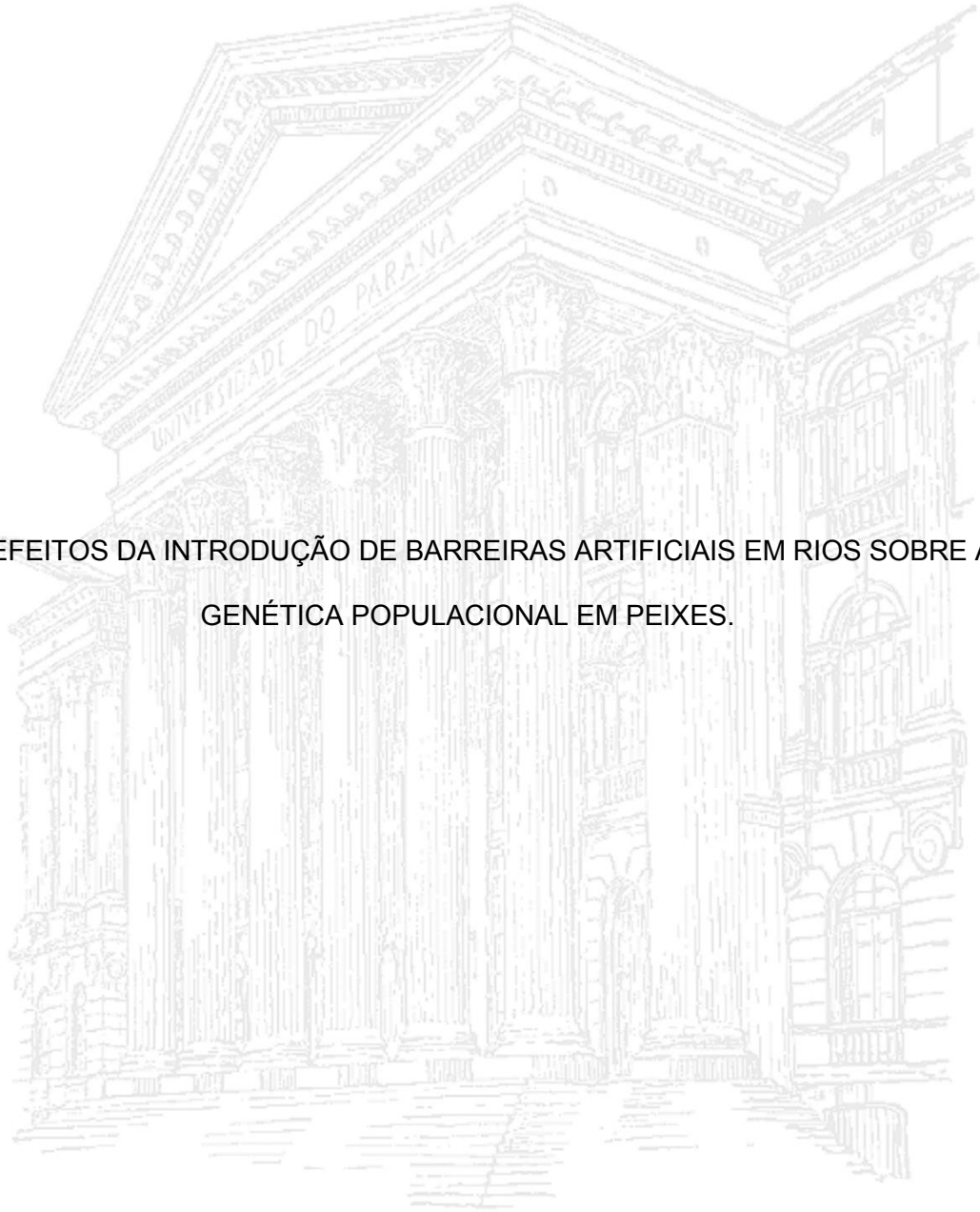


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

FLÁVIO MIRANDA MARTELETO

OS EFEITOS DA INTRODUÇÃO DE BARREIRAS ARTIFICIAIS EM RIOS SOBRE A  
GENÉTICA POPULACIONAL EM PEIXES.



CURITIBA

2015

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

FLÁVIO MIRANDA MARTELETO

OS EFEITOS DA INTRODUÇÃO DE BARREIRAS ARTIFICIAIS EM RIOS SOBRE A  
GENÉTICA POPULACIONAL EM PEIXES.

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas área de concentração Ecologia e Conservação. Orientador: Walter Antonio Pereira Boeger PhD.

CURITIBA


2015




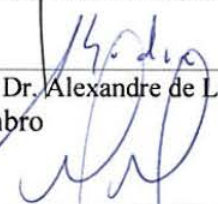
Ata da defesa de Tese do aluno Flávio Miranda Marteleto

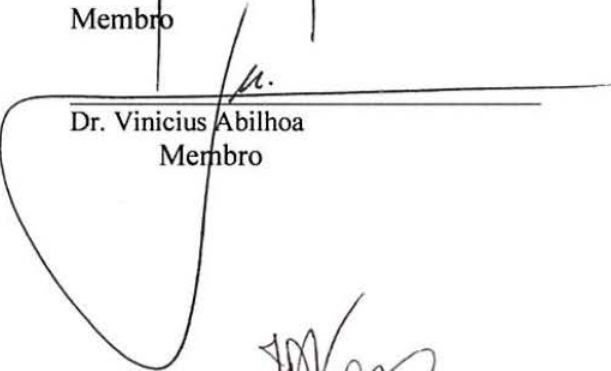
Aos dezoito dias do mês de março de dois mil e quinze, foi realizada no Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, a defesa da tese do doutorando Flávio Miranda Marteleto intitulada: "O IMPACTO DO BARRAMENTO DE RIOS SOBRE A GENÉTICA POPULACIONAL EM PEIXES". A abertura teve início às 14h00 min pelo Dr. Walter Antonio Pereira Boeger, orientador e presidente da banca. O senhor Presidente apresentou ao público presente os membros da banca examinadora e em seguida passou a palavra ao aluno, para que fizesse uma apresentação sucinta de sua tese. Após a explanação oral, o aluno passou a ser arguido pelos membros da banca: Dr. Fausto Foresti, Dr. Alexandre de Lima Godinho, Dr. Vinicius Abilhoa e Dr. Maurício O. Moura. Finda a defesa da tese, o senhor presidente da banca examinadora, fez uma rápida apreciação das conclusões mais importantes dos debates realizados e comunicou que a banca iria proceder ao ato de atribuição do resultado final, reunindo-se em sessão secreta. Os trabalhos foram interrompidos por cinco minutos. Após este intervalo, foram proclamados os resultados atribuídos pela banca examinadora, que decidiu pela "defesa da tese", tendo o candidato cumprido o artigo sessenta e cinco da Resolução 65/09 – CEPE, e o mesmo fez juz ao grau de Doutor em Ecologia e Conservação, área de concentração em Ecologia e Conservação. Como não havia nada mais a ser tratado, o Dr. Walter Antonio Pereira Boeger, presidente da banca examinadora, após informar que o candidato tem, a partir desta data, sessenta dias para a entrega da versão definitiva de sua tese, deu por encerrada a sessão. Eu, Isabela Galarda Varassin, Coordenadora do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, lavrei a presente ata, a qual assino juntamente com os membros examinadores.

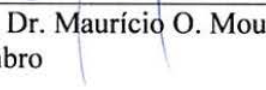
.....  
.....

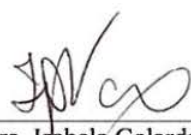
  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Walter Boeger  
Orientador e Presidente

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Fausto Foresti  
Membro

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Alexandre de Lima Godinho  
Membro

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Vinicius Abilhoa  
Membro

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Maurício O. Moura  
Membro

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dra. Isabela Galarda Varassin  
Coordenadora do PPG-ECO





Ministério da Educação  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
Setor de Ciências Biológicas  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



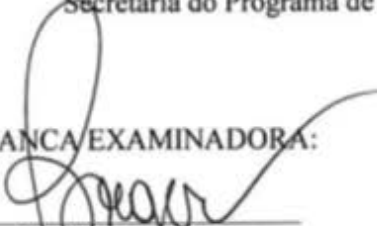
## PARECER


Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da tese, a que se submeteu **Flávio Miranda Marteleto** para fins de adquirir o título de Doutor em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão do candidato.


Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Curitiba, 18 de março de 2015.

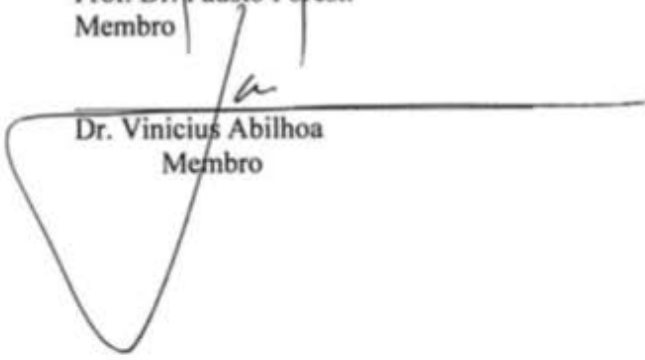
BANCA EXAMINADORA:

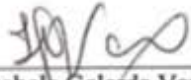
  
Prof. Dr. Walter Boeger  
Orientador e Presidente

  
Prof. Dr. Alexandre de Lima Godinho  
Membro

  
Prof. Dr. Mauricio O. Moura  
Membro

  
Prof. Dr. Fausto Foresti  
Membro

  
Dr. Vinicius Abilhoa  
Membro

Visto:   
Prof. Dra. Isabela Galarda Varassin  
Coordenadora do PPG-ECO



## AGRADECIMENTOS

Nenhum trabalho científico pode ser feito sem a colaboração direta e indireta de muitas pessoas. Essa tese não foi diferente.

É preciso agradecer, em primeiro lugar, ao meu Orientador Walter Boeger, que exerceu papel fundamental na estruturação dessa tese, e de todos os outros, que tive oportunidade de fazer ao longo de 10 anos trabalhando em conjunto. Agradeço profundamente a paciência e a parceria ao longo de todo esse tempo de colaboração.

