



UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BIODIVERSIDADE E BIOTECNOLOGIA DA
REDE BIONORTE



**EXPLORANDO O DESCONHECIDO: INFLUÊNCIAS PALEOGEOGRÁFICAS
NA DISTRIBUIÇÃO DOS PEIXES DE ÁGUA DOCE DO MARANHÃO**

JOÃO MARCELO DA SILVA ABREU

SÃO LUÍS – MA
FEVEREIRO/2020

JOÃO MARCELO DA SILVA ABREU

**EXPLORANDO O DESCONHECIDO: INFLUÊNCIAS PALEOGEOGRÁFICAS
NA DISTRIBUIÇÃO DOS PEIXES DE ÁGUA DOCE DO MARANHÃO**

Tese apresentada ao Curso de Doutorado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede BIONORTE, na Universidade Federal do Maranhão, como requisito parcial para obtenção do Título de Doutor em Biodiversidade e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Nivaldo Magalhães Piorski

**SÃO LUÍS – MA
FEVEREIRO/2020**

FICHA CATALOGRÁFICA

Ficha gerada por meio do SIGAA/Biblioteca com dados fornecidos pelo(a) autor(a).
Núcleo Integrado de Bibliotecas/UFMA

Abreu, João Marcelo da Silva.
Explorando o desconhecido: Influências
paleogeográficas na distribuição dos peixes de água doce do
Maranhão / João Marcelo da Silva Abreu. - 2020.
200 f.

Orientador(a): Nivaldo Magalhães Piorski.
Tese (Doutorado) - Programa de Pós-graduação em Rede -
Rede de Biodiversidade e Biotecnologia da Amazônia
Legal/ccbs, Universidade Federal do Maranhão, São Luís,
2020.

1. Bacias costeiras. 2. Paleodrenagens. 3.
Paleogeografia. 4. Peixes de Água doce. 5. Variação do
nível do mar. I. Piorski, Nivaldo Magalhães. II. Título.

JOÃO MARCELO DA SILVA ABREU

**EXPLORANDO O DESCONHECIDO: INFLUÊNCIAS PALEOGEOGRÁFICAS
NA DISTRIBUIÇÃO DOS PEIXES DE ÁGUA DOCE DO MARANHÃO**

Tese apresentada ao Curso de Doutorado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede BIONORTE, na Universidade Federal do Maranhão, como requisito parcial para obtenção do Título de Doutor em Biodiversidade e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Nivaldo Magalhães Piorski

Em: 14/02/2020

Banca examinadora

Prof. Dr. Nivaldo Magalhães Piorski
Universidade Federal do Maranhão – DEBIO

Prof. Dr. Jorge Luiz Silva Nunes
Universidade Federal do Maranhão – DEOLI

Prof^ª. Dr^a Ligia Tchaicka
Universidade Estadual do Maranhão – CECEN

Prof^ª. Dr^a. Marina Figueiredo
Universidade Estadual do Maranhão – CCA

Prof. Dr. Oscar Shibatta
Universidade Estadual de Londrina – CCB

São Luís – MA

FEVEREIRO/2020

À Danielle, Ana Amélia e Antônio.

AGRADECIMENTOS

À Deus por toda força para conseguir superar todos os obstáculos que se apresentaram durante a realização deste trabalho;

À minha família pelo apoio e incentivo, em especial à minha mãe e meu pai que sempre me apoiaram;

À minha amada esposa Danielle. Meu amor, qualquer palavra que eu diga aqui será pouco para lhe agradecer por todo apoio que você me deu nessa jornada. Eu sei o quanto você se sacrificou para que eu chegasse a este momento e espero sempre saber honrar esse sacrifício. Sem o seu amor, carinho, apoio e incentivo eu jamais chegaria aqui;

Ao meu supervisor, vulgo orientador, Prof. Dr. Nivaldo Piorski, obrigado por ter embarcado nessa e ter sabido conduzir tudo até este momento;

Ao Dr. James Albert, por mesmo sem me conhecer ter me recebido e acolhido em seu laboratório e em sua casa, no momento em que eu mais precisava. Foram apenas três meses, mas tão valiosos que foram suficientes para uma vida toda. Muito obrigado James! O mundo precisa de mais pessoas como você!

À minha equipe do LABESP (Ananda, Fernanda, Sara, Tayane e Rayssa), vocês sabem o quanto foi difícil, o quanto foi duro e o quanto foi sofrido. Mas o que vocês não sabem é o quanto foi bom e divertido ter vocês como companheiras de laboratório. Obrigado por aceitarem esse velhinho louco como amigo e obrigado por cada palavra de apoio e incentivo, que sempre vieram nos momentos certos. Torço muito pelo sucesso de todas vocês, sempre sorrindo e felizes;

À FAPEMA pela concessão da bolsa de doutorado e da bolsa de estágio internacional;

À UFMA, ao BIONORTE e a University of Louisiana at Lafayette por toda a estrutura necessária para o desenvolvimento deste estudo.

MUITO OBRIGADO!

Oração ao Tempo
(Caetano Veloso)

És um senhor tão bonito
Quanto a cara do meu filho
Tempo tempo tempo tempo
Vou te fazer um pedido
Tempo tempo tempo tempo

De modo que o meu espírito
Ganhe um brilho definido
Tempo tempo tempo tempo
E eu espalhe benefícios
Tempo tempo tempo tempo

Compositor de destinos
Tambor de todos os ritmos
Tempo tempo tempo tempo
Entro num acordo contigo
Tempo tempo tempo tempo

O que usaremos pra isso
Fica guardado em sigilo
Tempo tempo tempo tempo
Apenas contigo e comigo
Tempo tempo tempo tempo

Por seres tão inventivo
E pareceres contínuo
Tempo tempo tempo tempo
És um dos deuses mais lindos
Tempo tempo tempo tempo

E quando eu tiver saído
Para fora do teu círculo
Tempo tempo tempo tempo
Não serei nem terás sido
Tempo tempo tempo tempo

Que sejas ainda mais vivo
No som do meu estribilho
Tempo tempo tempo tempo
Ouve bem o que te digo
Tempo tempo tempo tempo

Ainda assim acredito
Ser possível reunirmo-nos
Tempo tempo tempo tempo
Num outro nível de vínculo
Tempo tempo tempo tempo

Peço-te o prazer legítimo
E o movimento preciso
Tempo tempo tempo tempo
Quando o tempo for propício
Tempo tempo tempo tempo

Portanto peço-te aquilo
E te ofereço elogios
Tempo tempo tempo tempo
Nas rimas do meu estilo
Tempo tempo tempo tempo

ABREU, João Marcelo da Silva. **Explorando o desconhecido: Influências paleogeográficas na distribuição dos peixes de água doce do Maranhão.** 2020. 200f. Tese (Doutorado em Biodiversidade e Conservação) – Universidade Federal do Maranhão, São Luís, 2020.

RESUMO

A América do Sul e principalmente, a bacia amazônica, tem sido alvo de uma grande quantidade de estudos sobre a sua história paleogeográfica e paleoambiental, com o objetivo de compreender as condições históricas que deram origem a uma das maiores concentrações de biodiversidade do planeta. Porém, estudos como estes, são pouco desenvolvidos nas regiões costeiras do nordeste brasileiro. Com isso, este estudo teve por objetivo identificar os principais eventos biogeográficos responsáveis pela distribuição dos peixes de água doce nas bacias hidrográficas do Maranhão, uma área pouco conhecida da região Neotropical, e explicar suas atuações na dispersão, extinção e especiação dessas espécies na região. Os eventos de incursões e regressões marinhas são conhecidos como de grande influência para o desenho da paisagem da região costeira do Brasil, com isso, buscamos identificar o grau de influência desses eventos para a região alvo do estudo e comparar com seus efeitos em bacias adjacentes. O levantamento das espécies de peixes de água doce listadas para as drenagens maranhenses foi realizado a fim de avaliar a riqueza e a composição de espécies por meio de métodos paleogeográficos e de filogenética de comunidade. Análises genéticas também foram utilizadas em duas espécies da região, buscando avaliar a existência de diferenciação entre populações de diferentes bacias e quais eventos foram responsáveis por tal processo. Por fim, realizamos uma revisão sobre os dados geomorfológicos publicados até o momento, que podem ter contribuído no processo de distribuição dos peixes de água doce no Maranhão e consequente processo de diferenciação de suas espécies. Assim, identificamos que as bacias maranhenses, da mesma forma que a bacia do Amazonas, foram fortemente influenciadas pelos eventos de variação do nível do mar, fator que se deve principalmente à composição da área através de planícies de baixa altitude. Apresentamos a lista taxonômica mais extensa até o momento para as bacias maranhenses, com um total de 160 espécies e identificamos que as bacias do Mearim e Itapecuru foram ocupadas há aproximadamente 9 Ma, servindo de fonte para a formação das assembleias das demais bacias. Através das análises genéticas empregadas, identificamos que populações

oriundas da bacia do Turiaçu estão se diferenciando das demais, enquanto populações das demais bacias ainda apresentam grande proximidade genética. Com base nesses resultados, verificamos que a composição e distribuição de peixes de água doce nas bacias hidrográficas do Maranhão foi influenciada principalmente pelos eventos de transgressões e regressões marinhas, assim como pela formação de paleodrenagens, ativações e reativações de falhas, arcos e lineamento, pelo soerguimento da Serra do Tiracambu e por eventos de capturas de rios. Além disso, podemos inferir que os processos de dispersão, diferenciação e extinção ainda estão em andamento, demonstrando a importância da compreensão desses eventos biogeográficos aliados aos estudos da biologia e ecologia das espécies, para a elucidação de suas histórias evolutivas.

Palavras-chave: Bacias costeiras, Paleodrenagens, Paleogeografia, Peixes de Água doce, Variação do nível do mar.

ABREU, João Marcelo da Silva. **Explorando o desconhecido: Influências paleogeográficas na distribuição dos peixes de água doce do Maranhão.** 2020. 200f. Tese (Doutorado em Biodiversidade e Conservação) – Universidade Federal do Maranhão, São Luís, 2020.

ABSTRACT

South America, and especially the Amazon basin, has been the subject of a large amount of studies on its paleogeographic and paleoenvironmental history, in order to understand the historical conditions that gave rise to one of the highest concentrations of biodiversity on the planet. However, studies like these are poorly developed in the coastal regions of northeastern Brazil. Thus, this study aimed to identify the main biogeographic events responsible for the distribution of freshwater fish in the hydrographic basins of Maranhão, a little-known area of the Neotropical realm, and explain their actions in the dispersal, extinction and speciation of these species in this region. Marine incursion and regression events are known to greatly influence the landscape design of the Brazilian coastal region, so we sought to identify the degree of influence of these events to the target region of the study and to compare their effects on adjacent basins. The survey of freshwater fish species listed for maranhenses drainages was carried out to evaluate species richness and composition through paleogeographic and community phylogenetic methods. Genetic analyzes were also used in two species of the region, seeking to evaluate the existence of differentiation between populations of different basins and which events were responsible for this process. Finally, we review the geomorphological data published so far, which may have contributed to the process of distribution of freshwater fish in Maranhão and the consequent process of differentiation of their species. Thus, we identified that the Maranhão basins, in the same way as the Amazon basin, were strongly influenced by sea level variation events, a factor that is mainly due to the composition of the area through low altitude plains. We present the most extensive taxonomic list so far for the Maranhão basins, with a total of 160 species and identified that the Mearim and Itapecuru basins were occupied about 9 Ma, serving as a source for the formation of the assemblies of the other basins. Through the genetic analyzes employed, we identified that populations from the Turiaçu basin are differentiating themselves from the others, while populations from the other basins still present a close genetic proximity. Based on these results, we found that the composition and distribution of freshwater fishes in the Maranhão river basins

was mainly influenced by the events of marine transgressions and regressions, as well as the formation of paleodrainage, activation and reactivation of faults, arches and lineaments, the Serra do Tiracambu uplift and by river capture events. Moreover, we can infer that the dispersal, differentiation and extinction processes are still underway, demonstrating the importance of understanding these biogeographic events together with the studies of species biology and ecology, for the elucidation of their evolutionary histories.

Keywords: Coastal basins, Freshwater fishes, Paleodrainages, Paleogeography, Sea-level changes.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1. Efeitos das OCGs na biogeografia de táxons em planícies (<250 m) do norte da América do Sul. **a.** Curva Eustática do nível do mar para os últimos 5 Ma (Hansen et al., 2013) em relação ao moderno (linha tracejada). Note a transição no Pleistoceno Médio de ciclos curtos de menor amplitude para maior amplitude e oscilações mais lentas c. 700 Ka. **b.** Curva do nível do mar para o último 1 Ma (caixa tracejada em a). Ótima interglacial indicada com numeração ímpar de estágios de isótopos marinhos (EIM) e máxima glacial com EIM de numeração par (Lisiecki & Raymo, 2005). Note UMG (EIM 2) em c. 21 Ka e UIG (EIM 5) em c. 130 ka. **c.** Esquema da evolução síncrona das características da paisagem da planície sob força da OCG. Durante os interglaciais, os níveis do mar são mais altos, os climas são mais quentes e úmidos, as planícies têm mais cobertura florestal, as bacias hidrográficas das planícies são menores, as desembocaduras das planícies são mais separadas e as várzeas se acumulam.....42

Figura 1.2. Bacias hidrográficas da Amazônia e Nordeste do Brasil com nível do mar moderno (0 m) usado em reconstruções paleogeográficas. Delimitação das sub-bacias após ANA (2006a, b). Mapa base de Weatherall et al. (2015). Designações de sub-bacias e propriedades geográficas pertinentes nas Tabelas 1.1 e 1.2.....45

Figura 1.3. Nível do mar máximo (35 m) e mínimo (-122 m) em comparação com o nível do mar atual, para a Bacia Amazônica e Bacias Costeiras do Nordeste do Brasil. Note que a 35 m, grandes áreas do leste da Amazônia e do Maranhão foram inundadas pela água do mar, e o menor efeito das mudanças no nível do mar no resto do Nordeste do Brasil. Note 46 bocas de rios separadas a + 35 m e 16 bocas de rios separadas a - 122 m.....51

Figura 1.4. Distribuição contínua das planícies tropicais no norte da América do Sul. PAC = Planície Amazônica Central; PCM = Planície Costeira do Maranhão; PAO = Planície Amazônica Oriental; PAM = Planalto da Amazônia Oriental; NEB = Nordeste do Brasil; PBO = Planícies Baixas do Orinoco. Grandes corredeiras na Linha da Queda marcadas com círculos brancos: Volta Grande (VG) no rio Xingu, Tucuruí (TU) no rio Tocantins, Teotônio (TE) no rio Madeira; e São Gabriel (SG) no alto rio Negro. Contorno

topográfico de 200 m (linha cinza) aproximadamente seguindo a linha de queda.....52

Figura 1.5. Proporção (como porcentagem do moderno) da área afetada pelas mudanças no nível do mar em 36 sub-bacias da Planície da Amazônia Oriental e 22 sub-bacias no Nordeste do Brasil. a) e c) resultados para níveis do mar negativos. b) e d) áreas para níveis do mar positivos. Números de bacias nas legendas como na Figura 1.2, Tabelas 1.1 e 1.2, Figura 1.S1.....53

Figura 1.6. Relação Espécie-Área de peixes de água doce em sub-bacias da Bacia Amazônica e Nordeste do Brasil (NEB). Linha superior: níveis do mar positivos. a) Bacia Amazônica, 17 sub-bacias. b) Bacia Amazônica, 11 sub-bacias > 10.000 km². c) NEB, 21 sub-bacias. Linha inferior: níveis negativos do mar. d) Bacia Amazônica, 6 sub-bacias. e) NEB, 9 sub-bacias. SD = Densidade de Espécies como: $S_0 = Ab$, em que $b = 0,492$ foi derivado empiricamente do SAR da Bacia Amazônica e $b = 0,474$ para NEB e A = área máxima afetada pela variação do nível do mar (max-min) em relação ao passado 10 Ma.....54

Figura 1.7. Variação geográfica em OCGs no norte da América do Sul. a. Magnitude da biodiversidade em consequência das oscilações climáticas. Limite da bacia amazônica moderna indicada em preto para referência. As setas indicam gradientes recíprocos dos efeitos de oscilação climática. Note maiores oscilações com maior risco de extinção para o leste, e maior entrada de sedimentos (ou seja, produtividade) e conectividade do rio para o Ocidente. b. Mudanças na área das bacias de planície e conectividade da foz do rio associada a flutuações do nível do mar. Mapa base de Weatherall et al. (2015) mostrando linhas costeiras a -122 m de altitude na UMG c. 25 Ka e +35 m de elevação em 6-5 Ma. c. Biomas vegetais modelados no moderno e na UMG. Verde é floresta de dossel fechada, laranja é cerrado e vermelho pálido é a caatinga (Costa et al. 2018). Nota: Todos estes fatores estão previstos para aumentar a riqueza de espécies para o Ocidente.....55

Figura 1.8. Efeitos das oscilações climáticas globais (OCGs) na evolução dos táxons tropicais de várzea. Mudanças nos climas globais e nos níveis do mar eustático afetam a geografia regional, a evolução e os padrões de biodiversidade. Espécie* indica os valores combinados de riqueza de espécies (número de espécies), composição de espécies (identidade de espécie) e distribuições biogeográficas de espécies. Ecologia inclui

interações bióticas que afetam a persistência e a coexistência de espécies (por exemplo, Antonelli et al., 2018, fig. 5).....	57
Figura 1.S1 Área de estudo com nível do mar negativo máximo (-122m).....	87
Figura 1.S2 Os níveis máximo e mínimo do nível do mar para a Amazônia e o Nordeste do Brasil entre 10 e 7 Ma. Acima: nível do mar por um período entre 10 e 9 Ma. Meio: nível do mar por um período entre 9 e 8 Ma. Abaixo: nível do mar por um período entre 8 e 7 Ma.....	88
Figura 1.S3 Os níveis máximo e mínimo do nível do mar para a Amazônia e o Nordeste do Brasil entre 7 e 4 Ma. Acima: nível do mar por um período entre 7 e 6 Ma. Meio: nível do mar por um período entre 6 e 5 Ma. Abaixo: nível do mar por um período entre 5 e 4 Ma.....	89
Figura 1.S4 Os níveis máximo e mínimo do nível do mar para a Amazônia e o Nordeste do Brasil entre 4 e 1 Ma. Acima: nível do mar por um período entre 4 e 3 Ma. Meio: nível do mar por um período entre 3 e 2 Ma. Abaixo: nível do mar por um período entre 2 e 1 Ma.....	90
Figura 1.S5 Os níveis máximo e mínimo do nível do mar para a Amazônia e o Nordeste do Brasil entre 1 Ma e o presente. Acima: nível do mar por um período entre 1 Ma e o presente. Abaixo: nível do mar atual.....	91
Figura 2.1. Bacias hidrográficas do Estado do Maranhão.....	97
Figura 2.2. Hipótese filogenética gerada para as 160 espécies nas bacias do Maranhão.....	98
Figura 2.3. Reconstrução da área de paleodrenagens do Maranhão. a. 35 m acima do nível moderno. b. 122 m abaixo do nível moderno. Note que todos os rios modernos fluíram através de três paleodrenagens na UMG (-122 m). Note que as semelhanças das faunas de peixes podem ser explicadas em parte pela conexão passada entre as bacias. Essas paleo-conexões também justificam como as bacias com baixa riqueza de espécies foram combinadas para as análises da biogeografia histórica.....	101
Figura 2.4. Relação espécies-área (SAR) para peixes de água doce das bacias do Maranhão. Dados para 160 espécies.....	102
Figura 3.1. Espécies usadas neste estudo <i>Schizodon dissimilis</i> (acima) e <i>Prochilodus lacustris</i> (abaixo).....	134

Figura 3.2. Distribuição e estrutura haplotípica de <i>Schizodon dissimilis</i> . a. Reconstrução de paleodrenagem das bacias costeiras do Nordeste do Brasil e distribuição geográfica dos grupos definidos pela SAMOVA. b. Estimativa a priori dos prováveis grupos de populações produzidas pelo BAPS. c. Rede de haplótipos de citocromo oxidase I (coI). Note que todas as análises recuperaram um total de três grupos nesta área. As cores usadas para realçar as áreas da rede correspondem às populações no mapa.....	142
Figura 3.3. Distribuição e estrutura haplotípica de <i>Prochilodus lacustris</i> . a. Reconstrução de paleodrenagem das bacias costeiras do Nordeste do Brasil e distribuição geográfica dos grupos definidos pela SAMOVA. b. Estimativa a priori dos prováveis grupos de populações produzidas pelo BAPS. c. Rede de haplótipos da região controle do mtDNA. Note que todas as análises recuperaram um total de três grupos nesta área, mas a SAMOVA não identificou os mesmos grupos que as outras análises. As cores usadas para realçar as áreas da rede correspondem às populações no mapa.....	143
Figura 3.4. Análise do tempo de divergência para populações de <i>Schizodon dissimilis</i> das bacias costeiras do nordeste do Brasil. a. Filogenia calibrada; b. Bayesian Skyline Plot e c. Lineage Through Time plot. As cores no painel A representam os três clados principais resultantes da análise bayesiana. Note que todas as análises indicam uma ocupação recente e divergência para esses grupos identificados. O tempo está em milhares de anos. As barras coloridas na árvore correspondem às populações presentes na Figura 3.2a.....	146
Figura 3.5. Análise do tempo de divergência para populações de <i>Prochilodus lacustris</i> das bacias costeiras do Maranhão e Tocantins. a. Filogenia calibrada; b. Bayesian Skyline Plot e c. Lineage Through Time plot. As cores no painel A representam os seis clados principais resultantes da análise bayesiana. Note que todas as análises indicam uma ocupação recente e divergência para esses grupos identificados. O tempo está em milhões de anos. As barras coloridas na árvore correspondem às populações presentes na Figura 3.3a.....	145
Figura 4.1. Localização das Regiões Hidrográficas brasileiras empregadas neste estudo.....	166
Figura 4.2. Subdivisão das bacias hidrográficas do Estado do Maranhão que compõem a Região Hidrográfica Atlântico Nordeste Ocidental.....	166

Figura 4.3. A. Mapa mostrando as bacias sedimentares do norte do Brasil e as estruturas geológicas dessa região. B. Província Sedimentar do Parnaíba em destaque mostrando os arcos e lineamentos que ocorrem nessa região.....	169
Figura 4.4. Características geológicas na Província Sedimentar do Parnaíba.....	170
Figura 4.5. Simulações da provável distribuição da linha de costa nas Regiões Hidrográficas Tocantins, Atlântico Nordeste Ocidental e Parnaíba. A. Mioceno, nível do mar à 75 m acima do nível atual. B. Mioceno-Plioceno Inferior, nível do mar à 35 m acima do nível atual. C. Pleistoceno Médio e Superior, nível do mar à 6 m acima do nível atual. D. Holoceno, nível do mar à 2 m acima do nível atual.....	171
Figura 4.6. Paleobacias previstas durante a Última Máxima Glacial (UMG) do Holoceno (ca. 18 Ka), cota do mar em -122m.....	172

LISTA DE TABELAS

Tabela 1.1. Nomes de áreas para mudanças positivas e negativas no nível do mar para a Amazônia. Níveis positivos do mar correspondem às áreas numeradas na Figura 1.2 e níveis negativos do mar às áreas numeradas na Figura 1.S1.....	46
Tabela 1.2. Nomes de áreas para mudanças positivas e negativas no nível do mar para o Nordeste do Brasil. Níveis positivos do mar correspondem às áreas numeradas na Figura 1.2 e níveis negativos do mar às áreas numeradas na Figura 1.S1.....	48
Tabela 1.3. Nível máximo e mínimo do nível do mar quando comparado com o moderno para cada intervalo de tempo de um milhão de anos para os últimos 10 Ma.....	51
Tabela 1.4. Números de sub-bacias afetadas por mudanças positivas e negativas no nível do mar. Nomes das sub-bacias como na Fig. 4.....	53
Tabela 1.S1. Número de espécies de peixes e tamanho da área usados para gerar os valores de SA'R para 17 sub-bacias na bacia amazônica presentes no painel A da Figura 1.6. DE = Densidade de Espécies.....	82
Tabela 1.S2. Número de espécies de peixes e tamanho da área usados para gerar os valores de SA'R para 11 sub-bacias na bacia amazônica presentes no painel B na Figura 1.6. DE = Densidade de Espécies.....	83
Tabela 1.S3. Número de espécies de peixes e tamanho da área usados para gerar os valores de SA'R para 21 sub-bacias nas bacias do nordeste presentes no painel C na Figura 1.6. DE = Densidade de Espécies.....	84
Tabela 1.S4. Número de espécies de peixes e tamanho da área usados para gerar os valores de SA'R para 6 sub-bacias na bacia amazônica presentes no painel D na Figura 1.6. DE = Densidade de Espécies.....	85
Tabela 1.S5. Número de espécies de peixes e tamanho da área usados para gerar os valores de SA'R para 9 sub-bacias na bacia amazônica presentes no painel E na Figura 1.6. DE = Densidade de Espécies.....	86
Tabela 2.1. Resumo dos dados usados nas análises das bacias do Maranhão. Número de espécies de peixes, gêneros, famílias, extensão de área e categoria geográfica para cada bacia. O valor total para as categorias taxonômicas não corresponde ao somatório devido a sobreposição de composição nas bacias. 1 = ANA, 2015; 2 = NUGEO, 2016.....	102

Tabela 2.2. Resumo dos índices comparando a riqueza de espécies e diversidade filogenética entre as bacias do Maranhão. Note que os resultados são consistentes com eventos de colonização recentes e curto tempo de diversificação. Valores de PD e riqueza de espécies para as bacias do Itapecuru e Mearim indicam eventos antigos. Todas as bacias mostraram ter a composição de suas espécies filogeneticamente aleatórias, o que indica que a distância filogenética entre clados (MPD) ou pares de espécies irmãs (MNTD) não é significativamente diferente do que seria esperado ao acaso.....	103
Tabela 2.3. Resumo dos índices de filobetadiversidade para as bacias do Maranhão....	103
Tabela 2.4. Distâncias entre as bacias do Maranhão usando três métodos: filobetadiversidade (Phylosor), distância Euclidiana e distância de várzea (talvegue). Números abaixo da diagonal correspondem aos valores da estatística z e os números acima da diagonal, aos valores de p.....	103
Tabela 2.S1. Arquivo Nexus para a hipótese filogenética da Figura 2.2.....	120
Tabela 2.S2. Lista de espécies de peixes presentes nas bacias hidrográficas do Maranhão. Ita = Itapecuru; Pre = Preguiças; Per = Peria; Mun = Munim; Mea = Mearim; Oci = Lit. Ocidental; Mar = Maracaçumé; Tur = Turiaçu; Gur = Gurupi. * = Endêmica; + = Introduzida.....	122
Tabela 3.1. Locais de amostragem de <i>Schizodon dissimilis</i> e <i>Prochilodus lacustris</i> nas bacias costeiras do nordeste do Brasil. Números em colunas de espécies indicam o número de indivíduos amostrados.....	135
Tabela 3.2. Índices de diversidade genética e teste de neutralidade para populações de <i>Schizodon dissimilis</i> e <i>Prochilodus lacustris</i> das bacias costeiras do nordeste do Brasil.....	140
Tabela 3.3. Variação molecular da SAMOVA para <i>Schizodon dissimilis</i> e <i>Prochilodus lacustris</i> das bacias costeiras do nordeste do Brasil.....	139
Tabela 3.4. Variação molecular pela AMOVA para <i>Schizodon dissimilis</i> e <i>Prochilodus lacustris</i> das bacias costeiras do nordeste do Brasil.....	144

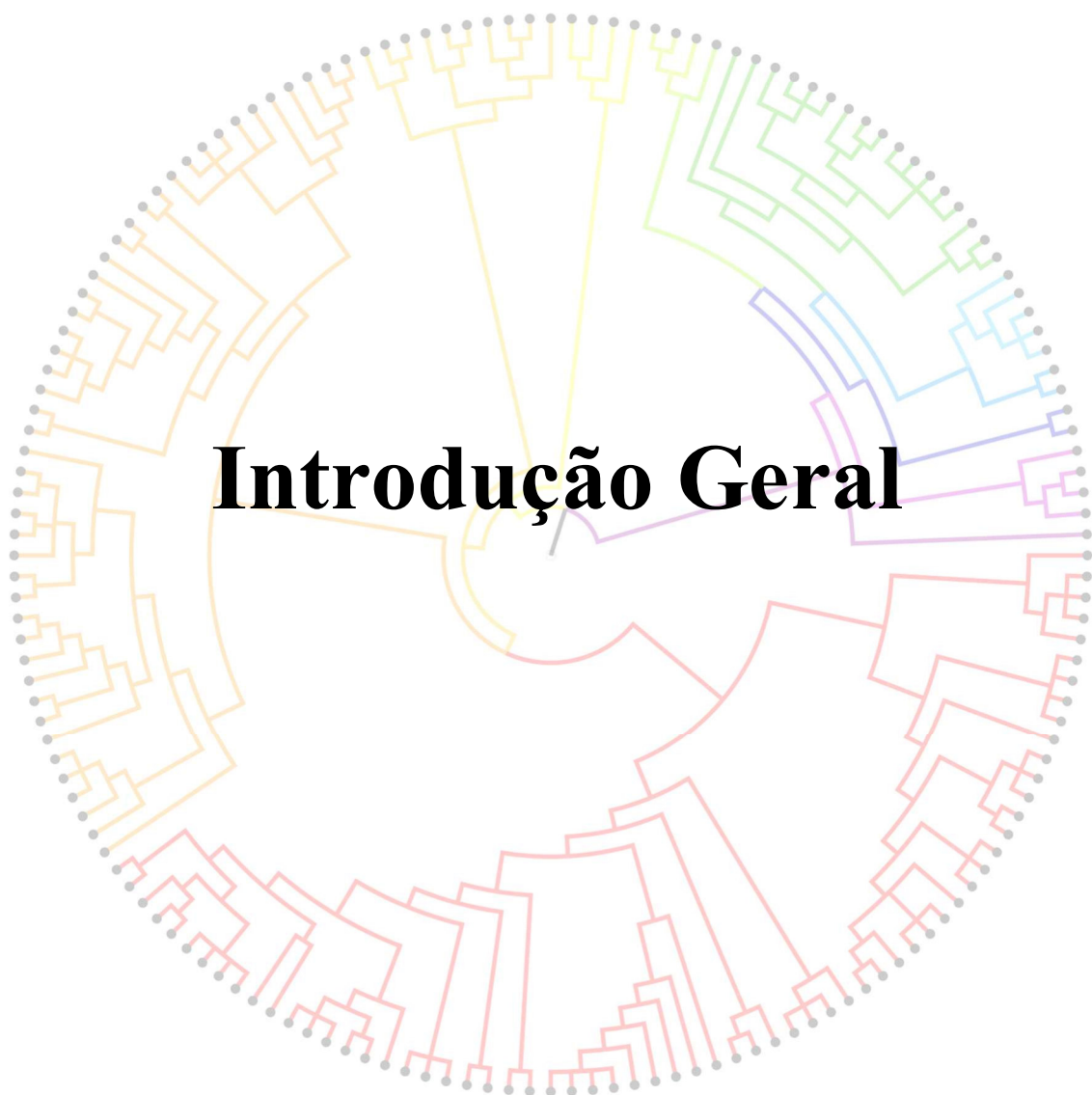
APRESENTAÇÃO

A presente tese de doutorado foi desenvolvida na Universidade Federal do Maranhão (UFMA), como requisito para obtenção do grau de Doutor em Biodiversidade e Conservação pelo Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Biotecnologia (BIONORTE). A tese defendida neste trabalho tem por objetivo identificar os principais eventos biogeográficos responsáveis pela distribuição dos peixes de água doce nas bacias hidrográficas do Maranhão e explicar suas atuações na dispersão, extinção e especiação dessas espécies nessa região. Aqui apresentamos uma introdução inicial com o histórico do conhecimento sobre este assunto para a região e apresentamos alguns conceitos e hipóteses que fundamentaram o desenvolvimento deste estudo. Os capítulos apresentados correspondem aos resultados obtidos ao longo do trabalho e que se transformaram em publicações científicas. Por se tratar de uma região com pouquíssimo conhecimento publicado sobre o tema geral, o trabalho buscou primeiramente identificar e comparar a influência dos eventos paleogeográficos com as bacias adjacentes, ou seja, a bacia amazônica e as bacias do nordeste brasileiro. Essa análise é discutida no capítulo 1, submetido para publicação no *Zoological Journal of the Linnean Society*, que forma o arcabouço geral para o desenvolvimento dos demais capítulos. A partir dessa análise, realizamos o levantamento das espécies de peixes de água doce listadas para as drenagens maranhenses e buscamos avaliar a riqueza e a composição de espécies por meio de métodos paleogeográficos e de filogenética de comunidade, demonstrando a importância desses eventos na diversidade do grupo na região. Estes resultados fazem parte do capítulo 2, artigo publicado na revista *Neotropical Ichthyology*. O capítulo 3, por sua vez, discute a influência dos fatores identificados nas seções anteriores sobre as populações de duas espécies de peixes da região utilizando dados filogenéticos. O conteúdo deste foi submetido e está aceito para publicação na revista *Neotropical Ichthyology*. Por fim, no capítulo 4, apresentamos uma revisão sobre os dados geomorfológicos publicados até o momento, que podem ter contribuído no processo de distribuição dos peixes de água doce no Maranhão e consequente processo de diferenciação de suas espécies. Este artigo de revisão foi submetido para publicação na revista *Journal of South American Earth Science*.

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL	21
1. Introdução.....	22
2. Referencial teórico.....	24
2.1. Biogeografia histórica de peixes de água doce neotropicais.....	24
2.2. Hipóteses biogeográficas para Região Hidrográfica Atlântico Nordeste Ocidental.....	26
2.3. Dispersão, Vicariância e Geodispersão.....	28
3. Objetivo.....	30
3.1. Objetivo Geral.....	30
3.2. Objetivos Específicos.....	30
4. Referências.....	31
5. CAPÍTULO 1 - Além da UMG: Paleogeografia da bacia leste da Amazônia e bacias do nordeste do Brasil nos últimos 10 milhões de anos	39
Resumo.....	40
Introdução.....	41
Material e Métodos.....	45
Resultados.....	50
Discussão.....	54
Conclusão.....	58
Referências.....	61
Material suplementar.....	82
6. CAPÍTULO 2 - Biogeografia histórica dos peixes das bacias costeiras do Estado do Maranhão, Nordeste do Brasil	92
Resumo.....	93
Introdução.....	94
Material e Métodos.....	96
Resultados.....	101

Discussão.....	104
Referências.....	108
Material suplementar.....	120
 7. CAPÍTULO 3 – Diferenciação genética por dispersão e isolamento em dois peixes de água doce das bacias costeiras do Nordeste do Brasil.....	130
Resumo.....	131
Introdução.....	132
Material e Métodos.....	135
Resultados.....	138
Discussão.....	147
Referências.....	150
 8. CAPÍTULO 4 - Influências paleogeográficas na distribuição de peixes de água doce no nordeste do Brasil.....	161
Resumo.....	162
Introdução.....	163
Material e Métodos.....	165
Resultados.....	167
Discussão.....	173
Referências.....	178
 9. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	189
Considerações finais.....	190
Referências.....	193
 10. ANEXOS.....	196



“O passado está escrito
Nas colunas de um edifício
Ou na geleira
Onde o mamute foi morrer”
(Trecho de ‘Sobre o tempo’ – Nenhum de Nós)

1. INTRODUÇÃO

Estudos biogeográficos sobre peixes de água doce neotropicais são vastos e ricos em informações importantes para o desenvolvimento desse grupo nessa região. Desde Eigenmann (1909) se busca entender os padrões de relações entre as espécies de peixes distribuídas ao longo da região neotropical. Géry (1969), Weitzman & Weitzman (1982) e Vari (1988) foram de grande importância para o aprimoramento desse conhecimento ao compreender a necessidade de se agregar informações filogenéticas para o entendimento desses padrões.

Mas o trabalho que pode ser considerado como um divisor de águas, com o perdão do trocadilho, foi o de Lundberg et al. (1998) que passou a considerar a influência dos eventos geológicos nos padrões de distribuição dos peixes de água doce neotropicais. A partir desse trabalho pioneiro, diversos autores (RIBEIRO, 2006; HUBERT & RENNO, 2006; ABELL et al., 2008; DAGOSTA & PINNA, 2017) passaram a agregar informações de distribuição de espécies com hipóteses filogenéticas e eventos geológicos para propor hipóteses biogeográficas que explicassem os padrões de relacionamento entre espécies e áreas na região neotropical.

A bacia amazônica é, sem dúvida, a que apresenta maior conhecimento divulgado sobre eventos biogeográficos, geológicos e suas influências sobre a distribuição das espécies (veja ALBERT et al., 2018). Assim como as bacias do Escudo das Guianas, tais como Orinoco e Essequibo, e do Escudo Brasileiro: Paraná-Paraguai, Tocantins e em menor escala São Francisco. Os eventos responsáveis pela formação da bacia amazônica e consequente distribuição de suas espécies são amplamente conhecidos. Sendo considerados como mais importantes, o soerguimento dos Andes, a formação do Lago Pebas e Sistema Acre, a inversão do sentido do fluxo do rio Amazonas e a formação dos Arcos Purus, Vaupes e Michicola (HOORN, 1993, 1994; HOORN et al., 1995, 2010; ALBERT et al., 2018). O final do soerguimento da porção oriental do Andes e a formação do Arco Vaupes foram fundamentais para a separação da bacia amazônica das bacias trans-andinas e do Escudo das Guianas (HOORN et al., 2010; ALBERT & CARVALHO, 2011; LUJAN & ARMBRUSTER, 2011; ALBERT et al., 2018).

A formação do Arco Michicola foi o principal divisor entre a bacia amazônica e a bacia do Paraná-Paraguai, assim como a formação da Serra do Mar, reativações tectônicas e eventos de incursões marinhas foram responsáveis pela distribuição das espécies de peixes de água doce nessa região (LUNDBERG et al., 1998; WEITZMAN et al., 1988; RIBEIRO et al., 2011; RAMIREZ et al., 2017). Ribeiro et al. (2005) e Ribeiro (2006) mostraram a importância da formação de serras como a Serra do Mar, por exemplo, como divisores de drenagens e como

ativadores de processos de captura de trechos durante sua formação. A bacia do São Francisco foi fortemente influenciada pelo soerguimento de serras na região central do Brasil e de sucessivos eventos de captura de rio, responsáveis pelo atual desenho da bacia (ROSA et al., 2003).

Recentemente, Ribeiro et al. (2018) mostraram a influência do Lineamento Azimute 125° na separação das bacias do São Francisco, Tocantins e Paraná, onde este lineamento funciona como uma barreira que direciona o sentido do fluxo dos rios dessas bacias, direcionando Paraná para o sul e Tocantins e São Francisco para o norte. A bacia do Tocantins é separada da bacia amazônica pela formação do Arco Gurupá e as depressões do Araguaia e Tocantins também podem ser consideradas como barreiras à dispersão e consequente divisores de áreas (HUBERT et al., 2007; ROSSETTI & VALERIANO, 2007; RIBEIRO et al., 2011; RAMIREZ et al., 2017).

A partir do exposto, podemos ver que praticamente todas as bacias hidrográficas cis-andinas da América do Sul, apresentam amplo conhecimento sobre seus processos de formação e de distribuição das espécies de peixes de água doce. Porém, pouco se conhece sobre os eventos ocorridos na bacia do Parnaíba e nas bacias presentes no estado do Maranhão, região que faz fronteira com a bacia amazônica.

Dentro desse contexto, o presente trabalho visa compreender as relações evolutivas entre os rios dessa região e espera responder questões pertinentes à biogeografia e diversidade genética dos peixes das principais bacias da Região Hidrográfica Atlântico Nordeste Ocidental avaliando a importância de possíveis áreas de contato entre as bacias e posterior isolamento para a manutenção dessa diversidade.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1. Biogeografia histórica de peixes de água doce neotropicais

Estudos biogeográficos estão focados no entendimento dos padrões de diferenciação das populações na área de distribuição de uma espécie (KETMAIER et al., 2003; SANJUR et al., 2003) ou podem ser mais amplos envolvendo grandes categorias taxonômicas, identificando os padrões de origem e diversificação dos grupos estudados relacionados à história geológica da área (DIOGO, 2004; BRIGGS, 2005).

A história biogeográfica de uma região tem na distribuição dos peixes de água doce a sua melhor descrição, principalmente por se tratar de uma distribuição em ambientes restritos como rios e lagos, e não em ambientes extensos, como são os terrestres ou os marinhos.

Dessa forma, a ocorrência de uma espécie em uma bacia, diferente da original, somente é possível através de eventos que ficariam marcados na história da região, como por exemplo, eventos de regressão marinha (BEHEREGARAY et al., 2002), dispersão por regiões costeiras condicionada pela redução de salinidade do mar (MONTROYA-BURGOS, 2003) e eventos de captura de cabeceiras provocados por períodos de cheias nos rios, por eventos geológicos (ALBERT & REIS, 2011) ou até mesmo pela ação humana (LATRUBESSE et al., 2009, 2019).

Assim, os estudos com peixes de água doce representam uma excelente forma de testar hipóteses biogeográficas, pois sua dispersão está diretamente ligada às conexões entre as bacias hidrográficas.

A Região Hidrográfica Atlântico Nordeste Ocidental (RHANO), classificação realizada pela Agência Nacional de Águas (ANA), corresponde a um conjunto de bacias hidrográficas brasileiras com área aproximada de 274 mil Km², abrangendo quase a totalidade da rede hidrográfica do Estado do Maranhão e uma pequena parcela das bacias costeiras do leste do Estado do Pará (ANA, 2015).

Dependendo da abordagem utilizada, os rios da RHANO podem fazer parte de uma mesma área de endemismo ou de áreas de endemismo distintas. Sob esse aspecto, vários trabalhos têm sido publicados envolvendo a identificação de endemismos para peixes de água doce, destacando-se os estudos de Géry (1969), Vari (1988), Lundberg et al. (1998), Hubert & Renno (2006), Abell et al. (2008) e Dagosta & Pinna (2017). Estes estudos consideram em muitos casos apenas a distribuição das espécies ao longo das bacias neotropicais, outros consideram a influência dos eventos geológicos de formação das bacias e outros aplicaram

métodos estatísticos de análises biogeográficas, tais como, parcimônia de endemidade (PAE), parcimônia de Brooks (BPA) e análise cladística (CADE).

Para Géry (1969) existe uma grande similaridade entre a ictiofauna dos rios maranhenses e a ictiofauna amazônica. Vari (1988), por outro lado, tomando por base a distribuição de curimatídeos, considerou que os rios da RHANO são áreas híbridas com os rios do nordeste e o rio São Francisco, separando-os dos rios amazônicos.

Esses trabalhos consideravam apenas a distribuição das espécies para a definição de áreas de endemismos. Essa visão foi alterada com o estudo desenvolvido por Lundberg et al. (1998), no qual as relações entre as bacias foram analisadas a partir da influência dos eventos geológicos sobre os padrões de distribuição dos peixes de água doce neotropicais. Assim, os rios da RHANO foram separados dos rios amazônicos e dos demais rios do nordeste, sendo considerados uma área única (LUNDBERG et al., 1998), diferentemente do apresentado por Vari (1988).

Hubert & Renno (2006), com base no conceito de unidades hidrológicas, estabeleceram a Unidade Hidrológica Maranhão (UHM), formada pelo conjunto de rios entre o Itapecuru no Maranhão e o Rio Capim no Pará, como uma área de endemismo para peixes. Ao identificar suas áreas de estudo, Hubert & Renno (2006) observaram que drenagens costeiras com pouca ou nenhuma informação sobre a distribuição das espécies deveriam ser consideradas como áreas únicas, caso das drenagens que compõem a UHM. A proposta desses autores é a que mais se aproxima da configuração da RHANO, exceto pela inclusão do Rio Capim.

Abell et al. (2008), por sua vez, estabeleceram que a ictiofauna maranhense compartilha elementos com as bacias costeiras do Pará e a foz do Amazonas, agrupando essas bacias em uma ecorregião denominada “Estuário do Amazonas e Drenagens Costeiras”. Devido a falta de informações a cerca da distribuição das espécies de peixes de água doce nas drenagens maranhenses, os autores justificam esse agrupamento pelas similaridades ecológicas entre estas e as bacias costeiras do Pará e da foz do Amazonas. Esse trabalho, portanto, tem dois efeitos: 1) amplia a distribuição de espécies amazônicas para o Maranhão; e 2) amplia a RHANO para incluir drenagens mais a oeste do rio Capim.

Recentemente, Dagosta & Pinna (2017) analisaram a distribuição de cerca de 5000 espécies de peixes de água doce amazônicos e, alegando falta de informações, fragmentaram a RHANO em três porções. Uma mais a oeste compreendendo as bacias do Gurupi, Maracaçumé, Turiaçu e Litoral Ocidental, juntamente com a bacia do Rio Capim; a segunda porção seria composta pelas bacias dos rios Mearim, Itapecuru, Munim e Peria, na região

central do Maranhão; enquanto o terceiro grupo abrigaria as drenagens mais a leste, incluindo os rios Preguiças e Parnaíba.

Com isso, verifica-se que os diferentes resultados obtidos pelos autores citados, em relação às bacias da RHANO, se devem principalmente a três fatores: pouca informação disponível sobre a distribuição das espécies nas bacias maranhenses; diferentes critérios utilizados para delimitar as áreas para o início das análises; e o uso de diferentes métodos de análises em cada trabalho. Essa diferença de critérios pode ser apontada como um dos principais fatores de divergência entre os resultados obtidos por esses autores.

2.2. Hipóteses biogeográficas para os peixes da Região Hidrográfica Atlântico Nordeste Ocidental

Algumas hipóteses foram originalmente propostas para a diversificação da fauna terrestre, mas têm sido utilizadas, de forma adaptada, para os peixes de água doce. Atualmente, são aceitas oito hipóteses de diversificação para a fauna amazônica (HAFFER, 2008): (1) Hipótese Paleogeográfica, (2) Hipótese dos rios como barreiras, (3) Hipótese Rio-refúgio, (4) Hipótese dos Refúgios, (5) Hipótese Museu, (6) Hipótese de Gradiente, (7) Hipótese Densidade do dossel e (8) Hipótese Distúrbio-vicariante.

Além dessas, outras hipóteses também são propostas para a região, como por exemplo, a Hipótese Hidrogeológica, uma variação da Hipótese Paleogeográfica; e a Hipótese de Dispersão Costeira. Como nem todas as hipóteses se enquadram para explicar a diversidade da fauna de peixes de água doce, apenas algumas serão exploradas neste texto.

A “Hipótese dos Refúgios” prediz que durante o Pleistoceno, mudanças climáticas teriam fragmentado a paisagem e permitido o isolamento e diferenciação de algumas populações nessas áreas (HAFFER, 2008). A “Hipótese dos Rios como Refúgios” une à essa hipótese a ideia de que os rios poderiam ter funcionado como áreas de refúgios, principalmente durante os eventos de oscilações do nível do mar no Pleistoceno (HAFFER, 1992; 1993; 2008).

A “Hipótese Museu”, de certo modo, adapta as hipóteses de refúgio e de rios como refúgios, pois considera que durante as variações de nível do mar no Pleistoceno os trechos altos dos rios serviram como áreas de refúgios, promovendo especiação (ROY et al., 1997; FJELDSA et al., 1994; HAFFER, 2008). Essas três hipóteses são defendidas por Hubert & Renno (2006), que identificaram a ocorrência de oito áreas de refúgio para a região neotropical durante o Pleistoceno, associando-as aos eventos de incursões marinhas. Dois desses refúgios estão localizados nas bacias do Tocantins e do Parnaíba, e podem ter servido como fonte primária de espécies para as bacias da RHANO, principalmente Itapecuru e Mearim.

Já a “Hipótese de Gradiente”, considera a existência de fatores que influenciam a distribuição das espécies gerando um gradiente sem que necessariamente, ocorra o isolamento das populações (ENDLER, 1982; HAFFER, 2008). Nessa hipótese, as variações mais aceitas são em relação a latitude e altitude, onde diferentes ambientes podem promover a diferenciação entre as espécies (ALBERT et al., 2011). Nas bacias presentes na RHANO podemos considerar a latitude como principal fator que pode promover a diversificação através de um gradiente. Nessa região diferentes biomas e fitofisionomias estão presentes e podem influenciar na diferenciação das espécies.

As “Hipóteses Paleogeográfica e Hidrogeológica” funcionam basicamente como ideias opostas, a primeira gera diferenciação através de eventos vicariantes, que quebram o fluxo gênico entre as populações e a segunda promove o fluxo gênico entre as populações assim como a remoção de barreiras atuando, então, através de eventos de geodispersão (MACHADO et al., 2018). A hipótese paleogeográfica considera o surgimento de barreiras intransponíveis para promover a diferenciação como, por exemplo, os paleoarcos existentes em diversos rios (ALBERT et al., 2006). Já a hipótese hidrogeológica considera a ocorrência de eventos de captura de cabeceiras de rios como eventos de geodispersão, que retiram as barreiras existentes entre as bacias e promovem a colonização de novas áreas e posterior diferenciação (HUBERT & RENNO, 2006).

Montoya-Burgos (2003) e Hubert & Renno (2006) defenderam a “Hipótese de Dispersão Costeira” para explicar as relações entre as drenagens amazônicas e maranhenses. De acordo com os autores, os eventos de especiação envolvendo essas áreas teriam sido promovidos principalmente pelas variações de nível do mar. Durante as regressões do final do Mioceno, as conexões entre deltas teriam possibilitado a dispersão costeira, interrompida com a elevação subsequente do mar. Thomaz & Knowles (2018) propuseram o uso do termo “Dispersão por paleobacias” como meio de desmistificar e exemplificar melhor o que seria a dispersão costeira.

Em oposição à hipótese de dispersão costeira, Piorski (2010) propôs que as diferenças ictiofaunísticas entre as drenagens amazônicas e maranhenses teriam sido promovidas por um evento vicariante, protagonizado pela formação da Serra do Tiracambu. A idade aproximada deste evento coincide com a idade estimada para divergência entre linhagens de *Hypostomus* envolvendo drenagens amazônicas e maranhenses (MONTROYA-BURGOS, 2003).

A Serra do Tiracambu é o principal divisor de águas no extremo oeste do Maranhão, separando a rede hidrológica do Estado da drenagem do Tocantins. Esta unidade

geomorfológica foi formada durante o Mioceno-Plioceno (ca. 5,3 Ma) (COSTA et al., 1997) e deve ter exercido um papel importante na diferenciação da ictiofauna entre as duas regiões.

Estudos recentes (PIORSKI, 2010; CARVALHO-COSTA et al., 2011; ABREU, 2013; LUZ et al., 2015) têm apontado evidências de variações intraespecíficas em peixes dos rios do Estado do Maranhão. As variações observadas foram detectadas usando tanto marcadores moleculares como morfométricos e indicam a possibilidade de eventos de captura de cabeceira ou de troca faunística entre as principais bacias que compõem a rede hidrográfica do Estado.

2.3. Dispersão, Vicariância e Geodispersão

Os principais eventos responsáveis pela diversificação das espécies são classificados em três categorias: dispersão, vicariância e geodispersão. Dispersão é considerada como o processo de expansão da área de ocupação de uma espécie, a partir da transposição de uma barreira preexistente (DAGOSTA & PINNA, 2017). Vicariância é conceituada como o surgimento de barreiras que promovem a diferenciação das espécies (NELSON & PLATNICK, 1981). Já geodispersão pode ser considerada como o oposto da vicariância, onde a remoção de barreiras promove a convergência de espécies (HO et al., 2015; LIEBERMAN, 2003)

Vicariância e geodispersão atuam como forças opostas e ao mesmo tempo complementares, pois se de um lado uma barreira surge promovendo o isolamento, de outro a barreira desaparece promovendo convergência. Vicariância aumenta as taxas de especiação e de extinção, enquanto geodispersão as diminui, pois promove o fluxo gênico entre as populações e mantém o tamanho mínimo viável (ALBERT et al., 2011).

Justamente por serem ideias opostas, mas complementares, são facilmente confundidas, já que quando uma ocorre a outra também ocorre, muitos pesquisadores passaram a desconsiderar a ideia de geodispersão e somente em trabalhos recentes o termo voltou a ser considerado (ex. ALBERT & REIS, 2011; LIMA & RIBEIRO, 2011; RIBEIRO et al., 2013; ROXO et al., 2014; TAGLIACOLLO et al., 2015), porém ainda gera muitas dúvidas e por vezes é confundido com vicariância (DAGOSTA & PINNA, 2017).

Ao se analisar a relação entre as espécies e entre as áreas que sofreram esse tipo de evento, espera-se encontrar clados reciprocamente monofiléticos para as linhagens que ocorrem em bacias separadas por barreiras geológicas (vicariância). Do mesmo modo, linhagens formadas através de eventos de geodispersão devem ser encontrados em um clado com espécies de bacias adjacentes (HUBERT et al., 2007).

Eventos como o soerguimento dos Andes, variação no nível do mar, elevação de arcos e capturas de cabeceiras são considerados eventos vicariantes, pois proporcionam o surgimento de uma barreira entre as populações de determinada área (ALBERT et al., 2011; MACHADO et al., 2018). Curiosamente, eventos de variação no nível do mar e captura de cabeceiras também são considerados eventos de geodispersão. Enquanto os eventos de transgressões marinhas serviram como barreiras para as populações, os eventos de regressões proporcionaram a geodispersão (ALBERT et al., 2011).

Com relação à ocorrência de capturas de cabeceiras, estes se comportam com certa dualidade, pois enquanto que para a bacia capturada a perda de parte de seu curso funciona como uma barreira ao fluxo gênico entre as espécies (vicariância), este mesmo evento se comporta de forma contrária para a bacia capturante (geodispersão) (ALBERT & CARVALHO, 2011; DAGOSTA & PINNA, 2017).

A dificuldade na identificação correta entre barreiras impermeáveis e semipermeáveis, da datação do tempo de existência das barreiras e dos táxons que ocorrem ao seu redor, tem prejudicado a identificação de eventos vicariantes e de geodispersão ao longo da região neotropical, assim como a estimativa correta do tempo de divergência entre as linhagens de peixes de água doce dessa região (ALBERT & CARVALHO, 2011; ALBERT et al., 2011; DAGOSTA & PINNA, 2017). Isso mostra a necessidade não apenas da identificação das linhagens divergentes, mas também dos eventos ocorridos em determinada área para se entender todo o processo de diversificação das espécies.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo Geral

Analisar as relações históricas envolvidas na evolução de populações de peixes em rios da Região Hidrográfica Atlântico Nordeste Ocidental (RHANO).

3.2. Objetivos específicos

- Identificar o grau de diferenciação genética de populações de peixes entre rios da RHANO, considerando-se possíveis zonas de contato;
- Estimar as datas geológicas para diferenciação das populações, a partir de dados moleculares;
- Identificar os eventos históricos responsáveis pela promoção e pela manutenção das divergências entre as populações;
- Analisar as relações biogeográficas e filogenéticas entre a RHANO e bacias vizinhas, enfatizando as bacias do Tocantins e do Parnaíba.

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABELL, R.; THIEME, M. L.; REVENGA, C.; BRYER, M.; KOTTELAT, M.; BOGUTSKAYA, N.; COAD, B.; MANDRAK, N.; BALDERAS, S. C.; BUSSING, W.; STIASSNY, M. L. J.; SKELTON, P.; ALLEN, G. R.; UNMACK, P.; NASEKA, A.; NG, R.; SINDORF, N.; ROBERTSON, J.; ARMIJO, E.; HIGGINS, J. V.; HEIBEL, T. J.; WIKRAMANAYAKE, E. Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. **BioScience**, v. 58, p. 403-414, 2008.

