

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNICA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA,
CONSERVAÇÃO E BIOLOGIA EVOLUTIVA

**Diversidade molecular dos Ancistrini (Loricariidae:
Siluriformes) reofílicos da ecorregião Xingu-Tapajós**

EMANUELL DUARTE RIBEIRO

Manaus, Amazonas, Julho de 2013

EMANUELL DUARTE RIBEIRO

**Diversidade molecular dos Ancistrini (Loricariidae:
Siluriformes) reofílicos da ecorregião Xingu-Tapajós**

Orientador: Dr. Tomas Hrbek

Co-orientador: Dr. Leandro Melo de Sousa

Financiamento: FAPEAM (Processo: 3508/2009)

CNPq (Processo: 483155/2010-1)

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Genética, Conservação e Biologia Evolutiva

Manaus, Amazonas, Julho de 2013

Ficha catalográfica

Ribeiro, Emanuell Duarte

Diversidade molecular dos Ancistrini (Loricariidae: Siluriformes) reofílicos da ecorregião Xingu-Tapajós/ Emanuell Duarte Ribeiro. --- 2013. 51 f.

Orientador: Tomas Hrbek.

Coorientador: Leandro Melo de Sousa.

Dissertação (Mestrado) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Programa de Pós-Graduação em Genética Conservação e Biologia Evolutiva, Manaus, BR-AM, 2013.

1. DNA Barcoding. 2. Ictiologia. 3. Filogenia de Comunidades. I. Hrbek, Tomas, orient. II. Sousa, Leandro Melo de, coorient. III. Título.

SINOPSE

Caracterizou-se a diversidade molecular dos Ancistrini reofílicos da ecorregião aquática Xingu-Tapajós. Aspectos como identificação/delimitação molecular de espécies, índices de diversidade filogenética α e β , e estrutura filogenética de comunidades foram exploradas

Palavras-chave: DNA *barcoding*, Ictiologia, Filogenia de comunidades

Agradecimentos

- Ao Dr. Tomas Hrbek, pela confiança em mim depositada, conselhos experientes e constante apoio logístico e financeiro;
- À Dra. Izeni Pires Farias, por acolher em seu laboratório com grande entusiasmo, um recém graduado com o sonho de estudar “Filogeografia de peixes da Amazônia”, e com um conhecimento ínfimo sobre filogeografia e peixes amazônicos;
- Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e principalmente ao Programa de Pós-graduação em Genética, Conservação e Biologia Evolutiva, sua coordenação, secretaria e docentes;
- Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas - FAPEAM, pela bolsa de pesquisa e financiamento do projeto de dissertação.
- Aos Drs. Leandro Melo de Sousa e Tatiana Pereira e seus pupilos, por me receberem de portas abertas em sua residência, e apoio durante a coleta do Xingu;
- Aos Drs. Jansen Zuanon, Lúcia Rapp Py-Daniel e especialmente ao Msc. Renildo de Oliveira, pela ajuda com a identificação dos peixes do Tapajós;
- Ao piloto de voadeira Chiquinho e aos acarizeiros Dani, Edson, Raimundo e Rondi, pelo apoio durante as coletas;
- À toda família LEGAL, sobretudo os amigos Mário Nunes, Natasha Meliciano, Olavo Colatreli, Valéria Machado, Deyla Oliveira, pela contribuição direta no presente trabalho;
- Ao amigo Guilherme Fernandes Dias, pela grande parceria;
- Ao amigo Rupert Collins pelo apoio com as análises e incentivo ao uso do R!
- Às amigas Poli e Edilaine, pelas conversas agradáveis e momentos de descontração;
- À Tobi e Flocos, pela companhia;
- Aos pais, irmãos e demais familiares, pelo apoio incondicional, incentivo e palavras de conforto.
- À Tiara Sousa Cabral, a minha companheira, por estar sempre ao meu lado, me estimulando e ajudando a enfrentar cada desafio.

...esse trabalho não seria possível sem o apoio de cada um de vocês.

Resumo

Com mais de 5.700 espécies descritas a ictiofauna neotropical é considerada a mais diversa fauna de vertebrados. Os peixes neotropicais representam 20% de todas as espécies de peixes do mundo. Deste modo qualquer tentativa de se entender a completa evolução dos vertebrados deve incluir a diversificação dos peixes na bacia amazônica e regiões adjacentes. Dentre as drenagens que compõem a bacia amazônica, os rios Xingu e Tapajós se destacam pelo grande número de corredeiras e cachoeiras, que ocorrem na área de transição entre o escudo brasileiro e a planície amazônica. Os ambientes de corredeira apresentam um conjunto de características extremas à ictiofauna, requerendo dessa especializações morfofisiológicas e comportamentais. Com aproximadamente 250 espécies válidas, a tribo Ancistrini apresenta forte relação aos ambientes de águas correntosas e são um importante componente da ictiofauna reofílica da ecorregião aquática Xingu-Tapajós. O Xingu e Tapajós são considerados rios historicamente pouco amostrados, e o elevado número de espécies que vem sendo descritas nos últimos anos é um indicativo da necessidade de ampliação de estudos taxonômicos nessa ecorregião. Os recentes investimentos do governo federal na construção de empreendimentos hidroelétricos eleva a um estado de urgência a necessidade do aumento de estudos que visem descrever e elucidar os processos que geraram essas comunidades. Por esses motivos, o presente estudo teve como objetivo caracterizar a diversidade molecular e estrutura filogenética das comunidades de Ancistrini da ecorregião aquática Xingu-Tapajós a fim de esclarecer os processos ecológicos e históricos responsáveis pelo atual padrão de co-ocorrência de espécies. As análises de DNA *barcodes* revelaram a existência de 46 espécies de Ancistrini na ecorregião, essas estão distribuídas por 16 gêneros, sendo um deles um provável gênero novo. A elevada concordância do banco de dados molecular e as espécies morfológicamente identificadas, indica a confiabilidade da metodologia de DNA *barcoding* na identificação/delimitação de espécies, sendo assim uma ferramenta útil ao necessário aceleração da descrição de novas espécies da ictiofauna neotropical. A importância das interações bióticas sugerida pelas análises de estruturação filogenética de comunidades vai de encontro às teorias propostas para formação de comunidades de peixes em ambientes lóticos. Entretanto algumas evidências apontam que essa diferença pode ser resultado de viés relacionados às escalas taxonômicas e geográficas utilizadas nesse estudo.

Abstract

With more than 5,700 species described, Neotropical ichthyofauna is considered the most diverse vertebrate fauna of the world. Neotropical fishes represent 20% of all fish species in the world. Therefore any attempt to understand evolution of vertebrates must rely on the understanding of the diversification of fishes in the Amazon basin and adjacent regions. Among the drainages that comprise the Amazon basin, the Xingu and Tapajós are particularly notable for the large number of rapids and waterfalls, which occur in the transition area between the Brazilian Shield and the Amazonian plain. The environment of the rapids is characterized by a set of extreme environmental features, requiring morphophysiological and behavioral specializations of the associated ichthyofauna. With approximately 250 valid species, the tribe Ancistrini has strong association with rapidly moving waters, and are an important component of the rheophilic fish fauna of the Xingu-Tapajós aquatic ecoregion. The Xingu and Tapajós Rivers are considered historically under-sampled, and the high number of species that have been described in recent years is indicative of the need to expand the taxonomic studies in this ecoregion. The recent infrastructure investments by the federal government into the construction of hydroelectric developments raises to the state of urgency the need to increase the number of studies aimed to describe and elucidate the processes that generated these communities. For these reasons, the present study aimed to characterize the molecular diversity and phylogenetic structure of ancistrine communities of the Xingu-Tapajós aquatic ecoregion with the goal of clarifying the historical and ecological processes responsible for the current pattern of species co-occurrence. Analyses of DNA barcodes revealed the existence of 46 species of Ancistrini in the ecoregion, that are distributed in 16 genera, one of them probably being a new genus. The high concordance between morphologically and molecularly identified species indicates the reliability of the methodology of DNA barcoding for the identification/delimitation of species, making it a useful tool for the necessary acceleration of the description of new species of Neotropical ichthyofauna. The importance of biotic interactions suggested by analysis of phylogenetic community structure meets the theories proposed for the formation of communities of fish in lotic environments. However some evidence suggests that this difference may be the result of bias related to the taxonomic and geographical scales of the current study.

Sumário

Lista de Tabelas.....	I
Lista de Figuras	II
1. Introdução.....	1
1.1. Aspectos gerais sobre a ictiofauna neotropical	1
1.2. O escudo brasileiro e a ecorregião Xingu-Tapajós	2
1.3. Uso de marcadores moleculares em estudos filogenéticos e taxonômicos	4
1.4. Estrutura filogenética de comunidades	5
2. Objetivos.....	8
2.1. Geral	8
2.2. Específicos	8
3. Material e Métodos	9
3.1. Área e Metodologia de coleta.	9
3.2. Delimitação das comunidades.....	10
3.3. Procedimentos laboratoriais.....	11
3.4. Análises.....	12
3.4.1. Alinhamento e depósito de sequências.....	12
3.4.2. Análises estatísticas.....	12
4. Resultados.....	17
4.1. Amostragem e identificação morfológica	17
4.2. Estrutura dos dados genéticos	17
4.3. DNA <i>barcode</i>	17
4.3.1. Distâncias interespecíficas inferiores ao limiar (falsos negativos).....	19
4.3.2. Distâncias intraespecíficas superiores ao limiar (falsos positivos).....	21
4.3.3. Concordância entre os bancos de dados	22
4.4. Análise Filogenética.....	23
4.5. Análise de Diversidade Filogenética.....	25
4.5.1. Análises de diversidade α	25
4.5.2. Estrutura filogenética das comunidades	27
4.5.3. Análises de diversidade β	30
5. Conclusão	33
6. Referências	35
7. Apêndices	43

Lista de Tabelas

Tabela 1 Organização Filogenética esperada de uma comunidade, dado várias combinações de distribuição de traços filogenéticos e processos ecológicos dominantes (traduzido de Webb et al., 2002)	6
Tabela 2 Lista de nucleotídeos diagnósticos (ND) para espécies que apresentaram distâncias interespecíficas inferiores ao limiar de 1.64%.....	20
Tabela 3 Resultado dos índices de diversidade α em nível de drenagem e de comunidade.....	26
Tabela 4 Resultado dos cálculos do Índice de Taxon mais Próximo (NTI).....	28
Tabela 5 Resultado dos cálculos do Índice de Relacionamento de Redes (NRI).....	28

Lista de Figuras

Figura 1 Mapa da ecorregião aquática Xingu-Tapajós.....	9
Figura 2 Mapa evidencia os limites entre as comunidades.	11
Figura 3 Gráfico sumariza os possíveis resultados dos índices NTI/NRI.	15
Figura 4 Curva de densidade de distâncias genéticas.....	18
Figura 5 Árvore filogenética das espécies de Ancistrini da ecorregião Xingu-Tapajós.	23
Figura 6 Árvore filogenética das espécies que compõem o pool regional..	27
Figura 7 Dendrograma de ordenação das distâncias filogenéticas entre comunidades da ecorregião Xingu-Tapajós.	31

1. Introdução

1.1. Aspectos gerais sobre a ictiofauna neotropical

Os Peixes apresentam grande diversidade em sua morfologia, como também nos habitats que ocupam. Há aproximadamente 28.000 espécies de peixes descritas confrontadas a 26.734 espécies de Tetrápodes. Todavia um grande número de espécies de Peixes é descrito todos os anos e as estimativas mais conservadoras estimam a existência de aproximadamente 32.500 espécies (Nelson, 2006).

Cerca de 41% dos peixes ósseos são restritos a águas continentais, tendo uma contribuição amplamente maior do que o esperado se analisarmos apenas a área que ocupam (Cohen, 1970). Horn (1972) demonstrou a real significância disso salientando que há cerca de 113.000 km³ de água para cada espécie marinha enquanto que há aproximadamente apenas 15 km³ de água para cada espécie dulcícola.

As possíveis causas dessa diferença de 7.500 vezes na diversidade de espécies de peixes nesses dois principais ambientes são complexas e possivelmente estão vinculadas a condições ecológicas e históricas. Causas aparentes são os níveis de produtividade primária, diversidade de nichos e níveis de isolamento geográfico (Cohen, 1970). Corpos de águas continentais são relativamente mais produtivos, possuem maior diversidade de nichos e exibem maior frequência de eventos de isolamento geográfico, que podem interromper o fluxo gênico entre populações de uma espécie.

Uma maneira eficiente de se entender a distribuição dos Peixes dulcícolas é reconhecer as seis Áreas Zoogeográficas, como proposto por Wallace (1876): Paleártica, Neártica, Etíope, Australiana, Oriental e Neotropical. Matthews (1998) conduziu um amplo estudo sobre a distribuição dos Peixes dulcícolas e constatou a aplicabilidade das Áreas Zoogeográficas em estudos ictiológicos.

Área neotropical estende-se não apenas pela América do Sul como também pela parte tropical da América do Norte e as Antilhas. Pode ser diferenciada de todas as outras Áreas Zoogeográficas pela pequena porção ocupada por desertos, grandes áreas de planícies e inigualável extensão e exuberância de suas florestas (Wallace, 1876). Os Peixes neotropicais estão restritos as porções tropicais úmidas, em sua maioria floresta tropicais, pantanais e savanas, estando ausentes nas regiões mais áridas, como a costa do pacífico e regiões boreais do Cone sul na Argentina e Chile (Arratia, 1997; Dyer, 2000).

Atualmente são conhecidas mais de 5.700 espécies de Peixes neotropicais, muitas outras são descritas todos os anos. Estimativas mais recentes apontam a existência de

mais de 7.000 espécies, o que faz da ictiofauna neotropical a mais diversa fauna de vertebrados do mundo (Berra, 2001; Reis *et al.*, 2003; Petry, 2008). Os peixes neotropicais representam cerca de 20% de todas as espécies de peixes, e possivelmente 10% de todas as espécies de vertebrados (Vari & Malabarba, 1998). Portanto qualquer tentativa de se entender a completa evolução dos vertebrados deve contar com a diversificação dos peixes da bacia amazônica e regiões adjacentes (Albert & Reis, 2011).

Assim como a maioria dos ecossistemas dulcícolas, a ictiofauna neotropical é dominada pelos Ostariophysi (*sensu* Fink & Fink, 1981) (i.e., Characiformes, Siluriformes e Gymnotiformes), os quais compreendem 77% do total de espécies. Dentre os clados de Ostariophysi Neotropicais, de longe os mais diversos são Characoidea (Tetras e espécies relacionadas) com mais de 1.750 espécies e Loricarioidea (Acaris e espécies relacionadas) com mais de 1.490 espécies (Albert *et al.*, 2011).

1.2. O escudo brasileiro e a ecorregião Xingu-Tapajós

A plataforma Sul-Americana é a principal feição geológica da Região Neotropical. Consiste em um antigo acúmulo de fragmentos de crosta que subjaz a planície amazônica e ocupa 62% do continente atual (Almeida, 2000). Inseridos nessa plataforma estão duas áreas expostas de rochas de origem Pré-cambriana, os escudos brasileiro e das guianas. Os escudos são antigas porções da crosta terrestre, tectonicamente estáveis, que sobreviveram as fusões e divisões dos continentes e supercontinentes por pelo menos 500 milhões de anos (Almeida, 2000).

O escudo brasileiro há muito tempo perdeu maior parte de seus sedimentos facilmente erodidos, e como resultado é drenado por rios de águas claras, pobres em sedimentos em suspensão, tais como Xingu, Tapajós e Tocantins/Araguaia.

As bacias dos rios Xingu e Tapajós possuem semelhantes características fisionômicas e ictiofaunística, e em razão disso vêm sendo agrupadas em uma mesma ecorregião aquática (*sensu* Dinerstein *et al.*, 1995), ou área de endemismo (Hubert & Renno, 2006). Uma característica marcante dessas bacias é a presença de grande número de cachoeiras e corredeiras que ocorrem principalmente na faixa de transição do escudo brasileiro e a planície amazônica. As corredeiras formam um ambiente extremo para os peixes ao combinar alta velocidade de correnteza, turbulência e substrato rochoso, requerendo especializações morfológicas, fisiológicas e comportamentais a ictiofauna reofilica (Zuanon, 1999).

Os ambientes de corredeiras tem sido considerados ambientes historicamente pouco amostrados. Parte disso deve-se a dificuldade de se amostrar esses ambientes com métodos tradicionais, além de difícil acesso a algumas áreas. Por esse motivo, a maior parte das informações sobre a ictiofauna reoflúvia amazônica está restrita a relatórios técnicos não publicados, principalmente aqueles referentes a diagnósticos ambientais de empreendimentos hidrelétricos.

A necessidade de se intensificar estudos nas comunidades de peixes nessas bacias fica ainda mais evidente se analisarmos que a quantidade de espécies descritas nas últimas duas décadas no Xingu, quando foram descritas 38 espécies de peixes, triplicou em relação a períodos anteriores. Já no Tapajós, essa tendência é ainda mais exacerbada, considerando que 32 novas espécies foram descritas nos últimos dez anos (Bukup & Santos, 2010).

