

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
DEPARTAMENTO DE GENÉTICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E BIOLOGIA MOLECULAR

**ESTRUTURAÇÃO GENÉTICA DE POPULAÇÕES DE *MIMAGONIATES*
MICROLEPIS E SUA RELAÇÃO COM PALEODRENAGENS**

Maikel Varal

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular da UFRGS como requisito parcial para a obtenção do título de **Mestre em Genética e Biologia Molecular**.

Orientador: Nelson Jurandi Rosa Fagundes

Porto Alegre, maio de 2023

INSTITUIÇÕES FINANCIADORAS

Este trabalho teve como fontes financiadoras a fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e o Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

Foi desenvolvido no Laboratório de Genética Humana e Evolução do Departamento de Genética do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

O aluno recebeu uma bolsa de estudos concedida pela CAPES, vinculada ao PPGBM/UFRGS.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao meu orientador, Nelson, por ter me aceitado no laboratório, pela orientação e pela paciência. Sou muito grato pela amizade que se construiu durante o mestrado, pela ajuda e por todo apoio.

À minha co-orientadora, Dea, pela disponibilização dos dados, pela ajuda nas análises, e por sempre estar disponível, apesar da distância.

A todos colegas do laboratório 113, pela companhia e parceria. Especialmente ao André e ao Pedro, que além de grandes amigos, contribuíram enormemente com este trabalho, seja pelas discussões ou pelas ajudas nas análises.

A todos meus amigos, que me acompanharam nesta jornada.

Ao meu namorado, Cesinha, que esteve ao meu lado durante todo este período, sempre me dando suporte. Te amo.

À minha família, pelo incentivo e pelo suporte. Especialmente à minha mãe, que tanto se dedicou para os filhos.

Ao PPGBM e a UFRGS, por possibilitar a realização deste mestrado.

Finalmente, gostaria de agradecer aos membros da banca examinadora, por aceitarem avaliar esse trabalho.

Mas, então, ao menos, que, no artigo da morte, peguem em mim, e me depositem também numa canoinha de nada, nessa água que não pára, de longas beiras: e, eu, rio abaixo, rio a fora, rio a dentro — o rio.

A Terceira Margem do Rio, **João Guimarães Rosa**

SUMÁRIO

RESUMO	6
ABSTRACT	8
CAPÍTULO 1: Introdução	10
CAPÍTULO 2: Objetivos	18
CAPÍTULO 3: River captures or lowland dispersal by paleodrainages: evaluating the genomic fingerprint of freshwater fish connectivity	19
3.1 Abstract.....	20
3.2 Introduction.....	21
3.3 Material and Methods	25
3.3.1 Sampling and genomic data	25
3.3.2 Genetic Structure	27
3.3.3 Phylogenetic relationships and migration events	28
3.3.4 Tests of divergence scenarios	29
3.4 Results.....	32
3.4.1 Genetic Structure	32
3.4.2 Phylogenetic relationships and migration events	34
3.4.3 Tests of divergence scenarios	36
3.5 Discussion.....	38
3.6 References.....	44
3.7 Supplementary Information	52
CAPÍTULO 4: Considerações finais	65
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	67

RESUMO

A Mata Atlântica é um dos cinco *hotspots* de biodiversidade do mundo, e abriga uma grande diversidade de peixes de água doce. A dispersão e distribuição destas espécies foi moldada por eventos geológicos e flutuações no nível do mar que alteraram as conexões fluviais. Além disso, diferentes características ecológicas afetam a dispersão das espécies, restringindo ou facilitando o fluxo gênico e, assim, a colonização de novas áreas. *Mimagoniates microlepis* é um peixe de água doce da família Characidae, com ocorrência no litoral brasileiro, desde o sul da Bahia até o norte do Rio Grande Sul. Esta espécie está associada a águas claras e habita amplamente drenagens costeiras, com algumas populações pontuais no escudo brasileiro. Muitas das drenagens costeiras que agora encontram-se isoladas, representavam afluentes de uma mesma paleodrenagem quando o nível do mar estava mais baixo durante períodos glaciais. Além disso, diferentes eventos de captura de rios ocorreram nas drenagens da costa. Neste trabalho, buscamos compreender a história evolutiva e filogeográfica de *M. microlepis* em sua paleodrenagem mais ao sul, que hoje corresponde a uma série de três bacias hidrográficas isoladas: os rios Maquiné (MQ) e Três Forquilhas (TF); o rio Mampituba (MP); e o rio Araranguá (AR). Utilizamos dados gerados por um protocolo ddRADseq, que incluíram 7,236 SNPs genotipados para 123 indivíduos dessas drenagens e 12 indivíduos de drenagens mais ao norte, que foram usados como grupos externos. A estrutura genética foi avaliada usando o software STRUCTURE, e as relações genealógicas entre indivíduos e populações foram avaliadas pelo RAxML e Treemix, que também foi usado para inferir contato secundário entre populações. Eventos de migração foram também testados através do teste ABBA/BABA e por comparação de modelos no FASTSIMCOAL2. Os resultados indicam que as populações de *M. microlepis* estão fortemente estruturadas de acordo com os rios. As populações de MQ apresentaram a maior