Também é preciso agradecer à Professora Doutora Sabrina Araújo, pela ajuda inestimável na preparação e desenvolvimento do modelo teórico proposto nesse trabalho. Modelo esse que foi fundamental pra que as idéias sobre fragmentação, aqui discutidas, pudessem ganhar vida própria.

É impossível não mencionar a importância da minha família, meus pais, Felício e Zélia, pelo apoio e compreensão que só os pais podem ter. Minhas avós, Santa e Silvana pelo incentivo e carinho que só as avós podem dar. Meus avôs, Eliseu e Vitalino pelo exemplo de trabalho e dedicação que deixaram para seus netos, caminho que almejo trilhar. E também agradeço aos meus tios e primos pelo apoio sempre constante. Tornei-me o que sou, por causa do exemplo, e oportunidades que todos vocês me proporcionaram.

Sempre agradecerei ao meu amor, Carolina Ligocki, que está ao meu lado em todos os momentos, mesmo quando não fisicamente, nos 9 anos que estamos juntos. Nenhum desafio é intransponível quando estou ao lado dela. Nenhum amor é construído sem companheirismo e amizade, que são as bases fundamentais do nosso.

Não posso deixar de agradecer aos amigos do LEMPE, com quem compartilhei anos de muito trabalho e cansaço, mas também de boas risadas e companheirismo. O

desenvolvimento desse trabalho só foi possível com a parceria de todos vocês. Mencionarei nominalmente apenas aqueles que tiveram participação direta na tese, mas todos foram fundamentais à sua maneira. Agradeço ao Marcel Tschá pelo apoio com as coletas, e também com a confecção das figuras, mas principalmente pela amizade de mais de 11 anos. Ao Rafael Baggio pela ajuda com a preparação, análise e interpretação dos microssatélites, mas também pelo companheirismo e parceria. Ao Emanuel Razzolini pela ajuda com todos os softwares possíveis e inimagináveis que utilizei, e também aos que não utilizei nessa tese. Agradeço também ao colega de trabalho e amigo Adriano Hauer pela parceria e trabalho duro na obtenção dos organismos no rio Jordão.

Agradeço também aos membros da banca que atenderam prontamente o convite para participar da avaliação do trabalho, Professores Doutores Alexandre Lima Godinho, Fausto Foresti, Vinícius Abilhoa e Maurício Osvaldo Moura pelo enriquecimento das idéias aqui propostas bem como pelas sugestões bastante proveitosas para o engrandecimento desta tese. Por fim, agradeço ao curso de Pós Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Paraná, à Capes e à Fundação Araucária sem os quais esse trabalho não seria viável.

“Science is not only a disciple of reason but, also, one of romance and passion.”

**Stephen Hawking**

## RESUMO

O crescimento econômico e o desenvolvimento industrial têm aumentado consideravelmente a demanda de água e energia nos últimos anos por todo território brasileiro, e também mundial, impulsionando a construção de diversas barragens de grande e pequeno porte. Os benefícios econômicos dessas obras são evidentes, mas seus impactos sobre ambientes naturais podem ser graves. A manutenção das populações aquáticas nesse cenário de fragmentação é extremamente importante para conservação dos ecossistemas em que estão inseridas. Porém, para que o manejo seja bem sucedido, o conhecimento do relacionamento espacial entre essas populações deve ser considerado. Ferramentas genéticas são frequentemente utilizadas para acessar a informação sobre a conectividade entre populações fragmentadas por barreiras artificiais. Entretanto estudos estabelecendo padrões gerais de fragmentação, considerando diretamente a escala geográfica dos rios, e seus fragmentos resultantes, ainda não foram abordados. Esse cenário é o foco do presente trabalho. Assim sendo, os resultados apresentados no primeiro capítulo, para as populações de *Astyanax bifasciatus* e *Pimelodus maculatus*, estudadas nos rios Jordão e São Francisco respectivamente, sugerem que exista um relacionamento entre a escala de tamanho de um rio e a presença de diferenciação na estrutura genética de populações distribuídas em seu curso. Esse padrão emerge, aparentemente, do relacionamento entre a redução do tamanho populacional pela diminuição do tamanho dos fragmentos, que é mais intenso nos rios de pequeno porte. Esses resultados indicam que tempo de geração de cada espécie, aliado ao relacionamento entre a dimensão dos fragmentos e suas características biológicas, são fundamentais pra determinar a presença ou ausência de diferenciação na estrutura genética dos isolados populacionais. Para testar o efeito dessa relação, no segundo capítulo, foi elaborado um modelo genético populacional com o intuito de entender como se relacionam alguns fatores bióticos, como capacidade de deslocamento dos indivíduos de uma espécie, que determina a sua conectividade, e o tamanho populacional de uma espécie, são capazes de criar os padrões que observamos em populações já estudadas. O modelo incluiu cenários alternativos de fragmentação onde populações modeladas, com diferentes características biológicas, puderam interagir. Os resultados sugerem que a capacidade de conexão (vagilidade) dos organismos reflete significativamente o perfil genético de diferenciação entre suas populações, e que o estabelecimento de um manejo específico para espécies com determinado perfil biológico, é fundamental para sua manutenção. As espécies mais vageis naturalmente tem populações geneticamente mais homogêneas do que as espécies menos vageis, e sofrem mais os efeitos de fragmentação. Ademais, a restrição, causada pela imposição de barreiras artificiais, afeta diretamente a distribuição da diversidade genética entre as populações fragmentadas. A elaboração de estratégias corretas de manejo, que possibilitem o fluxo de indivíduos entre populações acima e abaixo dessas barreiras, pode mitigar esse efeito. Entretanto, o grau de conexão eficiente para mitigação desses efeitos, pode ser muito maior do que o viável economicamente. Além disso, os resultados indicam que a utilização de modelos populacionais que avaliem aspectos mais gerais do relacionamento dos perfis biológicos dentro de cada cenário de fragmentação, ainda que simplificado, podem ser eficazes para o entendimento dos efeitos genéticos populacionais.



## ABSTRACT

The industrial and technological development in the past fifty years have significantly increased the demand for water and energy worldwide, boosting the construction of several large and small dams and hydro powerplants. Their economic benefits are evident; however, their impact on natural environments can be severe. The maintenance of aquatic populations in this scenario of population fragmentation is extremely important for the conservation of freshwater ecosystems. Nevertheless, for the management to be successful, knowledge of the spatial relationship of these populations should be considered. Genetic tools are often used to access information about the connectivity between fragmented populations. However, studies establishing general genetic patterns of fragmentation have not yet been addressed. Especially those who consider the different patterns that emerge from the river's sizes. This scenario is the focus of this work. Thus, the results presented in the first chapter suggest that a relationship exists between the size of a river and the presence of genetic differentiation along its course. Apparently, this pattern emerges from the relationship between the reductions of populations sizes because of the formation of fragments, which is more intense in small rivers. These results indicate that each species's generation time, together with the relationship between the size of the fragments and their biological characteristics, are key to determining the presence or absence of genetic differentiation of the isolated populations. To test the effect of this relationship, in the second chapter, a population genetic model (Individual based model) were designed in order to understand how some biotic factors such as dispersion capacity and population sizes create genetic patterns observed in studied populations. The model included alternative scenarios of fragmentation where modeled populations with different biological characteristics could interact. The results suggest that the ability to connect (dispersion ability) of organisms significantly reflects the genetic profile of homogeneity or differentiation between their populations. Moreover the establishment of a specific management for species with specific biological profile it is essential for its maintenance. The most wide ranging species naturally have populations genetically homogeneous than less wide ranging species, and are more susceptible to the effects of fragmentation. Furthermore the restriction caused by the imposition of artificial barriers, directly affects the distribution of genetic diversity among fragmented populations. The development of correct management strategies that enable geneflow between populations can mitigate this effect. However, the degree of efficient connection to alleviate these effects can be much higher than economically viable. In addition, the results indicate that the use of general and comprehensive population models, although simplified, can be critical to understanding the genetic effects in future scenarios of population fragmentation.

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo I

- Figura 1.** Mapa das regiões de coleta..... 34
- Figura 2.** Resultados do Programa Structure para *Pimelodus maculatus*..... 35
- Figura 3.** Resultados do Programa Structure para *Astyanax bifasciatus*..... 36

### Capítulo II

- Figura 1.** Esquema geral de construção de um rio hipotético seguindo os parâmetros do modelo..... 80
- Figura 2.** Esquema da região de ação de duas espécies hipotéticas..... 81
- Figura 3.** Esquema mostrando os padrões de fragmentação escolhidos para o rio modelado..... 82
- Figura 4.** Esquema genérico mostrando a apresentação dos resultados do modelo..... 83
- Figura 5.** Quadro comparativo entre os diversos padrões de fragmentação exibidos pelas espécies modeladas, sob efeito de mortalidade 0,1..... 84
- Figura 6.** Quadro comparativo entre os diversos padrões de fragmentação exibidos pelas espécies modeladas, sob efeito de mortalidade 0,3..... 85
- Figura 7.** Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 01 e raio 40 com mortalidade 0,1..... 86
- Figura 8.** Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 01 e raio 40 com mortalidade 0,3..... 87
- Figura 9.** Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 10 e raio 10 com mortalidade 0,1..... 88
- Figura 10.** Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 10 e raio 10

com mortalidade 0,3.....	89
<b>Figura 11.</b> Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 20 e raio 5	
com mortalidade 0,1.....	90
<b>Figura 12.</b> Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 20 e raio 5	
com mortalidade 0,3.....	91
<b>Figura 13.</b> Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 40 e raio 1	
com mortalidade 0,1.....	92
<b>Figura 14.</b> Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 40 e raio 1	
com mortalidade 0,3.....	93

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo I

<b>Tabela I.</b> Dados de coleta dos espécimes de <i>Pimelodus maculatus</i> utilizados no estudo.....	38
<b>Tabela II.</b> Dados de coleta dos espécimes de <i>Astyanax bifasciatus</i> utilizados no estudo.....	39
<b>Tabela III.</b> Iniciadores testados para <i>Pimelodus</i> retirados de Paiva e Khalapotakis (2012).....	40
<b>Tabela IV.</b> Iniciadores desenvolvidos pelo laboratório para <i>Astyanax bifasciatus</i> .....	41
<b>Tabela V.</b> Iniciadores testados para <i>A. bifasciatus</i> retirados de Zaganini et al. (2012).....	42
<b>Tabela VI.</b> Resultados gerais para os microssatélites de <i>P. maculatus</i> .....	43
<b>Tabela VII.</b> Resultados de Fst para os microssatélites de <i>P. maculatus</i> .....	44
<b>Tabela VIII.</b> Resultados gerais para os microssatélites de <i>A. bifasciatus</i> .....	45
<b>Tabela IX.</b> Resultados de Fst para os microssatélites de <i>A. bifasciatus</i> .....	46
<b>Tabela X.</b> Resultados de Fst para as sequencias de <i>A. bifasciatus</i> .....	47

