

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS E TECNOLOGIAS PARA A SUSTENTABILIDADE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PLANEJAMENTO E USO DE  
RECURSOS RENOVÁVEIS

Natali Szeremeta Ferreira

**DIVERSIDADE DA ICTIOFAUNA NAS BACIAS DO ALTO E MÉDIO  
PARANAPANEMA**

Sorocaba

2022

Natali Szeremeta Ferreira

**DIVERSIDADE DA ICTIOFAUNA NAS BACIAS DO ALTO E MÉDIO  
PARANAPANEMA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Planejamento e Uso de Recursos Renováveis para obtenção do título de Mestra em Planejamento e Uso de Recursos Renováveis.

Orientação: Prof. Dr. Mauricio Cetra

Sorocaba

2022

Szeremeta Ferreira, Natali

Diversidade da ictiofauna nas bacias do Alto e Médio  
Parapanema / Natali Szeremeta Ferreira -- 2022.  
95f.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de São  
Carlos, campus Sorocaba, Sorocaba

Orientador (a): Mauricio Cetra

Banca Examinadora: Lilian Casatti, Welber Senteio  
Smith

Bibliografia

1. Biodiversidade. 2. Peixes de água doce. 3. Rio  
Parapanema. I. Szeremeta Ferreira, Natali. II. Título.

Ficha catalográfica desenvolvida pela Secretaria Geral de Informática  
(SIn)

DADOS FORNECIDOS PELO AUTOR

Bibliotecário responsável: Maria Aparecida de Lourdes Mariano -  
CRB/8 6979



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS**  
Centro de Ciências e Tecnologias Para a Sustentabilidade  
Programa de Pós-Graduação em Planejamento e Uso de Recursos Renováveis

---

**Folha de Aprovação**

---

Defesa de Dissertação de Mestrado da candidata Natali Szeremeta Ferreira, realizada em 15/07/2022.

**Comissão Julgadora:**

Prof. Dr. Mauricio Cetra (UFSCar)

Profa. Dra. Lilian Casatti (UNESP)

Prof. Dr. Welber Senteio Smith (UNIP)

O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de Pós-Graduação em Planejamento e Uso de Recursos Renováveis.

## **AGRADECIMENTOS**

Sou imensamente grata ao meu orientador, Prof. Dr. Mauricio Cetra, por ter me acolhido e orientado desde a graduação. Obrigada pela confiança, por toda a paciência, pelas orientações, ensinamentos e também pelos conselhos e incentivos. Obrigada por ser uma pessoa e profissional ímpar.

Agradeço aos pesquisadores do Laboratório de Ecologia de Riachos da UFSCar, e ao Rodrigo Almeida, Diego A. Z. Garcia e Lucas R. Jarduli pela disponibilização do conjunto de dados utilizados na minha dissertação. Agradeço especialmente à Perla B. Romero, pelas discussões sobre o assunto, auxiliando no caminho a ser seguido na dissertação.

Aos professores George M.T. Mattox, Giuliana R. Carmassi, Lilian Casatti e Welber S. Smith, que aceitaram participar da minha banca de qualificação e defesa, e fizeram contribuições valiosas para o trabalho final.

À minha família, por todo o amor e apoio. Agradecimento especial à minha mãe e ao meu irmão Emerson por serem a minha base, por todo o suporte de sempre e por acreditarem em mim e me incentivarem a continuar.

À minha amiga Michele Provase por todo o companheirismo, apoio, amor e suporte desde o início da graduação. Serei eternamente grata pela sua amizade. Às minhas amigas de Jessica, Karla e Paloma, por estarem sempre ali por mim, independentemente da distância e do tempo.

A todos os velhos amigos que mantive e aos novos que fiz nesses últimos anos. Obrigada por tornarem a vida mais leve e divertida, especialmente nesses tempos tão conturbados.

À CAPES pela bolsa de estudo concedida. À secretaria e à coordenação do PPGPUR por todo o suporte durante o mestrado.

A todos que de alguma forma contribuíram para o meu processo de aprendizado e amadurecimento desde o início do mestrado até essa etapa final.

Muito obrigada!!

“Como um rio, que nasce  
de outros, saber seguir  
junto com outros sendo  
e noutros se prolongando  
e construir o encontro  
com as águas grandes  
do oceano sem fim.

Mudar em movimento,  
mas sem deixar de ser  
o mesmo ser que muda.  
Como um rio.”

Thiago de Mello

## RESUMO

FERREIRA, Natali Szeremeta. Diversidade da ictiofauna nas bacias do Alto e Médio Paranapanema. 2022. Dissertação (Mestrado em Planejamento e Uso de Recursos Renováveis) – Universidade Federal de São Carlos, *campus* Sorocaba, Sorocaba, 2022.

Peixes de água doce são importantes componentes da biodiversidade, sendo necessárias medidas para a sua conservação frente às mudanças antrópicas do século 21. Entender os mecanismos subjacentes à composição e distribuição dessas espécies ao longo de gradientes ambientais é um passo importante, sendo empregadas diferentes medidas de diversidade para esse fim. A diversidade alfa representa a riqueza de espécies em um local, enquanto a diversidade beta constitui uma medida de dissimilaridade de espécies ao longo de gradiente ambientais, apresentando dois componentes contrastantes de estruturação das comunidades: a substituição de espécies e a diferença de riqueza. As diversidades alfa e beta alimentam a diversidade regional de espécies, ou gama. O objetivo do trabalho foi compreender a diversidade taxonômica, funcional e filogenética da ictiofauna do Alto e Médio Rio Paranapanema. No Capítulo I foi realizada uma revisão sobre a ictiofauna de cabeceiras, rios, riachos e reservatórios no Alto e Médio Paranapanema e está apresentado no formato de capítulo de livro. Ao todo 128 espécies foram registradas nesses ambientes, sendo que a maior representatividade pertence às famílias Characidae e Loricariidae. Os reservatórios apresentam a maior riqueza de espécies e a menor proporção de espécies autóctones do Alto Paraná (83%), com 20 espécies encontradas apenas nesses ambientes. As cabeceiras possuem a menor riqueza e a maior proporção de espécies autóctones (96%), sendo importantes para a conservação de espécies endêmicas e exclusivas desse tipo de ambiente; no Capítulo II foram analisadas diferentes medidas de diversidade para duas escalas espaciais no Rio Paranapanema: a bacia do Alto Paranapanema e a sub-bacia do Pinhal. Foram estimados os valores de diversidade gama, alfa e beta, e dos componentes substituição e diferença de riqueza da diversidade beta. Foi analisada a relação da diversidade beta taxonômica com o ambiente, e particionada a contribuição dos efeitos locais, espaciais e do entorno dos riachos para a dissimilaridade composicional. A diversidade gama e as diversidades alfa e beta taxonômica, funcional e filogenética foram maiores para a bacia do Alto Paranapanema do que para a sub-bacia do Pinhal. O componente substituição da diversidade beta taxonômica foi maior do que a diferença de riqueza nas duas escalas. O

efeito do entorno foi o mais importante para explicar a dissimilaridade composicional para a bacia, enquanto para a sub-bacia foi a distância geográfica. Os resultados gerais evidenciam a importância de se considerar diferentes escalas no estudo da diversidade de peixes de riacho, bem como a relevância dos riachos de cabeceira para a manutenção da diversidade da ictiofauna em uma escala de bacia hidrográfica.

Palavras-chave: bacia hidrográfica, biodiversidade; diversidade beta; escalas espaciais; peixes.



## ABSTRACT

Freshwater fishes are fundamental components of biodiversity, and it is necessary to develop actions aimed at conserving these species in the face of anthropic changes in the XXI century. In this sense, it is fundamental to understand the mechanisms underlying the composition and distribution of these species along environmental gradients, applying different measures of diversity for this purpose. Alpha diversity represents the species richness in a given location, while beta diversity is a measure of species dissimilarity along environmental gradients, which includes two contrasting components of community structuring: species replacement and richness difference. Thus, alpha and beta diversities are part of regional species diversity, or gamma diversity. This study aimed to understand the taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of the ichthyofauna of the Upper and Middle Paranapanema River. Presented as a book chapter, Chapter I includes a review of the ichthyofauna of rivers, streams, and reservoirs in the Upper and Middle Paranapanema River. In this sense, 128 species were recorded in these environments, with greater representation from the Characidae and Loricariidae families. The highest species richness and the lowest proportion of autochthonous species from the Upper Paraná River (83%) were found in reservoirs, with 20 species recorded only in these environments. The headwater streams have the lowest richness and the highest proportion of autochthonous species, being essential for the conservation of endemic species and species that are exclusive to this type of environment. Then, Chapter II investigates different measures of diversity for two spatial scales in the Paranapanema River: the Alto Paranapanema basin and the Pinhal sub-basin, for taxonomic, functional and phylogenetic diversity. The values of total alpha and beta diversity, as well as the values of the substitution and richness difference components of beta diversity were estimated. Next, the relationship of taxonomic beta diversity to the environment was analyzed, and the contribution of local, spatial, and stream-surrounding effects to the dissimilarity were divided. The gamma diversity and the taxonomic, functional and phylogenetic alpha and beta diversities were higher for the Alto Paranapanema basin compared to the Pinhal sub-basin. Furthermore, the replacement component was greater than the richness difference for the taxonomic beta diversity in the two spatial scales. The effect of the surrounding area was the most significant finding to explain the compositional dissimilarity for the basin, while the geographic distance was the most important result to explain the total beta diversity for the sub-basin. The general findings

show the importance of using different scales in the study of stream fish diversity, as well as the relevance of headwater streams in order to preserve the diversity of ichthyofauna at a river basin scale.

Keywords: river basin; biodiversity; beta diversity; spatial scales; fishes.

## LISTA DE FIGURAS

### **CAPÍTULO I – ICTIOFAUNA DO ALTO E MÉDIO PARANAPANEMA (UGRHI-14)**

- Figura 1. Divisão da bacia do Rio Paranapanema em Alto, Médio e Baixo e a UGRHI-14..... 26
- Figura 2. Detalhamento do trecho entre a foz do rio Taquari, acima da Cachoeira do Jurumirim e São Sebastião do Tijuco Preto – município de Piraju ..... 27
- Figura 3. Proporção de Characiformes, Siluriformes e Cichliformes em diferentes ambientes na UGRHI-14 ..... 28
- Figura 4. Famílias mais diversas na UGRHI-14 ..... 30
- Figura 5. Proporção de espécies das famílias em diferentes ambientes na UGRHI-14..... 31
- Figura 6. Riqueza de espécies compartilhadas em cabeceiras, rios, riachos e reservatórios nos corpos d'água do Alto e Médio rio Paranapanema ..... 33
- Figura 7. Similaridade da fauna de peixes de reservatórios, rios, riachos e cabeceiras (método de ordenação: Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) com coeficiente de Jaccard) ..... 34
- Figura 8. Algumas espécies registradas exclusivamente para as cabeceiras..... 37
- Figura 9. Algumas espécies exóticas e invasoras no Alto e Médio Paranapanema.... 41

### **CAPÍTULO II - DIVERSIDADE ALFA E BETA DA ICTIOFAUNA EM DUAS ESCALAS ESPACIAIS EM RIACHOS DA MATA ATLÂNTICA**

- Figura 1. Localização da Bacia do Alto Paranapanema no Brasil com as sub-bacias e trechos de riachos amostrados..... 55
- Figura 2. Localização das microbacias dos Rios Alegre, Claro, Clarinho e Pinhal abrangendo os 20 trechos amostrados para a Sub-bacia do Pinhal..... 56
- Figura 3. Dendrograma da aproximação da árvore filogenética para as 36 espécies de peixes analisadas..... 61
- Figura 6. Diversidade alfa taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) para o Alto Paranapanema (bacia) e para a sub-bacia do Pinhal (sub-bacia) ..... 65

Figura 7. Diversidade beta total (Btotal) taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) para Alto Paranapanema (bacia) e para a sub-bacia do Pinhal (sub-bacia)..... 67

Figura 8. Componente substituição (Brepl) da diversidade beta taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) para o Alto Paranapanema (bacia) e para a sub-bacia do Pinhal (sub-bacia)..... 68

Figura 9. Componente diferença de riqueza (Brich) da diversidade beta taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) para o Alto Paranapanema (bacia) e para a sub-bacia do Pinhal (sub-bacia)..... 69

Figura 10. À esquerda, relação entre a dissimilaridade composicional observada (diversidade beta total) e a predição linear da equação de regressão do GDM, analisadas par a par. O segundo gráfico representa a relação entre a dissimilaridade composicional predita e observada entre os locais, par a par – Bacia Hidrográfica. A seguir, função ajustada para cada variável independente que apresenta relação significativa com a diversidade beta total..... 71

Figura 11. À esquerda, relação entre a dissimilaridade composicional observada (diversidade beta total) e a predição linear da equação de regressão do GDM. O segundo gráfico representa a relação entre a dissimilaridade composicional predita e observada – sub-bacia. A seguir, a função ajustada para cada variável independente que apresenta relação significativa com a diversidade beta total..... 72

### **APÊNDICE 3**

Figura 4. Percentual dos desvios observados a partir da retirada de cada variável preditora do modelo anterior – Bacia hidrográfica..... 95

Figura 5. Percentual dos desvios observados a partir da retirada de cada variável preditora do modelo anterior – Sub-bacia..... 95

## LISTA DE TABELAS

### **CAPÍTULO I – ICTIOFAUNA DO ALTO E MÉDIO PARANAPANEMA**

Tabela 1. Fauna de peixes das bacias do Alto e Médio Paranapanema, organizada por ambiente..... 84

Tabela 2. Riqueza de espécies total e frequências absolutas e relativas de espécies autóctones por ambiente no Alto e Médio Paranapanema..... 28

### **CAPÍTULO II – DIVERSIDADE ALFA E BETA DA ICTIOFAUNA EM DUAS ESCALAS ESPACIAIS EM RIACHOS DA MATA ATLÂNTICA**

Tabela 1. Atributos funcionais e classificação taxonômica da ictiofauna para as duas escalas espaciais de bacia hidrográfica..... 57

Tabela 2. Valores mínimos e máximos e amplitude para cada variável ambiental analisada (Bacia do Alto Paranapanema e Sub-bacia do Pinhal) ..... 60

Tabela 3. Abreviaturas dos nomes das espécies..... 94

Tabela 4. Espécies comuns e exclusivas para as duas escalas de bacia hidrográfica..... 64

Tabela 5. Diversidade alfa (riqueza de espécies) taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) para o Alto Paranapanema (bacia) e para a sub-bacia do Pinhal..... 64

Tabela 6. Diversidade beta taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) total (Btotal), substituição (Brepl) e diferença de riqueza (Brich) para o Alto Paranapanema (bacia) e para a sub-bacia do Pinhal..... 66

Tabela 7. Resumo dos modelos, importância das variáveis e percentual da variância explicada para os componentes geográfico, local e do entorno para as duas escalas de bacia hidrográfica..... 70

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>15</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>19</b>
<b>CAPÍTULO I – ICTIOFAUNA DO ALTO E MÉDIO PARANAPANEMA.....</b>	<b>23</b>
<b>1 O ALTO E MÉDIO PARANAPANEMA E SUA ICTIOFAUNA .....</b>	<b>24</b>
1.1 ESPÉCIES EXÓTICAS E INVASORAS.....	37
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>42</b>
<b>CAPÍTULO II – DIVERSIDADE ALFA E BETA DA ICTIOFAUNA EM DUAS ESCALAS ESPACIAIS EM RIACHOS DA MATA ATLÂNTICA.....</b>	<b>47</b>
<b>1INTRODUÇÃO .....</b>	<b>51</b>
<b>2 METODOLOGIA .....</b>	<b>54</b>
2.1 DADOS AMBIENTAIS E DA ICTIOFAUNA .....	54
2.2 DIVERSIDADE FUNCIONAL E FILOGENÉTICA .....	61
2.3 DIVERSIDADE ALFA .....	62
2.4 DIVERSIDADE BETA E RELAÇÃO COM O AMBIENTE.....	62
<b>3 RESULTADOS .....</b>	<b>63</b>
<b>4 DISCUSSÃO.....</b>	<b>73</b>
<b>5 CONCLUSÃO.....</b>	<b>77</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>77</b>
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>82</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>83</b>
<b>APÊNDICE 1.....</b>	<b>84</b>
<b>APÊNDICE 2.....</b>	<b>94</b>
<b>APÊNDICE 3.....</b>	<b>95</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

Frente ao atual cenário de intensificação da ameaça à biodiversidade em escala global, em decorrência das atividades antrópicas e mudanças climáticas, os ecossistemas de água doce apresentam uma acentuada tendência de perda da sua diversidade (SALA *et al.*, 2000; TICKNER *et al.*, 2020). Portanto, é fundamental que se concentrem esforços para o entendimento da relação entre as comunidades de peixes e as características do ambiente, em diferentes escalas espaciais, a fim de propor ações de conservação efetivas (DIAS *et al.*, 2016; MACEDO *et al.*, 2019; TROIA; GIDO, 2013).

Os peixes representam a maior fração da diversidade de vertebrados do mundo, com uma estimativa de aproximadamente 36.200 espécies válidas descritas (FRICKE; ESCHMEYER; VAN DER LAAN, 2022). No total, cerca de 18.000 espécies de peixes registradas pertencem aos ambientes de água doce: rios, riachos, lagos e reservatórios (FRICKE; ESCHMEYER; VAN DER LAAN, 2022). Uma porção representativa dessa diversidade é encontrada na América do Sul, sendo listadas, em 2016, aproximadamente 5160 dessas espécies para o continente (REIS *et al.*, 2016). A Bacia do Rio Paraná faz parte da bacia La Plata, a terceira mais diversa da América do Sul e a segunda maior em extensão (REIS *et al.*, 2016). O Rio Paranapanema, é um tributário do Rio Paraná, contendo uma elevada diversidade de espécies de peixes (JARDULI *et al.*, 2020), e sendo de grande interesse aos estudos ecológicos, taxonômicos e de conservação da biodiversidade.

Nos últimos anos têm sido publicados diferentes trabalhos acerca da ictiofauna da bacia do Rio Paranapanema, abrangendo especialmente estudos sobre a diversidade taxonômica e funcional (ALMEIDA; VALENTE; CETRA, 2022; PERESSIN; GONÇALVES; CETRA, 2018) e incluindo levantamentos da ictiofauna do rio principal e dos seus tributários (AZEVEDO-SANTOS *et al.*, 2020; CERQUEIRA *et al.*, 2016; FROTA *et al.*, 2016; GALINDO *et al.*, 2020; JARDULI *et al.*, 2020). No entanto, as frequentes descrições de novas espécies nos últimos anos apontam a existência de uma lacuna, indicando que ainda existem espécies a serem descritas e estudadas nessa região (JARDULI *et al.*, 2020).

A Unidade de Gerenciamento de Recursos Hídricos do Alto Paranapanema (UGRHI-14), objeto deste estudo, compreende a totalidade do curso superior e boa parte do curso médio do rio Paranapanema. A UGRHI-14 apresenta um gradiente na composição da ictiofauna, considerando as cabeceiras, os rios, os trechos de riachos à

jusante, e os reservatórios de Jurumirim e Chavantes, no médio Paranapanema. Existe, portanto, um gradiente ambiental importante desde a cabeceira até a foz, que é encontrado ao longo do gradiente longitudinal de rios (BENONE; MONTAG, 2021).

Espécies em riachos à jusante são influenciadas tanto pelo carreamento de matéria orgânica a partir das cabeceiras, quanto pela presença de barreiras naturais à jusante (BREJÃO; LEAL; GERHARD, 2021). Nas cabeceiras são encontradas principalmente espécies de pequeno porte, contrastando significativamente com o tamanho médio dos indivíduos comumente encontrados na foz (MAZZONI; BARROS, 2021). Os riachos de cabeceira, objeto de estudo do segundo capítulo, apresentam características típicas, a exemplo da baixa temperatura e profundidade, que podem atuar impedindo o estabelecimento de espécies invasoras e de maior tamanho corporal (GARCIA *et al.*, 2021).

Os riachos de cabeceira, embora apresentem uma riqueza de espécies menos significativa em relação aos demais ambientes, possuem uma porção importante da diversidade de peixes da bacia do rio Paranapanema, com elevada representatividade de espécies endêmicas e autóctones do Alto Paraná (JARDULI *et al.*, 2020; LANGEANI *et al.*, 2007). Com habitats altamente diversificados em relação às características abióticas, as cabeceiras são geralmente mantenedoras de uma representativa diversidade de espécies, incluindo raras e ameaçadas, e aquelas especializadas desses ambientes (LOWE; LIKENS, 2005; MEYER *et al.*, 2007). Cabeceiras constituem ambientes de refúgio de predadores, de espécies invasoras e competidores, bem como para espécies ribeirinhas durante determinados estágios do seu ciclo de vida (LOWE; LIKENS, 2005; MEYER *et al.*, 2007).

Os sistemas de riachos apresentam uma continuidade, que faz com que os impactos que ocorrem em ambientes de cabeceira alterem as características ambientais e, conseqüentemente, a composição da ictiofauna em trechos a jusante, rios e lagos (COLVIN *et al.*, 2019; RICHARDSON, 2019; SCHLOSSER, 1991). Os habitats dos peixes de riacho são estruturados a partir de características ambientais locais, e estas são restringidas pelas características da bacia hidrográfica (TROIA; GIDO, 2013). Desse modo, é importante que se tenha uma visão integrada nos estudos desses ambientes, abrangendo análises de características ambientais e dos padrões espaciais em diferentes escalas (BENONE; MONTAG, 2021; FAUSCH *et al.*, 2002; ROA-FUENTES; CASATTI, 2017).



Em uma escala local, as variáveis ambientais frequentemente consideradas em estudos relacionados a comunidades de peixes de riachos consistem em: temperatura, condutividade, velocidade e pH da água; composição do substrato, largura e profundidade do trecho, ordem do riacho e composição da vegetação ripária (ALMEIDA; CETRA, 2016; ROA-FUENTES; CASATTI, 2017; ZBINDEN; MATTHEWS, 2017). As interações bióticas também influenciam fortemente a organização dos peixes de riachos nessa escala (BENONE; MONTAG, 2021). Em uma escala regional, ou de bacia hidrográfica, estão organizadas principalmente as variáveis relacionadas à cobertura da terra: pastagem, floresta nativa, agricultura e área urbanizada (ROA-FUENTES; CASATTI, 2017). Além disso, são consideradas as variáveis espaciais ou geográficas, relativas às distâncias entre os locais (BENONE; MONTAG, 2021; ROA-FUENTES; CASATTI, 2017).

O fato de as comunidades de peixes de riacho, especialmente de cabeceiras, apresentarem alta suscetibilidade aos estressores ambientais, potencializa os efeitos antrópicos na sua composição e distribuição, afetando a diversidade regional de espécies. Além da redução na diversidade taxonômica, diferentes estudos têm demonstrado também um aumento na redundância funcional e uma redução na distinção filogenética entre espécies em comunidades de peixes de riacho, associados a um histórico de perda de habitats decorrente, em grande parte, de diversas mudanças no uso da terra (LEITÃO *et al.*, 2018; ZENI *et al.*, 2019), da construção de barragens (OLIVEIRA *et al.*, 2018) e da introdução de espécies exóticas (ZHANG *et al.*, 2018).

Os traços e atributos funcionais das comunidades são importantes para fornecer mecanismos para o entendimento da relação entre a ocorrência de espécies e as características do ambiente (RIBEIRO *et al.*, 2016). É esperado que, quanto maior for a redundância funcional de uma comunidade, mais suscetível ela seja aos impactos antrópicos e aos estressores ambientais, em decorrência de uma menor variação nas suas funções ecológicas (KECK *et al.*, 2014). No entanto, em ambientes que passaram por processos de alterações antrópicas, é conhecido que a redundância funcional pode representar o resultado de diferentes processos de filtragem de espécies, acarretando um *pool* local que apresenta atributos semelhantes e que, geralmente, são indicadores de tolerância (CASATTI *et al.*, 2012).

Desse modo, tem se tornado cada vez mais necessário adotar práticas efetivas de conservação para esses ambientes, baseadas em estudos ecológicos. Para tanto, diferentes índices de diversidade têm sido empregados. Uma das maneiras de quantificar a

diversidade de espécies é a partir de estimativas das diversidades 1) local, ou diversidade alfa; 2) entre locais, ou diversidade beta; e 3) regional, ou diversidade gama (WHITTAKER, 1960). Essas medidas podem abranger as diversidades taxonômica, funcional e filogenética das comunidades. A diversidade alfa é a quantidade de espécies em uma área, representando, portanto, um componente local (DOBROVOLSKI *et al.*, 2012; MAGURRAN, 2004). As diversidades beta e gama, por sua vez, refletem características regionais (DOBROVOLSKI *et al.*, 2012). A diversidade beta quantifica as diferenças, ou dissimilaridades entre as comunidades em uma determinada região, enquanto a diversidade gama se refere à totalidade de espécies em um conjunto de locais, constituindo um produto das diversidades alfa e beta (WHITTAKER, 1972).