diversidade genética (0,095), seguida de TF (0,082), MP (0,073) e AR (0,067). Todos os cálculos de F_{ST} entre pontos de coleta foram maiores entre os rios do que dentro dos rios, à exceção entre os dois pontos de AR (0.557). Além disso, os cálculos de F_{ST} foram maiores entre AR e MP (0,627), seguido de MQ e MP (0,363), e de MQ e TF (0,281), com menor valor entre TF e MP (0,122). A análise filogenética indica uma relação parafilética entre as drenagens, com colonização de MP a partir de TF, e desta a partir de MQ. Esses resultados sugerem uma população ancestral amplamente distribuída na paleodrenagem que colonizou MQ e TF, a partir de onde MP foi colonizado através de um evento de captura de rio. Um resultado surpreendente foi a indicação de um evento de contato secundário entre AR e MQ, que são as drenagens mais ao norte e mais ao sul, respectivamente. Além disso, os testes ABBA-BABA foram significativos para migração entre TF e AR, e entre TF e MQ. O modelo que inclui explicitamente um evento de contato secundário se ajustou melhor aos nossos resultados em comparação com o modelo sem esse evento. O tempo de divergência inicial entre populações foi estimado em cerca de 60 mil anos tanto para AR e MQ quanto para MQ e TF, sugerindo que suas histórias independentes podem estar associadas a um primeiro momento de desaparecimento da paleodrenagem. MP teve uma divergência mais recente de TF, estimada em 6.078 anos, possivelmente resultante de um evento de captura de rio. Em suma, os resultados sugerem que a história das populações de *M. microlepis* nessa região foi altamente dependente de conexões via paleodrenagem, embora eventos de captura de cabeceira também tenham sido importantes ao longo de sua história evolutiva.

ABSTRACT

The Brazilian Atlantic Forest is one of the five hotspots for biodiversity in the world and harbors a huge diversity of freshwater fishes. The dispersal and distribution of these species were shaped by geological events and sea level fluctuations that changed river connections. In addition, different ecological features affect species' dispersal, either restricting or facilitating gene flow, and thus the colonization of new areas. *Mimagoniates microlepis* is a freshwater fish from the Characidae family, occurring on the Brazilian coast from southern Bahia to the north of Rio Grande Sul. This species is associated with clear waters and largely inhabits coastal drainages, with some punctual populations in the Brazilian shield. Many of the coastal drainages that are now isolated, represented tributaries of the same paleodrainage when the sea level was lower during glacial periods. Furthermore, different river capture events occurred in the coastal drainages. In this work, we sought to understand the evolutionary and phylogeographic history of *M. microlepis* in its southernmost paleodrainage, which now corresponds to a series of three isolated river basins: The Maquiné (MA) and Três Forquilhas (TF) rivers; the Mampituba River (MP); and the Araranguá (AR) River. We used data previously generated under a ddRAD-seq protocol, which included 7,236 SNPs genotyped in 123 individuals from these drainages and 12 individuals from drainages to the north, which were used as outgroups. Genetic structure was assessed using the STRUCTURE software, and the genealogical relationships among individuals and populations were evaluated in the software RAxML, and Treemix, which was also used to infer secondary contact among populations. We also tested for migration events through the ABBA/BABA test and by comparing models in FASTSIMCOAL2. The results indicate that *M. microlepis* populations are strongly structured according to rivers. Populations from MQ showed the highest genetic diversity (0.095), followed by TF (0.082),

MP (0.073), and AR (0.067). All F_{ST} computations for sampling sites were higher among the rivers than within the rivers, except for the two sampling sites within AR (0.557). Moreover, F_{ST} computations for the river populations were higher between AR and MP (0.627), followed by MQ and MP (0.363), and by MQ and TF (0.281), with the lowest value between TF and MP (0.122). The phylogenetic analysis seems to indicate a paraphyletic relationship among drainages, indicating the colonization of MP from TF, and of TF from MQ. These results indicate an ancestral population widely distributed in the paleodrainage that colonized MQ and TF, from where MP was colonized following a river capture event. A surprising result was the indication of a secondary contact between AR and MQ, which are the northernmost and the southernmost drainages, respectively. In addition, ABBA-BABA tests found significant migration between TF and AR, and between TF and MQ. The model that explicitly includes a secondary contact event among these populations fit our data better compared to the model without this event. Initial divergence time among populations was estimated at around 60,000 years for both AR and MQ and MQ and TF, suggesting that their independent histories may be associated with a first moment of disappearance of the paleodrainage. MP had a more recent divergence from TF, estimated at 6,078 years, possibly resulting from a river capture event. In summary, the results suggest that the history of *M. microlepis* populations in this region was highly dependent on connections via paleodrainage, even though river capture events have also been important throughout its evolutionary history.