ABREU, J. M. S. **Variação geográfica em *Schizodon dissimilis* (Garman, 1890) e diversidade genética e filogeográfica do grupo *Schizodon fasciatus sensu lato* (Characiformes: Anostomidae).** Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Universidade Federal do Pará, Belém, 2013.

ALBERT, J. S.; BART, H. J.; REIS, R. E. Comparisons of species richness and cladal diversities in the North and South American Ichthyofaunas. In: ANNUAL MEETING OF THE AMERICAN SOCIETY OF ICHTHYOLOGISTS AND HERPETOLOGISTS, New Orleans. **Abstract for the annual meeting of the American Society of Ichthyologists and Herpetologists**, New Orleans: LA, 2006.

ALBERT, J. S.; CARVALHO, T. P. Neogene assembly of modern faunas. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 119-136. 2011.

ALBERT, J. S.; PETRY, P.; REIS, R. E. Major Biogeographic and Phylogenetic Patterns. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 3-19. 2011.

ALBERT, J. S.; REIS, R. E. Introduction to Neotropical Freshwaters. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 21-59. 2011.

ALBERT, J. S.; VAL, P.; HOORN, C. The changing course of the Amazon River in the Neogene: center stage for Neotropical diversification. **Neotropical Ichthyology**, v. 16, n. 3, e180033, 2018.

AGÊNCIA NACIONAL DE ÁGUAS (BRASIL). **Conjuntura dos recursos hídricos no Brasil: regiões hidrográficas brasileiras** – Edição Especial. Brasília: ANA, 164 p. 2015.

BEHEREGARAY, L. B.; SUNNUCKS, P.; BRISCOE, D. A. A rapid fish radiation associated with the last sea-level changes in southern Brazil: the silverside *Odontesthes perugiae* complex. **Proceeding of the Royal Society of London B**, v. 269, p. 65-73, 2002.

BRIGGS, J. C. The biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Otophysi): a new appraisal. **Journal of Biogeography**, v. 32, n. 2, p. 287-294, 2005.

CARVALHO-COSTA, L. F.; PIORSKI, N. M.; WILLIS, S. C.; GALETTI, P. M.; ORTÍ, G. Molecular systematics of the neotropical shovelnose catfish genus *Pseudoplatystoma* Bleeker 1862 based on nuclear and mtDNA markers. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 59, p. 177-194, 2011.

COSTA, J. B. S.; BEMERGUY, R. L.; HASUI, Y.; BORGES, M. D. S.; JÚNIOR, C. R. P. F.; BEZERRA, P. É. L.; COSTA, M. L. D.; FERNANDES, J. M. G. 1997. Neotectônica da região amazônica: aspectos tectônicos, geomorfológicos e deposicionais. **Geonomos**, v. 4, n. 2, p. 23-44, 1997.

DAGOSTA, F. C. P.; PINNA, M. Biogeography of Amazonian fishes: deconstructing river basins as biogeographic units. **Neotropical Ichthyology**, v. 15, n. 3, e170034, 2017.

DIOGO, R. Phylogeny, origin and biogeography of catfishes: support for a Pangean origin of “modern teleosts” and reexamination of some Mesozoic Pangean connections between the Gondwana and Laurasian supercontinents. **Animal Biology**, v. 54, n. 4, p. 331-351, 2004.

EIGENMANN, C. H. The freshwater fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archhelenis theory. In: SCOTT, W. B. **Reports of the Princenton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899**. Princenton, NJ: Princeton University Press, p. 225-374. v. 3 (Zoology), 1909

ENDLER, J. A. Pleistocene forest refuges: fact or fancy? In: PRANCE, G. T. (Ed.) **Biological Diversification on the Tropics**. New York, NY: Columbia University Press, p. 179–200. 1982.

FJELDSA, J. Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. **Biodiversity and Conservation**, v. 3, n. 3, p. 207-226, 1994.

GÉRY J. The freshwater fishes of South America. In: FITTKAU, E. J.; ILLIES, J.; KLINGE, H.; SCHWABE, G. H. (Eds). **Biogeography and ecology in South America**. (Monographiae Biologicae, vol. 19). The Hague: Springer Netherlands, p. 828-848. 1969.

HAFFER, J. On the “river effect” in some forest birds of southern Amazonia. **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, série Zoologia**, v. 8, n. 1, p. 217-245, 1992.

HAFFER, J. Time’s cycle and time’s arrow in the history of Amazonia. **Biogeographica**, v. 69, p. 15-45, 1993.

HAFFER, J. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 4, p. 917-947, 2008.

HO, S. Y. W.; TONG, K. J.; FOSTER, C. S. P.; RITCHIE, A. M.; LO, N.; CRISP, M. D. Biogeographic calibrations for the molecular clock. **Biology Letters**, v. 11, 20150194, 2015.

HOORN, C. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 105, p. 267-309, 1993.

HOORN, C. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). **Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology**, v. 112, p. 187–238, 1994.

HOORN, C.; GUERRERO, J.; SARMIENTO, G. A.; LORENTE, M. A. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. **Geology**, v. 23, n. 3, p. 237-240, 1995.

HOORN, C.; WESSELINGH, F. P.; TER STEEGE, H.; BERMUDEZ, M. A.; MORA, A.; SEVINK, J., SANMARTIN, I.; SANCHEZ-MESEGUER, A.; ANDERSON, L.; FIGUEIREDO, J. P.; JARAMILLO, C.; RIFF, D.; NEGRI, F. R.; HOOGHIEMSTRA, H.; LUNDBERG, J.; STADLER, T.; SARKINEN, T; ANTONELLI, A. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. **Science**, v. 330, n. 6006, p. 927-931, 2010.

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**, v. 16, n. 10, p. 2115–2136, 2007.

HUBERT, N.; RENNO, J. F. Historical biogeography of South American freshwater fishes. **Journal of Biogeography**, v. 33, p. 1414-1436, 2006.

KETMAIER, V.; BIANCO, P. G.; COBOLLI, M.; DE MATTHAEIS, E. Genetic differentiation and biogeography on southern European populations of the genus *Scardinus* (Pisces: Cyprinidae) based on allozyme data. **Zoologia Scripta**, v. 32, n. 1, p. 13-22, 2003.

LATRUBESSE, E.; AMSLER, M.; MORAIS, R.; AQUINO, S. The Geomorphologic response of a large pristine alluvial river to tremendous deforestation in the South American tropics: the case of the Araguaia River. **Geomorphology**, v. 113, n. 3-4, p. 239–252, 2009.

LATRUBESSE, E. M.; ARIMA, E.; FERREIRA, M. E.; NOGUEIRA, S. H.; WITTMANN, F.; DIAS, M. S.; DAGOSTA, F. C. P.; BAYER, M. Fostering water resource governance and conservation in the Brazilian Cerrado biome. **Conservation Science and Practice**, v.1, n. 9. e77, 2019.

LIEBERMAN, B. S. Paleobiogeography: The relevance of fossils to biogeography. **Annual Review Ecology and Systematics**, v. 34, p. 51-70, 2003.

LIMA, F. C. T.; RIBEIRO, A. C. Continental scale tectonic controls of biogeography and ecology. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 145-164. 2011.

LUJAN, N. K.; ARMBRUSTER, J. W. The Guiana shield. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 3-19. 2011.

LUNDBERG, J. G.; MARSHALL, L. G.; GUERRERO, J.; HORTON, B.; MALABARBA, M. C. S. L.; WESSELINGH, F. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American river. In: MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. S.; LUCENA, C. A. S. (Eds.). **Phylogeny and classification of Neotropical fishes**. Porto Alegre, RS: EDUPUCRS, p. 13-48. 1998.

LUZ, L. A.; REIS, L. L.; SAMPAIO, I.; BARROS, M. C.; FRAGA, E. Genetic differentiation in the populations of red piranha, *Pygocentrus nattereri* Kner (1860) (Characiformes: Serrasalminae), from the river basins of northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, n. 4, p. 838–845, 2015.

MACHADO, C. B.; GALETTI JR, P. M.; CARNAVAL, A. C. Bayesian analyses detect a history of both vicariance and geodispersal in Neotropical freshwater fishes. **Journal Biogeography**, v. 45, n. 6, p. 1313-1325, 2018.

MONTOYA-BURGOS, J. I. Historical biogeography of the catfish genus *Hypostomus* (Siluriformes: Loricariidae), with implications on the diversification of neotropical ichthyofauna. **Molecular Ecology**, v. 12, p. 1855-1867, 2003.

NELSON, G.; PLATNICK, N. **Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance**. New York: Columbia University Press, 582p. 1981.

PIORSKI, N. M. **Diversidade genética e filogeográfica das espécies *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) e *Prochilodus lacustris* Steindachner, 1907 no Nordeste do Brasil**. Tese (Doutorado em Genética e Evolução) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos 2010.

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**, v. 107, n. 2017, p. 308–323, 2017.

RIBEIRO, A. C. 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**, v. 4, n. 2, p. 225-246, 2006.

RIBEIRO, A. C.; BENINE, R. C.; FIGUEIREDO, C. A. A new species of *Creagrutus* Günther (Teleostei: Characiformes), from the upper Rio Paraná basin, central Brazil. **Journal of Fish Biology**, v. 64, n. 3, p. 597-611, 2005.

RIBEIRO, A. C.; LIMA, F. C. T.; MENEZES, N. A. Biogeografia dos peixes de água doce da América do Sul. In: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. (Eds). **Biogeografia da América do Sul: Análise de tempo, espaço e forma**. São Paulo, Editora Roca, p. 261-276, 2011.

RIBEIRO, A. C.; JACOB, R. M.; SILVA, R. R. S. R.; LIMA, F. C. T.; FERREIRA, D. C.; FERREIRA, K. M.; MARIGUELA, T. C.; PEREIRA, L. H. G.; OLIVEIRA, C. 2013. Distributions and phylogeographic data of rheophilic freshwater fishes provide evidences on the geographic extension of a central-brazilian amazonian palaeoplateau in the area of

the present day Pantanal Wetland. **Neotropical Ichthyology**, v. 11, n. 2, p. 319-236, 2013.

RIBEIRO, A. C.; RICCOMINI, C.; LEITE, J. A. D. Origin of the largest South American transcontinental water divide. **Scientific Reports**, v. 8, 17144, 2018.

ROSA, R.; MENEZES, N. A.; BRITSKI, H. A.; COSTA, W. J. E. M.; GROTH, F. Diversidade e conservação dos peixes da Caatinga. In: SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M.; FONSECA, M. T.; LINS, L. V. (Eds). **Biodiversidade da caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, p. 135-81. 2003.

ROSSETTI, D. F.; VALERIANO, M. M. Applying SRTM topographic data to characterize a Quaternary paleovalley in northern Brazil. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO, 13., Florianópolis. **Anais XIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto**. Florianópolis: SC, p. 2125-2132. 2007.

ROXO, F. F.; ALBERT, J. S.; SILVA, G. S. C.; ZAWADZKI, C. H.; FORESTI, F.; OLIVEIRA, C. Molecular phylogeny and biogeographic history of the armored Neotropical catfish subfamilies Hypoptopomatinae, Neoplecostominae and Otothyriinae (Siluriformes: Loricariidae). **PLoS ONE**, v. 9, n. 8, e105564, 2014.

ROY, M. S.; SILVA, J. M. C.; ARCTANDER, P.; GARCIA-MORENO, J.; FJELDSA, J. The speciation of South American and African birds in montane regions. In: MINDELL, D. P. (Ed.) **Avian Molecular Evolution and Systematics**, New York: Academic Press, p. 325–343. 1997.

SANJUR, O. I.; CARMONA, J. A. & DOADRIO, I. Evolutionary and biogeographical patterns within Iberian population of the genus *Squalius* inferred from molecular data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 29, n. 1, p. 20-30, 2003.

TAGLIACOLLO, V. A.; ROXO, F. F.; DUKE-SYLVESTER, S. M.; OLIVEIRA, C.; ALBERT, J. S. Biogeographical signature of river capture events in Amazonian lowlands. **Journal of Biogeography**, v. 42, n. 12, p. 2349-2362, 2015.

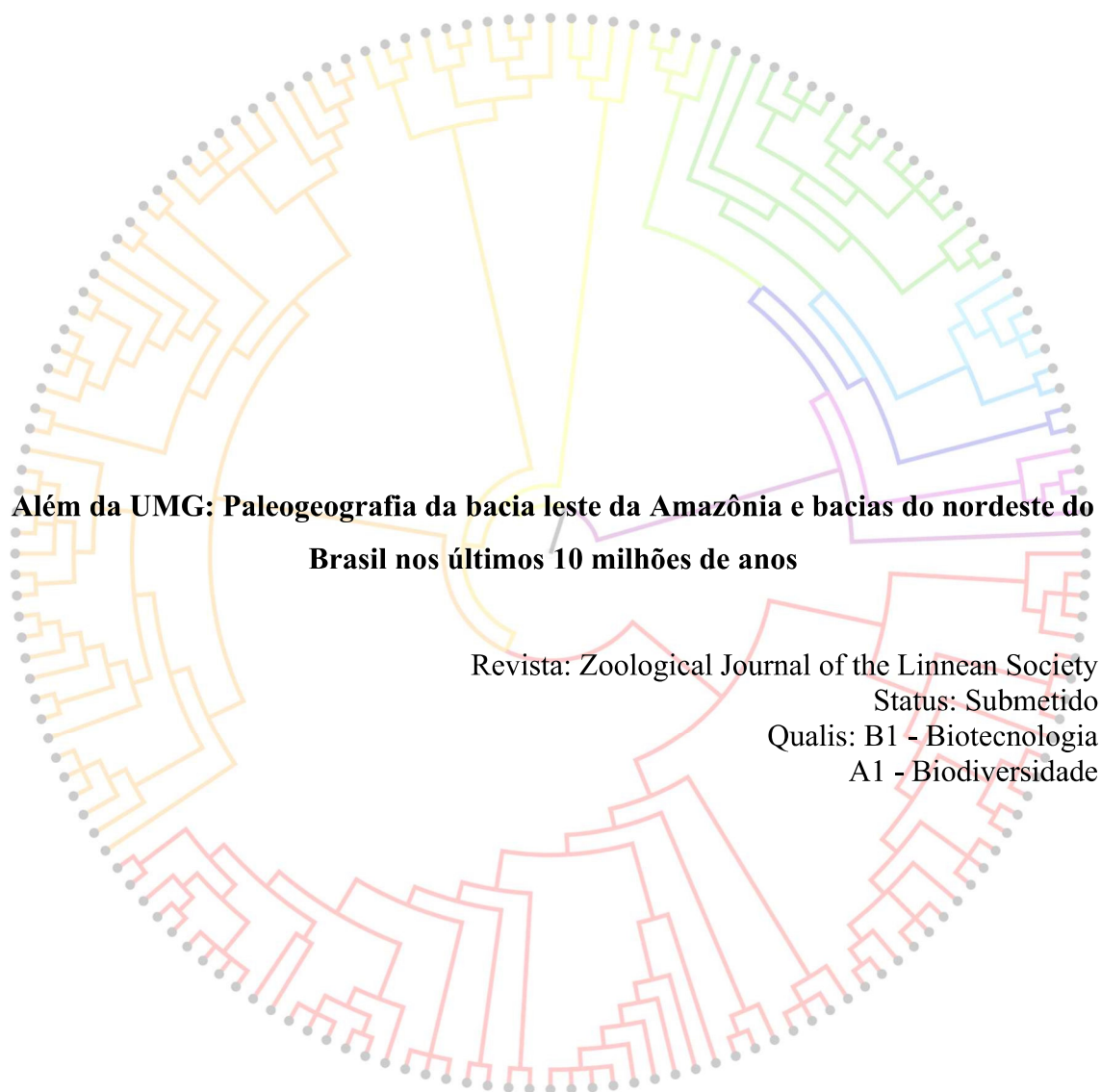
THOMAZ, A. T.; KNOWLES, L. L. Flowing into the unknown: inferred paleodrainages for studying the ichthyofauna of Brazilian coastal rivers. **Neotropical Ichthyology**, v. 16, n. 3, e180019, 2018.

VARI, R. P. The Curimatidae, lowland neotropical fish family (Pisces: Characiformes); distribution, endemism and phylogenetic biogeography. In: VANZOLINI, P. E.; HEYER, W. R. (Eds.) **Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, p. 343-377. 1988.

WEITZMAN, S. H.; MENEZES, N. A.; WEITZMAN, M. J. Phylogenetic biogeography of the Glandulocaudini (Teleostei: Characiformes, Characidae) with comments on the distribution of other freshwater fishes in eastern and southeastern Brazil. In: VANZOLINI, P. E.; HEYER, W. R. (Eds.). **Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, p. 379-427. 1988.

WEITZMAN, S. H.; WEITZMAN M. J. Biogeography and evolutionary diversification in Neotropical freshwater fishes, with comments on the Refugia theory. In: PRANCE, G. T. **Biological Diversification in the Tropics**, New York: Columbia University Press. p. 403-422. 1981.

CAPÍTULO 1



“E passo a passo vai cumprindo a profecia do
beato que dizia que o Sertão ia alagar.
O Sertão vai virar mar, dá no coração
O medo de que algum dia o mar também vire sertão.”
(Trecho de ‘Sobradinho’ – Trio Nordestino)

Além da UMG: Paleogeografia da bacia leste da Amazônia e bacias do nordeste do Brasil nos últimos 10 milhões de anos

João Marcelo S. Abreu^{1*}, Nivaldo M. Piorski², James S. Albert³

1 Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Biotecnologia (BIONORTE), Universidade Federal do Maranhão, São Luís, Maranhão, Brazil.

2 Departamento de Biologia, Universidade Federal do Maranhão, São Luís, Maranhão, Brazil.

3 Department of Biology, University of Louisiana at Lafayette, Lafayette, Louisiana, United States of America.

RESUMO

Documentamos os efeitos biogeográficos das flutuações do nível do mar provocadas pelo clima em peixes de água doce da Bacia Amazônica e Nordeste do Brasil a partir de reconstruções paleogeográficas nos últimos 10 milhões de anos (Ma). Para cada intervalo de um milhão de anos, estimamos linhas costeiras máxima e mínima, área mínima para 93 sub-bacias com mudanças positivas no nível do mar e área máxima para 58 sub-bacias com alterações negativas no nível do mar. Calculamos alterações na conectividade hidrológica das sub-bacias e a quantidade máxima de área que mudou (A') durante cada intervalo de tempo. O nível do mar mais alto nos últimos 10 Ma foi de +35m acima do moderno há 5,5 Ma, e o nível mais baixo foi de -122m na Última Máxima Glacial (21-25 Ka). Esses níveis do mar correspondem a 46 (max) e 16 (min) bocas de rios separadas que chegam no mar, em comparação com 35 na paisagem moderna. As respostas das sub-bacias às flutuações do nível do mar dependem da elevação e da topografia, com respostas mais fortes nas Planícies da Amazônia Oriental e na Planície Costeira do Maranhão, e respostas mais fortes quando o nível do mar sobe do que quando desce. As oscilações climáticas globais e as flutuações do nível do mar nos últimos 10 Ma aumentaram as taxas de extinção nas Planícies da Amazônia Oriental e na Planície Costeira do Maranhão, afetando fortemente a biodiversidade e a biogeografia de peixes no norte da América do Sul.

Palavras-chave: Biodiversidade, Biogeografia, Peixes de água doce, Paleobiogeografia, Paleoecologia, Mudança climática quaternária, América do Sul.

INTRODUÇÃO

O conhecimento de que geleiras e calotas polares anteriormente cobriam grandes porções do hemisfério norte em altas latitudes e altitudes revolucionou os campos emergentes da geologia e da biogeografia (AGASSIZ & BETTANNIER, 1840; WALLACE, 1876: 35-49). Agora, entendemos que pouco ou nada em altas latitudes faz sentido, exceto à luz das Oscilações Climáticas Globais (OCGs) que ocorreram nos últimos milhões de anos (Ma) (por exemplo, HUNTLEY & BIRKS, 1983; JORDAN, 1997; BENNETT & WILLIS, 1995; HEWITT, 2000; 2004; CHEDDADI et al., 2005; SVENNING & SKOV, 2007). As oscilações climáticas conduzidas por Milankovitch na escala de dezenas a centenas de milhares de anos cada (BENNETT, 1990; SPIEGEL et al., 2010), podem afetar a capacidade de dispersão das espécies, especializações ecológicas e faixas biogeográficas, todas agindo em conjunto para afetar as taxas de especiação e extinção (DYNESIUS & JANSSON, 2000; MITTELBAACH et al., 2007).

As evidências acumuladas também implicam as OCGs na diversificação evolutiva de muitos táxons em baixas latitudes, incluindo os de florestas tropicais mega-diversas (COLINVAUX, 1993; 1996) e bacias hidrográficas (IRION et al., 1995; 2010). Estudos de caso são conhecidos para montanhas tropicais (ANTONELLI et al., 2009; FLANTUA & HOOGHIEEMSTRA, 2018), florestas de terras baixas (SOBRAL-SOUSA et al., 2015; ZEMP et al., 2017; RIBAS et al., 2018; TANG et al., 2018; LAVOR et al., 2019) e ecossistemas aquáticos continentais (BAGLEY & JOHNSON, 2014) e marinho (VERON, 1995; LUDT & ROCHA, 2015). As OCGs também foram implicadas na diversificação de organismos em períodos geológicos anteriores (por exemplo, BABCOCK et al., 2015; TENNANT et al., 2016).

Demonstrou-se que as OCGs impulsionam mudanças globais da circulação atmosférica e oceânica (ANDERSON et al., 2013) e mudanças regionais nas extensões de áreas de biomas de florestas e savanas em baixas latitudes (LOWE & WALKER, 2014; BAKER & FRITZ, 2015). A mudança de regime hidrológico altera a quantidade de água e sedimentos que fluem pelos rios em áreas de planícies (elevação <250 m), afetando a produtividade primária e a quantidade total de volume de habitats (POULSEN et al., 2010; HOORN et al., 2010; HÖPPNER et al., 2018). Por meio de mudanças no nível do mar eustático, as OCGs alteram as linhas costeiras (MURRAY-WALLACE & WOODROFFE, 2014), as extensões de áreas das bacias hidrográficas de planícies (EINSELE, 2013) e as conexões hidrológicas entre os rios que desembocam no mar

(HANEUBUTH et al., 2011; ROXO et al., 2014). É importante ressaltar que todos esses ciclos gerados pelas OCGs ocorrem em fase (Figura 1.1), sob a influência comum da força orbital de Milankovitch (BENNETT, 1990; SPIEGEL et al., 2010).

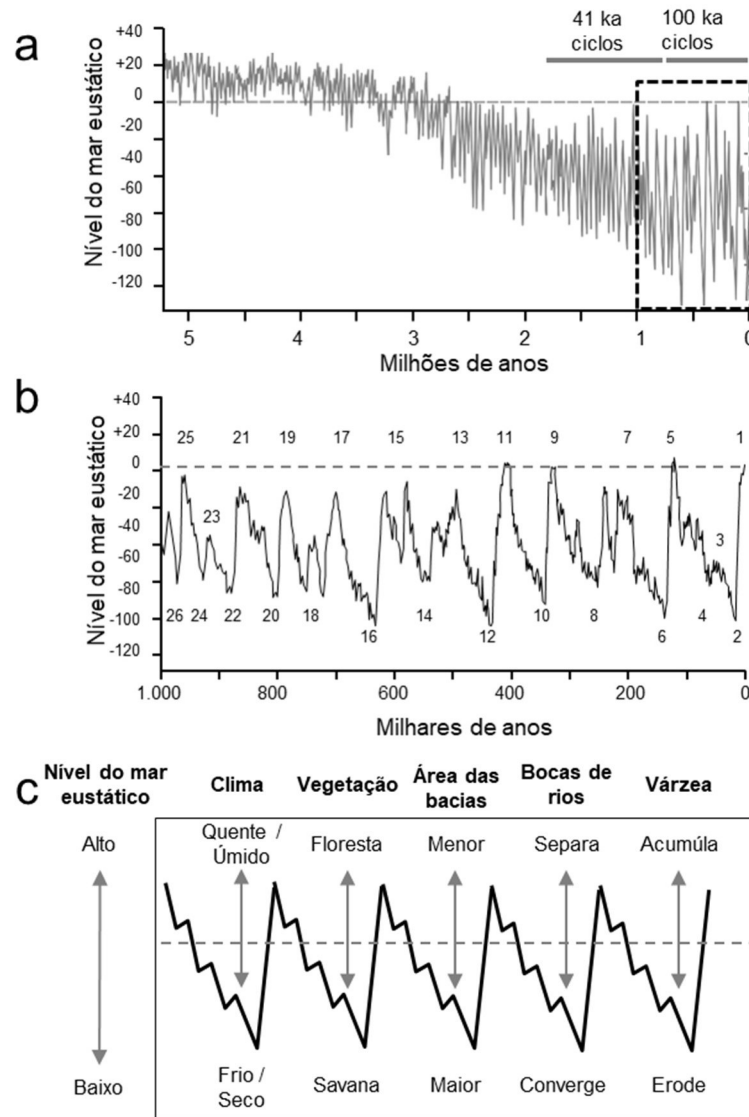


Figura 1.1. Efeitos das OCGs na biogeografia de táxons em planícies (<250 m) do norte da América do Sul. **a.** Curva Eustática do nível do mar para os últimos 5 Ma (Hansen et al., 2013) em relação ao moderno (linha tracejada). Note a transição no Pleistoceno Médio de ciclos curtos de menor amplitude para maior amplitude e oscilações mais lentas c. 700 Ka. **b.** Curva do nível do mar para o último 1 Ma (caixa tracejada em a). Ótima interglacial indicada com numeração ímpar de estágios de isótopos marinhos (EIM) e máxima glacial com EIM de numeração par (Lisiecki & Raymo, 2005). Note UMG (EIM 2) em c. 21 Ka e UIG (EIM 5) em c. 130 ka. **c.** Esquema da evolução sincrona das características da paisagem da planície sob força da OCG. Durante os interglaciais, os níveis do mar são mais altos, os climas são mais quentes e úmidos, as planícies têm mais cobertura florestal, as bacias hidrográficas das planícies são menores, as desembocaduras das planícies são mais separadas e as várzeas se acumulam.

Alguns dos importantes efeitos biogeográficos das flutuações do nível do mar são conhecidos há mais de um século (por exemplo, MATTHEW, 1915;

MOLENGRAAFF & WEBER 1921; ver resenhas de SIMPSON, 1940; DARLINGTON, 1957: 583-588). Os efeitos das mudanças na linha de costa sobre os táxons do artico foram primeiramente bem documentados em Beringia (HOPKINS, 1959; 1973) e posteriormente em Sundaland (BISWAS, 1973; VORIS, 2000). Hipóteses de refúgio de habitat em face das mudanças climáticas foram propostas em latitudes altas (por exemplo, LINDROTH, 1979) e baixas (por exemplo, HAFFER, 1969; PRANCE 1973; NICHOL, 1999). Os níveis flutuantes do mar afetam diretamente a qualidade e a quantidade de área de habitat para espécies animais e plantas em planícies continentais (MONTROYA-BURGOS, 2003; ALEIXO, 2004; LOVEJOY et al., 2006; HUBERT et al., 2007; LEPRIEUR et al., 2011; LÓPEZ-FERNÁNDEZ & ALBERT, 2011; ROXO et al., 2014).

Uma consequência proeminente das flutuações do nível do mar é a formação e erosão periódicas das planícies de inundação dos rios, conhecidas como ciclo de Irion (IRION, 1984; WESSELINGH et al., 2010). Durante períodos interglaciais, o alto nível do mar segura e diminui o fluxo de rios ricos em sedimentos das terras baixas (ou seja, água branca), permitindo que os sedimentos se estabeleçam e formem planícies de inundação, conhecidas na Amazônia como várzeas. Quando o nível do mar diminui durante os períodos glaciais, as várzeas sofrem erosão à medida que o canal flui para o nível base mais baixo (IRION, 1976; 1984; ASSIS et al., 2015). Os ciclos de Irion foram documentados pela primeira vez na bacia amazônica e agora foram relatados em sistemas fluviais em todo o mundo (FULLER et al., 1998; BLUM & TÖRNQVIST, 2000; BRIDGE, 2009; ARNELL, 2014). Os ciclos de Irion têm implicações importantes para o acúmulo de espécies nas planícies de inundação de água branca da Amazônia, um dos ecossistemas continentais mais ecologicamente produtivos e densos em espécies da Terra (MATTHEWS, 2012; ALBERT et al., 2011a; JUNK, 2013). Os efeitos biogeográficos dos ciclos de Irion se estendem além dos rios e várzeas, afetando mudanças nos biomas de florestas (ou seja, cobertura vegetal da paisagem) e regimes regionais de precipitação (HOORN et al., 2010; HEINRICH & ZONNEVELD, 2013; CLOETINGH & HAQ, 2015).

Estudos usando paleoclima para entender as distribuições biogeográficas de táxons vivos estão se expandindo no âmbito taxonômico e geográfico (por exemplo, BIRD et al., 2005; HIJMANS & GRAHAM, 2006; DAVIES et al., 2009; BARVE et al., 2011; GAVIN et al., 2014; BUENO et al., 2017). Estimativas globais de paleoclima estão agora disponíveis para vários momentos históricos, ao exemplo de WorldClim (HIJMANS et al., 2004; FICK & HIJMANS, 2017) e Paleoclimate Modeling

Intercomparison Project (PMIP; BRACONNOT et al., 2007; OTTO-BLEISNER et al., 2017), entre outros. Estão disponíveis simulações para o Holoceno Médio (6 Ka), Holoceno inferior (10 Ka), Última Máxima Glacial (UMG, 21-25 Ka), Último Precoces Glacial (110 Ka) e o Último Interglacial (UIG, 124-117 Ka) (datas de HORTON et al., 2018). As estimativas paleoclimáticas para esses e outros momentos estão melhorando rapidamente (FLATO et al., 2013) e estão se aprofundando no passado geológico (INSEL et al., 2010; HOORN et al., 2013).

Apesar do poder explicativo relativamente alto da abordagem paleoclimática (por exemplo, MCGLONE, 1996; RICKLEFS, 2004), todos esses momentos históricos representam uma janela de tempo estreita de um ou alguns milhares de anos e servem como um substituto pobre para paleoclimas como um todo (ANTONELLI et al., 2009; FLANTUA & HOOGHMESTRA, 2018; SILVA et al., 2018). Por exemplo, a UMG ocorreu perto do final dos últimos sete ciclos glaciais-interglaciais de grande amplitude e relativamente lentos (c. 100.000 anos), que ocorreram ao longo de 700.000 anos desde a transição do Pleistoceno Médio (ZACHOS et al., 2001; CLARK et al., 2006; HANSEN et al., 2013). Além disso, havia cerca de 40 ou menos oscilações com amplitudes menores e mais rápidas (c. 41.000 anos) no Pleistoceno Inferior (2,6 - 0,7 Ma). A UMG é, portanto, uma descrição incompleta das condições durante o último período glacial, sem falar no clima durante todo o período Quaternário, que varia substancialmente ao longo do tempo geológico e geograficamente entre os continentes.

Aqui relatamos um estudo sobre os efeitos das mudanças no nível do mar na paleogeografia de linhas costeiras na bacia amazônica e bacias hidrográficas adjacentes do nordeste do Brasil. Geramos reconstruções paleogeográficas nos últimos 10 milhões de anos, estimamos mudanças na área de habitat e conexões fluviais de bacias hidrográficas e avaliamos os efeitos dessas mudanças geográficas na evolução dos peixes de água doce residentes. Os peixes amazônicos constituem uma das faunas de vertebrados mais ricas e densas em espécies da Terra, com mais de 2.300 espécies representando uma abundância de fenótipos, distribuições geográficas e histórias evolutivas (ALBERT et al., 2006; LOVEJOY et al., 2010; TAGLIACOLLO et al., 2015; ALBERT et al., 2018). A ictiofauna da Amazônia é, portanto, um excelente sistema para testar teorias alternativas sobre os meios pelos quais fatores climáticos e geológicos afetam a biodiversidade em ecossistemas aquáticos tropicais megadiversos (ALBERT et al., 2011b; REIS et al., 2016; VAN DER SLEEN & ALBERT, 2018; DAGOSTA & PINNA, 2017). Em particular, testamos a hipótese de que as OCGs contribuíram para a formação e manutenção de

padrões modernos de diversidade de peixes no norte da América do Sul durante o período de formação do moderno rio transcontinental da Amazônia, do Mioceno tardio ao recente (c. 10 - 0 Ma; ALBERT et al., 2011a; 2018).

MATERIAL e MÉTODOS

Delimitação de área

Para delimitar as áreas de estudo, utilizamos os mapas de sub-bacias disponibilizados pela Agência Nacional de Águas (ANA) em: <http://metadados.ana.gov.br/geonetwork/srv/pt/main.home>. Para a Amazônia e o Maranhão usamos o shape denominado “Nível 2 de Sub-bacias do Plano Nacional de Recursos Hídricos” (ANA, 2006a) e para o restante do Nordeste do Brasil usamos o shape chamado “Nível 1 de Sub-bacias do Plano Nacional de Recursos Hídricos” (ANA, 2006b). Esses shapes fornecem detalhes suficientes para medir as influências das mudanças no nível do mar em bacias de rios de terras baixas (Figura 1.2, Tabelas 1.1 e 1.2, Figura 1.S1).

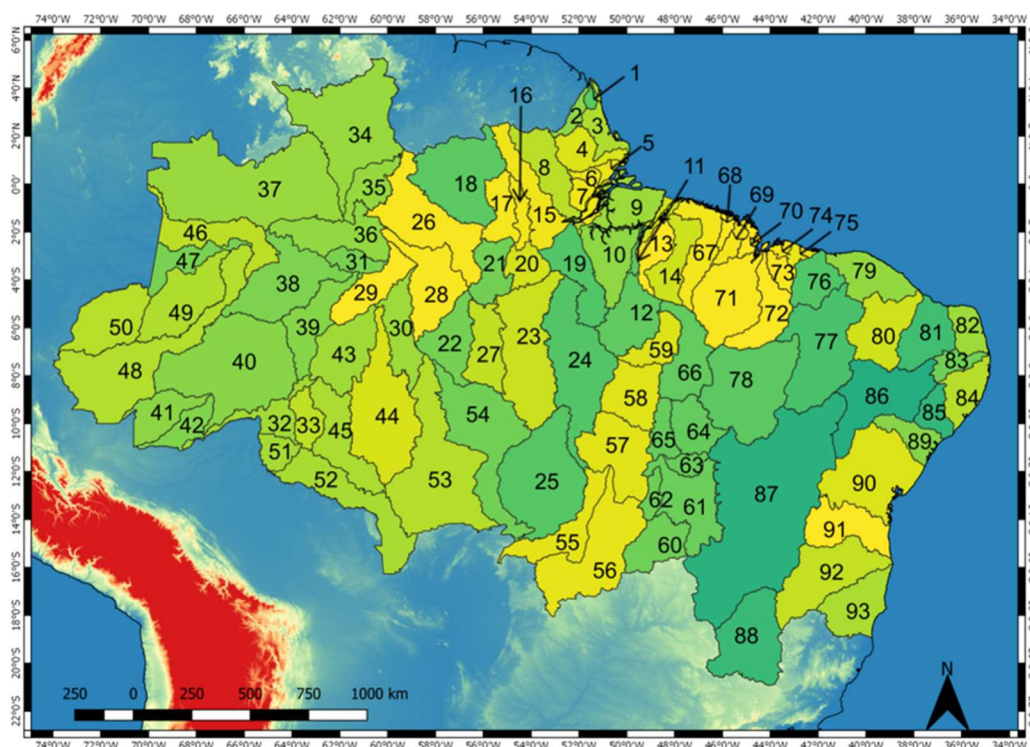


Figura 1.2. Bacias hidrográficas da Amazônia e Nordeste do Brasil com nível do mar moderno (0 m) usado em reconstruções paleogeográficas. Delimitação das sub-bacias após ANA (2006a, b). Mapa base de Weatherall et al. (2015). Designações de sub-bacias e propriedades geográficas pertinentes nas Tabelas 1.1 e 1.2.

Tabela 1.1. Nomes de áreas para mudanças positivas e negativas no nível do mar para a Amazônia. Níveis positivos do mar correspondem às áreas numeradas na Figura 1.2 e níveis negativos do mar às áreas numeradas na Figura 1.S1.

Áreas Amazônica				
Nível do mar positivo			Nível do mar negativo	
Número	Nome da área (ANA)	Dagosta & Pinna, 2017	Número	Nome da área
1	Uaçá	Oiapok	1	Oiapoque
2	Oiapoque		2	Araguari
3	Litoral AP		3	Litoral AP
4	Araguari	Araguari-Macari-Amapá	4	Litoral AP-PA
5	Amazonas 09		5	Marajó 01
6	Amazonas 08	Jari	6	Marajó 02
7	Amazonas 07		7	Jari
8	Jari		8	Capim
9	Marajó	Amazonas Estuary	9	Lower Tocantins
10	PA-TO	Lower Tocantins	10	Upper Tocantins
11	Foz do Tocantins		11	Araguaia
12	Baixo Tocantins		12	Xingu
13	Acará	Capim	13	Amazonas 06
14	Guamá		14	Curuá-Uma
15	Amazonas 06	Trombetas	15	Trombetas
16	Amazonas 05		16	Jamanxim
17	Amazonas 04		17	Branco
18	Trombetas		18	Negro 01
19	Baixo Xingu	Lower Xingu	19	Negro 02
20	Curuá - Una	Tapajós	20	Negro 03
21	Baixo Tapajós		21	Baixo Solimões
22	Alto Tapajós		22	Amazonas 01
23	Iri	Iri	23	Aripuanã
24	Médio Xingu	Upper Xingu	24	Negro 04
25	Alto Xingu		25	Negro 05
26	Amazonas 03	Urubu-Uatumã	26	Negro 06
27	Jamanxim	Jamanxim	27	Japurá
28	Amazonas 02	Middle-Lower Madeira	28	Jutaí
29	Amazonas 01		29	Juruá
30	Madeira 5		30	Solimões 01
31	Baixo Solimões		31	Solimões 02
32	Madeira 3		32	Purus
33	Jamai		33	Litoral AP 02
34	Negro 2	Branco	34	Litoral PA-MA
35	Negro 3	Negro	35	Litoral PA
36	Negro 4			
37	Negro 1			
38	Médio Solimões	Purus		
39	Baixo Purus			

40	Médio Purus	
41	Alto Purus	
42	Acre	
43	Madeira 4	Madeira Shield Tributaries
44	Aripuanã	
45	Machado	
46	Japurá	Japurá
47	Alto Solimões	Juruá
48	Juruá	
49	Jutaí	
50	Javari	
51	Madeira 2	
52	Madeira 1	Guaporé
53	Juruena	Juruena
54	Teles Pires	Teles Pires
55	Araguaia 2	Araguaia
56	Araguaia 1	
57	Araguaia 3	
58	Araguaia 4	
59	Araguaia 5	
60	Tocantins 1	Upper Tocantins
61	Tocantins 2	
62	Tocantins 3	
63	Tocantins 4	
64	Tocantins 6	
65	Tocantins 5	
66	Tocantins 7	

Tabela 1.2. Nomes de áreas para mudanças positivas e negativas no nível do mar para o Nordeste do Brasil. Níveis positivos do mar correspondem às áreas numeradas na Figura 1.2 e níveis negativos do mar às áreas numeradas na Figura 1.S1.

Áreas do Nordeste			
Nível do mar positivo		Nível do mar negativo	
Número	Nome da Área	Nome da Área	Número
67	Gurupi	Gurupi	36
68	Maracaçumé		
69	Turiaçu		
70	Lit. Ocidental		
71	Mearim	Mearim	37
72	Itapecuru		
73	Munim		
74	Periá	Periá	38
75	Preguiças		
76	Baixo Parnaíba	Parnaíba	39
77	Médio Parnaíba		
78	Alto Parnaíba		
79	Litoral PI-CE	Ceará	40
80	Jaguaribe		
81	Apodi-Mossoró		
82	Potengi	Lit. RN	41
83	Paraíba	Lt. PB	42
84	Lit. AL-PE-PB	Lt. SE	43
85	Baixo SF	São Francisco	44
86	Sub-médio SF		
87	Médio SF		
88	Alto SF		
89	Vaza-barris	Lt. Leste	45
90	Paraguaçu		
91	Contas		
92	Pardo		
93	São Mateus		

Registros climáticos diretos da América do Sul tropical estendem-se a apenas 400 Ka, a partir de sedimentos do Lago Titicaca (FRITZ et al., 2007; 2012), portanto o conhecimento de climas e linhas costeiras anteriores deve ser recolhida de outros conjuntos de dados. Foram geradas reconstruções paleogeográficas para 93 sub-bacias delineadas pela ANA na bacia Amazônica e bacias costeiras do Nordeste do Brasil utilizando informações topográficas e batimétricas extraídas de um modelo digital de elevação (DEM) utilizando ferramentas hidrológicas e espaciais disponíveis no ambiente GRASS do QGIS 3.2.3 (QGIS Development Team, 2018). Usamos o DEM rotulado “GEBCO_2014” na resolução espacial de 30 segundos de arco (cerca de 1 km) obtida em <http://www.gebco.net/> (WEATHERALL et al., 2015). Delimitamos o contorno das áreas em cada nível do mar definido usando as ferramentas Contorno e Máscara, identificamos elevação e direções de fluxo usando as ferramentas Preencher e Esculpir, estimamos os limites das bacias usando a ferramenta Bacias Hidrográficas e os limites do canal marítimo usando a ferramenta Lago.

Estimamos os níveis máximo e mínimo do mar para cada intervalo de tempo de um milhão de anos para os últimos 10 Ma usando a curva do nível do mar Eustático de Hansen et al. (2013), e paleoclimas para os últimos 5,2 Ma a partir do registro de isótopos de oxigênio estável de Lisiecki & Raymo (2005). Estimamos as extensões de áreas máxima e mínima de cada sub-bacia para cada intervalo de tempo usando o programa ImageJ 1.52a (ABRAMOFF et al., 2004), e assumindo uma plataforma geologicamente estável da área de estudo nos últimos 10 Ma (CAPUTO & SOARES, 2016). Usamos essas estimativas de áreas máxima e mínima para calcular A' , definido aqui como a quantidade máxima de área que mudou nos últimos 10 Ma. Introduzimos A' como um representante para os efeitos acumulados da mudança do nível do mar na área de habitat durante um intervalo de tempo definido.

Relação Espécie-Área

Para avaliar a magnitude das flutuações do nível orientadas pelas OCGs sobre a variabilidade do habitat, regredimos nossas estimativas de A' em relação ao número de espécies de peixes em cada sub-bacia para gerar uma Relação Espécie-Área (SA'R). Semelhante à familiar Relação Espécie-Área (SAR, PRESTON, 1962), o SA'R avalia associações estatísticas entre a riqueza de espécies (ou seja, o número de espécies) e a quantidade máxima de área que mudou ao longo de um intervalo de tempo definido (Tabela S1-S5).

Estimamos o número de espécies de peixes para cada sub-bacia a partir de registros disponíveis de museus e literatura. Para a Bacia Amazônica, usamos o conjunto de dados de espécies de peixes de Dagosta & Pinna (2017), o mais completo atualmente disponível para peixes desta região. A Tabela 1.1 mostra a correspondência entre nossas áreas e as sub-bacias de Dagosta & Pinna (2017). Para o Nordeste do Brasil (NEB) utilizamos dados da Coleção de Peixes da Universidade Federal do Maranhão (CPUFMA) e várias fontes bibliográficas (REIS et al., 2003; SOARES, 2005; BUCKUP et al., 2007; LUCINDA et al., 2007; SOARES et al., 2009; CAMELIER, 2010; MÉRONA et al., 2010; BARROS et al., 2011; BURGER et al., 2011; LIMA & CAIRES, 2011; CLARO-GARCÍA & SHIBATTA, 2013; GURGEL-LOURENÇO et al., 2013; do NASCIMENTO et al., 2014; RAMOS et al., 2014; MELO et al., 2016; BARTOLETTE et al., 2017; Da COSTA et al., 2017; DAGOSTA & PINNA, 2017; PIORSKI et al., 2017). Nós estimamos a densidade de espécies a partir da equação: $S_0 = A^b$ (ROSENZWEIG, 2004) onde $b = 0,492$ foi derivado empiricamente do SAR da Bacia Amazônica e $b = 0,474$ para NEB e A é a área máxima afetada pela mudança do nível do mar (max-min) para cada sub-bacia nos últimos 10 Ma.

RESULTADOS

Nossas reconstruções paleogeográficas estimam que o nível mais alto do mar nos últimos 10 Ma foi de 35 m acima do nível moderno (há 5,5 Ma), e que o nível mais baixo do mar foi 122 m abaixo do moderno, na UMG (c. 21-25 Ka; Tabela 1.3; Figura 1.3). Durante o nível mais alto do mar, mares epicontinentais foram formados denominados como os mares Marajó e Guajajara (Figura 1.3). Esses dois mares recebem esses nomes porque a ilha de Marajó foi completamente inundada durante a elevação do nível do mar e em homenagem ao maior grupo indígena do estado do Maranhão. Na paisagem moderna, estes níveis do mar correspondem a 46 foz de rios distintas atingindo o mar a + 35 m e 16 foz de rios separadas a - 122 m. De nossas simulações estimamos que um aumento de 2 m no nível do mar é suficiente para inundar mais de 25% da área total em algumas bacias na Amazônia, e o mesmo ocorre no Nordeste com um aumento de 5 m.

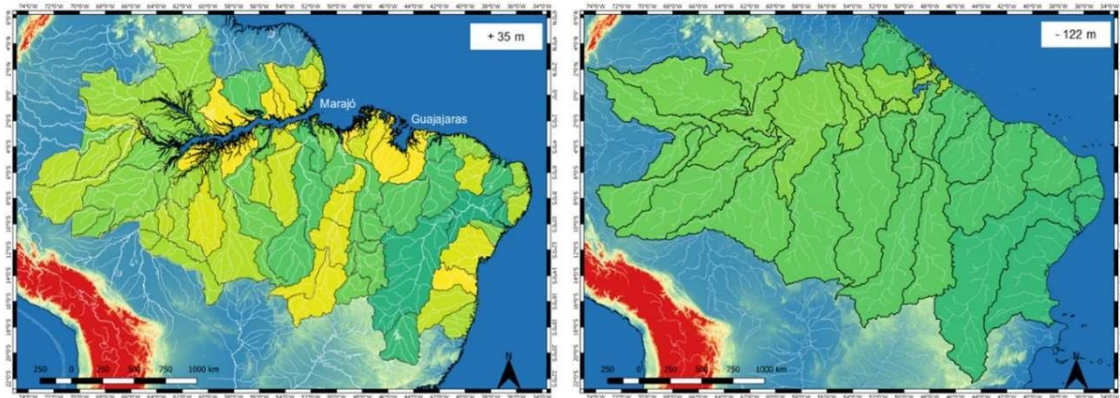


Figura 1.3. Nível do mar máximo (35 m) e mínimo (-122 m) em comparação com o nível do mar atual, para a Bacia Amazônica e Bacias Costeiras do Nordeste do Brasil. Note que a 35 m, grandes áreas do leste da Amazônia e do Maranhão foram inundadas pela água do mar, e o menor efeito das mudanças no nível do mar no resto do Nordeste do Brasil. Note 46 bocas de rios separadas a + 35 m e 16 bocas de rios separadas a - 122 m.

Tabela 1.3. Nível máximo e mínimo do nível do mar quando comparado com o moderno para cada intervalo de tempo de um milhão de anos para os últimos 10 Ma.

Intervalo (Ma)	Nível Min. (m)	Nível Max. (m)	Variação (m)
10 - 9	7	34	27
9 - 8	5	25	20
8-7	2	34	32
7 - 6	1	29	28
6-5	-19	35	54
5 - 4	-16	26	42
4 - 3	-26	22	48
3 - 2	-64	12	76
2 - 1	-86	6	92
1 - 0	-122	10	132
10 - 0	-122	35	157

Durante os altos picos do nível do mar no Mioceno Tardio e Plioceno (10 - 3 Ma), a maior parte ou a totalidade das desembocaduras dos rios nas planícies da Amazônia Oriental foram separadas, enquanto durante o Pleistoceno e Holoceno a maioria dessas fozes estavam conectadas. Durante os mesmos intervalos houve muito menos mudanças (de $n = 22$ para 10) na conectividade da foz dos rios no nordeste do Brasil, ao longo da costa das bacias do Gurupi à São Pardo (do Estado do Maranhão ao Estado da Bahia). As áreas mais profundamente afetadas pelas mudanças no nível do mar estão nas terras baixas das bacias da Amazônia Oriental e nas bacias costeiras do Maranhão (Figura 1.4).



Figura 1.4. Distribuição contínua das planícies tropicais no norte da América do Sul. PAC = Planície Amazônica Central; PCM = Planície Costeira do Maranhão; PAO = Planície Amazônica Oriental; PAM = Planalto da Amazônia Oriental; NEB = Nordeste do Brasil; PBO = Planícies Baixas do Orinoco. Grandes corredeiras na Linha da Queda marcadas com círculos brancos: Volta Grande (VG) no rio Xingu, Tucuruí (TU) no rio Tocantins, Teotônio (TE) no rio Madeira; e São Gabriel (SG) no alto rio Negro. Contorno topográfico de 200 m (linha cinza) aproximadamente seguindo a linha de queda.

Das 58 paleobacias que exibiram mudanças no tamanho da área durante os níveis positivos do mar na área de estudo, somente a sub-bacia do Marajó foi completamente inundada pelo mar, várias vezes durante os últimos 10 Ma (Figura 1.5, Figuras 1.S2-1.S5). Essa observação promove uma explicação histórica para uma riqueza de espécies de peixes relativamente baixa, no presente, nessa área. Como as mudanças negativas no nível do mar aumentam as áreas das sub-bacias, mais sub-bacias foram afetadas por mudanças positivas do que negativas, já que as sub-bacias se conectam com baixos níveis do mar e se separam com altos níveis do mar.

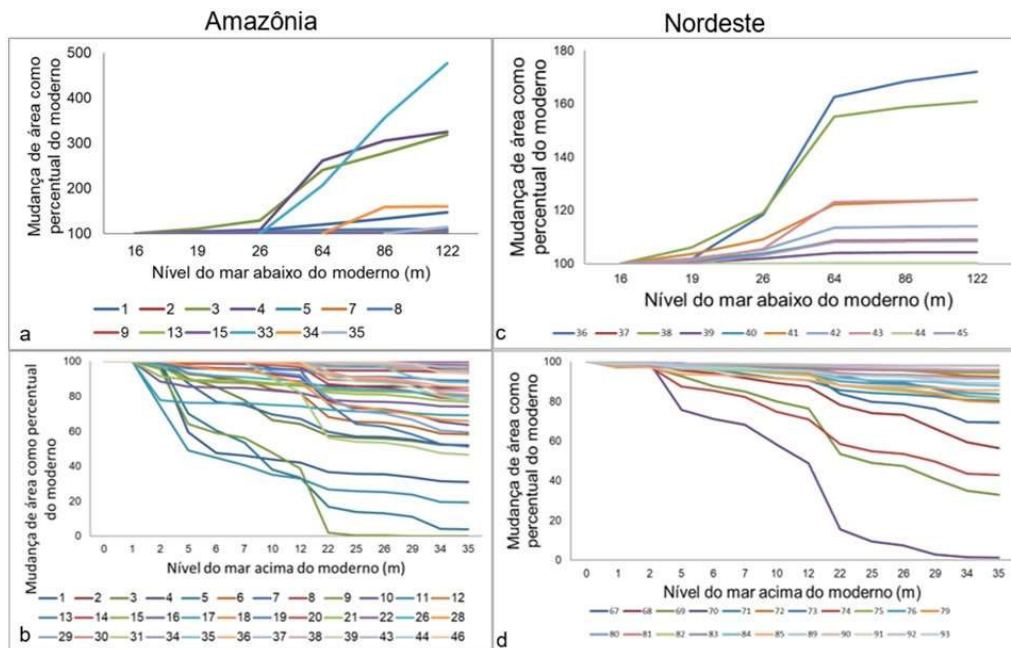


Figura 1.5. Proporção (como porcentagem do moderno) da área afetada pelas mudanças no nível do mar em 36 sub-bacias da Planície da Amazônia Oriental e 22 sub-bacias no Nordeste do Brasil. a) e c) resultados para níveis do mar negativos. b) e d) áreas para níveis do mar positivos. Números de bacias nas legendas como na Figura 1.2, Tabelas 1.1 e 1.2, Figura 1.S1.

As maneiras pelas quais as sub-bacias respondem às mudanças no nível do mar dependem dos detalhes geográficos de sua elevação e topografia. Sub-bacias com baixa elevação e baixo relevo topográfico (uma paisagem mais plana) exibem respostas mais fortes; por exemplo, a sub-bacia 9 tem a maior retração em resposta aos aumentos do nível do mar, e a sub-bacia 33 a maior expansão em resposta às mudanças negativas no nível do mar, ambas as áreas na Amazônia (nomes na Tabela 1.1). No geral, as sub-bacias da Planície Amazônica Oriental (PAO) e da Planície Costeira do Maranhão (PCM) têm respostas mais fortes tanto para o nível do mar positivo quanto negativo do que as sub-bacias de outras áreas, incluindo as Planície Amazônica Central (PAC), Planalto da Amazônia Oriental (PAM) ou Nordeste do Brasil (NEB) (Tabela 1.4).

Tabela 1.4. Números de sub-bacias afetadas por mudanças positivas e negativas no nível do mar. Nomes das sub-bacias como na Figura 1.4.

Áreas	Min. sub-bacias	Max. sub-bacias	Variação (%)
PAO	5	17	340
PCM	3	9	300
NEB	7	13	186
PAC	14	16	114
PAM	0	0	0
Total	29	55	190

As análises de SA'R compararam os valores de densidade de espécies de peixe de sub-bacias modernas com as diferenças máximas nas extensões de área destas sub-bacias nos últimos 10 Ma (Figura 1.6). O SA'R de 11 grandes sub-bacias na Bacia Amazônica, cada uma com uma área superior a 10.000 km², mostrou uma forte correlação ($R^2 = 0,7135$). Os outros SA'Rs mostram pouca ou nenhuma correlação, sugerindo que mudanças na extensão de área não afetaram fortemente a riqueza de espécies de sub-bacias menores ou de sub-bacias no NEB.

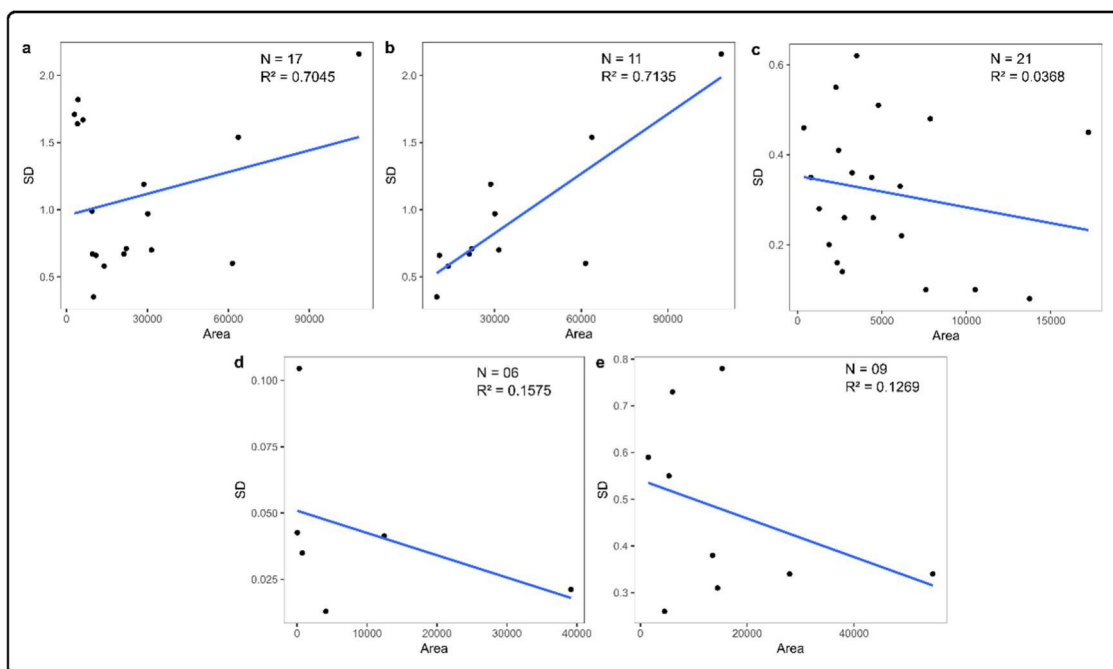


Figura 1.6. Relação Espécie-Área de peixes de água doce em sub-bacias da Bacia Amazônica e Nordeste do Brasil (NEB). Linha superior: níveis do mar positivos. a) Bacia Amazônica, 17 sub-bacias. b) Bacia Amazônica, 11 sub-bacias > 10.000 km². c) NEB, 21 sub-bacias. Linha inferior: níveis negativos do mar. d) Bacia Amazônica, 6 sub-bacias. e) NEB, 9 sub-bacias. SD = Densidade de Espécies como: $S_0 = A^b$, em que $b = 0,492$ foi derivado empiricamente do SAR da Bacia Amazônica e $b = 0,474$ para NEB e A = área máxima afetada pela variação do nível do mar (max-min) em relação ao passado 10 Ma.

