

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 25/02/2021.



**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU
Departamento de Morfologia
Laboratório de Biologia e Genética de Peixes**

Eric Venturini Ywamoto

Revisão taxonômica e biogeografia de *Atlantirivulus
santensis* Köhler, 1906 (Rivulidae, Cyprinodontiformes)

**Mestrando: Eric Venturini Ywamoto
Orientador: Prof. Dr. Claudio de Oliveira**

**Botucatu
2019**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE BOTUCATU
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS:
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: GENÉTICA**

Eric Venturini Ywamoto

Revisão taxonômica e biogeografia de *Atlantirivulus
santensis* Köhler, 1906 (Rivulidae, Cyprinodontiformes)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Genética) - Instituto de Biociências, UNESP, campus de Botucatu, para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Genética).

Orientador: Prof. Dr. Claudio de Oliveira

**Botucatu-SP
2019**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Ywamoto, Eric Venturini.

Revisão taxonômica e biogeografia de *Atlantirivulus santensis Köhler*, 1906 (Rivulidae, Cyprinodontiformes) / Eric Venturini Ywamoto. - Botucatu, 2019

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Claudio de Oliveira
Capes: 20204000

1. Peixe - Identificação. 2. DNA mitocondrial. 3. Citocromos c. 4. Biogeografia.

Palavras-chave: Biogeografia; COI; DNA barcoding; Rivulidae.

Resumo

Atlantirivulus santensis é amplamente distribuída ao longo das drenagens costeiras de São Paulo, Brasil. Algumas evidências de variação morfológica dentro dessa espécie sugerem que possam existir espécies novas que ainda não tenham sido descritas. Nesse sentido, o objetivo do presente estudo é verificar se existem diferentes linhagens de *A. santensis* utilizando a ferramenta do DNA Barcoding, realizar a revisão taxonômica de *A. santensis* através de caracteres morfológicos e estabelecer os limites de distribuição desta espécie com o intuito de contribuir para futuros estudos de sistemática dos rivulídeos. Foram analisadas 68 sequências parciais da região Citocromo c Oxidase I do DNA mitocondrial (com aproximadamente 550 pares de bases) de espécimes de *A. santensis* (Ubatuba, Maresias, Bertioga, São Paulo, Santos, Mongaguá, Pedro de Toledo, Itanhaém e Peruíbe), além de *Atlantirivulus simplicis* encontrada no limite norte (Paraty-RJ) da distribuição de *A. santensis* e *Atlantirivulus ribeirensis*, limite sul, para fins comparativos, como grupos externos. Os dados obtidos foram analisados com os softwares Geneious v.4.8.5, BioEdit v5.0.9 e Mega 7.0. Os resultados foram graficamente representados em dendrogramas de Neighbour-Joining (NJ), Automatic Barcode Gap Definition (ABGD) e PTP. As análises geraram três clusters (mais os dois grupos externos) dentro de *A. santensis*. O primeiro grupo é composto por espécimes de Peruíbe, Pedro de Toledo e Itanhaém, o segundo por Santos, Mongaguá e São Paulo e o último grupo por Maresias, Bertioga e Ubatuba. Esses dados corroboram a hipótese da existência de três linhagens distribuídas na costa do Estado de São Paulo, que atualmente são agrupadas como *Atlantirivulus santensis*.

Palavras chaves: DNA barcoding, COI, biogeografia, Rivulidae.

Abstract

Atlantirivulus santensis is widely distributed along the coastal drains of São Paulo, Brazil. Some evidence of morphological variation within this species suggests that there may be new species that have not yet been described. In this sense, the objective of the present study is to verify if there are different strains of *A. santensis* using the tool of the DNA Barcoding, to carry out the taxonomic revision of *A. santensis* through morphological characters and to establish the distribution limits of this species with the intention to contribute for future studies of rivulide systematics. We analyzed 68 partial sequences of the cytochrome c Oxidase I region of the mitochondrial DNA (approximately 550 base pairs) of *A. santensis* specimens (Ubatuba, Maresias, Bertioga, São Paulo, Santos, Mongaguá, Pedro de Toledo, Itanhaém and Peruíbe), in addition to *Atlantirivulus simplicis* found in the northern boundary (Paraty-RJ) of the distribution of *A. santensis* and *Atlantirivulus ribeirensis*(Juquiá-SP), southern limit, for comparative purposes, as external groups. The data obtained were analyzed with the software Geneious v.4.8.5, BioEdit v5.0.9 and Mega 7.0. The results were graphically represented in Neighbor-Joining (NJ), Automatic Barcode Gap Definition (ABGD) and PTP dendrograms. The analyzes generated three clusters (plus the two external groups) within *A. santensis*. The first group consists of specimens from Peruíbe, Pedro de Toledo and Itanhaém, the second from Santos, Mongaguá and São Paulo, and the last group from Maresias, Bertioga and Ubatuba. These data corroborate the hypothesis of the existence of three strains distributed on the coast of the State of São Paulo, which are currently grouped as *Atlantirivulus santensis*.