### Capítulo II

<b>Tabela I.</b> Descrição dos parâmetros utilizados para a construção do modelo.....	94
---	----

## SUMÁRIO

Agradecimentos.....	3
Epígrafe.....	5
Resumo.....	6
Abstract.....	7
Lista de Figuras.....	8
Lista de Tabelas.....	10
Prefácio.....	13
Capítulo I. Tamanho importa? Avaliando sinais de diferenciação genética <i>Astyanax bifasciatus</i> no rio Jordão, Bacia do rio Paraná e <i>Pimelo maculatus</i> no rio São Francisco, Brasil.	
Introdução.....	17
Metodologia.....	19
Coleta do material.....	19
Marcadores genéticos.....	20
Genotipagem.....	21
Sequenciamento.....	22
Resultados.....	24
Genotipagem.....	24
Sequenciamento.....	26
Discussão.....	27
Figuras.....	34
Tabelas.....	37
Referências Bibliográficas.....	47
Capítulo II. Modelo baseado em indivíduo considerando caracteres biológicos e fragmentação em populações de peixes.	
Introdução.....	55
Metodologia.....	57
Descrição do Modelo.....	57

Definição do cenário testado.....	60
Análise dos dados.....	62
Resultados.....	63
Capacidade de suporte 1 raio 40 mortalidade 0,1.....	64
Capacidade de suporte 1 raio 40 mortalidade 0,3.....	65
Capacidade de suporte 10 raio 10 mortalidade 0,1.....	65
Capacidade de suporte 10 raio 10 mortalidade 0,3.....	66
Capacidade de suporte 20 raio 5 mortalidade 0,1.....	67
Capacidade de suporte 20 raio 5 mortalidade 0,3.....	67
Capacidade de suporte 1 raio 40 mortalidade 0,1 e mortalidade 0,3..	68
Discussão.....	69
Figuras.....	80
Tabelas.....	94
Referências Bibliográficas.....	95

# O IMPACTO DO BARRAMENTO DE RIOS SOBRE A GENÉTICA POPULACIONAL EM PEIXES

## PREFÁCIO

O desenvolvimento industrial e o aumento da necessidade e produção de bens de consumo decorrentes do crescimento populacional e econômico têm impulsionado consideravelmente a demanda por energia por todo território brasileiro (Petrere Jr. 1996, Tucci et al., 2001, ANEEL 2014). No Brasil a principal fonte de produção de energia é de origem hidráulica, em associação ao elevado número de rios com potencial hidrelétrico no território nacional. Essas demandas estão relacionadas com a construção do número considerável de centrais hidrelétricas de grande e pequeno porte por todo país. Segundo o Banco de Informações da Geração (BIG) da Agência Nacional de Energia Elétrica (ANEEL 2014), 66,87% da energia elétrica brasileira é proveniente de fontes hidrelétricas. O país possui 199 Usinas Hidrelétricas (UHE), 469 Pequenas centrais hidrelétricas (PCH) e 474 Centrais Geradoras Hidrelétricas (CGH), totalizando aproximadamente 92.000 MW instalados. Esta grande dependência por fontes de energia procedente de recursos hídricos é também evidenciada pela existência de 43 empreendimentos em construção e 181 já outorgados (ANEEL 2014).

Os benefícios econômicos e sociais dessas obras são inegáveis e fundamentais. Porém, seus impactos sobre ambientes naturais geralmente são bastante severos. O próprio processo de construção das barragens afeta radicalmente a paisagem, mas os efeitos mais nocivos para o ambiente são os que ocorrem após a inundação da área de represamento (Hedrick e Miller 1992; Northcote 1995; Meldgaard, et al., 2003,).

As barragens constituem uma barreira física ao movimento de organismos aquáticos, influenciando o padrão de migração e deslocamento de diversas espécies (Gosset et al., 2006), constituindo obstáculos para a continuidade do fluxo genético entre populações a montante e a jusante das mesmas (Paiva et al., 2006, Pamponet et al., 2008). Entretanto, não só a barragem, mas também os reservatórios formados pela sua implantação tornam-se barreiras intransponíveis para determinadas espécies, interrompendo a conectividade no sistema e fragmentando a população

pré-existente no curso d'água (Clarke et al., 2007, Heggenes & Røed, 2006). O barramento do rio promove a alteração da composição da fauna (Loureiro-Crippa & Hahn 2006) e pode diminuir a riqueza de espécies localmente. Além disso, pode alterar a diversidade dos sistemas aquáticos (Mol et al., 2007). A construção de barragens influencia diretamente as características bióticas e abióticas de ecossistemas, afetando todo seu equilíbrio, alterando a disponibilidade de alimentos e conseqüentemente a composição da dieta de peixes, assim como a composição dos grupos tróficos que dela dependem (Mérona et al., 2001; Mérona et al., 2003; Albrecht & Pellegrini-Caramaschi 2003, Loureiro-Crippa & Hahn 2006, Pamponet et al., 2008(1)). Barragens ainda podem afetar o tamanho das populações, causar poluição, agravar os efeitos de sobre-pesca e degradação de habitats aquáticos, acarretando, em alguns casos, na perda de populações locais de peixes (Hedrick e Miller 1992; Northcote 1995; Meldgaard, et al., 2003,).

A construção de reservatórios também elimina ambientes naturais do rio, tais como corredeiras e córregos, os quais são utilizados por muitas espécies migratórias como locais de desova, podendo causar assim sérios impactos a estas espécies (Baumgartner et al., 2004). A alteração de características abióticas muda habitats reprodutivos, e altera gatilhos de reprodução das espécies que vivem em determinada bacia ou região (Godinho & Godinho 2003).

A Biodiversidade é diretamente subordinada a padrões de diversidade genética que geralmente são afetados quando habitats são fragmentados (Heggenes & Røed, 2006). Quando uma população é fragmentada e seu tamanho é reduzido sua taxa de endocruzamento aumenta, o que pode levar à diminuição do desempenho reprodutivo, deixando-a mais vulnerável aos efeitos de deriva genética. Num contexto geral, metapopulações localmente divididas diferenciam-se através de deriva genética, mas se mantêm por existir fluxo genético entre elas (Matsubara et al., 2001). Porém, a deriva também pode causar rápida diferenciação genética entre populações recentemente fragmentadas por barreiras artificiais (Heggenes & Røed, 2006). A queda brusca no tamanho populacional causa redução da diversidade genética e conseqüentemente de heterozigosidade, o que aumenta a exposição de alelos recessivos potencialmente deletérios (Frankham et al., 2004). Todos estes fatores combinados afetam de forma drástica uma população de tamanho reduzido,



diminuindo sua adaptabilidade e reduzindo seu potencial evolutivo. Em particular, a fragmentação da distribuição de populações de peixes pode em alguns casos, levar à extinção de populações locais em poucas gerações, pela diminuição brusca da população no fragmento em decorrência de alterações ambientais locais (Neraas & Spruell 2001, Jager et al., 2001, Morita & Yokota 2002, Fagan et al., 2002, Fagan et al., 2005, Sato & Harada 2008). Esses cenários negativos extremos são decorrentes da interação de características negativas do processo de fragmentação, relativos às características ligadas ao tipo de fragmento, ao tempo de fragmentação e às características peculiares das espécies analisadas.

A manutenção da diversidade genética é extremamente importante para que as populações possam responder às contínuas mudanças ambientais (Matsubara et al., 2001(1), Frankham et al., 2004). Estratégias de manejo monitorado de populações naturais podem mitigar tais processos. O restabelecimento do fluxo genético entre populações divididas é uma das maneiras de reduzir os riscos de extinção local. O transporte de indivíduos (ou gametas) de áreas com maior diversidade genética para áreas onde esta está evidentemente diminuída pode minimizar os riscos causados pelo aumento da taxa de endocruzamento e pela perda de diversidade (Frankham et al., 2004). Este processo muitas vezes não é tão simples e, para que seja benéfico, é preciso conhecer a diversidade genética distribuída entre as subpopulações em questão. Isso por que a translocação de um pool genético divergente para determinada região pode resultar numa baixa adaptação local dos indivíduos, ou ainda diluição de alelos locais restritos (Frankham et al., 2004). De forma geral, as características de cada fragmento resultante são diferentes devido aos aspectos geomorfológicos ligados ao local de sua instalação. Dessa forma o tamanho de cada fragmento, e as características abióticas destes fragmentos pode variar consideravelmente (Wofford et al., 2005(25), Dehais et al 2010(29), Junker et al., 2012(43))

Melhores estratégias de manejo podem ser adotadas quando são consideradas as necessidades de cada população oriunda dessa fragmentação, dentre essas: qual a quantidade de indivíduos a serem transportados, qual é a subpopulação doadora e da recipiente e suas respectivas características genéticas. Apesar de existirem diversos estudos enfocando a obtenção de informações a

respeito da estrutura genética em populações de peixes, (Jager. 2001, Matsubara et al., 2001, Meldgaard et al., 2003, Wofford et al., Haponski et al., 2007, Zhao et al., 2011, Junker et al., 2012), esse conhecimento ainda precisa ser direcionado. Idealmente, essas avaliações deveriam ser contínuas e interconectadas para que a descoberta de padrões gerais de fragmentação possa ser eficaz.

Referências na literatura sobre fragmentação de estoques de peixes isolados pela construção de reservatórios são, na sua maioria, associadas a cursos de água das regiões temperadas e em escala regional (Matsubara et al., 2001(2), Neraas and Spruell 2001, Laroche and Durand, 2004; Blanchet et al., 2009(45), Dehais et al., 2010, Junker et al., 2012(43). Nessas situações, os estoques resultantes são significativamente menores e mais expostos a eventos associados a alteração do perfil genético. O conhecimento acumulado no Brasil sobre esse tipo de impacto ainda é muito polarizado, e concentrado em grandes empreendimentos (Hatanaka et al., 2006(39), Yazbeck & Kalapothakis 2007(30), Carvalho-Costa et al., 2008 (10), Barroca et al., 2012(47), Sanches et al., 2012(21)).

