

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**PEIXES DE RIACHO DO BRASIL CENTRAL: BIOGEOGRAFIA, ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO**

Pedro De Podestà Uchôa de Aquino

Orientador: Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli

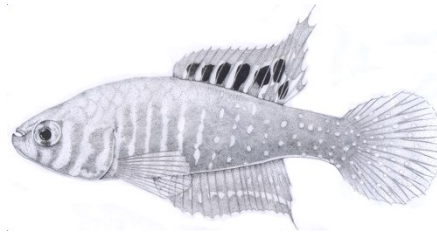
TESE DE DOUTORADO

Brasília – DF

2013

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

PEIXES DE RIACHO DO BRASIL CENTRAL: BIOGEOGRAFIA, ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO



Orientador: Dr. Guarino Rinaldo Colli

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Brasília – DF

2013

Dedico essa tese a meu avô José Uchôa de
Aquino, *in memoriam*, quem sempre
incentivou meus estudos.

AGRADECIMENTOS

São muitos a quem agradecer. Vários foram os incentivos, apoios, exemplos, companheirismos.

Agradeço à minha família (meus pais, avós, irmãos), pela companhia, suporte, exemplo, paciência e ensinamentos durante mais essa etapa da minha vida. Agradeço à Marina Palhares de Almeida (Pítica), por amorosamente sempre estar ao meu lado, apoiando, incentivando, inclusive nos momentos mais difíceis.

Agradeço ao prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli, pela orientação e oportunidade de realizar esse trabalho. Agradeço ao professor Dr. Pedro Peres-Neto e os membros do seu laboratório, na Université du Québec à Montréal (UQÀM), pela experiência e conhecimentos compartilhados durante o doutorado sanduíche. Ao professor Dr. Francisco Langeani e os membros do seu laboratório, na UNESP São José do Rio Preto, pelo auxílio na identificação do material biológico.

Aos amigos e colegas que auxiliaram nas coletas de campo: David Cho, Flávio Brandão, Henrique Arakawa, Tiago de Melo, Thiago Couto, Bárbara Brasil, Pedro Siracusa, Pedro Paulo, Gustavo Leite e Fábio Soares.

Aos amigos brasileiros, em especial Izaías Médice Fernandes e Diego Pereira Lindoso (Dieguito), pela amizade durante a estada no Canadá.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília pelo suporte. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES (Proc. nº BEX 9437/11-8) pela bolsa de estágio doutoral no exterior. E ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente (IBAMA), pelo fornecimento da licença de coleta.

A todos que contribuíram de alguma forma, muito obrigado!



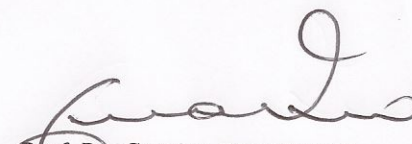
Tese de Doutorado

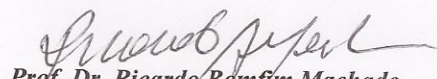
PEDRO DE PODESTÀ UCHÔA DE AQUINO

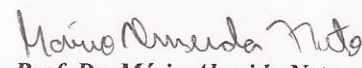
Título:


“Peixes de riachos do Brasil central: biogeografia, ecologia e conservação”.


Banca Examinadora:

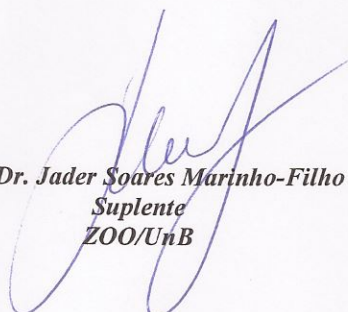

Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli
Presidente / Orientador
ZOO/UnB


Prof. Dr. Ricardo Bomfim Machado
Membro Titular
ZOO/UnB


Prof. Dr. Mário Almeida Neto
Membro Titular
UFG


Prof. Dr. Oscar Akio Shibatta
Membro Titular
UEL


Prof. Dr. Jansen Alfredo Sampaio Zuanon
Membro Titular
INPA


Prof. Dr. Jader Soares Marinho-Filho
Suplente
ZOO/UnB

Brasília, 09 de agosto de 2013.

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1	1
APRESENTAÇÃO	1
Peixes de riacho da região central do Brasil	2
Apresentação dos capítulos	4
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	5
CAPÍTULO 2 - Headwater captures and the phylogenetic structure of freshwater fish assemblages	8
RESUMO	8
ABSTRACT	9
INTRODUÇÃO	10
MATARIAL E MÉTODOS	12
Local de estudo e amostragem	12
Hipótese filogenética	13
Riqueza e métricas de diversidade filogenétic	14
RESULTADOS	15
DISCUSSÃO	16
Conclusão	20
TABELAS	22
FIGURAS	26
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28
ANEXOS	37
CAPÍTULO 3 - Estrutura filogenética em taxocenoses de peixes de riacho ao longo de gradientes ambientais	45
RESUMO	45
ABSTRACT	46
INTRODUÇÃO	46
MATARIAL E MÉTODOS	49
Local do estudo e coleta dos peixes	49
Variáveis ambientais	50
Hipótese filogenética	51

Análises estatísticas	52
RESULTADOS	54
DISCUSSÃO	57
TABELAS	63
FIGURAS	74
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	76
CAPÍTULO 4 - Áreas protegidas e conservação da ictiofauna em riachos do Brasil central	88
RESUMO	88
ABSTRACT	89
INTRODUÇÃO	89
MATERIAL E MÉTODOS	92
Desenho amostral	92
Espécies endêmicas	94
Hipótese filogenética	95
Índices de diversidade e análises estatísticas	96
RESULTADOS	96
DISCUSSÃO	97
TABELA	102
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	103
ANEXOS	113
CAPÍTULO 5	125
SÍNTESE	125
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	128

CAPÍTULO 1

APRESENTAÇÃO

Peixes constituem o grupo de vertebrados com maior número de espécies, aproximadamente 32.500 (Froese & Pauly, 2013). De acordo com Nelson (2006), para os ecossistemas límnicos (fração de menos de 0,01% da água do planeta) são encontradas 11.952 espécies de peixes. Estimativas apresentam um acréscimo nesses valores, principalmente com novos estudos em regiões diversas e pouco estudadas, como a Neotropical (Moyle & Cech, 2004; Langeani *et al.*, 2009). A fauna íctica de água doce da América do Sul possui uma grande diversidade e complexidade; no entanto, o conhecimento da ecologia, biologia, distribuição geográfica e sistemática desse grupo mostra-se ainda incompleto (Buckup *et al.*, 2007; Langeani *et al.*, 2009).

São reconhecidas por Reis *et al.* (2003) 4.475 espécies de peixes Neotropicais, e este número pode aumentar para cerca de 6.000 espécies, considerando estimativas de trabalhos ainda em andamento. Sabino & Prado (2005) estimam 3.416 espécies de peixes para o Brasil e Buckup *et al.* (2007) catalogaram 2.587 espécies restritamente para os ambientes límnicos brasileiros. O Brasil apresenta a maior riqueza de espécies de peixes de água doce do mundo e a Bacia Amazônica aparece como a maior contribuinte dessa diversidade (Menezes, 1996). A grande dimensão dessa bacia (7,05 milhões km²) e sua grande heterogeneidade ambiental são fatores que viabilizam e garantem uma alta diversidade biológica.

A composição das comunidades biológicas é fruto da interação de fatores bióticos e abióticos que, ao longo da história evolutiva, originam os mais diversos padrões de distribuição de espécies (Ricklefs, 1987; Menge & Olson, 1990). Estudos em regiões que preservam características naturais e que sofreram pouca interferência humana são

importantes referências para políticas públicas conservacionistas em áreas degradadas (Brooks *et al.*, 2006). A composição da comunidade e o entendimento dos padrões de distribuição das espécies de peixes mostram-se bastante úteis na avaliação da integridade dos ecossistemas aquáticos (Karr, 1981). Compreender como as comunidades biológicas se estruturam no ambiente natural viabiliza ações de gestão e manejo que minimizam a degradação desses ecossistemas (Schlosser, 1990; Olden *et al.*, 2010).

A integridade dos cursos d'água de bacias hidrográficas brasileiras tem sido fortemente afetada pela crescente ação antrópica. Entre os principais fatores que prejudicam a conservação da biodiversidade em águas continentais brasileiras, destacam-se os barramentos de rios, a percolação de pesticidas e fertilizantes utilizados em plantações, as drenagens de lagos, a retirada da vegetação ripária e de interflúvio, a emissão de efluentes, a pesca predatória e a introdução de espécies exóticas (Agostinho *et al.*, 2005). Com o acelerado crescimento urbano no Distrito Federal, grandes parcelas de Cerrado vêm sendo perdidas (UNESCO, 2001) e, com isso, muito de sua diversidade está desaparecendo antes mesmo de ser mensurada. A região central do Brasil abrange as nascentes das principais regiões hidrográficas, o que a coloca em posição peculiar quanto a padrões biogeográficos. Aliado a isso, a documentação de padrões ecológicos e de diversidade em regiões preservadas (Unidades de Conservação, principalmente de Proteção Integral) podem ser utilizados como referência em futuros estudos de biomonitoramento e recuperação de áreas degradadas.

Peixes de riacho da região central do Brasil

Existem poucos estudos sistematizados envolvendo taxocenoses ícticas em riachos de cabeceira na região Centro-Oeste. Entre esses estudos, Benedito-Cecilio *et al.* (2004) inventariaram a ictiofauna do Parque Nacional das Emas e identificaram 22 espécies de

peixes para os córregos pertencentes às bacias do Tocantins e Alto Rio Paraná. Nesse estudo, a maior diversidade de espécies de peixes foi encontrada no Rio Araguaia, bacia do Tocantins. Claro-García & Shibatta (2013) identificaram 69 espécies de peixes para as bacias do Rio das Almas e Maranhão, bacia do Alto Tocantins, estado de Goiás. Esses autores evidenciam a necessidade de estudos nessa região frente ao crescente desmatamento e o grande número de espécies ainda não descritas para ciência. Araújo & Tejerina-Garro (2007) e Fialho *et al.* (2007) também realizaram estudos ictiofaunísticos nessa bacia, no estado de Goiás, e identificaram 35 e 59 espécies, respectivamente. Esses autores demonstram que as características do ambiente determinam a distribuição das espécies e, ainda, evidenciam processos antrópicos contribuindo com esse padrão de distribuição.

No Distrito Federal, avaliando a estrutura da comunidade de peixes do Ribeirão Santana, Viana (1989) identificou 40 espécies e verificou que com o aumento da complexidade do ambiente, ao longo do gradiente ambiental (da cabeceira para a foz), maior foi a diversidade de peixes. Em pesquisa realizada nos córregos da Estação Ecológica de Águas Emendadas, também no Distrito Federal, Ribeiro *et al.* (2008) identificaram 41 espécies de peixes para a unidade hidrográfica do Rio Paraná. Esses pesquisadores ressaltam, ainda, a importância biogeográfica desses mananciais hídricos e apontam o forte endemismo encontrado na região. Couto & Aquino (2011), caracterizaram a distribuição espacial e sazonal de taxocenoses de peixes na APA Gama Cabeça de Veado, cabeceiras da bacia do Alto Paraná no Distrito Federal, e identificaram forte influência do gradiente longitudinal e fraca influência da sazonalidade na distribuição das espécies. Esses autores observaram a presença da espécie exótica *Poecilia reticulata* relacionada à localidades com influência antrópica e baixa qualidade ambiental.

Para os riachos do Parque Nacional de Brasília foram identificadas 28 espécies de peixes (Aquino *et al.*, 2009). Aquino (2008), estudando a distribuição dessas taxocenoses, constatou maior influência das variáveis espaciais do ambiente sobre a distribuição da comunidade íctica em detrimento das variáveis temporais. Schneider *et al.* (2011), em estudo na sub-bacia do Bananal, também inserida no Parque Nacional de Brasília, verificou a forte dependência das espécies de peixes por alimentos de origem alóctone, evidenciando a necessidade de preservação das matas ripárias para manutenção de populações ícticas. Não foram encontrados estudos com enfoque biogeográfico para ictiofauna na região Central do Brasil.

Apresentação dos capítulos

Em função do escasso conhecimento ecológico de peixes de riacho, bem como, a carência de pesquisas com enfoque biogeográfico e conservacionista para a ictiofauna entre o divisor de águas das bacias do Tocantins-Araguaia, Alto Paraná e São Francisco; região central do Brasil; a presente tese buscou abordar esses temas. Os capítulos que se seguem estão estruturados aos moldes de manuscritos científicos; i.e., apresentam subdivisões que coincidem com o necessário à sua submissão. O Capítulo 2 analisa o efeito das capturas de cabeceiras entre os divisores de águas de bacias do Brasil central (i.e., Alto Tocantins, Alto Paraná e São Francisco) sobre a estrutura filogenética das taxocenoses de peixes de riacho. Esse capítulo foi traduzido para o inglês e submetido à revista *Journal of Biogeography*. O Capítulo 3 avalia como os processos de dispersão, especialização de habitat e interação de espécies, variam no espaço e no tempo ecológico para gerar os padrões de distribuição das espécies de peixes. Por fim, o Capítulo 4 avalia o efeito de áreas protegidas sobre a diversidade (riqueza e diversidade filogenética), presença de espécies endêmicas e ausência de espécies exóticas em riachos do Brasil central.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz & L. C. Gomes. 2005. Conservação da biodiversidade em águas continentais do Brasil. *Megadiversidade*, 1(1): 70-78.
- Aquino, P. D. P. U. d. 2008. Distribuição da taxocenose íctica em córregos de cabeceira da bacia do Alto Rio Paraná, DF. Unpublished MSc. Dissertation, Universidade de Brasília, Brasília. 50p.
- Aquino, P. P. U., M. Schneider, M. J. Martins-Silva, C. P. Fonseca, H. B. Arakawa & D. R. Cavalcanti. 2009. Ictiofauna dos córregos do Parque Nacional de Brasília, bacia do Alto Rio Paraná, Distrito Federal, Brasil Central. *Biota Neotropica*, 9(1): 217-230.
- Araújo, N. B. & F. L. Tejerina-Garro. 2007. Composição e diversidade da ictiofauna em riachos do Cerrado, bacia do ribeirão Ouvidor, alto rio Paraná, Goiás, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(4): 981-990.
- Benedito-Cecilio, E., C. V. Minte-Vera, C. H. Zawadzki, C. S. Pavanelli, R. F. H. G. & M. F. Gimenes. 2004. Ichthyofauna from the Emas National Park region: composition and structure. *Brazilian Journal of Biology*, 64(3A): 371-382.
- Brooks, T. M., R. A. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, J. Gerlach, M. Hoffmann, J. F. Lamoreux, C. G. Mittermeier, J. D. Pilgrim & A. S. L. Rodrigues. 2006. Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313(5783): 58-61.
- Buckup, P. A., N. A. Menezes & M. S. Ghazzi. 2007. Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil. Rio de Janeiro, Museu Nacional do Rio de Janeiro, 195p.
- Claro-García, A. & O. A. Shibatta. 2013. The fish fauna of streams from the upper rio Tocantins basin, Goiás State, Brazil. *Check List*, 9(1): 28-33.
- Couto, T. B. A. & P. P. U. Aquino. 2011. Fish assemblage and streams integrity of the APA Gama and Cabeça de Veado, Distrito Federal, Central Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 9(2): 445-454.

- Fialho, A. P., L. G. Oliveira, F. L. Tejerina-Garro & L. C. Gomes. 2007. Fish assemblages structure in tributaries of the Meia Ponte River, Goiás, Brasil. *Neotropical Ichthyology*, 5(1): 53-60.
- Karr, J. R. 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries*, 6(6): 21-27.
- Langeani, F., P. A. Buckup, L. R. Malabarba, L. H. R. Py-Daniel, C. A. S. Lucena, R. S. Rosa, J. A. S. Zuanon, Z. M. S. Lucena, M. R. Britto, O. T. Oyakawa & G. Gomes-Filho. 2009. Peixes de água doce. Pp. 211-230. In: Rocha, R. M. and W. A. Boeger (Eds.). *Estado da arte e perspectivas para a zoologia no Brasil*. Curitiba, UFPR, 296p.
- Menezes, N. 1996. Methods for assessing freshwater fish diversity. Pp. In: Bicudo, C. E. M. and N. A. Meneses (Eds.). *Biodiversity in Brazil: a first approach*. São Paulo, CNPq, 326p.
- Menge, B. A. & A. M. Olson. 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(2): 52-57.
- Moyle, P. B. & J. J. Cech. 2004. *Fishes: an introduction of ichthyology*. San Francisco, Pearson Benjamin Cummings, 726p.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the world*. John Wiley & Sons, Inc, 601p.
- Olden, J. D., M. J. Kennard, F. Leprieur, P. A. Tedesco, K. O. Winemiller & E. Garcia-Berthou. 2010. Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. *Diversity and Distributions*, 16(3): 496-513.
- Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. 2003. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre, EDIPUCRS, 729p.
- Ribeiro, M. C. L. B., V. S. J. Perdigão, J. W. C. Rosa, J. W. C. Rosa & M. V. Santos. 2008. A singularidade do fenômeno de Águas Emendadas: uma explicação biogeográfica. Pp. In: Fonseca, F. O. (Eds.). *Águas Emendadas*. Brasília, Seduma, 294-310p.

- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235(4785): 167-171.
- Sabino, J. & P. I. Prado. 2005. Vertebrados. Pp. In: Lewinsohn, T. M. (Eds.). Avaliação do Estado de conhecimento da biodiversidade brasileira. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 55-146p.
- Schlosser, I. J. 1990. Environmental variation, life-history attributes, and community structure in stream fishes: implications for environmental management and assessment. *Environmental Management*, 14(5): 621-628.
- Schneider, M., P. P. U. Aquino, M. J. Martins-Silva & C. P. Fonseca. 2011. Trophic structure of Bananal stream subbasin fish community in the Brasília National Park, Brazilian Savanna (Cerrado) Bioma, DF. *Neotropical Ichthyology*, 9(3): 579-592.
- Viana, J. P. 1989. Estrutura da comunidade dos peixes do Ribeirão Sant`ana (Brasília - DF) ao longo de gradientes ambientais. Unpublished MSc. Dissertation, Universidade de Brasília, Brasília. 115p.

CAPÍTULO 2

Capturas de cabeceira e estrutura filogenética em taxocenoses de peixes de riacho

RESUMO

A diversidade de peixes na região Neotropical é fruto de processos históricos e ecológicos intrinsecamente relacionados à evolução geomorfológica dessa região. Eventos de captura de cabeceira apresentam-se como importantes processos biogeográficos transpondo e isolando populações de peixes entre bacias hidrográficas. O presente trabalho investiga o efeito dessas capturas sobre a diversidade filogenética de peixes de riacho entre o divisor de águas de bacias nas terras altas do Escudo Brasileiro. Foi quantificada a diversidade filogenética de cada bacia, bem como, a diversidade beta filogenética entre as bacias a partir das relações filogenéticas de 69 espécies nativas de peixes. A bacia do Alto Paraná apresentou diversidade filogenética maior do que o esperado ao acaso, evidenciando uma composição de espécies distantes filogeneticamente na composição da ictiofauna. O compartilhamento de espécies e os valores de diversidade beta filogenética não diferiram do esperado ao acaso, evidenciando eventos recentes de trocas de espécies entre as bacias. Ao se combinar os valores de diversidade filogenética com a diversidade beta filogenética, sugere-se que as bacias do Alto Tocantins e São Francisco possuem comunidades com espécies/linhagens oriundas do Alto Paraná. O trecho estudado da bacia do Alto Paraná mostra-se mais antigo, com evidências de ser capturado pelas bacias vizinhas.

Palavras-chave: bacias hidrográficas, Brasil central, dispersão, diversidade filogenética, processos biogeográficos, substituição filogenética, vicariância.

ABSTRACT

Title Headwater captures and the phylogenetic structure of freshwater fish assemblages

Aim The astonishing diversity of Neotropical fishes results from historical and ecological processes intrinsically related to the geomorphological evolution of this region. Headwater captures are important biogeographic processes that promote dispersal or isolation of fish populations between watersheds. We investigate the effects of headwater captures on the phylogenetic structure of stream fish assemblages among watersheds in the Brazilian Shield highlands.

Location Headwaters of Tocantins, Paraná and São Francisco watersheds, Brazilian Shield, Neotropical region.

Methods From the phylogenetic relationships of 69 native fish species, we quantified the phylogenetic diversity of each basin, as well as species richness and the phylogenetic beta diversity between basins.

Results The Upper Paraná basin showed higher richness and greater phylogenetic diversity than expected by chance, indicating phylogenetically distant species composition. The number of shared species and phylogenetic beta diversity values not differing from expected by chance indicate recent exchange of species between the basins.

Main conclusions Our results suggest that the fish assemblage of the Upper Paraná basin is older and many species colonized recently the neighbouring Upper Tocantins and São Francisco basins via headwater captures.

Keywords Biogeographic processes; central Brazil; dispersal; phylogenetic diversity; phylogenetic turnover; stream fish; vicariance; watershed.

INTRODUÇÃO

A região Neotropical abriga uma rica fauna de peixes de água doce, com cerca de 4.400 espécies descritas (Froese & Pauly, 2013), representando mais de 10% dos peixes do mundo. A diversificação desse grande número de espécies é resultado de uma antiga e complexa história geomorfológica e recentes processos ecológicos (Albert & Carvalho, 2011; Ribeiro *et al.*, 2011). Os padrões de distribuição das espécies de peixes em águas doces Neotropicais antecedem a separação da América do Sul e África (Lundberg, 1998; Lundberg *et al.*, 1998; López-Fernández & Albert, 2011), quando a conformação geral das principais drenagens na região central do Escudo Brasileiro foram estabelecidas (Cox, 1989). A maior parte da diversificação da ictiofauna Neotropical ocorreu durante o Cretáceo Superior e o Cenozóico; alguns clados superiores surgiram durante o Cretáceo, enquanto clados modernos (e.g., gêneros) no Paleogeno, possuindo praticamente uma ictiofauna moderna no Mioceno (Lundberg *et al.*, 1998).

De acordo com Lima & Ribeiro (2011) é possível identificar duas grandes áreas na América do Sul cisandina caracterizadas pela forte relação biogeográfica e ecológica: um região caracterizada pelas terras baixas, limitada até 250 m de altitude, e outra por terras altas ou Escudos Cristalinos, região acima de 250 m de altitude. Apesar da distribuição e composição da fauna de águas continentais normalmente coincidirem com os limites das bacias hidrográficas (Abell *et al.*, 2008; Albert *et al.*, 2011), regiões limítrofes entre bacias adjacentes podem compartilhar grupos de espécies de peixes (Burrige *et al.*, 2006; Ribeiro *et al.*, 2006; Craw *et al.*, 2007). Além disso, para alguns grupos de peixes, é possível identificar maior relação evolutiva entre espécies de bacias vizinhas do que entre espécies de uma mesma bacia (Costa, 2001, 2010). A atual região central desse Escudo, caracterizada por terras altas (*ca.* 1.200 m de altitude), compreende regiões planálticas intercaladas por grandes depressões moldada por sucessivas fases erosivas durante o

Cenozóico (Brasil & Alvarenga, 1989). Os movimentos epirogenéticos iniciados no Aptiano definiram a configuração geral das bacias hidrográficas dessa região (Pinto, 1993); que contêm as cabeceiras de importantes rios brasileiros: Tocantins-Araguaia, Paraná e São Francisco. Rios e riachos no Escudo Brasileiro são caracterizados por águas pobres em nutrientes, ácidas, com altas concentrações de oxigênio e de baixa condutividade elétrica (Padovesi-Fonseca, 2005; Crampton, 2011). Esses cursos d'água nascem nas encostas das chapadas e ao longo de seu percurso é comum a formação de corredeiras e cachoeiras. As variações hidrogeológicas ao longo desses cursos formam uma variedade de ambientes e isolamentos os quais influenciam a distribuição da biota aquática (Crampton, 2011).

A história geológica das drenagens é um importante fator afetando a evolução e os padrões de diversidade em ecossistemas límnicos (Hocutt, 1979). O evento geodispersor das capturas de cabeceiras mostra-se como um importante processo gerador dos padrões de distribuição de espécies de peixes no Brasil Central (Albert & Carvalho, 2011; Backup, 2011; Lima & Ribeiro, 2011). As capturas de cabeceiras, por desviar o curso d'água de uma bacia hidrográfica para outra adjacente, são eventos biogeográficos que promovem a expansão da distribuição e conseguinte isolamento de populações de espécies aquáticas (Bishop, 1995; Burridge *et al.*, 2006; Albert & Reis, 2011). Dessa forma, os eventos de captura de cabeceiras podem promover o incremento de espécies na bacia capturante (Pearson, 1937). Normalmente, o trecho capturado possui uma composição faunística distinta dos trechos a jusante (Ribeiro *et al.*, 2006), aumentando, assim, tanto a riqueza de espécies quanto a diversidade filogenética (PD) da bacia capturante (Pavoine & Bonsall, 2011). Duração, frequência e direção das capturas afetam as trocas de espécies entre as bacias (Bishop, 1995; Burridge *et al.*, 2006; Albert & Reis, 2011). Por exemplo, recentes e frequentes eventos de capturas de cabeceira aumentam a similaridade entre as bacias (Pearson, 1937; Albert & Reis, 2011). A partir de análises geomorfológicas (Oliveira,

2010) e evidências biológicas, como a distribuição de espécies de peixes, podem ser utilizados como pistas para reconhecer a ocorrência desses eventos biogeográficos (Ribeiro *et al.*, 2006; Schönhuth *et al.*, 2011). Além disso, a conectividade e a direção do evento de captura de cabeceira podem ser acessados pela relação filogenética das espécies distribuídas entre as regiões hidrográficas (Graham & Fine, 2008).

A bacia do Tocantins-Araguaia apresenta uma menor linha de base quando comparada às bacias adjacentes (i.e., Alto Paraná e São Francisco). A fossa ativa no médio Tocantins-Araguaia, que segue o lineamento Trans-Brasiliano, gera um gradiente estrutural decrescente (Saadi, 1993) que resulta em uma tendência das bacias adjacentes serem capturadas pela bacia do Tocantins-Araguaia. No presente capítulo nos comparamos a composição de espécies das bacias do Paraná, São Francisco e Tocantins-Araguaia na região central do Brasil, considerando a ocorrência dos eventos de captura de cabeceiras, e testamos a hipótese que as taxocenoses ícticas das bacias capturantes possuem maiores riquezas de espécie e diversidade filogenética do que as bacias adjacentes capturadas. Nós também testamos a hipótese de que as trocas faunísticas entre essas bacias são frequentes. Em função do menor nível de base da bacia do Tocantins-Araguaia, temos como predição que a riqueza de espécies e a diversidade filogenética de suas taxocenoses de peixes serão maiores do que das bacias adjacentes, Alto Paraná e São Francisco. Finalmente, temos como predição que a diversidade beta filogenética não irá diferir do esperado ao acaso.