Keywords: DNA barcoding, COI, biogeography, Rivulidae

Matilde, Maria Julieta e Paulo

Agradecimentos

Aos meu pais, Rosa e William, por todo amor, educação e incentivo.

Agradeço à Camila, todos os dias...

A todos os meus familiares, em especial minha irmã Cinthia e meu avô Antônio (pescador!), meus primos e amigos Pedro, Maurice e Gabriel, por todos os momentos de cumplicidade e motivação.

A todos do Laboratório de Biologia e Genética de Peixes, em especial Fabilene, Giovana, Mayumi, Leticia, Luz, Fabio, Gabriel, Bruno e Renato, por todos os momentos de descontração, incentivo e ajuda na execução desse trabalho.

Ao Dalton, pela colaboração e ensinamentos.

Ao Prof. Dr. Fausto Foresti pela inspiração como pesquisador e pessoa.

Ao Prof. Dr. Ricardo C. Benine por toda a atenção.

Ao Prof. Dr. Claudio Oliveira por toda oportunidade, incentivo, orientação e contribuição para minha formação acadêmica.

A Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu, Programa de Pós- Graduação em Ciências Biológicas (Genética) e Departamento de Morfologia e todos os funcionários do Instituto de Biociências, pela oportunidade e condições necessárias à realização deste estudo.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Sumario

1. Introdução	9
1.1 Família Rivulidae	9
1.2 O gênero <i>Atlantirivulus</i>	11
1.4 Contextualização da Serra do Mar.....	14
1.5 A Biodiversidade e o viés taxonômico	16
2. Objetivos.....	17
3. Material e métodos	17
4.1 Coleta de dados	17
4.2 Análise dos dados	19
4.2.1 Análise molecular	19
Poisson Tree Processes (PTP).....	20
4.2.2 Análise morfológica.....	21
4. Resultados.....	22
Resultados morfológicos.....	27
5. Discussão	42
5.1 Taxonomia	42
5.2 Biogeografia	43
6. Conclusão	45
Referências	45
7. Apêndice	54
8. Anexo.....	60

1. Introdução

1.1 Família Rivulidae

Com aproximadamente 850 espécies distribuídas em 110 gêneros, a ordem Cyprinodontiformes constitui um dos maiores grupos de peixes Teleostei de água doce (Ponzetto, 2012). Nessa ordem encontramos os “killifishes” (Subordem: Aplocheiloidei) representados por três grandes famílias: i) Aplocheilidae distribuída na Ásia; ii) Nothobranchidae habita regiões da África; e iii) Rivulidae, à qual pertencem as espécies de “killifishes”, é a quarta maior família de peixes de água doce, com distribuição desde o Sul da Florida, nos Estados Unidos, até o Nordeste da Argentina (Costa, 2003; Reis *et al.*, 2003). É composta por peixes geralmente pequenos, raramente ultrapassando 80 mm de comprimento total (Costa, 1990; Nielsen, 1997). Atualmente essa família é composta por 36 gêneros com 350 espécies válidas, e divididas em três subfamílias: Kryptolebiatinae, Cynolebiatinae e Rivulinae, habitando regiões pantanosas de águas rasas, muitas vezes temporárias (Costa, 2003; 2004a; 2011).

Hipóteses de relacionamento para Aplocheiloidei foram propostas por Costa (2013) incluindo 61 representantes e seis “outgroups”, baseado num conjunto combinado de segmentos de três genes mitocondriais (citocromo b, 12S rRNA e 16S rRNA) e 199 caracteres morfológicos (Figura 1). Neste estudo, o autor demonstra que a divergência entre Cynolebiasinae e Rivulinae está relacionada a um evento de vicariância que separa o antigo grupo em áreas do leste brasileiro dos demais na área da Amazônia. A distribuição de Cynolebiasinae implica numa distribuição ancestral em áreas do leste e do escudo cristalino brasileiro, além de um evento de dispersão para a área Amazônica. Sendo que o ancestral mais recente dos Rivulinae é tido como endêmico da área Amazônica, a qual é habitada por representantes da maioria das linhagens de Rivulinae. Logo, dois importantes eventos de dispersão e vicariância são propostos de terem ocorrido, um dentro do gênero *Melanorivulus* na região Amazônica até a região dos escudos cristalinos brasileiros e outro da região Amazônica até o sudeste do Brasil, separando a recente área habitada pelo ancestral do *Atlantirivulus* (Costa, 2013).