Quando comparada à diversidade alfa, a diversidade beta é capaz de capturar melhor a natureza dinâmica dos padrões de biodiversidade (SOININEN; HEINO; WANG, 2018). Quanto maior for a dissimilaridade entre locais, ou seja, quanto mais estes se diferenciarem em relação à distribuição de espécies, maior será a diversidade beta (BASELGA, 2012; JACCARD, 1912, SØRENSEN, 1948). Essa dissimilaridade entre locais pode resultar da substituição ou da diferença de riqueza, que refletem processos antagônicos de estruturação das comunidades: a substituição e a perda de espécies, respectivamente (BASELGA, 2010; CARVALHO; CARDOSO; GOMES, 2012). É importante considerar que, embora antagônicos, esses processos não são necessariamente excludentes, pois é possível existir perda e substituição de espécies em uma mesma comunidade (BASELGA, 2012).

Diferentes fatores apresentam relação com a diversidade beta, estando em grande parte relacionados com a heterogeneidade ambiental. Para peixes de água doce, efeitos antrópicos como a fragmentação e alteração de habitats (EDGE *et al.*, 2017) e a introdução de espécies exóticas (TOUSSAINT *et al.*, 2016), além de efeitos ambientais e espaciais, incluindo a distância entre locais (HEINO *et al.*, 2015; LANSAC-TÔHA *et al.*, 2019; PEREZ ROCHA *et al.*, 2019; ), as escalas espaciais (GARCIA *et al.*, 2018; HEINO *et al.*, 2017; ROA-FUENTES; CASATTI, 2017) e a limitação da dispersão (LANSAC-TÔHA *et al.*, 2019; PELÁEZ; PAVANELLI, 2018) têm sido frequentemente considerados em estudos da dissimilaridade composicional de espécies.

Dessa forma, o objetivo geral do presente estudo foi analisar a diversidade da ictiofauna do Médio e Alto Rio Paranapanema. O trabalho está organizado da seguinte maneira: no Capítulo I foi realizada uma revisão sobre a ictiofauna de rios, riachos e reservatórios no Alto e Médio Paranapanema e está apresentado no formato de capítulo a

ser publicado no livro “A Paisagem do Alto Paranapanema”, organizado pelo Prof. Dr. Alexandre Camargo Martensen da UFSCar – Lagoa do Sino; e no Capítulo II foi analisada a diversidade gama, e as diversidades alfa e beta taxonômica, funcional e filogenética da ictiofauna de riachos de cabeceira em duas escalas espaciais no rio Paranapanema. Além disso, foi analisada a influência de diferentes gradientes ambientais e do efeito geográfico na diversidade beta taxonômica.

## REFERÊNCIAS

ALMEIDA, R. S.; VALENTE, R. O. A.; CETRA, M. The effect of hierarchical environmental structure and catchment-scale land cover on fish assemblage composition in streams from the Brazilian south-eastern rain forest. **Hydrobiologia**, 2022.

ALMEIDA, R. S.; CETRA, M. Longitudinal gradient effects on the stream fish metacommunity. **Natureza & Conservação**, v. 14, n. 2, p. 112–119, 2016.

BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 1, p. 134–143, 2010.

BASELGA, A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 12, p. 1223–1232, 2012.

BENONE, N. L.; MONTAG, L. F. A. Métodos quantitativos para mensurar a diversidade taxonômica em peixes de riacho. **Oecologia Australis**, v. 25, n. 2, p. 398–414, 2021.

BREJÃO, G. L.; LEAL, C. G.; GERHARD, P. A ecologia de peixes de riacho sob a perspectiva da ecologia de paisagens. **Oecologia Australis**, v. 25, n. 2, p. 475–493, 2021.

CARVALHO, J. C.; CARDOSO, P.; GOMES, P. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, p. 760–761, 2012.

CASATTI, L. *et al.* From forests to cattail: how does the riparian zone influence stream fish? **Neotropical Ichthyology**, v.10, n. 1, p. 205–214, 2012.

CETRA, M. *et al.* Headwater stream fish fauna from the Upper Paranapanema River basin. **Biota Neotropica**, v. 16, n. 3, p. 1–6, 2016.

COLVIN, S. A. R. *et al.* Headwater streams and wetlands are critical for sustaining fish, fisheries, and ecosystem services. **Fisheries**, v. 44, n. 2, p. 73–91, 2019.

DIAS, M. S. *et al.* Trends in studies of Brazilian stream fish assemblages. **Natureza e Conservação**, v. 14, n. 2, p. 106–111, 2016.

DOBROVOLSKI, R. *et al.* Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 2, p. 191–197, 2012.

EDGE, C. B. *et al.* Habitat alteration and habitat fragmentation differentially affect beta diversity of stream fish communities. **Landscape Ecology**, v. 32, n. 3, p. 647–662, 2017.

FAUSCH, K. D. *et al.* Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes: a continuous view of the river is needed to understand how processes interacting among scales set the context for stream fishes and their habitat. **Bioscience**, v. 52, n. 6, p. 483–498, 2002.

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N.; VANDER LAAN, R. **Eschmeyer's catalog of fishes: Genera, species, references.** Disponível em: <<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>>.

GARCIA, D. A. Z. *et al.* Peixes não-nativos em riachos no brasil: estado da arte, lacunas de conhecimento e perspectivas. **Oecologia Australis**, v. 25, n. 2, p. 565–587, 2021.

GARCIA, J. *et al.* Scale-dependency of the environmental influence on fish  $\beta$ -diversity: Implications for ecoregionalization and conservation. **Journal of Biogeography**, v. 45, n. 8, p. 1818–1832, 2018.

HEINO, J. A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. **Freshwater Biology**, v. 56, p. 1703–1722, 2011.

HEINO, J. *et al.* Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. **Freshwater Biology**, v. 60, p. 845–869, 2015.

HEINO, J. *et al.* Metacommunity ecology meets biogeography: effects of geographical region, spatial dynamics and environmental filtering on community structure in aquatic organisms. **Oecologia**, v. 183, p. 121–137, 2017.

JACCARD, P. The distribution of the flora in the Alpine zone. **New Phytologist**, v. 11, n. 2, p. 37–50, 1912.

JARDULI, L. R. *et al.* Fish fauna from the Paranapanema river basin, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 20, n. 1, p. 1–19, 2020.

KECK, B. P. *et al.* Fish functional traits correlated with environmental variables in a temperate biodiversity hotspot. **PLoS ONE**, v. 9, n. 3, 2014.

LANGGANI, F. *et al.* Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. **Biota Neotropica**, 2007. v. 7, n. 3, p. 181–197.

LANSAC-TÔHA, F. M. *et al.* Differently dispersing organism groups show contrasting beta diversity patterns in a dammed subtropical river basin. **Science of the Total Environment**, n. 691, p. 1271–1281, 2019.

LEITÃO, R. P. *et al.* Disentangling the pathways of land use impacts on the functional structure of fish assemblages in Amazon streams. **Ecography**, v. 41, p. 219–232, 2018.

LOWE, W.; LIKENS, G. Moving headwater streams to the head of the class. **Bioscience**, v. 55, n. 3, p. 196–197, 2005

MACEDO, D. R. *et al.* Escalas espaciais e comunidades aquáticas. **Bases Conceituais para Conservação e Manejo de Bacias Hidrográficas**, p. 29–62, 2019.

- MAGURRAN, A. E. Diversity in space (and time). *In*: MAGURRAN, A. E. (org.). **Measuring Biological Diversity**. 1. ed: Blackwell Publishing Ltd, 2004. p. 162–184.
- MAZZONI, R.; BARROS, T. F. Ecologia do movimento em peixes de riacho. **Oecologia Australis**, v. 25, n.2, p. 385–387, 2021.
- MEYER, J. L. *et al.* Where rivers are born: The scientific imperative for defending small streams and wetlands. **American Rivers, Sierra Club**, p. 24, 2003.
- MEYER, J. L. *et al.* The contribution of headwater streams to biodiversity in river networks. **Journal of the American Water Resources Association**, v. 43, n. 1, p. 86–103, 2007.
- OLIVEIRA, A. G. *et al.* Long-term effects of flow regulation by dams simplify fish functional diversity. **Freshwater Biology**, v. 63, n. 3, p. 293–305, 2018.
- PELÁEZ, O.; PAVANELLI, C. S. Environmental heterogeneity and dispersal limitation explain different aspects of  $\beta$ -diversity in Neotropical fish assemblages. **Freshwater Biology**, v. 64, n. 3, p. 497–505, 2018.
- PEREZ ROCHA, M. *et al.* Correlates of different facets and components of beta diversity in stream organisms. **Oecologia**, v. 191, n. 4, p. 919–929, 2019.
- REIS, R. E. *et al.* Fish biodiversity and conservation in South America. **Journal of fish biology**, v. 89, n. 1, p. 12–47, 2016. DOI: 10.1111/jfb.13016.
- RIBEIRO, M. D. *et al.* Use of functional traits to assess changes in stream fish assemblages across a habitat gradient. **Neotropical Ichthyology**, v. 14, n. 1, 2016.
- RICHARDSON, J. S. Biological Diversity in Headwater Streams. **Water** 2019, 11, 366. P. 1-19.
- ROA-FUENTES, C. A.; CASATTI, L. Influence of environmental features at multiple scales and spatial structure on stream fish communities in a tropical agricultural region. **Journal of Freshwater Ecology**, v. 32, n. 1, p. 281–295, 2017.
- SALA, O. E. *et al.* Global biodiversity scenarios for the year 2100. **Science**, 287, p. 1770–1774, 2000.
- SCHLOSSER, J. Fish Ecology: A Perspective Landscape affect fish populations and their community dynamics. **BioScience**, v. 41, n. 10, p. 704–712, 1991.
- SOCOLAR, J. B. *et al.* How should beta- diversity inform biodiversity conservation? Conservation targets at multiple spatial scales. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 31, p. 67–80, 2016.
- SOININEN, J.; HEINO, J.; WANG, J. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 1, p. 96–109, 2018.
- SØRENSEN, T. A. method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. **Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter**, v. 5, p. 1–34, 1948.

TOUSSAINT, A. *et al.* Worldwide freshwater fish homogenization is driven by a few widespread non-native species. **Biological Invasions**, v. 18, n. 5, p. 1295–1304, 2016.

TROIA, M. J.; GIDO, K. B. Predicting community-environment relationships of stream fishes across multiple drainage basins: Insights into model generality and the effect of spatial extent. **Journal of Environmental Management**, v. 128, p. 313–323, 2013.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, n. 3, p. 279–338, 1960.

WHITTAKER, R. H. Evolution and Measurement of Species. **International Association for Taxonomy**, v. 21, n. 2, p. 213–251, 1972.

ZBINDEN, Z. D.; MATTHEWS, W. J. Beta diversity of stream fish assemblages: partitioning variation between spatial and environmental factors. **Freshwater Biology**, v. 62, n. 8, p. 1460–1471, 2017.

ZENI, J. O. *et al.* How deforestation drives stream habitat changes and the functional structure of fish assemblages in different tropical regions. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 29, n. 8, p. 1238–1252, 2019.

ZHANG, C. *et al.* Responses of species and phylogenetic diversity of fish communities in the Lancang River to hydropower development and exotic invasions. **Ecological Indicators**, v. 90, p. 261–279, 2018.

## CAPÍTULO I

### ICTIOFAUNA DO ALTO E MÉDIO PARANAPANEMA

Autores: Natali Szeremeta Ferreira: UFSCar – PPGPUR; George Mendes Taliaferro Mattox: UFSCar - DBio-So; Diego Azevedo Zoccal Garcia: UEL; Lucas Ribeiro Jarduli: UNIFIO; Alberto Luciano Carmassi: UFSCar – CCN; Giulianna Rondineli Carmassi: UFSCar – CCN; Mauricio Cetra: UFSCar - DCA-So.

#### RESUMO

O Rio Paranapanema é um tributário do Rio Paraná, possuindo uma representativa diversidade da ictiofauna de água doce neotropical. A Unidade de Gerenciamento de Recursos Hídricos do Alto Paranapanema (UGRHI-14) compreende o curso superior e boa parte do curso médio do rio. Até o momento, foram registradas cento e vinte e oito espécies de peixes para os rios, riachos, cabeceiras e reservatórios do Alto e Médio Paranapanema. Os reservatórios apresentam a maior riqueza de espécies (87) e a menor proporção de autóctones do Alto Paraná (83%). As cabeceiras, por outro lado, possuem a menor riqueza de espécies (46) e a maior proporção de espécies autóctones (96%). Em relação à composição de espécies, os rios e reservatórios compartilham uma proporção representativa da ictiofauna, enquanto os riachos compartilham algumas espécies com os rios, e as cabeceiras estão mais isoladas. Os reservatórios apresentam a maior quantidade de espécies que ocorrem somente nesses ambientes (20), sendo uma parte representativa composta por espécies decorrentes de introduções e adaptadas a ambientes lênticos. A fauna mais exclusiva encontrada nas cabeceiras reflete a importância desses ambientes para a manutenção da diversidade regional, em uma escala de bacia hidrográfica.

## 1 O ALTO E MÉDIO PARANAPANEMA E SUA ICTIOFAUNA

Em 1886, o engenheiro Teodoro Sampaio foi responsável pela primeira expedição exploratória no rio Paranapanema. Nesta expedição, ele dividiu o rio em 5 seções: “Da conformação do valle que tem o character de uma planície alta a descahir, por trechos, em andares mais ou menos espaçados, vem a natural divisão do curso do rio em cinco secções, tendo-se em vista as suas condições de navegabilidade:

- 1.<sup>a</sup> Das cabeceiras até a barra do Guarehy.
- 2.<sup>a</sup> Do Guarehy à cachoeira do Jurumirim.
- 3.<sup>a</sup> Do Jurumirim ao Salto Grande.
- 4.<sup>a</sup> Do Salto Grande à barra do Tibagy.
- 5.<sup>a</sup> Do Tibagy à foz no Paraná.

Considerando, porém, tão somente o corpo da chapada, que é aliás quem dá as feições dominantes do leito do rio, o curso do Paranapanema pôde-se dividir em três partes: o curso superior, o curso médio e o inferior.

O curso superior estende-se desde as cabeceiras até o Jurumirim, o curso médio vai até o Salto Grande e representa a encosta da chapada ligando a planície superior à inferior; o baixo Paranapanema enfim vai desde o Salto Grande até o Paraná.” (sic) (Sampaio, 1889).

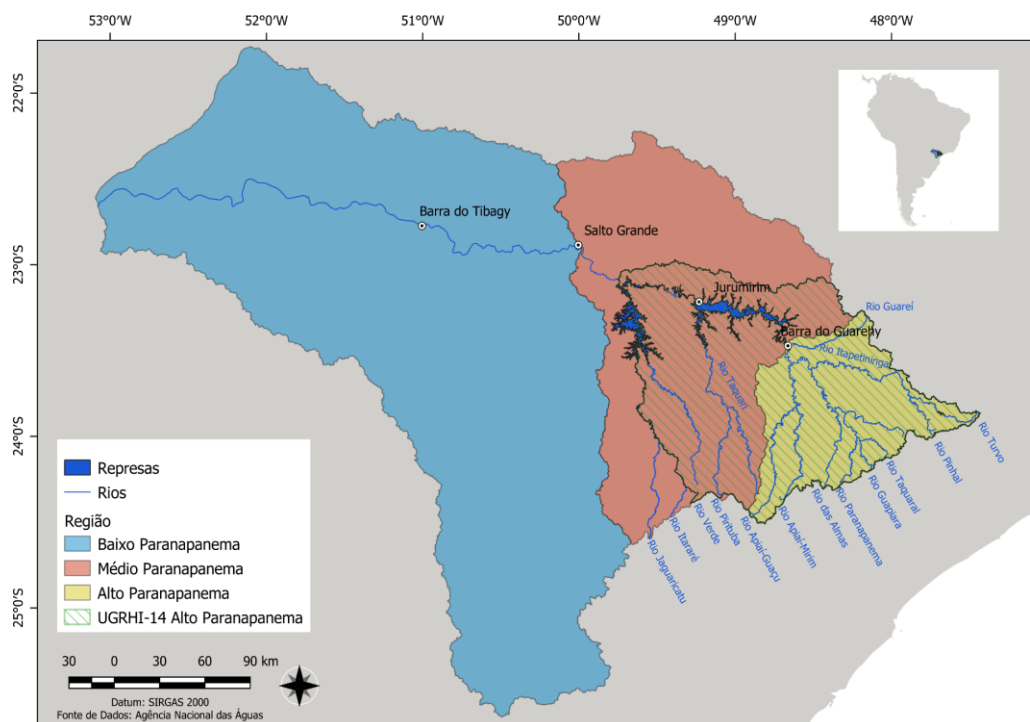
Atualmente, a Unidade de Gerenciamento de Recursos Hídricos do Alto Paranapanema (UGRHI-14) do estado de São Paulo engloba a totalidade do curso superior e boa parte do curso médio exceto os rios Pardo e Turvo que pertencem à UGRHI-17 (Figura 1). Em termos de gestão hídrica, esta divisão proposta por Teodoro Sampaio pode não ser tão relevante quanto para a gestão da diversidade de peixes. Estes organismos vivem restritos ao corpo d’água onde fazem seus deslocamentos para se alimentar, buscar refúgio e reproduzir. Muitas vezes, estes movimentos dos peixes no sentido foz-cabeceira são impedidos pelos mesmos acidentes geográficos que Teodoro Sampaio destacou como limites das regiões da bacia como a cachoeira do Jurumirim e Salto Grande. Essas limitações na dispersão podem ser responsáveis por regiões ictiofaunísticas distintas e, portanto, merecem estratégias de conservação diferentes.



Para se ter uma ideia de como era o fluxo do rio Paranapanema, Teodoro Sampaio observa: “Como o rio é, de facto, uma sucessão de represas naturais, as profundidades ao longo do canal variam consideravelmente, desde a insignificante cota de alguns centímetros sobre os travessões ou diques rochosos, até aquela em que uma sonda de 5 metros não atinge o fundo.” (sic).

O Alto Paranapanema tem cerca de 180 km de extensão e é formado pelos rios Itapetininga, Turvo, Paranapanema, das Almas e Apiaí que nascem na serra de Paranapiacaba e o Guareí que nasce nas Cuestas basálticas de Botucatu, deságua na margem direita do Paranapanema e tem sua foz próxima à represa de Jurumirim (Figura 1). Desde a foz dos rios Itapetininga até o Guareí, Teodoro Sampaio destacou 12 cachoeiras: “A descida das embarcações só é possível depois de descarregadas estas, ainda assim correndo o risco de serem arrebatadas por perigosos redomoinhos” (sic) e acrescenta: “Como entendemos que esta secção não póde ser utilizada pela navegação, nada diremos quanto a projectos de melhoramento.” (sic). Cabe a observação de que Teodoro Sampaio não fez referência à navegação na parte média e superior do rio Itapetininga, formado pelos rios Pinhal e Turvo e seus afluentes de pequeno porte. Isto nos leva a acreditar que a fauna de peixes nestes riachos é bastante exclusiva levando-se em consideração os filtros ambientais promovidos pelas várias cachoeiras.

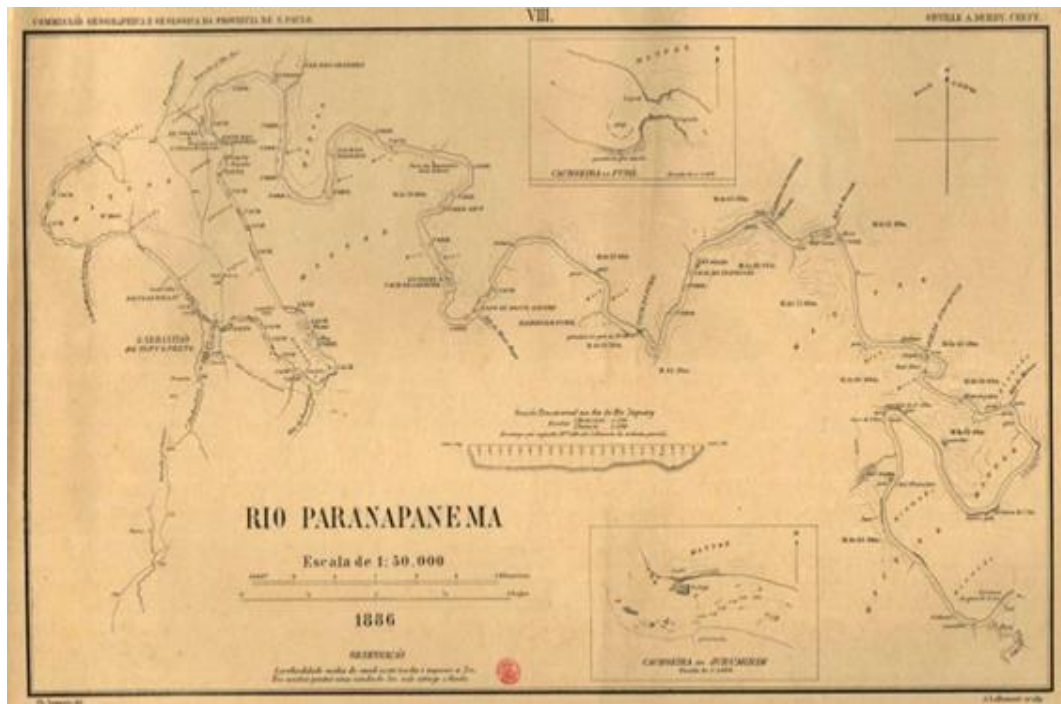
Figura 1. Divisão da bacia do Rio Paranapanema em Alto, Médio e Baixo e a UGRHI-14.



Fonte: Mauricio Cetra, 2021.

O Médio Paranapanema contém os reservatórios de Jurumirim e Chavantes com uma extensão de cerca de 350 km da foz do Apiaí-Guaçu até a barragem de Salto Grande. Esta porção do rio Paranapanema é formada pela segunda e terceira seção proposta na viagem exploratória de Teodoro Sampaio: “Desde a barra do Guarhey até o alto da cachoeira do Jurumirim, por 182 quilômetros, conserva-se o rio desimpedido, ou com mui poucos acidentes de fácil remoção, prestando-se à navegação durante todo o ano.” (sic), por outro lado, com relação ao trecho entre a cachoeira do Jurumirim até Salto Grande com 183 km ele destaca: “Contam-se nesta secção sete saltos e cento e dezessete cachoeiras e corredeiras das mais difíceis e perigosas.” e mais: “Do Jurumirim à barra do Itararé, quase que a meia distância do comprimento da secção, o leito do rio é uma verdadeira escada, tantos e tão frequentes são os obstáculos provocados pelos súbitos desnivelamentos.” (sic) (Figura 2). Hoje em dia, este trecho de rio está completamente desconfigurado do ponto de vista do fluxo natural pois na foz do rio Itararé está o reservatório Chavantes e mais abaixo encontra-se o reservatório de Salto Grande, portanto, este trecho se tornou praticamente um grande lago.

Figura 2. Detalhamento do trecho entre a foz do rio Taquari, acima da Cachoeira do Jurumirim e São Sebastião do Tijuco Preto – município de Piraju.



Fonte: Sampaio, 1889.

Considerando toda a extensão do rio Paranapanema, foram registradas aproximadamente 225 espécies de peixes até o momento, de acordo com uma compilação de 90 estudos realizada por Jarduli *et al.* (2020), que, em uma revisão sistemática da literatura, caracterizaram a riqueza da ictiofauna de toda a bacia. Dessas espécies, cerca de 60 são não-nativas, sendo o rio Paranapanema o tributário do rio Paraná com a maior quantidade de espécies exóticas (GARCIA *et al.*, 2018; JARDULI *et al.*, 2020).

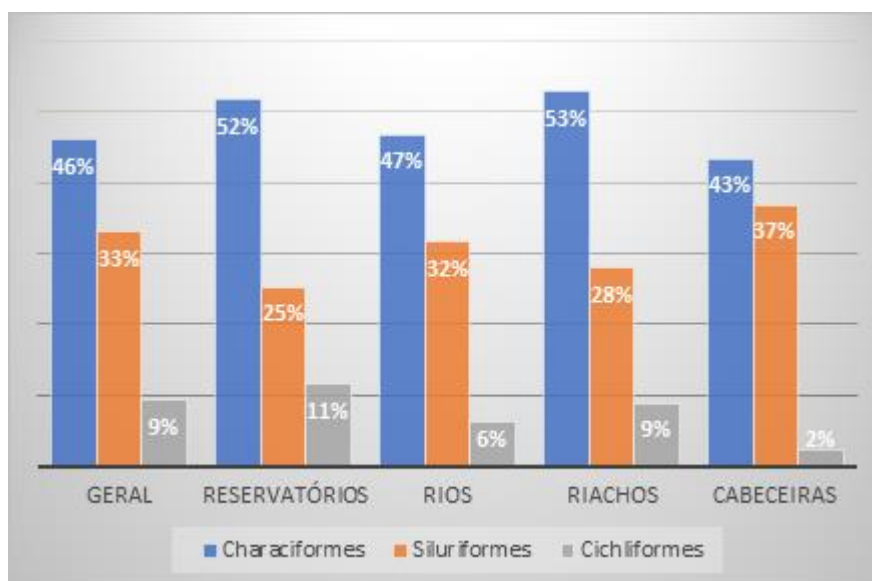
Cento e vinte e oito espécies foram documentadas para o Alto e Médio Paranapanema (Tabela 1, Apêndice 1), que, no presente capítulo, serão consideradas pertencentes à UGRHI-14. A riqueza total de espécies é maior nos reservatórios (87), seguido pelos rios e riachos, e sendo menor nas cabeceiras (Tabela 2). Existe uma correlação negativa forte ( $r = -0,93$ ) entre as proporções de espécies autóctones do Alto Paraná e a riqueza de espécies na UGRHI-14. Os reservatórios apresentam a maior riqueza de espécies e a menor proporção de espécies autóctones. As cabeceiras, por outro lado, possuem a maior proporção de espécies autóctones do Alto Paraná e a menor riqueza de espécies.