MATERIAL E MÉTODOS

Local de estudo e amostragem

O estudo foi realizado em córregos de cabeceira entre o divisor de águas das bacias do Alto Tocantins, Alto Paraná e São Francisco (*sensu* Abell *et al.*, 2008) no centro do Brasil, Distrito Federal e estado de Goiás (Figura 1 e Tabela 1). A região é caracterizada

por apresentar um relevo bastante acidentado com altitudes variando entre 710 e 1.340 m. Nós selecionamos 12 trechos em cada uma das bacias (totalizando 36 trechos), maximizando a similaridade das características ambientais dos trechos entre as bacias. As coletas dos peixes foram realizadas em setembro e outubro de 2010 e abril e maio de 2011. Durante o período diurno, ao longo de um trecho padronizado de 30 m, os peixes foram capturados com a utilização de peneiras (30 cm de raio e 2 mm malha) e redes de arrasto (3 × 1 m e malha 2 mm) até não ser encontrado mais nenhum indivíduo. Os trechos foram percorridos de jusante a montante (contra o fluxo da água), para evitar o levantamento de suspensão que poderia espantar os peixes. Em trechos que apresentaram maiores profundidades, foram utilizadas redes de emalhar (10 × 1,5 m e 2 cm entre nós) que permaneceram montadas enquanto as demais equipamentos de coleta foram utilizados. Os exemplares foram fixados em formol 10%, conservados em etanol 70% (Uieda & Castro, 1999) e, posteriormente, depositados na Coleção Ictiológica da Universidade de Brasília (CIUnB) e na Coleção de Peixes do Departamento de Zoologia e Botânica da Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto (DZSJRP).

Hipótese filogenética

As relações filogenéticas das 69 espécies nativas encontradas entre o divisor de águas das bacias do Alto Tocantins, Alto Paraná e São Francisco (Figura 2) foram inferidas a partir de hipóteses filogenéticas disponíveis na literatura. A filogenia para Clupeocephala seguiu Nakatani *et al.* (2011); para Characiformes, Mirande (2010); para Siluriformes, Pinna (1998) e Sullivan *et al.* (2006); para Characidae, Mirande (2010); para Loricariidae, Lehman (2006), Pereira (2008), Chiachio *et al.* (2008), Cramer *et al.* (2011) e Martins (2012); para Heptapteridae, Bockmann (1998) e para Poeciliidae, Hrbek *et al.* (2007). Espécies para as quais não havia hipóteses filogenéticas foram incluídas em politomias

com suas congêneres. Nós consideramos os comprimentos dos ramos como o tempo evolutivo acumulado por cada clado (Pavoine *et al.*, 2005; Proches *et al.*, 2006), a partir da datação dos nós proposta por Nakatani *et al.* (2011): Clupeocephala (293 Ma), Characiphysi (226 Ma), o grupo Characoidei e Siluriformes (216 Ma), Gymnotiformes (189 Ma), Characoidei (192 Ma) e Siluriformes (180 Ma). Para Eutelesostei, seguimos a proposta de Matschiner *et al.* (2011) (i.e., 104 Ma). Nós calculamos os comprimentos de ramos dividindo equitativamente o tempo evolutivo entre os nós calibrados e os terminais da árvore filogenética (Webb, 2000). O arquivo NEXUS utilizado encontra-se no Anexo 1.

Riqueza e métricas de diversidade filogenética

Para comparar a riqueza de espécies entre as bacias, controlando para o mesmo esforço amostral (i.e., abundância), nós utilizamos curvas de rarefação com 999 randomizações sem reposição, e, em seguida, realizamos testes Z (sensu Gotelli & Colwell, 2001). Buscando quantificar a história evolutiva, calculamos a diversidade filogenética (PD) somando-se os comprimentos dos ramos, da raiz ao ramo terminal da árvore filogenética, de todas as espécies presentes em cada localidade (Faith, 1992). Para verificar a significância da relação filogenética entre as espécies em cada localidade, foram gerados modelos nulos (999 aleatorizações), a partir da filogenia com as espécies das três bacias, embaralhando as espécies entre os terminais da filogenia (algoritmo `taxa.labels` do pacote `picante`; Kembel *et al.*, 2010). Considerando a lista total das espécies, assume-se que todas as espécies possuem chances iguais de colonização em cada bacia. Valor padronizado de PD maior que 1,96 indica taxocenose mais diversa do que o esperado ao acaso, já valor menor que -1,96 indica taxocenose menos diversa do que o esperado ao acaso (Cavender-Bares *et al.*, 2004).

Para comparar a PD entre as bacias, controlando para a mesma riqueza (Nipperess & Matsen, 2013), nós utilizamos curvas de rarefação com 999 randomizações sem reposição, e, em seguida, realizamos testes Z (sensu Gotelli & Colwell, 2001). Para quantificar a diversidade beta filogenética entre as bacias foi utilizado o índice PhyloSor (Bryant *et al.*, 2008). Esse índice quantifica a fração de comprimentos de ramos (i.e., PD) compartilhados entre localidades. Foram gerados modelos nulos (999 aleatorizações), embaralhando as espécies entre os terminais da filogenia mantendo constante a riqueza de espécies e a substituição de espécies entre as bacias (algoritmo `taxa.labels` do pacote `picante`; Kembel *et al.*, 2010). Valor padronizado de diversidade beta filogenética maior que 1,96 indica maior substituição filogenética entre as bacias do que o esperado ao acaso; já valor menor que -1,96 indica menor substituições do que o esperado ao acaso.

RESULTADOS

Nos identificamos 69 espécies de peixes nativas pertencentes a seis ordens, 17 família e 43 gêneros: 37 espécies na bacia do Alto Paraná, 31 na do São Francisco e 29 na do Alto Tocantins (Anexo 2). As ordens com o maior número de espécies foram a Characiformes (36 espécies) e Siluriformes (27 espécies). Todas as ordens ocorreram na bacia do São Francisco, cinco no Alto Paraná e três no Alto Tocantins. As famílias com o maior número de espécies foram a Characidae (25 espécies) e Loricariidae (12 espécies). Seis família ocorreram nas três bacias e nenhuma foi exclusiva da bacia do Alto Tocantins. Sete espécies ocorreram nas três bacias (Anexo 2). As bacias do Alto Paraná e a do São Francisco compartilharam 15 espécies. A bacia do Alto Tocantins compartilhou 10 espécies com a bacia do Alto Paraná, incluindo a espécie de distribuição restrita *Hasemania crenuchoides*, e 10 espécies com a bacia do São Francisco. Três espécies de distribuição restrita (*Oligosarcus planaltinae*, *Hyphessobrycon balbus* e *Phenacorhamdia*

unifasciata) ocorreram exclusivamente no Alto Paraná e uma (*Hyphessobrycon coelestinus*) no Alto Tocantins (Anexo 2).

As análises de rarefação indicaram que a bacia do Alto Paraná é significativamente mais rica que as bacias do Alto Tocantins e São Francisco, e a bacia do São Francisco é significativamente mais rica que a bacia do Alto Tocantins (Tabela 2). A bacia do Alto Paraná apresentou o maior valor de PD sendo este maior do que o esperado ao acaso ($Z_{PD} = 1,97$; $p < 0,05$), i.e., essa taxocenose é composta por espécies que acumulam maior história evolutiva. As bacias do Alto Tocantins e São Francisco apresentaram valores de PD padronizados negativos (Tabela 2) e esses valores não diferiram do esperado ao acaso. Para o mesmo número de espécies, a bacia do Alto Paraná apresentou significativamente maior valor de PD que as bacias do Alto Tocantins e São Francisco, no entanto, não houve diferença significativa entre os valores de PD para as bacias do Alto Tocantins e São Francisco (Tabela 2). A diversidade filogenética entre as três bacias não diferiram do esperado ao acaso (Alto Tocantins \times Alto Paraná = 0,68, $p = 0,67$; Alto Tocantins \times São Francisco = 0,67, $p = 0,38$; Alto Paraná \times São Francisco = 0,71, $p = 0,36$).

DISCUSSÃO

Os eventos de captura de cabeceira são importantes processos geradores de diversidade uma vez que promovem, em um primeiro momento, a expansão de distribuição de grupos de espécies e, em seguida, a separação de populações (Bishop, 1995). Em função dos menores níveis de base esperava-se que a bacia do Alto Tocantins (bacia capturante) estivesse recebendo linhagens oriundas das bacias adjacentes e com isso apresentasse composição de espécies mais distantes filogeneticamente. Entretanto, ao contrário do esperado, a bacia que apresentou maior riqueza de espécies e diversidade filogenética foi a do Alto Paraná. Localidades que apresentam recentes eventos de diversificação (Proches *et*

al., 2006), ou áreas recentemente colonizadas que não tiveram tempo para especiação (Wiens & Donoghue, 2004; Davies *et al.*, 2007; Pavoine & Bonsall, 2011), apresentam composição de espécies significativamente mais próximas filogeneticamente. Por outro lado, localidades mais antigas estão sujeitas a maior quantidade de eventos de especiação e extinção, resultando em taxocenoses compostas por espécies mais distantes filogeneticamente (Webb *et al.*, 2002). Os eventos de captura de cabeceira ocorrendo em direção à bacia do Alto Tocantins, juntamente com os nossos resultados, sugerem que essa bacia foi recentemente colonizada; e a ictiofauna da bacia do Alto Paraná apresenta um maior tempo de diversificação quando comparado às bacias adjacentes.

A combinação de métricas de diversidade filogenética e diversidade de espécies pode ser utilizada para revelar a ação de processos históricos sob a estruturação de comunidades (Pavoine & Bonsall, 2011). Regiões com altos valores de riqueza de espécies e endemismos contrastado com baixos valores de PD indicam a ocorrência de recentes eventos de radiação adaptativa (Slingsby & Verboom, 2006). Por outro lado, regiões com altos valores de riqueza de espécies e PD estiveram sujeitas a um maior tempo de diversificação (Wiens & Donoghue, 2004). Apesar dos altos valores de riqueza de espécies e endemismo regional na bacia do Tocantins-Araguaia como um todo (Abell *et al.*, 2008; Albert *et al.*, 2011), os baixos valores de riqueza e PD observados nas cabeceiras do Alto Tocantins sugerem a ocorrência de recentes eventos de colonização e pouco tempo para diversificação. Os baixos valores de PD e intermediário valor de riqueza de espécies observados na bacia do São Francisco sugerem a combinação de recentes eventos de colonização e radiação adaptativa. Regiões próximas aos divisores de águas são geomorfologicamente instáveis, susceptíveis a frequentes denudações erosivas (Ribeiro *et al.*, 2006). No presente estudo, os índices de diversidade observados indicam a ocorrência recente desses eventos geomorfológicos.

Evidências geológicas (Cox, 1989; Potter, 1997) e biológicas (Ribeiro *et al.*, 2006; Menezes *et al.*, 2008) suportam a antiguidade da bacia do Alto Paraná. A conformação geral da bacia do Paraná foi estabelecida no Cretáceo (Potter, 1997) e alguns clados de peixes continentais se diversificaram na antiga bacia do Alto Paraná. Menezes *et al.* (2008) sugerem que a diversificação inicial de Glandulocaudinae tenha ocorrido na paleo bacia do Alto Paraná e a atual diversidade do grupo está associada aos eventos ocorridos ao longo do divisor de águas dessa bacia. Hipótese filogenéticas também sugerem que espécies ancestrais de Diapomini (Weitzman & Menezes, 1998) e do grupo *Piabina-Creagrutus* (Ribeiro *et al.*, 2006) são oriundos da antiga bacia do Paraná. Eventos tectônicos associados com a margem divergente das terras altas do Escudo Brasileiro afetaram os padrões de distribuição dessas linhagens (Weitzman & Menezes, 1998; Ribeiro *et al.*, 2006; Menezes *et al.*, 2008).

A presença de espécies com diferentes amplitudes de distribuição (Mi *et al.*, 2012) e (Faith *et al.*, 2004; Rosauer *et al.*, 2009) espécies endêmicas contribuem para os altos valores de PD em comunidades biológicas. As cabeceiras na região central do Brasil apresentam altos endemismos (Abell *et al.*, 2008; Albert *et al.*, 2011) e, na escala do presente estudo, os endemismos podem ser representados pelas espécies de distribuição restrita (Aquino & Couto, 2010; Nogueira *et al.*, 2010). Três espécies de distribuição restrita ocorreram exclusivamente na bacia do Alto Paraná (*Oligosarcus planaltinae*, *Hyphessobrycon balbus* e *Phenacorhamdia unifasciata*), uma exclusivamente na bacia do Alto Tocantins (*Hy. coelestinus*) e uma foi compartilhada por essas duas bacias (*Hasemania crenuchoides*). A presença de espécies de distribuição restrita pertencendo a duas linhagens evolutivas (i.e., Characiformes e Siluriformes) pode também ter contribuído para os altos valores de PD observados na bacia do Alto Paraná.

Valores não aleatórios de diversidade beta filogenética são encontrados entre localidades que apresentam diferenças quanto aos atributos ecológicos (Bryant *et al.*, 2008; Pommier *et al.*, 2012) ou entre localidades que apresentam barreiras à dispersão, como grandes distâncias geográficas e cadeias de montanhas (Graham *et al.*, 2009; Morlon *et al.*, 2011; Pommier *et al.*, 2012). Por outro lado, valores aleatórios de diversidade beta filogenética ocorrem quando há frequentes eventos de dispersão entre as localidades (Fine & Kembel, 2011). As capturas de cabeceira são processos geomorfológicos que, num primeiro momento, promovem a troca de fauna previamente isolada e, em seguida, a formação de barreiras à dispersão, contribuindo para a expansão de distribuição e especiação de muitos grupos de espécie no ambiente límico (Burrige *et al.*, 2006; Menezes *et al.*, 2008). Por exemplo, a similaridade entre as taxocenoses de peixes das bacias do Amazonas e do Prata é resultado, em parte, das trocas ocorridas entre suas cabeceiras (Pearson, 1937). Duração, frequência e direção das capturas de cabeceiras podem explicar os padrões de distribuição das espécies de peixes entre bacias vizinhas (Bishop, 1995; Burrige *et al.*, 2006; Albert & Reis, 2011). Além do grande número de espécies sendo compartilhadas, os valores de diversidade beta filogenética não diferindo do esperado ao acaso, sugerem frequentes e recentes eventos de dispersão entre as três bacias estudadas. Por exemplo, as nascentes da Vereda Grande, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, vertem para as bacias do Paraná e Tocantins. Ribeiro *et al.* (2008) sugerem que, em um passado não muito distante, um maior volume d'água na Vereda Grande permitiu o fluxo de peixes entre essas duas bacias.

As diferentes formas de intercâmbio de fauna viabilizado pela combinação de eventos recentes e pretéritos de captura de cabeceira viabilizam as diferentes padrões de distribuição de espécies encontradas na região Neotropical (Albert & Reis, 2011). Quanto maior a conexão entre as bacias adjacentes durante a captura de cabeceira maior a

similaridade faunística haverá entre essas bacias. Já conexões breves viabilizará o enriquecimento de espécies apenas para uma das bacias (i.e., troca assimétrica de espécies). As bacias do Alto Paraná, do Alto São Francisco e do Alto Tocantins-Araguaia possuem algumas espécies endêmicas de Rivulidae, sendo resultado de eventos vicariantes (Costa, 2010). As análises de dispersão-vicariância conduzidas por Costa (2010) sugerem uma distribuição ancestral para alguns gêneros de rivulídeos no Platô Central Brasileiro, e subsequente dispersão para a região do Médio Tocantins. Isso é esperado uma vez que a erosão em relação às bacias adjacentes ocorrem em direção à fossa tectônica ativa na bacia do Tocantins-Araguaia (Saadi, 1993). Os altos endemismos encontrados nessas bacia (Abell *et al.*, 2008; Bertaco & Carvalho, 2010; Albert *et al.*, 2011; Bertaco *et al.*, 2011) podem, em parte, ser explicados por essa forma de compartilhamento direcional de espécies.

Conclusão

A presença de espécies sendo compartilhadas entre as bacias e os valores de diversidade beta filogenética não diferindo do esperado ao acaso evidenciam recentes trocas ictiofaunísticas entre as bacias do Alto Paraná, Alto São Francisco e Alto Tocantins-Araguaia. Ao se combinar os valores de riqueza, PD e diversidade beta filogenética, nos postulamos que as bacias do Alto Tocantins e São Francisco possuem comunidades com espécies/linhagens oriundas do Alto Paraná, i.e., a bacia do Alto Paraná está sendo capturada pelas bacias vizinhas. Baixos valores de PD no Alto Tocantins sugerem que as capturas de cabeceiras tenham ocorrido recentemente. Novos estudos comparando a composição filogenética de comunidades em trechos mais distantes dos divisores de águas podem identificar o aumento da diversidade filogenética na bacia do Tocantins corroborando com a hipótese de que as capturas de cabeceira na região central do Brasil

mostram-se direcionais a essa bacia. Outros grupos de espécies (e.g., anuros e plantas aquáticos e semi-aquáticos) também estão susceptíveis aos mesmos processos biogeográficos (Garda & Cannatella, 2007). Avaliar o efeito do filtro ambiental gerado durante a captura de cabeceira, selecionando grupos de espécies com tolerâncias variadas às mudanças ambientais, também pode auxiliar na compreensão do papel das capturas de cabeceiras gerando a distribuição das espécies de peixes Neotropicais.

Tabela 1. Localização dos trechos amostrados entre as bacias do Alto Tocantins, Alto Paraná e São Francisco. ESEC – Estação Ecológica, PARNA – Parque Nacional e REBio – Reserva Biológica.

Trecho	Curso d'água	Bacia	Área preservada	Latitude (°)	Longitude (°)	Altitude (m)
1	Córrego Vereda Grande	Alto Tocantins	ESEC de Águas Emendadas	-15,5425	-47,5784	1.019
2	Córrego Vereda Grande	Alto Tocantins	ESEC de Águas Emendadas	-15,5207	-47,5683	977
3	Ribeirão da Contagem	Alto Tocantins	REBio Contagem	-15,6453	-47,875	1.170
4	Rio da Palma	Alto Tocantins	PARNA de Brasília	-15,5818	-48,0467	1.086
5	Rio da Palma	Alto Tocantins	PARNA de Brasília	-15,5278	-48,0659	856
6	Ribeirão Dois Irmãos	Alto Tocantins	PARNA de Brasília	-15,5505	-48,1058	1.118
7	Ribeirão Palmeiras	Alto Tocantins	-	-15,5405	-47,6875	937
8	Ribeirão do Buraco	Alto Tocantins	-	-15,5969	-47,9092	896
9	Córrego Taquari	Alto Tocantins	-	-15,5731	-47,9397	886
10	Ribeirão Cafuringa	Alto Tocantins	-	-15,5369	-47,9752	836
11	Ribeirão Palmeiras	Alto Tocantins	-	-15,5324	-47,7111	881
12	Córrego Queima Lençol	Alto Tocantins	-	-15,5413	-47,8528	777

13	Córrego Fumal	Alto Paraná	ESEC de Águas Emendadas	-15,5926	-47,6668	944
14	Ribeirão Tortinho	Alto Paraná	PARNA de Brasília	-15,6231	-47,9639	1.148
15	Córrego Três Barras	Alto Paraná	PARNA de Brasília	-15,6669	-47,9525	1.050
16	Córrego Milho Cozido	Alto Paraná	PARNA de Brasília	-15,6682	-48,0174	1.086
17	Córrego Três Barras	Alto Paraná	PARNA de Brasília	-15,6383	-48,006	1.120
18	Córrego do Acampamento	Alto Paraná	PARNA de Brasília	-15,755	-47,9734	1.078
19	Córrego Serandi	Alto Paraná	-	-15,5911	-47,7184	975
20	Córrego Paranoazinho	Alto Paraná	-	-15,6768	-47,8516	1.156
21	Rio Pípiripau	Alto Paraná	-	-15,5813	-47,5059	1.038
22	Ribeirão Sobradinho	Alto Paraná	-	-15,6669	-47,8061	1.028
23	Córrego do Meio	Alto Paraná	-	-15,6997	-47,7025	933
24	Córrego Corguinho	Alto Paraná	-	-15,6215	-47,7169	1.065
25	Córrego Pindaíba	São Francisco	Campo de Instrução de Formosa	-15,6272	-47,2786	908
26	Córrego Capitinga	São Francisco	Campo de Instrução de Formosa	-15,6681	-47,2583	902
27	afluente dir. do Rio Preto	São Francisco	Campo de Instrução de Formosa	-15,7252	-47,3116	871

28	Córrego Santo Inácio	São Francisco	Campo de Instrução de Formosa	-15,7244	-47,1667	885
29	Córrego Santo Inácio	São Francisco	Campo de Instrução de Formosa	-15,8254	-47,1466	857
30	Córrego Fundo	São Francisco	Campo de Instrução de Formosa	-15,9175	-47,2406	893
31	Córrego Retiro do Meio	São Francisco	-	-15,6261	-47,3945	887
32	Córrego Olho D'água	São Francisco	-	-15,6553	-47,4062	890
33	Ribeirão Jacaré	São Francisco	-	-15,6424	-47,3553	873
34	Ribeirão Santa Rita	São Francisco	-	-15,5816	-47,3434	885
35	Ribeirão Extrema	São Francisco	-	-15,7829	-47,4479	894
36	Ribeirão Extrema	São Francisco	-	-15,8461	-47,3853	856

Tabela 2. Índices e testes Z comparando a riqueza e diversidade filogenética (PD) entre as taxocenoses de peixes das bacias do Alto Tocantins (AT), Alto Paraná (AP) e São Francisco (SF). * indica $P < 0.05$.

	AT	AP	SF
Abundância	1.819	1,478	1,758
Riqueza de espécies	29	37	31
PD	2.702,15 Ma	3.700,65 Ma	2.876,90 Ma
Z_{PD}	-0,72	1,97*	-0,48
Comparação da riqueza de espécies (valores de Z)			
AT	-	12,94*	8,03*
AP		-	9,42*
SF			-
PD comparisons (Z values)			
AT	-	-3,097*	-1,238
AP		-	-3,218*
SF			-

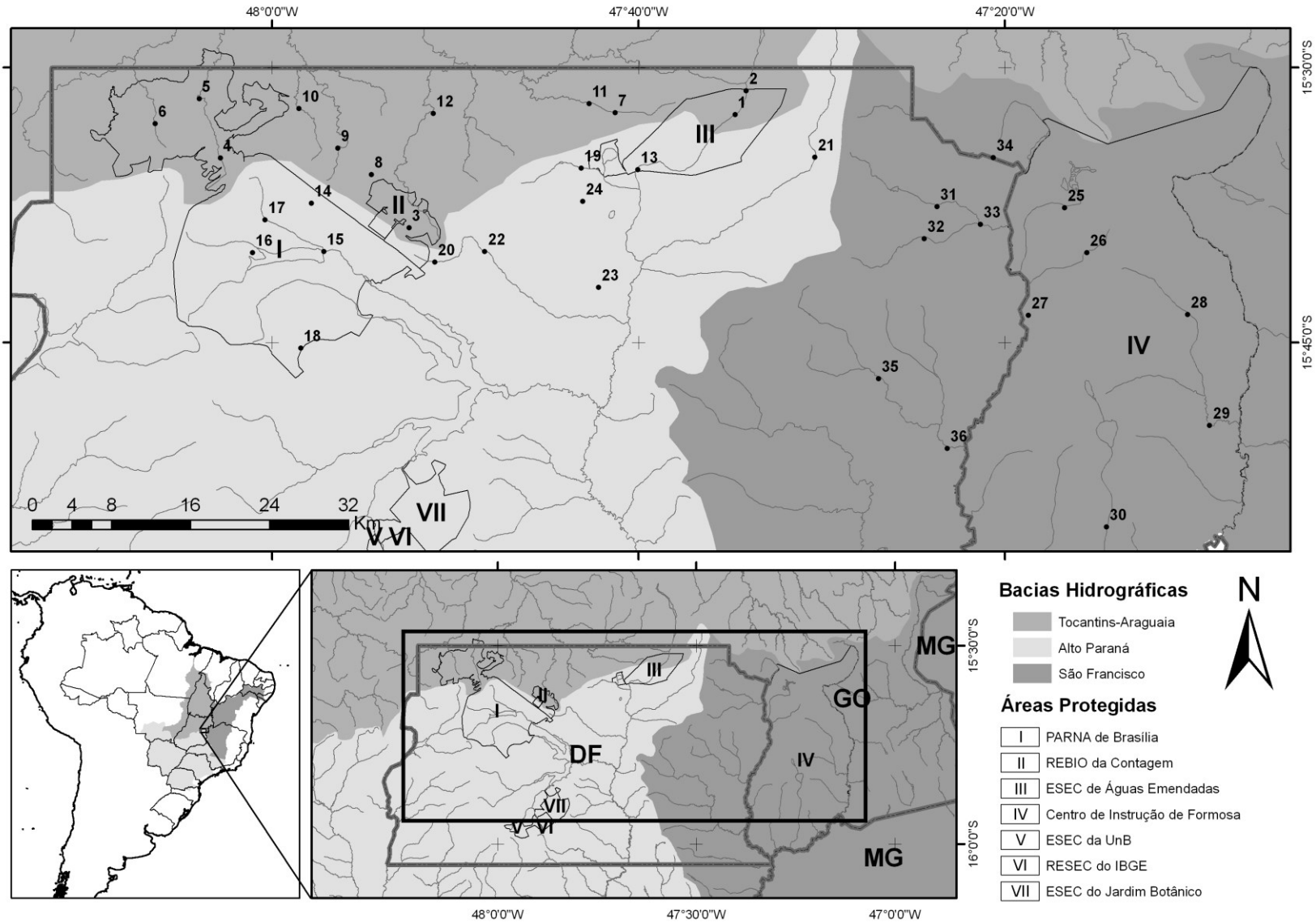


Figura 1. Trechos amostrados entre as bacias do Alto Tocantins, Alto Paraná e São Francisco, Distrito Federal e estado do Goiás, Brasil Central.

