Aspectos biogeográficos de componentes da ictiofauna da América Central

Karine Frehner Kavalco IB-USP; Mestre em Genética e Evolução – UFSCAR. São Paulo – SP [Brasil]. kavalco@biociencia.org

Rubens Pazza Doutor em Genética e Evolução – UFSCAR; Professor de graduação – Uninove. São Paulo – SP [Brasil].

> Entre os vertebrados, os peixes representam o maior grupo animal e estão distribuídos em diversos ambientes dulcícolas ou marinhos do planeta. Os representantes de água doce compreendem cerca de 40% das espécies. A região neotropical, que abrange a América Central e a do Sul, destaca-se por abrigar, aproximadamente, um terço da ictiofauna mundial, em que predominam os representantes das ordens characiformes, siluriformes e gymnotiformes, bem como poucos representantes de outros grupos, como osteoglossídeos, nandídeos e ciprinodontiformes. Os eventos geológicos que marcaram o continente centro-americano fornecem interessantes cenários para dispersão e origem dos peixes da região, a partir de estoques provenientes da América do Sul. Tais dados são corroborados por estudos filogeográficos, especialmente sobre os gêneros Astyanax e Rhamdia. A compreensão da dimensão da diversidade genética dos organismos vivos, bem como de sua história evolutiva, é crucial para estudos de biodiversidade geral e dá sustentação a programas que visam à conservação dessa biodiversidade. Este artigo de revisão pretende fornecer um panorama sobre o conhecimento atual acerca do assunto.

Palavras-chave: Biodiversidade. Biogeografia. Evolução. Filogeografia. Ictiogenética.

l Introdução

As famílias de peixes são mais numerosas no mar (mais de 14 mil espécies) do que na água doce (cerca de 10 mil espécies) (NELSON, 1994). Alguns autores consideram esses números subestimados, sobretudo os referentes à fáunula de cabeceiras, uma vez que espécies de pequeno porte representam, no mínimo, 50% do total de espécies dessa fauna. Além disso, essas espécies apresentam alto grau de endemismo e são bem menos estudadas do que as espécies de maior porte, consideradas mais importantes economicamente. (CASTRO, 1999).

Entre todos os peixes, a ictiofauna neotropical (Américas Central e do Sul) é a mais diversificada e rica, derivada de poucos estoques básicos (não incluindo as famílias endêmicas mais primitivas da África), principalmente de characiformes (peixes de escamas) e siluriformes (bagres e cascudos), desenvolvidos por irradiações adaptativas iniciadas durante o longo período de isolamento da América do Sul, no período Terciário. A atual fauna neotropical tem poucos representantes de grupos amplamente distribuídos, como o peixe pulmonado Lepidosiren, os osteoglossídeos Arapaima gigas e o Osteoglosum (duas espécies), os nandídeos e o ciprinodontiformes; cerca de 50 representantes de grupos predominantemente marinhos, como raias, cupleídeos, engraulídeos, cienídeos, linguados e belonídeos, e peixes do estoque da Gonduana - caracóides otofísios, siluróides e ciclídeos percomorfos (LOWE-McCONNELL, 1999). Atualmente, a ictiofauna neotropical compreende cerca de 8 mil espécies de um total de 24.600 espécies de peixes taxonomicamente reconhecidas, o que corresponde à metade dos vertebrados conhecidos (NELSON, 1994). Das 482 famílias de peixes, as oito maiores (Cyprinidae, Gobiidae, Cichlidae, Characidae, Loricariidae, Labridae, Balitaridae e Serranidae) abrangem aproximadamente 33% do número de espécies e sua maioria representa grupos de água doce, que perfazem cerca de 40% de todos os peixes do planeta, distribuídos em 1% da superfície e em 0,01% da água (NELSON, 1994), a maioria em grandes rios e lagos dos trópicos (LOWE-McCONNELL, 1977).



Figura 1: Mapa das Américas, com destaque para a região neotropical

Fonte: As autoras.

