



UNIVERSIDADE FEDERAL DO OESTE DO PARÁ  
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO, PESQUISA E INOVAÇÃO TECNOLÓGICA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS NATURAIS DA AMAZÔNIA

**VARIABILIDADE GENÉTICA, ESTRUTURA  
POPULACIONAL E FILOGEOGRAFIA DO MAPARÁ  
(*Hypophthalmus marginatus* VALENCIENNES, 1840 -  
PIMELODIDAE, SILURIFORMES) NO ESTADO DO PARÁ,  
UTILIZANDO SEQUÊNCIAS DE DNA MITOCONDRIAL**

EDINALDO SILVA FERREIRA

Santarém, Pará  
Junho, 2012

Edinaldo Silva Ferreira

**VARIABILIDADE GENÉTICA, ESTRUTURA  
POPULACIONAL E FILOGEOGRAFIA DO MAPARÁ  
(*Hypophthalmus marginatus* VALENCIENNES, 1840 -  
PIMELODIDAE, SILURIFORMES) NO ESTADO DO PARÁ,  
UTILIZANDO SEQUÊNCIAS DE DNA MITOCONDRIAL**

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Simoni Santos da Silva  
Orientadora

Dissertação apresentada à  
Universidade Federal do Oeste do  
Pará – UFOPA, como parte dos  
requisitos para obtenção do título  
de Mestre em Recursos Naturais da  
Amazônia, junto ao Programa de  
Pós-Graduação *Stricto Sensu* em  
Recursos Naturais da Amazônia,  
área de concentração em  
Conservação e Manejo da  
Biodiversidade na Amazônia.

**Santarém, Pará  
Junho, 2012**

**Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)  
Sistema Integrado de Gestão da Informação – SIGI/UFOPA**

---

- F385 v Ferreira, Edinaldo Silva  
Variabilidade genética, estrutura populacional e filogeografia do mapará (*Hypophthalmus marginatus* Valenciennes, 1840 - Pimelodidae, Siluriformes) no Estado do Pará, utilizando sequências de DNA mitocondrial / Edinaldo Silva Ferreira. – Santarém, 2012.  
52 f.: il.  
Inclui bibliografias.
- Orientador Simoni Santos da Silva  
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Oeste do Pará, Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais da Amazônia. Santarém, 2012.
1. Peixe. 2. Mapará (*Hypophthalmus marginatus*). 3. Genética - DNA mitocôndria. 4. Pará. I. Silva, Simoni Santos, orient. II. Título.

CDD: 23 ed. 597.49

---

**VARIABILIDADE GENÉTICA, ESTRUTURA  
POPULACIONAL E FILOGEOGRAFIA DO MAPARÁ  
(*Hypophthalmus marginatus* VALENCIENNES, 1840 -  
PIMELODIDAE, SILURIFORMES) NO ESTADO DO PARÁ,  
UTILIZANDO SEQUÊNCIAS DE DNA MITOCONDRIAL**

Esta dissertação foi julgada adequada para a obtenção do Título de Mestre em Recursos Naturais da Amazônia. Aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais da Amazônia, nível de mestrado, da Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, em 29 de junho de 2012.

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Rosa Helena Veras Mourão (UFOPA)  
Coordenadora do PGRNA

Apresentada à Comissão Examinadora, integrada pelos Professores:

---

Prof. Dr. Luis Reginaldo Ribeiro Rodrigues (UFOPA)

---

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Ynglea Georgina de Freitas Goch (UFOPA)

---

Prof. Dr. Keid Nolan Silva Sousa (UFOPA)

---

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Simoni Santos da Silva (UFPA)  
Orientadora

Santarém/PA, 29 de Junho de 2012

À minha esposa Giselly Ferreira,  
um presente de Deus em minha vida.

A meus pais, Domingos e Zulene,  
que me propiciaram ir em busca de meus objetivos.

**Dedico.**

## AGRADECIMENTOS

Ao senhor Deus, Pai, Criador de todos os processos bióticos e abióticos que regem a vida na terra.

À minha orientadora Simoni Santos, um profundo agradecimento pela paciente orientação, por viabilizar a realização deste trabalho e a composição da dissertação.

À minha esposa Giselly, que sempre me apoiou, pela ajuda nas coletas e por compreender minha ausência nesta fase tão importante de nossa vida.

Por terem fornecido a matéria-prima básica deste trabalho (as amostras de maparás), agradeço imensamente a Paulino Teles, presidente a associação de pescadores de Porto de Moz; ao Sr. Francisco Souza, da colônia de pescadores de Juruti; ao Sr. Orlando Nascimento, que me recebeu muito bem na sua residência em Itaituba; a João Nilson e Adelson Coelho, amigos fiéis de Santarém; ao aluno Izaildo Cardoso, pelas amostras de Portel; ao Eng<sup>o</sup> de pesca e amigo Mauro Viana, pelas amostras de Cametá; a Euclides Gomes, Lino, Alan Robison e à grande amiga Simone Gomes, pelas difíceis amostras de Vitória do Xingu; ao meu pai, Domingos, aos meus irmãos Eldem e Elvinho, ao amigo Vavá, pelas amostras de Benevides.

À colega Julya Mesquita, pela importantíssima contribuição no processamento das amostras e pelas valiosíssimas orientações no trabalho laboratorial.

Ao professor Luís Reginaldo, pela participação nas bancas de qualificação e de dissertação, pelas contribuições à minha formação acadêmica e pessoal, pelo acesso ao Laboratório de Genética e Biodiversidade (UFOPA), onde realizei parte de meu trabalho.

Aos membros da banca examinadora, Dr.<sup>a</sup> Ynglea Goch e Dr. Keid Nolan, por disporem seu tempo para contribuir na melhoria deste trabalho. A este professor, agradeço também pela confecção do mapa de coletas.

À coordenação do PGRNA, em especial à Dr.<sup>a</sup> Rosa Mourão e aos demais professores que contribuíram para minha formação, Carlos Lôla, Keid Nolan, Luis Reginaldo, Marcos Prado, Marco Ximenes, Raimunda Monteiro, Reinaldo Peleja, Ricardo Bezerra, Simoni Santos e Teresa Ximenes.

Ao Instituto de Estudos Costeiros (IECOS), UFPA Bragança, pela estrutura laboratorial (Laboratório de Genética e Biologia Molecular), onde pude concretizar

este trabalho, ressaltando os nomes das professoras Simoni Santos e Iracilda Sampaio, esta que também contribuiu no meu plano de qualificação.

Ao Instituto Federal do Pará, campus Santarém, em especial aos diretores e professores que me possibilitaram o tempo necessário para a realização deste trabalho.

Aos amigos Janildo Aviz e Cristiane Aviz que me acolheram de braços abertos em Santarém e por tolerarem minha estadia em sua residência por tantos meses.

Ao grande amigo Leonardo Miranda, por me hospedar na sua residência em Bragança, agradeço a paciência e os bons momentos de convivência.

Aos colegas do LGBio, em especial a Jonas Paz, Fabíola Santos, Diego Marques e Aline Mourão, pela breve, mas excelente convivência e pelas orientações concedidas.

À Luciana Watanebe, Yrlene Ferreira, Salene Alencar, Jeferson, Andressa Barbosa e aos demais colegas do IECOS, pela agradável convivência e por sempre se dispuserem a me ajudar quando solicitei auxílio.

A todos os colegas da turma 2010 do PGRNA e de outras turmas com quem pude conviver, agradeço a parceria e tolerância, em especial ao instigante Josué Linhares, Diana Amazonas, Valéria Mourão e Paulo Bentes.

À Jacqueline Batista, Jorge Porto, Emil Hernández-Ruz, Izeni Farias e Kyara Formiga-Aquino, por disponibilizarem as bibliografias que solicitei.

A todos os bravos contribuintes deste nosso Brasil, que têm financiado tantas pesquisas como a minha. Espero que ao lerem este trabalho, possam ter a sensação que o dinheiro pago pelos impostos tenha sido bem aplicado.

No mais, quando paro para pensar em quantas pessoas são necessárias para a conclusão de uma dissertação, concluo que se poderia fazer outra dissertação a respeito desse assunto. Dessa forma, a cada um que de alguma maneira me ajudou, citados ou não, deixo aqui o meu mais profundo agradecimento.

Muito obrigado, mesmo!

**Até o fim**

Não vim até aqui  
Pra desistir agora  
Entendo você  
Se você quiser ir embora  
Não vai ser a primeira vez  
Nas últimas 24 horas  
Mas eu não vim até aqui  
Pra desistir agora  
(...)  
Cada célula  
Todo fio de cabelo  
Falando assim  
Parece exagero  
Mas se depender de mim  
Eu vou até fim

(Humberto Gessinger)



FERREIRA, Edinaldo Silva. **Variabilidade genética, estrutura populacional e filogeografia do mapará (*Hypophthalmus marginatus* Valenciennes, 1840 - Pimelodidae, Siluriformes) no Estado do Pará, utilizando sequências de DNA mitocondrial.** 2012. 52 páginas. Dissertação de Mestrado em Recursos Naturais da Amazônia - Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais da Amazônia. Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, Santarém, 2012.

## RESUMO

Os maparás *Hypophthalmus* spp. têm contribuído, substancialmente, para os desembarques pesqueiros na região amazônica, mas pouco se conhece sobre os aspectos genético-populacionais das suas espécies. Portanto, este trabalho visa avaliar a variabilidade genética, estrutura populacional e filogeografia da espécie mais comercializada, *H. marginatus*, de oito localidades do Estado do Pará, fornecendo subsídios para planos de exploração sustentável da mesma. Foram obtidos 547 pares de bases da região controle do DNA mitocondrial de 241 indivíduos de *H. marginatus*. A árvore filogenética separou os indivíduos em dois clados monofiléticos, denominados Tipo I e Tipo II, com altos valores de *bootstrap*, o que sugere sua divisão em duas espécies. Este resultado foi corroborado pela elevada divergência genética de 8,8% entre os tipos, pela rede de haplótipos onde os haplogrupos I e II foram separados por 44 mutações, pela análise de variância molecular onde 83,77% da variância foi atribuída às diferenças entre os grupos e pelo índice de fixação com valores superiores a 0,82, indicando ausência de fluxo gênico mediado por fêmeas entre os dois grupos. Os dois tipos de *H. marginatus* coexistem nos rios Tapajós e Xingu, sendo apenas o Tipo I presente nos rios Amazonas, Tocantins e estuário do rio Pará, e apenas o Tipo II ocorrendo no rio Anapu. Portanto, estudos envolvendo amostragens maiores e outros rios da Amazônia devem ser realizados para a definição do real alcance de cada tipo de *H. marginatus*. A diversidade genética foi elevada em todas as populações dos Tipos I e II, sugerindo que a pressão pesqueira não reduz, em curto prazo, a variabilidade genética das espécies. As análises populacionais dentro dos Tipos I e II sugerem ausência de subestruturação genética associadas aos tributários avaliados, rejeitando a hipótese de filopatria para *H. marginatus* e indicando que a habilidade migratória destes táxons ou o regime de cheias das várzeas amazônicas podem ser responsáveis pela similaridade genética entre a maioria das populações dentro dos grupos. Por outro lado, as diferenças genéticas observadas entre algumas populações do Tipo I de *H. marginatus* podem ser resultado de deriva genética randômica ou de desovas diacrônicas. Para o Tipo I, os resultados negativos e significantes do teste de neutralidade de Fu ( $F_s$ ) podem estar associados à efeito carona ou seleção de fundo uma vez que expansão populacional não deve ser a causa destes resultados pois os índices de diversidade genética e a distribuição *mismatch* dão indícios de populações estáveis ao longo do tempo evolucionário. Para o Tipo II, os testes de neutralidade, a diversidade genética e a distribuição *mismatch* sugerem populações estáveis ao longo do tempo. Finalmente, para fins de manejo e conservação o presente trabalho indica a presença de pelo menos quatro espécies de *Hypophthalmus* nos rios paraenses e sugere que estudos ampliando a área de coleta e utilizando marcadores nucleares sejam realizados para que se tenha certeza da real diversidade deste gênero na Amazônia.

Palavras-chave: Genética de populações, região controle, Amazônia, especiação.

FERREIRA, Edinaldo Silva. **Variabilidade genética, estrutura populacional e filogeografia do mapará (*Hypophthalmus marginatus* Valenciennes, 1840 - Pimelodidae, Siluriformes) no Estado do Pará, utilizando sequências de DNA mitocondrial.** 2012. 52 páginas. Dissertação de Mestrado em Recursos Naturais da Amazônia - Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais da Amazônia. Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, Santarém, 2012.

### ABSTRACT

The maparás *Hypophthalmus* spp. have contributed substantially to the fish landings in the Amazon region, although the population-genetic aspects about their is poorly known. Therefore, this study aims to evaluate the genetic variability, population structure and phylogeography of the most commercialized species, *H. marginatus*, in eight localities in the State of Pará, to provide information supporting sustainable exploitation policies for the species. We obtained 547 bp of the control region of mitochondrial DNA from 241 individuals of *H. marginatus*. The phylogenetic tree separated the individuals into two monophyletic clades, called Type I and Type II, with high bootstrap values, which suggests its division into two species. This was supported by the high genetic divergence of 8.8% between the types, the network of haplotypes where the haplogroups I and II were separated by 44 mutations, the analysis of molecular variance whereas 83.77% of the variance was attributed to differences between groups, and the fixation index values greater than 0.82 indicating absence of gene flow mediated by females between the two groups. The two types of *H. marginatus* coexist in the Tapajós and Xingu, and only Type I occurs in the Amazon, Tocantins and Pará River estuary, while only the Type II occurs in the Anapú river. Therefore, studies involving larger samples and other rivers of the Amazon should be performed to define the actual range of each type of *H. marginatus*. Genetic diversity was high in all populations of Types I and II, suggesting that fishing pressure does not reduce, in the short term, the genetic variability of the species. The analysis of population within the Types I and II suggests the absence of genetic substructuring associated to the tributaries assessed, rejecting the hypothesis of philopatry for *H. marginatus* and indicating that the migratory ability of these taxa or the flood regime of the Amazonian floodplains may be responsible for the genetic similarity between most populations within groups. Furthermore, the genetic differences observed between populations of the Type I may be the result of random genetic drift or diachronic spawns. For Type I the negative and significant test of neutrality of Fu ( $F_s$ ) can be associated with the effect of background selection or hitchhiking since population expansion should not be the cause of these results because the indices of genetic diversity and mismatch distribution give evidence of stable populations over evolutionary time. For Type II, the neutrality tests, the genetic diversity and mismatch distribution suggests stable populations over time. Finally, for purposes of management and conservation of *Hypophthalmus* the present work indicates the presence of at least four species in the Pará state rivers and suggests that studies expanding the collecting area and using nuclear markers are necessary to know the actual diversity of this genus in Amazon.

Key-Words: Population genetics, control region, Amazon region, speciation.

## SUMÁRIO

<b>RESUMO.....</b>	<b>vii</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>ix</b>
<b>LISTA DE TABELAS.....</b>	<b>xi</b>
<b>LISTA DE FIGURAS.....</b>	<b>xii</b>
<b>1. INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>1</b>
1.1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	1
1.1.1. Taxonomia, morfologia e aspectos bioecológicos do mapará .....	2
1.1.2. Produção pesqueira do mapará.....	7
1.1.3. Estudos populacionais utilizando o DNA mitocondrial .....	8
1.1.4. Estudos genético-populacionais em peixes migradores .....	11
<b>2. OBJETIVOS.....</b>	<b>16</b>
2.1. OBJETIVO GERAL .....	16
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	16
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>17</b>
3.1. LOCAIS DE AMOSTRAGEM .....	17
3.2. ISOLAMENTO DO DNA, AMPLIFICAÇÃO E SEQUENCIAMENTO DA REGIÃO GENÔMICA.....	18
3.3. ANÁLISES GENÉTICAS.....	19
<b>4. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....</b>	<b>22</b>
4.1. ANÁLISES FILOGENÉTICAS E DE DIVERGÊNCIA GENÉTICA.....	22
4.2. ANÁLISES POPULACIONAIS .....	25
4.3. CONSIDERAÇÕES SOBRE O MANEJO DE <i>H. marginatus</i> .....	41
<b>5. CONCLUSÕES .....</b>	<b>43</b>
<b>BIBLIOGRAFIA .....</b>	<b>44</b>

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1:</b> Locais de coleta e número amostral de <i>H. marginatus</i> .....	18
<b>Tabela 2</b> - Média de divergência genética (%) não corrigida <i>p</i> entre espécies de <i>Hypophthalmus</i> Tipos I e II de <i>H. marginatus</i> .....	24
<b>Tabela 3</b> - Frequência dos 142 haplótipos de <i>Hypophthalmus marginatus</i> Tipos I e II por localidade.....	28
<b>Tabela 4-</b> Índices de diversidade genética dos Tipos I e II de <i>Hypophthalmus marginatus</i> .....	32
<b>Tabela 5</b> - Índices de diversidade genética de espécies de peixes utilizando a região controle do DNAm.....	33
<b>Tabela 6</b> - Análise de variância molecular de <i>Hypophthalmus marginatus</i> Tipos I e II.....	34
<b>Tabela 7-</b> Índices de fixação ( $F_{ST}$ ) estimados entre e dentro dos Tipos I e II de <i>Hypophthalmus marginatus</i> .....	35
<b>Tabela 8</b> - Testes de neutralidade e parâmetros do modelo de expansão súbita da distribuição <i>mismatch</i> e <i>goodness-of-fit</i> para cada população de <i>Hypophthalmus marginatus</i> Tipos I e II.....	39

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Espécies e morfotipo de *Hypophthalmus* que vivem em simpatria na Amazônia.....4
- Figura 2** - Hipótese do ciclo migratório de *H. marginatus* no rio Tocantins proposto por Carvalho e Mérona (1986). Legenda: 1 - rio Pará; 2 - rio Tocantins; 3 - confluência do rio Tocantins com o rio Pará; 4 - estuário do rio Pará, onde está localizada a baía do Marajó.....6
- Figura 3** - Produção pesqueira das principais espécies ou gêneros de peixes de água doce no Estado do Pará entre 2001 e 2008. Fonte: IBAMA (2001 a 2007); SEPAQ (2009). *Plagioscion* e *Hypophthalmus* representam grupos de espécies que não são individualizadas nas estatísticas oficiais. A principal representante do primeiro gênero é *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) e a do segundo é *Hypophthalmus marginatus*.....7
- Figura 4** - Desenho esquemático do genoma mitocondrial, com a região controle destacada em preto (Modificado de Hrbek e Farias, 2008).....9
- Figura 5** - Locais de amostragem de *Hypophthalmus* no Estado do Pará, Brasil: Juruti (1), Santarém (2), Itaituba (3), Porto de Moz (4), Vitória do Xingu (5), Portel (6), Cametá (7), Benevides (8) e Prainha (9). Fonte: IBGE (2012).....17
- Figura 6** - Árvore de máxima verossimilhança dos Tipos I (preto) e II (vermelho) de *Hypophthalmus marginatus*. As espécies *H. edentatus* (azul) e *H. fimbriatus* (verde) foram utilizadas como grupo externo. Valores que acompanham os ramos equivalem ao suporte estatístico obtido para 1000 pseudoréplicas de *bootstrap*.....23
- Figura 7** - Genealogia dos haplótipos de *H. marginatus*, *H. edentatus* e *H. fimbriatus* a partir de máxima verossimilhança. Tamanho do círculo corresponde à frequência do haplótipo. Valores acima dos traços correspondem ao número de mutações que separam as espécies. Pontos sobre as linhas indicam os haplótipos não amostrados ou extintos.....27
- Figura 8** - Distribuição das diferenças par-a-par (distribuição *mismatch*) para as populações dos Tipos I e II de *Hypophthalmus marginatus*.....40

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

### 1. 1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

O gênero *Hypophthalmus* Cuvier, 1829, cujas espécies são conhecidas popularmente como mapará, é um grupo de peixes de águas continentais que tem se destacado entre os pimelodídeos da região amazônica, ocupando a terceira posição entre os siluriformes nos desembarques pesqueiros (IBAMA, 2007a; MPA, 2012). Na região Amazônica, este gênero é composto pelas espécies *H. fimbriatus* Kner, 1858, *H. edentatus* Spix & Agassiz, 1829 e *H. marginatus* Valenciennes, 1840, sendo esta última a de maior importância econômica (Santos *et al.*, 2006).

