

**ANGELICA CORRÊA DIAS**

**BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA E DISTRIBUIÇÃO ATUAL DE  
CORYDORADINAE (SILURIFORMES: CALLICHTHYIDAE) A PARTIR DA  
INFERÊNCIA FILOGENÔMICA**

Relatório de Pós-Doutorado realizado na  
Universidade Estadual Paulista (UNESP),  
Instituto de Biociências, Departamento de  
Biologia Estrutural e Funcional,  
Laboratório de Biologia e Genética de  
Peixes (LBGP), Botucatu – SP.

Supervisor: Prof. Dr. Claudio de Oliveira

Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) – Processo:  
152069/2022-4

Botucatu/SP  
2023



## **SUMÁRIO**

|                       |           |
|-----------------------|-----------|
| <b>1 INTRODUÇÃO</b>   | <b>01</b> |
| <b>2 METODOLOGIA</b>  | <b>04</b> |
| <b>3 RESULTADOS</b>   | <b>06</b> |
| <b>4 DISCUSSÃO</b>    | <b>27</b> |
| <b>5 BIBLIOGRAFIA</b> | <b>31</b> |

**Resumo:** Os peixes neotropicais de água doce formam o conjunto de vertebrados mais rico em espécies no planeta, e essa diversidade está intimamente relacionada à história geomorfológica das bacias heterogêneas em que habitam. A subfamília Corydoradinae é amplamente distribuída, e podem ser encontradas em quase todas as drenagens da América do Sul, entretanto, seu padrão de distribuição é bastante intrigante. Este padrão de distribuição reflete sua complexa história evolutiva, tornando-os candidatos ideais para uma investigação da história biogeográfica destes organismos. Os mecanismos que modelaram sua distribuição são pouco compreendidos, e nenhum estudo examinou a história evolutiva de Corydoradinae utilizando densa amostragem geográfica e taxonômica, e muito menos utilizando dados genômicos até o momento. Por isso, aqui nós reconstruímos a história biogeográfica de Corydoradinae através de uma filogenia robusta de elementos ultraconservados (UCEs), que utilizamos para estimar uma árvore calibrada no tempo utilizando informações fósseis e pontos de calibrações secundárias para calcular as idades de cada linhagem desta subfamília. Nós utilizamos os modelos disponíveis no pacote R BioGeoBEARS, DEC, DIVA e BayArea para testar os cenários de distribuição das espécies para esclarecer seus padrões de distribuição ao longo da evolução das bacias. Assim, conseguimos comparar eventos cladogenéticos e anagenéticos com o registro paleoclimático presente na literatura para inferir se estes eventos coincidiram com os eventos de especiação destas espécies. O modelo evolutivo que mais representou a história evolutiva de Corydoradinae foi o BayArea, que propõe que houve especiação simpátrica para esta subfamília, dentro de uma mesma bacia. A inferência biogeográfica sugeriu que o ancestral comum mais recente (MRCA) de Corydoradinae surgiu há aproximadamente 135,5 Ma e foi amplamente distribuído na bacia Proto-Amazonas-Orinoco. Uma combinação de eventos paleogeográficos globais e locais modelados por padrões biogeográficos são consistentes com o estabelecimento de principais drenagens dos Neotrópicos. A distribuição de assembleias não monofiléticas habitando mais de uma bacia revelou o papel crucial dos eventos de captura de cabeceira na diversificação e no padrão biogeográfico desta subfamília.

**Palavras-chave:** Biodiversidade, biogeografia, UCE, fóssil, especiação

**Abstract:** Neotropical freshwater fish compose the most species-rich group of vertebrates on the planet, and this diversity is closely related to the geomorphological history of the heterogeneous basins in which they inhabit. The Corydoradinae subfamily is widely distributed and can be found in almost all drainages in South America, however, its distribution pattern is quite intriguing. The distribution pattern reflects their complex evolutionary history, making them ideal candidates for an investigation of the biogeographic history of these organisms. The mechanisms that shaped their distribution are poorly understood, and none study has examined the evolutionary history of Corydoradinae using dense geographic and taxonomic sampling or using genomic data. Therefore, here we reconstruct the biogeographic history of Corydoradinae through a robust phylogeny of ultraconserved elements (UCEs), which we use to estimate a time-calibrated tree using fossil information and secondary calibration points to calculate the ages of each lineage of this subfamily. We used the models available in the R package BioGeoBEARS, DEC, DIVA and BayArea to test species distribution scenarios to clarify their distribution patterns throughout the evolution of the basins. Thus, we were able to compare cladogenetic and anagenetic events with the paleoclimatic record present in the literature to infer whether these events coincided with the speciation events of these species. The evolutionary model that most represented the evolutionary history of Corydoradinae was the BayArea, which proposes that there was sympatric speciation for this subfamily, within the same basin. Biogeographic inference suggested that the most recent common ancestor (MRCA) of Corydoradinae emerged approximately 135.5 Ma ago and was widely distributed in the Proto-Amazonas-Orinoco basin. A combination of global and local paleogeographic events modeled by biogeographic patterns are consistent with the establishment of major drainages of the Neotropics. The distribution of non-monophyletic assemblages inhabiting more than one basin revealed the crucial role of headwater capture events in the diversification and biogeographic pattern of this subfamily.

**Keywords:** Biodiversity, biogeography, UCE, fossil, speciation

## 1. INTRODUÇÃO

A biogeografia histórica visa explicar como os eventos geomorfológicos e a evolução da paisagem afetam as distribuições geográficas das espécies, usando uma combinação de informações filogenéticas e de distribuição (Sanmartín 2012; Tagliacollo *et al.* 2015; Bryson *et al.* 2017). Os peixes de água doce da região Neotropical representam uma das maiores assembleias de vertebrados do planeta, com uma diversidade estimada em mais de 8.000 espécies (Schaefer, 1998; Pelicice *et al.*, 2017). Essa extraordinária diversidade reflete a antiga história de isolamento geológico e biológico, formada ao longo de vastos períodos de tempo, à medida que a configuração das placas tectônicas da América do Sul foi estabelecida no Cretáceo Inferior, após a separação da África e o nascimento do Atlântico Sul (Bermingham & Moritz, 1998; Albert & Carvalho, 2011; Silva *et al.*, 2016).

Os padrões de distribuição de peixes neotropicais de água doce podem ser atribuídos a estes eventos geológicos e climáticos no passado (Lundberg *et al.*, 1998; Reis *et al.*, 2003). Nesse período, processos geomorfológicos de vicariância e geodispersão, como mudanças climáticas e glaciações, foram as principais causas da diversificação de espécies na região Neotropical, criando cenários complexos que favoreciam a diversificação, e modelavam a distribuição atual da ictiofauna neotropical (Colinvaux *et al.*, 1993; Antonelli & Sanmartin, 2011; Compagnucci, 2011). Além disso, outros eventos geomorfológicos, como a formação dos escudos da Guiana e do Brasil (Lundberg *et al.*, 1998; Buckup, 2011; Lujan & Armbruster, 2011), o soerguimento de a cordilheira andina e dos arcos magmáticos (Lundberg *et al.*, 1998; Albert *et al.*, 2006; Schaefer, 2011; Winemiller & Willis, 2011), a emergência do Istmo do Panamá (Smith & Bermingham, 2005; Hulsey & López-Fernández, 2011; O'Dea *et al.*, 2016), bem processos de captação de cabeceiras (Tagliacollo *et al.*, 2015; Albert *et al.*, 2018) e flutuações do nível do mar ocasionando transgressões marinhas (Beheregaray *et al.*, 2002; Bloom e Lovejoy, 2011; Pereira *et al.*, 2013), também foram responsáveis pelas incursões e regressões de espécies marinhas, que desempenharam um papel crucial na formação da biota Amazônica (Bates, Hackett & Cracraft, 1998; Lovejoy, Bermingham & Martin, 1998; Hubert & Renno, 2006; Haffer, 2008).

O soerguimento da Cordilheira dos Andes no final do Oligoceno até o início do Mioceno (cerca de 23 Ma) (Lundberg *et al.*, 1998; Hoorn *et al.* 2010) impactou fortemente

as bacias hidrográficas da América do Sul. Esse evento causou efeitos dramáticos e moldou a geografia e hidrologia do continente, alterando completamente a paisagem através do rearranjo dos padrões de drenagem da água, e com isso, também os padrões de influxo de sedimentos na bacia Amazônica (Albert & Reis 2011). Além disso, o soerguimento andino permitiu a descarga de grandes volumes de sedimentos na Amazônica Ocidental moderna, contribuindo para a Formação do Lago Pebas, atual alto Amazonas, do Mioceno Inferior ao Médio e, posteriormente, para a Formação Acre no Mioceno Superior. Neste mesmo período, o Arco de Vaupés no leste da Colômbia se ergueu e separou as bacias modernas dos rios Orinoco e Amazonas (Cooper *et al.* 1995; Harris & Mix 2002; Rousse *et al.* 2003). Estes processos sedimentares contribuíram também com o rompimento do Alto Purus e do Arco Fitzcarrald, resultando na compartimentação das drenagens no sudoeste da Amazônia durante o Plioceno (c. 4 Ma) (Westaway, 2006; Espurt *et al.*, 2007). Em combinação, ambos os soerguimentos interromperam o antigo fluxo do rio Proto-Amazônico das cabeceiras da Bolívia, que continuou ininterrupto por mais de 100 milhões de anos, e resultou na formação das bacias hidrográficas modernas (Albert & Reis, 2011). Como consequência da ascensão do Arco de Michicola no leste da Bolívia, as cabeceiras da Proto-Amazônia foram capturadas pelo nascente da bacia do Paraná (Lundberg *et al.*, 1998). Todos estes fatores exerceram fortes influências nos padrões modernos de distribuição de peixes neotropicais e nos habitats aquáticos dessa região (Lundberg *et al.*, 1998).

Apesar de haver evidência fóssil sugerindo que alguns gêneros já haviam diferenciado desde o Paleogeno, a separação subsequente de bacias no período Neogeno (como as bacias dos rios Paraná, Amazonas, Orinoco, Magdalena, São Francisco e bacias costeiras do Litoral Leste do Brasil) levou a um isolamento alopátrico significativo da ictiofauna de água doce neotropical moderna, contribuindo muito para sua diversificação (Lundberg *et al.*, 1998). No entanto, os padrões atuais de distribuição de peixes na região Neotropical, das áreas de endemismo e os processos históricos que moldaram a diversidade destas regiões permanecem pouco estudados e ainda há muita discordância no meio científico sobre o tempo exato e a importância de vários processos paleogeográficos, hidrológicos e climáticos que ocorreram na fauna Neotropical (Hubert e Renno, 2006).

Até o momento, algumas hipóteses foram propostas para explicar as atuais distribuições e padrões de diversidade de peixes neotropicais e outros vertebrados. Muitas dessas hipóteses foram testadas usando estruturas comparativas filogenéticas e datação

de relógio molecular relaxado que incorpora registro fóssil e eventos vicariantes (Drummond e Rambaut, 2007; Lemey *et al.*, 2009; Magallon e Sanderson, 2001; Sanderson, 2003; Albert & Carvalho 2011; Lujan *et al.*, 2011; Roxo *et al.*, 2014; Tagliacollo *et al.*, 2015; Roxo *et al.*, 2019; Melo *et al.*, 2021; Tagliacollo *et al.*, 2021). Vários modelos têm sido desenvolvidos que permitem estimar as taxas de dispersão e extinção local, ao mesmo tempo em que aplicam restrições predeterminadas. Tais abordagens refinaram o modelo de Dispersão-Vicariância (Ronquist, 1997), conduzindo ao modelo de Dispersão-Extinção-Cladogênese, que permite testar cenários biogeográficos usando métodos de Máxima Verossimilhança (Kodandaramaiah, 2010; Ree e Smith, 2008). Apesar do progresso alcançado com esses novos métodos, muitas ressalvas ainda permanecem, e os testes interespecíficos de biogeografia histórica ainda carecem do rigor estatístico atualmente empregado em estudos intraespecíficos. Hipóteses filogenéticas detalhadas e robustas para a maioria dos peixes sul-americanos ainda são necessárias para obter um quadro abrangente da origem e manutenção da biodiversidade neotropical. Mais recentemente, uma nova hipótese filogenética para a família Callichthyidae está sendo proposta com base em dados moleculares de elementos ultra conservados do genoma (UCEs) (Dias *et al.*, 2021, *in prep.*).