CAPÍTULO 1: Introdução

Peixes de água doce são um grupo de animais altamente diversos, constituindo mais de 18.000 espécies e representando cerca de 50% de todas espécies de peixes existentes (Fricke et al., 2023). Surpreendentemente, esta diversidade se encontra em uma área que representa apenas 0,5% da superfície continental e que constitui apenas 10% da hidrosfera (van der Sleen e Albert, 2022). A ictiofauna da região Neotropical é tida como a mais diversa, e nela já foram contabilizadas mais de 6.255 espécies, que podem chegar a mais de 9.000, segundo estimativas (Birindelli e Sidlauskas, 2018). As drenagens da costa brasileira, por sua vez, além de apresentarem uma alta riqueza, são caracterizadas por um elevado grau de endemismo de suas espécies (Bizerril, 1994; Ribeiro, 2006).

Uma característica biogeográfica marcante de peixes de água doce é a dependência direta da maioria das espécies com os corpos d'água, o que limita a dispersão conforme as conexões das drenagens (Lundberg et al., 2000; Mayden, 1988). Esta restrição à dispersão faz com que a ictiofauna de água doce apresente uma estruturação filogenética e filogeográfica extremamente marcada, que se vincula a estrutura de conexões dos rios e bacias hidrográficas, tanto atuais como antigas (Bermingham e Avise, 1986; Avise, 2000; Avise, 2009). Assim, espera-se uma relação forte entre a história das drenagens e a sua ictiofauna associada (Hirschmann et al., 2015).

Além das barreiras à dispersão impostas pelo isolamento entre drenagens, fatores ecológicos também contribuem para a estruturação das populações (Hirschmann et al., 2015; Thomaz e Knowles, 2020), tais como a profundidade da água, velocidade da correnteza, vegetação terrestre costeira e tipos de solo que podem restringir a dispersão de algumas espécies (Albert e Reis, 2011). A interação de fatores ecológicos com a história das drenagens pode levar a padrões de dispersão táxons-específicos. Como consequência, a

conectividade entre populações pode diferir entre táxons e regiões geográficas (Burridge et al., 2008).

A Mata Atlântica brasileira configura-se como a segunda maior formação vegetal da região neotropical, e está entre os cinco *hotspots* de biodiversidade do planeta (Myers et al., 2000). Tal formação é marcada pela presença de cadeia de montanhas que se distribuem de forma relativamente paralela com a linha de costa brasileira (Almeida e Carneiro, 1998). Estas formações montanhosas apresentam-se como uma grande barreira biogeográfica para diversas espécies, especialmente as dulcícolas, dado que separam as bacias que drenam à oeste, para o interior do continente, e as que drenam à leste, para a costa (Ribeiro, 2006). Estas últimas constituem-se de diversas bacias hidrográficas pequenas, que correm em isolamento para o Oceano Atlântico (Weitzman et al., 1988; Ribeiro, 2006).

A região costeira brasileira tem como o início de sua formação a quebra do Gondwana, separando os continentes Sul Americano e Africano durante o Triássico, a aproximadamente 140 milhões de anos. Desde então, diversos processos climáticos e geológicos levaram a modificação da paisagem nesta região (Ribeiro, 2006). Eventos neotectônicos têm sido levantados como responsáveis por permitir o intercâmbio de diferentes espécies dulcícolas entre o continente e a costa, que apresentam divergências filogenéticas que datam desde períodos mais antigos, como o Cretáceo, até mais recentes, no Quaternário (Ribeiro, 2006). Tal intercâmbio de espécies do continente com as drenagens isoladas da costa provavelmente contribuiu com a diversificação das espécies costeiras (Menezes, 1996; Ribeiro, 2006; Buckup, 2011).

Além disso, mais recentemente, a costa brasileira foi diretamente afetada pelos ciclos glaciais e interglaciais do Pleistoceno, que provocaram modificações no nível do mar (Weitzman et al., 1988). Em períodos glaciais, o mar regredia, e a plataforma continental era

exposta. As diferentes drenagens isoladas se estendiam e, eventualmente, conectavam-se, formando novas bacias de drenagem maiores antes de desaguar no oceano (Ribeiro, 2006; Thomaz e Knowles, 2018). Tais conexões, ou paleodrenagens, permitiram que diferentes espécies dispersassem ao longo da costa. Além disso, dado que os eventos de transgressão e recuo do nível do mar acontecerem de forma cíclica, diferentes eventos de conexão e isolamento podem ter ocorrido, contribuindo para dinâmicas populacionais ainda mais complexas (Dias et al., 2014).