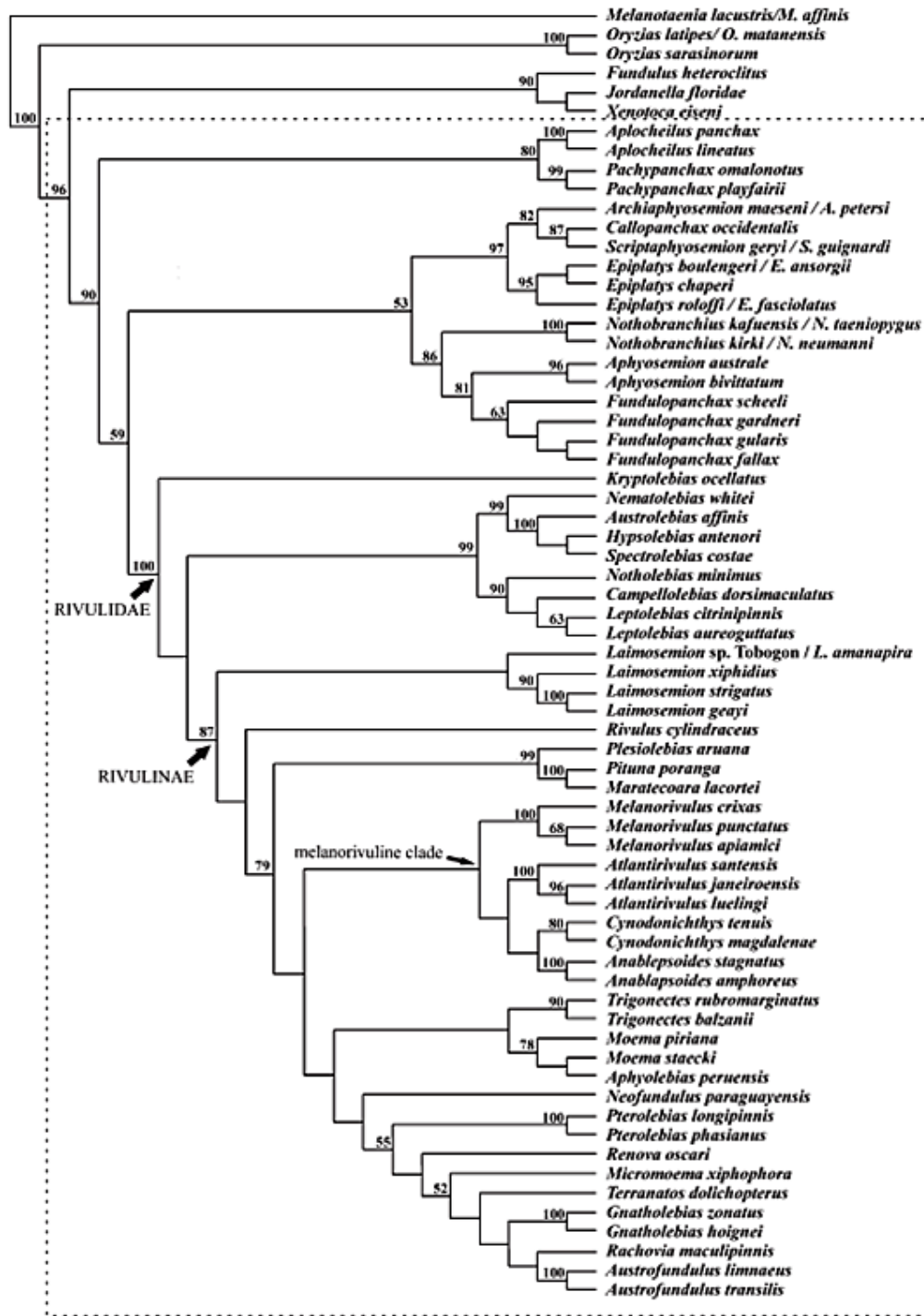


Figura 1 - Árvore filogenética mais parcimoniosa das relações filogenéticas entre representantes de Aplocheiloidei e seis “outgroups”. Números acima dos ramos são valores de bootstrap. O retângulo pontilhado delimita Aplocheiloidei. Adaptado de Costa (2013).

6. Conclusão

Os resultados das análises taxonômicas integrativas (morfológicas e moleculares) foram fundamentais para o reconhecimento de duas novas espécies de *Atlantirivulus* no estado de São Paulo. Entender o histórico biogeográfico do grupo se mostrou essencial para reforçar as evidências que levaram aos isolamentos das linhagens e consequente especiação.