Estas espécies fazem parte das cerca de 1.500 a 3.000 espécies de peixes que ocorrem na Amazônia (Barthem e Fabr e, 2004; Santos *et al.*, 2006), das quais 2% a 10% sustentam a pesca nesta regi o, com predomin ncia em capturas de Characiformes e Siluriformes (Freitas *et al.*, 2007). Esta atividade, a partir da d cada de 1960, passou de uma atividade predominantemente voltada   subsist ncia para um sistema de explora o em que predomina a escala comercial. Esta mudan a se deu em fun o de grandes incentivos governamentais que proporcionaram a introdu o de novas tecnologias, como motores a diesel, redes de emalhar sint ticas, f bricas de gelo, estruturas de armazenamento e profissionaliza o dos pescadores. Isto possibilitou incurs es a longas dist ncias com grande autonomia de pesca que, somado   demanda crescente por pescado, aumentou o esfor o de pesca, com redu o de diversos estoques pesqueiros (Barthem *et al.*, 1997; Ruffino, 2005; Vieira, 2005; Almeida, 2006).

Um dos fatores que tamb m contribuiu para o aparecimento destes problemas foi o ordenamento deficiente da atividade pesqueira na Amaz nia, o qual n o tem atingido os objetivos de um manejo sustent vel, levando   sobrepesca ou plena explora o de alguns estoques de peixes (Ruffino, 2005). Dentre estes, destacam-se esp cies tradicionalmente capturadas como *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818), *Pseudoplatystoma tigrinum* (Valenciennes, 1840), *P. fasciatum* (Linnaeus, 1766), *Brachyplatystoma vaillantii* (Valenciennes, 1840), *B. rousseauxii* (Castelnau, 1855), *B. filamentosum* (Lichtenstein, 1819), *Arapaima gigas* (Schinz,

1822), *Semaprochilodus taeniurus* (Vallenciennes, 1817) e *S. insignis* (Jardine & Schomburgk, 1841) (Isaac *et al.*, 1998; Alonso e Pirker, 2005; Freitas *et al.*, 2007).

A adoção de estratégias inadequadas de manejo pesqueiro faz com que a reprodução natural não consiga compensar a pressão de pesca excessiva ou aplicada sobre porções vulneráveis do estoque (Welcomme e Bartley, 1998). À medida que as populações de animais são reduzidas, a perda de diversidade genética limita seus potenciais de se adaptarem às mudanças ambientais e a depressão genética por endocruzamento pode se tornar uma consequência inevitável para muitas espécies (Frankham *et al.*, 2008). Isto é preocupante, pois além das espécies já mencionadas, outras estão sob forte pressão pesqueira, contribuindo substancialmente para os desembarques pesqueiros na Amazônia, a exemplo dos maparás *Hypophthalmus* spp., sobre os quais não existem informações a respeito do estado atual de exploração.

Atualmente, a Portaria nº 48 (IBAMA, 2007b), que estabelece o defeso entre 15 de novembro e 15 de março, é a única estratégia de manejo aplicada aos estoques dos maparás na bacia amazônica, independentemente de haver várias espécies de *Hypophthalmus* com suas particularidades bioecológicas e de estruturação populacional intraespecífica. No entanto, considerar as particularidades de cada espécie é essencial para o uso sustentável dos recursos pesqueiros, pois de acordo com Frankham *et al.* (2008), populações de uma mesma espécie podem estar adaptadas a ambientes levemente diferentes e serem suficientemente diferenciadas para merecerem um manejo como unidades independentes.

### **1.1.1. Taxonomia, morfologia e aspectos bioecológicos do mapará**

Os maparás (*Hypophthalmus* spp.) são siluriformes de porte médio, pertencentes à família Pimelodidae, sendo descritas quatro espécies para o gênero, das quais três ocorrem em simpatria na Amazônia (Figura 1): *H. marginatus*, que ocorre nas bacias dos rios Amazonas, Orinoco, nos maiores rios da Guiana Francesa e Suriname; *H. edentatus*, o qual ocorre nas bacias dos rios Amazonas, Orinoco, Paraná e em rios costeiros da Guiana e Suriname; *H. fimbriatus*, que ocorre no rio Amazonas (região de Santarém), no rio Negro e na Venezuela; e

*Hypophthalmus oremaculatus* Nani e Fuster, 1947, a qual é endêmica da bacia do rio Paraná (López-Fernández e Winemiller, 2000; Ambrósio *et al.*, 2001; Lundberg e Littmann, 2003; Ferraris-Jr., 2007). Além destas espécies, foi relatada por López-Fernández e Winemiller (2000) a ocorrência do morfotipo *H. cf. fimbriatus* no baixo rio Casiquiare, na Venezuela e posteriormente Ribeiro (2009) demonstrou, através de análise citogenética com espécimes coletados nas proximidades de Manaus, que *H. cf. fimbriatus* é cromossomicamente distinto das três espécies já mencionadas para a Amazônia, no entanto, este citótipo possui características cromossômicas mais semelhantes a *H. marginatus* que a *H. fimbriatus*.

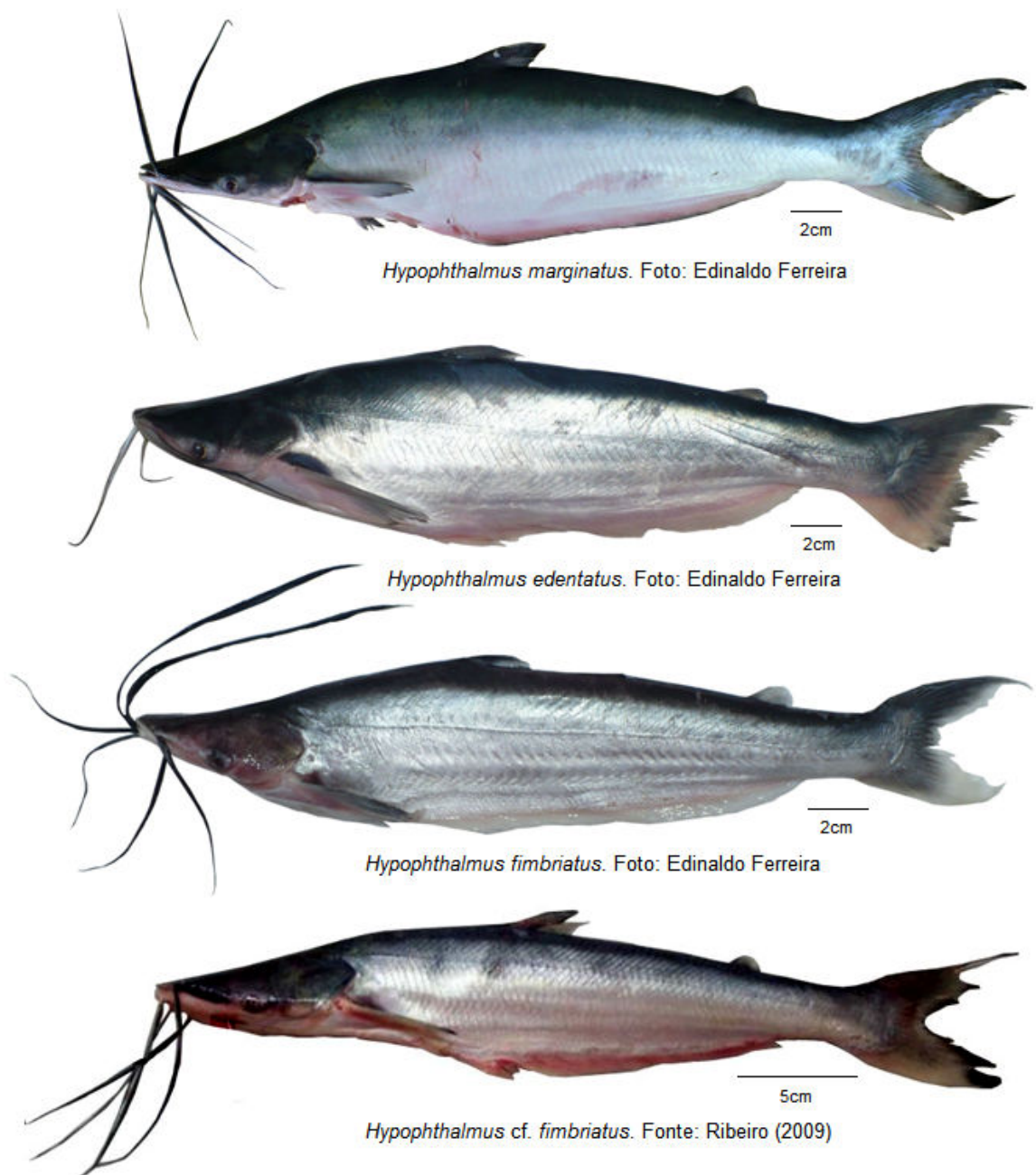
Embora quatro espécies de *Hypophthalmus* tenham sido reconhecidas por longo tempo, sua taxonomia é incerta, o que está sendo resolvido por uma revisão taxonômica em curso, que já diagnosticou três grupos de espécies, excluindo *H. oremaculatus* (Lundberg *et al.*, 2011). Estes autores sugerem que podem haver até três espécies de *H. marginatus* e três de *H. edentatus*

As espécies que compõem *Hypophthalmus* são caracterizadas por seu corpo lateralmente comprimido, com ausência de escamas; três pares de barbilhões (dois mandibulares e um maxilar); olhos pequenos localizados latero-ventralmente na parte média da cabeça; e nadadeira anal extensa, que se prolonga do ânus até a região anterior do pedúnculo caudal (López-Fernández e Winemiller, 2000).

*H. marginatus*, a espécie alvo deste estudo, apresenta focinho longo; nadadeira caudal profundamente furcada, com lóbulos pontiagudos; linha lateral não pontilhada; e pode atingir 53 cm de comprimento (Cutrim e Batista, 2005; Santos *et al.*, 2006). Distingue-se de *H. edentatus* por possuir nadadeira caudal fortemente furcada em todas as classes de tamanho; de *H. fimbriatus* por não apresentar barbilhões mentonianos largos e achatados; e de *H. cf. fimbriatus* por este apresentar cabeça curta e larga (Figura 1) (Lopez-Fernández e Winemiller, 2000). É considerada uma espécie r-estrategista, apresentando ritmo de crescimento rápido e alta mortalidade natural (Cutrim e Batista, 2005).

Quanto à posição na coluna d'água e ao hábito alimentar, *Hypophthalmus* difere dos demais siluriformes, pois enquanto a maioria destes é demersal e carnívora, os maparás são pelágicos e planctófagos, consumindo principalmente cladóceros, copépodos, ostrácodes e microalgas, embora também incluam larvas de insetos e camarões, ovos de peixes, ácaros e rotíferos em sua dieta (Carvalho *et al.*, 1978; Carvalho, 1980; Santos *et al.*, 1984; Cutrim e Batista, 2005).





**Figura 1** - Espécies e morfotipo de *Hypophthalmus* que vivem em simpatria na Amazônia.

Estudos demonstram que o tamanho da primeira maturação gonadal pode variar em *H. marginatus* de acordo com o tributário. Carvalho (1978) observou que, no Baixo e Médio Tocantins, a primeira maturação gonadal ocorreu quando *H. marginatus* atingiu comprimento total mínimo de 37 cm. No Baixo Amazonas, Isaac *et al.* (2000) encontraram valores mínimo e médio de 27 cm e 45,1 cm de comprimento total, respectivamente. Em estudo mais recente no lago de Tucuruí,

Cintra *et al.* (2008) concluíram que esta espécie inicia sua reprodução, em média, com 41 cm de comprimento total.

Alcântara-Neto (1994), em trabalho realizado no Lago Grande de Monte Alegre, no Baixo Amazonas, propôs que *H. marginatus* migra ascendentemente e desova na calha do rio Amazonas, no início da enchente, e tanto as larvas quanto os adultos deslocam-se para o lago posteriormente.

Cintra *et al.* (2008) evidenciaram, no reservatório da hidrelétrica de Tucuruí, a presença de fêmeas maduras durante todo o ano, com picos reprodutivos no primeiro e quarto trimestres de cada ano, o que levou os autores a sugerirem que o período de reprodução de *H. marginatus* ocorre na cheia, geralmente no período de outubro a março.

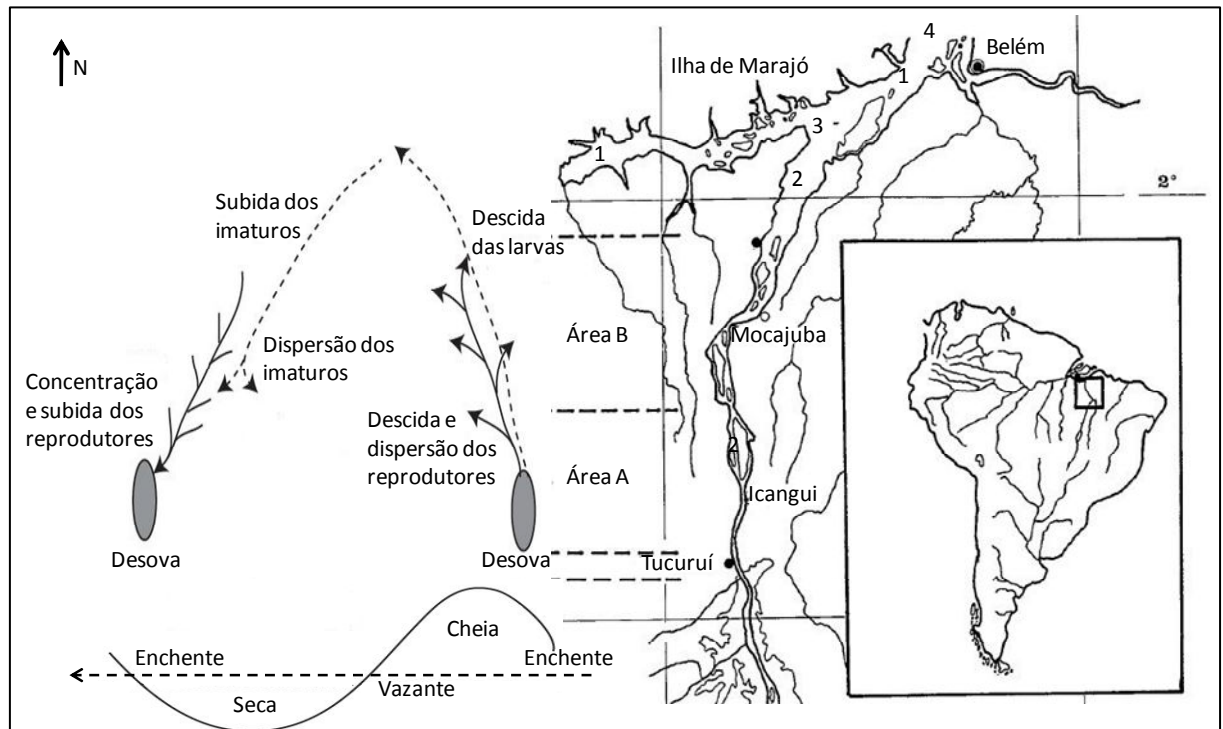
Baseados em informações de desembarque pesqueiro, Carvalho e Mérona (1986) propuseram que no baixo rio Tocantins, *H. marginatus* realiza migrações ascendentes, de cerca de 270 km, da foz até as primeiras corredeiras do rio para desovar, conforme o ciclo descrito abaixo (Figura 2):

a) Os juvenis de maparás se agrupam formando cardumes homogêneos, com pequena variação de comprimento. No período de estiagem no rio Tocantins, quando ocorre certa influência de água marinha na foz, verifica-se uma migração ascendente, lenta, em cardumes de indivíduos de pequeno porte (imaturos) na calha principal do rio a uma profundidade variável de até 12 m. Este movimento migratório evolui até as proximidades da subárea de Icangui (área A), onde os cardumes provavelmente se dispersam em meados de outubro, quando se torna difícil capturá-los.

b) Em novembro na subárea de Mocajuba (área B) e acima desta, se formam cardumes de indivíduos em idade reprodutiva, os quais realizam migração contranatante e, após a desova, que ocorre principalmente em janeiro e fevereiro na área A, tornam a se dispersar. Os ovos e larvas são transportados pela correnteza até os trechos inferiores onde se situam as áreas de alimentação, na confluência da foz do Tocantins com o rio Pará.

O ciclo de vida do mapará no baixo rio Tocantins, guardadas as devidas proporções, se assemelha aos da piramutaba (*B. vaillantii*) e dourada (*B. rousseauxii*), pois estas espécies realizam longas migrações no eixo do rio Solimões-Amazonas para completar o seu ciclo de vida: nascem e se reproduzem no alto das cabeceiras de vários tributários dos rios Solimões-Amazonas, as larvas

são carregadas para o estuário amazônico, onde predominam juvenis, e depois sobem para a Amazônia Central, onde predominam os adultos (Barthem e Goulding, 1997). Trabalhos de genética populacional mostraram que tanto a dourada quanto a piramutaba constituem populações panmíticas ao longo de suas áreas de distribuição, resultante de fluxo gênico ocasionado por movimentos de dispersão de longa distância em ampla área (Batista *et al.*, 2005).



**Figura 2** - Hipótese do ciclo migratório de *H. marginatus* no rio Tocantins proposto por Carvalho e Mérona (1986). Legenda: 1 - Rio Pará; 2 - Rio Tocantins; 3 - Confluência do rio Tocantins com o rio Pará; 4 - Estuário do rio Pará, onde está localizada a baía do Marajó.