Assim, o primeiro capítulo desse estudo teve como objetivo, estabelecer os padrões que emergem de perfis distintos de fragmentação, considerando diferentes escalas de tamanho em dois rios Neotropicais. A partir desses resultados e aqueles da literatura, no segundo capítulo foi elaborado um modelo matemático com intuito de qualificar os efeitos de fragmentação artificial para populações de peixes em diferentes cenários de barramento em rios. Nele, propõe-se que, o impacto na estrutura genética de uma população pode ser previsto baseado no relacionamento entre características biológicas amplas, atribuídas a uma ou mais espécies, e os perfis de fragmentação.

Capítulo I – Tamanho importa? Avaliando sinais de diferenciação genética em *Astyanax bifasciatus* no rio Jordão, Bacia do rio Paraná e *Pimelodus maculatus* no rio São Francisco, Brasil.

## INTRODUÇÃO

Ainda que exista um considerável número de estudos avaliando o impacto da implantação de barreiras artificiais em cursos de rio em todo o mundo (Jager. 2001, Yamamoto et al., 2004(16), Gosset et al., 2006(8), Haponski et al., 2007(17), Nguyen 2008, Faulks et al., 2010(46), DeHaan et al., 2011(20),), Zhao et al., 2011(35), Junker et al., 2012(43)), o conhecimento acumulado no Brasil, trás um panorama próprio. Apesar de escasso, se comparado ao grande número de empreendimentos instalados e em vias de construção, pouco é conhecido sobre o panorama de fragmentação em rios de pequeno porte. E ainda existe um grande desbalanço entre o número de conhecimento produzido, onde a bacia do rio São Francisco é a mais estudada (Hatanaka et al., 2006(39), Yazbeck & Kalapothakis 2007(30), Carvalho-Costa et al., 2008 (10), Zagonel, 2009, Marteleto, 2011, Barroca et al., 2012(47), Sanches et al., 2012(21)), e muito poucos trabalhos são realizados em outras bacias (Paiva et al., 2006, Pamponet et al., 2008, Garcez et al., 2011, Rodriguez-Rodriguez et al., 2013).

O rio São Francisco, tem sua bacia compreendendo uma área de aproximadamente 640.000 km<sup>2</sup> (ANA 2014) que abrange 7,5% do território brasileiro (CBHSF 2014). Esse rio e muitos dos seus afluentes são importantes economicamente devido ao seu potencial hidroelétrico oriundo do fato de serem rios de Planalto (Tucci et al., 2001). As maiores usinas hidrelétricas de toda a bacia estão localizadas no curso do rio São Francisco, e compreendem 5 empreendimentos: Três Marias, Sobradinho, Itaparica, o complexo de Paulo Afonso e Xingó. Esses barramentos não possuem escadas nem qualquer tipo de passagem que permita a movimentação dos peixes à jusante e à montante. Seu curso se estende por aproximadamente 2700 Km, e banha os Estados de Minas Gerais, Bahia, Pernambuco, Sergipe e Alagoas. Sua nascente se encontra na Serra da Canastra, no estado de Minas Gerais e sua foz se dá no oceano Atlântico, com seu estuário formado entre os estados de Alagoas e Sergipe (Sato & Godinho 2004). A

união entre seu alto potencial hidrelétrico e suas proporções continentais, o torna um excelente modelo de estudo para efeitos de fragmentação.

Resultados prévios sugerem que não existia diferenciação genética detectável em algumas das populações de espécies de peixe nesse rio, decorrente da implantação de barreiras artificiais (Carvalho-Costa et al. 2008), Hatanaka et al. 2006, Sanches et al., 2012). Por outro lado, um estudo no rio Pará (Barroca et al., 2012(47)), um dos principais afluentes do rio São Francisco, demonstrou que eventos de fragmentação em menor escala pode desencadear processos de estruturação genética porquê a redução espacial das populações resultantes da fragmentação é significativa. Resultados semelhantes já foram descritos em cenários de fragmentação similares para outros rios de pequeno porte em outras bacias hidrográficas do mundo (Yamamoto et al., 2004, Wofford et al., 2005, Heggenes & Røed, 2006, Paiva et al., 2006, Junker et al., 2012, Munner et al., 2012).

Essa conclusão é especialmente significativa uma vez que a construção e instalação de Pequenas Centrais Hidroelétricas (PCH's) são incentivadas pelos governos federal, estadual e municipal (ANEEL, 2014). PCH's são empreendimentos menores que Usinas Hidrelétricas sendo geralmente construídas em rios de menor tamanho, mas com alto potencial de geração de energia. Entretanto, essas construções são frequentemente instaladas muito próximas umas das outras. Curiosamente, esses rios e trechos, alvo da instalação de PCH's, são em teoria, aqueles com o potencial de causarem maior impacto genético nas populações em decorrência da fragmentação. Isso se dá principalmente pela alteração do fluxo gênico e pelos efeitos de deriva genética entre os estoques a montante e jusante das barreiras artificiais. Apesar das orientações dos órgãos competentes e da legislação ambiental atual sugerir ou requerer avaliação e previsão dos impactos sobre a fauna local, estudos genéticos nesses cenários são poucos.

Tendo em vista esse cenário, o rio Jordão, um rio de médio porte da bacia do rio Iguaçu, surge como um excelente modelo de estudo. Esse rio pode ser dividido entre duas partes distintas. A metade inicial começa em sua cabeceira e termina no reservatório de Curucaca, e é desprovida de barreiras artificiais, enquanto a porção

final desse rio possui quatro PCH's instaladas, sendo elas: Curucaca, Santa Clara, Fundão e Derivação do Jordão. Essas PCH's tem a particularidade de estarem localizadas apenas a alguns quilômetros de distância uma da outra. Como resultado, foram formados fragmentos bastante reduzidos, os quais estabelecem estoques geneticamente isolados. O curso desse rio compreende aproximadamente 160 km e está localizado no estado do Paraná, sendo o maior afluente da margem direita do Rio Iguaçu. Sua origem, por sua vez, está situada nas encostas ocidentais da Escarpa da Esperança com altitudes aproximadas em 1.200 metros, próximo à cidade de Guarapuava. Ele é formado pela junção do rio das Pedras e do rio das Bananas, e seu curso se desenvolve no sentido nordeste-sudoeste entre os paralelos 25° 00' e 26° 00' e os meridianos 51° 00' e 52° 30'. Sua área de drenagem é de aproximadamente 4.700 km<sup>2</sup>. (SEMA- Governo do Paraná).

O rio Jordão é conhecido por possuir corredeiras e quedas naturais ao longo de seu percurso. O Salto Curucaca (com aproximadamente 30m de altura) divide esse rio em duas porções distintas, e representa uma barreira natural ao fluxo gênico bilateral entre populações a montante e a jusante desse acidente geográfico. Em sistemas maiores, como o do rio Tocantins, corredeiras são conhecidas por promoverem a diferenciação genética de populações de algumas espécies de peixes, representantes da ictiocenose local (Orélis et al., dados não publicados). Sendo assim, a variabilidade no tempo de formação dos dois tipos de fragmentos, o primeiro oriundo do tempo de instalação das PCH's e o segundo da formação do Salto Curucaca, fornece condições para realização de uma abordagem comparativa importante sobre o efeito de diferentes tipos de barreiras sobre a alteração do fluxo gênico.

Assim, a proposta desse trabalho foi avaliar o relacionamento entre o tamanho dos fragmentos resultantes da implantação de barreiras artificiais com a estrutura genética de populações de peixes nesses dois rios que, funcionalmente, representam duas escalas geográficas distintas.

## **METODOLOGIA**

### **COLETA DO MATERIAL**

Para o desenvolvimento do presente estudo, duas espécies foram

selecionadas, uma em cada rio, devido a suas características biológicas e à disponibilidade de marcadores moleculares de grande sensibilidade (microsatélites): o lambari-de-rabo-vermelho (*Astyanax bifasciatus* (Cuvier,1819), Characiformes, Characidae) no rio Jordão e o Mandi (*Pimelodus maculatus* (Lacepède, 1803), Siluriformes, Pimelodidae) no rio São Francisco.

No rio São Francisco, as coletas foram realizadas em nove trechos ao longo de todo o seu curso. Os trechos compreendidos foram: o primeiro, à montante da UHE de Três Marias; o segundo à Jusante de Três Marias, entre os municípios de Três Marias e Januária, ambos em Minas Gerais; o terceiro ponto compreende um trecho longo, livre de barramento, entre o ponto 2 de Três Marias e o ponto 4; o quarto, no Lago de Sobradinho; o quinto à jusante da barragem sobradinho; o sexto, no lago da represa de Itaparica; o sétimo à Jusante de Itaparica (entre as hidroelétricas de Itaparica e Paulo Afonso, todos na Bahia; o oitavo, à Montante de Xingó, entre as hidrelétricas de Paulo Afonso e Xingó; e o nono, à Jusante de Xingó (entre Xingó e a foz do rio) no estado de Alagoas. No total, foram coletados 171 exemplares. O número de indivíduos por localidade assim como os locais de coleta e demais dados de campo estão apresentados na Tabela I (Fig.1).

Vinte indivíduos de *A. bifasciatus* foram coletados de cada um dos dez pontos amostrais estabelecidos ao longo do rio Jordão (Tabela II), particularmente em zonas localizadas a montante e a jusante de barragens artificiais e naturais. A Figura 1 mostra a distribuição dos organismos coletados em cada ponto de coleta. Nessa figura, o Pontos 1 está localizado no rio das Pedras enquanto o Ponto 2 no rio das Bananas, ambos rios que dão origem ao rio Jordão. Os Pontos 3, 4 e 5 compreendem a porção desimpedida do rio Jordão. Os Pontos 6, 7, 8, 9 e 10 são aqueles que contemplam os trechos com a presença de reservatórios. O Ponto 6 é o da Usina de Santa Clara, e o Ponto 7 compreende um trecho logo à Jusante de Santa Clara, entre a barragem e o lago da PCH de Fundão. O Ponto 8 é o reservatório da Usina de Fundão enquanto o ponto 9 se localiza entre a barragem de Fundão e o reservatório da Usina de Derivação do rio Jordão. Por fim, o Ponto 10 se localiza à jusante da PCH de Derivação do Jordão e a Foz deste rio.