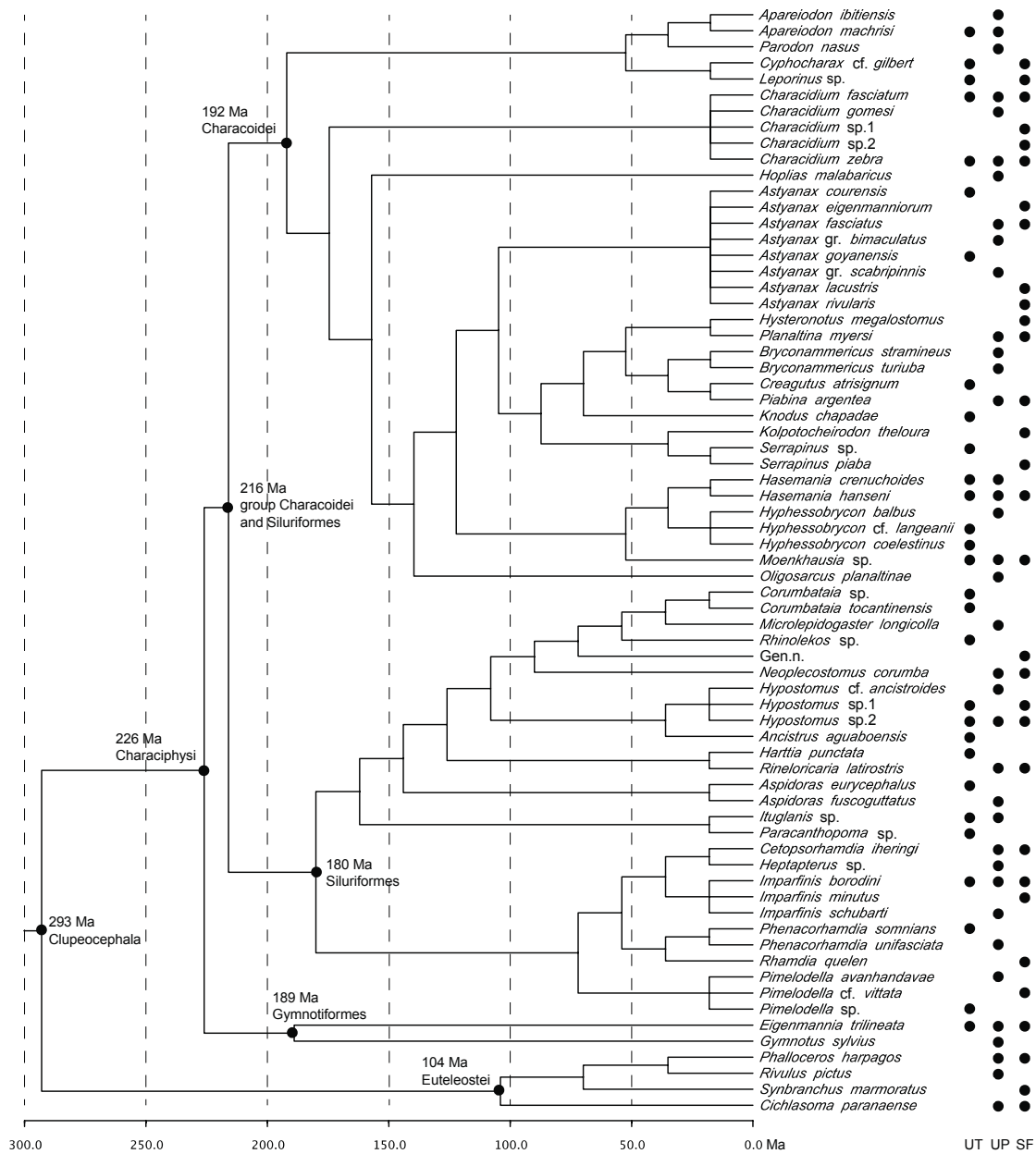


Figura 2. Hipótese filogenética e ocorrência das 69 espécies de peixes encontradas nos riachos entre o divisor de águas das bacias do Alto Tocantins (AT), Alto Paraná (AP) e São Francisco (SF), Distrito Federal e estado do Goiás, Brasil Central. Os nós calibrados são apresentados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abell, R., Thieme, M.L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Balderas, S.C., Bussing, W., Stiassny, M.L.J., Skelton, P., Allen, G.R., Unmack, P., Naseka, A., Ng, R., Sindorf, N., Robertson, J., Armijo, E., Higgins, J.V., Heibel, T.J., Wikramanayake, E., Olson, D., Lopez, H.L., Reis, R.E., Lundberg, J.G., Perez, M.H.S. & Petry, P. (2008) Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *Bioscience*, **58**, 403-414.
- Albert, J.S. & Carvalho, T.P. (2011) Neogene assembly of modern faunas. *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes* (ed. by J.S. Albert and R.E. Reis), pp. 119-136. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Albert, J.S. & Reis, R.E. (2011) Introduction to Neotropical Freshwaters. *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes* (ed. by J.S. Albert and R.E. Reis), pp. 3-19. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Albert, J.S., Petry, P. & Reis, R.E. (2011) Major biogeography and phylogenetic patterns. *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes* (ed. by J.S. Albert and R.E. Reis), pp. 21-57. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Aquino, P.P.U. & Couto, T.B.A. (2010) Pisces, Teleostei, Characiformes, Characidae, *Hasemanina crenuchoides* Zarske and Gery, 1999, *Hyphessobrycon balbus* Myers, 1927 and *Oligosarcus planaltinae* Menezes and Gery, 1983: new records in Distrito Federal, Central Brazil. *Check List*, **6**, 594-595.
- Bertaco, V.A. & Carvalho, F.R. (2010) New species of *Hasemanina* (Characiformes: Characidae) from Central Brazil, with comments on the endemism of upper rio Tocantins basin, Goiás State. *Neotropical Ichthyology*, **8**, 27-32.

- Bertaco, V.A., Jerep, F.C. & Carvalho, F.R. (2011) New species of *Moenkhausia* Eigenmann (Ostariophysi: Characidae) from the upper rio Tocantins basin in Central Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **9**, 57-63.
- Bishop, P. (1995) Drainage rearrangement by river capture, beheading and diversion. *Progress in Physical Geography*, **19**, 449-473.
- Bockmann, F.A. (1998) *Análise filogenética da família Heptapteridae (Teleostei, Ostariophysi, Siluriformes) e redefinição de seus gêneros*. PhD Thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Brasil, A.E. & Alvarenga, S.M. (1989) Relevo. *Geografia do Brasil: região Centro-Oeste*. Fundação IBGE, Rio de Janeiro.
- Bryant, J.A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A.J., Enquist, B.J. & Green, J.L. (2008) Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 11505-11511.
- Buckup, P.A. (2011) The Eastern Brazilian Shield. *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes* (ed. by J.S. Albert and R.E. Reis), pp. 203-210. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Burrige, C.P., Craw, D. & Waters, J.M. (2006) River capture, range expansion, and cladogenesis: the genetic signature of freshwater vicariance. *Evolution*, **60**, 1038-1049.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A. & Bazzaz, F.A. (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist*, **163**, 823-843.
- Chiachio, M.C., Oliveira, C. & Montoya-Burgos, J.I. (2008) Molecular systematic and historical biogeography of the armored Neotropical catfishes Hypoptopomatinae and

- Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **49**, 606-617.
- Costa, W.J.E.M. (2001) The Neotropical annual fish genus *Cynolebias* (Cyprinodontiformes: Rivulidae): phylogenetic relationships, taxonomic revision and biogeography. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, **12**, 333-383.
- Costa, W.J.E.M. (2010) Historical biogeography of cynolebiasine annual killifishes inferred from dispersal–vicariance analysis. *Journal of Biogeography*, **37**, 1995-2004.
- Cox, K.G. (1989) The role of mantle plumes in the development of continental drainage patterns. *Nature*, **342**, 873-877.
- Cramer, C.A., Bonatto, S.L. & Reis, R.E. (2011) Molecular phylogeny of the Neoplecostominae and Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) using multiple genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **59**, 43-52.
- Crampton, W.G.R. (2011) An ecological perspective on diversity and distributions. *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes* (ed. by J.S. Albert and R.E. Reis), pp. 165-189. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Craw, D., Burridge, C., Anderson, L. & Waters, J.M. (2007) Late Quaternary river drainage and fish evolution, Southland, New Zealand. *Geomorphology*, **84**, 98-110.
- Davies, R.G., Orme, C.D.L., Webster, A.J., Jones, K.E., Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (2007) Environmental predictors of global parrot (Aves: Psittaciformes) species richness and phylogenetic diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 220-233.
- Faith, D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, **61**, 1-10.
- Faith, D.P., Reid, C.A.M. & Hunter, J. (2004) Integrating phylogenetic diversity, complementarity, and endemism for conservation assessment. *Conservation Biology*, **18**, 255-261.

- Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2011) Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, **34**, 552-565.
- Froese, R. & Pauly, D. (2013) *FishBase*. Available at: <http://www.fishbase.org> (accessed 2013).
- Garda, A.A. & Cannatella, D.C. (2007) Phylogeny and biogeography of paradoxical frogs (Anura, Hylidae, Pseudae) inferred from 12S and 16S mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **44**, 104-114.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**, 379-391.
- Graham, C.H. & Fine, P.V.A. (2008) Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, **11**, 1265-1277.
- Graham, C.H., Parra, J.L., Rahbek, C. & McGuire, J.A. (2009) Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 19673-19678.
- Hocutt, C.H. (1979) Drainage evolution and fish dispersal in the central Appalachians. *Geological Society of America Bulletin*, **90**, 129-130.
- Hrbek, T., Seekinger, J. & Meyer, A. (2007) A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **43**, 986-998.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463-1464.

- Lehmann, P. (2006) *Anatomia e relações filogenéticas da família Loricariidae (Ostariophysi: Siluriformes) com ênfase na subfamília Hypoptopomatinae*. PhD Thesis, Pontífica Universidade Católica do Rio Grande do Sul,
- Lima, F.C.T. & Ribeiro, A.C. (2011) Continental-scale tectonic controls of biogeography and ecology. *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (ed. by J.S. Albert and R.E. Reis), pp. 145-164. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- López-Fernández, H. & Albert, J.S. (2011) Paleogene radiations. *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes* (ed. by J.S. Albert and R.E. Reis), pp. 105-117. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Lundberg, J.G. (1998) The temporal context for diversification of Neotropical fishes. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes* (ed. by L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena and C.a.S. Lucena), pp. 49-68. EDIPURCS, Porto Alegre.
- Lundberg, J.G., Marshall, L.G., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, M.C.S.L. & Wesselingh, F. (1998) The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South America rivers. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes* (ed. by L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena and C.a.S. Lucena), pp. 13-48. EDIPURCS, Porto Alegre.
- Martins, F.O. (2012) *Análise filogenética e revisão taxonômica de Pseudotothyris Britski & Garavello, 1984 (Loricariidae: Hypoptopomatinae)*. MSc Thesis, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, São José do Rio Preto.
- Matschiner, M., Hanel, R. & Salzburger, W. (2011) On the origin and trigger of the notothenioid adaptive radiation. *Plos One*, **6**, 1-9.

- Menezes, N.A., Ribeiro, A.C., Weitzman, S. & Torres, R.A. (2008) Biogeography of Glandulocaudinae (Teleostei : Characiformes : Characidae) revisited: phylogenetic patterns, historical geology and genetic connectivity. *Zootaxa*, 33-48.
- Mi, X.C., Swenson, N.G., Valencia, R., Kress, W.J., Erickson, D.L., Perez, A.J., Ren, H.B., Su, S.H., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Hao, Z.Q., Ye, W.H., Cao, M., Suresh, H.S., Dattaraja, H.S., Sukumar, R. & Ma, K.P. (2012) The contribution of rare species to community phylogenetic diversity across a global network of forest plots. *American Naturalist*, **180**, E17-E30.
- Mirande, J.M. (2010) Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*, **8**, 385-568.
- Morlon, H., Schwilk, D.W., Bryant, J.A., Marquet, P.A., Rebelo, A.G., Tauss, C., Bohannan, B.J.M. & Green, J.L. (2011) Spatial patterns of phylogenetic diversity. *Ecology Letters*, **14**, 141-149.
- Nakatani, M., Miya, M., Mabuchi, K., Saitoh, K. & Nishida, M. (2011) Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaean origin and Mesozoic radiation. *BMC Evolutionary Biology*, **11**, 1-25.
- Nipperess, D.A. & Matsen, F.A. (2013) The mean and variance of phylogenetic diversity under rarefaction. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 566-572.
- Nogueira, C., Buckup, P.A., Menezes, N.A., Oyakawa, O.T., Kasecker, T.P., Neto, M.B.R. & da Silva, J.M.C. (2010) Restricted-range fishes and the conservation of Brazilian freshwaters. *Plos One*, **5**, 1-10.
- Oliveira, D. (2010) Capturas fluviais como evidências da evolução do relevo: uma revisão bibliográfica. *Revista do Departamento de Geografia*, **20**, 37-50.

- Padovesi-Fonseca, C. (2005) Caracterização dos ecossistemas aquáticos do Cerrado. *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. (ed. by A. Scariot, J.C. Souza-Silva and J.M. Felfili), pp. 415-429. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Pavoine, S. & Bonsall, M.B. (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, **86**, 792-812.
- Pavoine, S., Ollier, S. & Dufour, A.B. (2005) Is the originality of a species measurable? *Ecology Letters*, **8**, 579-586.
- Pearson, N.E. (1937) The fishes of the Beni-Mamoré and Paraguay basin, and a discussion of the origin of the Paraguayan fauna. *Proceedings of California Academy of Science*, **23**, 99-114.
- Pereira, E.H.L. (2008) *Relações filogenéticas de Neoplecostominae Regan, 1904 (Siluriformes: Loricariidae)*. PhD Thesis, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Pinna, M.C.C. (1998) Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes* (ed. by L. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena and C.a.S. Lucena.), pp. 279-330. EDIPUCRS, Porto Alegre.
- Pinto, M.N. (1993) Caracterização geomorfológica do Distrito Federal. *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas* (ed. by M.N. Pinto), pp. 285-320. EDUnB, Brasília.
- Pommier, T., Douzery, E.J.P. & Mouillot, D. (2012) Environment drives high phylogenetic turnover among oceanic bacterial communities. *Biology Letters*, **8**, 562-566.
- Potter, P.E. (1997) The Mesozoic and Cenozoic paleodrainage of South America: a natural history. *Journal of South American Earth Sciences*, **10**, 331-344.

- Proches, S., Wilson, J.R.U. & Cowling, R.M. (2006) How much evolutionary history in a 10x10 m plot? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 1143-1148.
- Ribeiro, A.C., Lima, F.C.T. & Menezes, N.A. (2011) Biogeografia dos peixes de água doce da América do Sul. *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos* (ed. by C.J.B. Carvalho and E.a.B. Almeida), pp. 261-276. Roca, São Paulo.
- Ribeiro, A.C., Lima, F.C.T., Riccomini, C. & Menezes, N.A. (2006) Fishes of the Atlantic rainforest of Boracéia: testimonies of the Quaternary fault reactivation within a Neoproterozoic tectonic province in southeastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, **17**, 157-164.
- Ribeiro, M.C.L.B., Perdigão, V.S.J., Rosa, J.W.C., Rosa, J.W.C. & Santos, M.V. (2008) A singularidade do fenômeno de Águas Emendadas: uma explicação biogeográfica. *Águas Emendadas* (ed. by F.O. Fonseca), pp. 294-310. Seduma, Brasília.
- Rosauer, D., Laffan, S.W., Crisp, M.D., Donnellan, S.C. & Cook, L.G. (2009) Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular Ecology*, **18**, 4061-4072.
- Saadi, A. (1993) Neotectônica da Plataforma Brasileira: esboço e interpretação preliminares. *Genomos*, **1**, 1-15.
- Schönhuth, S., Blum, M.J., Lozano-Vilano, L., Neely, D.A., Varela-Romero, A., Espinosa, H., Perdices, A. & Mayden, R.L. (2011) Inter-basin exchange and repeated headwater capture across the Sierra Madre Occidental inferred from the phylogeography of Mexican stonerollers. *Journal of Biogeography*, **38**, 1406-1421.
- Slingsby, J.A. & Verboom, G.A. (2006) Phylogenetic relatedness limits co-occurrence at fine spatial scales: evidence from the schoenoid sedges (Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape Floristic Region, South Africa. *American Naturalist*, **168**, 14-27.

- Sullivan, J.P., Lundberg, J.G. & Hardman, M. (2006) A phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei : Siluriformes) using rag1 and rag2 nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **41**, 636-662.
- Uieda, V.S. & Castro, R.M.C. (1999) Coleta e fixação de peixes de riacho. *Ecologia de peixes de riachos* (ed. by E.P. Caramaschi, R. Mazzoni and P.R. Peres-Neto), pp. 1-22. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro.
- Webb, C.O. (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist*, **156**, 145-155.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- Weitzman, S.H. & Menezes, N.A. (1998) Relationships of the tribes and genera of the Glandulocaudinae (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) with a description of a new genus, Chrysobrycon. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes* (ed. by L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena and C.a.S. Lucena), pp. 171–192. Edipucrs, Porto Alegre.
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 639-644.

Anexo 1. Arquivo NEXUS da hipótese filogenética para as 69 espécies de peixes encontradas entre as bacias do Alto Tocantins, Alto Paraná e São Francisco.

#NEXUS

begin TREES;

TREE =

```
(((((Apareiodon_ibitiensis:17.45,Apareiodon_machrisi:17.45):17.45,Parodon_nasus:34.9):17.45,(Cyphocharax_cf_gilbert:17.45,Leporinus_microphthalmus:17.45):34.9):139.6,(Characidium_fasciatum:17.45,Characidium_gomesi:17.45,Characidium_sp.2:17.45,Characidium_sp.1:17.45,Characidium_zebra:17.45):157.04999999999998,(Hoplias_malabaricus:157.04999999999998,(((Astyanax_courensis:17.45,Astyanax_eigenmanniorum:17.45,Astyanax_fasciatus:17.45,Astyanax_gr_bimaculatus:17.45,Astyanax_goyanensis:17.45,Astyanax_gr_scabripinnis:17.45,Astyanax_lacustris:17.45,Astyanax_rivularis:17.45):87.25,(Hysteronotus_megalostomus:17.45,Planaltina_myersi:17.45):34.9,(Bryconammericus_stramineus:17.45,Bryconammericus_turiuba:17.45):17.45,(Creagrutus_atrisignum:17.45,Piabinina_argentea:17.45):17.45):17.45,Knodus_chapadae:69.8):17.45,(Kolpotocheiroidon_theloura:34.9,(Serrapinnus_sp.:17.45,Serrapinnus_piaba:17.45):17.45):52.349999999999994):17.45):17.45,(((Hasemania_crenuchoides:17.45,Hasemania_hanseni:17.45):17.45,(Hyphessobrycon_balbus:17.45,Hyphessobrycon_cf_langeanii:17.45,Hyphessobrycon_coelstinus:17.45):17.45):17.45,Moenkhausia_aurantia:52.349999999999994):69.8):17.45,Oligosarcus_planaltinae:139.6):17.45):17.45):24.0,((((((((Corumbataia_sp.:18.0,Corumbataia_tocantinensis:18.0),Microlepidogaster_longicolla:36.0):18.0,Rhinolekos_sp.:54.0):18.0,Gen.n.:72.0):18.0,Neoplecostomus_corumba:90.0):18.0,((Hypostomus_cf_anci
```

stroides:18.0,Hypostomus_sp.1:18.0,Hypostomus_sp.2:18.0):18.0,Ancistrus_aguaboensis:
36.0):72.0):18.0,(Harttia_punctata:18.0,Rineloricaria_latirostris:18.0):108.0):18.0,(Aspidor
as_eurycephalus:18.0,Aspidoras_fuscoguttatus:18.0):126.0):18.0,(Ituglanis_sp.:18.0,Parac
anthopoma_sp.:18.0):144.0):18.0,(((Cetopsorhamdia_iheringi:18.0,Heptapterus_sp.:18.0):
18.0,(Imparfinis_borodini:18.0,Imparfinis_minutus:18.0,Imparfinis_schubarti:18.0):18.0):
18.0,((Phenacorhamdia_somnians:18.0,Phenacorhamdia_unifasciata:18.0):18.0,Rhamdia_
quelen:36.0):18.0):18.0,(Pimelodella_avanhandavae:18.0,Pimelodella_cf._vittata:18.0,Pim
elodella_sp.:18.0):54.0):108.0):36.0):10.0,(Eigenmannia_trilineata:189.0,Gymnotus_sylvi
us:189.0):37.0):67.0,(((Phalloceros_harpagos:62.400000000000006,Rivulus_pictus:62.400
000000000006):20.8,Synbranchus_marmoratus:83.2):20.8,Cichlasoma_paranaense:104.0):
189.0):1.0;
end;

Anexo 2. Espécies de peixes encontradas entre as bacias do Alto Tocantins (AT), Alto Paraná (AP) e São Francisco (SF). ^r indica espécies de distribuição restrita.

Táxon	Bacia		
	AT	AP	SF
Characiformes	X	X	X
Parodontidae	X	X	
<i>Apareiodon ibitiensis</i>		X	
<i>Apareiodon machrisi</i>	X	X	
<i>Parodon nasus</i>		X	
Anostomidae	X		X
<i>Leporinus</i> sp.	X		X
Curimatidae	X		X
<i>Cyphocharax</i> cf. <i>gilbert</i>	X		X
Crenuchidae	X	X	X
<i>Characidium fasciatum</i>	X	X	X
<i>Characidium gomesi</i>		X	
<i>Characidium</i> sp.1			X
<i>Characidium</i> sp.2			X
<i>Characidium zebra</i>	X	X	X

Characidae	X	X	X
Clado <i>Bramocharax</i>		X	
<i>Oligosarcus planaltinae</i> ^r		X	
Tetragonopterinae	X	X	X
<i>Hasemania crenuchoides</i> ^r	X	X	
<i>Hasemania hanseni</i>	X	X	X
<i>Hyphessobrycon balbus</i> ^r		X	
<i>Hyphessobrycon</i> cf. <i>langeanii</i>	X		
<i>Hyphessobrycon coelestinus</i> ^r	X		
<i>Moenkhausia</i> sp.	X	X	X
Clado <i>Astyanax</i>	X	X	X
<i>Astyanax courensis</i>	X		
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>			X
<i>Astyanax fasciatus</i>		X	X
<i>Astyanax goyanensis</i>	X		
<i>Astyanax</i> gr. <i>bimaculatus</i>		X	
<i>Astyanax</i> gr. <i>scabripinnis</i>		X	

<i>Astyanax lacustris</i>			X
<i>Astyanax rivularis</i>			X
Cheirodontinae	X		X
<i>Kolpotocheirodon theloura</i>			X
<i>Serrapinnus piaba</i>			X
<i>Serrapinnus</i> sp.	X		
Stevardiinae	X	X	X
<i>Bryconammericus stramineus</i>		X	
<i>Bryconammericus turiuba</i>		X	
<i>Creagrutus atrisignum</i>	X		
<i>Hysteronotus megalostomus</i>			X
<i>Knodus chapadae</i>	X		
<i>Piabina argentea</i>		X	X
<i>Planaltina myersi</i>		X	X
Erythrinidae		X	
<i>Hoplías malabaricus</i>		X	
Siluriformes	X	X	X
Trichomycteridae	X	X	

Trichomycterinae	X	X	
<i>Ituglanis</i> sp.	X	X	
Vandelliinae	X		
<i>Paracanthopoma</i> sp.	X		
Callichthyidae	X	X	
<i>Aspidoras eurycephalus</i>	X		
<i>Aspidoras fuscoguttatus</i>		X	
Loricariidae	X	X	X
Neoplecostominae		X	X
<i>Neoplecostomus corumba</i>		X	X
Hypoptopomatinae	X	X	X
<i>Corumbataia</i> sp.	X		
<i>Corumbataia tocantinensis</i>	X		
Gen. n.			X
<i>Microlepidogaster longicolla</i>		X	
<i>Rhinolekos</i> sp.	X		
Loricariinae	X	X	X
<i>Harttia punctata</i>	X		

<i>Rineloricaria latirostris</i>		X	X
Hypostominae	X	X	X
<i>Hypostomus cf. ancistroides</i>		X	
<i>Hypostomus</i> sp.1	X		X
<i>Hypostomus</i> sp.2	X	X	X
Ancistrinae	X		
<i>Ancistrus aguaboensis</i>	X		
Heptapteridae	X	X	X
<i>Cetopsorhamdia iheringi</i>		X	X
<i>Heptapterus</i> sp.		X	
<i>Imparfinis borodini</i>	X	X	X
<i>Imparfinis minutus</i>			X
<i>Imparfinis schubarti</i>		X	
<i>Phenacorhamdia somnians</i>	X		
<i>Phenacorhamdia unifasciata</i> ^r		X	
<i>Rhamdia quelen</i>			X
Pimelodidae	X	X	X
<i>Pimelodella avanhandavae</i>		X	

<i>Pimelodella cf. vittata</i>			X
<i>Pimelodella sp.</i>	X		
Gymnotiformes	X	X	X
Gymnotidae		X	
<i>Gymnotus sylvius</i>		X	
Sternopygidae	X	X	X
<i>Eigenmannia trilineata</i>	X	X	X
Cyprinodontiformes		X	X
Rivulidae		X	
<i>Rivulus pictus</i>		X	
Poeciliidae		X	X
<i>Phalloceros harpagos</i>		X	X
Synbranchiformes			X
Synbranchidae			X
<i>Synbranchus marmoratus</i>			X
Perciformes		X	X
Cichlidae		X	X
<i>Cichlasoma paranaense</i>		X	X

CAPÍTULO 3

Estrutura filogenética em taxocenoses de peixes de riacho ao longo de variações ambientais

RESUMO

Ao longo de gradientes ambientais a conectividade e a amplitude de variação ambiental, os quais podem explicar a predominância e/ou interação de diferentes processos, geram diferentes padrões de diversidade e substituição de espécies. Aqui nós avaliamos como os processos de dispersão, especialização de hábitat e interação de espécies variam no espaço e no tempo ecológico para gerar padrões de distribuição das espécies. Nós analisamos os padrões de distribuição das espécies de peixes em riachos na região central do Brasil, nas estações seca e chuvosa, buscando avaliar a importância dos diferentes processos estruturadores dessas comunidades. Os riachos apresentam variações ambientais em função do regime de chuvas; no entanto, algumas variáveis ambientais relacionadas à disponibilidade de recursos, assim como a comunidade de peixes, não variaram sazonalmente. Os valores de estrutura filogenética da comunidade indicam que essas comunidades são estruturadas principalmente por processos não determinísticos (e.g., dispersão) e em menor proporção por filtros ambientais, havendo pouca influência de interações de espécies. Os resultados sugerem também que eventos biogeográficos como as capturas de cabeceiras podem interagir com processos locais, como variações ambientais, para gerar os padrões de distribuição das espécies.

Palavras-chave: captura de cabeceira; dispersão; diversidade beta; diversidade beta filogenética; filtro ambiental; generalismo; peixes Neotropicais; variação ambiental.

ABSTRACT

Phylogenetic structure in stream fish assemblages across environmental variation

Along environmental gradients the connectivity and the environmental variation generate different substitution patterns and diversity of species; which may be explained by the predominance and/or interaction of different processes. This study aims to evaluate how dispersal processes, habitat specialization and interaction between species vary in space and time to generate ecological patterns of species distribution. We analysed stream fish distribution patterns in central Brazil, in dry and rainy seasons, in order to evaluate the relative importance of different processes structuring these assemblages. Environmental characteristics of streams presented variation due to seasonality; however, some environmental variables related to resources availability, as well as fish assemblages, did not vary seasonally. The phylogenetic community structure indexes indicate that these communities seem to be structured primarily by non-deterministic processes (e.g., dispersion), and to a lesser extent by environmental filters, with little influence of species interactions. The results also suggest that biogeographic events as headwater captures can interact with local processes, such as environmental variations, to generate species distribution patterns.

Keywords: beta diversity; dispersion; environmental filter; environmental variation; generalism; headwater capture, Neotropical fishes; phylogenetic beta diversity.

INTRODUÇÃO

Compreender os processos que geram os padrões de distribuição das espécies tem sido um dos principais focos da ecologia de comunidades (Sutherland *et al.*, 2013). Em

escala local, ignorando a ocorrência de processos evolutivos, alguns atribuem a composição de espécies das comunidades aos processos determinísticos (Huston, 1999; Webb *et al.*, 2002; Shipley *et al.*, 2012). Por outro lado, em maiores escalas, processos biogeográficos (i.e., dispersão, vicariância e extinção) são preponderantes (Ricklefs, 2004; Morrone, 2009). A dinâmica envolvendo a conectividade e a possibilidade de deslocamento entre localidades, usualmente relacionada a padrões regionais, podem explicar os padrões locais de estrutura das comunidades (Taylor & Warren Jr., 2001; Fine & Kembel, 2011). Ao longo de gradientes ambientais, a conectividade e a amplitude de variação ambiental geram diferentes padrões de diversidade e substituição de espécies, os quais podem ser explicados pela predominância e/ou interação de diferentes processos (Bryant *et al.*, 2008; Graham *et al.*, 2009; Morlon *et al.*, 2011; Pommier *et al.*, 2012).