Atualmente, *A. santensis* é classificado como “não ameaçado” (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio, 2014). Com o reconhecimento de duas novas espécies, o estado de conservação da espécie precisará ser reavaliado, devido a redução da distribuição desta espécie, agora mais restrita.

Referências

- AB' SABER, N.A. O problema das conexões antigas e da separação da drenagem do Paraíba e Tietê. *Bol. Paul. Geogr.* 26:38-49, 1957.
- AGNÈSE, J. F., ZENTZ, F., LEGROS, O. & SELLOS, D. Phylogenetic relationships of the killifish species of the subgenus *Chromaphyosemion* (Radda, 1971) in West Africa, inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 332–346, 2006.
- AGOSTINHO, AA., THOMAZ, SM., GOMES, LC. Conservation of the biodiversity of Brazil's inland waters. *Conserv. Biol.*, vol. 19, no.3, p. 646-652, 2005.
- ALMEIDA F. F. M.; CARNEIRO C. D. R. Origem e Evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências*, 28(2), 135-150, 1998.
- AVISE, J.C., *Phylogeography: The History and Formation of Species*. *Harvard University Press*, 464p. Cambridge. 2000.
- AVISE J.C. *Molecular Markers, Natural History, and Evolution*. 2nd Ed. *Sinauer Associates*, *Sunderland*, Massachusetts, EUA. 16, 2004.
- BARRACLOUGH T.G., HERNIOU E. Why do species exist? Insights from sexuals and asexuals. *Zoology*. 106:275–282, 2003.
- BICKFORD, D., LOHMAN, D. J., SODHI, N. S., NG, P. K.L., MEIER, R., WINKER, K., INGRAM, K. K. & DAS, I. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 148–155, 2007.

- BREMER, K.. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution*, 42: 795-803, 1988.
- CAMELIER P., MENEZES N. A., COSTA-SILVA G. J., OLIVEIRA C. Molecular and morphological data of the freshwater fish *Glandulocauda melanopleura* (Characiformes: Characidae) provide evidences of river captures and local differentiation in the Brazilian Atlantic Forest. *PLoS ONE* 13(3): e0194247. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194247>. 2018.
- CARVALHO, D., D. A. A. OLIVEIRA, P. S. POMPEU, C. G. LEAL, C. OLIVEIRA & R. HANNER. Deep barcode divergence in Brazilian freshwater fishes: the case of the São Francisco River basin. *Mitochondrial DNA*, 22(S1): 80–86. 2011.
- CARVALHO, P. H., LIMA, S. M. Q., ZAWADZKI, C. H., OLIVEIRA, C. & DE PINNA, M. Phylogeographic patterns in suckermouth catfish *Hypostomus ancistroides* (Loricariidae): dispersion, vicariance and species complexity across a Neotropical biogeographic region. *Mitochondrial DNA. The Journal of DNA Mapping, Sequencing, and Analysis Part A*, 27:5, 3590-3596. 2015.
- CASTRO R.M.C. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais.. In: Caramaschi EP, Mazzoni R, Peres-Neto PR (eds.), *Ecologia de Peixes de Riachos. Série Oecologia Brasiliensis*. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil. 6: 139-155, 1999.
- .
- COSTA, W. J. E. M. Systematics and distribution of the neotropical annual fish genus *Trigonectes* (Cyprinodontiformes, Rivulidae), with description of two new species. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*. 2(1): 135-150, 1990.
- COSTA, W. J. E. M. & BRASIL, G. C. Description of a new species of *Rivulus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) from the coastal plains of eastern Brazil. - *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 1: 379-383, 1991.
- COSTA, W. J. E. M.; NIELSEN, D. T. B. A new genus and species of annual fish (Cyprinodontiformes: Rivulidae) from the Araguaia basin, central Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*. 1997.
- COSTA, W.J.E.M. The neotropical annual fish genus *Cynolebias* (Cyprinodontiformes: Rivulidae): phylogenetic relationships, taxonomic revision and biogeography. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 12: 333–383, 2001.
- COSTA, W. J. E. M. Family Rivulidae (South American annual fishes) In: Reis, R. E., Kullander, S. O., Ferraris Jr., C. J. (Eds.), *Check list of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, 526-548, 2003.
- COSTA, W. J. E. M. A new killifish genus and species from the coastal plains of north-eastern (Teleostei: Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Zootaxa*, 642: 1-10, 2004a.