## MARCADORES GENÉTICOS

O tecido obtido dos organismos para o estudo foi em sua maioria músculo, mas para alguns indivíduos de *P. maculatus* o DNA foi extraído tanto das brânquias, quanto das nadadeiras dos indivíduos. As amostras foram processadas em laboratório usando técnicas de biologia molecular para gerar perfis genéticos de cada indivíduo coletado, através de genotipagem por marcadores microssatélites e sequenciamento (esse último apenas para *A. bifasciatus*). Com isso foi possível caracterizar o grau de variabilidade genética de cada espécie e a distribuição dessa variabilidade ao longo dos trechos alvo de ambos os rios. A análise desses dados permite a reconstrução dos eventos associados à conectividade dos estoques de peixes.

## GENOTIPAGEM

O DNA total das amostras de tecidos dos peixes estudados foi extraído em laboratório com o kit EZ-DNA™. Cinco loci de Microssatélites, Pma01, Pma05, Pma06, Pma08 and Pma11 (Tabela III), foram amplificados para *P. maculatus* seguindo protocolo previamente desenvolvido (Paiva & Kalapothakis, 2008). Marcadores microssatélites para *A. altiparanae* foram desenvolvidos pela equipe de nosso grupo de pesquisas (TABELA IV). Entretanto, outros conjuntos de iniciadores para a mesma espécie de *Astyanax* foram testados seguindo protocolo de Zaganini e colaboradores (2012) (Tabela V). Esses iniciadores foram igualmente testados em outras espécies do gênero e apresentaram amplificação “cross-species”. Ao todo, foram testados 19 conjuntos de iniciadores para *A. bifasciatus*.

Iniciadores “senso” para obtenção dos fragmentos de microssatélites foram marcados com fluorocromos específicos, e os indivíduos foram genotipados em sequenciador ABI 3130. Neste procedimento, marcadores de peso molecular (GeneScan™-500 Rox™ Size Standard - Applied Biosystems) adicionados à corrida eletroforética permitem a determinação dos tamanhos dos alelos por comparações realizadas nos programas GeneMapper v3.7 (ABI) e GeneMarker v1.6 (SoftGenetics, State College, PA). Para avaliar possíveis erros no processo de genotipagem e a presença de alelos nulos para os loci estudados foi realizada análise no software MICRO-CHECKER 2.2.1 (van Oosterhout et al., 2004). Em contrapartida, as análises de diversidade genética (número de alelos e heterozigosidade esperada e

observada), equilíbrio de Hardy-Weinberg e estruturação genética ( $F_{st}$ , e AMOVA) foram realizados através do programa Arlequin 3.5 (Excofier et al., 2010) e Rst no software GeneAlex 6.501 (Peakall and Smouse 2006, Peakall and Smouse 2012). Para cada ponto amostral foram calculados em cada locus o número de alelos, a heterozigosidade esperada e observada (HE, HO), o índice de Garza-Williamson (G-W) e o desvio do equilíbrio de Hardy-Weinberg (EHW), estimado pelo método da cadeia de Markov com os seguintes parâmetros: 1.000.000 de passos; 100.000 desmemorizações.

Para investigar a ocorrência de estruturação genética entre as amostras, os índices de  $F_{ST}$  (Wright 1969), assumindo o modelo de alelos infinitos (“infinite allele model” – IAM), e  $R_{ST}$ , o qual assume o modelo de mutação passo a passo (“stepwise mutation model” – SMM), considerado mais adequado para análises de microssatélites (Slatikin 1995), foram calculados para todos loci e para todos pares de populações. Adicionalmente, a análise de variância molecular (AMOVA) (Excofier et al., 1992) foi utilizada para testar a existência de grupos naturais e a distribuição da variância em diversos níveis (entre grupos, entre populações e dentro de populações). Correções do nível de significância dos múltiplos testes estatísticos foram realizadas de acordo com o método de Bonferroni (Rice 1989). A significância foi testada com 1.000 permutações. Por fim, a determinação do número de populações reais e a alocação dos indivíduos em seus respectivos clusters foram realizadas através do programa Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2010), utilizando o método ad hoc desenvolvido por Evanno et al., (2005).

## SEQUENCIAMENTO

O fragmento mitocondrial D-Loop também foi amplificado, para avaliar as populações de *A. bifasciatus* da porção final do rio Jordão, utilizando-se iniciadores (iniciadores) universais. Essa região controladora do DNA mitocondrial é bastante variável, possui alta taxa de mutação, chegando a ser de 5 a 10 vezes mais rápida do que o DNA nuclear (Brown et al., 1979). O mesmo foi feito para *P. maculatus* e os resultados já foram disponibilizados (Zagonel, 2009) e serão utilizados na discussão.

Para a obtenção da região de interesse, foi realizada a Reação da Polimerase em Cadeia (PCR) (Mullis & Faloona 1987) em termocicladores Eppendorf (Personal



Thermocycler). Cada 25 µl da reação continha concentrações finais de 2 µM de cada primer (forward / reverse), 0,4 mM de dNTP, 3 mM de MgCl, 2,5 U de Taq polimerase, tampão (buffer) 1x, e aproximadamente 2 ng/µl de amostra do DNA do peixe. Os iniciadores utilizados para amplificação do fragmento do D-loop foram H16498 (senso) - 5` CACCTGAAGTAGGAACCAGATG 3` (Meyer et al., 1990) e L15774M (anti-senso) - 5` ACATGAATTGGAGGTATACCAGT 3` (Prioli et al., 2002), os quais juntos, amplificam fragmentos de aproximadamente 650 pares de bases.

A reação da PCR foi realizada com 35 ciclos. Cada ciclo teve respectivamente as seguintes temperaturas de desnaturação, anelamento e extensão: 94°C por 45 segundos, 58°C por 45 segundos e 72°C por 60 segundos. No início do primeiro ciclo a temperatura foi mantida a 95°C por 4 minutos (desnaturação inicial) e no término do último ciclo, a 72°C por 5 minutos (extensão final).

O resultado dessa reação foi visualizado em gel de agarose sob luz ultravioleta após coloração com GELRED™. O produto do PCR foi purificado e submetido à reação de sequenciamento, que foi posteriormente lida em sequenciador automático ABI 3130™.

A diversidade de nucleotídeos assim como as análises de estatística F, AMOVA e Mismatch distribution foram realizadas através do programa Arlequin (versão 3.0) (Excoffier et al., 2005). O número de haplótipos foi estimado por contagem direta e a diversidade de nucleotídeos calculada como sendo a probabilidade de que dois nucleotídeos homólogos escolhidos ao acaso sejam diferentes entre si (Tajima 1983, Nei 1987). As análises de diversidade genética das subpopulações amostradas foram realizadas tanto individualmente como para o conjunto das mesmas.

A existência de estruturação genética entre as populações foi testada através da análise de variância molecular (AMOVA) em dois níveis (dentro e entre as populações) com todos os trechos agrupados, ou quatro níveis (dentro e entre grupos de populações, e dentro e entre populações). A matriz de distância foi calculada através do método de distância pareada entre haplótipos ("pairwise difference") com o número de permutações igual a 10.000. O índice de fixação (FST) é calculado como sendo análogo ao  $\theta_w$ , e sua significância foi calculada também através de 10.000 permutações.

## RESULTADOS

### GENOTIPAGEM

#### *Pimelodus maculatus*

Todas as amostras coletadas foram amplificadas para os cinco conjuntos de iniciadores testados para *P. maculatus* (Tabela III). No total, 147 perfis genéticos foram gerados relativos aos nove pontos amostrais. Os dados gerais para cada ponto avaliado estão apresentados na Tabela VI.

As análises parciais com os programas GeneAlex™ e Arlequin™ mostraram inconsistência entre a população 5 e as outras populações de *P. maculatus* do rio São Francisco (Tabela VII). Esse efeito acontece pela presença de dois loci com dados faltantes (Pma01 e Pma05), que não amplificaram para essa população. Ao contrário das demais, que não mostraram evidência de estruturação genética entre si, essa população teve índices de Fst pareados que a caracterizam como diferente de todos os outros agrupamentos amostrados. O Fst global é igual a 0,022 quando incluímos essa população na análise, e cai drasticamente quando a retiramos (-4). Como se tratam de apenas 7 indivíduos, e as amostras de tecido recebidas não tem exemplares testemunho, os resultados serão apresentados com e sem a presença da população 5 nas análises.

A análise dos clusters gerados pelo programa Structure mostra dois cenários diferentes. No primeiro os valores de K apontam para a presença de quatro populações. No segundo cenário, entretanto, os resultados indicam a presença de três populações ao longo do rio São Francisco. Os índices de Fst para essas populações putativas, entretanto, são extremamente baixos (entre -6 e 0,0079) indicando ausência de diferenciação genética entre elas. Sendo assim, visualmente os *clusters* formados pelo agrupamento dos perfis genéticos dos organismos de cada população amostrada (Fig. 2), não apontam para a presença de qualquer estruturação genética entre as populações. Entretanto, confirma essa alta homogeneidade genética presente entre os grupos amostrais de *P. maculatus*.

#### *Astyanax bifasciatus*

#### AMOVA e Fst.

Os perfis genéticos de todos os 200 espécimes foram obtidos, após o teste com os 19 conjuntos de iniciadores mencionados (Tabelas IV e V). Ao todo, 7 conjuntos amplificaram positivamente para a espécie. Todos os conjuntos de iniciadores foram desenvolvidos para *A. altiparanae*, tanto daqueles produzidos pelo LEMPE, quanto os testados a partir do trabalho de Zaganini et al. (2012). Estes autores já haviam relatado amplificação cruzada para outras espécies do mesmo gênero.

As análises parciais no programa GeneAlex™ mostraram que as informações de dois dos sete conjuntos de iniciadores que amplificaram positivamente, ou eram ambíguas, ou possuíam muitos dados faltantes, e portanto foram excluídos da análise final. Os iniciadores responsáveis pela construção do perfil genético individual foram os seguintes: Ast-A4, Ast-B104, Ast-C115, Asty12 e Asty26. Os dados gerais para cada ponto estão apresentados na Tabela VIII.