É possível identificar desde processos determinísticos (Belyea & Lancaster, 1999; Ingram & Shurin, 2009) a processos estocásticos (Hubbell, 1997) estruturando as comunidades biológicas. Mais recentemente, filogenias estão sendo utilizadas pelos ecólogos para a identificação desses processos tanto em escala local quanto regional (Webb *et al.*, 2002; Emerson & Gillespie, 2008; Cavender-Bares *et al.*, 2009; Mouquet *et al.*, 2012). Considerando o conservantismo de nicho, onde espécies irmãs tendem a compartilhar um maior número de atributos ecológicos (Wiens & Graham, 2005; Losos, 2008), a presença não aleatória de espécies próximas filogeneticamente (*clustering*) sugere a ação de filtros ambientais (Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2007; Graham *et al.*, 2009). Por outro lado, a presença não aleatória de espécies distantes filogeneticamente (*evenness*) sugere a ocorrência de interações bióticas (e.g., exclusão competitiva) (Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2004). Padrões aleatórios de substituição de espécies (diversidade beta) e diversidade beta filogenética são esperados quando fatores estocásticos são dominantes (i.e., *dispersal assembly*). Já os processos determinísticos, como interação

entre as espécies e filtros ambientais (i.e., *niche assembly*), geram padrões não aleatórios de substituições.

Em ambientes lóticos é possível observar um ajuste dos componentes bióticos em resposta às variações físicas ao longo dos cursos d'água, das cabeceiras à foz (Vannote *et al.*, 1980; Roberts & Hitt, 2010). Regiões de cabeceira são caracterizadas por baixa diversidade de habitats e pouca estabilidade das variáveis ambientais (Schlosser, 1990; Jackson *et al.*, 2001). Esses córregos apresentam pequeno volume de água e cursos irregulares. As espécies de peixe que ocorrem nessas regiões são de pequeno tamanho, vida curta e maturidade sexual precoce (Schlosser, 1990). Em escala regional, o tamanho reduzido dessas espécies limita a realização de grandes deslocamentos, promovendo o isolamento entre populações, a especiação e endemismos (Castro, 1999). Localmente, a distribuição das espécies de peixes de riachos é influenciada, principalmente, por variações hidrogeológicas (Gorman & Karr, 1978; Poff, 1997) e em menor proporção por interações biológicas (Peres-Neto, 2004). A possibilidade de dispersão entre os diferentes ambientes e a instabilidade ambiental ao longo dos cursos d'água, que afeta as taxas de extinção das populações, influenciam os padrões de diversidade de peixes de riacho de forma estocástica (Roberts & Hitt, 2010).

Aqui nós avaliamos como os processos de dispersão, especialização de habitat e interação de espécies variam no espaço e no tempo ecológico para gerar padrões de distribuição das espécies. Sabe-se que os riachos de cabeceira possuem os recursos variando em quantidade e qualidade ao longo do espaço e do tempo ecológico (Taylor & Warren Jr., 2001). Desta forma, nós analisamos os padrões de distribuição das espécies de peixes em riachos na região central do Brasil buscando avaliar a importância dos diferentes processos estruturadores dessas comunidades. Nós combinamos análises de estrutura filogenética da comunidade, beta diversidade e filobetadiversidade, para apresentar um

panorama mais completo da importância desses diferentes processos (Fine & Kembel, 2011).

Apesar da sazonalidade característica da região central do Brasil, o aporte de nutrientes e o fluxo de energia em riachos de cabeceira apresentam-se pouco variáveis (Wallace *et al.*, 1997; Pollock, 1998). Sendo assim, (1) testamos a influência das variações ambientais temporais (i.e., períodos sazonais) na composição das espécies e filogenética desses peixes. Havendo relação entre as variações ambientais e as métricas de estrutura da comunidade, esperamos que essa última não varie sazonalmente. (2) Testamos também a influência de processos determinísticos (e.g., interações de espécies e filtros ambientais) e estocásticos (e.g., dispersão e extinções locais) na estruturação filogenética da comunidade. Padrões aleatórios na estrutura filogenética são esperados quando a dispersão é frequente e/ou quando as espécies são generalistas; já padrões não aleatórios são esperados quando há barreiras à dispersão e/ou quando as espécies são especializadas na utilização de recursos.

MATERIAL E MÉTODOS

Local do estudo e coleta dos peixes

Nós realizamos o estudo em córregos de cabeceira entre o divisor de águas das bacias do Alto Tocantins, Alto Paraná e São Francisco (Abell *et al.*, 2008) no Brasil central, em parte do Distrito Federal e do estado de Goiás (Tabela 1). A região é caracterizada por um relevo bastante acidentado com altitudes variando entre 710 e 1.340 m.

Nós amostramos 30 trechos de rios (trechos 1 a 24 e 31 a 36 da Figura 1 do Capítulo 1) nos meses de setembro e outubro de 2010 (período seco) e abril e maio de 2011 (período chuvoso). Durante o período diurno e com a combinação de diversos métodos de captura, nós amostramos exaustivamente a ictiofauna de cada unidade amostral.

Ao longo de um trecho padronizado de 30 m, nós coletamos os peixes com a utilização de peneiras (30 cm de raio e malha de 2 mm) e redes de arrasto (3x1 m e malha de 2 mm). Nós utilizamos os equipamentos repetidas vezes, até que não mais fosse capturado nenhum indivíduo. Para evitar que a suspensão de sedimentos espantasse os peixes, nós percorremos os trechos no sentido foz-cabeceira (contra o fluxo da água). Nos trechos de maiores profundidades, empregamos redes de emalhar (10x1,5 m e malha de 2 cm) que permaneceram montadas enquanto utilizamos os demais equipamentos.

Nós fixamos os exemplares coletados em formol 10% e, posteriormente, os conservamos em etanol 70% (Uieda & Castro, 1999) e os depositamos na Coleção Ictiológica da Universidade de Brasília (CIUnB) e na Coleção de Peixes do Departamento de Zoologia e Botânica da Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto (DZSJRP).

Variáveis ambientais

Nós georreferenciamos o ponto médio de cada trecho (latitude, longitude e altitude) com um GPS (Garmin GPSMAP® 60CSx). Para caracterizar a dependência espacial entre as unidades amostrais, consideramos a conexão entre os trechos ao longo do córrego. Esta representação considera a possibilidade de deslocamentos dos peixes entre pontos adjacentes, expressando padrões ecológicos em sua aplicação (Olden & Poff, 2003; Peterson *et al.*, 2007).

No extremo jusante de cada unidade amostral, coletamos em uma garrafa estéril amostras de água para realizar em laboratório as seguintes medições: o potencial hidrogeniônico, em um medidor de bancada de pH; a turbidez, em um espectrofotômetro (DR 2000 HACH®); e o oxigênio dissolvido a partir do método de análise química (Golterman *et al.*, 1978). Em campo, também no extremo à jusante da unidade amostral,

medimos: a temperatura do ar e da água na superfície, com um termômetro analógico; e a condutividade elétrica, com um medidor digital de campo (YSI 30[®]).

A partir das medidas de três pontos ao longo da unidade amostral (um ponto a 0 m, um ponto a 15 m e um ponto a 30 m) com a utilização de uma trena, obtivemos médias da largura dos riachos. Obtivemos médias da profundidade e da velocidade da correnteza, com a utilização de medidor de fluxo de líquidos (FLOWATCH[®]), a partir de três medidas realizadas em cada um desses três pontos (três medidas no ponto 0 m, três medidas no ponto 15 m e três medidas no ponto 30 m). Nos mesmos três pontos, estimamos a cobertura vegetal com a utilização de um medidor de densidade florestal esférico.

Estimamos também a predominância de diferentes tipos de substrato, em função do tamanho do grão (argila, silte, areia, cascalho pequeno, cascalho médio, cascalho grande e seixo; Wentworth, 1922) e presença de material vegetal (macrófitas e folhiço), em cada unidade amostral. Quantificamos a porcentagem de cada tipo de substrato pela sua ocorrência proporcional em 20 pontos ao longo dos 30 m dos trechos.

Hipótese filogenética

As relações filogenéticas das 69 espécies nativas encontradas entre o divisor de águas das bacias do Alto Tocantins, Alto Paraná e São Francisco (Figura 2 do Capítulo 1) foram inferidas a partir de hipóteses filogenéticas disponíveis na literatura. A filogenia para Clupeocephala seguiu Nakatani *et al.* (2011); para Characiformes, Mirande (2010); para Siluriformes, Pinna (1998) e Sullivan *et al.* (2006); para Characidae, Mirande (2010); para Loricariidae, Lehman (2006), Pereira (2008), Chiachio *et al.* (2008), Cramer *et al.* (2011) e Martins (2012); para Heptapteridae, Bockmann (1998) e para Poeciliidae, Hrbek *et al.* (2007). Espécies para as quais não havia hipóteses filogenéticas foram incluídas em politomias com suas congêneres.

Nós consideramos os comprimentos dos ramos como o tempo evolutivo acumulado por cada clado (Pavoine *et al.*, 2005; Proches *et al.*, 2006), a partir da datação dos nós proposta por Nakatani *et al.* (2011): Clupeocephala (293 Ma), Characiphysi (226 Ma), o grupo Characoidei e Siluriformes (216 Ma), Gymnotiformes (189 Ma), Characoidei (192 Ma) e Siluriformes (180 Ma). Para Eutelesostei, seguimos a proposta de Matschiner *et al.* (2011) (i.e., 104 Ma). Nós calculamos os comprimentos de ramos dividindo equitativamente o tempo evolutivo entre os nós calibrados e os terminais da árvore filogenética (Webb, 2000). O arquivo NEXUS utilizado encontra-se no Anexo 1 do Capítulo 2.

Análises estatísticas

Para verificar a influência das estações sazonais na distribuição das espécies, realizamos uma análise de redundância (RDA). Nessa análise consideramos apenas as espécies nativas e transformamos as abundâncias para a escala de Hellinger (Legendre & Gallagher, 2001), buscando manter um melhor ajuste entre linearidade e resolução para a análise. Da mesma forma, buscando verificar a amplitude de variação ambiental entre as estações (i.e., seca e chuva), realizamos uma análise multivariada de variância, considerando os trechos como covariáveis (MANCOVA). Antes da análise, transformamos as variáveis ambientais para valores de z para reduzir o efeito de diferenças de escala. Realizamos uma seleção de variáveis acrescentando uma a uma as que melhor explicavam a distribuição das espécies (função “forward.sel” do pacote “packfor”; Dray *et al.*, 2011).

Calculamos a estrutura filogenética da comunidade de acordo com (1) a distância filogenética média par-a-par entre táxons (alfaMPDt) e entre indivíduos (alfaMPDi) e (2) com a distância filogenética média ao parente mais próximo para táxons (alfaMNTDt) e indivíduos (alfaMNTDi) dentro das comunidades locais (Webb *et al.*, 2008). A inclusão de

informações quanto à abundância, nessas métricas de diversidade filogenética, permite identificar efeitos ecológicos de dominância e raridade das espécies, e, com isso, comparações com as métricas que consideram apenas a presença dos táxons (Fine & Kembel, 2011). Para acessar a influência dos diferentes processos estruturadores da comunidade, essas métricas foram comparadas a modelos nulos gerados a partir de 999 aleatorizações, embaralhando as espécies entre os terminais da filogenia com o total de espécies (algoritmo `taxa.labels` do pacote "picante"; Kembel *et al.*, 2010). Valores padronizados (i.e., αNRI e αNTI ; Webb, 2000) maiores que 1,96 indicam comunidades compostas por espécies mais próximas filogeneticamente (*clustering*) do que esperado ao acaso; já valores menores que $-1,96$ indicam comunidades compostas por espécies mais distantes filogeneticamente (*evenness*) do que esperado ao acaso. Para verificar diferenças nas médias de αNRI e αNTI entre os períodos sazonais, nós utilizamos testes *t* pareados.

Para quantificar a diversidade beta entre os trechos, nós empregamos a distância de Bray-Curtis (Legendre & Legendre, 1998) para a incidência das espécies e para suas abundâncias transformadas pelo método de Hellinger (Legendre & Gallagher, 2001). Nós calculamos a diversidade beta filogenética de forma similar às métricas de estrutura filogenética alfa da comunidade (Webb *et al.*, 2008). Calculamos a distância filogenética média par-a-par para táxons (βMPDt) ou indivíduos (βMPDi), e a distância filogenética média para táxons (βMNTDt) ou indivíduos (βMNTDi) mais próximos filogeneticamente, entre trechos. Da mesma forma que a diversidade alfa filogenética, testamos a significância dessas métricas com modelos nulos gerados a partir de 999 aleatorizações, sorteando as espécies entre os terminais da filogenia de todas as espécies (algoritmo `taxa.labels` do pacote "picante"; Kembel *et al.*, 2010). Valores padronizados (i.e., βNRI e βNTI) maiores que 1,96 indicam menor substituição filogenética entre

trechos que o esperado ao acaso; já valores menores que -1,96 indicam maior substituição que o esperado ao acaso.

Para comparar a diversidade beta, diversidade beta filogenética e as distâncias ambientais (i.e., distância euclidiana) entre os períodos sazonais, nós empregamos uma análise multivariada de permutação de variância utilizando matrizes de distância (PERMANOVA; Anderson, 2001). Nós também comparamos a homogeneidade das variâncias da diversidade beta, diversidade beta filogenética e distâncias ambientais entre os períodos sazonais a partir da análise multivariada de dispersão de grupo (PERMDISP2; Anderson, 2006; Anderson *et al.*, 2006), em relação à mediana.

Para verificar a dependência espacial e ambiental das substituições de espécies e filogenética, nós correlacionamos as distâncias geográficas ao longo do curso d'água e as distâncias ambientais entre os trechos foram com a diversidade beta e diversidade beta filogenética, utilizando o teste de Mantel (Legendre & Legendre, 1998). Apesar das críticas quanto ao baixo poder preditivo do teste de Mantel (Legendre *et al.*, 2008), sua utilização pode fornecer subsídios para interpretação dos padrões observados (Graham *et al.*, 2009; Fine & Kembel, 2011).

RESULTADOS

Nós coletamos 5.108 exemplares, distribuídos em 73 espécies (69 espécies nativas e 4 exóticas), pertencentes a 16 famílias e seis ordens (Anexo 2 do Capítulo 3). As ordens que apresentaram maior número de espécies foram Characiformes (37 espécies) e Siluriformes (27), enquanto que as famílias mais ricas foram Characidae (26) e Loricariidae (12). Na estação seca amostramos 2.642 exemplares, distribuídos em 67 espécies; na estação chuvosa, 2.466 exemplares distribuídos em 58 espécies. Considerando

as espécies nativas, quatro ocorreram apenas na estação chuvosa, 13 apenas na estação seca e 54 em ambas estações.

Entre as estações seca e chuvosa, observamos significativa variação ambiental considerando todas as variáveis (MANCOVA; $F_{1,56} = 5,180$; $p < 0,001$; Tabela 2). No entanto, ao se considerar apenas as variáveis melhores preditoras da distribuição das espécies (i.e., silte, folhicho, largura do canal, seixo, areia e condutividade elétrica) não houve variação significativa (MANCOVA; $F_{1,56} = 0,717$; $p = 0,638$). Da mesma forma, não houve variação significativa na composição das espécies (teste de permutação para RDA; $F_{1,58} = 0,583$; $p = 0,95$).

De modo geral, a composição filogenética das comunidades não diferiu do esperado ao acaso (Fig. 1). Em apenas dois trechos as comunidades apresentaram espécies mais distantes filogeneticamente que o esperado ao acaso (i.e., *evenness*; trecho 19 na época seca para alfaNRI_t, e trecho 13, também na seca, para alfaNRI_i; Figura 1). As comunidades que apresentaram espécies mais aparentadas (*clustering*) que o esperado ao acaso foram compostas principalmente por espécies de Characidae (ordem Characiformes), e.g., *Hasemanina hanseni*, *Moenkhausia* sp., *Piabina argentea* e *Planaltina myersi*, em detrimento das demais famílias. Já os trechos compostos por espécies significativamente menos aparentadas (*evenness*) que o esperado ao acaso, apresentaram espécies pertencentes a pelo menos três ordens. Não houve diferença significativa entre os valores médios para alfaNRI e alfaNTI entre as estações (Tabela 3).

As distâncias ambientais entre os trechos, considerando todas as variáveis, diferiram significativamente entre as estações (PERMANOVA; $F_{1,58} = 4,678$; $p = 0,001$), sendo mantida a homogeneidade das variâncias (PERMDISP2; $F_{1,58} = 0,575$; $p = 0,452$). Considerando apenas os melhores preditores da distribuição das espécies, não houve variação da distância ambiental entre os trechos (PERMANOVA; $F_{1,58} = 1,064$; $p = 0,379$).

ao se comparar as estações seca e chuvosa, sendo também mantida a homogeneidade das variâncias (PERMDISP2; $F_{1,58} = 1,059$; $p = 0,308$). De acordo com os resultados da PERMANOVA e PERMDISP2, também não houve diferenças significativas para as variações e homogeneidades das variâncias, entre períodos sazonais, para a diversidade beta e diversidade beta filogenética entre os trechos (Tabela 4). Em suma, não houve diferença entre as estações nas variáveis que melhor explicam a distribuição das espécies, na diversidade beta e na diversidade beta filogenética.

Não houve correlação entre as distâncias ambientais e as distâncias geográficas ao longo dos córregos (teste de Mantel considerando todas as variáveis ambientais; $r = 0,017$; $p = 0,264$; teste de Mantel considerando apenas as variáveis ambientais selecionadas; $r = -0,016$; $p = 0,264$). Houve correlação positiva significativa entre a distância geográfica e a dissimilaridade na composição de espécies e filogenética entre os trechos (Tabela 5). A diversidade beta filogenética padronizada não diferiu do esperado ao acaso com relação à distância geográfica ($\text{betaNRI}_t = 0,78 \pm 0,96$; $\text{betaNRI}_i = 1,33 \pm 1,04$; $\text{betaNTI}_t = 0,60 \pm 0,98$; $\text{betaNTI}_i = 0,90 \pm 0,84$). Trechos de diferentes bacias apresentaram menor diversidade beta filogenética do que o esperado ao acaso, sugerindo a ocorrência de eventos de dispersão como principal mecanismo de estruturação das comunidades locais.

Não houve relação entre as distâncias ambientais (tanto considerando todas as variáveis quanto apenas as variáveis selecionadas) e as métricas de diversidade beta. No entanto, a diversidade beta filogenética, que considera a distância média par-a-par de todas as espécies (i.e., betaMPD), apresentou correlação positiva com a distância ambiental dos melhores preditores da distribuição das espécies, ou seja, a diversidade beta filogenética é menor entre trechos com condições ambientais similares (Tabela 5). Há uma tendência das substituições filogenéticas (i.e., diversidade beta filogenética padronizada) serem

aleatóreas com o aumento das distâncias ambientais que considera apenas as variáveis ambientais selecionadas (Fig. 2 e Tabela 5).

DISCUSSÃO

Estudos na região Neotropical mostram que há pouca influência das variações sazonais sobre a estruturação das comunidades ícticas em ambientes lóticos de pequeno porte (Winemiller, 1990; Mazzoni & Lobón-Cerviá, 2000; Arrington & Winemiller, 2006; Valério *et al.*, 2007; Couto & Aquino, 2011; Takahashi *et al.*, 2013). Essa baixa variação sazonal nas comunidades pode ser atribuída às estratégias oportunistas das espécies de peixes que habitam esses ambientes. A tolerância aos diferentes tipos de ambientes e o generalismo trófico possibilitam uma ampla distribuição e permanência dessas espécies em ambientes instáveis (Poff & Ward, 1989; Poff & Allan, 1995). Apesar da sazonalidade característica da região central do Brasil (clima Tropical de Savana de acordo com a classificação de Köppen-Geiger; Peel *et al.*, 2007), onde os invernos são secos e os verões chuvosos, as comunidades ícticas dos riachos de cabeceira pouco variaram entre as estações. Da mesma forma, os melhores preditores ambientais da distribuição das espécies pouco variaram entre as estações. Os valores de estrutura filogenética também não variaram entre as estações, sugerindo que os processos estruturadores dessas comunidades independem da sazonalidade.

As variáveis ambientais que melhor explicaram a distribuição das espécies relacionam-se à disponibilidade de hábitat e recursos alimentares para as espécies de peixes. A pequena variação na largura dos riachos entre as estações pode ser explicada pelo relevo acidentado característico da região amostrada (Crampton, 2011). Apesar do aumento do volume d'água, os cursos, por serem encaixados, impedem que haja alagamento das margens e, com isso, não há aumento na variedade de ambientes a serem

explorados pelas espécies de peixes. A baixa variação na condutividade elétrica entre estações indica a manutenção da quantidade de íons nos solos das microbacias dos riachos amostrados. A pequena variação observada na proporção de alguns substratos (i.e., silte, folhiço, seixo e areia) sugere a manutenção de comunidades de invertebrados bentônicos, que podem ser utilizados como recursos alimentares pelas espécies de peixes .

Grande parte da matéria orgânica em riachos de cabeceira é proveniente de fontes alóctones (Wetzel, 2001). As matas ciliares e matas de galeria são perenifólias e semi-decíduas, respectivamente, na região amostrada (Oliveira-Filho & Ratter, 1995; Ribeiro & Walter, 2001). Essas vegetações florestais, que acompanham os cursos d'água de pequeno porte, se caracterizam pela pouca queda de folhagem durante a estiagem, e pela manutenção de alta umidade relativa do ar em seu interior. A manutenção dessas matas constitui fonte permanente de abrigo e alimentos para a fauna íctica (Esteves & Lobón-Cervia, 2001; Deus & Petrere-Junior, 2003; Teresa & Romero, 2010; Schneider *et al.*, 2011). Apesar de algumas espécies de plantas das matas ciliares do Cerrado apresentarem diferenças sazonais quanto à deciduidade, ao se considerar a comunidade de plantas nesse ambiente, a queda de material vegetal se mantém permanente ao longo de todo o ano (Gonçalves-Júnior *et al.*, 2006). Esse material vegetal serve diretamente de alimento para espécies de peixes onívoras e frugívoras e, indiretamente, para o estabelecimento de uma fauna bentônica (Angermeier & Karr, 1983; França *et al.*, 2009). As condições climáticas amenas e estáveis no interior dessas matas permitem também o estabelecimento de comunidades de insetos terrestres (Naiman & Décamps, 1997; Ober & Hayes, 2008), fonte de alimento para as espécies de peixes onívoras e insetívoras, ao caírem na superfície da água (Schneider *et al.*, 2011). Além dessa permanente oferta de alimentos, algumas espécies de peixes alteram seus hábitos em função da disponibilidade de recursos (Deus & Petrere-Junior, 2003; Mazzoni & Rezende, 2003; Balcombe *et al.*, 2005). Essas alterações

podem ser percebidas pela substituição do item consumido (Mazzoni & Rezende, 2003) ou ampliação do espectro alimentar (Deus & Petrere-Junior, 2003; Rayner *et al.*, 2009).

A uniformidade dos valores padronizados de estrutura filogenética (i.e., alfaNRI e alfaNTI) e de diversidade beta filogenética sugere que não há variação temporal dos processos estruturadores das comunidades ícticas dos riachos amostrados. Os resultados indicam que as comunidades são estruturadas, em sua maioria, por processos estocásticos e, em menor proporção, por filtros ambientais. O generalismo de hábitat e trófico de algumas das espécies coletadas (ver Schneider *et al.*, 2011), aliado à possibilidade de livre deslocamento entre os trechos com diferentes características ambientais, podem ter gerado padrões aleatórios de substituição filogenética. Os poucos valores de alfaNRI menores que -1,96 (i.e., *evenness*) e a ausência de valores de alfaNTI menores que -1,96 reforçam a hipótese de haver pouca influência de interações de espécies estruturando as comunidades de peixes em riachos (Peres-Neto, 2004). Os valores padronizados de estrutura filogenética maiores que 1,96 sugerem a ação de filtros ambientais estruturando as comunidades (Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2007; Graham *et al.*, 2009). Os trechos amostrados que apresentaram coocorrência de espécies mais proximamente relacionadas do que o esperado ao acaso (*clustering*) foram compostos principalmente por espécies de Characidae. Membros dessa família apresentam corpo fusiforme, lateralmente comprimido, coberto por escamas, e ocupam geralmente o estrato intermediário da coluna d'água (Buckup, 1999; Moyle & Cech, 2004). Algumas espécies são caracterizadas pelo oportunismo de hábitat e trófico (Mazzoni & Rezende, 2003; Rezende & Mazzoni, 2006), conseguindo viver inclusive em ambientes impactados (Ceneviva-Bastos & Casatti, 2007). As espécies de Characidae encontradas em coocorrência, apesar do pequeno tamanho, apresentam boas condições de deslocamento (Aquino *et al.*, 2009), viabilizando a ocupação dos diferentes ambientes amostrados.

As correlações positivas entre a distância geográfica e as matrizes de diversidade beta e diversidade beta filogenética reforçam o efeito da dispersão estruturando as comunidades de peixes em riachos. As substituições filogenéticas ao acaso sugerem frequentes eventos de dispersão entre localidades (Fine & Kembel, 2011). Já locais com marcada diferença de atributos ecológicos (Bryant *et al.*, 2008; Pommier *et al.*, 2012) ou que apresentam barreiras geográficas, como grandes distâncias e cadeias de montanhas (Graham *et al.*, 2009; Morlon *et al.*, 2011; Pommier *et al.*, 2012), possuem comunidades compostas por espécies mais aparentadas que o esperado ao acaso. Os valores de diversidade beta filogenética padronizados indicam que locais muito distantes ao longo do curso d'água (i.e., trechos de diferentes bacias) apresentam menor substituição filogenética do que o esperado ao acaso. Esse padrão mostra-se consistente com os resultados obtidos no Capítulo 1, onde eventos recentes de captura de cabeceira importaram espécies e grupos de espécies filogeneticamente relacionadas entre bacias adjacentes. As capturas de cabeceiras são eventos biogeográficos que, primeiramente, promovem a expansão da distribuição das espécies e, em seguida, o isolamento de populações (Bishop, 1995; BurrIDGE *et al.*, 2006; Albert & Reis, 2011). Esses eventos, sendo geologicamente recentes, fazem com que comunidades de bacias vizinhas apresentem composição das espécies similar (ver Capítulo 2). Nesse contexto, o evento biogeográfico das capturas de cabeceiras tem um papel importante na estruturação das comunidades de peixes de riachos (Albert & Carvalho, 2011; Buckup, 2011; Lima & Ribeiro, 2011).

Padrões emergentes relacionados às métricas filogenéticas que consideram toda a topologia (i.e., MPD), e não apenas o vizinho mais próximo (i.e., MNTD), sugerem a ocorrência de processos agindo na base da filogenia (Fine & Kembel, 2011). Ao se considerar apenas as variáveis melhores preditoras da distribuição das espécies, houve correlação positiva com a substituição filogenética que considera a média par-a-par de

todas as espécies. As localidades amostradas apresentaram em sua maioria espécies pertencentes às ordens Characiformes e Siluriformes (dicotomia basal) e, entre esses dois clados (Nakatani *et al.*, 2011), é possível perceber uma nítida segregação ecológica relacionada à utilização do recurso ao longo da coluna d'água. As espécies de Characiformes costumam ocupar a região central da coluna d'água; já as espécies de Siluriformes ocorrem na região bentônica (Winemiller, 1992). A correlação positiva acima apresentada reforça essa segregação na utilização dos atributos ecológicos por esses dois grandes clados de peixes Neotropicais.