DISCUSSÃO

Nossas reconstruções paleogeográficas indicam uma magnitude maior das flutuações climáticas e do nível do mar causadas pelas OCGs nas faunas de peixes da planície da Amazônia Oriental e do nordeste brasileiro do que na Amazônia Ocidental. Nós propomos um modelo conceitual no qual incursões marinhas com aumento do nível do mar durante o Mioceno Tardio e Plioceno resultaram em taxas de extinção mais altas para táxons restritos a esses habitats de planície (Figura 1.7). De acordo com esse modelo,

as regressões marinhas com diminuição do nível do mar facilitaram a dispersão e a recolonização desses habitats de planície a partir de táxons originalmente localizados em áreas adjacentes a montante da Amazônia Ocidental. Nosso modelo propõe que climas flutuantes na Amazônia Oriental, com rápidas mudanças das margens litorâneas e coberturas de vegetação, servissem para fragmentar populações demograficamente e geneticamente, reduzindo suas abundâncias absolutas e tamanhos efetivos de população, aumentando assim seus riscos de extirpação local e extinção total de espécies (MCLAUGHLIN et al., 2002; PECL et al., 2017). Em contraste, regimes climáticos e de vegetação mais estáveis na Amazônia Ocidental promoveram maiores abundâncias e tamanhos efetivos de população, reduzindo assim os riscos de extirpação e extinção a longo prazo (WHITELEY et al., 2015). Nosso modelo difere de algumas hipóteses anteriores (por exemplo, JÉGU, 1992; NORES 1999) sobre as influências das incursões marinhas na biogeografia amazônica, concentrando-se na extinção e não na especiação, e reforça as conclusões de outros estudos em táxons terrestre (COSTA et al., 2018) e aquáticos (RODRIGUES-FILHO et al., 2018b) implicando o papel da estabilidade ambiental na preservação da alta riqueza de espécies da Amazônia.

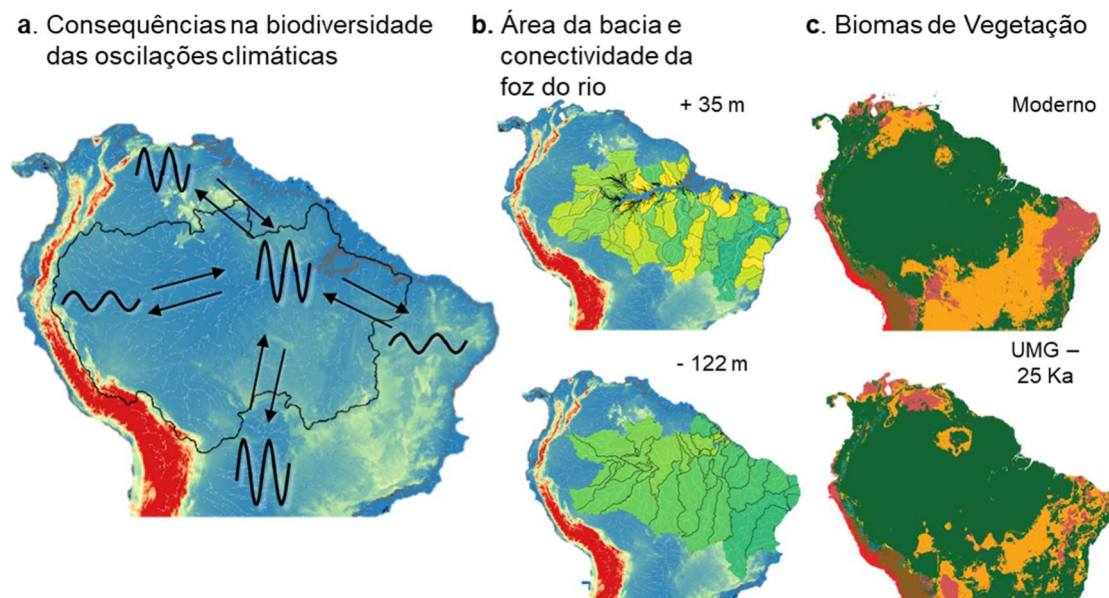


Figura 1.7. Variação geográfica em OCGs no norte da América do Sul. **a.** Magnitude da biodiversidade em consequência das oscilações climáticas. Limite da bacia amazônica moderna indicada em preto para referência. As setas indicam gradientes recíprocos dos efeitos de oscilação climática. Note maiores oscilações com maior risco de extinção para o leste, e maior entrada de sedimentos (ou seja, produtividade) e conectividade do rio para o Ocidente. **b.** Mudanças na área das bacias de planície e conectividade da foz do rio associada a flutuações do nível do mar. Mapa base de Weatherall et al. (2015) mostrando linhas costeiras a -122 m de altitude na UMG c. 25 Ka e +35 m de elevação em 6-5 Ma. **c.** Biomas vegetais modelados no moderno e na UMG. Verde é floresta de dossel fechada, laranja é cerrado e vermelho pálido é a caatinga (Costa et al. 2018). Nota: Todos estes fatores estão previstos para aumentar a riqueza de espécies para o Ocidente.

Nosso modelo prevê que as flutuações do nível do mar e do clima no Neogeno Tardio contribuíram para a formação de um inesperado gradiente longitudinal de riqueza de espécies em peixes da planície amazônica. Na moderna bacia amazônica, há menos espécies de peixes nas partes a jusante (oriental) do que a montante (ocidental) do rio Amazonas e muitos de seus maiores afluentes (ALBERT et al. 2011a). Esse padrão é o oposto do observado na maioria dos grandes rios do mundo, onde geralmente há mais espécies a jusante (MUNEEPEERAKUL et al., 2008). Esse desequilíbrio na riqueza de espécies entre as planícies da bacia ocidental e oriental da Amazônia é previsto sob um modelo em que as recolonizações da Amazônia Oriental ocorreram após regressões marinhas e extinções na Amazônia Oriental durante o Plioceno e o Quaternário. Este modelo de aumento das taxas de extinção impulsionado pelas OCGs na planície da Amazônia Oriental também ajuda a explicar padrões biogeográficos em certos clados de aves que foram submetidos à colonização e diversificação na Amazônia Oriental durante o Plioceno (RIBAS et al., 2011; ARAÚJO-SILVA et al., 2017).

As flutuações climáticas e do nível do mar conduzidas no Neogeno tardio pelas OCGs podem ter afetado a evolução dos táxons tropicais das terras baixas através de uma ou mais de várias vias interligadas (Figura 1.8). Uma dessas vias é um conjunto de consequências geográficas que são maiores perto da foz dos grandes rios da planície. Essas consequências geográficas surgem dos efeitos combinados das mudanças no nível do mar sobre a quantidade de habitat das planícies de inundação (ciclos de Irion), área da bacia e conectividade da foz do rio. Uma segunda via envolve as consequências ecológicas das mudanças associadas às mudanças climáticas, como a Produtividade Primária Líquida (PPL) e biomas florestais que afetam muitos aspectos da ecologia da dispersão e da genética populacional nos táxons da planície amazônica (SVENNING et al., 2015). Essas consequências ecológicas são mediadas por mudanças na área de habitat, tamanhos populacionais e padrões de fluxo gênico e, conectividade populacional / demográfica.

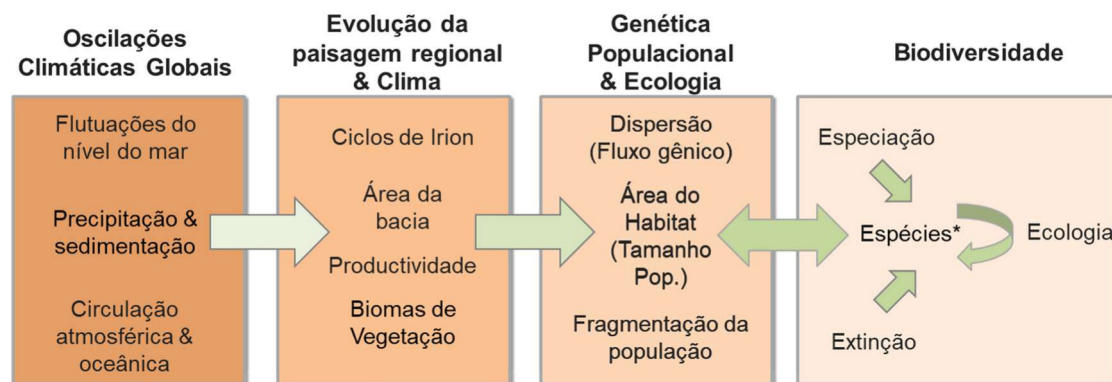


Figura 1.8. Efeitos das oscilações climáticas globais (OCGs) na evolução dos táxons tropicais de várzea. Mudanças nos climas globais e nos níveis do mar eustático afetam a geografia regional, a evolução e os padrões de biodiversidade. Espécie* indica os valores combinados de riqueza de espécies (número de espécies), composição de espécies (identidade de espécie) e distribuições biogeográficas de espécies. Ecologia inclui interações bióticas que afetam a persistência e a coexistência de espécies (por exemplo, Antonelli et al., 2018, figura 5).

Flutuações no nível do mar impulsionadas pelas OCGs episodicamente isolaram e conectaram populações de organismos aquáticos em bacias da planície amazônica em escalas de tempo de 10^4 - 10^5 anos. A teoria da evolução postula que oscilações no tamanho da população e na conectividade genética aumentarão as taxas de especiação e extinção, ou rotatividade de espécies (STANLEY et al., 1990; FLANTUA et al., 2019). No entanto, sob as flutuações das OCGs, as taxas de extinção podem ter excedido as taxas de especiação na Amazônia Oriental e no nordeste do Brasil, reduzindo a riqueza total de espécies nas regiões. As incursões marinhas devem extirpar rápida e completamente as populações de táxons de água doce e terrestre dentro da zona de inundação direta e aumentar ainda mais o risco de extinção de táxons confinados às bacias hidrográficas das áreas de terras baixas (HUGUENY et al., 2011; LUDT & ROCHA, 2015). No entanto, as flutuações das OCGs podem ocorrer muito rapidamente para que muitas populações alopátricas se tornem totalmente divergentes geneticamente em espécies distintas (isto é, especiação prolongada *sensu* ETIENNE & ROSINDELL, 2012). O tempo necessário para concluir a especiação (ou seja, a duração de um evento de especiação) é pouco conhecido para a maioria dos táxons (ETIENNE et al., 2014; RABOSKY et al., 2018). Os tempos de divergência de linhagem entre as espécies irmãs de peixes de água doce neotropicais, estimados a partir de filogenias moleculares calibradas no tempo, geralmente estão na faixa de 5 a 10 Ma, com tempos de divergência mínimos quase sempre maiores que 1 Ma (por exemplo, ROXO et al., 2017; MACHADO et al., 2018).

As influências das OCGs sugeridas aqui para reduzir a diversidade de espécies na Amazônia Oriental e no nordeste do Brasil contrastam e complementam fatores geográficos e climáticos com a hipótese de manter alta riqueza de espécies na Amazônia Ocidental. Modelos paleoclimáticos publicados sugerem diferentes histórias climáticas para a Amazônia Oriental e Ocidental durante o Quaternário, com aumentos modestos na precipitação na Amazônia Ocidental e diminuições na Amazônia Oriental durante os períodos glaciais (CHENG et al., 2013; WANG et al., 2017). Todos esses fatores estão associados ao aumento da riqueza de espécies em muitos táxons neotropicais na Amazônia Ocidental no mesmo período (WEIR, 2006; HOORN et al., 2010; ANTONELLI & SANMARTÍN, 2011; RULL, 2011; SMITH et al., 2014; BACON et al., 2015; ANTONELLI et al., 2018). Além disso, os ambientes aquáticos na Amazônia Ocidental têm uma extensão cada vez mais constante de cobertura florestal, maior rendimento de sedimentos (por unidade de volume de habitat) e maior produtividade primária (ALBERT et al., 2011c). Por outro lado, a Amazônia Oriental possui menor entrada de sedimentos e produtividade primária e menos conectividade na foz do rio (ARANTES et al., 2017; BENONE et al., 2017; RODRIGUES-FILHO et al., 2018a).

Nossas reconstruções paleogeográficas indicam que, durante o Quaternário, havia cerca de quatro vezes mais bocas de rios separadas na máxima baixa em comparação com os níveis máximos do mar (Figura 1.3). No entanto, as conexões das bocas dos rios podem ser um fraco preditor de conexões hidrológicas entre esses rios, devido às plumas de água doce lançadas das bocas dos rios e movimentos longitudinais dos peixes ao longo das planícies interiores e costeiras (ALBERT et al. 2006; 2011c). Além disso, os modelos paleoclimáticos preveem menor vazão geral da água do rio durante períodos glaciais mais frios e secos (BHATTACHARYA et al., 2016; RIDDICK et al., 2017). Essa correlação entre a vazão total da água e o regime climático pode servir para diminuir as conexões hidrológicas entre bacias durante períodos de baixa do nível do mar e aumentar essas conexões quando os níveis do mar são mais altos.

CONCLUSÃO

Os resultados deste estudo sustentam uma perspectiva emergente de que as OCGs conduzem processos regionais e paisagísticos que contribuem para a geração de padrões de biodiversidade tropical (DYNESIUS & JANSSON, 2000; ANTONELLI et al., 2018) em planaltos (ANTONELLI et al., 2009; FLANTUA & HOOGHIEMSTRA, 2018) e planícies (SOBRAL-SOUZA et al., 2015; ZEMP et al., 2017; RIBAS et al., 2018;

TANG et al., 2018; LAVOR et al., 2019). Flutuações nas linhas costeiras do norte da América do Sul ao longo de milhões de anos afetaram profundamente as conexões geográficas e as condições ecológicas de organismos que habitam rios de planície e várzeas. Essas mudanças tiveram efeitos previsíveis sobre as taxas de dispersão, especiação e extinção desses organismos e, portanto, sobre seus padrões gerais de biogeografia e biodiversidade em escalas locais e regionais.

Com a descoberta da Idade do Gelo no século XIX e a descoberta de flutuações cíclicas do nível do mar no século XX, os cientistas passaram a perceber o importante papel do clima global e das escalas de tempo geológico na formação de padrões regionais de biogeografia e biodiversidade. Esses conceitos bastante abstratos, de vastos processos impessoais que operam sobre escalas espaciais e temporais quase insondáveis, são difíceis de serem percebidos por muitos humanos, intelectualmente bem como emocionalmente.

No entanto, os termos e conceitos científicos estão gradualmente sendo incorporados às culturas populares em todo o mundo, enriquecendo nosso entendimento comum e admiração pelas imensas escalas e complexidade da natureza (MACY & BROWN, 1998). É sob essa luz que oferecemos, para sua consideração, a letra de uma canção escrita por Ronaldo Barbosa, do grupo de música folclórica Boi Caprichoso, de Manaus, Brasil. Embora endereçadas a paleo-índios e não a peixes, essa letra ilustra como perspectivas científicas e poéticas podem ser tecidas em uma impressão unificada do tempo geológico.

Amazônia Quaternária

Português

Ô, ô, paleoíndio
Eu vi chegar
Os primeiros primitivos
Andarilhos da glaciação
Errantes caçadores
Aos brandos predadores
Deixaram desenhos nas pedras de icá
E lascas de cerâmica aroxí
Para onde eles foram?
Restaram-me as pontas de pedras
Usadas nas lanças
Como arma de caça ou de guerra
Amazônia quaternária
Pré-história
Dos grandes animais.

Inglês

Oh, Oh, paleoindian
I saw arrive
The first primitives
Glacier walkers
Wicked hunters
To the soft predators
They left drawings on the stones of icá
And ceramic shavings aroxí
Where did they go?
I was left with the tips of stones
Used on spears
As a hunting or war weapon
Quaternary Amazon
Prehistory
Of the great animals.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Fundação de Amparo à Pesquisa e Desenvolvimento Científico e Tecnológico do Maranhão - FAPEMA pela concessão da bolsa de doutorado (011644/2016) e estágio internacional (000529/2018) à JMSA e Universal (01490/16) ao NMP. Este trabalho também foi apoiado pela National Science Foundation dos Estados Unidos DEB 0614334, 0741450 e 1354511 para a JSA.

REFERÊNCIAS

ABRÀMOFF, M. D.; MAGALHÃES, P. J.; RAM, S. J. Image processing with ImageJ. **Biophotonics international**, v. 11, p. 36-42, 2004.

AGASSIZ, L.; BETTANNIER, J. **Etudes sur les glaciers**. Jent et Gassmann. 1840.

ALBERT, J. S.; BART Jr, H. L.; REIS, R. E. Species richness and cladal diversity In: Albert, J. S.; Reis, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 89-104. 2011b.

ALBERT, J. S.; CARVALHO, T. P.; PETRY, P.; HOLDER, M. A.; MAXIME, E. L.; ESPINO, J.; CORAHUA, I.; QUISPE, R.; RENGIFO, B.; ORTEGA, H.; REIS, R. E. Aquatic biodiversity in the Amazon: habitat specialization and geographic isolation promote species richness. **Animals**, v. 1, p. 205-241, 2011c.

ALBERT, J. S.; LOVEJOY, N. R.; CRAMPTON, W. G. Miocene tectonism and the separation of cis-and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 21, p. 14-27, 2006.

ALBERT, J. S.; PETRY, P. A.; REIS, R. E. Major biogeographic and phylogenetic patterns. In: Albert, J. S.; Reis, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 21-57. 2011a.

ALBERT, J. S.; VAL, P.; HOORN, C. The changing course of the Amazon River in the Neogene: center stage for Neotropical diversification. **Neotropical Ichthyology**, v. 16, n. 3, e180033, 2018.

ALEIXO A. Historical diversification of a terra firme forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. **Evolution**, v. 58, p. 1303-1317, 2004.

ANA – AGÊNCIA NACIONAL DE ÁGUAS. Nível 2 de Sub-bacias do Plano Nacional de Recursos Hídricos. Brasília. 2006a.

ANA – AGÊNCIA NACIONAL DE ÁGUAS. Nível 1 de Sub-bacias do Plano Nacional de Recursos Hídricos. Brasília 2006b.

ANDERSON, D. E.; ANDERSON, D.; GOUDIE, A.; PARKER, A. **Global environments through the quaternary: exploring environmental change**. New York: Oxford University Press. 2013.

ANTONELLI, A.; ARIZA, M.; ALBERT, J.; ANDERMANN, T.; AZEVEDO, J.; BACON, C.; FAURBY, S.; GUEDES, T.; HOORN, C.; LOHMANN, L. G.; MATOS-MARAVÍ, P.; RITTER, C. D.; SANMARTÍN, I.; SILVESTRO, D.; TEJEDOR, M.; TER STEEGE, H.; TUOMISTO, H.; WERNECK, F. P.; ZIZKA, A.; EDWARDS, S. V. Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. **PeerJ**, v. 6, e5644, 2018.

ANTONELLI, A.; NYLANDER, J. A.; PERSSON, C.; SANMARTÍN, I. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, p. 9749-9754, 2009.

ANTONELLI A, SANMARTÍN I. Why are there so many plant species in the Neotropics? **Taxon**, v. 60, n. 2, p. 403-414, 2011.

ARANTES, C. C.; WINEMILLER, K. O.; PETRERE, M.; CASTELLO, L.; FREITAS, C. E. C.; HESS, L. L. Relationships between forest cover and fish diversity in the Amazon River floodplain. **Journal of Applied Ecology**, v. 55, p. 386–395, 2017.

ARAÚJO-SILVA, L. E.; MIRANDA, L. S.; CARNEIRO, L.; ALEIXO, A. Phylogeography and diversification of an Amazonian understory hummingbird: paraphyly and evidence for widespread cryptic speciation in the Plio-Pleistocene. **Ibis**, v. 159, n. 4, p. 778-791, 2017.

ARNELL, N. W. **Hydrology and global environmental change**. Routledge. 2014.

ASSIS, R. L.; HAUGAASEN, T.; SCHÖNGART, J.; MONTERO, J. C.; PIEDADE, M. T.; WITTMANN, F. Patterns of tree diversity and composition in Amazonian floodplain paleo-várzea forest. **Journal of vegetation science**, v. 26, p. 312-322, 2015.

BABCOCK, L. E.; PENG, S. C.; BRETT, C. E.; ZHU, M. Y.; AHLBERG, P.; BEVIS, M.; ROBISON, R. A. Global climate, sea level cycles, and biotic events in the Cambrian Period. **Palaeoworld**, v. 24, p. 5-15, 2015.

BACON, C. D.; SILVESTRO, D.; JARAMILLO, C.; SMITH, B. T.; CHAKRABARTY, P.; ANTONELLI, A. Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 19, p. 6110-6115, 2015.

BAGLEY, J. C.; JOHNSON, J. B. Phylogeography and biogeography of the lower Central American Neotropics: diversification between two continents and between two seas. **Biological Reviews**, v. 89, p. 767-790, 2014.

BAKER, P. A.; FRITZ, S. C. Nature and causes of Quaternary climate variation of tropical South America. **Quaternary Science Reviews**, v. 124, p. 31-47, 2015.

BARROS, M. C.; FRAGA, E. C.; BIRINDELLI, J. L. O. Fishes from Itapecuru River basin, State of Maranhão, northeast Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, p. 375-380, 2011.

BARTOLETTE, R.; VIEIRA, C. S.; SANTOS, J. F. L.; SANTOS, C. D. C.; LUDUVICE, J. S. V.; PASSOS, T. S.; D'AVILLA, T.; NASCIMENTO, B. O.; ERNESTO, D.; ARGOLO, F. H.; AGUIAR, A. J. M.; ARGOLO, F.; PEREIRA, M. S. A.; SANTOS, T. F.; BRITO, M. F. G. The ichthyofauna in the influence area of the Lajeado reservoir, Tocantins state, Brazil. **Check List**, v. 13, n. 3, 2156, 2017.

BARVE, N.; BARVE, V.; JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; LIRA-NORIEGA, A.; MAHER, S. P.; PETERSON, A. T.; SOBERÓN, J.; VILLALOBOS, F. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. **Ecological Modelling**, v. 222, n. 11, p. 1810-1819, 2011.

BENNETT, K. D. Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time. **Paleobiology**, v. 16, n. 1, p. 11-21, 1990.

BENNETT, K. D.; WILLIS, K. J. The role of ecological factors in controlling vegetation dynamics on long temporal scales. **Giornale Botanico Italiano**, v. 129, p. 243–254, 1995.

BENONE, N. L.; ESPOSITO, M. C.; JUEN, L. POMPEU, P. S.; MONTAG, L. F. A. Regional controls on physical habitat structure of Amazon streams. **River Research and Applications**, v. 33, p. 766–776, 2017.

BHATTACHARYA, J. P.; COPELAND, P.; LAWTON, T. F.; HOLBROOK, J. Estimation of source area, river paleo-discharge, paleoslope, and sediment budgets of linked deep-time depositional systems and implications for hydrocarbon potential. **Earth-Science Reviews**, v. 153, p. 77-110, 2016.

BIRD, M. I.; TAYLOR, D.; HUNT, C. Palaeoenvironments of insular Southeast Asia during the Last Glacial Period: a savanna corridor in Sundaland? **Quaternary Science Reviews**, v. 24, n. 20-21, p. 2228-2242, 2005.

BISWAS, B. Quaternary changes in sea-level in the South China Sea. **Geological Society of Malaysia**, v. 6, p. 229-256, 1973.

BLUM, M. D.; TÖRNQVIST, T. E. Fluvial responses to climate and sea-level change: a review and look forward. **Sedimentology**, v. 47, p. 2-48, 2000.

BRACONNOT, P.; OTTO-BLIESNER, B.; HARRISON, S.; JOUSSAUME, S.; PETERCHMITT, J. Y.; ABE-OUCHI, A.; CRUCIFIX, M.; DRIESSCHAERT, E.; FICHEFET, T.; HEWITT, C. D.; KAGEYAMA, M.; KITO, A.; LAINE, A.; LOUTRE, M. F.; MARTI, O.; MERKEL, U.; RAMSTEIN, G.; VALDES, P.; WEBER, S.; YU, Y.; ZHAO, Y. Results of PMIP2 coupled simulations of the Mid-Holocene and Last Glacial Maximum—Part 1: experiments and large-scale features. **Climate of the Past**, v. 3, n. 2, p. 261-277, 2007.

BRIDGE, J. S. **Rivers and floodplains: forms, processes, and sedimentary record**. New York: John Wiley. 2009.

BUCKUP, P. A.; MENEZES, N. A.; GHAZZI, M. S. **Catálogo das Espécies de Peixes de Água Doce do Brasil**. Rio de Janeiro: Museu Nacional. 2007.

BUENO, M. L.; PENNINGTON, R. T.; DEXTER, K. G.; KAMINO, L. H. Y.; PONTARA, V.; NEVES, D. M.; RATTER, J. A.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. **Ecography**, v. 40, n. 3, p. 403-414, 2017.

BURGER, R.; ZANATA, A. M.; CAMELIER, P. Estudo taxonômico da ictiofauna de água doce da bacia do Recôncavo Sul, Bahia, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 11, p. 273-290, 2011.

CAMELIER, P. **Estudo taxonômico e aspectos biogeográficos da ictiofauna de água doce de drenagens costeiras do Estado da Bahia, Brasil, com a descrição de seis espécies novas**. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal da Bahia, Salvador, 2010.

CAPUTO, M. V.; SOARES, E. A. A. Eustatic and tectonic change effects in the reversion of the transcontinental Amazon River drainage system. **Brazilian Journal of Geology**, v. 46, n. 2, p. 301-328, 2016.

CHEDDADI, R.; BEAULIEU, J. L.; JOUZEL, J.; ANDRIEU-PONEL, V.; LAURENT, J. M.; REILLE, M.; RAYNAUD, D.; BAR-HEN, A. Similarity of vegetation dynamics during interglacial periods. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, p. 13939–13943, 2005.

CHENG, H.; SINHA, A.; CRUZ, F. W.; WANG, X.; EDWARDS, R. L.; D'HORTA, F. M.; RIBAS, C. C.; VUILLE, M.; STOTT, L. D.; AULER, A. S. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. **Nature communications**, v. 4, p. 1411, 2013.

CLARK, P. U.; ARCHER, D.; POLLARD, D.; BLUM, J. D.; RIAL, J. A.; BROVKIN, V.; MIX, A. C.; PISIAS, N. G.; ROY, M. The middle Pleistocene transition: characteristics, mechanisms, and implications for long-term changes in atmospheric pCO₂. **Quaternary Science Reviews**, v. 25, p. 3150-3184, 2006.

CLARO-GARCÍA, A.; SHIBATTA, O. A. Fish of streams from the upper River Tocantins basin, Brazil. **Check List**, v. 9, p. 28–33, 2013.

CLOETINGH S, HAQ BU. Inherited landscapes and sea level change. **Science**, v. 347, n. 6220, 1258375, 2015.

COLINVAUX, P. A. Pleistocene biogeography and diversity in tropical forests of South America. In: GOLDBLATT, P. (Ed.). **Biological Relationships between Africa and South America**. New Haven: Yale University Press, p. 473–499. 1993.

COLINVAUX, P. A. Quaternary environmental history and forest diversity in the Neotropics. In: JACKSON, B. C.; BUDD, A. F.; COATES, A. G. (Eds.). **Evolution and Environment in Tropical America**. Chicago: University of Chicago Press, p. 359–405. 1996.

COSTA, G. C.; HAMPE, A.; LEDRU, M. P.; MARTINEZ, P. A.; MAZZOCHINI, G. G.; SHEPARD, D. B.; WERNECK, F. P.; MORITZ, C.; CARNAVAL, A. C. Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, p. 285-297, 2018.

DA COSTA, N. K. R.; DE PAIVA, R. E. C.; DA SILVA, M. J.; RAMOS, T. P. A.; LIMA, S. M. Q. Ichthyofauna of Ceará-Mirim River basin, Rio Grande do Norte State, northeastern Brazil. **ZooKeys**, v. 715, p. 39-51, 2017.

DAGOSTA, F. C. P.; PINNA, M. Biogeography of Amazonian fishes: deconstructing river basins as biogeographic units. **Neotropical Ichthyology**, v. 15, e170034, 2017.

DARLINGTON, P. J. **Zoogeography**. New York: John Wiley. 1957.

DAVIES, T. J.; PURVIS, A.; GITTLEMAN, J. L. Quaternary climate change and the geographic ranges of mammals. **The American Naturalist**, v. 174, n. 3, p. 297-307, 2009.

DO NASCIMENTO, W. S.; BARROS, N. H. C.; DE ARAÚJO, A. S.; GURGEL, L. L.; CANAN, B.; MOLINA, W. F.; ROSA, R. S.; CHELLAPPA, S. Composição da ictiofauna das bacias hidrográficas do Rio Grande do Norte, Brasil. **Biota Amazônia (Biote Amazonie, Biota Amazonia, Amazonian Biota)**, v. 4, p. 126-131, 2014.

DYNESIUS, M.; JANSSON, R. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 16, p. 9115-9120, 2000.

EINSELE, G. **Sedimentary basins: evolution, facies, and sediment budget**. Springer Science & Business Media. 2013.

ETIENNE, R. S.; MORLON, H.; LAMBERT, A. Estimating the duration of speciation from phylogenies. *Evolution*, v. 68, n. 8, p. 2430-2440, 2014.

ETIENNE, R. S.; ROSINDELL, J. Prolonging the past counteracts the pull of the present: protracted speciation can explain observed slowdowns in diversification. **Systematic Biology**, v. 61, p. 204–213, 2012.

FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 37, p. 4302–4315, 2017.

FLANTUA, S.; HOOGHIEMSTRA, H. Historical Connectivity and Mountain Biodiversity. In: HOORN, C.; PERRIGO, A.; ANTONELLI, A. (Eds.). **Mountains, Climate and Biodiversity**. Chichester: Wiley Blackwell, p. 171–186. 2018.

FLANTUA, S. G.; O'DEA, A.; ONSTEIN, R. E.; GIRALDO, C.; HOOGHIEMSTRA, H. The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *Journal of Biogeography*, v. 46, n. 8, p. 1808–1825, 2019.

FLATO, G.; MAROTZKE, J.; ABIODUN, B.; BRACONNOT, P.; CHOU, S. C.; COLLINS, W.; COX, P.; DRIQUECH, F.; EMORI, S.; EYRING, V.; FOREST, C.; GLECKLER, P.; GUILYARDI, E.; JAKOB, C.; KATTSOV, V.; REASON, C.; RUMMUKAINEN, M. Evaluation of climate models. In: STOCKER, T. F.; QIN, D.; PLATTNER, G. K.; TIGNOR, M.; ALLEN, S. K.; BOSCHUNG, J.; NAUELS, A.; XIA, Y.; BEX, V.; MIDGLEY, P. M. (Eds.). **Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. New York: Cambridge University Press, p. 741–866. 2013.

FRITZ, S. C.; BAKER, P. A.; SELTZER, G. O.; BALLANTYNE, A.; TAPIA, P. M.; CHENG, H.; EDWARDS, R. L. Quaternary glaciation and hydrologic variation in the South American tropics as reconstructed from the Lake Titicaca drilling project. **Quaternary Research**, v. 68, n. 3, p. 410–420, 2007.

FRITZ, S. C.; BAKER, P. A.; TAPIA, P. M.; SPANBAUER, T.; WESTOVER, K. S. Evolution of the Lake Titicaca basin and its diatom flora over the last ~370,000 years. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 317, p. 93–103, 2012.

FULLER, I. C.; MACKLIN, M. G.; LEWIN, J.; PASSMORE, D. G.; WINTLE, A. G. River response to high-frequency climate oscillations in southern Europe over the past 200 ky. **Geology**, v. 26, n. 3, p. 275-278, 1998.

GAVIN, D. G.; FITZPATRICK, M. C.; GUGGER, P. F.; HEATH, K. D.; RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ, F.; DOBROWSKI, S. Z.; HAMPE, A.; HU, F. S.; ASHCROFT, M. B.; BARTLEIN, P. J.; BLOIS, J. L.; CARSTENS, B. C.; DAVIS, E. B.; LAFONTAINE, G.; EDWARDS, M. E.; FERNANDEZ, M.; HENNE, P. D.; HERRING, E. M.; HOLDEN, Z. A.; KONG, W.; LIU, J.; MAGRI, D.; MATZKE, N. J.; MCGLONE, M. S.; SALTRÉ, F.; STIGALL, A. L.; TSAI, Y. S. E.; WILLIAMS, J. W. Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. **New Phytologist**, v. 204, n. 1, p. 37-54, 2014.

GURGEL-LOURENÇO, R. C.; DE SOUSA, W. A.; SÁNCHEZ-BOTERO, J. I.; GARCEZ, D. S. Ichthyofauna of two reservoirs in the middle Acaraú river basin, Ceará, Northeastern Brazil. **Check List**, v. 9, p. 1391-1395, 2013.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. **Science**, v. 165, p. 131-137, 1969.

HANEBUTH, T. J.; VORIS, H. K.; YOKOYAMA, Y.; SAITO, Y.; OKUNO, J. I. Formation and fate of sedimentary depocentres on Southeast Asia's Sunda Shelf over the past sea-level cycle and biogeographic implications. **Earth-Science Reviews**, v. 104, n. 1-3, p. 92-110, 2011.

HANSEN, J.; SATO, M.; RUSSELL, G.; KHARECHA, P. Climate sensitivity, sea level and atmospheric carbon dioxide. **Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, v. 371, n. 2001, 20120294, 2013.

HEINRICH, S.; ZONNEVELD, K. A. F. Influence of the Amazon River development and constriction of the Central American Seaway on Middle/Late Miocene oceanic conditions at the Ceará Rise. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 386, p. 599-606, 2013.

HEWITT, G. M. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. **Nature**, v. 405, n. 6789, p. 907, 2000.

HEWITT, G. M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1442, p. 183-195, 2004.

HIJMANS, R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G.; JARVIS, A. **The WorldClim interpolated global terrestrial climate surfaces**. Version 1.3. 2004.

HIJMANS, R. J.; GRAHAM, C. H. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. **Global change biology**, v. 12, n. 12, p. 2272-2281, 2006.

HOORN, C.; MOSBRUGGER, V.; MULCH, A.; ANTONELLI, A. Biodiversity from mountain building. **Nature Geoscience**, v. 6, n. 3, p. 154, 2013.

HOORN, C.; WESSELINGH, F. P.; TER STEEGE, H.; BERMUDEZ, M. A.; MORA, A.; SEVINK, J.; SANMARTÍN, I.; SANCHEZ-MESEGUER, A.; ANDERSON, C. L.; FIGUEIREDO, J. P.; JARAMILLO, C.; RIFF, D.; NEGRI, F. R.; HOOGHIEMSTRA, H.; LUNDBERG, J.; STADLER, T.; SÄRKINEN, T.; ANTONELLI, A. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. **Science**, v. 330, p. 927-931, 2010.

HOPKINS, D. M. Cenozoic history of the Bering land bridge. **Science**, v. 129, n. 3362, p. 1519-1528, 1959.

HOPKINS, D. M. Sea Level History in Beringia During the Past 250,000 Years 1. **Quaternary Research**, v. 3, n. 4, p. 520-540, 1973.

HÖPPNER, N.; LUCASSEN, F.; CHIESSI, C. M.; SAWAKUCHI, A. O.; KASEMANN, S. A. Holocene provenance shift of suspended particulate matter in the Amazon River basin. **Quaternary Science Reviews**, v. 190, p. 66-80, 2018.

HORTON, B. P.; KOPP, R. E.; GARNER, A. J.; HAY, C. C.; KHAN, N. S.; ROY, K.; SHAW, T. A. Mapping sea-level change in time, space, and probability. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 43, p. 481-521, 2018.

HUBERT, N.; DUPONCHELLE, F.; NUNEZ, J.; GARCIA-DAVILA, C.; PAUGY, D.; RENNO, J. F. Phylogeography of the piranha genera *Serrasalmus* and *Pygocentrus*: implications for the diversification of the Neotropical ichthyofauna. *Molecular Ecology*, v. 16, p. 2115-2136, 2007.

HUGUENY, B.; MOVELLAN, A.; BELLIARD, J. Habitat fragmentation and extinction rates within freshwater fish communities: a faunal relaxation approach. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, p. 449-463, 2011.

HUNTLEY, B.; BIRKS, H. J. B. **An atlas of past and present pollen maps for Europe, 0-13,000 years ago**. New York: Cambridge University Press. 1983.

INSEL, N.; POULSEN, C. J.; EHLERS, T. A. Influence of the Andes Mountains on South American moisture transport, convection, and precipitation. **Climate Dynamics**, v. 35, n. 7-8, p. 1477-1492, 2010.

IRION, G. Quaternary sediments of the upper Amazon lowlands of Brasil. **Biogeographica**, v. 7, p. 163-167, 1976.

IRION, G. Sedimentation and sediments of Amazon river sand evolution of the Amazon landscape since Pliocene time. In: SIOLI, H. (Ed.). **The Amazon**. Dordrecht: Dr. W Junk, p. 201-214. 1984.

IRION, G.; DE MELLO, J. A. S. N.; MORAIS, J.; PIEDADE, M. T. F.; JUNK, W. J.; GARMING, L. Development of the Amazon valley during the Middle to Late Quaternary: sedimentological and climatological observations. In: JUNK, W. J.; PIEDADE, M. T. F.; WITTMANN, F.; SCHÖNGART, J.; PAROLIN, P. (Eds.). **Central Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management**. Berlin: Springer, p. 27-42. 2010.

IRION, G.; MUELLER, J.; MELLO, J. N.; JUNK, W. J. Quaternary geology of the Amazonian lowland. **GeoMarine Letters**, v. 15, p. 172–178, 1995.

JÉGU, M. Influência das alterações climáticas do quaternário sobre a distribuição e evolução dos peixes na Amazônia. In: **Congresso Latino-Americano de Genética**. p. 234-237. 1992.

JORDAN, G. J. Evidence of Pleistocene plant extinction and diversity from Regatta Point, western Tasmania, Australia. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 123, p. 45-71, 1997.

JUNK, W. J. **The central Amazon floodplain: ecology of a pulsing system (Vol. 126)**. Springer Science & Business Media. 2013.

LAVOR, P.; CALVENTE, A.; VERSIEUX, L. M.; SANMARTIN, I. Bayesian spatio-temporal reconstruction reveals rapid diversification and Pleistocene range expansion in the widespread columnar cactus *Pilosocereus*. **Journal of Biogeography**, v. 46, n. 1, p. 238-250, 2019.

LEPRIEUR, F.; TEDESCO, P. A.; HUGUENY, B.; BEAUCHARD, O.; DÜRR, H. H.; BROSSE, S.; OBERDORFF, T. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. **Ecology letters**, v. 14, n. 4, p. 325-334, 2011.

LIMA, F. C. T. D.; CAIRES, R. A. Peixes da Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins, bacias dos rios Tocantins e São Francisco, com observações sobre as implicações biogeográficas das "águas emendadas" dos rios Sapão e Galheiros. **Biota Neotropica**, v. 11, p. 231-250, 2011.

LINDROTH, C. H. The theory of glacial refugia. In: **Carabid Beetles**. Dordrecht: Springer, p. 385-394. 1979.

LISIECKI, L. E.; RAYMO, M. E. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. **Paleoceanography**, v. 20, n.1, PA1003, 2005.

LÓPEZ-FERNÁNDEZ, H.; ALBERT, J. S. Paleogene radiations. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 105-117. 2011.

LOVEJOY, N. R.; ALBERT, J. S.; CRAMPTON, W. G. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 21, p. 5-13, 2006.

LOVEJOY, N. R.; WILLIS, S. C.; ALBERT, J. S. Molecular signatures of Neogene biogeographical events in the Amazon fish fauna. In: HOORN, C.; WESSELINGH, F. (Eds.). **Amazonia: Landscape and Species Evolution: A look into the past**. Hoboken: Wiley-Blackwell, p. 405-417. 2010.

LOWE, J. J.; WALKER, M. J. **Reconstructing quaternary environments**. Routledge. 2014.

LUCINDA, P. H. F.; FREITAS, I. S.; SOARES, A. B.; MARQUES, E. E.; AGOSTINHO, C. S.; OLIVEIRA, R. J. D. Fish, Lajeado reservoir, rio Tocantins drainage, state of Tocantins, Brazil. **Check List**, v. 3, p. 70–83, 2007.

LUDET, W. B.; ROCHA, L. A. Shifting seas: the impacts of Pleistocene sea-level fluctuations on the evolution of tropical marine taxa. **Journal of Biogeography**, v. 42, p. 25-38, 2015.

MACHADO, C. B.; GALETTI JR, P. M.; CARNAVAL, A. C. Bayesian analyses detect a history of both vicariance and geodispersal in Neotropical freshwater fishes. **Journal of Biogeography**, v. 45, p. 1313–1325, 2018.

MACY, J.; BROWN, M. Y. **Coming back to life: Practices to reconnect our lives, our world**. Gabriola Island, BC: New Society Publishers. 1998.

MATTHEW, W. D. Climate and evolution. **Ann. New York Acad. Sci.**, v. 24, p. 171-318, 1915.

MATTHEWS, W. J. **Patterns in freshwater fish ecology**. Springer Science & Business Media. 2012.

MCGLONE, M. S. When history matters: scale, time, climate and tree diversity. **Global Ecology and Biogeography Letters**, v. 5, p. 309-314, 1996.

MCLAUGHLIN, J. F.; HELLMANN, J. J.; BOGGS, C. L.; EHRLICH, P. R. Climate change hastens population extinctions. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, n. 9, p. 6070-6074, 2002.

MELO, F. A. G.; BUCKUP, P. A.; RAMOS, T. P. A.; SOUZA, A. K. N.; SILVA, C. M. A.; COSTA, T. C.; TORRES, A. R. Fish fauna of the lower course of the Parnaíba river, northeastern Brazil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (N. Sér.)**, v. 38, p. 363-400, 2016.

MÉRONA, B. J. L.; JURAS, A. A.; SANTOS, G. M.; CINTRA, I. H. A. **Os peixes e a pesca no baixo Rio Tocantins: vinte anos depois da UHE Tucuruí**. Belém: Eletronorte. 2010.

MITTELBAACH, G. G.; SCHEMSKE, D. W.; CORNELL, H. V.; ALLEN, A. P.; BROWN, J. M.; BUSH, M. B.; HARRISON, S. P.; HURLBERT, A. H.; KNOWLTON, N.; LESSIOS, H. A.; MCCAIN, C. M.; MCCUNE, A. R.; MCDADE, L. A.; MCPEEK, M. A.; NEAR, T. J.; PRICE, T. D.; RICKLEFS, R. E.; ROY, K.; SAX, D. F.; SCHLUTER, D.; SOBEL, J. M.; TURELLI, M. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. **Ecology letters**, v. 10, n. 4, p. 315-331, 2007.

MOLENGRAAFF, G. A. F.; WEBER, M. On the relation between the Pleistocene glacial period and the origin of the Sunda Sea (Java- and South China-Sea), and its influence on the distribution of coral reefs and on the land- and freshwater fauna. **Proceedings of the Section of Sciences**, v. 23, p. 395-439, 1921.

MONTOYA-BURGOS, J. I. Historical biogeography of the catfish genus *Hypostomus* (Siluriformes: Loricariidae), with implications on the diversification of Neotropical ichthyofauna. **Molecular Ecology**, v. 12, n. 7, p.1855-1867, 2003.

MUNEEPEERAKUL, R.; BERTUZZO, E.; LYNCH, H. J.; FAGAN, W. F.; RINALDO, A.; RODRIGUEZ-ITURBE, I. Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi–Missouri basin. **Nature**, v. 453, n. 7192, p. 220, 2008.

MURRAY-WALLACE, C. V.; WOODROFFE, C. D. **Quaternary sea-level changes: a global perspective**. New York: Cambridge University Press. 2014.

NICHOL, J. E. Geomorphological evidence and Pleistocene refugia in Africa. **Geographical Journal**, p. 79-89, 1999.

NORES, M. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. **Journal of Biogeography**, v. 26, n. 3, p. 475-485, 1999.

OTTO-BLEISNER, B. L.; BRACONNOT, P.; HARRISON, S. P.; LUNT, D. J.; ABE-OUCHI, A.; ALBANI, S.; BARTLEIN, P. J.; CAPRON, E.; CARLSON, A. E.; DUTTON, A.; FISCHER, H.; GOELZER, H.; GOVIN, A.; HAYWO, A.; JOOS, F.; LEGRANDE, A. N.; LIPSCOMB, W. H.; LOHMANN, G.; MAHOWALD, N.; NEHRBASS-AHLES, C.; PAUSATA, F. S. R.; PETERSCHMIDT, J. Y.; PHIPPS, S.; RENSSSEN, H. The PMIP4 contribution to CMIP6–Part 2: Two interglacials, scientific objective and experimental design for Holocene and Last Interglacial simulations. **Geoscientific Model Development**, v. 10, n. 11, p. 3979-4003, 2017.

PECL, G. T.; ARAÚJO, M. B.; BELL, J. D.; BLANCHARD, J.; BONEBRAKE, T. C.; CHEN, I. C.; CLARK, T. D.; COLWELL, R. K.; DANIELSEN, F.; EVENGÅRD, B.; FALCONI, L.; FERRIER, S.; FRUSHER, S.; GARCIA, R. A.; GRIFFIS, R. B.; HOBDAY, A. J.; JANION-SCHEEPERS, C.; JARZYNA, M. A.; JENNINGS, S.; LENOIR, J.; LINNETVED, H. I.; MARTIN, V. Y.; MCCORMACK, P. C.; MCDONALD, J.; MITCHELL, N. J.; MUSTONEN, T.; PANDOLFI, J. M.; PETTORELLI, N.; POPOVA, E.; ROBINSON, S. A.; SCHEFFERS, B. R.; SHAW, J. D.; SORTE, C. J. D.; STRUGNELL, J. M.; SUNDAY, J. M.; TUANMU, M. N.;

VERGÉS, A.; VILLANUEVA, C.; WERNBERG, T.; WAPSTRA, E.; WILLIAMS, S. E. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. **Science**, v. 355, n. 6332, p.eaai9214, 2017.

PIORSKI, N. M.; FERREIRA, B. R. A.; GUIMARÃES, E. C.; OTTONI, F. P.; NUNES, J. L. S.; BRITO, P. S. **Peixes do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses**. São Luis: Café & Lápis/Edufma. 2017.

POULSEN, C. J.; EHLERS, T. A.; INSEL, N. Onset of convective rainfall during gradual late Miocene rise of the central Andes. **Science**, v. 328, p. 490-493, 2010.

PRANCE, G. T. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. **Acta Amazônica**, v. 3, p. 5-28, 1973.

PRESTON, F. W. The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. **Ecology**, v. 43, p. 185–215, 1962.

QGIS DEVELOPMENT TEAM. **QGIS Geographic Information System**. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>. 2018.

RABOSKY, D. L.; CHANG, J.; TITLE, P. O.; COWMAN, P. F.; SALLAN, L.; FRIEDMAN, M.; KASCHNER, K.; GARILAO, C.; NEAR, T. J.; COLL, M.; ALFARO, M. E. An inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes. **Nature**, v. 559, p. 392, 2018.

RAMOS, T. P. A.; RAMOS, R. T. C.; RAMOS, S. A. Q. A. Ichthyofauna of the Parnaíba River basin, northeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 14, p. 1–8, 2014.

REIS, R. E.; ALBERT, J. S.; DI DARIO, F.; MINCARONE, M. M.; PETRY, P.; ROCHA, L. A. Fish biodiversity and conservation in South America. **Journal of fish biology**, v. 89, n. 1, p. 12-47, 2016.

REIS, R. E.; KULLANDER, S. O.; FERRARIS, J.; CARL, J. **Check List of the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre: EDIPUCRS. 2003.

RIBAS, C. C.; ALEIXO, A.; GUBILI, C.; D'HORTA, F. M.; BRUMFIELD, R. T.; CRACRAFT, J. Biogeography and diversification of Rhegmatorhina (Aves: Thamnophilidae): Implications for the evolution of Amazonian landscapes during the Quaternary. **Journal of Biogeography**, v. 45, n. 4, p. 917-928, 2018.

RIBAS, C. C.; ALEIXO, A.; NOGUEIRA, A. C.; MIYAKI, C. Y.; CRACRAFT, J. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 279, n. 1729, p. 681-689, 2011.

RICKLEFS, R. E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. **Ecology Letters**, v. 7, p. 1-15, 2004.

RIDDICK, T.; BROVKIN, V.; HAGEMANN, S.; MIKOLAJEWICZ, U. Dynamic Hydrological Discharge Modelling for Fully Coupled Paleoclimate Runs of the Last Glacial Cycle. In: **EGU General Assembly Conference Abstracts**. Vol. 19, p. 15388. 2017.

RODRIGUES-FILHO, C. A.; GURGEL-LOURENÇO, R. C.; BEZERRA, L. A. V.; OLIVEIRA, E. F.; LEITÃO, R. P.; GARCEZ, D. S.; SÁNCHEZ-BOTERO, J. I. How are local fish communities structured in Brazilian semiarid headwater streams? **Hydrobiologia**, v. 819, p. 93-108, 2018a.

RODRIGUES-FILHO, C. A.; LEITÃO, R. P.; ZUANON, J.; SÁNCHEZ-BOTERO, J. I.; BACCARO, F. B. Historical stability promoted higher functional specialization and originality in Neotropical stream fish assemblages. **Journal of biogeography**, v. 45, p. 1345-1354, 2018b.

ROSENZWEIG, M. L. Applying species-area relationships to the conservation of species diversity. In: LOMOLINO, M. V.; HEANY, L. R. (Eds.). **Frontiers of Biogeography**.

New Directions in the Geography of Nature. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc, p. 325-343. 2004.

ROXO, F. F.; ALBERT, J. S.; SILVA, G. S.; ZAWADZKI, C. H.; FORESTI, F.; OLIVEIRA, C. Molecular phylogeny and biogeographic history of the armored Neotropical catfish subfamilies Hypoptopomatinae, Neoplecostominae and Otothyriinae (Siluriformes: Loricariidae). **PLoS One**, v. 9, n. 8, e105564, 2014.

ROXO, F. F.; LUJAN, N. K.; TAGLIACOLLO, V. A.; WALTZ, B. T.; SILVA, G. S.; OLIVEIRA, C.; ALBERT, J. S. Shift from slow-to fast-water habitats accelerates lineage and phenotype evolution in a clade of Neotropical suckermouth catfishes (Loricariidae: Hypoptopomatinae). **PloS one**, v. 12, e0178240, 2017.

RULL, V. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 10, p. 508-513, 2011.

SILVA, G. A. R.; ANTONELLI, A.; LENDEL, A.; MORAES, E. D. M.; MANFRIN, M. H. The impact of early Quaternary climate change on the diversification and population dynamics of a South American cactus species. **Journal of Biogeography**, v. 45, n. 1, p. 76-88, 2018.

SIMPSON, G. G. Mammals and land bridges. **Journal of the Washington Academy of Sciences**, v. 30, n. 4, p. 137-163, 1940.

SMITH, B. T.; MCCORMACK, J. E.; CUERVO, A. M.; HICKERSON, M. J.; ALEIXO, A.; CADENA, C. D.; PÉREZ-EMÁN, J.; BURNEY, C. W.; XIE, X.; HARVEY, M. G.; FAIRCLOTH, B. C.; GLENN, T. C.; DERRYBERRY, E. P.; PREJEAN, J.; FIELDS, S.; BRUMFIELD, R. T. The drivers of tropical speciation. **Nature**, v. 515, n. 7527, p. 406-409, 2014.

SOARES, A. B.; PELICICE, F. M.; LUCINDA, P. H. F.; AKAMA, A.; AGOSTINHO, C. S. Diversidade de peixes na área de influência da barragem de Peixe Angical, antes e após a formação do reservatório. In: AGOSTINHO, C. S.; PELICICE, F. M.;

MARQUES, E. E. (Eds.). **Reservatório de Peixe Angical: bases ecológicas para o manejo da ictiofauna**. São Carlos: RiMa, p. 15–27. 2009.

SOARES, E. C. **Peixes do Mearim**. São Luís: Instituto GEIA. 2005.

SOBRAL-SOUZA, T.; LIMA-RIBEIRO, M. S.; SOLFERINI, V. N. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. **Evolutionary Ecology**, v. 29, p. 643-655, 2015.

SPIEGEL, D. S.; RAYMOND, S. N.; DRESSING, C. D.; SCHARF, C. A.; MITCHELL, J. L. Generalized Milankovitch cycles and long-term climatic habitability. **The Astrophysical Journal**, v. 721, n. 2, p. 1308, 2010.

STANLEY, S. M.; ROSS, R. M.; ALLMON, W. D. **The general correlation between rate of speciation and rate of extinction: fortuitous causal linkages. Causes of evolution: a paleontological perspective**. Chicago: University of Chicago Press, p. 103-127. 1990.

SVENNING, J. C.; EISERHARDT, W. L.; NORMAND, S.; ORDONEZ, A.; SANDEL, B. The influence of paleoclimate on present-day patterns in biodiversity and ecosystems. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 46, p. 551-572, 2015.

SVENNING, J. C.; SKOV, F. Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, n. 2, p. 234-245, 2007.

TAGLIACOLLO, V. A.; ROXO, F. F.; DUKE-SYLVESTER, S. M.; OLIVEIRA, C.; ALBERT, J. S. Biogeographical signature of river capture events in Amazonian lowlands. **Journal of biogeography**, v. 42, n. 12, p. 2349-2362, 2015.

TANG, Q.; EDWARDS, S. V.; RHEINDT, F. E. Rapid diversification and hybridization have shaped the dynamic history of the genus *Elaenia*. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 127, p. 522-533, 2018.

TENNANT, J. P.; MANNION, P. D.; UPCHURCH, P. Sea level regulated tetrapod diversity dynamics through the Jurassic/Cretaceous interval. **Nature Communications**, v. 7, p. 12737, 2016.

VAN DER SLEEN, P.; ALBERT, J. S. **Field Guide to the Fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas**. Princeton University Press. 2018.

VERON, J. E. N. **Corals in space and time: the biogeography and evolution of the Scleractinia**. Cornell University Press. 1995.

VORIS, H. K. Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: shorelines, river systems and time durations. **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 5, p. 1153-1167, 2000.

WALLACE, A. R. **The geographical distribution of animals; with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's surface**. New York: Harper & Brothers. Volume 1. 1876.