Tabela 2. Riqueza de espécies total e frequências absolutas e relativas de espécies autóctones por ambiente no Alto e Médio Paranapanema.

Ambiente	Riqueza total	Riqueza de autóctones	Proporção de autóctones (%)
Reservatórios	87	72	83
Rios	79	72	91
Riachos	68	61	90
Cabeceiras	46	44	96

Considerando somente as três ordens mais diversas, proporcionalmente, existem mais espécies de Characiformes em todos os tipos de ambiente (Figura 3). Os reservatórios possuem a maior riqueza proporcional de Cichliformes e nas cabeceiras a participação relativa dos Siluriformes é maior.

Figura 3. Proporção de Characiformes, Siluriformes e Cichliformes em diferentes ambientes na UGRHI-14 (Alto e Médio Paranapanema).



Characiformes constitui uma das ordens mais diversificadas de peixes da região Neotropical, e são encontrados principalmente na América do Sul (HELFMAN *et al.*,

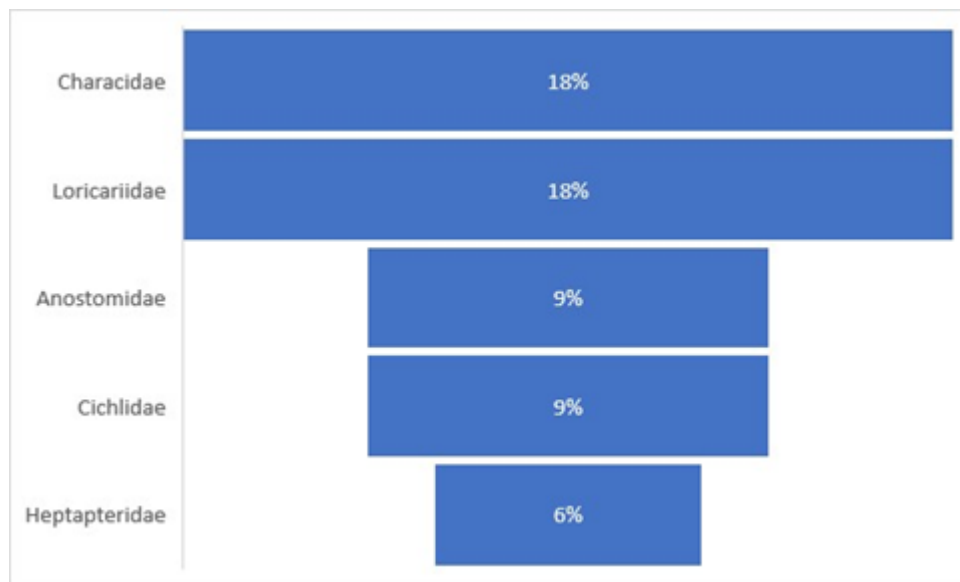
2009) com algumas espécies neotropicais chegando até o México e cerca de 240 na África. A ordem abrange 24 famílias (FRICKE; ESCHMEYER; VAN DER LAAN, 2021), com representantes de diferentes tamanhos e hábitos alimentares distintos, podendo apresentar plasticidade na utilização de recursos alimentares (BARRETO; ARANHA, 2006).

A ordem Siluriformes ocorre no mundo todo e é a mais diversificada, compreendendo 39 famílias de espécies conhecidas popularmente como “bagres” e “cascudinhos” (FRICKE; ESCHMEYER; VAN DER LAAN, 2021). A maior representatividade de Siluriformes nas cabeceiras pode ser explicada pela presença de espécies exclusivas desses ambientes, como determinados loricarídeos, representantes dessa ordem.

A ordem Cichliformes inclui a família Cichlidae, encontrada principalmente na região Neotropical e África. Mais de um quarto das espécies são incluídas na subfamília Cichlinae, que é exclusiva da região Neotropical, compondo um grupo de espécies muito representativo na ictiofauna da América do Sul (FRICKE; ESCHMEYER; VAN DER LAAN, 2021). A presença de 10 das 12 espécies de Cichlidae nos reservatórios, incluindo duas espécies dos gêneros *Cichla* (tucunarés) e *Crenicichla* (jacundás), documentadas exclusivamente nesses locais, ajuda a explicar a maior riqueza proporcional dos Cichliformes nesses ambientes em relação aos demais (KULLANDER, 2003).

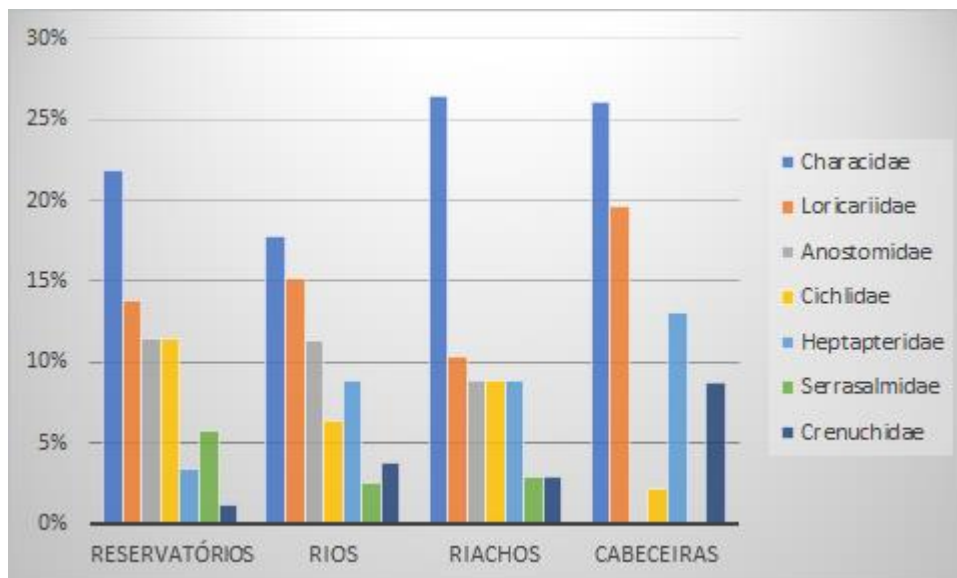
Cinco famílias contribuem com cerca de 60% da riqueza de espécies (Figura 4). A riqueza proporcional das famílias segue o documentado por Langeani *et al.* (2007), com os caracídeos e loricarídeos apresentando a maior riqueza de espécies na bacia do Alto Paraná.

Figura 4. Famílias mais diversas na UGRHI-14 (Alto e Médio Paranapanema).



Na UGRHI-14, em todos os ambientes, as sete famílias mais ricas contribuem com cerca de 70% da riqueza de espécies (Figura 5). Anostomídeos, ciclídeos e serrasalmídeos contribuem com mais de 20% da riqueza de espécies nos reservatórios, rios e riachos. Por outro lado, nas cabeceiras, os anostomídeos e serrasalmídeos estão ausentes. Os loricarídeos, heptapterídeos e crenuquídeos contribuem com mais de 40% da riqueza nas cabeceiras.

Figura 5. Proporção de espécies das famílias em diferentes ambientes na UGRHI-14 (Alto e Médio Paranapanema).



A elevada riqueza proporcional de anostomídeos, ciclídeos e serrasalmídeos para os reservatórios, rios e riachos e baixo para as cabeceiras pode ser explicado pelo tamanho corpóreo, dado que são espécies de médio para grande porte e os riachos de cabeceiras são caracterizados por espécies de pequeno porte como mocinhas (crenuquídeos), bagrinhos (heptapterídeos) e cascudinhos (loricarídeos). Além disso, metade das espécies documentadas para a família Cichlidae são caracterizadas como alóctones ou exóticas, sendo em maior parte introduzidas nos reservatórios, e somente uma registrada para as cabeceiras.

Os caracídeos representam a família com a maior quantidade de espécies dentro da ordem Characiformes, bem como as espécies de menor porte (AZEVEDO, 2010; MALABARBA; MALABARBA, 2020). As características morfológicas dos caracídeos possibilitam a utilização de diferentes recursos alimentares disponíveis em riachos e em outros ambientes, e os exemplares dessa família apresentam diferentes estratégias reprodutivas (BAUMGARTNER *et al.*, 2012; CASTRO, 2021), o que explica o fato dessa família apresentar elevada riqueza proporcional para todos os ambientes.

Castro (2021) sugere que o pequeno porte de diversos caracídeos esteja relacionado com a adaptação dessas espécies a ambientes de riachos. Azevedo (2010) por sua vez, indica que não se pode relacionar a redução do tamanho corporal de determinadas espécies dessa família com a adaptação a esses ambientes, visto que essas espécies são também encontradas em ambientes maiores, como rios e lagos. Indivíduos pertencentes

à família Characidae, ao contrário de outros Characiformes de maior porte, realizam desovas parceladas, em muitos casos durante todo o ano (AZEVEDO, 2010; CASTRO, 2021).

A família Anostomidae inclui espécies muito utilizadas na pesca comercial, que se alimentam principalmente de insetos e vegetais. As espécies pertencentes aos gêneros *Leporinus* e *Megaleporinus* apresentam porte médio, sendo que *Megaleporinus obtusidens* pode chegar a 225,7 mm de comprimento (BAUMGARTNER *et al.*, 2012). Serrasalmidae compreende as espécies conhecidas popularmente como pacus e piranhas (BAUMGARTNER *et al.*, 2012). *Piaractus mesopotamicus*, documentada somente no reservatório de Jurumirim, pode chegar a 265 mm (BAUMGARTNER *et al.*, 2012). Essas espécies de maior porte, portanto, não são características de cabeceiras.

Os loricarídeos são representados pelos cascudos e cascudinhos, espécies que, em riachos, vivem predominantemente em locais ensolarados e abertos, em detrimento daqueles de maiores profundidades. As algas, ligadas a plantas aquáticas e outros substratos arenosos, são um item alimentar importante na dieta dos loricarídeos nesses ambientes (BUCK; SAZIMA, 1995; CASTRO, 2021). Espécies de loricarídeos, bem como os heptapterídeos, estão entre aquelas que mais se beneficiam dos abrigos presentes em riachos (CASTRO, 2021). *Neoplecostomus yapo*, *Neoplecostomus paranensis* e *Neoplecostomus selenae*, registrados apenas nas cabeceiras, são loricarídeos de pequeno pra médio porte (ZAWADZKI; PAVANELLI; LANGEANI, 2008).

Os heptapterídeos são peixes neotropicais representados pelos pequenos bagres e mandizinhos (BOCKMANN; GUAZZELLI, 2003; CASTRO, 2021). Os crenuquídeos constituem uma família diversificada de peixes neotropicais de água doce (BUCKUP, 2003), de pequeno porte, sendo característicos de riachos com corredeiras (BAUMGARTNER *et al.*, 2012).

Aproximadamente 15% das espécies (19) ocorrem em todos os ambientes analisados (Figura 5). Em relação à composição de espécies, pode-se dizer que rios e reservatórios compartilham boa parte da fauna, os riachos são bastante similares aos rios e as cabeceiras possuem uma fauna bastante exclusiva (Figura 6).

Os reservatórios possuem a maior quantidade de espécies que ocorrem somente neste tipo de ambiente (20), provavelmente, devido à grande proporção de espécies introduzidas nestes locais, dado que os reservatórios são conhecidos como facilitadores no estabelecimento de espécies introduzidas. Os rios, riachos e reservatórios



compartilham cerca de 20% das 128 espécies que ocorrem na UGRHI-14. Das 46 espécies que foram registradas nas cabeceiras, cerca de 25% (12) são exclusivas destes ambientes.

Figura 6. Riqueza de espécies compartilhadas em cabeceiras, rios, riachos e reservatórios nos corpos d'água do Alto e Médio rio Paranapanema.

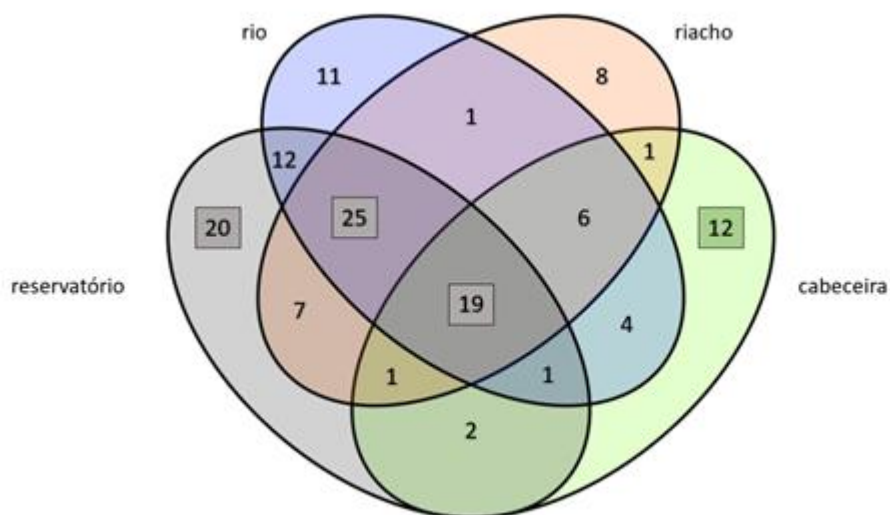
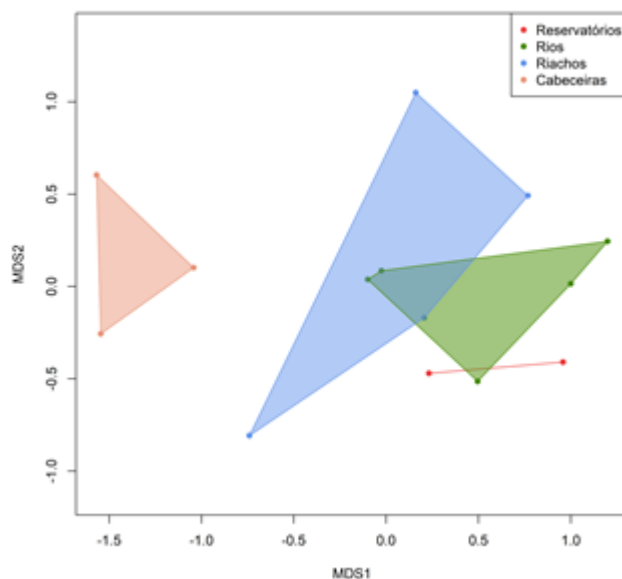


Figura 7. Similaridade da fauna de peixes de cabeceiras, rios, riachos e reservatórios do Alto e Médio Paranapanema (método de ordenação: Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) com coeficiente de Jaccard).



A maioria das espécies documentadas para a UGRHI-14 não ocorre em todos os locais, sendo que 51 delas foram registradas apenas para um tipo de ambiente (Figura 5). Enquanto espécies adaptadas a ambientes lênticos são encontradas majoritariamente nos reservatórios, existem também as espécies exclusivas de cabeceiras e aquelas que são adaptadas aos ecossistemas lóticos, como rios e riachos.

Os riachos abrigam uma parte representativa da ictiofauna de água doce da América do Sul (CASTRO; POLAZ, 2020), constituída principalmente por espécies representantes da família Characidae, como pode ser observado nas Figuras 2 e 3, de pequeno porte (com até 15 cm de comprimento padrão), com baixa capacidade de dispersão, distribuição geográfica restrita, e que se alimentam especialmente de pequenos insetos (CASTRO, 2021). A ocorrência de eventos de vicariância e a especiação alopátrica resultaram nessa elevada representatividade de espécies de peixes de pequeno porte em riachos nas bacias do continente. Além disso, a baixa capacidade de dispersão geográfica desses organismos resultou em uma quantidade representativa de espécies endêmicas (CASTRO, 2021).

Os riachos incorporam, em ordem decrescente, os subsistemas: segmentos, trechos, remansos e corredeiras, e micro-habitat, com variações importantes encontradas nessas escalas, provenientes de diferentes eventos e processos (FRISSEL *et al.*, 1986).

Riachos apresentam uma organização hierárquica, sendo que aqueles localizados nas cabeceiras possuem menor ordem (1-2), e esta aumenta sentido jusante (MEYER *et al.*, 2007). Riachos localizados a jusante dependem de materiais provenientes dos riachos de cabeceiras, que por sua vez recebem o escoamento e água subterrânea das bacias. Estas são também responsáveis pelo fornecimento de matéria orgânica e inorgânica aos riachos. Portanto, rios, lagos e oceanos são altamente dependentes das cabeceiras (SCHLOSSER, 1991; COLVIN *et al.*, 2019).

Os riachos de cabeceira, típicos em terrenos inclinados das serras e montanhas, são caracterizados como sendo ambientes rasos, com fundo composto principalmente por areia ou pedras; águas geralmente frias e com boa oxigenação, e alta velocidade do fluxo devido à declividade do terreno (BARRELLA *et al.*, 2000). Esses riachos apresentam habitats altamente diversificados na sua composição física e química, sendo extremamente importantes para a manutenção da biodiversidade em redes fluviais, incluindo espécies ameaçadas, raras e especializadas de cabeceiras (LOWE; LIKENS, 2005; MEYER *et al.*, 2007). Além disso, constituem ambientes de refúgio de predadores, espécies invasoras e competidores, bem como para espécies ribeirinhas durante determinados estágios do seu ciclo de vida (LOWE; LIKENS, 2005; MEYER *et al.*, 2007). Conforme a ordem de grandeza de riachos aumenta sentido jusante, ocorre uma diminuição na velocidade do fluxo da água, pois esta passa por terrenos de menor inclinação. Consequentemente, há um aumento no volume e na profundidade da água e na quantidade de partículas suspensas, resultando em fundos mais sedimentados (BARRELLA *et al.*, 2000).

Os peixes de pequeno porte têm maior sucesso na ocupação de determinados nichos, que não estão disponíveis para aqueles de porte maior (AZEVEDO, 2010). As espécies de bagrinhos dos gêneros *Cambeva* e *Imparfinis* são peixes de riacho (CASTRO 2021), que adotam hábitos criptobióticos, auxiliados pelo seu pequeno porte. Nenhuma dessas espécies foi documentada para os reservatórios. Com exceção de *C. guareiensis*, registrada somente no rio Guareí, as demais espécies desse gênero foram amostradas exclusivamente em riachos e cabeceiras. Espécies do gênero *Imparfinis*, por outro lado, foram também registradas nos tributários.

Com exceção do dojô (*Misgurnus anguillicaudatus*), uma espécie exótica originária do sudeste asiático, e do guaru *Poecilia vivipara* (alóctone), todas as demais espécies documentadas somente para as cabeceiras são autóctones do Alto Paraná. Além disso, foram registrados dois loricarídeos endêmicos do rio Ribeira de Iguape nesses

ambientes: *Isbrueckerichthys alipionis* e *Isbrueckerichthys duseni* (MARTINS; BARRELLA, 2008). Algumas das espécies registradas exclusivamente para as cabeceiras podem ser visualizadas na Figura 8.

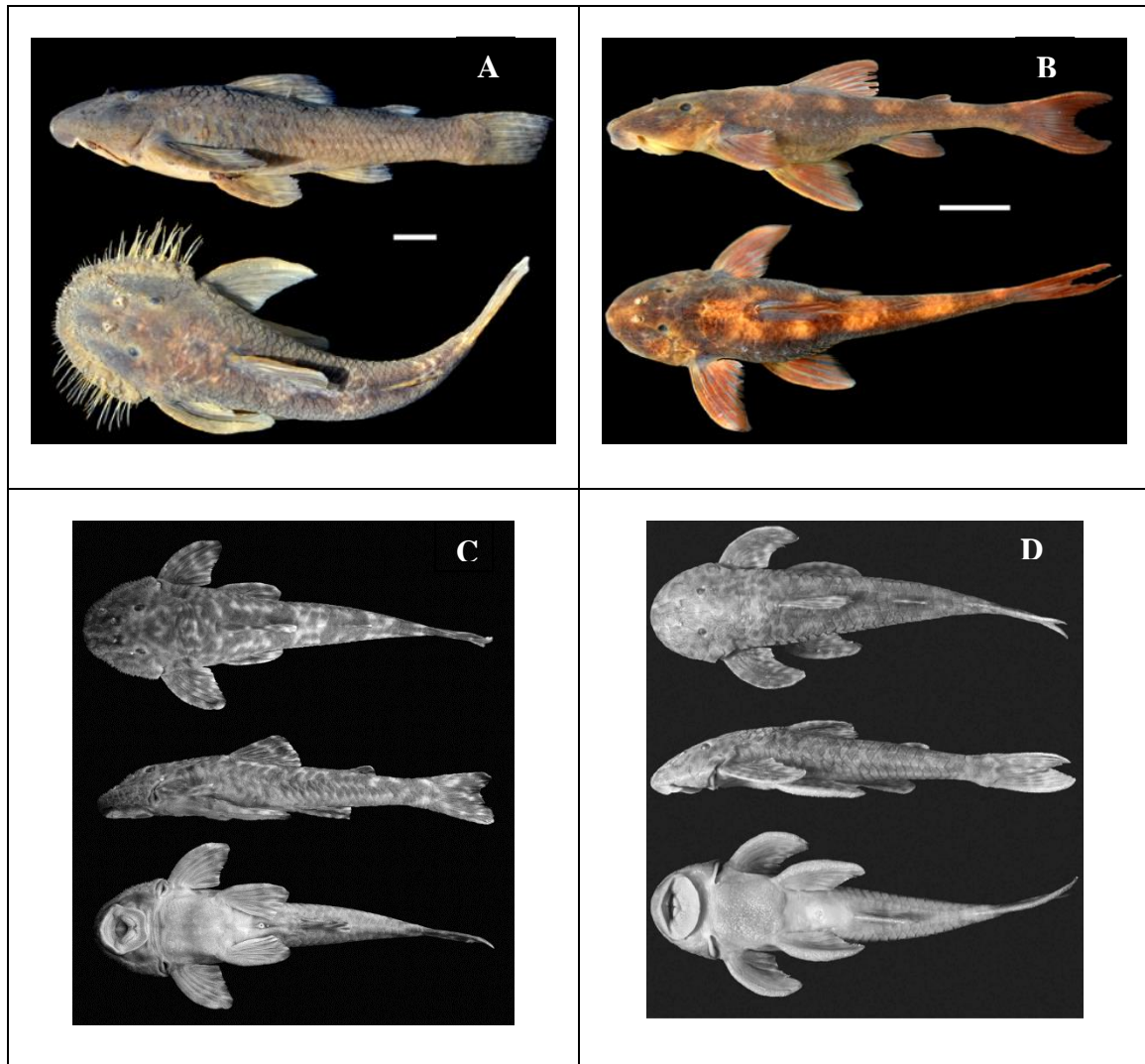
*Poecilia vivipara* é uma espécie alóctone no Alto Paraná, que foi introduzida por meio do aquarismo e para fins de controle biológico (JARDULI *et al.*, 2020). Essa espécie é ovípara, sendo conhecida por se alimentar de larvas de mosquito e, portanto, empregada para o controle destas em ambientes aquáticos (BERBEL-FILHO *et al.*, 2018).

A representatividade de espécies exclusivas para as cabeceiras evidencia a importância desses ambientes para a manutenção da diversidade da ictiofauna no Alto e Médio Paranapanema. Os riachos de cabeceira, apesar de apresentarem uma diversidade local de espécies de peixes geralmente menos representativa em relação àqueles de maior ordem, são fundamentais para a manutenção da diversidade regional, em escala de bacia hidrográfica, ao contribuir para um acréscimo na diversidade entre os locais (FINN *et al.*, 2011). Ademais, são necessários para a sustentação de espécies de outros riachos e de tributários (COLVIN *et al.*, 2019).

Diferentemente dos rios e riachos (BREJÃO; TERESA; GERHARD, 2020), os reservatórios são definidos como ambientes lênticos (AGOSTINHO *et al.*, 2017), com uma composição de espécies distinta, compreendendo uma maior representatividade de espécies não-migratórias e com diferentes estratégias reprodutivas (BAUMGARTNER *et al.*, 2008). Quando o fluxo de ambientes de água corrente é interrompido pela construção de barragens, algumas espécies características de ambientes lóticos podem ser extintas localmente, e outras podem sofrer declínio populacional. Espécies de ambientes lênticos, por sua vez, são favorecidas, aumentando em abundância, e conseqüentemente alterando a composição da comunidade (REIS *et al.*, 2016).