Alterações ambientais mais severas, como enxurradas, podem levar a uma preponderância de processos não determinísticos sobre a distribuição de espécies de peixes em riachos (Arrington & Winemiller, 2006; Grossman & Sabo, 2010). Da mesma forma, em locais suscetíveis a ações antrópicas, onde há descaracterização dos sistemas naturais, a reestruturação das comunidades ícticas se mostra pouco previsível. Os diferentes tipos e a intensidade dos distúrbios antrópicos agem sobre as taxas de extinção das populações naturais, além de viabilizarem a disseminação (i.e., colonização) de novas espécies, muitas delas exóticas e oportunistas (Allan & Flecker, 1993; Moyle & Light, 1996). Os valores padronizados de diversidade beta filogenética indicam redução de valores significativos de substituição e manutenção apenas de padrões aleatórios. Ou seja, em função do incremento das amplitudes de variação ambientais, a substituição de espécies se torna prioritariamente estocástica.

Este estudo evidenciou que riachos de cabeceira na região central do Brasil apresentam variações ambientais entre o período de chuva e de estiagem. Entretanto, algumas variáveis ambientais relacionadas à disponibilidade de recursos, assim como a comunidade de peixes, não variaram sazonalmente. Ou seja, os padrões e processos estruturadores dessas comunidades não variaram entre as estações. Os resultados

demonstram que essas comunidades são estruturadas principalmente por processos não determinísticos (e.g., dispersão) e em menor proporção por filtros ambientais, havendo pouca influência de interações entre espécies. Os resultados sugerem também que eventos biogeográficos, como as capturas de cabeceiras, podem interagir com processos locais, como variações ambientais, para gerar os padrões de distribuição das espécies. Nesse contexto, as alterações ambientais, principalmente aquelas relacionadas à interrupção do fluxo natural da água (i.e., construção de barragens), com o isolamento de populações e comunidades, podem gerar grandes alterações na estrutura das comunidades de peixes em riachos de cabeceiras. Essas alterações isolam populações e alteram a magnitude e frequência de flutuações ambientais (Allan & Flecker, 1993). Novos estudos podem evidenciar alterações nos padrões de substituição de espécies, principalmente em função da ação de processos não determinísticos, que podem em última instância agir sobre a evolução estrutural das comunidades.

Tabela 1. Localização dos trechos amostrais.

Trecho	Curso d'água	Latitude (°)	Longitude (°)	Altitude (m)
1	Córrego Vereda Grande	-15,5425	-47,5784	1.019
2	Córrego Vereda Grande	-15,5207	-47,5683	977
3	Ribeirão da Contagem	-15,6453	-47,875	1.170
4	Rio da Palma	-15,5818	-48,0467	1.086
5	Rio da Palma	-15,5278	-48,0659	856
6	Ribeirão Dois Irmãos	-15,5505	-48,1058	1.118
7	Ribeirão Palmeiras	-15,5405	-47,6875	937
8	Ribeirão do Buraco	-15,5969	-47,9092	896
9	Córrego Taquari	-15,5731	-47,9397	886
10	Ribeirão Cafuringa	-15,5369	-47,9752	836
11	Ribeirão Palmeiras	-15,5324	-47,7111	881
12	Córrego Queima Lençol	-15,5413	-47,8528	777
13	Córrego Fumal	-15,5926	-47,6668	944
14	Ribeirão Tortinho	-15,6231	-47,9639	1.148
15	Córrego Três Barras	-15,6669	-47,9525	1.050
16	Córrego Milho Cozido	-15,6682	-48,0174	1.086
17	Córrego Três Barras	-15,6383	-48,006	1.120
18	Córrego do Acampamento	-15,755	-47,9734	1.078
19	Córrego Serandi	-15,5911	-47,7184	975
20	Córrego Paranoazinho	-15,6768	-47,8516	1.156
21	Rio Pípiripau	-15,5813	-47,5059	1.038
22	Ribeirão Sobradinho	-15,6669	-47,8061	1.028
23	Córrego do Meio	-15,6997	-47,7025	933

24	Córrego Corguinho	-15,6215	-47,7169	1.065
25	Córrego Retiro do Meio	-15,6261	-47,3945	887
26	Córrego Olho D'água	-15,6553	-47,4062	890
27	Ribeirão Jacaré	-15,6424	-47,3553	873
28	Ribeirão Santa Rita	-15,5816	-47,3434	885
29	Ribeirão Extrema	-15,7829	-47,4479	894
30	Ribeirão Extrema	-15,8461	-47,3853	856

Tabela 2. Valores médios das variáveis ambientais dos trechos amostrados em cada uma das estações (chuvosa [C] e seca [S]). Temperatura da água (Tag), temperatura do ar (Tar), condutividade elétrica (Cond), oxigênio dissolvido (OD), turbidez (Turb), largura (Larg), profundidade (Prof), cobertura vegetal (CV), velocidade da água (Vel), cascalho pequeno (Casc_p), cascalho médio (Casc_m), cascalho grande (Casc_g), macrófita (Macr) e folhço (Folh).

Trecho	Tag		Tar		Cond		pH	OD (mg/L)	Turb (NTU)	Larg (m)		Prof (m)		CV (%)		Vel (m/s)					
	(°C)		(°C)		(μS/cm ²)					C		S		C		S		C		S	
	C	S	C	S	C	S				C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S
1	22	20	23	25	2,9	5,5	6,25	5,30	10,27	7,20	1,03	0,55	1,74	1,46	0,49	0,41	100	96	14,77	0	
2	21	20	24	25	1,4	1,2	6,17	5,62	10,87	0,79	1,68	1,65	2,32	2,25	0,48	0,35	100	96	7,94	17,67	
3	21	20	25	27	2,1	2,6	8,03	6,72	10,17	2,17	1,64	0,86	1,95	1,67	0,43	0,32	96	71	6,23	12,62	
4	19	21	20	25	1,3	2,7	9,20	5,80	6,29	4,35	5,42	0,71	2,31	2,40	0,53	0,42	100	100	24,32	40,75	
5	21	25	28	31	6,2	5,2	8,15	6,95	10,06	9,30	2,10	1,52	20,42	11,57	0,17	0,38	0	0	9,17	6,65	
6	19	20	23	25	1,1	1,3	8,02	6,33	6,63	4,31	0,58	0,56	3,70	3,41	0,72	0,72	88	100	16,29	29,98	
7	22	20	23	24	6,5	3,1	7,70	6,63	11,17	1,55	6,66	10,70	4,29	3,46	0,17	0,23	96	92	5,13	11,86	
8	17	21	18	29	12,3	24,2	8,20	6,81	5,40	5,72	5,02	2,63	4,06	10,41	0,40	0,32	88	67	46,15	0	

9	21	24	21	31	4,8	4,2	7,81	6,75	9,43	2,37	3,93	3,54	3,98	3,10	0,35	0,26	54	71	18,81	0
10	20	24	24	31	4,3	6,3	7,72	6,68	9,37	3,60	3,71	2,09	7,63	6,63	0,21	0,12	46	38	7,52	8,08
11	22	20	24	26	28,0	3,1	8,20	7,81	11,85	1,39	8,40	1,94	4,23	4,04	0,52	0,45	71	63	5	4,85
12	23	25	26	30	153,7	195,5	8,07	8,43	11,33	7,80	5,72	1,64	6,13	6,04	0,55	0,35	4	33	3,9	8,56
13	23	23	26	26	45,2	73,5	7,65	7,25	10,91	3,50	3,40	1,35	2,81	2,81	0,67	0,60	96	92	5,23	7,46
14	19	20	22	25	2,7	2,6	7,47	5,61	9,40	4,50	5,54	1,98	2,36	1,82	0,31	0,26	100	100	6,02	4,75
15	19	23	24	28	1,8	2,1	7,51	6,53	9,02	7,30	3,20	5,37	4,65	4,29	0,37	0,33	67	79	4,18	5,2
16	21	23	26	25	23,5	27,1	6,77	6,35	8,06	4,64	1,92	1,06	3,12	2,95	0,54	0,55	100	100	3,5	4,13
17	18	20	24	29	0,9	1,3	7,50	5,44	8,80	7,82	1,40	1,95	1,31	1,43	0,70	0,65	100	100	4,34	8,09
18	17	20	22	24	6,9	5,2	7,25	5,79	3,50	2,04	7,53	0,56	1,57	0,60	0,30	0,13	100	100	0	0
19	22	21	24	30	5,4	4,0	7,25	6,52	10,23	6,50	14,20	4,25	3,20	2,72	0,95	0,55	21	25	4,31	8,68
20	21	21	23	24	7,8	5,5	7,54	6,04	9,81	1,75	1,39	1,16	3,03	2,76	0,37	0,24	42	46	6,03	42,05
21	21	18	22	25	14,3	25,7	8,10	7,25	10,35	4,10	12,20	6,70	5,28	4,03	0,78	0,45	58	50	6,23	5,36
22	21	22	24	31	19,1	60,2	7,80	7,52	10,99	5,09	6,00	2,10	4,45	4,07	0,47	0,19	92	75	2,86	9,76
23	21	20	23	24	5,2	4,3	7,84	6,70	10,34	3,67	45,40	4,87	4,71	3,75	0,42	0,50	92	96	8,97	5,99

24	24	20	23	26	9,2	7,0	7,96	6,43	11,20	11,90	1,31	3,36	3,01	3,14	0,62	0,42	88	79	8,01	20,33
25	23	23	25	24	32,6	58,6	7,70	7,39	9,17	8,32	9,87	7,07	4,98	4,67	1,21	0,98	83	75	10,34	15,45
26	21	20	26	30	39,2	54,3	7,71	7,54	9,55	9,30	14,30	5,19	3,78	3,49	0,74	0,75	50	33	6,11	11,55
27	22	21	26	27	33,7	53,7	8,08	7,4	7,9	8,96	13,8	14,4	9,44	7,01	2,02	1,41	0	29	9,04	15,57
28	22	19	24	25	19,6	29,7	7,82	6,38	6,12	5,85	6,97	7,65	6,93	5,46	1,05	0,61	75	83	12,56	8,66
29	21	18	26	26	14,8	26,9	7,61	7,4	10,14	8,14	12,4	7,7	5,78	5,24	0,7	0,48	42	42	2,4	12,87
30	22	18	24	26	14	23,6	8,8	7,38	10,38	8,82	20,7	8,5	8,32	6,8	1,16	0,54	63	46	6,6	17,04

Tabela 2. Continuação.

Trecho	Argila (%)		Silte (%)		Areia (%)		Casca_p (%)		Casca_m (%)		Casca_g (%)		Seixo (%)		Macr (%)		Folh (%)		
	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	
1	10	10	10	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60	90
2	10	0	0	0	20	15	60	70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	15
3	0	0	0	0	0	0	0	0	30	20	30	0	40	70	0	0	0	0	10
4	0	0	0	0	0	0	40	40	20	10	20	0	0	0	0	0	0	20	50
5	0	0	10	0	0	0	20	20	30	30	30	30	10	20	0	0	0	0	0
6	0	0	0	20	0	0	40	0	40	0	0	10	0	0	0	0	0	20	70
7	0	0	10	0	20	20	20	0	30	30	20	40	0	0	0	0	0	0	10
8	0	0	10	0	30	30	50	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	10	30
9	0	0	10	0	0	40	20	0	30	0	20	20	0	20	0	0	0	20	20
10	0	0	20	0	0	0	20	0	30	10	30	50	0	20	0	0	0	0	20
11	0	0	0	0	0	40	0	0	20	50	60	10	0	0	20	0	0	0	0
12	0	0	10	0	30	40	40	30	20	20	0	0	0	0	0	0	0	0	10

13	0	0	50	30	10	0	0	0	20	0	0	40	0	0	0	0	20	30
14	20	0	0	0	0	10	30	20	50	60	0	0	0	0	0	0	0	10
15	0	0	20	0	10	0	0	20	40	60	30	15	0	0	0	5	0	0
16	0	0	0	0	10	10	20	20	30	30	20	20	20	20	0	0	0	0
17	0	0	0	0	20	30	30	0	30	0	10	30	10	40	0	0	0	0
18	0	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	70
19	0	0	10	0	80	80	0	0	0	0	0	0	0	0	10	20	0	0
20	0	0	0	10	30	40	20	0	30	20	0	0	20	0	0	0	0	30
21	0	0	20	0	70	30	10	40	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0
22	0	0	0	10	30	0	30	0	30	70	10	0	0	0	0	0	0	20
23	0	0	10	0	20	40	30	30	30	0	10	0	0	0	0	30	0	0
24	10	0	20	0	40	30	30	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	20
25	0	0	20	80	20	0	20	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	20
26	60	20	20	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	40
27	10	0	70	50	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	40

28	10	20	40	20	10	30	40	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	0	0	20	0	0	10	20	40	20	0	40	30	0	0	0	0	0	20
30	0	0	30	10	20	50	0	0	30	0	20	30	0	0	0	0	0	10

Tabela 3. Teste *t* pareado (df = 25) para comparação das métricas de diversidade filogenética (alfaNTI e alfaNRI) entre os períodos de seca e chuva. “t” e “i” indicam se as métricas se basearam na riqueza de táxons ou na abundância das espécies, respectivamente.

Diversidade filogenética	Seca	Chuva	<i>t</i>	<i>p</i>
	(média ± DP)	(média ± DP)		
alfaNRIt	0,36 ± 1,17	0,44 ± 0,97	-0,48	0,64
alfaNRi	0,57 ± 1,34	0,89 ± 1,06	-1,79	0,09
alfaNTIt	0,23 ± 1,00	0,23 ± 0,82	-2,01	0,06
alfaNTi	0,50 ± 0,84	0,68 ± 0,72	-1,12	0,27

Tabela 4. Valores dos testes de significância (com 999 aleatorizações) para a variação (PERMANOVA) e homogeneidade das variâncias (PERMDISP2) da diversidade beta e diversidade beta filogenética (betaMPD e betaMNTD) entre as estações. “t” e “i” indicam se as métricas se basearam nos táxons ou nas abundâncias, respectivamente.

Diversidade	PERMANOVA		PERMDISP2	
	$F_{1,58}$	p	$F_{1,58}$	p
Betat	0,399	0,96	0,706	0,40
Betai	0,625	0,83	0,050	0,82
BetaMPDt	1,003	0,41	1,979	0,16
BetaMPDi	1,043	0,38	2,960	0,09
BetaMNTDt	1,012	0,40	0,135	0,71
BetaMNTDi	0,491	0,67	0,065	0,80

Tabela 5. Correlação (teste de Mantel) entre as métricas de diversidade beta (diversidade beta, diversidade beta filogenética [betaMPD e betaMNTD] e diversidade beta filogenética padronizada [betaNRI e betaNTI]) e a distância geográfica (DG) e ambiental (considerando todas as variáveis [DAT] e apenas com as variáveis selecionadas [DAS]) entre trechos. “t” e “i” indicam se as métricas se basearam na incidência ou na abundância de espécies, respectivamente. Em negrito valores de *p* menores que 0,05.

Diversidade	DG		DAT		DAS	
	<i>r</i> ²	<i>p</i>	<i>r</i> ²	<i>p</i>	<i>r</i> ²	<i>p</i>
Betat	0,483	0,001	-0,004	0,400	-0,007	0,355
Betai	0,479	0,001	0,000	0,542	-0,003	0,391
BetaMPDt	0,053	0,043	0,022	0,190	0,057	0,013
BetaMPDi	0,064	0,025	0,020	0,242	0,050	0,017
BetaMNTDt	0,104	0,003	-0,018	0,239	0,009	0,349
BetaMNTDi	0,174	0,001	-0,012	0,333	-0,006	0,379
BetaNRIt	0,198	0,001	-0,002	0,552	-0,040	0,062
BetaNRi	0,198	0,001	0,016	0,275	-0,049	0,044
BetaNTIt	0,244	0,001	-0,023	0,825	-0,069	0,002
BetaNTi	0,232	0,001	-0,005	0,609	-0,063	0,010

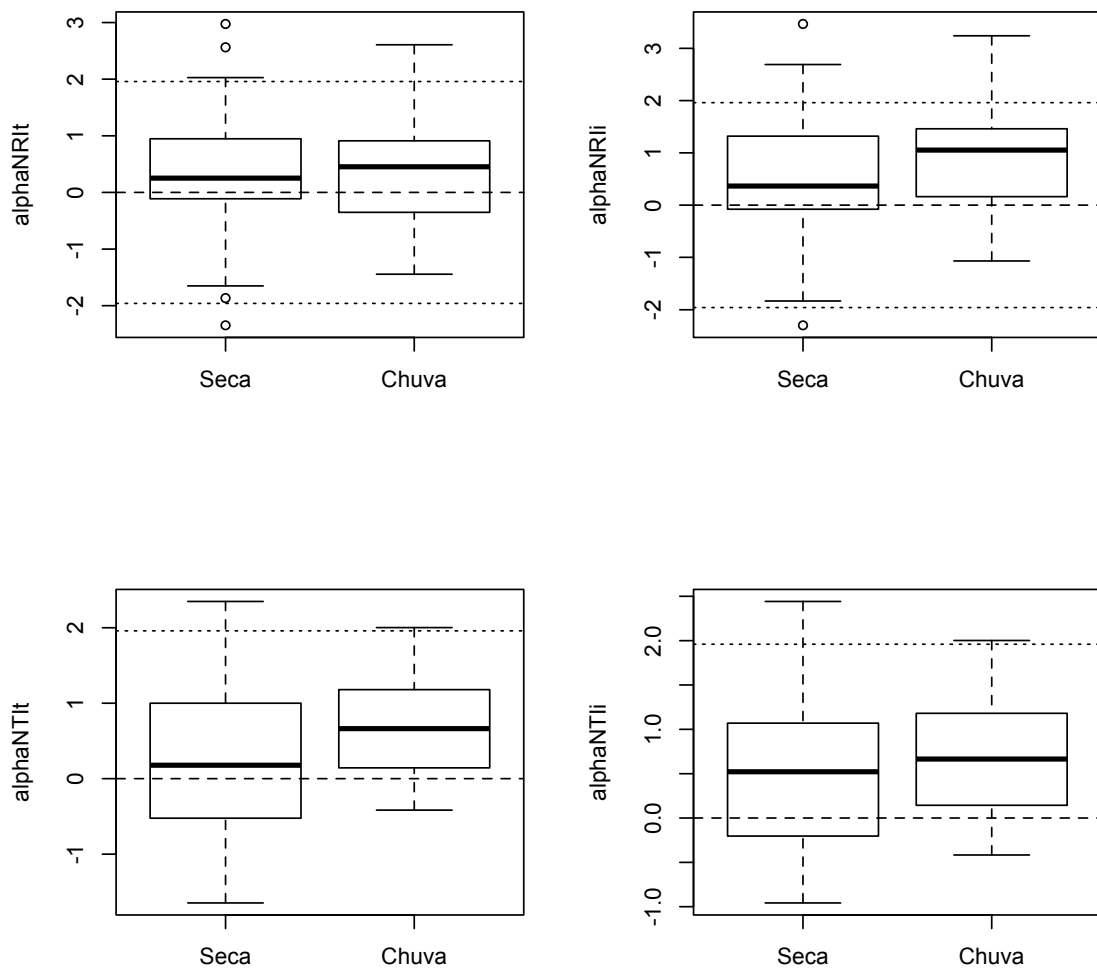


Figura 1. Estrutura filogenética da comunidade (alfaNRI e alfaNTI) nas estações seca e chuvosa. “t” e “i” indicam se as métricas se basearam nos táxons ou nas abundâncias, respectivamente. A linha tracejada indica o valor zero e a linha pontilhada indica os valores 1,96 e -1,96.

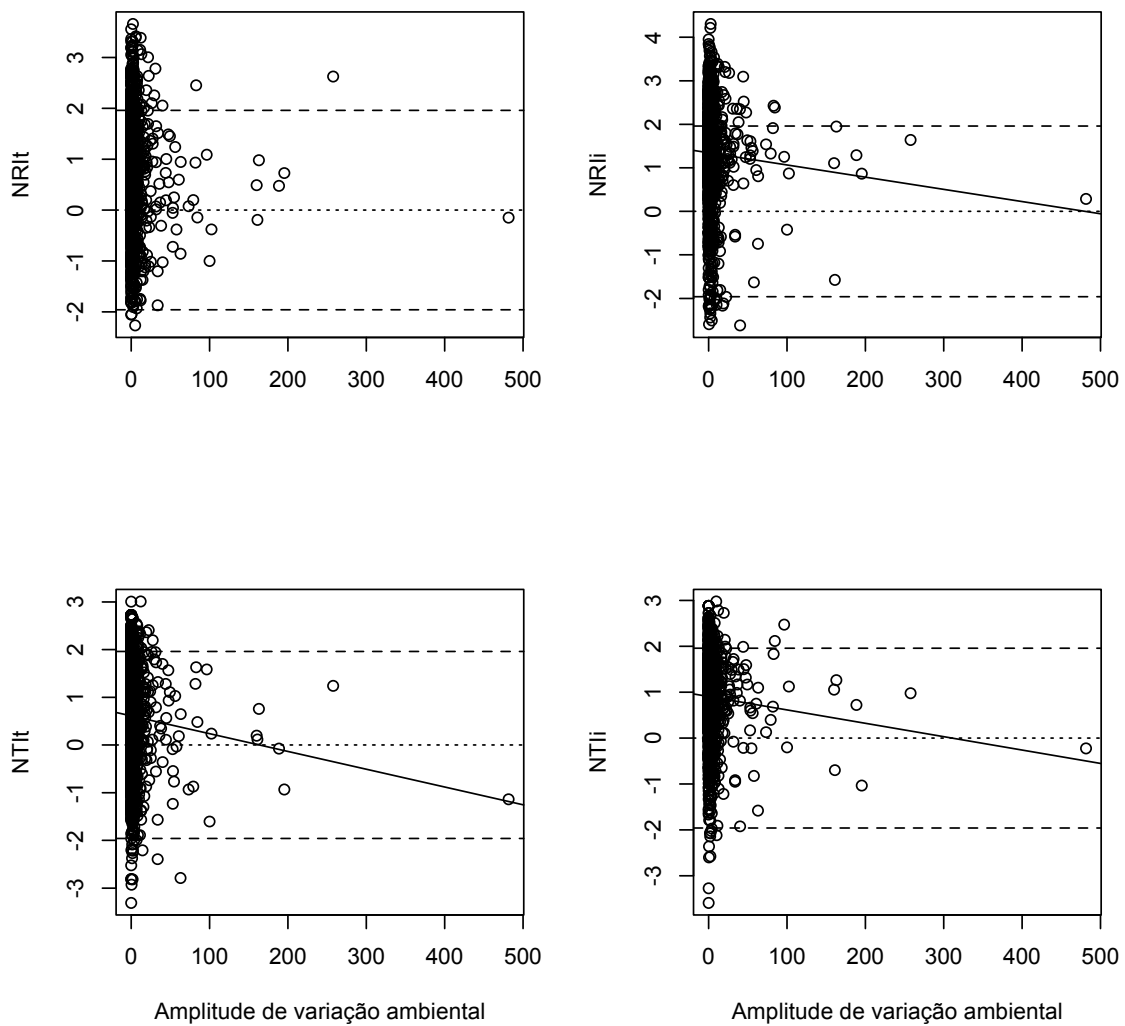


Figura 2. Substituição filogenética padronizada (i.e., betaNRI e betaNTI) ao longo das amplitudes de variação ambiental, considerando as variáveis ambientais selecionadas na predição da composição das espécies. “t” e “i” indicam se as métricas se basearam nos táxons ou nas abundâncias, respectivamente. Linha pontilhada indica o valor zero e a linha tracejada indica os valores 1,96 e -1,96.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abell, R., Thieme, M.L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Balderas, S.C., Bussing, W., Stiassny, M.L.J., Skelton, P., Allen, G.R., Unmack, P., Naseka, A., Ng, R., Sindorf, N., Robertson, J., Armijo, E., Higgins, J.V., Heibel, T.J., Wikramanayake, E., Olson, D., Lopez, H.L., Reis, R.E., Lundberg, J.G., Perez, M.H.S. & Petry, P. (2008) Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *Bioscience*, **58**, 403-414.
- Albert, J.S. & Carvalho, T.P. (2011) Neogene assembly of modern faunas. *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes* (ed. by J.S. Albert and R.E. Reis), pp. 119-136. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Albert, J.S. & Reis, R.E. (2011) Introduction to Neotropical Freshwaters. *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes* (ed. by J.S. Albert and R.E. Reis), pp. 3-19. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Allan, J.D. & Flecker, A.S. (1993) Biodiversity conservation in running waters. *Bioscience*, **43**, 32-43.
- Anderson, M.J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**, 32-46.
- Anderson, M.J. (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, **62**, 245-253.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. & McArdle, B.H. (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, **9**, 683-693.
- Angermeier, P.L. & Karr, J.R. (1983) Fish communities along environmental gradients in a system of Tropical streams. *Environmental Biology of Fishes*, **9**, 117-135.

- Aquino, P.P.U., Schneider, M., Martins-Silva, M.J., Fonseca, C.P., Arakawa, H.B. & Cavalcanti, D.R. (2009) Ictiofauna dos córregos do Parque Nacional de Brasília, bacia do Alto Rio Paraná, Distrito Federal, Brasil Central. *Biota Neotropica*, **9**, 217-230.
- Arrington, D.A. & Winemiller, K.O. (2006) Habitat affinity, the seasonal flood pulse, and community assembly in the littoral zone of a Neotropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 126-141.
- Balcombe, S.R., Bunn, S.E., McKenzie-Smith, F.J. & Davies, P.M. (2005) Variability of fish diets between dry and flood periods in an and zone floodplain river. *Journal of Fish Biology*, **67**, 1552-1567.
- Belyea, L.R. & Lancaster, J. (1999) Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, **86**, 402-416.
- Bishop, P. (1995) Drainage rearrangement by river capture, beheading and diversion. *Progress in Physical Geography*, **19**, 449-473.
- Bockmann, F.A. (1998) *Análise filogenética da família Heptapteridae (Teleostei, Ostariophysi, Siluriformes) e redefinição de seus gêneros*. PhD Thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Bryant, J.A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A.J., Enquist, B.J. & Green, J.L. (2008) Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 11505-11511.
- Buckup, P.A. (1999) Sistemática e biogeografia de peixes de riachos. *Ecologia de peixes de riachos* (ed. by E.P. Caramaschi, R. Mazzoni and P.R. Peres-Neto), p. 260. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro.

- Buckup, P.A. (2011) The Eastern Brazilian Shield. *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes* (ed. by J.S. Albert and R.E. Reis), pp. 203-210. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Burridge, C.P., Craw, D. & Waters, J.M. (2006) River capture, range expansion, and cladogenesis: the genetic signature of freshwater vicariance. *Evolution*, **60**, 1038-1049.
- Castro, R.M.C. (1999) Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. *Ecologia de peixes de riacho* (ed. by E.P. Caramaschi, R. Mazzoni and P.R. Peres-Neto), p. 260. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A. & Bazzaz, F.A. (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist*, **163**, 823-843.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693-715.
- Ceneviva-Bastos, M. & Casatti, L. (2007) Oportunismo alimentar de *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae): uma espécie abundante em riachos do noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Iheringia, Série Zoológica*, **97**, 7-15.
- Chiachio, M.C., Oliveira, C. & Montoya-Burgos, J.I. (2008) Molecular systematic and historical biogeography of the armored Neotropical catfishes Hypoptopomatinae and Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **49**, 606-617.
- Couto, T.B.A. & Aquino, P.P.U. (2011) Fish assemblage and streams integrity of the APA Gama and Cabeça de Veado, Distrito Federal, Central Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **9**, 445-454.