A subfamília Corydoradinae é um dos grupos de peixes mais amplamente distribuídos dos Siluriformes, podendo ser encontrados em quase todas as bacias hidrográficas da América do Sul, com exceção das drenagens do Chile. Sua distribuição estende-se desde as drenagens do Norte, nos rios Orinoco e Ilha de Trinidad e Tobago e nas bacias costeiras do escudo das Guianas, até ao Sul da América do Sul, nas drenagens da Argentina. Também são encontrados de Leste a Oeste deste continente, em todas as bacias do Brasil e nas bacias costeiras do Atlântico. Porém, a grande maioria das espécies é originalmente descrita das bacias do Amazonas e das Guianas. Os mecanismos que modelaram essas distribuições nunca foram testados, e geram questões interessantes quanto à diversificação ao longo da evolução de suas linhagens, tais como: Quais fatores promoveram ou restringiram a diversificação dentro de Corydoradinae? E, Como o padrão de diversidade dentro de cada gênero está relacionado ao processo de dispersão das linhagens? Como a diversificação evolutiva está relacionada à atual distribuição trans e cis-andina das espécies de Corydoradinae? Até o momento, nenhum estudo examinou a história evolutiva desta subfamília utilizando densa amostragem geográfica e taxonômica, ou dados genômicos.

Neste projeto, nós investigamos a história biogeográfica da subfamília Corydoradinae (Siluriformes: Callichthyidae), por representarem peixes altamente diversificados e amplamente distribuídos pela região Neotropical, além de possuírem um fóssil datado (*C. revelatus*) e serem encontrados em ambientes onde eventos vicariantes adequados para testar hipóteses biogeográficas ocorreram. Através da utilização de uma filogenia molecular calibrada no tempo gerada a partir de dados filogenômicos de sequenciamento de alto rendimento de elementos ultraconservados (UCEs; Faircloth *et al.*, 2012) para a subfamília Corydoradinae, nós reconstruímos a distribuição ancestral do grupo e testamos hipóteses específicas sobre sua distribuição espaço-temporal, avaliando, assim, o papel das mudanças paleoclimáticas e como isso pode ter afetado a diversificação e a distribuição ao longo da história evolutiva geográfica desta subfamília.

## 2. METODOLOGIA

### 2.1. AMOSTRAGEM DE TÁXONS

Com base em uma análise filogenética compressiva formada por 174 taxa de Callichthyidae (129 espécies de Corydoradinae, representando 68% da subfamília) utilizando UCEs, uma filogenia calibrada no tempo utilizando um relógio molecular relaxado e múltiplos pontos de calibração fósseis e calibrações paleogeográficas foi utilizada como input inicial. Os grupos externos foram representados por sequencias de outras famílias de Siluriformes (Astroblepidae, Loricariidae, Nematogenyidae, Scoloplacidae, e Trichomycteridae). As amostras de tecido e as espécies de voucher que serão utilizadas neste estudo estão depositadas no acervo do Laboratório de Biologia e Genética de Peixes UNESP - Botucatu (LBP).

### 2.2. ESTIMATIVA DE TEMPO DE DIVERGÊNCIA

Para investigar as distribuições passadas e presentes das espécies de Corydoradinae utilizamos o método de estimativa do tempo de divergência das linhagens utilizando uma abordagem de relógio molecular relaxada implementada no BEAST v 1.8.0. Dois pontos de calibração foram utilizados: (1) o primeiro ponto de calibração interna foi atribuído ao nó que divide a linhagem 9 (*Hoplisoma*) com base no fóssil

†*Corydoras revelatus* (fóssil loricarioide mais antigo conhecido atribuível a um táxon existente), descrito da Formação Maíz Gordo (Giudici e Gascon, 1982), datado do Eoceno inferior cerca de 56-52 Ma (Del Papa e Salfity, 1999), o (2) ponto de calibração foi utilizado como constrain foi colocado na base da família Trichomycteridae, grupo externo utilizado na filogenia, há cerca de 106 Ma, conforme estimado por Betancur-R *et al.* (2017).

### 2.3. MÉTODOS BIOGEOGRÁFICOS: INFERÊNCIA DE ALCANCE ANCESTRAL

Para inferir a história biogeográfica de Callichthyinae nós reconstruímos a área ancestral usando o pacote R “BioGeoBEARS” (Matzke 2013, 2018), comparando as probabilidades (lnL) e o critério de informação Akaike corrigido (AICc) para escolher o melhor ajuste de três modelos com configuração de “two-time slices”. Esses três modelos são o modelo de dispersão-extinção-cladogênese (DEC) (Ree & Smith 2008), bem como interpretações de probabilidade do modelo DIVA (Ronquist, 1997) e do modelo BayArea (Landis *et al.*, 2013). Decidimos não avaliar os modelos biogeográficos incluindo o parâmetro de especiação do evento fundador ou dispersão de salto (J), pois, além das preocupações sobre este parâmetro (Ree & Sanmartín, 2018), os peixes de água doce obrigatórios geralmente são limitados pela conectividade do rio e é improvável que sofram um processo de especiação de salto como é favorecido com este parâmetro. Definimos 10 áreas biogeográficas, através da fusão de ecorregiões de água doce (Abell *et al.*, 2008), são elas: A, bacias costeiras do Atlântico; B, escudo cristalino brasileiro; E, baixo Amazonas; F, bacia do São Francisco; G, bacias das Guianas; M, bacia do Mamoré-Guaporé; O, bacia do Orinoco; P, bacia do alto Paraná; W, bacia do alto Amazonas; Y, bacia do Paraguai (Figura 1). As planícies ocidentais e orientais da Amazônia foram separadas pelo Arco do Purus, restringindo a Amazônia Ocidental (W) à área a oeste do Arco do Purus, e expandindo a Amazônia Oriental (E) para incluir a área da planície amazônica a leste do Arco do Purus. Considerando que *Corydoras aeneus* ocorre em quatro das 10 áreas biogeográficas propostas, será permitido um máximo de quatro áreas combinadas em cada nó da árvore calibrada no tempo.

Os dados sobre distribuições geográficas de Corydoradinae foram retirados das descrições originais das espécies, das localidades dos vouchers e da literatura taxonômica relacionada. Nós incorporamos três intervalos de tempo de acordo com as principais

mudanças geomorfológicas no continente com potencial relevância para a dispersão de peixes neotropicais de água doce: (i) um primeiro intervalo de tempo  $>10$  Ma, (ii) um segundo intervalo de tempo de 23 Ma, e (iii) um terceiro intervalo de tempo de 252 Ma até o presente. As conexões entre áreas foram modificadas em cada intervalo de tempo, estabelecendo a ligação entre Amazônia Ocidental e Oriental após 10 Ma de acordo com a formação do rio Amazonas transcontinental (Albert *et al.* 2018b, 2021) e desconectando áreas transandinas da cis. -Áreas andinas de acordo com o soerguimento das cordilheiras do norte dos Andes no Mioceno Médio (Albert *et al.*, 2006; Montes *et al.*, 2021). Os intervalos de tempo paleogeográfico corresponderam a eventos paleogeográficos de grande escala que influenciaram a história evolutiva e a área de distribuição dos peixes de água doce. A matriz de dispersão da área foi construída seguindo Tagliacollo *et al.* (2015) e utilizando as áreas espaciais (km<sup>2</sup>) das unidades geográficas com distâncias lineares modificadas entre os pontos médios centrais (coordenadas GPS) das unidades geográficas.

As áreas ancestrais de Callichthyinae foram estimadas utilizando o modelo dispersão-extinção-cladogênese (DEC) (Ree & Smith 2008) da evolução da distribuição geográfica. Os modelos DEC são compostos por dois parâmetros, incluindo: 1) dispersão (**d**), onde as espécies expandem os alcances ancestrais adicionando novas unidades geográficas, e 2) extinção (**e**), onde as espécies reduzem os alcances ancestrais pela extirpação de unidades geográficas (Matzke 2013). Testamos os modelos através de três procedimentos analíticos implementados no pacote R Biogeobears 0.2.1 (Matzke 2013): DIVA-like (Ronquist 1997), DEC (Ree *et al.*, 2005; Ree & Smith 2008) e BayArea-like (Landis *et al.*, 2013), que permitem uma variação livre dos parâmetros **d** (dispersão) e **e** (extinção) nos ramos e uma matriz fixa para variação de alcance na cladogênese. Os resultados foram comparados pelos pesos dos critérios de informação de Akaike (AICwt) com a finalidade de fornecer uma noção da probabilidade relativa dos modelos.

### 3. RESULTADOS

- **RECONSTRUÇÃO FILOGENÉTICA**

Neste estudo nós utilizamos um conjunto de dados filogenéticos obtidos através de análises de elementos ultra-conservados do genoma (UCE) de Corydoradinae para inferir uma análise de biogeografia e analisar a evolução destas espécies ao longo dos anos

através das bacias geográficas. A matriz utilizada apresentava 129 terminais do grupo interno e uma espécie do grupo irmão, Callichthyinae, como grupo externo, além de sequências de outros Siluriformes (Astroblepidae, Loricariidae, Nematogenyidae, Scoloplacidae, e Trichomycteridae). As informações dos vouchers e localidade de cada terminal utilizado nas análises estão disponíveis na tabela 1. As amostras de tecidos e espécies de voucher utilizadas neste estudo estão depositadas no acervo do Laboratório de Biologia e Genética de Peixes UNESP - Botucatu (LBP) e em o acervo da Academia de Ciências Naturais da Universidade Drexel (ANSP). As informações de distribuições das espécies foram extraídas de revisões bibliográficas de estudos taxonômicos e do catálogo de peixes disponível online (Eschmeyer & Fong, 2017).

Tabela 1. Todas os terminais utilizados para elaboração da filogenia utilizada no presente estudo.

| Family         | Subfamily      | Lineage   | Genus               | Species                           | Voucher code | Catalog number | Drainage                                | Country | Coordinates                   |
|----------------|----------------|-----------|---------------------|-----------------------------------|--------------|----------------|-----------------------------------------|---------|-------------------------------|
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 2 | <i>Aspidoras</i>    | <i>Aspidoras sp.</i>              | 63260        | LBP 15292      | Rio Tocantins-Araguaia, Amazonica basin | Brazil  | S 13°44'15.9" W 46°21'48.8"   |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 2 | <i>Aspidoras</i>    | <i>Aspidoras cf. poecilus</i>     | 11824        | LBP 1658       | Rio Tocantins-Araguaia, Amazonica basin | Brazil  | S 15°55'01.5" W 50°07'43.3"   |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 2 | <i>Aspidoras</i>    | <i>Aspidoras depinnai</i>         | 92698        | LBP 23907      | Rio Ipojuca, Costeira basin             | Brazil  | S 08°22'59.5" W 35°26'41.0"   |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 2 | <i>Aspidoras</i>    | <i>Aspidoras fuscoguttatus</i>    | 10916        | LBP 1295       | Upper Rio Paraná, La Plata basin        | Brazil  | S 21°23'2.99" W 50°2'32.99"   |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 4 | <i>Gastrodermus</i> | <i>Gastrodermus pauciradiatus</i> | 7190         | LBP 548        | –                                       | Brazil  | –                             |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 2 | <i>Aspidoras</i>    | <i>Aspidoras poecilus</i>         | 11101        | LBP 1272       | Rio Tocantins-Araguaia, Amazonica basin | Brazil  | S 15°53'56.36" W 52°11'20.57" |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 2 | <i>Aspidoras</i>    | <i>Aspidoras sp.</i>              | 68842        | LBP 17226      | Upper Rio Paraná, La Plata basin        | Brazil  | S 17°17'36.0" W 48°31'51.3"   |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 2 | <i>Aspidoras</i>    | <i>Aspidoras albater</i>          | 12317        | LBP 1427       | Rio Paraguai, La Plata basin            | Brazil  | S 17°02'36.3" W 53°28'43.3"   |
| Callichthyidae | Callichthyinae | –         | <i>Callichthys</i>  | <i>Callichthys callichthys</i>    | 69177        | LBP 17423      | Rio São Francisco basin                 | Brazil  | S 19°37'56.4" W 44°02'47.4"   |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 1 | <i>Corydoras</i>    | <i>Corydoras treitlii</i>         | 18918        | LBP 2818       | –                                       | –       | –                             |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma acrensis</i>         | 23688        | LBP 4149       | Rio Juruá, Amazonica basin              | Brazil  | S 07°26'35.5" W 73°03'33.5"   |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis sp.</i>                | 43822        | LBP 9316       | Rio Guamá, Amazonica basin              | Brazil  | S 01°34'00.5" W 47°09'51.4"   |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma adolfoi</i>          | 70132        | LBP 17851      | Rio Negro, Amazonica basin              | Brazil  | S 00°41'53.2" W 66°14'55.6"   |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 5 | <i>Osteogaster</i>  | <i>Osteogaster aeneus</i>         | 41546        | LBP 8417       | Rio Paraguai, La Plata basin            | Brazil  | S 14°27'26.3' W 57°34'34.0"   |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 5 | <i>Osteogaster</i>  | <i>Osteogaster aeneus</i>         | 79515        | LBP 18917      | Rio Paraná, La Plata basin              | Brazil  | S 23°11'09.7" W 47°14'19.1"   |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 5 | <i>Osteogaster</i>  | <i>Osteogaster aeneus</i>         | 64067        | LBP 16579      | Rio Bacajá, Amazonica basin             | Brazil  | S 4°31'51.41" W 51°23'38.97"  |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 1 | <i>Corydoras</i>    | <i>Corydoras areio</i>            | 46623        | LBP 10098      | Rio Paraguai, La Plata basin            | Brazil  | S 18°42.338' W 54°83.472'     |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma polystictus</i>      | 46617        | LBP 10096      | Rio Paraguai, La Plata basin            | Brazil  | S 16°06.352' W 57°70.750'     |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma aff. griseus</i>     | 50218        | LBP 10897      | Rio Madeira, Amazonica basin            | Brazil  | S 09°15'23.3" W 64°23'13.6"   |
| Callichthyidae | Corydoradinae  | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma sp.</i>              | 13649        | LBP 1957       | Rio Paraguai, La Plata basin            | Brazil  | S 18°25'21.8" W 54°50'06.3"   |