Embora os reservatórios apresentem a maior quantidade de espécies registradas somente nesses ambientes, cinco delas são alóctones no Alto Paraná (*Crenicichla niederleinii*, *Hoplias lacerdae*, *Hypostomus ternetzi*, *Cichla monoculus* e *Cichla piquiti*), e uma é exótica (*Ictalurus punctatus*) segundo a classificação de Langeani *et al* (2007). No entanto, destacamos que, pelo fato de esse registro de *H. lacerdae* ser mais antigo, pode ser que seja *H. intermedius*, que ocorre no Alto Paraná. *H. lacerdae*, originalmente descrita para a bacia do Rio Ribeira de Iguape, é pouco conhecida e abundante, e provavelmente não foi introduzida em outras bacias.

Figura 8. Algumas espécies registradas exclusivamente para as cabeceiras. A e B: *Isbrueckerichthys duseni* e *Neoplecostomus paranensis*, respectivamente (imagens retiradas de: CETRA *et al.*, 2020); C e D: *Neoplecostomus selenae* e *Neoplecostomus yapo*, respectivamente (imagens retiradas de: ZAWADZKI; PAVANELLI; LANGEANI, 2008).



### 1.1 Espécies exóticas e invasoras

A construção de reservatórios na bacia do Alto Paraná foi acompanhada por um histórico de introdução de espécies exóticas, especialmente por meio da instalação de estações de piscicultura e das atividades de pesca esportiva (BRITTON; ORSI, 2012), um padrão identificado para os ecossistemas aquáticos neotropicais (GUBIANI *et al.*, 2018). A ocorrência de inundações, como nos anos de 1997 e de 2015/2016, acarretou a fuga de diferentes espécies de peixes não-nativos de estações de piscicultura, que se somam às

introduções decorrentes da pesca no rio Paranapanema e seus afluentes diretos (ORSI; AGOSTINHO, 1999; CASIMIRO *et al.*, 2018).

Espécies exóticas têm o potencial de se tornarem invasoras, com impactos negativos amplamente reconhecidos para espécies nativas na bacia do Alto Paraná (BRITTON; ORSI, 2012). Essas espécies invasoras, com alta plasticidade trófica, tiveram facilidade em ocupar os ambientes no Alto Paraná (TONELLA *et al.*, 2018). Esses impactos ocorrem principalmente por meio da pressão da predação (BRITTON; ORSI, 2012) e da competição por recursos, embora esta última seja difícil de constatar no ambiente natural (GARCIA *et al.*, 2021).

A espécie exótica *Coptodon rendalli* (Figura 9), popularmente conhecida como tilápia, é um ciclídeo africano, sendo registrada com diversas outras espécies da família para os reservatórios de Jurumirim e Chavantes, além de uma área de transição entre um riacho e o reservatório de Jurumirim, e em riachos no Médio Paranapanema (reservatório Chavantes).

As tilápias apresentam alto potencial de expandir sua distribuição para outros ambientes na bacia (CASSEMIRO *et al.*, 2006). A tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus*), também nativa da África, e introduzida nas Américas especialmente por meio da aquicultura (CASSEMIRO *et al.*, 2006), apresentou uma distribuição mais abrangente, incluindo, além dos reservatórios, os rios Guareí e Itapetininga, e riachos do Médio Paranapanema (Jurumirim e Chavantes). Essa espécie possui diversas vantagens sobre espécies nativas devido a fatores como tolerância a uma ampla gama de ambientes, rápido crescimento e reprodução e dieta diversificadas (CASSEMIRO *et al.*, 2006). Em nota técnica, foram demonstrados os diversos riscos ambientais decorrentes da introdução de *O. niloticus* em diferentes estados brasileiros, com uma extensa lista sobre os impactos à fauna nativa (AGOSTINHO, VITORINO JÚNIOR; PELICICE, 2017). Tanto a tilápia *C. rendalli* quanto a tilápia-do-Nilo *O. niloticus* foram largamente introduzidas em reservatórios da América do Sul, especialmente nas regiões Sudeste e Sul do Brasil (CASSEMIRO *et al.*, 2006).

Exclusivamente no reservatório de Chavantes, foi registrado o bagre-americano (*Ictalurus punctatus*). Essa espécie, introduzida em diferentes partes do mundo principalmente devido à aquicultura e à pesca esportiva (CABI, 2019), representa uma ameaça às espécies endêmicas e ameaçadas de extinção (FARIA; ALEXANDER; VITULE, 2019). A carpa-comum (*Cyprinus carpio*), pertencente à família Cyprinidae e distribuída originalmente na Europa e na Ásia (CASSEMIRO *et al.*, 2006) foi introduzida

na maioria dos reservatórios do Alto Paraná (DAGA *et al.*, 2015), e registrada para o reservatório de Jurumirim e para o rio Itapetininga.

Três espécies de peixes conhecidos popularmente como “tucunarés” (*Cichla* spp), organismos majoritariamente piscívoros e adaptados a ambientes lênticos (PETRERE JR., 1996; NOVAES; CARAMASCHI; WINEMILLER, 2004), foram documentadas para as bacias do Alto e Médio Paranapanema. Enquanto o tucunaré-açu (*Cichla monoculus*) foi amostrado no reservatório de Jurumirim e o tucunaré-azul (*Cichla piquiti*) no reservatório de Chavantes, o tucunaré-amarelo (*Cichla kelberi*) apresenta maior distribuição, incluindo tributários e riachos do Médio Paranapanema (reservatório de Jurumirim).

Os tucunarés foram amplamente introduzidos em diferentes bacias neotropicais principalmente para a pesca esportiva (KULLANDER; FERREIRA, 2006). *Cichla kelberi*, introduzida em diferentes reservatórios da bacia do rio Paraná, de onde se dispersou facilmente (ESPÍNOLA; MINTE-VERA; JÚLIO JR, 2010), constitui uma importante ameaça à ictiofauna local (PELICICE; AGOSTINHO, 2009). Embora Ferrareze e Nogueira (2015) não tenham observado um impacto significativo na estrutura da ictiofauna nativa após a introdução de *C. kelberi* no reservatório de Rosana, rio Paranapanema, eles avaliaram as mudanças somente a curto e médio prazo. Por outro lado, Pelicice e Agostinho (2009) observaram uma redução significativa na riqueza e na densidade média de espécies de peixes nativas após a introdução de *C. kelberi* nesse mesmo reservatório, além do desaparecimento de diversas espécies de pequeno porte. Apesar da sua adaptação a ambientes lênticos, os tucunarés são capazes de colonizar uma variedade de ambientes devido à plasticidade trófica dessas espécies em resposta à variação na disponibilidade de recursos (GOMIERO *et al.*, 2010). Portanto, *C. monoculus* e *C. piquiti* podem se estabelecer também em diferentes tributários e riachos, assim como *C. kelberi*.

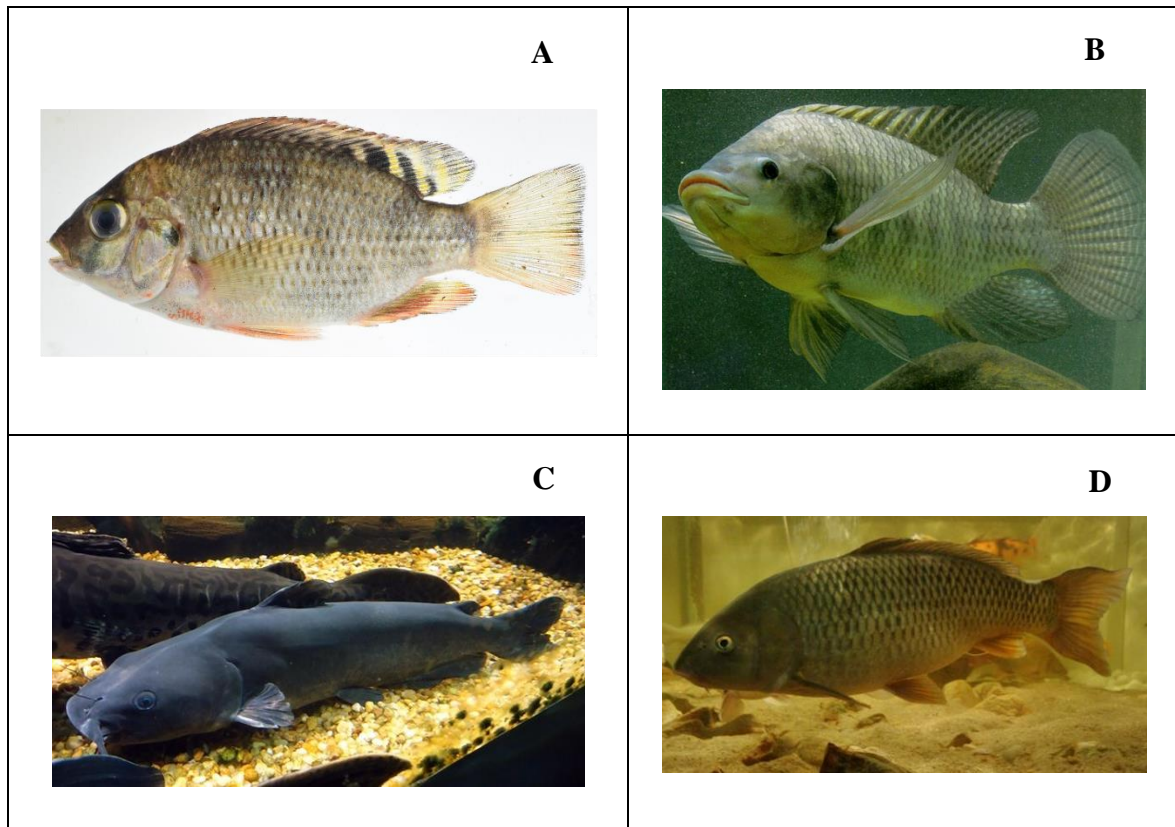
Latini e Petreire Jr. (2004) observaram que a presença de *Cichla monoculus*, além de outras espécies invasoras, acarretou a diminuição na riqueza de espécies nativas em lagos no Parque Estadual do Rio Doce, além de modificações na estrutura trófica das assembleias. Na bacia do ribeirão Frutal, Alto Paraná, foi constatada a presença de *Cichla piquiti*, que representa uma ameaça às espécies nativas lambari (*Astyanax lacustris*) e tambicu (*Oligosarcus pintoii*), e à espécie endêmica acará (*Cichlasoma paranaense*) devido à pressão da predação (AZEVEDO-SANTOS; COELHO; DEPRÁ, 2018).

É necessário que os esforços de conservação para as bacias da UGRHI-14 considerem os impactos das diferentes espécies invasoras, presentes, em sua maior parte, nos reservatórios. A conexão existente entre os ambientes lóticos e lênticos em ecossistemas de água doce possibilita a dispersão de espécies exóticas introduzidas nos reservatórios para os demais ambientes (LATINI; PETRERE JR, 2004). Portanto, considerando a representativa riqueza de espécies não autóctones documentada nestes ambientes (15, sendo 4 exóticas), os reservatórios de Chavantes e Jurumirim podem estar funcionando como dispersores dessas espécies devido à sua proximidade com os rios e riachos. Isso é evidenciado pela semelhança na composição de espécies entre os reservatórios e rios, e entre rios e riachos (Figuras 6), e pelo compartilhamento de 20% das 128 espécies entre esses três ambientes (Figura 5).

Considerando que as cabeceiras se diferenciam dos rios, riachos e reservatórios em relação à composição de espécies (Figura 6), sendo a maioria autóctone e muitas exclusivas desses ambientes, é evidenciada a importância desses locais para a conservação de espécies que já podem estar em risco de extinção e para evitar que outras espécies se tornem ameaçadas (COLVIN *et al.*, 2019).



Figura 9. Algumas espécies exóticas e invasoras no Alto e Médio Paranapanema. A: *Coptodon rendalli* (tilápia), foto por Rob Palmer. Licenciado sob: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>; B: *Oreochromis niloticus* (tilápia-do-Nilo), Foto: David Hodges (World Fish Center); C e D: *Ictalurus punctatus* (bagre-americano) e *Cyprinus carpio* (carpa-comum), respectivamente. Fotos: Edson Rechi (Aquarismo Paulista).



## REFERÊNCIAS

AGOSTINHO, A. A. *et al.* Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. **Fisheries Research**, v. 173, p. 26–36, 2016.

AGOSTINHO, A.A.; VITORINO JÚNIOR, O. B.; PELICICE, F. Nota Técnica: Riscos ambientais do cultivo de tilápia em tanques redes. **Boletim Sociedade Brasileira de Ictiologia**, 2017. n. 124, p. 1–44.

AZEVEDO-SANTOS, V.; COELHO, P.; DEPRÁ, G. Ichthyofauna of the Ribeirão Frutal and tributaries, upper Rio Paraná basin, Minas Gerais, Southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, 2018. v. 18.

AZEVEDO, M. A. Reproductive characteristics of characid fish species (Teleostei, Characiformes) and their relationship with body size and phylogeny. **Iheringia - Serie Zoologia**, 2010. v. 100, n. 4, p. 469–482.

BARRELLA, W. *et al.* As relações entre as matas ciliares, os rios e os peixes. *In*: RODRIGUES, R., LEITÃO FILHO, H. (Org.). **Matas ciliares: conservação e recuperação**. São Paulo: EDUSP, 2000, p. 187–207.

BARRETO, A. P.; ARANHA, J. M. R. Alimentação de quatro espécies de Characiformes de um riacho da Floresta Atlântica, Guaraqueçaba, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 2006. v. 23, n. 3, p. 779–788.

BAUMGARTNER, G. *et al.* Fish larvae from the upper Paraná River: Do abiotic factors affect larval density? **Neotropical Ichthyology**, 2008. v. 6, n. 4, p. 551–558.

BAUMGARTNER, G. *et al.* Characiformes. **Peixes do baixo rio Iguaçu**. 2012, p. 57–100.

BERBEL-FILHO, W. M. *et al.* *Poecilia vivipara* Bloch & Schneider, 1801 (Cyprinodontiformes, poeciliidae), a guppy in an oceanic archipelago: From where did it come? **ZooKeys**, 2018. v. 746, p. 91–104.

BOCKMANN, F. A.; GUAZZELLI, G. Family Heptapteridae (Heptapterids). **Checklist of the freshwater fish of South and Central America**. Editado por: Reis, R.E.; Kullander, S.O; Ferraris C.J. 2003, p. 406–431.

BREJÃO, G. L.; TERESA, F. B.; GERHARD, P. When roads cross streams: Fish assemblage responses to fluvial fragmentation in lowland Amazonian streams. **Neotropical Ichthyology**, 2020. v. 18, n. 3, p. 1–16.

BRITTON, J. R.; ORSI, M. L. Non-native fish in aquaculture and sport fishing in Brazil: Economic benefits versus risks to fish diversity in the upper River Paraná Basin. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, 2012. v. 22, n. 3, p. 555–565.

- BUCK, S.; SAZIMA, I. An assemblage of mailed catfishes (Loricariidae) in southeastern Brazil: distribution, activity, and feeding. **Ichthyological exploration of freshwaters**, 1995. v. 6, p. 325–332.
- BUCKUP, P. Family Crenuchidae (South American Darters). **Checklist of the freshwater fish of South and Central America. Editado por: Reis, R.E.; Kullander, S.O; Ferraris C.J.** 2003, p. 87–95.
- CABI. *Ictalurus punctatus* [original text by C Engle]. In **Invasive species compendium**. Wallingford, UK: CAB International. 2019. Disponível em: <<http://www.cabi.org/isc>>.
- CASIMIRO, A. C. R. *et al.* Escapes of non-native fish from flooded aquaculture facilities: The case of Paranapanema river, southern Brazil. **Zoologia**, 2018. v. 35, p. 2011–2016.
- CASSEMIRO, F. A. S. *et al.* The invasive potential of tilapias (Osteichthyes, Cichlidae) in the Americas. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 2006. v. 63, p. 1903–1910.
- CASTRO, R. M. C. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos (Castro, 1999) revisitado após mais de duas décadas. **Oecologia australis**, 2021. v. 25, n. 2, p. 231–245.
- CASTRO, R. M.C.; POLAZ, C. N. M. Small-sized fish: The largest and most threatened portion of the megadiverse neotropical freshwater fish fauna. **Biota Neotropica**, 2020. v. 20, n. 1, p. 1–12.
- CETRA, M. *et al.* Ichthyofauna from “serranias costeiras” of the Ribeira de Iguape River basin, Southeast Brazil. **Biota Neotropica**, v.20, n. 4, 2020.
- COLVIN, S. A. R. *et al.* Headwater streams and wetlands are critical for sustaining fish, fisheries, and ecosystem services. **Fisheries**, 2019. v. 44, n. 2, p. 73–91.
- DAGA, V. S. *et al.* Homogenization dynamics of the fish assemblages in Neotropical reservoirs: comparing the roles of introduced species and their vectors. **Hydrobiologia**, 2015. v. 746, p. 327–347.
- ESPÍNOLA, L. A. MINTE-VERA, C. JÚLIO JR, H. Invasibility of reservoirs in the Paraná Basin, Brazil, to *Cichla kelberi* Kullander and Ferreira, 2006. **Biological Invasions**, 2010. v. 12, p. 1873–1888.
- FARIA, L.; ALEXANDER, M. E.; VITULE, J. R.S. Assessing the impacts of the introduced channel catfish *Ictalurus punctatus* using the comparative functional response approach. **Fisheries Management and Ecology**, 2019. v. 26, n. 6, p. 570–577.
- FERRAREZE, M.; NOGUEIRA, M. G. Impact assessment of the introduction of *Cichla kelberi* in a large Neotropical reservoir and its lateral lagoons (Upper Paraná River Basin,

Brazil). **Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia**, 2015. v. 75, n. 4, p. 1018–1026.

FINN, D. S. *et al.* Small but mighty: Headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. **Journal of the North American Benthological Society**, 2011. v. 30, n. 4, p. 963–980.

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N.; LAAN, R. V. D. **Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References.** Disponível em: <<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>>.

FRISSEL *et al.* A Hierarchical Framework for Stream Habitat Classification: Viewing Streams in a Watershed Context. **Environmental Management**, 1986. v. 10, p. 199–214.

GARCIA, D. A. Z. *et al.* Peixes não-nativos em riachos no brasil: estado da arte, lacunas de conhecimento e perspectivas. **Oecologia Australis**, v. 25, n. 2, p. 565–587, 2021.

GARCIA, J. *et al.* Scale-dependency of the environmental influence on fish  $\beta$ -diversity: Implications for ecoregionalization and conservation. **Journal of Biogeography**, 2018. v. 45, n. 8, p. 1818–1832.

GOMIERO, L. *et al.* Growth and mortality of *Cichla* spp. (Perciformes, Cichlidae) introduced in Volta Grande Reservoir (Grande River) and in a small artificial lake in Southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 2010. v. 70, n. 4, p. 1093–1101.

GUBIANI, É. A. *et al.* Non-native fish species in Neotropical freshwaters: how did they arrive, and where did they come from? **Hydrobiologia**, 2018. v. 817, n. 1, p. 57–69.

HELFMAN, G. S. *et al.*, 2009. Chapter 16: Zoogeography. *In*: HELFMAN, G. S. *et al* (Org.). **The Diversity of Fishes: Biology, Evolution and Ecology.** Wiley-Blackwell, 2009, 2 ed. p. 329-354, 2009.

JARDULI, L. R. *et al.* Fish fauna from the Paranapanema river basin, Brazil. **Biota Neotropica**, 2020. v. 20, n. 1, p. 1–19.

KULLANDER, F.; FERREIRA, E. J. G. A review of the South American cichlid genus *Cichla*, with descriptions of nine new species (Teleostei: Cichlidae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, 2006. v. 17, n. 4, p. 289–398.

KULLANDER, S. O. Family Cichlidae. *In*: REIS, R. E.; KULLANDER, S. O.; FERRARIS JR, C. J. (Org.). **Check list of the freshwater fishes of South and Central America.** Porto Alegre: EDIPUCRS, 2003, p. 605–654.

LANGANI, F. *et al.* Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. **Biota Neotropica**, 2007. v. 7, n. 3, p. 181–197.

- LATINI, A. O.; PETRERE, M. Reduction of a native fish fauna by alien species: An example from Brazilian freshwater tropical lakes. **Fisheries Management and Ecology**, 2004. v. 11, n. 2, p. 71–79.
- LOWE, W.; LIKENS, G. Moving headwater streams to the head of the class. **Bioscience**, 2005. v. 55, n. 3, p. 196–197.
- MALABARBA, L. R.; MALABARBA, M. C. Phylogeny and classification of neotropical fish. In: BALDISSEROTTO, B. URBINATI, E. C. CYRINO, J. E. (Org.). **Biology and Physiology of Freshwater Neotropical Fish**. Academic Press, 2020, p. 1–19.
- MARTINS, A.; BARRELLA, W. Peixes da Serra de Paranapiacaba. **Revista Eletrônica de Biologia (REB)**, 2008. v. 1, n. 1, p. 16–35.
- MEYER, J. L. *et al.* The contribution of headwater streams to biodiversity in river networks. **Journal of the American Water Resources Association**, 2007. v. 43, n. 1, p. 86–103.
- NOVAES, J. L. C.; CARAMASCHI, É. P.; WINEMILLER, K.O. Feeding of *Cichla monoculus* Spix, 1829 (Teleostei: Cichlidae) during and after reservoir formation in the Tocantins River, Central Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia**, 2004. v. 16, n. 1, p. 41–49.
- ORSI, Mário L; AGOSTINHO, Â. A. Introdução de espécies de peixes por escapes acidentais de tanques de cultivo em rios da Bacia do Rio Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 1999. v. 16, n. 2, p. 557–560.
- PELICICE, F. M.; AGOSTINHO, A. A. Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. **Biological Invasions**, 2009. v. 11, p. 1789–1801.
- PETRERE JR., M. Fisheries in large tropical reservoirs in South America. **Lakes and Reservoirs: Research and Management**, 1996. v. 2, p. 111–133.
- RECHI, E. Bagre Americano, Bagre de canal (*Ictalurus punctatus*). **Aquarismo Paulista**. Disponível em: <http://www.aquarismopaulista.com/ictalurus-punctatus/>. Acesso em: 25 julho 2022.
- REIS, R. E. *et al.* Fish biodiversity and conservation in South America. **Journal of fish biology**, 2016. v. 89, n. 1, p. 12–47.
- SAMPAIO, T. F. **Exploração dos Rios Itapetininga e Paranapanema**. 1889.
- SCHLOSSER, J. Fish Ecology: A Perspective Landscape affect fish populations and their community dynamics. **BioScience**, 1991. v. 41, n. 10, p. 704–712.

TONELLA, L. H. *et al.* Importance of feeding strategies on the long-term success of fish invasions. **Hydrobiologia**, 2018. v. 817, n. 1, p. 239–252.

TRAJANO, E. *et al.* A cave population of *Isbrueckerichthys alipionis* (Gosline, 1947) in the Upper Ribeira karst area, southeastern Brazil (Siluriformes: Loricariidae). *Neotropical Ichthyology*, v. 6, n. 4, p. 679–682, 2008.

ZAWADZKI, C. H.; PAVANELLI, C. S.; LANGEANI, F. *Neoplecostomus* (Teleostei: Loricariidae) from the Upper Rio Paraná Basin, Brazil, with description of three new species. **Zootaxa**, 2008. v. 48, n. 1757, p. 31–48.

## CAPÍTULO II

### DIVERSIDADE ALFA E BETA DA ICTIOFAUNA EM DUAS ESCALAS ESPACIAIS EM RIACHOS DA MATA ATLÂNTICA

#### RESUMO

Diante do cenário de intensa degradação dos ambientes aquáticos neotropicais e da alta suscetibilidade da ictiofauna de riachos aos gradientes ambientais, faz-se necessário um maior conhecimento acerca dos mecanismos que atuam na composição e distribuição dessas espécies, a fim de auxiliar em estratégias eficientes de conservação. O objetivo foi analisar e comparar as diversidades alfa e beta taxonômica, funcional e filogenética de peixes de riacho de cabeceira para duas escalas de bacia hidrográfica no Rio Paranapanema: a bacia do Alto Paranapanema e a sub-bacia do Pinhal. Além disso, foram analisados os efeitos de diferentes componentes ambientais e espaciais na diversidade beta taxonômica. A diversidade alfa e a diversidade beta, incluindo seus componentes substituição e diferença de riqueza, foram estimadas utilizando o pacote R BAT. A diversidade beta e seus componentes foram examinados utilizando o coeficiente de Jaccard. Para a análise da influência das variáveis preditoras e os efeitos ambientais e geográficos na diversidade beta total foi utilizado o pacote R gdm. A maioria das espécies analisadas são comuns para as duas escalas de bacia hidrográfica. A diversidade alfa foi maior para o Alto Paranapanema do que para a sub-bacia do Pinhal, nos três níveis de diversidade. A diversidade beta total e a diferença de riqueza foram estatisticamente maiores para a bacia do que para a sub-bacia, nos três níveis de diversidade. Para a diversidade taxonômica, o componente substituição da diversidade beta foi mais importante para a bacia e para a sub-bacia, em relação à diferença de riqueza. Em relação às diversidades funcional e filogenética, o componente diferença de riqueza foi maior para a bacia. As análises de GDM explicaram 19.05% e 31.54% dos desvios observados na dissimilaridade da ictiofauna para a bacia e sub-bacia, respectivamente. Para a bacia, o efeito do entorno, foi mais importante, sendo responsável por 10.85% da variância explicada. Para a sub-bacia, o efeito geográfico teve maior importância (27.91%). No modelo mínimo para a bacia hidrográfica, foram retidas as variáveis distância geográfica, profundidade e sombreamento, e a profundidade foi a variável mais importante para explicar a dissimilaridade composicional. Somente as variáveis distância geográfica e estabilidade da margem foram incluídas no modelo mínimo para a sub-bacia, sendo a

distância geográfica a variável de maior importância. Nosso trabalho evidencia a importância de se considerar diferentes escalas em ações de conservação de peixes de riacho.