A tribo *Glandulocaudini* compreende um grupo de peixes de água doce que inclui 9 espécies distribuídas nos gêneros *Glandulocauda*, *Lophiobrycon* e *Mimagoniates* (Thomaz et al., 2015a; Camelier et al., 2018). Este grupo se distribui no sudeste e sul do Brasil, Paraguai e nordeste do Uruguai, sendo todos animais relativamente pequenos (25-60 mm de comprimento médio em adultos), coloridos, inseminadores, com a presença de uma glândula na nadadeira caudal, com adaptações a ambientes específicos e distribuição restrita devida a seus hábitos ecológicos (Camelier et al., 2018).

Dentro de *Glandulocaudini*, o gênero *Mimagoniates* é o que possui maior riqueza, apresentando ao todo sete espécies. À exceção de duas (*M. barbieri* e *M. pulcher*), todas se distribuem ao longo das drenagens da costa brasileira, e apresentam uma distribuição bastante restrita com alto grau de endemismo (Menezes et al., 2008). A análise molecular feita por Camelier et al. (2018) estimou o tempo de divergência do gênero *Mimagoniates* com *Glandulocauda caerulea* em 9.4 milhões de anos, no Mioceno. As divergências internas dentro de *Mimagoniates* datam do fim do Mioceno (6.8 milhões de anos) até o Pleistoceno (Quaternário) (Camelier et al., 2018).

Mimagoniates microlepis (Steindachner, 1877) (Characiformes: Characidae) é um peixe endêmico da Mata Atlântica, popularmente conhecido como lambari azul (Menezes et

al., 2008). Diferencia-se de outras espécies de *Glandulocaudini* por apresentar uma distribuição relativamente ampla, sendo encontrado nas drenagens costeiras desde o sul da Bahia até o norte do Rio Grande do Sul, tendo o Rio Maquiné o limite sul de sua distribuição (Menezes e Weitzman, 2009). Além disso, foi encontrada em terras altas do escudo cristalino brasileiro, nos rios Iguazú, Tietê, e Tibagi (Figura 1) (Menezes et al., 2008; Menezes e Weitzman, 2009; Tschá et al., 2017).

As diferentes populações de *M. microlepis* apresentam uma elevada diversidade e estruturação genética, além de variações morfológicas clinais ao longo de sua distribuição, que sugerem a existência de diversas linhagens alopátricas dentro da espécie (Menezes e Weitzman, 2009; Camelier, 2016; Thomaz e Knowles, 2020). Camelier (2016) realizou análises filogenéticas, filogeográficas e demográficas com genes mitocondriais e nucleares de *M. microlepis* ao longo de toda sua distribuição, identificando quatro grupos haplotípicos monofiléticos da espécie (Camelier, 2016). Os diferentes haplogrupos constituem-se: haplogrupo 1, com bacias costeiras da Bahia e Espírito Santo; haplogrupo 2, com bacias costeiras de São Paulo e Rio de Janeiro; haplogrupo 3, nas bacias dos rios Tietê e bacias costeiras do Paraná; e haplogrupo 4, que ocorre nas bacias costeiras do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, além dos rios Iguazú e Tibagi. O haplogrupo 4 foi tido como o mais basal, ou mais precisamente, o grupo irmão dos demais, indicando que a espécie provavelmente teve o início de sua diversificação no sul, com expansão populacional no sentido norte (Camelier, 2016). Dentro de cada haplogrupo, foram encontradas quebras filogeográficas ainda mais específicas, indicando uma história filogeográfica bastante complexa. Estas divergências, por sua vez, são mais recentes, datando do Pleistoceno (Camelier, 2016). Dessa forma, a história recente das diferentes populações de *M. microlepis* parece ter sido influenciada tanto por eventos de captura de cabeceira quanto pelas oscilações

do nível do mar do Pleistoceno (Menezes et al., 2009; Ribeiro, 2006; Camelier, 2016; Camelier et al., 2018; Thomaz e Knowles, 2020). Estas últimas muito provavelmente influenciaram as dinâmicas populacionais de *M. microlepis* nas bacias costeiras.

