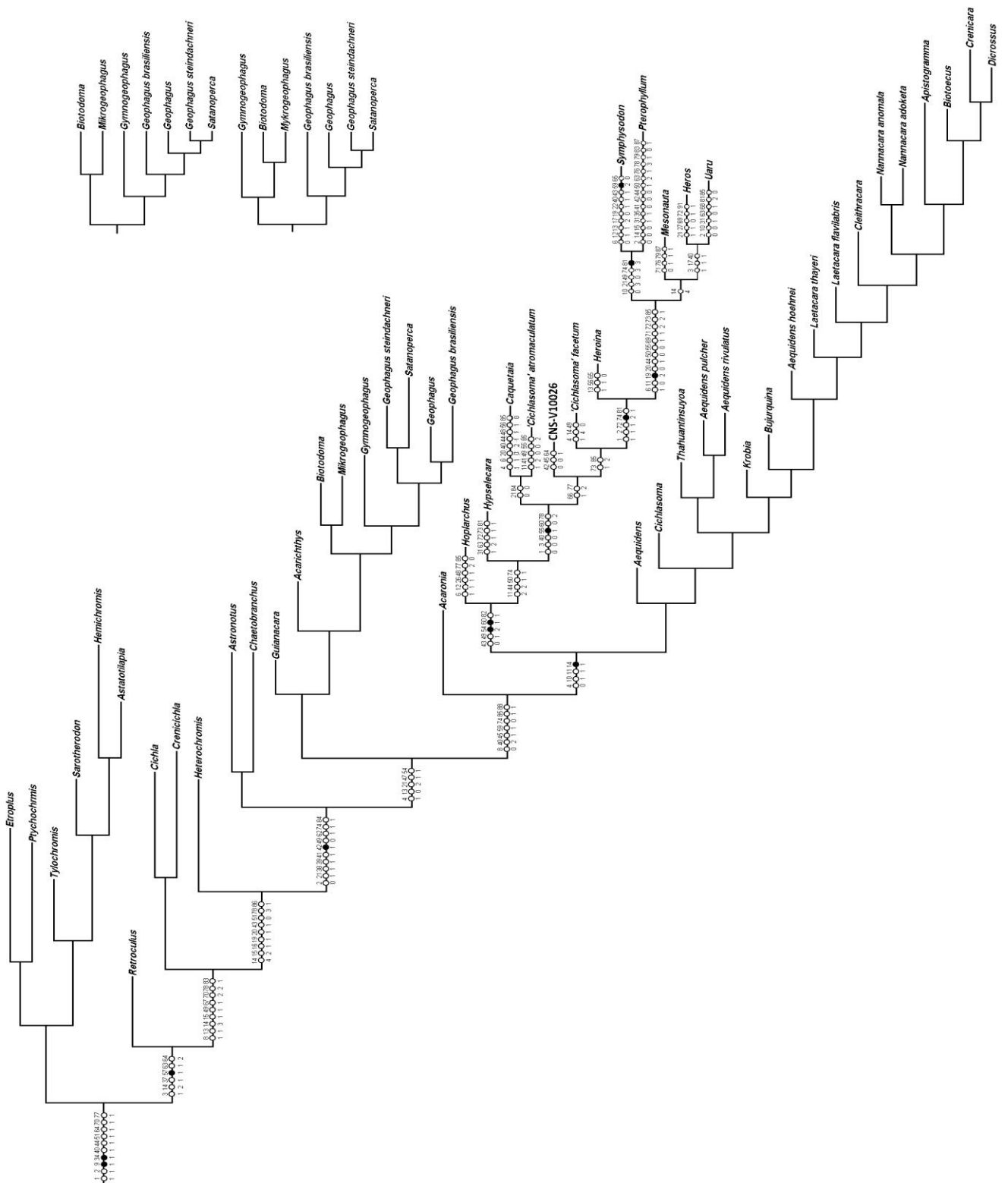


**Figura 8.** † Gen. nov. sp. A, nov. sp., CNS-V10026, detalhe da cintura e nadadeira peitorais, escala = 3 mm.





**Figura 9.** † Gen. nov. sp. A, nov. sp., CNS-V10026, detalhe da cintura e nadadeira pélvicas, escala = 2 mm.



**Figura 10.** Hipótese de relações de † Gen. nov. sp. A, nov. sp. baseado na matriz e caracteres apresentados por Kullander (1998). As três árvores resultantes (735 passos, CI 20, RI 50) são idênticas, exceto pelo arranjo dentro de Geophagini (acima na figura). Os 22 caracteres codificados para CNS-V10026 foram: 38(1), 39(1), 40(0), 41(1), 42(0), 43(0), 45(0), 46(0), 47(1), 48(0), 63(1), 64(1), 65(1), 66(0), 67(1), 69(0), 70(2), 73(0), 79(0), 84(1), 85(1), 87(0). Aqueles não listados foram codificados como ausentes (?).