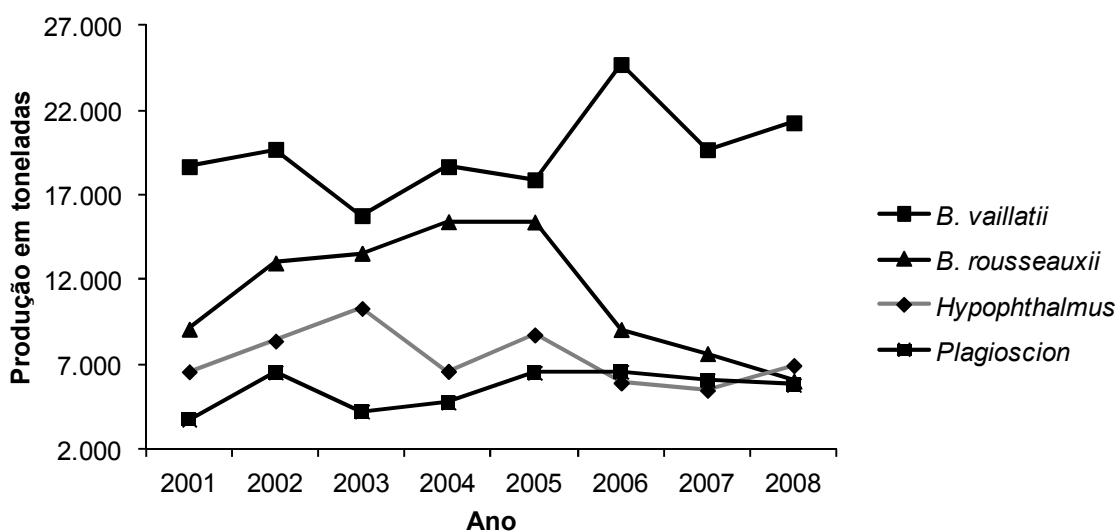
Se for considerado que *H. marginatus*, em suas áreas de ocorrência, realiza um ciclo migratório semelhante ao que ocorre no rio Tocantins, então larvas e juvenis dos tributários do rio Amazonas, rios Tapajós e Xingu, chegam até a foz destes rios. Dessa forma, o Amazonas seria uma área comum às populações de mapará do Xingu e Tapajós, o que poderia resultar em fluxo gênico entre ambas. Todavia, isso só aconteceria se os indivíduos não tivessem comportamento de filopatria. Caso contrário, ou seja, se esses maparás estiverem voltando aos seus locais de nascimento, então pode haver estruturação genética entre as populações desses rios. A mesma hipótese pode ser testada para os rios Tocantins e Pará, considerando o estuário do rio Pará como uma área comum às populações desses rios.

### 1.1.2. Produção pesqueira do mapará

Segundo informações publicadas pelo IBAMA (2007), *Hypophthalmus* representaram, na pesca continental, 3,5% da produção brasileira e 6% no Norte do Brasil, obtendo a quinta colocação entre as espécies de água doce capturadas nesta região. Em 2010, os maparás responderam por 3,9% da pesca extrativa continental brasileira (MPA, 2012).

Os maparás estiveram entre os peixes de água doce mais explorados na região Norte entre 2001 a 2008. Neste período foram capturadas cerca de 81.000 t, sendo o Estado do Pará responsável por cerca de 73% dessa produção (IBAMA, 2007; SEPAQ, 2009; MPA, 2010), o que justifica a escolha deste Estado para a realização do presente estudo.

De acordo com a Secretaria de Estado de Pesca e Aquicultura do Pará (SEPAQ, 2009), a produção de maparás, em 2008, representou 7% do total da produção pesqueira paraense, com 6.947 t. Neste Estado, os maparás figuraram entre as três ou quatro espécies de peixes dulcícolas mais capturadas entre 2001 e 2008 (Figura 3) (IBAMA, 2001 a 2007; SEPAQ, 2009). Dentre estas espécies, apenas as pertencentes a *Hypophthalmus* não possuem um estudo genético-populacional mais abrangente na bacia amazônica.



**Figura 3** - Produção pesqueira das principais espécies ou gêneros de peixes de água doce no Estado do Pará entre 2001 e 2008. Fonte: IBAMA (2001 a 2007); SEPAQ (2009). *Plagioscion* e *Hypophthalmus* representam grupos de espécies que não são individualizadas nas estatísticas oficiais. A principal representante do primeiro gênero é *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) e a do segundo é *Hypophthalmus marginatus*.

Sobre a receita gerada pela comercialização dos maparás, existem informações apenas para o ano de 2006, quando foram gerados cerca de R\$ 12 milhões na região Norte, com o Pará respondendo por 68% desse rendimento. Esse valor representou para este Estado em torno de 9,5% de todas as divisas geradas pela comercialização de peixes de água doce destinados à alimentação (IBAMA, 2006).

### **1.1.3. Estudos populacionais utilizando o DNA mitocondrial**

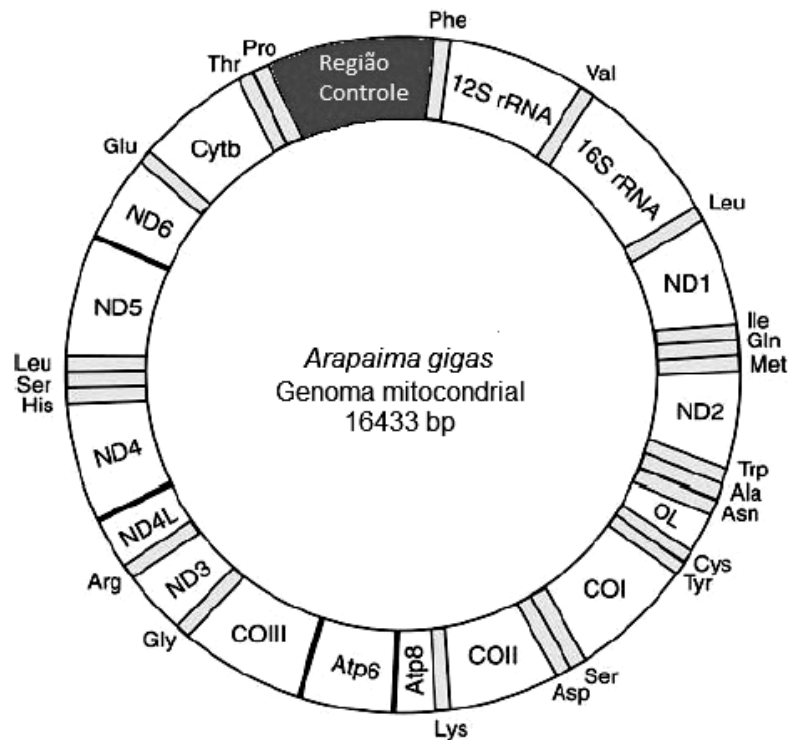
O DNA mitocondrial (DNAMt) tem sido cada vez mais frequente em pesquisas de estrutura populacional, filogenias e filogeografia, pois permite o acesso fácil a um conjunto de genes ortólogos com pouca ou nenhuma recombinação e evolução rápida (Ballard e Rand, 2005; Chauhan e Rajiv, 2010), a qual já foi estimada entre 5 a 10 vezes maior que a do DNA nuclear (Brown *et al.*, 1979).

Essa diferença na taxa evolutiva se deve, provavelmente, a mecanismos relativamente ineficientes de reparo de DNA nas mitocôndrias; exposição a danos oxidativos da cadeia respiratória; uma flexibilização das restrições funcionais resultantes do fato de o DNAMt codificar apenas alguns polipeptídeos e não produzir proteínas envolvidas diretamente na sua própria replicação, transcrição ou tradução; e o fato de o DNAMt não se ligar às histonas, as quais podem estar limitando as taxas evolutivas do DNA nuclear (Gray, 1989; Avise, 2009).

Dentro do DNAMt, genes que evoluem lentamente podem ser úteis para discernir grupos altamente divergentes, enquanto áreas de evolução mais rápidas podem ser úteis para discernir relações sistemáticas em níveis inferiores, como espécies e populações (Stepien e Kocher, 1997).

O DNAMt é amplamente utilizado na genética de populações e filogeografia devido acreditar-se que as frequências de haplótipos são regidos principalmente pela migração e deriva genética, e que a maior parte da variação intraespecífica é seletivamente neutra (Ballard e Rand, 2005). Além disso, a rápida evolução do DNAMt se reflete na presença, na maioria das espécies animais, de alta variação da sequência de nucleotídeos em determinadas regiões, o que é um pré-requisito para análise filogeográfica e populacional (Avise, 2009).

O genoma mitocondrial de animais (Figura 4) possui 13 genes codificadores de proteínas, dois codificadores de RNAs ribossomais (12S e 16S), 22 de RNA transportadores e uma região não codificadora denominada de região controle, a qual varia muito em tamanho, o que a torna a principal responsável pela variação no tamanho do genoma mitocondrial de vertebrados (Meyer, 1993).



**Figura 4** - Desenho esquemático do genoma mitocondrial, com a região controle destacada em preto (Modificado de Hrbek e Farias, 2008).

A região controle está localizada entre os genes RNA transportadores da prolina e da fenilalanina (Figura 5), possui os sítios iniciais para a replicação do DNAm<sub>t</sub> e apresenta taxa de mutação duas a cinco vezes maior que o restante do genoma mitocondrial (Meyer, 1993). Por causa de sua alta variabilidade, é útil para análise de relações entre táxons que divergiram recentemente, tais como espécies e populações (Stepien e Kocher, 1997).

Dentre os trabalhos realizados com DNAm<sub>t</sub>, Bignotto *et al.* (2009) avaliaram a divergência genética entre *Pseudoplatystoma corruscans* (Spix e Agassiz, 1829) e *P. reticulatum* (Eingenmann e Eigenmann, 1889) da Bacia do Rio Paraná e sugeriram que estas espécies divergiram recentemente, mas que podem ser discriminadas pela região controle e pelas ISSR (inter repetições de sequência simples). Baseados apenas nos níveis de diversidade haplotípica e nucleotídica, estes autores sugeriram

que ambas as espécies sobreviveram a um declínio populacional histórico, seguido de expansão demográfica.

Historicamente, apenas três espécies têm sido reconhecidas para *Pseudoplatystoma* (Bleeker, 1862), mas uma revisão baseada em dados morfológicos havia proposto oito morfoespécies para o gênero (Buitrago-Suárez e Burr, 2007). No entanto, um estudo de Torrico *et al.* (2009) baseado no DNAm (citocromo b e região controle) forneceu apoio para o reconhecimento de apenas algumas destas morfoespécies. Tentando resolver tais questões, Carvalho-Costa (2011) apresentaram uma análise abrangente da filogenia desse gênero, baseada no DNAm (cit b) e DNA nuclear (RAG1 íntron 1, 664 pb e S7 íntron 1, 635 pb). Estes autores encontraram evidências para sugerir o reconhecimento de quatro espécies neste gênero: *P. magdaleniatum*, *P. corruscans*, *P. tigrinum* e *P. fasciatum*. A filogenia coloca *P. magdaleniatum* como o grupo irmão de todas as outras espécies, mas as relações evolutivas entre *P. fasciatum*, *P. tigrinum* e *P. corruscans* não foram elucidadas. Por fim, sugeriu-se uma reavaliação crítica dos caracteres morfológicos utilizados para a separação destas espécies.

Willis *et al.* (2007), com o uso de informações da região controle e cit b, realizaram análises das relações filogenéticas entre espécies e populações do gênero *Cichla* Bloch e Schneider, 1801 na região amazônica, as quais apoiam a distinção de dois clados principais. Três casos prováveis de introgressão foram observados e estes autores concluíram que a diversificação das espécies de *Cichla* é resultante tanto de vicariância como de especiação simpátrica.

Visando contribuir para a compreensão das características populacionais de *Epinephelus itajara* (Lichtenstein, 1822), Silva-Oliveira *et al.* (2008) realizaram um estudo da região controle do DNA mitocondrial com foco em cinco populações da costa norte do Brasil. As análises das sequências indicaram que a variabilidade genética foi geralmente menor em *E. itajara* do que em outras espécies do gênero ameaçadas de extinção. Os autores não encontraram diferenciação populacional e observaram apenas uma associação significativa entre a variabilidade genética e distribuição geográfica entre três populações (Ajuruteua, Parnaíba e Natal). Dessa forma, os autores sugerem que este estudo poderia ser usado para a implementação de medidas de conservação e de gestão, a fim de proteger essas populações.

Populações de *Ocyurus chrysurus* (Bloch, 1791) foram comparadas geneticamente, utilizando a região controle do DNAm e aloenzimas, e

morfometricamente ao longo da costa ocidental do Atlântico para testar a hipótese nula de homogeneidade populacional na área (Vasconcelos *et al.*, 2008). Análises de sequências da região controle não apresentaram diferenças entre as populações brasileiras, mas detectou diferenças entre populações do Brasil e do Caribe (Belize). As amostras de Pernambuco diferiram significativamente das outras populações brasileiras nas análises com isoenzimas, mas isso pode ter sido resultado do pequeno número de amostras analisadas. As análises apontaram uma expansão populacional antiga em Belize. Por fim, os dados genéticos mostram que *O. chrysurus* da costa brasileira deve ser tratada como uma única população, com um gradiente latitudinal na sua morfologia que resulta provavelmente da plasticidade fenotípica. Por outro lado, existe uma restrição severa para fluxo gênico entre populações de *O. chrysurus* do Caribe e do sudoeste do Atlântico (Vasconcelos *et al.*, 2008).

A estrutura populacional e a diversidade genética de *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle, 1839) no litoral de São Paulo, sudeste do Brasil, foram avaliadas a partir da análise de sequências nucleotídicas da região controle do DNAm. Foram encontrados valores moderados de diversidade haplotípica e baixos índices de diversidade nucleotídica. Embora os testes de AMOVA tenham revelado uma pequena diferença entre as amostras estudadas, evidências sobre a ocorrência de estruturação populacional não foram encontradas, o que pode representar uma característica geral para tubarões vivendo em áreas costeiras (Mendonça *et al.*, 2009).

#### **1.1.4. Estudos genético-populacionais em peixes migradores**

Compreender como as espécies de peixes estão geneticamente organizadas ao longo de sua distribuição é de extrema importância para a conservação dos recursos pesqueiros, no entanto, a ideia de que espécies migradoras organizam-se em populações grandes e panmíticas era, até recentemente, inquestionável dado sua grande capacidade de dispersão trófica e reprodutiva (Galetti-Jr *et al.*, 2008).

*Brachyplatystoma rousseauxii*, um pimelodídeo amazônico, teve sua estrutura genética populacional avaliada ao longo do eixo estuário-Amazonas-Solimões, o que



permitiu verificar que esta espécie constitui uma população panmítica e que a variabilidade genética diminui no sentido leste-oeste, ou seja, o estuário apresentou os maiores níveis de variabilidade genética, porque reúne os indivíduos oriundos de diferentes afluentes do sistema Solimões/Amazonas (Batista *et al.*, 2005; Batista e Alves-Gomes, 2006; Batista, 2010).

O estudo genético populacional de *B. vaillantii*, utilizando sequências da região controle, mostrou que esta espécie apresenta altos níveis de variabilidade genética e que é constituída por uma população panmítica no eixo estuário-Amazonas-Solimões. Diferentemente de *B. rousseauxii*, não foram encontradas diferenças significativas na variabilidade genética no sentido leste-oeste (Formiga-Aquino, 2004; Batista *et al.*, 2005).

Rodrigues (2009), utilizando microssatélites e a região controle do DNAm, comparou populações de *B. vaillantii* de dois tributários do rio Solimões/Amazonas (rios Japurá e Madeira), e duas localidades do rio Solimões (Manaus e Tefé), e corroborou os dados obtidos por Formiga-Aquino (2004) sobre a presença de um estoque panmítico desta espécie na área amostrada.

So *et al.* (2006a) utilizaram análise do polimorfismo dos fragmentos de restrição (RFLP) do DNA mitocondrial (citocromo b e região controle), a fim de avaliar a estrutura genética e história evolutiva de *Pangasianodon hypophthalmus* Sauvage, 1878 e *Pangasius bocourti* Sauvage, 1880 do rio Mekong, no Camboja, e observaram populações panmíticas em ambas as espécies na área estudada. A diversidade genética foi menor em *P. hypophthalmus* que em *P. bocourti* e histórias evolutivas diferentes foram inferidas para ambas as espécies com base em análises genealógicas e demográficas, onde *P. hypophthalmus* mostra indícios de um gargalo populacional recente, enquanto *P. bocourti* mostra evidências de expansão populacional. Este estudo enfatiza a importância de preservar as rotas de migração na bacia do Mekong cambojano, a fim de manter a diversidade genética e a integridade de ambas as espécies por longo prazo.

A estrutura genética populacional e filogeografia do peixe marinho *Acanthocybium solandri* (Cuvier, 1832) foram investigadas em uma escala global com o íntron 6 da lactato desidrogenase A e com o citocromo b. Os resultados mostraram amplo compartilhamento de haplótipos em toda a faixa de distribuição da espécie em ausência de estrutura significativa. As análises de diversidade genética dão indícios de expansão populacional recente. Este foi o primeiro exemplo de um

vertebrado com uma única população distribuída globalmente, um achado que se atribui à grande dispersão em todas as fases do seu ciclo de vida. As indicações de estoque mundial para *A. solandri* reforçam a necessidade de cooperação internacional em questões ligadas à pesca (Theisen *et al.*, 2008).

Em estudo utilizando oito *loci* de microssatélites de *Piaractus mesopotamicus*, (Holmberg, 1887) foram testados os padrões de estrutura genética intra e interpopulacional, comparando cinco rios do Pantanal, sem barreiras físicas ao movimento migratório dos peixes, e dos rios Paraná e Paranapanema, ambos com inúmeras barragens. As análises detectaram baixa divergência genética entre os locais de coleta e as diferenças foram significantes apenas entre amostras do Paranapanema e Cuiabá (Pantanal), e Paranapanema e Taquari (Pantanal), mas não foi detectado indícios de isolamento por distância. Porém, os autores sugerem que as sutis diferenças genéticas encontradas nos rios Cuiabá e Paranapanema devem ser levadas em consideração quando se tratar de programas de conservação desta espécie (Calcagnotto e DeSalle, 2009).

A estrutura genética de *P. mesopotamicus* também foi avaliada com amostras da calha principal do rio Paraná e de quatro de seus afluentes. Utilizou-se sequências da região controle e detectou-se uma população panmítica ao longo dessa área, com alto fluxo gênico entre os rios, além de elevada diversidade haplotípica e nucleotídica nos locais de amostragem. Tendo em conta a heterogeneidade de habitats, contínuas perturbações antrópicas e falta de estrutura genética, parece que estes peixes funcionam como uma metapopulação, uma estrutura que pode ser aplicada à gestão da pesca dessa espécie (Iervolino *et al.*, 2010).