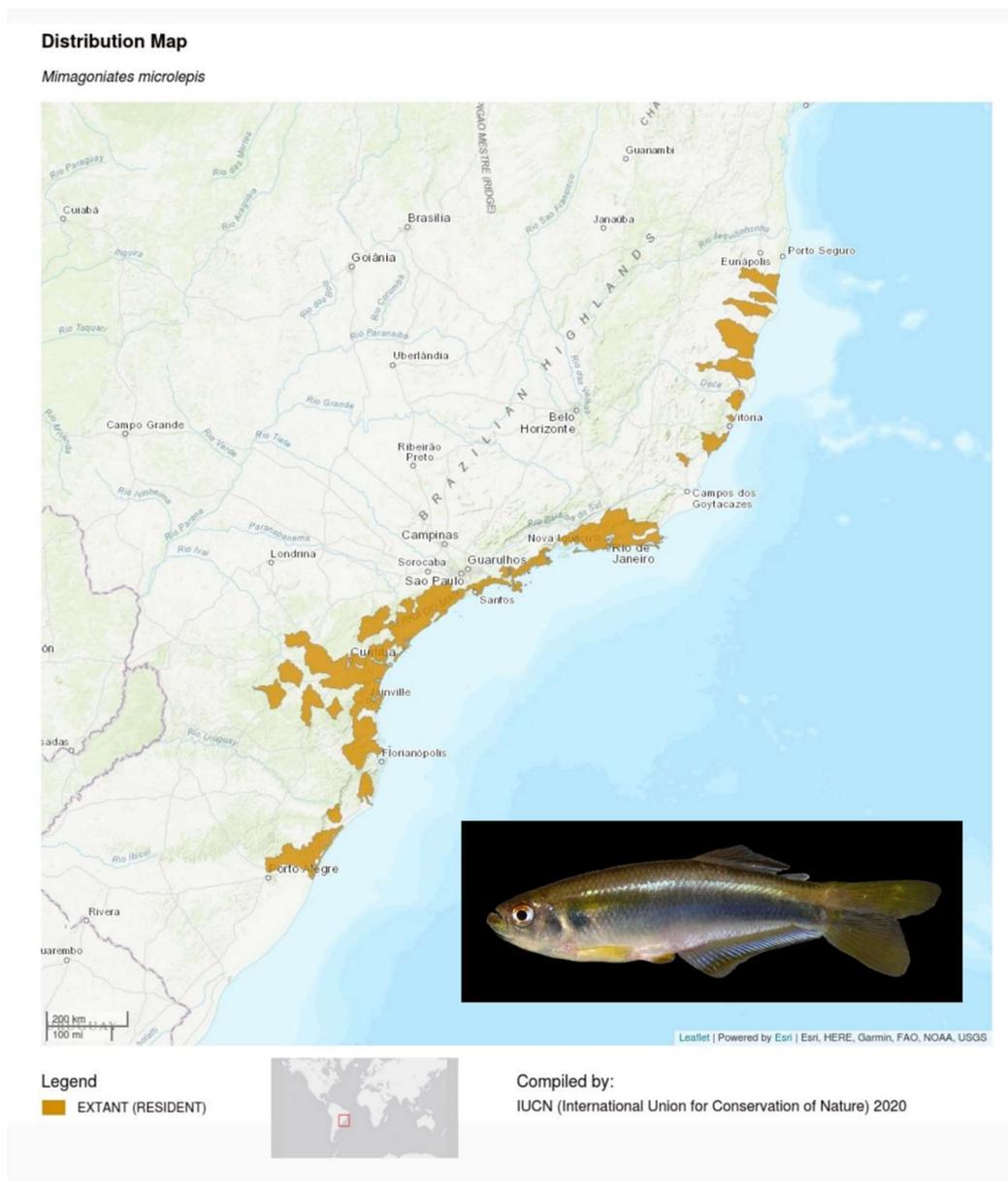


Figura 1. Mapa da distribuição de *Mimagoniates microlepis*. Mapa obtido a partir de: IUCN (International Union for Conservation of Nature) 2020. *Mimagoniates microlepis*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2 <<https://www.iucnredlist.org>>. *Mimagoniates microlepis* (Steindachner, 1877) observado no Brasil por ictiopusj (licença <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>).

Recentemente, a utilização de dados de elevação/batimetria tem permitido a reconstrução de como as diferentes drenagens da costa brasileira se estruturavam no último máximo glacial (Thomaz et al., 2015b; Thomaz e Knowles, 2018). A informação da estrutura destas paleodrenagens *a priori* têm permitido o teste de diferentes cenários filogeográficos para diferentes espécies e grupos. De fato, diversos estudos têm demonstrado como as diferentes conexões por paleodrenagens explicam, pelo menos em parte, a estruturação genética de diferentes táxons e populações (Thomaz et al., 2015b; Pio e Carvalho, 2021; Lima et al. 2017; Tschá et al., 2017), inclusive para *M. microlepis* (Thomaz e Knowles, 2020). Tais estudos endossam a influência das conexões via paleodrenagens para peixes de água doce da costa.

A porção sul das drenagens costeiras do Brasil é caracterizada por três diferentes bacias hidrográficas: a Bacia do rio Tramandaí (RS), composta pelos rios Maquiné e Três Forquilhas, a bacia do rio Mampituba e a bacia do rio Araranguá. Estas drenagens constituem uma ecorregião biogeográfica para peixes de água doce, denominada de Tramandaí-Mampituba (Albert et al., 2011). Apesar de seu reduzido tamanho, esta região apresenta uma alta riqueza de espécies, com mais de 22 espécies endêmicas (Ferrer et al., 2015). O rio Mampituba e o rio Araranguá constituem-se de drenagens isoladas que correm e deságuam diretamente no oceano. A bacia do Rio Tramandaí, no entanto, apresenta padrão distinto, com a presença de dois rios, Maquiné e Três Forquilhas, que correm pelos vales da Serra Geral em completo isolamento e deságuam em lagoas de água doce que se conectam (Malabarba e Isaia, 1992). O rio Maquiné deságua na lagoa dos Quadros e o rio Três Forquilhas na lagoa de Itapeva. Estas lagoas se conectam por canais com o Rio Tramandaí na costa, que desemboca, por sua vez, no oceano Atlântico (Schwarzbold e Schafer, 1984).