Além disso, um recente estudo indica que a diversidade críptica parece ser especialmente elevada em rios de corredeiras. Nesse trabalho, realizado no rio Araguaia, foram amostradas 12 espécies representantes dos principais grupos de peixes de corredeiras (loricariídeos, anastomídeos e ciclídeos), em 50% dessas foram observados múltiplos indivíduos formando linhagens genéticas com níveis de divergência compatíveis aos encontrados entre espécies congênicas. Dentro das 12 espécies morfológicas, foram encontradas 31 linhagens genéticas tão divergentes que podem ser consideradas espécies distintas (Hrbek, com. pess.).

Os peixes de rios de corredeiras compõem um grupo que está em constante risco, ocasionado por duas ameaças principais. A maior delas é que as áreas de corredeiras são alvos constantes de empreendimentos hidrelétricos. Em vários rios, tais como: Tocantins, Trombetas e Jamari o represamento da água resultante da construção de hidrelétricas fez com que as corredeiras e grande parte da ictiofauna associada desaparecessem (Santos *et al.*, 2006). Com a retomada do crescimento do país, o Governo Federal tem planos já confirmados de construção de novas hidrelétricas nos rios Tapajós e Jamanxim, e obras já avançadas no complexo hidrelétrico de Belo Monte, no rio Xingu.

Outra importante ameaça é a pesca de peixes ornamentais, que em muitos casos é a principal ou única fonte de renda para pessoas que vivem da extração de peixes vivos destinados ao mercado aquarífilo nacional e principalmente internacional. Vários grupos de peixes são explorados nessas regiões, dentre elas estão o loricariídeos, localmente denominados acaris. Camargo *et al.* (2010) caracterizaram a pesca ornamental na região através do desembarque de peixes ornamentais no porto de Altamira, cidade

que fica às margens do rio Xingu. De um total de 129.849 espécimes de Loricariídeos desembarcados entre os anos de 2006 e 2007 os autores reconheceram 31 espécies, muitas das quais ainda não foram descritas pela ciência. Das 31 espécies reconhecidas, 30 são pertencentes a gêneros da tribo Ancistrini (*e.g.*, *Pseudacanthicus*, *Baryancistrus*, *Ancistrus*, *Hypancistrus*, *Panaque*, *Hopliancistrus*, *Parancistrus*, *Leporacanthicus*, *Spectracanthicus* e *Peckoltia*).

Ancistrini (*sensu* Armbruster, 2004) é uma tribo pertencente à subfamília Hypostominae. Com 29 gêneros reconhecidos, tem sua monofilia bem suportada por caracteres morfológicos, podendo ser separados dos demais Loricariídeos (exceto Pterygoplichthyini) pela presença de placas laterais reversíveis com odontóides hipertrofiados. Um recente estudo filogenético, baseado em múltiplos marcadores moleculares, aponta que a tribo Ancistrini não consiste em um grupo monofilético (Cramer *et al.*, 2011). Entretanto essa é uma inferência preliminar, e uma filogenia molecular que inclua um número representativo dos gêneros da subfamília Hypostominae ainda está por ser feita.

Algumas características como a alta relação com ambientes de corredeiras, a baixa capacidade de dispersão, constituir uma parcela importante dos peixes explorados com fins ornamentais, e possível diversidade críptica, fazem desse clado um bom modelo para o entendimento da diversidade molecular e padrões de estruturação filogenética das comunidades de peixes reofílicos no escudo Brasileiro.

1.3. Uso de marcadores moleculares em estudos filogenéticos e taxonômicos

Além de caracteres morfológicos, marcadores moleculares vem sendo amplamente empregados em estudos de reconstrução filogenética e delimitação de espécies. Entretanto a escolha do marcador molecular deve ser feita de maneira coerente, já que os mesmos apresentam características de transmissão e taxas de evolução distintas (Avice, 1994).

Estudos recentes têm usado dados de DNA mitocondrial (mtDNA) para inferências filogenéticas nos mais diversos grupos (*e.g.*, Willis *et al.*, 2007; Hrbek *et al.*, 2008) e também como base para descrição de novas espécies (*e.g.*, Hrbek & Taphorn, 2008)

O mtDNA é considerado um excelente marcador molecular para as análises genéticas por possuir estrutura genética relativamente simples, exibir simples modo de transmissão genética, em geral sem recombinação ou outros rearranjos, por apresentar

rápida evolução, sendo de 5 à 10 vez mais rápida do que a evolução de genes nucleares codificadores de proteínas, além de extensa variação interespecífica (Avice, 2000).

O gene mitocondrial Citocromo Oxidase C Subunidade I (COI) tem ganhado destaque a partir da publicação de Hebert *et al.* (2003). O COI, também conhecido como DNA *barcode*, tem se mostrado bastante efetivo na identificação rápida de uma grande variedade de táxons, incluindo aves (Kerr *et al.*, 2007), aranhas (Greenstone *et al.*, 2005), crustáceos (Costa *et al.*, 2007), gastrópodes (Remigio & Hebert, 2003), anfíbios (Vences *et al.*, 2005) e peixes (Ward *et al.*, 2005; Collins *et al.*, 2012), inclusive representantes da tribo Ancistrini (Fisch-Muller *et al.*, 2012).

1.4. Estrutura filogenética de comunidades

A maioria dos estudos de ecologia de comunidades de peixes realizados na região neotropical tem como foco detalhes de espécies em escalas locais. Dentre os parâmetros utilizados para descrever essas comunidades estão: riqueza e composição de espécies, abundâncias absoluta e relativa, distribuição espacial, variáveis ambientais (pH, vazão de água e profundidade), atributos ecológicos e propriedades fenotípicas (Sabino & Zuanon, 1998; Zuanon, 1999; Casatti, 2005; Mendonça *et al.*, 2005; Espírito-Santo *et al.*, 2009).

Comunidades ecológicas são grupamentos de espécies co-ocorrentes que interagem potencialmente umas com as outras. Elas resultam não apenas de processos ecológicos atuais, como competição entre espécies (Leibold, 1998) e ação de filtros ambientais (Weiher & Keddy, 1995; Chase, 2003), como também de processos evolutivos históricos e atuais (Tofts & Silvertown, 2000; Ackerly, 2003). Portanto novos parâmetros, tais como Diversidade Filogenética e Estruturação Filogenética devem ser implementados a fim de tornar os estudos de organização de comunidades mais preditivos sobre a estrutura e o funcionamento das mesmas (Webb *et al.*, 2002; Cianciaruso *et al.*, 2009).

A inclusão de informações filogenéticas em estudos de comunidades leva a um melhor entendimento dos processos que geram os padrões de diversidade biológica. Tal perspectiva possibilita estimar o tempo de coexistência e de divergência entre as espécies; verificar se há congruências biogeográficas interespecíficas, bem como a ocorrência de similaridades ecológicas de nichos conservados durante a evolução; verificar quais processos ecológicos moldaram a organização da comunidade ao longo do tempo e de que forma esses processos se relacionam com a história evolutiva dos táxons (Webb *et*

al., 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2004; Crozier *et al.*, 2005; Hardy & Senterre, 2007; Cadotte *et al.*, 2010; Letcher, 2010; Gómez *et al.*, 2010).

Baseado no pressuposto de que a organização das comunidades ecológicas é determinada por fatores ecológicos e evolutivos, Webb *et al.* (2002) sugeriram um esquema coerente para inferir os mecanismos de coexistência contemporânea (Tabela 1). Nesse esquema as comunidades podem estar filogeneticamente estruturadas de três formas: Aleatória, Agregada ou Dispersa.

Tabela 1 Organização Filogenética esperada de uma comunidade, dado várias combinações de distribuição de traços filogenéticos e processos ecológicos dominantes (traduzido de Webb *et al.*, 2002)

Força ecológica Dominante	Traços ecológicos filogeneticamente:	
	Conservados	Convergentes
Filtros Ambientais (atração fenotípica)	Agregada	Dispersa
Exclusão Competitiva (repulsão fenotípica)	Dispersa	Aleatória

Quando os filtros ambientais forem o processo ecológico dominante (Weiher & Keddy, 1995; Webb, 2000) e os traços funcionais forem conservados na evolução das linhagens de espécies (*i.e.*, traços são mais similares entre as espécies com maior proximidade filogenética) (Ackerly, 2003), níveis de co-ocorrência entre espécies próximas filogeneticamente tendem a ser altos (Agregada). Neste caso, o uso do hábitat é um traço conservado dentro do pool de espécies da comunidade e a atração fenotípica predomina sobre a repulsão (Webb, 2000; Webb *et al.*, 2002).

A dispersão filogenética ocorre por causa de exclusão competitiva se espécies filogeneticamente próximas apresentarem um uso similar do nicho (Webb *et al.*, 2002; Letcher *et al.*, 2010). Neste caso, as espécies filogeneticamente próximas tendem a apresentar baixos níveis de co-ocorrência (Cianciaruso *et al.*, 2009). No entanto, se os traços funcionais evoluírem convergentemente e as espécies filogeneticamente próximas forem funcionalmente diferentes, os filtros ambientais podem favorecer a co-ocorrência de espécies filogeneticamente distantes (dispersão filogenética) (Webb *et al.*, 2002; Cianciaruso *et al.*, 2009)

A estrutura filogenética aleatória surge quando a competição, no caso de traços filogeneticamente convergentes, tende a remover qualquer associação sistemática,

resultando em comunidades que não são diferentes das esperadas ao acaso (Webb *et al.*, 2002).

Em geral, estudos em diversas assembleias de comunidades ecológicas têm encontrado uma agregação filogenética (Webb, 2000; Kembel & Hubbell, 2006; Vamosi *et al.*, 2009) e, conseqüentemente, apontam para um papel predominante dos filtros ambientais na estruturação das comunidades (Webb *et al.*, 2002). Entretanto, o padrão filogenético parece depender de escalas espaciais e taxonômicas (Cavender-Bares *et al.*, 2006; Swenson *et al.*, 2006).

2. Objetivos

2.1. Geral

Caracterizar a diversidade molecular e estrutura das comunidades de peixes reoflúvios da ecorregião aquática Xingu-Tapajós a fim de elucidar os processos ecológicos e históricos responsáveis pelo atual padrão de distribuição de espécies, tendo como modelo a tribo Ancistrini (Loricariidae: Siluriformes).

2.2. Específicos

- Analisar a concordância entre os bancos de dados morfológicos e molecular, a fim de averiguar a confiabilidade dos dados de DNA *barcoding* na identificação/delimitação de espécies de Ancistrini;
- Averiguar a existência de espécies crípticas;
- Comparar os índices de diversidade α entre as diferentes comunidades;
- Verificar como as comunidades de peixes reoflúvios estão estruturadas filogeneticamente;
- Comparar a estrutura filogenética de comunidades de peixes nas diferentes comunidades;
- Comparar o *turnover* de espécies entre as comunidades e verificar como as similaridades ictiofaunísticas estão relacionadas à filogenia.

3. Material e Métodos

3.1. Área e Metodologia de coleta.

As coletas do material biológico foram realizadas em áreas de corredeiras das Eco-Região Xingu-Tapajós. Ao todo, foram amostrados 15 pontos de pedrais, distribuídos pelas porções Médias e Baixas dos Rios Tapajós e Xingu, Rios Iriti e Bacajá (nas proximidades das confluências com o Rio Xingu) (Figura 1).

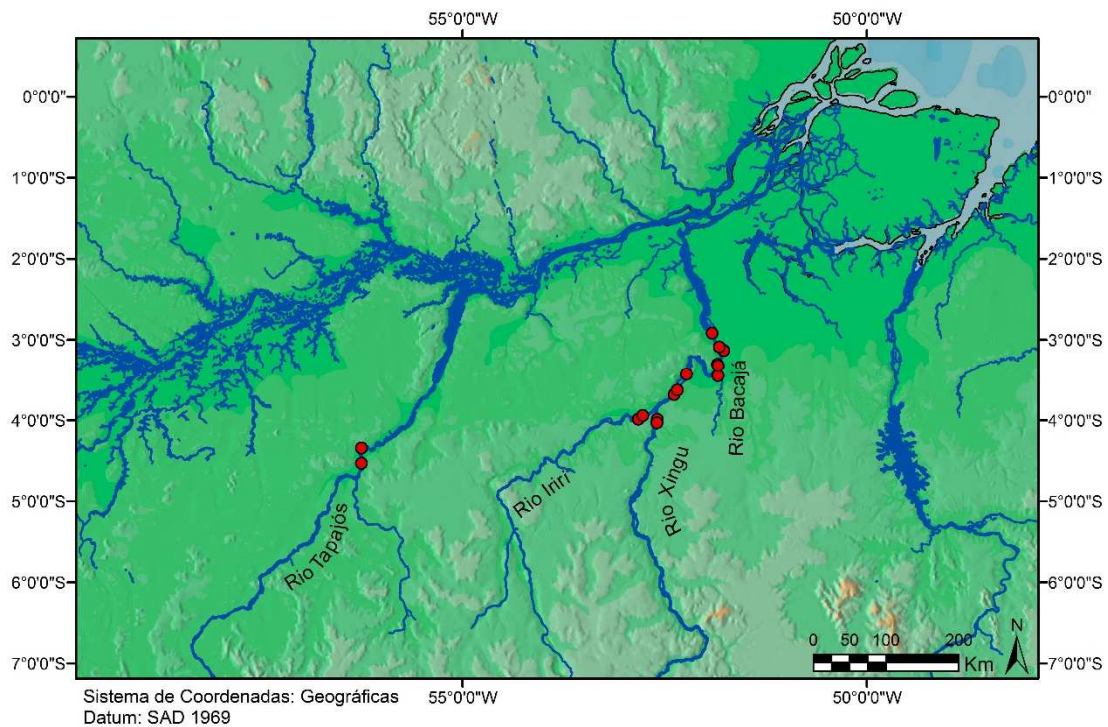


Figura 1 Mapa da ecorregião aquática Xingu-Tapajós: os círculos vermelhos indicam os pontos de coleta.

A amostragem objetivou a captura do maior número de espécies em cada local. Com o objetivo de melhor representar a diversidade genética intraespecífica, quando possível, foram amostrados cinco exemplares de cada espécie por localidade.

As capturas foram realizadas de maneira específica e seletiva através de mergulho em conjunto com acarizeiros, pescadores especializados na pesca ornamental de Loricariídeos. Para tal foram utilizados apetrechos de pesca tradicionalmente empregados pelos acarizeiros: máscaras de mergulho, tarrafas (malha de aproximadamente 0,5 cm e altura de 40 cm), vaquetas (bastões de madeira de aproximadamente 40 cm de comprimento e 2 cm de largura) e compressores de ar adaptados, para mergulhos em profundidades superiores à 1,5m.

Os exemplares coletados foram eutanasiados através de overdose intencional por imersão em solução anestésica (eugenol) seguindo Leary *et al.* (2013). Amostras de tecido

muscular foram preservadas em etanol 95%, enquanto que os vouchers foram etiquetados e fixados em formalina 10% e em seguida preservados em etanol 95%. As amostras de tecido foram depositadas na Coleção de Tecidos de Genética Animal - CTGA da UFAM. Os vouchers estão em processo de tombamento na coleção ictiológica do INPA.

Os espécimes foram identificados com a ajuda de pesquisadores especializados em taxonomia e com vasta experiência no grupo biológico e região geográfica alvos (Dr. Leandro Melo de Sousa – UFPA, MSc. Renildo Ribeiro de Oliveira – INPA). O uso das notações “sp.”, “cf.” e “aff.”, relacionadas a identificação dos espécimes, foi feita de acordo com Bengtson (1988). Informações relacionadas ao local de coleta ou nome popular foram utilizados para diferenciar casos de identificação incerta em espécies congênicas.

3.2. Delimitação das comunidades

As comunidades foram aqui definidas baseado em conhecimento *a priori* da distribuição geográfica restrita de algumas espécies, possivelmente geradas por barreiras biogeográficas ou diferenças ambientais (Figura 2).

Primeiramente foram separadas as drenagens do Tapajós e Xingu fundamentado na provável ausência de ligação entre a ictiofauna reoflúvia ocasionada pela baixa velocidade de correnteza e grande área de sedimento arenoso/lamoso que separa as porções baixas dos dois rios (Jegú, 1992).

Internamente à drenagem do Tapajós, consideramos as porções média e baixa comunidades distintas. Essas comunidades são possivelmente isoladas por uma série de cachoeiras localizadas entre os povoados de Pimental e São Luiz do Tapajós. Tem sido demonstrado que as cachoeiras desempenham um papel central na determinação da estrutura das comunidades de peixes (Júlio Júnior *et al.*, 2009). Na bacia do rio Madeira o efeito vicariante das cachoeiras de Teotônio e Jirau sobrepõem os efeitos locais e sazonais na composição das comunidades ictias (Torrente-Vilara *et al.*, 2011).

Pelos mesmos motivos descritos acima, as porções média e baixa do rio Xingu foram consideradas comunidades distintas. Assim como o rio Tapajós, o rio Xingu apresenta uma série de cachoeiras sendo a cachoeira do Jericoá e a cachoeira de Belo Monte prováveis barreiras biogeográficas à ictiofauna.

