

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

AUGUSTO FROTA

**Biogeografia histórica de Anablepidae (Teleostei: Cyprinodontiformes):
inferências com métodos pan-biogeográfico e cladístico**

Maringá
2018

AUGUSTO FROTA

**Biogeografia histórica de Anablepidae (Teleostei: Cyprinodontiformes):
inferências com métodos pan-biogeográfico e cladístico**

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.

Orientador: Prof. Dr. Weferson Júnio da Graça
Coorientadora: Dr.^a Carla Simone Pavanelli

Maringá
2018

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

- F941b Frota, Augusto, 1993-
Biogeografia histórica de Anablepidae (Teleostei: Cyprinodontiformes) : inferências com métodos pan-biogeográfico e cladístico / Augusto Frota.-- Maringá, 2018.
45 f. : il. (algumas color.).
- Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2018.
- Orientador: Prof. Dr. Weferson Júnio da Graça.
Coorientadora: Dr.^a Carla Simone Pavanelli.
1. Anablepidae (Teleostei: Cyprinodontiformes) "*Onesided livebearer*" -
Biogeografia - Região Neotropical. 2. Anablepidae (Teleostei: Cyprinodontiformes)
"*Onesided livebearer*" - Endemismo e distribuições ancestrais - Região Neotropical. 3.
Peixes de água doce de pequeno porte - Linhagem marinha - Região Neotropical. 4.
Ictiofauna Neotropical - Linhagem marinha. I. Universidade Estadual de Maringá.
Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes
Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -597.66170913
NBR/CIP - 12899 AACR/2

AUGUSTO FROTA

**Biogeografia histórica de Anablepidae (Teleostei: Cyprinodontiformes):
inferências com métodos pan-biogeográfico e cladístico**

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 pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Weferson Júnio da Graça
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Fernando Cesar Paiva Dagosta
Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD)

Dr.^a Dayani Bailly
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 21 de fevereiro de 2018.

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

AGRADECIMENTOS

À toda minha família que sempre me forneceu estrutura e apoio aos estudos, em especial ao meu grande amigo, conselheiro e excelente pai, Cidão!

A todos do museu... Companheiros de trabalho e, sobretudo, amigos essenciais.

À Maria Julia pelo incentivo constante de seguir na pós-graduação, por sempre ouvir com paciência minhas frustrações e compartilhar a alegria das realizações. Em ambos os casos, sempre com a mesma disposição.

Ao Weferson e à Carla pelas várias oportunidades de leituras, discussões, críticas e confiança na realização deste trabalho.

Aos professores Hugo Message e Flávio Ragonha pelas correções e sugestões na elaboração do projeto inicial.

Ao Fernando Dagosta e à Dayani Bailly, membros da banca examinadora, pelas críticas e sugestões que enormemente contribuíram à melhoria da versão final deste trabalho.

À Marjorie Silva (UNESP - São José do Rio Preto) pela cortesia, disposição e ajuda nas análises realizadas.

Ao PEA, Nupélia e sua equipe pelo suporte e auxílio.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de mestrado.

“A ciência não é uma ilusão, mas seria uma ilusão acreditar que poderemos encontrar noutro lugar o que ela não nos pode dar”

(Sigmund Freud)

Biogeografia histórica de Anablepidae (Teleostei: Cyprinodontiformes): inferências com métodos pan-biogeográfico e cladístico

RESUMO

O conhecimento da evolução hidrológica da região Neotropical foi utilizada conjuntamente com a atual filogenia e distribuição das espécies de Anablepidae para investigar questões sobre a biogeografia histórica da família, como delimitação de áreas de endemismo, os alcances ancestrais dos atuais clados de Anablepidae e os prováveis eventos vicariantes e dispersionistas que determinaram a atual distribuição geográfica da família. Áreas de endemismo foram delimitadas pela *Parsimony Analysis of Endemicity* (PAE) utilizando 73 quadrículas de 2° de latitude por 2° de longitude. *Statistical Dispersal-Vicariance Analysis* (S-DIVA) foi utilizada para reconstruir os possíveis alcances ancestrais e para detectar os eventos históricos associados à evolução das espécies da família com base em suas relações filogenéticas (*Oxyzygonectes* (*Anableps* + *Jenynsia* [(*Jenynsia*) + (*Plesiojenynsia*)])). Na árvore de consenso estrito da PAE, três clados foram suportados por duas espécies e interpretados como áreas de endemismo. Tais áreas correspondem a localidades próximas ao sopé andino, a bacia do rio Iguaçu e a drenagens atlânticas situadas ao norte da América do Sul. S-DIVA sugeriu que o ancestral comum da família esteve amplamente distribuído nas áreas que atualmente encontram-se drenagens do oceano Pacífico na América Central, drenagens do oceano Atlântico no Norte e Sudeste da América do Sul e baixo rio Paraná. Um evento de dispersão foi responsável pelo isolamento de *Oxyzygonectes*, um evento vicariante pela separação de *Anableps* e *Jenynsia* e dois outros eventos vicariantes ocorreram em *Anableps* e na separação dos subgêneros *Plesiojenynsia* e *Jenynsia*. Há fortes evidências de que as espécies dos subgêneros *Jenynsia* e *Plesiojenynsia* são derivadas de linhagens ancestrais marinhas. Postulamos a existência de centros de diversificação na família nas áreas de endemismo e uma íntima associação aos processos ecológicos e eventos históricos transcorridos na evolução paleogeológica e paleogeográfica da região Neotropical, especialmente aos episódios de oscilações do nível oceânico do médio Mioceno ao Pleistoceno.

Palavras-chave: Áreas de endemismo. Distribuições ancestrais. *Jenynsia*. Mioceno. Oscilações do nível oceânico. PAE. Pleistoceno. *Plesiojenynsia*. Região Neotropical. S-DIVA.

Historical biogeography of Anablepidae (Teleostei: Cyprinodontiformes): inferences with panbiogeographic and cladistic methods

ABSTRACT

Knowledge on hydrological evolution of the Neotropical region was used along with the current phylogeny and distribution of Anablepidae species to investigate questions about the historical biogeography of the family, such as the delimitation of areas of endemism, ancestral ranges of the current Anablepidae clades and probable vicariant and dispersionist events which determined the present geographical distribution of the family. Areas of endemism were delimited by Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) using 73 grid cells of 2° latitude by 2 ° longitude. Statistical Dispersal-Vicariance Analysis (S-DIVA) was used to reconstruct possible ancestral ranges and to detect the historical events associated to the evolution of the family species based on their phylogeny (*Oxyzygonectes* (*Anableps* + *Jenynsia* [(*Jenynsia*) + (*Plesiojenynsia*)])). In the strict consensus cladogram of PAE, three clades were supported by two species and were then interpreted as areas of endemism. These areas correspond to localities near the Andean foothills, Iguazu River basin, and Atlantic drainages in the north of South America. S-DIVA suggested that the common ancestor of the family was widely distributed in areas currently undergoing Pacific drainages in Central America, Atlantic drainages in the north and southeast of South America and Lower Paraná. A dispersal event was responsible for the isolation of *Oxyzygonectes*, a vicariant event by the separation of *Anableps* and *Jenynsia* and two other vicariations occurred within *Anableps* and in the separation of *Plesiojenynsia* and *Jenynsia* subgenera. There is strong evidence that the *Jenynsia* and *Plesiojenynsia* species are marine derived lineages. We postulate the existence of centers of diversification to the family in the areas of endemism and an intimate association with the ecological processes and historical events that occurred in the paleogeological and paleogeographic evolution of the Neotropical region, especially to the episodes of oscillations of the ocean level from middle Miocene to Pleistocene.

Keywords: Ancestral ranges. Areas of endemism. *Jenynsia*. Miocene. Neotropical region. PAE. Pleistocene. *Plesiojenynsia*. S-DIVA. Sea-level changes.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas de
publicação científica *Journal of Biogeography*.

Disponível

em:<[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)
1365-2699/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2699/homepage/ForAuthors.html)>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	10
2 MATERIAL E MÉTODOS	14
2.1 COLETA DE DADOS E DELIMITAÇÃO DAS ÁREAS.....	14
2.2 ANÁLISES BIOGEOGRÁFICAS.....	15
2.2.1 Análise pan-biogeográfica.....	15
2.2.2 Análise cladística.....	18
3 RESULTADOS	18
3.1 PAE.....	18
3.2 S-DIVA.....	19
4 DISCUSSÃO	22
4.1 PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO E ÁREAS DE ENDEMISMO.....	22
4.2 CENÁRIO DE DIVERSIFICAÇÃO EM ANABLEPIDAE.....	24
REFERÊNCIAS	29
APÊNDICE S1 - Cladograma de consenso estrito das espécies pertencentes a Anablepidae evidenciando.....	39
APÊNDICE S2 - Mapa da atual distribuição das espécies de <i>Anableps</i> e <i>Oxyzygonectes</i>	40
APÊNDICE S3 - Mapa da atual distribuição das espécies do subgênero <i>Jenynsia</i>	40
APÊNDICE S4 - Mapa da atual distribuição das espécies do subgênero <i>Plesiojenynsia</i>	41
APÊNDICE S5 - Matriz de dados morfológicos utilizada para obtenção dos cladogramas mais parcimoniosos.....	41
APÊNDICE S6 - Conjunto de dados dos vinte cladogramas mais parcimoniosos.....	42
APÊNDICE S7 - Conjunto de dados do cladograma condensado.....	43
APÊNDICE S8 - Arquivo de distribuição das espécies pertencentes a Anablepidae.....	44

1 INTRODUÇÃO

Ao reconhecer padrões de distribuição, a biogeografia histórica pode sustentar hipóteses em relação aos processos que direcionam o sistema de regionalização dos seres vivos no planeta (Morrone, 2004). Devido ao alicerce formado pela união da deriva continental de Alfred Wegener, da sistemática filogenética de Willi Henning e do processo de vicariância de Léon Croizat, se tornou possível sustentar e analisar com concretude e objetividade, a correspondência entre o relacionamento filogenético dos táxons, os padrões de distribuição e os eventos geológicos (Nihei, 2010). A descoberta de padrões gerais de distribuição no emprego da pan-biogeografia pode ser testada por meio de hipóteses filogenéticas ao empregar a biogeografia cladística (Morrone & Crisci, 1995). Apesar da distinta separação dos métodos a serem executados, esses dois ramos da biogeografia histórica podem ser aplicados como etapas sucessivas em uma análise biogeográfica (Morrone, 2005). Então, métodos empregados na pan-biogeografia podem ser tratados como complementares aos métodos da biogeografia cladística dentro de uma abordagem mais integrativa, constituindo o primeiro passo de uma análise biogeográfica evolutiva (Morrone, 2015).

Na perspectiva científica, a distribuição não aleatória dos organismos foi pela primeira vez debatida no século XIX com a publicação do primeiro mapa biogeográfico por Lamarck e Candolle (Ebach & Goujet, 2006). Essa distribuição não aleatória resulta na tendência de concentração da biodiversidade em áreas particulares. Portanto, tais áreas são definidas como áreas de endemismo, as quais contém um número único de espécies endêmicas (Sigrist & Carvalho, 2008). Rigorosamente, áreas de endemismo são unidades históricas da distribuição congruente de táxons monofiléticos (Harold & Mooi, 1994). A delimitação dessas áreas é importante no contexto biogeográfico, pois são fundamentais para hipóteses sobre a história das unidades geográficas e suas biotas (Silva, Souza & Castelletti, 2004).

Há três modelos gerais na biogeografia histórica: 1) Centros de Origem-Dispersão-Adaptação, 2) Vicariância e 3) Dispersão-Vicariância. O primeiro modelo assume uma origem restrita ao antepassado de um grupo, seguido por dispersões, chegada às novas áreas e adaptações às novas condições. O segundo modelo pressupõe um ancestral amplamente distribuído, o qual se diferenciou após o aparecimento de barreiras que isolaram populações. O terceiro modelo contempla episódios alternativos de vicariância e dispersão, evidenciando cenários mais reais às explicações das atuais distribuições bióticas (Morrone, 2015). Uma proposta de categorização dos métodos da biogeografia cladística divide-os em métodos

baseados em eventos e métodos baseados em padrão (van Veller, Kornet & Zandee, 2000). Especialmente, métodos baseados em eventos assumem modelos explícitos aos processos que teriam afetado a história de um ou mais táxons, especificando os tipos de eventos (vicariância, dispersão e/ou extinção) que teriam gerado as distribuições geográficas (Sanmartín, 2007). Tais métodos incorporam os processos biogeográficos nas análises como possíveis explicações ao padrão observado, não focando somente em padrões estritamente vicariantes (Page, 1995; Page & Charleston, 1998; Ronquist, 1997).

A região Neotropical, na qual situa-se a América do Sul e grande parte da América Central, corresponde ao domínio biogeográfico com a maior diversidade de peixes dulcícolas do mundo, perfazendo estimativas de 7.000 espécies (Albert & Reis, 2011). Esse grupo de organismos, por estar restrito a corpos de água limitados por barreiras geográficas é excelente para investigar eventos biogeográficos e evolutivos, sendo ótimo grupo para estudos de biogeografia histórica (Myers, 1947; Berra, 2001; de Pinna, 2006). Apesar disso, o limitado conhecimento taxonômico em nível específico, a inadequada informação sobre a distribuição da maioria das espécies e dados escassos ou inexistentes sobre a história filogenética dos táxons limitam a precisão das hipóteses à biogeografia histórica de peixes dulcícolas (Vari & Weitzman, 1990). Apesar desse grupo de organismos oferecer interessantes oportunidades à formulação de hipóteses biogeográficas, a biogeografia histórica da ictiofauna neotropical é pouco conhecida (Camelier & Zanata, 2014).