2 A ordem characiformes

Os peixes *characiformes* estão presentes em, praticamente, todos os ambientes de água doce, distribuídos pelo continente americano, desde a fronteira México-Estados Unidos até o sul da Argentina, e pelo continente africano (LUCENA, 1993). Na América do Sul, os caracóides ocuparam os nichos dos ciprinóides existentes nos continentes asiático e africano. A ordem apresenta dez famílias com 237 gêneros e, pelo menos, 1.343 espécies. Desse total, 208 são africanas, e o restante, do sudoeste dos Estados Unidos, do México e das Américas Central e do Sul (NELSON, 1994). Faz parte dessa ordem a família *Characidae*, considerada a maior e mais complexa em re-

lação às demais, compreendendo cerca de 30 subfamílias e 250 gêneros (BRITSKI; SATO; ROSA, 1988). A ictiofauna de *Characidae* é composta de peixes com hábitos alimentares muito diversificados (herbívoros, onívoros e carnívoros) que exploram grande variedade de *habitats*. Essa família abrange, aproximadamente, 400 espécies no território brasileiro. Os peixes mais conhecidos dessa família são os lambaris, piracanjubas, peixes-cachorros, piranhas, pacus e dourados. Todos são ótimos nadadores e apresentam tamanho variável entre 2 centímetros (cm) e mais de 1 metro (m) de comprimento.

Os characiformes, peixes encontrados estritamente em águas continentais dulcícolas, têm sido alvo de pesquisas que buscam levantar hipóteses sobre a história biogeográfica de faunas de água doce. A hipótese de que a abertura do oceano Atlântico tenha relação com as diferenças existentes entre os characiformes africanos e os neotropicais tem sido um dos o principais pontos de divergência. Embora seja levado em conta o modelo de placas tectônicas da evolução continental, nenhuma das hipóteses que tentam explicar a história mezosóica dos Ostariophysi é baseada na visão atual das relações de parentesco entre esses peixes (BUCKUP, 1998) Segundo Lowe-McConnell (1999), admite-se que essa separação continental tenha ocorrido há cerca de 75 milhões de anos (Ma), no fim do Cretáceo, levando com ela os estoques de peixes compartilhados.

A evidência fóssil direta demonstra que, no final do Mioceno Médio (10-12 Ma), a fauna de peixes neotropical era essencialmente moderna tanto taxonômica quanto ecologicamente (LUNDBERG, 1998). O reexame das inter-relações de grupos de ostariofisos e da sua biogeografia levou Fink e Fink (1981) a concluírem que o grupo é muito mais antigo do que se pensava. Para esses autores, ao contrário da crença tradicional de que os characiformes eram os mais primitivos, os cipriniformes são considerados o grupo irmão de characiformes e siluriformes. A maioria das

linhagens dos *characiformes* atuais evoluiu antes da separação entre a África e a América do Sul. Buckup (1998), por meio de dados cladísticos, somados ao fato de esses peixes serem fisiologicamente vulneráveis à salinidade, o que restringiria sua dispersão transoceânica – confirma tal hipótese, comparando-se informações morfológicas.

3 A ordem siluriformes

A ordem siluriformes, por sua vez, compreende um grupo extremamente grande de peixes, diverso e amplamente distribuído nas regiões tropicais de todo o mundo (BURGESS, 1989). O número de espécies de silurídeos conhecidas é da ordem de 2,4 mil, podendo exceder a 3 mil (BURGESS, 1989; NELSON, 1994). Dos grupos de Ostariophysi, este é o mais variado e largamente espalhado, com mais de 30 famílias, aproximadamente 412 (NELSON, 1994). São encontrados nos neotrópicos oito táxons monofiléticos: Diplomystidae, Cetopsidae, Loricarioidei, Doradoidea, Aspredinidae, Pimelodinae, Heptapterinae e Pseudopimelodinae. Os três últimos pertencem à família Pimelodidae, comprovadamente polifilética (PINNA, 1998), e Heptapterinae e Pseudopimelodinae foram elevadas à categoria de família (PINNA, 1993). São peixes que geralmente habitam o fundo dos rios, entre as rochas e a vegetação. Possuem formas e tamanhos variados, com hábitos predominantemente crepusculares e noturnos (PAXTON; ESCHMEYER, 1994). A maioria dos peixes dessa ordem habita ambientes de água doce, mas apenas duas famílias, Ariidae e Plotosidae, são constituídas por espécies marinhas e são formadas, provavelmente, pelos únicos ostariofisos que se tornaram, secundariamente, marinhos (LOWE-McCONNELL, 1999). A distribuição dos silurídeos é tropical (África) e neotropical, e poucas são as famílias que alcançam o extremo sul da América do Sul ou o extremo norte da América do Norte (NELSON, 1994).