Durante os períodos glaciais do Pleistoceno, o nível do mar estava muito mais abaixo do nível atual, e a linha de costa se estendia por quilômetros. A reconstrução das paleodrenagens sugere que durante o último máximo glacial (~21 mil anos), onde o nível do mar recuou aproximadamente -125m, uma rede de drenagens conectava estes quatro rios, antes de desaguar no oceano. No último mínimo glacial, há 5-6 mil anos, houve uma transgressão do nível do mar, com posterior regressão, que levou à formação de diversas lagoas, incluindo àquelas mencionadas anteriormente na bacia do rio Tramandaí (Schwarzbold e Schafer, 1984). Muitas espécies de peixes que habitam os rios não são encontradas nas lagoas (Malabarba et al., 2013), e estas podem funcionar como uma barreira para diversas espécies (Hirschmann et al., 2015).

Nos rios Maquiné, Três Forquilhas e Mampituba, estudos com *M. microlepis* indicam que as populações de cada rio apresentam um haplótipo único e exclusivo, formando uma tricotomia basal (Camelier, 2016). Além disso, análises com dados genômicos feitos por Thomaz e Knowles (2020) indicam um tempo de divergência bastante recente para as populações do sul em relação a outras paleodrenagens, de aproximadamente 8 mil (7.388-9.673) anos. Apesar desses estudos, as relações das populações dos rios Três Forquilhas, Maquiné, Mampituba e Araranguá não foram totalmente esclarecidas e, por consequência, a história filogeográfica, os mecanismos de dispersão, e o papel da paleodrenagem nessa história permanecem obscuros.

Diferentes estudos foram realizados avaliando o papel das paleodrenagens com diferentes táxons nas drenagens costeiras do Brasil, no entanto, a maioria deles abordou como as populações se estruturam de acordo com diferentes paleodrenagens (Pio e Carvalho, 2021; Tschá et al., 2017; Thomaz et al., 2017; Thomaz e Knowles, 2020). A investigação de dinâmicas filogeográficas dentro de uma mesma paleodrenagem, por outro lado, poderia

permitir compreender processos evolutivos e dinâmicas populacionais ainda mais específicas. Não obstante, associado ao conhecimento da antiga estrutura da paleodrenagem, permite comparar os diferentes cenários de dispersão via paleodrenagens versus captura de cabeceira.

CAPÍTULO 2: Objetivos

Objetivo Geral

Compreender os padrões filogeográficos de populações de *Mimagoniates microlepis* no rios Maquiné, Três Forquilhas, Mampituba e Araranguá. Estes rios, hoje isolados, provavelmente foram conectados por paleodrenagens em diferentes momentos no Pleistoceno, em decorrência das variações do nível do mar (Thomaz et al., 2015b; Thomaz e Knowles, 2018), possibilitando o fluxo gênico por conexões de terras baixas entre as diferentes populações. Por outro lado, possíveis conexões entre rios causadas por capturas de cabeceira poderiam gerar outras relações evolutivas entre as populações que diferem da expectativa de paleodrenagens. Assim, nosso objetivo é compreender como essas conexões afetaram a história evolutiva de *M. microlepis* nestes rios.

Objetivos específicos

- Avaliar a estruturação genética entre as diferentes populações, identificando as relações e possíveis barreiras;
- Identificar as relações filogenéticas e avaliar quais cenários se ajustam melhor ao padrão atual de estruturação genética (dispersão por paleodrenagem ou captura de cabeceira).
- Testar se eventos de contato secundário ocorreram entre as diferentes populações, identificando possíveis rotas para tais eventos;
- Testar diferentes modelos demográficos, a fim de identificar qual se ajusta melhor aos dados e inferir os tempos de divergência das diferentes populações.

CAPÍTULO 4: Considerações Finais

As drenagens costeiras do sudeste do Brasil apresentam uma enorme diversidade de peixes de água doce, com um elevado grau de endemismo (Menezes, 1996). As diferentes populações que habitam estes rios foram diretamente influenciadas por variações do nível do mar durante o Quaternário (Ribeiro, 2006). Os eventos de regressão marinha expuseram a plataforma continental, onde se formaram drenagens que conectaram diferentes bacias hidrográficas (Thomaz e Knowles, 2018). Além disso, diferentes eventos de captura de cabeceira permitiram o intercâmbio de espécies em diferentes rios (Ribeiro, 2006).