Palavras-chave: Rio Paranapanema; bacia hidrográfica; peixes de água doce; riachos de cabeceira; conservação da biodiversidade.



## **ALPHA AND BETA DIVERSITY OF ICHTHYOFAUNA AT TWO SPATIAL SCALES IN ATLANTIC FOREST STREAMS**

Facing the scenery of an intense degradation of neotropical aquatic environments, in addition to the high susceptibility of a stream ichthyofauna to environmental gradients, it is necessary to achieve a greater knowledge about the mechanisms that act in the composition and distribution of these species, in order to assist into the environmental preservation strategies. The objective was to analyze and compare the taxonomic, functional and phylogenetic alpha and beta diversities of fishes from headwater streams for two spatial scales in the Paranapanema River: the Alto Paranapanema basin and the Pinhal sub-basin. In addition, the effects of different environmental and spatial components on taxonomic beta diversity were analyzed. Alpha and beta diversity, including its replacement and richness difference components, were estimated using the R package BAT. Beta diversity and its components were examined using Jaccard dissimilarity coefficient. The R gdm package was used to analyze the influence of predictor variables and the environmental and geographic effects on total beta diversity. Most of the analyzed species are common for both spatial scales. Alpha diversity was higher for Alto Paranapanema basin than for the Pinhal sub-basin, in all three levels of diversity. The total beta diversity and the richness difference were statistically higher for the basin than for the sub-basin, in all three diversity levels. For taxonomic diversity, the replacement was more important for the basin and for the sub-basin, when compared to the richness difference. Regarding functional and phylogenetic diversities, the richness difference component was higher for the basin. The GDM analysis explained 19.05% and 31.54% of the observed deviations in the ichthyofauna dissimilarities for the basin and sub-basin, respectively. For the basin, the effect of the surrounding area was more important, being responsible for 10.85% of the explained variance. For the sub-basin, the geographic effect was more important (27.91%). For the minimum model of the basin, the geographic distance, depth and shading variables were retained, and depth was the most important variable to explain the compositional dissimilarity. Only the geographic distance and margin stability variables were included in the minimum model for the sub-basin, being geographic distance the most important variable. Our work highlights the importance of considering different spatial scales in stream fishes conservation actions.

Keywords: Paranapanema River; river basin; freshwater fishes; headwater streams; biodiversity conservation.

## 1 INTRODUÇÃO

A conservação dos habitats aquáticos e da ictiofauna de água doce neotropical é um desafio crescente, devido à intensificação dos impactos antrópicos no século 21 (REIS *et al.*, 2016). Os ambientes de água doce, embora concentrem a maior parte da diversidade de vertebrados do mundo, representada pelos peixes, apresentam uma significativa tendência de perda da sua biodiversidade (SALA *et al.*, 2000; TICKNER *et al.*, 2020). Esse cenário vem sendo potencializado em decorrência da intensificação dos fatores como o desmatamento (CASATTI; DE FERREIRA; CARVALHO, 2009), as práticas de agricultura intensiva (DUDGEON *et al.*, 2006), a construção de barragens (LIMA *et al.*, 2016; GRANZOTTI *et al.*, 2018) e a urbanização (DUDGEON *et al.*, 2006), que acarretam principalmente na fragmentação e na perda de habitats.

Nesse contexto, conhecer os padrões e processos que influenciam a organização espacial das comunidades biológicas é tema central em estudos ecológicos (COTTENIE, 2005), sendo indispensável às práticas de conservação. Os componentes da biodiversidade apresentam um padrão heterogêneo de distribuição ao longo do espaço (WARD; TOCKNER, 2001), e essa heterogeneidade, conjuntamente com a variação em fatores como produtividade e temperatura, resulta na formação de comunidades diferentes entre si (DAJOZ, 2005; GASTON, 2000).

A diversidade de espécies nas comunidades pode ser particionada em três componentes: diversidade alfa ( $\alpha$ ), representando a riqueza média de espécies; a diversidade entre locais, ou beta ( $\beta$ ); e diversidade gama ( $\gamma$ ), que se refere à totalidade de espécies em todos os locais em uma região (WHITTAKER, 1960). A diversidade beta é frequentemente analisada em estudos ecológicos, refletindo as dissimilaridades existentes na composição filogenética (GRAHAM; FINE, 2008), funcional e taxonômica (BISHOP *et al.*, 2015; LANSAC-TÔHA *et al.*, 2019) das comunidades.

A diversidade taxonômica reflete a quantidade de espécies e é a faceta da diversidade mais estudada. No entanto, é importante analisar as diversidades filogenética e funcional, a fim de se obter um entendimento mais abrangente da estrutura das comunidades ecológicas, bem como para auxiliar no estabelecimento de práticas eficientes de conservação (HEINO; TOLONEN, 2017; PEREZ ROCHA *et al.*, 2018). A diversidade funcional representa os atributos morfológicos, ecológicos e comportamentais das espécies, enquanto a diversidade filogenética reflete a sua história

evolutiva, ou as relações filogenéticas entre as espécies (CALAÇA; GRELE, 2016; PEREZ ROCHA *et al.*, 2018).

Comunidades com a mesma quantidade de espécies podem apresentar diversidades dissimilares quando seus componentes forem funcionalmente distintos (MAGURRAN, 2004). É esperado que comunidades com uma maior diversidade funcional apresentem uma maior estabilidade frente aos estressores ambientais, como resultado da distinção nas funções ecológicas das espécies (FLYNN *et al.*, 2011; KECK *et al.*, 2014). Da mesma forma, comunidades constituídas por espécies distribuídas em vários gêneros e famílias serão mais diversas do que aquelas formadas por muitas espécies pertencentes ao mesmo gênero, ou seja, menos distintas filogeneticamente (MAGURRAN, 2004; PIELOU, 1975). A conservação da diversidade filogenética reflete na preservação da história evolutiva das espécies, além das suas estruturas, características fenotípicas e, potencialmente, da diversidade das suas funções ecológicas, sendo, portanto, importante para o funcionamento do ecossistema (FLYNN *et al.*, 2011; WINTER; DEVICTOR; SCHWEIGER, 2013).

A diversidade beta das comunidades biológicas ao longo de gradientes ambientais pode refletir dois processos distintos e contrastantes da estrutura das comunidades: a substituição de espécies (*turnover*) e o aninhamento (*nestedness*) (BASELGA, 2010). Quando certas espécies se tornam ausentes em um determinado local, porém são substituídas por outras, ocorre o *turnover* (SOCOLAR *et al.*, 2016). O aninhamento, por outro lado, resulta da perda ou do ganho de espécies em uma área, o que acarreta assembleias mais pobres sendo um subconjunto estrito daquelas mais ricas (BASELGA, 2012). É importante destacar que o aninhamento ( $B_{nes}$ ) consiste em um caso específico de diferença de riqueza ( $B_{rich}$ ). Enquanto  $B_{rich}$  corresponde a todos os casos de diferença de riqueza, o aninhamento ocorre especificamente ao longo de um gradiente ordenado, em que dois locais A e B sempre compartilham ao menos uma espécie, porém o local B terá menos ou mais espécies do que o local A (BASELGA *et al.*, 2010; CARVALHO; CARDOSO; GOMES, 2012). É fundamental diferenciar corretamente a substituição e a diferença de riqueza em estudos ecológicos, visto que oferecem subsídios para o entendimento da influência de fatores ambientais e espaciais distintos na composição das espécies (LEGENDRE, 2014), conhecimento indispensável às práticas de conservação (SOCOLAR *et al.*, 2016).

Grande parte das ações de conservação está norteadas no entendimento da relação espécie-área, que explica que a riqueza de espécies apresenta uma correlação positiva

com a área, de maneira desacelerada (LOMOLINO, 2000). Além disso, é esperado que áreas maiores possuam uma diversidade de espécies mais elevada devido à presença de ambientes mais heterogêneos, o que resulta em uma maior disponibilidade de recursos e, conseqüentemente, em um maior número de nichos (MACARTHUR, 1984). Com uma maior diversidade de espécies é esperada uma maior estabilidade ecossistêmica em razão da variedade encontrada nos traços funcionais dos organismos (CARDINALE *et al.*, 2012).

Os sistemas de riachos apresentam variações influenciadas tanto por processos locais quanto a nível de bacia hidrográfica, tornando indispensável a realização de estudos que integrem os componentes da diversidade ecológica e as variáveis ambientais e espaciais em escalas distintas (BENONE *et al.*, 2020; JUNQUEIRA *et al.*, 2016; LEITÃO *et al.*, 2017; ROA-FUENTES; CASATTI, 2017). Estudos que abordem a relação entre variáveis ambientais e bióticas em ambientes de água doce, considerando diferentes escalas, ainda são escassos. Ademais, a existência de uma lacuna no conhecimento referente à diversidade funcional (TERESA; RODRIGUES-FILHO; LEITÃO, 2021; TOUSSAINT *et al.*, 2016) e filogenética (ZHANG *et al.*, 2018) da ictiofauna de riachos, especialmente em ambientes neotropicais, dificulta o estabelecimento de ações de conservação efetivas para esses ecossistemas.

Desse modo, o foco do estudo foi analisar e comparar as diversidades alfa e beta da ictiofauna de riachos para duas escalas espaciais: a Bacia do Alto Paranapanema e a Sub-bacia do Pinhal. Buscaremos: i) quantificar e comparar a diversidade alfa taxonômica, funcional e filogenética; ii) analisar e comparar a diversidade beta taxonômica, funcional e filogenética e seus componentes substituição e diferença de riqueza; e iii) analisar o efeito dos componentes geográficos, locais e do entorno dos riachos na diversidade beta taxonômica.

Esperamos que: i) a diversidade alfa seja equivalente para as duas escalas e a diversidade gama maior para a bacia do que para a sub-bacia, nos três níveis de diversidade, como resultado do tamanho da área e da heterogeneidade ambiental (LOMOLINO, 2000; STEIN; GERSTNER; KREFT, 2014); ii) a diversidade beta total e a substituição sejam maiores para a bacia hidrográfica do que para a sub-bacia, devido ao efeito da heterogeneidade ambiental (COTTENIE, 2005; TERUI *et al.*, 2021); iii) independentemente da escala espacial, a substituição seja maior do que a diferença de riqueza (ZBINDEN; MATTHEWS, 2017); iv) na sub-bacia, a diferença de riqueza seja maior do que na bacia, em função do aninhamento (COOK *et al.*, 2004; WRIGHT *et al.*,

1998); v) o efeito geográfico na diversidade beta taxonômica total seja importante e equivalente para as duas escalas; e vi) independentemente da escala, o efeito das variáveis locais na diversidade beta taxonômica total seja maior do que o efeito das variáveis do entorno dos riachos (MONTAG *et al.*, 2018).

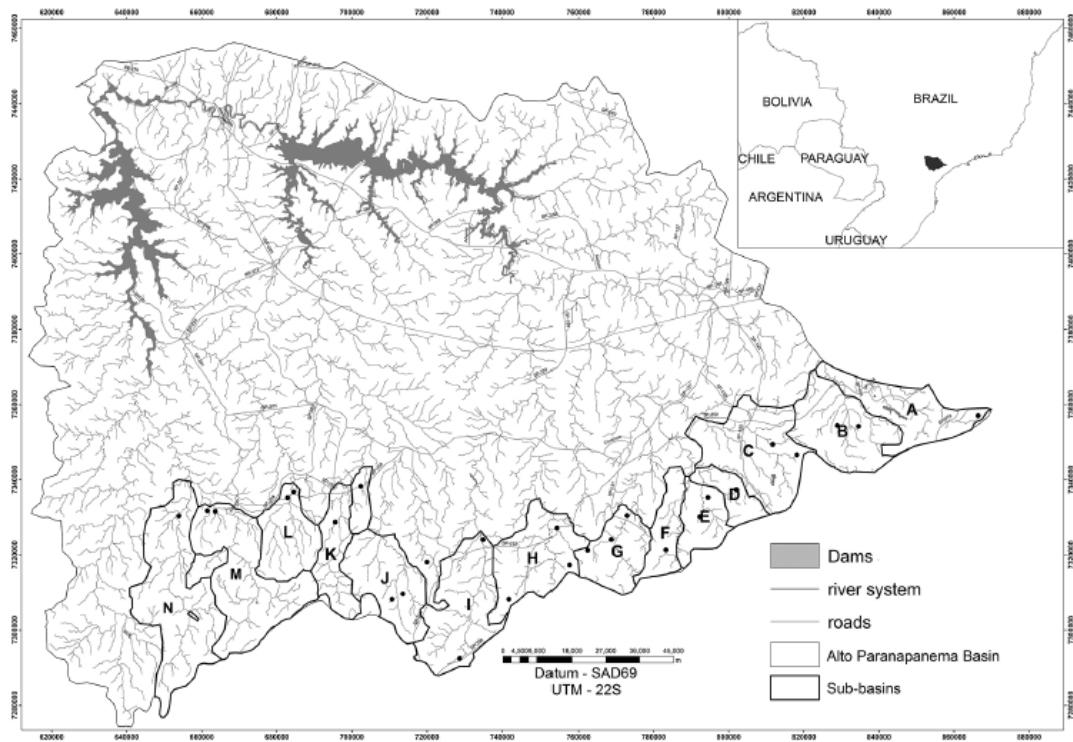
## **2 METODOLOGIA**

### **2.1 DADOS AMBIENTAIS E DA ICTIOFAUNA**

As variáveis bióticas e ambientais são provenientes de trechos de riachos de cabeceira do Rio Paranapanema, que estão inseridos na Unidade de Gestão de Recursos Hídricos 14 (UGRHI 14) e localizados na Serra de Paranapiacaba, no bioma Mata Atlântica.

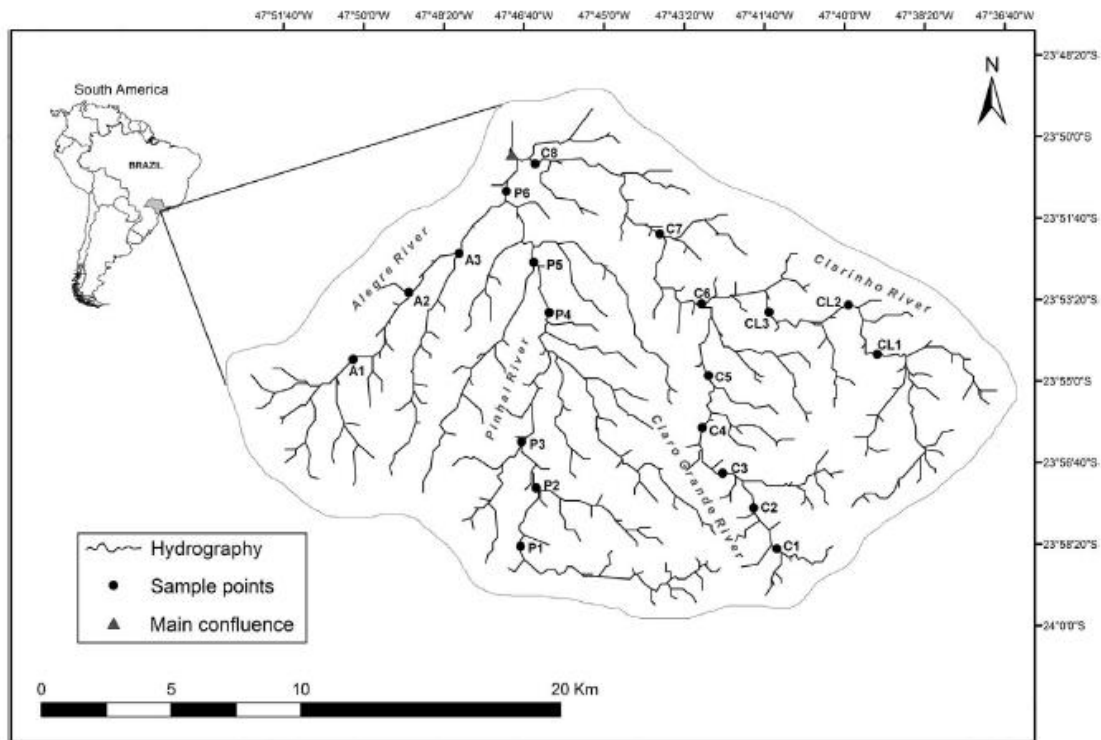
Na Bacia do Alto Paranapanema (Figura 1) foram amostrados 30 trechos de riachos de cabeceira de 70 m de comprimento, nos quais foram capturadas 40 espécies e mensuradas 28 variáveis ambientais (CETRA *et al.*, 2016). Na Sub-bacia do Pinhal (Figura 2) foram amostrados 20 trechos de riachos, 27 espécies e 17 variáveis ambientais (ALMEIDA; CETRA, 2016).

Figura 1. Localização da Bacia do Alto Paranapanema no Brasil (mapa à direita) com as sub-bacias e trechos de rios amostrados: A (Turvo), B (Pinhal), C (Guarapú), D (Taquaral), E (Guapiara), F (Paranapanema), G (Almas), H (Apiaí-Mirim), I (Apiaí-Guaçu), J (Taquari-guaçu), K (Pirituba), L (Verde), M (Itararé) e N (Jaguaricatu).



Fonte: Cetra *et al.*, 2016.

Figura 2. Localização das microbacias dos Rios Alegre, Claro, Clarinho e Pinhal abrangendo os 20 trechos amostrados para a Sub-bacia do Pinhal.



Fonte: Almeida; Cetra, 2016.

No presente estudo, foram selecionadas 36 espécies presentes nas duas escalas de bacia hidrográfica, com base na disponibilidade de dados funcionais. Para estas espécies foram mensuradas características funcionais relacionadas com alimentação e capacidade de deslocamento (Tabela 1). Foi realizada a atualização da nomenclatura e classificação taxonômica das espécies de acordo com Fricke; Eschmeyer; Van der Laan (2022). Foram selecionadas 8 variáveis ambientais que contemplam os componentes geográficos (coordenadas decimais x e y), locais (largura, profundidade e substrato consolidado e inconsolidado) e do entorno (estabilidade da margem, ocupação e sombreamento) (Tabela 2).



Tabela 1. Atributos funcionais e classificação taxonômica da ictiofauna para as duas escalas espaciais de bacia hidrográfica. Bl: comprimento padrão do corpo; Ever: posição vertical do olho; Reve: tamanho relativo do olho; Ogap: posição da abertura oral; Pfinpos: posição vertical da nadadeira peitoral; Rcaufin: proporção da nadadeira caudal. \* = Espécies registradas com nome científico diferente nos manuscritos Cetra *et al.* (2016) e Almeida; Cetra (2016).

Espécie		Características funcionais					
		Alimentação			Capacidade de deslocamento		
ORDEM/Família		Bl	Ever	Reve	Ogap	Pfinpos	Rcaufin
<b>CHARACIFORMES</b>							
<b>Characidae</b>	<i>Astyanax lacustris</i> *	57.78	0.27	0.48	0.22	0.08	2.68
	<i>Astyanax biotae</i>	56.93	0.32	0.43	0.29	0.09	2.23
	<i>Oligosarcus paranensis</i>	90.93	0.43	0.47	0.27	0.14	2.98
	<i>Piabarchus stramineus</i>	39.87	0.37	0.51	0.26	0.1	1.87
	<i>Piabina argentea</i>	51.75	0.48	0.43	0.25	0.15	2.61
	<i>Psalidodon anisitsi</i> *	44.71	0.35	0.5	0.27	0.13	2.22
	<i>Psalidodon bockmanni</i> *	64.54	0.28	0.5	0.23	0.07	2.78
	<i>Psalidodon fasciatus</i> *	85.77	0.31	0.47	0.25	0.06	2.7
	<i>Psalidodon paranae</i> *	41.72	0.37	0.49	0.25	0.04	1.95
<b>Crenuchidae</b>	<i>Characidium gomesi</i>	52.6	0.38	0.38	0	0.06	1.52
	<i>Characidium schubarti</i>	51.29	0.33	0.35	0.21	0	1.41

	<i>Characidium aff zebra</i>	53.18	0.37	0.43	0	0.12	1.24
<b>Parodontidae</b>	<i>Apareiodon ibitiensis</i>	123.47	0.36	0.4	0	0.19	2.06
	<i>Parodon nasus</i>	73.11	0.31	0.42	0	0.12	1.83
<b>GYMNOTIFORMES</b>							
<b>Gymnotidae</b>	<i>Gymnotus cf carapo australis</i>	186.73	0.33	0.17	0.28	0.43	0
	<i>Gymnotus sylvius</i>	141.11	0.29	0.16	0.32	0.39	0
<b>SILURIFORMES</b>							
<b>Erythrinidae</b>	<i>Hoplias cf malabaricus</i>	155.93	0.5	0.24	0.4	0	1.83
<b>Heptapteridae</b>	<i>Cetopsorhamdia iheringi</i>	69.69	0.49	0.21	0	0.27	1.37
	<i>Imparfinis borodini</i>	116.5	0.55	0.17	0.23	0.29	0.76
	<i>Imparfinis mirini</i>	63.99	0.51	0.24	0	0.3	1.4
	<i>Phenacorhamdia tenebrosa</i>	115.78	0.66	0.11	0.24	0.36	0.73
	<i>Pimelodella avanhandavae</i>	95.95	0.5	0.28	0.21	0.29	1.41
	<i>Rhamdia quelen</i>	192.18	0.4	0.23	0.16	0.22	1.36
<b>Loricariidae</b>	<i>Hypostomus ancistroides</i>	115.18	0.57	0.2	0	0	1.85
	<i>Hypostomus cf nigromaculatus</i>	130.17	0.67	0.23	0	0	1.52
	<i>Neoplecostomus selenae</i>	100.88	0.71	0.11	0	0.32	1.33

---

	<i>Otothyropsis biannicus</i>	35.94	0.59	0.3	0	0	0.51
	<i>Rineloricaria pentamaculata</i>	113.39	0.73	0.23	0	0.14	1.21
<b>Sternopygidae</b>	<i>Eigenmannia virescens</i>	163.22	0.32	0.22	0.24	0.4	0
<b>Trichomycteridae</b>	<i>Cambeva davisi*</i>	41.45	0.5	0.12	0.25	0.3	1.45
	<i>Cambeva diabola*</i>	80.15	0.61	0.18	0.13	0.33	1.07
<b>SYNBRANCHIFORMES</b>							
<b>Synbranchidae</b>	<i>Synbranchus marmoratus</i>	36.79	0.32	0.26	0.11	0	0
<b>CICHLIFORMES</b>							
<b>Cichlidae</b>	<i>Geophagus brasiliensis</i>	103.59	0.47	0.27	0.22	0.32	1.14
<b>CYPRINODONTIFORMES</b>							
<b>Poeciliidae</b>	<i>Phalloceros harpagos</i>	38.7	0.25	0.52	0.22	0.61	0.73
	<i>Phalloceros reisi</i>	38.32	0.28	0.48	0.31	0.65	1.2
	<i>Poecilia vivipara</i>	31.78	0.3	0.56	0.26	0.56	0.99

---

Tabela 2. Valores mínimos e máximos e amplitude para cada variável ambiental analisada (Bacia do Alto Paranapanema e Sub-bacia do Pinhal).