Embora diferentes populações de uma mesma espécie possam ocupar e explorar conjuntamente os recursos de um dado rio acredita-se que elas devam segregar durante o período de reprodução para manterem sua integridade genética e que ondas reprodutivas ou a volta ao local de nascimento para reprodução (*homing*) sejam responsáveis pela manutenção da coesão genética do cardume e, assim, pela estruturação populacional desses peixes (Galetti-Jr *et al.*, 2008).

O bagre *Pangasianodon hypophthalmus* é um peixe tropical de grande porte do rio Mekong que realiza migrações reprodutivas. Buscando identificar a estrutura genética de suas populações, So *et al.* (2006 b) estudaram 567 indivíduos de 10 localidades com sete locos de microssatélites e detectaram três populações

simpátricas geneticamente distintas. Não houve evidência de recente redução no tamanho efetivo da população em qualquer população. Contrastando com a vasta extensão de áreas de alimentação, a falta de áreas de desova, provavelmente, impulsionou esta espécie a realização de desovas diacrônicas, de forma que a exploração sustentável deste recurso depende da conservação das áreas limitadas de desova e rotas de migração abertas entre a desova e locais de alimentação.

Mesmo para migradores interoceânicos pode haver estruturação genética entre as populações. Buscando testar esta hipótese, a estrutura populacional de *Thunnus obesus* Lowe, 1839 no Oceano Índico, Pacífico Ocidental e Atlântico oriental foram investigadas usando dados de sequências do DNAm. Um total de 380 espécimes foram coletados em quatro regiões no Oceano Índico, e em uma região de cada um dos outros oceanos. A reconstrução da filogenia, com base em um fragmento hipervariável da região controle, mostrou que haplótipos dos oceanos Índico e Pacífico Ocidental poderiam ser agrupados em dois clados (I e III), enquanto que no Oceano Atlântico, dois clados divergentes (I e II) coexistem (Chiang *et al.*, 2008).

Pereira *et al.* (2009), com uso de microssatélites, demonstraram estruturação populacional de *Pseudoplatystoma corruscans* na bacia do rio Paraná/Paraguai, mesmo com espécimes co-existentes ao longo da calha principal do rio, o que fez os autores sugerirem o primeiro caso de comportamento de filopatria ou *homing* em bagres de água doce da América do Sul.

Huergo (2009) demonstrou, por meio de análises da região controle, que a piraíba (*Brachyplatystoma filamentosum*) possui três estoques na Amazônia brasileira, com um padrão de segregação por tributários, sendo cada estoque relacionado a um tipo de água (branca, preta e clara). Nesse mesmo estudo também foi estimada a variabilidade genética da piraíba negra (*B. capapretum* Lundberg e Akama, 2005) e, apesar dos valores de diversidade haplotípica semelhantes, *B. capapretum* apresentou menor valor de diversidade nucleotídica que *B. filamentosum*, o que pode ser resultado de um menor tamanho populacional da piraíba preta ou que esta sofreu gargalo de garrafa devido à sobreexploração.

Estudando a região controle de *Prochilodus nigricans* Agassiz, 1829 em 23 localidades da bacia amazônica, Machado (2009) encontrou diferenciação genética para a maioria das comparações envolvendo as populações dos rios Tapajós, Xingu e Madeira, com restrito fluxo gênico entre estas. No entanto, isolamento por

distância foi rejeitado e a alta estruturação observada dentro das bacias dos rios Madeira e Tapajós pode ser explicada pela presença de corredeiras entre as localidades amostradas nesses rios, que servem como barreiras ao fluxo gênico entre as populações.

Com relação à *H. marginatus*, o único estudo genético populacional foi realizado por Hernández-Ruz (2010) com DNAm (região controle e cit b) e dois loci de microssatélites, o qual encontrou subestrutura entre populações no rio Tocantins. O autor relacionou os resultados encontrados a eventos recentes como a construção da Hidrelétrica de Tucuruí, pois a estruturação se dá entre as populações à montante e à jusante da barragem. Os resultados de diversidade genética, associados aos desvios da neutralidade e padrão unimodal da distribuição *mismatch* levaram o autor a sugerir que ocorreu gargalo de garrafa à montante da barragem e expansão populacional em áreas à jusante.

Uma vez que *H. marginatus* realiza migrações reprodutivas e para alimentação, é importante realizar estudos genéticos para verificar se há panmixia ou se as populações estão geneticamente estruturadas em suas áreas de ocorrência. A partir de então, propostas de manejo para assegurar a manutenção de seus estoques podem ser elaboradas e apresentadas aos atores que compõem o setor pesqueiro. Desta maneira, informações de estudos genéticos podem ser empregadas junto com estratégias tradicionais, com vista a evitar ou mitigar os impactos de uma possível sobreexploração.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1. OBJETIVO GERAL

Avaliar a variabilidade genética, estrutura populacional e filogeografia de *Hypophtalmus marginatus* no estado do Pará.

### 2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Comparar os índices de diversidade genética das populações de *H. marginatus* nas áreas amostradas;
- b) Avaliar o grau de estruturação genética das populações de *H. marginatus*;
- c) Caso haja estruturação populacional, propor hipóteses sobre as barreiras responsáveis pelos padrões detectados;
- d) Testar a hipótese de filopatria para as populações de *H. marginatus*;
- e) Fazer inferências sobre a história demográfica das populações de *H. marginatus*;
- f) Fornecer subsídios para planos de exploração sustentável desta espécie.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. LOCAIS DE AMOSTRAGEM

Foram coletados, a partir da pesca artesanal, exemplares de *H. marginatus* em oito localidades no estado do Pará (Figura 5): Juruti (rio Amazonas), Santarém (confluência do Tapajós com o Amazonas), Itaituba (rio Tapajós), Porto de Moz (rio Xingu), Vitória do Xingu (rio Xingu), Portel (rio Anapú), Cametá (rio Tocantins) e Benevides (estuário do rio Pará) (Tabela 1).

Visando uma comparação genética interespecífica, foram coletados sete indivíduos de *H. fimbriatus* em Santarém, e dezoito exemplares de *H. edentatus* em Santarém, Juruti e Prainha.

Todas as amostras de Itaituba e onze de Vitória do Xingu foram adquiridas no mercado local. Os demais espécimes foram obtidos de pescadores locais.

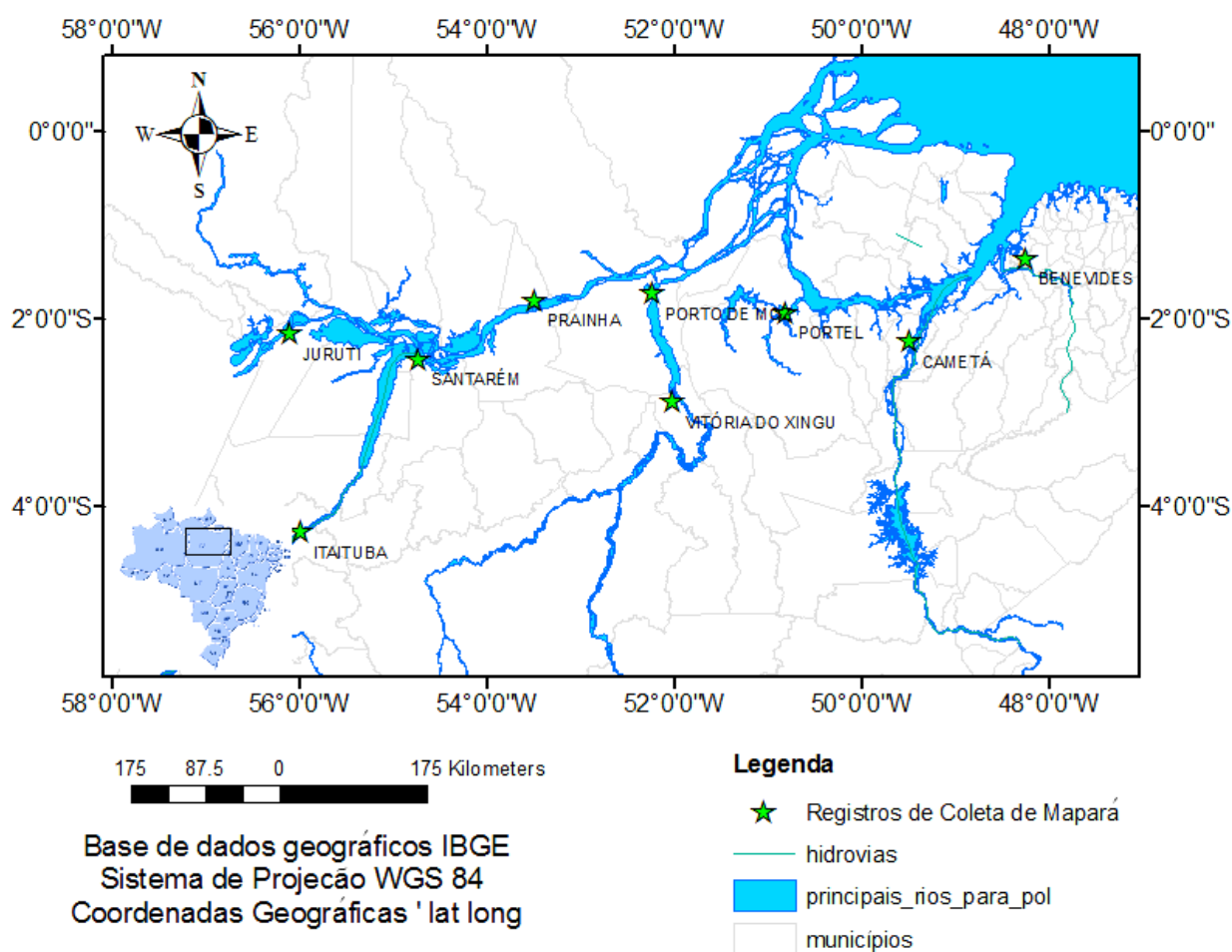


Figura 5 - Locais de amostragem de *Hypophthalmus* no Estado do Pará, Brasil:

**Tabela 1** - Locais de coleta e número amostral de *H. marginatus*.

Localidade	Sigla	Rio	N
Santarém	STM	Amazonas	30
Itaituba	ITB	Tapajós	30
Benevides	BEV	Estuário rio Pará	33
Cametá	CMT	Tocantins	30
Juruti	JUT	Amazonas	30
Porto de Moz	PMZ	Xingu	36
Vitória do Xingu	VTX	Xingu	27
Portel	PTL	Anapu	25

Legenda: N=Número amostral.

Os maparás foram identificados com literatura especializada (Ferreira *et al.*, 1998; López-Fernández e Winemiller, 2000; Santos *et al.*, 2006) e de cada indivíduo extraiu-se tecido muscular, que foi acondicionado em etanol absoluto e/ou congelado até o momento da extração de DNA.

O processamento das amostras foi realizado no Laboratório de Genética e Biodiversidade da Universidade Federal do Oeste do Pará, em Santarém, e no Laboratório de Genética e Biologia Molecular do Instituto de Estudos Costeiros da Universidade Federal do Pará, em Bragança.

### 3.2. ISOLAMENTO DO DNA, AMPLIFICAÇÃO E SEQUENCIAMENTO DA REGIÃO GENÔMICA

O DNA total foi isolado através da extração com fenol-clorofórmio e precipitação com acetato de sódio e isopropanol de acordo com o protocolo de Sambrook *et al.* (1989) e também com o kit de purificação de DNA Wizard®

*Genomic DNA Purification* da Promega. A determinação da qualidade e a quantificação do DNA foram realizadas em transiluminador de luz ultravioleta, após a eletroforese em gel de agarose (1%) corado com GelRed.

Os espécimes tiveram a região controle do DNA mitocondrial amplificada através da reação em cadeia da polimerase (PCR), onde foram utilizados os iniciadores A: 5'-TTCCACCTCTAACTCCCAAAGCTAG-3' e G: 5'-CGTCGGATCCCATCTTCAGTGTTATGCTT-3' (Lee *et al.*, 1995), em reações com um volume final de 12,5 µl com os seguintes reagentes: 2 µl de DNTP (1,25 mM); 1,25 µl do tampão de PCR (10x concentrado); 0,5 µl de cloreto de magnésio (50Mm); 0,5 a 1 µl de DNA total; 0,2 µl de cada iniciador (50 ng/µl); 0,1 µl de Taq DNA polimerase (5U/µl) e a quantidade necessária de água destilada estéril para completar o volume final da reação.

O programa de amplificação consistiu de um ciclo inicial de desnaturação a 94 °C por 3 minutos, seguido de 35 ciclos de desnaturação a 94 °C por 30 segundos, hibridização a 50,3 °C por 1 minuto, extensão a 72 °C por 2 minutos e extensão final a 72 °C por 7 minutos.

As reações positivas foram submetidas ao sequenciamento pelo método di-desoxiterminal com o Kit BigDye 3.1 (Applied Biosystems), seguindo as instruções do fabricante e as eletroforeses foram realizadas no sequenciador ABI 3500 XL (Applied Biosystems).

### 3.3. ANÁLISES GENÉTICAS

As sequências obtidas foram editadas e alinhadas no programa Bioedit (Hall, 1999), e no programa DNAsp versão 5.10.01 (Librado e Rozas, 2009) criou-se bancos de dados no formato de entrada dos programas de análises genéticas.

No jModeltest 3.06 (Posada e Crandall, 1998) foi selecionado o modelo de evolução HKY+TIM+G (Tamura e Nei, 1993), o qual foi utilizado para a análise de máxima verossimilhança no programa PhyML 3.0 (Guindon *et al.* 2010), onde os espécimes de *H. edentatus* e *H. fimbriatus* foram utilizados como grupo externo. O suporte estatístico dos agrupamentos foi avaliado através de 1000 pseudoréplicas de *bootstrap*.



No programa MEGA 5.0 (Tamura *et al.*, 2007) foi calculada a média de divergência não corrigida ( $p$ ) dentro e entre as populações de *H. marginatus*, bem como entre estas e os indivíduos de *H. edentatus* e *H. fimbriatus*.

A árvore de máxima verossimilhança gerada no PhyML também foi utilizada como modelo para a construção da rede de haplótipos, no programa Haploviewer (Salzburger *et al.*, 2011), para verificar a relação entre os haplótipos nas populações estudadas.

No programa DNAsp 5.10 (Librado e Rosas, 2009) foram selecionados os haplótipos divergentes de cada população para as análises populacionais que foram realizadas no programa Arlequin 3.5.1.2 (Excoffier e Lischer, 2010).

A diversidade genética das populações foi estimada utilizando-se os índices de diversidades haplotípica ( $h$  - medida que considera a frequência e número de haplótipos entre os indivíduos) e nucleotídica ( $\pi$  - estimativa corrigida de divergência entre as sequências) (Nei, 1987).

A análise de variância molecular (AMOVA) foi realizada para verificar o particionamento da variação genética dentro e entre as populações de *H. marginatus*. Avaliou-se a diferenciação genética entre os pares de populações utilizando-se o índice de Fixação ( $F_{ST}$ ) (Wright, 1978), e a significância dos valores gerados foi obtida através de 10.000 permutações randômicas.

O teste de Mantel (Mantel, 1967) foi realizado no programa Genetix 4.05 (Belkhir *et al.*, 2004) para verificar se havia associação significativa entre a distância genética e a distância geográfica entre as populações. Para realização do teste foi construída uma matriz com dados de distância genética, baseada no  $F_{ST}$  e distância geográfica em Km, obtidas, seguindo os cursos dos rios, com auxílio do programa Google Earth 6.2 2012 ([www.earth.google.com.br](http://www.earth.google.com.br)).

Executou-se os testes de neutralidade seletiva  $D$  de Tajima (Tajima, 1989) e  $F_s$  de Fu (Fu, 1997) para verificar se havia desvios da neutralidade nas populações avaliadas bem como para fazer inferências sobre a história demográfica das mesmas.

Avaliou-se a história demográfica das populações com o teste de distribuição das diferenças genéticas par-a-par entre os pares de haplótipos de acordo com o modelo de expansão súbita (distribuição *mismatch*) proposto por Rogers e Harpending (1992). Este método pode discriminar se uma população passou por rápida expansão populacional ou se permaneceu estável ao longo do tempo. Fez-se

uso do método dos mínimos quadrados (Schneider e Excoffier, 1999) para estimar os parâmetros de mutação antes ( $\theta_0 = 2N_0u$ ) e após ( $\theta_1 = 2N_1u$ ) a expansão e o estimador de tempo para a expansão ( $\tau$ ).

O índice de *Raggedness* de Harpending (Harpending, 1994) e a soma dos desvios quadrados (SSD) entre a distribuição *mismatch* observada e esperada foram calculados como testes estatísticos para validar o modelo de expansão estimado (Schneider e Excoffier, 1999). A significância do teste SSD (valor de  $P$ ) foi obtida com 10.000 réplicas de *bootstrap* paramétrico o qual estima a probabilidade de observar uma menor adequação entre o modelo de expansão e a distribuição ao acaso. Neste teste se 95% ou mais da distribuição *mismatch* simulada mostrar uma melhor adequação que a observada, o modelo de expansão é rejeitado.