Padrões de diversificação de populações e espécies de peixes na região Neotropical vêm sendo principalmente associados à influência de transgressões marinhas (Hubert & Renno, 2006; Ochoa et al., 2015) e processos paleogeográficos (Hubert, Duponchelle, Nuñez, Garcia-Davila, Paugy & Renno, 2007) datados ao Mioceno (Ochoa et al., 2015). Dois importantes processos geomorfológicos são (1) o surgimento de barreiras que separam geograficamente áreas, conduzindo à divisão de populações ancestrais e, (2) o desaparecimento de barreiras que conectam geograficamente áreas previamente separadas, permitindo expansões do alcance geográfico de populações (Lieberman, 2003). A compreensão desses processos permite esclarecer o papel da evolução da paisagem na diversificação de linhagens e formação de assembleias regionais das espécies de peixes.

Muitas hipóteses têm sido testadas para explicar o contexto da diversificação dos peixes dulcícolas neotropicais. Pela hipótese “rio”, os grandes rios são eficientes barreiras à dispersão, promovendo divergência alopátrica (Hubert & Renno, 2006). Na hipótese “museu”, os eventos de oscilação do nível oceânico seriam a grande força diversificadora das populações ancestrais por meio da fragmentação de terras emersas em períodos de incursão marinha, e a dispersão em

períodos de regressão marinha (Hubert & Renno, 2006; Ochoa et al., 2015). Ainda, a hipótese “hidrogeológica” aponta que as forças diversificadoras foram mudanças vicariantes no curso dos rios ou eventos de capturas de drenagens de uma bacia pela outra por alterações geomorfológicas (Montoya-Burgos, 2003; Hubert & Renno, 2006). Assim, a integração dessas hipóteses permite melhores detalhes das dimensões históricas e biogeográficas a serem empregadas. Portanto, estudos sobre a atual biodiversidade de peixes ganham importância central na elucidação dos fatores históricos que moldaram a evolução da ictiofauna neotropical (Ribeiro, 2006). Ainda, análises biogeográficas baseadas na distribuição de grupos de peixes neotropicais monofiléticos podem ser usadas para corroborar ou refutar hipóteses históricas da diversificação ictiofaunística dessa região, bem como providenciar evidências adicionais ao entendimento da evolução histórica desses organismos.

Anablepidae é uma família monofilética composta por três gêneros: *Oxyzygonectes* Fowler, 1916, *Anableps* Scopoli, 1777 e *Jenynsia* Günther, 1866. As espécies pertencentes a esses gêneros podem ser encontradas em drenagens do oceano Pacífico da América Central (desde o estado mexicano de Oaxaca até o norte do Panamá), áreas costeiras e estuarinas do norte da América do Sul (desde o delta do rio Orinoco até o delta do rio Amazonas), no sul da América do Sul (desde estuários costeiros do estado do Rio de Janeiro até Buenos Aires) e em áreas continentais ao norte da Argentina, sul da Bolívia, Uruguai e sul do Brasil (Ghedotti, 2003). Tradicionalmente, essa família compreendia somente *Anableps*, porém, resultados filogenéticos baseados principalmente em dados osteológicos obtidos por Parenti (1981), permitiram a alocação de *Oxyzygonectes* e *Jenynsia* na família. Parker (1997) sustentou o monofiletismo de Anablepidae ao realizar uma análise combinada dos dados morfológicos de Parenti (1981) com dados moleculares de Meyer & Lydeard (1993), os quais também confirmaram relações de parentesco próximas entre esses gêneros (Ghedotti, 2000). Assim, em filogenias mais recentes, Lucinda, Ghedotti & Graça (2006) e Aguilera, Mirande, Calviño & Lobo (2013) esclareceram as relações de parentesco entre as espécies da família (veja Apêndice S1 nas Informações de Apoio), confirmando *Oxyzygonectes* como grupo-irmão de *Anableps* + *Jenynsia*.

Oxyzygonectes é monotípico representado por *O. dovii* (Günther, 1866). Essa espécie é restrita à América Central em drenagens do Pacífico do Panamá à Nicarágua (Tabela 1 e veja Apêndice S2 nas Informações de Apoio) (Ghedotti, 2003). *Anableps* é composto por três espécies distribuídas ao norte da América do Sul e oeste da América Central (Tabela 1 e veja Apêndice S2 nas Informações de Apoio). *Jenynsia* engloba a maior riqueza da família com 14 espécies. Esse gênero está distribuído na América do Sul (Tabela 1; veja Apêndices S3 e S4 nas

Informações de Apoio), latitudinalmente desde o estado do Rio de Janeiro no Brasil, até o rio Negro na Argentina, e longitudinalmente das drenagens costeiras Atlânticas ao nível do mar até rios que se aproximam da região Andina (do sul da Bolívia ao centro da Argentina), onde ocorre em altitudes de 2.300 m acima do nível do mar (Aguilera et al., 2013). As espécies pertencentes a *Jenynsia* compõem dois clados: os subgêneros *Plesiojenynsia* e *Jenynsia* (veja Apêndice S1). Mesmo com a descrição de novas espécies de *Jenynsia* após a divisão dos dois subgêneros inicialmente proposta por Ghedotti (1998), as muitas hipóteses de relações averiguadas dentro do gênero *Jenynsia* reconhecem o monofiletismo de ambos os clados.

Sustentado pelo monofiletismo de Anablepidae e as relações de parentesco entre as espécies e suas distribuições geográficas, esse trabalho testará a seguinte hipótese: Anablepidae possuía ancestrais amplamente distribuídos ao longo da região Neotropical. Para tanto, com métodos pan-biogeográfico e cladístico baseado em eventos, as seguintes questões frente à biogeografia histórica da família serão investigadas: 1) Existem áreas de endemismo para Anablepidae? 2) Quais são os alcances ancestrais das espécies de Anablepidae? 3) Esses alcances estão correlacionados à quais eventos históricos de vicariância, dispersão e/ou extinção? Os resultados obtidos suportaram a interpretação de que existem centros de diversificação da família investigada com vários eventos vicariantes e dispersionistas associados às hipóteses históricas no contexto da diversificação dos peixes dulcícolas neotropicais.

Tabela 1 Atuais distribuições das espécies pertencentes a Anablepidae baseadas em dados de coleções ictiológicas e literatura especializada (Ghedotti & Weitzman, 1995; Ghedotti & Weitzman, 1996; Ghedotti, Meisner & Lucinda, 2001, Lucinda, Reis & Quevedo, 2002; Ghedotti, 2003; Aguilera & Mirande, 2005; Lucinda et al., 2006; Aguilera et al., 2013; Frota et al., 2016).

Espécies	Distribuição	País (es)
<i>Anableps anableps</i>	Ilha de Trindade e Tobago e drenagens costeiras da Venezuela ao Estado do Maranhão	Brasil, Guiana Francesa, Guiana, Suriname, Trindade e Tobago e Venezuela
<i>Anableps dowei</i>	Drenagens Pacíficas do sul do México à Nicarágua	El Salvador, Guatemala, Honduras, México e Nicarágua
<i>Anableps microlepis</i>	Ilha de Trindade e Tobago e drenagens costeiras da Venezuela ao delta do rio Amazonas	Brasil, Guiana Francesa, Guiana, Suriname, Trindade e Tobago e Venezuela
<i>Jenynsia alternimaculata</i>	Altos trechos de tributários do rio Paraná no noroeste da Argentina e sudeste da Bolívia	Argentina e Bolívia
<i>Jenynsia diphyes</i>	Sub-bacias dos rios Areia e Jordão, bacia do rio Iguazu no Estado do Paraná	Brasil
<i>Jenynsia eigenmanni</i>	Bacia do rio Iguazu no Estado do Paraná	Brasil
<i>Jenynsia eirmostigma</i>	Bacias dos rios Jacuí e alto Uruguai nos Estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul	Brasil

<i>Jenynsia lineata</i>	Drenagens costeiras ao sul do Brasil e Uruguai e tributários da lagoa Mirim	Brasil e Uruguai
<i>Jenynsia luxata</i>	Bacia dos rios Cajón, Tajamar e em poças inundadas próximas ao rio Uruëña no noroeste da Argentina	Argentina
<i>Jenynsia maculata</i>	Bacia do alto rio Salado no noroeste da Argentina	Argentina
<i>Jenynsia multidentata</i>	Amplamente distribuída pelo norte da Argentina, do rio Colorado à bacia do baixo rio Paraná e drenagens costeiras do Uruguai ao Estado do Rio de Janeiro	Argentina, Brasil e Uruguai
<i>Jenynsia obscura</i>	Bacia do rio Dulce no oeste da Argentina	Argentina
<i>Jenynsia onca</i>	Bacias dos rios Ibicuí no Brasil e Negro no Uruguai	Brasil e Uruguai
<i>Jenynsia sanctaecatarinae</i>	Bacia do rio Araranguá no sul do Estado de Santa Catarina	Brasil
<i>Jenynsia tucumana</i>	Bacia do alto rio Salí no noroeste da Argentina, província de Tucumán	Argentina
<i>Jenynsia unitaenia</i>	Drenagens costeiras do Estado de Santa Catarina e nordeste do Estado do Rio Grande do Sul	Brasil
<i>Jenynsia weitzmani</i>	Bacia do rio Tubarão no sudeste do Estado de Santa Catarina	Brasil
<i>Oxyzygonectes dovii</i>	Drenagens Pacíficas do Panamá à Nicarágua	Costa Rica, Nicarágua e Panamá

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 COLETA DE DADOS E DELIMITAÇÃO DAS ÁREAS

Dados de distribuição geográfica das espécies de Anablepidae foram obtidos de uma compilação de registros contidos em publicações (Ghedotti & Weitzman, 1995; Ghedotti & Weitzman, 1996; Ghedotti, Meisner & Lucinda, 2001, Lucinda, Reis & Quevedo, 2002; Ghedotti, 2003; Aguilera & Mirande, 2005; Lucinda et al., 2006; Aguilera et al., 2013; Frota, Gonçalves, Deprá & Graça, 2016). Adicionalmente, foram utilizados os bancos de dados de coleções ictiológicas disponibilizados nas seguintes base de dados: Global Biodiversity Information Facility (<http://www.gbif.org/>), FishNet 2 (<http://www.fishnet2.net/>), SpeciesLink (<http://splink.cria.org.br/>) e Peces de Aguas Continentales de la República Argentina (<http://www.pecesargentina.com.ar/>). Registros de espécimes que não possuíam coordenadas associadas foram georreferenciadas no Google Earth e, no caso de perda ou incerteza da localidade de coleta e incompatibilidade com locais descritos na literatura, tais registros foram excluídos da elaboração da tabela, dos mapas de distribuição (Apêndices 2, 3 e 4) e das análises biogeográficas.

Baseados em distribuições e composições de espécies de peixes de água doce incorporando os principais padrões ecológicos e evolutivos, Abell et al. (2008) apresentaram um novo mapa no qual descreveram a primeira regionalização biogeográfica global dos sistemas de água doce do planeta em ecorregiões. Assim, com base nos mapas de distribuição atual da família (Apêndices 2, 3 e 4) e nas ecorregiões, foram delimitadas as seguintes áreas biogeográficas (Fig. 1): Drenagens Pacíficas da América Central (DPAC), Drenagens Atlânticas ao Norte da América do Sul (DANAS), Drenagens Atlânticas ao Sudeste da América do Sul (DASAS), Ecorregião Guaporé - Itenez (EGI), Ecorregião Lagoa dos Patos (ELP), Ecorregião do Baixo Uruguai (EBU), Ecorregião do Alto Uruguai (EAU), Ecorregião do Iguazu (EI), Ecorregião do Chaco (EC), Ecorregião do Baixo Paraná (EBP), Ecorregião Drenagens Bonaerenses (EDB), Ecorregião Mar Chiquitas - Salinas Grandes (EMCSG) e Ecorregião Cuyan - Desaguadero (ECD).