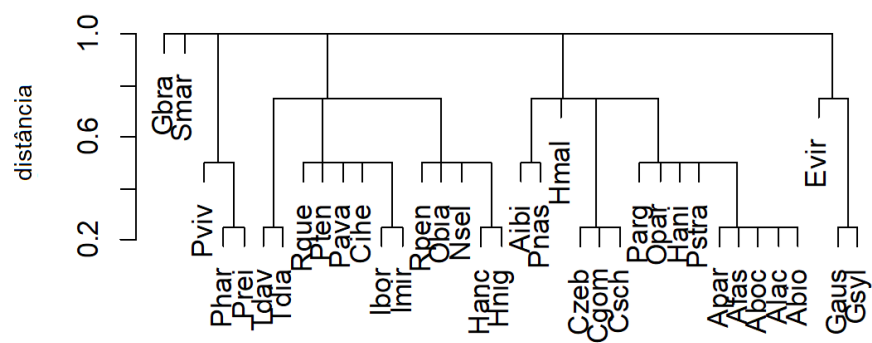
Efeito	Variável	Bacia			Sub-bacia		
		Min.	Máx.	Amplitude	Min.	Máx.	Amplitude
<b>Geográfico</b>	x (longitude)	-49.49	-47.42	2.07	-47.84	-47.65	0.20
	y (latitude)	-24.46	-23.86	0.60	-23.97	-23.84	0.13
<b>Local</b>	Largura (cm)	3.10	24.13	21.03	3.65	12.70	9.05
	Profundidade (cm)	3.32	71.13	67.81	17.90	71.90	54.00
	Substrato consolidado (matacão e bloco)	0%	15%	15	0	15%	15
	Substrato inconsolidado (silte e areia)	0%	10%	10	0	14%	14
	Estabilidade da margem (% vegetação)	0	90	90	3	97	93
<b>Entorno</b>	Uso da terra (% mata)	0	100	100	0	100	100
	Sombreamento (75 a 100%)	0	100	100	0	100	100

## 2.2 DIVERSIDADE FUNCIONAL E FILOGENÉTICA

Seis atributos funcionais foram utilizados na análise da diversidade funcional: comprimento padrão do corpo (Bl); posição vertical do olho (Ever); tamanho relativo do olho (Reve); posição da abertura oral (Ogap); posição vertical da nadadeira peitoral (Pfinpos) e proporção da nadadeira caudal (Rcaufin). Obtivemos esses atributos através de 6 índices ecomorfológicos derivados de medidas morfológicas obtidas de fotografias. Foram utilizadas fotografias de um a cinco indivíduos de cada espécie depositadas em coleções científicas (coleção de peixes do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista e coleção de peixes do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul). As fotos foram analisadas no programa ImageJ. Esses dados foram fornecidos pelo Dr. Pedro Borges e Prof. Dr. Fabrício Barreto Teresa da Universidade Estadual de Goiás (UEG-Anápolis - Laboratório de Biogeografia e Ecologia Aquática - Bioecol)

Na ausência de informações filogenéticas confiáveis para todas as espécies de peixes, foi utilizada a distância taxonômica com base nos comprimentos de ramificações nas árvores taxonômicas Linneanas como um *proxy* para filogenia (CLARKE; WARWICK, 1998; WINTER; DEVICTOR; SCHWEIGER, 2013). Quatro níveis taxonômicos (espécie, gênero, família e ordem) foram incluídos nesta árvore taxonômica (Figura 3).

Figura 3. Dendrograma da aproximação da árvore filogenética para as 36 espécies de peixes analisadas. Árvore baseada na hierarquia Linneana, com diferentes ordens separadas por 1 unidade, famílias por 0.75, gêneros por 0.5 e espécies por 0.25 (distância) (CARDOSO; RIGAL; CARVALHO, 2015). Os nomes das espécies correspondentes às abreviaturas podem ser visualizados no Apêndice 2 (Tabela 3).



### 2.3 DIVERSIDADE ALFA

A diversidade alfa taxonômica, funcional e filogenética foi calculada simultaneamente para múltiplos locais, sendo estimada a partir de uma matriz contendo dados de abundância de espécies, sem rarefação. A diversidade funcional e filogenética das comunidades foi estimada a partir do comprimento total do ramo da árvore ligando todas as espécies representadas nas comunidades (CARDOSO; RIGAL; CARVALHO, 2015).

### 2.4 DIVERSIDADE BETA E RELAÇÃO COM O AMBIENTE

Para analisar e comparar a diversidade beta taxonômica, funcional e filogenética e seus componentes, foram geradas três matrizes de dissimilaridade, com base no índice de Jaccard: diversidade beta total (B-total), substituição (B-repl) e diferença de riqueza (S-Diff) a partir de dados de presença/ausência das espécies de peixes.

Para quantificar o efeito dos fatores ambientais e geográficos na composição de espécies de peixes (diversidade taxonômica) nas duas escalas, foi empregada uma modelagem de dissimilaridade generalizada, (*generalized dissimilarity modelling* - GDM), a partir da distância de Bray-Curtis. No GDM, as variáveis preditoras são transformadas usando uma série de funções de base I-spline (FERRIER *et al.*, 2007). As variáveis podem ser comparadas diretamente umas com as outras e o GDM é altamente robusto à multicolinearidade entre os preditores. Em um modelo GDM, o coeficiente para cada variável descreve a proporção da diversidade beta total explicada por aquela variável e é determinado pela altura máxima de sua I-spline. A inclinação do I-spline indica a taxa de diversidade beta e como essa taxa varia em qualquer ponto ao longo do gradiente em questão, mantendo todas as outras variáveis constantes (MOKANY *et al.*, 2022).

Os modelos completos para as duas escalas incluíram oito variáveis: distância geográfica, largura, profundidade, estabilidade da margem, sobreamento, uso da terra e presença de substrato consolidado e inconsolidado. Para reduzir o conjunto de variáveis preditoras para cada GDM, foi utilizado um procedimento *stepwise backward* (FERRIER *et al.*, 2007), começando com o modelo completo, removendo a variável com o menor coeficiente em cada etapa e calculando a mudança no critério de informação de desvio (*deviance information criterion* - DIC). O DIC é baseado na variância explicada por cada modelo em um conjunto hierárquico, penalizado pelo seu número efetivo de parâmetros. Utilizamos como critério para escolha do modelo o momento em que ocorre uma

mudança abrupta na curva do percentual de desvio explicado em função do modelo (Figuras 4 e 5, Apêndice 3). Para cada análise do GDM, os resultados incluem (i) um I-spline ajustado exclusivo para cada variável preditora descrevendo sua relação com a diversidade beta e (ii) o desvio explicado pelo modelo (a métrica usada pelo GDM para avaliar o ajuste do modelo). Foi utilizada uma análise de partição de variância para entender a contribuição dos componentes geográficos, locais e do entorno.

Todas as análises de dados foram realizadas no ambiente R (R CORE TEAM, 2020), utilizando os pacotes *BAT* (CARDOSO *et al.*, 2021) e *gdm* (FITZPATRICK *et al.*, 2021).

### 3 RESULTADOS

A bacia hidrográfica apresentou a maior diversidade regional de espécies (92%, e 64% para a sub-bacia). Das 36 espécies analisadas, vinte (55%) são comuns para as duas escalas de bacia hidrográfica, treze espécies (36%) não ocorrem na escala de sub-bacia e somente 3 espécies foram capturadas apenas na sub-bacia: *Astyanax lacustris*, *Gymnotus carapo* e *Psalidodon fasciatus* (Tabela 4).

Tabela 4. Espécies comuns e exclusivas para as duas escalas de bacia hidrográfica.

Espécies comuns	Espécies exclusivas			
	Sub-Bacia	Bacia		
<i>Cetopsorhamdia iheringi</i>	<i>Astyanax lacustris</i>	<i>Apareiodon ibitiensis</i>		
<i>Characidium gomesi</i>	<i>Gymnotus carapo</i>	<i>Astyanax biotae</i>		
<i>Characidium schubarti</i>	<i>Psalidodon fasciatus</i>	<i>Cambeva davisi</i>		
<i>Characidium aff zebra</i>		<i>Cambeva diabola</i>		
<i>Geophagus brasiliensis</i>		<i>Eigenmannia virescens</i>		
<i>Hypostomus ancistroides</i>		<i>Gymnotus sylvius</i>		
<i>Imparfinis borodini</i>		<i>Hoplias malabaricus</i>		
<i>Imparfinis mirini</i>		<i>Hypostomus nigromaculatus</i>		
<i>Oligosarcus paranensis</i>		<i>Neoplecostomus selenae</i>		
<i>Parodon nasus</i>		<i>Otothyropsis biamnicus</i>		
<i>Phalloceros reisi</i>		<i>Phalloceros harpagos</i>		
<i>Phenacorhamdia tenebrosa</i>		<i>Poecilia vivipara</i>		
<i>Piabarchus stramineus</i>		<i>Psalidodon bockmanni</i>		
<i>Piabina argentea</i>				
<i>Pimelodella avanhandavae</i>				
<i>Psalidodon anisitsi</i>				
<i>Psalidodon paranae</i>				
<i>Rhamdia quelen</i>				
<i>Rineloricaria pentamaculata</i>				
<i>Synbranchus marmoratus</i>				
<b>TOTAL</b>	20	3	13	<b>36</b>

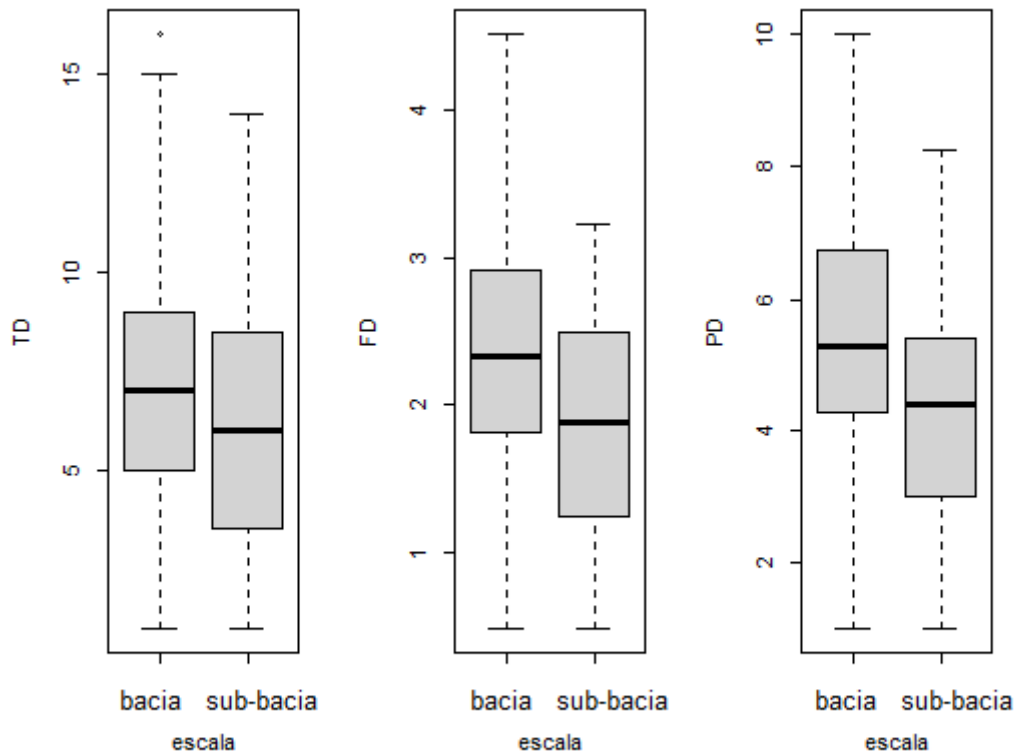
A diversidade alfa foi maior para a bacia do que para a sub-bacia nos três níveis de diversidade, porém, somente a diversidade funcional foi estatisticamente maior para a bacia do que para a sub-bacia ( $F_{\text{calc}} = 4.2$ , valor- $p < 0.05$ ) (Tabela 5, Figura 6).

Tabela 5. Diversidade alfa (riqueza de espécies) taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) para o Alto Paranapanema (bacia) e para a sub-bacia do Pinhal. \* diferença significativa.

	TD	FD*	PD
<b>Bacia</b>	7.37±3.78	2.38±0.92	5.46±2.13
<b>Sub-bacia</b>	6.3±3.54	1.86±0.83	4.35±2.02



Figura 6. Diversidade alfa taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) para o Alto Paranapanema (bacia) e para a sub-bacia do Pinhal (sub-bacia). As linhas centrais representam a mediana, a caixa denota a distribuição central dos dados (percentis de 25 a 75%), e as hastes representam os valores mínimos e máximos.



Para todos os níveis de diversidade (TD, FD e PD), a diversidade beta total (Btotal) e diferença de riqueza (Brich) foram estatisticamente maiores para a bacia em comparação com a sub-bacia. Para diversidade taxonômica (TD) o componente substituição (Brepl) foi mais importante tanto para a bacia (55%) quanto para a sub-bacia (60%). Para diversidade funcional (FD) e filogenética (PD) o componente diferença de riqueza (Brich) foi mais importante para a bacia (55% e 52%, respectivamente), em comparação com a substituição. Para a sub-bacia, por sua vez, o componente substituição foi mais importante para a PD, e foram obtidos valores equivalentes de substituição e diferença de riqueza para a FD (52% e 50%, respectivamente) (Tabela 6, Figuras 7, 8 e 9).

Tabela 6. Diversidade beta taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) total (Btotal), substituição (Brepl) e diferença de riqueza (Brich) para o Alto Paranapanema (bacia) e para a sub-bacia do Pinhal. \* diferença significativa.

Diversidade	Escala	Diversidade beta		
		B total*	Brepl	Brich*
<b>TD</b>	<b>Bacia</b>	0.91±0.10	0.50±0.25 (55%)	0.42±0.25 (45%)
	<b>Sub-bacia</b>	0.85±0.17	0.51±0.27 (60%)	0.34±0.20 (40%)
<b>FD</b>	<b>Bacia</b>	0.81±0.12	0.36±0.23 (45%)	0.44±0.26 (55%)
	<b>Sub-bacia</b>	0.74±0.18	0.37±0.25 (50%)	0.36±0.21 (50%)
<b>PD</b>	<b>Bacia</b>	0.84±0.12	0.40±0.24 (48%)	0.44±0.26 (52%)
	<b>Sub-bacia</b>	0.76±0.17	0.40±0.26 (52%)	0.36±0.21 (48%)

Figura 7. Diversidade beta total (Btotal) taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) para o Alto Paranapanema (bacia) e para a sub-bacia do Pinhal (sub-bacia). As linhas centrais representam a mediana, a caixa denota a distribuição central dos dados (percentis de 25 a 75%), as hastes representam os valores mínimos e máximos, e os pontos indicam os valores discrepantes.

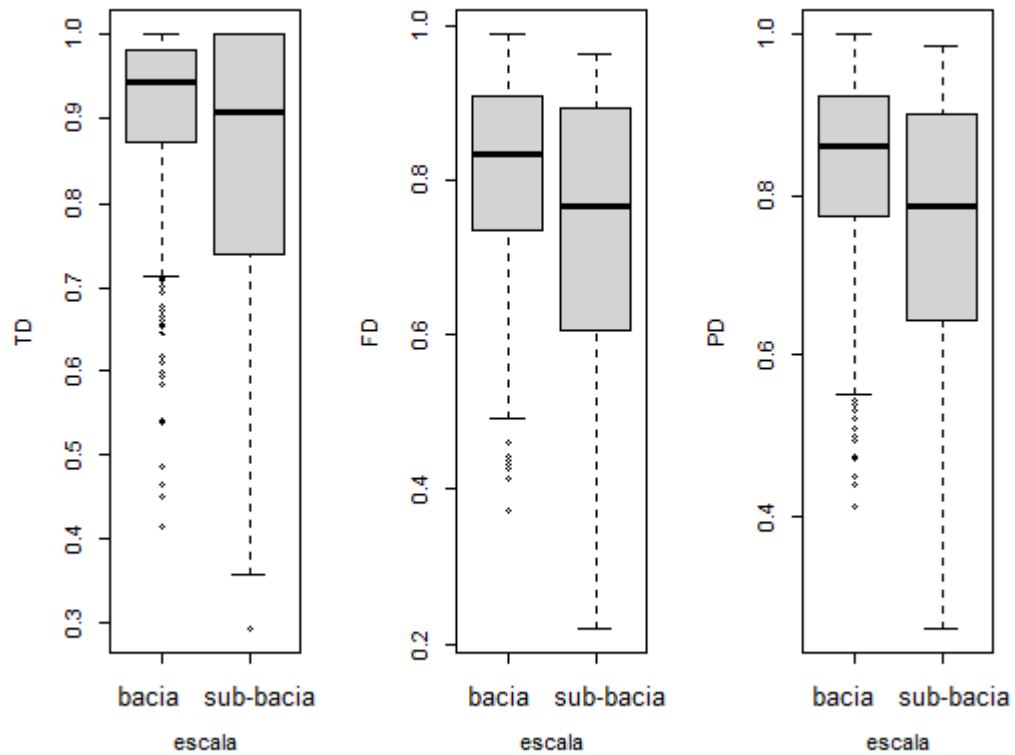


Figura 8. Componente substituição (Brepl) da diversidade beta taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) para o Alto Paranapanema (bacia) e para a sub-bacia do Pinhal (sub-bacia). As linhas centrais representam a mediana, a caixa denota a distribuição central dos dados (percentis de 25 as 75%), e as hastes representam os valores mínimos e máximos.

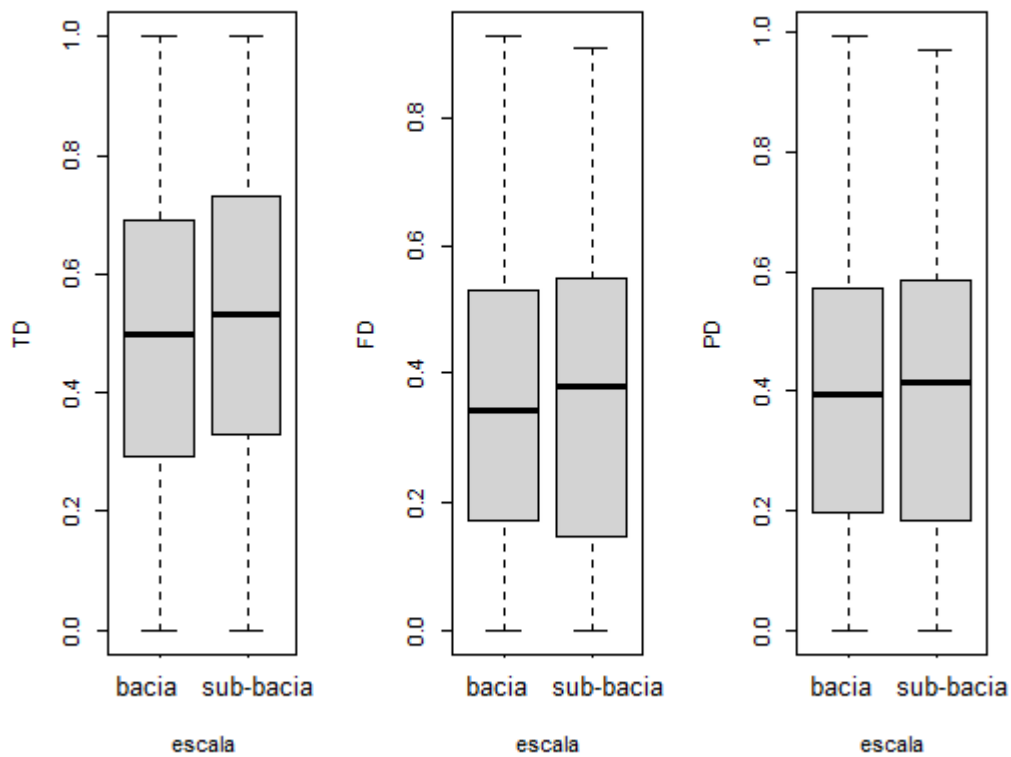
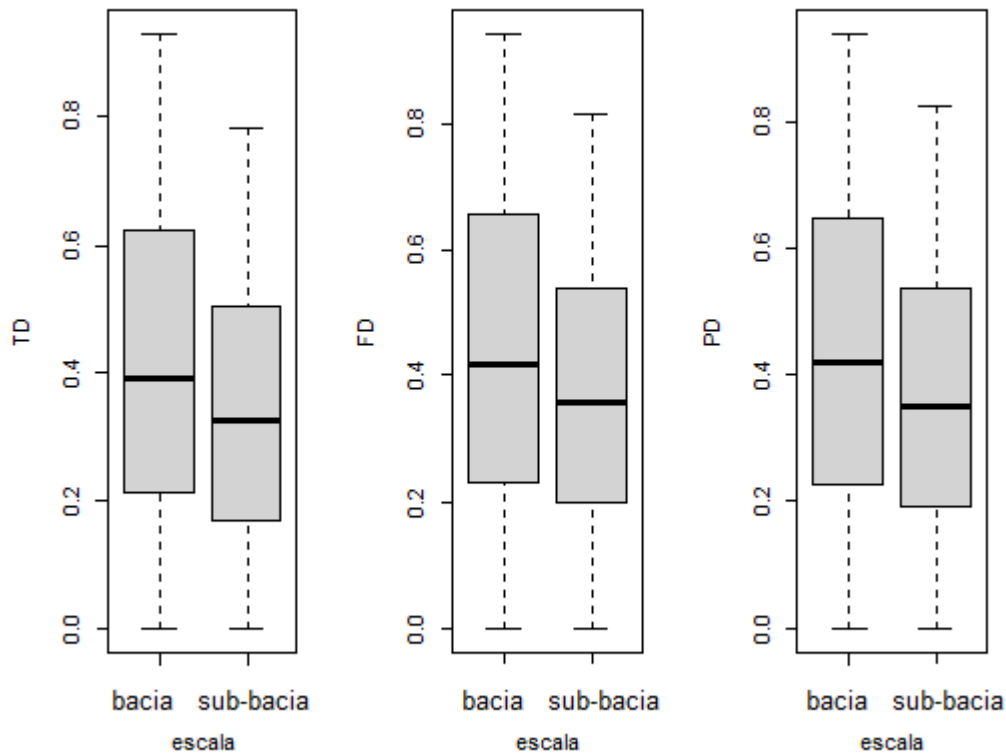


Figura 9. Componente diferença de riqueza (Brich) da diversidade beta taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) para o Alto Paranapanema (bacia) e para a sub-bacia do Pinhal (sub-bacia). As linhas centrais representam a mediana, a caixa denota a distribuição central dos dados (percentis de 25 as 75%), e as hastes representam os valores mínimos e máximos.



As análises de GDM, incluindo as distâncias ambientais (local e entorno) e geográficas para a bacia e sub-bacia explicaram, respectivamente, 19,05 e 31,54% dos desvios observados na dissimilaridade da ictiofauna (Tabela 6). Quando os desvios explicados pela GDM foram particionados em contribuições únicas de cada componente (local, geográfico e do entorno), o efeito do entorno foi maior para a bacia, explicando 10,85% da variância. Para a sub-bacia, por sua vez, o efeito geográfico teve maior importância, correspondendo a 27,91%.

Somente as variáveis distância geográfica, profundidade e sombreamento foram incluídas no modelo mínimo para a bacia hidrográfica (Tabela 6). A distância geográfica explicou a maior parte da dissimilaridade na composição das espécies, sendo responsável por explicar 38,21% dos desvios do modelo, seguida pelo sombreamento (35,19%) e pela profundidade (19,27%). Para a sub-bacia foram consideradas as variáveis distância

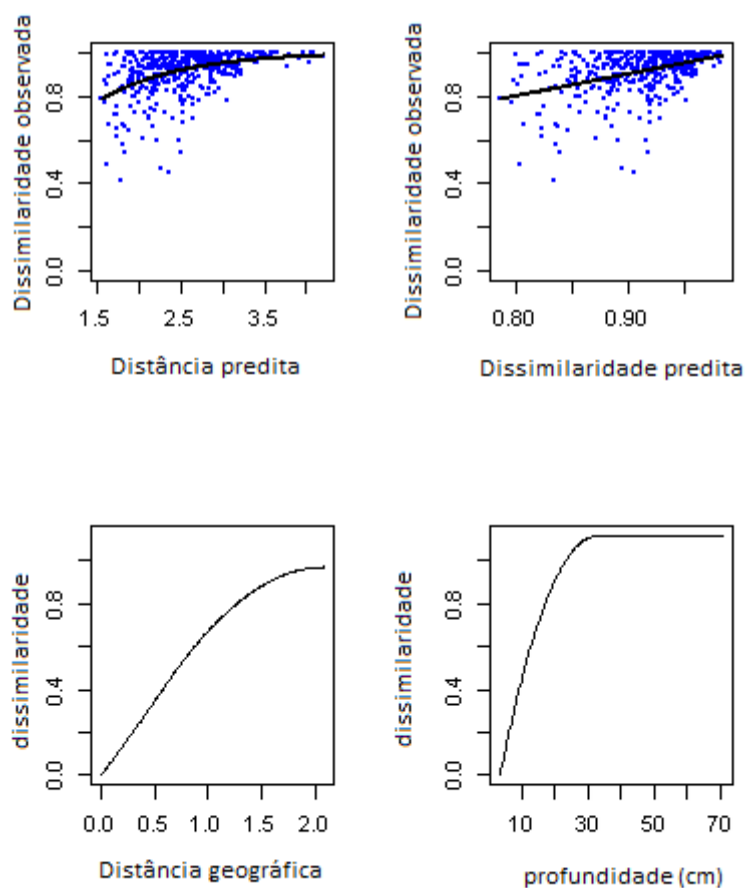
geográfica (77.62%) e estabilidade da margem (11.50%) como sendo importantes para explicar a dissimilaridade na composição da ictiofauna (Tabela 7).

Tabela 7. Resumo dos modelos, importância das variáveis e percentual da variância explicada para os componentes geográfico, local e do entorno para as duas escalas de bacia hidrográfica.