Ainda na bacia do Xingu, consideramos dois dos seus principais tributários (rio Iri e rio Bacajá) comunidades isoladas. Apesar da aparente ausência de barreiras

biogeográficas entre essas comunidades e a comunidade do médio Xingu, esses tributários apresentam condições físico-químicas (*e.g.*, Carga de sedimento e condutividade) diferenciadas. O que pode ocasionar algum nível de isolamento entre suas comunidades.

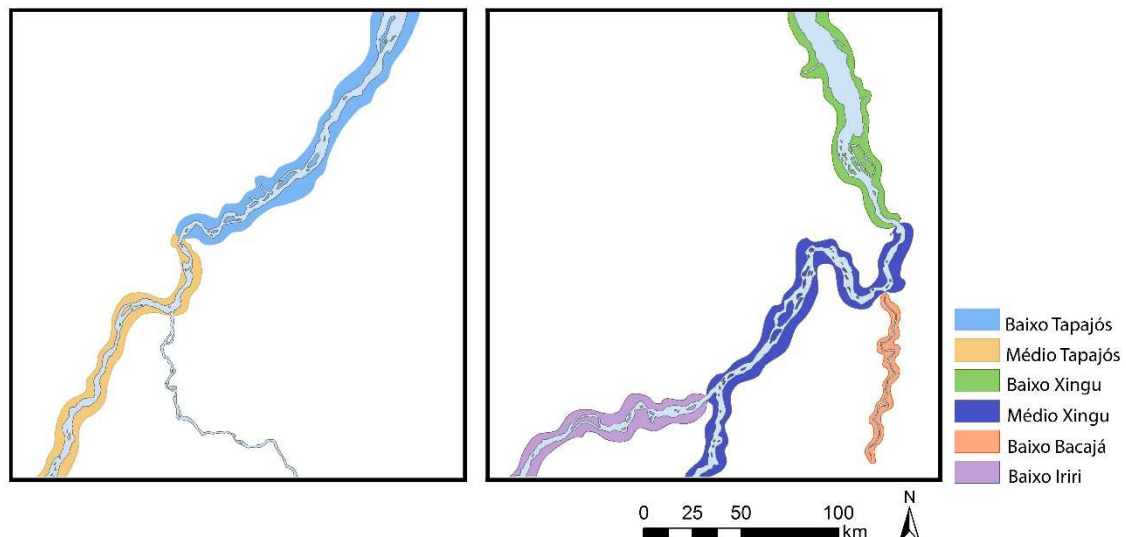


Figura 2 Mapa evidencia os limites entre as comunidades.

3.3. Procedimentos laboratoriais

Sub-amostras de aproximadamente 4 mm² de tecido muscular foram submetidas ao protocolo básico de extração de DNA por fenol-clorofórmio (Sambrook *et al.* 1989). Após a extração, os produtos foram quantificados em espectrofotômetro, e diluídos a uma concentração de 25ng/μl para ser utilizado nas reações em cadeia da polimerase (PCR - *Polymerase Chain Reaction*).

Quando possível, pelo menos 05 exemplares de cada espécie foram submetidos a reação em cadeia da polimerase (PCR), buscando sempre cobrir ao máximo as suas distribuições geográficas. Para amplificação da região codificadora da subunidade 1 do Citocromo C Oxidase (COI) foram utilizados os *primers* COIfish-F2 (5' - GTAAAACGACGGCCAGTTTTRTGGRGCTACAAICCC- 3') (Hrbek, com. pess.) e COIfish-R1 (5' - CAGGAAACAGCTATGACTACTTCIGGGTGICCRAAGAAYCA- 3') modificado de Ward *et al.* (2005). Caudas M13 e T7 foram incluídas nas extremidades 5' dos *primers forward* e *reverse* respectivamente (sequências indicadas pelas bases realçadas nas sequências nucleotídicas dos *primers*), com a finalidade de padronizar as reações de sequenciamento.

As reações foram preparadas para volume final de 15µL contendo: 6.8 µl de H₂O milli-Q; 1.2 µl de MgCl₂ (25 mM); 1.2 µl de dNTPs (10 mM); 1.5 µl de 10x PCR buffer (100mM Tris-HCl, 500mM KCl); 1.5 µl de cada primer (2 µM); 0.3 µl de Taq DNA Polimerase (1 U/µl) e 1 µl de DNA (25ng/µl). O perfil térmico da reação foi: desnaturação inicial de 1 minuto a 72 °C, seguido de 35 ciclos de desnaturação a 93°C por 10 segundos, anelamento a 50°C por 40segundos e extensão a 72°C por 1 minuto e 30 segundos, havendo uma extensão posterior aos ciclos a 72°C por 5 minutos (Colatrelli *et al.*, 2012).

Após a amplificação por PCR, o produto foi purificado por Exo-Sap (*Exonuclease I - Shrimp Alkaline Phosphatase*). O sequenciamento dos fragmentos de PCR seguiu a otimização de ciclo rápido (*optimized fast cycling protocol - STeP*) (Platt *et al.*, 2007), utilizando kits de sequenciamento BigDye™ *Terminator Cycle Sequencing* (Applied Biosystems Inc.). Nessa etapa foram utilizados os *primers* M13 e T7. As seqüências nucleotídicas foram resolvidas pelo sequenciador automático ABI 3130xl (Applied Biosystems Inc.).

3.4. Análises

3.4.1. Alinhamento e depósito de seqüências

As seqüências nucleotídicas (*forward* e *reverse*) de cada indivíduo foram automaticamente agrupadas no *software* Geneious R6.1 (Biomatters Ltd.). Os *contigs* gerados foram manualmente inspecionados e em seguida alinhados através do algoritmo de alinhamento de *contigs* disponível no mesmo *software*. As seqüências foram traduzidas em proteínas no quadro de leitura correto e foi averiguado a existência de códons de parada. O alinhamento foi exportado em um arquivo de formato FASTA (*.fasta/*.fas). As seqüências nucleotídicas, juntamente às informações suplementares referentes a cada espécime analisado foram depositadas no banco de dados do BOLD-System (*Barcode Of Life Data-Systems*, disponível em: <http://www.boldsystems.org/>), sob os *Process-ID: BSA001-13 - BSA288-13*. Ver Apêndice 1 para lista completa dos espécimes sequenciados.

3.4.2. Análises estatísticas

Salvo indicações contrárias, todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente do R 3.0.1 (R *Development Core Team*, 2010), utilizando os pacotes SPIDER (*SPecies IDentity and Evolution in R*) (Brown *et al.*, 2012), PICANTE (*Phylocom Integration, Community Aanalyses, Null-models, Traits and Evolution in R*) (Kembel *et al.*, 2010) e suas dependências.

3.4.2.1. Delimitação molecular de espécies

O principal pressuposto da metodologia de DNA *barcode* é que a variação genética interespecífica excede a variação genética intraespecífica de tal maneira que cria uma lacuna evidente — denominada *barcoding gap* — que permite a atribuição de espécimes não identificados às suas espécies com taxas de erro ínfimas. Foi investigada a existência de *barcoding gap* em nosso banco de dados e calculado o limiar de triagem de espécies (*threshold*) mais provável através da função *localMinima* (Brown *et al.*, 2012). Essa função calcula, a partir de uma matriz de distância genética (K2P), um gráfico de densidade de distância, no qual a primeira queda de densidade de distância indica a transição entre as distâncias intra e interespecíficas. A maior vantagem dessa abordagem é que ela não requer conhecimento prévio da identidade das espécies para obter uma indicação de possíveis valores de limiar.

Está cada vez mais claro que uso de um limiar de triagem único incorre na possibilidade de dois tipos de erro: os falsos negativos e falsos positivos. Os falsos negativos ocorrem quando pequena ou nenhuma variação no fragmento de DNA *barcode* é encontrada entre espécies distintas (Wiemers & Fiedler, 2007). Com o intuito de mitigar esse tipo de erro, foi utilizado como ferramenta complementar de delimitação a abordagem de Nucleotídeos Diagnósticos (ND – *Nucleotide Diagnostic*) (Rach *et al.*, 2008; Wong *et al.*, 2009), para os pares ou grupos de espécies que apresentaram distâncias interespecíficas inferiores ao limiar de triagem. Falsos positivos ocorrem quando uma espécie apresenta divergências intraespecíficas mais profundas que o limiar de triagem utilizado. Neste trabalho cada linhagem genética com distância genética para o táxon mais próximo superior ao limiar de triagem foi considerado uma espécie candidata.

Análises descritivas dos dados, tais como: distância intraespecífica (máxima, mínima e média) e distância entre espécies congênicas (máxima, mínima e média) foram realizadas na bancada de trabalho (*workbench*) do BOLD-System (*Barcode Of Life Data-Systems*, disponível em: <http://www.boldsystems.org/>).

3.4.2.2. Análise Filogenética

Um representante de cada espécie foi aleatoriamente escolhido para reconstrução filogenética. Uma árvore filogenética ultramétrica inferida por análise Bayesiana foi gerada no BEAST v1.7.5 (Drummond *et al.*, 2012), utilizando sequências de COI e as seguintes configurações: modelo de evolução HKY + G, como sugerido pelo

MrModelTest (Nylander, 2004); relógio molecular estrito; *Speciation: Yule processe* como *tree prior*; tamanho da cadeia 20 milhões de gerações; burn-in de 10%. Foram feitas duas corridas independentes, com topologias iniciais distintas, com o intuito de fornecer uma confirmação adicional da convergência da distribuição da probabilidade posterior.

3.4.2.3. Diversidade α

A diversidade local de cada comunidade foi calculada a partir dos índices de Riqueza de Espécies (SR – *Species Richness*) e Diversidade Filogenética de Faith (PD – *Faith's Phylogenetic Diversity*) (Faith, 1992). O índice SR é calculado pela soma total das espécies que compõem cada comunidade, não levando em consideração informações importantes como: abundância das espécies e relacionamento filogenético entre elas. Já o índice de Diversidade Filogenética de Faith (PD), considerado uma das primeiras medidas filogenéticas utilizadas em ecologia de comunidades, difere das medidas tradicionais de Diversidade α por incorporar informações sobre a idade de especiação dos componentes de uma comunidade (Cianciaruso *et al.*, 2009). É obtida pela soma dos comprimentos dos ramos de uma dada árvore filogenética na qual estão incluídas todas as espécies co-ocorrentes. Comunidades compostas por espécies filogeneticamente distintas apresentam maiores valores de PD. Sendo assim, a PD é uma função do número de espécies e a diferença filogenética entre elas (Faith, 1992).

3.4.2.4. Estrutura filogenética das comunidades

A estrutura filogenética das comunidades foi medida a partir dos índices MPD (*Mean Pairwise Distance*) e MNTD (*Mean Nearest Taxon Distance*) (Webb *et al.*, 2002). O MPD é definido como a distância filogenética média entre todas as combinações de pares de espécies, e estima o valor geral da estrutura filogenética de uma comunidade. Já o MNTD é definido como a distância filogenética média do táxon de maior similaridade genética de todas as espécies e captura a variação contida nas “extremidades” da filogenia (Webb, 2000).

Para padronização do tamanho de efeito (*standardized effect size*) o Índice de Relacionamento de Redes (NRI) e o Índice de Táxon mais Próximo (NTI) foram calculados com base nos valores de MPD e MNTD. Tais índices são calculados a partir da comparação dos valores MPD e MNTD observados e dos valores de MPD e MNTD de comunidades geradas a partir de um modelo de randomização (comunidades nulas). O modelo de randomização utilizado foi o *trailswap* (Miklos & Podani, 2004). Esse modelo

randomiza as matrizes de presença/ausência de espécies, mantendo as informações riqueza de espécies para cada comunidade. As formulas a seguir ilustram os cálculos de NRI e NTI.

$$NRI = -1 \frac{\bar{x} MPD_{obs} - \bar{x} MPD_{null}}{sdMPD_{null}}$$

$$NTI = -1 \frac{\bar{x} MNTD_{obs} - \bar{x} MNTD_{null}}{sdMNTD_{null}}$$

Valores negativos (< 0) de NTI e NRI aliados a valores de $p > 0.95$ são indicativos de dispersão filogenética, ou maior distância filogenética entre as espécies co-ocorrentes do que o esperado. Enquanto que valores positivos (> 0) de NTI e NRI e valores de p inferiores à 0.05 indicam um agrupamento filogenético, ou seja, a distância filogenética entre as espécies que compõem a comunidade são menores do que o esperado ao acaso (Figura 3).

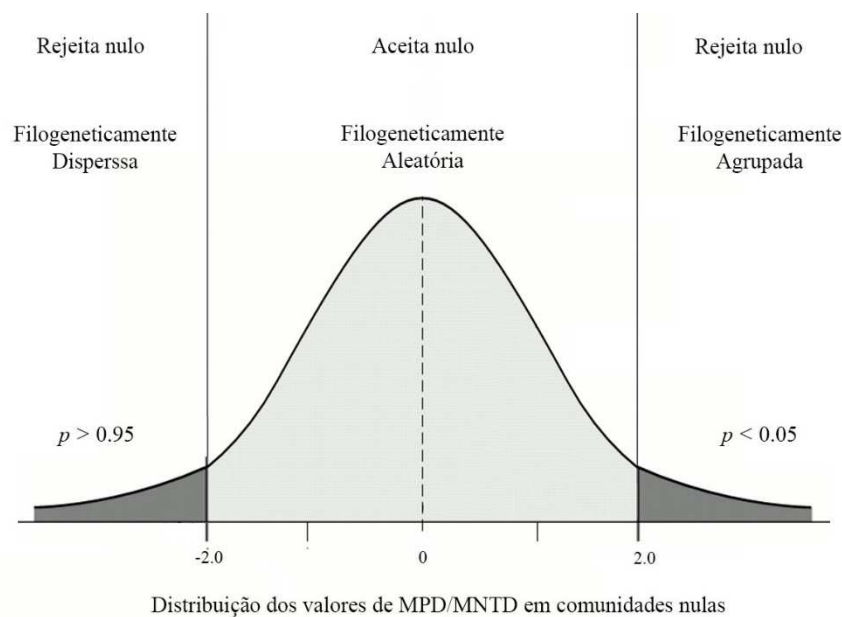


Figura 4 Gráfico sumariza os possíveis resultados dos índices NTI e NRI.

3.4.2.5. Diversidade β

A semelhança/diferença na composição de espécies entre as comunidades foi mensurada a partir dos índices de β MPD e β MNTD (Webb *et al.*, 2002). De maneira

análoga aos índices de estrutura filogenética de comunidades, esses índices calculam as médias das distâncias par-a-par e a distância do táxon mais próximo entre as espécies de duas comunidades distintas. O relacionamento filogenético entre as comunidades foi ordenado em forma de dendograma.

4. Resultados

4.1. Amostragem e identificação morfológica

Ao todo foram coletados 515 espécimes, a partir dos quais as análises morfológicas identificaram 42 espécies. Dessas, 19 pertencem à espécies nominais e 23 à espécies que ainda carecem de descrição científica. As espécies foram distribuídas em 16 gêneros, sendo um deles um provável gênero novo (Ancistrini gn. “*naná*”). A elevada proporção de espécies de Ancistrini desprovidas de descrição científica condizem com o histórico de amostragens esporádicas na ecorregião Xingu-Tapajós. Mais do que isso, apontam a urgente necessidade de ampliação dos investimentos em estudos moleculares, taxonômicos e ecológicos nessas áreas. O uso de metodologias de coletas apropriadas para ambientes de corredeiras será outro fator imprescindível para mitigar essa lacuna de conhecimento taxonômico.

4.2. Estrutura dos dados genéticos

Um total de 286 amostras foram sequenciadas (Apêndice 1). As sequências nucleotídicas foram traduzidas em proteínas no quadro de leitura correto, sem indícios de códons de parada ou *indels*. 98% das sequências amplificadas foram > 500pb (média = 573pb). 220 sítios foram variáveis, sendo 210 deles parcimoniosamente informativos. O número de exemplares analisados variou de 01 à 20 por espécie (média = 05), com 90% delas sendo representada por múltiplos (> 02) indivíduos. O número de haplótipos por espécie variou de 01 à 11 (média = 2,44).

4.3. DNA *barcode*

As distâncias genéticas intraespecíficas variaram entre 0% e 7.82% (média = 0.86%), e de 0% à 10.01% (média = 4.29%) para comparações entre espécies congênicas, estabelecendo um relação de quase 05 vezes entre a média das distâncias entre espécies congênicas e a média das distâncias intraespecíficas. A baixa média da diversidade intraespecífica demonstra que a maioria das espécies apresentou um único, ou um grupamento restrito de haplótipos, entretanto a diversidade intraespecífica máxima de 7.82% é muito elevada e possivelmente é resultado de falha de identificação ou indício da presença de espécies crípticas.