As análises populacionais realizadas com todas as populações pareadas nos dois softwares Arlequin™ e GeneAlex™ mostraram padrões semelhantes. Os resultados da AMOVA apontam para uma porcentagem muito maior de variação dentro das populações do que entre elas (91,2% contra o acumulado de 8,9% entre as populações). Os índices globais de FST foram 0.180 e 0.072 respectivamente. Entretanto os pontos 7 e 10 apresentaram incongruências ou ambiguidades na análise no Programa Arlequin e foram retirados para uma análise exploratória dos dados, uma vez que sua presença poderia acarretar em erros na análise de AMOVA e Fst.

Ao retirarmos essas populações o índice de Fst global resultante foi de 0,088. A Tabela IX mostra os índices de Fst pareados entre o novo conjunto de populações analisadas. Nessa tabela podemos evidenciar a presença de três grupos distintos de populações. O primeiro grupo mostra os organismos nas cabeceiras do rio Jordão, nos rios das Pedras e das Bananas (Pontos 1 e 2). O segundo é formado pelas populações da porção intermediária do curso do rio Jordão, referentes aos pontos 3, 4 e 5. Essa porção do rio vai da região abaixo do salto do Parque do Jordão no Município Guarapuava até a região a montante do Salto Curucaca. Por fim, os pontos 7, 8 e 9 são os pontos à jusante do Salto Curucaca referentes aos reservatórios de Santa Clara, Fundão e Derivação do Jordão.

Os índices de  $F_{st}$  indicam que as populações nas cabeceiras tem perfil genético bastante diferente entre si. Sendo que elas apresentam menor ou maior conexão com os pontos à jusante. Por outro lado, a porção intermediária do rio tem uma relação muito mais estreita entre seus perfis genéticos do que a apresentada com as populações abaixo do Salto Curucaca. A última porção do rio tem por sua vez relação inversa - suas populações são muito mais semelhantes entre si do que com as populações da porção intermediária e da cabeceira.

A análise de  $F_{st}$  agrupando as populações acima e abaixo do Salto Curucaca indicou estruturação genética entre elas ( $F_{st}=0,076$ ;  $p<0,01$ ). E a AMOVA apontou uma porcentagem de variação entre populações de 22%, reflexo do fluxo desigual entre indivíduos à montante e à jusante dessa barreira natural.

Os resultados do programa Structure também reforçam a existência de três agrupamentos populacionais (Figura 3), com uma distribuição desigual entre os perfis genéticos representados pelas cores verde, azul e vermelha. A população do rio das Pedras (população 2) representou um dos clusters, enquanto o segundo foi representado pelas populações intermediárias (populações 3, 4 e 5) juntamente com a população do rio das Bananas (1). Por fim o terceiro cluster foi formado pelas populações a jusante do salto do Curucaca (Populações 6, 8 e 9). Os índices de  $F_{st}$  das populações resultantes pareadas foram de 0,178, 0,120 e 0,006, respectivamente. Dessa forma, o perfil populacional observado é congruente com a distribuição geográfica da espécie estudada. As barreiras naturais foram aquelas que representaram maior papel na formação desses agrupamentos genéticos avaliados. As barreiras artificiais ainda não mostram efeitos na distribuição das frequências alélicas nas subpopulações fragmentadas pelas PCH's.

## SEQUENCIAMENTO

### *Astyanax bifasciatus*

#### AMOVA e $F_{st}$ .

A análise foi realizada com as populações da porção do rio Jordão que compreende os pontos com a presença de barreiras artificiais, na Foz do rio Jordão e nos reservatórios de Fundão, Santa Clara e Derivação do Jordão. O perfil genético

dessas populações foi comparado com um agrupamento com organismos das populações a montante da cachoeira de Curucaca. Ao todo 5 agrupamentos foram analisados. Esse arranjo foi necessário, por problemas com a amplificação de alguns indivíduos para a região do D-loop, especialmente daqueles da porção superior do rio.

Esse padrão tem a maior coerência com a forma como as populações estão distribuídas ao longo do rio Jordão. Isso por que as Usinas avaliadas estão todas localizadas a jusante da queda de Curucaca, e acima dela não existe nenhuma barreira artificial instalada. Os resultados mostraram que existe baixa estruturação genética entre essas populações ( $F_{st} = 0,05016$   $p > 0,005$ ) mesmo que aplicada a correção de Bonferroni. A AMOVA, entretanto, mostrou maior diferenciação dentro das populações do que entre elas (95,32% contra 4,68%). Porém, o  $F_{st}$  pareado (Tabela X) aponta para um baixo sinal de estruturação genética. Os valores médios de  $F_s$  de  $F_u$  (3,72  $p > 0,02$ ) e  $D$  de Tajima (-1,28  $p > 0,05$ ) indicam populações estáveis ou em fraca expansão, relativa ao aparecimento de novos polimorfismos na população tanto para cada subpopulação individualmente, quanto para o conjunto de subpopulações. Para populações que sofrem gargalos populacionais, geralmente é esperado um sinal mais robusto para estes índices de diversidade.

## DISCUSSÃO

Ainda que o curso do rio São Francisco possua cinco barreiras artificiais, as populações de *P. maculatus* avaliadas ainda não apresentam sinal de diferenciação em sua estrutura genética. Esse resultado é coerente com os descritos para a mesma espécie utilizando-se DNA mitocondrial (Zagonel, 2009). Apenas a população 5 apresentou diferenças com as demais populações. Porém, é preciso considerar o baixo número de indivíduos avaliados, bem como a ausência de informação para dois dos loci testados nas demais populações.

Outras espécies do mesmo rio (Carvalho-Costa et al., 2008, Sanches et al. 2012, Orelis et al., dados não publicados) e em outros grandes rios (Alò & Turner, 2004, Bessert & Ortí, 2008, Yan et al., 2008, Wozney et al., 2011), apresentam ausência de diferenciação genética entre as populações comparadas entre fragmentos. Os resultados do Structure, no entanto, sugerem a existência de

homogeneidade entre as diferentes populações de cada grupo amostrado para *P. maculatus*, e os índices de  $F_{st}$  sugerem alto fluxo genético entre elas. Ainda que diferentemente dos resultados para *A. bifasciatus* no rio Jordão (Figura 4), onde os clusters são bem visíveis, os grupos propostos pela análise para *P. maculatus* no rio São Francisco não se destacam (Fig. 3).

Entretanto, é importante destacar que por ser um rio extenso, a presença de um padrão que mostre diferentes regiões com níveis de conexão distintos entre os indivíduos no rio São Francisco é coerente com a teoria de Isolamento por distância (Isolation by distance) (Wright, 1943). Segundo esse autor, a intensidade do fluxo genético entre diferentes grupos de uma população com distribuição espacial extensa, acontece através de uma relação estrita entre a distância física entre os organismos, e a capacidade de deslocamento dos mesmos. Dessa forma, quanto maior a distribuição espacial de uma população, e menor a sua vagilidade, maior será a diferenciação genética entre grupos isolados (Wright, 1943). Esse padrão de isolamento por distância foi detectado no rio Missouri para *Cycleptus elongatus* (Lesueur, 1817) pós-fragmentação (Bessert & Ortí, 2008). Entretanto, esse mesmo estudo descreve ausência de diferenciação na estrutura genética entre populações da mesma espécie no rio Mississippi, o qual não possui nenhuma barreira artificial em seu curso. Isso sugere que essa característica possa ter emergido por efeito direto da fragmentação populacional.

Os resultados para *C. elongatus* (Bessert & Ortí, 2008), e de mais outros estudos independentes, também com peixes migratórios do gênero *Acipenser* (*A. sinensis* (Gray, 1835) e *A. fulvescens* (Rafinesque, 1817)), e *Moxostoma* (*M. carinatum* Cope, 1870) e *M. macrolepidotum* (Lesueur, 1817) sugerem que a ausência de diferenciação genética entre populações fragmentadas seja em razão dos longos tempos de geração dos organismos estudados (Zhang et al., 2003, Reid et al., 2008, Wozney et al. 2011). Entretanto a mesma homogeneidade populacional é encontrada para outros organismos migradores, como *Prochilodus costatus* (Valenciennes, 1850) (Carvalho-Costa et al. 2007) e *Prochilodus argenteus* (Spix & Agassiz, 1829) no rio São Francisco (Sanches et al., 2012, Orélis et al., dados não publicados) e *Coreius heterodon* (Bleeker, 1864) no rio Yang Tzé. Essas espécies possuem tempos de geração totalmente distintos. A comparação entre esses

resultados pode sugerir que o alto potencial de conexão entre os organismos seja importante para a manutenção da homogeneidade genética populacional, como sugerido anteriormente (Ward et al, 1992, Ward et al., 1996). Sugere-se que esse padrão aconteça, ainda que maiores tempos de geração possam ser fundamentais para retardar o aparecimento de efeitos genéticos de fragmentação em populações historicamente homogêneas (Zhang et al., 2003, Wozney et al., 2011).

Esse cenário se fortalece quando analisado o caso da Carpa capim (*Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844)). A comparação entre os perfis genéticos de populações dessa espécie, acima e abaixo das Usinas de Ghezouba e Três Gargantas no rio Yangtze, apontou para ausência de diferenciação genética entre elas (Zhao et al., 2011). Esse organismo é descrito como moderadamente migrador e com tempo de geração em torno de 4 a 6 anos (Zhao et al., 2011). Os autores sugerem que, os dois fatores simultaneamente, possam ser responsáveis pela ausência de diferenciação genética em suas populações.

Em trabalho no rio São Francisco, Sanches et al. (2012) com indivíduos de populações de dois organismos reconhecidamente migratórios, *Prochilodus argenteus* não exibiu sinal de diferenciação genética entre suas populações enquanto *Brycon orthotaenia* (Günther, 1864) apresentou sinal positivo de diferenciação. Os resultados para *B. orthotaenia* foram congruentes com padrões exibidos para a mesma espécie em estudo prévio na mesma região, bem como outras espécies do mesmo gênero em outras regiões (Sanches et al. 2012). No entanto, os resultados para *P. argenteus* divergiram de trabalhos realizados anteriormente nos mesmos pontos, com a mesma espécie, mas em período reprodutivo (Hatanaka & Galetti, 2003; Hatanaka et al., 2006). Esses resultados apontam para o fato de que elementos relacionados aos padrões sazonais de migração podem afetar diretamente a amostragem. Isso se deve provavelmente ao fato de que populações diferentes coexistiriam no mesmo espaço fora do período reprodutivo, o que fatalmente alteraria os resultados de qualquer análise populacional. A ocorrência de sobreposição entre populações de peixes, especialmente aqueles de hábito migratório, já foi sugerida anteriormente (Neraas & Spruell, 2001), inclusive para *P. argenteus* (Godinho & Kynard, 2006).