|                |               |           |                  |                                   |        |              |                                         |           |                             |
|----------------|---------------|-----------|------------------|-----------------------------------|--------|--------------|-----------------------------------------|-----------|-----------------------------|
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>   | <i>Brochis agassizii</i>          | 57766  | LBP<br>14818 | Amazonica basin                         | Peru      | –                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>   | <i>Brochis amandajanea</i>        | 18824  | LBP 2781     | Amazonica basin                         | –         | –                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>   | <i>Brochis ambiacus</i>           | 190492 | LBP 2787     | –                                       | –         | –                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma araguaensis</i>      | 81718  | LBP<br>20799 | Rio Tocantins-Araguaia, Amazonica basin | Brazil    | S 15°42'43.4" W 52°15'32.1" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma granti</i>           | 11443  | LBP 1348     | Amazonica basin                         | Peru      | –                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma atropersonatus</i>   | 18939  | LBP 2826     | Amazonica basin                         | –         | –                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma axelrodi</i>         | 19665  | ANSP         | –                                       | –         | –                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma benattii</i>         | 193031 | ANSP         | –                                       | –         | –                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>   | <i>Brochis bifasciatus</i>        | 72052  | LBP<br>17852 | Rio Tapajós, Amazonica basin            | Brazil    | S 4°42'3.71" W 56°37'20.15" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>   | <i>Brochis britskii</i>           | 8116   | LBP 688      | Rio Paraguai, La Plata basin            | Brazil    | S 16°25,680' W 56°25,143'   |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>   | <i>Brochis aff. splendens</i>     | 41751  | LBP 8503     | Rio Paraguai, La Plata basin            | Brazil    | S 15°19'53.5' W 57°11'31.1" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma burguesi</i>         | 32741  | LBP 6867     | Rio Negro, Amazonica basin              | Brazil    | S 00°08.156' W 67°05.057'   |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i> | <i>Corydoras sp.</i>              | 43846  | LBP 9325     | Rio Guamá, Amazonica basin              | Brazil    | S 01°34'00.5" W 47°09'51.4" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma sp.</i>              | 53742  | LBP<br>12495 | Amazonica basin                         | Peru      | –                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma caudimaculatus</i>   | 7256   | LBP 562      | –                                       | –         | –                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i> | <i>Corydoras cervinus</i>         | 46622  | LBP<br>10097 | Rio Madeira, Amazonica basin            | Brazil    | S 14°96.904' W 59°98.319'   |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma aff. burgessi</i>    | 70138  | LBP<br>17850 | Rio Negro, Amazonica basin              | Brazil    | S 00°41'53.2" W 66°14'55.6" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma aff. polystictus</i> | 8123   | LBP 689      | Rio Paraguai, La Plata basin            | Brazil    | S 16°25,680' W 56°25,143'   |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>   | <i>Brochis sp.</i>                | 7199   | LBP<br>13331 | Rio Purus, Amazonica basin              | Brazil    | –                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma granti</i>           | 32590  | LBP 7709     | Rio Negro, Amazonica basin              | Brazil    | N 00°16.259' W 66°38.365'   |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i> | <i>Corydoras cf. areio</i>        | 13566  | LBP 1960     | Rio Paraguai, La Plata basin            | Brazil    | S 18°25'21.8" W 54°50'06.3" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma brevirostris</i>     | 46731  | LBP 9961     | Rio Pelohoyo, Orinoco basin             | Venezuela | N 7°32'22.6" W 66°08'31.1"  |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>   | <i>Brochis delphax</i>            | 46734  | LBP 9962     | Rio Pelohoyo, Orinoco basin             | Venezuela | N 7°32'22.6" W 66°08'31.1"  |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma cochui</i>           | 13270  | LBP 1853     | Rio Tocantins-Araguaia, Amazonica basin | Brazil    | S 15°32'54.2" W 52°12'17.7" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i> | <i>Hoplisoma concolor</i>         | 18935  | LBP 2824     | –                                       | –         | –                           |

|                |               |           |                     |                               |        |           |                                  |        |                             |
|----------------|---------------|-----------|---------------------|-------------------------------|--------|-----------|----------------------------------|--------|-----------------------------|
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis condiscipulus</i>  | 47951  | LBP 9311  | —                                | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i>    | <i>Corydoras coriatae</i>     | 71017  | LBP 18433 | —                                | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis sp.</i>            | 18831  | LBP 2784  | —                                | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i>    | <i>Corydoras desana</i>       | 32694  | LBP 7712  | Rio Negro, Amazonica basin       | Brazil | N 00°15' W 69°50'           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma flaveolus</i>    | 100229 | LBP 28262 | Upper Rio Paraná, La Plata basin | Brazil | S 22°20'51.8" W 47°34'14.2" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma diphyes</i>      | 18846  | LBP 2790  | —                                | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis difluviatilis</i>  | 60150  | LBP 11669 | Upper Rio Paraná, La Plata basin | Brazil | S 17°46'16.8" W 47°06'15.8" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma aff. adolfi</i>  | 7103   | LBP 525   | Upper Rio Negro, Amazonica basin | Brazil | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma duplicareus</i>  | 7105   | LBP 525   | Upper Rio Negro, Amazonica basin | Brazil | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma ehrhardti</i>    | 21670  | LBP 3635  | Rio Itapocu, Costeira basin      | Brazil | S 26°28'17.2" W 49°10'55.1" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 4 | <i>Gastrodermus</i> | <i>Gastrodermus elegans</i>   | 18860  | LBP 2795  | —                                | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i>    | <i>Corydoras aurofrenatus</i> | 16804  | LBP 2774  | —                                | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis cf. robustus</i>   | 18933  | LBP 2823  | —                                | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i>    | <i>Corydoras geoffroy</i>     | 71016  | LBP 18432 | Guiana basin                     | Guiana | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis geryi</i>          | 71014  | LBP 18430 | —                                | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma gossei</i>       | 7171   | LBP 544   | Amazonica basin                  | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 4 | <i>Gastrodermus</i> | <i>Gastrodermus gracilis</i>  | 71021  | LBP 18437 | —                                | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma granti</i>       | 32592  | LBP 7709  | Rio Negro, Amazonica basin       | Brazil | N 00°16.259' W 66°38.365'   |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma habrosus</i>     | 18893  | LBP 2808  | —                                | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 4 | <i>Gastrodermus</i> | <i>Gastrodermus hastatus</i>  | 58320  | LBP 14008 | Rio Paraguai, La Plata basin     | Brazil | S 17°49'26.7" W 57°31'03.0" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis haraldschultzi</i> | 46631  | LBP 10100 | Rio Madeira, Amazonica basin     | Brazil | S 15°01.0642" W 59°95.762'  |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis imitator</i>       | 32637  | LBP 7710  | Rio Negro, Amazonica basin       | Brazil | N 00°00.321' W 66°55.357'   |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma julii</i>        | 27324  | LBP 5598  | Rio Parnaíba, Costeira basin     | Brazil | S 07°46'16" W 46°01'45'     |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis leopardus</i>      | 71025  | LBP 18441 | —                                | —      | —                           |

|                |               |           |                     |                                 |           |              |                                         |           |                                  |
|----------------|---------------|-----------|---------------------|---------------------------------|-----------|--------------|-----------------------------------------|-----------|----------------------------------|
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma leucomelas</i>     | 95926     | LBP<br>26118 | Amazonica basin                         | Brazil    | S 04°26'37.0" W 70°14'11.0"      |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma paleatus</i>       | 203049    | ANSP         | —                                       | —         | —                                |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma loretoensis</i>    | 71023     | LBP<br>18439 | —                                       | —         | —                                |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma loxozonus</i>      | 206121    | ANSP         | —                                       | —         | —                                |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma cf. loxozonus</i>  | 71026     | LBP<br>18442 | —                                       | —         | —                                |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i>    | <i>Corydoras maculifer</i>      | 23169     | LBP 6874     | Rio Tocantins-Araguaia, Amazonica basin | Brazil    | S 15°40.678' W 52°17.863"        |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis sp.</i>              | 43822     | LBP 9316     | Rio Guamá, Amazonica basin              | Brazil    | S 01°34'00.5" W 47°09'51.4"      |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis sp.</i>              | 43015     | LBP 9123     | Rio Tocantins-Araguaia, Amazonica basin | Brazil    | S 01°34'28.3" W 47°02'03.5"      |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis sp.</i>              | 7264      | LBP 564      | Alto Rio Negro, Amazonica basin         | —         | —                                |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis sp.</i>              | 32667     | LBP 7711     | Rio Negro, Amazonica basin              | Brazil    | N 00°15' W 69°50'                |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma metae</i>          | Rack 27D6 | LBP<br>18687 | Rio Meta, Orinoco basin                 | Colombia  | N 3°52'58.86" W<br>73°46'51.60"  |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma multimaculatus</i> | 97452     | LBP<br>28098 | São Francisco basin                     | Brazil    | S 15°07'30.7" W 44°47'26.2"      |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 4 | <i>Gastrodermus</i> | <i>Gastrodermus napoensis</i>   | 71018     | LBP<br>18434 | —                                       | —         | —                                |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i>    | <i>Corydoras narcissus</i>      | 46610     | LBP<br>10094 | Rio Purus, Amazonica basin              | Brazil    | S 07°56.110' W 63°27.353'        |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma nattereri</i>      | 11102     | LBP 1266     | Rio Ribeira de Iguape, Costeira basin   | Brazil    | S 24°12,441' W 47°28,616'        |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 4 | <i>Gastrodermus</i> | <i>Gastrodermus nijsseni</i>    | 32622     | LBP 6861     | Rio Negro, Amazonica basin              | Brazil    | N 00°04.665' W 66°49.546'        |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma oiapoquensis</i>   | 71003     | LBP<br>18419 | —                                       | —         | —                                |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i>    | <i>Corydoras sp.</i>            | 71004     | LBP<br>18420 | —                                       | —         | —                                |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis orphnopterus</i>     | 53945     | LBP<br>12509 | Amazonica basin                         | Peru      | —                                |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma paleatus</i>       | 79271     | LBP<br>19920 | Rio Paraná, La Plata basin              | Argentina | S 31°33'45.95" W<br>60°28'51.20" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma paleatus</i>       | 202321    | ANSP         | —                                       | —         | —                                |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma panda</i>          | 71001     | LBP<br>18417 | —                                       | —         | —                                |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma sp.</i>            | 22281     | LBP 3773     | Rio Paraguai, La Plata basin            | Brazil    | S 19°34'33.7' W 56°14'49.5"      |

|                |               |           |                     |                                  |       |           |                              |        |                             |
|----------------|---------------|-----------|---------------------|----------------------------------|-------|-----------|------------------------------|--------|-----------------------------|
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i>    | <i>Corydoras pastazensis</i>     | 18956 | LBP 2835  | —                            | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 4 | <i>Gastrodermus</i> | <i>Gastrodermus pygmaeus</i>     | 58468 | LBP 14076 | Rio Tapajós, Amazonica basin | Brazil | S 04°55'58.8" W 56°51'51.6" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma cf. polystictus</i> | 13600 | LBP 1958  | Rio Paraguai, La Plata basin | Brazil | S 18°25'21.8" W 54°50'06.3" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma sp.</i>             | 13659 | LBP 1958  | Rio Paraguai, La Plata basin | Brazil | S 18°25'21.8" W 54°50'06.3" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis pulcher</i>           | 8952  | LBP 909   | —                            | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis ambiacus</i>          | 53840 | LBP 12476 | Lago Nanay, Amazonica basin  | Peru   | S 3°42'1.32" W 73°16'36.90" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 5 | <i>Osteogaster</i>  | <i>Osteogaster rabauti</i>       | 57752 | LBP 14816 | Amazonica basin              | Peru   | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma reynoldsi</i>       | 71010 | LBP 18426 | —                            | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis reticulatus</i>       | 57745 | LBP 14814 | Amazonica basin              | Peru   | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis robinae</i>           | 18880 | LBP 2803  | —                            | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i>    | <i>Corydoras semiaquilus</i>     | 53800 | LBP 12467 | Lago Nanay, Amazonica basin  | Peru   | S 3°42'1.32" W 73°16'36.90" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i>    | <i>Corydoras serratus</i>        | 32563 | LBP 6869  | Rio Negro, Amazonica basin   | Brazil | N 00°16.259' W 66°38.365'   |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis seussi</i>            | 7173  | LBP 545   | —                            | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma similis</i>         | 49457 | LBP 10648 | Rio Acre, Amazonica basin    | Brazil | S 10°04'44.3" W 67°32'33.9" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 1 | <i>Corydoras</i>    | <i>Corydoras simulatus</i>       | 18924 | LBP 2820  | —                            | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma sp.</i>             | 50217 | LBP       | —                            | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis sp.</i>               | 53794 | LBP 12466 | —                            | Peru   | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 4 | <i>Gastrodermus</i> | <i>Gastrodermus sp.</i>          | 7227  | LBP 556   | Rio Purus, Amazonica basin   | Brazil | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 4 | <i>Gastrodermus</i> | <i>Gastrodermus sp.</i>          | 46608 | LBP 10092 | Rio Paraguai, La Plata basin | Brazil | S 18°42.338' W 54°83.472'   |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis sp.</i>               | 53796 | LBP 12466 | Amazonica basin              | Peru   | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis sp.</i>               | 53797 | LBP 12466 | Amazonica basin              | Peru   | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis sp.</i>               | 87786 | LBP 22532 | Rio Javari, Amazonica basin  | Peru   | S 04°19'45.9" W 70°00'30.2" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis spectabilis</i>       | 71007 | LBP 18423 | —                            | —      | —                           |