- Cramer, C.A., Bonatto, S.L. & Reis, R.E. (2011) Molecular phylogeny of the Neoplecostominae and Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) using multiple genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **59**, 43-52.
- Crampton, W.G.R. (2011) An ecological perspective on diversity and distributions. *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes* (ed. by J.S. Albert and R.E. Reis), pp. 165-189. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Deus, C.P. & Petrere-Junior, M. (2003) Seasonal diet shifts of seven fish species in an Atlantic rainforest stream in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **63**, 579-588.
- Dray, S., Legendre, P. & Blanchet, G. (2011) *packfor: Forward Selection with permutation* (Canoco p.46).
- Emerson, B.C. & Gillespie, R.G. (2008) Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 619-630.
- Esteves, K.E. & Lobón-Cervia, J. (2001) Composition and trophic structure of a fish community of a clear water Atlantic rainforest stream in southeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, **62**, 429-440.
- Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2011) Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, **34**, 552-565.
- França, J.S., Gregorio, R.S., de Paula, J.D., Goncalves, J.F., Ferreira, F.A. & Callisto, M. (2009) Composition and dynamics of allochthonous organic matter inputs and benthic stock in a Brazilian stream. *Marine and Freshwater Research*, **60**, 990-998.
- Golterman, H.L., Clymo, R.S. & Ohnstad, M.A.M. (1978) *Methods for physical and chemical analysis of freshwaters*. Blackwell Scientific Pub, Oxford.

- Gonçalves-Júnior, J.F., França, J.S. & Callisto, M. (2006) Dynamics of allochthonous organic matter in a tropical Brazilian headstream. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **49**, 967-973.
- Gorman, O.T. & Karr, J.R. (1978) Habitat structure and stream fish communities. *Ecology*, **59**, 507-515.
- Graham, C.H., Parra, J.L., Rahbek, C. & McGuire, J.A. (2009) Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 19673-19678.
- Grossman, G.D. & Sabo, J.L. (2010) Incorporating environmental variation into models of community stability: examples from stream fish. *American Fisheries Society Symposium*, **73**, 407-426.
- Hrbek, T., Seekinger, J. & Meyer, A. (2007) A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **43**, 986-998.
- Hubbell, S.P. (1997) A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forest and coral reefs. *Coral Reefs*, **16**, S9-S21.
- Huston, M.A. (1999) Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, **86**, 393-401.
- Ingram, T. & Shurin, J.B. (2009) Trait-based assembly and phylogenetic structure in northeast Pacific rockfish assemblages. *Ecology*, **90**, 2444-2453.
- Jackson, D.A., Peres-Neto, P.R. & Olden, J.D. (2001) What controls who is where in freshwater fish communities – the role of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 157-170.

- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463-1464.
- Kraft, N.J.B., Cornwell, W.K., Webb, C.O. & Ackerly, D.D. (2007) Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *American Naturalist*, **170**, 271-283.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical ecology*. Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Legendre, P. & Gallagher, E.D. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, **129**, 271-280.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2008) Analyzing or explaining beta diversity? Comment. *Ecology*, **89**, 3238-3244.
- Lehmann, P. (2006) *Anatomia e relações filogenéticas da família Loricariidae (Ostariophysi: Siluriformes) com ênfase na subfamília Hypoptopomatinae*. PhD Thesis, Pontífica Universidade Católica do Rio Grande do Sul,
- Lima, F.C.T. & Ribeiro, A.C. (2011) Continental-scale tectonic controls of biogeography and ecology. *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (ed. by J.S. Albert and R.E. Reis), pp. 145-164. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Losos, J.B. (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, **11**, 995-1003.
- Martins, F.O. (2012) *Análise filogenética e revisão taxonômica de Pseudotothyris Britski & Garavello, 1984 (Loricariidae: Hypoptopomatinae)*. MSc Thesis, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, São José do Rio Preto.

- Matschiner, M., Hanel, R. & Salzburger, W. (2011) On the origin and trigger of the notothenioid adaptive radiation. *Plos One*, **6**, 1-9.
- Mazzoni, R. & Lobón-Cerviá, J. (2000) Longitudinal structure, density and production rates of a neotropical stream fish assemblage: the river Ubatiba in the Serra do Mar, southeast Brazil. *Ecography*, **23**, 588-602.
- Mazzoni, R. & Rezende, C.F. (2003) Seasonal diet shift in a Tetragonopterinae (Oateichthyes, Characidae) from the Ubatiba river, RJ, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **63**, 69-74.
- Mirande, J.M. (2010) Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*, **8**, 385-568.
- Morlon, H., Schwilk, D.W., Bryant, J.A., Marquet, P.A., Rebelo, A.G., Tauss, C., Bohannan, B.J.M. & Green, J.L. (2011) Spatial patterns of phylogenetic diversity. *Ecology Letters*, **14**, 141-149.
- Morrone, J.J. (2009) *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. Columbia University Press, New York.
- Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C.N., Munoz, F., Bersier, L.F., Chave, J., Couteron, P., Dalecky, A., Fontaine, C., Gravel, D., Hardy, O.J., Jabot, F., Lavergne, S., Leibold, M., Mouillot, D., Munkemuller, T., Pavoine, S., Prinzing, A., Rodrigues, A.S.L., Rohr, R.P., Thebault, E. & Thuiller, W. (2012) Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews*, **87**, 769-785.
- Moyle, P.B. & Light, T. (1996) Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation*, **78**, 149-161.
- Moyle, P.B. & Cech, J.J. (2004) *Fishes: an introduction of ichthyology*. Pearson Benjamin Cummings, San Francisco.

- Naiman, R.J. & Décamps, H. (1997) The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 621-658.
- Nakatani, M., Miya, M., Mabuchi, K., Saitoh, K. & Nishida, M. (2011) Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaean origin and Mesozoic radiation. *BMC Evolutionary Biology*, **11**, 1-25.
- Ober, H.K. & Hayes, J.P. (2008) Influence of forest riparian vegetation on abundance and biomass of nocturnal flying insects. *Forest Ecology and Management*, **256**, 1124-1132.
- Olden, J.D. & Poff, N.L. (2003) Redundancy and the choice of hydrologic indices for characterizing streamflow regimes. *River Research and Applications*, **19**, 101-121.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. (1995) A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, **52**, 141-194.
- Pavoine, S., Ollier, S. & Dufour, A.B. (2005) Is the originality of a species measurable? *Ecology Letters*, **8**, 579-586.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L. & McMahon, T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, **11**, 1633-1644.
- Pereira, E.H.L. (2008) *Relações filogenéticas de Neoplecostominae Regan, 1904 (Siluriformes: Loricariidae)*. PhD Thesis, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Peres-Neto, P.R. (2004) Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*, **140**, 352-360.

- Peterson, E.E., Theobald, D.M. & Ver Hoef, J.M. (2007) Geostatistical modelling on stream networks: developing valid covariance matrices based on hydrologic distance and stream flow. *Freshwater Biology*, **52**, 267-279.
- Pinna, M.C.C. (1998) Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes* (ed. by L. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena and C.a.S. Lucena.), pp. 279-330. EDIPUCRS, Porto Alegre.
- Poff, N.L. (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of North American Benthological Society*, **16**, 391-409.
- Poff, N.L. & Ward, J.V. (1989) Implications of streamflow variability predictability for lotic community structure: a regional analysis of streamflow patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**, 1805-1818.
- Poff, N.L. & Allan, J.D. (1995) Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, **76**, 606-627.
- Pollock, M.M. (1998) Biodiversity. *River Ecology and Management* (ed. by R.J. Naiman and R.E. Bilby), pp. 423–454. Springer-Verlag, New York.
- Pommier, T., Douzery, E.J.P. & Mouillot, D. (2012) Environment drives high phylogenetic turnover among oceanic bacterial communities. *Biology Letters*, **8**, 562-566.
- Proches, S., Wilson, J.R.U. & Cowling, R.M. (2006) How much evolutionary history in a 10x10 m plot? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 1143-1148.
- Rayner, T.S., Pusey, B.J. & Pearson, R.G. (2009) Spatio-temporal dynamics of fish feeding in the lower Mulgrave River, north-eastern Queensland: the influence of

- seasonal flooding, instream productivity and invertebrate abundance. *Marine and Freshwater Research*, **60**, 97-111.
- Rezende, C.F. & Mazzoni, R. (2006) Availability and use of allochthonous resources for *Bryconamericus microcephalus* (Miranda-Ribeiro) (Actinopterygii, Characidae), at Andorinha Stream, Ilha grande, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **23**, 218-222.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (2001) As Matas de Galeria no contexto do bioma Cerrado. *Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria* (ed. by J.F. Ribeiro, C.E.L.D. Fonseca and J.C. Sousa-Silva), pp. 29-47. EMBRAPA, Planaltina.
- Ricklefs, R.E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1-15.
- Roberts, J.H. & Hitt, N.P. (2010) Longitudinal structure in temperate stream fish communities: evaluating conceptual models with temporal data. *Community ecology of stream fishes: concepts, approaches, and techniques* (ed. by K.B. Gido and D.A. Jackson), pp. 281-299. American Fisheries Society, Symposium 73, Bethesda, Maryland.
- Schlosser, I.J. (1990) Environmental variation, life-history attributes, and community structure in stream fishes: implications for environmental management and assessment. *Environmental Management*, **14**, 621-628.
- Schneider, M., Aquino, P.P.U., Martins-Silva, M.J. & Fonseca, C.P. (2011) Trophic structure of Bananal stream subbasin fish community in the Brasília National Park, Brazilian Savanna (Cerrado) Bioma, DF. *Neotropical Ichthyology*, **9**, 579-592.
- Shipley, B., Paine, C.E.T. & Baraloto, C. (2012) Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly. *Ecology*, **93**, 760-769.

- Sullivan, J.P., Lundberg, J.G. & Hardman, M. (2006) A phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei : Siluriformes) using rag1 and rag2 nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **41**, 636-662.
- Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., Godfray, H.C.J., Beissinger, S.R., Benton, T., Cameron, D.D., Carmel, Y., Coomes, D.A., Coulson, T., Emmerson, M.C., Hails, R.S., Hays, G.C., Hodgson, D.J., Hutchings, M.J., Johnson, D., Jones, J.P.G., Keeling, M.J., Kokko, H., Kunin, W.E., Lambin, X., Lewis, O.T., Malhi, Y., Mieszkowska, N., Milner-Gulland, E.J., Norris, K., Phillimore, A.B., Purves, D.W., Reid, J.M., Reuman, D.C., Thompson, K., Travis, J.M.J., Turnbull, L.A., Wardle, D.A. & Wiegand, T. (2013) Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, **101**, 58-67.
- Takahashi, E.L.H., Rosa, F.R.T., Langeani, F. & Nakaghi, L.S.O. (2013) Spatial and seasonal patterns in fish assemblage in Córrego Rico, upper Paraná River basin. *Neotropical Ichthyology*, **11**, 143-152.
- Taylor, C.M. & Warren Jr., M.L. (2001) Dynamics in species composition of stream fish assemblages: environmental variability and nested subsets. *Ecology*, **82**, 2320-2330.
- Teresa, F.B. & Romero, R.D. (2010) Influence of the riparian zone phytophysiognomies on the longitudinal distribution of fishes: evidence from a Brazilian savanna stream. *Neotropical Ichthyology*, **8**, 163-170.
- Uieda, V.S. & Castro, R.M.C. (1999) Coleta e fixação de peixes de riacho. *Ecologia de peixes de riachos* (ed. by E.P. Caramaschi, R. Mazzoni and P.R. Peres-Neto), pp. 1-22. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro.
- Valério, S.B., Suárez, Y.R., Felipe, T.R.A., Tondato, K.K. & Ximenes, L.Q.L. (2007) Organization patterns of headwater-stream fish communities in the Upper Paraguay-Parana basins. *Hydrobiologia*, **583**, 241-250.

- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130-137.
- Wallace, J.B., Eggert, S.L., Meyer, J.L. & Webster, J.R. (1997) Multiple Trophic Levels of a Forest Stream Linked to Terrestrial Litter Inputs. *Science*, **277**, 102-104.
- Webb, C.O. (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist*, **156**, 145-155.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, **24**, 2098-2100.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- Wentworth, C.K. (1922) A Scale of Grade and Class Terms for Clastic Sediments. *The Journal of Geology*, **30**, 377-392.
- Wetzel, R.G. (2001) *Limnology: lake and river ecosystems*, 3rd Edition edn. Academic Press, an imprint of Elsevier, San Diego, California.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. (2005) Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **36**, 519-539.
- Winemiller, K.O. (1990) Spatial and temporal variation in Tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs*, **60**, 331-367.
- Winemiller, K.O. (1992) Ecomorphology fo freshwater fishes. *National Geography Research & Exploration*, **8**, 308-327.

CAPITULO 4

Áreas protegidas e conservação da ictiofauna em riachos do Brasil Central

RESUMO

Frente à crescente perda da biodiversidade, a criação e manutenção de áreas protegidas se apresentam como a principal estratégia para a conservação. No entanto, nem sempre as áreas protegidas efetivamente mantêm a integridade da biodiversidade dos ambientes límnicos. O presente trabalho verificou se um conjunto de áreas protegidas na região central do Brasil efetivamente preservam a diversidade regional de peixes de riachos. As áreas protegidas apresentaram menor riqueza de espécies e diversidade filogenética em relação às áreas desprotegidas, independentemente da presença das espécies exóticas. Por essas áreas protegidas não terem sido criadas com o objetivo de preservar os componentes bióticos dos ambientes límnicos, visando a complementariedade de habitats, e, com isso, maior diversidade, algumas espécies podem não estar satisfatoriamente protegidas. No entanto, populações de espécies endêmicas (i.e., espécies com distribuição restrita) e menor ocorrência de espécies exóticas foram observadas nos trechos preservados. O planejamento para definição de áreas protegidas deve considerar a complementariedade de habitats, bem como sua conectividade. Informações a respeito da similaridade (taxonômica e filogenética) entre áreas podem ser utilizadas buscando maximizar a representatividade da diversidade regional, minimizando custos na criação e manutenção de áreas protegidas.

Palavras-chave: ecossistemas aquáticos; espécies com distribuição restrita; espécies endêmicas; espécies exóticas; Unidades de Conservação.

ABSTRACT

Protected areas and stream fish conservation in central Brazil

Facing the increasing biodiversity loss, protected areas are the main strategy for conservation. However, these protected areas do not always preserve the integrity of the limnic biodiversity. The present study examined if protected areas effectively preserve the diversity of streams fishes in central Brazil. Protected areas had lower species richness and phylogenetic diversity compared to unprotected areas, regardless the presence of exotic species. Protected areas were not designed with the objective of preserving the limnic environments, aiming at complementary habitat and a higher diversity; some species may not be adequately protected. However, populations of endemic species (i.e., restricted-range) and lower occurrences of exotic species were observed in the preserved areas. Definition of protected areas should consider the complementarity of habitats, as well as their connectivity. Similarity (taxonomic and phylogenetic) between areas can be used to maximize the representativeness of regional diversity, while minimizing costs. The management and monitoring of native species populations, especially endemics, contributes to greater efficiency in stream fish conservation.

Keywords: aquatic ecosystems; Conservation Units; endemic species, exotic species; restricted-range.

INTRODUÇÃO

Os ecossistemas límnicos estão sofrendo rápidas e profundas transformações (Allan & Flecker, 1993; Magurran, 2009), principalmente em função das atividades humanas. A perda de habitats com a degradação ambiental é a principal ameaça para a manutenção das comunidades ícticas nos ecossistemas límnicos. Entre os principais impactos que

descaracterizam o ambiente natural destacam-se: barramento dos rios com a construção de hidrelétricas, que transformam ambientes lóticos em lênticos e isolam populações; retirada da vegetação ripária, que funciona como fonte de abrigo e alimento para muitas espécies; e poluição dos cursos d'água, pela emissão de efluentes de origem doméstica e industrial (Rosa & Lima, 2005; Olden *et al.*, 2010). Tida como a segunda maior causa de perda de diversidade, a introdução de espécies exóticas traz consequências inesperadas ao ambiente natural (Moyle & Light, 1996), em especial a introdução de espécies predadoras (Rodríguez, 2001; Junk *et al.*, 2006; Vitule *et al.*, 2006). A diminuição das populações e das espécies nativas e o aumento de algumas poucas espécies exóticas podem conduzir à homogeneização da biodiversidade regional (McKinney & Lockwood, 1999). Esse fenômeno é mensurado a partir da redução na diversidade beta, devido à diminuição dos endemismos locais e disseminação de um pequeno número de espécies oportunistas, bastante tolerantes e ecologicamente plásticas (Olden, 2006; Olden *et al.*, 2010).

Buscando preservar essa diversidade em crise, diversas medidas têm sido utilizadas para maximizar os esforços conservacionistas. Tradicionalmente, a riqueza de espécies (Schluter & Ricklefs, 1993) e a distinção de uma área, caracterizada a partir dos endemismos (Myers, 1988, 1990), são tidas como os principais critérios para se quantificar a diversidade e selecionar áreas prioritárias para conservação. Abordagens recentes enfatizam a importância de se considerar a história evolutiva das espécies na delimitação dessas áreas (Posadas *et al.*, 2001; Forest *et al.*, 2003; Mace *et al.*, 2003; Faith *et al.*, 2004; Rolland *et al.*, 2012). A diversidade filogenética (PD; Faith, 1992) pode ser expressa pela soma dos comprimentos dos ramos que conectam um grupo de espécies em uma filogenia; sendo assim, ao se preservar regiões com maiores valores de PD, maior fração de história evolutiva e possibilidade de diversificação futura estariam sendo preservadas (Faith, 1992, 2002; Forest *et al.*, 2003). Ao se investir esforços na preservação de áreas com linhagens

que apresentam maiores divergências evolutivas, há uma maior probabilidade de manutenção da biodiversidade, principalmente, em um futuro de transformações incertas (Faith, 2002; Forest *et al.*, 2003). No entanto, regiões que apresentam recentes eventos de especiação (i.e., neoendemismos) possuem grupos de espécies com pequenos comprimentos de ramos e, caso iniciativas conservacionistas priorizassem apenas a PD, esses locais não seriam preservados (Isambert *et al.*, 2011). Nesse contexto, planejamentos sistemáticos de conservação devem considerar diferentes aspectos da diversidade biológica, levando em consideração tanto informações taxonômicas e endemismos, quanto a história evolutiva das espécies (Strecker *et al.*, 2011).

A manutenção de áreas protegidas vêm sendo considerada a forma mais efetiva de se preservar a biodiversidade (IUCN, 2003; Chape *et al.*, 2005). No entanto, não há uma padronização na forma com que a manutenção dos componentes bióticos é mensurada (Chape *et al.*, 2005). Além disso, muitas áreas protegidas são projetadas para a preservação de componentes terrestres dos ecossistemas, dando pouca atenção aos componentes límnicos (Abell *et al.*, 2007; Herbert *et al.*, 2010). O desafio de preservar os ambientes de água doce continentais é garantir a manutenção de processos presentes ao longo dos cursos d'água, além de considerar as ameaças que ocorrem ao longo das bacias hidrográficas (Nel *et al.*, 2009; Olden *et al.*, 2010; Linke *et al.*, 2011). Buscando subsidiar a manutenção desses ambientes, Abell *et al.* (2007) propuseram uma nova abordagem com enfoque explícito em ambientes de águas continentais, com definições hierárquicas de áreas a serem manejadas, de forma a favorecer a integração com áreas protegidas originalmente estabelecidas para proteger ambientes terrestres e marinhos.

A região central do Brasil caracteriza-se por elevadas altitudes e a presença de riachos encaixados que vertem para três grandes bacias hidrográficas: Alto Tocantins, Alto Paraná e São Francisco. Alguns desses riachos estão inseridos em áreas protegidas (i.e.,

Unidades de Conservação e áreas militares) e abrigam uma rica e pristina fauna íctica (Aquino *et al.*, 2009; Couto & Aquino, 2011). Entre as espécies encontradas nas áreas protegidas, algumas apresentam relevante interesse conservacionista por possuírem distribuição bastante restrita (Aquino & Couto, 2010; Nogueira *et al.*, 2010). Por serem encontradas apenas nessa região (i.e., endêmicas) estão particularmente susceptíveis a ameaças, principalmente se seus habitats não estiverem satisfatoriamente preservados (Machado *et al.*, 2008). Nas áreas protegidas é possível observar a manutenção da integridade de áreas de vegetação nativa, dentre as quais as matas ciliares e matas de galeria são fundamentais para a manutenção das taxocenoses ícticas (Couto & Aquino, 2011; Schneider *et al.*, 2011). Sendo assim, o presente trabalho teve como objetivo verificar se um conjunto de áreas protegidas do Distrito Federal e entorno, na região central do Brasil, efetivamente preservam a diversidade de peixes de riachos. Caso o conjunto de áreas protegidas esteja protegendo e mantendo efetivamente a diversidade biológica, espera-se observar maior riqueza e diversidade filogenética, assim como, presença de espécies endêmicas e ausência de espécies exóticas nas áreas legalmente protegidas do que naquelas sem proteção formal. Com esse enfoque espera-se subsidiar a manutenção das áreas protegidas, além de propor a utilização de novas abordagens para a preservação de ecossistemas límnicos.

MATERIAIS E MÉTODOS

Desenho amostral

Os locais de estudo foram os mesmos apresentados no Capítulo 2. Dos 36 trechos amostrados, 18 se encontram em áreas protegidas, i.e., Unidades de Conservação de Proteção Integral ou sobre forte restrição de uso, como a área militar Campo de Instrução de Formosa (Tabela 1 e Figura 1 do Capítulo 2). Essas áreas, por apresentarem restrições

de uso e ocupação, conseguem manter processos ecológicos com poucas alterações em seu interior. Buscando equalizar os possíveis efeitos de processos históricos dentro e fora das áreas protegidas, os trechos amostrados foram distribuídos proporcionalmente entre as bacias do Alto Tocantins, Alto Paraná e São Francisco (i.e., 12 trechos em cada). As áreas protegidas amostradas representam a maior diversidade de ambientes límnicos protegidos para o Distrito Federal e entorno. As Unidades de Conservação de Proteção Integral amostradas, foram: Parque Nacional de Brasília (PARNA de Brasília), Reserva Biológica da Contagem (REBIO da Contagem) e Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESEC de Águas Emendadas). O PARNA de Brasília e a ESEC de Águas Emendadas fazem parte da Zona Núcleo da Reserva da Biosfera do Cerrado (UNESCO, 2002, 2003). O PARNA de Brasília foi criado pelo Decreto nº 214 de 29/11/1961, modificado pela Lei nº 011.285 de 08/03/2006 e possui 42.389 hectares. Em seu interior são mantidas amostras significativas da fauna e flora do Cerrado, o que garante a integridade das nascentes dos ribeirões do Torto e Bananal. A Reserva Biológica da Contagem foi criada pelo Decreto Presidencial de 13 de dezembro de 2002, com área de 3.460 ha. Sua manutenção assegura a preservação das cabeceiras do Ribeirão da Contagem (bacia do Alto Tocantins) e do Córrego Paranozinho (bacia do Alto Paraná), além de matas em encostas da Chapada da Contagem. A Estação Ecológica de Águas Emendadas, que possui área de 10.500 ha, foi criada pelo Decreto nº 771 de 12/08/1968 e Decreto nº 11.137 de 16/06/1988. Em seu interior é possível constatar um fenômeno geomorfológico único: o encontro da bacia do Alto Tocantins e do Alto Paraná, a partir de nascentes em uma vereda (i.e., Vereda Grande). A preservação dessa Unidade de Conservação viabiliza um corredor ecológico natural entre essas duas grandes bacias. Apesar de não fazer parte do Sistema Nacional de Unidades de Conservação (SNUC), o Campo de Instrução de Formosa abrange uma extensa área preservada de Cerrado (104.000 ha) e mananciais hídricos da bacia do São Francisco.

Os peixes foram amostrados em setembro e outubro de 2010 e em abril e maio de 2011. A ictiofauna de cada trecho foi amostrada exaustivamente, durante o período diurno, com a combinação de diversos métodos de captura. Ao longo de um trecho padronizado de 30 m, os peixes foram coletados com a utilização de peneiras (30 cm de raio e malha de 2 mm) e redes de arrasto (3x1 m e malha de 2 mm). Os equipamentos foram utilizados repetidas vezes, até que não mais fosse capturado nenhum indivíduo. Os trechos foram percorridos de jusante a montante (contra o fluxo da água), para evitar que a suspensão espantasse os peixes. Nos trechos de maiores profundidades, foram utilizadas redes de emalhar (10x1,5 m e malha de 2 cm) que permaneceram montadas enquanto os demais equipamentos de coleta eram utilizados. Os exemplares coletados foram fixados em formol 10% e, posteriormente, conservados em etanol 70% (Uieda & Castro, 1999). O material testemunho foi depositado na Coleção Ictiológica da Universidade de Brasília (CIUnB) e na Coleção de Peixes do Departamento de Zoologia e Botânica da Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto (DZSJRP).

Espécies endêmicas

Espécies que apresentam pequena abrangência de distribuição estão entre as que apresentam maiores ameaças de extinção (Rodrigues *et al.*, 2004; Hoffmann *et al.*, 2010). Entre os critérios adotados pela IUCN (IUCN, 2001) e atualmente utilizados no Brasil (Instrução Normativa nº 23, 2012) para confecção de listas de espécies ameaçadas, a abrangência geográfica é bastante relevante para caracterização da vulnerabilidade, principalmente quando informações sobre a estrutura populacional das espécies são escassas. As espécies de peixes de distribuição restrita apresentadas por Nogueira *et al.* (2010) (i.e., com área de distribuição de até 10.000 Km²) encontram-se dentro do limite do

critério B1 da IUCN, com a possibilidade de serem consideradas, pelo menos, vulneráveis (i.e., extensão de ocorrência menor que 20.000 km²). Dessa forma, a ocorrência dessas espécies com distribuição restrita (sensu Nogueira *et al.*, 2010) em áreas protegidas foi avaliada para a região estudada.

Hipótese filogenética

As relações filogenéticas das 73 espécies coletadas (69 nativas e 4 exóticas) (arquivo NEXUS encontra-se no Anexo 1) foram obtidas da literatura: para Clupeocephala seguiu Nakatani *et al.* (2011); para Characiformes seguiu Mirande (2010); para Siluriformes seguiu Pinna (1998) e Sullivan *et al.* (2006); para Characidae seguiu Mirande (2010); para Loricariidae seguiu Lehman (2006), Pereira (2008), Chiachio *et al.* (2008), Cramer *et al.* (2011) e Martins (2012); para Heptapteridae seguiu Bockmann (1998) e para Poeciliidae seguiu Hrbek *et al.* (2007). Espécies para as quais não havia hipóteses filogenéticas foram incluídas em politomias com suas congêneres. Os comprimentos dos ramos foram considerados como o tempo evolutivo acumulado por cada clado (Pavoine *et al.*, 2005; Proches *et al.*, 2006). As datas de divergência foram extraídas a partir de Nakatani *et al.* (2011) para Clupeocephala (293 Ma), Characiphysi (226 Ma), o grupo Characoidei e Siluriformes (216 Ma), Gymnotiformes (189 Ma), Characoidei (192 Ma) e Siluriformes (180 Ma). Eutelesosteii seguiu proposta de Matschiner *et al.* (2011) (i.e., 104 Ma). Os valores para os comprimentos dos ramos foram quantificados dividindo equitativamente o tempo evolutivo entre os nós calibrados e o terminal da árvore filogenética (Webb, 2000).