- COSTA, W. J. E. M. Relationships and redescription of *Fundulus brasiliensis* Valenciennes (Cyprinodontiformes: Rivulidae) with a description of a new genus and notes on the classification of the Aplocheiloidei. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*. 15: 105-120, 2004b.
- COSTA, W. J. E. M. Seven new species of the killifish genus *Rivulus* (Cyprinodontiformes, Rivulidae), from the Paran, Paraguay and upper Araguaia river basins, central Brazil. *Neotropical Ichthyology* 3: 69-82, 2005.
- COSTA, W. J.E.M. The South American annual killifish genus *Austrolebias* (Teleostei: Cyprinodontiformes: Rivulidae): phylogenetic relationships, descriptive morphology and taxonomic revision. *Zootaxa*, 1213: 1–162, 2006a.
- COSTA, W. J. E. M. *Rivulus illuminatus*, a new Killifish from the serra dos Caiaps, upper rio Paran basin, Brazil (Teleostei: Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 18: 193-198, 2007.
- COSTA, W. J.E.M. Taxonomy of the plesiolebiasine killifish genera *Pituna*, *Plesiolebias* and *Maratecoara* (Teleostei: Cyprinodontiformes: Rivulidae), with descriptions of nine new species. *Zootaxa*, 1410: 1–41, 2007a.
- COSTA W. J. E. M. *Atlantirivulus*, a new subgenus of the genus *Rivulus* from the eastern Brazilian coastal plains (Teleostei: Cyprinodontiformes: Rivulidae) *Vertebrate Zoology*, 58: 45-48, 2008a.
- COSTA W. J. E. M. Redescription of *Rivulus santensis* (Teleostei: Cyprinodontiformes: Rivulidae), a killifish species from the Atlantic forest of southeastern Brazil. *Aqua, International Journal of Ichthyology*, 14(4): 195-202, 2008b.
- COSTA, W. J.E.M. Species delimitation among populations of the eastern Tanzanian seasonal killifish *Nothobranchius korthausae* (Cyprinodontiformes: Nothobranchiidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 20: 111–126, 2009.
- COSTA, W. J. E. M., Phylogenetic position and taxonomic status of *Anablepsoides*, *Atlantirivulus*, *Cynodonichthys*, *Laimosemion* and *Melanorivulus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 22(3): 233-249, 2011.
- COSTA, W. E. J. M. Historical biogeography of aplocheiloid killifishes (Teleostei: Cyprinodontiformes). *Vertebrate Zoology* 63:139-154, 2013.
- COSTA, W. J. E. M. Relationships and taxonomy of the killifish genus *Rivulus* (Cyprinodontiformes: Aplocheiloidei: Rivulidae) from the Brazilian Amazonas river basin, with notes on historical ecology. *Aqua Journal of Ichthyology and Aquatic Biology*, 11: 133-175, 2006a.
- COSTA, W. J. E. M. Four new species of the genus *Atlantirivulus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) from the Brazilian Atlantic Forest. *Vertebrate Zoology*, 64 (1): 9–21, 2014.
- COSTA-SILVA GJ, RODRIGUEZ MS, ROXO FF, FORESTI F, OLIVEIRA C. Using Different

Methods to Access the Difficult Task of Delimiting Species in a Complex Neotropical Hyperdiverse Group. *PLoS ONE* 10(9): e0135075, 2015.

DESALLE, R. Species discovery versus species identification in DNA barcoding efforts: response to Rubinoff. *Conservation Biology*, v. 20, n. 5, p. 1545–1547, 2006.

DRUMMOND A.; RAMBAUT A. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evol Biol.*, 8(7): 214, 2007.

FARRIS, J. S.; KALLERSJO, M., KLUGE, A. G.; BULT, C. Constructing a significance test for incongruence. *Syst. Biol.*, 44: 570-572, 1995.

FELSENSTEIN, J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39, 783-791, 1985.

FONTANETO, D., E. HERNIOU, C. BOSCHETTI, M. CAPRIOLI, G. MELONE, C. RICCI & T. G. BARRACLOUGH. Independently evolving species in asexual bdelloid rotifers. *PLoS Biology*, 5:e87. PMID: 17373857. 2007.

FRANKHAM R.; BALLOU J. D.; BRISCOE D. A. Fundamentos de genética da conservação. (Ed). *Sociedade Brasileira de Genética*, Ribeirão Preto, Brasil, 2008.

FRICKE, R., ESCHMEYER, W. N. & FONG, J. D. SPECIES BY FAMILY/SUBFAMILY. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>). Electronic version accessed 20 Setembro, 2018.

FUJISAWA T., BARRACLOUGH T.G. Delimiting species using single-locus data and the Generalized Mixed Yule Coalescent approach: a revised method and evaluation on simulated data sets. *Systematic Biology*, 62, 707–724. 2013.