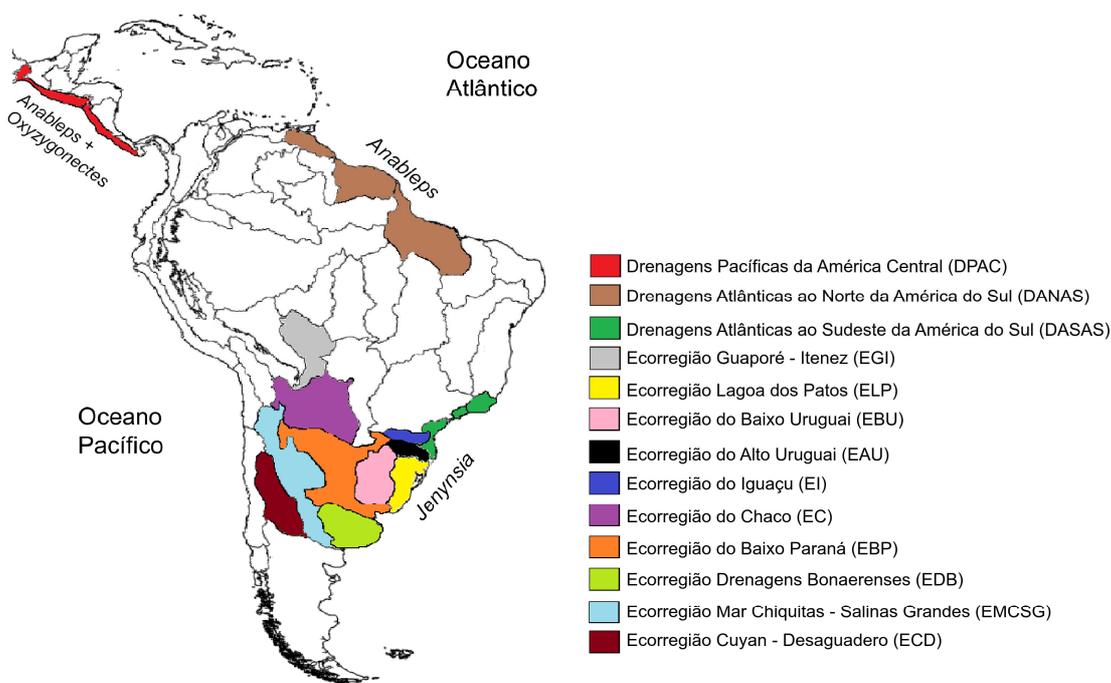


Figura 1 Mapa da região Neotropical com as áreas biogeográficas delimitadas às análises biogeográficas baseadas nas atuais distribuições geográficas das espécies de *Anableps*, *Jenynsia* e *Oxyzygonectes* e nas ecorregiões em Abell et al. (2008).

2.2 ANÁLISES BIOGEOGRÁFICAS

2.2.1 Análise pan-biogeográfica

Áreas de endemismo foram delimitadas pela *Parsimony Analysis of Endemicity* (PAE). A PAE originalmente formulada por Rosen (1984; 1985) tem como objetivo encontrar

similaridades entre as áreas com base em padrões naturais de distribuição (Morrone, 1994). Portanto, esse método classifica localidades, áreas ou quadrículas conforme seus táxons compartilhados por meio de um algoritmo parcimonioso (Rosen, 1988) resultando em uma classificação com estrutura hierárquica das unidades geográficas (Crisci, Katinas & Posadas, 2000). Entretanto, PAE produz cladogramas que representam as relações históricas satisfatórias entre as áreas se: (a) a vicariância for responsável pela distribuição das espécies (sinapomorfias); (b) se a distribuição das espécies resultar de uma combinação entre eventos de extinção (reversão) quando influenciando na dispersão (paralelismo) das espécies (Brooks & van Veller, 2003; Morrone, 2014).

Esse método, ao longo das últimas décadas, vem sendo amplamente utilizado para identificar áreas de endemismo e para determinar suas relações (Morrone, 2014). Para tanto, seguimos o procedimento geral que se configura no algoritmo em que a PAE é implementada como método pan-biogeográfico (Morrone, 1994; Echeverry & Morrone, 2010; Morrone, 2014). Uma grade de quadrículas de 2° de latitude por 2° de longitude foi construída com a numeração estabelecida na direção norte-sul/oeste-leste; somente quadrículas com registro de anablepídeos foram numeradas (Fig. 2) totalizando 73 quadrículas. As análises foram realizadas com o auxílio do programa TNT 1.1, *Tree Analysis using New Technology* (Goloboff, Farris & Nixon, 2008) utilizando buscas heurísticas com 10.000 permutações. Para a identificação das áreas de endemismo foram levadas em consideração apenas os grupos de quadrículas suportados por pelo menos duas espécies (Morrone, 2009; 2014). No entanto, algumas modificações na matriz de dados (Tabela 2) foram feitas conforme o procedimento analítico da PAE, as quais não têm efeitos no agrupamento das localidades: foram excluídas as quadrículas com presença de apenas um táxon e, táxons presentes em apenas uma quadrícula (Löwenberg-Neto & Carvalho, 2004; Deo & DeSalle, 2006).

Tabela 2 Matriz de presença (1) e ausência (0) utilizada na PAE. Quadrículas estão de acordo com a Fig. 2. Espécies são: 0- *Anableps microlepis*; 1- *A. anableps*; 2- *Jenynsia alternimaculata*; 3- *J. lineata*; 4- *J. maculata*; 5- *J. multidentata*; 6- *J. onca*; 7- *J. obscura*; 8- *J. diphyes*; 9- *J. eigenmanni*; 10- *J. eirmostigma*; 11- *J. unitaenia*; 12- *J. weitzmani*.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Root	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Q34	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Q14	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Q35	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Q15	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Q38	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Q16	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Q39	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0

2.2.2 Análise cladística

A *Statistical Dispersal-Vicariance Analysis* (S-DIVA) formulada por Yu, Harris & He (2010) é uma modificação do método *Dispersal-Vicariance Analysis* (DIVA) de Ronquist (1997) e tem se mostrado eficaz em abordagens analíticas na reconstrução de áreas ancestrais (Chen, Lavoué & Mayden, 2013; Musilová, Říčan, Říčanová, Janšta, Gahura & Novák, 2015; Silva & Noll, 2015; Rodriguez, Pitts & von Dohlen, 2015; Hu & Hua, 2016; Ramirez, Birindelli & Galetti Jr., 2017). Esse método mantém a propriedade original do método DIVA na busca por padrões reticulados, ou seja, quando o aspecto dinâmico da história do planeta resulta na aproximação de regiões anteriormente separadas e desaparecimento de barreiras geográficas. S-DIVA postula os alcances ancestrais enquanto também contabiliza a incerteza filogenética e múltiplas soluções durante a otimização da DIVA, portanto pode analisar simultaneamente uma amostra de árvores grande o suficiente para representar as incertezas topológicas (Yu et al., 2010).

Para determinar os possíveis cenários de diversificação de Anablepidae foi empregada a S-DIVA utilizando as atuais hipóteses filogenéticas da família (veja Apêndice S1) formuladas por Lucinda et al. (2006) e Aguilera et al. (2013). Para tanto, foi utilizada a matriz de dados morfológicos (veja Apêndice S5 nas Informações de Apoio) apresentada em Aguilera et al. (2013). A execução da análise foi realizada no software RASP 3.02 (*Reconstruct Ancestral State in Phylogenies*) descrito em Yu, Harris, Blair & He (2015), utilizando a opção “maxareas = 4” a qual supõe que os ancestrais do grupo a ser investigado têm a mesma capacidade de dispersar como seus descendentes existentes, portanto os alcances ancestrais serão semelhantes aos alcances existentes (Sanmartín, 2003). Não foram estabelecidas conexões entre as áreas. As matrizes de dados dos cladogramas mais parcimoniosos (veja Apêndice S6 nas Informações de Apoio) e do cladograma condensado (veja Apêndice S7 nas Informações de Apoio) foram também analisados no programa TNT 1.1. O arquivo de distribuição geográfica das espécies foi escrito com base nos registros das espécies plotadas nos mapas (veja Apêndices S2, S3 e S4) e nas áreas pré-estabelecidas (veja Apêndice S8 nas Informações de Apoio).

3 RESULTADOS

3.1 PAE

Ao serem plotados os registros de Anablepidae, destaca-se a presença de espécies com grande área de distribuição (ocorrem em mais de uma ecorregião, como *J. multidentata*), áreas redundantes (ecorregiões com a presença de mais de uma espécie, como DASAS e EBP) e

espécies restritas às proximidades de sua localidade-tipo com presença em somente uma ecorregião (por exemplo, *J. luxata*, *J. sanctaecatarinae* e *J. tucumana*).

Na análise pan-biogeográfica, PAE resultou em quatro cladogramas mais parcimoniosos, com 18 passos, índice de consistência 0,722 e índice de retenção 0,911. No cladograma de consenso estrito (Fig. 3a), três cladogramas foram suportados por duas espécies e, então, foram interpretados como áreas de endemismo (Fig. 3b): *J. alternimaculata* e *J. maculata* sustentaram o clado A composto pelas quadrículas Q26, Q30 e Q35, as quais correspondem aos limites entre as ecorregiões EC, EBP e EMCSG, nas proximidades do sopé andino no noroeste da Argentina; *J. diphyes* e *J. eigenmanni* sustentaram o clado B composto pelas quadrículas Q31, Q32, Q38 e Q39, as quais correspondem aos limites entre as ecorregiões EAU e EI, mas com total endemismo na bacia do rio Iguaçu; *A. microlepis* e *A. anableps* sustentaram o clado C composto pelas quadrículas Q14 a Q23, as quais correspondem à ecorregião DANAS, situada ao norte da América do Sul.

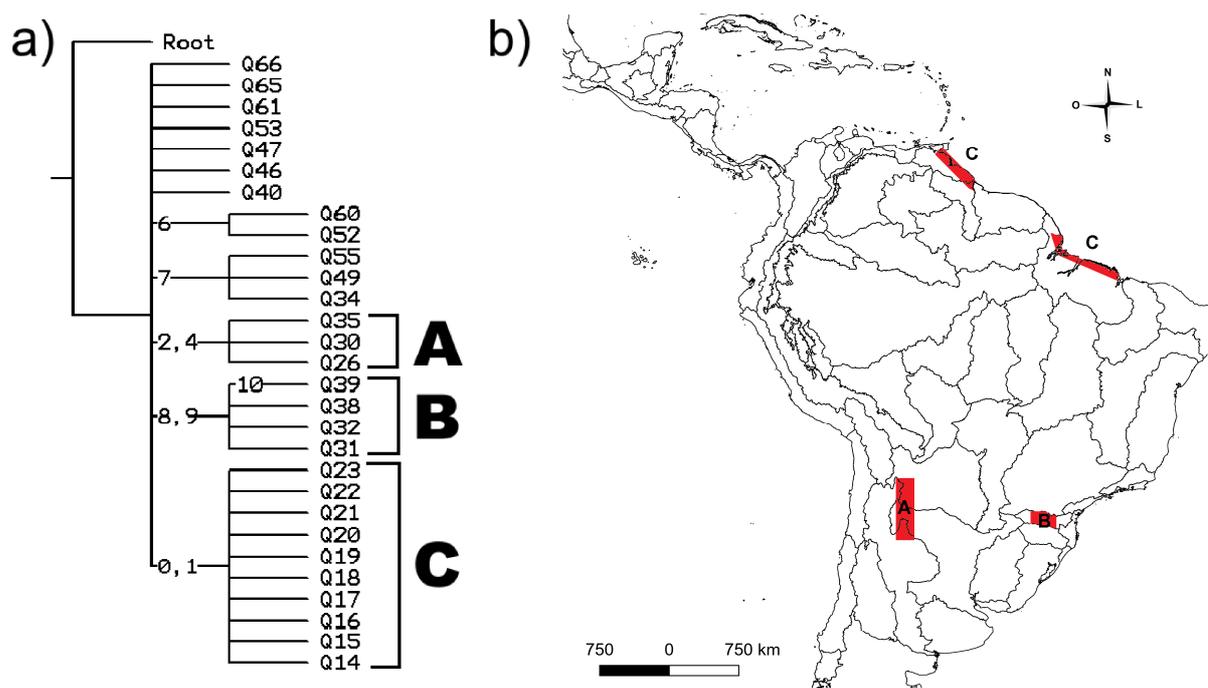


Figura 3 Resultado da PAE mostrando (a) o cladograma de consenso estrito com as relações entre as quadrículas delimitadas e (b) o mapa com as três áreas de endemismo encontradas (A, B e C). Números no cladograma referem-se às espécies que suportam os cladogramas, as quais são listadas na Tabela 2.

3.2 S-DIVA

Na análise cladística, S-DIVA registrou um cenário com oito eventos vicariantes e 21 eventos dispersionistas, os quais moldaram o atual padrão de distribuição geográfica de

Anablepidae (Tabela 3, Fig. 4). Essa análise indicou cinco possíveis áreas de ocorrência ao ancestral comum do clado que compreende (*Oxyzygonectes*(*Anableps* + *Jenynsia*)), com maior probabilidade de que este esteve amplamente distribuído por DPAC, DANAS, DASAS e EBP. O primeiro evento computado nessa análise é uma dispersão dentro de DPAC que separou a população ancestral de *Oxyzygonectes*.

Três eventos posteriores de vicariância separaram os ancestrais comuns de *Anableps* e *Jenynsia*, de *A. dowei* e das demais espécies de *Anableps*, bem como dos subgêneros *Plesiojenynsia* e *Jenynsia*. No primeiro evento houve uma separação entre as áreas DPAC e DANAS (ancestral de *Anableps*) com DASAS e EBP (ancestral de *Jenynsia*); no segundo evento, a separação foi entre as áreas DPAC (*A. dowei*) e DANAS (*A. anableps* e *A. microlepis*); e no terceiro evento a separação foi entre DASAS (ancestral de *Plesiojenynsia*) e EBP (ancestral de *Jenynsia*).

Dentro do subgênero *Plesiojenynsia*, a análise S-DIVA contabilizou cinco prováveis eventos subsequentes, dois desses de vicariância e três de dispersão. Primeiramente, o ancestral desse clado atingiu EI por dispersão e o ancestral remanescente em DASAS originou *J. unitaenia* pelo isolamento ainda dentro de DASAS. Um evento vicariante posterior isolou EI de DASAS, que originou *J. weitzmani*. O ancestral que se manteve em EI exibiu dois eventos dispersionistas, um restrito à localidades ainda dentro de EI, que originou *J. diphyes*, e outro à EAU e ELP. Um evento vicariante posterior isolou EI de EAU e ELP, originando *J. eigenmanni* e *J. eirmostigma*.