	<b>Escala</b>	
	Bacia	Sub-bacia
Desvio do modelo mínimo (deviance)	37.22	30.75
Percentual de desvio explicado	19.05	31.54
<b>Variáveis explicativas do modelo</b>		
	Desvio explicado	
Distância Geográfica	38.21	77.62
Profundidade	19.27	-
Estabilidade	-	11.50
Sombreamento	35.19	-
<b>Partição da variância</b>		
	Percentual de variância explicada	
local	5.47	0.65
entorno	<b>10.85</b>	8.01
geográfica	9.04	<b>27.91</b>

Ao realizar as análises das *I-splines* das variáveis explicativas do modelo mínimo para a bacia hidrográfica, a profundidade apresentou a maior altura da curva (Figura 10). Essa variável, portanto, é a mais importante para explicar a dissimilaridade composicional, com um maior somatório dos seus três coeficientes. A variação na diversidade beta aumenta rapidamente no início, atingindo a dissimilaridade máxima (1) a partir dos 30cm de profundidade. Essa variável é seguida pela distância geográfica e pelo sombreamento. Para a sub-bacia, a distância geográfica explicou melhor a variação na dissimilaridade (Figura 11), seguida pela estabilidade da margem.

Figura 10. À esquerda, relação entre a dissimilaridade composicional observada (diversidade beta total) e a predição linear da equação de regressão do GDM, analisadas par a par. O segundo gráfico representa a relação entre a dissimilaridade composicional predita e observada entre os locais, par a par – Bacia Hidrográfica. A seguir, função ajustada para cada variável independente que apresenta relação significativa com a diversidade beta total. A altura máxima da curva representa a quantidade total de substituição associada à variável, quando todas as outras variáveis são mantidas constantes. A forma da função indica a taxa na qual a composição da comunidade muda em cada gradiente ambiental. A distância geográfica foi medida a partir de coordenadas decimais.



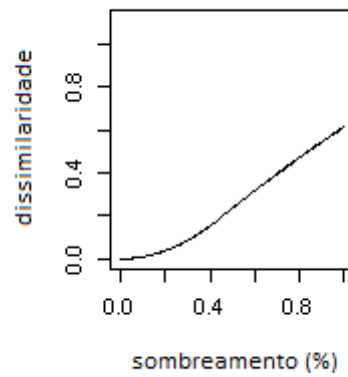
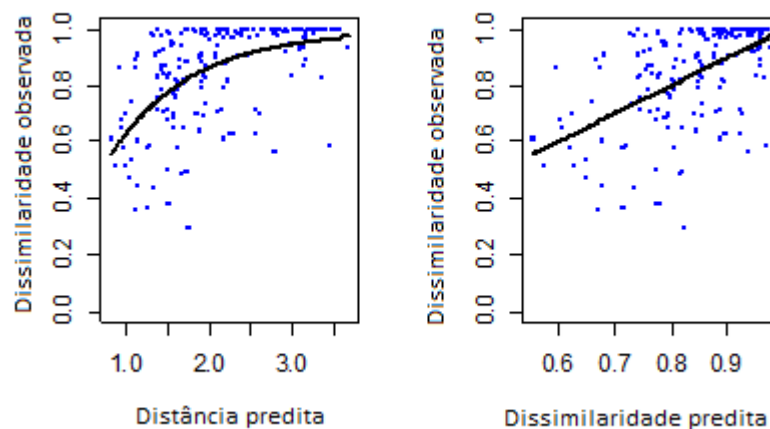
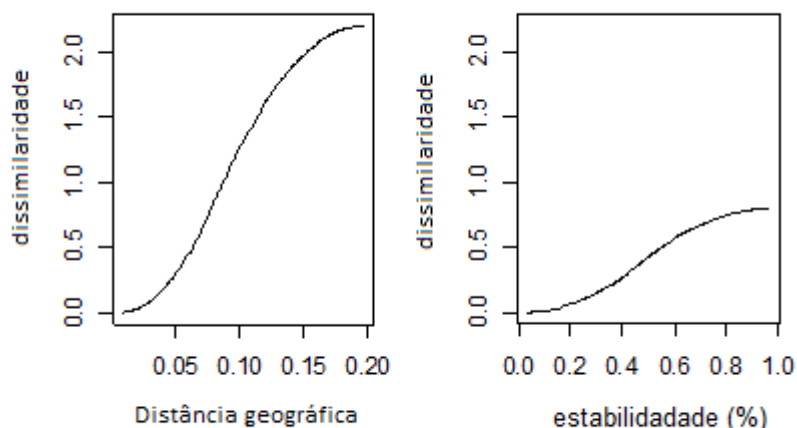


Figura 11. À esquerda, relação entre a dissimilaridade composicional observada (diversidade beta total) e a previsão linear da equação de regressão do GDM. O segundo gráfico representa a relação entre a dissimilaridade composicional predita e observada – sub-bacia. A seguir, a função ajustada para cada variável independente que apresenta relação significativa com a diversidade beta total. A altura máxima da curva representa a quantidade total de substituição associada à variável, quando todas as outras variáveis são mantidas constantes. A forma da função indica a taxa na qual a composição da comunidade muda em cada gradiente ambiental. A distância geográfica foi medida a partir de coordenadas decimais.







#### 4 DISCUSSÃO

Neste trabalho, analisamos a diversidade gama e as diversidades alfa e beta taxonômica, funcional e filogenética de peixes de riacho e a influência dos gradientes ambientais e espaciais na dissimilaridade composicional das espécies, considerando duas escalas espaciais da Bacia do Alto Paranapanema. A diversidade regional, a riqueza de espécies e a diversidade beta taxonômica, funcional e filogenética apresentaram variações conforme a escala espacial de análise. Foi confirmada a nossa expectativa de que a diversidade regional, a riqueza de espécies nos três níveis de diversidade, e a dissimilaridade taxonômica fossem maiores para a bacia hidrográfica. Diferentes efeitos estão atuando na estruturação das comunidades nas duas escalas de bacia.

Para a bacia hidrográfica, o efeito do entorno dos riachos foi o mais importante para explicar a dissimilaridade composicional (10.85%). Para a sub-bacia, por sua vez, o efeito geográfico apresentou a maior contribuição para a substituição de espécies, explicando 27.91% da variância. A quantidade mais significativa de espécies está representada por aquelas compartilhadas pela bacia e sub-bacia (20 de 36). No entanto, é importante destacar que, para a bacia hidrográfica, foram documentadas treze espécies exclusivas.

Organismos podem responder de maneiras distintas aos gradientes ambientais, o que reflete no funcionamento do ecossistema. Desse modo, os maiores valores de diversidade alfa funcional para a bacia podem sugerir que, que nessa escala, é encontrada uma maior complementariedade das funções ecológicas das espécies, o que resulta no

aumento da resiliência e da estabilidade do ecossistema (LEITÃO *et al.*, 2017). Além disso, a maior quantidade de espécies exclusivas documentadas para a bacia pode sugerir a ocupação de diferentes nichos e o desempenho de funções ecológicas exclusivas por espécies especialistas (MOUILLOT *et al.*, 2013).

Foram observados maiores valores de diversidade beta total para a bacia hidrográfica, em comparação com a sub-bacia, para os três níveis de diversidade. Para a diversidade taxonômica, os valores de substituição foram maiores do que os de diferença de riqueza para as duas escalas, estando de acordo com resultados observados para peixes em outros estudos recentes (EDGE *et al.*, 2017; LÓPEZ-DELGADO; WINEMILLER; VILA-NAVARRO, 2020; PELÁEZ; AZEVEDO; PAVANELLI, 2017). Esse resultado evidencia a importância da variação na composição de espécies entre locais para alimentar a diversidade beta nas duas escalas, em vez de somente locais com uma alta riqueza de espécies sendo responsáveis pela dissimilaridade composicional (ZBINDEN; MATTHEWS, 2017).

A heterogeneidade ambiental pode ser utilizada como explicação para os maiores valores de diversidade beta total para a bacia em comparação com a sub-bacia, bem como para a maior importância atribuída ao componente substituição, em relação à diferença de riqueza, para o nível taxonômico, nas duas escalas. Em uma escala espacial mais ampla, é esperada uma maior heterogeneidade ambiental, que propicia maior disponibilidade de recursos para as espécies, à medida que aumenta a variabilidade nas condições ambientais a que cada espécie está adaptada (MACARTHUR, 1984; PELÁEZ; AZEVEDO; PAVANELLI, 2017).

A maior importância da substituição para a diversidade beta taxonômica nas duas escalas pode ser explicada pelo filtro de espécies, refletindo a importância dos gradientes ambientais na sua composição e distribuição (LÓPEZ-DELGADO; WINEMILLER; VILA-NAVARRO, 2020; ZBINDEN; MATTHEWS, 2017). É esperada uma relação positiva entre a heterogeneidade ambiental e a diversidade beta em múltiplas escalas, quando as taxas de dispersão forem insuficientes para sobrepujar o processo de filtragem ambiental (HEINO; MELO; BINI, 2015). Quando os organismos presentes na comunidade apresentarem taxas de dispersão entre locais intermediária entre locais, e o ambiente de estudo apresentar uma extensão espacial intermediária, é esperada uma relação forte e positiva entre a diversidade beta e a heterogeneidade ambiental (HEINO; MELO; BINI, 2015).

Diferentemente do esperado, os valores de diferença de riqueza foram maiores para a bacia do que para a sub-bacia, para os três níveis de diversidade. Além disso, para a bacia hidrográfica, a diferença de riqueza foi maior do que a substituição, em relação à diversidade funcional e filogenética, mas não para a diversidade taxonômica. A diversidade beta filogenética para a bacia sendo resultado especialmente da diferença de riqueza contrastou com os resultados obtidos por Nakamura; Vicentin; Suarez nas bacias do Rio Paraná e Paraguai (2021).

Essa diferença observada para a diversidade beta taxonômica, em relação às diversidades funcional e filogenética, indica a importância de se adotar estratégias distintas para a conservação dessas diferentes facetas da diversidade. Enquanto diferentes locais alimentam a diversidade beta taxonômica por meio da substituição de espécies, áreas específicas com uma elevada riqueza de espécies podem estar contribuindo para a manutenção da diversidade funcional e filogenética (LI *et al.*, 2021).

O efeito geográfico, embora importante para explicar a dissimilaridade na bacia e na sub-bacia, não foi equivalente para as duas escalas, sendo o principal fator explicativo somente para a sub-bacia. A importância do efeito espacial na diversidade beta de peixes foi demonstrada por Teshima *et al.* (2016). Devido à configuração espacial dos riachos, as cabeceiras se encontram geograficamente isoladas umas das outras (FINN *et al.*, 2011), o que pode explicar a variação composicional das espécies. No entanto, uma possível explicação para a importância do efeito geográfico para a diversidade beta na sub-bacia considera que, nessa menor escala, as espécies se encontram muito próximas umas das outras e, portanto, somente a distância espacial entre elas irá contribuir efetivamente para a dissimilaridade.

A maior importância atribuída ao efeito do entorno para a bacia pode ser explicada pelo fato de que, em riachos de cabeceira, é encontrada uma significativa variação nos fatores ambientais e na composição da comunidade, resultando em uma relação mais forte entre as variáveis ambientais e a dissimilaridade composicional (ZBINDEN; MATTHEWS, 2017). Esse efeito do entorno dos riachos na diversidade beta total segue o modelo de alocação de espécies em que a distribuição e abundância são restringidas pelos filtros ambientais (LEIBOLD *et al.*, 2004). A influência dos filtros ambientais na estruturação de comunidades e assembleias de peixes também foi documentada em estudos como os de Hoeinghaus; Winemiller; Birnbaum (2007) e López-Delgado; Winemiller; Villa-Navarro (2020).

Em ambientes de riachos, é esperado que o efeito do entorno seja significativo ao se estudar escalas espaciais maiores, como toda a extensão da bacia. Nessas escalas, pode-se observar a influência de variáveis relacionadas à cobertura da terra: presença de pastagem, floresta nativa, agricultura e área urbanizada (ROA-FUENTES; CASATTI, 2017). No entanto, conforme a escala espacial diminui, vai se tornando mais difícil detectar a influência das variáveis ambientais na dissimilaridade de espécies, pois é esperada uma menor variação ambiental e menor extensão dos gradientes ambientais (PELÁEZ; AZEVEDO; PAVANELLI, 2017). Portanto, esse fator pode explicar a baixa importância atribuída ao efeito das variáveis locais para a sub-bacia (0.65).

Diferentemente de estudos anteriores, como o de Montag *et al* (2018), o efeito do entorno dos riachos foi maior do que o efeito das variáveis locais para explicar a dissimilaridade nas duas escalas. As variáveis locais apresentam um efeito direto na estrutura das comunidades de peixes, enquanto o efeito do entorno dos riachos, relacionados ao uso da terra, é indireto (ALMEIDA; VALENTE; CETRA, 2022). As variáveis preditoras relacionadas ao tipo de substrato não foram retidas como significativas para os modelos, o que não é o esperado, visto que peixes de riacho são altamente dependentes do tipo e da disponibilidade de substratos (PERESSIN *et al.*, 2020).

É importante considerar que o ‘gdm’ foi desenvolvido para grandes escalas, e o presente estudo foi realizado em escalas menores de bacia. Portanto, podem ser encontradas limitações nas análises. A análise do efeito geográfico não considera a particularidade da organização dos sistemas de riachos, em que as espécies se encontram isoladas nas cabeceiras. Além disso, a significativa parte da variância não explicada, nos dois modelos mínimos, pode indicar a necessidade de incluir outras variáveis preditoras nas análises, bem como analisar escalas maiores de bacia hidrográfica.

Considerando que a diversidade beta alimenta a diversidade regional (gama), por meio da contribuição de cada local (TESHIMA *et al.*, 2016), e que a substituição de espécies apresentou uma maior relevância para a dissimilaridade composicional nas duas escalas, as ações de conservação para os riachos de cabeceira devem priorizar a variação na composição de espécies entre os locais, em vez de concentrar os esforços somente em áreas que apresentem uma elevada riqueza de espécies (SOCOLAR *et al.*, 2016). Para tanto, é de fundamental importância que estratégias de conservação sejam pautadas na manutenção da heterogeneidade ambiental, considerando também variáveis localizadas no entorno dos riachos. Ademais, existe uma correlação positiva entre os três níveis de

diversidade alfa, portanto, adotar práticas para a conservação da riqueza taxonômica de espécies pode contribuir para a manutenção da diversidade funcional e, conseqüentemente, da estabilidade ambiental nos ambientes de riachos. Além disso, reflete também em uma maior distinção filogenética, que potencialmente permite uma maior variação de nichos e diferentes tipos de utilização de recursos.

## 5 CONCLUSÃO

Concluimos o trabalho destacando que houve diferenças entre as duas escalas de bacia hidrográfica. As três facetas da diversidade alfa, bem como a diversidade gama, foram maiores na escala de bacia do que de sub-bacia. A diversidade beta total foi maior para a bacia hidrográfica, nos três níveis de diversidade. Diferentemente do esperado, o componente substituição foi maior na escala de sub-bacia para os três níveis de diversidade. Nas duas escalas, o componente substituição foi maior do que a diferença de riqueza apenas para a diversidade taxonômica. Somente em escala de sub-bacia, a substituição foi mais importante para a diversidade filogenética, e os dois componentes da diversidade beta foram igualmente importantes para a diversidade funcional. Ao contrário do esperado, a diferença de riqueza foi maior na escala de bacia do que de sub-bacia, para os três níveis de diversidade. O efeito geográfico foi importante nas duas escalas para a diversidade beta taxonômica, porém constituiu o principal fator explicativo somente para a sub-bacia. Diferentemente do esperado, o efeito das variáveis locais na diversidade beta taxonômica foi menor do que o efeito das variáveis do entorno, nas duas escalas. Ressaltamos a importância de se considerar diferentes escalas e variáveis preditoras em ações de conservação de peixes de riachos, visto que os organismos respondem de maneiras distintas aos gradientes ambientais e geográficos, e os resultados são dependentes da escala espacial analisada.

## REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, R. S.; CETRA, M. Longitudinal gradient effects on the stream fish metacommunity. **Natureza & Conservação**, v. 14, p. 4–11, 2016.
- ALMEIDA, R. S.; VALENTE, R. O. A.; CETRA, M. The effect of hierarchical environmental structure and catchment-scale land cover on fish assemblage composition in streams from the Brazilian south-eastern rain forest. **Hydrobiologia**, 2022.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, p.134–143, 2010.

- BASELGA, A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 12, p. 1223–1232, 2012.
- BENONE, N. L. *et al.* Unravelling patterns of taxonomic and functional diversity of Amazon stream fish. **Aquatic Sciences**, v. 87, n. 25, 2020.
- BISHOP, T. R. *et al.* Contrasting species and functional beta diversity in montane ant assemblages. **Journal of Biogeography**, v. 42, p. 1776–1786, 2015.
- CALAÇA, A.; GRELLE, C. E. V. Diversidade funcional de comunidades: discussões conceituais e importantes avanços metodológicos. **Oecologia Australis**, v. 20, n. 4, p. 401–406, 2016.
- CARDINALE, B. J. *et al.* Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 486, p. 59–67, 2012.
- CARDOSO, P. *et al.* **BAT: Biodiversity Assessment Tools**. R package version 2.7.1. 2021. <https://CRAN.R-project.org/package=BAT>
- CARDOSO, P.; RIGAL, F.; CARVALHO, J. C. BAT - biodiversity assessment tools, an R package for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional diversity. **Methods Ecol. Evol.**, v. 6, p. 232–236, 2015.
- CARVALHO, J. C.; CARDOSO, P.; GOMES, P. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, p. 760–761, 2012.
- CASATTI, L.; DE FERREIRA, C. P.; CARVALHO, F. R. Grass-dominated stream sites exhibit low fish species diversity and dominance by guppies: An assessment of two tropical pasture river basins. **Hydrobiologia**, v. 632, n. 1, p. 273–283, 2009.
- CASTRO, R. M. C. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos (Castro, 1999) revisitado após mais de duas décadas. **Oecologia australis**, 2021. v. 25, n. 2, p. 231–245.
- CETRA, M. *et al.* Headwater stream fish fauna from the Upper Paranapanema River basin. **Biota Neotropica**, v. 16, n. 3, p. 1–6, 2016.
- CLARKE, K. R.; WARWICK, R. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. **Journal of Applied Ecology**, v. 35, n. 4, p. 523–531. 1998.
- COOK, R. R. *et al.* Geographic variation in patterns of nestedness among local stream fish assemblages in Virginia. **Oecologia**, v. 140, p. 639–649, 2004.
- COTTENIE, K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecological Letters**, v. 8, p. 1175–1182, 2005.
- DAJOZ, R. Os diversos aspectos da biodiversidade. *In*: DAJOZ, R. (Org.). **Princípios de Ecologia**. 7 ed. Porto Alegre: Artmed, 2005, p. 371–395.

- DUDGEON, D. *et al.* Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. **Biological Reviews**, v. 81, p. 163–182, 2006.
- EDGE, C. B. *et al.* Habitat alteration and habitat fragmentation differentially affect beta diversity of stream fish communities. **Landscape Ecology**, v. 32, n. 3, p. 647–662, 2017.
- FERRIER, S. *et al.* Using generalized dissimilarity modelling to analyze and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. **Diversity and Distributions**, v. 13, p. 252–264, 2007.
- FINN, D. S. *et al.* Small but mighty: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. **Journal of the North American Benthological Society** v. 30, p. 963–980, 2011.
- FITZPATRICK, M. C. *et al.* **gdm: Generalized Dissimilarity Modeling**. R package version 1.4.2.2. 2021. <https://CRAN.R-project.org/package=gdm>
- FLYNN, D. F. B. *et al.* Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. **Ecology**, v. 92, n. 8, p. 1573–1581, 2011.
- FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N.; VAN DER LAAN, R. **Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References**. Disponible em: <<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>>.
- GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. M. **Pattern and process in macroecology**. Blackwell Science, Oxford, 2000.
- GRAHAM, C. H.; FINE, P. V. A. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, v. 11, p. 1–13, 2008.
- GRANZOTTI, R. V. *et al.* Downstream impacts of dams: shifts in benthic invertivorous fish assemblages. **Aquatic Sciences**, v. 80, n. 28, 2018.
- HEINO, J.; MELO, A. S.; BINI, L. M. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. **Freshwater Biology**, v. 60, p. 223–235, 2015.
- HEINO, J.; TOLONEN, K. T. Ecological drivers of multiple facets of beta diversity in a lentic macroinvertebrate metacommunity. **Limnology and Oceanography**, v. 62, n. 6, 2017.
- HOEINGHAUS, D. J.; WINEMILLER, K. O.; BIRNBAUM, J. S. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. **Journal of Biogeography**, v.34, p.324–338, 2007.
- JUNQUEIRA, N. T. *et al.* Influence of environmental variables on stream fish fauna at multiple spatial scales. **Neotropical Ichthyology**, v. 14, n. 3, 2016.

- KECK, B. P. *et al.* Fish functional traits correlated with environmental variables in a temperate biodiversity hotspot. **PLoS ONE**, v. 9, n. 3, 2014.
- LANSAC-TÔHA, F. M. *et al.* Differently dispersing organism groups show contrasting beta diversity patterns in a dammed subtropical river basin. **Science of the Total Environment**, n. 691, p. 1271–1281, 2019.
- LEGENDRE, P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, p. 1324–1334, 2014.
- LEIBOLD, M. A. *et al.* The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v.7, n. 7, p. 601–613, 2004.
- LEITÃO, R. P. *et al.* Disentangling the pathways of land use impacts on the functional structure of fish assemblages in Amazon streams. **Ecography**, v. 41, p. 219–232, 2017.
- LIMA, A. C; *et al.* The rise and fall of fish diversity in a neotropical river after impoundment. **Hydrobiologia**, v. 763, n. 1, p. 207–221, 2016.
- LI, F. *et al.* Taxonomic, functional, and phylogenetic beta diversity in the Inner Mongolia grassland. **Global Ecology and Conservation**, v. 28, 2021.
- LOMOLINO, M. V. Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 1, p. 17–26, 2000.
- LÓPEZ-DELGADO, E. O.; WINEMILLER, K. O.; VILA-NAVARRO, F. A. Local environmental factors influence beta-diversity patterns of tropical fish assemblages more than special factors. **Ecology**, v. 10, n.2, 2020.
- MACARTHUR, R. H. **Geographical ecology: Patterns in the distribution of species.** New York, NY: Harper & Row. 1984, 288 p.
- MAGURRAN, A. E. Measuring Biological Diversity. **Blackwell Science Ltd.** 2004.
- MOKANY, K. *et al.* A working guide to harnessing generalized dissimilarity modelling for biodiversity analysis and conservation assessment. **Global Ecology and Biogeography**, v. 31, p. 802–821, 2022.
- MONTAG, F. A. *et al.* Land cover, riparian zones and instream habitat influence stream fish assemblages in the eastern Amazon. **Ecology of Freshwater Fish.**, p. 1–13., 2018.
- MOUILLOT, D. *et al.* A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 3, p. 167–177, 2013.
- NAKAMURA; G.; VICENTIN, W.; SUAREZ, Y. R. Taxonomic and phylogenetic beta diversity in headwater stream fish communities of the Paraná and Paraguai River basins. **Neotropical Ichthyology**, v. 19, n. 1, 2021.
- PELÁEZ, O.E; AZEVEDO, F. M.; PAVANELLI, C. S. Environmental heterogeneity



explains species turnover but not nestedness in fish assemblages of a Neotropical basin. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 29, 2017.

PERESSIN, A. *et al.* Physical habitat as predictor of fish trophic structure in Brazilian Atlantic rainforest streams. **Neotropical Ichthyology**, v. 18, n.2, p.1–18, 2020.

PEREZ ROCHA, M. *et al.* Local environment and space drive multiple facets of stream macroinvertebrate beta diversity. **Journal of Biogeography**, v. 45, n. 12, p. 2744–2754, 2018.

PIELOU, E. C. **Ecological Diversity**. New York: Wiley InterScience, 1975, 165p.

REIS, R. E. *et al.* Fish biodiversity and conservation in South America. **Journal of Fish Biology**, v. 89, p. 12–47, 2016.

R CORE TEAM (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.

ROA-FUENTES, C. A.; CASATTI, L. Influence of environmental features at multiple scales and spatial structure on stream fish communities in a tropical agricultural region. **Journal of Freshwater Ecology**, v. 32, n. 1, p. 273–287, 2017.

SALA, O. E. *et al.* Global biodiversity scenarios for the year 2100. **Science**, 287, p. 1770–1774, 2000.

SOCOLAR, J. B. *et al.* How Should Beta- Diversity Inform Biodiversity Conservation? Conservation Targets at Multiple Spatial Scales. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 31, p. 67–80, 2016.

STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 866–880, 2014.

TERESA, F.; RODRIGUES-FILHO, C. A. S.; LEITÃO, R. P. Diversidade funcional de comunidades de peixes de riacho. **Oecologia Australis**, v. 25, n. 02, p. 415–432, 2021.

TERUI, A. *et al.* Emergent dual scaling of riverine biodiversity. **PNAS**, v. 118, n. 47, 2021.

TESHIMA, F. A. *et al.* High b-diversity maintains regional diversity in Brazilian tropical coastal stream fish assemblages. **Fisheries Management and Ecology**, v. 23, n. 6, p. 531–539, 2016.

TICKNER, D. *et al.* Bending the Curve of Global Freshwater Biodiversity Loss: An Emergency Recovery Plan. **BioScience**, v. 70, n. 4, p.330–342, 2020.

TOUSSAINT, A. *et al.* Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the neotropics while functional vulnerability is widespread. **Scientific reports**, v. 6, n. 22125, p. 01–09, 2016.