|                |               |           |                     |                                  |       |           |                                            |        |                             |
|----------------|---------------|-----------|---------------------|----------------------------------|-------|-----------|--------------------------------------------|--------|-----------------------------|
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma aff. esperanzae</i> | 19518 | ANSP      | —                                          | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis splendens</i>         | 87580 | LBP 22528 | Amazonica basin                            | Peru   | S 04°19'45.9" W 70°00'30.2" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma aff. sterbai</i>    | 7164  | LBP 543   | —                                          | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma trilineatus</i>     | 71027 | LBP 18443 | —                                          | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma tukano</i>          | 32682 | LBP 6872  | Rio Negro, Amazonica basin                 | Brazil | N 00°15' W 69°50'           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma cf. urucu</i>       | 46615 | LBP 10095 | Rio Madeira, Amazonica basin               | Brazil | S 07°57.385' W 63°11.133'   |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 6 | <i>Brochis</i>      | <i>Brochis virginiae</i>         | 57773 | LBP 14820 | Amazonica basin                            | Peru   | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 7 | <i>Hoplisoma</i>    | <i>Hoplisoma weitzmani</i>       | 57751 | LBP 14815 | Amazonica basin                            | Peru   | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 5 | <i>Osteogaster</i>  | <i>Osteogaster zygatus</i>       | 5281  | LBP 422   | —                                          | —      | —                           |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 3 | <i>Scleromystax</i> | <i>Scleromystax barbatus</i>     | 8410  | LBP 743   | Rio São João, Costeira basin               | Brazil | S 25°58,649' W 48°52,993'   |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 3 | <i>Scleromystax</i> | <i>Scleromystax sp.</i>          | 11123 | LBP 1237  | Rio Ribeira de Iguape, Costeira basin      | Brazil | S 24°10,890' W 46°50,563'   |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 3 | <i>Scleromystax</i> | <i>Scleromystax lacerdai</i>     | 13710 | LBP 1966  | Rio Ribeira da Terra Firme, Costeira basin | Brazil | S 15°32'17.9" W 39°00'28.5" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 3 | <i>Scleromystax</i> | <i>Scleromystax macropterus</i>  | 36038 | LBP 7550  | Rio Ribeira de Iguape, Costeira basin      | Brazil | S 24°42'57.8" W 47°41'28.3" |
| Callichthyidae | Corydoradinae | Lineage 3 | <i>Scleromystax</i> | <i>Scleromystax prionotos</i>    | 11105 | LBP 1267  | Rio Ribeira de Iguape, Costeira basin      | Brazil | S 24°12,441' W 47°28,616'   |

A extração de DNA foi feita de aproximadamente 25 mg de tecido usando Kits de extração de DNA da Qiagen DNeasy, seguindo os protocolos do fabricante. Executamos todas as extrações de DNA genômico em gel de agarose para avaliar a qualidade do material que seria enviado para análise. Quantificamos 2µl de cada amostra usando fluorometria no Qubit (Life Technologies). As amostras utilizadas na preparação da biblioteca apresentaram concentração entre 10-40 ng/µl. O protocolo Nextera foi utilizado na preparação da biblioteca de transposição *in vitro* seguido de PCR para cortar o DNA e anexar os adaptadores de sequenciamento (Adey *et al.* 2010) e, em seguida, utilizaos o kit Epicenter Nextera para preparar as bibliotecas mediadas por transposase com tamanhos de inserção em média 100 pb (IC 95%: 45 pb), seguindo Adey *et al.* (2010). As bibliotecas foram enriquecidas usando um conjunto de sondas desenvolvido para Ostariophysan, gerando dados de sequências para aproximadamente 2.500 loci UCE (Hoeksema *et al.*, *in prep.*). Convertemos o DNA em bibliotecas de sequenciamento Illumina com uma versão ligeiramente modificada da versão do NEBNext(R) Ultra(TM) DNA Library Prep Kit para Illumina(R). Depois do ligamento dos primers de sequenciamento, as bibliotecas foram amplificadas usando KAPA HiFi HotStart ReadyMix (Kapa Biosystems) por 6 ciclos usando o perfil térmico recomendado pelo fabricante e P5 duplo e primers indexados P7 (ver Kircher *et al.* 2012 (doi: 10.1093/nar/gkr771)). Após purificação com esferas SPRI, as bibliotecas foram quantificadas com o kit QuantiT(TM) Picogreen(R) dsDNA Assay (ThermoFisher). Em seguida, enriquecemos pools compreendendo 100 ng de cada uma das 8 bibliotecas (800 ng no total) usando o sistema MYbaits(R) Target Enrichment (MYcroarray) seguindo a versão 3.0 do manual. Após a limpeza da captura, a solução foi amplificada por 10 ciclos usando um P5/P7 universal por par de primers e reagentes KAPA HiFi. Após a purificação, cada conjunto de bibliotecas capturado foi quantificado com PicoGreen e combinado com todos os outros pools em proporções equimolares projetadas antes do sequenciamento. O sequenciamento foi realizado em duas pistas de 100 pb de extremidade emparelhada Illumina HiSeq usando química v4.

O software Phyluce v1.5.0 (Faircloth, 2016) foi utilizado para analisar os UCE's, e o programa Illumiprocessor, disponível no software do Phyluce, foi utilizado para limpar as contaminações dos dados dos adaptadores, bases de baixa qualidade e sequências contendo bases ambíguas. Em seguida, nós montamos os contigs de consenso para cada espécie usando ABySS (versão 2.0.2) (Simpson *et al.*, 2009) com valor kmer igual a 55. Após a montagem, realizamos os procedimentos de identificação dos contigs/loci

de UCE e alinhamos os contigs específicos da espécie para o conjunto de sondas/UCes usados para enriquecimento. Esses processos foram realizados com o programa Python (`phyluce_assembly_match_contigs_to_probes.py`) integrando o LASTZ (Harris 2007), um alinhador de pares de base para combinar contigs e loci UCE. Durante o matching, o programa cria uma base de dados relacional de correspondências com loci UCE por táxon. Nós removemos as sequências duplicadas e não recíprocas de loci UCE para gerar um banco de dados de loci UCE recuperados. O arquivo FASTA foi usado para gerar os alinhamentos usando MAFFT (versão 7.130b) e cortamos os alinhamentos resultantes usando o algoritmo implementado pelo script `seqcap_align.py` dentro do Phyluce; cada alinhamento foi limpo utilizando `phyluce_align_remove_locus_name_from_nexus_lines` e Gblocks. A partir do alinhamento, criamos uma matriz incompleta de 75 e 85% para avaliar a influência dos dados ausentes em nossas matrizes, a topologia da árvore e valores de suporte de cada clado. Para cada matriz incompleta preparamos um alinhamento concatenado no formato PHYLIP e cada matriz foi analisada utilizando o algoritmo de máxima verossimilhança (ML) no RAxML v8.2.X (Stamatakis 2014) para comparar as topologias. Nós utilizamos o Partitionfinder v1.1.1 (Lanfear *et al.*, 2012) para particionar os dados das matrizes e diminuir o tempo computacional. O esquema de particionamento mais adequado foi obtido usando o Critério de Informação Bayesiano no Partitionfinder e o melhor agrupamento de esquemas/loci com o mesmo modelo de substituição foram utilizados em análises subsequentes. A análise filogenética foi realizada usando inferência de máxima verossimilhança no RAxML v. (Stamatakis, 2014) com opção “GTRGAMMA”. Em seguida, a análise de bootstrapping foi conduzida com a ferramenta autoMRE do RAxML e indicou que as árvores convergiram após 50 repetições, resultando na árvore de ML mais adequada com as réplicas de bootstrap. A inferência bayesiana foi realizada no ExaBayes versão 1.5 (Aberer *et al.* 2014) com 1.000.000 iterações (4 cadeias; bur-in:25%).

- **ESTIMATIVA DE TEMPO DE DIVERGÊNCIA**

Esta análise utilizou o algoritmo e o critério de informação de Akaike (AIC) assumindo os modelos disponíveis no BEAST v1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012). A melhor árvore de maximum-likelihood (ML) foi obtida usando o modelo GTRGAMMA no RAxML v8 (Stamatakis, 2014). Usamos uma matriz incompleta reduzida de 90% com

um total de 60.294 pb e 174 alinhamentos. Nós utilizamos um relógio molecular relaxado não correlacionado com distribuição lognormal, aplicado no BEAST v1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012), e rodamos a análise com a topologia fixada da melhor árvore de ML no BEAST para estimar a idade dos nós. Nós utilizamos 2 pontos de calibração, o primeiro foi um fóssil de †*Corydoras revelatus*, descrito da Formação Maíz Gordo (Giudici e Gascon, 1982), depositado durante o Eoceno inferior cerca de 56-52 milhões de anos (Ma) (Del Papa e Salfity, 1999), implementado na raiz de *Hoplisoma*, com distribuição normal e a busca foi realizada no intervalo de 55,4-73,3 Ma usando os quantis inferior e superior de 2,5%, respectivamente, e log normal. Nós forçamos o monofiletismo de Corydoradinae, visto que a filogenia molecular mais recente publicada (Dias *et al.*, 2024, *in prep.*) sugere que todos os gêneros são monofiléticos e, assim, nós colocamos †*Corydoras revelatus* na base de *Hoplisoma*, já que os autores fizeram uma realocação desta espécie e propõem que esse fóssil seja pertencente a este gênero. O segundo ponto de calibração utilizado como constrain foi colocado na base da família Trichomycteridae, grupo externo utilizado na filogenia, com cerca de 106 Ma, conforme estimado por Betancur-R *et al.* (2017). Utilizamos um prior log normal distribuído com média de 106 e desvio padrão de 7. A busca foi realizada no intervalo de 92,3-120,0 Ma utilizando os quantis inferior e superior de 2,5%, respectivamente. A análise foi executada por 300 milhões de gerações e amostrada a cada 30.000 gerações, até atingir a convergência.

Nossas análises revelaram que a divisão entre Corydoradinae e Callichthyinae ocorreu há aproximadamente 250 Ma, onde houve um ancestral comum entre as duas subfamílias e, portanto, atribuímos um prior normalmente distribuído na raiz de nossa filogenia (offset = 122,9 Ma; desvio padrão = 7,5). A análise no BEAST foi particionada sob os modelos de evolução molecular conforme determinado pelo PartitionFinder, e um modelo de Birth-death foi aplicado para a topologia de árvore com comprimentos de ramificação. Os parâmetros (ESS > 200) foram verificadas usando Tracer v1.6 (Rambaut *et al.*, 2014), e a árvore ML do clado foi obtida das últimas 9.001 árvores (10% ignoradas) usando TreeAnnotator v1.8.2 e visualizado no FigTree v1.4.3; softwares estão disponíveis no Pacote BEAST (Drummond *et al.*, 2012).

- **MÉTODOS BIOGEOGRÁFICOS: INFERÊNCIA ANCESTRAL**

As regiões biogeográficas foram elaboradas a partir de Abel (2008) e Tagliacollo *et al.*, (2015) (Fig. 1). Usamos um conjunto de dados espaciais montado para delimitar biorregiões usando agrupamento de redes bipartidas nas biorregiões do ArcGIS (Edler *et al.*, 2016) (Fig. 1). Nós utilizamos o pacote R "BioGeoBEARS" (Matzke, 2013) para comparar as probabilidades de três modelos biogeográficos estratificados no tempo, DEC (Ree & Smith, 2008), DIVA (Matzke, 2014; Ronquist, 1997) e BayArea (Landis *et al.*, 2013; Matzke, 2014) (Tab. 2). Os intervalos de tempo da história paleogeográfica foram divididos em 3 períodos, 10 Ma, 23 Ma e 250 Ma, correspondentes a eventos paleogeográficos de grande escala que influenciaram a história evolutiva dos peixes de água doce através do tempo (Tab. 3). Cada modelo incorpora uma combinação de três procedimentos analíticos e a inclusão ou não do método a distância/taxa de parâmetro "x" (Van Dam & Matzke, 2016), e cada procedimento analítico permite um processo cladogenético exclusivo (DEC: simpatria de subconjunto; DIVA: vicariância generalizada; e BayArea: simpatria generalizada). Nós optamos por não utilizar o parâmetro "+j" nos modelos DEC, DIVA e BayArea com o processo cladogenético de efeito fundador devido às críticas à parametrização dos eventos fundadores (Ree & Sanmartín, 2018).