WANG, X.; EDWARDS, R. L.; AULER, A. S.; CHENG, H.; KONG, X.; WANG, Y.; CRUZ, F. W.; DORALE, J. A.; CHIANG, H. W. Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years. **Nature**, v. 541, n. 7636, p. 204-207, 2017.

WEATHERALL, P.; MARKS, K. M.; JAKOBSSON, M.; SCHMITT, T.; TANI, S.; ARNDT, J. E.; ROVERE, M.; CHAYES, D.; FERRINI, V.; WIGLEY, R. A new digital bathymetric model of the world's oceans. **Earth and Space Science**, v. 2, p. 331-345, 2015.

WEIR, J. T. Divergent timing and patterns of species accumulation in lowland and highland neotropical birds. **Evolution**, v. 60, n. 4, p. 842-855, 2006.

WESSELINGH, F. P.; HOORN, C.; KROONENBERG, S. B.; ANTONELLI, A.; LUNDBERG, J. G.; VONHOF, H. B.; HOOGHIEMSTRA, H. On the origin of Amazonian landscapes and biodiversity: a synthesis. In: HOORN, C.; WESSELINGH, F. (Eds.). **Amazonia: Landscape and Species Evolution**. London: Wiley-Blackwell, p. 421-431. 2010.

WHITELEY, A. R.; FITZPATRICK, S. W.; FUNK, W. C.; TALLMON, D. A. Genetic rescue to the rescue. **Trends in ecology & evolution**, v. 30, n. 1, p. 42-49, 2015.

ZACHOS, J.; PAGANI, M.; SLOAN, L.; THOMAS, E.; BILLUPS, K. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. **Science**, v. 292, p. 686-693, 2001.

ZEMP, D. C.; SCHLEUSSNER, C. F.; BARBOSA, H. M.; HIROTA, M.; MONTADE, V.; SAMPAIO, G.; STAAL, A.; WANG-ERLANDSSON, L.; RAMMIG, A. Self-amplified Amazon forest loss due to vegetation-atmosphere feedbacks. **Nature communications**, v. 8, p. 14681, 2017.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 1.S1. Número de espécies de peixes e tamanho da área usados para gerar os valores de SA'R para 17 sub-bacias na bacia amazônica presentes no painel A da Figura 1.6. DE = Densidade de Espécies.

Nome da área	Número de espécies	Tamanho da área (Km ²)			DE
		Max	Min	Diferença (max-min)	
Amazonas Main Channel	886	108.406,78	0	108.406,78	2,16
Middle-Lower Madeira	696	250.270,83	186.602,98	63.667,85	1,54
Amazonas Estuary	171	96.593,22	35.111,47	61.481,75	0,6
Purus	408	420.656,62	389.164,47	31.492,15	0,7
Trombetas	405	214.305,1	184.177	30.128,1	0,97
Negro	642	357.252,57	328.587,14	28.665,43	1,19
Capim	172	69.556,05	47.422,74	22.133,31	0,71
Urubu-Uatumã	201	106.818,39	85.497,89	21.320,5	0,67
Oiapok	101	36.293,48	22.314,5	13.978,98	0,58
Jari	160	69.902,24	58.957,9	10.944,34	0,66
Araguari-Macari-Amapá	62	37.486,81	27.470,82	10.015,99	0,35
Madeira Shield Tributaries	314	270.995,04	261.397,63	9.597,41	0,67
Tapajós	309	117.417,55	107.950,61	9.466,94	0,99
Lower Xingu	359	55.281,63	49.170,26	6.111,37	1,67
Japurá	415	62.162,53	57.887,57	4.274,96	1,82
Branco	600	162.215,06	158.144,27	4.070,79	1,64
Lower Tocantins	398	64.786,36	61.836,61	2.949,75	1,71

Tabela 1.S2. Número de espécies de peixes e tamanho da área usados para gerar os valores de SA'R para 11 sub-bacias na bacia amazônica presentes no painel B na Figura 1.6. DE = Densidade de Espécies.

Nome da área	Número de espécies	Tamanho da área (Km ²)			DE
		Max	Min	Diferença (max-min)	
Amazonas Main					
Channel	886	108.406,78	0	108.406,78	2,16
Middle-Lower Madeira	696	250.270,83	186.602,98	63.667,85	1,54
Amazonas Estuary	171	96.593,22	35.111,47	61.481,75	0,6
Purus	408	420.656,62	389.164,47	31.492,15	0,7
Trombetas	405	214.305,1	184.177	30.128,1	0,97
Negro	642	357.252,57	328.587,14	28.665,43	1,19
Capim	172	69.556,05	47.422,74	22.133,31	0,71
Urubu-Uatumã	201	106.818,39	85.497,89	21.320,5	0,67
Oiapok	101	36.293,48	22.314,5	13.978,98	0,58
Jari	160	69.902,24	58.957,9	10.944,34	0,66
Araguari-Macari-Amapá	62	37.486,81	27.470,82	10.015,99	0,35

Tabela 1.S3. Número de espécies de peixes e tamanho da área usados para gerar os valores de SA'R para 21 sub-bacias nas bacias do nordeste presentes no painel C na Figura 1.6. DE = Densidade de Espécies.

Nome da área	Número de espécies	Tamanho da área (Km ²)			DE
		Max	Min	Diferença (max-min)	
Gurupi	13	44.682,79	30.930,77	13.752,02	0,08
Maracaçumé	9	6.072,23	3.421,12	2.651,11	0,14
Turiação	41	11.705,42	3.838,77	7.866,65	0,48
Lit. Ocidental	7	7.700,05	91,18	7.608,87	0,10
Mearim	100	87.499,1	70.264,06	17.235,04	0,45
Itapeturu	100	46.077,58	42.578,78	3.498,8	0,62
Munim	37	13.354,63	10.924,16	2.430,47	0,41
Periá	28	3.967,1	1.699,86	2.267,24	0,55
Preguiças	29	6.359,29	5.994,55	364,74	0,46
Parnaíba	129	292.231,42	286.155,81	6.075,61	0,33
Litoral PI-CE	17	51.525,02	41.000,5	10.524,52	0,10
Jaguaribe	50	64.301,02	61.528,33	2.772,69	0,26
Apodi-Mossoró	45	52.619,24	48.137,68	4.481,56	0,26
Potengi	63	26.236,45	21.448,68	4.787,77	0,51
Paraíba	35	16.604,63	15.824,5	780,13	0,35
Lit. AL-PE-PB	N/A	37.358,74	32.860,29	4.498,45	N/A
São Francisco	191	574.066,66	570.833,54	3.233,12	0,36
Vaza-barris	20	26.816,2	24.467,91	2.348,29	0,16
Paraguaçu	87	111.150,86	106.760,48	4.390,38	0,35
Contas	51	58.112,84	56.836,25	1.276,59	0,28
Pardo	46	93.642,25	91.775,78	1.866,47	0,20
São Mateus	40	57.491,43	51.324,64	6.166,79	0,22

Tabela 1.S4. Número de espécies de peixes e tamanho da área usados para gerar os valores de SA'R para 6 sub-bacias na bacia amazônica presentes no painel D na Figura 1.6. DE = Densidade de Espécies.

Nome da área	Número de espécies	Tamanho da área (Km ²)			DE
		Max	Min	Diferença (max-min)	
Oiapok	101	121.936,13	82.769	39.167,13	0,02
Araguari-Macari-Amapá	62	87.624,79	83.512,14	4.112,65	0,01
Amazonas Estuary	343	185.902,12	173.434,83	12.467,29	0,04
Jari	160	60.117,13	60.074,01	43,12	0,04
Lower Tocantins	398	61.534,93	61.224,23	310,7	0,10
Upper Tocantins	333	281.195,47	281.195,47	753,29	0,03

Tabela 1.S5. Número de espécies de peixes e tamanho da área usados para gerar os valores de SA'R para 9 sub-bacias nas bacias do nordeste presentes no painel E na Figura 1.6. DE = Densidade de Espécies.

Nome da área	Número de espécies	Tamanho da área (Km ²)			DE
		Max	Min	Diferença (max-min)	
Gurupi	70	130.717,16	75.964,08	54.753,08	0,34
Mearim	237	187.900,52	172.576,8	15.323,72	0,78
Periá	57	15.958,18	9.926,75	6.031,43	0,73
Parnaíba	129	354.227,32	339.770,79	14.456,53	0,31
Ceará	112	172.995,04	159.464,79	13.530,25	0,38
RN	63	27.537,81	22.181	5.356,81	0,55
SE	N/A	41.557,18	33.533,79	8.023,39	N/A
PB	35	36.824,2	32.296,79	4.527,41	0,26
São Francisco	191	641.103,5	639.619,57	1.483,93	0,34
Leste	244	357.316,87	329.364,37	27.952,5	0,59

Figura 1.S1. Área de estudo com nível do mar negativo máximo (-122 m).

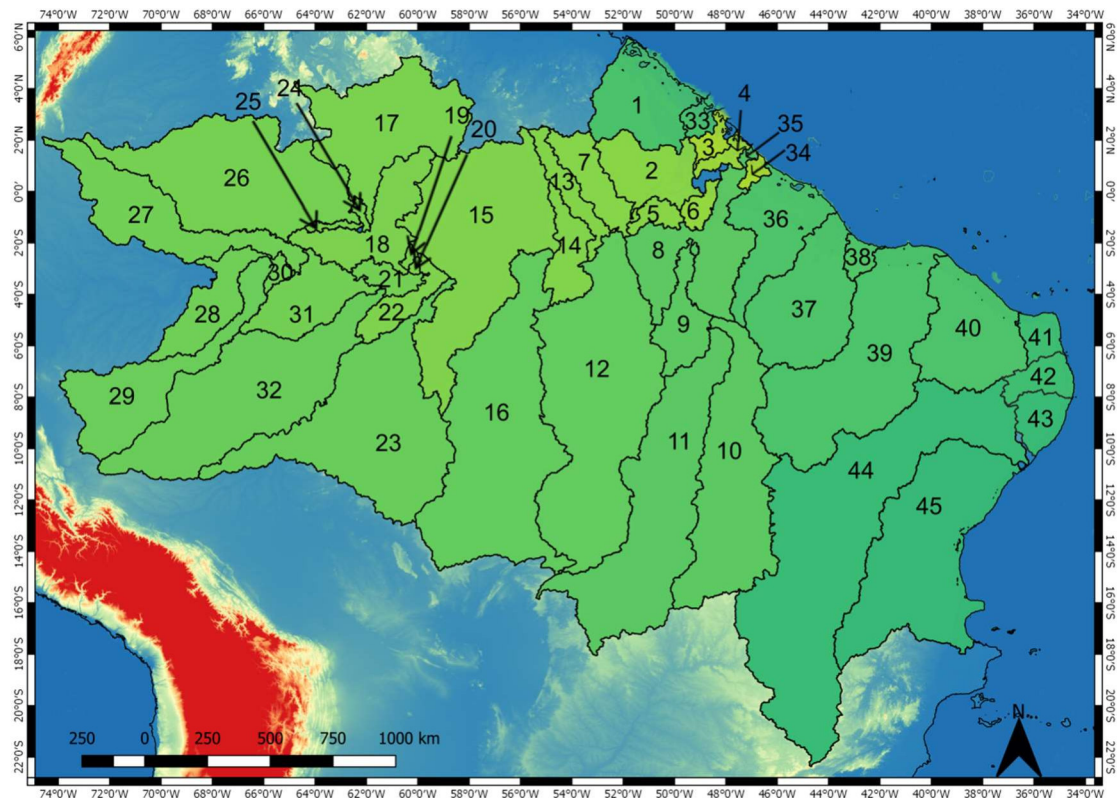


Figura 1.S2. Os níveis máximo e mínimo de nível do mar identificados para a Amazônia e o nordeste do Brasil entre 10 e 7 Ma. Acima: nível do mar por um período entre 10 e 9 Ma. Médio: nível do mar por um período entre 9 e 8 Ma. Abaixo: nível do mar por período entre 8 e 7 Ma.

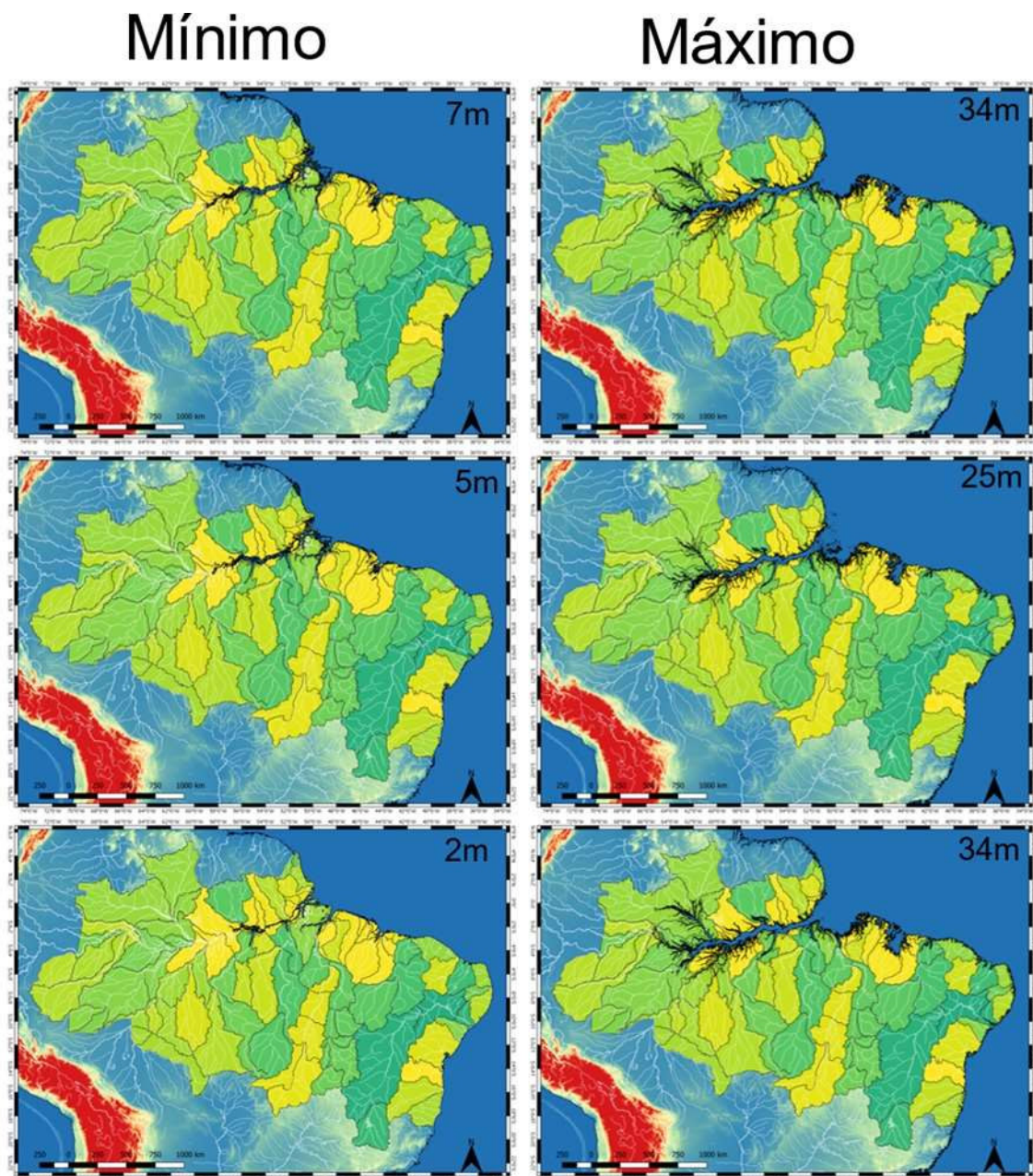


Figura 1.S3. Os níveis máximo e mínimo de nível do mar identificados para a Amazônia e o Nordeste do Brasil entre 7 e 4 Ma. Acima: nível do mar por um período entre 7 e 6 Ma. Médio: nível do mar por um período entre 6 e 5 Ma. Abaixo: nível do mar por período entre 5 e 4 Ma.

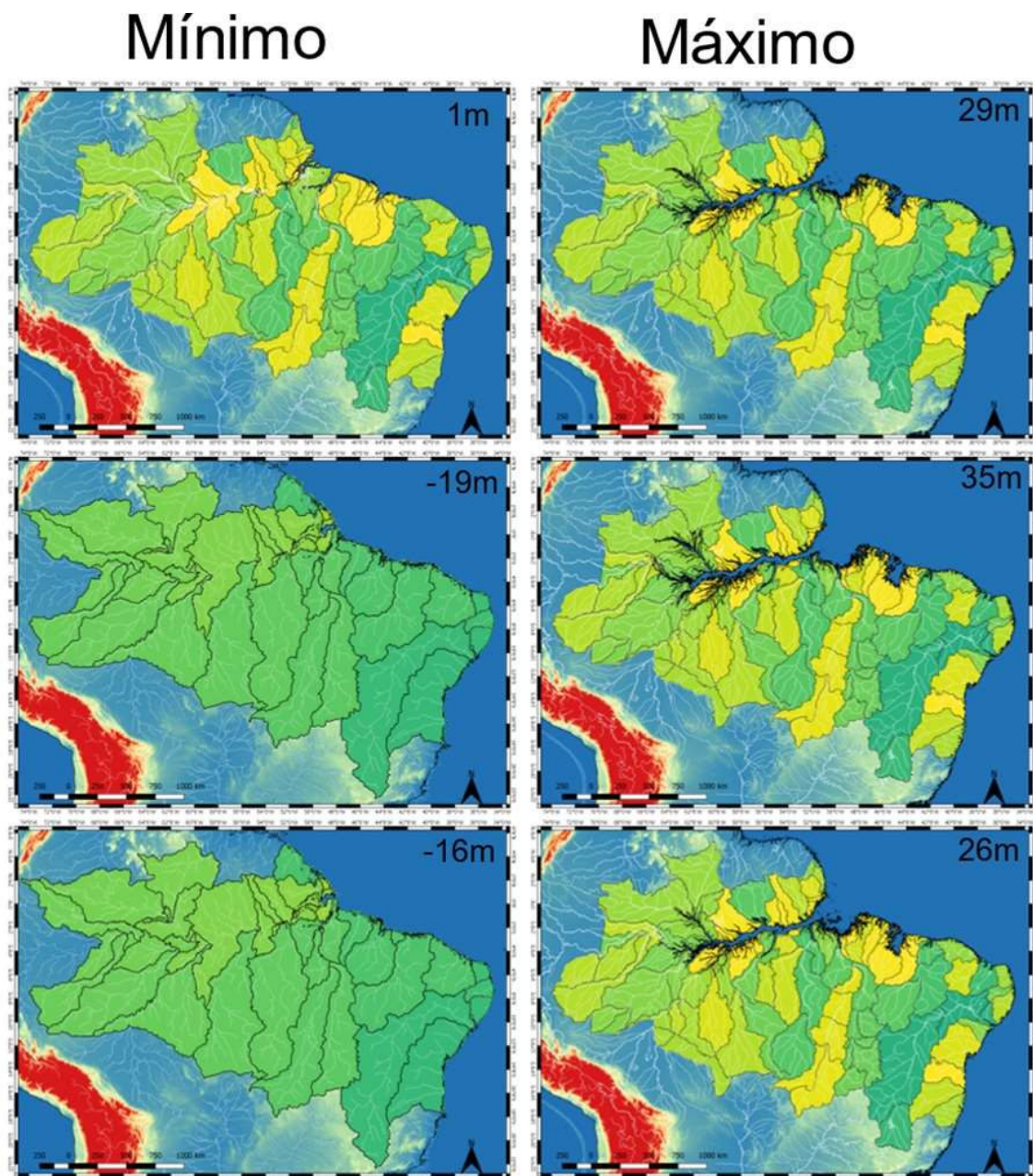


Figura 1.S4. Os níveis máximo e mínimo de nível do mar identificados para a Amazônia e o Nordeste do Brasil entre 4 e 1 Ma. Acima: nível do mar por período entre 4 e 3 Ma. Médio: nível do mar por um período entre 3 e 2 Ma. Abaixo: nível do mar por período entre 2 e 1 Ma.

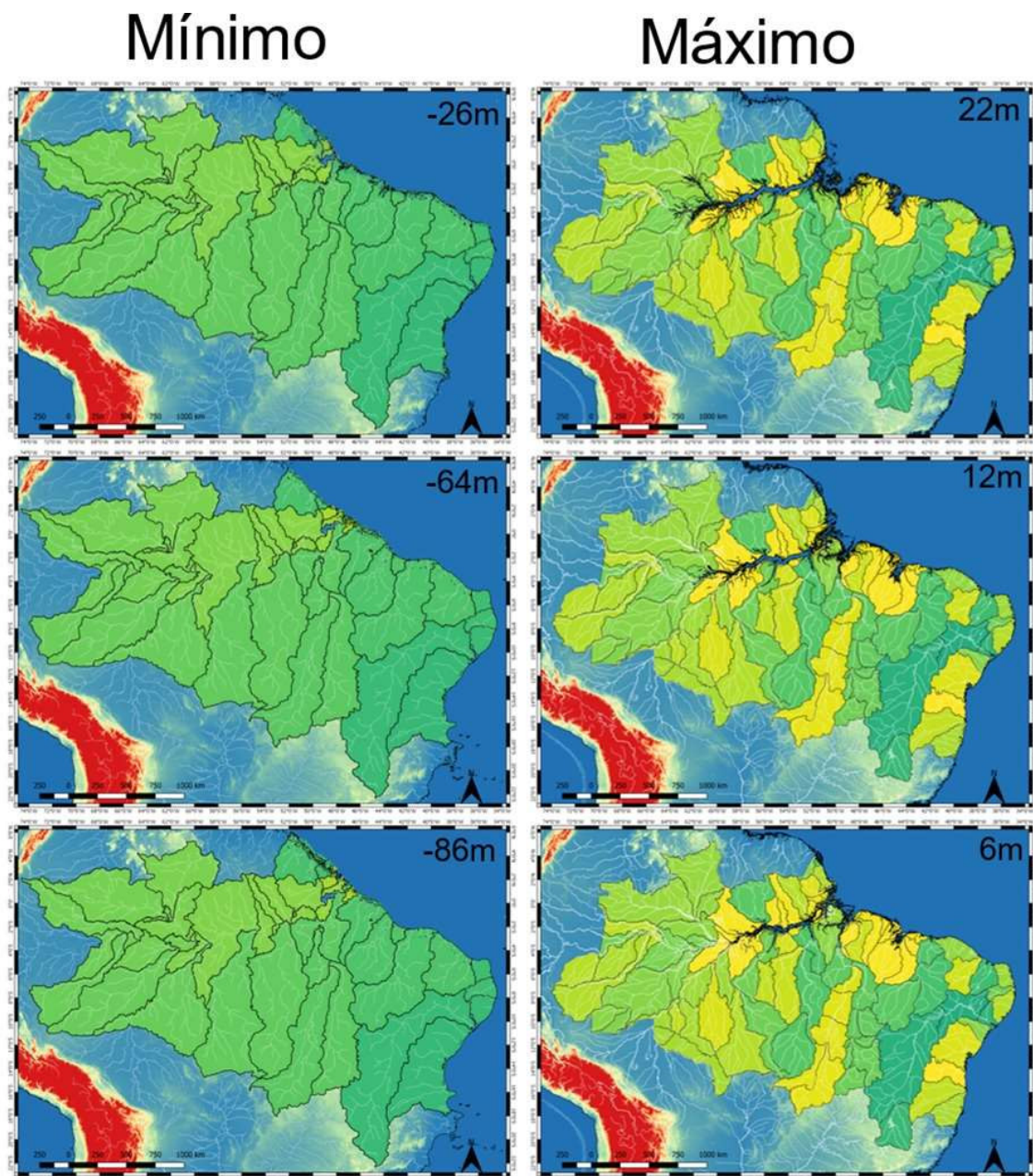
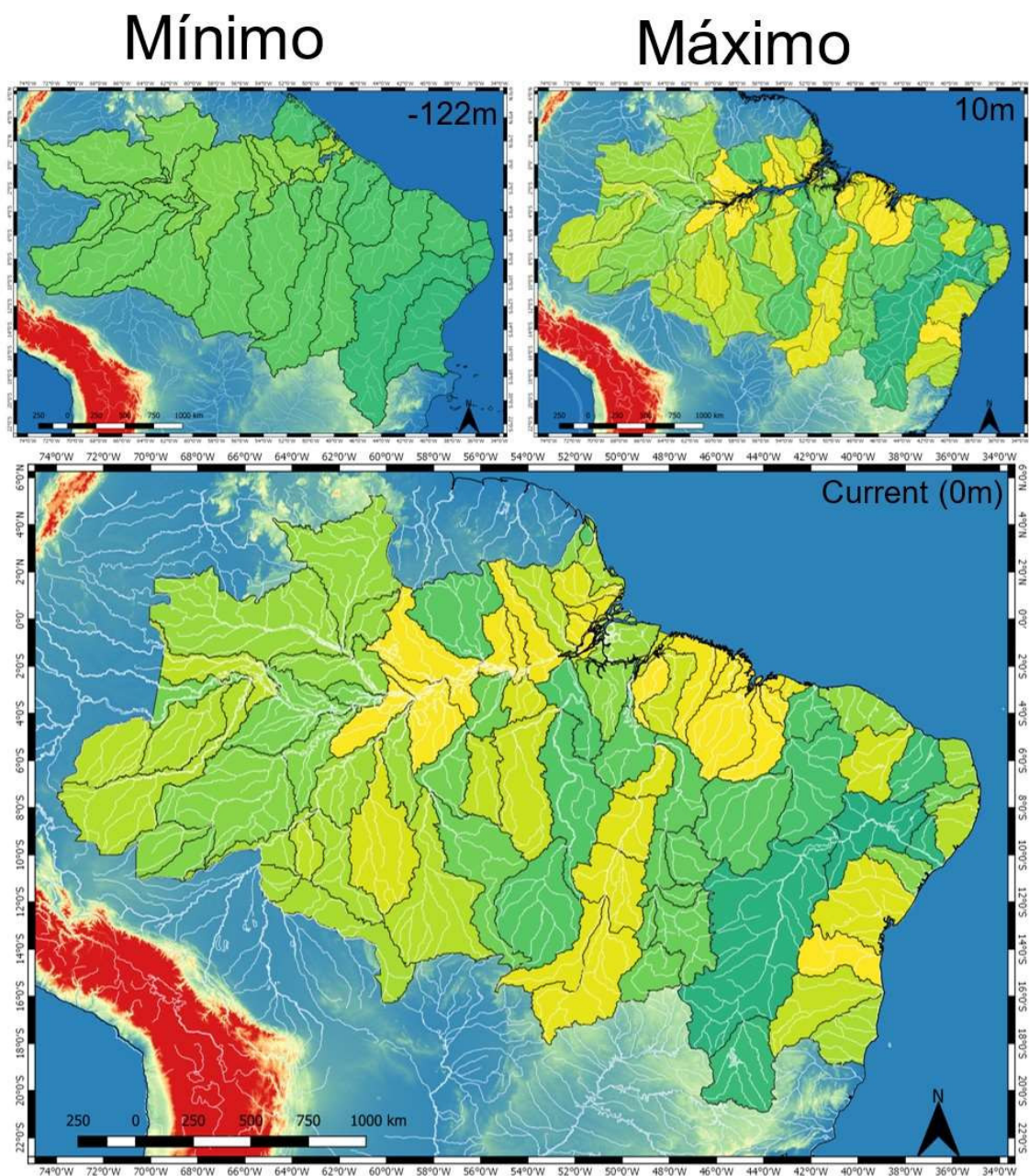
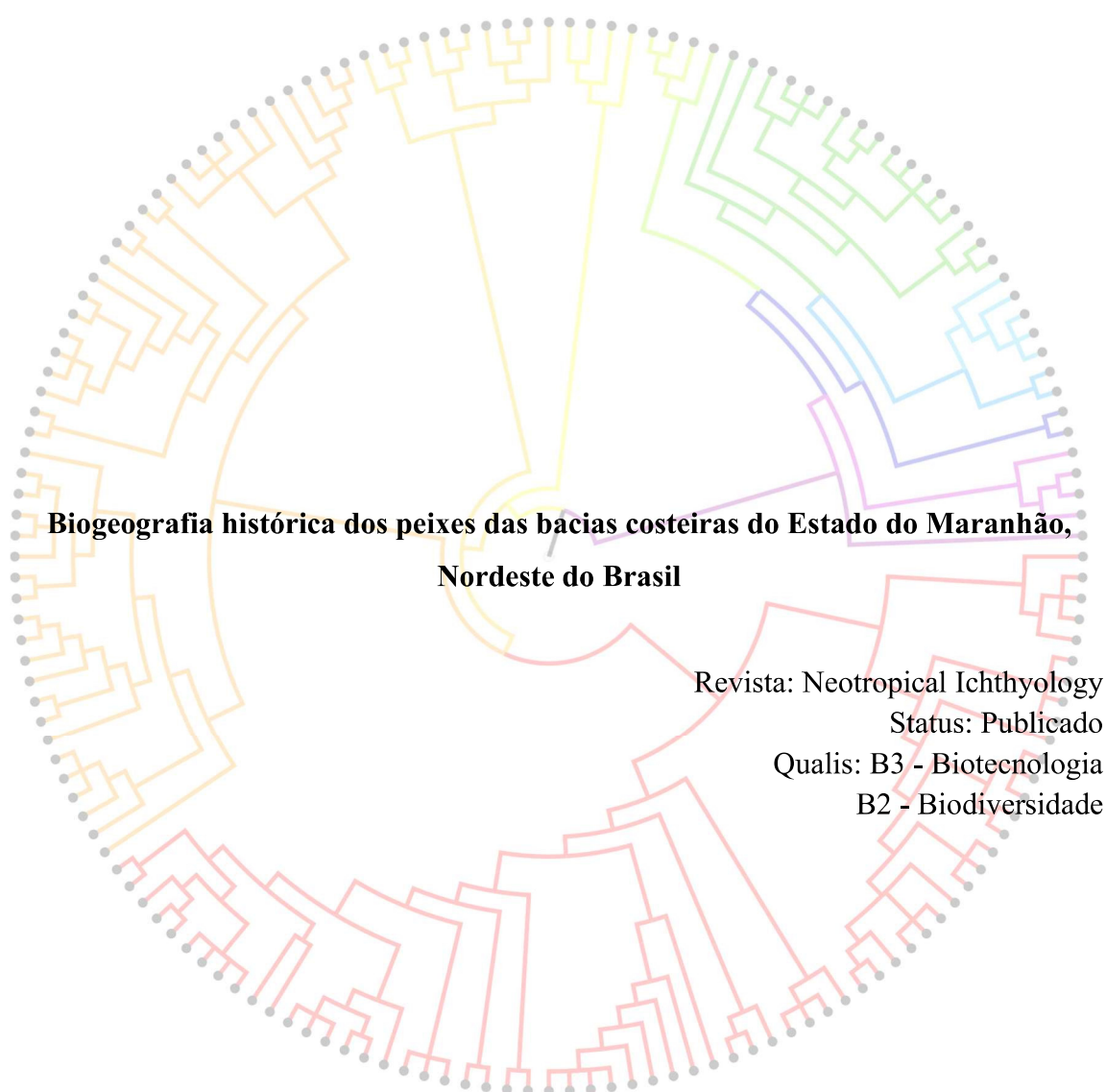


Figura 1.S5. Os níveis máximo e mínimo do nível do mar identificados para a Amazônia e o nordeste do Brasil entre 1 Ma e a corrente. Acima: nível do mar por um período entre 1 Ma e a corrente. Abaixo: nível atual do mar.



CAPÍTULO 2



“O passado não reconhece o seu lugar: está sempre presente”
Mário Quintana

Biogeografia histórica dos peixes das bacias costeiras do estado do Maranhão, Nordeste do Brasil

João Marcelo S. Abreu¹, Jack M. Craig², James S. Albert² e Nivaldo M. Piorski³

¹Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Biotecnologia (BIONORTE), Universidade Federal do Maranhão, 650080-805 São Luís, MA, Brazil.

joaabreu@hotmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-4528-3804> (autor correspondente)

²Department of Biology, University of Louisiana at Lafayette, 300 E St. Mary Blvd, 70504 Lafayette, LA, USA. (JMC) jack.m.craig@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-0590-5944>; (JSA) jalbert@louisiana.edu, <https://orcid.org/0000-0001-5477-1749>

³Departamento de Biologia, Universidade Federal do Maranhão, 650080-805 São Luís, MA, Brazil. nivaldopiorski@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-6279-107X>

RESUMO

A ictiofauna da Amazônia é uma das mais diversificadas do mundo, mas os peixes das bacias costeiras adjacentes do estado do Maranhão, no Nordeste do Brasil, ainda são pouco conhecidos. Utilizamos métodos filogeográficos, filogenia de comunidade e de diversidade beta filogenética para estudar a história biogeográfica de peixes das bacias costeiras do estado do Maranhão. Nós relatamos um total de 160 espécies de peixes das bacias da região do Maranhão, representando um aumento de 93% sobre os resultados de estudos anteriores. Todas as assembleias de espécies de peixes do Maranhão são polifiléticas, com apenas alguns supostos pares de espécies irmãs habitando a região. As divisões modernas das bacias hidrográficas do Maranhão não formam barreiras substanciais para a dispersão de espécies de peixes de água doce, e são mais efetivamente modeladas como ilhas biogeográficas do que como províncias biogeográficas. Em conjunto, esses resultados sugerem que a ictiofauna maranhense foi montada sob a influência de vários processos de evolução macroevolutiva (extinção, dispersão) e paisagística, durante o Mioceno e Plioceno, bem como pelas características ecológicas modernas da região. Os resultados indicam que as distintas condições geológicas e climáticas e a história do Nordeste do Brasil restringiram fortemente a formação de faunas aquáticas em bacias costeiras do estado do Maranhão.

Palavras-chave: Beta diversidade filogenética, Biodiversidade, Comunidade filogenética, Filogeografia, Paleogeografia

INTRODUÇÃO

Relativamente pouco se sabe sobre os peixes que habitam os rios costeiros do estado do Maranhão no nordeste do Brasil, o que se deve principalmente à falta de estudos taxonômicos e ecológicos na região (ver PIORSKI et al., 2007, 2017; BARROS et al., 2011; RAMOS et al., 2014). Sobre a sistemática, variação geográfica e biogeografia dos peixes desta região encontramos ainda menos informação publicada. Até o momento, nenhuma lista de espécies foi publicada individualmente para cada bacia da região do Maranhão, e a região é frequentemente tratada como uma única unidade geográfica (por exemplo, PIORSKI et al., 1998; ROSA, 2003; SOARES, 2005; BARROS et al., 2011; CARVALHO-COSTA et al., 2011). As bacias hidrográficas do Maranhão são às vezes combinadas com a bacia do Parnaíba (por exemplo, ROSA, 2003; RAMOS et al., 2014), que ocorre apenas parcialmente no Estado do Maranhão. A diversidade de peixes relatada anteriormente nos rios do Maranhão inclui 83 espécies em 65 gêneros, 31 famílias e 10 ordens (SOARES, 2005; BARROS et al., 2011).

Esse conhecimento escasso da ictiofauna do Maranhão é parcialmente, uma consequência do equívoco comum de que esta fauna é um subconjunto do baixo rio Amazonas ou dos rios das Guianas. Abell et al. (2008) contribuíram para esse equívoco circunscrevendo a região do Maranhão na ecorregião do Estuário do Amazonas e Drenagens Costeiras (número 323). Dependendo da abordagem utilizada, os rios da Amazônia Oriental fazem parte de uma ou mais áreas distintas de endemismo. Muitos estudos incluíram as bacias da Amazônia Oriental no restante da Amazônia (GÉRY, 1969; ABELL et al., 2008), ou com as bacias do Nordeste brasileiro (VARI, 1988). Enquanto, outros consideraram estas bacias como áreas independentes (LUNDBERG et al., 1998; HUBERT & RENNO, 2006; DAGOSTA & PINNA, 2017).

Géry (1969) relatou uma maior similaridade entre as ictiofaunas do Maranhão e da Amazônia, enquanto Vari (1988) considerou a ictiofauna maranhense um híbrido dos rios do Nordeste e São Francisco, separando-a do rio Amazonas. Lundberg et al. (1998) consideraram os rios do Maranhão uma área separada, nem Amazônia nem

Nordeste, mas uma área única, uma concepção seguida por Hubert & Renno (2006) e Dagosta & Pinna (2017), com algumas diferenças na extensão das áreas dessas regiões. No entanto, é necessário enfatizar que nenhum desses estudos reconheceu um número substancial de espécies presentes nos rios do Maranhão, sendo 66 o maior número de espécies registrado em Dagosta & Pinna (2017).

Os rios do estado do Maranhão percorrem uma ampla planície costeira de terras baixas, uma geografia que se acredita ter facilitado as trocas hidrológicas e faunísticas entre as várias bacias através da captura de tributários laterais e da anastomose das bocas dos rios (HUBER, 1998; WILKINSON et al., 2006). A captação do rio ou da cabeceira altera o fluxo de água de uma bacia para outra, expandindo a drenagem receptora e contraindo a drenagem doadora (CHRISTOFOLETTI, 1975; OLIVEIRA, 2010). Acredita-se que a captura de rios ajude a explicar a composição observada de espécies de peixes das bacias hidrográficas do Maranhão (Piorski, 2010; Abreu, 2013). Considera-se que este processo contínuo, perenemente ligando e separando porções de bacias hidrográficas adjacentes, aumente a diversidade biológica de organismos aquáticos obrigatórios, aumentando as taxas de dispersão e especiação, e reduzindo as taxas de extinção em algumas espécies (ALBERT & CRAMPTON, 2010; ALBERT & REIS, 2011). Evidências para a captura de rios do Maranhão incluem muitos cotovelos ou mudanças abruptas nos cursos dos rios (PIORSKI, 2010).

Acredita-se também que as mudanças eustáticas no nível do mar no quaternário tenham afetado a biogeografia e a biodiversidade das bacias hidrográficas que drenam a planície costeira do Maranhão. Sucessivas transgressões (avanços) e regressões (recuos) marinhas mudaram as linhas de costa e remodelaram as paisagens ribeirinhas (DIAS et al., 2014; HUBERT & RENNO, 2006; LOVEJOY et al., 2006). Grandes transgressões marinhas nas bacias sedimentares do Marajó e São Luís ocorreram no final do Mioceno e do Plioceno (11,6 – 2,6 Ma). Essas incursões marinhas transitórias resultaram em mares costeiros rasos conhecidos como Mar de Pirabas (SOARES JUNIOR et al., 2011) e no Golfão Maranhense (AB'SABER, 1960; PETRI & FÚLFARO, 1983), quando os níveis do mar subiram a 15 m acima do nível moderno, e as bocas de muitos rios costeiros estavam desconectadas. Em tempos de regressão marinha, como na Última Máxima Glacial (UMG) c. 26,5 - 20,0 ka (CLARK et al., 2009), os níveis do mar

estavam a até 122 m abaixo do nível moderno, e muitos rios da planície costeira do Maranhão estavam conectados em suas bocas (COSTA et al., 1997; PIORSKI, 2010).

Aqui nós fornecemos um estudo abrangente dos peixes das bacias costeiras do Estado do Maranhão, com o objetivo de entender como a evolução da paisagem e as conexões históricas entre os rios impulsionam a formação de assembleias regionais de espécies de peixes. Fornecemos a lista mais completa de espécies de peixes da região até o momento, comparamos a riqueza e composição de espécies entre bacias, estimamos a diversidade filogenética dessa fauna e descrevemos as semelhanças faunísticas desses rios com as da bacia amazônica. Nós relatamos um total de 160 espécies de peixes das bacias da região do Maranhão, representando 77 novos relatos de espécies ou um aumento de 93% em relação ao maior número relatado anteriormente. Concluimos que eventos geológicos passados e paisagens ecológicas atuais contribuem para os padrões modernos de distribuição de espécies de peixes nesta região.

MATERIAL E MÉTODOS

Composição da Ictiofauna

O levantamento da distribuição das espécies de peixes das bacias hidrográficas do estado do Maranhão (Figura 2.1) foi realizado, através do exame do material disponível na Coleção de Peixes da Universidade Federal do Maranhão (CPUFMA) e de dados disponibilizados através de artigos de revisão e de levantamento de espécies, atlas, livros e catálogos (REIS et al., 2003; SOARES, 2005; BUCKUP et al., 2007; LUCINDA et al., 2007; SOARES et al., 2009; MÉRONA et al., 2010; BARROS et al., 2011; LIMA & CAIRES, 2011; CLARO-GARCÍA & SHIBATTA, 2013; RAMOS et al., 2014; MELO et al., 2016; BARTOLETTE et al., 2017; DAGOSTA & PINNA, 2017; PIORSKI et al., 2017). Não foi possível fornecer estimativas da integridade da amostragem para esses registros de coleta, pois os dados necessários para a análise de rarefação não estão disponíveis.

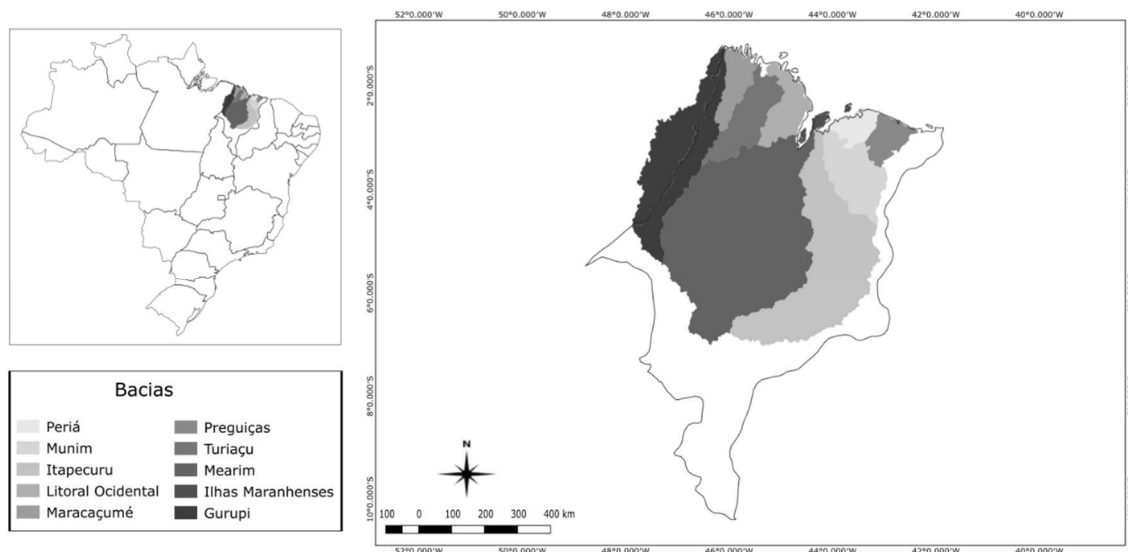


Figura 2.1. Bacias hidrográficas do Estado do Maranhão.

Estrutura filogenética de comunidade

Relações filogenéticas para todas as 160 espécies de peixes do Maranhão foram estimadas usando uma combinação de hipóteses filogenéticas disponíveis na literatura e seguindo o método proposto por Aquino & Colli (2017). A construção dessa relação seguiu três passos. 1) A filogenia proposta por Betancur-R et al. (2013) gerada a partir de 20 genes nucleares e um gene mtDNA (16S), foi utilizada como “esqueleto”. 2) Espécies encontradas no Maranhão, mas ausentes na árvore “esqueleto” foram adicionadas manualmente como politomias com os grupos mais próximos presentes. Filogenias publicadas foram usadas para estabelecer essas relações: Mirande (2010) para Characiformes; Bockmann (1998), de Pinna (1998), Albornoz (2006), Sullivan et al. (2006), Chiachio et al. (2008), Pereira (2008), Cramer et al. (2011) e Martins (2012) para Siluriformes; Hrbek et al. (2007) para Poeciliidae; Albert (2001), Lovejoy et al. (2010) e Tagliacollo et al. (2016) para Gymnotiformes; Ilves et al. (2018) para Cichlidae, e Nakatani et al. (2011), Betancur-R et al. (2013) e Chen et al. (2013) para todos os outros grupos. 3) Espécies que não estão presentes no maranhão foram excluídas usando o software Phylomatic versão 3, disponível online (<http://phylodiversity.net/phyloomatic/>).

A árvore resultante incluindo as 160 espécies de peixes do Maranhão apresenta os ramos todos do mesmo tamanho. A datação da árvore foi estimada através do algoritmo *Branch Length Adjustment* (BLADJ) no programa Phylocom 4.2 (WEBB et

al., 2008). A filogenia datada usada em todas as análises de filogenética de comunidade está representada na Figura 2.2 e no arquivo Nexus (Tabela 2.S1).

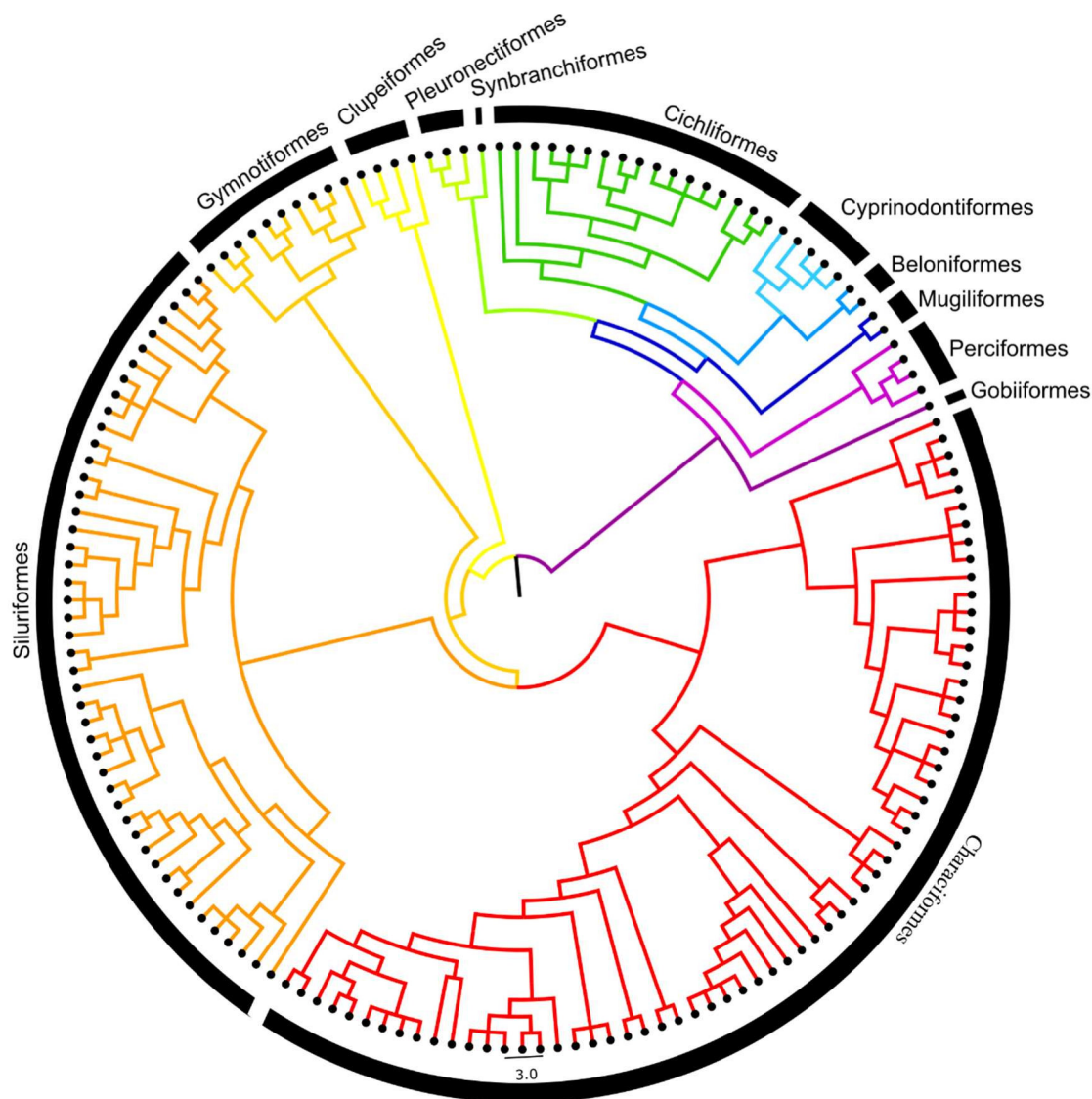


Figura 2.2. Hipótese filogenética gerada para as 160 espécies nas bacias do Maranhão.

Para complementar esta filogenia, em seguida construímos uma matriz de presença-ausência para todas as 160 espécies e cada bacia hidrográfica estudada para avaliar a diversidade filogenética usando o pacote *picante* 1.7 (KEMBEL et al., 2010) do R. Usamos os parâmetros de *Mean Pairwise Distance* (MPD) e *Mean Nearest Taxon Distance* (MNTD) para medir a estrutura filogenética das assembleias locais em cada bacia hidrográfica (WEBB et al., 2002). O MPD calcula as distâncias filogenéticas entre

todos os possíveis pares de espécies como uma estimativa da estrutura filogenética das assembleias de espécies. O MNTD calcula as distâncias entre cada espécie e seu vizinho mais próximo na mesma assembleia, capturando variações na ponta da filogenia (WEBB, 2000). Os valores de MPD e MNTD observados em cada assembleia são então comparados pelo teste z a uma amostra de 999 filogenias geradas aleatoriamente para avaliar se elas divergem significativamente do acaso. Pontuações maiores que 2,0 com valor de p do teste z $<0,05$ indicam dispersão filogenética, com maior distância filogenética entre as espécies do que o esperado. Valores menores que -2,0 com $p > 0,95$ indicam que as assembleias são agrupadas filogeneticamente; isto é, a distância filogenética entre eles é menor que a esperada em uma árvore gerada aleatoriamente. Valores entre -2,0 e 2,0 indicam aleatoriedade filogenética, ou seja, a distância entre espécies ocorre de forma aleatória (CAVENDER-BARES et al., 2004). Para reduzir o impacto do efeito de amostragem sobre os resultados, todas as análises foram realizadas usando o algoritmo de tamanho de efeito padronizado (SES) disponível no pacote picante (KEMBEL et al., 2010), através de 999 randomizações comparando as comunidades com um modelo nulo e aplicando um teste Z.

Nós também usamos o picante para calcular a riqueza de espécies (SR) e a diversidade filogenética de Faith (PD) (FAITH, 1992). O índice de SR é calculado a partir da soma da quantidade de espécies na área estudada sem levar em consideração nenhum outro índice, enquanto que o índice de PD é calculado a partir da soma dos comprimentos dos ramos da árvore para cada espécie presente na área e, portanto, fornecida em milhões de anos (Ma) (FAITH, 1992).

Nós usamos o índice PhyloSor, que quantifica a fração de comprimentos de ramificação compartilhada por sítio (BRYANT et al., 2008), para avaliar a filobetadiversidade entre assembleias. A filobetadiversidade foi calculada usando o pacote picante para medir o grau de espécies compartilhadas entre bacias. Este índice foi comparado com duas medidas de distância geográfica: distâncias euclidianas e de várzeas (por exemplo, ALBERT et al., 2011a). A filobetadiversidade entre cada par de bacias hidrográficas foi então comparada com medidas de distância geográfica entre essas bacias, euclidianas (linha reta) e talvezue (linha do vale), usando um teste de Mantel com 99.999 permutações no pacote ape 5.1 (PARADIS et al., 2004).

Reconstrução de paleodrenagens

Para entender a influência das alterações do nível do mar na distribuição das espécies de peixes de água doce nesta área, estimamos limites de paleodrenagens para o nível máximo e mínimo do mar ao longo dos últimos 10 Ma com base no resultado da análise de estrutura filogenética de comunidade. Para isto foram utilizadas informações topográficas e batimétricas extraídas de um modelo de elevação digital (DEM) GEBCO_2014 a uma resolução de 30 arco-segundo (c. 1 km; <http://www.gebco.net/>) no QGIS3.2.3 usando o método descrito por Thomaz et al. (2015).

Esta reconstrução de paleodrenagem mostrou que todas as nove bacias hidrográficas modernas do Maranhão formavam apenas três paleodrenagens na UMG quando o nível do mar estava 122 m abaixo do nível moderno e a maioria das áreas destas bacias estavam total ou parcialmente submersas quando o nível do mar estava 35 m acima do nível moderno há 5,5 Ma (HANSEN et al., 2013) (Figura 2.3), estes resultados mostram que as mudanças no nível do mar podem influenciar a distribuição das espécies nesta área assim como os limites das bacias. As três paleodrenagens identificadas para a UMG estão estruturadas da seguinte forma. Uma dessas paleodrenagens incluiu as áreas das modernas bacias do Gurupi, Maracaçumé e Turiaçu e parte da bacia do Litoral Ocidental. Uma segunda paleodrenagem foi formada pelas modernas bacias do Mearim, Itapecuru, Munim e parte das bacias do Litoral Ocidental e do Peria. Uma terceira paleodrenagem foi formada pela moderna bacia de Preguiças e parte da bacia do Peria.

Para evitar resultados tendenciosos devido ao baixo número de espécies, combinamos as bacias com baixo número de espécies com outras bacias na análise de estrutura filogenética de comunidade. Para isso foram utilizados dois critérios: 1) conexão das bocas na reconstrução da UMG e, 2) alta semelhança faunística (número de espécies compartilhadas) quando as bacias estão conectadas com mais de uma bacia na reconstrução da UMG. Assim, com base nesses critérios, a área denominada “Turiaçu” corresponde aqui às bacias combinadas do Turiaçu, Gurupi, Maracaçumé e Litoral Ocidental nas análises desenvolvidas neste trabalho.

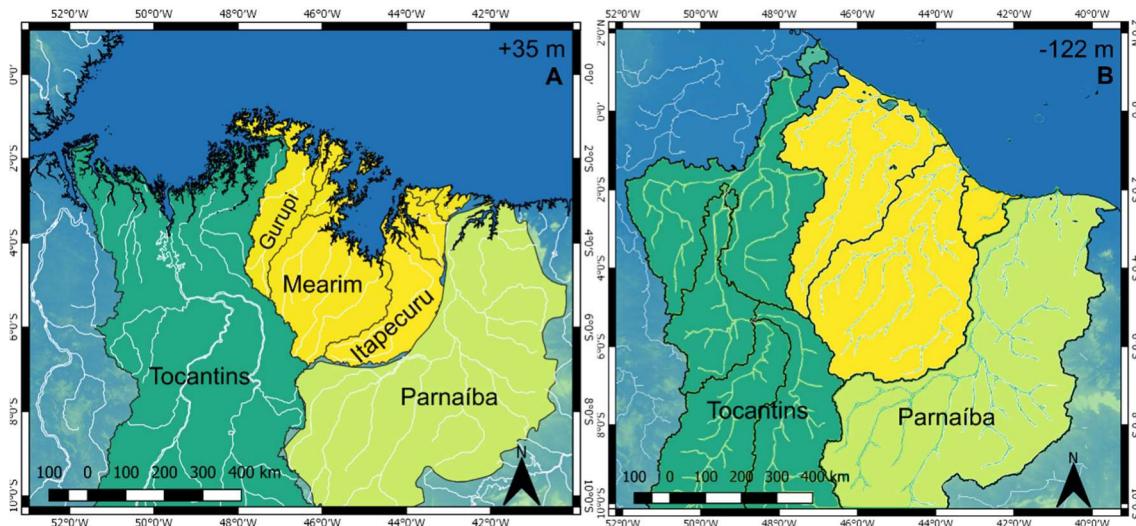


Fig. 2.3. Reconstrução da área de paleodrenagens do Maranhão. **a.** 35 m acima do nível moderno. **b.** 122 m abaixo do nível moderno. Note que todos os rios modernos fluíram através de três paleodrenagens na UMG (-122 m). Note que as semelhanças das faunas de peixes podem ser explicadas em parte pela conexão passada entre as bacias. Essas paleo-conexões também justificam como as bacias com baixa riqueza de espécies foram combinadas para as análises da biogeografia histórica.