**Tabela 1.** Registros de ciclídeos fósseis. EA= Espécimen articulado; EI= elementos isolados.

| <b>Materiais</b>                    | <b>Idade</b>          | <b>Local</b>   | <b>Referências</b>                          | <b>Preservação</b> |
|-------------------------------------|-----------------------|----------------|---|--------------------|
| Cichlidae indet.                    | Paleoceno             | Arábia Saudita | Van Couvering, 1982                         | E.I.               |
| <i>Proterocara argentina</i>        | Eoceno                | Argentina      | Malabarba <i>et al.</i> , 2006              | E.A.               |
| ?Cichlidae                          | Eoceno                | Itália         | Frickhinger, 1995                           | E.A.               |
| <i>Mahengechromis plethos</i>       | Eoceno                | Tanzânia       | Murray, 2000                                | E.A.               |
| <i>Mahengechromis rotundus</i>      | Eoceno                | Tanzânia       | Murray, 2000                                | E.A.               |
| <i>Mahengechromis brachycranium</i> | Eoceno                | Tanzânia       | Murray, 2000                                | E.A.               |
| <i>Mahengechromis ellipticus</i>    | Eoceno                | Tanzânia       | Murray, 2000                                | E.A.               |
| <i>Mahengechromis curvifrons</i>    | Eoceno                | Tanzânia       | Murray, 2000                                | E.A.               |
| <i>Tremembichthys garciae</i>       | Eoceno/ Oligoceno     | Brasil         | Malabarba & Malabarba, 2008                 | E.A.               |
| ? <i>Astattilapia</i>               | Oligoceno             | Arábia Saudita | Micklich & Roscher, 1990<br>Schaeffer, 1947 | E.A.               |
| <i>Tremembichthys pauloensis</i>    | Oligoceno             | Brasil         | Silva Santos & Santos, 1993                 | E.A.               |
| <i>Acara</i> sp.                    | Oligoceno             | Brasil         | Woodward, 1898                              | E.A.               |
| <i>Macfadyena dabanensis</i>        | Oligoceno             | Somália        | Van Couvering, 1982                         | E.A.               |
| Cichlidae indet.                    | Oligoceno             | Somália        | Van Couvering, 1982                         | E.A.               |
| Cichlidae indet.                    | Oligoceno/<br>Mioceno | Jordânia       | Weiler, 1970                                | E.I.               |
| <i>Palaeochromis darestei</i>       | Mioceno               | Argélia        | Sauvage, 1907, 1910<br>Van Couvering, 1982  | E.A.               |
| cf. <i>Crenicichla</i>              | Mioceno               | Argentina      | Casciotta & Arratia, 1993b                  | E.A.               |
| <i>Geophagine 1</i>                 | Mioceno               | Argentina      | Casciotta & Arratia, 1993b                  | E.A.               |
| <i>Geophagine 2</i>                 | Mioceno               | Argentina      | Casciotta & Arratia, 1993b                  | E.A.               |
| cf. <i>Gymnogeophagus</i>           | Mioceno               | Argentina      | Casciotta & Arratia, 1993b                  | E.A.               |
| <i>Paleocichla longirostrum</i>     | Mioceno               | Argentina      | Bardack, 1961<br>Casciotta & Arratia, 1993b | E.A.               |
| <i>Aequidens saltensis</i>          | Mioceno               | Argentina      | Bardack, 1961                               | E.A.               |
| <i>Palaeochromis rousseleti</i>     | Mioceno               | Argélia        | Sauvage, 1907, 1910<br>Van Couvering, 1982  | E.A.               |
| <i>Kalyptochromis hamulodentis</i>  | Mioceno               | Quênia         | Van Couvering, 1982                         | E.A.               |
| <i>Nderechromis cichloides</i>      | Mioceno               | Quênia         | Van Couvering, 1982                         | E.A.               |
| <i>Palaeofulu kuluensis</i>         | Mioceno               | Quênia         | Van Couvering, 1982                         | E.A.               |
| Cichlidae indet.                    | Mioceno               | Quênia         | Greenwood, 1951                             | E.I.               |
| Cichlidae indet.                    | Mioceno               | Quênia         | Van Couvering, 1982                         | E.I.               |
| <i>Sarotherodon martyni</i>         | Mioceno               | Quênia         | Van Couvering, 1982                         | E.A.               |