Dentro do subgênero *Jenynsia*, ocorreram os demais 22 prováveis eventos subsequentes, com cinco vicariâncias e 17 dispersões. Para esse clado, apesar de serem localidades bem próximas, distintos eventos promoveram o isolamento das populações ancestrais, principalmente na área limítrofe ao sopé andino no noroeste da Argentina. *Jenynsia maculata* é proveniente de um primeiro evento dispersionista do ancestral que esteve amplamente distribuído por EBP à EC e EMCSG. Esse mesmo ancestral ampliou sua distribuição à DASAS com outra dispersão, que originou *J. sanctaecatarinae* isolando-se de EBP por vicariância. O ancestral que se dispersou à DASAS, também alcançou EBU e ELP por dispersão, onde uma vicariância separou essas áreas de EBP, originando *J. onca*. A população ancestral que se manteve em EBP se dispersou novamente dentro dessa ecorregião aos limites do sopé andino no noroeste da Argentina, alcançando EMCSG, EC e EG, dando origem a *J. luxata*, *J. obscura*, *J. tucumana* e *J. alternimaculata*. Por fim, a população ancestral remanescente em EBP alcançou novamente DASAS e ELP com novas dispersões, isolando a população que originou *J.*

lineata e, além disso, se manteve distribuída pelo conjunto de ecorregiões onde *J. multidentata* se encontra atualmente amplilocada.

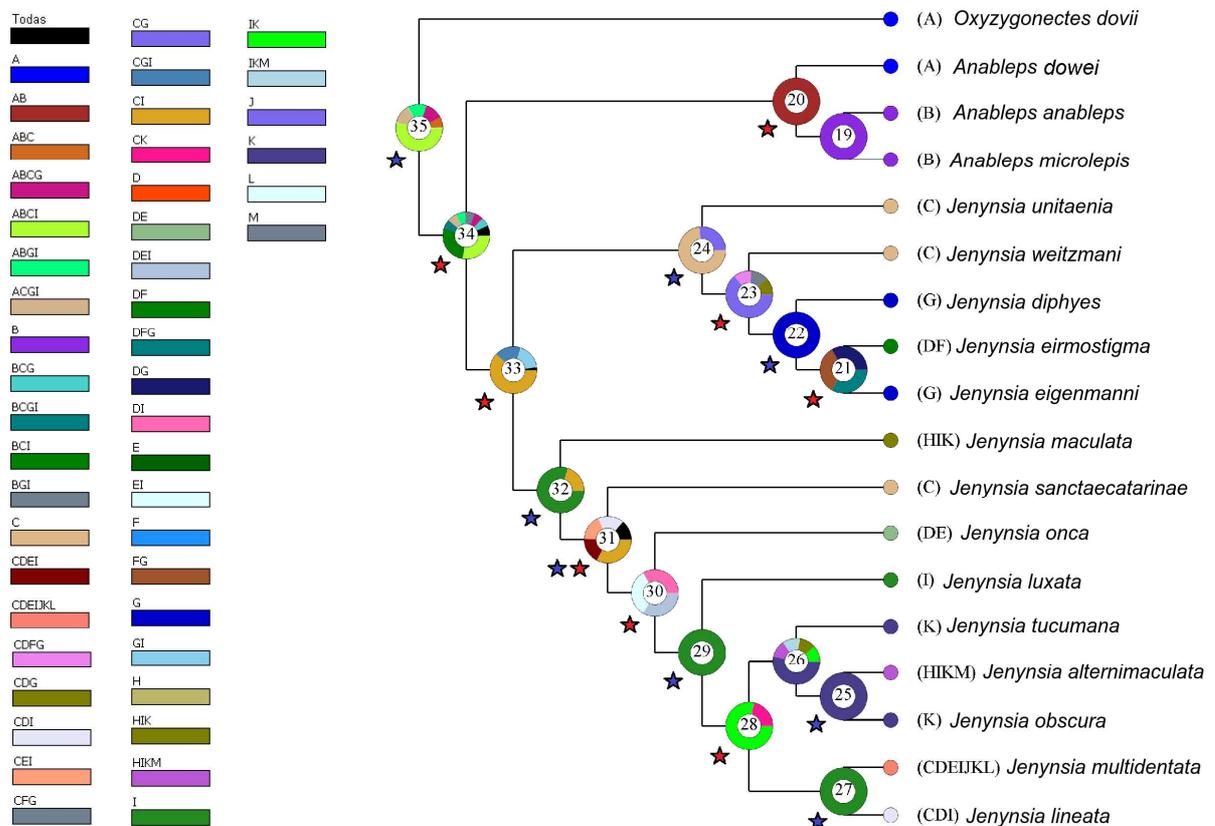


Figura 4 Representação gráfica das distribuições ancestrais dos atuais anablepídeos na S-DIVA. Os números correspondem aos nós do cladograma e os círculos coloridos correspondem à área ancestral hipotética com suas respectivas probabilidades. As letras antes dos nomes dos táxons representam a atual distribuição da espécie: A, Drenagens Pacíficas da América Central; B, Drenagens Atlânticas ao norte da América do Sul; C, Drenagens Atlânticas ao sudeste da América do Sul; D, Ecorregião Lagoa dos Patos; E, Ecorregião do Baixo Uruguai; F, Ecorregião do Alto Uruguai; G, Ecorregião do Iguazu; H, Ecorregião do Chaco; I, Ecorregião do Baixo Paraná; J, Ecorregião Drenagens Bonaerenses; K, Ecorregião Mar Chiquitas; L, Ecorregião Cuyan, M, Ecorregião Guaporé. Estrelas vermelhas e azuis representam, respectivamente, eventos vicariantes e dispersionistas.

Tabela 3 Cenário dos eventos mais prováveis com a utilização da análise S-DIVA. Nomenclatura das áreas e nós do cladograma estão de acordo com a Fig. 4.

Nó	Tipo de evento	Quantidade	Rota do evento	Probabilidade
35	Dispersão	1	ABCI--> ABCI^A--> A/ABCI	0.1254
34	Vicariância	1	ABCI--> CI/AB	0.1444
20	Vicariância	1	AB--> A/B	1.0
19	Nenhum	0	B--> B^B --> B/B	1.0

33	Vicariância	1	CI--> I/C	0.3037
24	Dispersão	1	C--> C^C --> CG^C --> C/CG	0.3997
23	Vicariância	1	CG--> C/G	0.5793
22	Dispersão	2	G--> G^G --> DFG^G--> G/DFG	0.3333
21	Vicariância	1	DFG--> DF/G	0.3333
32	Dispersão	3	I--> I^I--> CHIK^I--> HIK/CI	0.2488
31	Dispersão e Vicariância	2 e 1	CI--> CDEI--> C/DEI	0.1077
30	Vicariância	1	DEI--> DE/I	0.3333
29	Dispersão	1	I--> I^I--> IK^I--> I/IK	0.7909
28	Vicariância	1	IK--> I/K	0.4675
27	Dispersão	8	I--> I^C^D^I--> CDEIJKL^C^D^I--> CDEIJKL/CDI	1.0
26	Nenhum	0	K--> K^K--> K/K	0.5911
25	Dispersão	3	K--> K^K--> HIKM^K--> HIKM/K	1.0

4 DISCUSSÃO

4.1 PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO E ÁREAS DE ENDEMISMO

Baseado distribuição das espécies de Anablepidae, bem como nos resultados da PAE, postulamos a existência de centros de diversificação da família na região Neotropical localizados em regiões estuarinas ao norte da América do Sul (área ancestral de *Oxyzygonectes* e *Anableps*), em regiões com prováveis contatos hidrológicos entre EI, EAU, ELP e DASAS (área ancestral de *Plesiojenynsia*) e, em regiões limítrofes ao sopé andino (área ancestral de *Jenynsia*) com notória influência de processos intrínsecos ao noroeste da Argentina. Devido ao fato de que as espécies sinapomórficas computadas na análise pan-biogeográfica aos clados A e B não representem grupos-irmãos, as áreas de endemismo encontradas para Anablepidae direcionam para um cenário histórico complexo com diversos eventos hidrológicos envolvidos, difíceis de serem discutidos pontualmente. Essas áreas apresentam histórias reticuladas e não monofiléticas para Anablepidae (Craw, 1982; 1983). Portanto, o resultado pan-biogeográfico fornece maior suporte ao resultado cladístico e confirma sua utilidade preliminar do ponto de vista biogeográfico (Morrone, 2014; 2015).

Especialmente ao noroeste da Argentina, a distribuição de peixes revela dois padrões principais (Menni, Miquelarena & Volpedo, 2005) que para *Jenynsia* se complementam. O

primeiro é a presença de organismos associados com EBP e o segundo é a presença de espécies endêmicas com distribuições restritas. A área de endemismo para Anablepidae evidenciada nessa região, corrobora eventos climáticos ao final do Mioceno que alteraram o clima local de árido para úmido devido, principalmente, ao soerguimento da cordilheira dos Andes (Starck & Anzótegui, 2001). Portanto, essa área mostra fisiografias e diferenças ambientais em distâncias relativamente curtas (Menni et al., 2005), o que provavelmente favoreceu a diferenciação das populações de *Jenynsia* localmente. Esses eventos climáticos juntamente com oscilações do nível oceânico provavelmente estão associados com a distribuição restrita às altas altitudes de espécies de *Jenynsia* nas proximidades do sopé andino no noroeste da Argentina, com exceção de *J. multidentata* (Aguilera & Mirande, 2005).

A ictiofauna de DASAS é de grande significância biogeográfica, pois demonstra alto grau de endemismo. Três padrões biogeográficos (Padrões “A”, “B” e “C”) de compartilhamento ictiofaunístico são exibidos entre drenagens do Escudo Cristalino brasileiro e drenagens costeiras Atlânticas, sugerindo que eventos cladogenéticos entre tais sistemas hidrológicos estão em curso durante longo período de tempo e, de certa maneira, são repetitivos (Ribeiro, 2006). A área de endemismo evidenciada para EI, além de corroborar o elevado endemismo da ictiofauna da bacia do rio Iguaçu (Baumgartner et al., 2012; Frota et al., 2016), também sugere evidências de eventos intrínsecos associados à evolução de grupos-irmãos da ictiofauna de DASAS e do escudo adjacente como EI e EAU, os quais inclui grau intermediário de inclusão com resolução taxonômica ao nível de gênero (veja o “Padrão B” em Ribeiro, 2006), nesse caso, o subgênero *Plesiojenynsia*. Essas áreas têm sido identificadas como tectonicamente ativas, com atividade comprovada há menos de 1,6 Ma (Saadi et al., 2002), ou seja, a configuração hidrológica de toda a região que engloba DASAS, EAU, EBU, EI e ELP corresponde a um sistema complexo com tectonismos que impuseram um dinamismo fluvial especialmente acelerado em toda região especificada (Ribeiro, 2006). Os limites dessas ecorregiões também configuram num centro de diversificação para Cynolebiasini (Costa, 2010).

A área de endemismo em DANAS sustentada por *A. anableps* e *A. microlepis* é compartilhada por outros grupos de peixes com representantes marinhos e dulcícolas, ou seja, linhagens de peixes dulcícolas derivados de ancestrais marinhos, como *Styracura schmardae* (Werner, 1904), *Anchoa filifera* (Fowler, 1915), *Pellona harrowei* (Fowler, 1917), *Paralonchurus brasiliensis* (Steindachner, 1875), *Strongylura* spp. e *Sphoeroides* spp. (Bloom & Lovejoy, 2017). Organismos que habitam regiões estuarinas devem apresentar rápida diferenciação genética devido à descontinuidade e pelos distintos limites ecofisiológicos desse ecossistema (Bilton, Paula & Bishop, 2002) como verificado para populações de *Anableps*

anableps (Watanabe et al., 2014). Ciclos glaciais pleistocênicos exerceram forte impacto em ambientes costeiros pela limitação da conectividade e, conseqüentemente, pela promoção da divergência genética entre distintas populações (Hewitt, 2000; Watanabe et al., 2014; Baggio, Stoiev, Spach & Boeger, 2017). A hipótese de diversificação em pulso, que prediz eventos cíclicos de isolamento de populações, é um excelente modelo para organismos estuarinos (Baggio et al., 2017). Portanto, a área de endemismo evidenciada para Anablepidae ao longo de DANAS é compatível com refúgios devido às variações do nível do mar durante o Pleistoceno-Holoceno associado à biologia das espécies de *Anableps* como viviparidade e baixo potencial de dispersão (Watanabe et al., 2014). Além disso, *A. microlepis* e *A. anableps* podem estar confinadas em DANAS pela pluma formada pela descarga do rio Amazonas, permitindo a distribuição de algumas espécies da “Boca do Amazonas” à drenagens costeiras das Guianas e Suriname (Jegú & Keith, 1999).