Figura 1. Delimitação de unidades geográficas para inferências biogeográficas de endemismo de 129 espécies de Corydoradinae na América do Sul analisadas neste estudo. Áreas de endemismo para espécies de Corydoradinae: A, bacias costeiras do Atlântico; B, escudo cristalino brasileiro; E, baixo Amazonas; F, bacia do São Francisco; G, bacias das Guianas; M, bacia do Mamoré-Guaporé; O, bacia do Orinoco; P, bacia do alto Paraná; W, bacia do alto Amazonas; Y, bacia do Paraguai.

Tabela 2. Resultados dos modelos testados no BioGeoBears para a matriz de Corydoradinae.

| <b>Model</b> | <b>lnL</b> | <b>D</b> | <b>E</b> | <b>AICc</b> | <b>ΔAIC</b> |
|--------------|------------|----------|----------|-------------|-------------|
|--------------|------------|----------|----------|-------------|-------------|

|             |         |        |        |        |     |
|-------------|---------|--------|--------|--------|-----|
| DEC         | -156,64 | 0,0439 | 0,0255 | 317,68 | 6,1 |
| DIVALike    | -156,03 | 0,0675 | 0,0659 | 316,46 | 4,9 |
| BayAreaLike | -153,6  | 0,0475 | 0,1001 | 311,6  | 0   |

Nós utilizamos as comparações dos AIC de probabilidades nos nós entre os três modelos biogeográficos estratificados no tempo (Tab. 2; Tab. 3). A pontuação mais baixa indica o melhor modelo para as amostras, nesse caso, o BayArea demonstrou ser o melhor modelo para a matriz de Corydoradinae. Portanto, para Corydoradinae, nós confiamos que o modelo BayArea se ajusta melhor ao conjunto de dados em questão, sugerindo que essa subfamília sofreu especiação simpátrica, pois forneceu um melhor ajuste aos nossos dados e mapeou a reconstrução de alcance ancestral do último modelo em nossa árvore filogenética. A distribuição ancestral mais provável para todos os Corydoradinae foi reconstruída como a bacia amazônica (Fig 2), que também foi identificada como a área ancestral mais provável para todos Callichthyidae (Callichthyinae + Corydoradinae). Nossos resultados mostram que a maioria dos eventos cladogenéticos ocorreu dentro desse bacias (86%), em oposição à entre bacias através de vicariância (14%). Além disso, 54% da cladogênese total ocorreram apenas na bacia amazônica, enquanto 14% ocorreram nas Guianas.

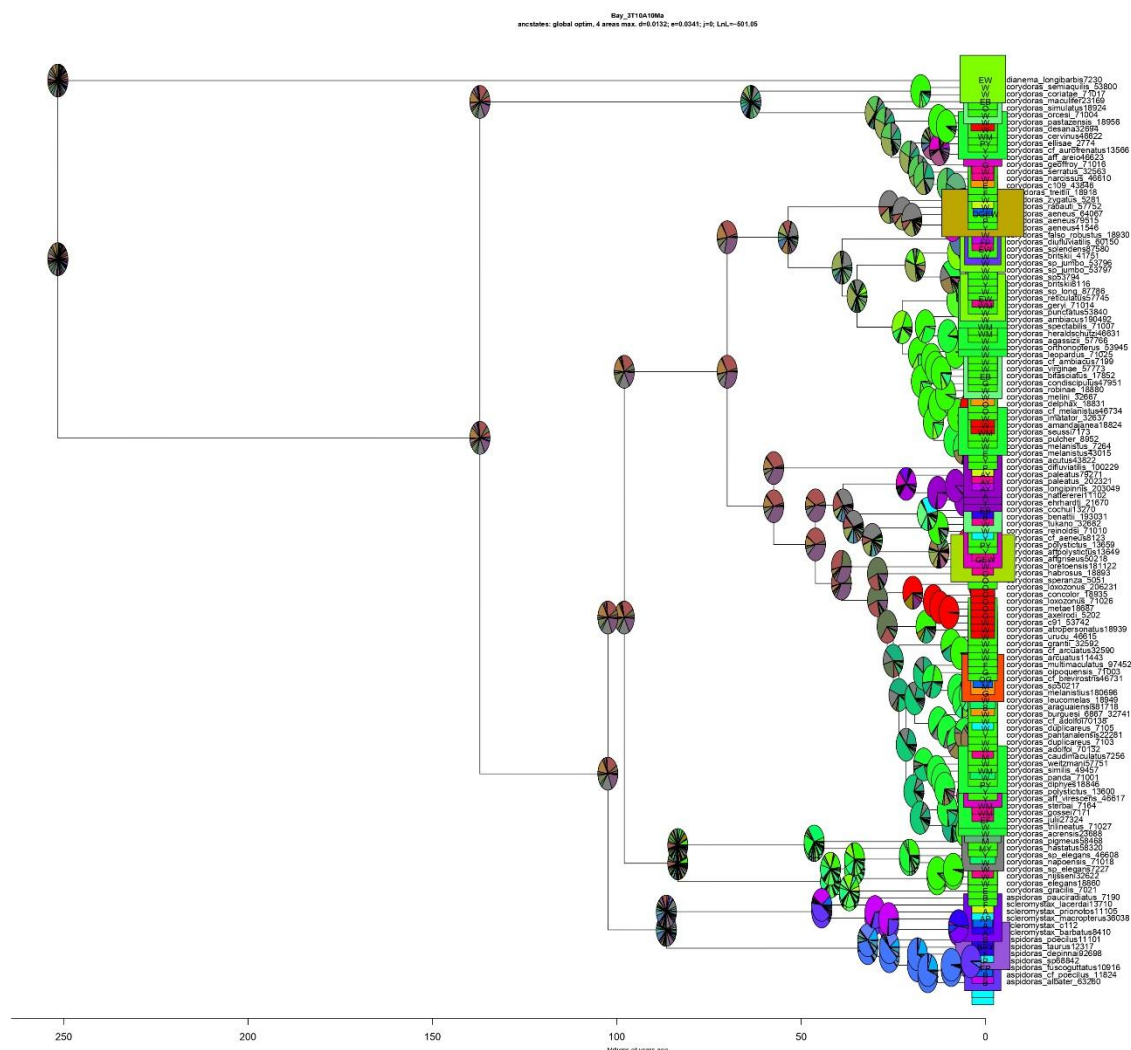


Figura 2. Evolução da distribuição ancestral de Corydoradinae por biorregiões estimadas no BioGeoBEARS. Os resultados mostram que o ancestral comum mais recente de todos os corydoradines originou-se no Cretáceo Superior por volta de 135 Ma nas terras baixas da bacia Proto-Orinoco-Amazonas com múltiplos eventos de dispersão para terras altas do escudo brasileiro e guianense.

A linhagem 1, *Corydoras*, foi o primeiro gênero a divergir dos demais. Nossas análises mostram que o ancestral em comum mais recente (MRCA) entre essa linhagem e os demais gêneros divergiram há 135.5 Ma (Fig. 3), dando origem ao clado *Corydoras*, surgindo na bacia Proto-Orinoco-Amazonas. Os eventos de dispersão ocorreram dessa bacia para todas as outras bacias adjacentes, com exceção do Alto Paraná e do São Francisco. Ocorreu um evento vicariante entre as bacias do Amazonas e do Orinoco há 18.9 Ma que separou *C. coriatae* + *C. semiaquilus*, e este resultado sugere que a dispersão pode ter sido um processo contínuo entre as bacias do Amazonas e do Orinoco. As demais

espécies analisadas neste estudo surgiram a menos de 30 Ma, também na bacia Amazônica.

Tabela 3. Matriz de presença e ausência das áreas ancestrais que será utilizada como input no BioGeo Bears.

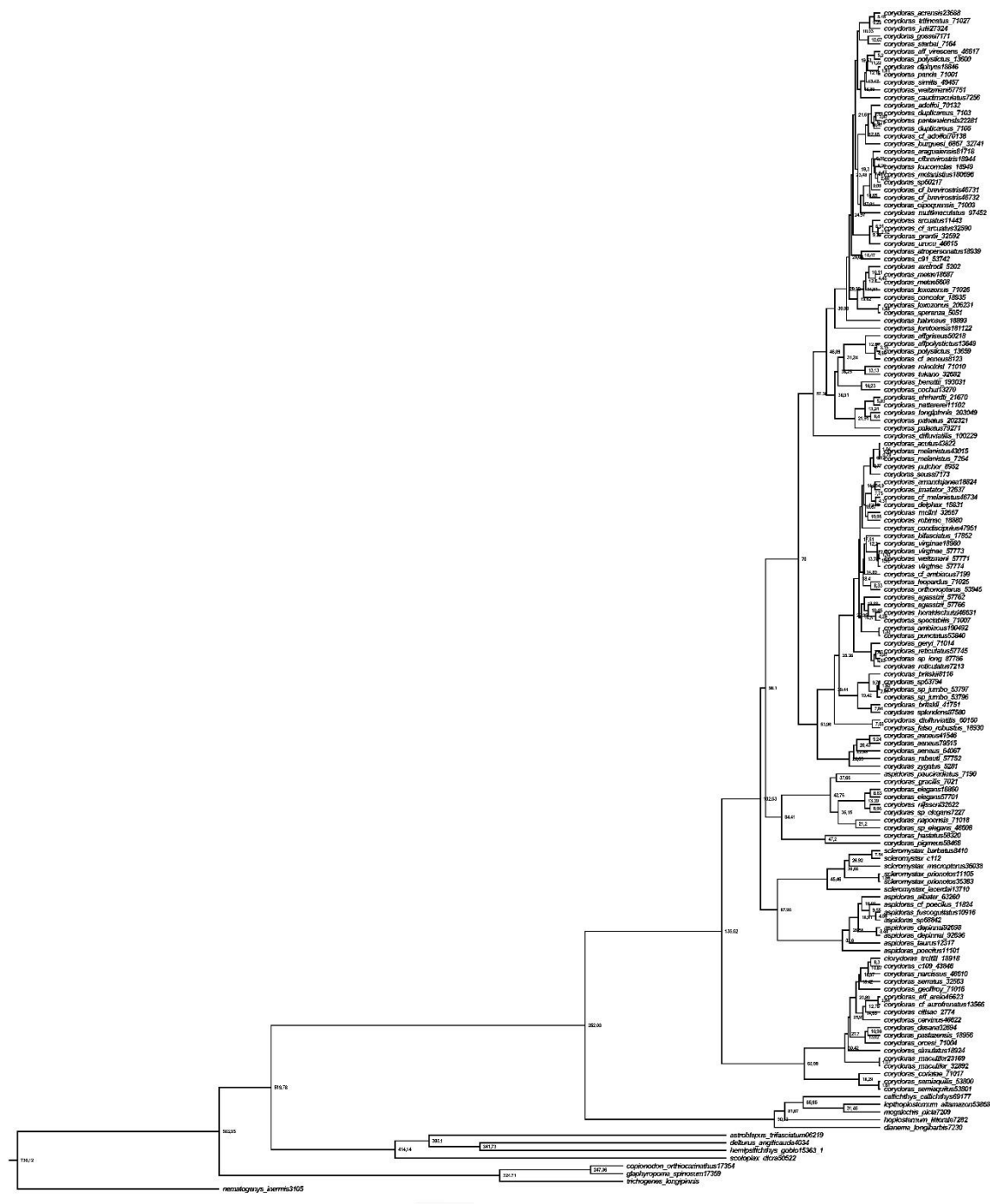
O tempo foi dividido em três períodos correspondentes a eventos paleogeográficos de grande escala que influenciaram a história evolutiva dos peixes de água doce através do tempo

|   | 10 | O | G | E | W | M | B | F | A | P | Y |
|---|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| O |    |   | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| G |    |   | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| E |    |   | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| W |    |   | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| M |    |   | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| B |    |   | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| F |    |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| A |    |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| P |    |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| Y |    |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |

|   | 25 | O | G | E | W | M | B | F | A | P | Y |
|---|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| O |    |   | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| G |    |   | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| E |    |   | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| W |    |   | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| M |    |   | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| B |    |   | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| F |    |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| A |    |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| P |    |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| Y |    |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |

|   | 250 | O | G | E | W | M | B | F | A | P | Y |
|---|-----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| O |     |   | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| G |     |   | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| E |     |   | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| W |     |   | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M |     |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| B |     |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| F |     |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| A |     |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| P |     |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| Y |     |   | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |

END



(*Scleromystax*) apoia o surgimento desse clado na bacia do Paraguai, com decorrente dispersão da costa leste do Brasil ao São Francisco, há 45.4 Ma. Esta é a única linhagem que apresenta alguma endemividade ao longo da Costa Leste do Brasil e nenhum representante conhecido na região amazônica, tornando-a, assim, a linhagem de Corydoradinae mais restrita geograficamente. Esses resultados apoiam a hipótese de que a dispersão para fora da Costa Leste do Brasil é um processo difícil e raramente ocorre com bacias não adjacentes (Chiachio *et al.*, 2008). Considerando que a maioria dos nós internos da filogenia de Corydoradinae indicam origens amazônicas, é provável que o ancestral comum de *Scleromystax* tenha ficado isolado nas regiões costeiras entre 45 - 40Ma, conforme evidenciado pelas análises. O alcance ancestral reconstruído para o ancestral comum mais recente de *Aspidoras* e *Scleromystax* sugerem que os eventos de dispersão ocorreram da Amazônia em direção ao São Francisco, com subsequente isolamento de espécies de *Scleromystax* na Costa Leste do Brasil. As análises sugerem que, uma vez isoladas as espécies na Costa Leste do Brasil, elas permaneceram restritas, e apenas puderam se dispersar entre esta última bacia e a bacia do São Francisco, o que explicaria a endemividade de *Scleromystax*.