Resultados não publicados de um trabalho realizado pelo nosso laboratório,

também sugerem ausência de diferenciação genética entre populações de *P. argenteus* distribuídas ao longo de todo rio São Francisco, mesmo considerando todo o conjunto de barreiras construído ao longo de seu curso. Entretanto, não se pode descartar a possibilidade de que localmente exista o favorecimento para reprodução de determinado pool genético entre si em detrimento de outros. Em casos assim, indivíduos com passado populacional comum, ou ainda com preferência por sítios reprodutivos específicos, tenderiam a reproduzir preferencialmente juntos. Esse padrão de diferenciação populacional por *homing* já foi reportado para *P. argenteus* anteriormente (Godinho & Kynard, 2006). Por outro lado, populações de *Prochilodus costatus* espécie irmã de *P. argenteus*, igualmente endêmica do rio São Francisco, coletadas nos mesmos pontos, mas em estação reprodutiva, não apresentaram diferenciação em sua estrutura genética (Carvalho-Costa et. al 2008). Esse resultado sinaliza que, nessa região, esse agrupamento de *P. costatus* se comporte como uma população panmítica. Esse perfil alternativo ao que foi encontrado para *P. argenteus* é congruente com resultados obtidos para *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1837) na bacia do Paraná (Sivasundar et. al 2001). Por outro lado, populações fragmentadas do mesmo *P. costatus* avaliadas no rio Pará, um dos principais afluentes do São Francisco, mostraram sinais de diferenciação na sua estrutura genética (Barroca et al., 2012). Barroca et al. (2012) argumentam que a ausência de migração causada pelas barragens de Gafanhoto e Cajuru, a reintrodução de peixes nas áreas e o tamanho dos fragmentos seriam fatores cruciais para os resultados observados. É importante ressaltar, no entanto, que esse é um rio de porte muito menor que o rio São Francisco, sendo os fragmentos estudados proporcionalmente menores, o que poderia resultar num tamanho efetivo populacional muito menor. Além disso, segundo os autores, por se tratar de um organismo migrador, as alterações de dois dos fragmentos avaliados fizeram com que a reprodução desses organismos nesses pontos fosse inviável.

O rio Jordão, por outro lado, apresentou perfil genético distinto daquele do rio São Francisco. Os resultados, tanto para os marcadores microssatélites como para as sequências, mostram um padrão geral de estruturação entre as populações acima e abaixo do Salto Curucaca. Esse padrão reforça a existência de fluxo desigual entre os conjuntos de populações, uma vez que a cachoeira exerce uma barreira conspícua no sentido jusante/montante, atuando como um empecilho para a



conexão entre essas subpopulações. Perfil semelhante ao apresentado foi detectado para *Moxstoma duquesnei* (Lesueur, 1837) no rio Grand no Canadá (Reid, 2008). O rio Grand como o rio Jordão possui uma série de barreiras artificiais no seu curso, também gerando fragmentos com poucos quilômetros entre eles.

A divisão de populações a montante e jusante de quedas d'água, encontrado no rio Jordão, entre as populações acima e abaixo do Salto Curucaca, já foi relatado em outros estudos analisando metapopulações em sistemas fluviais (Skaala & Nævdal 1989; Hindar et al., 1991; Carlsson et al., 1999, Kano et al., 2012). O efeito de isolamento causado pela presença de cachoeiras, que interrompem a conectividade, pode em casos extremos, promover evolução paralela entre populações geneticamente distintas (Kano et al., 2012). Nesses casos, o compartilhamento de um ancestral pode fazer com que diferentes espécies permaneçam semelhantes por sofrerem mesma pressão seletiva. Entretanto, esse não parece ser o caso para as populações de *A. bifasciatus* analisadas, especialmente quando se observa os níveis moderados de diferenciação genética entre elas.

As populações dos rio que formam a cabeceira do rio Jordão, também têm sinal de estruturação genética com as populações abaixo, tanto no curso intermediário, como do trecho final do rio. Essa diferenciação local, nas porções que antecedem o seu curso, é congruente com a origem de cada população. Isso por que o rio das Bananas e o rio das Pedras que formam o Jordão, só se conectam abaixo dos pontos onde as amostras foram obtidas. Esses resultados apontam para um padrão onde essas populações possuam história demográfica distinta, que em muitos casos, refletem adaptações locais (Heggenes & Røed, 2006). Entretanto, quando consideramos apenas as populações fragmentadas artificialmente, abaixo do Salto Curucaca, um sinal moderado de estruturação foi detectado (Tabela VI). Esse resultado pode ser reflexo da idade das barragens, uma vez que foram construídas a menos de 20 anos. Esse intervalo de tempo pode ser inferior ao necessário para que se tenha maior sensibilidade do sinal genético, mesmo que se considere o menor tamanho do rio Jordão, comparado ao rio São Francisco.

Reid et al. (2008), comparando populações de *Moxostoma macrolepidotum* e *Moxostoma carinatum* em dois rios diferentes, um fragmentado (rio Trent) e outro

não (rio Muskegon), mostrou que as duas espécies apresentam respostas diferentes à fragmentação. Muito embora sejam filogeneticamente próximas, *M. carinatum* possui uma diferenciação populacional significativamente maior que a primeira no rio Trent. Além disso, os resultados da comparação entre as populações das duas espécies, residentes nos dois rios, mostraram perda de diversidade significativamente maior no rio fragmentado. *Moxostoma macrolepidotum* por sua vez apresentou maior diversidade genética e menor diferenciação genética entre as populações amostradas. Essas diferenças entre espécies tão próximas podem estar ligadas a diferenças no tamanho populacional de cada uma delas, na sua especialização no habitat, como reflexo da proximidade do centro da área de distribuição geográfica da espécie (Reid et al., 2008). Isso pode ser um indício de que a proximidade filogenética pode não ser um fator determinante sobre o impacto genético em populações fragmentadas, mas sim características biológicas, como hábito migratório e tamanho populacional. No caso específico desse estudo, uma espécie generalista (*M. macrolepidotum*) é menos susceptível aos efeitos de fragmentação, do que uma especialista (*M. carinatum*).

Ainda que os resultados do presente estudo sugiram relativa conectividade entre as subpopulações fragmentadas, não existem, nesses rios, escadas ou outro mecanismo de conexão entre as regiões a montante e a jusante de suas barragens. Entretanto, o resultado aqui apresentado e dos estudos citados anteriormente podem estar associados a uma qualidade que aqui denominaremos como “inércia genética”. Essa analogia ao princípio físico reflete a ideia de que para que seja rompida essa “inércia”, um conjunto de “forças” seria necessário para que um sinal de estruturação populacional possa ser detectável. Logo, a ausência ou presença de sinal populacional em qualquer sistema refletiriam cenários de interação de fatores que retardam ou promovem eventos de perda ou alteração da frequência genética dentro dessas populações. Esses fatores então estariam ligados às características da espécie (história, biologia, distribuição e comportamento), do sistema fluvial (área, estabilidade, uniformidade ambiental) e das características dos fragmentos (tempo de implantação da barreira, maior ou menor conectividade entre eles).

Os resultados propostos por alguns trabalhos discutidos (Zhang et al. 2003, Hatanaka et al., 2007, Bessert & Ortí, 2008, Reid et al, 2008, Wozney et al. 2011,

Zhao et al., 2011, Sanches et al., 2012), corroboram com a ideia de que não se pode desprezar o efeito das características biológicas intrínsecas de cada espécie na determinação da estrutura genética entre suas populações. Mesmo em lugares onde tenham mesma distribuição populacional (Hatanka et al., 2006, Carvalho-Costa et al. 2008, Sanches et al., 2012). Essa ideia se reforça ainda mais quando se comparam resultados de espécies filogeneticamente muito próximas (Reid et al., 2008, Hatanaka et al. 2006, Carvalho-Costa et al. 2008) Esse cenário indica certa dificuldade em propor estudos onde uma ou duas espécies sejam utilizadas para representar um padrão local de fragmentação. Isso por que os perfis genéticos resultantes de cada uma podem ser distintos em reflexo de seus diferentes hábitos.

Duas abordagens surgem para se entender os diferentes aspectos que moldam o reflexo na estrutura genética de populações em um rio fragmentado. A primeira é aprimorar o que se tem feito avaliando os cenários de fragmentação já impostos. Porém, é necessário ampliar o número de espécies estudadas em cada cenário, garantindo que um número adequado de hábitos e características biológicas possa ser avaliado, uma vez que o reflexo populacional do ponto de vista genético pode ser muito distinto considerando essas características.

A segunda abordagem é desenvolver modelos teóricos que possam prever esses reflexos na estrutura genética, em possíveis cenários de fragmentação. Alguns modelos espécie-específicos já foram desenvolvidos nesse sentido e parecem extremamente robustos para entender cenários particulares de fragmentação para *Acipenser transmontannus* (Richardson, 1836) (Jager et al., 2000, Jager, 2001, Jager et al., 2001, Jager et al., 2002, Jager, 2006, Jager et al., 2007, Jager et al., 2010). Entretanto, o que se propõe aqui é a necessidade de elaboração de modelos generalistas que sejam simples, práticos o suficiente para que um número grande de cenários possa ser avaliado. Mas, principalmente, que sejam subsídios robustos para entender as consequências biológicas da instalação de barreiras artificiais. Essa abordagem é crucial, considerando que os principais agentes que licenciam a instalação desses empreendimentos são submetidos a fortes pressões decorrentes de interesses econômicos e administrativos.