RESULTADOS

Estrutura filogenética de comunidade

Nós identificamos a ocorrência de 160 espécies de peixes de água doce nas bacias hidrográficas do Maranhão, representando 12 ordens e 39 famílias (Tabela 2.S2). Isso aumenta a diversidade conhecida desta região em 77 espécies (~93%), oito famílias (~26%) e duas ordens (20%) sobre todos os estudos anteriores. Destas 160 espécies, 16 são consideradas endêmicas para esta região, às vezes compartilhadas com a bacia adjacente do Parnaíba, e uma espécie introduzida no Brasil, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) originalmente importada para fins comerciais (VICENTE et al., 2014) e provavelmente liberado após a reprodução em cativeiro. As ordens com o maior número de espécies são Characiformes e Siluriformes, com 65 e 46 registros, respectivamente. As famílias com o maior número de representantes são Characidae, Cichlidae e Loricariidae com 24, 17 e 15 espécies respectivamente (Tabela 2.1). A riqueza de espécies de peixes nas bacias hidrográficas do Maranhão é significativamente correlacionada com a área da bacia ($r^2 = 0,875$, $p = 0,007919$) e o valor do expoente espécies-área ($z = 0,43$) é classificado como “arquipelágico” por Rosenzweig (2004) (Figura 2.4).

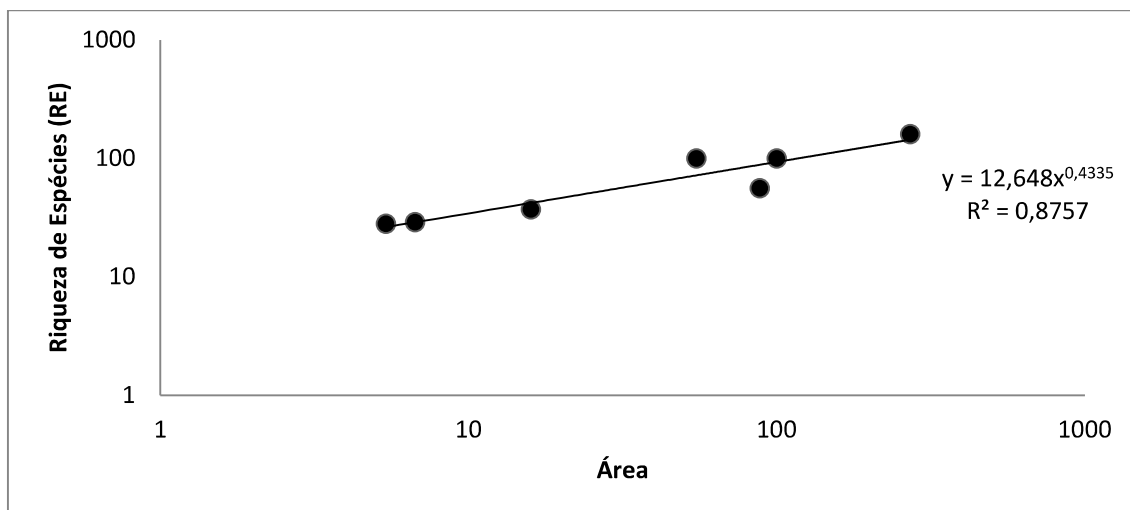


Figura 2.4. Relação espécie-área (SAR) para peixes de água doce das bacias do Maranhão. Dados para 160 espécies.

Os resultados das análises de MPD e MNTD para cada bacia não foram significativamente diferentes daqueles extraídos de uma filogenia aleatória (Tabela 2.2), indicando que a distância filogenética entre as espécies não é significativamente diferente do que seria esperado ao acaso. Isso não fornece evidência de que as assembleias sejam filogeneticamente agrupadas ou dispersas nas pontas da filogenia ou em toda a sua área.

Tabela 2.1. Resumo dos dados usados nas análises das bacias do Maranhão. Número de espécies de peixes, gêneros, famílias, extensão de área e categoria geográfica para cada bacia. O valor total para as categorias taxonômicas não corresponde ao somatório devido a sobreposição de composição nas bacias. 1 = ANA, 2015; 2 = NUGEO, 2016

Bacias	Categorias	Área (Km²)	Famílias	Gêneros	Espécies
Itapecuru	Terras baixas/Escudo brasileiro	54.979 ¹	32	78	100
Preguiças	Terras baixas	6.707 ²	17	25	29
Periá	Terras baixas	5.395 ²	17	28	28
Munim	Terras baixas	15.918 ²	19	35	37
Mearim	Terras baixas/Escudo brasileiro	100.126 ¹	31	70	100
Turiaçu	Terras baixas	88.099 ¹	26	47	56
Total		271.225	39	100	160

Na análise do PD, recuperamos recentes eventos de colonização e curtos tempos de diversificação. Tomados em conjunto com o índice recuperado de SR, isso sugere que as bacias de Itapecuru e Mearim sofreram eventos que levaram as espécies a

divergirem por mais tempo do que as outras bacias, 9,8 e 9,7 Ma, respectivamente (Tabela 2.2).

Tabela 2.2. Resumo dos índices comparando a riqueza de espécies e diversidade filogenética entre as bacias do Maranhão. Note que os resultados são consistentes com eventos de colonização recentes e curto tempo de diversificação. Valores de PD e riqueza de espécies para as bacias do Itapecuru e Mearim indicam eventos antigos. Todas as bacias mostraram ter a composição de suas espécies filogeneticamente aleatórias, o que indica que a distância filogenética entre clados (MPD) ou pares de espécies irmãs (MNTD) não é significativamente diferente do que seria esperado ao acaso.

		PD		ses.PD		ses.MPD		ses.MNTD
Bacias	SR	(Ma)	ses.PD	(p)	ses.MPD	(p)	ses.MNTD	(p)
Itapecuru	100	9,853	-0,264	0,391	-1,211	0,120	-0,394	0,340
Preguiças	29	4,624	1,369	0,899	2,135	0,995	1,166	0,872
Periá	28	4,228	0,412	0,666	0,666	0,726	0,461	0,672
Munim	37	4,295	-1,913	0,024	-3,363	0,001	-0,938	0,190
Mearim	100	9,711	-0,721	0,242	-2,309	0,016	0,157	0,563
Turiaçu	56	6,392	-0,365	0,360	-2,456	0,013	0,080	0,545

Os resultados da análise da filobetadiversidade (Tabela 2.3) e as outras medidas de distância geográfica entre bacias (Tabela 2.4), mostraram que os limites das bacias não constituem barreiras substanciais à dispersão e ao fluxo gênico, e que a distância geográfica não dificulta fortemente a dispersão em peixes de água doce desta região.

Tabela 2.3. Resumo dos índices de filobetadiversidade para as bacias do Maranhão.

Bacias	Itapecuru	Preguiças	Periá	Munim	Mearim
Itapecuru					
Preguiças	0,502				
Periá	0,546	0,697			
Munim	0,587	0,559	0,588		
Mearim	0,701	0,483	0,532	0,564	
Turiaçu	0,655	0,492	0,608	0,646	0,678

Tabela 2.4. Distâncias entre as bacias do Maranhão usando três métodos: filobetadiversidade (Phylosor), distância Euclidiana e distância de várzea (talvegue). Números abaixo da diagonal correspondem aos valores da estatística z e os números acima da diagonal, aos valores de p.

Distâncias	Phylosor	Euclidiana	Várzea
Phylosor	X	0,192	0,053
Euclidiana	2,077	X	0,461
Várzea	12,654	5,496	X

DISCUSSÃO

Composição da ictiofauna

Os números de espécies de peixes no Maranhão são substancialmente mais altos do que os relatados em estudos publicados anteriormente (PIORSKI et al., 1998; 2003; 2007; 2017; REIS et al., 2003; SOARES, 2005; BARROS et al., 2011). Este aumento no número de espécies é principalmente devido à incorporação dos dados disponíveis da CPUFMA. Entre as bacias exclusivas do estado do Maranhão, as bacias do Mearim e Itapecuru são as mais estudadas até hoje, principalmente por serem as maiores bacias e, portanto, terem maior importância econômica (SOARES, 2005; BARROS et al., 2011). Piorski et al. (1998) encontraram, para a região inferior da bacia do rio Itapecuru, 41 espécies pertencentes a 36 gêneros e 13 famílias, enquanto Barros et al. (2011) registraram 69 espécies, representando 65 gêneros, 29 famílias e 10 ordens, nos três setores da bacia. O maior número de espécies das ordens Characiformes, Siluriformes e Cichliformes corrobora a literatura existente, em que estes grupos são os mais diversos para a região e para bacias próximas, bem como para as famílias Characidae, Cichlidae e Loricariidae (PIORSKI et al., 1998; REIS et al., 2003; RAMOS et al., 2005, 2014; BUCKUP et al., 2007; BARROS et al., 2011).

No entanto, o número total de espécies identificadas para a região é maior do que os relatos recentes da literatura. Hubert & Renno (2006) incluíram 33 espécies de Characiformes para toda a região de endemismo Maranhão, que engloba os rios exclusivos do Maranhão e algumas bacias no estado do Pará. Em nossa lista registramos a ocorrência de 65 Characiformes, quase o dobro do número relatado anteriormente. Em um trabalho mais recente sobre a biogeografia de peixes neotropicais de água doce, em que algumas bacias do Maranhão foram consideradas, Dagosta & Pinna (2017) construíram o maior banco de dados sobre distribuição de espécies para a região amazônica, com aproximadamente 5.000 espécies. No entanto, e apesar dos esforços empreendidos pelos autores, eles não conseguiram obter muita informação sobre a distribuição de peixes nas bacias do Maranhão, agrupando a bacia de Gurupi com a bacia do Capim devido a uma lacuna de informação e considerando apenas as bacias do Mearim e Itapecuru para sua análise, alcançando um total de 66 espécies para a região.

Os resultados descritos acima demonstram que as bacias do Maranhão foram subamostradas ou mesmo desconsideradas em estudos anteriores sobre a fauna de peixes. Em vista disso, o presente estudo compreende o maior banco de dados já cadastrado para espécies de peixes de água doce das drenagens costeiras do Maranhão, com um total de 160 espécies.

Estrutura filogenética de comunidade

A análise da diversidade filogenética mostra que as bacias do Itapecuru e Mearim têm os maiores valores de SR e PD, o que é compatível com áreas que tenham experimentado eventos relacionados à diversificação de espécies (extinção e especiação) há mais tempo e apresentam a composição de espécies mais filogeneticamente distinta (WEBB et al., 2002). Por outro lado, as outras drenagens têm uma composição de espécies filogeneticamente mais próximas, característica de áreas recém-colonizadas ou que passaram por eventos mais recentes, com menos tempo para especiação (WIENS & DONOGHUE, 2004; PROCHES et al., 2006; DAVIES et al., 2007; PAVOINE & BONSALL, 2011; AQUINO & COLLI, 2017).

Isso também é evidência de que eventos históricos, como incursões marinhas no final do Mioceno e do Plioceno, podem ter deixado uma assinatura sobre a composição de espécies de peixes do Maranhão (LUNDBERG et al., 1998; SOARES JUNIOR et al., 2011; ALBERT et al., 2018). A formação da fauna presente no norte da América do Sul foi bastante afetada pelos eventos de incursão marinha (LÓPEZ-FERNANDEZ & ALBERT, 2011). O Estado do Maranhão foi fortemente afetado por incursões marítimas, uma vez que a maior parte de sua área está abaixo dos 300 m de altitude (ALBERT & REIS, 2011). Durante esses períodos, e devido à sua localização e tamanho, as bacias do Mearim e Itapecuru foram as menos afetadas na região, sendo mais protegidas pela distância geográfica e topografia das mudanças paleogeográficas que afetaram as outras bacias.

Segundo Hansen et al. (2013), as oscilações do nível do mar causadas pelos períodos glaciais promoveram um aumento de até 30 m acima do nível atual durante o Mioceno, cerca de 8 Ma, e influenciaram a região até o Pleistoceno Médio (~1 Ma), sendo as bacias do Maranhão diretamente afetadas por essas variações. Como todas estas bacias terminam no mar na paisagem moderna, e são fortemente influenciadas pela variação das

marés, elas experimentaram impactos consideráveis durante vários períodos de aumento do nível do mar, algumas com duração de até 800.000 anos (LUNDBERG et al., 1998; NORES, 2004). Além das incursões marinhas, dados geológicos (PETRI & FÚLFARO, 1983; COSTA et al., 1997) mostram que a reativação de falhas tectônicas durante o Mioceno e o Plioceno pode ter afetado os limites das bacias hidrográficas entre as bacias do Maranhão. Em conjunto, esses eventos climatológicos e geológicos podem ter resultado em trocas bióticas entre as diversas drenagens por dispersão ao longo da planície costeira e por trocas tributárias de cabeceiras, aumentando assim as semelhanças faunísticas entre algumas bacias.

De acordo com Hubert & Renno (2006) algumas espécies de peixes de água doce podem ter persistido em porções a montante das bacias do Parnaíba e Tocantins durante incursões marinhas a cerca de 5 Ma. Combinando essas informações com os valores de PD encontrados para as drenagens costeiras do Maranhão, propomos que essas áreas a montante possam ter servido como um refúgio filogenético, como foi proposto para outras regiões geograficamente circunscritas do norte da América do Sul (por exemplo, bacia de Maracaibo; ALBERT et al., 2006). Essas áreas a montante podem então ter servido como área de origem para a posterior formação das assembleias de espécies de peixes das terras baixas do Itapecuru e Mearim. A dispersão de espécies entre estas áreas após eventos de incursão marinha foi possivelmente auxiliada pela captura de rios e geodispersão. Esses eventos podem ter ocorrido entre as bacias do Parnaíba e Itapecuru, na região do Parque Estadual de Mirador, onde as duas bacias compartilham uma maior proximidade entre seus limites.

Outra possível área de captura de cabeceiras trans-bacias é a área entre Tocantins, Mearim e as nascentes de Gurupi e Turiaçu, em um paleodelta (~2,5 Ma) localizado próximo à cidade moderna de Tucuruí. Tal ligação entre essas bacias pode ter proporcionado tempo de conexão suficiente para promover um fluxo de espécies, mesmo após o surgimento inicial da Serra do Tiracambu a cerca de 5,3 Ma, o principal divisor dessas drenagens na paisagem moderna (COSTA et al., 1997; SOARES JUNIOR et al., 2011).

Biogeografia histórica

Em conjunto, as análises filogeográficas, filogenética de comunidade e de filobetadiversidade do presente estudo indicam a importância de eventos geológicos e flutuações do nível do mar durante o final do Mioceno e do Plioceno na formação das assembleias de espécies de peixes do Maranhão. Em contraste, as fronteiras modernas das bacias hidrográficas do Maranhão não parecem constituir barreiras substanciais à dispersão e ao fluxo gênico dos peixes de água doce da região. O expoente da relação espécie-área ($z = 0,43$) da região do Maranhão é consistente com a interpretação dessas bacias como um arquipélago biogeográfico, onde a riqueza de espécies é controlada por dispersão e extinção, e onde a especiação não contribui substancialmente para a formação de riqueza de espécies. Como resultado, as bacias do Maranhão são mais efetivamente modeladas como ilhas biogeográficas do que como províncias biogeográficas (ROSENZWEIG, 2003; ALBERT et al., 2011b).

Estes resultados também esclarecem as variações genéticas intra-específicas encontradas em certas espécies de peixes nesta área (PIORSKI, 2010; CARVALHO-COSTA et al., 2011; ABREU, 2013; LUZ et al., 2015). Nesses estudos, diferentes espécies compartilham haplótipos entre as bacias do Mearim, Itapecuru e Parnaíba, indicando dispersão e talvez eventos de geodispersão (HUBERT et al., 2007). Nos estudos que incluem sequências da bacia do Turiaçu, essas amostras formaram um clado separado, normalmente mais próximo dos peixes amazônicos do que dos peixes maranhenses (ABREU JMS, observação pessoal), um indicativo de eventos de vicariância (HUBERT et al., 2007). Além disso, análises mais específicas de grupos taxonômicos do rio Turiaçu indicam a ocorrência de novos táxons aparentemente únicos a essa drenagem (SARAIVA et al., in prep; GARAVELLO et al., in prep.). A reconstrução de paleodrenagens e o surgimento da Serra do Tiracambu (COSTA et al., 1997; SOARES JUNIOR et al., 2011) são uma explicação razoável para a separação da bacia do Turiaçu das demais bacias, promovendo o isolamento dessa área e a diferenciação da ictiofauna associada.

Dados geológicos disponíveis sugerem que os eventos durante o Mioceno e o Plioceno foram períodos importantes para a separação das bacias do Maranhão, Tocantins e Amazonas. Um evento importante foi o surgimento da Serra do Tiracambu, principal divisor entre as drenagens do Maranhão e Tocantins-Amazonas. Ao mesmo tempo, a bacia do Parnaíba foi exposta aos mesmos eventos que as bacias do Maranhão. Esses

eventos sugerem que a fauna regional é relativamente jovem e que as espécies podem ainda estar colonizando a área. A especiação entre as populações das diversas bacias pode ser influenciada pela configuração ecológica da região. A área do Maranhão exibe uma configuração ecológica singular, com uma história geológica e biótica única e distinta, e é mais do que apenas uma área de transição entre as áreas mais bem estudadas da Amazônia úmida e ecozonas áridas do Cerrado e Caatinga.

AGRADECIMENTOS

Este estudo foi desenvolvido com suporte da FAPEMA 011644/2016 para J.M.S.A., e FAPEMA 01490/16 para N.M.P.

REFERÊNCIAS

ABELL, R.; THIEME, M. L.; REVENGA, C.; BRYER, M.; KOTTELAT, M.; BOGUTSKAYA, N.; COAD, B.; MANDRAK, N.; BALDERAS, S. C.; BUSSING, W.; STIASSNY, M. L. J.; SKELTON, P.; ALLEN, G. R.; UNMACK, P.; NASEKA, A.; NG, R.; SINDORF, N.; ROBERTSON, J.; ARMIJO, E.; HIGGINS, J. V.; HEIBEL, T. J.; WIKRAMANAYAKE, E. Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. **BioScience**, v. 58, p. 403-414, 2008.

ABREU, J. M. S. **Variação geográfica em *Schizodon dissimilis* (Garman, 1890) e diversidade genética e filogeográfica do grupo *Schizodon fasciatus sensu lato* (Characiformes: Anostomidae).** Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Universidade Federal do Pará, Belém, 2013.

AB'SABER, A. N. Contribuição à geomorfologia do Estado do Maranhão. **Notícia Geomorfológica**, v. 3, n. 5, p. 35-45, 1960.

ALBERT, J. S. **Species diversity and phylogenetic systematics of American knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei).** Ann Arbor: Museum of Zoology, University of Michigan, (Miscellaneous Publications; No. 190), 2001.

ALBERT, J. S.; CARVALHO, T. P.; PETRY, P.; HOLDER, M. A.; MAXIME, E. L.; ESPINO, J.; CORAHUA, I.; QUISPE, R.; RENGIFO, B.; ORTEGA, H.; REIS, R. E. Aquatic biodiversity in the Amazon: Habitat specialization and geographic isolation promote species richness. **Animals**, v. 1, n. 4, p. 205-241, 2011a.

ALBERT, J. S.; CRAMPTON, W. G. R. The geography and ecology of diversification in Neotropical freshwaters. **Nature Education Knowledge**, v. 3, n. 10, p. 13-19, 2010.

ALBERT, J. S.; LOVEJOY, N. R.; CRAMPTON, W. G. R. Miocene tectonism and the separation of cis-and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. **J. South Am. Earth Sci**, v. 21, n. 1-2, p. 14-27, 2006.

ALBERT, J. S.; PETRY, P.; REIS, R. E. Major Biogeographic and Phylogenetic Patterns. In: Albert, J. S.; Reis, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 21-56. 2011b.

ALBERT, J. S.; REIS, R. E. Introduction to Neotropical Freshwaters. In: Albert, J. S.; Reis, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 3-19. 2011.

ALBERT, J. S.; VAL, P.; HOORN, C. The changing course of the Amazon River in the Neogene: Center stage for Neotropical diversification. **Neotropical Ichthyology**, v. 16, n. 3, e180033, 2018.

ALBORNOS, P. C. L. **Anatomia e relações filogenéticas da família Loricariidae (Ostariophysi: Siluriformes) com ênfase na subfamília Hypoptopomatinae**. Tese – Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2006.

AGÊNCIA NACIONAL DE ÁGUAS (BRASIL). **Conjuntura dos recursos hídricos no Brasil: regiões hidrográficas brasileiras** – Edição Especial. Brasília: ANA, 164 p. 2015.

AQUINO, P. P. U.; COLLI, G. R. Headwater captures and the phylogenetic structure of freshwater fish assemblages: a case study in central Brazil. **J Biogeogr**, v. 44, n. 1, p. 207-216, 2017.

BARTOLETTE, R.; VIEIRA, C. S.; SANTOS, J. F. L.; SANTOS, C. D. C.; LUDUVICE, J. S. V.; PASSOS, T. S.; D'AVILLA, T.; NASCIMENTO, B. O.; ERNESTO, D.; ARGOLO, F. H.; AGUIAR, A. J. M.; ARGOLO, F.; PEREIRA, M. S. A.; SANTOS, T. F.; BRITO, M. F. G. The ichthyofauna in the influence area of the Lajeado reservoir, Tocantins state, Brazil. **Check List**, v. 13, n. 3, p. 2156, 2017.

BARROS, M. C.; FRAGA, E. C.; BIRINDELLI, J. L. O. Fishes from the Itapecuru River basin, State of Maranhão, northeast Brazil. **Braz J Biol**. v. 71, n. 2, p. 375-380, 2011.

BETANCUR-R, R.; RICHARD, E.; BROUGHTON, WILEY, E. O.; CARPENTER, K.; LÓPEZ, J. A.; LI, C.; HOLCROFT, N. I.; ARCILA, D.; SANCANGCO, M.; CURETON, J. C.; ZHANG, F.; BUSER, T.; CAMPBELL, M. A.; BALLESTEROS, J. A.; ROA-VARON, A.; WILLIS, S.; BORDEN, W. C.; ROWLEY, T.; RENEAU, P. C.; HOUGH, D. J.; LU, G.; GRANDE, T.; ARRATIA, G.; ORTI, G. The tree of life and a new classification of bony fishes. **PLoS Curr Tree of Life**. p. 1-54, 2013.

BOCKMANN, F. A. **Análise filogenética da família Heptapteridae (Teleostei, Ostariophysi, Siluriformes) e redefinição de seus gêneros**. Tese (Doutorado) – Universidade de São Paulo, São Paulo, 1998.

BRYANT, J. A.; LAMANNA, C.; MORLON, H.; KERKHOFF, A. J.; ENQUIST, B. J.; GREEN, J. L. Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. Supplement 1, p. 11505-11511, 2008.

BUCKUP, P. A.; MENEZES, N. A.; GHAZZI, M. S. **Catálogo das Espécies de Peixes de Água Doce do Brasil**. Rio de Janeiro: Museu Nacional. 2007.

CARVALHO-COSTA, L. F.; PIORSKI, N. M.; WILLIS, S. C.; GALETTI, P. M.; ORTÍ, G. Molecular systematics of the neotropical shovelnose catfish genus *Pseudoplatystoma* Bleeker, 1862 based on nuclear and mtDNA markers. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 59, p. 177-194, 2011.

CAVENDER-BARES, J.; ACKERLY, D. D.; BAUM, D. A.; BAZZAZ, F. A. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. **The American Naturalist**, v. 163, n. 6, p. 823-843, 2004.

CHEN, W. J.; LAVOUÉ, S.; MAYDEN, R. L. Evolutionary origin and early biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Teleostei). **Evolution**, v. 67, n. 8, p. 2218-239, 2013.

CHIACHIO, M. C.; OLIVEIRA, C.; MONTOYA-BURGOS, J. I. Molecular systematic and historical biogeography of the armored Neotropical catfishes Hypoptopomatinae and Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae). **Mol Phylogenet Evol.**, v. 49, n. 2, p. 606-617, 2008.

CLARK, P. U.; DYKE, A. S.; SHAKUN, J. D.; CARLSON, A. E.; CLARK, J.; WOHLFARTH, B.; MITROVICA, J. X.; HOSTETLER, S. W.; MCCABE, A. M. The last glacial maximum. **Science**, v. 325, n. 5941, p. 710-714, 2009.

CLARO-GARCÍA, A.; SHIBATTA, O. A. Fish of streams from the upper River Tocantins basin, Brazil. **Check List**, v. 9, p. 28–33, 2013.

COSTA, J. B. S.; BEMERGUY, R. L.; HASUI, Y.; BORGES, M. D. S.; JÚNIOR, C. R. P. F.; BEZERRA, P. É. L.; COSTA, M. L. D.; FERNANDES, J. M. G. 1997. Neotectônica da região amazônica: aspectos tectônicos, geomorfológicos e deposicionais. **Geonomos**, v. 4, n. 2, p. 23-44, 1997.

CRAMER, C. A.; BONATTO, S. L.; REIS, R. E. Molecular phylogeny of the Neoplecostominae and Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) using multiple genes. **Mol Phylogenet Evol.**, v. 59, n. 1, p. 43-52, 2011.

CHRISTOFOLETTI, A. Capturas fluviais. In: **Enciclopédia Mirador Internacional**. São Paulo, vol. 5, p.2049-51. 1975..

DAGOSTA, F. C. P.; PINNA, M. Biogeography of Amazonian fishes: deconstructing river basins as biogeographic units. **Neotropical Ichthyology**, v. 15, n. 3, e170034, 2017.

DAVIES, R. G.; ORME, C. D. L.; WEBSTER, A. J.; JONES, K. E.; BLACKBURN, T. M.; GASTON, K. J. Environmental predictors of global parrot (Aves: Psittaciformes) species richness and phylogenetic diversity. **Global Ecol Biogeogr.**, v. 16, n. 2, p. 220-233, 2007.

DE PINNA, M. C. C. Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. In: MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. S.; LUCENA, C. A. S. (Eds.). **Phylogeny and classification of Neotropical fishes**. Porto Alegre: EDUPUCRS, p. 279-330. 1998.

DIAS, M. S.; OBERDORFF, T.; HUGUENY, B.; LEPRIEUR, F.; JÉZÉQUEL, C.; CORNU, J. F.; BROSSE, S.; GRENOUILLET, G.; TEDESCO, P. A. Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. **Ecology Letters**, v. 17, n. 9, p. 1130-1140, 2014.

FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biol Conserv.**, v. 61, n. 1, p. 1-10, 1992.

GÉRY, J. The freshwater fishes of South America. In: FITTKAU, E. J.; ILLIES, J.; KLINGE, H.; SCHWABE, G. H. (Eds.). **Biogeography and ecology in South America**. (Monographiae Biologicae, vol. 19). The Hague: Springer Netherlands, p. 828-848. 1969.

HANSEN, J.; SATO, M.; RUSSELL, G.; KHARECHA, P. Climate sensitivity, sea level and atmospheric carbon dioxide. **Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, v. 371, n. 2001, 20120294, 2013.

HRBEK, T.; SEEKINGER, J.; MEYER, A. A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes. **Mol Phylogenet Evol.**, v. 43, n. 3, p. 986-998, 2007.

HUBER, J. H. **Comparison of Old World and New World Tropical cyprinodonts**. Paris: Societe francais de d'Ichthyologie. 1998.

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**, v. 16, n. 10, p. 2115–2136, 2007.

HUBERT, N.; RENNO, J. F. Historical biogeography of South American freshwater fishes. **Journal of Biogeography**, v. 33, p. 1414-1436, 2006.

ILVES, K. L.; TORTI, D.; LÓPEZ-FERNÁNDEZ, H. Exon-based phylogenomics strengthens the phylogeny of Neotropical cichlids and identifies remaining conflicting clades (Cichliiformes: Cichlidae: Cichlinae). **Mol Phylogenet Evol.**, v. 118, p. 232-243, 2018.

KEMBEL, S. W.; COWAN, P. D.; HELMUS, M. R.; CORNWELL, W. K.; MORLON, H.; ACKERLY, D. D.; BLOMBERG, S. P.; WEBB, C. O. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, v. 26, n. 11, p. 1463-1464, 2010.

LIMA, F. C. T. D.; CAIRES, R. A. Peixes da Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins, bacias dos rios Tocantins e São Francisco, com observações sobre as implicações biogeográficas das "águas emendadas" dos rios Sapão e Galheiros. **Biota Neotropica**, v. 11, p. 231-250, 2011.

LÓPEZ-FERNÁNDEZ, H.; ALBERT, J. S. Paleogene radiations. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 105-117. 2011.

LOVEJOY, N. R.; ALBERT, J. S.; CRAMPTON, W. G. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 21, p. 5-13, 2006.

LOVEJOY, N. R.; LESTER, K.; CRAMPTON, W. G. R.; MARQUES, F. P. L.; ALBERT, J. S. Phylogeny, biogeography, and electric signal evolution of Neotropical knifefishes of the genus *Gymnotus* (Osteichthyes: Gymnotidae). **Mol Phylogenet Evol.**, v. 54, n. 1, p. 278-290, 2010.

LUCINDA, P. H. F.; FREITAS, I. S.; SOARES, A. B.; MARQUES, E. E.; AGOSTINHO, C. S.; OLIVEIRA, R. J. D. Fish, Lajeado reservoir, rio Tocantins drainage, state of Tocantins, Brazil. **Check List**, v. 3, p. 70–83, 2007.

LUNDBERG, J. G.; MARSHALL, L. G.; GUERRERO, J.; HORTON, B.; MALABARBA, M. C. S. L.; WESSELINGH, F. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American river. In: MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. S.; LUCENA, C. A. S. (Eds.). **Phylogeny and classification of Neotropical fishes**. Porto Alegre, RS: EDUPUCRS, p. 13-48. 1998.

LUZ, L. A.; REIS, L. L.; SAMPAIO, I.; BARROS, M. C.; FRAGA, E. Genetic differentiation in the populations of red piranha, *Pygocentrus nattereri* Kner (1860) (Characiformes: Serrasalminae), from the river basins of northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 75, 4, 838–845, 2015.

MARTINS, F. O. **Análise filogenética e revisão taxonômica de *Pseudotothyris* Britski & Garavello, 1984 (Loricariidae: Hypoptopomatinae)**. Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, São José do Rio Preto, 2012.

MELO, F. A. G.; BUCKUP, P. A.; RAMOS, T. P. A.; SOUZA, A. K. N.; SILVA, C. M. A.; COSTA, T. C.; TORRES, A. R. Fish fauna of the lower course of the Parnaíba river, northeastern Brazil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (N. Sér.)**, v. 38, p. 363-400, 2016.

MÉRONA, B. J. L.; JURAS, A. A.; SANTOS, G. M.; CINTRA, I. H. A. **Os peixes e a pesca no baixo Rio Tocantins: vinte anos depois da UHE Tucuruí**. Belém: Eletronorte. 2010.

MIRANDE, J. M. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): From characters to taxonomy. **Neotrop Ichthyol.**, v. 8, n. 3, p. 385-568, 2010.

NAKATANI, M.; MIYA, M.; MABUCHI, K.; SAITOH, K.; NISHIDA, M. Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaea origin and Mesozoic radiation. **BMC evolutionary biology**, v. 11, n. 1, p. 177, 2011.

NORES, M. The implications of Tertiary and Quaternary sea level rise events for avian distribution patterns in the lowlands of northern South America. **Global Ecol Biogeogr.**, v. 13, n. 2, p. 149-161, 2004.

NUGEO - Núcleo Geoambiental/Universidade Estadual do Maranhão. **Bacias hidrográficas e climatologia no Maranhão**. São Luís: UEMA; 2016.

OLIVEIRA, D. River capture as relief evolution evidences: a review. **Revista do Departamento de Geografia**, v. 20, p. 37-50, 2010.

PARADIS, E.; CLAUDE, J.; STRIMMER, K. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. **Bioinformatics**, v. 20, n. 2, p. 289-290, 2004.

PAVOINE, S.; BONSALL, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biol Rev.**, v. 86, n. 4, p. 792-812, 2011.

PEREIRA, E. H. L. Relações filogenéticas de Neoplecostominae Regan, 1904 (Siluriformes: Loricariidae). Tese (Doutorado) – Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2008.

PETRI, A. C.; FÚLFARO, V. J. **Geologia do Brasil**. São Paulo: Editora da Universidade Federal de São Paulo. 1983.

PIORSKI, N. M. **Diversidade genética e filogeográfica das espécies *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) e *Prochilodus lacustris* Steindachner, 1907 no Nordeste do Brasil**. Tese (Doutorado em Genética e Evolução) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos 2010.

PIORSKI, N. M.; CASTRO, A. C. L.; PEREIRA, L. G.; MUNIZ, M. E. L. Ictiofauna do trecho inferior do rio Itapecuru, Nordeste do Brasil. **Boletim do Laboratório de Hidrobiologia**, v. 11, p. 15-24, 1998.

PIORSKI, N. M.; CASTRO, A. C. L.; PINHEIRO, C. U. B. A prática da pesca entre os grupos indígenas das bacias dos rios Pindaré e Turiaçu, no Estado do Maranhão, Nordeste do Brasil. **Boletim Do Laboratório de Hidrobiologia**, v. 16, p. 67-74, 2003.

PIORSKI, N. M.; CASTRO, A. C. L.; SOUSA NETO, A. M. Peixes do cerrado da região sul maranhense. In: BARRETO, L, N. (Ed.). **Cerrado Norte do Brasil**. São Luís: USEB, p. 177-212. 2007.

PIORSKI, N. M.; FERREIRA, B. R. A.; GUIMARÃES, E. C.; OTTONI, F. P.; NUNES, J. L. S.; BRITO, P. S. **Peixes do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses**. São Luis: Café & Lápis/Edufma. 2017.

PROCHES, S.; WILSON, J. R. U.; COWLING, R. M. How much evolutionary history in a 10x10m plot? **Proc. R Soc B.**, v. 273, n. 1590, p. 1143-48, 2006.

RAMOS, R. T. C.; RAMOS, T. P. A.; ROSA, R. S.; BELTRÃO, G. B. M.; GROTH, F. Diversidade de Peixes (Ictiofauna) da bacia do rio Curimataú, Paraíba. In: ARAUJO, F. S.; RODAL, M. J. N.; BARBOSA, M. R. V. (Eds.). **Análise das variações da biodiversidade do bioma caatinga: suporte das estratégias regionais de conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, p. 291-318. 2005.

RAMOS, T. P. A.; RAMOS, R. T. C.; RAMOS, S. A. Q. A. Ichthyofauna of the Parnaíba River basin, northeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 14, p. 1–8, 2014.

REIS, R. E.; KULLANDER, S. O.; FERRARIS, J.; CARL, J. **Check List of the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre: EDIPUCRS. 2003.

ROSA, R.; MENEZES, N. A.; BRITSKI, H. A.; COSTA, W. J. E. M.; GROTH, F. Diversidade e conservação dos peixes da Caatinga. In: SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M.; FONSECA, M. T.; LINS, L. V. (Eds.). **Biodiversidade da caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, p. 135-81. 2003.

ROSENZWEIG, M. L. Reconciliation ecology and the future of species diversity. **Oryx**, v. 37, n. 2, p. 194-205, 2003.

ROSENZWEIG, M. L. Applying species-area relationships to the conservation of species diversity. In: LOMOLINO, M. V.; HEANY, L. R. (Eds.). **Frontiers of Biogeography. New Directions in the Geography of Nature**. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc, p. 325-343. 2004.

SOARES, A. B.; PELICICE, F. M.; LUCINDA, P. H. F.; AKAMA, A.; AGOSTINHO, C. S. Diversidade de peixes na área de influência da barragem de Peixe Angical, antes e após a formação do reservatório. In: AGOSTINHO, C. S.; PELICICE, F. M.; MARQUES, E. E. (Eds.). **Reservatório de Peixe Angical: bases ecológicas para o manejo da ictiofauna**. São Carlos: RiMa, p. 15–27. 2009.

SOARES, E. C. **Peixes do Mearim**. São Luís: Instituto GEIA. 2005.

SOARES JÚNIOR AV, HASUI Y, COSTA JBS, MACHADO FB. Evolução do rifteamento e paleogeografia da margem atlântica equatorial do Brasil: Triássico ao Holoceno. **Geociências**, v. 30, n. 4, p. 669-692, 2011.

SULLIVAN, J. P.; LUNDBERG, J. G.; HARDMAN, M. A phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei: Siluriformes) using rag1 and rag2 nuclear gene sequences. **Mol Phylogenet Evol.**, v. 41, n. 3, p. 636-662, 2006.

TAGLIACOLLO, V. A.; BERNT, M. J.; CRAIG, J. M.; OLIVIERA, C.; ALBERT, J. S. Model-based Total Evidence phylogeny of Neotropical electric knifefishes (Teleostei, Gymnotiformes). **Mol Phylogenet Evol.**, v. 95, p. 20-33, 2016.

THOMAZ, A. T.; MALABARBA, L. R.; BONATTO, S. L.; KNOWLES, L. L. 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**, v. 42, n. 12, p. 2389-2401, 2015.

VARI, R. P. The Curimatidae, lowland neotropical fish family (Pisces: Characiformes); distribution, endemism and phylogenetic biogeography. In: VANZOLINI, P. E.; HEYER, W. R. (Eds.) **Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, p. 343-377. 1988.

VICENTE, I. S. T.; ELIAS, F.; FONSECA-ALVES, C. E. Perspectivas da produção de tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus*) no Brasil. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 37, p. 392-398, 2014.

WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145-155, 2000.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. W. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. **Bioinformatics**, v. 24, n. 18, p. 2098-2100, 2008.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPEEK, M. A.; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and community ecology. **Annu Rev Ecol Syst.**, v. 33, n. 1, p. 475-505, 2002.

WIENS, J. J.; DONOGHUE, M. J. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in ecology & evolution**, v. 19, n. 12, p. 639-644, 2004.

WILKINSON, M. J.; MARSHALL, L. G.; LUNDBERG, J. G. River behavior on megafans and potential influences on diversification and distribution of aquatic organisms. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 21, n. 1-2, p. 151-172, 2006.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 2.S1. Arquivo Nexus para a hipótese filogenética da Figura 2.2.

```
((((((((((Boulengerella_cuvieri:0.070178,((Acestorhynchus_falcatus:0.099046,Acestrorhynchus_heterolepis:0.099046,Acestrorhynchus_lacustris:0.099046),(Cynodon_gibbus:0.066646))))),(((Hemiodus_argenteus:0.058126,Hemiodus_microlepis:0.058126,Hemiodus_parnaguae:0.058126,Hemiodus_unimaculatus:0.058126),(Caenotropus_labyrinthicus:0.062796,(((Leporinus_affinis:0.058234,Leporinus_friderici:0.058234,Leporinus_piau:0.058234),(Schizodon_dissimilis:0.058234,Schizodon_vittatus:0.058234)):0.046810),((Prochilodus_brevis:0.031239,Prochilodus_lacustris:0.031239,Prochilodus_nigricans:0.031239):0.040580),(Curimatella_dorsalis:0.099662,(Curimata_cyprinoides:0.099662,Curimata_macrops:0.099662,Curimata_roseni:0.099662),(Steindachnerina_notonota:0.099662,(Psectrogaster_falcata:0.099662,Psectrogaster_rhomboides:0.099662):0.000000):0.015533):0.000000):0.012576):0.007738):0.006695):0.013766)),((Elachocharax_pulcher:0.126262,(Characidium_bimaculatum:0.126262,Characidium_fasciatum:0.126262,Characidium_zebra:0.126262):0.000000),(((Hoplias_malabaricus:0.143280,(Nannostomus_beckfordi:0.153082,Nannostomus_unifasciatus:0.153082):0.007665):0.006118),(Gasteropelecus_sternicla:0.101698,(((Metynnis_lippincottianus:0.058834,(Myloplus_torquatus:0.049121,(Mylossoma_unimaculatum:0.049121,(Pygocentrus_nattereri:0.049121,(Serrasalmus_brandtii:0.049121,Serrasalmus_eigenmanni:0.049121,Serrasalmus_marginatus:0.049121,Serrasalmus_rhombeus:0.049121))))):0.000000):0.001194):0.006695):0.012576):0.007738),(((Ctenobrycon_hauxwellianus:0.037075,Ctenobrycon_spilurus:0.037075),(Triportheus_angulatus:0.080209,Triportheus_signatus:0.080209)),(((Bryconops_affinis:0.058834,Bryconops_caudomaculatus:0.058834,Bryconops_melanurus:0.058834):0.000000):0.022808),(((Phenacogaster_pectinata:0.058834,((Charax_gibbosus:0.037075,Charax_leticiae:0.037075),(Roeboides_affinis:0.037075,Roeboides_margaretae:0.037075,Roeboides_sazimai:0.037075):0.000000):0.010527):0.020104),((((Tetragonopterus_chalceus:0.080209):0.008804):0.019578),(Poptella_compressa:0.058834),(((Moenkhausia_cotinho:0.058834,Moenkhausia_intermedia:0.058834,Moenkhausia_oligolepis:0.058834,Moenkhausia_sanctaeofilomenae:0.058834):0.026691),(Hemigrammus_ocellifer:0.058834,Hemigrammus_rodwayi:0.058834),Hyphessobrycon_bentosi:0.038261)),(Astyanax_bimaculatus:0.038261,Astyanax_fasciatus:0.038261):0.063115):0.033738):0.008804):0.022808):0.010527):0.020104):0.019578):0.016092):0.013766):0.063115))))):0.033738),(((Hoplerythrinus_unitaeniatus:0.195907,(((Callichthys_callichthys:0.108563,(Megalechis_thoracata:0.013717,(Corydoras_julii:0.077776,Corydoras_splendens:0.077776,Corydoras_vittatus:0.077776):0.054046):0.091221)),((Rineloricaria_lanceolata:0.117944,((Loricariichthys_acutus:0.117944,Loricariichthys_nudirostris:0.117944),(Limatulichthys_griseus:0.117944,(Hemiodontichthys_acipenserinus:0.117944,(Loricaria_cataphracta:0.117944,Loricaria_parnahybae:0.117944))))),((Ancistrus_dolichopterus:0.117944,Ancistrus_multispinis:0.117944),(Leporacanthicus_galaxias:0.117944,(Hypostomus_johnii:0.117944,Hypostomus_plecostomus:0.117944),(Pterygoplichthys_lituratus:0.117944,Pterygoplichthys_punctatus:0.117944))),((Hypoptopoma_incognitum:0.117944))))),(((Aspredinichthys_tibicen:0.074614,Aspredo_aspredo:0.086807):0.048851):0.096339,(((Trachelyopterus_galeatus:0.047480,(Ageneiosus_inermis:0.051030,Ageneiosus_ucayalensis:0.051030,Ageneiosus_vittatus:0.051030):0.000000),(Auchenipterus_menezesi:0.047480,Auchenipterus_nuchalis:0.047480):0.000000),(Pseudauchenipterus_nodosus:0.047480):0.000000),(Tatia_boemia:0.047480)),(Hassar_af
```

finis:0.047480,Platydoras_brachylecis:0.051030):0.010717))),((Amphiarius_rugispinis:
 0.035372,Sciades_couma:0.035372):0.019316):0.058497),((Hemisorubim_platyrrhinos:
 0.042079,(Pimelodus_albofasciatus:0.042079,Pimelodus_blochii:0.042079,Pimelodus_
 ornatus:0.042079):0.000000,(Pseudoplatystoma_fasciatum:0.042079),(Sorubim_lima:0.
 042079):0.015312),(Imparfinis_stictonotus:0.063797,(Mastiglanis_asopos:0.063797,(R
 hamdia_quelen:0.063797,(Pimelodella_cristata:0.063797,Pimelodella_parnahybae:0.06
 3797):0.000000))))):0.039738):0.021713):0.027226):0.036221)),(((Electrophorus_electric
 us:0.094275,(Gymnotus_carapo:0.075998,Gymnotus_capanema:0.075998):0.000000),((
 Brachyhypopomus_pinnicaudatus:0.075998,(Rhamphichthys_atlanticus:0.043506,Rha
 mphichthys_rostratus:0.043506):0.000000),((Sternopygus_macrurus:0.061046,(Eigenm
 annia_limbata:0.090943,Eigenmannia_virescens:0.090943):0.000000),Apteronotus_albi
 frons:0.106550):0.006707):0.004934):0.008189):0.070411):0.234466,((((Anchovia_suri
 namensis:0.170101),Anchoviella_lepidentostole:0.170101),Lycengraulis_batesii:0.0445
 59),Pterengraulis_atherinoides:0.044559):0.297522):0.043916,((((((Achirus_achirus:0.0
 44487,Achirus_lineatus:0.044487):0.000000,Apionichthys_dumerili:0.058609):0.17268
 0,Synbranchus_marmoratus:0.132378):0.010321,(((Oreochromis_niloticus:0.011274,(C
 ichla_ocellaris:0.021872,(((Geophagus_brasiliensis:0.047397,(Geophagus_altifrons:0.0
 47397,Geophagus_parnaibae:0.047397,Geophagus_surinamensis:0.047397):0.000000),
 ((Satanoperca_jurupari:0.021661,(Apistogramma_eunotus:0.047397,Apistogramma_pia
 uiensis:0.047397):0.000000),(Crenicichla_labrina:0.047397,Crenicichla_lepidota:0.047
 397,Crenicichla_marmorata:0.047397,Crenicichla_brasiliensis:0.047397,Crenicichla_re
 ticulata:0.047397):0.060583):0.007030),(Aequidens_tetramerus:0.062316,(Cichlasoma
 _orientale:0.021872,Cichlasoma_zarskei:0.021872):0.000000):0.000000):0.018763):0.0
 28915):0.048736,((Anablepsoides_urophthalmus:0.157389,((Pamphorichthys_araguaiens
 is:0.029803),(Poecilia_branneri:0.029803,Poecilia_sarrafae:0.029803,Poecilia_vivipara:
 0.029803):0.008382):0.080764):0.135763,(Strongylura_marina:0.106550,Potamorhaph
 is_guianensis:0.160971)):0.037402):0.005725,(Mugil_curema:0.036680,Mugil_incilis:0.
 036680):0.123796):0.028237):0.006497,(Centropomus_parallelus:0.027854,((Pachypo
 ps_fourcroi:0.018089,Polydactylus_virginicus:0.001148):0.008514,Plagioscion_squam
 osissimus:0.028576):0.001078):0.097965):0.015826,Awaous_tajasica:0.461626):0.4069
 71):0.929631);

Tabela 2.S2. Lista de espécies de peixes presentes nas bacias hidrográficas do Maranhão. Ita = Itapecuru; Pre = Preguiças; Per = Peria; Mun = Munim; Mea = Mearim; Oci = Lit. Ocidental; Mar = Maracaçumé; Tur = Turiaçu; Gur = Gurupi. * = Endêmica; + = Introduzida.

Espécies		Bacias hidrográficas
Clupeiformes		
Engraulidae		
<i>Anchovia surinamensis</i> (Bleeker, 1865)		Ita, Mea, Tur
<i>Anchoiella lepidentostole</i> (Fowler, 1911)		Ita
<i>Lycengraulis batesii</i> (Günther, 1868)		Per, Mea
<i>Pterengraulis atherinoides</i> (Linnaeus, 1766)		Ita
Characiformes		
Crenuchidae		
<i>Characidium bimaculatum</i> Fowler, 1941		Ita
<i>Characidium fasciatum</i> Reinhardt, 1867		Ita
<i>Characidium zebra</i> Eigenmann, 1909		Ita, Mea
<i>Elachocharax pulcher</i> Myers, 1927		Mea
Erythrinidae		
<i>Hoplerethrinus unitaeniatus</i> (Spix, Agassiz, 1829)		Ita, Pre, Per, Mea, Gur
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)		Ita, Pre, Per, Mun, Mea, Oci, Tur, Gur
Cynodontidae		
<i>Cynodon gibbus</i> (Spix, Agassiz, 1829)		Ita, Mun, Mea
Serrasalimidae		
<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope, 1870)		Ita, Pre, Per, Mun, Mea, Tur
<i>Myloplus torquatus</i> (Kner, 1858)		Tur
<i>Mylossoma unimaculatum</i> (Steindachner 1908)		Ita
<i>Pygocentrus nattereri</i> Kner, 1858		Ita, Mun, Mea, Tur
<i>Serrasalmus brandtii</i> Lütken, 1875		Mea, Oci, Tur
<i>Serrasalmus eigenmanni</i> Norman, 1929		Mea

Serrasalmus marginatus Valenciennes, 1837
Serrasalmus rhombeus (Linnaeus, 1766)
Hemiodontidae
Hemiodus argenteus Pellegrin, 1909
Hemiodus microlepis Kner, 1858
Hemiodus parnaguae Eigenmann, Henn, 1916 *
Hemiodus unimaculatus (Bloch, 1794)
Anostomidae
Leporinus affinis (Günther, 1864)
Leporinus friderici (Bloch, 1794)
Leporinus piau Fowler, 1941
Schizodon dissimilis (Garman, 1890) *
Schizodon vittatus (Valenciennes, 1850)
Chiolodontidae
Caenotropus labyrinthicus (Kner, 1858)
Curimatidae
Curimata cyprinoides (Linnaeus, 1766)
Curimata macrops Eigenmann, Eigenmann, 1889 *
Curimata roseni Vari, 1989
Curimatella dorsalis (Eigenmann, Eigenmann, 1889)
Psectrogaster falcata (Eigenmann, Eigenmann, 1889)
Psectrogaster rhomboides Eigenmann, Eigenmann, 1889
Steindachnerina notonota (Miranda Ribeiro, 1937)
Prochilodontidae
Prochilodus brevis Steindachner, 1875
Prochilodus lacustris Steindachner, 1907 *
Prochilodus nigricans Spix, Agassiz, 1829
Lebiasinidae

Mun
Ita, Per, Mea, Tur

Ita
Mun, Mea
Ita, Mea, Tur
Mea

Ita
Ita, Per, Mun, Mea, Mar

Ita
Ita, Mun, Mea, Tur
Mea

Gur

Ita, Mea, Tur
Ita, Mun, Mea, Tur
Mea
Ita, Mun, Mea, Gur
Mea
Ita, Mea
Ita, Per, Mun, Mea
Mea
Ita, Mun, Mea
Ita, Mea, Oci, Tur

<i>Nannostomus beckfordi</i> Günter, 1872	
<i>Nannostomus unifasciatus</i> Steindachner, 1876	Ita, Pre, Per, Mun, Mea, Mar
Ctenoluciidae	Mea
<i>Boulengerella cuvieri</i> (Spix, Agassiz, 1829)	Tur
Acestrorhynchidae	
<i>Acestrorhynchus falcatus</i> (Bloch, 1794)	Ita, Pre, Per, Mea
<i>Acestrorhynchus heterolepis</i> (Cope, 1878)	Tur
<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	Ita, Mea, Tur
Characidae	
<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus, 1758)	Ita, Pre, Per, Mun, Mea, Oci, Mar, Tur
<i>Astyanax fasciatus</i> Curvier, 1819	Ita
<i>Bryconops affinis</i> (Günther, 1864)	Pre, Per
<i>Bryconops caudomaculatus</i> (Günther, 1864)	Ita
<i>Bryconops melanurus</i> (Bloch, 1794)	Pre
<i>Charax gibbosus</i> (Linnaeus, 1758)	Mun
<i>Charax leticiae</i> Lucena, 1987	Ita, Mun, Tur
<i>Ctenobrycon hauxwellianus</i> (Cope, 1870)	Mea, Mar
<i>Ctenobrycon spilurus</i> (Valenciennes, 1850)	Mea
<i>Hemigrammus ocellifer</i> (Steindachner, 1882)	Mea
<i>Hemigrammus rodwayi</i> Durbin, 1909	Mea, Mar, Gur
<i>Hyphessobrycon bentosi</i> Durbin, 1908	Pre, Per
<i>Moenkhausia cotinho</i> Eigenmann, 1908	Pre
<i>Moenkhausia intermedia</i> Eigenmann, 1908	Mea
<i>Moenkhausia oligolepis</i> (Günther, 1864)	Ita, Pre, Mun, Mea, Gur
<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i> (Steindachner, 1907)	Ita, Gur
<i>Phenacogaster pectinata</i> (Cope, 1870)	Mea, Mar
<i>Poptella compressa</i> (Günther, 1864)	Ita, Pre, Mun, Mea, Mar, Gur
<i>Roeboides affinis</i> (Günther, 1868)	Mea

- Roeboides margaretae* Lucena, 2003 *
- Roeboides sazimai* Lucena, 2007
- Tetragonopterus chalcus* Spix, Agassiz, 1829
- Triportheus angulatus* (Spix, Agassiz, 1829)
- Triportheus signatus* (Garman, 1890)
- Gasteropelecidae**
- Gasteropelecus sternicla* (Linnaeus, 1758)
- Siluriformes**
- Callichthyidae**
- Callichthys callichthys* (Linnaeus, 1758)
- Corydoras julii* Steindachner, 1906
- Corydoras splendens* (Castelnau, 1855)
- Corydoras vittatus* Nijssen, 1971 *
- Megalechis thoracata* (Valenciennes, 1840)
- Loricariidae**
- Ancistrus dolichopterus* Kner, 1854
- Ancistrus multispinis* (Regan, 1912)
- Hemiodontichthys acipenserinus* (Kner, 1853)
- Hypoptopoma incognitum* Aquino, Schaefer, 2010
- Hypostomus johnii* (Steindachner, 1877) *
- Hypostomus plecostomus* (Linnaeus, 1758)
- Leporacanthicus galaxias* Isbrucker, Nijssen, 1989
- Limatulichthys griseus* (Eigenmann, 1909)
- Loricaria cataphracta* Linnaeus, 1758
- Loricaria parnabyae* Steindachner, 1907
- Loricariichthys acutus* (Valenciennes, 1840)
- Loricariichthys nudirostris* (Kner, 1853)
- Pterygoplichthys lituratus* (Kner, 1854)

Ita, Mea
Ita, Mun, Mea
Tur
Mea, Tur
Ita, Mea, Tur
Mea, Mar
Ita, Pre, Mun, Mea, Tur
Ita
Mea
Ita
Ita, Tur, Gur
Ita
Ita
Ita, Mun, Tur
Mea
Per
Ita, Mun, Mea, Tur
Mea
Ita
Ita, Per, Mea, Tur
Ita
Ita, Mea
Ita, Mea, Tur
Mea

Pterygoplichthys punctatus (Kner, 1854)

Rineloricaria lanceolata (Günther, 1868)

Aspredinidae

Aspredinichthys tibicen (Valenciennes, 1840)

Aspredo aspredo (Linnaeus, 1758)

Doradidae

Hassar affinis (Steindachner, 1881) *

Platydoras brachylecis Piorski, Garavello, Arce H., Sabaj Pérez, 2008 *

Auchenipteridae

Ageniosus inermis (Linnaeus, 1766)

Ageniosus vittatus Steindachner, 1908

Ageniosus ucayalensis Castelnau, 1855

Auchenipterus menezesi Ferraris, Vari, 1999 *

Auchenipterus nuchalis (Spix, Agassiz, 1829)

Pseudoauchenipterus nodosus (Bloch, 1794)

Tatia intermedia (Steindachner, 1877)

Trachelyopterus galeatus (Linnaeus, 1766)

Heptapteridae

Imparfinis stictonotus (Fowler, 1940)

Mastiglanis asopos Bockmann, 1994

Pimelodella cristata (Müller, Troschel 1849)

Pimelodella paraguayae Fowler, 1941 *

Rhamdia quelen (Quoy, Gaimard, 1824)

Pimelodidae

Hemisorubim platyrhynchos (Valenciennes, 1840)