4.2 CENÁRIO DE DIVERSIFICAÇÃO EM ANABLEPIDAE

O ancestral mais antigo da família investigada, amplamente distribuído por DPAC, DANAS, DASAS e EBP provavelmente exibia hábitos estuarinos e os resultados obtidos são coincidentes com hipóteses prévias de dispersão desse ancestral devido a flutuações do nível do mar entre períodos glaciais e interglaciais (Aguilera & Mirande, 2005; Watanabe et al., 2014). Apesar de intercâmbios bióticos entre os ecossistemas marinho e dulcícola serem eventos evolutivamente raros devido à forte barreira biótica e abiótica entre esses ambientes (Vermeij & Dudley, 2000; Proches, 2001), evidências recentes de tolerância à água marinha para populações de *J. multidentata* sustentam esse caráter como um traço plesiomórfico em *Jenynsia* ao invés de uma novidade evolutiva, ou seja, a tolerância à alta salinidade em Anablepidae muito provavelmente tem ligação com antepassados comuns dentro da família (Calviño & Alonso, 2016). Essa condição ancestral também é evidenciada para outras famílias de Cyprinodontiformes como Fundulidae (Ghedotti & Davis, 2013). De fato, transições evolutivas da água marinha à água doce são frequentes na evolução de Actinopterygii (Betancur-R., Ortí & Pyron, 2015) com evidente congruência filogenética e biogeográfica entre táxons (Lovejoy, Albert & Crampton, 2006; Bloom & Lovejoy, 2017).

Muitos grupos, como *Lycengraulis* (Engraulidae), compartilham um padrão comum de distribuição em três áreas: ambientes dulcícolas na América do Sul, costeiros Atlântico e costeiros Pacífico. Esse padrão é muito semelhante ao encontrado em Anablepidae. Isso sugere que as origens de linhagens de ancestrais marinhos são atribuíveis a eventos vicariantes, ao invés de invasões oportunas (Bloom & Lovejoy, 2011). De acordo com Ghedotti (1998), as

distribuições de *Oxyzygonectes* e *Anableps dowei* do lado Pacífico sustentam uma complexa história biogeográfica de eventos dispersionistas e vicariantes associados ao Istmo do Panamá. No entanto, extinções e mudanças nos ambientes costeiros limitam a capacidade de inferir distribuições passadas, de maneira que é inteiramente provável que o ancestral marinho de Anablepidae, bem como de outras linhagens com ancestrais marinhos, tivesse uma ampla distribuição ao longo da costa do Pacífico e do Atlântico antes do surgimento do Istmo do Panamá (Bloom & Lovejoy, 2011).

A dispersão inicial computada ao ancestral de *Oxyzygonectes* e *Anableps* provavelmente ocorreu por diferenciação dentro de distintos *habitats* em regiões estuarinas. Esse fato é reforçado pela restrição da migração em *A. anableps* e *A. microlepis* à ambientes de baixa salinidade (Nascimento & Assunção, 2008) e por vários estudos indicarem ambientes estritamente marinho como barreiras que inibem o fluxo gênico entre organismos residentes de estuários (Watanabe et al., 2014). O modo reprodutivo de *O. dovii* que acontece em água doce (Ghedotti, 2003) pode ser indicativo da separação populacional que culminou no surgimento de *Oxyzygonectes* e no ancestral de *Anableps*, o qual esteve distribuído no lado Pacífico (DPAC) e Atlântico (DANAS) como computado na S-DIVA.

Ao final do Mioceno, drenagens do noroeste da América do Sul perderam a conectividade com aquelas do resto do continente devido ao soergimento da cordilheira oriental da Colômbia (Lundberg et al. 1998), representando um grande evento vicariante entre grupos trans e cisandinos (Lima & Ribeiro, 2011). Mesmo com o surgimento do Istmo do Panamá, apenas um pequeno número de intercâmbios recíprocos ocorreram entre as bacias da América Central e as transadinas (drenagens da encosta ocidental da cadeia dos Andes) (Chakrabarty & Albert, 2011; Matamoros, McMahan, Chakrabarty, Albert & Schaefer, 2015). Considerando o hábito estuarino do ancestral, o surgimento do Istmo do Panamá pode ser considerado o evento vicariante que culminou no isolamento geográfico das populações ancestrais de *Anableps* ao separar DPAC de DANAS. Esse evento é sustentado pelas mudanças ambientais divergentes que o istmo induziu em suas duas costas, promovendo ecossistemas contrastantes que culminaram na extinção e diversificação diferenciais (Leigh, O’Dea & Vermeij, 2014).

O cenário de dispersões e vicariâncias sugerido pela S-DIVA ao ancestral de *Anableps* e *Jenynsia* é congruente com a complexa história geológica das bacias sulamericanas, a qual teve sua configuração hidrológica fortemente influenciada pelo soergimento dos Andes no médio Mioceno (Lundberg et al., 1998). A paisagem da América do Sul se subdivide em um conjunto de terras baixas - terrenos abaixo de 250 m do nível do mar - e outro conjunto de terras altas, o

qual ultrapassa 500 m acima do nível do mar (Lima & Ribeiro, 2011) limitados a oeste pela cadeia andina. Dados de distribuição de espécies de peixes (Ribeiro et al., 2010) demonstram que as terras baixas são importantes áreas à expansão da distribuição geográfica da fauna aquática (Räsänen et al., 1995). Tais áreas receberam esporadicamente transgressões marinhas, sendo que a maior delas inundou todo o conjunto de terras baixas do Chaco-Pantanal, bem como o sopé andino ao norte, conectando o Oceano Atlântico Sul ao Caribe e estendendo-se a leste pelas terras baixas amazônicas até a atual foz do rio Amazonas (Ribeiro, Lima & Menezes, 2010; Lima & Ribeiro, 2011).

As análises filogenéticas dos grupos com linhagens de ancestrais marinhos mostram que os táxons-irmãos estão distribuídos em áreas próximas das fontes de incursões marinhas (Lovejoy et al., 2006). De fato, oscilações do nível oceânico que configuraram transgressões e regressões marinhas por terras continentais estão entre os principais eventos vicariantes provedores de especiação alopátrica na ictiofauna sulamericana (Hubert & Renno, 2006). Esse é o caso de Anablepidae que atualmente apresenta populações confinadas nas proximidades dessas fontes como na “Boca do Paraná”, “Boca do Amazonas” e “Caribe”. As incursões marinhas do Mioceno no sistema de megazonas úmidas do lago Pebas (Bloom & Lovejoy, 2011; Cooke, Chao & Beheregaray, 2012) foram as mais recentes influências de transições da ictiofauna marinhas à água doce, com fortes evidências à evolução de linhagens que adentraram na América do Sul (Bloom & Lovejoy, 2017) como provavelmente ocorreu ao ancestral de *Jenynsia* e *Plesiojenynsia*. Essa megazona do lago Pebas era composta por uma variedade de ambientes como lagos, pântanos, deltas e estuários (Hoorn et al., 2010), ou seja, férteis ambientes à diversificação de linhagens marinhas (Bloom & Lovejoy, 2017). A ausência de anablepídeos na bacia Amazônica pode estar ligada ao fato de que o rio Amazonas moldou sua atual orientação e a bacia adquiriu seu atual tamanho após esse evento de incursões marinhas inundando o sistema de megazonas (Figueiredo, Hoorn, van der Ven & Soares, 2009). Assim, essas áreas úmidas de transição entre os ambientes marinho e dulcícola deixaram de existir na Amazônia (Bloom & Lovejoy, 2017).

Ainda, as oscilações do nível oceânico entre períodos glaciais e interglaciais (Miller et al., 2005) foram determinantes à dispersão de populações durante regressões marinhas pela interconexão de drenagens e, à fragmentação de populações em bacias de rios recentemente isoladas durante incursões marinhas (Ochoa et al., 2015). Esse padrão associado ao arco Michicola que isolou drenagens amazônicas das drenagens do Paraná-Paraguai (Lundberg et al., 1998), esclarecem a separação do ancestral de EBP e DASAS com DANAS. Os resultados obtidos são congruentes ao cenário de diversificação histórica de outros grupos de

Cyprinodontiformes como *Cynolebiasini* (Costa, 2010), os quais permitem enfatizar as influências de transgressões marinhas à ocorrência de eventos dispersionistas e vicariantes. No médio Mioceno (15-11 ma), sucessivas transgressões marinhas do Atlântico ocuparam uma ampla região da atual EBP, estendendo-se pelo sul de EC na Bolívia e por uma ampla área no norte Argentina e no Uruguai originando o “Mar Paranaense” (Hulka, Gräfe, Sames, Uba & Heubeck, 2006). Tais transgressões marinhas causaram períodos alternativos de isolamento e conexão principalmente entre as áreas de EBP, EBU e ELP, fato que favoreceu tanto o intercâmbio biótico como o isolamento (Costa, 2010), apoiando os sucessivos eventos de dispersão e vicariância indicados na reconstrução biogeográfica dos subgêneros *Jenynsia* e *Plesiojenynsia*.

Para esse clado, os resultados da S-DIVA corroboram outros estudos que também documentaram a importância das oscilações do nível oceânico sobre a história demográfica e os padrões de distribuição da ictiofauna de drenagens costeiras (Roxo et al., 2014; Bruno, Casciotta, Almirón, Ricillio & Lizarrade, 2015; Thomaz, Malabarba, Bonatto & Knowles, 2015; Tschá, Bachmann, Abilhoa & Boeger, 2017; Tschá, Baggio et al., 2017). Embora as idades precisas dos eventos associados com oscilações do nível oceânico ainda não sejam bem estabelecidas (Angulo, Lessa & Souza, 2006), no mínimo três principais ciclos de regressões e transgressões marinhas ocorreram durante o Quaternário atingindo os limites de DASAS, EBP, EBU e ELP (Martin, Suguio, Flexor, Dominguez & Bittencourt, 1996). Os processos geológicos e as mudanças cíclicas do nível oceânico afetaram a estrutura populacional da ictiofauna, ora facilitando períodos de isolamento, impedindo o fluxo gênico, outrora reconectando as bacias hidrográficas, permitindo a troca gênica entre populações (Tschá, Baggio, et al., 2017). Portanto, o ancestral comum dos subgêneros *Jenynsia* e *Plesiojenynsia* provavelmente sofreu vicariância num período de regressão marinha, onde o ancestral de *Jenynsia* ficou mais restrito às proximidades do noroeste da Argentina e, o ancestral de *Plesiojenynsia* restringiu-se à DASAS. Condizente a esse evento, dois períodos de níveis oceânicos ocorreram no sul da América do Sul, *Laguna Paiva Transgression (TLP)* e *Parana Formation Transgression (TEP)*, os quais inundaram em momentos distintos no Mioceno todo o conjunto de terras das planícies do Pampa e Chaco, bem como o noroeste Argentino (Brea & Zucol, 2011; Marengo, 2015).

Assim como evidenciado para algumas subfamílias de Loricariidae (Roxo et al., 2014) e para espécies de *Austrolebias* (Loureiro, Duarte & Zarucki, 2011), os resultados para o clado *Plesiojenynsia* também sugerem um ajuste ao “Padrão B” de Ribeiro (2006) com relacionamentos de grupos-irmãos entre espécies endêmicas das drenagens costeiras (terras

baixas) e das porções adjacentes do escudo brasileiro (terras altas), no caso, os rios Iguaçu e Uruguai. Os eventos de vicariância e de dispersão computados nesse clado sugerem a ocorrência de capturas de cabeceira entre drenagens de DASAS, EAU e EI, os quais permitiram a atual diversificação e distribuição da espécie do subgênero *Plesiojenynsia*. De fato, vários grupos de peixes compartilham esse padrão de distribuição, de maneira que capturas de cabeceiras são os eventos que melhor explicam essa questão (Ribeiro, 2006; Roxo et al., 2014). Ainda, não existe consenso sobre a natureza vicariante ou dispersionista de capturas de cabeceiras (Dagosta & de Pinna, 2017), portanto, os eventos registrados pela análise S-DIVA para *Plesiojenynsia* mesclam as influências das oscilações do nível oceânico (especiação dentro de DASAS) e de capturas de cabeceiras (especiação entre DASAS, EAU e EI) na diversificação das espécies desse subgênero.

Novamente, devido ao provável caráter plesiomórfico de tolerância à água salgada (Calviño & Alonso, 2016) e de mecanismos fisiológicos para suportar ampla variação de condições ambientais (Hued & Bistoni, 2005) em populações de *J. multidentata*, essa espécie está envolvida na maioria dos eventos registrados na S-DIVA para o subgênero *Jenynsia*. Ressalta-se que a topologia proposta para esse clado apresenta incertezas filogenéticas e, a amplilocalização de *J. multidentata* pode falsear estudos sistemáticos de biogeografia histórica, sobretudo pelo fato de se tratar de um possível complexo de espécies (Aguilera et al., 2013). De fato, os resultados obtidos para esse clado associam-se à estrutura filogeográfica de *J. multidentata*, que faz parte de um cenário complexo que não pode ser explicado por um único evento demográfico, de maneira que tais eventos estão em sintonia com grandes mudanças climáticas e geológicas no final do Pleistoceno (Bruno, Casciotta, Almirón & Lizarralde, 2013). Portanto, os alcances ancestrais contabilizados para todas as espécies dentro do subgênero *Jenynsia* condizem com a hipótese de refúgios pleistocênicos às condições adversas de aridez, que promoveram períodos alternativos de conexão e separação das paleodrenagens, principalmente na área dos Pampas da Argentina (Bruno et al., 2015). Dessa forma, certas linhagens permaneceram em áreas com condições climáticas desfavoráveis e tiveram contato secundário em algumas localidades como resultado da formação do sistema hidrográfico moderno (Bruno et al., 2013; 2015).