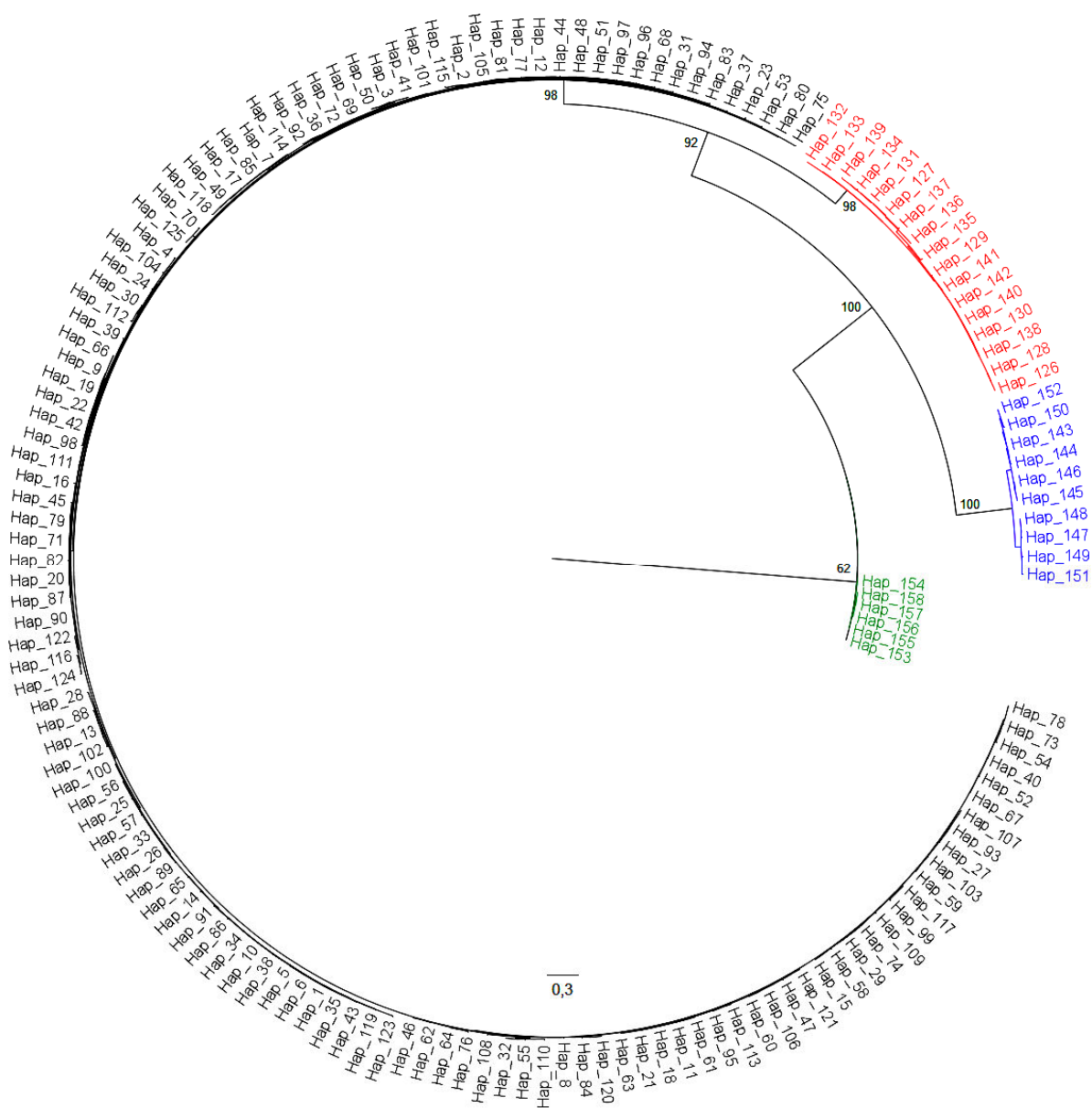
## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. ANÁLISES FILOGENÉTICAS E DE DIVERGÊNCIA GENÉTICA

Foram obtidos 547 pares de bases da região controle do DNA mitocondrial de 241 indivíduos de *H. marginatus*, 18 espécimes de *H. edentatus* e 07 exemplares de *H. fimbriatus*. Entre as sequências de *H. marginatus*, foram encontrados 142 haplótipos, dos quais 106 foram únicos.

A árvore filogenética de máxima verossimilhança apoia, com valores de *bootstrap* altamente robustos (> 90%), a separação das três espécies atualmente descritas de *Hypophthalmus* na Amazônia (Figura 6). As relações evolutivas entre as espécies avaliadas são concordantes com resultados de Lundberg *et al.* (2011), que com base em marcadores nucleares e mitocondriais, sugerem que *H. edentatus* é grupo irmão de *H. fimbriatus*. Dentro dos espécimes identificados como *H. marginatus*, foram observados dois clados monofiléticos bem apoiados por 98% de *bootstrap*, denominados, no presente trabalho, de Tipo I e Tipo II. Em virtude da maior frequência de *H. marginatus* Tipo I na amostragem (83%), sugere-se que este corresponde a *H. marginatus lato sensu*, enquanto o Tipo II se refere a uma nova espécie de *Hypophthalmus* ainda não descrita.

Os resultados mostram que *H. marginatus* Tipos I e II vivem em simpatria nos rios Xingu (Vitória do Xingu e Porto de Moz) e Tapajós (Itaituba). Já no rio Anapú (Portel) foi encontrado apenas espécimes do Tipo II, enquanto no estuário do rio Pará (Benevides), e rios Tocantins (Cametá) e Amazonas (Juruti e Santarém) ocorreram apenas indivíduos do Tipo I. É importante salientar que o Tipo II foi encontrado apenas em rios de águas claras (Tapajós, Xingu e Anapú), todavia, ainda não se pode afirmar que este tipo está restrito a tributários com esse tipo de água, carecendo ampliar as áreas e o número de amostras para confirmar ou refutar essa hipótese. Por outro lado, uma vez que os rios Xingu e Tapajós são afluentes do rio Amazonas, a ausência de simpatria dos tipos neste rio e até mesmo nos rios Anapú, Pará e Tocantins pode estar relacionado ao tamanho amostral avaliado. Portanto, prospecções futuras devem ser realizadas para confirmar ou refutar a simpatria de *H. marginatus* Tipos I e II ao longo dos rios da Amazônia.



**Figura 6** - Árvore de máxima verossimilhança dos Tipos I (preto) e II (vermelho) de *Hypophthalmus marginatus*. As espécies *H. edentatus* (azul) e *H. fimbriatus* (verde) foram utilizadas como grupo externo. Valores que acompanham os ramos equivalem ao suporte estatístico obtido para 1000 pseudoréplicas de *bootstrap*.

A média de divergência genética entre as localidades do Tipo I variou de 1,51 a 1,83%, enquanto dentro do Tipo II alcançou entre 0,8 a 1,45%. Já na comparação entre os dois tipos, a média de divergência variou entre 8,52 e 9,09% (Tabela 2), confirmando a grande diferenciação genética entre os dois tipos de *H. marginatus* evidenciada na árvore filogenética. No entanto, quando se compara os tipos de *H. marginatus* com as demais espécies de *Hypophthalmus*, bem como avaliando a

diferenciação entre *H. edentatus* e *H. fimbriatus*, a divergência genética fica acima de 13% (Tabela 2).

**Tabela 2** - Média de divergência genética (%) não corrigida *p* entre espécies de *Hypophthalmus* e Tipos I e II de *H. marginatus*.

	STM I	ITB I	BEV I	CMT I	JUT I	PMZ I	VTX I	PTL II	ITB II	PMZ II	VTX II	Hed
ITB I	1,51											
BEV I	1,72	1,70										
CMT I	1,69	1,69	1,63									
JUT I	1,59	1,54	1,68	1,61								
PMZ I	1,72	1,69	1,67	1,55	1,66							
VTX I	1,68	1,64	<b>1,83</b>	1,80	1,72	1,80						
PTL II	8,81	8,82	8,70	8,65	8,81	8,63	8,80					
ITB II	9,07	9,09	8,94	8,85	9,03	8,86	9,08	1,37				
PMZ II	8,78	8,78	8,64	8,56	8,75	8,56	8,77	1,01	1,38			
VTX II	8,72	8,71	8,59	8,54	8,70	<b>8,52</b>	8,70	0,98	<b>1,45</b>	0,80		
Hed	13,52	13,50	13,72	13,84	13,62	13,73	<b>13,48</b>	13,78	13,67	13,80	13,84	
Hfi	14,71	14,69	14,85	14,85	14,80	14,84	14,73	<b>14,59</b>	14,64	14,64	14,64	<b>13,10</b>

Legenda: STM=Santarém; ITB=Itaituba; BEV=Benevides; CMT=Cametá; JUT=Juruti; PMZ=Porto de Moz; VTX=Vitória do Xingu; PTL=Portel; Hed=*H. edentatus*; Hfi=*H. fimbriatus*. Os algarismos que acompanham cada localidade se referem aos tipos de *H. marginatus*. Valores em negrito representam as menores divergências interespecíficas e a maiores divergências intraespecíficas.

Apesar da menor divergência entre os Tipos I e II dentro de *Hypophthalmus*, valores semelhantes foram suficientes para distinguir espécies de outros siluriformes, como evidenciado por Bignotto *et al.* (2009) que encontraram divergência de 8,5%, para a região controle do DNAm, entre *Pseudoplatystoma corruscans* e *P. reticulatum*. Similarmente, Torrico *et al.* (2009) observaram divergência de 8,3% entre *Pseudoplatystoma tigrinum* e *P. magdaleniatum*, enquanto que esta foi ainda menor (4,7%) entre as espécies *P. tigrinum* e *P. punctifer*. Huergo (2009), também utilizando a região controle, encontrou divergência genética de 10,18% entre *Brachyplatystoma filamentosum* e *B. capapretum* a qual, mesmo sendo maior, não se distancia muito daquela encontrada entre os Tipos I e II de *H. marginatus*.

Considerando os clados monofiléticos da árvore filogenética, o presente trabalho sugere que *H. marginatus* Tipos I e II podem ser consideradas espécies

distintas, de acordo com o conceito filogenético de espécies, que é “o menor conjunto diagnosticável de indivíduos dentro do qual há um padrão parental de ancestralidade e descendência” (Cracraft, 1983). Adicionalmente, a elevada divergência entre os Tipos I e II de *H. marginatus*, similares aos resultados encontrados em outros siluriformes corrobora a divisão da espécie em dois táxons distintos. Estes resultados apoiam a proposta de Lundberg *et al.* (2011) de haver até três espécies *H. marginatus* na Amazônia.

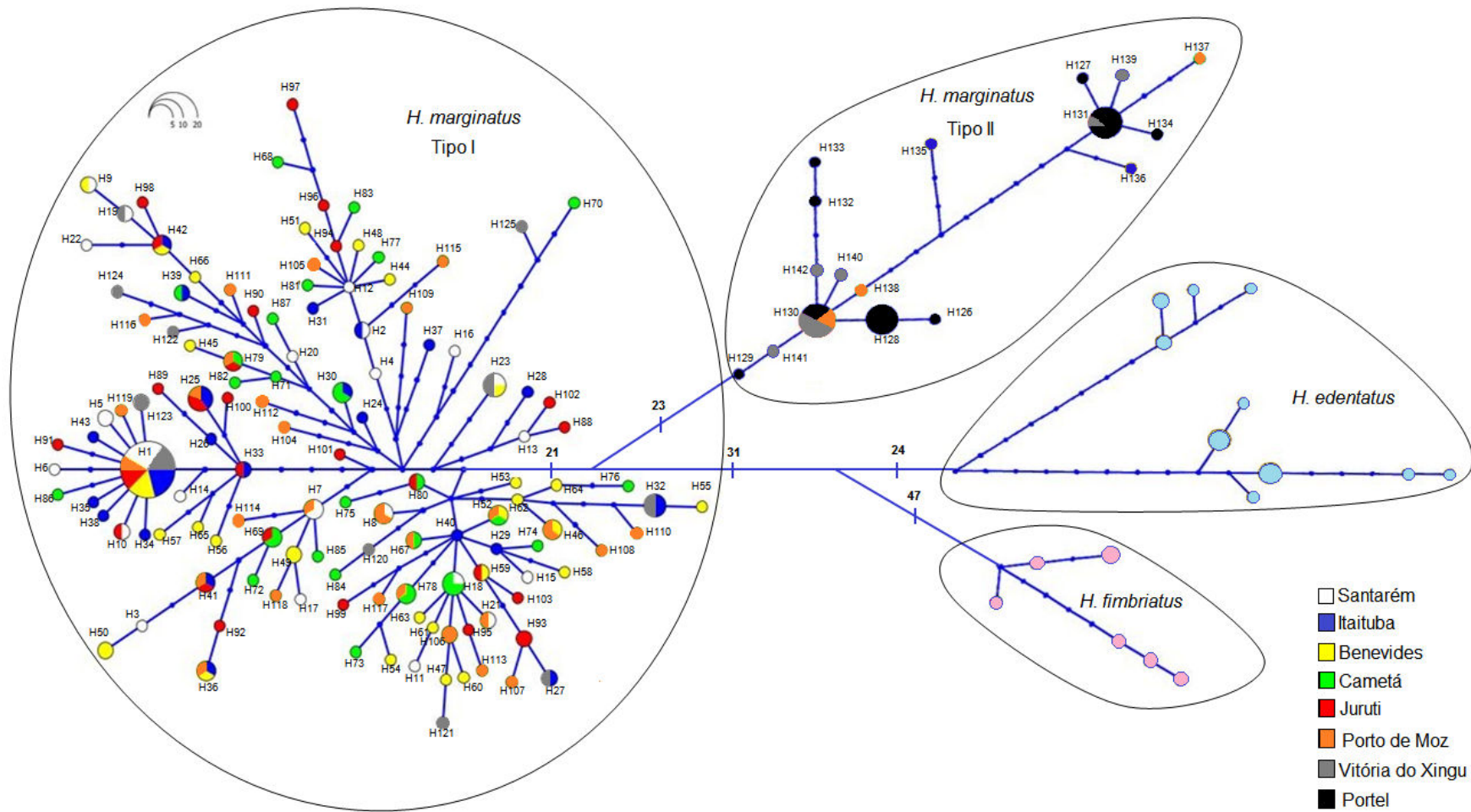
Uma vez que é impossível a distinção dos Tipos I e II de *H. marginatus* por meio das características morfológicas atualmente utilizadas nas chaves de identificação, pode-se sugerir que os táxons são espécies crípticas. Porém, faz-se necessárias análises morfológicas e merísticas mais detalhadas para confirmar ou refutar esta hipótese para *H. marginatus*.

#### 4.2. ANÁLISES POPULACIONAIS

A rede de distribuição dos haplótipos de *H. marginatus*, *H. edentatus* e *H. fimbriatus* é congruente com os resultados da árvore de máxima verossimilhança ao revelar quatro haplogrupos, sendo *H. marginatus* Tipos I e II separados por 44 mutações confirmando a existência de grupos altamente divergentes que podem ser considerados espécies distintas (Figura 8).

Entre os 142 haplótipos de *H. marginatus*, 125 pertencem ao Tipo I, dos quais 92 foram únicos (Tabela 3; Figura 7). Dos 33 haplótipos compartilhados pelo Tipo I, 26 ocorreram em mais de uma população, com maior frequência do haplótipo 01, que foi compartilhado por 24 indivíduos da maioria das áreas amostradas, exceto Cametá e Portel (Tabela 3). Das localidades em que ocorreu o Tipo I, apenas Cametá e Vitória do Xingu não compartilharam haplótipos entre si. Nos demais casos, sempre houve compartilhamento, sendo o maior número de haplótipos compartilhado entre Juruti e Itaituba (Tabela 3; Figura 7). Na rede de haplótipos (Figura 7), ficou evidente a distribuição heterogênea dos mesmos dentro do Tipo I, sem formação de subgrupos por localidade ou por tributários, sugerindo ausência de subestruturação genética populacional e rejeitando a hipótese de filopatria.

Entre os 17 haplótipos do Tipo II, 14 foram únicos, sendo o Haplótipo 130 compartilhado por 10 indivíduos de três populações (Tabela 3). Apenas Itaituba, no rio Tapajós, não compartilhou haplótipos com as demais localidades. Mesmo assim, não foi evidenciada segregação para este tributário, pois os dois haplótipos de Itaituba se mostraram mais próximos a indivíduos de outras localidades do que entre si e, similarmente ao encontrado para o Tipo I não há subestrutura neste grupo e a hipótese de filopatria foi rejeitada (Figura 7).



**Figura 7** - Genealogia dos haplótipos de *Hypophthalmus marginatus*, *H. edentatus* e *H. fimbriatus* a partir de máxima verossimilhança. Tamanho do círculo corresponde à frequência do haplótipo. Valores acima dos traços correspondem ao número de mutações que separam as espécies. Pontos sobre as linhas indicam os haplótipos não amostrados ou extintos.



**Tabela 3** - Frequência dos 142 haplótipos de *Hypophthalmus marginatus* Tipos I e II por localidade.

Haplótipos	STM	ITB	BEV	CMT	JUT	PMZ	VTX	PTL	Total
<b>Tipo I</b>									
Hap_1	6	5	4		3	2	4		24
Hap_2	1	1							2
Hap_3	1								1
Hap_4	1								1
Hap_5	2								2
Hap_6	1								1
Hap_7	2					1			3
Hap_8	1					2			3
Hap_9	1		1						2
Hap_10	1				1				2
Hap_11	1								1
Hap_12	1								1
Hap_13	1								1
Hap_14	1								1
Hap_15	1								1
Hap_16	1								1
Hap_17	1								1
Hap_18	1			3					4
Hap_19	1						1		2
Hap_20	1								1
Hap_21	1					1			2
Hap_22	1								1
Hap_23	1		1				2		4
Hap_24		1							1
Hap_25		2			2	1			5
Hap_26		1							1
Hap_27		1					1		2
Hap_28		1							1
Hap_29		1							1
Hap_30		1		2					3
Hap_31		1							1
Hap_32		2					2		4
Hap_33		1			1				2
Hap_34		1							1
Hap_35		1							1
Hap_36		1	1			1			3
Hap_37		1							1
Hap_38		1							1
Hap_39		1		1					2
Hap_40		1							1
Hap_41		1			1	1			3

Tabela 3. Continuação.

Haplótipos	STM	ITB	BEV	CMT	JUT	PMZ	VTX	PTL	Total
Hap_42		1	1		1				3
Hap_43		1							1
Hap_44			1						1
Hap_45			1						1
Hap_46			1			2			3
Hap_47			1						1
Hap_48			1						1
Hap_49			2						2
Hap_50			2						2
Hap_51			1						1
Hap_52			1	1		1			3
Hap_53			1						1
Hap_54			1						1
Hap_55			1						1
Hap_56			1						1
Hap_57			1						1
Hap_58			1						1
Hap_59			1		1				2
Hap_60			1						1
Hap_61			1						1
Hap_62			1						1
Hap_63			1						1
Hap_64			1						1
Hap_65			1						1
Hap_66			1						1
Hap_67				1		1			2
Hap_68				1					1
Hap_69				2	1				3
Hap_70				1					1
Hap_71				1					1
Hap_72				1					1
Hap_73				1					1
Hap_74				1					1
Hap_75				1					1
Hap_76				1					1
Hap_77				1					1
Hap_78				2		1			3
Hap_79				1	1	1			3
Hap_80				1	1				2
Hap_81				1					1
Hap_82				1					1
Hap_83				1					1

**Tabela 3.** Continuação.

Haplótipos	STM	ITB	BEV	CMT	JUT	PMZ	VTX	PTL	Total
Hap_84				1					1
Hap_85				1					1
Hap_86				1					1
Hap_87				1					1
Hap_88					1				1
Hap_89					1				1
Hap_90					1				1
Hap_91					1				1
Hap_92					1				1
Hap_93					2				2
Hap_94					1				1
Hap_95					1				1
Hap_96					1				1
Hap_97					1				1
Hap_98					1				1
Hap_99					1				1
Hap_100					1				1
Hap_101					1				1
Hap_102					1				1
Hap_103					1				1
Hap_104						1			1
Hap_105						1			1
Hap_106						2			2
Hap_107						1			1
Hap_108						1			1
Hap_109						1			1
Hap_110						1			1
Hap_111						1			1
Hap_112						1			1
Hap_113						1			1
Hap_114						1			1
Hap_115						1			1
Hap_116						1			1
Hap_117						1			1
Hap_118						1			1
Hap_119						1			1
Hap_120							1		1
Hap_121							1		1
Hap_122							1		1
Hap_123							2		2
Hap_124							1		1
Hap_125							1		1

Tabela 3. Continuação.