Pimelodus albofasciatus Mees, 1974

Pimelodus blochii Valenciennes, 1840

Pimelodus ornatus Kner, 1858

Ita, Mea

Mea

Ita

Ita

Ita, Mun, Mea, Tur

Ita, Mun, Mea, Tur

Ita

Ita, Mea

Ita, Mea

Ita, Mea

Mea, Tur

Ita, Mea, Tur

Ita

Ita, Pre, Per, Mun, Mea, Oci, Tur, Gur

Mea

Mea

Ita, Per, Mun, Mea, Tur

Ita, Per, Mun, Mea

Ita, Mea

Ita, Mun, Mea

Ita, Tur

Ita, Mea, Tur

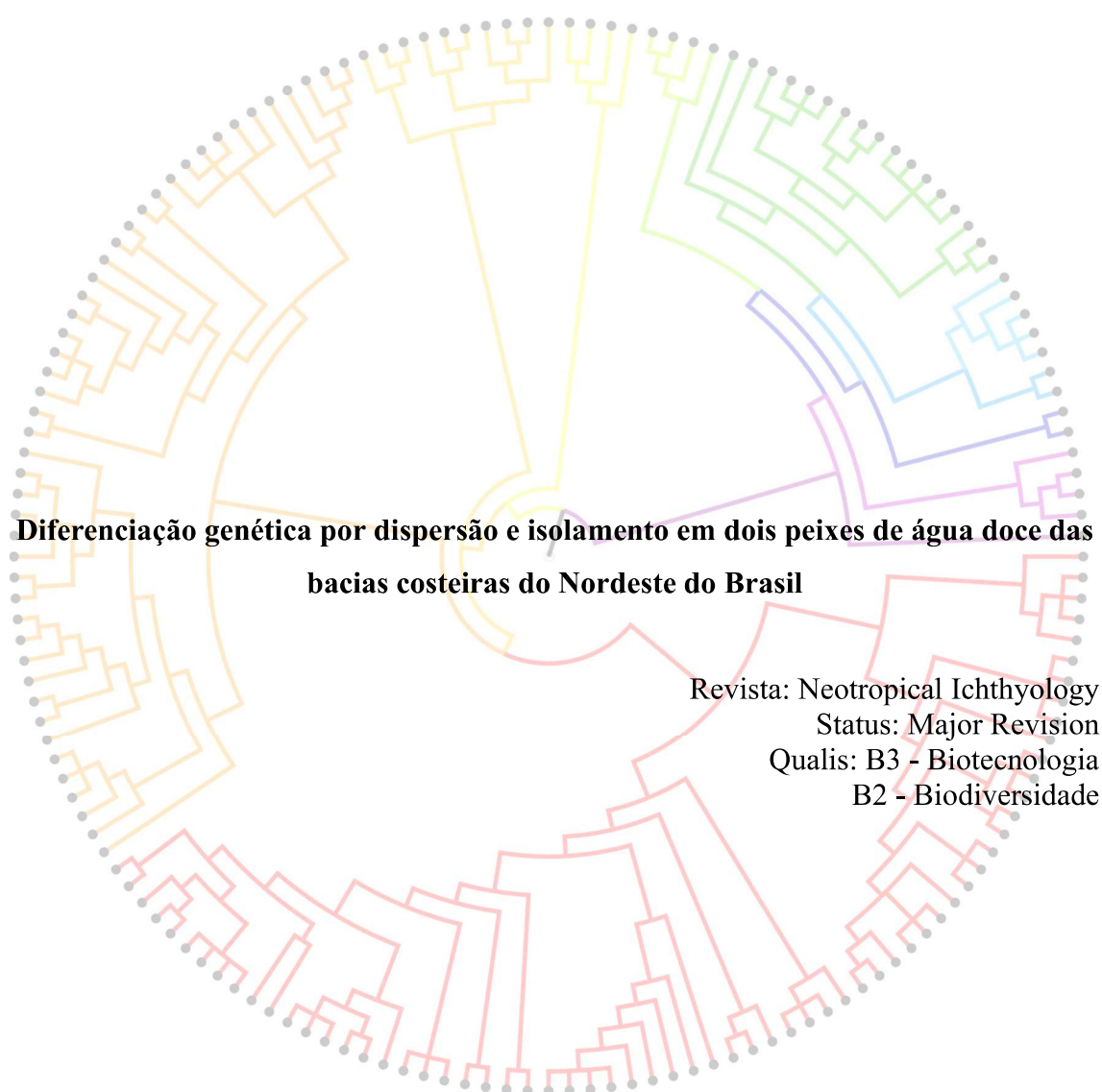
Ita, Mun, Mea

<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i> (Linnaeus, 1766)	Ita, Mun, Mea
<i>Sorubim lima</i> (Bloch, Schneider, 1801)	Ita, Mun, Mea
Ariidae	
<i>Amphiarus rugispinis</i> (Valenciennes, 1840)	Ita
<i>Sciades couma</i> (Valenciennes, 1840)	Ita
Gymnotiformes	
Gymnotidae	
<i>Electrophorus electricus</i> (Linnaeus, 1766)	Ita
<i>Gymnotus carapo</i> Linnaeus, 1758	Ita, Per, Mea, Tur
<i>Gymnotus capanema</i> Milhomem, Crampton, Pieczarka, Shetka, Silva, Nagamachi, 2012	Ita
Rhamphichthyidae	
<i>Rhamphichthys atlanticus</i> Triques, 1999 *	Ita, Mea
<i>Rhamphichthys rostratus</i> (Linnaeus, 1766)	Mea, Tur
Sternopygidae	
<i>Eigenmannia limbata</i> (Schreiner, Miranda Ribeiro, 1903)	Mea
<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes, 1836)	Ita, Pre, Per, Mun, Mea
<i>Sternopygus macrurus</i> (Bloch, Schneider, 1801)	Ita, Pre, Per, Mun, Mea, Tur
Apteronotidae	
<i>Apteronotus albifrons</i> (Linnaeus, 1766)	Ita, Mun, Tur
Hypopomidae	
<i>Brachyhypopomus pinnicaudatus</i> (Hopkins, Comfort, Bastian, Bass, 1990)	Mea
Mugiliformes	
Mugilidae	
<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836	Pre
<i>Mugil incilis</i> Hancock, 1830	Ita
Cichliformes	
Cichlidae	
<i>Aequidens tetramerus</i> (Heckel, 1840)	Ita, Pre, Mea

<i>Apistogramma eunotus</i> Kullander, 1981	Mea
<i>Apistogramma piauiensis</i> Kullander, 1980 *	Pre, Per
<i>Cichla ocellaris</i> Bloch, Schneider, 1801	Mea
<i>Cichlasoma orientale</i> Kullander, 1983	Ita, Pre
<i>Cichlasoma zarskei</i> Ottoni, 2011 *	Ita, Pre, Per, Mea
<i>Crenicichla labrina</i> (Spiz, Agassiz, 1831)	Mea
<i>Crenicichla lepidota</i> Heckel, 1840	Mea
<i>Crenicichla marmorata</i> Pellegrin, 1904	Gur
<i>Crenicichla brasiliensis</i> (Bloch 1792)	Ita, Pre, Per, Mea
<i>Crenicichla reticulata</i> (Heckel, 1840)	Oci
<i>Geophagus altifrons</i> Heckel, 1840	Ita
<i>Geophagus brasiliensis</i> (Quoy, Gaimard, 1824)	Ita
<i>Geophagus parnaibae</i> Staack, Schindler, 2006 *	Ita, Mun, Mea, Tur
<i>Geophagus surinamensis</i> (Bloch, 1791)	Mea, Oci, Tur
<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758) +	Ita, Per
<i>Satanoperca jurupari</i> (Heckel, 1840)	Ita, Pre, Per, Mun, Mea, Mar, Tur, Gur
Cyprinodontiformes	
Poeciliidae	
<i>Poecilia branneri</i> Eigenmann, 1894	Mea
<i>Poecilia sarrafae</i> Bragança, Costa, 2011 *	Ita, Pre, Mea
<i>Poecilia vivipara</i> Bloch, Schneider, 1801	Pre, Per
<i>Pamphorichthys araguaiensis</i> Costa, 1991	Gur
Rivulidae	
<i>Anablepsoides urophthalmus</i> (Günther, 1866)	Pre, Mea
Synbranchiiformes	
Synbranchidae	
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795	Ita, Pre, Mun, Mea
Perciformes	

Centropomidae	
<i>Centropomus parallelus</i> Poey, 1860	Ita, Mea
Polynemidae	
<i>Polydactylus virginicus</i> (Linnaeus, 1758)	Pre
Sciaenidae	
<i>Pachypops fourcroyi</i> (Lacepède, 1802)	Ita
<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)	Ita, Mea
Belontiiformes	
Belontiidae	
<i>Potamorhaphis guianensis</i> (Jardine, 1843)	Mea
<i>Strongylura marina</i> (Walbaum, 1792)	Ita
Pleuronectiformes	
Achiridae	
<i>Achirus achirus</i> (Linnaeus, 1758)	Pre, Per
<i>Achirus lineatus</i> (Linnaeus, 1758)	Ita
<i>Apionichthys dumerili</i> Kaup, 1858	Ita
Gobiiformes	
Gobiidae	
<i>Awatous tajasica</i> (Lichtenstein, 1822)	Pre

CAPÍTULO 3



“O tempo é um ponto de vista”
Mário Quintana

Diferenciação genética por dispersão e isolamento em dois peixes de água doce das bacias costeiras do Nordeste do Brasil

João Marcelo S. Abreu¹, Brandon T. Waltz², James S. Albert² e Nivaldo M. Piorski³

¹ Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Biotecnologia (BIONORTE),
Universidade Federal do Maranhão, 650080-805 São Luís, MA, Brazil.
joaabreu@hotmail.com (autor correspondente)

² Department of Biology, University of Louisiana at Lafayette, 300 E St. Mary Blvd,
70504 Lafayette, LA, USA. (BW) waltzbrandont@gmail.com, (JSA)
jalbert@louisiana.edu

³ Departamento de Biologia, Universidade Federal do Maranhão, 650080-805 São Luís,
MA, Brazil. nivaldopiorski@gmail.com

RESUMO

As bacias costeiras do nordeste do Brasil compõem duas ecorregiões diferentes para peixes de água doce e duas áreas de endemismo para Characiformes, exibindo uma diversificada e ainda pouco explorada fauna de peixes de água doce. A estrutura populacional e biogeografia de duas espécies migradoras de peixes de água doce exploradas comercialmente nas regiões do Maranhão e Parnaíba foram analisadas. Dados de sequências moleculares e análises estatísticas multivariadas foram utilizadas para estimar redes de haplótipos e tempos de divergência entre linhagens, as quais foram correlacionadas com a história hidrográfica das drenagens e paleodrenagens da região. Um total de 171 sequências foram geradas para ambas as espécies, *Schizodon dissimilis* (*coI*, n = 70) e *Prochilodus lacustris* (D-loop, n = 101). Todas as análises identificaram a presença de três grupos geneticamente delimitados para *S. dissimilis* e seis grupos para *P. lacustris*. A análise de tempo de divergência das linhagens indicou uma diversificação entre estas espécies nos últimos 1 Ma. Os resultados indicam a influência da geodispersão na formação da ictiofauna do Maranhão, devido a eventos de capturas de cabeceira e conexões reticuladas entre as fozes dos rios ao longo da planície costeira devido às flutuações eustáticas do nível do mar.

Palavras-chave

Captura de cabeceira, Characiformes, Filogeografia, Mudanças no nível do mar, Paleodrenagens

INTRODUÇÃO

Estudos utilizando abordagens filogenéticas e comparativas para entender a biodiversidade e a biogeografia de peixes da América do Sul são muitos e variados (por exemplo, SIVASUNDAR et al., 2001; BEHEREGARAY et al., 2002; FARIAS & HRBEK, 2008; ALBERT et al., 2011a; PEREIRA et al., 2013). A maioria desses estudos concentra-se nas hipóteses para explicar a origem, a riqueza e os padrões de distribuição da fauna de peixes na Amazônia e nas bacias hidrográficas adjacentes, no norte da América do Sul. Algumas dessas hipóteses, como refúgios, museus e eventos paleogeográficos (ENDLER, 1982; ROY et al., 1997; FJELDSÅ et al., 1999; MONTOYA-BURGOS, 2003; HUBERT & RENNO, 2006; HAFFER, 2008), foram derivados de estudos de diversificação de táxons terrestres e adaptados a certos grupos de organismos de água doce.

A captura de rios e as mudanças no nível do mar são processos geomorfológicos que restringem fortemente os processos biológicos de dispersão e fluxo gênico em táxons obrigatórios de água doce (ALBERT & CRAMPTON, 2010; ALBERT et al., 2011b; DIAS et al., 2014; THOMAZ et al., 2015; 2017; THOMAZ & KNOWLES, 2018; ALBERT et al., 2018). Ao alterar as conexões hidrográficas entre partes das redes de drenagem dos rios, esses processos geomorfológicos agem para separar e mesclar segmentos adjacentes dos rios, promovendo especiação e extinção e aumentando a taxa de diversificação líquida de linhagens (FAGAN, 2002; ALBERT & CRAMPTON, 2010; ALBERT et al., 2016). Esses processos geomorfológicos resultam em uma história de eventos de evolução da paisagem que podem ser modelados como hipóteses paleogeográficas alternativas (ALBERT et al., 2011a; THOMAZ et al. 2015).

Hipóteses paleogeográficas relativas à mudança de conexões entre rios do norte da América do Sul consideraram o papel das barreiras semipermeáveis das bacias hidrográficas e a elevação ou sepultamento de arcos estruturais que ligavam as principais bacias sedimentares (ALBERT et al., 2006; WINEMILLER et al., 2008; LOVEJOY et

al., 2010, ALBERT et al., 2018). As hipóteses hidrogeológicas consideram o papel dos eventos de captura de cabeceiras e rios laterais como eventos geodispersivos, que movem a localização de barreiras entre as bacias e promovem a colonização de novas áreas, seguida de diferenciação (HUBERT & RENNO, 2006). A hipótese de dispersão costeira ou dispersão por paleodrenagem postula os efeitos das flutuações do nível do mar nas mudanças de linhas costeiras e nos padrões de conectividade da foz ao longo do tempo (HUBER, 1998; THOMAZ & KNOWLES 2018). Esses eventos distintos podem influenciar o processo de diferenciação da população e/ou especiação atuando entre (captura de rio) e dentro (captura de rio e mudança do nível do mar) das bacias.

A região do Maranhão, no nordeste do Brasil, exibe uma fauna de peixes de água doce diversa e pouco explorada, e está representada em diferentes configurações em estudos baseados nos padrões de distribuição das espécies. Essa área foi tratada como representando duas ecorregiões diferentes (ABELL et al. 2008; Estuário do Amazonas e Drenagens Costeiras, e Parnaíba) e, alternativamente, duas áreas distintas de endemismo para Hubert & Renno (2006; Maranhão e Parnaíba). Nos últimos anos, a descrição de novas espécies (PIORSKI et al., 2008; OTTONI, 2011; RAMOS et al., 2017; GUIMARÃES et al., 2018a, 2018b; ROCHA et al., 2018; ZANATA et al., 2018) e a compilação de distribuições taxonômicas (MELO et al., 2016; ABREU et al., 2019) para esta área aprimoraram o conhecimento sobre a diversidade da ictiofauna e abriram novas questões sobre os processos envolvidos na evolução dos grupos de peixes dessa região. As cinco principais drenagens fluviais da área de estudo são as bacias do Parnaíba, Itapecuru, Mearim, Turiaçu e Gurupi. Até o momento, informações sobre a diversidade de peixes foram publicadas apenas para as quatro primeiras bacias (PIORSKI et al., 1998, 2003, 2007; SOARES, 2005; BARROS et al., 2011; RAMOS et al., 2014).

Vários trabalhos propuseram a dispersão ao longo da planície costeira como um meio de explicar os padrões de diversidade entre os peixes compartilhados pela Amazônia e essas drenagens (HUBER, 1998; MONTROYA-BURGOS, 2003; HUBERT & RENNO 2006). De acordo com esse modelo, dispersão, especiação e extinção foram promovidas por mudanças no nível do mar durante o Neogene (20,4 – 2,6 Ma) e o Quaternário (2,6 – 0,01 Ma). Durante episódios de regressões e transgressões marinhas, as bocas dos rios costeiros foram conectadas e desconectadas, respectivamente, resultando em episódios em que populações de bacias adjacentes foram fundidas e

isoladas (HANEBUTH et al., 2011; ROXO et al., 2014). Acredita-se também que a ictiofauna da Amazônia e dessas bacias costeiras tenha sido afetada pela elevação neogênica da Serra do Tiracambu (PIORSKI, 2010). A partir do Mioceno Tardio, a Serra do Tiracambu surgiu para formar as divisões entre a bacia do Tocantins, drenando sua encosta oeste, e as bacias costeiras de Gurupi e Mearim, que drenam suas encostas norte e nordeste (SOARES-JÚNIOR et al., 2011). O tempo aproximado desse evento geológico geralmente coincide com o tempo estimado de divergência das linhagens para as espécies de *Hypostomus* que habitam essas três bacias (MONTROYA-BURGOS, 2003).

A estrutura populacional e biogeográfica de duas espécies de peixes de água doce Characiformes, *Schizodon dissimilis* (Anostomidae) e *Prochilodus lacustris* (Prochilodontidae) (Figura 3.1), é aqui conduzida, nas regiões do Maranhão e Parnaíba, no nordeste do Brasil. O estudo busca identificar os principais eventos hidrográficos e paleogeográficos (captura de rio e dispersão por paleobacias) que influenciaram as distribuições geográficas e histórias evolutivas dessas linhagens de peixes. Através do uso de rede de haplótipos, tempos de divergência de linhagem e análises estatísticas usando dados moleculares e comparando esses dados biológicos com as informações geológicas disponíveis da região, identificamos os eventos paleogeográficos mais importantes que promoveram a diferenciação dessas espécies.



Figura 3.1. Espécies usadas neste estudo *Schizodon dissimilis* (acima) e *Prochilodus lacustris* (abaixo).

MATERIAL E MÉTODOS

Amostragem e extração de DNA

Setenta indivíduos de *Schizodon dissimilis* e 101 indivíduos de *Prochilodus lacustris* foram amostrados em 14 localidades das bacias costeiras do Maranhão, incluindo as bacias do Parnaíba, Itapecuru, Mearim, Turiaçu e Tocantins (Tabela 3.1). Amostras de tecido foram retiradas de nadadeiras de indivíduos amostrados, preservadas em etanol 99% e depositados na Coleção de Peixes da Universidade Federal do Maranhão (CPUFMA). O DNA foi extraído das amostras usando o kit *Wizard Genomic DNA Purification* (Promega) seguindo o protocolo do fabricante.

Tabela 3.1. Locais de amostragem de *Schizodon dissimilis* e *Prochilodus lacustris* nas bacias costeiras do nordeste do Brasil. Números em colunas de espécies indicam o número de indivíduos amostrados.

Localidade	Bacias	<i>Schizodon dissimilis</i>	<i>Prochilodus lacustris</i>
São João dos Patos	Parnaíba	8	12
Nova Iorque	Parnaíba	5	0
Santa Quitéria	Parnaíba	8	9
Colinas	Itapecuru	2	1
Codó	Itapecuru	8	12
Rosário	Itapecuru	3	8
Pindaré-Mirim	Mearim	3	7
Buriticupu	Mearim	4	9
Penalva	Mearim	9	10
Lago Açu	Mearim	4	11
Arari	Mearim	9	5
Turiaçu	Turiaçu	7	0
Santa Helena	Turiaçu	0	10
Tucuruí	Tocantins	0	7
TOTAL		70	101

Amplificação e sequenciamento

O gene Citocromo Oxidase Subunidade I (*coI*) foi amplificado pelo método de reação em cadeia da polimerase (PCR) para amostras de *S. dissimilis* usando os *primers* FishF1 e FishR1 (WARD et al., 2005). A reação de amplificação foi realizada em um volume total de 25 µl contendo 14,3 µl de H₂O, 4 µl de DNTP's (1,25 mM), 2,5 µl de solução tampão (10x), 1 µl de MgCl₂ (25mM), 1 µl de cada *primer* (10 µM), 0,2 µl de

Taq polimerase (5U/ μ l) e 1 μ l de DNA diluído. A condição de PCR para amplificação consiste em uma incubação inicial a 95°C por 3 min, seguido de 30 ciclos de 94°C por 30s, 58°C por 30s, 72°C por 30s e uma extensão final a 72°C por 3 min. A região controle do mtDNA (D-loop) foi amplificada por PCR para amostras de *P. lacustris*, usando os *primers* F-TTF (SIVASUNDAR et al., 2001) e H16498 (KOCHER et al., 1989). A reação de amplificação foi realizada em um volume total de 30 μ l contendo 19,7 μ l de H₂O, 3 μ l de DNTP's (1,25 mM), 3 μ l de solução tampão (10x), 1,2 μ l de MgCl₂ (50 mM), 1,2 μ l de cada *primer* (10 μ M), 0,2 μ l de Taq polymerase (5 U/ μ l) e 0,5 μ l de DNA diluído. O programa de amplificação consiste em uma denaturação de 2 min a 94°C, seguido de 35 ciclos de 15s a 94°C, 15s a 51°C, e 30s a 72°C, e uma extensão final a 72° por 5 min.

As amplificações foram visualizadas utilizando electroforese em gel de agarose a 1% e purificadas com Illustra GFX PCR DNA e kit de purificação de gel (GE Healthcare). As amostras foram sequenciadas utilizando os *primers reverse e forward* e o kit Big Dye Terminator kit 3.1 Cycle Sequencing (Thermo Fisher Scientific) no ABI 3730 DNA Analyser (Thermo Fisher Scientific). A qualidade das seqüências foi inspecionada usando BioEdit 7.0.5.3 (HALL, 1999) e alinhada usando ClustalW 2.0.3 (Larkin *et al.*, 2007). Todas as seqüências foram depositadas no NCBI com os seguintes números de acesso: MK530951-MK531020 para *S. dissimilis* e MK531021-MK531121 para *P. lacustris*.

Estrutura populacional

A Análise Espacial de Variação Molecular (SAMOVA) no programa SAMOVA 2.0 (DUPANLOUP et al., 2002) foi usada para avaliar a estrutura da população. A variância foi particionada para haplótipos dentro de populações, entre grupos e entre grupos dentro de populações. Populações potenciais foram identificadas usando o BAPS 6 (Bayesian Group Analysis, CORANDER et al., 2013) e uma rede de haplótipos foi construída para identificar as distâncias genéticas entre e dentro das populações usando o programa Haploviewer 1.6 (SALZBURGER et al., 2011). Os índices de diversidade haplotípica e nucleotídica foram obtidos usando Arlequin 3.5.1.3 (EXCOFFIER et al., 2011). Os valores D de Tajima (TAJIMA, 1989) e Fs de Fu (FU, 1997) também foram calculados para testes de neutralidade seletiva. Em todas as análises, cada bacia foi considerada como um grupo e cada localidade como uma população.

Análises filogenéticas

O modelo de evolução molecular mais apropriado para o conjunto de dados foi obtido no programa jModelTest 2 (DARRIBA et al., 2012), que a partir dos Critérios de Informações Bayesianas (*Bayesian Information Criterion* – BIC) identificou HKY+I como o melhor modelo evolutivo para os dois genes *col* e D-Loop. Uma análise de relógio molecular foi aplicado à árvore através do programa BEAST 2.4.7 (BOUCKAERT et al., 2014), afim de identificar o tempo de divergência entre as populações estudadas. A análise foi realizada com 200 milhões de gerações, amostradas a cada 1.000 estados, com uma exclusão das primeiras 20.000 gerações. Utilizamos para ambas as espécies a taxa de substituição de 1,67% da divergência genética por milhão de anos proposta por Sivasundar et al. (2001) A árvore de credibilidade máxima foi visualizada com o TreeAnnotator 1.8.1 após um período de burn-in adicional de 20.000 árvores. As idades medianas dos nós e os intervalos de maior densidade posterior (HPD) de 95% foram plotados no cronograma. Uma análise de “*Bayesian Skyline Plot*” também foi executada, para se verificar o tamanho populacional ao longo do tempo, assim como uma análise de Linhagens Através do Tempo, ambas realizadas com os mesmos parâmetros do relógio molecular.

Reconstrução de paleodrenagens

Os limites de paleodrenagens na Última Máxima Glacial (UMG) (por exemplo, DIAS et al., 2014; THOMAZ et al., 2015; THOMAZ & KNOWLES, 2018) foram estimados usando informações topográficas e batimétricas extraídas de um modelo de elevação digital (DEM) GEBCO_2014 a uma resolução de 30 arco-segundo (c. 1 km; <http://www.gebco.net/>) (WEATHERALL et al., 2015) usando ferramentas espaciais e hidrológicas disponíveis no ambiente GRASS do QGIS 3.2.3 (QGIS Development Team, 2018). No programa QGIS, as áreas foram delimitadas usando as ferramentas Contorno e Máscara; as elevações e direções de fluxo foram identificadas usando as ferramentas Preencher e Esculpir; limites das bacias hidrográficas usando a ferramenta Bacia hidrográfica; e limites do canal marítimo usando a ferramenta Lago. Esses modelos de costa foram utilizados para identificar o número mínimo e máximo de bacias com boca separada para o mar durante o período estimado e inferir se esses processos de conexão e

separação influenciaram a distribuição das espécies estudadas, considerando o nível do mar de -122 m, proposto anteriormente por Hansen et al. (2013).

Teste de relação entre diversidade genética e estrutura geográfica

Um teste de AMOVA foi realizado para investigar se a diversidade genética encontrada pode ser explicada por uma das propostas de arranjos hidrológicos para a região. Realizamos cinco testes com diferentes configurações: 1) proposta de barreira semi-permeável, ecorregião, por Abell et al. (2008) com $K = 2$ (Estuário da Amazônia x Parnaíba); 2) áreas de endemismo propostas por Hubert & Renno (2006) com $K = 2$ para *S. dissimilis* (Maranhão x Parnaíba) e $K = 3$ para *P. lacustris* (Tocantins x Maranhão x Parnaíba); 3) paleodrenagens, considerando a simulação realizada por nós, com $K = 3$ para *S. dissimilis* e $K = 4$ para *P. lacustris*; 4) utilizando a atual divisão de bacias onde as amostras foram coletadas, com $K = 4$ para *S. dissimilis* (Parnaíba, Itapecuru, Mearim e Turiaçu) e $K = 5$ para *P. lacustris* (Parnaíba, Itapecuru, Mearim, Turiaçu e Tocantins) e; 5) com base na divisão encontrada em nossas análises (BAPS, SAMOVA e rede de haplótipos), com $K = 5$ para *S. dissimilis* e $K = 6$ para *P. lacustris*.

RESULTADOS

Distribuição geográfica

De acordo com a descrição original (GARMAN, 1890) e o Catálogo de Peixes de Eschmeyer (ESCHMEYER & VAN DER LAAN, 2019), *Schizodon dissimilis* é distribuído apenas no rio Poti na bacia do Parnaíba e, de acordo com Barros et al (2011) na bacia do Itapecuru. Abreu (2013) expandiu a distribuição conhecida para outras localidades na bacia do Parnaíba, e também para as bacias de Mearim e Turiaçu. *Prochilodus lacustris* é distribuída nas bacias do Parnaíba, Itapecuru, Mearim, Turiaçu e Tocantins (PIORSKI, 2010; BARROS et al., 2011; ESCHMEYER & VAN DER LAAN, 2019). Uma lista detalhada dos materiais examinados é fornecida em Piorski (2010) e Abreu (2013).

Análises filogeográficas

Um total de 171 sequências foram produzidas para ambos os genes: *S. dissimilis* (*coI*, $n = 70$, 623pb, 12 haplótipos) e *P. lacustris* (D-loop, $n = 101$, 702pb, 49

haplótipos). A diferença no número de haplótipos entre as espécies é esperada mais devido à quantidade diferente de sequências, localidades e genes utilizados, do que às possíveis histórias diferentes de cada táxon. As populações das bacias do Parnaíba e Mearim apresentaram altos índices de diversidade de haplótipos (h) para ambas as espécies, e nas bacias de Itapecuru e Tocantins os maiores índices de diversidade de haplótipos para *P. lacustris*. Todas as populações apresentaram baixos níveis de diversidade de nucleotídeos (π) (Tabela 3.2). Os índices de neutralidade dos teste de D de Tajima e F_s de Fu não foram significativos para populações de *S. dissimilis* ($p > 0,05$), confirmando a hipótese de neutralidade e, embora significativos entre as populações de *P. lacustris* ($p < 0,001$) das bacias do Parnaíba e Mearim (Tabela 3.2), insuficientes para negar a hipótese de neutralidade seletiva, uma vez que a estabilidade só pode ser rejeitada se ambas as análises forem significativas para todas as populações. As populações de *S. dissimilis* da bacia do Itapecuru apresentaram apenas um haplótipo, o que não foi suficiente para inferir quaisquer índices.

O teste SAMOVA separou as populações estudadas de *S. dissimilis* em três grupos (Figura 3.2a) e *P. lacustris* em seis grupos (Figura 3.3a), a maior parte da variância molecular é explicada por diferenças entre grupos de populações em ambas as espécies com um percentagem de variância total de 96,33% ($F_{CT} = 0,963$; $p = 0,00$) em *S. dissimilis* e 60,29% ($F_{CT} = 0,603$; $p < 0,001$) em *P. lacustris*. Os índices de fixação são significativos em todas as escalas espaciais que suportam populações espacialmente estruturadas nos grupos (Tabela 3.3).

Tabela 3.3. Variação molecular da SAMOVA para *Schizodon dissimilis* e *Prochilodus lacustris* das bacias costeiras do nordeste do Brasil.

Espécies	Componente da Variância	Variância	Porcentagem da Variância	Estatística-F	P
<i>Schizodon dissimilis</i>	Entre grupos	9,530	96,330	$F_{CT} = 0,963$	0,000
	Entre populações dentro dos grupos	0,060	0,600	$F_{SC} = 0,163$	0,000
	Dentro das populações	0,310	3,070	$F_{ST} = 0,969$	0,027
<i>Prochilodus lacustris</i>	Entre grupos	6,950	60,290	$F_{CT} = 0,603$	<0,001
	Entre populações dentro dos grupos	0,010	0,090	$F_{SC} = 0,002$	0,114
	Dentro das populações	4,570	39,630	$F_{ST} = 0,604$	0,000

Tabela 3.2. Índices de diversidade genética e teste de neutralidade para populações de *Schizodon dissimilis* e *Prochilodus lacustris* das bacias costeiras do nordeste do Brasil.

Espécies	Bacias	N amostral	N haplótipos	Índices de diversidade		Testes de neutralidade			
				H	π	D	p	Fs	p
<i>S. dissimilis</i>	Parnaíba	21	6	0,638	0,003	-0,477	0,350	-0,321	0,438
	Itapecuru	13	1	0,000	0,000	0,000	1,000	-	-
	Mearim	29	9	0,798	0,022	2,124	0,993	6,999	0,987
	Turiação	7	2	0,286	0,001	-1,006	0,239	-0,095	0,209
<i>P. lacustris</i>	Parnaíba	21	19	0,990	0,011	-0,548	0,210	-10,229	0,000
	Itapecuru	21	7	0,819	0,008	0,098	0,600	2,109	0,780
	Mearim	42	19	0,904	0,006	-0,677	0,290	-6,914	0,000
	Turiação	10	4	0,533	0,007	-0,127	0,520	3,087	0,900
	Tocantins	7	6	0,952	0,015	1,059	0,870	0,263	0,420

A análise de BAPS identificou o mesmo número de grupos que a SAMOVA para *S. dissimilis* ($\log(\text{ml}) = -280.2301$; Figura 3.2b) e *P. lacustris* ($\log(\text{ml}) = -881.0328$; Figura 3.3b), bem como as redes de haplótipos (Figuras 3.2c e 3.3c). Para *S. dissimilis* foram identificados três grupos (as cores em parênteses correspondem a Figura 3.2a,c): o primeiro grupo é formado por espécimes das drenagens do Parnaíba e Mearim (verde), o segundo por espécimes das drenagens do Parnaíba, Itapecuru e Mearim (azul) e o terceiro formado por espécimes das drenagens do Turiaçu e Mearim (vermelho). O número de passos mutacionais entre o grupo formado pelas amostras do Turiaçu e Mearim e os outros grupos indica uma nova espécie putativa nas drenagens do Turiaçu e Mearim. Para *P. lacustris*, foram identificados seis grupos com espécimes das drenagens (as cores em parênteses correspondem a Figura 3.3a,c): 1) Parnaíba e Mearim (azul), 2) Parnaíba e Itapecuru (amarelo), 3) Turiaçu e Tocantins (aqua), 4) Itapecuru, Turiaçu e Tocantins (rosa), 5) Parnaíba, Itapecuru e Mearim (verde) e 6) Parnaíba, Itapecuru, Mearim e Tocantins (vermelho). A reconstrução de paleodrenagens recuperou quatro paleodrenagens para a área estudada, sendo que *S. dissimilis* está presente em três paleodrenagens e *P. lacustris* em quatro. É necessário destacar que nossa reconstrução possui uma configuração diferente da apresentada por Thomaz & Knowles (2018), que identificou 6 paleodrenagens para parte da área estudada.

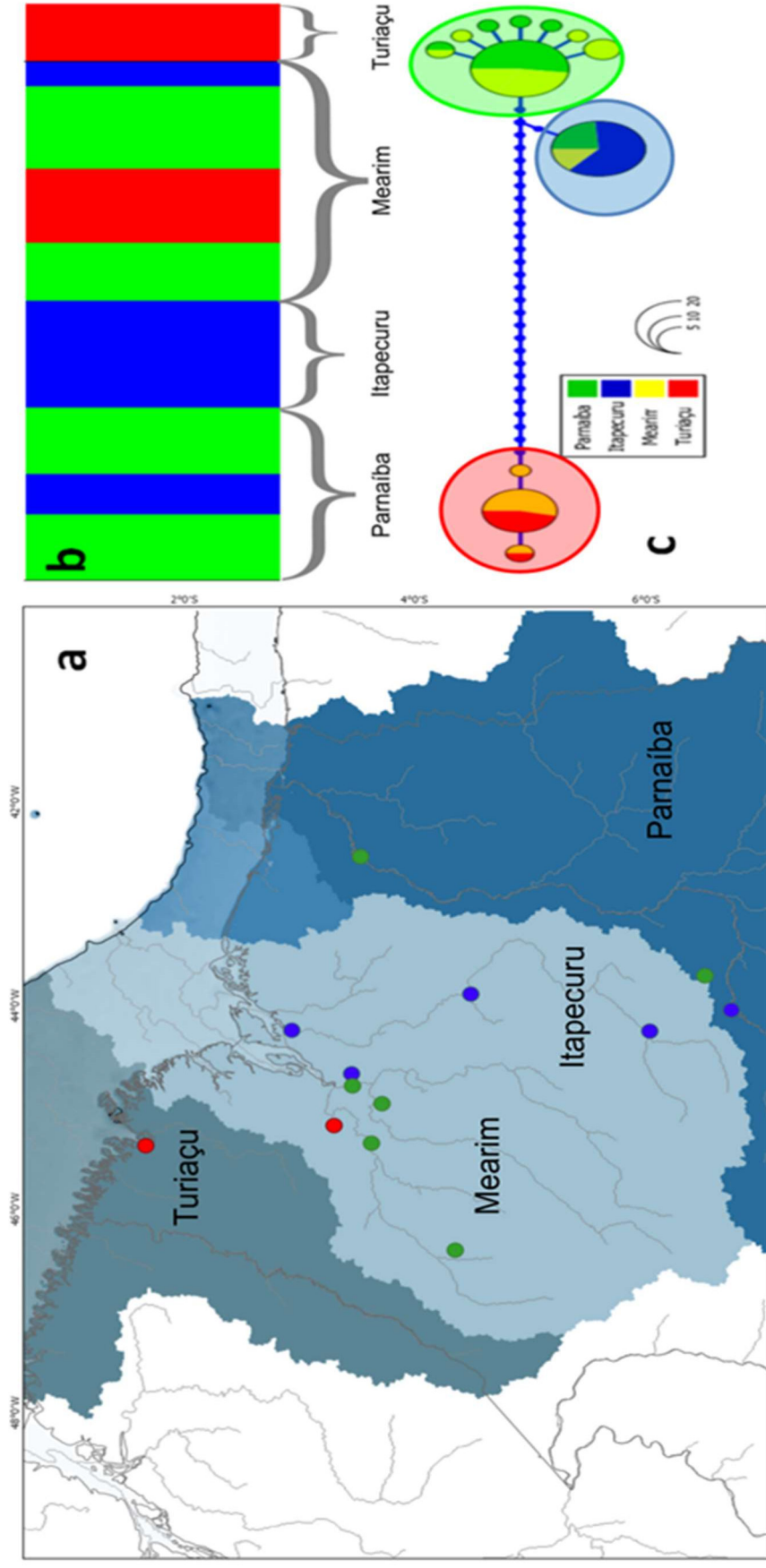


Figura 3.2. Distribuição e estrutura haplotípica de *Schizodon dissimilis*. **a.** Reconstrução de paleodrenagem das bacias costeiras do Nordeste do Brasil e distribuição geográfica dos grupos definidos pela SAMOVA. **b.** Estimativa *a priori* dos prováveis grupos de populações produzidas pelo BAPS. **c.** Rede de haplótipos de citocromo oxidase I (*col*). Note que todas as análises recuperaram um total de três grupos nesta área. As cores usadas para realçar as áreas da rede correspondem às populações no mapa.

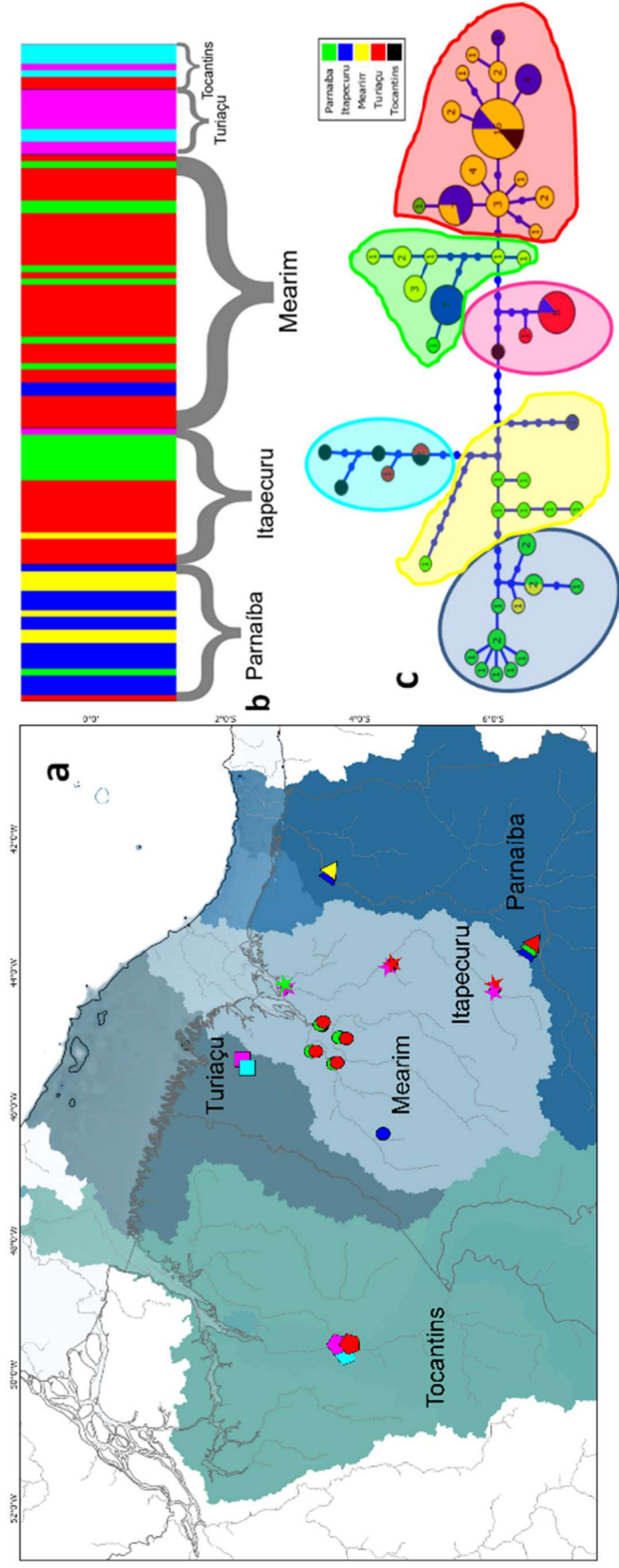


Figura 3.3. Distribuição e estrutura haplotípica de *Prochilodus lacustris*. **a.** Reconstrução de paleodrenagem das bacias costeiras do Nordeste do Brasil e distribuição geográfica dos grupos definidos pela SAMOVA. **b.** Estimativa *a priori* dos prováveis grupos de populações produzidas pelo BAPS. **c.** Rede de haplótipos da região controle do mtDNA. Note que todas as análises recuperaram um total de três grupos nesta área, mas a SAMOVA não identificou os mesmos grupos que as outras análises. As cores usadas para realçar as áreas da rede correspondem às populações no mapa.

Os resultados da análise da AMOVA (Tabela 3.4) identificaram para ambas as espécies que os grupos identificados em nossas outras análises (SAMOVA, BAPS e rede de haplótipos) estão corretos e são um forte indicativo de formação de novas espécies. Para *S. dissimilis*, os resultados da análise para ecorregiões e áreas de endemismo mostraram que a principal variância está dentro das populações, o resultado para as outras análises mostrou que a principal variância está entre as populações, com o valor de F_{st} mais alto para análise com base em nossos outros resultados ($F_{st} = 0,981$), indicando que é o resultado mais significativo. Para *P. lacustris*, todos os resultados, exceto áreas de endemismo e bacias atuais, mostraram que a principal variância está entre as populações, com o maior valor de F_{st} para análise com base em nossos outros resultados ($F_{st} = 0,710$), indicando que é o mais resultado significativo. Esses resultados indicam que os principais eventos responsáveis pela diferenciação nessas espécies são a captura do rio, mas a dispersão por paleodrenagem pode ser fundamental para a ocupação da região.

Tabela 3.4. Variação molecular pela AMOVA para *Schizodon dissimilis* e *Prochilodus lacustris* das bacias costeiras do nordeste do Brasil.

Espécies	Configuração	Variação		F_{st}
		Entre as Populações	Dentro das Populações	
<i>Schizodon dissimilis</i>	Ecorregiões (K=2)	21.45	78.55	0.215
	Áreas de endemismo (K=2)	21.45	78.55	0.215
	Paleobacias (K=3)	50.21	49.79	0.502
	Bacias atuais (K=4)	54.61	45.39	0.546
	Nossos resultados (K=3)	98.13	1.87	0.981
<i>Prochilodus lacustris</i>	Ecorregiões (K=2)	47.80	42.20	0.478
	Áreas de endemismo (K=3)	47.42	54.58	0.474
	Paleobacias (K=4)	51.58	48.42	0.516
	Bacias atuais (K=5)	46.04	53.96	0.460
	Nossos resultados (K=6)	71.02	28.98	0.710

A filogenia calibrada no tempo indicou que as populações de *S. dissimilis* divergiram a cerca de 600.000 anos (Figura 3.4a), quando o grupo que habita as bacias do Turiaçu e Mearim separou-se dos demais grupos. A análise de *Bayesian Skyline Plot* mostrou que o tamanho da população foi aproximadamente constante nos últimos

900.000 anos, com um pequeno declínio nos últimos 50.000 anos, seguido de recuperação (Figura 3.4b). A análise de Linhagens Através do Tempo indicou que o acúmulo de diversidade genética dentro dos grupos também foi recente, aumentando exponencialmente nos últimos 100.000 anos (Figura 3.4c).

As populações de *P. lacustris* apresentam tempos de divergência, também próximos dos 600.000 anos (Figura 3.5a), quando a maioria dos indivíduos do Parnaíba e Tocantins se separaram dos demais grupos. A análise do *Bayesian Skyline Plot* mostrou que o tamanho da população era aproximadamente constante nos últimos 500.000 anos (Figura 3.5b). A análise de Linhagens Através do Tempo indicou que o acúmulo de diversidade genética dentro dos grupos foi recente, aumentando exponencialmente nos últimos 500.000 anos (Figura 3.5c).

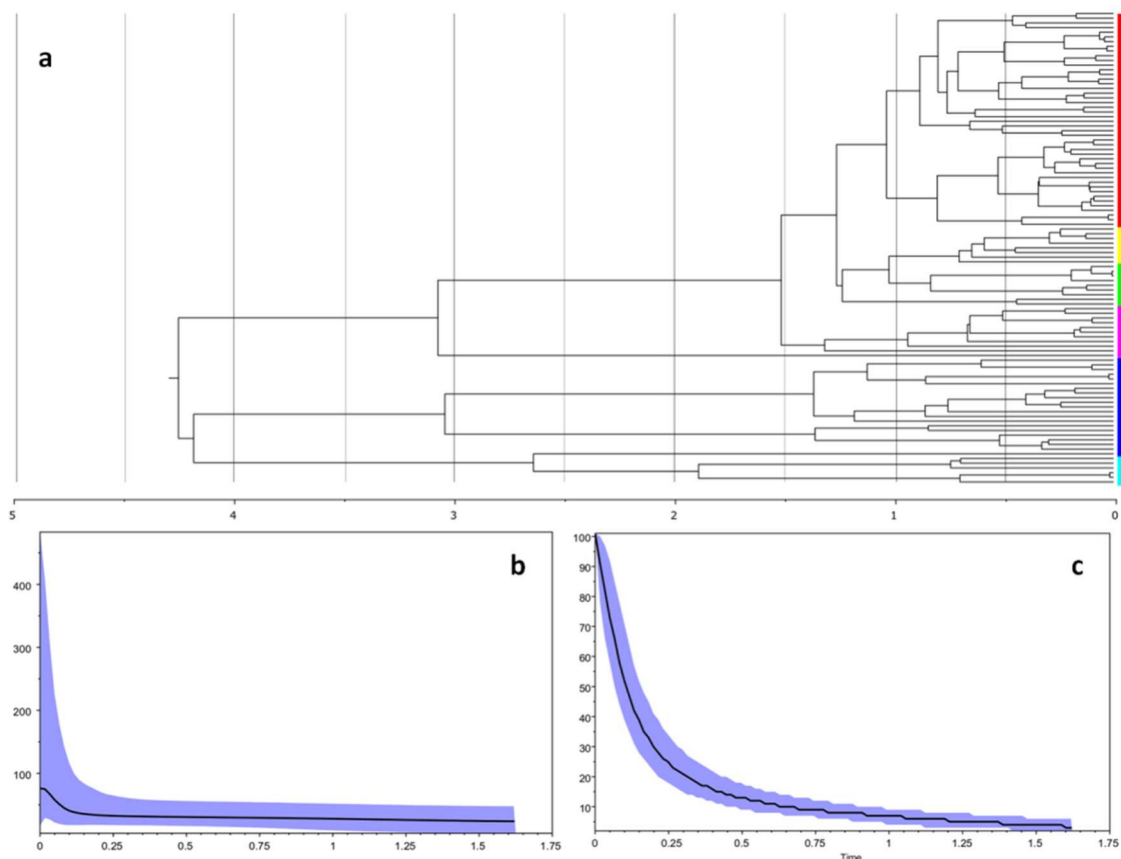


Figura 3.5. Análise do tempo de divergência para populações de *Prochilodus lacustris* das bacias costeiras do Maranhão e Tocantins. **a.** Filogenia calibrada; **b.** Bayesian Skyline Plot e **c.** Lineage Through Time plot. As cores no painel A representam os seis clados principais resultantes da análise bayesiana. Note que todas as análises indicam uma ocupação recente e divergência para esses grupos identificados. O tempo está em milhões de anos. As barras coloridas na árvore correspondem às populações presentes na Figura 3.3a.

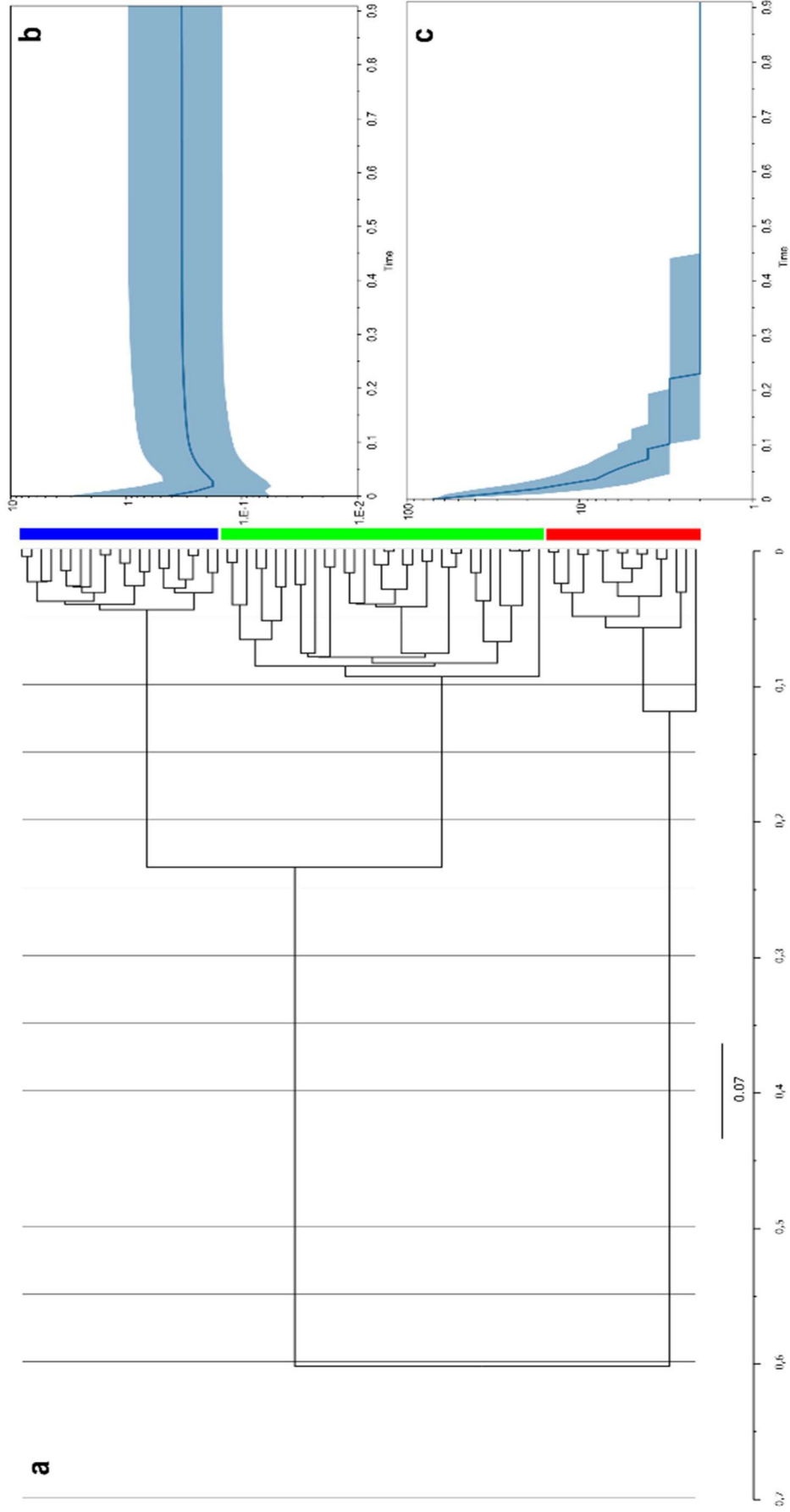


Figura 3.4. Análise do tempo de divergência para populações de *Schizodon dissimilis* das bacias costeiras do nordeste do Brasil. **a.** Filogenia calibrada; **b.** Bayesian Skyline Plot e **c.** Lineage Through Time plot. As cores no painel A representam os três clados principais resultantes da análise bayesiana. Note que todas as análises indicam uma ocupação recente e divergência para esses grupos identificados. O tempo está em milhares de anos. As barras coloridas na árvore correspondem às populações presentes na Figura 3.2a.

DISCUSSÃO

As relações obtidas entre as populações de *S. dissimilis* e *P. lacustris* podem estar associadas a pelo menos dois eventos biogeográficos importantes nessa região: 1) capturas de cabeceiras entre as bacias de Turiaçu-Mearim e Itapecuru-Parnaíba, presumidamente causadas pela reativação de várias falhas e lineamentos (COSTA et al., 1997; SOARES JUNIOR et al., 2011) e 2) dispersão costeira (dispersão por paleodrenagens) devido a flutuações pleistocênicas do nível do mar e padrões reticulares de conectividade entre as bocas dos rios da planície costeira que mudaram muitas vezes a configuração das bacias (SOARES JUNIOR et al., 2011; THOMAZ et al., 2017). Além disso, diferentes marcadores genéticos identificaram eventos semelhantes nos últimos 1,0 Ma influenciando a distribuição geográfica das espécies e a diferenciação genética das populações.

Os haplótipos compartilhados entre as populações de *S. dissimilis* das bacias de Turiaçu e Mearim possivelmente ocorreram devido à captura parcial do Turiaçu pela bacia do Mearim através de represas e formação de lagos. A convergência dos rios Mearim, Pindaré e Grajaú, influenciada por estruturas neotectônicas quaternárias (COSTA et al., 1997) e associada a movimentos marítimos transgressivos e regressivos (SOARES JUNIOR et al., 2011), produziu um conjunto de lagos interconectados conhecidos como Baixada Maranhense. É uma região plana e extensa que se estende do rio Mearim para o noroeste na direção do vale do Turiaçu. Durante o Pleistoceno Inferior (2,6 Ma – 0,1 Ma), a borda oeste da região parece ter sido afetada por uma epirogênese positiva resultante de reativações tectônicas de falhas que formam o Arco Ferrer-Urbano Santos, especialmente na área dos restos remanescentes do Cinturão do Gurupi (KLEIN et al., 2005). O Cinturão do Gurupi fica a oeste do rio Turiaçu. Assim, sua reativação pode ter contribuído para direcionar partes do médio Turiaçu para o sistema Pindaré-Mearim.

Naquele momento, as alterações eustáticas do nível do mar do Pleistoceno responsáveis por regressões e transgressões marinhas (PETRI & FÚLFARO, 1983; SOARES JUNIOR et al., 2011) podem ter controlado as conexões entre o rio Turiaçu e o sistema Pindaré-Mearim. Essas conexões podem ter sido favorecidas durante movimentos transgressivos, quando os fluxos dos rios eram represados e espalhados pelo interflúvio. Isso é plausível porque existem evidências de que as planícies de inundação promovem a

conectividade entre as unidades hidrológicas e permitem altos níveis de fluxo gênico para espécies adaptadas para explorá-las (BALCOMBE et al., 2007), enquanto rios com vales profundos raramente transbordam, levando as populações ao isolamento e divergência subsequente (BURRIDGE et al., 2007). Como muitas espécies de peixes que habitam essas regiões, ambas as espécies investigadas têm hábitos migratórios e são exploradas comercialmente (GODOY, 1975; GOULDING, 1981), o que facilita os processos de dispersão e especiação.

O compartilhamento de haplótipos, principalmente em *S. dissimilis*, entre as bacias do Itapecuru e Parnaíba, pode ser explicado por eventos de captura de cabeceiras, provavelmente ocorridos na região entre as cidades modernas de Nova Iorque e São João dos Patos, ambos no Maranhão. Esses rios têm uma forma de cotovelo característica dos eventos de captura (ROSA, 2003) que poderia ser explicada pelo processo de ativação do Lineamento Picos-Santa Inês, responsável pela mudança de direção dos cursos médio e baixo desses rios (CUNHA, 1986).