O valor médio das distâncias entre espécies congênicas (4.29%) é inferior à média encontrada em outros estudos de DNA *barcoding* em peixes neotropicais (6.8 –

10.61%) (Carvalho *et al.*, 2011; Pereira *et al.*, 2011; Pereira *et al.*, 2013). Parte dessa diferença pode ser explicada pelo elevado número de espécies por gênero aqui analisados (média = 2.87). Espera-se que o simples acréscimo de espécies proximalmente relacionadas no banco de dados diminua a média das distâncias interespecíficas. Baixos valores de distâncias entre espécies congênicas já foram reportados para outros membros da subfamília Hypostominae (Montoya-Burgos, 2003; Fisch-Muller *et al.*, 2012; Pereira *et al.*, 2013). Esse padrão é compartilhado com outros grupos megadiversos (gêneros *Serrasalmus* e *Pygocentrus* da família Characidae) (Hubert *et al.*, 2007), e corrobora a hipótese de recente irradiação de espécies na ictiofauna neotropical (Montoya-Burgos, 2003; Hubert *et al.*, 2007).

O gráfico de densidade das distâncias genéticas indica uma uniformidade em sua distribuição. A ausência de um intervalo de densidade nula entre os prováveis picos de diversidade intraespecífica e distâncias entre espécies congênicas pode ser interpretado um como a ausência de um *Barcoding Gap* provocado pela sobreposição dos valores de distância intra e interespecífica. Por consequência, o uso de um limiar de triagem único na identificação e delimitação de espécies deve ser feito com prudência (Figura 4).

Apesar de alguns estudos apresentarem sucesso ao definir espécies através do uso de um único limiar de triagem (Hebert *et al.*, 2004; Carvalho *et al.*, 2011), cada vez mais estudos demonstram algum nível de sobreposição entre as distâncias intra e interespecífica (Meyer & Paulay, 2005; Wiemers & Fiedler, 2007).

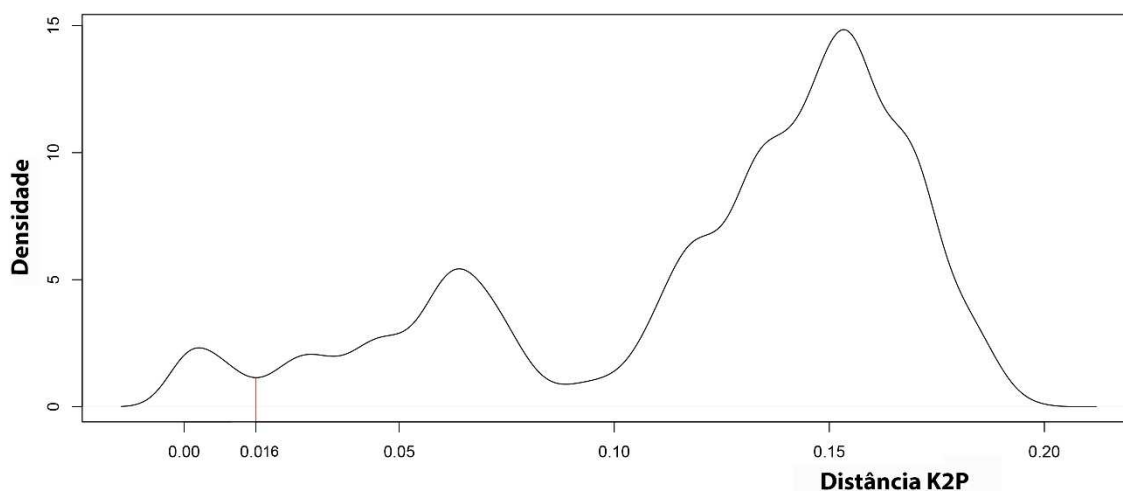


Figura 4 Curva de densidade de distâncias genéticas: A ausência de um intervalo de densidade nula entre os prováveis picos de diversidade intraespecífica e distâncias entre espécies congênicas pode ser interpretado como a ausência de um *Barcoding Gap*. A primeira depressão na curva corresponde à 1.64%.

Seguindo com a abordagem local Mínima, a primeira depressão na curva de densidade de distâncias, que representa o valor mais provável da transição entre as divergências intra e interespecífica, corresponde a 1.64 % (Figura 4). Este valor é ligeiramente maior do que o atualmente utilizado como limiar de triagem (1%) pelo sistema de identificação do BOLD (BOLD-IDS). A pequena diferença entre os valores demonstra que a metodologia aqui aplicada é confiável e de grande valia, principalmente para determinar limiares de triagem em grupos taxonomicamente pouco explorados, já que nenhuma informação prévia sobre a identidade das espécies é necessária.

A delimitação de espécies pelo método de distância resultou na identificação de 35 grupamentos, sendo a maior parte deles concordante com as espécies identificadas através de caracteres morfológicos. Os grupamentos não concordantes com a identificação morfológica foram em sua maioria causados pelo uso de um limiar de triagem único, entretanto problemas relacionados a erros ou restrições na identificação morfológica devem ser considerados. As discordâncias foram divididas em falsos negativos e falsos positivos e são explorados separadamente abaixo.

4.3.1. Distâncias interespecíficas inferiores ao limiar (falsos negativos)

Os falsos negativos ocorrem quando diferentes espécies são incluídas em um mesmo grupamento. Tal situação é gerada quando as divergências entre espécies são mais rasas que o limiar de triagem ao qual foram submetidas.

O limiar de 1.64% gerou problemas de identificação em 20 espécies, resultando na formação de 07 grupamentos constituídos por mais de uma espécie. Para esses casos nós utilizamos como ferramenta complementar a abordagem de Nucleotídeo Diagnóstico (ND) (Wong *et al.*, 2009), para cada grupamento em separado, na intenção de diferenciar as espécies com baixos valores de divergência interespecífica. Essa abordagem tem sido usada com sucesso em casos em que pares ou pequenos grupos de espécies apresentam baixos valores de divergência, já que nessas circunstâncias as metodologias baseadas em distância apresentam baixo desempenho.

Das 20 espécies que apresentaram baixa divergência, 14 apresentaram nucleotídeos capazes de distingui-las das demais pertencentes ao mesmo grupamento. Ver Tabela 4.1 para uma lista completa dos nucleotídeos diagnósticos das espécies com baixos valores de distância interespecífica.

Tabela 2 Lista de nucleotídeos diagnósticos (ND) para espécies que apresentaram distâncias interespecíficas inferiores ao limiar de 1.64%.

Grupamento	Espécies	Nucleotídeos Diagnósticos (Nº)	Nucleotídeos Diagnósticos (Posição)
1	<i>Oligancistrus punctatissimus</i>	1	96
	<i>Oligancistrus</i> sp. "bola branca1"	1	583
	<i>Oligancistrus</i> sp. "bola branca2"	1	474
	<i>Parancistrus nudiventris</i>	3	55 - 73 - 462
2	<i>Oligancistrus</i> sp. "bola branca3"	1	255
	<i>Oligancistrus</i> sp. "bola branca4"	1	342
	<i>Parancistrus aurantiacus</i>	3	408 - 459
3	<i>Peckoltia</i> cf. <i>cavatica</i>	3	9 - 21 - 261
	<i>Peckoltia feldbergae</i>	3	99 - 498 - 510
	<i>Peckoltia snethlageae</i>	1	30
4	<i>Scobinancistrus aureatus</i>	2	294 - 558
	<i>Scobinancistrus</i> cf. <i>pariolispos</i>	2	57 - 459
	<i>Scobinancistrus pariolispos</i>	1	51
	<i>Scobinancistrus</i> sp. "tubarão"	3	207 - 456 - 483
5	<i>Hypancistrus zebra</i>	-	-
	<i>Hypancistrus</i> sp. "zebra marrom"	-	-
6	<i>Hypancistrus</i> sp. "pão tp"	-	-
	<i>Hypancistrus</i> sp. "pão pigmentado"	-	-
7	<i>Baryancistrus xanthellus</i>	-	-
	<i>Baryancistrus</i> sp. "verde"	-	-

Nos 2 primeiros grupamentos 03 espécies nominais e 04 morfoespécies, pertencentes aos gêneros *Parancistrus* e *Oligancistrus*, dispõem-se de maneira complexa. Uma análise baseada em árvore filogenética não dá suporte à monofilia desses gêneros (ver tópico 4.4). Outro apontamento que pode ser feito é com relação às espécies candidatas *Oligancistrus* sp. "bola branca#". Tais espécies apresentam grande variação em seus padrões de coloração e denticção, e em uma árvore filogenética formam 04 clados distintos. Um estudo em nível populacional deve ser realizado a fim de elucidar os limites entre essas espécies, e de que forma isso está relacionado aos diferentes morfotipos.

O terceiro grupamento é formado por 03 espécies proximamente relacionadas do gênero *Peckoltia*. Essa espécie apresentam distribuição alopátrica, habitando drenagens distintas. Possuem padrões de coloração diferenciáveis e sem sobreposição. *Peckoltia* cf. *cavatica* tem distribuição restrita ao rio Bacajá e possui um padrão de coloração semelhante a *Peckoltia cavatica* do rio Tapajós. Entretanto nossos resultados mostram elevada divergência genética entre elas.

O quarto grupamento inclui todas as espécies do gênero *Scobinancistrus*. Esse gênero têm distribuição restrita aos rios Tocantins/Araguaia, Xingu e Tapajós (Fisch-Muller, 2003), e dada as baixas distância genéticas interespecíficas, é provável que se trate de um clado recente. Apesar das baixas divergências genéticas, diferenças marcantes entre as estruturas cromossômicas das espécies *Scobinancistrus aureatus* e *Scobinancistrus pariolispos* foram recentemente reportadas (Cardoso *et al.*, 2013). O que reforça a hipótese de que essas são espécies distintas.

Três pares de espécies (*Hypancistrus* sp. “pão tp”/*Hypancistrus* sp. “pão pigmentado”, *Hypancistrus zebra*/*Hypancistrus* sp. “zebra marrom” e *Baryancistrus xanthellus*/*Baryancistrus* sp. “verde”) apresentam compartilhamento de haplótipos. Apesar das notáveis diferenças em seus padrões de coloração, estudos taxonômicos que deem suporte a existência dessa espécies ainda precisam ser realizados. O marcador molecular utilizado não se mostrou capaz de identificar qualquer tendência de isolamento genético entre essas espécies. Portanto, nesses casos, um representante de cada par de espécie (*Hypancistrus* sp. “pão tp”, *Hypancistrus zebra* e *Baryancistrus xanthellus*) foi considerado na análises de filogenia de comunidades.

4.3.2. Distâncias intraespecíficas superiores ao limiar (falsos positivos)

No segundo tipo de discordância, indivíduos identificados como pertencentes a uma mesma espécies apresentam divergências mais profundas que o limiar de triagem utilizado. Quatro espécies apresentaram divergências intraespecíficas máximas variando entre 3% e 7,8% e, portanto, foram divididas em mais de um grupamento. Três espécies (*Ancistrus* sp. “pinta”, *Peckoltia vittata* e *Peckoltia* cf. *cavatica*) são compostas por linhagens não monofiléticas, sugerindo que, apesar de grande semelhança no padrão de coloração e demais caracteres morfológicos analisados, as diferentes linhagens não compartilham uma história recente. Em duas espécies (*Ancistrus* sp. “pinta” e *Pseudancistrus* sp. “tp”) os subgrupos apresentam distribuição simpátrica, sendo esse mais um indicio de que existem barreiras pré ou pós-zigóticas que proporcionam o isolamento reprodutivo entre as linhagens. Ao considerarmos que essa linhagens constituem de fato diferentes espécies, pode-se observar uma redução nos valores globais das distâncias genéticas intraespecíficas máxima (redução de 7.82% para 1.59%) e média (redução de 0.84% para 0.24%).

Tradicionalmente, linhagens morfológicamente idênticas ou semelhantes, que apresentam elevada divergência genética entre si, são consideradas espécies crípticas

(Hebert *et al.*, 2004; Witt *et al.*, 2006; Ward *et al.*, 2008). No presente trabalho consideramos cada linhagem uma candidata a espécie críptica, porém uma análise morfológica mais cautelosa deve ser realizada antes de afirmarmos a ausência de caracteres morfológicos diagnósticos.

4.3.3. Concordância entre os bancos de dados

Ao todo 46 espécies foram identificadas através da metodologia de DNA *Barcoding* quando as abordagens de distância e de ND foram utilizadas em conjunto. Das 46 espécies, 39 foram concordantes com a identificação morfológica prévia, sendo que as discordâncias resumiram-se a espécies não descritas cientificamente. Dado a proporção de espécies carentes de estudos taxonômicos e as consequentes incertezas geradas na delimitação de espécies através de dados morfológicos, pode-se considerar que houve um razoável nível de concordância entre os bancos de dados morfológico e moleculares.

A metodologia de DNA *barcoding* consiste portanto em uma ferramenta rápida e robusta, de suporte inestimável para descrição da ictiofauna neotropical. Sobretudo em áreas historicamente pouco amostradas, com elevados índices de endemismo e que vem sendo alvo constante de impactos antrópicos.

4.4. Análise Filogenética

Tendo em vista as limitações do marcador molecular utilizado e a baixa representatividade das espécies incluídas nas análises em relação ao total de espécies da tribo Ancistrini, o presente trabalho não tem como objetivo reconstruir uma filogenia molecular definitiva para o referido grupo, mas sim gerar uma representação da história evolutiva deste na ecorregião Xingu-Tapajós, para que seja aplicada nas análises de diversidade filogenética e filogenia de comunidades (Figura 5).

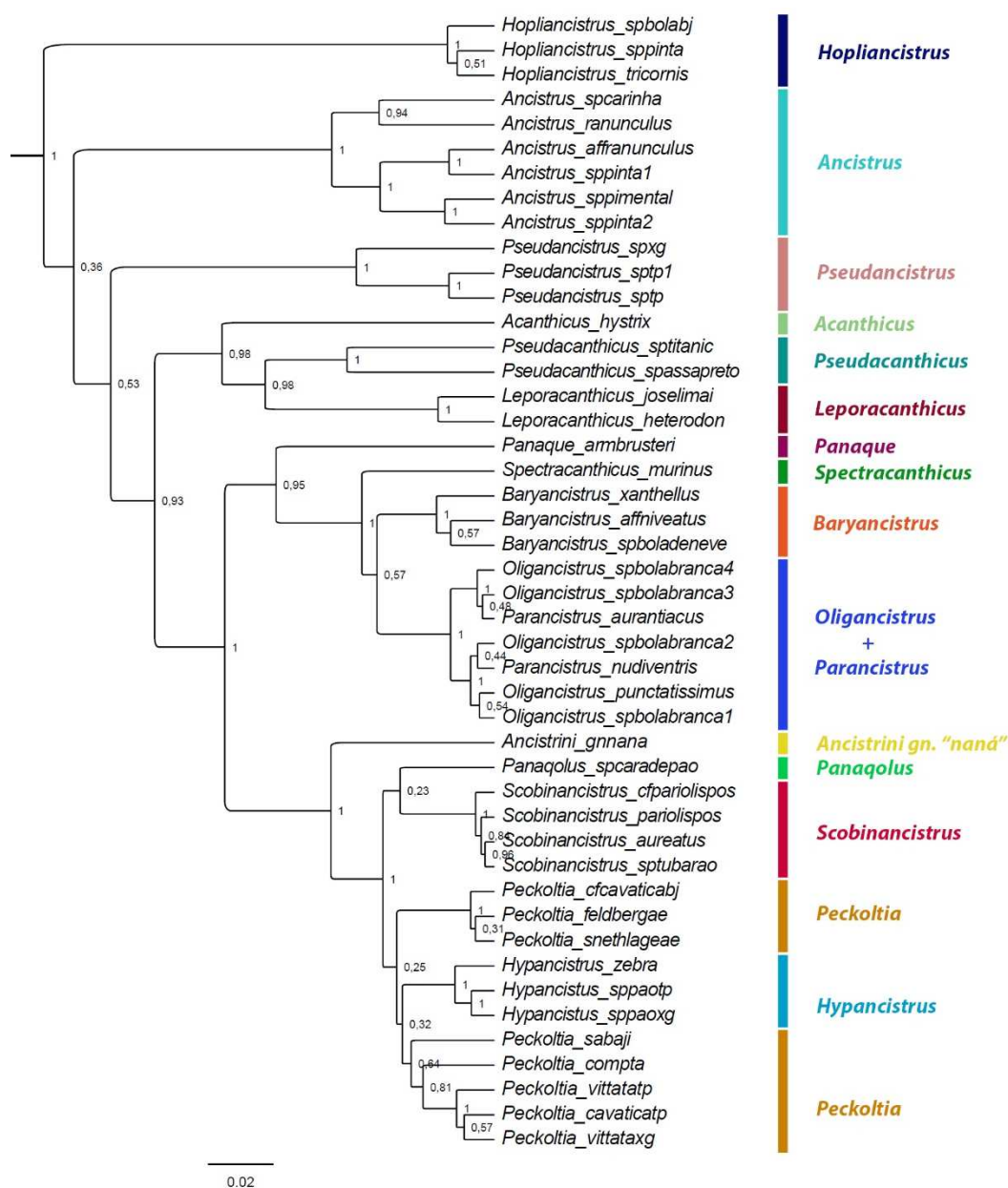


Figura 5 Árvore filogenética das espécies de Ancistrini da ecorregião Xingu-Tapajós. A árvore filogenética foi inferida através de análise Bayesiana, utilizando sequências de COI. Os números nos nós representam a probabilidade posterior. A escala representa o número estimado de substituições por sítio por unidade de comprimento de ramo.