|                             |             |          |                                 |                      |
|-----------------------------|-------------|----------|---------------------------------|----------------------|
| Cichlidae indet.            | Mioceno     | Quênia   | Van Couvering, 1982             | E.I.                 |
| ? <i>Haplochromis</i> sp.   | Mioceno     | Tanzânia | Greenwood, 1974                 | E.I.                 |
| ?Cichlidae                  | Mioceno     | Tunísia  | Greenwood, 1974                 | E.I.                 |
| <i>Pelmatochromis</i> sp.   | Mioceno     | Uganda   | Van Couvering, 1982             | E.I.,                |
| <i>Tilapia</i> sp.          | Mioceno     | Egito    | Greenwood, 1972                 | E.I.                 |
|                             |             |          | Sorbini, 1988                   |                      |
| <i>Oreochromis lorenzoi</i> | Mioceno     | Itália   | Landini & Sorbini, 1989         | E.A.                 |
|                             |             |          | Carnevale <i>et al.</i> , 2003  |                      |
| <i>Macracara prisca</i>     | Plioceno    | Brasil   | Woodward 1939                   | E.A.                 |
| ? <i>Tilapia</i>            | Plioceno    | Congo    | Greenwood, 1974                 | E.I.                 |
| ? <i>Tilapia crassipina</i> | Plioceno    | Etiópia  | Arambourg, 1943                 | E.A.                 |
| <i>Nandopsis woodringi</i>  | Plioceno    | Haiti    | Cockerell, 1924                 | E.A.                 |
|                             |             |          |                                 | E.I.,                |
| Cichlidae indet.            | Plioceno    | Israel   | Avinimelech & Steinitz,<br>1951 | diferentes<br>formas |
| Cichlidae indet.            | Plioceno    | Maiorca  | Bauzá Rullán, 1958              | E.I.                 |
| <i>Tilapia</i> sp.          | Plioceno    | Tanzânia | Greenwood, 1974                 | E.I.                 |
| <i>Tilapia fossilis</i>     | Pleistoceno | Quênia   | Frickhinger, 1995               | E.A.                 |
| <i>Tilapia spilurum</i>     | Pleistoceno | Quênia   | Trewavas, 1937, 1966            | E.A.                 |
| <i>Tilapia</i> sp.          | Pleistoceno | Sudão    | Greenwood, 1968                 | E.I.                 |
| ? <i>Tilapia</i> sp.        | Pleistoceno | Sudão    | Greenwood, 1968                 | E.I.                 |
| <i>Haplochromis</i> sp.     | ?           | Tanzânia | Greenwood, 1974                 | E.I.                 |

---

**Tabela 2.** Dados morfométricos do † Gen. nov. sp. A, nov. sp., CNS-V10026.

|  | <b>CNS-V10026</b> |
|--|-------------------|
| Comprimento Padrão (mm)                              | 54,00             |
| <b>Porcentagem do comprimento padrão</b>             |                   |
| Altura do corpo                                      | 47,85             |
| Comprimento da cabeça                                | 31,63             |
| Altura da cabeça                                     | 38,39             |
| Distância pré-anal                                   | 69,57             |
| Distância pré-ventral                                | 45,67             |
| Comprimento da nadadeira peitoral                    | 16,92             |
| Comprimento da nadadeira ventral                     | 16,91             |
| Comprimento da área com espinhos na nadadeira dorsal | 27,59             |
| Comprimento da área com raios na nadadeira dorsal    | 22,31             |
| Basipterígio   | 10,89             |
| <b>Porcentagem do comprimento da cabeça</b>          |                   |
| Ramo ascendente do pré-maxilar                       | 34,43             |
| Ramo dentífero do pré-maxilar                        | 35,07             |
| Altura da <i>coulter</i> área                        | 12,65             |
| Largura da <i>coulter</i> área                       | 12,76             |
| Altura do ângulo-articular                           | 27,70             |
| Comprimento do ângulo-articular                      | 24,36             |
| Largura mínima do ramo ascendente do pré-maxilar     | 09,31             |
| Diâmetro do olho                                     | 30,39             |
| Distância pré-orbital                                | 30,56             |
| Distância pós-orbital                                | 52,69             |
| <b>Contagens</b>                                     |                   |
| Raios da nadadeira dorsal                            | XI + 12           |
| Raios da nadadeira ventral                           | I + 5             |
| Raios da nadadeira peitoral                          | 11                |
| Vértebras  | 10A + 10+3C       |