Haplótipos	STM	ITB	BEV	CMT	JUT	PMZ	VTX	PTL	Total
<b>Tipo II</b>									
Hap_126								1	1
Hap_127								1	1
Hap_128								8	8
Hap_129								1	1
Hap_130						2	5	3	10
Hap_131							1	8	9
Hap_132								1	1
Hap_133								1	1
Hap_134								1	1
Hap_135		1							1
Hap_136		1							1
Hap_137						1			1
Hap_138						1			1
Hap_139							1		1
Hap_140							1		1
Hap_141							1		1
Hap_142							1		1

Legenda: STM=Santarém; ITB=Itaituba; BEV=Benevides; CMT=Cametá; JUT=Juruti; PMZ=Porto de Moz; VTX=Vitória do Xingu; PTL=Portel.

Os índices de diversidade genética das populações do Tipo I foram maiores que daquelas do Tipo II, no entanto, a variabilidade genética foi elevada em todas as populações de *H. marginatus* (Tabela 4), o que de acordo com Grant & Bowen (1998), é típico de grandes populações estáveis, com longa história evolucionária ou contato secundário entre diferentes linhagens.

Estudando populações de *H. marginatus* nos rios Tocantins e Araguaia, Hernández-Ruz (2010) também encontrou altos índices de diversidade genética, como mostrado na tabela 5.

Algumas espécies tidas como sobreexploradas têm apresentado baixa diversidade genética quando da análise da região controle do DNAm, como o peixe marinho e não migrador *Cynoscion acoupa* (Lacèpede, 1801) (Rodrigues *et al.*, 2008) e o bagre migrador de água doce *Bachyplatystoma capapretum* (Huergo, 2009), em que foram encontrados baixos índices de diversidade nucleotídica. Por outro lado, elevados índices de variabilidade genética, para a região controle, têm sido observados em diversos peixes migradores de água doce explorados

comercialmente, como *Leporinus elongatus* Valenciennes, 1850 (Martins *et al.*, 2003), *Pimelodus albicans* Valenciennes, 1840 (Vergara *et al.*, 2008), *Prochilodus nigricans* (Machado, 2009) e *Piaractus mesopotamicus* (Iervolino *et al.*, 2010), demonstrando que a atividade pesqueira ainda não reduziu a variabilidade genética destas espécies. Mas isto não quer dizer que estas populações assim como as do mapará não estejam ameaçadas pela pesca ou por outra atividade humana, pois altos níveis de diversidade genética foram encontrados também em espécies sobrepescadas ou em plena exploração como *Brachyplatystoma vaillantii* (Formiga-Aquino, 2004; Rodrigues, 2009), *B. rousseauxii* (Batista e Alves-Gomes, 2006; Batista, 2010), *Pangasius bocourti* (So *et al.*, 2006), *Colossoma macropomum* (Santos *et al.*, 2007), *Semaprochilodus insignis* (Passos, 2009), *B. filamentosum* (Huergo, 2009) e o peixe marinho *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758) (Carlsson *et al.*, 2006) (Tabela 5).

**Tabela 4** - Índices de diversidade genética dos Tipos I e II de *Hypophthalmus marginatus*.

	N	NH	Diversidade Haplótipica ( <i>h</i> )	Diversidade Nucleotídica ( $\pi$ )
<b>Tipo I</b>				
STM	30	23	0,9609 ± 0,0265	0,0158 ± 0,0083
ITB	28	22	0,9683 ± 0,0237	0,0150 ± 0,0080
BEV	33	28	0,9848 ± 0,0137	0,0175 ± 0,0092
CMT	30	25	0,9862 ± 0,0129	0,0148 ± 0,0079
JUT	30	26	0,9885 ± 0,0126	0,0159 ± 0,0084
PMZ	32	28	0,9919 ± 0,0099	0,0162 ± 0,0085
VTX	17	11	0,9338 ± 0,0426	0,0177 ± 0,0095
<b>Tipo II</b>				
PTL	25	9	0,8033 ± 0,0542	0,0099 ± 0,0055
VTX	10	6	0,7778 ± 0,1374	0,0080 ± 0,0048
ITB	2	2	1,0000 ± 0,5000	0,0183 ± 0,0192
PMZ	4	3	0,8333 ± 0,2224	0,0104 ± 0,0075

Legenda: N=número de amostras; NH=número de haplótipos. STM=Santarém; ITB=Itaituba; BEV=Benevides; CMT=Cametá; JUT=Juruti; PMZ=Porto de Moz; VTX=Vitória do Xingu; PTL=Portel.

**Tabela 5** - Índices de diversidade genética de espécies de peixes utilizando a região controle do DNAm.

<b>Espécie</b>	<b><i>h</i></b>	<b><math>\pi</math></b>	<b>Referência</b>
<i>Cynoscion acoupa</i>	0,892	0,003	Rodrigues <i>et al.</i> (2008)
<i>Brachyplatystoma capapretum</i>	0,951	0,004	Huergo (2009)
<i>Hypophthalmus marginatus</i>	0,933 a 1,0	0,012 a 0,014	Hernández-Ruz (2010)
<i>Leporinus elongatus</i>	0,958	0,035	Martins <i>et al.</i> , (2003)
<i>Pimelodus albicans</i>	0,941	0,032	Vergara <i>et al.</i> , 2008
<i>Prochilodus nigricans</i>	0,914	0,016	Machado (2009)
<i>Piaractus mesopotamicus</i>	0,840	0,013	Iervolino <i>et al.</i> (2010)
<i>Brachyplatystoma vaillantii</i>	0,999	0,016	Formiga-Aquino (2004)
<i>Brachyplatystoma vaillantii</i>	0,994 a 1,0	0,013 a 0,015	Rodrigues (2009)
<i>Brachyplatystoma rousseauxii</i>	0,886 a 1,0	0,006 a 0,010	Batista e Alves-Gomes (2006)
<i>Brachyplatystoma rousseauxii</i>	0,979	0,009	Batista (2010)
<i>Pangasius bocourti</i>	0,728	0,048	So <i>et al.</i> (2006)
<i>Colossoma macropomum</i>	0,999	0,012	Santos <i>et al.</i> (2007)
<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>	0,987	0,012	Huergo (2009)
<i>Semaprochilodus insignis</i>	0,961	0,120	Passos (2009)
<i>Thunnus thynnus</i>	0,949 a 0,997	0,012 a 0,024	Carlsson <i>et al.</i> (2006)

Legenda: *h*=diversidade haplotípica;  $\pi$ =diversidade nucleotídica.

Os resultados contrastantes desses trabalhos demonstram que a análise isolada da diversidade genética não é suficiente para fazer inferências sobre a influência da atividade pesqueira nas populações de maparás, visto que a pesca sobre estas espécies se intensificou nos últimos 40 a 50 anos, o que seria pouco tempo para serem detectadas diferenças na variabilidade genética utilizando marcadores do DNA mitocondrial, visto que mudanças no tempo evolutivo se processam de maneira muito mais lenta. Cabe ressaltar que a variabilidade genética ora encontrada poderá ser tomada como parâmetro para monitoramento futuro de *H. marginatus* face ao aumento do esforço de pesca sobre seus estoques. No entanto, suscita-se também a necessidade de estudos adicionais com marcadores de evolução mais rápida como os microssatélites, bem como de avaliação dos estoques e dinâmica pesqueira, para que se possa determinar o atual estado de exploração dessas espécies.

A Análise de Variância Molecular, considerando um grupo formado pelas populações de *H. marginatus* do Tipo I (Santarém, Itaituba, Benevides, Cametá, Juruti, Porto de Moz e Vitória do Xingu) e outro composto pelas do Tipo II (Itaituba, Portel, Vitória do Xingu e Porto de Moz), revelou que a maior variação nos dados

(83,77%) foi devido às diferenças entre os grupos, demonstrando elevada e significativa estruturação genética entre os tipos ( $F_{CT}=0,8377$ ;  $P<0,01$ ) (Tabela 6), o que é mais uma evidência que sugere a divisão de *H. marginatus* em duas espécies.

Na AMOVA realizada apenas com o Tipo I, considerando cinco grupos formados pelas populações de cada tributário (Amazonas, Tapajós, Pará, Tocantins e Xingu), foi evidenciado que 96,64% da variância dos dados ocorreu devido às diferenças dentro das populações ( $F_{ST} = 0,0336$ ;  $P < 0,01$ ) (Tabela 6). Resultado similar foi encontrado quando apenas as populações do Tipo II foram comparadas, através de três grupos formados pelas populações dos rios Anapú, Tapajós e Xingu, onde 91,98% da variação dos dados foi atribuída às diferenças dentro das populações ( $F_{ST} = 0,08$ ;  $P > 0,05$ ) (Tabela 6). Em ambos os casos, os dados refutam a hipótese de comportamento filopátrico para o mapará.

**Tabela 6** - Análise de variância molecular de *Hypophthalmus marginatus* Tipos I e II.

Fonte de variação	Componentes de variância	Porcentagem de variação	F/ $\Phi$ -	P
<b>Tipo I X Tipo II</b>				
Entre os grupos	21,981	83,77	$F/\Phi_{CT} = 0,838$	<0,01
Entre as populações dentro dos grupos	0,140	0,53	$F/\Phi_{SC} = 0,033$	<0,01
Dentro das populações	4,120	15,7	$F/\Phi_{ST} = 0,843$	<0,01
<b>Tipo I</b>				
Entre os grupos	0,043	0,95	$F/\Phi_{CT} = 0,010$	0,41
Entre as populações dentro dos grupos	0,110	2,42	$F/\Phi_{SC} = 0,024$	0,06
Dentro das populações	4,402	96,64	$F/\Phi_{ST} = 0,034$	<0,01
<b>Tipo II</b>				
Entre os grupos	0,562	19,51	$F/\Phi_{CT} = 0,195$	<0,01
Entre as populações dentro dos grupos	-0,331	-11,49	$F/\Phi_{SC} = -0,143$	0,60
Dentro das populações	2,648	91,98	$F/\Phi_{ST} = 0,080$	0,16

A análise de diferenciação entre os pares de populações, estimada por meio do índice de fixação ( $F_{ST}$ ), revelou elevada e significativa diferenciação genética entre as populações do Tipo I e Tipo II, com diferenciação mínima de 0,82 (Tabela 7). Estes resultados sugerem ausência de fluxo gênico mediado por fêmeas entre os

dois tipos e corroboram a proposta de duas espécies distintas, as quais também podem ser classificadas de acordo com o conceito biológico de espécies, que “são grupos de populações naturais capazes de inter cruzar e produzir descendentes férteis, e isolados reprodutivamente de outros grupos” (Mayr, 1963). Porém, como apenas a linhagem materna foi avaliada, faz-se necessário o uso de marcadores nucleares para testar a hipótese de cessação do fluxo gênico entre os tipos de *H. marginatus*.

Nas comparações de diferenciação genética, realizadas somente entre as amostras do Tipo I foram observados baixos, porém significantes valores de  $F_{ST}$  entre nove pares de populações (Tabela 7). Cameté e Porto de Moz foram as populações mais diferenciadas, sendo similares apenas entre si e com Benevides. Por outro lado, Benevides foi a localidade que apresentou a maior homogeneidade com as demais populações, sendo diferenciada apenas de Itaituba. Santarém, Juruti e Vitória do Xingu apresentaram significativa diferenciação apenas quando comparadas com Cameté e Porto de Moz (Tabela 7).

**Tabela 7** - Índices de fixação ( $F_{ST}$ ) estimados entre e dentro dos Tipos I e II de *Hypophthalmus marginatus*.

	STM I	ITB I	BEV I	CMT I	JUT I	PMZ I	VTX I	PTL II	ITB II
<b>STM I</b>									
<b>ITB I</b>	-0,0164								
<b>BEV I</b>	0,0272	0,0418*							
<b>CMT I</b>	0,0926**	0,1192**	0,0094						
<b>JUT I</b>	-0,0013	-0,0036	0,0014	0,0464*					
<b>PMZ I</b>	0,0642**	0,0779**	-0,0124	0,0011	0,0290*				
<b>VTX I</b>	0,0041	0,0018	0,0352	0,1020**	0,0203	0,0539*			
<b>PTL II</b>	0,8620**	0,8673**	0,8485**	0,8651**	0,8613**	0,8556**	0,8613**		
<b>VTX II</b>	0,8544**	0,8609**	0,8372**	0,8588**	0,8532**	0,8466**	0,8499**	0,0789	
<b>ITB II</b>	0,8360**	0,8436**	0,8166**	0,8414**	0,8342**	0,8277**	0,8173**	0,1300	
<b>PMZ II</b>	0,8410**	0,8480**	0,8221**	0,8460**	0,8394**	0,8327**	0,8275**	-0,0015	0,0485

Legenda: \* Significância a 5%; \*\* Significância a 1%. STM=Santarém; ITB=Itaituba; BEV=Benevides; CMT=Cameté; JUT=Juruti; PMZ=Porto de Moz; VTX=Vitória do Xingu; PTL=Portel. Os algarismos que acompanham os locais de coleta se referem aos Tipos I e II de *H. marginatus*.

O padrão de diferenciação observado para o Tipo I não está associado aos diferentes rios amostrados, uma vez que a população de Benevides (no Estuário do rio Pará) é geneticamente similar àquelas de outros tributários, exceto do rio Tapajós (Itaituba) (Tabela 6), da mesma forma que os indivíduos amostrados em Porto de



Moz e Vitória do Xingu, ambos no rio Xingu, são significativamente diferenciados. Adicionalmente, a divergência observada não pode ser atribuída à distância geográfica, uma vez o teste de Mantel não mostrou correlação significativa entre distância genética e geográfica ( $r=0,357$ ;  $P>0,05$ ). Portanto a deriva genética, que promove alterações randômicas nas frequências alélicas e, conseqüentemente, mudanças evolutivas nestas frequências em populações finitas ao longo do tempo culminando com diferenciação populacional (Templeton, 2011) pode ser a causa da diferenciação observada no Tipo I de *H. marginatus*. Por outro lado, a ausência de diferenciação entre a maioria das populações avaliadas pode ser devido aos seus hábitos migratórios tróficos e reprodutivos, além da dispersão larval proporcionada pela corrente dos rios, conforme descrito no rio Tocantins por Carvalho e Mérona (1986).

So *et al.* (2006b), verificaram subestruturação genética em três populações simpátricas do bagre *Pangasianodon hypophthalmus* no rio Mekong, padrão que foi associado à desovas diacrônicas destas populações. Assim como *P. hypophthalmus*, o mapará realiza migrações reprodutivas e diferentes épocas de desova poderiam explicar a estrutura encontrada no rio Xingu, dada a ausência de barreiras geográficas entre Vitória do Xingu e Porto de Moz. Esta hipótese, no entanto, deverá ser testada em estudos mais abrangentes, que relacionem dados genéticos às informações biológicas e ecológicas de *H. marginatus* Tipo I.

As populações do Tipo II foram geneticamente similares quando comparadas através do índice de fixação ( $F_{ST}$ ), e podem ser consideradas como panmíticas. É interessante salientar que mesmo tendo sido amostrada apenas nos rios de águas claras (Tapajós, Xingu e Anapú), a ausência de diferenciação genética é indício de que o fluxo gênico é frequente neste grupo e a ampliação da amostragem é essencial para a detecção deste tipo ao longo dos tributários avaliados bem como em outros rios da Amazônia, de forma que sua área de ocorrência seja estabelecida.

Até o momento, o único trabalho de genética de populações com *H. marginatus* foi realizado por Hernández-Ruz (2010), que avaliou se a construção da barragem de Tucuruí pode ter promovido diferenciação genética das populações à montante e à jusante no rio Tocantins. Este autor comparou, por meio da região controle e citocromo b (ambos do DNAm), além de dois locos microssatélites, duas populações de jusante (Cametá e Abaetetuba) com três à montante (Tucuruí, Itupiranga e Conceição) da barragem de Tucuruí. Os resultados obtidos com

AMOVA do DNAm<sub>t</sub> sugerem que mais de 90% da variância dos dados foram devidos a diferenças dentro das populações, e apenas com o citocromo b foi observado que 9,34% ( $P < 0,01$ ) da variância está associada à separação entre os grupos de montante e de jusante da barragem. Considerando as comparações entre os pares de populações, os resultados de  $F_{ST}$  não mostraram claro padrão de diferenciação entre populações à montante e à jusante da barragem, pois com exceção das análises do citocromo b, nos demais marcadores existem diferenças significativas tanto entre estas duas áreas quanto em populações dentro destas. Porém, mesmo com fracas evidências, o autor sugere que a construção da barragem de Tucuruí pode ter sido responsável pela subestruturação entre populações de *H. marginatus* à montante e jusante no rio Tocantins.

Cabe considerar que os estudos de Carvalho e Mérona (1986) sugerem que *H. marginatus*, mesmo antes da construção da barragem de Tucuruí, completava seu ciclo de vida na atual região de jusante, pois já havia corredeiras na área onde hoje está implantada a hidrelétrica, as quais funcionavam como barreiras geográficas à migração do mapará. Isto demonstra que a estruturação encontrada por Hernández-Ruz (2010) pode ter sido ocasionada por outros fatores, além do barramento do rio Tocantins.

Diversos estudos revelaram panmixia em peixes migradores de água doce, o que provavelmente se deve às suas grandes capacidades de dispersão. Os grandes migradores amazônicos *Brachyplatystoma rousseauxii* (Batista *et al.*, 2005; Batista e Alves-Gomes, 2006; Batista, 2010) e *B. vaillantii* (Formiga-Aquino, 2004; Batista *et al.*, 2005; Rodrigues 2009), são exemplos de siluriformes com populações panmíticas. Alguns caraciformes migradores também formam populações panmíticas como *Semaprochilodus insignis* (Passos, 2009) e *Colossoma macropomum* (Santos *et al.*, 2007) na bacia amazônica, além de *Piaractus mesopotamicus*, que foi estudado nas bacias do rio Paraguai (Calcagnotto e DeSalle, 2009) e rio Paraná (Iervolino *et al.*, 2010). Portanto, a habilidade migratória do mapará também pode ser o fator responsável por sua homogeneidade genética na maioria das áreas estudadas.

Batista (2010) também sugere que a ausência de estruturação genética em peixes amazônicos está relacionada ao sistema de várzea, que em épocas de cheia produzem conexões que favorecem o fluxo gênico entre os indivíduos de diferentes localidades, que pode ser o caso de peixes não migradores como *Arapaima gigas*

(Hrbek *et al.*, 2008) e *Plagioscion squamosissimus* (Galletti, 2009; Pereira, 2011), mas que também deve exercer influência nas populações de *H. marginatus*.