A árvore filogenética gerada apresentou elevado suporte para maioria dos clados, e apesar das limitações acima citadas, algumas inferências sistemáticas prévias podem ser realizadas.

A maioria dos gêneros mostraram-se clados monofiléticos. Entretanto, algumas incongruências com a relação a sistemática mais atual do grupo podem ser notadas.

Os gêneros *Scobinancistrus* e *Panaqolus*, considerados por Armbruster (2004) subgêneros de *Panaque*, formaram clados irmãos, entretanto não estão proximamente relacionados ao gênero *Panaque*. Essa condição corrobora a afirmação preliminar de Cramer *et al.* (2011), baseada em uma filogenia molecular multigênica. Entretanto a análise de um maior número de espécies desses gêneros será necessária para que suas reais relações filogenéticas sejam elucidadas.

A inclusão do gênero *Baryancistrus* entre os gêneros *Spectracanthicus* e *Oligancistrus*, apesar de baixo valor de suporte, é um indicativo da legitimidade do gênero *Oligancistrus*, considerado por Armbruster (2004) e Chamon (2011) sinônimo de *Spectracanthicus*.

A ausência de monofilia em *Peckoltia* não é uma condição inesperada, já que não existem sinapomorfias que suportem a monofilia do gênero (Oliveira *et al.*, 2012). De fato alguns taxonomistas consideram esse gênero um depósito de espécies desprovidas de claras relações sistemáticas (Armbruster, 2008). Entretanto essa relação é fracamente suportada na presente análise e filogenias mais robustas são necessárias para confirmar a parafilia do gênero *Peckoltia*.

Oligancistrus e *Parancistrus* formaram um clado onde as espécies de ambos os gêneros intercalam-se e apresentam baixa divergência entre si. Esse gêneros apresentam algumas semelhanças e compartilham com *Baryancistrus* e *Spectracanthicus* caracteres morfológicos tal como a presença de uma membrana que une as nadadeiras dorsais e adiposa. Apesar disso, apresentam caracteres morfológicos capazes de distingui-los claramente. Um caso semelhante já foi descrito para representantes de *Peckoltia* e *Panaqolus* na bacia do Esequibo (Fisch-Muller *et al.*, 2012), nesse estudo os autores atribuem a ausência de monofilia ao processo de hibridização entre espécies dos dois gêneros. Uma maneira de elucidar o processo que gerou esse padrão é confrontar a presente árvore filogenética, gerada a partir de um marcador mitocondrial, é uma filogenia reconstruída a partir de em um ou múltiplos loci nucleares.

A indicação que Ancistrini gn. “*naná*” constitui um gênero não descrito é corroborada pela árvore. A espécie apresentou elevada divergência com relação a todos

os gêneros incluídos na análise. Um elevado suporte indica que essa é grupo irmão do clado formado pelos gêneros *Panaqolus*, *Scobinancistrus*, *Peckoltia* e *Hypancistrus*. Entretanto, é sensata a inclusão de representantes dos outros gêneros da tribo, dados de marcadores moleculares independentes e informações morfológicas nas análises para que esse novo gênero seja validado.

4.5. Análise de Diversidade Filogenética

4.5.1. Análises de diversidade α

Nós inferimos a diversidade α através dos índices de Riqueza de Espécies (SR) e Diversidade Filogenética (PD) (Faith, 1992) (Tabela 4.3). Dentro de cada bacia, as Riquezas de Espécies variaram de 17, na bacia Tapajós e 29 na bacia do Xingu. Essa considerável diferença poder ser causada por um viés de amostragem, tendo em vista que a coleta na bacia do Xingu abrangeu maior área e que dois dos seus principais tributários foram incluídos nas análises. Entretanto, se com intuito de padronização desconsideramos as espécies restritas aos tributários dessa bacia, o seu número de espécies reduz para 22. Com relação a Diversidade Filogenética, os valores variaram de 1.11, na bacia do Tapajós, e 1.32 na bacia do Xingu (1.22 se excluirmos das análises as espécies restritas aos tributários).

Os valores de PD seguem a tendência de SR, com valores maiores para a bacia do Xingu com relação a bacia do Tapajós. Entretanto as diferenças entre os valores de PD são proporcionalmente menores dos que os valores de SR. Esse é um indício de que grande parte da diferença de SR entre as bacias está restrita às extremidades (*tips*) da árvore. Em outras palavras, o elevado valor de SR na bacia do Xingu é resultado de especiações recentes, que provavelmente ocorreram dentro da própria bacia (*e.g.*, espécies de *Scobinancistrus* endêmicas do Xingu e prováveis espécies novas de *Oligancistrus*), e dessa forma não apresentam grande influência nos valores de PD.

Tabela 3 Resultado dos índices de diversidade α em nível de drenagem e de comunidade.

BACIA		PD	SR
Tapajós		1.11	17
Xingu		1.32	29
Xingu, Calha Principal		1.22	22
COMUNIDADE		PD	SR
Médio Xingu		0.95	16
Baixo Xingu		0.90	13
Médio Tapajós		1.02	14
Baixo Tapajós		0.89	14
Baixo Bacajá		0.77	11
Baixo Iriri		0.73	11

Para comparações entre comunidades, os valores de SR variaram entre 11 espécies, nas comunidades do Baixo Iriri e Baixo Bacajá, e 16 espécies no Médio Xingu. Os valores de SR foram moderadamente variáveis entre as comunidades. Porém, pode-se observar um tendência de menores valores de SR nas comunidades dos tributários. Os valores de PD foram também moderadamente variáveis, tendo como valor máximo 1.01 (Médio Tapajós) e mínimo 0.73 (Baixo Iriri). Seguindo a mesma tendência da SR, de maiores valores de PD foram encontrados nas calhas principais do Xingu e Tapajós quando comparados aos tributários. Embora não tenhamos caracterizado e mensurado variáveis ambientais no presente estudo, pode-se sugerir que esse padrão seja reflexo de uma maior heterogeneidade de ambientes e maior disponibilidade de nichos proporcionado pela calha principal dos rios.

A figura 6 ilustra a riqueza e a distribuição das espécies que compõem cada comunidade ao longo da árvore filogenética composta pelo pool regional de espécies.

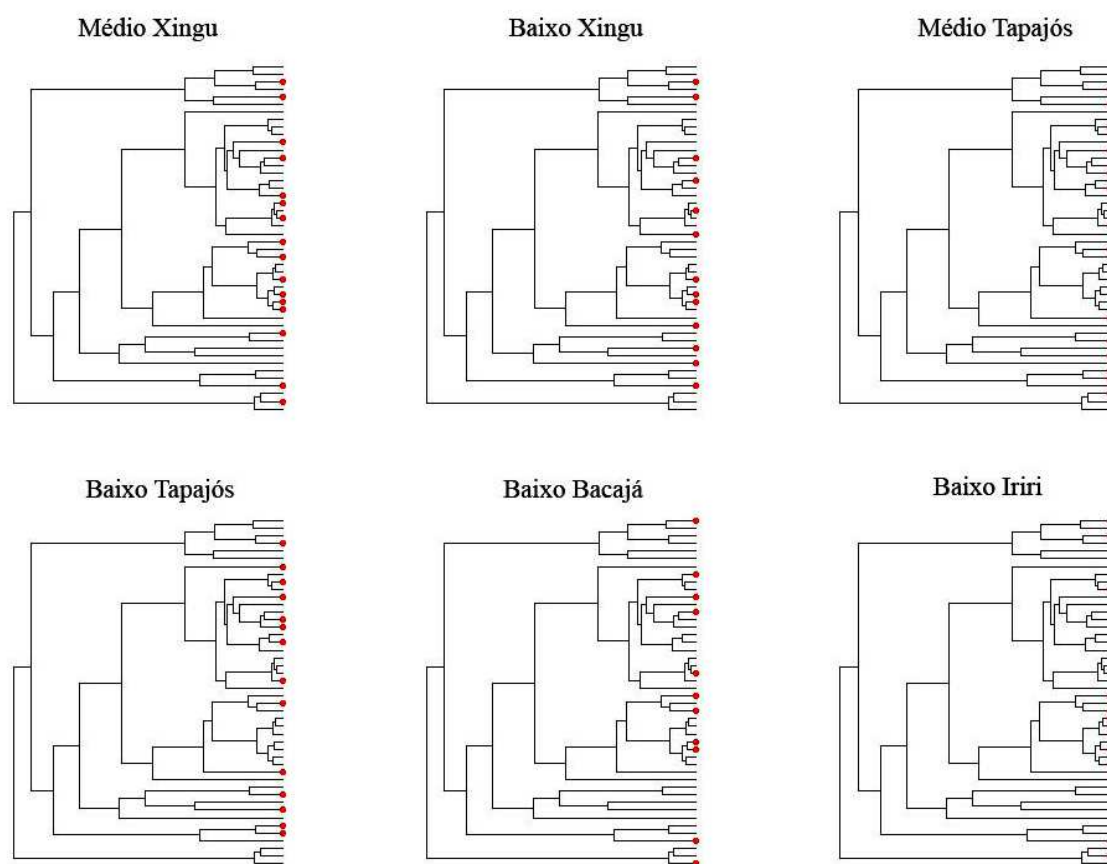


Figura 6 Árvore filogenética das espécies que compõem o pool regional. Os pontos vermelhos representam as espécies presentes em cada comunidade.

4.5.2. Estrutura filogenética das comunidades

Com o propósito de identificar quais processos ecológicos foram mais determinantes na formação do padrão atual de co-ocorrência das espécies nas diferentes comunidades, utilizamos o Índice de Relacionamento de Redes (NRI) e o Índice de Táxon mais Próximo (NTI) (Webb *et al.*, 2002).

Os valores de NTI foram relativamente uniformes e negativos para todas as comunidades, variando entre -0.94 ($p = 0.81$) e -0.46 ($p = 0.67$) (Tabela 4.4). Para o NRI o valores máximo e mínimo foram 0.61 ($p = 0.25$) e - 1.15 ($p = 0.88$) respectivamente (Tabela 4.5). Em ambos os índices os valores pouco divergentes de zero e valores de p nunca inferiores a 0.05 ou superiores a 0.95, indicam que em nenhuma comunidade existe diferença significativa entre as distâncias filogenéticas das espécies co-ocorrentes e a média das distâncias filogenéticas das comunidades geradas a partir das randomizações.

Tabela 4 Resultado dos cálculos do Índice de Táxon mais Próximo (NTI). “trialswap” (Miklos & Podani, 2004) foi o modelo de randomização utilizado. MNTD.obs: MNTD observado na comunidade; MNTD.null.mean: MNTD médio nas comunidades aleatórias; MNTD.null.sd: desvio padrão do MNTD nas comunidades aleatórias; NTI: Tamanho do efeito padronizado de MNTD comparado à comunidades aleatórias, multiplicado por -1; p: valor de p (quantil) do MNTDobs comparado às comunidades aleatórias.

	MNTD.obs	MNTD.null.mean	MNTD.null.sd	NTI	P
Médio Xingu	0.07828325	0.07041096	0.01357341	-0.579979121	0.7087291
Baixo Xingu	0.09320333	0.07905276	0.01678012	-0.843293802	0.7927207
Médio Tapajós	0.09093460	0.07628666	0.01542472	-0.949640038	0.8179182
Baixo Tapajós	0.08308719	0.07645145	0.01559427	-0.425524292	0.6650335
Baixo Bacajá	0.10104251	0.08614401	0.02001486	-0.744371812	0.7675232
Baixo Iriri	0.08645815	0.08635785	0.01987049	-0.005047683	0.5018498

Tabela 5 Resultado dos cálculos do Índice de Relacionamento de Redes (NRI). “trialswap” (Miklos & Podani, 2004) foi o modelo de randomização utilizado. MPD.obs: MPD observado na comunidade; MPD.null.mean: MPD médio nas comunidades aleatórias; MPD.null.sd: desvio padrão do MPD nas comunidades aleatórias; NRI: Tamanho do efeito padronizado de MPD comparado à comunidades aleatórias, multiplicado por -1; p: valor de p (quantil) do MPD.obs comparado às comunidades aleatórias.

	MPD.obs	MPD.null.mean	MPD.null.sd	NRI	P
Médio Xingu	0.1898987	0.1932756	0.01529073	0.22084903	0.3794621
Baixo Xingu	0.1978563	0.1937274	0.01771734	-0.23304552	0.5666433
Médio Tapajós	0.2133149	0.1942204	0.01695491	-1.12619324	0.8740126
Baixo Tapajós	0.1829448	0.1932438	0.01687210	0.61041261	0.2594741
Baixo Bacajá	0.1914181	0.1932395	0.02034861	0.08951103	0.4244076
Baixo Iriri	0.1917827	0.1938828	0.01984861	0.10580374	0.4199580

Comunidades que não são significativamente diferentes das esperadas ao acaso apresentam estrutura filogenética aleatória. De maneira simplificada, a estrutura filogenética aleatória é gerada quando características ecológicas que permitem às espécies habitarem certo ambiente é convergente ao longo da filogenia, e a competição entre as espécies (repulsão fenotípica) foi a força ecológica predominante na determinação do seu atual padrão de co-ocorrência (Webb *et al.*, 2002) (ver tópico 1.4).

De maneira contrária aos nossos resultados, estudos que procuram explicar as regras de estruturação de comunidades de rios ou riacho/igarapés têm evidenciado que as interações bióticas (*e.g.* exclusão competitiva) não desempenham uma função

determinante na formação dessas comunidades (Grosman *et al.*, 1998; Peres-Neto, 2004). Segundo esses autores, a variação sazonal no fluxo da água durante os períodos chuvosos e de estiagem gera elevada disturbância, esse processo seria responsável pela manutenção das populações em um nível no qual a competição por recursos seria mínima. Apesar dos riachos/igarapés constituírem ambientes em geral mais instáveis quando comparados aos rios, as variações sazonais de precipitação, nível da água e velocidade da correnteza nas drenagens do Xingu e Tapajós são extremas (Zuanon, 1999), podendo gerar níveis semelhantes de disturbância.

Variação temporal na densidade das populações de espécies distintas têm sido relatadas para ambientes lóticos (Mazzoni & Lobón-Cerviá, 2000; Peres-Neto, 1995; Espírito-Santo *et al.*, 2009). Apesar da variação sazonal da composição das comunidades de corredeiras na ecorregião Xingu-Tapajós ainda não ter sido mensurada, relatos de acarizeiros apontam para variação da abundância de diferentes espécies ao longo do ano. Essa variação na distribuição temporal das espécies deve ser determinada por adaptações distintas às mudanças ambientais sazonais (Grosman *et al.*, 1998), diminuindo ainda mais a importância da competição interespecífica na estruturação dessas comunidades.

Zuanon (1999) realizou um estudo detalhado sobre a história natural dos Loricariídeos do Xingu, observando a distribuição espacial, micro-habitats, tipos de abrigos diurnos e dieta. Seus resultados demonstram que as espécies de Loricariídeos apresentam significantes variações morfológicas e comportamentais, que possivelmente proporcionam uma diminuição na sobreposição de nicho dessas espécies. Essa observação corrobora os elevados valores de SR aqui descritos para trechos curtos dos rios, e é um forte indício do efeito reduzido da exclusão competitiva nos ambientes de corredeira. Outra observação importante é a relação estreita entre o formato/tamanho no corpo com tipos diferentes de abrigos diurnos, podendo esse funcionar como um importante filtro ambiental em nível de micro-habitat.

O conjunto de evidências acima citado indica que a discrepância entre as teorias propostas para estruturação de comunidades em ambientes lóticos e os resultados de estrutura filogenética de comunidades aqui gerados, pode ser causada por algum viés de cunho analítico.

Estudos de filogenia de comunidades têm apontado um forte dependência entre os resultados dos índices de NTI e NRI e as escalas taxonômicas e geográficas utilizadas. Swenson *et al.* (2006) aponta a ausência de evidência para estruturação filogenética até que as análises incluam níveis taxonômicos de ordem ou família. Comunidades de uma

região podem ser consideradas dispersas ou aleatórias em uma dada escala filogenética (*e.g.* todos os gêneros da tribo Ancistrini), mas podem ser agrupadas em uma escala filogenética mais abrangente (*e.g.* todas as famílias de Siluriformes neotropicais), havendo assim uma tendência ao agrupamento a medida que táxons mais elevados são incluídos nas análises (Cavender-Bares *et al.*, 2006). Desse modo, a dificuldade de refutar a hipótese de que as comunidades são aleatórias pode-se dar pelo restrito nível taxonômico aqui explorado.

Com relação as variações de escalas espaciais, espera-se que em escalas grandes ocorra uma triagem fenotípica entre comunidades de ambientes distintos (*e.g.*, áreas de corredeira e lagos), essa atração fenotípica pode levar a uma atração ou repulsão filogenética, dependendo da distribuição de atributos importantes ao longo da filogenia (Webb *et al.*, 2002). A relativamente elevada diversidade de Ancistrini em áreas de corredeira, é um indício de que os atributos necessários à vida nesses ambientes são filogeneticamente conservados, e portanto a inclusão de espécies, que habitam ambientes além das corredeiras, provavelmente resultaria em um padrão de comunidades filogeneticamente agrupadas, ressaltando assim o papel dos filtros ambientais no processo de estruturação.