Os resultados indicam tempos de divergência relativamente jovens para essas espécies, o que não foi suficiente para permitir a identificação visual das novas espécies. Por exemplo, embora as populações de *S. dissimilis* exibam divergência genética substancial, elas não mostram diferenças morfológicas ou morfométricas claras (ABREU, 2013). A análise morfométrica desenvolvida por Abreu (2013) mostrou forte sobreposição nas populações, o que não foi suficiente para separar em diferentes espécies. Aqui, encontramos um alto número de passos mutacionais entre os grupos identificados, sugerindo a presença de espécies crípticas detectáveis apenas por análises genéticas e sugerimos uma revisão nas análises morfológicas para esta espécie.

Muitos estudos sobre distribuições de espécies de peixes nas bacias costeiras do Brasil usam reconstruções de paleodrenagens durante a UMG (c. 18 - 21 Ka) para explicar a ocorrência de espécies compartilhadas pelas bacias hidrográficas (THOMAZ et al., 2015, 2017; LIMA et al., 2017; TSCHÁ et al., 2017). Em nossa reconstrução, as bacias do Mearim e Itapecuru pertencem à mesma paleodrenagem na UMG, possivelmente explicando os haplótipos compartilhados de populações dessas bacias ou talvez demonstrando que as barreiras de bacias hidrográficas modernas são insuficientes para bloquear o fluxo gênico, uma vez que a distância geográfica não dificulta fortemente a dispersão nos peixes de água doce dessa região, como mostra Abreu et al. (2019).

A provável dispersão de *S. dissimilis* e *P. lacustris* ao longo da planície costeira dessa região durante os eventos cíclicos de mudança do nível do mar, teria permitido o compartilhamento de haplótipos entre essas várias bacias que não possuem conexões hidrológicas hoje, e algumas das quais não foram conectadas durante a UMG ou a qualquer momento durante o Pleistoceno. Soares Junior et al. (2011) propuseram que, no final do Pleistoceno, o litoral do Maranhão começou a assumir sua configuração atual, influenciada diretamente pelas flutuações do nível do mar. Eventos sucessivos de variação do nível do mar podem ter permitido o processo de dispersão de espécies na região entre as paleodrenagens e o subsequente isolamento de populações em diferentes bacias.

O papel no Pleistoceno das diminuições eustáticas do nível do mar que fundem a foz dos rios há muito tempo vem sendo entendido como facilitador da expansão geográfica das espécies de peixes ao longo das planícies litorâneas (HUBER, 1998; ALBERT et al., 2006; DIAS et al., 2014; THOMAZ et al., 2015). Da mesma forma, o papel dos aumentos eustáticos do nível do mar que separam a foz dos rios tem sido discutido para isolar espécies em diferentes bacias hidrográficas (LUNDBERG et al., 1998; ALBERT et al., 2006; LÓPEZ-FERNÁNDEZ & ALBERT, 2011). Em combinação, pode-se supor que essas regressões e transgressões marinhas tenham tido efeitos multiplicativos sobre múltiplos ciclos de fusão e separação de populações de peixes através do Pleistoceno, resultando em repetidos ciclos de dispersão, isolamento, especiação e extinção. Durante pelo menos os últimos 10 Ma, a flutuação do nível do mar mudou muitas vezes a configuração das bacias (ABREU et al., *in press*) e essa oscilação pode ser observada no resultado da análise de *Skyline* que mostra uma variação no tamanho da população dessas espécies, inclusive com variação nos últimos 50 Ka, período em que essa região ainda sofria a influência da flutuação do nível do mar e alterou a configuração da paisagem (SOARES-JÚNIOR et al., 2011). Os efeitos de oscilações climáticas que geram alta riqueza de espécies têm sido referidos como uma hipótese de “bomba de espécies” ou “sistema de conectividade oscilante” (ROSSITER, 1995; SEDANO & BURNS, 2010; PAPADOPOULOU & KNOWLES, 2015; FERREIRA et al., 2017; FLANTUA & HOOGHIEMSTRA, 2018).

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi apoiado com financiamento da US National Science Foundation DEB 0614334, 0741450 e 1354511 para J.S.A.; e da FAPEMA 011644/2016 para J.M.S.A., e FAPEMA 01490/16 para N.M.P.

REFERÊNCIAS

ABELL, R.; THIEME, M. L.; REVENGA, C.; BRYER, M.; KOTTELAT, M.; BOGUTSKAYA, N.; COAD, B.; MANDRAK, N.; BALDERAS, S. C.; BUSSING, W.; STIASSNY, M. L. J.; SKELTON, P.; ALLEN, G. R.; UNMACK, P.; NASEKA, A.; NG, R.; SINDORF, N.; ROBERTSON, J.; ARMIJO, E.; HIGGINS, J. V.; HEIBEL, T. J.; WIKRAMANAYAKE, E. Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. **BioScience**, v. 58, p. 403-414, 2008.

ABREU, J. M. S. **Variação geográfica em *Schizodon dissimilis* (Garman, 1890) e diversidade genética e filogeográfica do grupo *Schizodon fasciatus sensu lato* (Characiformes: Anostomidae).** Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Universidade Federal do Pará, Belém, 2013.

ABREU, J. M. S.; CRAIG, J. M.; ALBERT, J. S.; PIORSKI, N. M. Historical biogeography of fishes from coastal basins of Maranhão State, northeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 17, n. 2, e180156, 2019.

ALBERT, J. S.; CARVALHO, T. P.; PETRY, P.; HOLDER, M. A.; MAXIME, E. L.; ESPINO, J.; CORAHUA, I.; QUISPE, R.; RENGIFO, B.; ORTEGA, H.; REIS, R. E. Aquatic biodiversity in the Amazon: habitat specialization and geographic isolation promote species richness. **Animals**, v. 1, p. 205-241, 2011b.

ALBERT, J. S.; CRAIG, J. M.; TAGLIACOLLO, V. A.; PETRY, P. Upland & lowland fishes: A test of the River Capture Hypothesis. In: HOORN, C.; PERRIGO, A.; ANTONELLI, A. (Eds.). **Mountains, Climate and Biodiversity**. Chichester: Wiley Blackwell, p. 273-294. 2018.

ALBERT, J. S.; CRAMPTON, W. G. R. The geography and ecology of diversification in Neotropical freshwaters. **Nature Education Knowledge**, v. 3, n. 10, p. 13-19, 2010.

ALBERT, J. S.; LOVEJOY, N. R.; CRAMPTON, W. G. Miocene tectonism and the separation of cis-and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 21, p. 14-27, 2006.

ALBERT, J. S.; PETRY, P. A.; REIS, R. E. Major biogeographic and phylogenetic patterns. In: Albert, J. S.; Reis, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 21-57. 2011a.

ALBERT, J. S.; SCHOOLMASTER JR, D. R.; TAGLIACOLLO, V.; DUKE-SYLVESTER, S. M. Barrier displacement on a neutral landscape: toward a theory of continental biogeography. **Systematic biology**, v. 66, n. 2, p. 167-182, 2016.

BALCOMBE, S. R.; BUNN, S. E.; ARTHINGTON, A.; FAWCETT, J. H.; MCKENZIE-SMITH, F. J.; WRIGHT, A. Fish larvae, growth and biomass relationships in an Australian arid zone river: links between floodplains and waterholes. **Freshwater Biology**, v. 52, p. 2385-2398, 2007.

BARROS, M. C.; FRAGA, E. C.; BIRINDELLI, J. L. O. Fishes from Itapecuru River basin, State of Maranhão, northeast Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, p. 375-380, 2011.

BEHEREGARAY, L. B.; SUNNUCKS, P.; BRISCOE, D. A. A rapid fish radiation associated with the last sea-level changes in southern Brazil: the silverside *Odontesthes perugiae* complex. **Proceeding of the Royal Society of London B**, v. 269, p. 65-73, 2002.

BERMINGHAM, E.; MCCAFFERTY, S.; MARTIN, A. P. Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamanian isthmus. In: KOCHER, T. D.; STEPIEN, C. A. (Eds.). **Molecular Systematics of Fishes**. San Diego: CA Academic Press, p. 113-128. 1997.

BOUCKAERT, R. R.; HELED, J.; KUEHNERT, D.; VAUGHAN, T. G.; WU, C-H.; XIE, D.; SUCHARD, M. A.; RAMBAUT, A.; DRUMMOND, A. J. BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. **PLoS computational biology**, v. 10, n. 4, p. e1003537, 2014.

CORANDER, J.; CHENG, L.; MARTTINEN, P.; SIRÉN, J.; TANG, J. **BAPS: Bayesian Analysis of Population Structure. Manual version 6.0**. Finland: University of Helsinki. 2013.

COSTA, J. B. S.; BEMERGUY, R. L.; HASUI, Y.; BORGES, M. D. S.; JÚNIOR, C. R. P. F.; BEZERRA, P. É. L.; COSTA, M. L. D.; FERNANDES, J. M. G. 1997. Neotectônica da região amazônica: aspectos tectônicos, geomorfológicos e deposicionais. **Geonomos**, v. 4, n. 2, p. 23-44, 1997.

CUNHA, F. M. B. **Evolução paleozóica da Bacia do Parnaíba e seu arcabouço tectônico**. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro-RJ. 1986.

DARRIBA, D.; TABOADA, G. L.; DOALLO, R.; POSADA, D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. **Nat. Methods.**, v. 9, p. 772, 2012.

DIAS, M. S.; OBERDORFF, T.; HUGUENY, B.; LEPRIEUR, F.; JÉZÉQUEL, C.; CORNU, J. F.; BROSSE, S.; GRENOUILLET, G.; TEDESCO, P. A. Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. **Ecology Letters**, v. 17, n. 9, p. 1130-1140, 2014.

DUPANLOUP, I.; SCHNEIDER, S.; EXCOFFIER, L. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. **Mol. Ecol.**, v. 11, p. 2571-2581, 2002.

ENDLER, J. A. Pleistocene forest refuges: fact or fancy? In: PRANCE, G. T. (Ed.) **Biological Diversification on the Tropics**. New York, NY: Columbia University Press, p. 179–200. 1982.

ESCHMEYER, W. N.; VAN DER LAAN, R. **Catalog of fishes: genera, species, references**. 2019.

EXCOFFIER, L.; LISCHER, H. E. L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. **Molecular Ecology Resources**, v. 10, p. 564-567, 2011.

FAGAN, W. F. Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. **Ecology**, v. 83, n. 12, p. 3243-3249, 2002.

FARIAS, I. P.; HRBEK, T. Patterns of diversification in the discus fishes (*Symphysodon* spp. Cichlidae) of the Amazon basin. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 49, p. 32-43, 2008.

FERREIRA, M.; ALEIXO, A.; RIBAS, C. C.; SANTOS, M. P. D. Biogeography of the Neotropical genus *Malacoptila* (Aves: Bucconidae): the influence of the Andean orogeny, Amazonian drainage evolution and palaeoclimate. **Journal of biogeography**, v. 44, n. 4, p. 748-759, 2017.

FJELDSA, J. Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. **Biodiversity and Conservation**, v. 3, n. 3, p. 207-226, 1994.

FLANTUA, S.; HOOGHIEEMSTRA, H. Historical Connectivity and Mountain Biodiversity. In: HOORN, C.; PERRIGO, A.; ANTONELLI, A. (Eds.). **Mountains, Climate and Biodiversity**. Chichester: Wiley Blackwell, p. 171-186. 2018.

FU, Y. X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. **Genetics**, v. 147, p. 915-925, 1997.

GARMAN, S. On the species of the genus *Anostomus*. **Bull. Essex Inst.**, v. 22, n. 1-3, p. 15-23, 1890.

GODOY, M. P. **Peixes do Brasil: Subordem Characoide: Bacia do rio Mogi-Guassu**. Piracicaba: Editora Franciscana. 1975.

GOULDING, M. **Man and fisheries on an Amazonian frontier**. W. Junk Publishers: The Hague. 1981.

GUIMARÃES, E. C.; BRITO, P. S.; FEITOSA, L. M.; COSTA, L. F. C.; OTTONI, F. P. A new species of *Hyphessobrycon* Durbin from northeastern Brazil: evidence from morphological data and DNA barcoding (Characiformes, Characidae). **Zookeys**, v. 765, p. 79-101, 2018a.

GUIMARÃES, E. C.; BRITO, P. S.; FERREIRA, B. R. A.; OTTONI, F. P. A new species of *Charax* (Ostariophysi, Characiformes, Characidae) from northeastern Brazil. **Zoosystematics and Evolution**, v. 94, p. 83-93, 2018b.

HAFFER, J. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 4, p. 917-947, 2008.

HALL, T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. **Nucl. Acids. Symp. Ser.**, v. 41, p. 95-98, 1999.

HANEBUTH, T. J.; VORIS, H. K.; YOKOYAMA, Y.; SAITO, Y.; OKUNO, J. I. Formation and fate of sedimentary depocentres on Southeast Asia's Sunda Shelf over the past sea-level cycle and biogeographic implications. **Earth-Science Reviews**, v. 104, n. 1-3, p. 92-110, 2011.

HANSEN, J.; SATO, M.; RUSSELL, G.; KHARECHA, P. Climate sensitivity, sea level and atmospheric carbon dioxide. **Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, v. 371, n. 2001, 20120294, 2013.

HUBER, J. H. **Comparison of Old World and New World Tropical cyprinodonts**. Paris: Societe francais de d'Ichthyologie. 1998.

HUBERT, N.; RENNO, J. F. Historical biogeography of South American freshwater fishes. **Journal of Biogeography**, v. 33, p. 1414-1436, 2006.

KLEIN, E. L.; MOURA, C. A. V.; KRYMSKY, R. S.; GRIFFIN, W. L. The Gurupi Belt, northern Brazil: Lithostratigraphy, geochronology, and geodynamic evolution. **Precambrian Research**, v. 141, p. 83–105, 2005.

KOCHER, D.; THOMAS, W. K.; MEYER, A.; EDWARDS, S. V.; PAABO, S.; VILLABLANCA, F. X.; WILSON, A. C. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. **Proceeding of the National Academy of Science**, v. 86, n. 18, p. 6196–6200, 1989.

LARKIN, M. A.; BLACKSHIELDS, G.; BROWN, N. P.; CHENNA, R.; MCGETTIGAN, P. A.; MCWILLIAM, H.; VALENTIN, F.; WALLACE, I. M.; WILM, A.; LOPEZ, R.; THOMPSON, J. D.; GIBSON, T. J.; HIGGINS, D. G. ClustalW and ClustalX version 2. **Bioinformatics**, v. 23, p. 2947–2948, 2007.

LIMA, S. M. Q.; BERBEL-FILHO, W. M.; ARAÚJO, T. F. P.; LAZZAROTTO, H.; TATARENKOV, A.; AVISE, J. C. Headwater Capture Evidenced by Paleo-Rivers Reconstruction and Population Genetic Structure of the Armored Catfish (*Pareiorhaphis*

garbei) in the Serra do Mar Mountains of Southeastern Brazil. **Frontiers in genetics**, v. 8, p. 199, 2017.

LÓPEZ-FERNÁNDEZ, H.; ALBERT, J. S. Paleogene radiations. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 105-117. 2011.

LOVEJOY, N. R.; WILLIS, S. C.; ALBERT, J. S. Molecular signatures of Neogene biogeographical events in the Amazon fish fauna. In: Hoorn, C.; Wesselingh, F. (Eds.). **Amazonia: Landscape and Species Evolution: A look into the past**. Hoboken: Wiley-Blackwell, p. 405-417. 2010.

LUNDBERG, J. G.; MARSHALL, L. G.; GUERRERO, J.; HORTON, B.; MALABARBA, M. C. S. L.; WESSELINGH, F. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American river. In: MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. S.; LUCENA, C. A. S. (Eds.). **Phylogeny and classification of Neotropical fishes**. Porto Alegre, RS: EDUPUCRS, p. 13-48. 1998.

MELO, F. A. G.; BUCKUP, P. A.; RAMOS, T. P. A.; SOUZA, A. K. N.; SILVA, C. M. A.; COSTA, T. C.; TORRES, A. R. Fish fauna of the lower course of the Parnaíba river, northeastern Brazil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (N. Sér.)**, v. 38, p. 363-400, 2016.

MONTOYA-BURGOS, J. I. Historical biogeography of the catfish genus *Hypostomus* (Siluriformes: Loricariidae), with implications on the diversification of Neotropical ichthyofauna. **Molecular Ecology**, v. 12, n. 7, p.1855-1867, 2003.

OTTONI, F. P. *Cichlasoma zarskei*, a new cichlid fish from northern Brazil (Teleostei: Labroidei: Cichlidae). **Vertebrate Zoology**, v. 61, n. 3, p. 335-342, 2011.

PAPADOPOULOU, A.; KNOWLES, L. L. Genomic tests of the species-pump hypothesis: recent island connectivity cycles drive population divergence but not

speciation in Caribbean crickets across the Virgin Islands. **Evolution**, v. 69, n. 6, p. 1501-1517, 2015.

PEREIRA, L. H. G.; HANNER, R.; FORESTI, F.; OLIVEIRA, C. Can DNA barcoding accurately discriminate megadiverse Neotropical freshwater fish fauna? **BMC Genetics**, v. 14, p. 20, 2013.

PETRI, A. C.; FÚLFARO, V. J. **Geologia do Brasil**. São Paulo: Editora da Universidade Federal de São Paulo. 1983.

PIORSKI, N. M. **Diversidade genética e filogeográfica das espécies *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) e *Prochilodus lacustris* Steindachner, 1907 no Nordeste do Brasil**. Tese (Doutorado em Genética e Evolução) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos 2010.

PIORSKI, N. M.; CASTRO, A. C. L.; PEREIRA, L. G.; MUNIZ, M. E. L. Ictiofauna do trecho inferior do rio Itapecuru, Nordeste do Brasil. **Boletim do Laboratório de Hidrobiologia**, v. 11, p. 15-24, 1998.

PIORSKI, N. M.; CASTRO, A. C. L.; PINHEIRO, C. U. B. A prática da pesca entre os grupos indígenas das bacias dos rios Pindaré e Turiaçu, no Estado do Maranhão, Nordeste do Brasil. **Boletim Do Laboratório de Hidrobiologia**, v. 16, p. 67-74, 2003.

PIORSKI, N. M.; CASTRO, A. C. L.; SOUSA NETO, A. M. Peixes do cerrado da região sul maranhense. In: BARRETO, L, N. (Ed.). **Cerrado Norte do Brasil**. São Luís: USEB, p. 177-212. 2007.

PIORSKI, N. M.; GARAVELLO, J. C.; ARCE-H, M.; SABAJ-PÉREZ, M. H. *Platydoras brachylecis*, a new species of thorny catfish (Siluriformes: Doradidae) from Northeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v.6, n. 3, p. 481–494, 2008.

QGIS DEVELOPMENT TEAM. **QGIS Geographic Information System**. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>”. 2018.

RAMOS, T. P. A.; LIMA, S. M. Q.; RAMOS, R. T. C. A new species of armored catfish *Parotocinclus* (Siluriformes: Loricariidae) from the rio Parnaíba basin, northeastern, Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 15, e160153, 2017.

RAMOS, T. P. A.; RAMOS, R. T. C.; RAMOS, S. A. Q. A. Ichthyofauna of the Parnaíba River basin, northeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 14, p. 1–8, 2014.

ROCHA, Y. G. P. C.; RAMOS, T. P. A.; RAMOS, R. T. C. *Phenacorhamdia cabocla*, a new heptapterid from the Parnaíba River basin, Northeastern Brazil (Siluriformes: Heptapteridae). **ZOOTAXA (ONLINE)**, v. 4402, p. 353-62, 2018.

ROSA, R.; MENEZES, N. A.; BRITSKI, H. A.; COSTA, W. J. E. M.; GROTH, F. Diversidade e conservação dos peixes da Caatinga. In: SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M.; FONSECA, M. T.; LINS, L. V. (Eds). **Biodiversidade da caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, p. 135-81. 2003.

ROSSITER, A. The cichlid fish assemblages of Lake Tanganyika: ecology, behavior and evolution of its species flocks. **Advances in Ecological Research**, v. 26, p. 157-252, 1995.

ROXO, F. F.; ALBERT, J. S.; SILVA, G. S. C.; ZAWADZKI, C. H.; FORESTI, F.; OLIVEIRA, C. Molecular phylogeny and biogeographic history of the armored Neotropical catfish subfamilies Hypoptopomatinae, Neoplecostominae and Otothyriinae (Siluriformes: Loricariidae). **PLoS ONE**, v. 9, n. 8, e105564, 2014.

ROY, M. S.; SILVA, J. M. C.; ARCTANDER, P.; GARCIA-MORENO, J.; FJELDSA, J. The speciation of South American and African birds in montane regions. In:

MINDELL, D. P. (Ed.) **Avian Molecular Evolution and Systematics**, New York: Academic Press, p. 325–343. 1997.

SALZBURGER, W.; EWING, G. B.; VON HAESELER, A. The performance of phylogenetic algorithms in estimating haplotype genealogies with migration. **Molecular Ecology**, v. 20, n. 9, p. 1952–1963, 2011.

SEDANO, R. E.; BURNS, K. J. Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini). **Journal of Biogeography**, v. 37, n. 2, p. 325–343, 2010.

SIVASUNDAR, A.; BERMINGHAM, E.; ORTI, G. Population structure and biogeography of migratory freshwater fishes (*Prochilodus*: Characiformes) in major South American rivers. **Mol. Ecol.**, v. 10, p. 407–417, 2001.

SOARES, E. C. **Peixes do Mearim**. São Luís: Instituto GEIA. 2005.

SOARES JÚNIOR AV, HASUI Y, COSTA JBS, MACHADO FB. Evolução do rifteamento e paleogeografia da margem atlântica equatorial do Brasil: Triássico ao Holoceno. **Geociências**, v. 30, n. 4, p. 669–692, 2011.

TAJIMA, F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. **Genetics**, v. 123, p. 585–595, 1989.

THOMAZ, A. T.; KNOWLES, L. L. Flowing into the unknown: inferred paleodrainages for studying the ichthyofauna of Brazilian coastal rivers. **Neotropical Ichthyology**, v. 16, n. 3, e180019, 2018.

THOMAZ, A. T.; MALABARBA, L. R.; BONATTO, S. L.; KNOWLES, L. L. 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**, v. 42, n. 12, p. 2389–2401, 2015.

THOMAZ, A. T.; MALABARBA, L. R.; KNOWLES, L. L. Genomic signatures of paleodrainages in a freshwater fish along the southeastern coast of Brazil: genetic structure reflects past riverine properties. **Heredity**, v. 119, n. 4, p. 287, 2017.

TSCHÁ, M. K.; BACHMANN, L.; ABILHOA, V.; BOEGER, W. A. 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**, v. 190, n. 31-39, 2017

WARD, R. D.; ZEMLAK, T. S.; INNES, B. H.; LAST, P. R.; HEBERT, P. D. DNA barcoding Australia's fish species. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 360, p. 1847–1857, 2005.

WEATHERALL, P.; MARKS, K. M.; JAKOBSSON, M.; SCHMITT, T.; TANI, S.; ARNDT, J. E.; ROVERE, M.; CHAYES, D.; FERRINI, V.; WIGLEY, R. A new digital bathymetric model of the world's oceans. **Earth and Space Science**, v. 2, p. 331-345, 2015.

WINEMILLER, K. O.; LÓPEZ-FERNÁNDEZ, H.; TAPHORN, D. C.; NICO, L. G.; DUQUE, A. B. Fish assemblages of the Casiquiare River, a corridor and zoogeographical filter for dispersal between the Orinoco and Amazon basins. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 9, p. 1551-1563, 2008.

ZANATA, A. M.; RAMOS, T. P. A.; OLIVEIRA-SILVA, L. A new species of *Characidium* (Characiformes: Crenuchidae) from the rio Parnaíba basin, northeastern Brazil. **ZOOTAXA (ONLINE)**, v. 4514, p. 77-86, 2018.

CAPÍTULO 4



“Tempo rei, ó, tempo rei, ó, tempo rei
Transformai as velhas formas do viver
Ensinai-me, ó, pai, o que eu ainda não sei
Mãe Senhora do Perpétuo, socorrei”
(Trecho de ‘Tempo rei’ – Gilberto Gil)

Influências paleogeográficas na distribuição de peixes de água doce no nordeste do Brasil

João Marcelo S. Abreu^{1,2,*}, Ananda Carolina S. Saraiva², James S. Albert³ and Nivaldo M. Piorski^{2,4}

¹ Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Biotecnologia (BIONORTE), Universidade Federal do Maranhão, 650080-805 São Luís, MA, Brazil. ORCID: 0000-0002-4528-3804

² Laboratório de Ecologia e Sistemática de Peixes, Universidade Federal do Maranhão, 650080-805 São Luís, MA, Brazil. ORCID: 0000-0002-1016-5939

³ Department of Biology, University of Louisiana at Lafayette, 300 E St. Mary Blvd, 70504 Lafayette, LA, USA. ORCID: 0000-0001-5477-1749

⁴ Departamento de Biologia, Universidade Federal do Maranhão, 650080-805 São Luís, MA, Brazil. ORCID: 0000-0001-6279-107X

* Corresponding author: joaabreu@hotmail.com; +55 98 986024204

RESUMO

Durante séculos, os biogeógrafos exploraram as maneiras pelas quais os eventos passados influenciaram a distribuição dos organismos em toda a superfície do mundo. A história paleogeográfica e paleoambiental da bacia amazônica tem recebido muita atenção nos últimos anos, com o objetivo de compreender as condições históricas que deram origem à maior concentração de biodiversidade do planeta. Estudos semelhantes posteriores foram realizados em outras áreas tropicais da América do Sul e são muito pouco desenvolvidos nas regiões costeiras e semi-áridas do nordeste brasileiro. Aqui resumimos as informações atualmente disponíveis sobre os principais eventos subjacentes à formação das assembleias de peixes de água doce dos rios costeiros do Maranhão e Piauí no nordeste brasileiro, uma área pouco conhecida do reino Neotropical. A partir de revisões de informações publicadas sobre as distribuições geográficas de peixes de água doce e eventos geológicos que afetaram as bacias hidrográficas dessa região, combinadas com simulações das flutuações do nível do mar nos últimos 10 milhões de anos, nós identificamos dois tipos principais de eventos paleogeográficos

como os mais importantes na estruturação da ictiofauna desta região: elevação de montanhas e arcos estruturais pela reativação tectônica de lineamentos intraplacais (falhas) e mudanças nas linhas costeiras (transgressões/regressões marinhas) devido a flutuações eustáticas do nível do mar. Esses eventos alteraram os cursos de grandes rios costeiros, alterando os padrões de conectividade dentro e entre as bacias dos rios através de capturas de rios nas cabeceiras e ao longo da planície costeira, e afetando profundamente os processos de dispersão, especiação e extinção que produziram a fauna única de peixes da região do Maranhão.

Palavras-chave: Arco Xambioá-Teresina; Geologia, Lineamento Picos-Santa Inês; Maranhão; Serra do Tiracambu

INTRODUÇÃO

Estudos biogeográficos contribuíram substancialmente para a compreensão das origens evolutivas e da manutenção ecológica dos peixes de água doce neotropicais, a fauna de vertebrados mais diversificada da Terra (TEDESCO et al., 2005; LEVÊQUE et al., 2007). A partir de Eigenmann (1909), gerações de biólogos estudaram os padrões de relacionamento entre os peixes distribuídos por toda a região Neotropical. Géry (1969), Weitzman & Weitzman (1982) e Vari (1988), foram de grande importância para o aprimoramento desse conhecimento ao entenderem a necessidade de se agregar informações filogenéticas para se entender esses padrões. Mas o trabalho que pode ser considerado como um divisor de águas, com o perdão do trocadilho, foi o de Lundberg et al. (1998) que passou a considerar a influência dos eventos geológicos nos padrões de distribuição dos peixes de água doce neotropicais. A partir desse trabalho pioneiro, diversos autores (por exemplo, ALBERT et al., 2006; RIBEIRO, 2006; HUBERT & RENNO, 2006; ALBERT et al., 2011; ALBERT & CARVALHO, 2011; DAGOSTA & PINNA, 2017) passaram a agregar informações de distribuição de espécies com hipóteses filogenéticas em associação com eventos geológicos e biogeográficos para propor hipóteses que explicassem os padrões de relacionamento entre espécies e áreas apresentados nessa região.

Devido ao seu imenso tamanho e riqueza de espécies, os peixes da bacia amazônica têm talvez a maior quantidade total de informações conhecidas, enquanto os

peixes das bacias costeiras do sudeste do Brasil têm talvez as informações mais completas (ver REIS et al., 2016). Os eventos geomorfológicos responsáveis pela formação da bacia amazônica e a consequente distribuição de suas espécies de peixes estão se tornando melhor compreendidos (HOORN et al., 2010; ALBERT et al., 2018). Entre os eventos mais importantes, destacaram-se a elevação do norte dos Andes, a formação dos sistemas de zonas úmidas do Pebas e Acre, a formação do moderno rio Amazonas transcontinental e as mudanças na conectividade de bacias sedimentares pela separação e fusão de drenagens através dos Arcos Purus, Vaupes e Michicola (HOORN et al., 2010; ALBERT et al., 2018). A elevação da Cordilheira Oriental dos Andes colombianos e a elevação do Arco Vaupes foram fundamentais para separar a bacia amazônica das bacias transandinas e do Escudo das Guianas (ALBERT et al., 2006; HOORN et al., 2010).

A emergência no Paleogeno do Arco Michicola fez surgir uma importante divisão entre as bacias da Amazônia e do Paraná-Paraguai (TAGLIACOLLO et al., 2015), bem como a elevação da Serra do Mar (RIBEIRO et al., 2005; RIBEIRO, 2006) e junto com as reativações tectônicas e os eventos de incursão marinha foram responsáveis pela distribuição de espécies de peixes de água doce na bacia do Paraná-Paraguai (LUNDBERG et al., 1998; WEITZMAN et al., 1988; RIBEIRO et al., 2011; RAMIREZ et al., 2017). A bacia do São Francisco foi fortemente influenciada pela elevação de montanhas na região central do Brasil e sucessivos eventos de captura de rios, responsáveis pelo desenho atual da bacia (ROSA et al., 2003). Mais recentemente, Ribeiro et al. (2018) mostraram a influência do Lineamento Azimute 125° na separação das bacias de São Francisco, Tocantins e Paraná, onde esse lineamento funciona como um corredor que direciona o sentido do fluxo dos rios dessas bacias, direcionando o Paraná para o sul e Tocantins e São Francisco para o norte. A bacia do Tocantins é separada da bacia amazônica pela formação do Arco Gurupá e as depressões do Araguaia e Tocantins também podem ser consideradas barreiras à dispersão e consequentes divisores de áreas (HUBERT et al., 2007; ROSSETTI & VALERIANO, 2007; RIBEIRO et al., 2011; RAMIREZ et al., 2017).

A simulação de flutuações no nível do mar é uma nova abordagem usada para entender os padrões de biodiversidade de peixes de água doce nessas áreas. O nível do mar mais baixo identificado durante o Último Máximo Glacial para uma área é usado para analisar as conexões históricas entre bacias e sua influência nos padrões de

distribuição de peixes de água doce (DIAS et al., 2014). Vários estudos indicaram que as paleoconexões podem influenciar a distribuição, riqueza, estruturação genética e processo de especiação de espécies de peixes de água doce (LIMA et al., 2017; THOMAZ et al., 2015, 2017; TSCHÁ et al., 2017).

Os dados descritos acima, ilustram o crescente conhecimento das bacias hidrográficas cis-andinas da América do Sul e os processos pelos quais as faunas de peixes de água doce foram formadas. No entanto, pouco se sabe sobre os eventos ocorridos na bacia do Parnaíba e em outras bacias hidrográficas da região do Maranhão, a leste da Bacia Amazônica. A região do Maranhão e Piauí corresponde em grande parte a duas áreas de endemismo propostas para peixes de água doce (HUBERT & RENNO, 2006). No entanto, não se sabe se essas áreas correspondem a duas ou mais áreas de endemismo. Essa incerteza surge da falta de estudos taxonômicos na região e, também, da escassez de informações geológicas sobre as conexões hidrológicas ao longo do tempo entre as bacias dessa região.

Este estudo revisa os principais eventos geológicos e biogeográficos responsáveis pela distribuição das espécies de peixes de água doce nas bacias hidrográficas do Maranhão e Piauí, através de uma revisão de registros de museus e literatura, e reconstruções de flutuações eustáticas do nível do mar através do Mioceno Tardio, Plioceno e Quaternário. Esses dados biogeográficos e paleogeográficos são apresentados para ajudar a orientar futuros trabalhos que visem entender as espécies únicas e valiosas de peixes que habitam cursos de água nessa região historicamente pouco estudada da América do Sul tropical.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

Este estudo foi realizado nas regiões hidrográficas distribuídas nos estados do Maranhão e Piauí, no nordeste do Brasil, segundo a divisão proposta pela Agência Nacional de Águas (ANA, 2015) (Figura 4.1). A Região Hidrográfica do Tocantins, têm uma extensão de 920 mil Km² se estendendo por vários estados do Brasil (ANA, 2015), porém, em nossa área de estudo é a que representa a menor área. A Região Hidrográfica Parnaíba tem uma área de aproximadamente 333 mil Km² e se estende entre os estados

do Maranhão, Piauí e Ceará (ANA, 2015), aqui nós focamos apenas no Rio Parnaíba que é o divisor entre os estados do Maranhão e Piauí e principal rio dessa região hidrográfica.

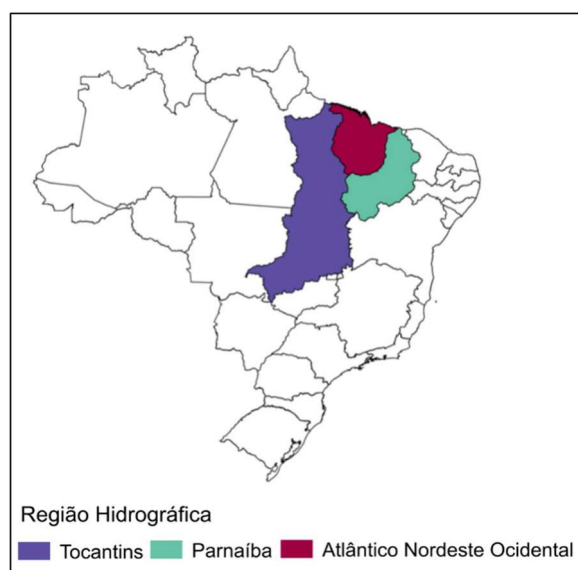


Figura 4.1. Localização das Regiões Hidrográficas brasileiras empregadas neste estudo.

A Região Hidrográfica Atlântico Nordeste Ocidental, nossa principal área de estudo, possui uma área de aproximadamente 274 mil Km² (ANA, 2015) e é subdividida em 8 bacias hidrográficas (Gurupi, Maracaçumé, Turiaçu, Mearim, Itapecuru, Munim, Peria e Preguiças) e dois sistemas hidrográficos (Litoral Ocidental e Ilhas Maranhenses) (MARANHÃO, 2011) (Figura 4.2).

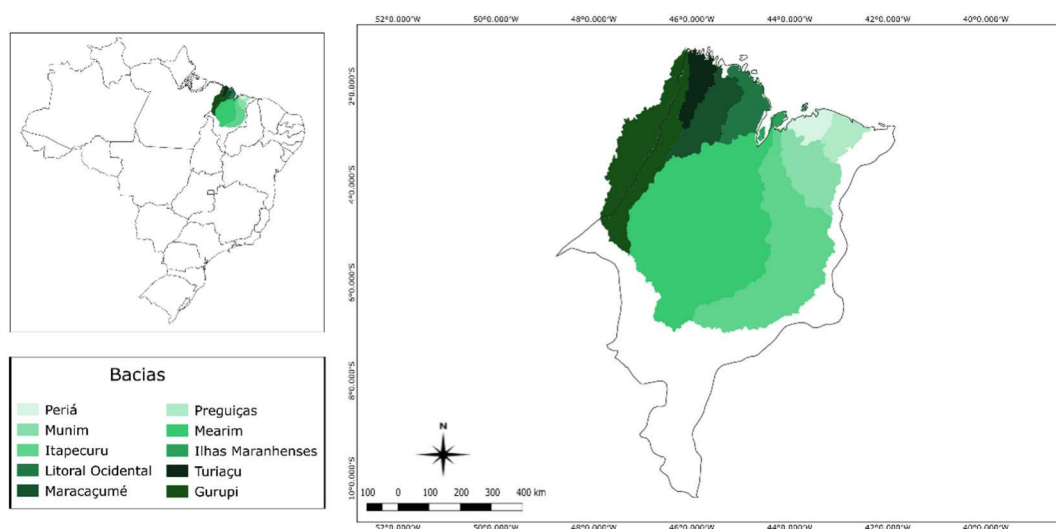


Figura 4.2. Subdivisão das bacias hidrográficas do Estado do Maranhão que compõem a Região Hidrográfica Atlântico Nordeste Ocidental.

Eventos paleogeográficos

Dados sobre a geologia da região foram obtidos a partir da literatura, a fim de identificar e discutir os principais eventos geológicos ocorridos na região que pudessem ter influenciado a distribuição dos peixes de água doce. Por se tratarem de bacias costeiras que atualmente sofrem forte influência da variação diária da maré, simulações foram realizadas baseadas na curva eustática proposta por Hansen et al. (2013), seguindo a metodologia proposta por Thomaz et al. (2015) no Qgis, para se analisar a influência na variação do nível do mar na região.

RESULTADOS

Caracterização geológica da área

O relevo do território maranhense apresenta uma elevação máxima de 800 m com as seguintes unidades geomorfológicas: Chapadões, Chapadas e “Cuestas”, Superfície Maranhense com Testemunhos, Golfão Maranhense, Lençóis Maranhenses e Litoral de “Rias” (IBGE, 1984). Entretanto, Feitosa & Trovão (2006) consideram que, conforme as convenções admitidas para as formas de relevo, no Maranhão podem ser identificadas apenas Planície, Planalto e Depressões. As Planícies correspondem por cerca de 60% do território com elevação de até 100 m, onde quatro ambientes distintos podem ser reconhecidos: Planície Sublitorânea, Planície Litorânea, Planície Costeira e Planície Fluvial.

Os trechos baixos dos rios estão localizados na Planície Fluvial, cuja maior penetração para o interior acompanha os vales dos rios que desembocam no Golfão Maranhense. Um ambiente importante nesta unidade geomorfológica é a Baixada Maranhense, modelada pela convergência dos rios Mearim, Pindaré e Grajaú sob influência de estruturas neotectônicas quaternárias (COSTA et al., 1997), associada a movimentos transgressivos e regressivos do mar. O relevo da Planície foi bastante influenciado por falhas transcorrentes e normais desenvolvidas durante o Quaternário (ca. 2,6 Ma). Estas falhas possibilitaram o desenvolvimento de colinas com altitude variando de 35 a 70 m na região noroeste do Maranhão, e, também, de mesas formando interflúvios tabulares com altitudes em torno de 110 m na borda sul da Baixada Maranhense (COSTA et al., 1997).

O Centro-Sul do Estado abriga as áreas de Planalto, com altitudes entre 200 e 800 metros, subdividindo-se nas seguintes unidades geomorfológicas: Pediplano Central, Planalto Oriental, Planalto Ocidental, Depressão do Balsas e Planalto Meridional.

As principais vertentes hidrográficas estão localizadas na Chapada das Mangabeiras, na Serra do Tiracambu e suas extensões (Serras do Gurupi e da Desordem), na Serra da Menina e no sistema formado pelas Serras da Crueira, Itapecuru e Alpercatas. Este conjunto geomorfológico forma e individualiza as bacias hidrográficas dos rios Gurupi, Turiaçu, Maracaçumé, Pericumã, Mearim, Itapecuru, Tocantins, Parnaíba, Munim e outros rios menores sobre a bacia sedimentar de Barreirinhas. De modo geral, os terrenos mais altos e de idade superior ao Jurássico estão situados abaixo da latitude 6°S. Sendo assim, a Serra do Tiracambu e suas extensões compreendem os divisores de água mais recentes, datadas do Mioceno-Plioceno (ca. 5,3 Ma) (COSTA et al., 1997).

A composição das drenagens apresenta um padrão dendrítico-retangular e os traçados dos rios são controlados por estruturas tectônicas geradas e reativadas no Mesozóico com direções N-S, ENE-WSW, NE-SW e NW-SE (MARTINS et al., 2007). Assim, para os peixes de água doce, o Mioceno foi um período particularmente importante, pois as mudanças tectônicas ocorridas na América do Sul, associadas às variações de nível do mar, influenciaram a dispersão e/ou o isolamento das espécies atuais a partir de suas bacias de origem. O processo orogenético da Cordilheira dos Andes não exerceu influência apenas sobre a geologia das áreas adjacentes, mas também sobre toda a bacia Amazônica e as regiões a leste desta, onde se inclui a bacia sedimentar do Parnaíba (IBGE, 1984; PETRI & FÚLFARO, 1983).

No Plioceno (ca. 5,3 a 1,7 Ma) teve início o Ciclo Velhas caracterizado por um aplainamento geral da superfície maranhense, mais intensa na região central, produzindo as depressões intermontanas dos altos cursos e as depressões periféricas no sopé das “cuestas”. A altitude máxima dessas superfícies chega a 300 metros nas depressões dos altos cursos dos rios e reduz progressivamente até algumas dezenas de metros para o norte, onde é recoberta pelos depósitos da Formação Barreiras (IBGE, 1984).

Durante o Pleistoceno (ca. 1,8 Ma a 0,12 Ma), a região esteve sujeita a uma epirogênese positiva como resultado de reativações tectônicas das falhas que deram

origem ao Arco Férrer-Urbano Santos, exumando-se a superfície pré-cretácea modelada em rochas pré-cambrianas, principalmente na área dos remanescentes do cinturão do Gurupi (KLEIN et al., 2005). Ainda nesse período ocorreu a formação do Golfão Maranhense e da Ilha de São Luís em decorrência dos movimentos eustáticos responsáveis pelas regressões e transgressões marinhas (PETRI & FÚLFARO, 1983).

Eventos paleogeográficos

A partir do levantamento bibliográfico realizado, nós identificamos quatro eventos geológicos e biogeográficos como os responsáveis pela distribuição dos peixes de água doce nas bacias hidrográficas do Maranhão e Piauí. Estes eventos são a formação do: 1) Lineamento Picos-Santa Inês; 2) Arco Xambioá-Teresina; 3) Serra do Tiracambu e; 4) Mudanças na linha de costa durante as incursões (transgressões) e regressões marinhas.

O Lineamento Picos-Santa Inês (Figura 4.3) de origem pré-cambriana percorre boa parte da província sedimentar do Parnaíba, tendo início na cidade de Picos no Piauí e terminando na cidade de Santa Inês no Maranhão, tendo direção SE-NO (SANTOS & CARVALHO, 2009). Esse lineamento teve um papel importante na evolução da bacia sedimentar do Parnaíba, influenciando a direção dos rios presentes nessa bacia e proporcionando sua ligação com o mar (CUNHA, 1986; GÓES, 1995, CHAMANI, 2011).

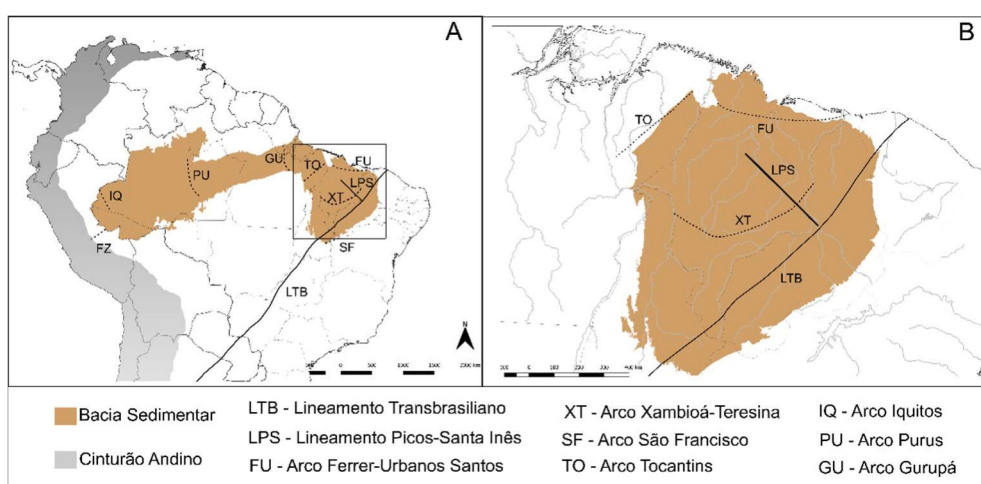


Figura 4.3. A. Mapa mostrando as bacias sedimentares do norte do Brasil e as estruturas geológicas dessa região. B. Província Sedimentar do Parnaíba em destaque mostrando os arcos e lineamentos que ocorrem nessa região.

O Arco Xambioá-Teresina (Figura 4.3) tem sua formação datada do Aptiano-Albiano como consequência da separação entre América do Sul e África (GÓES, 1995), estendendo-se da cidade de Xambioá no Tocantins até a cidade de Teresina no Piauí (AGUIAR, 1969). Este Arco funciona como divisor das bacias sedimentares do Grajaú e Parnaíba, dando origem a bacia sedimentar das Alpercatas, todas inseridas na Província Sedimentar do Parnaíba (Figura 4.4). Com relação às bacias hidrográficas, o mesmo, se estende pelas bacias do Tocantins, Mearim, Itapecuru e Parnaíba, as maiores e mais importantes bacias hidrográficas da região.

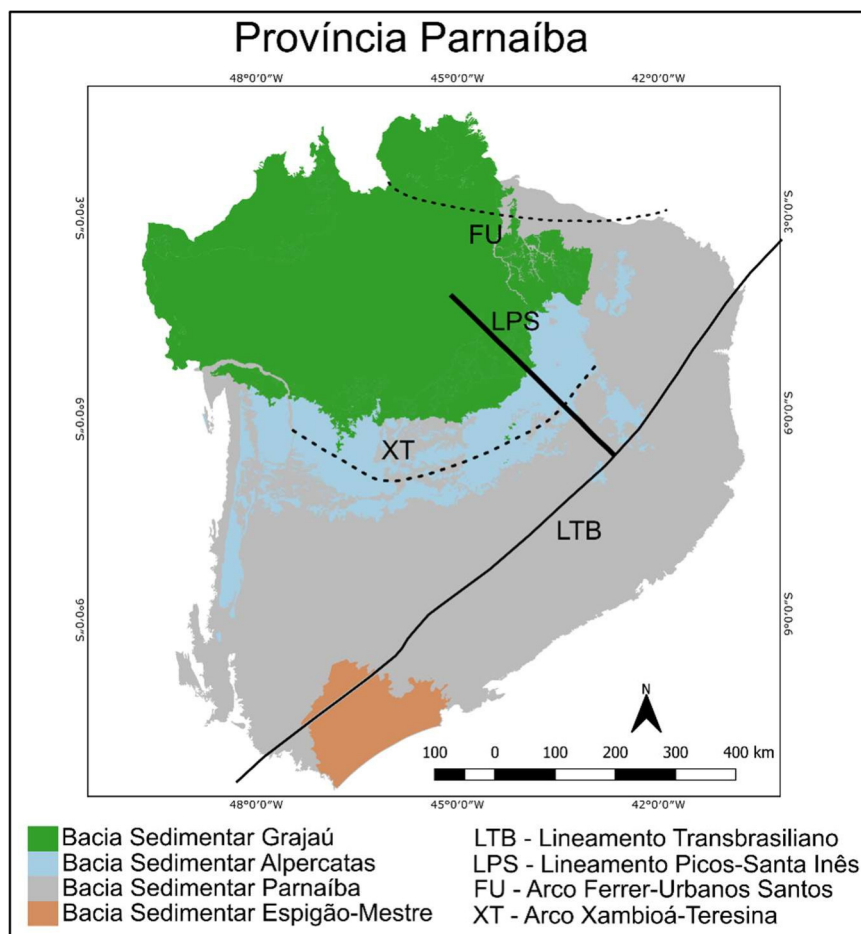


Figura 4.4. Características geológicas na Província Sedimentar do Parnaíba.

O conjunto de informações geológicas sobre a região (PETRI & FÚLFARO, 1983; COSTA et al., 1997), sugere que o Mioceno-Plioceno foi um momento importante para a separação das bacias maranhenses das bacias do Tocantins, a partir do surgimento

da Serra do Tiracambu (5,3 a 1,8 Ma), principal divisor entre as drenagens do Maranhão e do Tocantins (COSTA et al., 1997; SOARES JUNIOR et al., 2011).

Nossas simulações da variação no nível do mar na região, mostraram que no início do Mioceno o nível do mar estava em cerca de 40-50 m acima do nível atual (FERREIRA et al., 1984) e que por volta do Mioceno médio o nível do mar pode ter atingido a cota de 75 m acima do nível atual (HANSEN et al., 2013). Nessas condições, a maioria das drenagens maranhenses estaria inundada, com apenas as partes altas dos maiores rios preservadas enquanto as bacias do Maracaçumé, Turiaçu, Munim, Peria e Preguiças estariam completamente inundadas (Figura 4.5a).

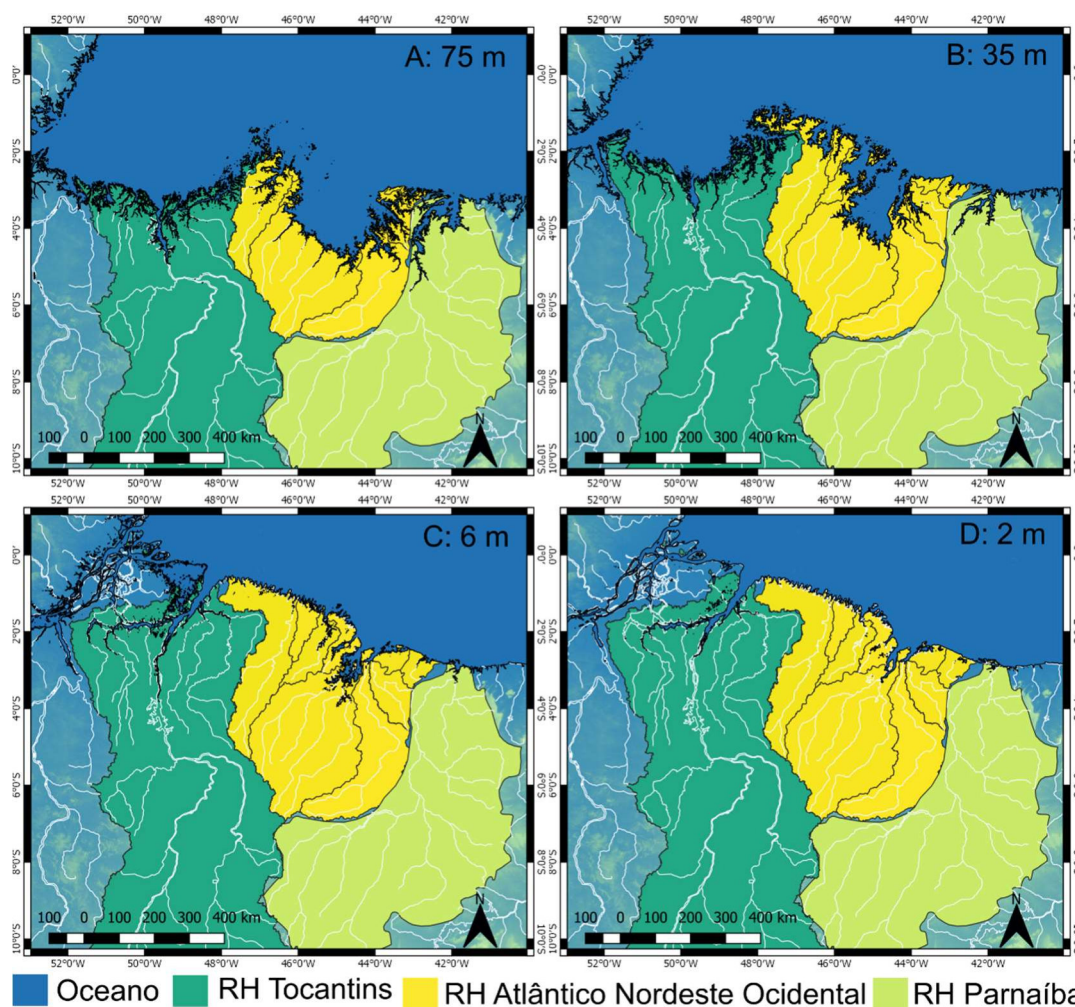


Figura 4.5. Simulações da provável distribuição da linha de costa nas Regiões Hidrográficas Tocantins, Atlântico Nordeste Ocidental e Parnaíba. **A.** Mioceno, nível do mar à 75 m acima do nível atual. **B.** Mioceno-Plioceno Inferior, nível do mar à 35 m acima do nível atual. **C.** Pleistoceno Médio e Superior, nível do mar à 6 m acima do nível atual. **D.** Holoceno, nível do mar à 2 m acima do nível atual.

No final do Mioceno-Plioceno Inferior (ca. 5 - 4 Ma), quando as drenagens atuais tomavam sua configuração atual (LUNDBERG et al., 1998), foram estimadas transgressões periódicas de até 35m (HANSEN et al., 2013), com duração aproximada de 800.000 anos (NORES, 2004). Nessa cota, as drenagens ainda estariam sob influência marinha até o trecho médio, com as cabeceiras dos rios Turiaçu e Munim ficando descobertas, após um longo período de submersão (Figura 4.5b).

O mar sofreu regressões graduais, de modo que entre o Pleistoceno Médio e Superior (ca. 0,78 Ma) ele estava cerca de 4 a 6 m acima do nível atual (HANSEN et al., 2013). Um aumento de 6 m no nível do mar seria suficiente para que esse adentrasse o Rio Tocantins até próximo de Tucuruí. No Rio Turiaçu quase a totalidade do curso médio-inferior teria sido inundado, enquanto no Golfão Maranhense, apenas Pindaré e Mearim seriam os mais atingidos, com água marinha chegando ao Lago de Viana (Rio Pindaré) e Lago Açu (Rio Mearim). No Rio Parnaíba, apenas a parte baixa, correspondente à região do Delta seria atingida (Figura 4.5c).

Também produzimos simulações para o período da Última Máxima Glacial (UMG) durante o Holoceno (c.a. 18 Ka) onde, as variações negativas do nível do mar podem ter chegado até 122 m abaixo do nível atual (HANSEN et al., 2013). De acordo com essa simulação, os rios da região estariam agrupados em 10 paleobacias (Figura 4.6). As seis primeiras seriam compostas exclusivamente por rios da Região Hidrográfica Tocantins. A sétima paleobacia compreenderia as drenagens costeiras do Pará e as bacias do Gurupi, Maracaçumé, Turiaçu e parte do Sistema Litoral Ocidental. A oitava área seria composta pelas bacias do Mearim, Itapecuru e Munim, além de parte do Sistema Litoral Ocidental e da bacia do Peraiá. Uma nona região englobaria a bacia do Preguiças e o restante da bacia do Peraiá. A décima e última região seria composta pela bacia do Parnaíba.