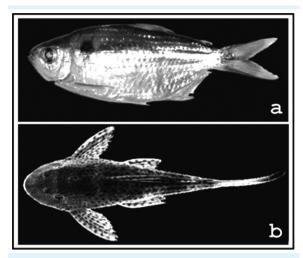


Figura 2: (a) Exemplar pertencente à ordem characiformes, gênero Astyanax, conhecido popularmente como lambari (vista lateral). (b) Exemplar pertencente à ordem siluriformes, gênero Hypostomus, conhecido popularmente como cascudo ou limpa-vidro (vista dorsal). Exemplares medindo cerca de 10 cm

Fonte: As autoras.

Segundo Lowe-McConnell (1999), o resultado líquido da dispersão e da vicariância desses peixes é que tanto na América do Sul quanto na África há caracóides e ciclídeos em suas faunas, bem como peixes pulmonados e alguns outros grupos primitivos. Na América do Sul, os ciprinóides são totalmente ausentes, mas aparecem na África e na Ásia. Na Ásia, não há caracóides, e sim uns poucos ciclídeos. As três áreas possuem muitas famílias de siluróides, contudo as relações entre elas ainda não foram devidamente esclarecidas (HOWES, 1983).

4 A ictiofauna da América Central

De maneira contrastante, a ictiofauna de água doce da América Central caracteriza-se pela ausência de táxons de espécies congenéricas distribuídas simpatricamente, o que indica a ausência de radiação adaptativa, provavelmente em razão do pouco tempo decorrido desde o início da colonização dos sistemas hídricos da região. Em virtude de sua origem recente, a

América Central possibilita oportunidade única para o estudo das assembléias modernas e da diversificação da biota (BERMINGHAM; MARTIN, 1998). Pelo fato de a dispersão dos peixes de água doce depender de conexões diretas entre as bacias hidrográficas e a história das interconexões entre bacias refletir a subjacente mudança geológica das paisagens, o estudo da biogeografia histórica dos peixes permite o estabelecimento de inferências seguras sobre a evolução geológica e biótica de uma região (LUNDBERG, 1993).

Para compreender a dispersão e a biogeografia dos peixes de água doce da América Central, é importante conhecer os aspectos geográficos e geológicos da região. É fato ainda desconhecido se os continentes americanos estiveram ligados entre o começo e a metade do Terciário (BERMINGHAM; MARTIN, 1998). A história geológica do sul da América Central é incerta, principalmente a partir do Cretáceo, período esse em que as Américas do Norte e do Sul estavam separadas, até o fim do Terciário, quando ocorreu a gênese do sul da América Central moderna, e, por último, do estabelecimento da reconexão entre as Américas do Norte e do Sul, há cerca de 3 ou 4 Ma (COATES; OBANDO, 1996).

No Mioceno (há 15 Ma), os continentes americanos estavam separados por uma barreira oceânica abissal na região atual do leste do Panamá e Choco colombiano. O restante da costa do sul da América Central era formado por pequenas ilhas. No fim do Mioceno, os bancos de areia da costa tornaram-se consideravelmente baixos e houve, concomitantemente, uma emersão do continente. Entretanto, numerosas conexões de águas nos baixios mantiveram-se entre o Oceano Pacífico, o Mar do Caribe e o sul da América Central que ainda era uma região insular. Em pleno Plioceno (entre 3 e 3,5 Ma atrás), o corredor territorial ligava a América do Norte à América do Sul. Uma vez que a formação do istmo da América Central estava completa, este pôde ter sido rompido no Panamá central, como resultado de mudanças eustáticas que ocorreram no nível do mar (CRONIN; DOWSETT, 1996).