GALETTI JR P. M.; RODRIGUES F. P.; SOLÉ-CAVA A. M.; MIYAKI A. M.; CARVALHO D. E.; VEASEY E.; SANTOS E. A.; FARIAS F. R.; VIANNA I. P.; OLIVEIRA J. A.; WEBER L. R.; ALMEIDA-TOLEDO L. F.; FRANCISCO M. R.; REDONDO R. A. F.; SICILIANO S.; DEL LAMA S. N.; FREITAS T. R. O.; MOLINA W. F. Genética da conservação na biodiversidade brasileira. In: Frankham R., Ballou J. D, Briscoe D. A (eds.), *Fundamentos de Genética da Conservação*. Editora SBG. Ribeirão Preto, Brasil. 199-229, 2008.

GRAÇA, W. J.; PAVANELLI C. S. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Maringá: *EDUEM*, 308, 2007.

HEBERT, P. D. N., A. CYWINSKA, S. L. BALL, J. R. WAARD. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society*, 270: 313-322. 2003.

HEBERT, P. D. N.; PENTON, E. H.; BURNS, J. M.; JANZEN, D. H.; HALLWACHS, W. Ten species

in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astrapes fulgerator*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, v. 101, p. 14812-14817, 2004b.

HIRSCHMANN, A., MALABARBA, L. R., THOMAZ, A. T. & FAGUNDES, N. J. R. Riverine habitat specificity constrains dispersion in a Neotropical fish (Characidae) along Southern Brazilian drainages. *Zoologica Scripta*, 44(4): 374-382. 2015.

HOEDEMAN, J. J. The frontal scalation pattern in some groups of tooth carps. *Bulletin of Aquatic Biology* 1: 23-28, 1958.

HUBER J. H. Reappraisal of the Phylogeny of *Rivulus* and its Allied Focused on External Characters. *Killi-Data Series*, 9-25, 2012.

IVANOVA, N. V., ZELMAK, T.S., HANNER, R.H. & HEBERT, P.D.N. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding. *Molecular Ecology Notes* 7, 544–548, 2007.

KEKKONEN, MARI, AND PAUL D N HEBERT. DNA Barcode-Based Delineation of Putative Species: Efficient Start for Taxonomic Workflows. *Molecular Ecology Resources* 14.4: 706–715. 2014.

KEARSE, M., MOIR, R., WILSON, A., STONES-HAVAS, S., CHEUNG, M., STURROCK, S., BUXTON, S., COOPER, A., MARKOWITZ, S., DURAN, C., THIERER, T., ASHTON, B., MENTJIES, P., & DRUMMOND, A. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12), 1647-1649, 2012.

KULLMANN, H. AND KLEMME, B. Female mating preference for own males on species and population level in Chromaphyosemion killifishes (Cyprinodontiformes, Nothobranchiidae). *Zoology*, 110: 377–386, 2007.

KUMAR S; TAMURA K.; NEI M. mega3: integrated software for molecular evolutionary genetic analysis and sequence alignment. *Brief Bioinformatics*, 5: 150-163, 2004.

LANGANI, F. Ictiofauna do Alto Curso do rio Tietê (SP): Taxonomia. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1989.

LÉVEQUE, C.; OBERDORFF, T.; PAUGY, D.; STIASSNY, M. L. J. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 545-567, 2008.

LIMA, S.M., BERBEL-FILHO, W.M., ARAÚJO, T.F., 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*, 2017.

LIPSCOMB, D.; PLATNICK, N.; WHEELER, Q. The intellectual content of taxonomy: a comment on DNA taxonomy. *Trends Ecol. Evol.*, v. 18, p. 65–66, 2003.