Neste trabalho, avaliamos a estruturação genética e padrões evolutivos de populações de *M. microlepis* em sua distribuição mais ao sul, na ecoregião do Rio Tramandaí-Mampituba, compostas pelo Rio Araranguá (AR), Rio Mampituba (MP), Rio Três Forquilhas (TF) e Rio Maquiné (MQ) (Albert et al., 2011). Nossos resultados constituem mais um estudo empírico que demonstra a importância das conexões por paleodrenagens nas dinâmicas populacionais de peixes de água doce nesta região. Além disso, reforça o papel de eventos de captura de cabeceira para a dispersão destes animais envolvendo as drenagens costeiras do sudeste do Brasil.

As análises evidenciaram AR como um grupo externo dentro da paleodrenagem, e indicaram uma origem recente de TF a partir de MQ, e de MP a partir de TF. A proximidade entre as populações de TF e MQ era esperada, dado que estas compartilham paleocanais específicos entre elas (Thomaz e Knowles, 2018). A população de MP, por sua vez, provavelmente teve sua origem a partir de um evento de captura de cabeceira com TF, dado que não há evidências de nenhum paleocanal específico entre estas drenagens (Thomaz e Knowles, 2018).

Além disso, nossos resultados indicaram a ocorrência de fluxo genético recente entre as populações de MQ, AR e TF. Tais migrações ocorreram com maior intensidade, novamente, entre AR e MQ, indicando que as *M. microlepis* ocupou os canais expostos pelo recuo do mar durante as glaciações em pelo menos dois momentos distintos. Nossos dados sugerem que, tanto nos eventos de dispersão como os de migração, a população da paleodrenagem não atingiu MP, sendo esta recentemente colonizada por *M. microlepis* através de um evento de captura de cabeceira. Hipotetizamos que o canal que conectava MP provavelmente apresentava uma barreira para a espécie.

Não obstante, este trabalho evidencia a importância de utilizar outras fontes independentes de informação, como é o caso das inferências sobre a existência e curso das paleodrenagens, para compreender a história evolutiva das populações de peixes. Tal abordagem permite ter uma base para abordar cenários alternativos, e inferir com maior segurança a ocorrência de eventos de captura de cabeceiras entre rios (Thomaz e Knowles, 2018; Lima et al., 2017). Em suma, nosso trabalho constitui uma evidência de como a história recente das populações de peixes costeiros de água doce foram afetadas pelas regressões e transgressões marinhas, e como eventos de captura de cabeceira foram importantes para a dispersão de indivíduos entre diferentes rios.

Tanto os eventos de captura de cabeceira como as conexões por paleodrenagens afetaram diversas populações das mais variadas espécies de animais dulcícolas (Ribeiro, 2006; Dias et al., 2014). No entanto, diferentes restrições ecológicas específicas de cada táxon podem determinar o quanto essas conexões representaram uma dispersão de fato (Albert e Reis, 2011; Hirschmann et al., 2015). Assim sendo, esperamos que futuros estudos, com diferentes táxons e restrições ecológicas distintas, contribuam para desvendar a história complexa desta região, e como ela influenciou os atuais padrões de diversidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albert JS, Petry P and Reis RE (2011) Major Biogeographic and Phylogenetic Patterns. In: Albert JS and Reis RE (eds) Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes, 1st ed. University of California Press, pp. 21–57
- Albert JS and Reis RE (2011) Introduction to Neotropical Freshwaters. In: Albert JS and Reis RE (eds) Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes, 1st ed. University of California Press, pp. 3–19
- Almeida FFMD and Carneiro CDR (1998) ORIGEM E EVOLUÇÃO DA SERRA DO MAR. *Revista Brasileira de Geociências* 28:135–150.
- Avice J (2000) *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press
- Avice JC (2009) Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36:3–15.
- Bermingham E and Avice JC (1986) Molecular Zoogeography of Freshwater Fishes in the Southeastern United States. *Genetics* 113:939–965.
- Birindelli JLO and Sidlauskas BL (2018) Preface: How Far Has Neotropical Ichthyology Progressed in Twenty years? *Neotropical Ichthyology*. doi: <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20180128>
- Bizerril CRSF (1994) Análise taxonômica e biogeográfica da Ictiofauna de água doce do leste brasileiro. *Acta Biologica Leopoldensia*. pp. 51–80
- Buckup P (2011) The Eastern Brazilian Shield. In: Albert JS and Reis RE (eds) Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes, 1st ed. University of California Press, pp. 203–210