O próximo clado a divergir a linhagem (4+5) compreende *Gastrodermus*, há 84.4 Ma. Nossas análises apoiam uma distribuição ancestral na bacia do Amazonas (bacia Proto-Orinoco-Amazonas), seguido de dispersão para as bacias do Baixo Paraná, Orinoco e Guianas. Um evento vicariante ocorreu em 47.2Ma entre *G. hastatus* + *G. pygmaeus*. A reconstrução ancestral dessa linhagem apoia a dispersão do Amazonas para o Alto Paraná e Paraguai há 47.2Ma, enquanto algumas espécies também se dispersaram mais recentemente do Alto Paraná para a bacia do Baixo Paraná.

A distribuição ancestral da próxima linhagem, *Osteogaster*, teve surgimento há 53.9Ma, e há 70Ma o clado *Osteogaster* + *Brochis* tiveram um ancestral comum com *Hoplisoma*. Múltiplos eventos de dispersão foram reconstruídos para esta linhagem, com um ancestral inicialmente migrando do Amazonas para a bacia do Orinoco, seguida de posterior dispersão pelo Amazonas, para as bacias do Alto Paraná, Paraguai e Guianas. A maioria das espécies pertencentes à linhagem 8 (*Brochis*) ocorrem na bacia do Amazonas atualmente, e como tal, a reconstrução ancestral apoia a ancestralidade comum nesta mesma bacia, entre 39 e 35Ma. As espécies desta linhagem se dispersaram para bacias adjacentes do Alto e do Baixo Paraná, São Francisco, Guianas e Orinoco. No entanto, a maior parte da cladogênese de *Brochis* parece ter ocorrido dentro bacia do Amazonas e não como resultado do isolamento alopátrico em bacias adjacentes.

A linhagem 9 (*Hoplisoma*) é, de longe, o grupo mais rico em espécies de Corydoradinae, amplamente distribuídas por todas as bacias, com exceção da costa leste do Brasil e da bacia do São Francisco. Múltiplos eventos de dispersão dentro de *Hoplisoma* ocorreram no Norte do Amazonas em direção à bacia do Orinoco e Guianas há 29Ma. Apesar da dispersão por quase todas as bacias da América do Sul, as espécies desta linhagem são totalmente ausente da costa leste do Brasil e de São Francisco, enquanto há apenas ocorrência de oito espécies na bacia do Paraná (Alto e Baixo) e uma ocorrência no Nordeste do Brasil. Assim, a maior parte da diversidade desta linhagem está concentrada no Amazonas, Bacias do Orinoco e da Guiana, respectivamente, com múltiplos eventos de dispersão ocorrendo entre essas áreas adjacentes.

**Tabela 3.** Matriz de presença e ausência das espécies relacionadas às áreas ancestrais.

| 129                           | 10 (OGEWMBFAPY) |
|-------------------------------|-----------------|
| aspidoras_albater_63260       | 0000010000      |
| aspidoras_cf_poecilus_11824   | 0000010000      |
| aspidoras_depinnai92698       | 0000001000      |
| aspidoras_fuscoguttatus10916  | 0000001010      |
| aspidoras_pauciradiatus_7190  | 0000010000      |
| aspidoras_poecilus11101       | 0000010000      |
| aspidoras_sp68842             | 0000000010      |
| aspidoras_taurus12317         | 0000010011      |
| callichthys_callichthys69177  | 1111111111      |
| ciorydoras_treitlii_18918     | 0000001000      |
| corydoras_acrensis23688       | 0001000000      |
| corydoras_acutus43822         | 0000000001      |
| corydoras_adolfoi_70132       | 0001000000      |
| corydoras_aeneus41546         | 0000000001      |
| corydoras_aeneus79515         | 0000000010      |
| corydoras_aeneus_64067        | 0010000000      |
| corydoras_aff_areio46623      | 0000000001      |
| corydoras_aff_virescens_46617 | 0000000001      |
| corydoras_affgriseus50218     | 0111000000      |
| corydoras_affpolystictus13649 | 0000000001      |
| corydoras_agassizii_57766     | 0001000000      |
| corydoras_amandajanea18824    | 0001000000      |
| corydoras_ambiacus190492      | 0001000000      |
| corydoras_araguaiensis81718   | 0000010000      |
| corydoras_arcuatus11443       | 0001000000      |
| corydoras_atropersonatus18939 | 0001000000      |
| corydoras_axelrodi_5202       | 1000000000      |
| corydoras_benattii_193031     | 0000010000      |
| corydoras_bifasciatus_17852   | 0010010000      |

|                                |            |
|--------------------------------|------------|
| corydoras_britskii8116         | 0000000001 |
| corydoras_britskii_41751       | 0001000000 |
| corydoras_burguesi_6867_32741  | 0001000000 |
| corydoras_c109_43846           | 0010000000 |
| corydoras_c91_53742            | 0001000000 |
| corydoras_caudimaculatus7256   | 0000100000 |
| corydoras_cervinus46622        | 0001100000 |
| corydoras_cf_adolfoi70138      | 0001000000 |
| corydoras_cf_aeneus8123        | 0000000001 |
| corydoras_cf_ambiacus7199      | 0001000000 |
| corydoras_cf_arcuatus32590     | 0001000000 |
| corydoras_cf_aurofrenatus13566 | 0000000001 |
| corydoras_cf_brevirostris46731 | 1100000000 |
| corydoras_cf_melanistus46734   | 1000000000 |
| corydoras_cochui13270          | 0010010000 |
| corydoras_concolor_18935       | 1000000000 |
| corydoras_condiscipulus47951   | 0100000000 |
| corydoras_coriatae_71017       | 0001000000 |
| corydoras_delphax_18831        | 1000000000 |
| corydoras_desana32694          | 0001000000 |
| corydoras_difluviatilis_100229 | 0000000010 |
| corydoras_diphyes18846         | 0000000011 |
| corydoras_diufluviatilis_60150 | 0000001010 |
| corydoras_duplicareus_7103     | 0001000000 |
| corydoras_duplicareus_7105     | 0001000000 |
| corydoras_ehrhardti_21670      | 0000000001 |
| corydoras_elegans18860         | 0001000000 |
| corydoras_ellisae_2774         | 0000000011 |
| corydoras_falso_robustus_18930 | 0001000000 |
| corydoras_geoffroy_71016       | 0100000000 |
| corydoras_geryi_71014          | 0001100000 |
| corydoras_gossei7171           | 0001100000 |
| corydoras_gracilis_7021        | 0010000000 |
| corydoras_grantii_32592        | 0001000000 |
| corydoras_habrosus_18893       | 1000000000 |
| corydoras_hastatus58320        | 0000100001 |
| corydoras_heraldschutzi46631   | 0001100000 |
| corydoras_imatator_32637       | 0001000000 |
| corydoras_julii27324           | 0010001000 |
| corydoras_leopardus_71025      | 0001000000 |
| corydoras_leucomelas_18949     | 0001000000 |
| corydoras_longipinnis_203049   | 0000000101 |
| corydoras_loretoensis181122    | 0001000000 |
| corydoras_loxozonus_206231     | 1000000000 |
| corydoras_loxozonus_71026      | 1000000000 |
| corydoras_maculifer23169       | 0010010000 |

|                                |            |
|--------------------------------|------------|
| corydoras_melanistius180696    | 0100000000 |
| corydoras_melanistus43015      | 0010000000 |
| corydoras_melanistus_7264      | 0001000000 |
| corydoras_melini_32667         | 0001000000 |
| corydoras_metae18687           | 1000000000 |
| corydoras_multimaculatus_97452 | 0000001000 |
| corydoras_napoensis_71018      | 0001000000 |
| corydoras_narcissus_46610      | 0001000000 |
| corydoras_nattererei11102      | 0000000100 |
| corydoras_nijsseni32622        | 0001000000 |
| corydoras_oipoquensis_71003    | 0100000000 |
| corydoras_orcesi_71004         | 0001000000 |
| corydoras_orthonopterus_53945  | 0001000000 |
| corydoras_paleatus79271        | 0000000101 |
| corydoras_paleatus_202321      | 0000000101 |
| corydoras_panda_71001          | 0001000000 |
| corydoras_pantanalensis22281   | 0000000001 |
| corydoras_pastazensis_18956    | 0001000000 |
| corydoras_pigmeus58468         | 0000100000 |
| corydoras_polystictus_13600    | 0000000001 |
| corydoras_polystictus_13659    | 0000000011 |
| corydoras_pulcher_8952         | 0001000000 |
| corydoras_punctatus53840       | 0001000000 |
| corydoras_rabauti_57752        | 0001000000 |
| corydoras_reinoldsi_71010      | 0001000000 |
| corydoras_reticulatus57745     | 0011000000 |
| corydoras_robinae_18880        | 0001000000 |
| corydoras_semiaquilis_53800    | 0001000000 |
| corydoras_serratus_32563       | 0001000000 |
| corydoras_seussi7173           | 0001100000 |
| corydoras_similis_49457        | 0001100000 |
| corydoras_simulatus18924       | 1000000000 |
| corydoras_sp50217              | 0000100000 |
| corydoras_sp53794              | 0001000000 |
| corydoras_sp_elegans7227       | 0001000000 |
| corydoras_sp_elegans_46608     | 0000000001 |
| corydoras_sp_jumbo_53796       | 0001000000 |
| corydoras_sp_jumbo_53797       | 0001000000 |
| corydoras_sp_long_87786        | 0001000000 |
| corydoras_spectabilis_71007    | 0001100000 |
| corydoras_speranza_5051        | 1000000000 |
| corydoras_splendens87580       | 0011000000 |
| corydoras_sterbai_7164         | 0001100000 |
| corydoras_trilineatus_71027    | 0001000000 |
| corydoras_tukano_32682         | 0001000000 |
| corydoras_urucu_46615          | 0001000000 |

|                               |            |
|-------------------------------|------------|
| corydoras_virginae_57773      | 0001000000 |
| corydoras_weitzmani57751      | 0001000000 |
| corydoras_zygatus_5281        | 0001000000 |
| scleromystax_barbatus8410     | 0000000100 |
| scleromystax_c112             | 0000000100 |
| scleromystax_lacerdai13710    | 0000001000 |
| scleromystax_macropterus36038 | 0000000110 |
| scleromystax_prionotos11105   | 0000000100 |

#### 4. DISCUSSÃO

Nossa filogenia, um dos inputs para as análises de biogeografia, é resultado das análises de doutorado da presente bolsista, e está no presente momento sob revisão para ser publicado ainda este ano. O conjunto de dados em questão recuperou o status monofilético para sete grupos dentro de Corydoradinae. Esses grupos eram nomes pré-existent na literatura, porém, sinonimizados à *Corydoras* e, portanto, nossa proposta foi de revalidá-los. A subfamília Corydoradinae será composta, portanto, de 7 gêneros: *Corydoras* (linhagem 1), *Aspidoras* (linhagem 2), *Scleromystax* (linhagem 3), *Gastrodermus* (linhagem 4 e 5), *Osteogaster* (linhagem 7), *Brochis* (linhagem 8), e *Hoplisoma* (linhagem 9). A linhagem 6 (*senso* Alexandrou *et al.*, 2011) é um clado monofilético que dentro da linhagem 9, portanto não foi considerada com uma linhagem singular. A linhagem 4 é grupo irmão da linhagem 5, mas também foram consideradas como uma linhagem só devido à ausência de caracteres diagnósticos para separá-las.