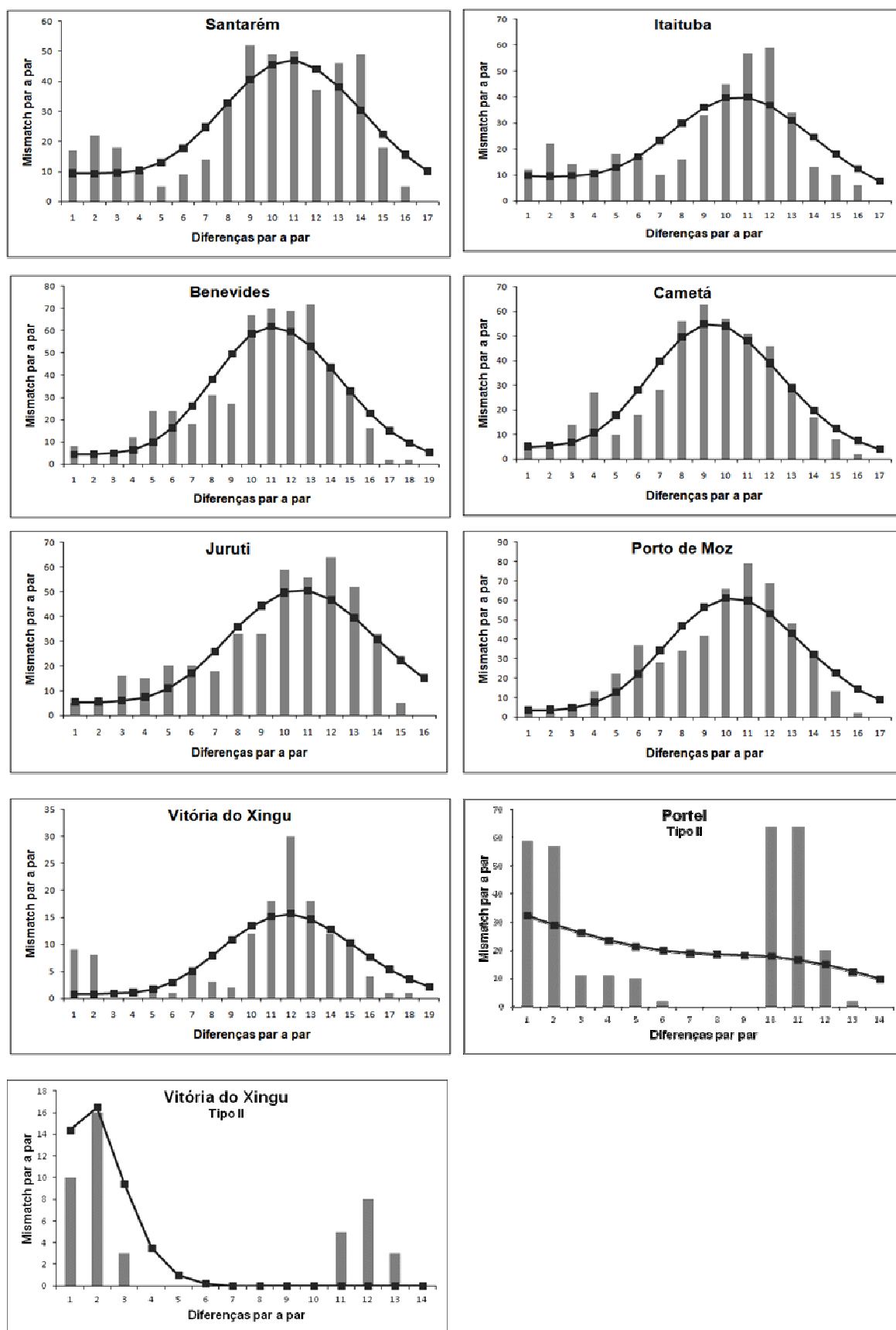
O teste de neutralidade de Tajima ( $D$ ) não foi significativo para as populações dos Tipos I e II, porém o teste de Fu ( $F_s$ ), que é mais sensível para detectar desvios da neutralidade promovidos por mudanças demográficas, foi negativo para todas as populações do Tipo I e, com exceção de Vitória do Xingu, também significativo. Este teste não apresentou significância para as populações do Tipo II (Tabela 8). Valores negativos e significantes de  $F_s$  são resultantes de excesso de mutações recentes e pode ser indicativo de expansão populacional, seleção de fundo ou efeito carona (Fu, 1997).

Foram encontrados padrões multimodais da distribuição *mismatch* em todas as populações dos Tipos I e II (Figura 9), indicando estabilidade demográfica ao longo do tempo evolutivo, o que apoia a proposição de grandes populações estáveis baseada na diversidade genética. Por outro lado, os valores baixos e não significantes de Raggedness e SSD para todas as populações, exceto para Vitória do Xingu Tipo I onde o SSD foi significativo ( $P < 0,05$ ), não rejeitam a hipótese de expansão demográfica. Mas considerando a distribuição *mismatch* e os elevados índices de diversidade genética, podemos sugerir que outros fatores como seleção de fundo ou efeito carona podem ser as causas dos resultados negativos e significantes do teste  $F_s$  e estudos adicionais devem ser realizados para avaliar este cenário para o Tipo I de *H. marginatus*.

**Tabela 8** - Testes de neutralidade e parâmetros do modelo de expansão súbita da distribuição *mismatch* e *goodness-of-fit* para cada população de *Hypophthalmus marginatus* Tipos I e II.

	Testes de neutralidade		Testes de Goodness of fit				Distribuição mismatch		
	Teste D de Tajima	Teste $F_s$ de Fu	Ragged	$P$	SSD	$P$	$\tau$	$\theta_0$	$\theta_1$
<b>STM I</b>	-0,45	-9,06**	0,01	0,60	0,01	0,33	10,648 (4,69-15,93)	0,002 (0,0-5,54)	45,09 (20,12-99999)
<b>ITB I</b>	-0,69	-9,17**	0,01	0,57	0,01	0,20	10,47 (6,57-13,49)	0,004 (0,0-2,83)	38,06 (26,58-99999)
<b>BEV I</b>	-0,62	-14,78**	0,01	0,28	0,01	0,17	10,82 (5,94-14,11)	0,0 (0,0-4,37)	118,13 (42,33-99999)
<b>CMT I</b>	-1,02	-13,40**	0,01	0,51	0,00	0,37	9,08 (4,46-12,19)	0,0 (0,0-4,47)	85,49 (30,9-99999)
<b>JUT I</b>	-0,66	-14,73**	0,01	0,53	0,01	0,18	10,39 (5,15-14)	0,0 (0,0-5,12)	78,75 (31,08-99999)
<b>PMZ I</b>	-0,75	-16,89**	0,01	0,48	0,01	0,15	9,92 (5,41-12,84)	0,002 (0,0-4,25)	144,45 (47,50-99999)
<b>VTX I</b>	-0,14	-0,28	0,03	0,17	0,03	0,04	11,52 (6,01-15,28)	0,0 (0,0-,86)	172,66 (47,19-99999)
<b>PTL II</b>	0,97	0,91	0,09	0,14	0,09	0,06	11,02 (0,0-100,02)	0,002 (0,0-12,94)	8,25 (2,37-99999)
<b>VTX II</b>	-0,55	0,06	0,14	0,51	0,08	0,07	1,12 (0,0-2,86)	0,01 (0,0-1,15)	99999 (1,36-99999)

Legenda: STM=Santarém; ITB=Itaituba; BEV=Benevides; CMT=Cametá; JUT=Juruti; PMZ=Porto de Moz; VTX=Vitória do Xingu; PTL=Portel. Os algarismos que acompanham os locais de coleta se referem aos Tipos I e II de *H. marginatus*.  $\theta_0$ =tamanho populacional antes da expansão;  $\theta_1$ =tamanho populacional após a expansão;  $\tau$ =parâmetro de expansão; SSD=soma dos desvios quadrados; Ragged=índice de *Raggedness*.



**Figura 8** - Distribuição das diferenças par-a-par (distribuição *mismatch*) para as populações dos Tipos I e II de *Hypophthalmus marginatus*.

### 4.3. CONSIDERAÇÕES SOBRE O MANEJO DE *H. marginatus*

As perspectivas em longo prazo, para o uso sustentável dos recursos pesqueiros de água doce dependem, dentre outros fatores, da conservação e manutenção de sua variabilidade genética. Neste particular, um dos pontos fundamentais é a capacidade de se identificar e caracterizar geneticamente uma população e/ou “estoque”. Isto é importante para definição das unidades biológicas de acordo com o “conceito genético de estoque”, ou seja, como uma unidade reprodutivamente isolada que é geneticamente diferente de outros estoques (Oveden, 1990). A importância deste conceito reside no fato de que o conhecimento da estrutura genética das populações de uma determinada espécie objetiva, além da sua conservação, a maximização de uma captura sustentável, o que em última instância, pode evitar o colapso de uma pesca comercial ou esportiva (Hilsdorf *et al.* 2006).

Atualmente, as estratégias de manejo aplicadas na pesca dos maparás não consideram a estrutura populacional das espécies e nem mesmo a diversidade de táxons existente, pois as três espécies atualmente descritas são tratadas como uma só pela portaria nº 48 (IBAMA, 2007b), que estabelece o defeso na região amazônica. A descoberta de nova espécie de *Hypophthalmus* torna esse quadro ainda mais grave.

Para Hilsdorf *et al.* (2006), a relevância da identificação correta das espécies exploradas reside no fato de que registros de desembarque para estimativa de biomassa e cotas de captura podem ser sub ou superestimados, além do não reconhecimento de possíveis espécies crípticas em estoques comercialmente importantes levar ao desaparecimento da espécie mais frágil. Dessa forma, a correta identificação das espécies torna as práticas de manejo adotadas mais acuradas, uma vez que as diferentes espécies podem apresentar características biológicas distintas.

Certamente, seria de extrema relevância que as espécies fossem tratadas individualmente e que o conceito genético de estoque fosse aplicado ao manejo de cada uma. Neste contexto, durante a elaboração das políticas de ordenamento pesqueiro, se deveria considerar que existem pelo menos quatro espécies de *Hypophthalmus* nos rios da Amazônia e que estas devem ser tratadas como

unidades de manejo independentes. Todavia, o cenário atual do setor pesqueiro não demonstra que o manejo genético possa ser implementado de maneira direta, por isso devem-se utilizar as informações propiciadas pelos estudos genéticos como subsídio às estratégias tradicionais de manejo, para que o setor possa se familiarizar e tomar ciência da importância destas pesquisas para a sustentabilidade da atividade pesqueira, bem como para manter uma alta variabilidade genética das espécies utilizadas na aquicultura.

## 5. CONCLUSÕES

Baseado nas comparações genéticas da região controle em populações de *H. marginatus*, dos rios Amazonas, Tapajós, Xingu, Anapú e Pará, além de indivíduos de *H. edentatus* e *H. fimbriatus* pode-se concluir que:

- a) É possível distinguir geneticamente as três espécies de *Hypophthalmus* atualmente descritas;
- b) O *status* taxonômico de *H. marginatus* deve ser revisto, pois existem pelo menos duas espécies crípticas neste táxon;
- c) Os Tipos I e II de *H. marginatus* coexistem nos rios Tapajós e Xingu, mas não foram observados em simpatria nos rios Amazonas, Tocantins, Pará e Anapú o que pode estar associado ao número amostral avaliado;
- d) A elevada diversidade genética das populações dos Tipos I e II de *H. marginatus* é indicativa de que a pesca não afetou a sua variabilidade genética nas poucas décadas de exploração;
- e) As populações de *H. marginatus* dos Tipos I e II não apresentaram diferenciação genética associada aos tributários avaliados, refutando a hipótese de filopatria;
- f) A diferenciação genética detectada entre algumas populações do Tipo I de *H. marginatus* pode estar associado à deriva genética randômica;
- g) A similaridade genética observada entre populações, em ambos os tipos de *H. marginatus*, pode estar associada à sua capacidade migratória e/ou ao regime de inundação da várzea Amazônica;
- h) A diferenciação genética entre populações do rio Xingu pode estar associada à desova assincrônica dos grupos nesta área;
- i) Os desvios da neutralidade detectados para a região controle nas populações do Tipo I são indícios de seleção de fundo ou efeito carona para este marcador, o que ainda precisa ser testado;
- j) Populações do Tipo II de *H. marginatus* apresentam padrão de estabilidade demográfica ao longo do tempo evolutivo;
- k) As políticas de manejo e conservação de *H. marginatus* devem considerar a existência de pelo menos duas unidades evolutivas neste táxon coexistindo em rios da Amazônia.



## BIBLIOGRAFIA

- ALCÂNTARA-NETO, C. P. Ecologia e pesca dos maparás, *Hypophthalmus* spp. (Siluriformes, Hypophthalmidae), no lago Grande de Monte Alegre, Baixo Amazonas, Pará. **Dissertação de Mestrado**. Belém: Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi. 1994. 141p.
- ALMEIDA, O. T. Introdução. *In*: ALMEIDA, O. T. (org.) **Manejo de pesca na Amazônia brasileira**. São Paulo: Ed. Peirópolis. 2006. p. 17-24.
- ALONSO, J. C. & PIRKER, L. E. M. Dinâmica populacional e estado atual de exploração de piramutaba e de dourada. *In*: FABRÉ, N. N. & BARTHEM, R. B. (coord.) **O manejo da pesca dos grandes bagres migradores: piramutaba e dourada no eixo Solimões-Amazonas**. Manaus: Provárzea/IBAMA. 2005. p. 20-28.
- AMBRÓSIO, A. M.; AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. & OKADA, E. K. The fishery and fishery yield of *Hypophthalmus edentatus* (Spix, 1829), (Siluriformes, Hypophthalmidae), in the Itaipu reservoir, Paraná state, Brazil. **Acta Limnol. Bras.** 13(1): 93-105, 2001.
- AVISE, J. C. Phylogeography: retrospect and prospect. **J. Biogeogr.** 36: 3-15, 2009.
- BALLARD, J. W. O. & RAND, D. M. The population biology of mitochondrial DNA and its phylogenetic implications. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.** 36:621-42, 2005.
- BARTHEM, R. B. & FABRÉ, N. N. Biologia e diversidade dos recursos pesqueiros da Amazônia. *In*: RUFFINO M. L. **A pesca e os recursos pesqueiros na Amazônia brasileira**. Manaus: ProVárzea/IBAMA. 2004. p. 17-62.
- BARTHEM, R. & GOULDING, M. **Os bagres balizadores: ecologia, migração e conservação de peixes amazônicos**. Brasília: Sociedade Civil Mamirauá. 1997. 140 p.
- BARTHEM, R. B., PETRERE, M. J., ISAAC, V., RIBEIRO, M. C. L. D. B., MCGRATH, D. G., VIEIRA, I. J. A. & BARCO, M. V. A pesca na Amazônia: problemas e perspectivas para o seu manejo. *In*: VALLADARES-PÁDUA, C. & BODMER, R.E. (eds.). **Manejo e conservação de vida silvestre no Brasil**. Rio de Janeiro: MCT-CNPq/Sociedade Civil Mamirauá. 1997. p. 173-185.
- BATISTA, J. S, FORMIGA-AQUINO, K., FARIAS, I. P. & ALVES-GOMES. Variabilidade genética da dourada e da piramutaba na bacia amazônica. *In*: FABRÉ, N. N. & BARTHEM, R. B. **O manejo da pesca dos grandes bagres migradores**. Manaus: Provarzea/IBAMA. 2005. p. 15-18.
- BATISTA, J. S. & ALVES-GOMES, J. A. Phylogeography of *Brachyplatystoma rousseauxii* (Siluriformes - Pimelodidae) in the Amazon Basin offers preliminary evidence for the first case of "homing" for an Amazonian migratory catfish. **Genetics and Molecular Research.** 5: 723-740, 2006.

BATISTA, J. S. Caracterização genética da dourada - *Brachyplatystoma rousseauxii*, Castelnau, 1855 (Siluriformes: Pimelodidae) na Amazônia por meio de marcadores moleculares mitocondriais e microssatélites: subsídios para conservação e manejo. **Tese de doutorado**. Manaus. GCBEv/INPA. 2010. 148 p.

BELKHIR, K.; BORSA, P.; CHIKHI, L.; RAUFASTE; N.; BONHOMME, F. **GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations**. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5171, Université de Montpellier II, Montpellier (France). 1996-2004.

BIGNOTTO, TS., PRIOLI, AJ., PRIOLI, SMAP., MANIGLIA, TC., BONI, TA., LUCIO, LC., GOMES, VN., PRIOLI, RA., OLIVEIRA, AV., JÚLIO-JUNIOR, HF., & PRIOLI, LM. Genetic divergence between *Pseudoplatystoma corruscans* and *Pseudoplatystoma reticulatum* (Siluriformes: Pimelodidae) in the Paraná River Basin. **Braz. J. Biol.**, 69 (2, Suppl.): 681-689, 2009.

BROWN, W. M., GEORGE, M. JR., WILSON, A. C. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. **Proc Natl Acad Sci**. 76: 1967-1971, 1979.

BUITRAGO-SUÁREZ, U. A.; BURR, B. M. Taxonomy of the catfish genus *Pseudoplatystoma* Bleeker (Siluriformes: Pimelodidae) with recognition of eight species. **Zootaxa**. 1512, 1–38, 2007.

CALCAGNOTTO, D.; DESALLE, R. Population genetic structuring in pacu (*Piaractus mesopotamicus*) across the Paraná-Paraguay basin: evidence from microsatellites. **Neotropical Ichthyology**, 7(4): 607-616, 2009.

CARLSSON, J.; MCDOWELL J. R.; CARLSSON, J. E. L.; GRAVES, J. E. Genetic identity of yoy bluefin tuna from the Eastern and Western Atlantic spawning areas. **Journal of Heredity**. 98(1): 23–28, 2007.

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

CARVALHO, F. M. (1980) Alimentação de Mapará (*Hypophthalmus edentatus* Spix 1829) do Lago Castanho, Amazonas (Siluriformes, Hypophthalmidae). **Acta Amazonica**, 10 (3): 545-555.

CARVALHO, J. L., COELHO, A. C. & TODA, E. Hábito alimentar do mapará, *Hypophthalmus perporosus* Cope, 1878 (Pisces, Hypophthalmidae). **Boletim da Faculdade de Ciências Agrárias do Pará**. 10: 19-34, 1978.

CARVALHO, J. L. Seletividade dos principais aparelhos de captura do mapará, *Hypophthalmus perporosus* Cope, 1878 (Pisces, Hypophthalmidae), no baixo e médio Tocantins. **Boletim da Faculdade de Ciências Agrárias do Pará**. 10: 77-92, 1978.

CARVALHO, J. L.; MÉRONA, B. Estudos sobre dois peixes migratórios do baixo Tocantins, antes do fechamento da barragem de Tucuruí. *Amazoniana*. 9 (4): 595-607, 1986.