- LÓPEZ-FERNÁNDEZ, H., K. O. WINEMILLER & R. L. HONEYCUTT. Multilocus phylogeny and rapid radiations in Neotropical cichlid fishes (Perciformes: Cichlidae: Cichlinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 1070-1086, 2010.
- MELO, B. F., OCHOA L. E., VARI R. P. & OLIVEIRA C.. Cryptic species in the Neotropical fish genus *Curimatopsis* (Teleostei, Characiformes). *Zoologica Scripta*, doi:10.1111/zsc.12178. 2016.
- MENEZES, N.A. Distribuição e origem da fauna de peixes de água doce das grandes bacias fluviais do Brasil. In Comissão Internacional da Bacia Paraná/Uruguai. Poluição e Piscicultura, Faculdade e Saúde Pública da USP e Instituto de Pesca, São Paulo, p.79-108. 1972.
- MENEZES N. A.; RIBEIRO A. C.; WEITZMAN S.; TORRES R. A. Biogeography of Glandulocaudinae (Teleostei: Characiformes: Characidae) revisited: phylogenetic patterns, historical geology and genetic connectivity. *Zootaxa*, 1726: 33-48, 2008.
- MONTOYA-BURGOS, J. I. Historical biogeography of the catfish genus *Hypostomus* (Siluriformes: Loricariidae), with implications on the diversification of Neotropical ichthyofauna. *Mol. Ecol.* 12:1855–1867, 2003.
- MORITZ C.; PATTON J. L.; SCHNEIDER C. J.; SMITH T. B. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 31: 533-563, 2000.
- MURPHY W. J.; THOMERSON J. E.; COLLIER G. E. Phylogeny of the neotropical killifish family Rivulidae (Cyprinodontiformes, Aplocheiloidei) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular and Phylogenetic Evolution*, 13: 289-301, 1999.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B. & KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 408: 853-858, 2000.
- PEREIRA, L. H. G., R. HANNER, F. FORESTI & C. OLIVEIRA. Can DNA barcoding accurately discriminate megadiverse Neotropical freshwater fish fauna? *BMC Genetic*, 14: 20. 2013.
- PEREIRA T. L., SANTOS U., SCHAEFER C. E., SOUZA G. O. & PAIVA S. R.. Dispersal and vicariance of *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Teleostei, Erythrinidae) populations of the Brazilian continental margin. *J Biogeogr* 40: 905–914. 2013.
- PONS J.; BARRACLOUGH T. G. GOMEZ-ZURITA J.; CARDOSO A.; DURAN D. P.; HAZELL S. & VOGLER A. P. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic biology*, 55(4): 595-609, 2006.
- PONZETTO, J. M. *Relações filogenéticas e filogeografia molecular das espécies de peixes anuais do gênero *Simpsonichthys* (Cyprinodontiformes: Rivulidae)*. Rio Claro: Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho” - UNESP. (Dissertação - mestrado em Ciências Biológicas (Biologia Celular e Molecular), 2012.

- POSADA, D.; CRANDALL, K. A. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817-818, 1998.
- PULLANDRE, N.; LAMBERT, A.; BROUILLET, S.; ACHAZ, G. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. *Molecular ecology*. 21. 1864-77. 10., 2011.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing, 2013.
- REIS, R. E.; KULLANDER, S. O.; FERRARI JR., C. J. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. *Edipurcs*, Porto Alegre, Brasil, 729, 2003.
- REIS R. E., ALBERT J. S., DI DARIO F., Mincarone M. M., Petry P., Rocha L. A. Fish biodiversity and conservation in South America. *Ecology and Evolution*. *Hoboken: Wiley-blackwell*, 89(1): 12-47, 2016.
- RIBEIRO A. C.; LIMA F.C. T.; RICCOMINI C.; MENEZES N. A. Fishes of the Atlantic Rainforest of Boracéia: testimonies of the Quaternary fault reactivation within a Neoproterozoic tectonic province in Southeastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 17 (2): 157-164, 2006.
- 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. *Neotrop. Ichthyol.* 4: 225-246, 2006.
- RICCOMINI C. L.; SANT'ANNA L. G.; FERRARI A. L. Evolução geológica do rift continental do sudeste do Brasil. In: Mantesso-Neto V, Bartorelli A, Carneiro CDR, Brito-Neves BB (Eds.). *Geologia do continente Sul-Americano: Evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida*. Editora Beca, São Paulo, Brasil. 383-405, 2004.
- ROSENBERG, N. A. Statistical tests for taxonomic distinctiveness from observations of monophyly. *Evolution*, v. 61, p. 317–323, 2007.
- ROXO F. F., ZAWADZKI C. H., ALEXANDROU M. A., COSTA SILVA G.J., CHIACHIO M.C., FORESTI F., OLIVEIRA C. Evolutionary and biogeographic history of the subfamily Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae). *Ecology and Evolution*. *Hoboken: Wiley-blackwell*, 10(2): 2438-2449, 2012.
- ROXO, F. F., L. E. OCHOA, G. J. COSTA-SILVA & C. OLIVEIRA. Species delimitation in *Neoplecostomus* (Siluriformes: Loricariidae) using morphologic and genetic approaches. *DNA Barcodes*, 3: 110-117. 2015.
- ROXO, F. F., J. S. ALBERT, G. S. C. SILVA, C. H. ZAWADZKI, F. FORESTI & C. OLIVEIRA. Molecular Phylogeny and Biogeographic History of the Armored Neotropical Catfish Subfamilies Hypoptopomatinae, Neoplecostominae and Otothyriinae (Siluriformes: Loricariidae). *PLoS One*, 9(8): e105564. doi:10.1371/journal.pone.0105564. 2014.