Índices de diversidade e análises estatísticas

Para comparar a riqueza de espécies entre as áreas protegidas e não protegidas para um mesmo esforço amostral (i.e., mesmo número de indivíduos), foram utilizadas análises de rarefação (999 aleatorizações) sem reposição, seguidas de teste Z (*sensu* Gotelli & Colwell, 2001). Foi calculada a diversidade filogenética (PD) somando-se os comprimentos dos ramos, da raiz ao ramo terminal da árvore filogenética, de todas as espécies presentes em cada localidade (Faith, 1992). Para se comparar a PD entre as áreas protegidas e não protegidas para a mesma riqueza de espécies (Nipperess & Matsen, 2013), foram realizadas rarefações (999 aleatorizações) sem reposição, e em seguida aplicado o teste Z (*sensu* Gotelli & Colwell, 2001). As análises comparando a diversidade (i.e., riqueza e PD) dentro e fora das áreas protegidas foram realizadas ora considerando todas as espécies (nativas e exóticas) ora considerando apenas as espécies nativas. Essa abordagem permite verificar se as espécies exóticas estão interferindo nos padrões de diversidade e substituição de espécies (Rooney *et al.*, 2007).

RESULTADOS

Foram coletadas 73 espécies de peixes, distribuídas em 16 famílias e seis ordens (Anexo 2). Dentro das áreas protegidas foram identificadas 51 espécies (50 nativas e uma exótica) e, fora dessas áreas, 61 (58 nativas e três exóticas) (Tabela 1). Trinta e nove espécies foram compartilhadas entre as áreas protegidas e as não protegidas. Para o mesmo esforço amostral (i.e., mesmo número de indivíduos) as áreas protegidas apresentaram menor riqueza, tanto considerando todas as espécies ($Z = -4,965$; $p < 0,001$) quanto considerando apenas as espécies nativas ($Z = -3,585$; $p < 0,001$). Para o mesmo esforço amostral (i.e., mesma riqueza) a diversidade filogenética dentro das áreas protegidas foi

menor do que nas áreas não protegidas (Tabela 1), tanto considerando todas as espécies ($Z = -2,141$; $p < 0,05$) quanto considerando apenas as espécies nativas ($Z = -2,033$; $p < 0,05$).

Caracterizando os endemismos, foram coletadas cinco espécies de distribuição restrita (i.e., *Oligosarcus planaltinae*, *Hasemanina crenuchoides*, *Hyphessobrycon balbus*, *Hyphessobrycon coelestinus* e *Phenacorhamdia unifasciata*; Tabela 1 e Anexo 1). *Oligosarcus planaltinae*, *Ha. crenuchoides* e *Hy. balbus* apresentaram populações dentro e fora das áreas protegidas. *Oligosarcus planaltinae* foi registrada dentro da ESEC de Águas Emendadas, *Ha. crenuchoides* dentro da REBIO da Contagem e *Hy. balbus* dentro do PARNA de Brasília. *Hyphessobrycon coelestinus* foi registrada apenas dentro de uma área protegida, a ESEC de Águas Emendadas. Já *P. unifasciata* teve registro apenas fora das áreas protegidas. Quatro das espécies coletadas são exóticas (i.e., *Knodus moenkhausii*, *Poecilia reticulata*, *Xiphophorus hellerii* e *Tilapia rendalli*; Tabela 1 e Anexo 2) e apenas *K. moenkhausii* apresentou ocorrência dentro de uma área protegida (trecho 16, dentro do PARNA de Brasília).

DISCUSSÃO

Os ecossistemas límnicos estão entre os que sofrem as maiores transformações em função das atividades humanas, e a fauna que habita esses ambientes enfrenta sérias ameaças (Allan & Flecker, 1993; Magurran, 2009). Frente à crescente perda da biodiversidade, as áreas protegidas são a principal estratégia para a conservação desse legado; no entanto, nem sempre as áreas protegidas efetivamente mantêm a integridade da biodiversidade dos ambientes límnicos, uma vez que raramente foram criadas com essa finalidade (Abell *et al.*, 2007; Herbert *et al.*, 2010). Ao contrário do esperado, foi observada menor riqueza de espécies e menor PD nas áreas protegidas, independentemente da presença das espécies exóticas. Essas espécies, sendo filogeneticamente próximas entre

si e com as espécies nativas, não contribuem para o maior valor de PD fora das áreas protegidas (e.g., Cadotte *et al.*, 2010). Apesar de apresentarem maior integridade e restrição de uso, as áreas protegidas não necessariamente abrangem toda a diversidade regional (Chape *et al.*, 2005). Maior riqueza de espécies é esperada em locais que apresentam maior diversidade de habitats (Vannote *et al.*, 1980; Roberts & Hitt, 2010) e menor redundância de habitats. Regionalmente, a ocorrência das espécies exóticas também pode contribuir para essa maior riqueza (Rooney *et al.*, 2007). Os maiores valores de riqueza de espécie e PD observados nas áreas não protegidas parecem estar relacionados a uma distribuição geográfica mais ampla dos trechos amostrados (ver correlação entre as distâncias ao longo dos rios e características ambientais, em relação à diversidade beta e diversidade beta filogenética no Capítulo 3) e não necessariamente à ausência de impactos antrópicos.

As Unidades de Conservação de Proteção Integral amostradas e a área militar Campo de Instrução de Formosa possuem limites que coincidem com bacias hidrográficas de menor ordem, i.e., preservam em seu interior nascentes e riachos de pequenas dimensões. Por essas áreas protegidas não terem sido criadas com o objetivo explícito de preservar os componentes bióticos dos ambientes límnicos da região central do Brasil, principalmente com vistas à preservação da diversidade de peixes, algumas espécies podem não estar satisfatoriamente protegidas. Para a efetiva manutenção da ictiofauna regional o planejamento para criação das áreas protegidas de uso restrito (e.g., Unidades de Conservação) deve considerar a complementariedade de habitats, e, com isso, incluir uma maior diversidade de espécies (Strecker *et al.*, 2011). Apesar da existência de outras Unidades de Conservação na região central do Brasil, algumas espécies, principalmente aquelas raras, ocorrem em locais sob forte impacto antrópico (Nogueira *et al.*, 2010).

Maitland & Lyle (1992) e Keith (2000) analisando a eficácia das áreas protegidas na preservação da fauna íctica nas Ilhas Britânicas e na França, respectivamente, observaram que, apesar da presença de espécies nativas, populações de espécies ameaçadas não são adequadamente representadas. Além disso, a falta de conectividade entre as áreas protegidas não permite a manutenção das populações dessas espécies ameaçadas, as quais estão sujeitas a gargalos demográficos (Frankham, 1996). De acordo com Nascimento & Campos (2011), menos de 30% das espécies de peixes ameaçadas de extinção no Brasil encontram-se em Unidades de Conservação Federais. A maioria das pequenas bacias hidrográficas brasileiras com ocorrência registrada de espécies de peixes de distribuição restrita (78% das 540 bacias) possuem menos de 30% da sua área efetivamente protegida (Nogueira *et al.*, 2010). No presente estudo, populações de espécies endêmicas (i.e., espécies de distribuição restrita) ocorreram tanto nas áreas protegidas quanto nas áreas não protegidas. Esses dados sugerem que, em parte, essas espécies possuem menor risco de extinção em função da degradação ambiental; no entanto, é importante ressaltar a necessidade de pesquisa e monitoramento para avaliar e garantir a viabilidades dessas populações. Além disso, ressalta-se a ausência de registro de populações da espécie *Phenacorhamdia unifasciata* dentro de áreas protegidas.

A conservação de algumas espécies ameaçadas de extinção depende do adequado manejo de áreas protegidas (Deguise & Kerr, 2006). Para a região central do Brasil a espécie endêmica e ameaçada de extinção *Simpsonichthys boitonei* é um desses exemplos. Essa espécie era encontrada em toda a sub-bacia do Riacho Fundo no Distrito Federal (Carvalho, 1959); no entanto, em função do crescimento urbano e descaracterização dos ambientes naturais, a preservação de populações de *S. boitonei* depende hoje da manutenção de áreas protegidas (Costa, 2002). A criação de novas Unidades de Conservação, com manejo direcionado a espécies endêmicas, e a manutenção de

corredores (e.g., trechos de riachos) conectando as áreas protegidas são alternativas para buscar a conservação dessas espécies (Abell *et al.*, 2007; Pritt & Frimpong, 2010; Linke *et al.*, 2011).

Os riachos com boas condições de integridade ambiental possuem espécies de peixes nativas ocupando diferentes habitats e uma estrutura trófica balanceada (Lyons *et al.*, 1995). Já em ambientes impactados ocorre uma redução no número de espécies nativas, as quais passam a ser substituídas por espécies exóticas invasoras (Mitchell & Knouft, 2009). A maneira que as espécies exóticas alcançam os diferentes ambientes e suas distribuições naturais podem fornecer informações gerais, evidenciando o potencial de risco de invasão e impacto que essas espécies apresentam (Moyle & Light, 1996; Mitchell & Knouft, 2009; Olden *et al.*, 2010). A criação/manutenção de uma espécie, com sua frequente/repetida soltura/escape no ambiente natural, certamente aumentam as chances para seu estabelecimento. Da mesma forma, se o sítio receptor da introdução possuir características ambientais próximas às do local de origem da espécie invasora, a possibilidade dessa espécie se integrar ao novo ambiente aumenta (Moyle & Light, 1996). No presente estudo, as espécies exóticas ocorreram principalmente em locais com fácil acesso e nas áreas não protegidas, sujeitas à maior ação de atividades humanas. No Anexo 3 é apresentado um relato sobre a introdução dessas espécies exóticas no Distrito Federal. Apenas *Knodus moenkhausii*, nativa da bacia do Paraguai (Anexo 3), apresentou ocorrência nas áreas protegidas, no limite do PARNA de Brasília, não sendo encontrada no interior de nenhuma outra área de acesso restrito. A ocorrência dessa espécie pode ter influência da proximidade com o Lago Paranoá, um reservatório artificial que possui histórico de introdução de espécies desde sua construção (Bastos, 1980; Ribeiro *et al.*, 2001). Couto & Aquino (2011), analisando comunidades de peixes e a integridade dos riachos na região central do Brasil, identificaram forte relação de espécies onívoras

oportunistas e espécies exóticas com locais que sofreram interferência de atividades humanas. Além da já citada dificuldade de acesso humano, que poderia descaracterizar os ambientes naturais e servir como vetor para introdução de espécies exóticas, as comunidades ícticas nativas no interior das áreas protegidas podem apresentar espécies melhores competidoras e potenciais predadoras, as quais impedem o estabelecimento dessas espécies invasoras (Moyle & Light, 1996; Mitchell & Knouft, 2009).

O planejamento para a conservação de ambientes límnicos deve considerar processos que ocorrem ao longo de toda a bacia hidrográfica (Nel *et al.*, 2009; Linke *et al.*, 2011). A preservação das áreas de cabeceiras é fundamental para a manutenção da integridade das bacia hidrográficas, uma vez que os impactos ambientais nessas áreas são transferidos ao longo do curso d'água, tornando-se sistêmicos (Abell *et al.*, 2007). Apesar dos trechos amostrados nas áreas protegidas apresentarem menor riqueza de espécies e diversidade filogenética, populações de espécies endêmicas (i.e., espécies de distribuição restrita) ocorreram em seu interior. Além disso, a maioria das espécies exóticas esteve presente fora das áreas protegidas.

A criação e manutenção de Unidades de Conservação é um importante mecanismo para a conservação da diversidade íctica de riachos (Abell *et al.*, 2007; Pritt & Frimpong, 2010; Linke *et al.*, 2011). No entanto, o planejamento para criação dessas áreas protegidas deve considerar a complementariedade de habitats e sua conectividade (Abell *et al.*, 2007). Informações a respeito da similaridade entre áreas podem ser utilizadas buscando maximizar a representatividade da diversidade regional, minimizando custos econômicos para sua proteção (Chape *et al.*, 2005; Olden *et al.*, 2010). O manejo dessas áreas protegidas, bem como o monitoramento de populações de espécies nativas, principalmente as endêmicas, são condições importantes para uma maior efetividade da conservação da ictiofauna em riachos na região do Brasil Central.

Tabela 1. Índices de diversidade (riqueza, abundância e diversidade filogenética [PD em milhões de anos]), número de espécies exóticas (Exóticas) e de distribuição restrita (Distribuição restrita) em áreas protegidas (PA) e não protegidas (NPA) na região central do Brasil.

	PA	NPA
Abundância	2.352	3.355
Riqueza	51	61
PD	3.761,45 Ma	4.403,40 Ma
Exóticas	3	1
Distribuição restrita	4	4

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abell, R., Allan, J.D. & Lehner, B. (2007) Unlocking the potential of protected areas for freshwaters. *Biological Conservation*, **134**, 48-63.
- Allan, J.D. & Flecker, A.S. (1993) Biodiversity conservation in running waters. *Bioscience*, **43**, 32-43.
- Aquino, P.P.U. & Couto, T.B.A. (2010) Pisces, Teleostei, Characiformes, Characidae, *Hasemania crenuchoides* Zarske and Gery, 1999, *Hyphessobrycon balbus* Myers, 1927 and *Oligosarcus planaltinae* Menezes and Gery, 1983: new records in Distrito Federal, Central Brazil. *Check List*, **6**, 594-595.
- Aquino, P.P.U., Schneider, M., Martins-Silva, M.J., Fonseca, C.P., Arakawa, H.B. & Cavalcanti, D.R. (2009) Ictiofauna dos córregos do Parque Nacional de Brasília, bacia do Alto Rio Paraná, Distrito Federal, Brasil Central. *Biota Neotropica*, **9**, 217-230.
- Bastos, E.K. (1980) A propósito da introdução de peixes no Distrito Federal, Brasil, e suas consequências para a ictiofauna regional. *Rivista Nordestina de Biologia*, **3**, 109-113.
- Bockmann, F.A. (1998) *Análise filogenética da família Heptapteridae (Teleostei, Ostariophysi, Siluriformes) e redefinição de seus gêneros*. PhD Thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Cadotte, M.W., Borer, E.T., Seabloom, E.W., Cavender-Bares, J., Harpole, W.S., Cleland, E. & Davies, K.F. (2010) Phylogenetic patterns differ for native and exotic plant communities across a richness gradient in Northern California. *Diversity and Distributions*, **16**, 892-901.
- Carvalho, A.L. (1959) Novo gênero e nova espécie de peixe anual de Brasília, com uma nota sobre os peixes anuais da baixada Fluminense, Brasil (Pisces: Cyprinodontidae: Fundulinae). *Boletim do Museu Nacional, série Zoológica*, **201**, 1-10.

- Chape, S., Harrison, J., Spalding, M. & Lysenko, I. (2005) Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **360**, 443-455.
- Chiachio, M.C., Oliveira, C. & Montoya-Burgos, J.I. (2008) Molecular systematic and historical biogeography of the armored Neotropical catfishes Hypoptopomatinae and Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **49**, 606-617.
- Costa, W.J.E.M. (2002) *Peixes anuais brasileiros: diversidade e conservação*. UFPR, Curitiba.
- Couto, T.B.A. & Aquino, P.P.U. (2011) Fish assemblage and streams integrity of the APA Gama and Cabeça de Veado, Distrito Federal, Central Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **9**, 445-454.
- Cramer, C.A., Bonatto, S.L. & Reis, R.E. (2011) Molecular phylogeny of the Neoplecostominae and Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) using multiple genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **59**, 43-52.
- Deguisse, I.E. & Kerr, J.T. (2006) Protected areas and prospects for endangered species conservation in Canada. *Conservation Biology*, **20**, 48-55.
- Faith, D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, **61**, 1-10.
- Faith, D.P. (2002) Quantifying biodiversity: a phylogenetic perspective. *Conservation Biology*, **16**, 248-252.
- Faith, D.P., Reid, C.A.M. & Hunter, J. (2004) Integrating phylogenetic diversity, complementarity, and endemism for conservation assessment. *Conservation Biology*, **18**, 255-261.

- Forest, F., Grenyer, R., Rouget, M., Davies, T.J., Cowling, R.M., Faith, D.P., Balmford, A., Manning, J.C., Proches, S., van der Bank, M., Reeves, G., Hedderson, T.A.J. & Savolainen, V. (2003) Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, **445**, 757-760.
- Frankham, R. (1996) Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology*, **10**, 1500-1508.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**, 379-391.
- Herbert, M.E., McIntyre, P.B., Doran, P.J., Allan, J.D. & Abell, R. (2010) Terrestrial reserve networks do not adequately represent aquatic ecosystems. *Conservation Biology*, **24**, 1002-1011.
- Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A., Bohm, M., Brooks, T.M., Butchart, S.H.M., Carpenter, K.E., Chanson, J., Collen, B., Cox, N.A., Darwall, W.R.T., Dulvy, N.K., Harrison, L.R., Katariya, V., Pollock, C.M., Quader, S., Richman, N.I., Rodrigues, A.S.L., Tognelli, M.F., Vie, J.C., Aguiar, J.M., Allen, D.J., Allen, G.R., Amori, G., Ananjeva, N.B., Andreone, F., Andrew, P., Ortiz, A.L.A., Baillie, J.E.M., Baldi, R., Bell, B.D., Biju, S.D., Bird, J.P., Black-Decima, P., Blanc, J.J., Bolanos, F., Bolivar, W., Burfield, I.J., Burton, J.A., Capper, D.R., Castro, F., Catullo, G., Cavanagh, R.D., Channing, A., Chao, N.L., Chenery, A.M., Chiozza, F., Clausnitzer, V., Collar, N.J., Collett, L.C., Collette, B.B., Fernandez, C.F.C., Craig, M.T., Crosby, M.J., Cumberlidge, N., Cuttelod, A., Derocher, A.E., Diesmos, A.C., Donaldson, J.S., Duckworth, J.W., Dutson, G., Dutta, S.K., Emslie, R.H., Farjon, A., Fowler, S., Freyhof, J., Garshelis, D.L., Gerlach, J., Gower, D.J., Grant, T.D., Hammerson, G.A., Harris, R.B., Heaney, L.R., Hedges, S.B., Hero, J.M., Hughes, B., Hussain, S.A., Icochea, J., Inger, R.F., Ishii, N., Iskandar, D.T., Jenkins, R.K.B., Kaneko, Y.,

Kottelat, M., Kovacs, K.M., Kuzmin, S.L., La Marca, E., Lamoreux, J.F., Lau, M.W.N., Lavilla, E.O., Leus, K., Lewison, R.L., Lichtenstein, G., Livingstone, S.R., Lukoschek, V., Mallon, D.P., McGowan, P.J.K., McIvor, A., Moehlman, P.D., Molur, S., Alonso, A.M., Musick, J.A., Nowell, K., Nussbaum, R.A., Olech, W., Orlov, N.L., Papenfuss, T.J., Parra-Olea, G., Perrin, W.F., Polidoro, B.A., Pourkazemi, M., Racey, P.A., Ragle, J.S., Ram, M., Rathbun, G., Reynolds, R.P., Rhodin, A.G.J., Richards, S.J., Rodriguez, L.O., Ron, S.R., Rondinini, C., Rylands, A.B., de Mitcheson, Y.S., Sanciangco, J.C., Sanders, K.L., Santos-Barrera, G., Schipper, J., Self-Sullivan, C., Shi, Y.C., Shoemaker, A., Short, F.T., Sillero-Zubiri, C., Silvano, D.L., Smith, K.G., Smith, A.T., Snoeks, J., Stattersfield, A.J., Symes, A.J., Taber, A.B., Talukdar, B.K., Temple, H.J., Timmins, R., Tobias, J.A., Tsytsulina, K., Tweddle, D., Ubeda, C., Valenti, S.V., van Dijk, P.P., Veiga, L.M., Veloso, A., Wege, D.C., Wilkinson, M., Williamson, E.A., Xie, F., Young, B.E., Akcakaya, H.R., Bennun, L., Blackburn, T.M., Boitani, L., Dublin, H.T., da Fonseca, G.A.B., Gascon, C., Lacher, T.E., Mace, G.M., Mainka, S.A., McNeely, J.A., Mittermeier, R.A., Reid, G.M., Rodriguez, J.P., Rosenberg, A.A., Samways, M.J., Smart, J., Stein, B.A. & Stuart, S.N. (2010) The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science*, **330**, 1503-1509.

Hrbek, T., Seekinger, J. & Meyer, A. (2007) A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **43**, 986-998.

Instrução Normativa nº 23 (2012) Disciplina as diretrizes e procedimentos para a avaliação do estado de conservação das espécies da fauna brasileira. In, p. 83. Diário Oficial da União

- Isambert, B., Bergsten, J., Monaghan, M.T., Andriamizehy, H., Ranarilalaitiana, T., Ratsimbazafy, M., Andrianiainimanana, J.R. & Vogler, A.P. (2011) Endemism and evolutionary history in conflict over Madagascar's freshwater conservation priorities. *Biological Conservation*, **144**, 1902-1909.
- IUCN (2001) *IUCN Red list categories: version 3.1*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- IUCN (2003) *The Durban Accord*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Junk, W.J., Brown, M., Campbell, I.C., Finlayson, M., Gopal, B., Ramberg, L. & Warner, B.G. (2006) The comparative biodiversity of seven globally important wetlands: a synthesis. *Aquatic Sciences*, **68**, 400-414.
- Keith, P. (2000) The part played by protected areas in the conservation of threatened French freshwater fish. *Biological Conservation*, **92**, 265-273.
- Lehmann, P. (2006) *Anatomia e relações filogenéticas da família Loricariidae (Ostariophysi: Siluriformes) com ênfase na subfamília Hypoptopomatinae*. PhD Thesis, Pontífica Universidade Católica do Rio Grande do Sul,
- Linke, S., Turak, E. & Nel, J. (2011) Freshwater conservation planning: the case for systematic approaches. *Freshwater Biology*, **56**, 6-20.
- Lyons, J., Navarroperez, S., Cochran, P.A., Santana, E. & Guzmanarroyo, M. (1995) Index of biotic integrity based on fish assemblages for the conservation of streams and rivers in west-central Mexico. *Conservation Biology*, **9**, 569-584.
- Mace, G.M., Gittleman, J.L. & Purvis, A. (2003) Preserving the Tree of Life. *Science*, **300**, 1707-1709.
- Machado, A.B.M., Drummond, G.M. & Paglia, A.P. (2008) *Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção*. MMA, Brasília.
- Magurran, A.E. (2009) Threats to freshwater fish. *Science*, **325**, 1215-1216.

- Maitland, P.S. & Lyle, A.A. (1992) Conservation of freshwater fish in the British-Isles: proposals for management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **2**, 165-183.
- Martins, F.O. (2012) *Análise filogenética e revisão taxonômica de Pseudotothyris Britski & Garavello, 1984 (Loricariidae: Hypoptopomatinae)*. MSc Thesis, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, São José do Rio Preto.
- Matschiner, M., Hanel, R. & Salzburger, W. (2011) On the origin and trigger of the notothenioid adaptive radiation. *Plos One*, **6**, 1-9.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 450-453.
- Mirande, J.M. (2010) Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*, **8**, 385-568.
- Mitchell, A.L. & Knouft, J.H. (2009) Non-native fishes and native species diversity in freshwater fish assemblages across the United States. *Biological Invasions*, **11**, 1441-1450.
- Moyle, P.B. & Light, T. (1996) Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation*, **78**, 149-161.
- Myers, N. (1988) Threatened biotas: "hot spots" in Tropical forests. *The Environmentalist*, **8**, 187-208.
- Myers, N. (1990) The biodiversity challenge: expanded hot-spots analysis. *The Environmentalist*, **10**, 243-256.
- Nakatani, M., Miya, M., Mabuchi, K., Saitoh, K. & Nishida, M. (2011) Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaean origin and Mesozoic radiation. *BMC Evolutionary Biology*, **11**, 1-25.

- Nascimento, J.L.d. & Campos, I.B. (2011) *Atlas da fauna brasileira ameaçada de extinção em Unidades de Conservação Federais*. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Brasília.
- Nel, J.L., Roux, D.J., Abell, R., Ashton, P.J., Cowling, R.M., Higgins, J.V., Thieme, M. & Viers, J.H. (2009) Progress and challenges in freshwater conservation planning. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, **19**, 474-485.
- Nipperess, D.A. & Matsen, F.A. (2013) The mean and variance of phylogenetic diversity under rarefaction. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 566-572.
- Nogueira, C., Buckup, P.A., Menezes, N.A., Oyakawa, O.T., Kasecker, T.P., Neto, M.B.R. & da Silva, J.M.C. (2010) Restricted-range fishes and the conservation of Brazilian freshwaters. *Plos One*, **5**, 1-10.
- Olden, J.D. (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, **33**, 2027-2039.
- Olden, J.D., Kennard, M.J., Leprieur, F., Tedesco, P.A., Winemiller, K.O. & Garcia-Berthou, E. (2010) Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. *Diversity and Distributions*, **16**, 496-513.
- Pavoine, S., Ollier, S. & Dufour, A.B. (2005) Is the originality of a species measurable? *Ecology Letters*, **8**, 579-586.
- Pereira, E.H.L. (2008) *Relações filogenéticas de Neoplecostominae Regan, 1904 (Siluriformes: Loricariidae)*. PhD Thesis, Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Pinna, M.C.C. (1998) Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes* (ed. by L. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena and C.a.S. Lucena.), pp. 279-330. EDIPUCRS, Porto Alegre.

- Posadas, P., Esquivel, D.R.M. & Crisci, J.V. (2001) Using phylogenetic diversity measures to set priorities in conservation: an example from southern South America. *Conservation Biology*, **15**, 1325-1334.
- Pritt, J.J. & Frimpong, E.A. (2010) Quantitative Determination of Rarity of Freshwater Fishes and Implications for Imperiled-Species Designations. *Conservation Biology*, **24**, 1249-1258.
- Proches, S., Wilson, J.R.U. & Cowling, R.M. (2006) How much evolutionary history in a 10x10 m plot? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 1143-1148.
- Ribeiro, M.C.L.B., Starling, F.L.R.M., Walter, T. & Farah, E.M. (2001) Peixes. *Olhares sobre o Lago Paranoá* (ed. by F.O. Fonseca, P.B. Netto and C.V. Cavalcante), p. 425. Secretaria de Meio Ambiente e Recursos Hídricos - SEMARH, Brasília.
- Roberts, J.H. & Hitt, N.P. (2010) Longitudinal structure in temperate stream fish communities: evaluating conceptual models with temporal data. *Community ecology of stream fishes: concepts, approaches, and techniques* (ed. by K.B. Gido and D.A. Jackson), pp. 281-299. American Fisheries Society, Symposium 73, Bethesda, Maryland.
- Rodrigues, A.S.L., Akcakaya, H.R., Andelman, S.J., Bakarr, M.I., Boitani, L., Brooks, T.M., Chanson, J.S., Fishpool, L.D.C., Da Fonseca, G.A.B., Gaston, K.J., Hoffmann, M., Marquet, P.A., Pilgrim, J.D., Pressey, R.L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S.N., Underhill, L.G., Waller, R.W., Watts, M.E.J. & Yan, X. (2004) Global gap analysis: Priority regions for expanding the global protected-area network. *Bioscience*, **54**, 1092-1100.
- Rodríguez, J.P. (2001) Exotic species introductions into South America: an underestimated threat? *Biodiversity and Conservation*, **10**, 1983-1996.