WARD, J. V.; TOCKNER, K. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. **Freshwater Biology**, v. 46, p. 807–819, 2001.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, n. 3, p. 279–338, 1960.

WINTER, M.; DEVICTOR, V.; SCHWEIGER, O. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 28, n. 4, p. 199–204, 2013.

WRIGHT, D. H. *et al.* A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. **Oecologia**, v.113, p. 1–20, 1998.

ZBINDEN, Z. D.; MATTHEWS, W. J. Beta diversity of stream fish assemblages: partitioning variation between spatial and environmental factors. **Freshwater Biology**, v.62, p. 1460–1471, 2017.

ZHANG, C. *et al.* Responses of species and phylogenetic diversity of fish communities in the Lancang River to hydropower development and exotic invasions. **Ecological Indicators**, v. 90, p. 261–279, 2018.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir dos resultados deste trabalho, destacamos a importância das cabeceiras para a manutenção da diversidade regional da ictiofauna do Alto e Médio Paranapanema, considerando diferentes ambientes. Além disso, destaca-se a necessidade de se incluir as diferentes facetas da biodiversidade, bem como escalas espaciais distintas, em estudos ecológicos da ictiofauna de riachos. A Bacia do Alto Paraná representa uma área de representativo endemismo, em função das barreiras geográficas (NAKAMURA; VICENTIN; SUAREZ, 2021). Nesse sentido, os riachos de cabeceira do Alto e Médio Paranapanema apresentam um papel fundamental na conservação de espécies endêmicas e em risco de extinção, com uma representatividade de espécies autóctones do Alto Paraná (LANGEANI *et al.*, 2007; JARDULI *et al.*, 2020). Os reservatórios, por outro lado, podem estar atuando como propagadores de espécies exóticas e invasoras para os riachos à jusante e os rios. A diversidade beta e seus componentes substituição e diferença de riqueza fornecem mecanismos para a compreensão de diferentes efeitos na estruturação das comunidades, apresentando respostas diferentes de acordo com a

diversidade taxonômica, funcional e filogenética (NAKAMURA; VICENTIN; SUAREZ, 2021). Desse modo, sugerimos que futuros estudos considerem a análise do efeito dos gradientes ambientais e da distância geográfica na diversidade funcional e filogenética, incluindo os componentes substituição e diferença de riqueza da diversidade beta. Além disso, é fundamental que sejam realizados estudos sobre a dissimilaridade composicional em escalas maiores da bacia hidrográfica do Alto Paranapanema, incluindo riachos a jusante, visto que as espécies respondem de maneiras distintas aos gradientes ambientais da bacia hidrográfica. Os resultados deste trabalho complementam as informações necessárias para o estabelecimento ações de conservação efetivas para comunidades de peixes de rios e riachos. É importante considerar que a legislação brasileira, no que se refere à conservação da diversidade de peixes de riacho, é insuficiente, sendo necessário adotar medidas além da conservação da mata ciliar, como ações coletivas para proteção de florestas à montante dos riachos, e considerando os impactos das variáveis do entorno, incluindo o uso da terra (LEAL *et al.*, 2017).

## REFERÊNCIAS

- JARDULI, L. R. *et al.* Fish fauna from the Paranapanema river basin, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 20, n. 1, p. 1–19, 2020.
- LANGGANI, F. *et al.* Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. **Biota Neotropica**, 2007. v. 7, n. 3, p. 181–197.
- LEAL, C. G. *et al.* Multi-scale assessment of human-induced changes to Amazonian instream habitats. **Landscape Ecology**, v. 31, p. 1725-1745, 2017.
- NAKAMURA; G.; VICENTIN, W.; SUAREZ, Y. R. Taxonomic and phylogenetic beta diversity in headwater stream fish communities of the Paraná and Paraguai River basins. **Neotropical Ichthyology**, v. 19, n. 1, 2021.

## APÊNDICE 1

Tabela 1. Fauna de peixes das bacias do Alto e Médio Paranapanema, organizada por ambiente. \* = Espécies registradas com nome científico diferente nos artigos consultados. A classificação segue Fricke; Eschmeyer; Van der Laan (2022). Famílias estão organizadas nas ordens; famílias e espécies são apresentadas em ordem alfabética.

ORDEM/Família	Espécie	Cabeceiras	Rios	Riachos	Reservatórios	Autóctone	Alóctone	Exótica
<b>CYPRINIFORMES</b>								
Cobitidae	<i>Misgurnus anguillicaudatus</i> (Cantor 1842)	X	-	-	-			X
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus 1758	-	X	-	X			X
<b>CHARACIFORMES</b>								
Acestrorhynchidae	<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	-	X	-	X	X		
Anostomidae	<i>Leporellus pictus</i> (Kner, 1858)	-	-	-	X	X		
Anostomidae	<i>Leporellus vittatus</i> (Valenciennes 1850)	-	-	-	X	X		
Anostomidae	<i>Leporinus amblyrhynchus</i> Garavello & Britski 1987	-	X	-	X	X		
Anostomidae	<i>Leporinus friderici</i> (Bloch 1794)	-	X	X	X	X		
Anostomidae	<i>Leporinus octofasciatus</i> Steindachner 1915	-	X	X	X	X		
Anostomidae	<i>Leporinus paranensis</i> Garavello & Britski 1987	-	X	-	-	X		
Anostomidae	<i>Leporinus striatus</i> Kner 1858	-	X	X	X	X		

Anostomidae	<i>Megaleporinus elongatus</i> (Valenciennes 1850)	-	X	-	-	X
Anostomidae	<i>Megaleporinus obtusidens</i> (Valenciennes 1837)	-	X	X	X	X
Anostomidae	<i>Megaleporinus piavussu</i> (Britski, Birindelli & Garavello 2012)	-	-	-	X	X
Anostomidae	<i>Schizodon intermedius</i> Garavello & Britski 1990	-	X	X	X	X
Anostomidae	<i>Schizodon nasutus</i> Kner 1858	-	X	X	X	X
Bryconidae	<i>Brycon orbignyanus</i> (Valenciennes 1850)	-	-	X	-	X
Bryconidae	<i>Salminus hilarii</i> Valenciennes 1850	-	X	X	X	X
Characidae	<i>Astyanax biotae</i> Castro & Vari 2004	X	-	-	-	X
Characidae	<i>Astyanax lacustris</i> (Lütken 1875)	X	X	X	X	X
Characidae	<i>Astyanax aff. scabripinnis</i> (Jenyns 1842)	X	-	X	X	X
Characidae	<i>Bryconamericus aff. iheringi</i> (Boulenger 1887)	X	X	X	X	X
Characidae	<i>Cheirodon stenodon</i> Eigenmann, 1915	-	X	X	X	X
Characidae	<i>Galeocharax gulo</i> (Cope 1870)	-	X	X	X	X
Characidae	<i>Hemigrammus marginatus</i> Ellis 1911	-	-	-	X	X
Characidae	<i>Hyphessobrycon bifasciatus</i>	X	-	-	-	X

Ellis 1911							
Characidae	<i>Hyphessobrycon eques</i> (Steindachner 1882)	-	X	X	X		X
Characidae	<i>Odontostilbe avanhandava</i> Chuctaya, Bührnheim & Malabarba 2018	-	-	-	X	X	
Characidae	<i>Odontostilbe microcephala</i> Eigenmann 1907	-	-	X	-	X	
Characidae	<i>Oligosarcus paranensis</i> Menezes & Géry 1983	X	X	X	X	X	
Characidae	<i>Oligosarcus pintoi</i> Amaral Campos 1945	-	-	X	X	X	
Characidae	<i>Piabarchus stramineus</i> (Eigenmann 1908)	X	X	X	X	X	
Characidae	<i>Piabina argentea</i> Reinhardt 1867	X	X	X	X	X	
Characidae	<i>Psalidodon anisitsi</i> * (Eigenmann 1907)	X	X	X	X	X	
Characidae	<i>Psalidodon bockmanni</i> * (Vari & Castro 2007)	X	X	X	X	X	
Characidae	<i>Psalidodon eigenmanniorum</i> (Cope 1874)	-	-	X	-	X	
Characidae	<i>Psalidodon fasciatus</i> * (Cuvier 1819)	X	X	X	X	X	
Characidae	<i>Psalidodon aff paranae</i> * (Eigenmann 1914)	X	X	X	X	X	
Characidae	<i>Psalidodon schubarti</i> * (Britski 1964)	-	-	X	X	X	
Characidae	<i>Serrapinnus heterodon</i> (Eigenmann 1915)	-	X	-	X	X	
Characidae	<i>Serrapinnus notomelas</i>	-	X	X	X	X	

---

	(Eigenmann 1915)						
Crenuchidae	<i>Characidium fasciatum</i> Reinhardt 1867	-	-	X	X	X	
Crenuchidae	<i>Characidium gomesi</i> Travassos 1956	X	X	-	-	X	
Crenuchidae	<i>Characidium oiticicai</i> Travassos 1967	X	-	-	-	X	
Crenuchidae	<i>Characidium schubarti</i> Travassos 1955	X	X	-	-	X	
Crenuchidae	<i>Characidium zebra</i> Eigenmann, 1909	X	X	X	-	X	
Curimatidae	<i>Cyphocharax modestus</i> (Fernandez Yépez 1948)	-	X	X	X	X	
Curimatidae	<i>Steindachnerina insculpta</i> (Fernandez Yépez 1948)	-	X	X	X	X	
Erythrinidae	<i>Hoplias intermedius</i> (Günther 1864)	-	-	X	X		X
Erythrinidae	<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch 1794)	X	X	X	X	X	
Parodontidae	<i>Apareiodon affinis</i> (Steindachner 1882)	-	X	X	X	X	
Parodontidae	<i>Apareiodon ibitiensis</i> Amaral Campos 1944	X	-	-	-	X	
Parodontidae	<i>Apareiodon piracicabae</i> (Eigenmann 1907)	X	-	-	X	X	
Parodontidae	<i>Parodon nasus</i> Kner 1859	X	X	-	-	X	
Prochilodontidae	<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes 1837)	-	X	X	X	X	
Serrasalminidae	<i>Serrasalmus maculatus</i> Kner 1858	-	X	X	X	X	

---

Serrasalmidae	<i>Serrasalmus marginatus</i> Valenciennes 1837	-	-	-	X		X
Serrasalmidae	<i>Metynnix lippincottianus</i> (Cope 1870)	-	X	-	X		X
Serrasalmidae	<i>Myloplus tiete</i> (Eigenmann & Norris 1900)	-	-	-	X	X	
Serrasalmidae	<i>Piaractus mesopotamicus</i> (Holmberg 1887)	-	-	-	X	X	
Triportheidae	<i>Triportheus nematurus</i> (Kner 1858)	-	X	-	X		X
<b>GYMNOTIFORMES</b>							
Gymnotidae	<i>Gymnotus carapo</i> Linnaeus 1758	X	X	X	X	X	
Gymnotidae	<i>Gymnotus inaequilabiatus</i> (Valenciennes 1839)		-	X	X		X
Gymnotidae	<i>Gymnotus pantanal</i> Fernandes, Albert, Daniel- Silva, Lopes, Crapton & Almeida-Toledo 2005	-	X	-	-		X
Gymnotidae	<i>Gymnotus sylvius</i> Albert & Fernandes-Matioli 1999	X	X	X	X	X	
Sternopygidae	<i>Eigenmannia trilineata</i> López & Castello 1966	-	X	-	X	X	
Sternopygidae	<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes 1836)	X	X	X	X	X	
Sternopygidae	<i>Sternopygus macrurus</i> (Bloch & Schneider 1801)	-	X	-	X	X	
<b>SILURIFORMES</b>							
Auchenipteridae	<i>Tatia neivai</i> (Ihering 1930)	-	-	-	X	X	



Callichthyidae	<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus 1758)	-	X	X	X	X	
Callichthyidae	<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock 1828)	-	X	X	X	X	
Doradidae	<i>Rhinodoras dorbignyi</i> (Kner 1855)	-	-	-	X	X	
Heptapteridae	<i>Cetopsorhamdia iheringi</i> Schubart & Gomes 1959	X	X	X	-	X	
Heptapteridae	<i>Imparfinis borodini</i> Mees & Cala 1989	X	X	X	-	X	
Heptapteridae	<i>Imparfinis mirini</i> Haseman 1911	X	X	X	-	X	
Heptapteridae	<i>Phenacorhamdia tenebrosa</i> (Schubart 1964)	X	X	X	-	X	
Heptapteridae	<i>Pimelodella avanhandavae</i> Eigenmann 1917	X	X	X	X	X	
Heptapteridae	<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes 1835)	-	X	-	-	X	
Heptapteridae	<i>Pimelodella meeki</i> Eigenmann 1910	-	-	-	X	X	
Heptapteridae	<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard 1824)	X	X	X	X	X	
Ictaluridae	<i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque 1818)	-	-	-	X		X
Loricariidae	<i>Hisonotus depressicauda</i> (Miranda Ribeiro 1918)	-	X	-	-	X	
Loricariidae	<i>Hypostomus ancistroides</i> (Iheringi 1911)	X	X	X	X	X	

Loricariidae	<i>Hypostomus hermanni</i> (Ihering 1905)	-	-	X	-	X	
Loricariidae	<i>Hypostomus iheringi</i> (Regan 1908)	-	X	-	X	X	
Loricariidae	<i>Hypostomus margaritifer</i> (Regan 1908)	-	X	X	X	X	
Loricariidae	<i>Hypostomus multidentis</i> Jerep, Shibatta & Zawadzki 2007	-	-	-	X	X	
Loricariidae	<i>Hypostomus nigromaculatus</i> (Schubart 1964)	X	X	-	X	X	
Loricariidae	<i>Hypostomus paulinus</i> (Ihering 1905)	-	X	-	X	X	
Loricariidae	<i>Hypostomus regani</i> (Ihering 1905)	-	X	X	X	X	
Loricariidae	<i>Hypostomus strigaticeps</i> (Regan 1908)	-	X	X	X	X	
Loricariidae	<i>Hypostomus ternetzi</i> (Boulenger 1895)	-	-	-	X		X
Loricariidae	<i>Hypostomus tietensis</i> (Ihering 1905)	-	X	-	-	X	
Loricariidae	<i>Isbrueckerichthys alipionis</i> (Gosline 1947)	X	-	-	-	X	
Loricariidae	<i>Isbrueckerichthys duseni</i> (Miranda Ribeiro 1907)	X	-	-	-	X	
Loricariidae	<i>Megalancistrus parananus</i> (Peters 1881)	-	-	-	X	X	
Loricariidae	<i>Neoplecostomus paranensis</i> Langeani 1990	X	-	-	-	X	
Loricariidae	<i>Neoplecostomus selenae</i>	X	-	-	-	X	

---

	Zawadski, Pavanelli & Langeani 2008						
Loricariidae	<i>Neoplecostomus yapo</i> Zawadski, Pavanelli & Langeani 2008	X	-	-	-		X
Loricariidae	<i>Otothyropsis biamnicus</i> Calegari, Lehmann & Reis 2013	X	-	-	X		X
Loricariidae	<i>Pterygoplichthys ambrosettii</i> (Holmberg 1893)	-	-	X	X		X
Loricariidae	<i>Rineloricaria latirostris</i> (Boulenger 1900)	-	X	-	-		X
Loricariidae	<i>Rineloricaria pentamaculata</i> Langeani & de Araujo 1994	X	X	X	-		X
Loricariidae	<i>Proloricaria proluxa</i> (Isbrücker & Nijssen 1978)	-	X	-	-		X
Pimelodidae	<i>Iheringichthys labrosus</i> (Lütken 1874)	-	X	X	X		X
Pimelodidae	<i>Pimelodus maculatus</i> Lacepède 1803	-	X	X	X		X
Pimelodidae	<i>Pimelodus micróstoma</i> Steindachner 1877	-	X	-	-		X
Trichomycteridae	<i>Cambeva davisii</i> * (Haseman 1911)	X	-	-	-		X
Trichomycteridae	<i>Cambeva diabola</i> * (Bockmann, Casatti & de Pinna, 2004)	X	-	X	-		X
Trichomycteridae	<i>Cambeva guareiensis</i> Katz & Costa 2020	-	X	-	-		X
Trichomycteridae	<i>Cambeva pascuali</i> * (Ochoa, Silva, Costa e Silva, Oliveira & Datovo 2017)	-	-	X	-		X

---

---

<b>SYNBRANCHIFORMES</b>						
Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch 1795	X	X	X	X	X
<b>CICHLIFORMES</b>						
Cichlidae	<i>Australoheros facetus</i> (Jenyns 1842)	-	X	-	-	X
Cichlidae	<i>Cichla kelberi</i> Kullander & Ferreira 2006	-	X	X	X	X
Cichlidae	<i>Cichla monoculus</i> Spix & Agassiz 1831	-	-	-	X	X
Cichlidae	<i>Cichla piquiti</i> Kullander & Ferreira 2006	-	-	-	X	X
Cichlidae	<i>Cichlasoma paranaense</i> Kullander 1983	-	X	-	X	X
Cichlidae	<i>Coptodon rendalli</i> (Boulenger 1897)	-	-	X	X	X
Cichlidae	<i>Crenicichla britskii</i> Kullander 1982	-	-	X	-	X
Cichlidae	<i>Crenicichla haroldoi</i> Luengo & Britski 1974	-	-	X	X	X
Cichlidae	<i>Crenicichla jaguarensis</i> Haseman 1911	-	-	-	X	X
Cichlidae	<i>Crenicichla niederleinii</i> (Holmberg 1891)	-	-	-	X	X
Cichlidae	<i>Geophagus brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard 1824)	X	X	X	X	X
Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus 1758)	-	X	X	X	X

---

<b>CYPRINODONTIFORMES</b>								
Poeciliidae	<i>Phalloceros harpagos</i> Lucinda 2008	X	X	X	X	X		
Poeciliidae	<i>Phalloceros reisi</i> Lucinda 2008	X	X	-	-	X		
Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i> Peters 1859	-	X	X	-		X	
Poeciliidae	<i>Poecilia vivipara</i> Bloch & Schneider 1801	X	-	-	-		X	
<b>PERCIFORMES</b>								
Sciaenidae	<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel 1840)	-	X	-	X		X	
<b>TOTAL</b>	<b>128</b>	<b>46</b>	<b>79</b>	<b>67</b>	<b>87</b>	<b>107</b>	<b>16</b>	<b>5</b>

Fonte: Elaborada pelos autores.

## APÊNDICE 2

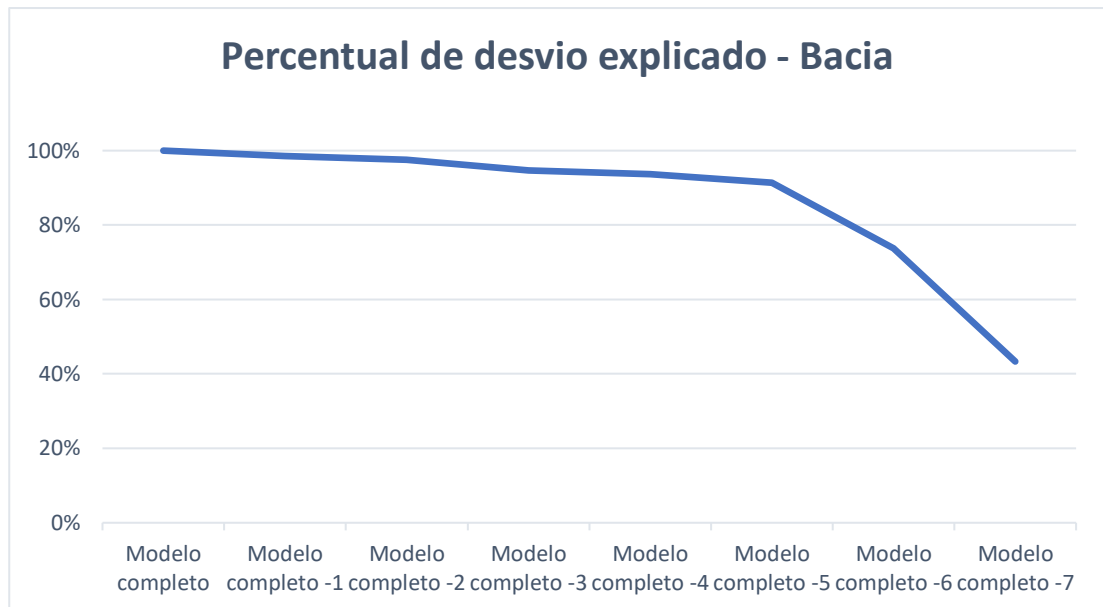
Tabela 3. Abreviaturas dos nomes das espécies. \* = Espécies registradas com nome científico diferente nos manuscritos Cetra *et al.* (2016) e Almeida; Cetra (2016).

<b>Abreviatura</b>	<b>Espécie</b>
Aalt	<i>Astyanax lacustris</i> *
Abio	<i>Astyanax biotae</i>
Aboc	<i>Psalidodon bockmanni</i> *
Afas	<i>Psalidodon fasciatus</i> *
Aibi	<i>Apareiodon ibitiensis</i>
Apar	<i>Psalidodon paranae</i> *
Bstr	<i>Piabarchus stramineus</i>
Cgom	<i>Characidium gomesi</i>
Cihe	<i>Cetopsorhamdia iheringi</i>
Csch	<i>Characidium schubarti</i>
Czeb	<i>Characidium zebra</i>
Evir	<i>Eigenmannia virescens</i>
Gbra	<i>Geophagus brasiliensis</i>
Gcar	<i>Gymnotus carapo</i>
Gsyl	<i>Gymnotus sylvius</i>
Hanc	<i>Hypostomus ancistroides</i>
Hani	<i>Psalidodon anisitsi</i> *
Hmal	<i>Hoplias malabaricus</i>
Hnig	<i>Hypostomus nigromaculatus</i>
Ibor	<i>Imparfinis borodini</i>
Imir	<i>Imparfinis mirini</i>
Nsel	<i>Neoplecostomus selenae</i>
Obia	<i>Otothyropsis biamnicus</i>
Opar	<i>Oligosarcus paranensis</i>
Parg	<i>Piabina argentea</i>
Pava	<i>Pimelodella avanhandavae</i>
Phar	<i>Phalloceros harpagos</i>
Pnas	<i>Parodon nasus</i>
Prei	<i>Phalloceros reisi</i>
Pten	<i>Phenacorhamdia tenebrosa</i>
Pviv	<i>Poecilia vivipara</i>
Rpen	<i>Rineloricaria pentamaculata</i>
Rque	<i>Rhamdia quelen</i>
Smar	<i>Synbranchus marmoratus</i>
Tdav	<i>Cambeva davisi</i> *
Tdia	<i>Cambeva diabola</i> *

Fonte: Autoria própria.

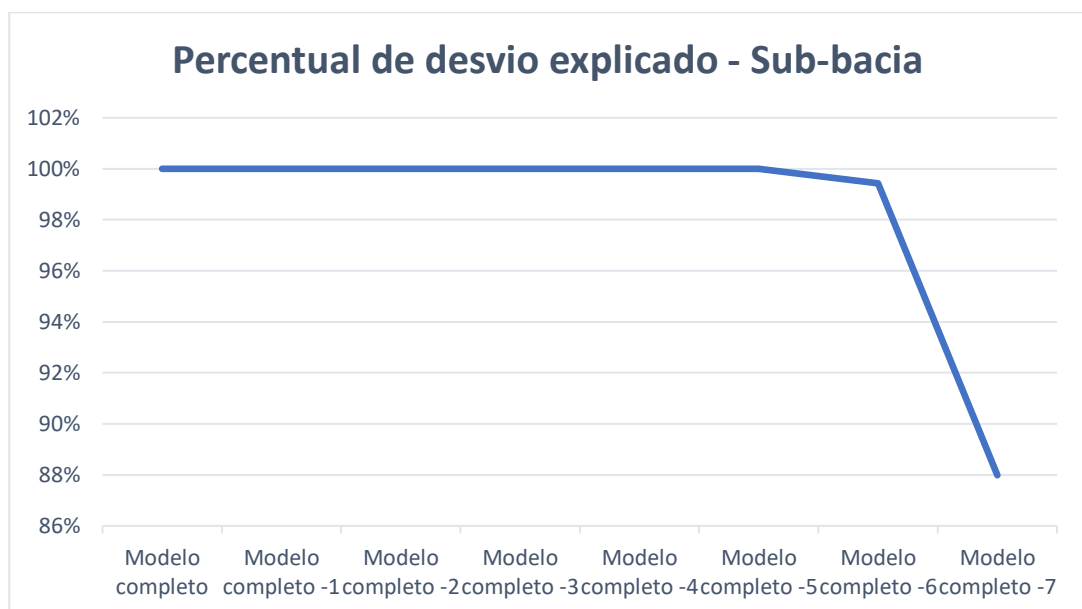
### APÊNDICE 3

Figura 4. Percentual dos desvios observados a partir da retirada de cada variável preditora do modelo anterior – Bacia hidrográfica.



Fonte: Autoria própria.

Figura 5. Percentual dos desvios observados a partir da retirada de cada variável preditora do modelo anterior – Sub-bacia.



Fonte: Autoria própria.