No que concerne à capacidade de dispersão, dois grupos de peixes de água doce, caracterizados pela tolerância à salinidade, podem ser observados. Peixes secundários, como os ciclídeos e os poecilídeos, toleram salinidades marinhas e podem usar os baixios marinhos para dispersão. Os peixes primários são intolerantes aos níveis marinhos de salinidade e restritos às drenagens continentais e, por apresentarem essas características, não puderam entrar na América Central antes da formação do istmo (MYERS, 1966).

As drenagens do Atlântico parecem ser, historicamente, mais isoladas e portadoras de maior endemismo de linhagens de DNA mitocondrial (mtDNA) do que as drenagens do Pacífico (BERMINGHAM; MARTIN, 1998). O reduzido endemismo da maior parte das drenagens do Pacífico pode resultar em um aumento no potencial de dispersão dos peixes ao longo da costa com relação às drenagens do Atlântico. As glaciações do Pleistoceno expuseram a maior parte do Golfo do Panamá, e os baixos bancos de areia podem ter facilitado a dispersão dos peixes pelas áreas anastomosadas e alagados ao longo da costa do Pacífico (LOFTIN, 1965 apud BERMINGHAM; MARTIN, 1998).

5 Os casos Rhamdia e Astyanax

A colonização dos rios da América Central por peixes primários provindos das bacias hidrográficas sul-americanas durante o final do Mioceno e início do Plioceno, teorizada por Myers (1966) e Bermingham e Martin (1998), foi confirmada por trabalhos biogeográficos, utilizando-se filogenias moleculares de exemplares do silurídeo Rhamdia (PERDICES et al., 2002) e do caracídeo Astyanax mexicanus (STRECKER; FAÚNDEZ: WILKENS. 2004). Segundo Bermingham e Martin (1998), as comunidades de peixes de água doce que habitaram, simultaneamente, as drenagens do istmo da América Central não são sistemas de equilíbrio fechado, mas sistemas abertos e dinâmicos, sujeitos a eventos de invasão e extinção.

Acredita-se que a separação dos estoques trans e cisandinos de Rhamdia deva ter ocorrido entre 8,8 e 7,7 Ma. Os dados moleculares de Perdices e colaboradores (2002) indicam que essa divergência confere com a idade geológica do soerguimento final dos Andes e da formação do rio Amazonas moderno (entre 8,5 e 8 Ma) e do Orinoco (entre 8 e 7 Ma) (LUNDBERG et al., 1998). Segundo Lundberg e colaboradores (1998), tais dados demonstram que a conclusão do soerguimento dos Andes foi decisiva na separação dos clados cis e transandinos de Rhamdia. A separação entre as espécies R. guatemalensis, R. laticauda e R. cisnerascens (que existem atualmente na América Central) ocorreu há, aproximadamente, 2 Ma, por meio de eventos posteriores de alopatria e pela rápida dispersão das espécies facilitada pelos rios anastomosados durante eventos eustáticos. As evidências filogeográficas indicam que ambos os clados de Rhamdia, aparentemente, alcançaram o limite de sua área de distribuição, ou perto disso, sugerindo que a continuação da dispersão, foi interrompida provavelmente, por uma barreira climática (como temperatura), e não pela falta de tempo hábil (PERDICES et al., 2002).

Aparentemente, a influência de barreiras físicas como a temperatura desempenhou papel fundamental na biogeografia dos peixes da América Central. Estudos com Astyanax mexicanus (Characidae) sugerem dois eventos de colonização, de acordo com a filogeografia de mtDNA de populações de caverna (tetra cego das cavernas) e de superfície. As populações de caverna são divididas em dois grupos: com olhos grandes e pigmentação reduzida (SEP) e com olhos variáveis e presença de pigmentação (VEP) (WILKENS, 1988). Embora geograficamente próximas, as populações SEP, em geral, são mais distantes das VEP e das de superfície, enquanto as formas VEP são mais próximas das populações de superfície. Strecker, Faúndez e Wilkens (2004) sugerem que, após a primeira

migração, ocorrida depois da formação do istmo do Panamá, há cerca de 4,5 Ma, as populações de superfície das regiões mais ao norte sucumbiram ao frio, enquanto as populações de caverna (SEP) e mais ao sul da América Central ficaram protegidas. Com a elevação da temperatura, entre 1,8 e 3 Ma atrás, uma nova migração ocorreu, recolonizando as regiões de superfície e alcançando novas regiões cavernícolas (STRECKER; FAÚNDEZ; WILKENS, 2004).