Muitos fatores influenciaram a distribuição e especiação de Corydoradinae ao longo do tempo, como fatores geológicos, climáticos, eventos ecológicos e também casuais. Tanto a diversidade de factores que influenciam a distribuição geográfica da uma espécie e a incerteza quanto à sua importância relativa motivaram a busca por inferência biogeográfica através dos métodos paramétricos (Landis *et al.* 2013). Os modelos probabilísticos incluem parâmetros que representam processos que impactaram a distribuição geográfica das espécies, e nós utilizamos estes modelos implementados no BioGeoBEARS para determinar qual modelo melhor se ajusta aos dados geográficos e filogenéticos de Corydoradinae. Os resultados das análises biogeográficas fornecem alguns esclarecimentos sobre a possível forma de como surgiram os padrões atuais de distribuição de Corydoradinae, como BayArea sendo o mais provável para esta subfamília, sugerindo que a simpatria, a dispersão e a cladogênese foram potencialmente

mais significativas no surgimento dos padrões biogeográficos atuais do que eventos vicariantes, e sugerindo também que as espécies dessa subfamília sofreram especiação ainda na bacia Proto-Amazonas-Orinoco (Albert & Carvalho 2011; Roxo *et al.*, 2014).

Nossas análises demonstram que a bacia Amazonica tem o mais alto nível de diversidade de Corydoradinae com quase 80 táxons, enquanto os rios Negro, Guianas, Madeira, Tocantins-Araguaia, baixo Amazonas, Guapore-Mamoré e Orinoco representam as bacias com mais alto nível de espécies endêmicas. A grande diversidade encontrada nas planícies amazônicas pode ser simplesmente um artefato do tamanho desta ecorregião, já que é a maior bacia em termos de área. Entretanto, é possível observar alguns padrões de endemismo na distribuição dessas espécies. As espécies da linhagem 1 (*Corydoras*) estão amplamente distribuídas em várias ecorregiões, desde as Guianas até o Baixo Paraná, com maior número de espécies na bacia do baixo Amazonas, enquanto que as espécies das linhagens 2 e 3 (*Aspidoras* e *Scleromystax*, respectivamente) estão distribuídas em poucas ecorregiões em leste e nordeste do Brasil. Estas linhagens tem as distribuições mais restritas dentre todos os Corydoradinae, com a linhagem 3 ocupando exclusivamente o menor número de ecorregiões, em comparação com as outras (a região costeira do Atlântico).

No entanto, linhagens com número reduzido de espécies (como a linhagem 3 e linhagem 5, *Gastrodermus*) parecem ter distribuições mais restritas do que linhagens ricas em espécies (como a linhagem 8, *Brochis*, e 9, *Hoplisoma*). No entanto, as linhagens 5 (*Gastrodermus*) e 7 (*Osteogaster*) não são particularmente ricas em espécies, mas estão amplamente distribuídas por várias bacias. A linhagem 9 é, de longe, a mais diversa e também a mais amplamente distribuída, ocupando o maior número de ecorregiões diferentes, enquanto que a linhagem 8 é a segunda mais diversa, e menos amplamente distribuída que as linhagens 1 e 9. Estas diferenças observadas na distribuição podem ser atribuídas ao momento da conectividade das bacias durante a dispersão ancestral, ou seja, se o ancestral se origina na bacia Amazônica antes da separação Amazonas-Orinoco, então as espécies têm uma maior probabilidade de se dispersarem para mais bacias, já que havia uma conexão entre elas nesse período.

Apesar de alopatria ser um padrão comum em quase todos os grupos ricos em espécies dentre os peixes de água doce na América do Sul (Green, van Veller & Brooks 2002; Puebla 2009; Silva *et al.*, 2016; Melo *et al.*, 2021; Silva *et al.*, 2021), uma exceção interessante a esse padrão é a distribuição geralmente simpátrica de grupos estreitamente relacionados de peixes da bacia Amazônica (Albert *et al.*, 2011). A atual distribuição de

espécies ribeirinhas poderia ter resultado de especiação simpátrica, ou talvez de especiação alopátrica com expansão de alcance pós-especiaciona (Barraclough & Vogler 2000). Os canais fluviais profundos constituem um habitat excepcional do ponto de vista biogeográfico, por suportarem uma fauna altamente diversificada e especializada numa área espacial muito pequena, e também por estarem altamente interligados (Albert *et al.*, 2011), podendo ter contribuído para a especiação por nichos dessas espécies. Uma evidência disso é a presença de espécies não monofiléticas habitando mais de uma bacia, sugerindo especiação simpátrica nesta subfamília.

Por outro lado, a reconstrução ancestral mostra que eventos de captura de cabeceira de rios pode ter influenciado no padrão de distribuição de algumas espécies. Nossas análises mostraram que eventos de captura de cabeceira entre a bacia do Amazonas e La Plata podem ser responsáveis pelo padrão de distribuição atualmente observado em *G. hastatus* + *G. pygmaeus*. Ao mesmo tempo, a bacia do Paraguai expandiu-se para o norte através da captura das cabeceiras da bacia Proto-Amazons-Orinoco, posteriormente o surgimento do O Arco de Michicola que separou hidrologicamente a área do atual Alto Paraguai do sistema fluvial antigo, formando uma divisão entre as bacias do La Plata e do Amazonas (Carvalho & Albert 2011; Tagliacollo *et al.*, 2015), e promovendo endemismo de espécies da bacia do Guaporé- Mamoré. Estudos biogeográficos em *Gymnotus* (Albert & Crampton 2005; Lovejoy *et al.*, 2010), *Pseudoplatistoma* (Torricco *et al.*, 2009), *Aphyocharax* (Tagliacollo *et al.*, 2012), *Serranochromis* (Musilová *et al.*, 2013), *Otothyrinae* (Roxo *et al.*, 2014) e Pimelodidae (Tagliacollo *et al.*, 2015) também identificaram captura de cabeceira na distribuição destes grupos. Além disso, a reconstrução ancestral mostrou que vários eventos de captura de cabeceira modelaram a distribuição biogeográfica em *Scleromystax* e *Aspidoras*, encontrados em bacias mais restritas e endêmica às drenagens costeiras do Sudeste (no caso de *Scleromystax*), apesar de nossas análises terem sugerido que o ancestral desse clado surgiu na bacia Amazônica e posteriormente se dispersou para as bacias do escudo cristalino brasileiro. Isso pode ser explicado devido à reativação de diversas falhas antigas posteriormente ao desmembramento de Gondwana (Almeida & Carneiro, 1998) e os contínuos processos de transgressão e regressão marinha que modificaram o habitat e causaram redução do tamanho efetivo das populações, aumentando os níveis de isolamento genético entre elas (Unmack *et al.*, 2009), e levaram à captura de vários rios do escudo cristalino de terras altas para se tornarem afluentes do Oceano Atlântico (Albert & Crampton 2010). Esses processos geológicos teriam ocorrido várias vezes durante a

formação do escudo cristalino brasileiro, dando origem a padrões filogenéticos de grupos irmãos semelhantes.

No geral, observamos através dos nossos resultados que a maior parte da especiação em Corydoradinae ocorreu durante as flutuações climáticas do Oligoceno Superior e o Mioceno Médio (35-8Ma). Os eventos que ocorreram nesse período podem ter contribuído para a subsequente diversificação das espécies desta subfamília, ou seja, os eventos de dispersão das espécies podem ter sido modelados por eventos de captura de cabeceira durante a formação dessas bacias. Durante o Mioceno Inferior e Médio, o lago Pebas separava os rios ocidentais dos sistemas fluviais andinos (Hoorn 1994a, 2006), formando um enorme ecossistema aquático de planície (Hoorn *et al.*, 1995; Lundberg *et al.*, 1998; Gómez *et al.*, 2003, 2005). O soerguimento da Cordilheira Andina interrompeu o curso do sistema Pebas após o final do Mioceno Médio (12-8Ma) através de eventos tectônicos (Cooper *et al.*, 1995; Villamil 1999) possivelmente promovendo a diversificação destas espécies. Há uma indicação de que alterações no clima paleoclimático provavelmente afetaram os principais padrões de diversificação, levando à separação das linhagens de Corydoradinae ainda na bacia Proto-Amazonas-Orinoco. A mudança na diversificação durante o Neógeno superior (ao longo do Plioceno) também pode ser atribuída a fatores intrínsecos, e não extrínsecos, de cada linhagem, como eventos de duplicação do genoma, visto que as linhagens mais amplamente especiosas e distribuídas (linhagem 8 e 9) apresentam genomas duplicados, e isso pode elevar a taxa de diversificação.

Por fim, a análise biogeográfica mostrou como os processos divergentes mais recentes na formação das bacias hidrográficas afetou a distribuição das espécies de Corydoradinae, refletindo os efeitos da vicariância entre os rios do escudo cristalino e rios adjacentes, mostrando uma forte evidência para especiação simpátrica desta subfamília. Contudo, nós apresentamos um contexto biogeográfico para a especiação e diversificação de Corydoradinae e sugerimos como estes eventos podem ajudar a explicar o padrão amplo de distribuição e alto número de espécies dentro desta subfamília, e como estes processos modelaram a história evolutiva através do tempo e espaço de Corydoradinae.

A calibração temporal juntamente com a estimativa da área ancestral sugeriu que Corydoradinae se originou no Cretáceo Inferior, por volta de 135,5 Ma, com o surgimento da maioria dos gêneros durante o Paleogeno. Os resultados indicam que o período entre o Oligoceno e o Mioceno Médio foi crucial para os processos de diversificação de

Corydoradinae, durante o qual a maior parte dos eventos de cladogênese ocorreu. Esses eventos aconteceram em uma paisagem caracterizada pelo megapântano de Pebas (>23–11 Ma), indicando que as alterações no clima paleoclimático provavelmente afetaram os principais padrões de diversificação, levando à separação das linhagens de Corydoradinae ainda na bacia Proto-Amazonas-Orinoco. As análises indicaram forte evidência de especiação simpátrica desta subfamília, principalmente em *Hoplisoma*, podendo ser atribuída a fatores intrínsecos como eventos de duplicação genômica, que favorece a especiação.

Contudo, nós apresentamos um contexto biogeográfico para a especiação e diversificação de Corydoradinae e sugerimos como estes eventos podem ajudar a explicar o padrão amplo de distribuição e alto número de espécies dentro desta subfamília, e como estes processos modelaram a história evolutiva através do tempo e espaço de Corydoradinae.

## 5. BIBLIOGRAFIA

- Albert, J.S., Lovejoy, N.R., Crampton, W.G.R., 2006. Miocene tectonism and the separation of cis- and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. *J. South Am. Earth Sci.* 21, 14–27. doi:10.1016/j.jsames.2005.07.010.
- Abell R., Thieme M.L., Revenga C., Bryer M., Kottelat M., Bogutskaya N., *et al.* (2008) Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. *BioScience* **58**, 403.
- Adey A., Morrison H.G., Asan, Xun X., Kitzman J.O., Turner E.H., *et al.* (2010) Rapid, lowinput, low-bias construction of shotgun fragment libraries by high-density in vitro transposition. *Genome Biology* **11**, R119.
- Aberer A.J., Kobert K. & Stamatakis A. (2014) ExaBayes: Massively Parallel Bayesian Tree Inference for the Whole-Genome Era. *Molecular Biology and Evolution* **31**, 2553–2556.
- Albert, J.S., Lovejoy, N.R., Crampton, W.G.R., 2006. Miocene tectonism and the separation of cis- and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. *J. South Am. Earth Sci.* 21, 14–27. doi:10.1016/j.jsames.2005.07.010.
- Albert J.S. & Carvalho T.P. (2011) Neogene assembly of modern faunas. In: *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. (Ed. J.S. Albert and R.E. Reis), pp. 119–136. University of California Press, Berkeley, CA.
- Albert J.S., Petry P. & Reis R.E. (2011) Major Biogeographic and Phylogeographic Patterns. In: *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. (Eds J.S. Albert & R.E. Reis), pp. 21–56. University of California Press.
- Albert J.S. & Reis R.E. (2011) *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. (Ed. J.S. Albert), University of California Press, Berkeley, CA.