Em escalas geográficas intermediárias o sinal filogenético da comunidade é comumente aleatório (Swenson *et al.*, 2006), e à medida que as comunidades locais são finamente definidas, as espécies devem segregar-se em habitats ou micro-habitats de acordo com as forças dos filtros ambientais ou exclusão fenotípica (Webb *et al.*, 2002). Como citado anteriormente, espera-se que em ambientes que passam por processos de perturbação as interações abióticas consistem na força predominante na composição das comunidades (Grosman *et al.*, 1998; Peres-Neto, 2004).

A existência de uma grande dependência de escala não deve ser considerado uma falha na metodologia de filogenia de comunidades, e deve ser adotada como uma maneira padronizada de se obter uma visão mais profunda nas investigações filogenéticas de comunidades (Swenson *et al.*, 2006).

4.5.3. Análises de diversidade β

Para mensurar a distância filogenética entre as comunidades, nós utilizamos os índices de β MNTD e β MPPD (Webb *et al.*, 2002) que, de maneira análoga às medidas de estrutura filogenética interna de cada comunidade, calculam a distância filogenética média ou a distância média do táxon de maior semelhança genética entre espécies de duas

comunidades distintas. As matrizes de distância filogenética entre as comunidades estão disponíveis no Apêndice 3. Para melhor visualização, os resultados dessas medidas são apresentados em forma de dendogramas, que representam a ordenação das distâncias filogenéticas entre as comunidades (Figura 7).

Tendo em vista as barreiras biogeografias à ictiofauna reofílica existentes entre as comunidades de cada rio (*e.g.* cachoeiras que separam as porções médias e baixas do rios Xingu e Tapajós) e grande diferença ambiental entre calha principal do rio Amazonas (ligação mais evidente entre os as drenagens do Xingu e Tapajós) e as regiões de corredeiras de cada rio, deve-se considerar que as distâncias/proximidades filogenéticas entre as comunidades não resultam simplesmente da escolha de nicho das espécies, mas são fortemente influenciadas por fatores biogeográficos atuais e históricos.

A matriz de distância gerada a partir do índice β MNTD mostra um padrão no qual as comunidades localizadas dentro da mesma bacia hidrográfica apresentam menores distâncias filogenéticas. Dentro da bacia do Xingu, as comunidades localizadas a montante da cachoeira do Jericoá apresentam maior similaridade em suas composições filogenéticas quando comparadas à comunidade do baixo Xingu. Esse resultado mostra que ambos os desafios ambientais gerados pelo efeito de remanso da calha principal do Amazonas e as cachoeiras apresentam grande influência no atual padrão de co-ocorrência de espécies nas diferente comunidades.

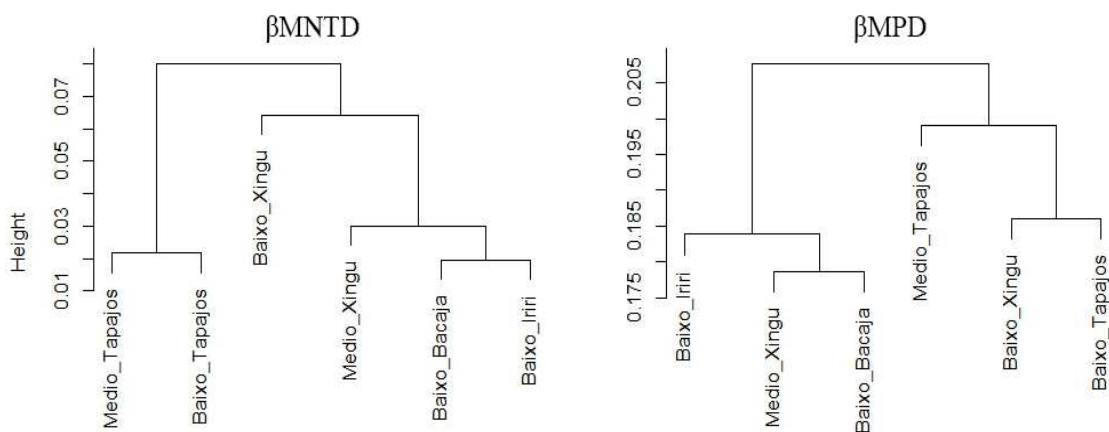


Figura 7 Dendograma de ordenação das distâncias filogenéticas entre comunidades da ecorregião Xingu-Tapajós.

Diferente do β MNTD, o índice β MPPD resultou em uma relação de maior proximidade filogenética entre as comunidades do baixo Tapajós e baixo Xingu, sendo esses o grupo irmão do médio Tapajós. O grupo formado pelas comunidades localizadas a montante da cachoeira do Jericoá é corroborado pelo índice.

As diferenças encontradas nos resultados gerados pelos dois índices podem ser explicadas pela forma que eles são calculados. O β MNTD calcula as distâncias filogenéticas médias do táxon de maior semelhança genética de todas as espécies, de forma que esse índice captura apenas as diferenças/semelhanças contidas nas “extremidades” das filogenias e portanto é mais sensível às relações filogenéticas mais recentes (Webb *et al.*, 2002). Assim, a maior proximidade filogenética entre comunidades de um mesmo rio é reflexo da grande quantidade de espécies próximas compartilhadas entre elas.

O β MPPD calcula as distâncias filogenéticas médias entre todas as combinações de pares de espécies entre as comunidades. Esse índice captura o valor geral das diferenças/similaridades filogenéticas entre as comunidades e portanto é mais sensível às relações filogenéticas mais profundas do que o β MNTD (Webb *et al.*, 2002). A maior semelhança filogenética encontrada entre as comunidades do baixo Xingu e baixo Tapajós pode ser resultado de possíveis conexões ancestrais entre essas comunidades através da calha principal do Amazonas.

5. Conclusão

O presente estudo consiste no mais amplo levantamento da diversidade dos Ancistrini da ecorregião aquática Xingu-Tapajós realizado até o momento. A elevada proporção de espécies desprovidas de descrição científica, indica a urgente necessidade de ampliação de estudos taxonômicos na área.

A identificação/delimitação molecular das espécies foi na maioria dos casos concordante com a identificação morfológica prévia. Portanto, pode-se concluir que a metodologia de DNA *barcoding* é uma ferramenta robusta que possibilita o acesso rápido à diversidade, sendo especialmente útil em grupos biológicos pouco explorados por estudos taxonômicos e nos quais a diversidade está sobre constante pressão antrópica.

As elevadas divergências genética encontradas na maior parte das espécies compartilhadas entre as duas drenagens é um indício que as linhagens alopátricas apresentam restrito fluxo gênico e podem ser consideradas espécies distintas. Esse resultado não apenas representa um aumento no número de espécies para a ecorregião Xingu-Tapajós, como também um aumento no número de espécies endêmicas para cada drenagem.

Nas comparações entre as bacias do Xingu e Tapajós, a primeira apresentou valores de Riqueza de Espécie (SR) mais elevados. Entretanto os valores de Diversidade Filogenética (PD) foram menos divergentes, o que indica que a maior parte da diferença dos valores de SR esta relacionada as extremidades da árvore e não representam uma elevada discrepância na história evolutiva dos componentes dessas comunidades. Para comparações entre comunidades, pode-se observar uma tendência de maiores valores de SR e PD para comunidades das calhas principais dos rios, quando comparados às comunidades dos tributários. Esse padrão possivelmente reflete a maior heterogeneidade ambiental e disponibilidade de nichos nas calhas principais dos rios.

Os resultados das análises de estruturação filogenética de comunidades foram substancialmente distintos das teorias propostas para formação de comunidades de peixes em ambientes lóticos. Entretanto algumas evidências apontam que essa diferença pode ser resultado de viés relacionados às escalas taxonômicas e geográficas utilizadas. Portanto, uma análises que tome em conta escalas variadas deve ser realizada para que as reais influências das interações bióticas e abióticas na formação dos atuais padrões de ocorrência de espécies em comunidade de corredeiras seja elucidado.

6. Referências

- Ackerly, D.D. 2003. Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. *Int. J. Plant. Sci.*, 164: 165-184.
- Albert, J.S.; Reis, R.E. 2011. Introduction to Neotropical Freshwaters. *In* Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes; Albert, J.S., Reis, R.E., Eds.; University of California Press: Berkeley, CA, USA,
- Albert, J.S.; Bart, H.J.; Reis, R.E. 2011. Species Richness and Cladal Diversity. *In* Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes; Albert, J.S., Reis, R.E., Eds.; University of California Press: Berkeley, CA, USA, pp. 89-104.
- Almeida, F. 2000. The origin and evolution of the South American Platform. *Earth-Science Reviews* 50 (1-2): 77-111.
- Armbruster, J.W. 2008. The genus *Peckoltia* with the description of two new species and a reanalysis of the phylogeny of the genera of the Hypostominae (Siluriformes: Loricariidae). *Zootaxa*, 1822:1–76.
- Armbruster, J.W. 2004. Phylogenetic relationships of loricariid catfishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 141: 1-80.
- Arratia, G. 1997. Brazilian and Austral freshwater fish faunas of South America. A contrast. *In* Tropical biodiversity and systematics. Museum Alexander Koenig, Bonn, p. 179-187
- Avise, J. C. 1994. Molecular Markers, Natural History and Evolution. New York, Chapman e Hall. 511 p.
- Avise, J. C. 2000. Phylogeography: The History and Formation of Species. Harvard University Press, Cambridge, M. A.
- Bengtson, P. 1988. Open nomenclature. *Palaeontology*, 31(1), 223-227.
- Berra, T. M. 2001. Freshwater Fish Distribution. San Diego Academic Press.
- Brown, S.D.; *et al.* 2012. Spider: An R package for the analysis of species identity and evolution, with particular reference to DNA barcoding. *Molecular ecology resources* 12(3): 562-565.
- Buckup, P. A.; Santos, G.M. 2010. Ictiofauna da Ecorregião Tapajós-Xingu: fatos e perspectivas. *Boletim da Sociedade Brasileira de Ictiologia*, 98.
- Cadotte, M. W.; Davies, T. J.; Regetz, J.; Kembel, S. W.; Cleland, E.; Oakley, T. H. 2010. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters*, 13: 96 – 105.

- Camargo, M.; Carvalho, J. J.; Estupinan, R. A. 2010. Peixes comerciais do Xingu. In Delineamento da Ecorregião Aquática Xingu-Tapajós. Rio de Janeiro, p. 169 - 192.
- Cardoso, A.L.; Sales, K.A.H.; Nagamachi, C.Y.; Pieczarka, J.C.; Noronha, R.C.R. 2013. Comparative cytogenetics of two species of genus *Scobinancistrus* (Siluriformes, Loricariidae, Ancistrini) from the Xingu River, Brazil. *Comparative Cytogenetics*, 7(1): 43-41.
- Carvalho, D.C.; Oliveira, D.A.; Pompeu, P.S.; Leal, C.G.; Oliveira, C.; Hanner, R. 2011. Deep barcode divergence in Brazilian freshwater fishes: the case of the São Francisco River basin. *Mitochondrial DNA*, 22(1): 80-86.
- Casatti, L. 2005. Fish assemblage structure in a first order stream, southeastern Brazil: longitudinal distribution, seasonality, and microhabitat diversity. *Biota Neotrop.*, 5 (1).
- Cavender - Bares, J.; Keen, A.; Miles, B. 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87: 109 - 122.
- Cavender-Bares, J.; Ackerly, D. D.; Baum, D. A.; Bazzaz, F. A. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *Am. Nat.*, 163 (6): 823 - 843.
- Chamon, C.C. 2011. Revisão taxonômica e relação filogenéticas do grupo *Acanthicus* (Siluriformes, Loricariidae). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, São Paulo. 287p.
- Chase, J.M. 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia*. 136 (4): 489-498.
- Cianciaruso, M. V.; Silva, I. A.; Batalha, M. A. 2009. Diversidade filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotrop.*, 9 (3): 093 - 103.
- Cohen, D.M. 1970. How many Recent fishes are there? *Proc Calif Acad Sci* 38: 341-346.
- Colatreli, O. P.; Meliciano, N. V.; Toffoli, D.; Farias, I. P.; Hrbek, T. 2012. Deep Phylogenetic Divergence and Lack of Taxonomic Concordance in Species of *Astronotus* (Cichlidae). *International journal of evolutionary biology*.
- Collins, R. A.; Armstrong, K. F.; Meier, R.; Yi, Y.; Brown, S. D.; Cruickshank, R. H.; Johnston, C. (2012). Barcoding and border biosecurity: identifying cyprinid fishes in the aquarium trade. *PloS one*, 7(1) : e28381.

- Costa, G. C.; Nogueira, C.; Machado, R. B.; Colli, G. R. 2007. Squamate richness in the Brazilian Cerrado and its environmental-climatic associations. *Diversity and Distributions*, 13: 714 - 724.
- Cramer, C.A.; Bonatto, S.L.; Reis, R.E. 2011. Molecular phylogeny of the Neoplecostominae and Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) using multiple genes. *Molecular phylogenetics and evolution*, 59(1): 43-52.
- Crozier, R. H; Dunnett, L. J; Agapow, P. 2005. Phylogenetic biodiversity assessment based on systematic nomenclature. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1: 11 - 36.
- Dinerstein, E.; Olson, D. M.; Graham, D. J.; Webster, A. L.; Primm, S. A.; Bookbinder, M. P.; Ledec G. 1995. A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean. Washington (DC): World Bank.
- Drummond, A. J.; Suchard, M. A.; Xie, D.; Rambaut, A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular biology and evolution*, 29(8): 1969-1973.
- Dyer, B.S. 2000. Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estud Oceanol*, 19: 77-98.
- Espírito-Santo, H.; Viana, M.; Magnusson, W. E.; Zuanon, J.; Mendonça, F. P.; Landeiro, V. L. 2009. Seasonal variation in the composition of fish assemblages in small Amazonian forest streams: evidence for predictable changes. *Freshwater Biology*, 54(3): 536-548.
- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61: 1-10.
- Fisch-Muller, S.; Montoya-Burgos, J. I.; Le Bail, P. Y.; Covain, R. 2012. Diversity of the Ancistrini (Siluriformes: Loricariidae) from the Guianas: the Panaque group, a molecular appraisal with descriptions of new species. *Cybium*, 36(1), 163-193.
- Fisch-Muller, S. 2003. Loricariidae-Ancistrinae (Armored catfishes). In: Reis, R.E.; Kullander, S. O.; Ferraris, C. J. Jr. (Eds.). Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America. Porto Alegre, 373-400.
- Funk, D. J.; Omland, K. E. 2003. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 397-423.
- Gómez, J. P.; Bravo, G. A.; Brumfield, R. T.; Tello, J. G.; Cadena, C. D. 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering

- in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology*. 79: 1181 – 1192.
- Greenstone, M. H.; Rowley, D. L.; Heimbach, U.; Lundgren, J. G.; Pfannenstiel, R. S.; Rehner, S. A. 2005. Barcoding generalist predators by polymerase chain reaction: carabids and spiders. *Molecular Ecology*, 14: 3247 - 3266.
- Grossman, G. D.; Ratajczak, R. E.; Crawford, M.; Freeman, F. C. 1998. Assemblage organization in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions. *Ecol Monogr*, 68: 395 – 420
- Hardy, O. J.; Senterre, B. 2007. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology*. 95: 493 - 506.
- Hebert, P.D.; Penton, E.H.; Burns, J. M.; Janzen, D. H.; Hallwachs, W. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(41): 14812 - 14817.
- Hebert, P. D.; Stoeckle, M. Y.; Zemplak, T.S.; Francis, C. M. 2004. Identification of birds through DNA barcodes. *PLoS biology*, 2(10): e312.
- Hebert, P. D. N.; Cywinska, A.; Ball, S. L.; DeWaard, J. R. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 270: 313 - 321.
- Horn, M. H. 1972. The amount of space available for marine and freshwater fishes. *Fish Bull US*, 70:1295–1297.
- Hrbek, T.; Taphorn, D. C. 2008. Description of a new of annual rivulid killifish genus from Venezuela. *Zootaxa*, 1734: 27–42
- Hrbek, T.; Vasconcelos, W. R.; Rebêlo G. H.; Farias I. P. 2008. Phylogenetic relationships of South American alligatorids and the Caiman of Madeira River. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 309A: 600–613.
- Hubert, N.; Duponchelle, F.; Nunez, J.; Garcia-Davila, C.; Paugy D.; Renno J. 2007. Phylogeography of the piranha genera *Serrasalmus* and *Pygocentrus*: implications for the diversification of the Neotropical ichthyofauna. *Molecular Ecology*, 16(10), 2115-2136.
- Hubert, N.; Renno, J. F. 2006. Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 33: 1414 – 1436.