Da mesma forma, a árvore evolutiva, obtida a partir de dados moleculares de populações de *Pimelodella* (silurídeo), *Hypopomus* (gimnotídeo) e *Roeboides* (caracídeo), por Bermingham e Martin (1998), sugere múltiplas invasões na região sul da América Central, a partir de estoques provindos do noroeste colombiano. Essa árvore também demonstra vários eventos de extinção (perda de linhagens), apagando os traços de uma hipotética onda migratória anterior do leste e centro do Panamá. A congruência das filogenias individuais desses gêneros também ocorre com relação a eventos de diversificação histórica, e os dados traçam alguns processos de dispersão e extinção, únicos para os grupos.

6 Considerações finais

A congruência desses dados para distintos grupos de peixes demonstra a consistência dessas informações geográficas e paleogeográficas bem como as evolutivas. Análises filogeográficas comparativas podem contribuir para amplos estudos ecológicos e evolutivos. A filogeografia busca testar a congruência entre as histórias evolutivas, demográficas e distribucionais dos táxons, relativamente aos parâmetros ecológicos e geográficos de uma região, e determinar a cronologia da diversificação evolutiva (BERMINGHAM; MORITZ, 1998). Esses pesquisadores sugerem que o conhecimento referente às diferentes idades das biotas e suas áreas de extensão e a diferentes táxons de origem e extinção de espécies poderá amplificar nossa compreensão dos processos responsáveis

pela origem e pela manutenção de comunidades e, talvez, contribuir com nossos esforços para conservar a biodiversidade.

Biogeographic aspects of ichthyofauna members from Central America

Fish represent the largest group within vertebrates and present a wide distribution in fresh and saltwater environments, with freshwater species comprising 40% of the total number of species. A third of the ichthyofauna is found in the neotropical region (South and Central Americas) and comprises orders such as characiformes, siluriformes and Gymnotiformes as well a few osteoglossides, nandids and ciprinodontiforms. This large percentage of species, as well as its diversity makes the neotropical a region of great interest. The geologic events that molded the Center-American continent created interest scenarios of dispersion and origin of its endemic fish species from an original South American stock. This historic data is supported buy phylogeographic research, especially in Astyanax and Rhamdia. A proper evaluation of genetic variability and an understanding of evolutionary history are undisputable valuable tools for accessing general biodiversity providing solid background for conservation programs. The article is a review about the data concerning the subject.

Key words: Biodiversity. Biogeography. Evolution. Ichthyogenetics. Phylogeography.

Referências

BERMINGHAM, E.; MARTIN, A. P. Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Molecular Ecology*, Oxford, v. 7, n. 4, p. 499-517, 1998.

BERMINGHAM, E.; MORITZ, C. Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology*, Oxford, v. 7, n. 4, p. 367-369, 1998.

BRITSKI, H. A.; SATO, Y.; ROSA, A. B. S. Manual de identificação de peixes da região de Três Marias (com chaves de identificação para os peixes da bacia do São Francisco). 3. ed. Brasília: Codevasf, 1988.

BUCKUP, P. A. Relationships of the characidiinae and phylogeny of characiform fishes (Teleostei, Ostariophysi). In: MALABARBA, L. R. et al. (Org.). Phylogeny and classification of neotropical fishes. 1. ed. Porto Alegre: Edipucrs, 1998. p. 279-330.

BURGESS, W. E. An atlas of freshwater and marine catfishes: a preliminary survey of the siluriformes. 1. ed. Neptune: TFH Publications, 1989.

CASTRO, R. M. C. Evolução da ictiofauna de riachos sulamericanos: padrões gerais e possíveis processos causais. In: CARAMASHI, E. P.; MAZZONI, R.; PERES-NETO, P. R. Ecologia de peixes de riachos. 1. ed. Rio de Janeiro: PPGE-UFRJ, 1999. Série Oecologia Brasiliensis, v. 4, p. 139-155.