CHIANG, H. C.; HSU, C. C.; WU G. C. C.; CHANG, S. K., YANG, H. Y. Population structure of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the Indian Ocean inferred from mitochondrial DNA. *Fisheries Research*. 90: 305–312, 2008.

CINTRA, I. H. A.; PINHEIRO, J. C. R.; JURAS, A. A.; SOUZA R. F. C. & OGAWA, M. Biologia do mapará, *Hypophthalmus marginatus* (Valenciennes, 1840), no reservatório da Usina Hidrelétrica de Tucuruí (Pará-Brasil). *Bol. Téc. Cient. CEPNOR*. 8 (1): 83-95, 2008.

CHAUHAN, T.; RAJIV, K. Molecular markers and their applications in fisheries and aquaculture. *Advances in Bioscience and Biotechnology*. 1: 281-291, 2010.

CRACRAFT, J. Species concepts and speciation analysis. *Curr. Ornithl.*, 1: 159-187. 1983.

CUTRIM, L. & BATISTA, V. S. Determinação de idade e crescimento do mapará (*Hypophthalmus marginatus*) na Amazônia Central. *Acta amazonica*. 35 (1): 85-92, 2005.

EXCOFFIER, L. & H. E. L. LISCHER. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*. 10: 564-567, 2010.

FABRÉ, N. N. & BARTHEM, R. B. (coord.) **O manejo da pesca dos grandes bagres migradores: piramutaba e dourada no eixo Solimões-Amazonas**. Manaus: ProVárzea/IBAMA. 2005. 114 p.

FERRARIS, JR., C. J. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa*. 1418: 1–628, 2007.

FERREIRA, E. J. G.; ZUANON, J. A. S.; SANTOS, G. M. **Peixes comerciais do médio Amazonas: região de Santarém, Pará**. Brasília: Edições IBAMA, 1998.

FORMIGA-AQUINO, K. Variabilidade genética da piramutaba - *Brachyplatystoma vaillantii* (Valenciennes, 1840) (Siluriformes - Pimelodidae) no sistema Estuário-Amazonas-Solimões. **Dissertação de Mestrado**. Manaus. CPBA, INPA/UA. 2004. 73 p.

FRANKHAM, R., BALLOU, J. D. & BRISCOE, D. A. **Fundamentos de Genética da Conservação**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética. 2008. 289p.

FREITAS, C. E. C., NASCIMENTO, F. A. & SOUZA, F. K. S. Levantamento do estado de exploração dos estoques de curimatã, jaraqui, surubim e tambaqui. In: PETRERE-JR, M & PEIXER, J. (eds). **O setor pesqueiro na Amazônia: análise da situação atual e tendências**. Manaus: ProVárzea/IBAMA. 2007. p. 77-100.

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

GALLETTI, E. Distribuição da variabilidade genética da pescada, *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) na calha do rio Amazonas. **Dissertação de Mestrado**. INPA. Manaus-AM. 2009. 68 p.

GALETTI-JR, P. M.; RODRIGUES, F. P.; SOLÉ-CAVA, A.; MIYAKI, C. Y.; CARVALHO, D.; EIZIRIK, E.; VEASEY, E. A.; SANTOS, F. R.; FARIAS, I. P.; VIANNA, J. A.; OLIVEIRA, L. R.; WEBER, L. I.; ALMEIDA-TOLEDO, L. F.; FRANCISCO, M. R.; REDONDO, R. A. F.; SICILIANO, S.; DEL LAMA, S. N.; FREITAS, T. R. O.; HRBEK, T. & MOLINA, W. F. Genética da conservação brasileira. *In*: FRANKHAM, R.; BALLOU, J. D. & BRISCOE, D. A. **Fundamentos de Genética da Conservação**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética. 2008. p. 199-229.

GRAY, M. W. Origin and evolution of mitochondrial DNA. **Annual Reviews in Cell Biology**. 5: 25-50, 1989.

GUINDON, S.; DUFAYARD, J. F.; LEFORT, V.; ANISIMOVA, M.; HORDIJK, W.; GASCUEL, O. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. **Systematic Biology**. 59(3): 307-21, 2010.

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

HARPENDING H. C. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. **Hum Biol**. 66: 591-600, 1994.

HERNÁNDEZ-RUZ E. J. Avaliação dos níveis de diversidade e diferenciação genética entre as populações de *Hypophthalmus marginatus* após a construção da Usina Hidrelétrica de Tucuruí. **Tese de doutorado**. Belém: ICB/UFPA. 2010. 99 p.

HILSDORF, A. W. S., RESENDE, E. K., MARQUES, D. K. S. 2006. **Genética e Conservação de Estoques Pesqueiros de Águas Continentais no Brasil: Situação Atual e Perspectivas**. Documento 82, Embrapa, MS. 44p.

HRBEK, T.; CROSSA, M.; FARIAS, I. P. Conservation strategies for *Arapaima gigas* (Schinz, 1822) and the Amazonian várzea ecosystem. **Braz. J. Biol.**, 67 (4, suppl.): 909-917. 2007.

HRBEK, T.; FARIAS, I. P. The complete mitochondrial genome of the pirarucu (*Arapaima gigas*, Arapaimidae, Osteoglossiformes). **Genetics and Molecular Biology**. 31: 293-302, 2008.

HRBEK, T.; CROSSA, M.; FARIAS, I. P. Conservation strategies for *Arapaima gigas* (Schinz, 1822) and the Amazonian várzea ecosystem. **Braz. J. Biol.**, 67 (4, Suppl.): 909-917, 2007.

HUERGO, G. M. Estimativa da diversidade genética da piraíba (*Brachyplatystoma filamentosum* Lichtenstein, 1919) e da piraíba negra (*B. capapretum* Lundberg & Akama, 2005), na Amazônia brasileira, inferidas através de DNA mitocondrial: subsídio para manejo e conservação. **Tese de Doutorado**. Manaus. INPA. BADPI. 2009. 114 p.

IBAMA. **Estatística da pesca 2006. Brasil: grandes regiões e unidades da federação**. Brasília: IBAMA. 2006. Disponível em: <http://www.ibama.gov.br/recursos-pesqueiros/documentos/estatistica-pesqueira/>. Acesso em dez/2010.

IBAMA. **Estatística da pesca 2007. Brasil: grandes regiões e unidades da federação**. Brasília: IBAMA. 2007a. Disponível em: <http://www.ibama.gov.br/recursos-pesqueiros/documentos/estatistica-pesqueira/>. Acesso em dez/2010.

IBAMA. **Portaria nº 48, de 05 de novembro de 2007**. Brasília: IBAMA. 2007b. Disponível em: [http://www.ibama.gov.br/recursos-pesqueiros/wpcontent/files/Portaria%20IBAMA%20n%C2%BA48-2007-Defeso\\_Amazonia.pdf](http://www.ibama.gov.br/recursos-pesqueiros/wpcontent/files/Portaria%20IBAMA%20n%C2%BA48-2007-Defeso_Amazonia.pdf). Acesso em 01/02/2011.

IBGE. **Mapa do estado do Pará**. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Disponível em: [http://www.ibge.gov.br/ibgeteen/mapas/imagens/pa\\_mapa\\_gde.gif](http://www.ibge.gov.br/ibgeteen/mapas/imagens/pa_mapa_gde.gif). Acesso em 14/03/2012.

IERVOLINO, F., RESENDE, E. K. & HILSDORF, A. W. S. The lack of genetic differentiation of pacu (*Piaractus mesopotamicus*) populations in the Upper-Paraguay Basin revealed by the mitochondrial DNA D-loop region: Implications for fishery management. **Fisheries Research**. 101: 27–31, 2010.

ISAAC, V. J.; ROCHA, V. L. C. & MOTA, S. Q. C. Ciclo reprodutivo de algumas espécies de peixes comerciais do baixo Amazonas. *In: Recursos pesqueiros do médio Amazonas: biologia e estatística pesqueira*. Brasília: IBAMA. 2000. p. 31-64. (Coleção Meio Ambiente: Série Estudos Pesca, v.22).

ISAAC, V. J.; RUFFINO, M. L. & McGRATH, D. G. In Search of a New Approach to Fisheries Management in the Middle Amazon Region. *In: FUNK, J.; HEIFTETS, J.; LANELLES, J.; POWER, J.; QUINN, T.; SCHWEIGERT, J.; SULLIVAN, P. & AHANG, C. I. (eds.). Proceedings of the Symposium on Fishery Stock Assessment Models for the 21st century*. Alaska/EUA: Alaska Sea Grant College Program. 1998.

LEE, W. J., CONROY, J., HOWELL, W. H. & KOCHER, T. D. Structure and evolution of teleost mitochondrial control regions. **J Mol Evol**. 41: 54-66, 1995.

LIBRADO, P. & ROZAS, J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. **Bioinformatics**. 25: 1451-1452, 2009.

LOPEZ-FERNÁNDEZ, H.; WINEMILLER, K. O. A review of Venezuelan species of *Hypophthalmus* (Siluriformes: Pimelodidae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**. 11: 35–46, 2000.

LUNDBERG, J. G. & LITTMANN, M. W. Pimelodidae. *In*: REIS, R. E.; KULLANDER, S. O. & FERRARIS-JR, C. J. (Eds.), **Check list of the Freshwater Fishes of South and Central America**. Porto Alegre. Edipucrs. 2003. p. 432–446.

LUNDBERG, J. G.; SULLIVAN, J. P. e HARDMAN, M. Phylogenetics of the South American catfish family Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes) using nuclear and mitochondrial gene sequences. ***Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia***, 161(1):153-189. 2011.

MACHADO, V. N. Análise da variabilidade genética da curimatã *Prochilodus nigricans* (Agassiz, 1829) na calha do rio Amazonas e seus principais tributários. **Dissertação de Mestrado**. Manaus: UFAM. 2009.

MANTEL, N. The detection of disease clustering and the generalized regression approach. ***Cancer Res.***, 27: 209-220, 1967.

MARTINS, C.; WASKO, A. P.; OLIVEIRA, C.; FORESTI F. Mitochondrial DNA variation in wild populations of *Leporinus elongatus* from the Paraná River basin. ***Genetics and Molecular Biology***. 26(1): 33-38, 2003.

MAYR, E. **Animal Species and Evolution**. Harward University Press, Cambridge. 1963.

MENDONÇA, F. F.; OLIVEIRA, C.; GADIG, O. B. F.; FORESTI, F. Populations analysis of the Brazilian Sharpnose Shark *Rhizoprionodon lalandii* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) on the São Paulo coast, Southern Brazil: inferences from mt DNA sequences. ***Neotropical Ichthyology***. 7(2): 213-216, 2009.

MEYER, A. Evolution of mitochondrial DNA in fishes. *In*: HOCHACHK, P. W. & MOMMSEN, T. P. **Biochemistry and molecular biology of fishes**. V.2. Amsterdam: Elsevier Science Publishers. 1993. p.1-38.

MPA. **Boletim estatístico da pesca e aquicultura. Brasil 2010**. Brasília: Ministério da Pesca e Aquicultura. IBAMA. Disponível em: <http://www.mpa.gov.br>. Acesso em jan/2012.

NEI, M. **Molecular Evolutionary Genetics**. New York: Columbia University Press. 1987.

PASSOS, K. B. Genética populacional do jaraqui de escama grossa (*Semaprochilodus insignis* - Prochilodontidae, Characiformes). **Dissertação de Mestrado**. Manaus: UFAM. 2009. 57 p.

PEREIRA, D. F. B. Comparação da diferenciação genética populacional de *Plagioscion squamosissimus* (HAEKEL, 1840) E *P. auratus* (CASTELNAU, 1855) (Perciformes, Sciaenidae) através da análise do DNA mitocondrial e nuclear. **Dissertação de mestrado**. Santarém. PGRNA/UFOPA. 2011. 53 p.

PEREIRA, L. H. G., FORESTI, F. & OLIVEIRA, C. Genetic structure of the migratory catfish *Pseudoplatystoma corruscans* (Siluriformes: Pimelodidae) suggests homing behavior. ***Ecology of Freshwater Fish***. 18: 215-225, 2009.

POSADA, D.; CRANDALL, K. A. Modeltest: testing the model of DNA substitution. ***Bioinformatics***. 14(9): 817–818, 1998.

RIBEIRO, L. B. Análise citogenética das espécies do gênero *Hypophthalmus* (Siluriformes, Pimelodidae) da região do Lago Catalão, Amazonas, Brasil. **Dissertação de mestrado**. Manaus: GCBEV/INPA. 2009. 72 p.

RODRIGUES, F. C. Estimativa da variabilidade genética da piramutaba (*Brachyplatystoma vaillantii*) por meio de marcadores moleculares microssatélites e D-loop em quatro localidades da Amazônia: diferenças entre calha e tributários. **Dissertação de Mestrado**. Manaus: INPA. GCBEV. 2009. 96 p.

RODRIGUES, R.; SCHNEIDER, H.; SANTOS S.; VALLINOTO, M.; SAIN-PAUL; U.; SAMPAIO, I. Low levels of genetic diversity depicted from mitochondrial DNA sequences in a heavily exploited marine fish (*Cynoscion acoupa*, Sciaenidae) from the Northern coast of Brazil. ***Genetics and Molecular Biology***. 31(2): 487-492, 2008.

ROGERS, A. R. & HARPENDING, H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise differences. ***Mol. Biol. Evol.*** 9: 552-559, 1992.

RUFFINO, M. L. **Gestão do Uso dos Recursos Pesqueiros na Amazônia**. Manaus: Provárzea/IBAMA. 2005. 135 p.

SALZBURGER, W.; EWING, G. B.; VON HAESLER, A. The performance of phylogenetic algorithms in estimating haplotype genealogies with migration. ***Molecular Ecology***. 20:1952-1963, 2011.

SAMBROOK, J.; FRITSCH, E. F. & MANIATIS, T. **Molecular Cloning: A Laboratory Manual**. New York: Cold Springs Harbor Laboratory Press. 1989.

SANTOS G. M.; FERREIRA, E. J. G. & ZUANON J. A. S. **Peixes comerciais de Manaus**. Manaus: ProVárzea/IBAMA. 2006. 144p.

SANTOS, G. M.; JEGU, M.; MERONA, B. **Catálogo de peixes comerciais do baixo rio Tocantins**. Projeto Tucuruí. Manaus, ELETRONORTE/CNPq/INPA, 1984. 73p.

SANTOS, M. D. C. F.; RUFFINO, M. L.; FARIAS, I. P. High levels of genetic variability and panmixia of the tambaqui *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818) in the main channel of the Amazon River. ***J. Fish Biol.*** 71a: 33-44, 2007.

SCHNEIDER, S.; EXCOFFIER, L. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise distances when the mutation rates vary among sites: application to human mitochondrial DNA. ***Genetics***. 152: 1079-1089, 1999.

SEPAQ. **Estatística e desembarque pesqueiro do Estado do Pará/2008**. Belém: Secretaria de Estado de Pesca e Aquicultura. 2009. Disponível em: [www.sepaq.pa.gov.br](http://www.sepaq.pa.gov.br). Acesso em abr/2010.

SILVA-OLIVEIRA, G. C.; RÊGO, P. S.; SCHNEIDER, H.; SAMPAIO I.; VALLINOTO, M. Genetic characterisation of populations of the critically endangered Goliath grouper (*Epinephelus itajara*, Serranidae) from the Northern Brazilian coast through analyses of mtDNA. **Genetics and Molecular Biology**. 31( 4): 988-994, 2008.

SO, N.; VAN-HOUDT, J. K. J.; VOLCKAERT, F. A. M. Genetic diversity and population history of the migratory catfishes *Pangasianodon hypophthalmus* and *Pangasius bocourti* in the Cambodian Mekong River. **Fisheries Science**. 72: 469–476, 2006a.

SO, N.; MAES, G. E.; VOLCKAERT, F. A. M. High genetic diversity in cryptic populations of the migratory sutchi catfish *Pangasianodon hypophthalmus* in the Mekong River. **Heredity**. 96: 166–174, 2006b.

STEPIEN C. A.; KOCHER. T. Molecules and morphology in studies of fish evolution. *In*: KOOCHER, T. D. & STEPIEN, C. (eds). **Molecular Systematics of fishes**. USA: Academic press. 1997. p.1-11.

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

TAMURA, K.; NEI, M. Estimation of the number of the nucleotide substitutions in the control region of Mitochondrial DNA in human and chimpanzees. **Molecular biology and evolution** 10: 512-526, 1993.

TAMURA, K.; PETERSON, D.; PETERSON, N.; STECHER, G.; NEI, M.; KUMAR, S. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. **Molecular Biology and Evolution** 28: 2731-2739, 2011.

TEMPLETON, A. R. **Genética de populações e teoria microevolutiva**, Traduzido por Brito, R. A. Ribeirão Preto, SP. Sociedade Brasileira de Genética – SBG. 2011.

THEISEN, T. C.; BOWEN; B. W.; LANIER, W.; BALDWIN, D. High connectivity on a global scale in the pelagic wahoo, *Acanthocybium solandri* (tuna family Scombridae). **Molecular Ecology**. 17: 4233–4247, 2008.

TORRICO, J. P.; HUBERT, N.; DESMARAIS, E.; DUPONCHELLE, F.; RODRIGUEZ, J. N.; MONTOYA-BURGOS, J. I.; DAVILA, C. G.; CARVAJAL- UNMACK, P. J.; BARRIGA, J. P.; BATTINI, M. A.; HABIT, E. M.; JOHNSON, J. B. Phylogeography of the catfish *Hatcheria macraei* reveals a negligible role of drainage divides in structuring populations. **Molecular Ecology**. 21: 942–959, 2012.

VASCONCELLOS, A. V.; VIANNA, P.; PAIVA, P. C.; SCHAMA, R.; SOLÉ-CAVA, A. Genetic and morphometric differences between yellowtail snapper (*Ocyurus*



*chrysurus*, Lutjanidae) populations of the tropical West Atlantic. ***Genetics and Molecular Biology***. 31 (1): 308-316, 2008.

VIEIRA, E. Legislação e plano de manejo para a pesca de bagres na bacia amazônica. . *In*: FABRÉ, N. N. & BARTHEM, R. B. **O manejo da pesca dos grandes bagres migradores**. Manaus: Provarzea/IBAMA. 2005. p. 69-74.

WELCOMME, R. L. & BARTLEY, D. M. Current approaches to the enhancement of fisheries. ***Fisheries Management and Ecology***. 5: 351-382., 1998.

WILLIS S. C.; NUNES, M. S.; MONTAÑA, C. G.; FARIAS, I. P.; LOVEJOY N. R. Systematics, biogeography, and evolution of the Neotropical peacock basses *Cichla* (Perciformes: Cichlidae). ***Molecular Phylogenetics and Evolution***. 44: 291–307, 2007.

WRIGHT, S. 1978. **Evolution and the Genetics of Populations**. Vol. 3. University of Chicago Press. Chicago.