- Burridge CP, Craw D, Jack DC, King TM and Waters JM (2008) Does Fish Ecology Predicted Dispersal Across a River Drainage Divide? *Evolution* 62:1484–1499.
- Camelier P (2016) Especiação e biogeografia nos gêneros *Glandulocauda* Eigenmann e *Mimagoniates* Regan (Characidae: Stevardiinae: Glandulocaudini). *tesesusubr* 47–142.
- Camelier P, Menezes NA, Costa-Silva GJ and Oliveira C (2018) Molecular phylogeny and biogeographic history of the Neotropical tribe Glandulocaudini (Characiformes: Characidae: Stevardiinae). *Neotropical Ichthyology*. doi: <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170157>
- Dias MS, Oberdorff T, Hugueny B, Leprieur F, Jézéquel C, Cornu J-F, Brosse S, Grenouillet G and Tedesco PA (2014) Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters* 17:1130–1140.
- Ferrer J, Donin M and Malabarba L (2015) A new species of *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993 (siluriformes: Trichomycteridae) endemic to the Tramandaí–Mampituba ecoregion, southern Brazil. *Zootaxa* 4020:375–389.
- Fricke R, Eschmeyer WN and van der Laan R (2023) Eschmeyer’s Catalog of Fishes: Genera, Species, References. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Accessed 9 May 2023
- Hirschmann A, Malabarba LR, Thomaz AT and Fagundes NJR (2015) Riverine habitat specificity constrains dispersion in a Neotropical fish (Characidae) along Southern Brazilian drainages. *Zoologica Scripta* 44:374–382.
- Lima SMQ, Berbel-Filho WM, Cruz C, Lazzarotto H, Tatarenkov A and Avise JC (2017) 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*. doi:
<https://doi.org/10.3389/fgene.2017.00199>

Lundberg JG, Kottelat M, Smith GR, Stiassny ML and Gill AC (2000) So Many Fishes, So Little Time: An Overview of Recent Ichthyological Discovery in Continental Waters. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 87:26–62.

Malabarba L and Isaia EA (1992) The freshwater fish fauna of the Rio Tramandai drainage, Rio Grande do Sul, Brazil, with a discussion of its historical origin. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS* 5:197–223.

Malabarba L, Neto C, Bertaco V, Carvalho T, Ferrer J and Artioli L (2013) *Guia de Identificação dos Peixes da Bacia do Rio Tramandaí*, 1st ed. Via Sapiens, Porto Alegre

Mayden RL (1988) Vicariance biogeography, parsimony, and evolution in north american freshwater fishes. *Systematic Biology* 37:329–355.

Menezes NA (1996) *Methods for Assessing Freshwater Fish Diversity*. Biodiversity in Brazil

Menezes NA, Ribeiro AC, Weitzman SH and Torres RA (2008) Biogeography of Glandulocaudinae (Teleostei: Characiformes: Characidae) revisited: phylogenetic patterns, historical geology and genetic connectivity. *Zootaxa* 1726:33–48.

Menezes NA and Weitzman SH (2009) Systematics of the neotropical fish subfamily Glandulocaudinae (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology* 7:295–370.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB and Kent J (2000) Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities. *Nature* 403:853–858.

Pio NL and Carvalho TP (2021) Evidence on the Paleodrainage Connectivity during Pleistocene: Phylogeography of a Hypoptopomatine Endemic to Southeastern Brazilian

Coastal Drainages. *Neotropical Ichthyology*. doi: <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2020-0128>

Ribeiro AC (2006) Tectonic History and the Biogeography of the Freshwater Fishes from the Coastal Drainages of Eastern Brazil: an Example of Faunal Evolution Associated with a Divergent Continental Margin. *Neotropical Ichthyology* 4:225–246.

Schwarzbald A and Schäfer A (1984) Gênese e Morfologia das Lagoas Costeiras do Rio Grande do Sul . *Amazoniana: Limnologia et Oecologia Regionalis Systematis Fluminis Amazonas* 9:87–104.

Thomaz AT, Arcila D, Ortí G and Malabarba LR (2015a) Molecular phylogeny of the subfamily Stevardiinae Gill, 1858 (Characiformes: Characidae): classification and the evolution of reproductive traits. *BMC Evolutionary Biology*. doi: <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0403-4>

Thomaz AT and Knowles LL (2020) Common barriers, but temporal dissonance: Genomic tests suggest ecological and paleo-landscape sieves structure a coastal riverine fish community. *Molecular Ecology* 29:783–796.

Thomaz AT and Knowles LL (2018) Flowing into the unknown: Inferred Paleodrainages for Studying the Ichthyofauna of Brazilian Coastal Rivers. *Neotropical Ichthyology* 16:e180019.

Thomaz AT, Malabarba LR, Bonatto SL and Knowles LL (2015b) Testing the Effect of Palaeodrainages versus Habitat Stability on Genetic Divergence in Riverine systems: Study of a Neotropical Fish of the Brazilian Coastal Atlantic Forest. *Journal of Biogeography* 42:2389–2401.

Tschá MK, Bachmann L, Abilhoa V and Boeger WA (2017) Past connection and isolation of catchments: The sea-level changes affect the distribution and genetic variability of

coastal freshwater fishes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 190:31–39.

van der Sleen P and Albert JS (2022) *Patterns in Freshwater Fish Diversity*. ScienceDirect. Elsevier, Oxford, pp. 243–255

Weitzman SH, Menezes NA and Weitzman MJ (1988) Phylogenetic Biogeography of the Glandulocaudini (teleostei characiformes, characidae) with Comments on the Distribution of Other Freshwater Fishes in Eastern and Southeastern Brazil. *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, pp. 79–427