COATES, A. G.; OBANDO, J. A. The geologic evolution of the Central American isthmus. In: JACKSON, J. B. C.; BUDD, A. F.; COATES, A. G. Evolution and environment in tropical America. 1. ed. Chicago: Chicago University Press, 1996. p. 21-56.

CRONIN, T. M.; DOWSETT, H. F. Biotic and oceanographic response to the Pliocene closing of the Central American Isthmus. In: JACKSON, J. B. C.; BUDD, A. F.; COATES, A. G. Evolution and environment in tropical America. 1. ed. Chicago: Chicago University Press, 1996. p. 76-104.

PINNA, M. C. C. de. Higher-level phylogeny of siluriformes, with a new classification of the order (Teleostei, Ostariophysi). 1993. Tese (doutorado em Biologia Evolucionária)-The City University of New York, Nova York, 1993.

PINNA, M. C. C. de. Phylogenetic relationships of neotropical siluriformes (Teleostei, Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. In: MALABARBA, L. R. et al. (Org.). Phylogeny and classification of neotropical fishes. 1. ed. Porto Alegre: Edipucrs, 1998. p. 279-330.

FINK, W. L.; FINK, S. V. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). Zoological Journal of the Linnean Society, Londres, v. 72, n. 4, p. 297-353, 1981.

HOWES, G. J. Problems in catfish anatomy and phylogeny exemplified by the neotropical Hypophthalmidae (Teleostei: Siluroidei). Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology), Cambridge, v. 45, n. 1, p. 1-39,

LOWE-McCONNELL, R. H. Ecology of fishes in tropical waters. Studies in Biology, Londres, n. 76, 1977.

LOWE-McCONNELL, R. H. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. 1. ed. São Paulo: Edusp. 1999. LUCENA, C. A. S. Estudo filogenético da família Characidae com uma discussão dos grupos naturais propostos (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes). 1993. Tese (doutorado em Ciências Biológicas [Zoologia])-Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1993.

LUNDBERG, J. G. African-South American freshwater fish clades and continental drift, problems with a paradigm. In: GOLDBLATT, P. (Ed.). Biotic relationships between Africa and South America. New Haven: Yale University Press, 1993. p. 156-198.

LUNDBERG, J. G. et al. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. In: MALABARBA, L. R. et al (Org.). Phylogeny and classification of neotropical fishes. 1. ed. Porto Alegre: Edipucrs, 1998. p. 13-48.

LUNDBERG, J. G. The temporal context for the diversification of neotropical fishes. In: MALABARBA, L. R. et al (Org.). Phylogeny and classification of neotropical fishes. 1. ed. Porto Alegre: Edipucrs, 1998. p. 49-68.

MYERS, G. S. Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. Copeia, Lawrence, n. 4, p. 766-773, 1966.

NELSON, J. S. Fishes of the world. 3. ed. Nova York: John Wiley & Sons, 1994.

PAXTON, J. R.; ESCHMEYER, W. N. Encyclopedia of fishes. A comprehensive guide by international experts. 1. ed. San Diego: Academic Press, 1994.

PERDICES, A. et al. Evolutionary history of the genus Rhamdia (Teleostei: Pimelodidae) in Central América. Molecular Phylogenetics and Evolution, Lansing, v. 25, n. 1, p. 172-189, 2002.

STRECKER, U.; FAÚNDEZ, V. H.; WILKENS, H. Phylogeography of surface and cave Astyanax (Teleostei) from Central and North America based on cytocrome b sequence data. Molecular Phylogenetics and Evolution, Lansing, v. 33, n. 2, p. 469-481, 2004.

WILKENS, H. Evolution and genetics of epigean and cave Astyanax fasciatus (Characidae, Pisces). Support for the neutral mutation theory. In: HECHT, M. K.; WALLACE, B. (Org.). Evolutionary biology. 1. ed. Nova York: Plenum, 1988. v. 23. p. 271-368.

Recebido em 31 mar. 2006 / aprovado em 3 jun. 2006

Para referenciar este texto

KAVALCO, K. F.; PAZZA, R. Aspectos biogeográficos de componentes da ictiofauna da América Central. ConScientiae Saúde, São Paulo, v. 6, n. 1, p. 147-153, 2007.