Em conclusão, ao investigar aspectos históricos da diversificação de Anablepidae soma-se aos esforços que destinam ao melhor entendimento da biogeografia de peixes Neotropicais, especialmente aos grupos com padrões de distribuição semelhantes ao da família analisada. Os resultados suportam uma distribuição ancestral ampla à região Neotropical, portanto, a hipótese inicial foi corroborada. Há fortes evidências para afirmação de que as espécies dos subgêneros

Jenynsia e *Plesiojenynsia* são derivadas de linhagens marinhas, ainda que muitas dessas habitem terras altas com mais de 1.000 m de altitude em EI e nos limites das ecorregiões ao sopé andino no noroeste da Argentina, as quais se mostraram como áreas de endemismo fundamentais à diversificação da família. Eventos históricos associados à evolução paleogeológica e paleogeográfica da América do Sul e Central, especialmente do médio Mioceno ao Pleistoceno resultaram, em conjunto, em um dinamismo fluvial entres as áreas estabelecidas, ora isolando populações outrora promovendo dispersão. A melhor resolução das incertezas topológicas na filogenia da família, bem como a descoberta de novas espécies dentro do complexo *J. multidentata*, devem esclarecer ainda mais sobre os centros de diversificação para Anablepidae e trazer mais detalhes frente a íntima associação da ictiofauna Neotropical à evolução geológica e climática do continente.

REFERÊNCIAS

- Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., ... Petry, P. (2008). Freshwater ecoregions of the World: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58, 403–414.
- Aguilera, G., & Mirande, J. M. (2005). A new species of *Jenynsia* (Cyprinodontiformes: Anablepidae) from northwestern Argentina and its phylogenetic relationships. *Zootaxa*, 1096, 29–39.
- Aguilera, G., Mirande, J. M., Calviño, P. A., & Lobo, L. F. (2013). *Jenynsia luxata*, a new species from Northwestern Argentina, with additional observations of *J. maculata* Regan and phylogeny of the genus (Cyprinodontiformes: Anablepidae). *Neotropical Ichthyology*, 11, 565–572.
- Albert, J. S., & Reis, R. E. (2011). Introduction to Neotropical Freshwaters. In J. S. Albert & R. E. Reis (Eds.), *Historical biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (pp. 3–20). London: University of California Press.
- Angulo, R. J., Lessa, G. C., & Souza, M. C. (2006). A critical review of mid- to late-Holocene sea-level fluctuations on the eastern Brazilian coastline. *Quaternary Science Reviews*, 25, 486–506.
- Baggio, R. A., Stoiev, S. B., Spach, H. L., & Boeger, W. A. (2017). Opportunity and taxon pulse: the central influence of coastal geomorphology on genetic diversification and endemism of strict estuarine species. *Journal of Biogeography*, 44, 1626–1639.

- Baumgartner, G., Pavanelli, C. S., Baumgartner, D., Bifi, A. G., Debona, T., & Frana, V. A. (2012). *Peixes do baixo rio Iguaçu*. Maringá: EDUEM.
- Berra, T. M. (2001). *Freshwater fish distribution*. San Diego: Academic Press.
- Betancur-R, R., Ortí, G., & Pyron, R. A. (2015). Fossil-based comparative analyses reveal ancient marine ancestry erased by extinction in ray-finned fishes. *Ecology Letters* 18, 441–450.
- Bilton, D. T., Paula J., & Bishop, J. D. D. (2002). Dispersal, genetic differentiation and speciation in estuarine organisms. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55, 937–952.
- Bloom, D. D., & Lovejoy, N. R. (2011). The biogeography of marine incursions in South America. In J. S. Albert & R. E. Reis (Eds.), *Historical biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (pp. 137–144). London: University of California Press.
- Bloom, D. D., & Lovejoy, N. R. (2017). On the origins of marine-derived freshwater fishes in South America. *Journal of Biogeography*, 44, 1927–1938.
- Brea, M., & Zucol, A. F. (2011). The Paraná-Paraguay basin: geology and paleoenvironments. In J. S. Albert & R. E. Reis (Eds.), *Historical biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (pp. 69–88). London: University of California Press.
- Brooks, D. R., & van Veller, M. G. P. (2003). Critique of Parsimony Analysis of Endemicity as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 30, 819–825.
- Bruno, M. C., Casciotta, J. R., Almirón, A. E., & Lizarrade, M. S. (2013). Phylogeographic pattern of *Jenynsia multidentata* (Cyprinodontiformes: Anablepidae) in the southern boundary of the Brazilian Subregion, Argentina. *Neotropical Ichthyology*, 11, 477–486.
- Bruno, M. C., Casciotta, J. R., Almirón, A. E., Ricillio, F. L., & Lizarrade, M. S. (2015). Quaternary refugia and secondary contact in the southern boundary of the Brazilian subregion: comparative phylogeography of freshwater fish. *Vertebrate Zoology*, 65, 45–55.
- Calviño, P., & Alonso, F. (2016). First record of the genus *Jenynsia* from marine water on the coast of Punta del Este, Maldonado, Uruguay (Cyprinodontiformes: Anablepidae). *Journal of Fish Biology*, 88, 1236–1240.
- Camelier, P., & Zanata, A. M. (2014). Biogeography of freshwater fishes from the Northeastern Mata Atlântica freshwater ecoregion: distribution, endemism, and area relationships. *Neotropical Ichthyology*, 12, 683–698.
- Chen, W. J., Lavoué, S., & Mayden, R. L. (2013). Evolutionary origin and early biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Teleostei). *Evolution*, 8, 2218–2239.

- Chakrabarty, P., Albert, J. S. (2011). Not so fast: a new take on the Great American biotic interchange. In J. S. Albert & R. E. Reis (Eds.), *Historical biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (pp. 293–305). London: University of California Press.
- Cooke, G. M., Chao, N. L., & Beheregaray, L. B. (2012). Marine incursions, cryptic species and ecological diversification in Amazonia: the biogeographic history of the croaker genus *Plagioscion* (Sciaenidae). *Journal of Biogeography*, *39*, 724–738.
- Costa, W. J. E. M. (2010). Historical biogeography of cynolebiasine annual killifishes inferred from dispersal-vicariance analysis. *Journal of Biogeography*, *37*, 1995–2004.
- Craw, R. C. (1982). Phylogenetics, area, geology, and the biogeography of Croizat: a radical view. *Systematic Zoology*, *31*, 304–316.
- Craw, R. C. (1983). Panbiogeography and vicariance biogeography: are they truly different? *Systematic Zoology*, *32*, 431–437.
- Crisci, J. V., Katinas, L., & Posadas, P. (2000). *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Botánica.
- Dagosta, F. C. P., & de Pinna, M. (2017). Biogeography of Amazonian fishes: deconstructing river basins as biogeographic units. *Neotropical Ichthyology*, *15*, e170034.
- Deo, A. J., & DeSalle, R. (2006). Nested areas of endemism analysis. *Journal of Biogeography*, *33*, 1511–1526.
- Ebach, M. C., & Goujet, D. F. (2006). The first biogeographical map. *Journal of Biogeography*, *33*, 761–769.
- Echeverry, A., & Morrone, J. J. (2010). Parsimony analysis of endemism as a panbiogeographical tool: an analysis of Caribbean plant taxa. *Biological Journal of the Linnean Society*, *101*, 961–976.
- Figueiredo, J., Hoorn, C., van der Ven, P., & Soares, E. (2009). Late Miocene onset of the Amazon river and the Amazon deep-sea fan: evidence from the Foz do Amazonas basin. *Geology*, *37*, 619–622.
- Frota, A., Gonçalves, E. V. R., Deprá, G. C., & Graça, W. J. (2016). Inventory of the ichthyofauna from the Jordão and Areia river basins (Iguaçu drainage, Brazil) reveals greater sharing of species than thought. *Check List*, *12*, 1995.
- Ghedotti, M. J. (1998). Phylogeny and classification of the Anablepidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). In L. R. Malabarba, R. E. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and classification of neotropical fishes* (pp. 561–582). Porto Alegre: EDIPUCRS.

- Ghedotti, M. J. (2000). Phylogenetic analysis and taxonomy of the poecilioid fishes (Teleostei: Cyprinodontiformes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, *130*, 1–53.
- Ghedotti, M. J. (2003). Family Anablepidae. In R. E. Reis, S. O. Kullander and C. J. Ferraris Junior (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America* (pp. 582–585). Porto Alegre: EDIPUCRS.
- Ghedotti, M. J., & Davis, M. P. (2013). Phylogeny, classification, and evolution of salinity tolerance of the North American topminnows and killifishes, family Fundulidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). *Fieldiana Life and Earth Sciences*, *7*, 1–65.
- Ghedotti, M. J., Meissner, A. D., & Lucinda, P. H. F. (2001). New species of *Jenynsia* (Teleostei: Cyprinodontiformes) from southern Brazil and its phylogenetic relationships. *Copeia*, *2001*, 726–736.
- Ghedotti, M. J., & Weitzman, S. H. (1995). Description of two new species of *Jenynsia* (Cyprinodontiformes: Anablepidae) from southern Brazil. *Copeia*, *1995*, 939–946.
- Ghedotti, M. J., & Weitzman, S. H. (1996). A new species of *Jenynsia* (Cyprinodontiformes: Anablepidae) from Brazil with comments on the composition and taxonomy of the genus. *Occasional Papers of the Natural History Museum the University of Kansas, Lawrence, Kansas*, *179*, 1–25.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008). TNT (tree analysis using new technology), a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, *24*, 1–13.
- Harold, A. S., & Mooi, M. D. (1994). Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology*, *43*, 261–266.
- Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, *405*, 907–913.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., ... Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, *330*, 927–931.
- Hu, G. L., & Hua, B. Z. (2016). Historical biogeography of the short-faced scorpionflies (Insecta: Mecoptera: Panorpididae). *Journal of Biogeography*, *43*, 1762–1772.
- Hubert, N., & Renno, J. F. (2006). Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, *33*, 1414–1436.
- Hubert, N., Duponchelle, F., Nuñez, J., Garcia-Davila, C., Paugy, D., & Renno, J. F. (2007). Phylogeography of the piranha genera *Serrasalmus* and *Pygocentrus*: implications for the diversification of the Neotropical ichthyofauna. *Molecular Ecology*, *16*, 2115–2136.

- Hued, A. C., & Bistoni, M. A. (2005). Development and validation of a Biotic Index for evaluation of environmental quality in the central region of Argentina. *Hydrobiologia*, *543*, 279–298.
- Hulka, C., Gräfe, K. -U., Sames, B., Uba, C. E., Heubeck, C. (2006). Depositional setting of the Middle to Late Miocene Yecua Formation of the Chaco Foreland Basin, southern Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences*, *21*, 135–150.
- Jegú, M., & Keith, P. (1999). Lower Oyapock River as northern limit for the western Amazon fish fauna or only a stage in its northward progression. *Comptes Rendus Biologies de l'Academie des Sciences (Life Sciences Series)*, *322*, 1133–1143.
- Leigh, E. G., O'Dea, A., & Vermeij, G. J. (2014). Historical biogeography of the Isthmus of Panama. *Biological Reviews*, *89*, 148–172.
- Lieberman, B. S. (2003). Paleobiogeography: the relevance of fossils to biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *34*, 51–69.
- Lima, F. C. T., & Ribeiro, A. C. (2011). Continental-scale tectonic controls of biogeography and ecology. In J. S. Albert & R. E. Reis (Eds.), *Historical biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (pp. 146–164). London: University of California Press.
- Loureiro, M., Duarte, A., & Zarucki, M. (2011). A new species of *Austrolebias* Costa (Cyprinodontiformes: Rivulidae) from northeastern Uruguay, with comments on distribution patterns. *Neotropical Ichthyology*, *9*, 335–342.
- Lovejoy, N. R., Albert, J. S., & Crampton, W. G. R. (2006). Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences*, *21*, 5–13.
- Löwenberg-Neto, P., & Carvalho, C. J. B. (2004). Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) na delimitação de áreas de endemismos: inferências para conservação da biodiversidade na Região Sul do Brasil. *Natureza & Conservação*, *2*, 58–65.
- Lucinda, P. H. F., Ghedotti, M. J., & Graça, W. J. (2006). A new *Jenynsia* species (Teleostei, Cyprinodontiformes, Anablepidae) from Southern Brazil and its phylogenetic position. *Copeia*, *2006*, 613–622.
- Lucinda, P. H. F., Reis, R. E., & Quevedo, R. (2002). *Jenynsia onca*, a new species of anablepid fish (Teleostei: Cyprinodontiformes) from southern Brazil and its phylogenetic position. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, *13*, 33–40.
- Lundberg, J. G., Marshall, L. G., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, M. C. S. L., & Wesselingh, F. (1998). The stage for neotropical fish diversification: a history of tropical South America rivers. In L. R. Malabarba, R. E. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena

- (Eds.), *Phylogeny and classification of neotropical fishes* (pp. 13–48). Porto Alegre: EDIPUCRS.
- Marengo, H. (2015). *Neogene micropaleontology and stratigraphy of Argentina: the Chaco-Paranense basin and the Península de Valdés*. Cham: Springer.
- Martin, L., Suguio, K., Flexor, J. M., Dominguez, J. M. L., & Bittencourt, A. C. S. P. (1996). Quaternary sea-level history and variation in dynamics along the Central Brazilian coast: consequences on coastal plain construction. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 68, 303–354.
- Matamoros, W. A., McMahan, C. D., Chakrabarty, P., Albert, J. S., & Schaefer, J. F. (2015). Derivation of the freshwater fish fauna of Central America revisited: Myers's hypothesis in the twenty-first century. *Cladistics*, 31, 177–188.
- Menni, R. C., Miquelarena, A. M., & Volpedo, A. V. (2005). Fishes and environment in northwestern Argentina: from lowland to Puna. *Hydrobiologia*, 544, 33–49.
- Meyer, A., & Lydeard, C. (1993). The evolution of copulatory organs, internal fertilization, placentas, and viviparity in killifishes (Cyprinodontiformes), as inferred from a DNA phylogeny of the tyrosine kinase gene *X-src*. *Proceedings of the Royal Society B*, 254, 153–162.
- Miller, R. R. (1979). Ecology, habits and relationships of the Middle American cuatro ojos, *Anableps dowi* (Pisces: Anablepidae). *Copeia*, 1979, 82–91.
- Miller, K. G., Kominz, M. A., Browning, J. V., Wright, D. J., Mountain, G. S., Katz, M., ... Pekar, S. F. (2005). The Phanerozoic record of global sea-level change. *Science*, 310, 1293–1298.
- Montoya-Burgos, J. I. (2003). Historical biogeography of the catfish genus *Hypostomus* (Siluriformes: Loricariidae), with implications on the diversification of Neotropical ichthyofauna. *Molecular Ecology*, 12, 1855–1867.
- Morrone, J. J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43, 438–441.
- Morrone, J. J. (2004). Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48, 149–162.
- Morrone, J. J. (2005). Cladistic biogeography: identity and place. *Journal of Biogeography*, 32, 1281–1284.
- Morrone, J. J. (2009). *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.