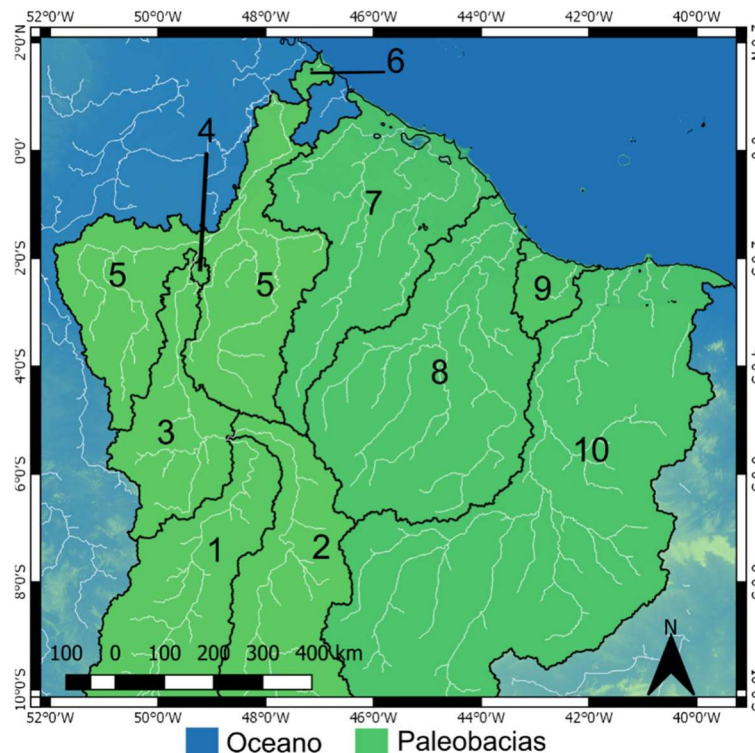


Figura 4.6. Paleobacias previstas durante a Última Máxima Glacial (UMG) do Holoceno (ca. 18 Ka), cota do mar em -122m.

No início do Holoceno (~10 – 9 Ka) o mar estava próximo do nível atual e permaneceu assim até por volta de 5,5 Ka quando ocorreu a transgressão máxima do período, elevando o nível do mar em até 2 m (HANSEN et al., 2013). As transgressões holocênicas, mais fracas do que às dos períodos anteriores, aparentemente não teriam tido força suficiente para inundar as planícies de inundação ficando restritas aos talwegues dos rios e influenciando as drenagens do Maranhão de diferentes formas, porém com menos impacto (Figura 4.5d).

DISCUSSÃO

Modelando as flutuações do nível do mar, apresentamos a primeira avaliação quantitativa das influências das incursões e regressões marinhas nas bacias hidrográficas da planície costeira do Nordeste do Brasil. Durante os eventos de transgressões marinhas, todas as bacias hidrográficas da região tiveram parte de seus cursos inundados pela água do mar, algumas apenas as porções baixas e médias (por exemplo, Itapecuru, Mearim e Parnaíba) e outras, toda a sua extensão (por exemplo, Turiaçu e Preguiças). Esse cenário

pode ter sido alcançado por variações do nível do mar nos últimos 10 Ma, quando o nível do mar variou de 35 m acima a 122 m abaixo do nível atual (HANSEN et al., 2013). Além disso, Abreu et al. (*in press*) mostram que esta região apresenta, assim como a bacia amazônica, baixa altitude, grandes áreas de várzea e forte influência dos eventos de incursões e regressões marinhas.

As regressões marinhas também se mostraram importantes para a região, permitindo que as bocas dos rios fossem conectadas em áreas anteriormente ocupadas pelo mar. Em nossas simulações, as bacias da região formaram paleobacias, onde os rios se uniram, permanecendo conectados por longos períodos. Sob essas condições, poderiam ter ocorrido trocas de fauna nas bacias conectadas. De certa forma, isso explica algumas das semelhanças atuais na composição de espécies entre os rios Mearim e Itapecuru (ABREU et al., 2019). Quando ocorreram flutuações no nível do mar, as distribuições dos peixes de água doce da região foram influenciadas pela imposição de barreiras à dispersão ou pela criação de condições para eventos dispersivos. Por exemplo, inundações de pequenas drenagens (por exemplo, rio Turiaçu) podem ter atuado como barreiras à dispersão entre grandes drenagens durante períodos transgressivos. Evidências disso advêm da ausência de raias *Potamotrygon* no rio Turiaçu e em outras bacias menores localizadas entre os rios Mearim e Tocantins (obs. pes.). Como as raias de água doce parecem ter uma origem única (LOVEJOY et al., 1998), o ambiente marinho do Mioceno na drenagem de Turiaçu impediu a dispersão dos grupos de raias presentes nas drenagens maiores. Por outro lado, durante períodos em que as incursões marinhas não foram suficientes para inundar toda a bacia, o represamento da água combinado com terrenos de baixa altitude pode ter criado condições para dispersão lateral, aumentando as áreas das planícies de inundação. Como consequência, esses processos teriam contribuído para a ampliação do vale do rio, estabelecendo uma comunicação temporária entre diferentes drenagens. Assim, a curta distância entre afluentes de Gurupi e Turiaçu, bem como entre Mearim e Itapecuru, nos permite postular que poderia atuar como uma “rota” de dispersão de peixes entre as bacias durante transgressões. Portanto, ao contrário de Thomaz et al. (2018), esses cenários mostram que as paleobacias identificadas também seriam uma rota importante de dispersão para peixes de água doce do nordeste brasileiro. Além disso, as paleobacias com conexões passadas apresentam maior riqueza de espécies e níveis mais baixos de endemismo do que as paleobacias desconectadas (DIAS et al.,

2014). Essas duas características parecem o caso das bacias analisadas aqui (HUBERT & RENNO, 2006; ABREU et al., 2019).

Nossos resultados sugerem que os eventos de dispersão através de paleobacias foram menos importantes envolvendo o rio Parnaíba e outras drenagens da região. Os processos de dispersão/vicariância nessa área foram influenciados principalmente por eventos geológicos associados ao Arco Xambioá-Teresina e ao Lineamento Picos-Santa Inês. A sobreposição desses eventos sobre as drenagens (Figura 4.3) indica que eles modelaram a configuração das drenagens nos cursos médios dos rios Mearim, Itapecuru e Parnaíba (CUNHA, 1986). Essas mudanças de curso podem ter contribuído para a captura de parte da bacia do Parnaíba pela bacia do Itapecuru, aumentando as semelhanças genéticas e morfométricas entre as espécies de peixes que habitam essas bacias (PIORSKI, 2010; CARVALHO-COSTA et al., 2011; ABREU, 2013; SOUZA, 2014; SARAIVA, 2019). No rio Itapecuru, por exemplo, a análise dos mapas geológicos disponíveis (IBGE, 2011) indica que o rio Balseiros teria sido uma “ponte” importante entre as bacias de Itapecuru e Parnaíba. A parte inferior do rio Balseiros apresenta forte inflexão, provavelmente devido às reativações do Lineamento Picos-Santa Inês (CUNHA, 1986). As projeções desse cotovelo em direção ao rio Parnaíba coincidem com o curso de um afluente intermitente do rio Balseiros, muito próximo ao rio Parnaíba. Assim, em algum momento, parte da drenagem de Itapecuru provavelmente desaguou no rio Parnaíba e foi posteriormente redirecionada por estruturas do Arco Xambioá-Teresina e do Lineamento Picos-Santa Inês. Por outro lado, também se pode postular que o rio Balseiros era um antigo afluente do rio Parnaíba, posteriormente capturado pela drenagem do rio Itapecuru.

A ativação do Arco Xambioá-Teresina na região entre as cidades de São Domingos no Maranhão e Teresina no Piauí (AGUIAR, 1971; LIMA, 1982) pode ter contribuído para a captura das seções superiores da bacia de Itapecuru, formando uma barreira para a vazão do rio Parnaíba (ABREU et al., *in press*). Elevações ao longo do Arco Xambioá-Teresina isolaram porções das bacias estruturais do Mearim, Parnaíba e Tocantins, pois a Serra das Alpercatas separou os afluentes das bacias do Mearim e Parnaíba (rios Cachoeira e Neves) e da bacia do Tocantins (rio Farinha). Apesar de estar quase completamente enterrado na paisagem moderna (LIMA, 2013), o Arco Xambioá-Teresina teve importantes consequências na paleopaisagem (GOES, 1995).

Infelizmente, os estudos são insuficientes na região para testar os efeitos dessas estruturas na ictiofauna. De fato, apesar de poucos, todos os estudos com peixes de água doce que buscaram entender os padrões de distribuição de espécies nessa região, como análises de variação geográfica, filogeografia ou biogeografia, encontraram resultados semelhantes (PIORSKI, 2010; CARVALHO-COSTA et al., 2011; ABREU, 2013; SOUZA, 2014; SARAIVA, 2019); populações isoladas na bacia do Turiaçu; populações compartilhadas entre as bacias de Mearim, Itapecuru, Munim e Parnaíba; maior semelhança entre as populações do alto Parnaíba e do alto Itapecuru; e barreiras ao fluxo gênico dentro do rio Parnaíba. Assim, esses trabalhos indicam que os eventos apresentados influenciaram a biogeografia de peixes da região. No nordeste do Pará, um grupo de estruturas do Mioceno-Plioceno (cerca de 5,3 Ma) formadas por áreas transpressivas e transtensivas se estende para o norte, a oeste do Maranhão (COSTA et al., 1997). Essas estruturas seriam responsáveis pela atual configuração de relevo entre os vales do Tocantins e do Mearim e da composição da Serra do Tiracambu (COSTA et al., 1997). Segundo os autores, ao mesmo tempo, reativações de falhas transcorrentes NE-SW assumiram o controle do curso baixo do rio Tocantins, da baía de Marajó e da orientação geral do rio Gurupi. Assim, essas estruturas neotectônicas sugerem que o Mioceno-Plioceno foi um momento importante para a individualização das drenagens do Maranhão. A ação integrada de eventos transpressivos e falhas correntes permitiu o desenvolvimento de áreas elevadas que separam a drenagem do Maranhão (leste da Serra do Tiracambu) do Tocantins.

Por outro lado, o rio Gurupi, a oeste da Serra do Tiracambu, pode ter permanecido em contato com afluentes dos rios Tocantins ou Guamá por mais tempo. A análise do relevo na margem oeste do rio Gurupi fornece evidências disso, onde poucas formações altas da mesma idade da Serra do Tiracambu que poderiam ter atuado como divisores de água estão ausentes. Para apoiar essa hipótese, a análise de sedimentos pós-Barreira no curso inferior do rio Tocantins, datada do Plio-Pleistoceno (ca. 2,5 Ma), sugere que essa parte do rio formou um delta ao redor da cidade de Tucuruí (ROSSETTI & VALERIANO, 2007). No final do Pleistoceno (ca 0,12 Ma), as falhas NE-SW teriam capturado o curso inferior do rio Tocantins para formar a Baía de Marajó (VITAL & STATTEGGER, 2000; COSTA et al., 2001; 2002).

O baixo rio Gurupi, por sua vez, bem como as drenagens do Piriá (leste do Pará) e Maracaçumé (oeste do Maranhão) foram influenciadas por um conjunto de rochas paleoproterozóicas ainda presentes na área há muito tempo - as estruturas do Cinturão do Gurupi (KLEIN et al., 2005b). Essas drenagens curtas fluem em linha reta de suas cabeceiras, isolando-se das drenagens mais próximas. O isolamento desses rios sugere que eles representam áreas promissoras para a prospecção de novas espécies (por exemplo, BRITO et al., 2019).

No noroeste do Maranhão, as reativações de falhas influenciaram o curso de pequenos rios costeiros localizados entre as bocas dos rios Turiaçu e Pericumã (COSTA et al., 1997). Essas falhas induziram a captura dos segmentos dos rios, mudando suas direções de NE-SW para E-W, e bloquearam a drenagem, dando origem ao sistema de lagos nas regiões de Monção, Penalva e Viana (COSTA et al., 1997). A remodelação da terra devido à reativação de falhas também pode ter ocorrido no nordeste do Maranhão, onde está presente um grande conjunto de terrenos Terciários, pontuados por sedimentos Quaternários. Nesta área, existem vários rios menores com cursos mais ou menos paralelos na direção WSW-NEE, provavelmente influenciados pelas estruturas do Arco Férrer-Urbano Santos erodidas durante o Terciário (VEIGA JUNIOR & OLIVEIRA, 2000).

Entre os muitos estudos realizados sobre áreas de endemismo para peixes de água doce neotropicais, destacamos três que apresentam e discutem propostas de posicionamento para as bacias hidrográficas da região alvo do nosso estudo (HUBERT & RENNO, 2006; ABELL et al., 2008; DAGOSTA & PINNA, 2017). No entanto, em todos esses estudos, alega-se a falta de informações sobre a distribuição de espécies nas bacias do Maranhão. Abreu et al. (2019) realizaram o maior levantamento de espécies da região, atingindo um total de 160 espécies distribuídas em nove bacias hidrográficas da região. Analisando os dados apresentados por todos esses autores, acreditamos que o mais adequado, hoje, seria considerar a bacia do Parnaíba e as bacias do Peria, Preguiças, Munim, Itapecuru e Mearim, como uma única área de endemismo ou ecorregião. Acreditamos também, na possibilidade de que a bacia do Turiaçu e suas bacias vizinhas (Lit. Ocidental, Maracaçumé e Gurupi) possam ser uma área de endemismo separada. No entanto, é necessário um levantamento mais preciso sobre as espécies dessas bacias para

se confirmar estas como uma área de endemismo separada ou agregá-las às bacias costeiras do Pará como proposto por Dagosta & Pina (2017).

Esses achados, juntamente com descrições recentes de espécies para a região (Piorski et al. 2008; Ottoni 2011; Guimarães et al. 2018a, b), reforçam a influência dos quatro eventos identificados aqui, além de demonstrar que os peixes da região do Maranhão sofreram muitos eventos de diferenciação e especiação, sob a influência de barreiras ao fluxo gênico e dispersão. Isso nos leva a concluir que o estudo dessa região pode ser considerado como um "estudo ao vivo da evolução", onde os processos que governam as divergências entre populações e espécies podem ser identificados, interpretados e compreendidos.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à equipe da LABESP pelas discussões que enriqueceram este artigo; à Fundação de Amparo à Pesquisa e Desenvolvimento Científico e Tecnológico do Maranhão - FAPEMA por conceder bolsa de doutorado (011644/2016) e estágio internacional (000529/2018) à JMSA e Universal (01490/16) à NMP; à CAPES pela concessão da bolsa de mestrado de ACSS.

REFERÊNCIAS

ABELL, R.; THIEME, M. L.; REVENGA, C.; BRYER, M.; KOTTELAT, M.; BOGUTSKAYA, N.; COAD, B.; MANDRAK, N.; BALDERAS, S. C.; BUSSING, W.; STIASSNY, M. L. J.; SKELTON, P.; ALLEN, G. R.; UNMACK, P.; NASEKA, A.; NG, R.; SINDORF, N.; ROBERTSON, J.; ARMIJO, E.; HIGGINS, J. V.; HEIBEL, T. J.; WIKRAMANAYAKE, E. Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. **BioScience**, v. 58, p. 403-414, 2008.

ABREU, J. M. S. **Variação geográfica em *Schizodon dissimilis* (Garman, 1890) e diversidade genética e filogeográfica do grupo *Schizodon fasciatus sensu lato***

(Characiformes: Anostomidae). Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Universidade Federal do Pará, Belém, 2013.

ABREU, J. M. S.; CRAIG, J. M.; ALBERT, J. S.; PIORSKI, N. M. Historical biogeography of fishes from coastal basins of Maranhão State, northeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 17, n. 2, e180156, 2019.

AGUIAR, G. A. Revisão Geológica da Bacia do Paleozóico do Maranhão. In: **Anais do XXV Congresso Brasileiro de Geologia**. p.113-122. 1971.

ALBERT, J. S.; CARVALHO, T. P. Neogene assembly of modern faunas. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 119-136. 2011.

ALBERT, J. S.; LOVEJOY, N. R.; CRAMPTON, W. G. Miocene tectonism and the separation of cis-and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 21, p. 14-27, 2006.

ALBERT, J. S.; PETRY, P.; REIS, R. E. Major Biogeographic and Phylogenetic Patterns. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 3-19. 2011.

ALBERT, J. S.; VAL, P.; HOORN, C. The changing course of the Amazon River in the Neogene: center stage for Neotropical diversification. **Neotropical Ichthyology**, v. 16, n. 3, e180033, 2018.

AGÊNCIA NACIONAL DE ÁGUAS (BRASIL). **Conjuntura dos recursos hídricos no Brasil: regiões hidrográficas brasileiras** – Edição Especial. Brasília: ANA, 164 p. 2015.

BRITO, P. S.; GUIMARÃES, E. C.; CARVALHO-COSTA, L. F.; OTTONI, F. P. A new species of *Aphyocharax* Günther, 1868 (Characiformes, Characidae) from the

Maracaçumé river basin, eastern Amazon. **Zoosystematics and Evolution**, v. 95, n. 2, p. 507–516, 2019.

CHAMANI, M. A. C. **Tectônica intraplaca e deformação sinsedimentar induzida por abalos sísmicos: o Lineamento Transbrasiliano e estruturas relacionadas na Província Parnaíba, Brasil**. Dissertação (Mestrado em Geoquímica e Geotectônica) – Universidade de São Paulo, São Paulo. 2011.

CARVALHO-COSTA, L. F.; PIORSKI, N. M.; WILLIS, S. C.; GALETTI, P. M.; ORTÍ, G. Molecular systematics of the neotropical shovelnose catfish genus *Pseudoplatystoma* Bleeker 1862 based on nuclear and mtDNA markers. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 59, p. 177-194, 2011.

COSTA, J. B. S.; BEMERGUY, R. L.; HASUI, Y.; BORGES, M. D. S.; JÚNIOR, C. R. P. F.; BEZERRA, P. É. L.; COSTA, M. L. D.; FERNANDES, J. M. G. 1997. Neotectônica da região amazônica: aspectos tectônicos, geomorfológicos e deposicionais. **Geonomos**, v. 4, n. 2, p. 23-44, 1997.

COSTA, J. B. S.; BEMERGUY, R. L.; HASUI, Y.; SILVA BORGES, M. Tectonics and paleogeography along the Amazon River. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 14, n. 4, p. 335-347, 2001.

COSTA, J.; HASUI, Y.; BEMERGUY, R. L.; SOARES-JÚNIOR, A. V.; VILLEGAS, J. Tectonics and paleogeography of the Marajó Basin, northern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 74, n. 3, p. 519-531, 2002.

CUNHA, F. M. B. **Evolução paleozóica da Bacia do Parnaíba e seu arcabouço tectônico**. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro-RJ. 1986.

DAGOSTA, F. C. P.; PINNA, M. Biogeography of Amazonian fishes: deconstructing river basins as biogeographic units. **Neotropical Ichthyology**, v. 15, n. 3, e170034, 2017.

DIAS, M. S.; OBERDORFF, T.; HUGUENY, B.; LEPRIEUR, F.; JÉZÉQUEL, C.; CORNU, J. F.; BROSSE, S.; GRENOUILLET, G.; TEDESCO, P. A. Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. **Ecology Letters**, v. 17, n. 9, p. 1130-1140, 2014.

EIGENMANN, C. H. The freshwater fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archhelenis theory. In: SCOTT, W. B. **Reports of the Princenton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899**. Princenton, NJ: Princeton University Press, p. 225-374. v. 3 (Zoology), 1909

FEITOSA, A. C.; TROVÃO, J. R. **Atlas escolar do Maranhão: espaço geo-histórico e cultural**. João Pessoa: Editora Grafset. 2006.

FERREIRA, C. S.; VICALVI, M. A.; MACEDO, A. C. M. Limites meridionais da Bacia de Pirabas, estado do Pará. In: **XXXIII Congresso Brasileiro de Geologia**, Rio de Janeiro, p. 326-329. 1984.

GÉRY J. The freshwater fishes of South America. In: FITTKAU, E. J.; ILLIES, J.; KLINGE, H.; SCHWABE, G. H. (Eds). **Biogeography and ecology in South America**. (Monographiae Biologicae, vol. 19). The Hague: Springer Netherlands, p. 828-848. 1969.

GÓES, A. M. **A formação Poti (Carbonífero Inferior) da Bacia do Parnaíba**. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar) – Universidade de São Paulo, São Paulo. 1995.

GUIMARÃES, E. C.; BRITO, P. S.; FEITOSA, L. M.; COSTA, L. F. C.; OTTONI, F. P. A new species of *Hyphessobrycon* Durbin from northeastern Brazil: evidence from morphological data and DNA barcoding (Characiformes, Characidae). **Zookeys**, v. 765, p. 79-101, 2018a.

GUIMARÃES, E. C.; BRITO, P. S.; FERREIRA, B. R. A.; OTTONI, F. P. A new species of *Charax* (Ostariophysi, Characiformes, Characidae) from northeastern Brazil. **Zoosystematics and Evolution**, v. 94, p. 83-93, 2018b.

HANSEN, J.; SATO, M.; RUSSELL, G.; KHARECHA, P. Climate sensitivity, sea level and atmospheric carbon dioxide. **Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, v. 371, n. 2001, 20120294, 2013.

HOORN, C. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 105, p. 267-309, 1993.

HOORN, C. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). **Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology**, v. 112, p. 187–238, 1994.

HOORN, C.; GUERRERO, J.; SARMIENTO, G. A.; LORENTE, M. A. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. **Geology**, v. 23, n. 3, p. 237-240, 1995.

HOORN, C.; WESSELINGH, F. P.; TER STEEGE, H.; BERMUDEZ, M. A.; MORA, A.; SEVINK, J.; SANMARTIN, I.; SANCHEZ-MESEGUER, A.; ANDERSON, L.; FIGUEIREDO, J. P.; JARAMILLO, C.; RIFF, D.; NEGRI, F. R.; HOOGHMSTRA, H.; LUNDBERG, J.; STADLER, T.; SARKINEN, T.; ANTONELLI, A. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. **Science**, v. 330, n. 6006, p. 927-931, 2010.

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**, v. 16, n. 10, p. 2115–2136, 2007.

HUBERT, N.; RENNO, J. F. Historical biogeography of South American freshwater fishes. **Journal of Biogeography**, v. 33, p. 1414-1436, 2006.

IBGE. Atlas do Maranhão. Rio de Janeiro: IBGE, 1984

IBGE. Estado do Maranhão – Geologia. Rio de Janeiro: IBGE, 2011

KLEIN, E. L.; MOURA, C. A. V.; KRYMSKY, R. S.; GRIFFIN, W. L. The Gurupi Belt, northern Brazil: Lithostratigraphy, geochronology, and geodynamic evolution. **Precambrian Research**, v. 141, p. 83–105, 2005a.

KLEIN, E. L.; MOURA, C. A. V.; PINHEIRO, B. L. Paleoproterozoic crustal evolution of the São Luís Craton, Brazil: evidence from zircon geochronology and Sm-Nd isotopes. **Gondwana Research**, v. 8, n. 2, p. 177-186, 2005b.

LEVÊQUE, C.; OBERDORFF, T.; PAUGY, D.; STIASSNY, M. L. J.; TEDESCO, P. A. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. In: BALIAN, E. V.; LÉVÊQUE, C.; SEGERS, H.; MARTENS, K. (Eds.). **Freshwater animal diversity assessment**. Dordrecht: Springer, p. 545-567. 2007.

LIMA, A. S. **Análise geomorfológica da bacia hidrográfica do Rio Mearim – MA a partir do quadro geológico regional**. Tese (Doutorado em Geografia) – Universidade Federal De Minas Gerais, Belo Horizonte. 2013.

LIMA, I. M. M. F. **Caracterização Geomorfológica da Bacia Hidrográfica do Rio Poti**. Tese (Doutorado em Geografia) – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 1982.

LIMA, S. M. Q.; BERBEL-FILHO, W. M.; ARAÚJO, T. F. P.; LAZZAROTTO, H.; TATARENKOV, A.; AVISE, J. C. Headwater Capture Evidenced by Paleo-Rivers Reconstruction and Population Genetic Structure of the Armored Catfish (*Pareiorhaphis*

garbei) in the Serra do Mar Mountains of Southeastern Brazil. **Frontiers in genetics**, v. 8, p. 199, 2017.

LOVEJOY, N. R.; BERMINGHAM, E.; MARTIN, A. P. Marine incursion into South America. *Nature*, v. 396, p. 421, 1998.

LUJAN, N. K.; ARMBRUSTER, J. W. The Guiana shield. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 3-19. 2011.

LUNDBERG, J. G.; MARSHALL, L. G.; GUERRERO, J.; HORTON, B.; MALABARBA, M. C. S. L.; WESSELINGH, F. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American river. In: MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. S.; LUCENA, C. A. S. (Eds.). **Phylogeny and classification of Neotropical fishes**. Porto Alegre, RS: EDUPUCRS, p. 13-48. 1998.

MARANHÃO. Decreto N°27.845, de 18 de Novembro de 2011. Política Estadual de Recursos Hídricos. São Luís, MA. Disponível em: <<http://www.stc.ma.gov.br/legislacao/documento/?id=4690>>. Acesso em: 30 maio 2018.

MARTINS, E. D. S. F.; FILHO, P. W. M. E. S.; COSTA, F. R. D.; ALVES, P. J. D. O. Extração automatizada e caracterização da rede de drenagem e das bacias hidrográficas do nordeste do Pará ao noroeste do Maranhão a partir de imagens SRTM. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO, 13., Florianópolis. **Anais XIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto**. Florianópolis: SC, p. 6827-6834. 2007

NORES, M. The implications of Tertiary and Quaternary sea level rise events for avian distribution patterns in the lowlands of northern South America. **Global Ecol Biogeogr.**, v. 13, n. 2, p. 149-161, 2004.

OTTONI, F. P. *Cichlasoma zarskei*, a new cichlid fish from northern Brazil (Teleostei: Labroidei: Cichlidae). **Vertebrate Zoology**, v. 61, n. 3, p. 335-342, 2011.

PETRI, A. C.; FÚLFARO, V. J. **Geologia do Brasil**. São Paulo: Editora da Universidade Federal de São Paulo. 1983.

PIORSKI, N. M. **Diversidade genética e filogeográfica das espécies *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) e *Prochilodus lacustris* Steindachner, 1907 no Nordeste do Brasil**. Tese (Doutorado em Genética e Evolução) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 2010.

PIORSKI, N. M.; GARAVELLO, J. C.; ARCE-H, M.; SABAJ-PÉREZ, M. H. *Platydoras brachylecis*, a new species of thorny catfish (Siluriformes: Doradidae) from Northeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v.6, n. 3, p. 481–494, 2008.

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**, v. 107, n. 2017, p. 308–323, 2017.

REIS, R. E.; ALBERT, J. S.; DI DARIO, F.; MINCARONE, M. M.; PETRY, P.; ROCHA, L. A. Fish biodiversity and conservation in South America. **Journal of fish biology**, v. 89, n. 1, p. 12-47, 2016.

RIBEIRO, A. C. 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**, v. 4, n. 2, p. 225-246, 2006.

RIBEIRO, A. C.; BENINE, R. C.; FIGUEIREDO, C. A. A new species of *Creagrutus* Günther (Teleostei: Characiformes), from the upper Rio Paraná basin, central Brazil. **Journal of Fish Biology**, v. 64, n. 3, p. 597-611, 2005.

RIBEIRO, A. C.; LIMA, F. C. T.; MENEZES, N. A. Biogeografia dos peixes de água doce da América do Sul. In: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. (Eds).

Biogeografia da América do Sul: Análise de tempo, espaço e forma. São Paulo, Editora Roca, p. 261-276, 2011.

RIBEIRO, A. C.; RICCOMINI, C.; LEITE, J. A. D. Origin of the largest South American transcontinental water divide. **Scientific Reports**, v. 8, 17144, 2018.

ROSA, R.; MENEZES, N. A.; BRITSKI, H. A.; COSTA, W. J. E. M.; GROTH, F. Diversidade e conservação dos peixes da Caatinga. In: SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M.; FONSECA, M. T.; LINS, L. V. (Eds). **Biodiversidade da caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação.** Brasília: Ministério do Meio Ambiente, p. 135-81. 2003.

ROSSETTI, D. F.; VALERIANO, M. M. Applying SRTM topographic data to characterize a Quaternary paleovalley in northern Brazil. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO, 13., Florianópolis. **Anais XIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto.** Florianópolis: SC, p. 2125-2132. 2007.

SANTOS, M. E. C. M.; CARVALHO, M. S. S. **Paleontologia das Bacias do Parnaíba, Grajaú e São Luís.** Rio de Janeiro: CPRM, 2009.

SARAIVA, A. C. S. **Diversidade morfológica do gênero *Loricaria* Linnaeus, 1758 na Região Hidrográfica Atlântico Nordeste Ocidental.** Dissertação (Mestrado em Biodiversidade e Conservação) – Universidade Federal do Maranhão, São Luís. 2019.

SOARES JÚNIOR AV, HASUI Y, COSTA JBS, MACHADO FB. Evolução do rifteamento e paleogeografia da margem atlântica equatorial do Brasil: Triássico ao Holoceno. **Geociências**, v. 30, n. 4, p. 669-692, 2011.

SOUZA, C. P. A. **Diversidade genética e morfométrica de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) em drenagens do estado do Maranhão.** Dissertação (Mestrado em Biodiversidade e Conservação) – Universidade Federal do Maranhão, São Luís. 2014.

TAGLIACOLLO, V. A.; ROXO, F. F.; DUKE-SYLVESTER, S. M.; OLIVEIRA, C.; ALBERT, J. S. Biogeographical signature of river capture events in Amazonian lowlands. **Journal of Biogeography**, v. 42, n. 12, p. 2349-2362, 2015.

TEDESCO, P. A.; OBERDORFF, T.; LASSO, C. A.; ZAPATA, M.; HUGUENY, B. Evidence of history in explaining diversity patterns in tropical riverine fish. **Journal of Biogeography**, v. 32, n. 11, p. 1899-1907, 2005.

THOMAZ, A. T.; MALABARBA, L. R.; BONATTO, S. L.; KNOWLES, L. L. 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**, v. 42, n. 12, p. 2389-2401, 2015.

THOMAZ, A. T.; MALABARBA, L. R.; KNOWLES, L. L. Genomic signatures of paleodrainages in a freshwater fish along the southeastern coast of Brazil: genetic structure reflects past riverine properties. **Heredity**, v. 119, n. 4, p. 287, 2017.

THOMAZ, A. T.; KNOWLES, L. L. Flowing into the unknown: inferred paleodrainages for studying the ichthyofauna of Brazilian coastal rivers. **Neotropical Ichthyology**, v. 16, n. 3, e180019, 2018.

TSCHÁ, M. K.; BACHMANN, L.; ABILHOA, V.; BOEGER, W. A. 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**, v. 190, n. 31-39, 2017

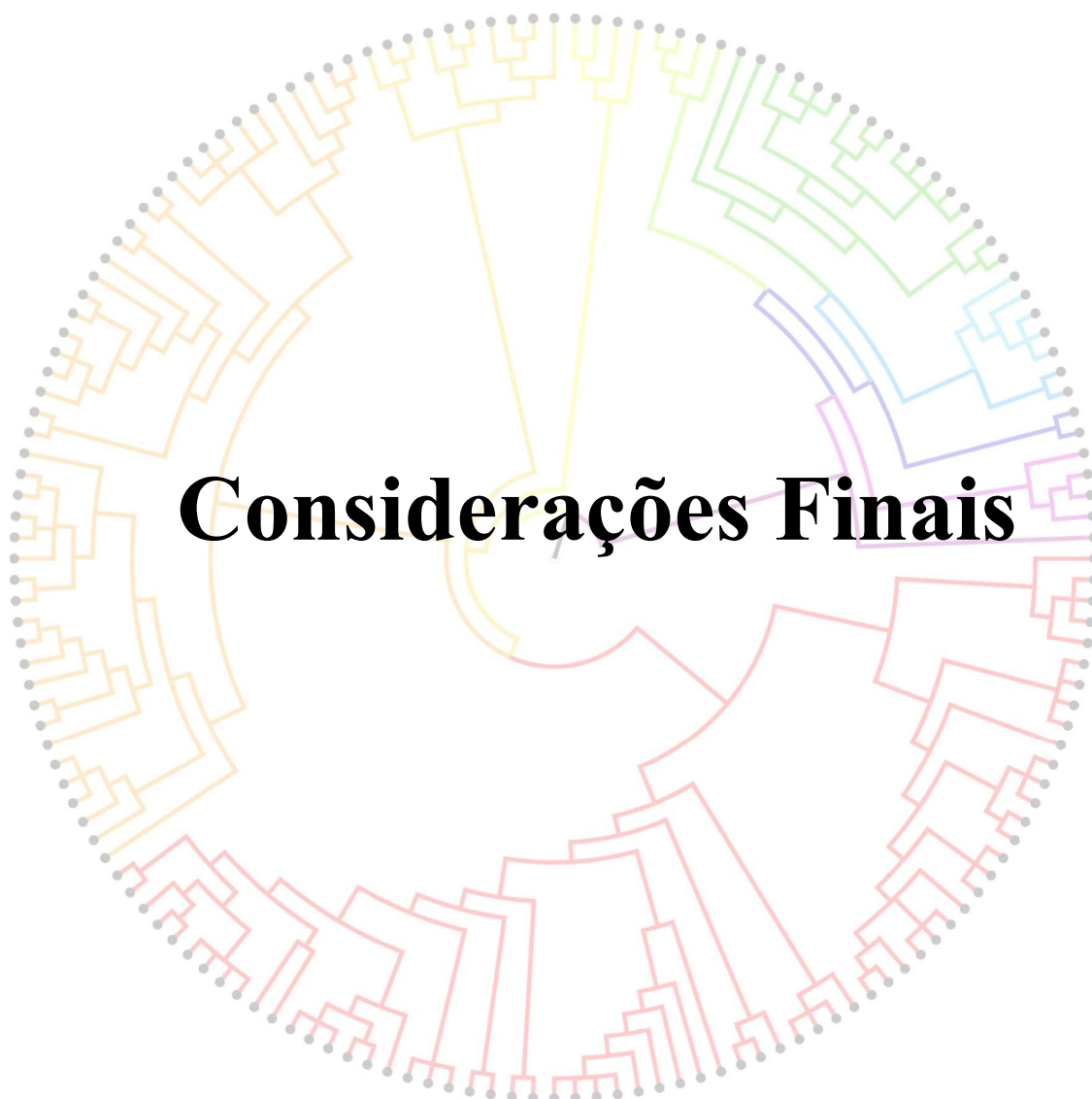
VARI, R. P. The Curimatidae, lowland neotropical fish family (Pisces: Characiformes); distribution, endemism and phylogenetic biogeography. In: VANZOLINI, P. E.; HEYER, W. R. (Eds.) **Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, p. 343-377. 1988.

VEIGA JR, J. P.; OLIVEIRA, R. G. D. Arcabouço tectônico. In: VEIGA JR, J. P. (Ed.). **Programa Levantamentos Geológicos Básicos do Brasil. São Luís NE/SE, Folhas SA.23-X e AS.23-Z. Estados do Maranhão e Piauí. Escala 1:500.000.** Brasília: CPRM. 2000.

VITAL, H.; STATTEGGER, K. Lowermost Amazon River: evidence of late Quaternary sea-level fluctuations in a complex hydrodynamic system. **Quaternary international**, v. 72, n. 1, p. 53-60, 2000.

WEITZMAN, S. H.; MENEZES, N. A.; WEITZMAN, M. J. Phylogenetic biogeography of the Glandulocaudini (Teleostei: Characiformes, Characidae) with comments on the distribution of other freshwater fishes in eastern and southeastern Brazil. In: VANZOLINI, P. E.; HEYER, W. R. (Eds.). **Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns.** Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, p. 379–427. 1988.

WEITZMAN, S. H.; WEITZMAN M. J. Biogeography and evolutionary diversification in Neotropical freshwater fishes, with comments on the Refugia theory. In: PRANCE, G. T. **Biological Diversification in the Tropics**, New York: Columbia University Press. p. 403–422. 1982.



“Eu vejo o futuro repetir o passado
Eu vejo um museu de grandes novidades
O tempo não para
Não para não, não para”
(Trecho de ‘O tempo não para’ – Cazuza)

9. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As análises realizadas indicam que as bacias hidrográficas do Maranhão são entidades singulares onde os processos de dispersão, diferenciação e extinção dos elementos da ictiofauna ainda estão em andamento. Assim, essas drenagens representam uma oportunidade única para estudos evolutivos e biogeográficos, pois atuam como um laboratório *in vivo* onde os processos envolvidos na especiação dos peixes de água doce podem ser visualizados e acompanhados.

Os principais fatores históricos que interferiram, e ainda interferem, nos processos de evolução dos peixes de água doce na região são os eventos de conexão e desconexão das bacias provocados pelos movimentos eustáticos do mar, pela formação de paleodrenagens, soerguimento da serra do Tiracambu, ativações e reativações de arcos e lineamentos, e consequente capturas de trechos dos rios em resposta a esses eventos (CUNHA, 1986; GÓES, 1995; COSTA et al., 1997; SOARES JUNIOR et al., 2011). Os resultados obtidos indicam que as hipóteses de museu, refúgios e rios como refúgios (HAFFER, 2008), também, se aplicam para explicar a composição da fauna de peixes de água doce das bacias estudadas. Essas hipóteses predizem que durante os eventos de transgressões marinhas no Pleistoceno, regiões não afetadas foram usadas como áreas de refúgios (HAFFER, 2008). No caso dos peixes de água doce, essas áreas seriam as regiões dos rios em maiores altitudes. Nos refúgios foi possível, em alguns casos, a ocorrência de especiação e posterior dispersão das espécies durante a regressão do mar (HUBERT & RENNO, 2006; HAFFER, 2008)

A evolução da costa maranhense foi influenciada pela variação do nível do mar por um período de cerca de 200 Ma, desde a separação ocorrida entre o Brasil e a África no Triássico até o Holoceno, quando ocorreram os processos responsáveis pela sua configuração atual (SOARES JUNIOR et al., 2011). Entretanto, nossos resultados indicam que os eventos de transgressões e regressões marinhas ainda exercem forte influência sobre a configuração das bacias hidrográficas maranhenses, mesmo quando se considera um período relativamente curto, de apenas 10 Ma.

A constituição da região maranhense, principalmente, como uma área de planície, foi fundamental para que esses eventos controlassem a formação de sua paisagem. Tal como nas planícies amazônicas (ALBERT & REIS, 2011), as áreas

maranhenses de baixas altitudes foram as mais suscetíveis às variações do nível do mar. Essa influência ocorreu tanto durante os eventos de transgressões, onde áreas foram inundadas pelas águas do mar e os rios tiveram suas áreas reduzidas, quanto durante os eventos de regressões, onde a linha de costa se estendeu por sobre a plataforma continental permitindo que a bacia à qual o rio pertencia aumentasse sua área de ocupação, formando conexões antes não existentes, as paleodrenagens. A sucessão desses eventos foi fundamental para promover a extinção de espécies restritas às áreas de planície, assim como a dispersão e a colonização de áreas a partir de táxons presentes em bacias vizinhas ou “refugiados” em áreas não afetadas pelas oscilações marinhas.

Um exemplo claro do efeito desses processos pode ser observado na ictiofauna dos rios Itapecuru e Mearim. A análise de diversidade filogenética indicou que essas bacias experimentaram eventos relacionados à diversificação de espécies (extinção e especiação) há mais tempo que as demais (c. 10 Ma), indicando que são áreas de colonização mais antigas. Com a ocorrência dos eventos de transgressões marinhas há 5 Ma, os trechos altos dessas bacias serviram como refúgio para a ictiofauna e fonte para posterior povoamento das demais áreas. Os processos descritos e que permitiram diferentes eventos de conexões e desconexões entre as bacias, demonstram a influência dos eventos de vicariância e geodispersão no processo de distribuição das espécies na região, além de, reforçar a ideia da ocorrência das hipóteses de museu, refúgios e rios como refúgios, como proposto por Hubert & Renno (2006), que identificaram regiões vizinhas às bacias maranhenses como área de refúgios para peixes.

Com base nesses eventos e na distribuição das espécies atualmente conhecidas para a região, foi possível identificar que as diferentes bacias hidrográficas funcionam como um arquipélago de ilhas para o fluxo de espécies (ROSENZWEIG, 2004), onde a riqueza de espécies é controlada por dispersão e extinção, e a especiação não contribui substancialmente para a formação de riqueza de espécies. Assim, a atual constituição das bacias hidrográficas da região, não se apresenta como barreira suficiente para a dispersão e fluxo gênico das espécies, o que é de se esperar de áreas que sofreram mudanças em sua paisagem até muito recentemente, no Holoceno, quando por exemplo, o Golfão Maranhense e a Ilha de São Luís se formaram (SOARES JUNIOR et al., 2011). Por outro lado, a influência desses eventos recentes pode ter contribuído para que a especiação não colabore tão fortemente para a composição de espécies da região, pois o

recente isolamento de algumas áreas ainda está a promover a diferenciação entre as espécies.

Esse resultado se aplica ao conjunto total de espécies que ocorrem na região do Maranhão, porém, independentemente de quais eventos ocorreram na região e de quando eles ocorreram, é preciso levar em consideração a biologia das espécies estudadas para se entender os verdadeiros fatores que influenciam o processo de especiação desse grupo de organismo na região. Em geral, é preciso observar que para cada grupo de peixes as bacias maranhenses podem se apresentar ou não como fortes barreiras ao fluxo e a dispersão, pois as características ecológicas de cada grupo poderão influenciar no processo de especiação. Espécies que possuem alto poder de dispersão terão menos dificuldades em ocupar bacias que em algum momento possuíram alguma conexão, por exemplo, Itapecuru, Mearim e Parnaíba. Por outro lado, bacias parcial ou totalmente isoladas, como por exemplo Turiaçu, podem promover a diferenciação mais facilmente em espécies sedentárias ou com menor capacidade de dispersão, além de contribuírem para a formação de espécies endêmicas a partir do isolamento de populações e posterior diferenciação.

As análises genéticas realizadas em duas espécies de hábito migratório (*Schizodon dissimilis* e *Prochilodus lacustris*), indicaram que a população presente na bacia do Rio Turiaçu está em processo de diferenciação e formação de uma nova espécie, cuja separação ocorreu há aproximadamente 600.000 anos. As populações presentes nas demais bacias apresentaram elevado grau de compartilhamento de haplótipos com diferentes configurações. Esses dois padrões de resultados, separação e compartilhamento, evidenciaram a influência de dois eventos na região: vicariância e dispersão, que podem ter ocorrido a partir de eventos de captura de rios, de formação de paleobacias e em consequência da variação no nível do mar (COSTA et al., 1997; SOARES JUNIOR et al., 2011; THOMAZ et al., 2017).

Segundo Hubert et al. (2007), em espécies que sofreram eventos de vicariância, é de se esperar que linhagens que ocorram em bacias separadas por barreiras geológicas sejam representadas em clados monofiléticos, assim como linhagens constituídas por eventos de geodispersão estejam em clados com populações de bacias adjacentes. Observação esta, confirmada por nossos resultados, onde as populações da bacia do Turiaçu se apresentaram em um clado separado das demais bacias, que por sua

vez constituíram clados com o compartilhamento de populações de diversas bacias vizinhas. Isso evidencia que a bacia do Turiaçu passou por um processo recente de isolamento das demais bacias e estas por sua vez não constituem barreiras suficiente ao fluxo e a dispersão, para essas duas espécies migradoras.

O conhecimento atual da distribuição da ictiofauna da região, combinado com os resultados obtidos nesse trabalho permite fazer inferências sobre as áreas de endemismo para peixes de água doce reconhecidas para a região neotropical. Os dados disponíveis sugerem que a bacia do Parnaíba e as bacias do Peria, Preguiças, Munim, Itapecuru e Mearim podem corresponder a uma única área de endemismo ou ecorregião. Também, há indícios de que a bacia do Turiaçu e suas bacias vizinhas (Lit. Ocidental, Maracaçumé e Gurupi) possam ser uma área de endemismo separada. No entanto, é necessário aprofundar o conhecimento taxonômico nessas bacias para a definição se estas correspondem a uma área de endemismo ou se fazem parte de uma área maior incluindo as bacias costeiras do Pará, tal como proposto por Dagosta & Pina (2017).

Por fim, além de contribuímos com uma nova lista de espécies para a região, com um total de 160 espécies, a mais extensa já registrada e de identificar os eventos biogeográficos que influenciaram nos processos de diversificação desse grupo, entendemos que os resultados servirão para subsidiar estudos evolutivos envolvendo os peixes de água doce nas bacias do Maranhão. A partir do momento em que a compreensão dos eventos biogeográficos, aqui apresentados, for aliada aos estudos sobre a biologia e a ecologia das espécies, a compreensão da história evolutiva dos peixes na região estará mais próxima de ser elucidada.

REFERÊNCIAS

- ALBERT, J. S.; REIS, R. E. Introduction to Neotropical Freshwaters. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. (Eds.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, p. 21-59. 2011.
- COSTA, J. B. S.; BEMERGUY, R. L.; HASUI, Y.; BORGES, M. D. S.; JÚNIOR, C. R. P. F.; BEZERRA, P. É. L.; COSTA, M. L. D.; FERNANDES, J. M. G. 1997.

Neotectônica da região amazônica: aspectos tectônicos, geomorfológicos e deposicionais. **Geonomos**, v. 4, n. 2, p. 23-44, 1997.

CUNHA, F. M. B. **Evolução paleozóica da Bacia do Parnaíba e seu arcabouço tectônico**. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro-RJ. 1986.

DAGOSTA, F. C. P.; PINNA, M. Biogeography of Amazonian fishes: deconstructing river basins as biogeographic units. **Neotropical Ichthyology**, v. 15, n. 3, e170034, 2017.

GÓES, A. M. **A formação Poti (Carbonífero Inferior) da Bacia do Parnaíba**. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar) – Universidade de São Paulo, São Paulo. 1995.

HAFER, J. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 4, p. 917-947, 2008.

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**, v. 16, n. 10, p. 2115–2136, 2007.

HUBERT, N.; RENNO, J. F. Historical biogeography of South American freshwater fishes. **Journal of Biogeography**, v. 33, p. 1414-1436, 2006.

ROSENZWEIG, M. L. Applying species-area relationships to the conservation of species diversity. In: LOMOLINO, M. V.; HEANY, L. R. (Eds.). **Frontiers of Biogeography. New Directions in the Geography of Nature**. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc, p. 325-343. 2004.

SOARES JÚNIOR AV, HASUI Y, COSTA JBS, MACHADO FB. Evolução do rifteamento e paleogeografia da margem atlântica equatorial do Brasil: Triássico ao Holoceno. **Geociências**, v. 30, n. 4, p. 669-692, 2011.

THOMAZ, A. T.; MALABARBA, L. R.; KNOWLES, L. L. Genomic signatures of paleodrainages in a freshwater fish along the southeastern coast of Brazil: genetic structure reflects past riverine properties. **Heredity**, v. 119, n. 4, p. 287, 2017.



ANEXO 1

Comprovante de submissão do artigo correspondente ao capítulo 1



Beyond the LGM: Paleogeography of the Eastern Amazon basin and Northeastern basins in Brazil over the past 10 million years

Journal:	<i>Zoological Journal of the Linnean Society</i>
Manuscript ID	ZOJ-06-2019-3750
Manuscript Type:	Original Article
Keywords:	freshwater fishes < Taxa, South America < Geography, biodiversity < Ecology, palaeoecology < Ecology, biogeography < Geography, palaeobiogeography < Geography, Quaternary climate change < Palaeontology
Abstract:	We documented the biogeographic effects of climate driven sea-level fluctuations on freshwater fishes of the Amazon Basin and Northeastern Brazil from paleogeographic reconstructions over the past 10 Myr. For each one million-year time interval we estimated maximum and minimum shorelines, minimum area for 93 sub-basins with positive sea-level changes, and maximum area for 58 sub-basins with negative sea-level changes. We calculated changes in hydrological connectivity of sub-basins, and the maximum amount of area that changed (A') during each time interval. The highest sea-level in the past 10 Myr was +35m above modern at 5.5 Ma, and the lowest level was -122m at the Last Glacial Maximum (21-25 Ka). These sea-levels correspond to 46 (max) and 16 (min) separate river mouths discharging to the sea, as compared with 35 on the modern landscape. Responses of sub-basins to sea-level fluctuations depend on elevation and topography, with stronger responses in Eastern Amazon lowlands and the Maranhão coastal plain, and stronger responses when sea-levels rise than when they fall. Global climate oscillations and sea-level fluctuations over the past 10 Myr increased extinction rates in the Eastern Amazon Lowlands and Coastal Maranhão Lowlands, strongly affecting the biodiversity and biogeography of fishes in northern South America.

ANEXO 2

Artigo publicado na revista *Neotropical Ichthyology* correspondente ao capítulo 2

Neotropical Ichthyology, 17(2): e180156, 2019
 DOI: 10.1590/1982-0224-20180156
 Copyright © 2019 Sociedade Brasileira de Ictiologia

Journal homepage: www.scielo.br/ni
 Published online: 19 June 2019 (ISSN 1982-0224)
 Printed: 30 June 2019 (ISSN 1679-6225)

Original article

Historical biogeography of fishes from coastal basins of Maranhão State, northeastern Brazil

João Marcelo S. Abreu¹, Jack M. Craig², James S. Albert² and Nivaldo M. Piorski³

The Amazonian ichthyofauna is one of the most diverse in the world, yet fishes from the adjacent coastal basins of Maranhão State in Northeastern Brazil remain poorly known. We use phylogeographic, community phylogenetic and phylogenetic beta diversity methods to study the biogeographic history of fishes from the coastal basins of Maranhão State. We report a total of 160 fish species from the basins of the Maranhão region, representing a 93% increase over results of previous studies. All the fish species assemblages from Maranhão are polyphyletic, with only a few putative sister species pairs inhabiting the region. The modern watershed divides among Maranhão basins do not form substantial barriers to dispersal for freshwater fish species, and are more effectively modelled as biogeographic islands than as biogeographic provinces. In combination these results suggest that the Maranhão ichthyofauna was assembled under the influence of several macroevolutionary (extinction, dispersal) and landscape evolution processes, during the Miocene and Pliocene, as well as by the modern ecological characteristics of the region. The results indicate that the distinctive geological and climatic conditions and history of Northeastern Brazil strongly constrained the formation of aquatic faunas in coastal basins of Maranhão State.

Keywords: Biodiversity, Community phylogenetics, Paleogeography, Phylogenetic beta diversity, Phylogeography.

A ictiofauna da Amazônia é uma das mais diversificadas do mundo, mas os peixes das bacias costeiras adjacentes do estado do Maranhão, no Nordeste do Brasil, ainda são pouco conhecidos. Utilizamos métodos filogeográficos, filogenia de comunidade e de diversidade beta filogenética para estudar a história biogeográfica de peixes das bacias costeiras do estado do Maranhão. Nós relatamos um total de 160 espécies de peixes das bacias da região do Maranhão, representando um aumento de 93% sobre os resultados de estudos anteriores. Todas as assembleias de espécies de peixes do Maranhão são polifiléticas, com apenas alguns supostos pares de espécies irmãs habitando a região. As divisões modernas das bacias hidrográficas do Maranhão não formam barreiras substanciais para a dispersão de espécies de peixes de água doce, e são mais efetivamente modeladas como ilhas biogeográficas do que como províncias biogeográficas. Em conjunto, esses resultados sugerem que a ictiofauna maranhense foi montada sob a influência de vários processos de evolução macroevolutiva (extinção, dispersão) e paisagística, durante o Mioceno e Plioceno, bem como pelas características ecológicas modernas da região. Os resultados indicam que as distintas condições geológicas e climáticas e a história do Nordeste do Brasil restringiram fortemente a formação de faunas aquáticas em bacias costeiras do estado do Maranhão.

Palavras-chave: Beta diversidade filogenética, Biodiversidade, Comunidade filogenética, Filogeografia, Paleogeografia.

Introduction

Relatively little is known about the fishes inhabiting coastal rivers of Maranhão State in Northeastern Brazil, mainly due to a lack of taxonomic and ecological studies (but see Piorski *et al.*, 2007, 2017; Barros *et al.*, 2011; Ramos *et al.*, 2014). Even less information has been published regarding the systematics, geographical variation and biogeography of the fishes of this region. To date no species lists have been

published for the individual basins of the Maranhão region, and the region is frequently treated as a single geographic unit (e.g. Piorski *et al.*, 1998; Rosa, 2003; Soares, 2005; Barros *et al.*, 2011; Carvalho-Costa *et al.*, 2011). The river basins of Maranhão are sometimes combined with the Parnaíba basin (e.g. Rosa, 2003; Ramos *et al.*, 2014) that only partially occurs in Maranhão State. The fish diversity previously reported from Maranhão rivers includes 83 species in 65 genera, 31 families and 10 orders (Soares, 2005; Barros *et al.*, 2011).

¹Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Biotecnologia (BIONORTE), Universidade Federal do Maranhão, 650080-805 São Luís, MA, Brazil. joaabreu@hotmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-4528-3804> (corresponding author)

²Department of Biology, University of Louisiana at Lafayette, 300 E St. Mary Blvd, 70504 Lafayette, LA, USA. (JMC) jack.m.craig@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-0590-5944>; (JSA) jalbert@louisiana.edu, <https://orcid.org/0000-0001-5477-1749>

³Departamento de Biologia, Universidade Federal do Maranhão, 650080-805 São Luís, MA, Brazil. nivaldopiorski@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-6279-107X>

ANEXO 3

Comprovante de submissão do artigo correspondente ao capítulo 3



**Genetic differentiation through dispersal and isolation in
two freshwater fishes from coastal basins of Northeastern
Brazil**

Journal:	<i>Neotropical Ichthyology</i>
Manuscript ID	NI-2019-0114.R1
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	07-Dec-2019
Complete List of Authors:	Abreu, João Marcelo; Universidade Federal do Maranhao Waltz, Brandon; University of Louisiana at Lafayette Albert, James; University of Louisiana at Lafayette, Biology Piorski, Nivaldo; Universidade Federal do Maranhao, Departamento de Biologia
Keywords (English):	Headwater capture, Paleodrainages, Phylogeography, Sea-level change, Characiformes
Palavras-chave or Palabras clave:	Captura de cabeceira, Filogeografia, Mudanças no nível do mar, Paleodrenagens, Characiformes

SCHOLARONE™
Manuscripts

ANEXO 4

Comprovante de submissão do artigo correspondente ao capítulo 4


**Journal of
South American Earth Sciences**


João Marcelo Abreu ▾ | My Journals ▾ | Log Out | Help



[Home](#)
[Reports](#)


SAMES_2019_610 | Review Article
Paleogeographic influences on freshwater fish distributions in northeastern Brazil
João Marcelo Abreu | Universidade Federal do Maranhão, Brazil.
Status: **With Editor (3 days)** | Submitted: **07/Dec/2019**
 Zip File

[Overview](#)
[Files](#)
[Messages](#)

Other Authors [Show Details](#)
Ananda Carolina Saraiva (Universidade Federal do Maranhão), James Spurling
Albert (University of Louisiana at Lafayette), Nivaldo Piorski (Universidade
Federal do Maranhão)

Contact Editorial Team


Abstract
For centuries biogeographers have explored the ways in which past events have influenced the distribution of organisms across the surface of the world. The paleogeographic and paleoenvironmental history of the Amazon basin has received much attention in recent years, in order to understand the historical conditions that gave origin to the greatest concentration of biodiversity on Earth. Although similar studies have been conducted in other tropical areas in South America they are poorly developed in the coastal and semi-arid regions of northeastern Brazil. Here we summarize currently available information on major events underlying the formation of freshwater fish assemblages from coastal rivers of Maranhão and Piauí in Northeastern Brazil, a little-known area of the Neotropical realm. From reviews of published information on the geographic distributions of freshwater fishes and the geology events that affects the hydrographic basins from this region, combined with simulations of sea-level fluctuations over the past 10 million years, we identify two main types of paleogeographic events as the most important in structuring the ichthyofauna of this region: uplift of mountains and structural arches by tectonic reactivation of intraplate lineaments (faults), and changes in shorelines (marine transgressions/regressions) due to eustatic sea-level fluctuations. These events altered the courses of large coastal rivers, changing the connectivity patterns within and among rivers basins through river captures at the headwaters and along the coastal plain, and profoundly affecting the processes of dispersal, speciation and extinction that produced the unique fish fauna of the Maranhão region.

Taxonomy
Geological Basin, Basin, Structural Geology

Keywords
Geology; Maranhão; Picos-Santa Inês Lineament; Serra do Tiracambu; Xambioá-Teresina Arch