- SABAJ PÉREZ, M. H. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology: an Online Reference. Version 5.0 (22 September 2014). Acessível em: <http://www.asih.org/>, *American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, Washington, DC, 2014.
- SERRA J. P.; CARVALHO F. R.; LANGEANI F. Ictiofauna do rio Itatinga in Parque das Neblinas, Bertioga, Estado de São Paulo: composition and biogeography. *Biota Neotropica*, 7(1): 131-136, 2007.
- SOUZA C. S., COSTA-SILVA G. J., ROXO F. F., FORESTI F., OLIVEIRA C. Genetic and Morphological Analyses Demonstrate That *Schizolecis guntheri* (Siluriformes: Loricariidae) Is Likely to Be a Species Complex. *Frontiers in Genetics* 9:69 ,2018.
- SONNENBERG, R. Description of three new species of the genus *Chromaphyosemion* Radda, 1971 (Cyprinodontiformes: Nothobranchiidae) from the coastal plains of Cameroon with a preliminary review of the *Chromaphyosemion splendopleure* complex. *Zootaxa*, 1591: 1–38, 2007.
- SCHÖNROGGE, K., BARR, B., WARDLAW, J. C., NAPPER, E., GARDNER, M. G., BREEN, J., ELMES, G. W. & THOMAS, J. A. When rare species become endangered: cryptic speciation in myrmecophilous hoverflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 291–300, 2002.
- KUMAR S., STECHER G., TAMURA K.. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets, *Molecular Biology and Evolution*, Volume 33, Issue 7, 1, Pages 1870–1874, 2016. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- TAMURA K. Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G+C content biases. *Molecular Biology and Evolution* 9 (4): 678–687, 1992.
- THOMAZ AT, MALABARBA LR, BONATTO SL, KNOWLES LL. 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. *J Biogeogr* [serial on the internet].1-13, 2015b. Available from: <https://doi.org/10.1111/jbi.12597>
- THOMPSON, J. D.; HIGGINS, D. G.; GIBSON, T. J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res*, 22: 4673-4680, 1994.
- TORRES R. A., RIBEIRO J. The remarkable species complex *Mimagoniates microlepis* (Characiformes: Glandulocaudinae) from the Southern Atlantic Rain forest (Brazil) as revealed by molecular systematic and population genetic analyses. *Hydrobiologia*, 617: 157-170, 2008.
- 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* 190, 31-39. 2017.
- VARI, R. P. The Curimatidae, a 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*, 343-377. 1988.
- WARD, R. D.; ZEMLAK, T. S.; INNES, B. H.; LAST, P. R.; HEBERT, P. D. DNA barcode Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, v. 360, n. 1462, p. 1847-57, Oct 29. 2005.
- WARD, R. D. DNA barcode divergence among species and genera of birds and fishes. *Molecular Ecology Resources*, v. 9, p. 1077-1085, 2009.
- WATERS J. M.; ESA Y. B.; WALLIS G. P. Genetic and morphological evidence for reproductive isolation between sympatric populations of Galaxias (Teleostei: Galaxiidae) in South Island, New Zealand. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 287-298, 2001.
- WATERS, J. M., ROWE, D. L., APTE, S., KING, T. M., WALLIS, G. P., ANDERSON, L., NORRIS, R. J., CRAW, D. & BURRIDGE, C. P. Geological dates and molecular rates: rapid divergence of rivers and their biotas. *Systematic Biology*, 56: 271-28. 2007.
- WILDEKAMP, R. H., SHIDLOVSKIY, K. M. & WATTERS, B. R. Systematics of the *Nothobranchius melanospilus* species group (Cyprinodontiformes: Nothobranchiidae) with description of two new species from Tanzania and Mozambique. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 20: 237-254, 2009.
- WILSON, D.E., REEDER, D.M. Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference, 3ª edição. *Johns Hopkins University Press*, Baltimore, Maryland, 2.142 pp., 2 volumes, 2005.
- XIA, X.; XIE, Z. DAMBE: Data analysis in molecular biology and evolution. *J. Heredity* 92: 371-373, 2001.
- XIA, X., Z. XIE, M. SALEMI, L. CHEN, Y. WANG. An index of substitution saturation and its application. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26:1-7, 2003.
- XIA, X. AND LEMEY, P. Assessing substitution saturation with DAMBE. Philippe Lemey, Marco Salemi and Anne-Mieke Vandamme, eds. *The Phylogenetic Handbook: A Practical Approach to DNA and Protein Phylogeny*. 2nd edition, *Cambridge University Press*, p. 615-630, 2009.
- ZAMUDIO K. R.; ROBERTSON J. M.; CHAN L. M.; SAZIMA I. Population structure in the catfish *Trichogenes longipinnis*: drift offset by asymmetrical migration in a tiny geographic range. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97: 259-274, 2009.
- ZHANG J, KAPLI P, PAVLIDIS P, STAMATAKIS A. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*, 29, 2869-2876., 2013.