- Morrone, J. J. (2014). Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography*, *41*, 842–854.
- Morrone, J. J. (2015). Track analysis beyond panbiogeography. *Journal of Biogeography*, *42*, 413–425.
- Morrone, J. J., & Crisci, J. V. (1995). Historical Biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *26*, 373–401.
- Musilová, Z., Řičan, O., Řičanová, S., Janšta, P., Gahura, O., & Novák, J. (2015). Phylogeny and historical biogeography of trans-Andean cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae). *Vertebrate Zoology*, *65*, 333–350.
- Myers, G. S. (1947). The Amazon and its fishes. Part 4. The fish in its environment. *The Aquarium Journal*, *18*, 8–19, 34.
- Nascimento, F. L., & Assunção, M. I. S. (2008). Ecologia reprodutiva dos tralhos *Anableps anableps* e *Anableps microlepis* (Pisces: Osteichthyes: Cyprinodontiformes: Anablepidae) no rio Paracauari, ilha de Marajó, Pará, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, *3*, 229–240.
- Nihei, S. S. (2010). Biogeografia Cladística. In C. J. B. Carvalho & E. A. B. Almeida (Eds.), *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos* (pp. 99–122). São Paulo: Editora Roca.
- Ochoa, L. E., Pereira, L. H. G., Costa-Silva, G. J., Roxo, F. F., Batista, J. S., Formiga, K., Foresti, F. & Oliveira, C. (2015). Genetic structure and historical diversification of catfish *Brachyplatystoma platynemum* (Siluriformes: Pimelodidae) in the Amazon basin with implications for its conservation. *Ecology and Evolution*, *5*, 2005–2020.
- Page, R. D. M. (1994). Parallel phylogenies: reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics*, *10*, 155–173.
- Page, R. D. M., & Charleston, M. A. (1998). Trees within trees: phylogeny and historical associations. *Trends in Ecology and Evolution*, *13*, 356–359.
- Parenti, L. R. (1981). A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *168*, 335–557.
- Parker, A. (1997). Combining molecular and morphological data in fish systematics: Examples from the Cyprinodontiformes. In T. D. Kocher & C. A. Stepien (Eds.), *Molecular systematics of fishes* (pp. 163–188). San Diego: Academic Press.
- de Pinna, M. C. C. (2006). Diversity of Tropical fishes. In A. L. Val, V. M. F. Almeida-Val & D. J. Randall (Eds.), *The physiology of Tropical fishes* (pp. 47–84). London: Elsevier.

- Procheş, Ş. (2001). Back to the sea: secondary marine organisms from a biogeographical perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*, *74*, 197–203.
- Ramirez, J. L., Birindelli, J. L. O., & Galetti Jr., P. M. (2017). A new genus of Anostomidae (Ostariophysi: Characiformes): Diversity, phylogeny and biogeography based on cytogenetic, molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *107*, 308–323.
- Räsänen, M. E., Linna, A. M., Santos, J. C. R., & Negri, F. R. (1995). Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science*, *269*, 386–390.
- Ribeiro, A. C. (2006). Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotropical Ichthyology*, *4*, 225–246.
- Ribeiro, A. C., Lima, F. C. T., & Menezes, N. A. (2010). Biogeografia dos peixes de água doce da América do Sul. In C. J. B. Carvalho & E. A. B. Almeida (Eds.), *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos* (pp. 261–276). São Paulo: Editora Roca.
- Rodriguez, J., Pitts, J. P., & von Dohlen, C. (2015). Historical biogeography of the widespread spider wasp tribe Aporini (Hymenoptera: Pompilidae). *Journal of Biogeography*, *42*, 495–506.
- Ronquist, F. (1997). Dispersal-Vicariance Analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, *46*, 195–203.
- Rosen, B. R. (1984). Reef coral biogeography and climate through the late Cainozoic: just islands in the sun or a critical pattern of islands. In P. J. Benchley (Ed.), *Fossils and climate* (pp. 201–262). New York: Wiley-Liss Inc.
- Rosen, B. R. (1985). Long-term geographical controls on regional diversity. *Open University Geological Society Journal*, *6*, 25–30.
- Rosen, B. R. (1988). From fossils to earth history: applied historical biogeography. In A. A. Myers & P. S. Giller (Eds.), *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions* (pp. 437–481). London: Chapman and Hall.
- Roxo, F. F., Albert, J. S., Silva, G. S. C., Zawadzki, C. H., Foresti, F., & Oliveira, C. (2014). Molecular phylogeny and biogeographic history of the armored Neotropical catfish subfamilies Hypoptopomatinae, Neoplecostominae and Otothyriinae (Siluriformes: Loricariidae). *PLoS ONE*, *9*, e105564.

- Saadi, A., Machette, M. N., Haller, K. M., Dart, R. L., Bradley, L., & Souza, A. M. P. D. (2002). Map and database of Quaternary faults and lineaments in Brazil. U.S. Geological Survey, Open-File Report 02-230. (available at <http://pubs.usgs.gov/of/2002/ofr-02-230>).
- Silva, J. M. C., Souza, M. C., & Castelletti, C. H. M. (2004). Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic Forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, *13*, 85–92.
- Sanmartín, I. (2003). Dispersal vs. Vicariance in the Mediterranean: historical biogeography of the Palearctic Pachydeminae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Journal of Biogeography*, *30*, 1883–1897.
- Sanmartín, I. (2007). Event-based biogeography: integrating patterns, processes, and time. In M. C. Ebach & R. S. Tangney (Eds.), *Biogeography in a changing world* (pp. 135–159). Boca Raton: CRC Press.
- Sigrist, M. S., & Carvalho, C. J. B. (2008). Detection of areas of endemism on two spatial scales using Parsimony Analysis of Endemicity (PAE): the Neotropical region and the Atlantic Forest. *Biota Neotropica*, *8*, 33–42.
- Silva, M., & Noll, F. B. (2015). Biogeography of the social wasp genus *Brachygastra* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). *Journal of Biogeography*, *42*, 833–842.
- Starck, D., & Anzótegui, L. M. (2001). The late miocene climatic change - persistence of a climatic signal through the orogenic stratigraphic record in northwestern Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, *14*, 763–774.
- Thomaz, A. T., Malabarba, L. R., Bonatto, S. L. & Knowles, L. L. (2015). Testing the effect of palaeodrainages versus habitat stability on genetic divergence in riverine systems: study of a Neotropical fish of the Brazilian coastal Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, *42*, 2389–2401.
- Tschá, M. K., Bachmann, L., Abilhoa, V., & Boeger, W. A. (2017). Past connection and isolation of catchments: the sea-level changes affect the distribution and genetic variability of coastal freshwater fishes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *190*, 31–39.
- Tschá, M. K., Baggio, R. A., Marteleto, F. M., Abilhoa, V., Bachmann, L., & Boeger, W. A. (2017). Sea-level variations have influenced the demographic history of estuarine and freshwater fishes of the coastal plain of Paraná, Brazil. *Journal of Fish Biology*, *90*, 968–979.
- van Veller, M. G. P., Kornet, D. J., & Zandee, M. (2000). Methods in vicariance biogeography: assessment of the implementations of assumptions zero, 1 and 2. *Cladistics*, *16*, 319–345.

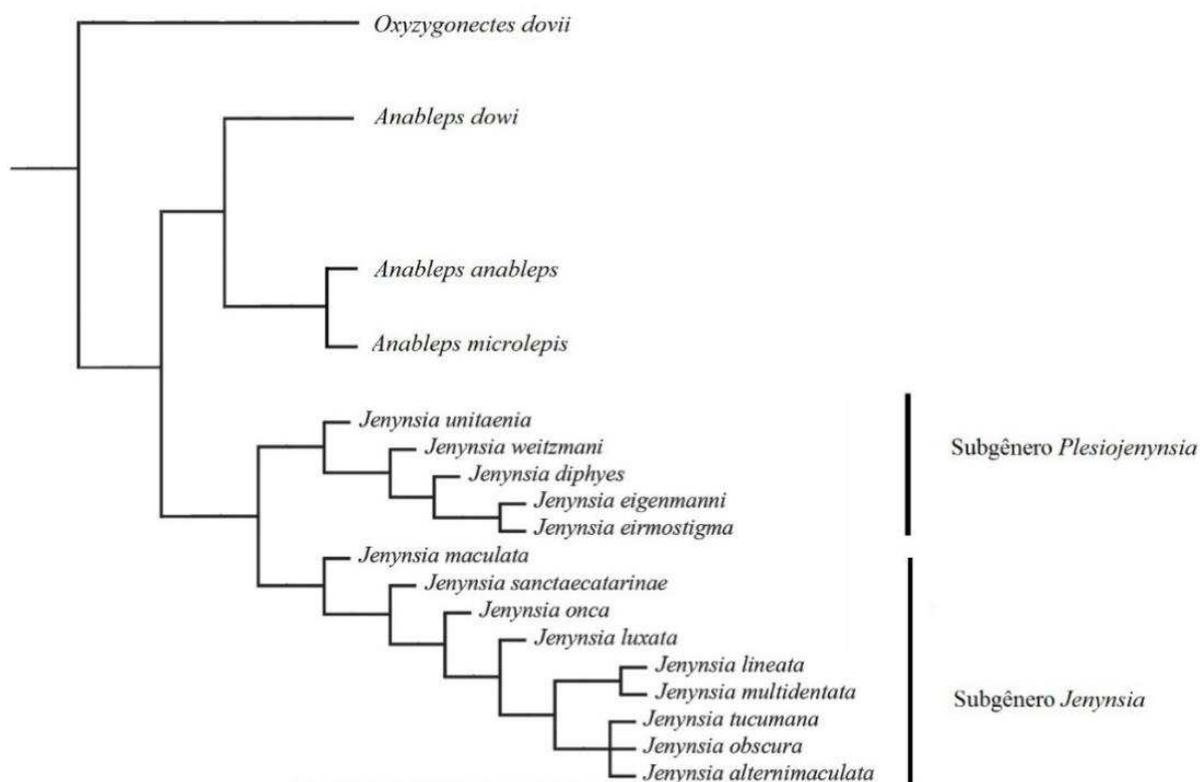
- Vari, R. P., & Weitzman, S. H. (1990). A review of the phylogenetic biogeography of the freshwater fishes of South America. In G. Peters & R. Hutterer (Eds.), *Vertebrates in the tropics: Proceedings of the International Symposium on Vertebrate Biogeography and Systematics in the Tropics* (pp. 381–393). Bonn: Museum Alexander Koenig.
- Vermeij, G. J. & Dudley, R. (2000). Why are there so few evolutionary transitions between aquatic and terrestrial ecosystems? *Biological Journal of the Linnean Society*, *70*, 541–554.
- Watanabe, L. A., Vallinoto, M., Neto, N. A., Muriel-Cunha, J., Saint-Paul, U., Schneider, H., & Sampaio, I. (2014). The past and present of an estuarine-resident fish, the “Four-Eyed Fish” *Anableps anableps* (Cyprinodontiformes, Anablepidae), revealed by mtDNA sequences. *PLoS ONE*, *9*, e101727.
- Yu, Y., Harris, A. J., & He, X. (2010). S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): A tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *56*, 848–850.
- Yu, Y., Harris, A. J., Blair, C., & He, X. (2015). RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *87*, 46–49.