- Albert, J.S., Craig, J.M., Tagliacollo, V.A., Petry, P., 2018. Upland and Lowland Fishes: A Test of the River Capture Hypothesis, in: Hoorn, C., Perrigo, A., Antonelli, A. (Eds.), *Mountains, Climate and Biodiversity*. John Wiley & Sons.
- Alexandrou, M.A., Oliveira, C., Maillard, M., McGill R.A.R., Newton, J., Creer, S., Taylor M.I. 2011. Competition and phylogeny determine community structure in Müllerian mimics. *Nature*, 469: 84–89.
- Antonelli A. & Sanmartín I. (2011) Why are there so many plant species in the Neotropics? *Neotropical plant evolution* **60**, 403–414.
- Bates J.M., Hackett S.J. & Cracraft J. (1998) Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of Passerine birds. *Journal of Biogeography* **25**, 783–793.
- Beheregaray, L.B., Sunnucks, P., Briscoe, D.A., 2002. A rapid fish radiation associated with the last sea-level changes in southern Brazil: The silverside *Odontesthes perugiae* complex. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 269, 65–73. doi:10.1098/rspb.2001.1838.
- Bermingham, E., Moritz, C., 1998. Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fishes: Testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Mol. Ecol.* 7, 499–517. doi:10.1046/j.1365-294x.1998.00358.x.
- Betancur-R R., Ortí G. & Pyron R.A. (2015) Fossil-based comparative analyses reveal ancient marine ancestry erased by extinction in ray-finned fishes. *Ecology Letters* **18**, 441–450.
- Bloom, D.D., Lovejoy, N.R., 2011. The Biogeography of Marine Incursions in South America, in: Albert, J.S., Reis, R.E. (Eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, pp. 137–144. doi:10.1525/california/9780520268685.003.0008.
- Buckup, P.A., 2011. The Eastern Brazilian Shield, in: Albert, J.S., Reis, R.E. (Eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, pp. 203–210. doi:10.1525/california/9780520268685.003.0012.
- Cavallotto J.L., Violante R.A. & Hernández-Molina F.J. (2011) Geological aspects and evolution of the Patagonian continental margin. *Biological Journal of the Linnean Society* **103**, 346–362.
- Cockerell, T. D. 1925. A Fossil Fish of the Family Callichthyidae. *Science* 62:397-8.
- Colinvaux, P. A. 1993. Pleistocene biogeography and diversity in tropical forest of South America. In *Biological relationships between Africa and South America* (P. Goldblatt, ed.) Yale University Press, New Haven.
- Compagnucci R.H. (2011) Atmospheric circulation over Patagonia from the Jurassic to present: a review through proxy data and climatic modelling scenarios. *Biological Journal of the Linnean Society* **103**, 229–249.
- Cooper M.A., Addison F.T., Alvarez R., Coral M., Graham R.H., Hayward A.B., *et al.* (1995) Basin development and tectonic history of the Llanos Basin, Eastern Cordillera, and middle Magdalena Valley, Colombia. *AAPG Bulletin* **79**, 1421–1443.
- Dias, Angelica Correa, *in prep.* Identificação molecular e relações filogenéticas da família Callichthyidae (Actinopterygii: Siluriformes). 2021 (Tese de Doutorado). In Chapter 3: A new phylogenetic perspective of the family Callichthyidae (Siluriformes: Loricariodea) – Ciências Biológicas (Zoologia), Unesp, Botucatu.
- Drummond, A. J., and A. Rambaut. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7.
- Espurt N., Baby P., Bursset S., Roddaz M., Hermoza W., Regard V., *et al.* (2007) How does the Nazca Ridge subduction influence the modern Amazonian foreland basin? *Geology* **35**, 515–518.

- Faircloth B.C., McCormack J.E., Crawford N.G., Hervey M.G., Brumfield R.T. & Glenn T.C. (2012) Ultraconserved Elements Anchor Thousands of Genetic Markers Spanning Multiple Evolutionary Timescales. *61*, 717–726.
- Faircloth B.C., Sorenson L., Santini F. & Alfaro M.E. (2013) A Phylogenomic Perspective on the Radiation of Ray- Finned Fishes Based upon Targeted Sequencing of Ultraconserved Elements ( UCEs ). *8*.
- Faircloth B.C. (2016) PHYLUCe is a software package for the analysis of conserved genomic loci. *Bioinformatics* **32**, 786–788.
- Folguera A., Orts D., Spagnuolo M., Vera E.R., Litvak V., Sagripanti L., *et al.* (2011) A review of Late Cretaceous to Quaternary palaeogeography of the southern Andes. *Biological Journal of the Linnean Society* **103**, 250–268.
- Graham A. (2009) THE ANDES: A geological overview from a biological perspective. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **96**, 371–385.
- Haffer J. (2008) Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology* **68**, 917–947.
- Harris S.E. & Mix A.C. (2002) Climate and tectonic influences on continental erosion of tropical South America, 0-13 Ma. *Geology* **30**, 447–450.
- Hoorn C., Wesselingh F.P., ter Steege H., Bermudez M.A., Mora A., Sevink J., *et al.* (2010) Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* **330**, 927 LP-931.
- Hubert N. & Renno J.-F. (2006) Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography* **33**, 1414–1436.
- Hulsey, C.D., López-Fernández, H., 2011. Nuclear Central America, in: Albert, J.S., Reis, R.E. (Eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, pp. 279–291. doi:10.1525/california/9780520268685.003.0017.
- Kodandaramaiah, U. 2010. Use of dispersal-vicariance analysis in biogeography – a critique. *Journal of Biogeography* 37:3-11.
- Landis M.J., Matzke N.J., Moore B.R. & Huelsenbeck J.P. (2013) Bayesian analysis of biogeography when the number of areas is large. *Systematic Biology* **62**, 789–804.
- Lanfear R., Calcott B., Ho S.Y.W. & Guindon S. (2012) PartitionFinder : Combined Selection of Partitioning Schemes and Substitution Models for Phylogenetic Analyses. **29**, 1695–1701.
- Lavina E.L. & Fauth G. (2011) Evolução Geológica da America do Sul nos últimos 250 Milhões de Anos. In: *Biogeografia da América do Sul: padrões & processos*. (Ed. A.E. Carvalho CJB), pp. 3–13. Roca Ltda, São Paulo.
- Lemey, P., A. Rambaut, A. J. Drummond, and M. A. Suchard. 2009. Bayesian Phylogeography Finds Its Roots. *Plos Computational Biology* 5:-.
- Lovejoy N.R., Bermingham E. & Martin A.P. (1998) Marine incursion into South America.
- Lujan N.K., Armbruster J., Albert J.S. & Reis R.E. (2011) The Guiana Shield. In: *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. (Ed. J.S. and R.E.R. Albert), pp. 211–224. University of California Press, Berkeley, CA.
- Lundberg J.G., Marshall L.G., Guerrero J., Horton B., Malabarba M. & Wesselingh F.P. (1998) The Stage for Neotropical Fish Diversification: A History of Tropical South American Rivers. In: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. (Ed. Z.M.L. & C.A.S.L. Malabarba, L.R., R.E. Reis, R.P. Vari), pp. 14–48. Edipucrs, Porto Alegre.
- Magallon, S., and M. J. Sanderson. 2001. Absolute diversification rates in angiosperm clades. *Evolution* 55:1762-1780.

- Matzke N.J. (2013) Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. *Frontiers of Biogeography* **5**, 217–220.
- Melo, Bruno F.; Albert, James S.; Dagosta, Fernando C. P.; Tagliacollo, Victor A. Biogeography of curimatid fishes reveals multiple lowland-upland river transitions and differential diversification in the Neotropics (Teleostei, Curimatidae). *Ecology and Evolution* **JCR**, v. 00, p. 1-18, 2021.
- O'Dea, A., Lessios, H.A., Coates, A.G., Eytan, R.I., Restrepo-Moreno, S.A., Cione, A.L., Collins, L.S., de Queiroz, A., Farris, D.W., Norris, R.D., Stallard, R.F., Woodburne, M.O., Aguilera, O., Aubry, M.-P., Berggren, W.A., Budd, A.F., Cozzuol, M.A., Coppard, S.E., Duque-Caro, H., Finnegan, S., Gasparini, G.M., Grossman, E.L., Johnson, K.G., Keigwin, L.D., Knowlton, N., Leigh, E.G., Leonard-Pingel, J.S., Marko, P.B., Pyenson, N.D., Rachello-Dolmen, P.G., Soibelzon, E., Soibelzon, L., Todd, J.A., Vermeij, G.J., Jackson, J.B.C., 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Sci. Adv.* **2**, 1–12. doi:10.1126/sciadv.1600883.
- Oliveira, C., L. F. Almeida-Toledo, L. Mori, and S. A. Toledo-Filho. 1992. Extensive chromosomal rearrangements and nuclear-DNA content changes in the evolution of the armored catfishes genus *Corydoras* (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). *Journal of Fish Biology* **40**:419-431.
- Oliveira, C., L. F. Almeida-Toledo, L. Mori, and S. A. Toledo. 1993a. Cytogenetic and DNA content in 6 genera of the family Callichthyidae (Pisces, Siluriformes). *Caryologia* **46**:171-188.
- Oliveira, C., L. F. Almeida-Toledo, L. Mori, and S. A. Toledo-Filho. 1993b. Cytogenetic and DNA content studies of armored catfishes of the genus *Corydoras* (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae) from the southeast coast of Brazil. *Revista Brasileira De Genetica* **16**:617-629.
- Pereira, T.L., Santos, U., Schaefer, C.E., Souza, G.O., Paiva, S.R., Malabarba, L.R., Schmidt, E.E., Dergam, J.A., 2013. Dispersal and vicariance of *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Teleostei, Erythrinidae) populations of the Brazilian continental margin. *J. Biogeogr.* **40**, 905–914. doi:10.1111/jbi.12044.
- Sanmartín, I., 2012. Historical Biogeography: Evolution in Time and Space. *Evol. Educ. Outreach* **5**, 555–568. doi:10.1007/s12052-012-0421-2.
- Silva, G.S.C., Roxo, F.F., Lujan, N.K., Tagliacollo, V.A., Zawadzki, C.H., Oliveira, C., 2016. Transcontinental dispersal, ecological opportunity and origins of an adaptive radiation in the Neotropical catfish genus *Hypostomus* (Siluriformes: Loricariidae). *Mol. Ecol.* **25**, 1511–1529. doi:10.1111/mec.13583.
- Ree, R. H., B. R. Moore, C. O. Webb, and M. J. Donoghue. 2005. A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution* **59**:2299-2311.
- Ree, R. H., and S. A. Smith. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology* **57**:4-14.
- Reis R.E., Kullander S.O. & Ferraris C.J. (2003) *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre.
- Ronquist F. (1997) Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Botany* **46**, 195–203.
- Rousse S., Gilder S., Farber D., McNulty B. & Torres V.R. (2003) Paleomagnetic tracking of mountain building in the Peruvian Andes since 10 Ma. *Tectonics* **22**, 1048.
- Roxo F.F., Albert J.S., Silva G.S.C., Zawadzki C.H., Foresti F. & Oliveira C. (2014) Molecular phylogeny and biogeographic history of the armored neotropical catfish subfamilies

- hypoptopomatinae, neoplecostominae and otothyridae (siluriformes: Loricariidae). *PLoS ONE* **9**, 1–17.
- Roxo, F.F., Ochoa, L.E., Sabaj, M.H., Lujan, N.K., Covain, R., Silva, G.S.C., Melo, B.F., Albert, J.S., Chang, J., Foresti, F., Alfaro, M.E., Oliveira, C., 2019. Phylogenomic reappraisal of the Neotropical catfish family Loricariidae (Teleostei: Siluriformes) using ultraconserved elements. *Mol. Phylogenet. Evol.* **135**, 148–165. doi:10.1016/j.ympev.2019.02.017.
- Rull V. (2011) Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology and Evolution* **26**, 508–513.
- Sanderson, M. J. 2003. r8s: inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. *Bioinformatics* **19**:301-302.
- Schaefer, S. A. 1998. Conflict and Resolution: Impact of new taxa on phylogenetic studies of neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae). In *Phylogeny and classification of neotropical fishes* (R. R. E. Malabarba L.R., Vari R.P., Lucena Z.M.S., and Lucena C.A.S., ed.) Editoria Universitaria, Porto Alegre, Brasil.
- Schaefer, S., 2011. The Andes: Riding the Tectonic Uplift, in: Albert, J.S., Reis, R. (Eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, pp. 259–278.
- Simpson J.T., Wong K., Jackman S.D., Schein J.E., Jones S.J.M. & Birol I. (2009) ABySS: a parallel assembler for short read sequence data. *Genome research* **19**, 1117–1123.
- Shimabukuro-Dias, C. K., C. Oliveira, and F. Foresti. 2004a. Cytogenetic analysis of five species of the subfamily Corydoradinae (Teleostei : Siluriformes : Callichthyidae). *Genetics and Molecular Biology* **27**:549-554.
- Smith, S.A., Bermingham, E., 2005. The biogeography of lower Mesoamerican freshwater fishes. *J. Biogeogr.* **32**, 1835–1854. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01317.x.
- Stamatakis A. (2014) RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* **30**, 1312–1313.
- Tagliacollo V.A., Roxo F.F., Duke-Sylvester S.M., Oliveira C. & Albert J.S. (2015) Biogeographical signature of river capture events in Amazonian lowlands. *Journal of Biogeography* **42**, 2349–2362.
- Tagliacollo V.A.; Dagosta, F.; Pinna, M.; Reis, R. E.; Albert, James S.. Assessing extinction risk from geographic distribution data in Neotropical freshwater fishes. *Neotropical Ichthyology JCR*, v. 19, p. e210079, 2021.
- Westaway R. (2006) Late Cenozoic sedimentary sequences in Acre state, southwestern Amazonia: Fluvial or tidal? Deductions from the IGCP 449 fieldtrip. *Journal of South American Earth Sciences* **21**, 120–134.
- Winemiller, K.O., Willis, S.C., 2011. The Vaupes Arch and Casiquiare Canal: Barriers and Passages, in: Albert, J.S., Reis, R.E. (Eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, pp. 224–242.