- Jégu M.L. 1992. Influência das alterações climáticas do Quaternário sobre a distribuição e evolução dos peixes da Amazônia. In *Proceedings 10 Congresso Latino-Americano de Genética*, 21-25 abril 1992, Rio de Janeiro, Brasil, *Rev. Brasileira de Genética*, 15(1): 234-237
- Kembel, S. W.; *et al.* 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26.11: 1463-1464.
- Kembel, S. W.; Hubbell, S. P. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*. 87 (7): S86 - S99.
- Kerr, K. C. R.; Stoeckle, M. Y.; Dove, C. J.; Weigt, L. A.; Francis, C. M.; Hebert, P. D. N. 2007. Comprehensive DNA barcode coverage of North American birds. *Molecular Ecology Notes*, 7: 535 - 543.
- Leary, S. *et al.* 2013. AVMA Guidelines for the Euthanasia of Animals: 2013 Edition. American Veterinary Medical Association, Schaumburg, Illinois, EUA. 102pp.
- Leibold, M. 1998. Similarity and local coexistence of species in regional biotas. *Evol. Ecol.*, 12(1):95-100.
- Letcher, S. G. 2010. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. *Proc. R. Soc. B.*, 277: 97-104.
- Matthews, W. J. 1998. Patterns in Freshwater Fish Ecology. Chapman & Hall, New York, EUA. 756pp.
- Mazzoni, R.; Lobón-Cerviá, J. 2000. Longitudinal structure, density and production rates of a neotropical stream fish assemblage: the river Ubatiba in the Serra do Mar, southeast Brazil. *Ecography*, 23:588-602.
- Mendonça, F. P.; Magnusson, W. E.; Zuanon, J. 2005. Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia*, 4: 750-763.
- Meyer, C. P.; Paulay, G. 2005. DNA barcoding: error rates based on comprehensive sampling. *PLoS Biol.*, 3:e422.
- Miklós, I.; Podani, J. 2004. Randomization of presence/absence matrices: comments and new algorithms. *Ecology*, 85:86-92.
- Montoya-Burgos, J. I. 2003. Historical biogeography of the catfish genus *Hypostomus* (Siluriformes: Loricariidae), with implications on the diversification of Neotropical ichthyofauna. *Molecular Ecology*, 12(7):1855-1867.
- Nelson, J. S. 2006. Fishes of the world. Wiley, Hoboken, Nova Jérsei, EUA. 624pp.

- Nylander, J. A. A. 2004. MrModeltest v2. Programa distribuído pelo autor. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- Oliveira, R. R.; Py-Daniel, L. R.; Zuanon, J.; Rocha, M. S. 2012. A New Species of the Ornamental Catfish Genus *Peckoltia* (Siluriformes: Loricariidae) from Rio Xingu Basin, Brazilian Amazon. *Copeia*, 3:547–553
- Pereira, L. H. G.; Maia, G. M. G.; Hanner, R.; Foresti, F.; Oliveira, C. 2011. DNA barcodes discriminate freshwater fishes from the Paraíba do Sul river Basin, São Paulo, Brazil. *Mitochondrial DNA*, 22:71–79.
- Pereira, L. H.; Hanner, R.; Foresti, F.; Oliveira, C. 2013. Can DNA barcoding accurately discriminate megadiverse Neotropical freshwater fish fauna? *BMC genetics*, 14(1): 20.
- Peres-Neto, P. R. 1995. Estrutura de comunidades de peixes ao longo de um gradiente lótico de um rio costeiro do Leste Brasileiro (Rio Macacu, RJ). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Peres-Neto, P. R. 2004. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*, 140(2):352-360.
- Petry, P. 2008. Freshwater fish species richness. The Nature Conservancy. (<http://www.feow.org/biodiversitymaps>). Acesso: 14/06/2013.
- Platt, A. R.; Woodhall, R.W.; George, J. A. L. 2007. Improved DNA sequencing quality and efficiency using an optimized fast cycle sequencing protocol. *Biotechniques*, 43: 58-62.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rach, J.; DeSalle, R.; Sarkar, I. N.; Schierwater, B.; Hadrys, H. 2008. Character-based DNA barcoding allows discrimination of genera, species and populations in Odonata. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 275(1632): 237-247.
- Reis, R. E.; Kullander, S. O.; Ferraris, C. J. 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucrs, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. 729pp.

- Remigio, E. A.; Hebert, P. D. N. 2003. Testing the utility of partial COI sequences for phylogenetic estimates of gastropod relationships. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 29:641-647.
- Sabino, J. L.; Zuanon, J. 1998. A stream fish assemblage in Central Amazônia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 8: 201–210.
- Sambrook, J.; Fritsch, E. F.; Maniatis, T. 1989. Molecular cloning: A laboratory manual. 2^a ed. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, Nova Iorque, EUA. 1626pp.
- Santos, G. M.; Jégu, M.; Lima, A. 1996. Novas ocorrências de *Leporinus pachycheilus* Britsky, 1976 e descrição de uma espécie nova do mesmo grupo na Amazônia Brasileira (Osteichthys, Anostomidae). *Acta Amazonica*, 26: 265-280.
- Swenson, N. G.; Enquist, B. J.; Pither, J.; Thompson, J.; Zimmerman, J. K. 2006. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, 87(10):2418-2424.
- Tofts, R.; Silvertown, J. 2000. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1441):363-369.
- Vamosi, S. M.; Heard, S. B.; Vamosi, J. C.; Webb, C. O. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*. 18 (4):572-592.
- Vari, R. P.; Malabarba, L. R. 1998. Neotropical ichthyology: an overview. In: L. R. Malabarba, L. R.; Reis, R. E.; Vari, R. P.; Lucena, Z. M. S.; Lucena, C. A. S. (Eds.). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. p. 1-11.
- Vences, M.; Thomas, M.; Van der Meijden, A.; Chiari, Y.; Vieites, D. R. 2005. Comparative performance of the 16S rRNA gene in DNA barcoding of amphibians. *Frontiers in Zoology*, 2(1): 5.
- Wallace, A. R. 1876. The geographical distribution of animals. Macmillan, Londres, Inglaterra. 503pp.
- Ward, R. D.; Holmes, B. H.; Yearsley, G. K. 2008. DNA barcoding reveals a likely second species of Asian sea bass (barramundi) (*Lates calcarifer*). *J Fish Biol*, 72:458-463.

- Ward, R. D.; Zemlak, S. Z.; Innes, B. H.; Last, P. R.; Hebert, P. D. N. 2005. DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biology Sciences*, 360:1847-1857.
- Webb, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156(2): 145 - 155.
- Webb, C. O.; Ackerly, D. D.; McPeck, M. A.; Donoghue, M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33:475-505.
- Weiher, E.; Keddy, P. A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*. 74(1):159-164.
- Wiemers, M.; Fiedler, K. 2007. Does the DNA barcoding gap exist? A case study in blue butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). *Frontiers in Zoology*, 4(8):1-16.
- Willis, S. C.; Nunes, M. S.; Montaña, C. G.; Farias, I. P.; Lovejoy, N. R.. 2007. Phylogeny, biogeography, and evolution of the Neotropical peacock basses *Cichla* (Perciformes: Cichlidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44:291-307
- Witt, J. D.; Threlhoff, D. L.; Hebert, P. D. 2006. DNA barcoding reveals extraordinary cryptic diversity in an amphipod genus: implications for desert spring conservation. *Molecular Ecology*, 15(10):3073-3082.
- Wong, E. H. K.; Shivji, M. S.; Hanner, R. H. 2009. Identifying sharks with DNA barcodes: assessing the utility of a nucleotide diagnostic approach. *Molecular Ecology Resources*, 9(s1):243-256.
- Zuanon, J. A. S. 1999. História natural da ictiofauna de corredeiras do rio Xingu, na região de Altamira, Pará. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo. 220pp.
- Zuanon, J. A. S. 2010. Diversidade de peixes nas corredeiras. In: Buckup, P. A.; Santos, G. M. (Eds) *Ictiofauna da Ecorregião Tapajós-Xingu: fatos e perspectivas*. *Boletim da Sociedade Brasileira de Ictiologia*, v. 98.

7. Apêndices

Apêndice 1. Lista dos espécimes utilizados nas análises moleculares.

Espécie	Process ID	CTGA ID	Bacia Hidrográfica	Microbacia	Ponto de coleta
Parancistrus aurantiacus	BSA001-13	CTGA_11008	Bacia do Xingu	Rio Iriri	As Lages
Parancistrus aurantiacus	BSA002-13	CTGA_11009	Bacia do Xingu	Rio Iriri	As Lages
Parancistrus aurantiacus	BSA003-13	CTGA_11010	Bacia do Xingu	Rio Iriri	As Lages
Pseudancistrus sp. xg	BSA004-13	CTGA_11013	Bacia do Xingu	Rio Iriri	As Lages
Baryancistrus xanthellus	BSA005-13	CTGA_11017	Bacia do Xingu	Rio Iriri	As Lages
Baryancistrus xanthellus	BSA006-13	CTGA_11019	Bacia do Xingu	Rio Iriri	As Lages
Parancistrus aurantiacus	BSA007-13	CTGA_11021	Bacia do Xingu	Rio Iriri	As Lages
Hoplancistrus sp. pinta	BSA008-13	CTGA_11022	Bacia do Xingu	Rio Iriri	As Lages
Oligancistrus punctatissimus	BSA009-13	CTGA_11026	Bacia do Xingu	Rio Iriri	As Lages
Oligancistrus punctatissimus	BSA010-13	CTGA_11027	Bacia do Xingu	Rio Iriri	As Lages
Oligancistrus sp. bola branca	BSA011-13	CTGA_11029	Bacia do Xingu	Rio Iriri	As Lages
Ancistrus sp. pinta	BSA012-13	CTGA_11033	Bacia do Xingu	Rio Iriri	As Lages
Ancistrus sp. pinta	BSA013-13	CTGA_11045	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Ancistrus sp. pinta	BSA014-13	CTGA_11046	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Ancistrus sp. pinta	BSA015-13	CTGA_11047	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Ancistrus sp. pinta	BSA016-13	CTGA_11048	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Ancistrus sp. pinta	BSA017-13	CTGA_11049	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Pseudancistrus sp. xg	BSA018-13	CTGA_11050	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Baryancistrus aff. niveatus	BSA019-13	CTGA_11074	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Baryancistrus aff. niveatus	BSA020-13	CTGA_11075	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Peckoltia vittata	BSA021-13	CTGA_11078	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Peckoltia vittata	BSA022-13	CTGA_11081	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Oligancistrus sp. bola branca	BSA023-13	CTGA_11082	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Oligancistrus sp. bola branca	BSA024-13	CTGA_11083	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Oligancistrus sp. bola branca	BSA025-13	CTGA_11084	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Peckoltia feldbergae	BSA026-13	CTGA_11085	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Peckoltia feldbergae	BSA027-13	CTGA_11086	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Parancistrus aurantiacus	BSA028-13	CTGA_11087	Bacia do Xingu	Rio Iriri	Próximo a confluência com o Xingu
Oligancistrus punctatissimus	BSA029-13	CTGA_11102	Bacia do Xingu	Rio Xingu	A montante da confluência com o Iriri
Oligancistrus punctatissimus	BSA030-13	CTGA_11104	Bacia do Xingu	Rio Xingu	A montante da confluência com o Iriri
Oligancistrus sp. bola branca	BSA031-13	CTGA_11110	Bacia do Xingu	Rio Xingu	A montante da confluência com o Iriri
Pseudancistrus sp. xg	BSA032-13	CTGA_11113	Bacia do Xingu	Rio Xingu	A montante da confluência com o Iriri
Baryancistrus xanthellus	BSA033-13	CTGA_11124	Bacia do Xingu	Rio Xingu	A montante da confluência com o Iriri
Baryancistrus xanthellus	BSA034-13	CTGA_11126	Bacia do Xingu	Rio Xingu	A montante da confluência com o Iriri
Oligancistrus sp. bola branca	BSA035-13	CTGA_11127	Bacia do Xingu	Rio Xingu	A montante da confluência com o Iriri
Oligancistrus sp. bola branca	BSA036-13	CTGA_11131	Bacia do Xingu	Rio Xingu	A montante da confluência com o Iriri
Oligancistrus punctatissimus	BSA037-13	CTGA_11132	Bacia do Xingu	Rio Xingu	A montante da confluência com o Iriri
Oligancistrus punctatissimus	BSA038-13	CTGA_11133	Bacia do Xingu	Rio Xingu	A montante da confluência com o Iriri
Oligancistrus punctatissimus	BSA039-13	CTGA_11134	Bacia do Xingu	Rio Xingu	A montante da confluência com o Iriri
Scobinancistrus aureatus	BSA040-13	CTGA_11135	Bacia do Xingu	Rio Xingu	A montante da confluência com o Iriri
Baryancistrus xanthellus	BSA041-13	CTGA_11144	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Escalaço
Baryancistrus xanthellus	BSA042-13	CTGA_11145	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Escalaço
Baryancistrus xanthellus	BSA043-13	CTGA_11146	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Escalaço
Baryancistrus xanthellus	BSA044-13	CTGA_11147	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Escalaço
Baryancistrus xanthellus	BSA045-13	CTGA_11148	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Escalaço
Oligancistrus punctatissimus	BSA046-13	CTGA_11149	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Escalaço
Baryancistrus xanthellus	BSA047-13	CTGA_11154	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Gurgulho do espelho
Oligancistrus sp. bola branca	BSA048-13	CTGA_11216	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira do Jericoá
Oligancistrus sp. bola branca	BSA049-13	CTGA_11217	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira do Jericoá
Hoplancistrus sp. pinta	BSA050-13	CTGA_11218	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira do Jericoá

<i>Parancistrus nudiventris</i>	BSA051-13	CTGA_11220	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira do Jericoá
<i>Parancistrus nudiventris</i>	BSA052-13	CTGA_11221	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira do Jericoá
<i>Parancistrus nudiventris</i>	BSA053-13	CTGA_11222	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira do Jericoá
<i>Parancistrus nudiventris</i>	BSA054-13	CTGA_11223	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira do Jericoá
<i>Pseudancistrus</i> sp. xg	BSA055-13	CTGA_11225	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira do Jericoá
<i>Pseudancistrus</i> sp. xg	BSA056-13	CTGA_11226	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira do Jericoá
<i>Hypancistrus</i> sp. zebra marrom	BSA057-13	CTGA_11242	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Hypancistrus</i> sp. zebra marrom	BSA058-13	CTGA_11243	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Hypancistrus</i> sp. zebra marrom	BSA059-13	CTGA_11244	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Hypancistrus</i> sp. zebra marrom	BSA060-13	CTGA_11245	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Hypancistrus</i> zebra	BSA061-13	CTGA_11247	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Scobinancistrus pariolispos</i>	BSA062-13	CTGA_11253	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Scobinancistrus pariolispos</i>	BSA063-13	CTGA_11254	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Peckoltia sabaji</i>	BSA064-13	CTGA_11255	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Peckoltia sabaji</i>	BSA065-13	CTGA_11256	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Peckoltia sabaji</i>	BSA066-13	CTGA_11257	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Peckoltia sabaji</i>	BSA067-13	CTGA_11258	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Peckoltia vittata</i>	BSA068-13	CTGA_11259	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Ancistrus ranunculus</i>	BSA069-13	CTGA_11262	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Ancistrus ranunculus</i>	BSA070-13	CTGA_11263	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Ancistrus ranunculus</i>	BSA071-13	CTGA_11264	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Ancistrus</i> sp. pinta	BSA072-13	CTGA_11266	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Ancistrus</i> sp. pinta	BSA073-13	CTGA_11267	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Ancistrus</i> sp. pinta	BSA074-13	CTGA_11268	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Ancistrus</i> sp. pinta	BSA075-13	CTGA_11269	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Oligancistrus</i> sp. bola branca	BSA076-13	CTGA_11270	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Oligancistrus</i> sp. bola branca	BSA077-13	CTGA_11271	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Oligancistrus</i> sp. bola branca	BSA078-13	CTGA_11272	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Oligancistrus</i> sp. bola branca	BSA079-13	CTGA_11273	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Oligancistrus</i> sp. bola branca	BSA080-13	CTGA_11275	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Baryancistrus xanthellus</i>	BSA081-13	CTGA_11276	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Leporacanthicus heterodon</i>	BSA082-13	CTGA_11277	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Leporacanthicus heterodon</i>	BSA083-13	CTGA_11287	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Oligancistrus punctatissimus</i>	BSA084-13	CTGA_11290	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Parancistrus nudiventris</i>	BSA085-13	CTGA_11293	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Parancistrus nudiventris</i>	BSA086-13	CTGA_11295	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Parancistrus nudiventris</i>	BSA087-13	CTGA_11296	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Peckoltia</i> cf. <i>cavatica</i>	BSA088-13	CTGA_11315	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Peckoltia</i> cf. <i>cavatica</i>	BSA089-13	CTGA_11316	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Peckoltia</i> cf. <i>cavatica</i>	BSA090-13	CTGA_11317	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Peckoltia</i> cf. <i>cavatica</i>	BSA091-13	CTGA_11318	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Peckoltia</i> cf. <i>cavatica</i>	BSA092-13	CTGA_11319	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Hopliancistrus</i> sp. bola	BSA093-13	CTGA_11320	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Hopliancistrus</i> sp. bola	BSA094-13	CTGA_11321	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Hopliancistrus</i> sp. bola	BSA095-13	CTGA_11322	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Hopliancistrus</i> sp. bola	BSA096-13	CTGA_11324	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Scobinancistrus aureatus</i>	BSA097-13	CTGA_11325	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Baryancistrus xanthellus</i>	BSA098-13	CTGA_11326	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Baryancistrus xanthellus</i>	BSA099-13	CTGA_11327	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Oligancistrus</i> sp. bola branca	BSA100-13	CTGA_11332	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Oligancistrus</i> sp. bola branca	BSA101-13	CTGA_11333	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Oligancistrus</i> sp. bola branca	BSA102-13	CTGA_11334	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Baryancistrus</i> aff. <i>niveatus</i>	BSA103-13	CTGA_11342	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Peckoltia vittata</i>	BSA104-13	CTGA_11343	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu

<i>Peckoltia vittata</i>	BSA105-13	CTGA_11344	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Ancistrus sp. pinta</i>	BSA106-13	CTGA_11346	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Ancistrus sp. pinta</i>	BSA107-13	CTGA_11347	Bacia do Xingu	Rio Bacajá	Próximo a confluência com o Xingu
<i>Baryancistrus aff. niveatus</i>	BSA108-13	CTGA_11354	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Baryancistrus aff. niveatus</i>	BSA109-13	CTGA_11355	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Baryancistrus xanthellus</i>	BSA110-13	CTGA_11356	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Baryancistrus xanthellus</i>	BSA111-13	CTGA_11357	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Pseudancistrus sp. xg</i>	BSA112-13	CTGA_11358	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Praia do caju
<i>Pseudancistrus sp. xg</i>	BSA113-13	CTGA_11359	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Hypancistrus sp. pao xg</i>	BSA114-13	CTGA_11362	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Hypancistrus sp. pao xg</i>	BSA115-13	CTGA_11363	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Hypancistrus sp. pao xg</i>	BSA116-13	CTGA_11364	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Hypancistrus sp. pao xg</i>	BSA117-13	CTGA_11365	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Hypancistrus sp. pao xg</i>	BSA118-13	CTGA_11366	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Panaqolus sp. cara de pao</i>	BSA119-13	CTGA_11367	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Panaqolus sp. cara de pao</i>	BSA120-13	CTGA_11368	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Panaqolus sp. cara de pao</i>	BSA121-13	CTGA_11369	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Panaqolus sp. cara de pao</i>	BSA122-13	CTGA_11370	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Panaqolus sp. cara de pao</i>	BSA123-13	CTGA_11371	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Panaque armbrusteri</i>	BSA124-13	CTGA_11372	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Oligancistrus sp. bola branca</i>	BSA125-13	CTGA_11373	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Oligancistrus sp. bola branca</i>	BSA126-13	CTGA_11374	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Oligancistrus sp. bola branca</i>	BSA127-13	CTGA_11375	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Ancistrus ranunculus</i>	BSA128-13	CTGA_11381	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Ancistrus ranunculus</i>	BSA129-13	CTGA_11382	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Ancistrus ranunculus</i>	BSA130-13	CTGA_11383	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Ancistrus sp. pinta</i>	BSA131-13	CTGA_11385	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Ancistrus sp. pinta</i>	BSA132-13	CTGA_11386	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Baryancistrus sp. verde</i>	BSA133-13	CTGA_11418	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira de Belo Monte
<i>Pseudancistrus sp. xg</i>	BSA134-13	CTGA_11421	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira de Belo Monte
<i>Pseudancistrus sp. xg</i>	BSA135-13	CTGA_11422	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira de Belo Monte
<i>Pseudancistrus sp. xg</i>	BSA136-13	CTGA_11423	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira de Belo Monte
<i>Ancistrus ranunculus</i>	BSA137-13	CTGA_11424	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Cachoeira de Belo Monte
<i>Pseudancistrus sp. xg</i>	BSA138-13	CTGA_11429	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Corredeira a jusante da C. de Belo Monte
<i>Scobinancistrus sp. tubarao</i>	BSA139-13	CTGA_11447	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Pseudacanthicus sp. assacu preto</i>	BSA140-13	CTGA_11448	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Acanthicus hystrix</i>	BSA141-13	CTGA_11449	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Ancistrus sp. pinta</i>	BSA142-13	CTGA_11450	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Santo Antônio
<i>Pseudancistrus sp. xg</i>	BSA143-13	CTGA_11458	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Corredeira a jusante da C. de Belo Monte
<i>Oligancistrus punctatissimus</i>	BSA144-13	CTGA_11463	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Corredeira a jusante da C. de Belo Monte
<i>Panaque armbrusteri</i>	BSA145-13	CTGA_11464	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Corredeira a jusante da C. de Belo Monte
<i>Baryancistrus sp. verde</i>	BSA146-13	CTGA_11465	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Corredeira a jusante da C. de Belo Monte
<i>Baryancistrus sp. verde</i>	BSA147-13	CTGA_11466	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Corredeira a jusante da C. de Belo Monte
<i>Baryancistrus sp. verde</i>	BSA148-13	CTGA_11469	Bacia do Xingu	Rio Xingu	Corredeira a jusante da C. de Belo Monte
<i>Peckoltia snethlageae</i>	BSA149-13	CTGA_11552	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Peckoltia snethlageae</i>	BSA150-13	CTGA_11553	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Peckoltia snethlageae</i>	BSA151-13	CTGA_11562	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Jacareacanga
<i>Baryancistrus sp. bola branca</i>	BSA152-13	CTGA_11563	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Jacareacanga
<i>Pseudacanthicus sp. titanic</i>	BSA153-13	CTGA_11565	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Jacareacanga
<i>Peckoltia compta</i>	BSA154-13	CTGA_11566	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Jacareacanga
<i>Leporacanthicus joselimai</i>	BSA155-13	CTGA_11567	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Jacareacanga
<i>Pseudancistrus sp. tp</i>	BSA156-13	CTGA_11568	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Pseudacanthicus sp. titanic</i>	BSA157-13	CTGA_11612	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Jacareacanga
<i>Baryancistrus sp. bola branca</i>	BSA158-13	CTGA_11658	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha

Baryancistrus sp. bola branca	BSA159-13	CTGA_11659	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Baryancistrus sp. bola branca	BSA160-13	CTGA_11660	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Baryancistrus sp. bola branca	BSA161-13	CTGA_11661	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Baryancistrus sp. bola branca	BSA162-13	CTGA_11664	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Baryancistrus sp. bola branca	BSA163-13	CTGA_11665	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Baryancistrus sp. bola branca	BSA164-13	CTGA_11666	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Baryancistrus sp. bola branca	BSA165-13	CTGA_11667	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Hypancistrus sp. pao pigmentado	BSA166-13	CTGA_11668	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Hypancistrus sp. pao pigmentado	BSA167-13	CTGA_11669	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Hypancistrus sp. pao pigmentado	BSA168-13	CTGA_11672	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Pseudacanthicus sp. titanic	BSA169-13	CTGA_11675	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Pseudacanthicus sp. titanic	BSA170-13	CTGA_11676	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Peckoltia compta	BSA171-13	CTGA_11678	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Peckoltia compta	BSA172-13	CTGA_11679	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Ilha da Montanha
Hopliancistrus tricornis	BSA173-13	CTGA_11680	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Hopliancistrus tricornis	BSA174-13	CTGA_11681	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Hopliancistrus tricornis	BSA175-13	CTGA_11682	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Hopliancistrus tricornis	BSA176-13	CTGA_11684	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Ancistrus sp. carinha	BSA177-13	CTGA_11686	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Ancistrus sp. carinha	BSA178-13	CTGA_11687	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Ancistrus sp. carinha	BSA179-13	CTGA_11688	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Pseudancistrus sp. tp	BSA180-13	CTGA_11690	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Pseudancistrus sp. tp	BSA181-13	CTGA_11692	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Peckoltia snethlageae	BSA182-13	CTGA_11694	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Peckoltia snethlageae	BSA183-13	CTGA_11695	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Spectracanthicus murinus	BSA184-13	CTGA_11699	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Spectracanthicus murinus	BSA185-13	CTGA_11701	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Spectracanthicus murinus	BSA186-13	CTGA_11702	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Spectracanthicus murinus	BSA187-13	CTGA_11704	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Spectracanthicus murinus	BSA188-13	CTGA_11705	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Spectracanthicus murinus	BSA189-13	CTGA_11706	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Spectracanthicus murinus	BSA190-13	CTGA_11710	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Baryancistrus sp. bola branca	BSA191-13	CTGA_11711	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Baryancistrus sp. bola branca	BSA192-13	CTGA_11712	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Baryancistrus sp. bola branca	BSA193-13	CTGA_11717	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Baryancistrus sp. bola branca	BSA194-13	CTGA_11718	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Baryancistrus sp. bola branca	BSA195-13	CTGA_11719	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Baryancistrus sp. bola branca	BSA196-13	CTGA_11720	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Baryancistrus sp. bola branca	BSA197-13	CTGA_11722	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Hopliancistrus tricornis	BSA198-13	CTGA_11724	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Pseudancistrus sp. tp	BSA199-13	CTGA_11725	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Pseudancistrus sp. tp	BSA200-13	CTGA_11726	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Peckoltia snethlageae	BSA201-13	CTGA_11727	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Peckoltia snethlageae	BSA202-13	CTGA_11729	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Peckoltia snethlageae	BSA203-13	CTGA_11730	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Peckoltia snethlageae	BSA204-13	CTGA_11732	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Peckoltia snethlageae	BSA205-13	CTGA_11733	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Hopliancistrus tricornis	BSA206-13	CTGA_11734	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Hopliancistrus tricornis	BSA207-13	CTGA_11735	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Hopliancistrus tricornis	BSA208-13	CTGA_11736	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Ancistrus sp. carinha	BSA209-13	CTGA_11738	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Ancistrus sp. carinha	BSA210-13	CTGA_11739	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Peckoltia vittata	BSA211-13	CTGA_11740	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
Peckoltia vittata	BSA212-13	CTGA_11741	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental

<i>Peckoltia vittata</i>	BSA213-13	CTGA_11742	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Peckoltia vittata</i>	BSA214-13	CTGA_11743	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Ancistrus cf. ranunculus</i>	BSA215-13	CTGA_11745	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Ancistrus cf. ranunculus</i>	BSA216-13	CTGA_11746	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Ancistrus sp. carinha</i>	BSA217-13	CTGA_11747	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Ancistrus sp. carinha</i>	BSA218-13	CTGA_11748	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Peckoltia snethlageae</i>	BSA219-13	CTGA_11776	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Peckoltia snethlageae</i>	BSA220-13	CTGA_11777	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Baryancistrus sp. bola branca</i>	BSA221-13	CTGA_11778	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Scobinancistrus cf. pariolispos</i>	BSA222-13	CTGA_11790	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Ancistrus sp. carinha</i>	BSA223-13	CTGA_11791	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Peckoltia compta</i>	BSA224-13	CTGA_11792	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Peckoltia compta</i>	BSA225-13	CTGA_11793	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Peckoltia compta</i>	BSA226-13	CTGA_11794	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Peckoltia compta</i>	BSA227-13	CTGA_11795	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Peckoltia compta</i>	BSA228-13	CTGA_11796	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Vila Pimental
<i>Hoplancistrus tricornis</i>	BSA229-13	CTGA_11829	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental
<i>Hoplancistrus tricornis</i>	BSA230-13	CTGA_11830	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental
<i>Hoplancistrus tricornis</i>	BSA231-13	CTGA_11831	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental
<i>Hoplancistrus tricornis</i>	BSA232-13	CTGA_11832	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental
<i>Hoplancistrus tricornis</i>	BSA233-13	CTGA_11833	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental
<i>Hoplancistrus tricornis</i>	BSA234-13	CTGA_11834	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental
<i>Ancistrus sp. pimental</i>	BSA235-13	CTGA_11835	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental
<i>Scobinancistrus cf. pariolispos</i>	BSA236-13	CTGA_11838	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Scobinancistrus cf. pariolispos</i>	BSA237-13	CTGA_11839	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Scobinancistrus cf. pariolispos</i>	BSA238-13	CTGA_11840	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Scobinancistrus cf. pariolispos</i>	BSA239-13	CTGA_11841	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Scobinancistrus cf. pariolispos</i>	BSA240-13	CTGA_11842	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Scobinancistrus cf. pariolispos</i>	BSA241-13	CTGA_11843	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Baryancistrus sp. bola branca</i>	BSA242-13	CTGA_11844	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Hypancistrus sp. pao tp</i>	BSA243-13	CTGA_11846	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Hypancistrus sp. pao tp</i>	BSA244-13	CTGA_11847	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Hypancistrus sp. pao tp</i>	BSA245-13	CTGA_11868	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Hypancistrus sp. pao tp</i>	BSA246-13	CTGA_11869	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Hypancistrus sp. pao tp</i>	BSA247-13	CTGA_11870	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia cf. cavatica</i>	BSA248-13	CTGA_11872	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia cf. cavatica</i>	BSA249-13	CTGA_11873	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia vittata</i>	BSA250-13	CTGA_11874	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia sabaji</i>	BSA251-13	CTGA_11875	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia sabaji</i>	BSA252-13	CTGA_11877	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia cf. cavatica</i>	BSA253-13	CTGA_11878	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia sabaji</i>	BSA254-13	CTGA_11879	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia sabaji</i>	BSA255-13	CTGA_11880	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Leporacanthicus joselimai</i>	BSA256-13	CTGA_11881	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Leporacanthicus joselimai</i>	BSA257-13	CTGA_11882	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Leporacanthicus joselimai</i>	BSA258-13	CTGA_11883	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Leporacanthicus joselimai</i>	BSA259-13	CTGA_11884	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Pseudacanthicus sp. titanic</i>	BSA260-13	CTGA_11886	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Pseudacanthicus sp. titanic</i>	BSA261-13	CTGA_11887	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia snethlageae</i>	BSA262-13	CTGA_11888	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia snethlageae</i>	BSA263-13	CTGA_11889	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Ancistrus cf. ranunculus</i>	BSA264-13	CTGA_11892	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Scobinancistrus cf. pariolispos</i>	BSA265-13	CTGA_11894	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Ancistrus sp. pimental</i>	BSA266-13	CTGA_11898	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental

<i>Ancistrus</i> sp. pimental	BSA267-13	CTGA_11899	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental
<i>Ancistrus</i> sp. pimental	BSA268-13	CTGA_11900	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental
<i>Ancistrus</i> sp. pimental	BSA269-13	CTGA_11901	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental
<i>Ancistrus</i> sp. pimental	BSA270-13	CTGA_11903	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental
<i>Hopliancistrus</i> tricornis	BSA271-13	CTGA_11905	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental
<i>Hopliancistrus</i> tricornis	BSA272-13	CTGA_11906	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Igarapé Pimental
<i>Peckoltia</i> sabaji	BSA273-13	CTGA_11943	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia</i> vittata	BSA274-13	CTGA_11948	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia</i> vittata	BSA275-13	CTGA_11949	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia</i> vittata	BSA276-13	CTGA_11950	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia</i> vittata	BSA277-13	CTGA_11951	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Peckoltia</i> vittata	BSA278-13	CTGA_11952	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Spectracanthicus</i> murinus	BSA279-13	CTGA_11955	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Spectracanthicus</i> murinus	BSA280-13	CTGA_11956	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Oligancistrus</i> sp. naná	BSA281-13	CTGA_11958	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Oligancistrus</i> sp. naná	BSA282-13	CTGA_11962	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Ancistrus</i> cf. ranunculus	BSA283-13	CTGA_11964	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Ancistrus</i> cf. ranunculus	BSA284-13	CTGA_11965	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Ancistrus</i> cf. ranunculus	BSA285-13	CTGA_11966	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Ancistrus</i> cf. ranunculus	BSA286-13	CTGA_11967	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Hypancistrus</i> sp. pao tp	BSA287-13	CTGA_11970	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA
<i>Hypancistrus</i> sp. pao tp	BSA288-13	CTGA_11971	Bacia do Tapajós	Rio Tapajós	Laje de CAIMA

Apêndice 3. Matrizes de distância geradas a partir dos índices de β MNTD e β MPPD.

β MNTD

	Médio Xingu	Baixo Xingu	Médio Tapajós	Baixo Tapajós	Baixo Bacajá
Baixo Xingu	0.04185455				
Médio Tapajós	0.04931971	0.07477853			
Baixo Tapajós	0.05640367	0.06735720	0.02165833		
Baixo Bacajá	0.02629999	0.06369330	0.06257451	0.06822104	
Baixo Iriri	0.03010871	0.06417667	0.06824634	0.08012287	0.01962630

β MNTD

	Médio Xingu	Baixo Xingu	Médio Tapajós	Baixo Tapajós	Baixo Bacajá
Baixo Xingu	0.1846935				
Médio Tapajós	0.1976936	0.1991081			
Baixo Tapajós	0.1849832	0.1860983	0.1878064		
Baixo Bacajá	0.1786524	0.1858527	0.1964924	0.1827669	
Baixo Iriri	0.1838511	0.1920396	0.2077287	0.2002691	0.1835623