INFORMAÇÕES DE APOIO (APÊNDICES)

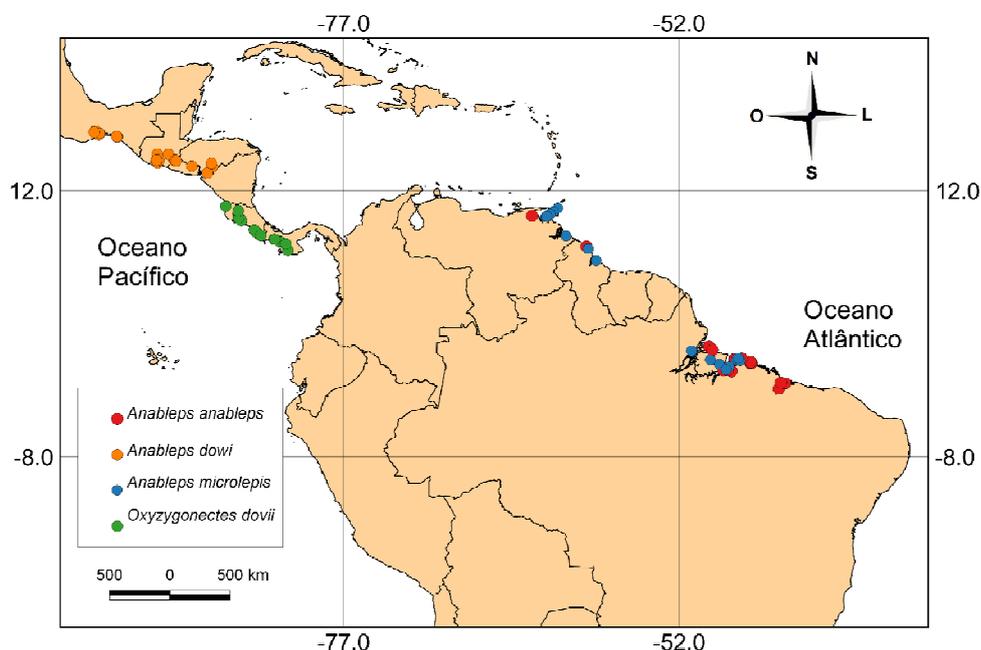
**Biogeografia histórica de Anablepidae (Teleostei: Cyprinodontiformes):
inferências com métodos pan-biogeográfico e cladístico**

Augusto Frota, Carla S. Pavanelli e Weferson J. da Graça

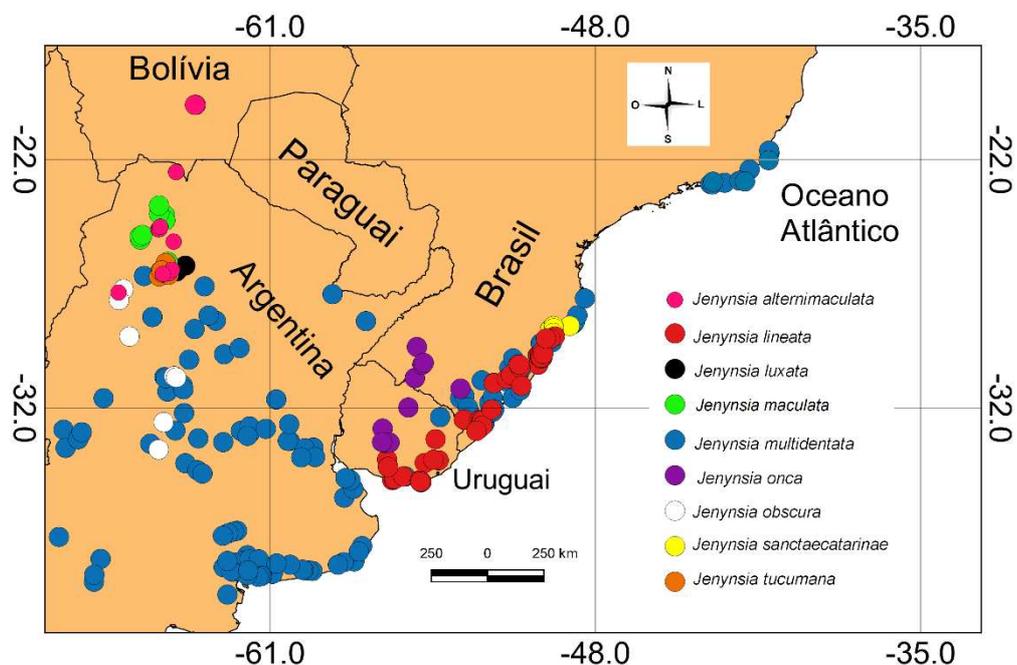
Apêndice S1 Cladograma de consenso estrito das espécies pertencentes a Anablepidae evidenciando suas relações de parentesco. *Oxyzygonectes dovii* como espécie irmã de *Anableps* + *Jenynsia* formando clados monofiléticos e os dois clados formados pelos subgêneros *Jenynsia* e *Plesiojenynsia* também monofiléticos. Adaptado de Lucinda *et al.* (2006) e Aguilera *et al.* (2013).



Apêndice S2 Mapa da atual distribuição das espécies de *Anableps* e *Oxyzygonectes*. Os dados das distribuições são provenientes de coleções ictiológicas e literatura (ver metodologia). Elaborado no programa Quantum GIS 2.14 de acordo com Nanni *et al.* (2012), nos quais as coordenadas geográficas dos registros das espécies foram convertidas em graus decimais.



Apêndice S3 Mapa da atual distribuição das espécies do subgênero *Jenynsia*. Os dados das distribuições são provenientes de coleções ictiológicas e literatura (ver metodologia). Elaborado no programa Quantum GIS 2.14 de acordo com Nanni *et al.* (2012), nos quais as coordenadas geográficas dos registros das espécies foram convertidas em graus decimais.



Apêndice S6 Conjunto de dados dos vinte cladogramas mais parcimoniosos extraídos da matriz de dados morfológicos de Aguilera *et al.* (2013), para execução no programa RASP 3.02 (Yu *et al.*, 2014).

#NEXUS

Begin trees;

Translate

1 Oxyzygonectes_dovii,
 2 Anableps_dowei,
 3 Anableps_anableps,
 4 Anableps_microlepis
 5 Jenynsia_unitaenia
 6 Jenynsia_weitzmani,
 7 Jenynsia_onca,
 8 Jenynsia_eirmostigma,
 9 Jenynsia_eigenmanni,
 10 Jenynsia_sanctaecatarinae,
 11 Jenynsia_alternimaculata,
 12 Jenynsia_obscura,
 13 Jenynsia_multidentata,
 14 Jenynsia_lineata,
 15 Jenynsia_tucumana,
 16 Jenynsia_diphyes,
 17 Jenynsia_maculata,
 18 Jenynsia_luxata,

;

tree new_tree1 = (1,((2,(3,4)),(5,(16,(6,(8,9))),(10,(17,(7,(18,((15,(11,12)),(13,14)))))))));

tree new_tree2 = (1,((2,(3,4)),(5,(6,(16,(8,9))),(10,(17,(7,(18,((15,(11,12)),(13,14)))))))));

tree new_tree3 = (1,((2,(3,4)),(5,(16,(6,(8,9))),(17,(10,(7,(18,((15,(11,12)),(13,14)))))))));

tree new_tree4 = (1,((2,(3,4)),(5,(16,(6,(8,9))),(17,(7,(18,(10,((15,(11,12)),(13,14)))))))));

tree new_tree5 = (1,((2,(3,4)),(5,(16,(6,(8,9))),(10,(17,(7,(18,((11,(12,15)),(13,14)))))))));

```

tree new_tree6 = (1,((2,(3,4)),((5,(6,(16,(8,9))))) , (17,(10,(7,(18,((15,(11,12)),(13,14))))))));
tree new_tree7 = (1,((2,(3,4)),((5,(6,(16,(8,9))))) , (17,(7,(18,(10,((15,(11,12)),(13,14))))))));
tree new_tree8 = (1,((2,(3,4)),((5,(6,(16,(8,9))))) , (10,(17,(7,(18,((11,(12,15)),(13,14))))))));
tree new_tree9 = (1,((2,(3,4)),((5,(16,(6,(8,9))))) , (17,(10,((7,18),((15,(11,12)),(13,14))))))));
tree new_tree10 = (1,((2,(3,4)),((5,(16,(6,(8,9))))) , (17,(10,(7,(18,((11,(12,15)),(13,14))))))));
tree new_tree11 = (1,((2,(3,4)),((5,(16,(6,(8,9))))) , (17,(7,(18,(10,((11,(12,15)),(13,14))))))));
tree new_tree12 = 1,((2,(3,4)),((5,(6,(16,(8,9))))) , (17,(7,(18,(10,((11,(12,15)),(13,14))))))));
tree new_tree13 = (1,((2,(3,4)),((5,(16,(6,(8,9))))) , (17,((7,18), (10,((11,(12,15)),(13,14))))))));
tree new_tree14 = (1,((2,(3,4)),((5,(6,(16,(8,9))))) , (17,(10,(7,(18,((11,(12,15)),(13,14))))))));
tree new_tree15 = (1,((2,(3,4)),((5,(6,(16,(8,9))))) , (17,((7,18), (10,((11,(12,15)),(13,14))))))));
tree new_tree16 = (1,((2,(3,4)),((5,(16,(6,(8,9))))) , (17,(10,((7,18),((11,(12,15)),(13,14))))))));
tree new_tree17 = (1,((2,(3,4)),((5,(16,(6,(8,9))))) , (17,((7,18), (10,((15,(11,12)),(13,14))))))));
tree new_tree18 = (1,((2,(3,4)),((5,(6,(16,(8,9))))) , (17,(10,((7,18),((11,(12,15)),(13,14))))))));
tree new_tree19 = (1,((2,(3,4)),((5,(6,(16,(8,9))))) , (17,((7,18), (10,((15,(11,12)),(13,14))))))));
tree new_tree20 = (1,((2,(3,4)),((5,(6,(16,(8,9))))) , (17,(10,((7,18),((15,(11,12)),(13,14))))))));
End;

```

Apêndice S7 Conjunto de dados do cladograma condensado extraído da matriz de dados morfológicos de Aguilera *et al.* (2013), para execução no programa RASP 3.02 (Yu *et al.*, 2014).

#NEXUS

Begin trees;

 Translate

1 Oxyzygonectes_dovii,

2 Anableps_dowei,

3 Anableps_anableps,

4 Anableps_microlepis

5 Jenynsia_unitaenia

6 Jenynsia_weitzmani,

7 Jenynsia_onca,

8 Jenynsia_eirmostigma,

9 Jenynsia_eigenmanni,
 10 Jenynsia_sanctaecatarinae,
 11 Jenynsia_alternimaculata,
 12 Jenynsia_obscura,
 13 Jenynsia_multidentata,
 14 Jenynsia_lineata,
 15 Jenynsia_tucumana,
 16 Jenynsia_diphyes,
 17 Jenynsia_maculata,
 18 Jenynsia_luxata,

;

tree con_tree = (1,((2,(3,4)),((5,(6,(16,(8,9))))),(17,(10,(7,(18,((15,(11,12)),(13,14)))))))));

End;

Apêndice S8 Arquivo de distribuição das espécies pertencentes a Anablepidae nas províncias biogeográficas (Abell *et al.* 2008), para execução no programa RASP 3.02 (Yu *et al.*, 2014). A, Drenagens Pacíficas da América Central; B, Drenagens Atlânticas ao norte da América do Sul; C, Drenagens Atlânticas ao sudeste da América do Sul; D, Ecorregião Lagoa dos Patos; E, Ecorregião do Baixo Uruguai; F, Ecorregião do Alto Uruguai; G, Ecorregião do Iguaçu; H, Ecorregião do Chaco; I, Ecorregião do Baixo Paraná; J, Ecorregião Drenagens Bonaerenses; K, Ecorregião Mar Chiquitas; L, Ecorregião Cuyan, M, Ecorregião Guapore.

1,Oxyzygonectes_dovii,A
 2,Anableps_dowei,A
 3,Anableps_anableps,B
 4,Anableps_microlepis,B
 5,Jenynsia_unitaenia,C
 6,Jenynsia_weitzmani,C
 7,Jenynsia_onca,DE
 8,Jenynsia_eirmostigma,DF
 9,Jenynsia_eigenmanni,G
 10,Jenynsia_sanctaecatarinae,C
 11,Jenynsia_alternimaculata,HIKM
 12,Jenynsia_obscura,K
 13,Jenynsia_multidentata,CDEIJKL
 14,Jenynsia_lineata,CDI
 15,Jenynsia_tucumana,K
 16,Jenynsia_diphyes,G
 17,Jenynsia_maculata,HIK

18, *Jenynsia luxata*, I

REFERÊNCIAS

- Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., ... Petry, P. (2008). Freshwater ecoregions of the World: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58, 403–414.
- Aguilera, G., Mirande, J. M., Calviño, P. A. & Lobo, L. F. (2013). *Jenynsia luxata*, a new species from Northwestern Argentina, with additional observations of *J. maculata* Regan and phylogeny of the genus (Cyprinodontiformes: Anablepidae). *Neotropical Ichthyology*, 11, 565–572.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S. & Nixon, K. C. (2008). TNT (tree analysis using new technology), a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 1–13.
- Lucinda, P. H. F., Ghedotti, M. J. & Graça, W. J. (2006). A new *Jenynsia* Species (Teleostei, Cyprinodontiformes, Anablepidae) from Southern Brazil and its Phylogenetic Position. *Copeia*, 2006, 613–622.
- Nanni, A. S., Descovi Filho, L., Virtuoso, M. A., Montenegro, D., Willrich, G., Machado, P. H., Sperb, R., Dantas, G. S. & Calazans, Y. (2012). *Quantum GIS: guia do usuário, versão 1.7.4*. 'Wroclaw'. Available at: https://qgis.org/downloads/manual/guia_do_usuario_174_pt_br.pdf.
- Yu., Y., Harris, A. J., Blair, C. & He, X. (2014). *A rough guide to RASP 3.1*. Available at: <http://wenku.baidu.com/view/bb38f8e2a98271fe910ef9b8.html>.