- Rolland, J., Cadotte, M.W., Davies, J., Devictor, V., Lavergne, S., Mouquet, N., Pavoine, S., Rodrigues, A., Thuiller, W., Turcati, L., Winter, M., Zupan, L., Jabot, F. & Morlon, H. (2012) Using phylogenies in conservation: new perspectives. *Biology Letters*, **8**, 692-694.
- Rooney, T.P., Olden, J.D., Leach, M.K. & Rogers, D.A. (2007) Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation*, **134**, 447-450.
- Rosa, R.S. & Lima, F.C.T. (2005) Peixes. *Lista da fauna brasileira ameaçada de extinção: incluindo as espécies quase ameaçadas e deficientes em dados* (ed. by A.B.M. Machado, C.S. Martins and G.M. Drummond), p. 160. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.
- Schluter, D. & Ricklefs, R.E. (1993) Species diversity: an introduction to the problem. *Species diversity in ecological communities* (ed. by R.E. Ricklefs and D. Schluter), pp. 1-10. Chicago University Press, Chicago.
- Schneider, M., Aquino, P.P.U., Martins-Silva, M.J. & Fonseca, C.P. (2011) Trophic structure of Bananal stream subbasin fish community in the Brasília National Park, Brazilian Savanna (Cerrado) Bioma, DF. *Neotropical Ichthyology*, **9**, 579-592.
- Strecker, A.L., Olden, J.D., Whittier, J.B. & Paukert, C.P. (2011) Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications*, **21**, 3002-3013.
- Sullivan, J.P., Lundberg, J.G. & Hardman, M. (2006) A phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei : Siluriformes) using rag1 and rag2 nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **41**, 636-662.
- Uieda, V.S. & Castro, R.M.C. (1999) Coleta e fixação de peixes de riacho. *Ecologia de peixes de riachos* (ed. by E.P. Caramaschi, R. Mazzoni and P.R. Peres-Neto), pp. 1-22. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro.

- UNESCO (2002) *Vegetação do Distrito Federal: tempo e espaço. Uma avaliação multitemporal da perda de cobertura vegetal no DF e da diversidade florística da Reserva da Biosfera do Cerrado – Fase 1*, 2 edn. UNESCO, Brasília.
- UNESCO (2003) *Subsídios ao zoneamento da APA Gama Cabeça-de-Veadão e Reserva da Biosfera do Cerrado: caracterização e conflitos socioambientais*. UNESCO, Brasília.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130-137.
- Vitule, J.R.S., Umbria, S.C. & Aranha, J.M.R. (2006) Introduction of the African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) into Southern Brazil. *Biological Invasions*, **8**, 677-681.
- Webb, C.O. (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist*, **156**, 145-155.

Anexo 1. Arquivo NEXUS da hipótese filogenética das 73 espécies de peixes encontradas dentro e fora das áreas protegidas em riachos do Brasil central.

#NEXUS

begin TREES;

TREE =

```
(((((Apareiodon_ibitiensis:17.45,Apareiodon_machrisi:17.45):17.45,Parodon_nasus:34.9):17.45,(Cyphocharax_cf._gilbert:17.45,Leporinus_microphthalmus:17.45):34.9):139.6,((Characidium_fasciatum:17.45,Characidium_gomesi:17.45,Characidium_sp.2:17.45,Characidium_sp.1:17.45,Characidium_zebra:17.45):157.04999999999998,(Hoplias_malabaricus:157.04999999999998,(((Astyanax_courensis:17.45,Astyanax_eigenmanniorum:17.45,Astyanax_fasciatus:17.45,Astyanax_gr._bimaculatus:17.45,Astyanax_goyanensis:17.45,Astyanax_gr._scabripinnis:17.45,Astyanax_lacustris:17.45,Astyanax_rivularis:17.45):87.25,(((Hysteronotus_megalostomus:17.45,Planaltina_myersi:17.45):34.9,((Bryconammericus_stramineus:17.45,Bryconammericus_turiuba:17.45):17.45,(Creagutus_atrisignum:17.45,Piabina_argentea:17.45):17.45):17.45,(Knodus_chapadae:17.45,Knodus_moenkhausii:17.45):52.349999999999994):17.45,(Kolpotocheirodon_theloura:34.9,(Serrapinnus_sp.:17.45,Serrapinnus_piaba:17.45):17.45):52.349999999999994):17.45):17.45,(((Hasemania_crenuchoides:17.45,Hasemania_hanseni:17.45):17.45,(Hyphessobrycon_balbus:17.45,Hyphessobrycon_cf._langeanii:17.45,Hyphessobrycon_celestinus:17.45):17.45):17.45,Moenkhausia_aurantia:52.349999999999994):69.8):17.45,Oligosarcus_planaltinae:139.6):17.45):17.45):24.0,((((((((Corumbataia_sp.:18.0,Corumbataia_tocantinensis:18.0):18.0,Micropodogaster_longicolla:36.0):18.0,Rhinolekos_sp.:54.0):18.0,Gen.n.:72.0):18.0,Neoplecostomus_corumba:90.0):18.0,((Hypostomus_cf._ancistroides:18.0,Hypostomus_sp.1:18.0,Hyp
```


ostomus_sp.2:18.0):18.0,Ancistrus_aguaboensis:36.0):72.0):18.0,(Harttia_punctata:18.0,Ri
neloricaria_latirostris:18.0):108.0):18.0,(Aspidoras_eurycephalus:18.0,Aspidoras_fuscogut
tatus:18.0):126.0):18.0,(Ituglanis_sp.:18.0,Paracanthopoma_sp.:18.0):144.0):18.0,(((Ceto
psorhamdia_iheringi:18.0,Heptapterus_sp.:18.0):18.0,(Imparfinis_borodini:18.0,Imparfinis
_minutus:18.0,Imparfinis_schubarti:18.0):18.0),(Phenacorhamdia_somnians:18.0,Ph
enacorhamdia_unifasciata:18.0):18.0,Rhamdia_quelen:36.0):18.0):18.0,(Pimelodella_avan
handavae:18.0,Pimelodella_cf._vittata:18.0,Pimelodella_sp.:18.0):54.0):108.0):36.0):10.0,
(Eigenmannia_trilineata:189.0,Gymnotus_sylvius:189.0):37.0):67.0,((((Poecilia_reticulata
:20.8,Xiphophorus_helleri:20.8):20.8,Phalloceros_harpagos:41.6):20.8,Rivulus_pictus:62.
4000000000000006):20.8,Synbranchus_marmoratus:83.2):20.8,(Tilapia_rendalli:20.8,Cichl
asoma_paranaense:20.8):83.2):189.0):1.0;

Anexo 2. Ocorrência das espécies de peixes nas áreas protegidas (PA) e não protegidas (NPA) na região central do Brasil. ^r representa as espécies de distribuição restrita e ^e as espécies exóticas.

Táxon	PA	NPA
Characiformes	X	X
Parodontidae	X	X
<i>Apareiodon ibitiensis</i>		X
<i>Apareiodon machrisi</i>	X	X
<i>Parodon nasus</i>		X
Anostomidae	X	X
<i>Leporinus</i> sp.	X	X
Curimatidae	X	X
<i>Cyphocharax</i> cf. <i>gilbert</i>	X	X
Crenuchidae	X	X
<i>Characidium fasciatum</i>	X	X
<i>Characidium gomesi</i>	X	X
<i>Characidium</i> sp.1		X
<i>Characidium</i> sp.2	X	
<i>Characidium zebra</i>	X	X
Characidae	X	X
Clado <i>Bramocharax</i>	X	X
<i>Oligosarcus planaltinae</i> ^r	X	X
Tetragonopterinae	X	X
<i>Hasemania crenuchoides</i> ^r	X	X
<i>Hasemania hanseni</i>	X	X

<i>Hyphessobrycon balbus</i> ^r	X	X
<i>Hyphessobrycon</i> cf. <i>langeanii</i>		X
<i>Hyphessobrycon coelestinus</i> ^r	X	
<i>Moenkhausia</i> sp.	X	X
Clado <i>Astyanax</i>	X	X
<i>Astyanax courensis</i>	X	X
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	X	X
<i>Astyanax fasciatus</i>	X	X
<i>Astyanax goyanensis</i>	X	
<i>Astyanax</i> gr. <i>bimaculatus</i>		X
<i>Astyanax</i> gr. <i>scabripinnis</i>	X	X
<i>Astyanax lacustris</i>	X	X
<i>Astyanax rivularis</i>	X	
Cheirodontinae	X	X
<i>Kolpotocheiroduon theloura</i>	X	X
<i>Serrapinnus piaba</i>		X
<i>Serrapinnus</i> sp.		X
Stevardiinae	X	X
<i>Bryconammericus stramineus</i>	X	X
<i>Bryconammericus turiuba</i>		X
<i>Creagutus atrisignum</i>		X
<i>Hysteronotus megalostomus</i>	X	X
<i>Knodus chapadae</i>	X	X
<i>Knodus moenkhausii</i> ^e	X	
<i>Piabina argentea</i>	X	X

<i>Planaltina myersi</i>	X	X
Erythrinidae		X
<i>Hoplias malabaricus</i>		X
Siluriformes	X	X
Trichomycteridae	X	X
Trichomycterinae	X	X
<i>Ituglanis</i> sp.	X	X
Vandelliinae	X	
<i>Paracanthopoma</i> sp.	X	
Callichthyidae	X	X
<i>Aspidoras eurycephalus</i>		X
<i>Aspidoras fuscoguttatus</i>	X	
Loricariidae	X	X
Neoplecostominae		X
<i>Neoplecostomus corumba</i>		X
Hypoptopomatinae	X	X
<i>Corumbataia</i> sp.		X
<i>Corumbataia tocantinensis</i>		X
Gen. n.	X	X
<i>Microlepidogaster longicolla</i>	X	X
<i>Rhinolekos</i> sp.	X	X
Loricariinae	X	X
<i>Harttia punctata</i>	X	X
<i>Rineloricaria latirostris</i>	X	X
Hypostominae	X	X

<i>Hypostomus cf. ancistroides</i>	X	X
<i>Hypostomus sp.1</i>	X	X
<i>Hypostomus sp.2</i>	X	X
Ancistrinae	X	X
<i>Ancistrus aguaboensis</i>	X	X
Heptapteridae	X	X
<i>Cetopsorhamdia iheringi</i>	X	X
<i>Heptapterus sp.</i>	X	
<i>Imparfinis borodini</i>	X	X
<i>Imparfinis minutus</i>		X
<i>Imparfinis schubarti</i>	X	
<i>Phenacorhamdia somnians</i>	X	
<i>Phenacorhamdia unifasciata</i> ^r		X
<i>Rhamdia quelen</i>	X	X
Pimelodidae	X	X
<i>Pimelodella avanhandavae</i>	X	
<i>Pimelodella cf. vittata</i>	X	X
<i>Pimelodella sp.</i>		X
Gymnotiformes	X	X
Gymnotidae		X
<i>Gymnotus sylvius</i>		X
Sternopygidae	X	X
<i>Eigenmannia trilineata</i>	X	X
Cyprinodontiformes	X	X
Rivulidae	X	

<i>Rivulus pictus</i>	X	
Poeciliidae	X	X
<i>Phalloceros harpagos</i>	X	X
<i>Poecilia reticulata</i> ^e		X
<i>Xiphophorus hellerii</i> ^e		X
Synbranchiformes		X
Synbranchidae		X
<i>Synbranchus marmoratus</i>		X
Perciformes	X	X
Cichlidae	X	X
<i>Cichlasoma paranaense</i>	X	X
<i>Tilapia rendalli</i> ^e		X

Anexo 3. Histórico de introdução de espécies exóticas em riachos do Distrito Federal.

O Distrito Federal (DF), localizado no Brasil central, apresentou nos últimos anos um expressivo crescimento urbano e conseqüente interferência nos ambientes naturais (Bastos 1980; Pinto 1993; Boaventura & Freitas 2006; Costa et al. 2009). Os primeiros relatos de introdução de espécies exóticas de peixes no DF remetem à construção de Brasília, com o barramento do rio Paranoá e formação do reservatório do lago Paranoá (Bastos 1980; Ribeiro et al. 2001). Estudos com peixes de riachos no Distrito Federal das décadas de 80 e 90 não relatavam a ocorrência de *Knodus moenkhausii* (Viana 1989; Ribeiro 1994). Entretanto, recentes pesquisas apresentam essa espécie como sendo a de maior abundância (Aquino et al. 2009; Couto & Aquino 2011). *Knodus moenkhausii* possui distribuição natural para a bacia do Paraguai, e Langeani *et al.* (2007) relacionam a ocorrência dessa espécie na bacia do Alto Rio Paraná com o enchimento do reservatório de Itaipu, ocorrida em 1982, o qual inundou o Salto de Sete Quedas (importante barreira geográfica entre as duas províncias ictiofaunísticas do Alto Paraná e Paraguai). Algumas espécies de peixes que ocorriam à jusante do Salto de Sete Quedas, com a construção de Itaipu, tiveram sua ocorrência registrada a montante desse reservatório (Júlio Jr. et al. 2009). No entanto, entre Itaipu e o Distrito Federal são encontrados dois outros barramentos (Jupiá e Ilha Solteira, que foram construídos em 1974 e 1978, respectivamente) que podem dificultar a dispersão de *K. moenkhausii* para as nascentes da bacia do Alto Paraná. Nesse contexto, uma das rotas prováveis para *K. moenkhausii* ter alcançado as nascentes do Alto Paraná no DF, foi a partir de pescadores, que, ao utilizar essa espécie como isca em pescarias, podem ter gradativamente transferido alguns indivíduos através desses reservatórios. *Knodus moenkhausii*, por ser uma espécie onívora oportunista, consegue utilizar os recursos disponíveis e se estabelecer em diversos

ambientes (Casatti et al. 2006; Ceneviva-Bastos & Casatti 2007; Schneider et al. 2011), o que pode ter facilitado o seu estabelecimento no novo ambiente.

Algumas espécies de Cyprinodontiformes são utilizadas como indicadoras de qualidade ambiental, com sua ocorrência em ambientes não nativos relacionada a locais alterados (Karr 1981; Araújo 1998). A presença de espécies da família Poeciliidae (i.e., riqueza e abundância de espécies) também é utilizada em Índices de Integridade Biótica (Kennard et al. 2005). Estudos em ambientes impactados da bacia do Alto Paraná mostraram que *Poecilia reticulata* Peters, 1859 é a espécie invasora mais comum (Casatti & Castro 2006; Casatti et al. 2006). Sua distribuição natural era restrita apenas ao norte da América do Sul e América Central. Não se sabe ao certo o histórico de introdução dessa espécie; no entanto, acredita-se que tenha sido introduzida por aquarofilistas (Bastos 1980). Ainda, sua ampla distribuição em diversas bacias do mundo pode ser decorrente do seu uso para controle sanitário de mosquitos transmissores de doenças, visto que estes peixes se alimentam das larvas de insetos vetores. Essa espécie exótica invasora se alimenta de diversos recursos disponíveis (onívoras), aproveitando o enriquecimento orgânico da água (oriundo do lançamento de esgoto, por exemplo). Ainda, a espécie possui fecundação interna, permitindo maiores chances de sobrevivência aos alevinos. Esses indivíduos podem permanecer nos cursos d'água por muito tempo, mesmo depois que todas as demais espécies desaparecem. Da mesma forma, *Xiphophorus hellerii* Heckel, 1848, outra espécie de Poeciliidae e nativa da América do Norte e Central, tem sua ocorrência relacionada a solturas por aquarofilistas. Ambientes aquáticos que apresentam fácil acesso humano podem apresentar um grande número de espécies de peixes de interesse ornamental.

Espécies da família Cichlidae (Perciformes) geralmente apresentam hábito diurno e ocorrem preferencialmente em ambientes lênticos. *Tilapia rendalli* (Boulenger, 1897),

nativa de bacias africanas, é uma espécie mundialmente utilizada na aquicultura (Froese & Pauly 2013). O desenvolvimento de tecnologias facilitando a manutenção em tanques para aquicultura (ambientes lênticos similares ao hábitat natural dessa espécie) permitiu que fosse mundialmente utilizada para o consumo humano. No entanto, sua introdução em ambientes naturais traz drásticas alterações em populações de espécies nativas devido à competição por recursos (Ahmad et al. 2010; Njiru et al. 2010). A ocorrência dessas tilápias em córregos do Distrito Federal pode estar relacionada a eventos de fuga de tanques de criação e/ou solturas realizadas no Lago Paranoá, com a intenção de repovoar esse ambiente artificial (Ribeiro et al. 2001). Apesar de seus ambientes de origem serem característicos de águas mais paradas (lênticos), esta espécie consegue permanecer em ambientes lóticos em trechos que formam remansos.

Referências Bibliográficas

- Ahmad, S.A.S., Bart, A.N., Yi, Y., Rakocy, J.E., Diana, J.S., 2010. The effect of the introduction of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*, L.) on small indigenous fish species (mola, *Amblypharyngodon mola*, Hamilton; chela, *Chela cachius*, Hamilton; punti, *Puntius sophore*, Hamilton). *Aquaculture Research* 41, 904-912.
- Aquino, P.P.U., Schneider, M., Martins-Silva, M.J., Fonseca, C.P., Arakawa, H.B., Cavalcanti, D.R., 2009. Ictiofauna dos córregos do Parque Nacional de Brasília, bacia do Alto Rio Paraná, Distrito Federal, Brasil Central. *Biota Neotropica* 9, 217-230.
- Araújo, F.G., 1998. Adaptação do índice de integridade biótica usando a comunidade de peixes para o rio Paraíba do Sul. *Revista Brasileira de Biologia* 58, 547-558.
- Bastos, E.K., 1980. A propósito da introdução de peixes no Distrito Federal, Brasil, e suas consequências para a ictiofauna regional. *Rivista Nordestina de Biologia* 3, 109-113.

- Boaventura, G.R., Freitas, A.L.S., 2006. Inorganic parameters as water quality indicators in acidic groundwater in a Tropical Region - Brasilia-DF (Brazil). *Water Air and Soil Pollution* 171, 135-151.
- Casatti, L., Castro, R.M.C., 2006. Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 4, 203-214.
- Casatti, L., Langeani, F., Ferreira, C.P., 2006. Effects of physical habitat degradation on the stream fish assemblage structure in a pasture region. *Environmental Management* 38, 974-982.
- Ceneviva-Bastos, M., Casatti, L., 2007. Oportunismo alimentar de *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae): uma espécie abundante em riachos do noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Iheringia, Série Zoológica* 97, 7-15.
- Costa, E.P., Fiedler, N.C., Medeiros, M.B., Wanderley, F.B., 2009. Incêndios florestais no entorno de Unidades de Conservação - estudo de caso na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. *Ciencia Florestal* 19, 195-206.
- Couto, T.B.A., Aquino, P.P.U., 2011. Fish assemblage and streams integrity of the APA Gama and Cabeça de Veado, Distrito Federal, Central Brazil. *Neotropical Ichthyology* 9, 445-454.
- Froese, R., Pauly, D., 2013. FishBase.
- Júlio Jr., H.F., Tós, C.D., Agostinho, A.A., Pavanelli, C.S., 2009. A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology* 7, 709-718.
- Karr, J.R., 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries* 6, 21-27.
- Kennard, M.J., Arthington, A.H., Pusey, B.J., Harch, B.D., 2005. Are alien fish a reliable indicator of river health? *Freshwater Biology* 50, 174-193.

- Njiru, M., Mkumbo, O.C., van der Knaap, M., 2010. Some possible factors leading to decline in fish species in Lake Victoria. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 13, 3-10.
- Pinto, M.N., 1993. Caracterização geomorfológica do Distrito Federal, In *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas*. ed. M.N. Pinto, pp. 285-320. EDUnB, Brasília.
- Ribeiro, M.C.L.B., 1994. Conservação da integridade biótica das comunidades de peixes do Ribeirão do Gama: Área de Proteção Ambiental (APA) Gama/Cabeça de Veado, Brasília, D.F., In Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho - UNESP, Rio Claro.
- Ribeiro, M.C.L.B., Starling, F.L.R.M., Walter, T., Farah, E.M., 2001. Peixes, In *Olhares sobre o Lago Paranoá*. eds F.O. Fonseca, P.B. Netto, C.V. Cavalcante, p. 425. Secretaria de Meio Ambiente e Recursos Hídricos - SEMARH, Brasília.
- Schneider, M., Aquino, P.P.U., Martins-Silva, M.J., Fonseca, C.P., 2011. Trophic structure of Bananal stream subbasin fish community in the Brasília National Park, Brazilian Savanna (Cerrado) Bioma, DF. *Neotropical Ichthyology* 9, 579-592.
- Viana, J.P., 1989. Estrutura da comunidade dos peixes do Ribeirão Sant`ana (Brasília - DF) ao longo de gradientes ambientais, In *Departamento de Biologia Vegetal*. p. 115. Universidade de Brasília, Brasília.

CAPÍTULO 5

SÍNTESE

A composição das comunidades biológicas é fruto da interação de fatores bióticos e abióticos que, ao longo da história evolutiva, originam os mais diversos padrões de distribuição de espécies (Ricklefs, 1987; Menge & Olson, 1990). Estudos em regiões que preservam características naturais e que sofreram pouca interferência humana são importantes referências para políticas públicas conservacionistas em áreas degradadas (Brooks *et al.*, 2006). A composição da comunidade e o entendimento dos padrões de distribuição das espécies de peixes mostram-se bastante úteis na avaliação da integridade dos ecossistemas aquáticos (Karr, 1981). Compreender como as comunidades biológicas se estruturam no ambiente natural viabiliza ações de gestão e manejo que minimizam a degradação desses ecossistemas (Schlosser, 1990; Olden *et al.*, 2010).

A região central do Brasil abrange as nascentes das principais regiões hidrográficas, o que a coloca em posição peculiar quanto a padrões biogeográficos. Aliado a isso, a documentação de padrões ecológicos e de diversidade em regiões preservadas (Unidades de Conservação, principalmente de Proteção Integral) podem ser utilizados como referência em futuros estudos de biomonitoramento e recuperação de áreas degradadas. Em função do escasso conhecimento ecológico de peixes de riacho, bem como, a carência de pesquisas com enfoque biogeográfico e conservacionista para a ictiofauna entre o divisor de águas das bacias do Tocantins-Araguaia, Alto Paraná e São Francisco, na região central do Brasil; a presente tese elucidar os principais padrões e processos estruturadores das taxocenoses ícticas nessa região.

A presença de espécies sendo compartilhadas entre as bacias e os valores de diversidade beta filogenética não diferindo do esperado ao acaso evidenciam recentes

trocas ictiofaunísticas entre as bacias do Alto Paraná, Alto São Francisco e Alto Tocantins-Araguaia. Ao se combinar os valores de riqueza, diversidade filogenética (PD) e diversidade beta filogenética, nos postulamos que as bacias do Alto Tocantins e São Francisco possuem comunidades com espécies/linhagens oriundas do Alto Paraná, i.e., a bacia do Alto Paraná está sendo capturada pelas bacias vizinhas. Baixos valores de PD no Alto Tocantins sugerem que as capturas de cabeceiras tenham ocorrido recentemente. Novos estudos comparando a composição filogenética de comunidades em trechos mais distantes dos divisores de águas podem identificar o aumento da diversidade filogenética na bacia do Tocantins e corroborar a hipótese de que as capturas de cabeceira na região central do Brasil mostram-se direcionais a essa bacia.

Este estudo também evidenciou que riachos de cabeceira na região central do Brasil apresentam variações ambientais entre o período de chuva e de estiagem. Entretanto, algumas variáveis ambientais relacionadas à disponibilidade de recursos, assim como a comunidade de peixes, não variaram sazonalmente. Ou seja, os padrões e processos ecológicos estruturadores dessas comunidades não variaram entre as estações. Os resultados demonstram que essas comunidades são estruturadas principalmente por processos não determinísticos (e.g., dispersão) e em menor proporção por filtros ambientais, havendo pouca influência de interações entre espécies. Além disso, os resultados sugerem também que eventos biogeográficos, como as capturas de cabeceiras, podem interagir com processos locais, como variações ambientais, para gerar os padrões de distribuição das espécies. Nesse contexto, as alterações ambientais, principalmente aquelas relacionadas à interrupção do fluxo natural da água (i.e., construção de barragens), com o isolamento de populações e comunidades, podem gerar grandes alterações na estrutura das comunidades de peixes em riachos de cabeceiras. Essas alterações isolam

populações e alteram a magnitude e frequência de flutuações ambientais (Allan & Flecker, 1993).

O planejamento para a conservação de ambientes límnicos deve considerar processos que ocorrem ao longo de toda a bacia hidrográfica (Nel *et al.*, 2009; Linke *et al.*, 2011). A preservação das áreas de cabeceiras é fundamental para a manutenção da integridade das bacias hidrográficas, uma vez que os impactos ambientais nessas áreas são transferidos ao longo do curso d'água, tornando-se sistêmicos (Abell *et al.*, 2007). Apesar dos trechos amostrados nas áreas protegidas apresentarem menor riqueza de espécies e diversidade filogenética, populações de espécies endêmicas (i.e., espécies de distribuição restrita) ocorreram em seu interior. Além disso, a maioria das espécies exóticas esteve presente fora das áreas protegidas.

A criação e manutenção de Unidades de Conservação é um importante mecanismo para a conservação da diversidade íctica de riachos (Abell *et al.*, 2007; Pritt & Frimpong, 2010; Linke *et al.*, 2011). No entanto, o planejamento para criação dessas áreas protegidas deve considerar a complementariedade de habitats e sua conectividade (Abell *et al.*, 2007). Informações a respeito da similaridade entre áreas podem ser utilizadas buscando maximizar a representatividade da diversidade regional, minimizando custos econômicos para sua proteção (Chape *et al.*, 2005; Olden *et al.*, 2010). O manejo dessas áreas protegidas, bem como o monitoramento de populações de espécies nativas e principalmente as endêmicas, são condições importantes para uma maior efetividade da conservação da ictiofauna em riachos na região central do Brasil.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abell, R., Allan, J.D. & Lehner, B. (2007) Unlocking the potential of protected areas for freshwaters. *Biological Conservation*, **134**, 48-63.
- Allan, J.D. & Flecker, A.S. (1993) Biodiversity conservation in running waters. *Bioscience*, **43**, 32-43.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., da Fonseca, G.A.B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F., Mittermeier, C.G., Pilgrim, J.D. & Rodrigues, A.S.L. (2006) Global biodiversity conservation priorities. *Science*, **313**, 58-61.
- Chape, S., Harrison, J., Spalding, M. & Lysenko, I. (2005) Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **360**, 443-455.
- Karr, J.R. (1981) Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries*, **6**, 21-27.
- Linke, S., Turak, E. & Nel, J. (2011) Freshwater conservation planning: the case for systematic approaches. *Freshwater Biology*, **56**, 6-20.
- Menge, B.A. & Olson, A.M. (1990) Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology & Evolution*, **5**, 52-57.
- Nel, J.L., Roux, D.J., Abell, R., Ashton, P.J., Cowling, R.M., Higgins, J.V., Thieme, M. & Viers, J.H. (2009) Progress and challenges in freshwater conservation planning. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, **19**, 474-485.
- Olden, J.D., Kennard, M.J., Leprieur, F., Tedesco, P.A., Winemiller, K.O. & Garcia-Berthou, E. (2010) Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. *Diversity and Distributions*, **16**, 496-513.

- Pritt, J.J. & Frimpong, E.A. (2010) Quantitative Determination of Rarity of Freshwater Fishes and Implications for Imperiled-Species Designations. *Conservation Biology*, **24**, 1249-1258.
- Ricklefs, R.E. (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**, 167-171.
- Schlosser, I.J. (1990) Environmental variation, life-history attributes, and community structure in stream fishes: implications for environmental management and assessment. *Environmental Management*, **14**, 621-628.