# FIGURAS

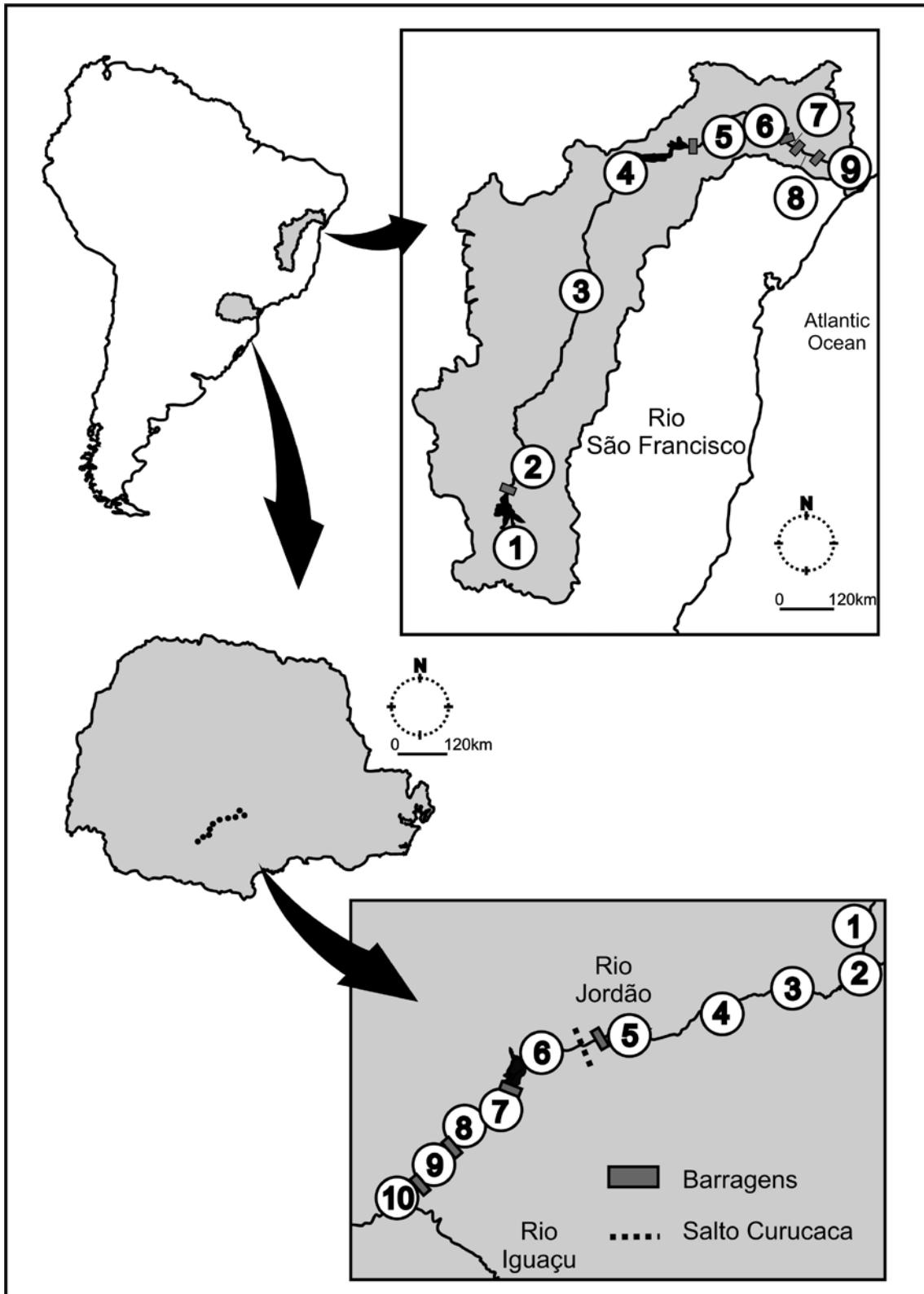
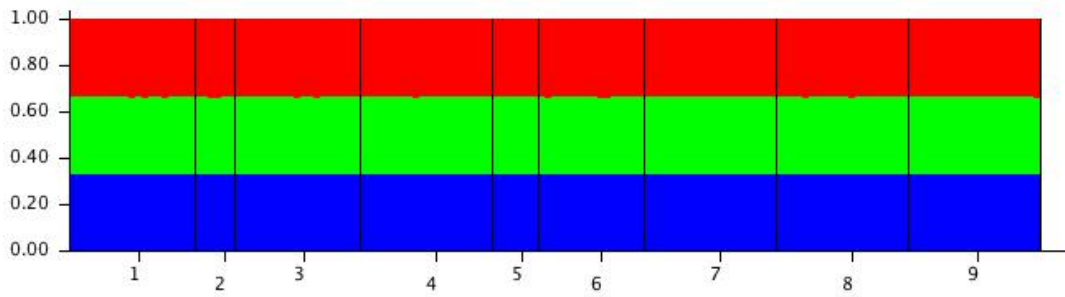


Figura 1. Pontos finais de coleta no rio Jordão e no rio São Francisco.

A)



B)

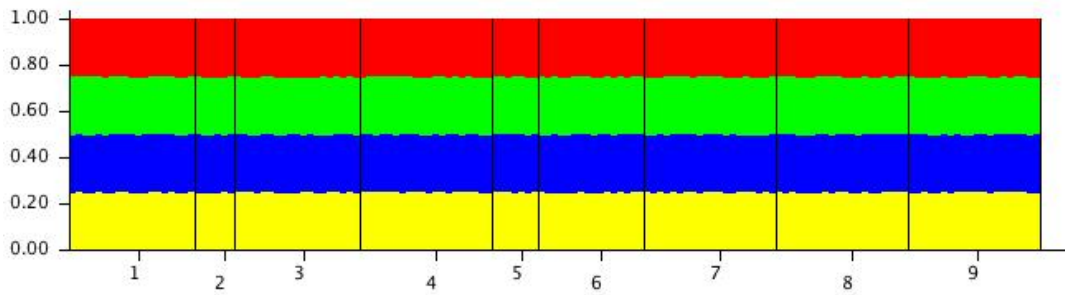


Figura 2. Resultado do programa STRUCTURE mostrando a formação dos clusters com as populações putativas de *P. maculatus*. A) K=3 e B) K=4 . As barras coloridas mostram a porção do genoma dos indivíduos pertencente a cada um dos grupos ancestrais.

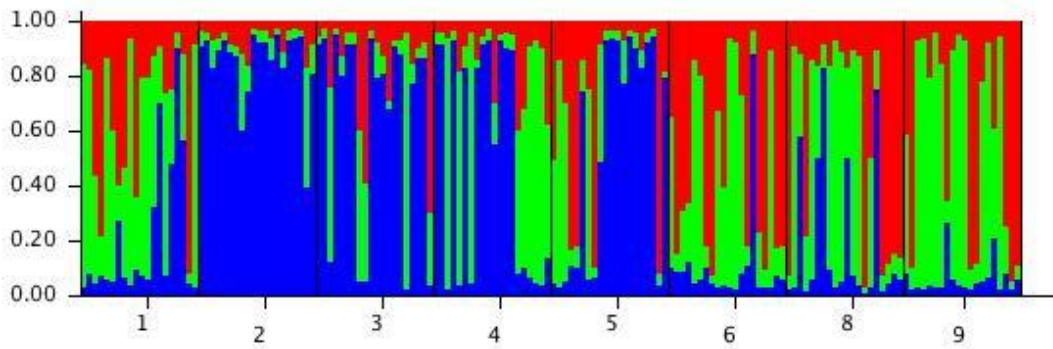


Figura 3. Resultado do programa STRUCTURE mostrando a formação de três clusters com populações putativas de *A. bifasciatus*.  $K=3$ . As barras coloridas mostram a porção do genoma dos indivíduos pertencente a cada um dos grupos ancestrais putativos. O primeiro cluster é formado pela população 1(Rio das bananas), A segunda pelas populações 2,3,4 e 5 (Rio das Pedras e as populações do trecho desimpedido do rio). A terceira formada pelos pontos 6, 8 e 9 (PCH de Santa Clara, PCH de Fundão e PCH de Derivação do Jordão)

## TABELAS

Tabela I. Dados de coleta dos espécimes de *Pimelodus maculatus* utilizados no estudo.

Espécie	Local	Coordenadas	Número de indivíduos
<i>Pimelodus maculatus</i>	Ponto 1	S18°14'35" - W045°14'02"	19
	Ponto 2	S18°11'17"/ W045°15'07" até S15°29'30" / W044°21'33"	6
	Ponto 3	S13°15'12"/ W043°25'30"	19
	Ponto 4	S09°26'20"/W040°49'54"	20
	Ponto 5	S09°24'36"/ W 040°30'04"	7
	Ponto 6	S08°59'25"/ W 038°13'37"	16
	Ponto 7	S09°11'10"/ W 038°16'46" até S09°23'24"/ W 038°14'14"	20
	Ponto 8	S09°30'36"/ W 038°00'29"	20
	Ponto 9	S10°12'40"/ W 36°50'25"	20

Tabela II. Dados de coleta dos espécimes de *Astyanx bifasciatus* utilizados no estudo.

Espécie	Local	Coordenadas	Número de indivíduos
<i>Astyanx bifasciatus</i>	Ponto 1	S25°26'37,90" - W51°27'01,46"	20
	Ponto 2	S25°25'46,01" - W51°26'58,06"	20
	Ponto 3	S25°26'29,74" - W51°30'28,10"	20
	Ponto 4	S25°27'44,95" - W51°38'54,38"	20
	Ponto 5	S25°32' 09,29" - W51°48'44,70"	20
	Ponto 6	S25°39'11,13" - W51°53'59,59"	20
	Ponto 7	S25°38'15,89" - W51°55'25,52"	20
	Ponto 8	S25°41'53,55" - W51°59'30,03"	20
	Ponto 9	S25°43'14,64" - W52°00'19,95"	20
	Ponto 10	S25°46'20,67" - W52°07'00,61"	20



Tabela III – Tabela V – Iniciadores testados para *Pimelodus* retirados de Paiva e Khalapotakis (2012).

Iniciador (primer)	Sequencia
Pma01-F	CAGGTTTTCTGGCACCTCAT
Pma01-R	TCACCTGAGACGGAGAGACA
Pma05-F	CCTGTCTTCCTAACCCACCA
Pma05-R	CAATCTCCACCCAAAACCTCC
Pma06-F	ATTCTCTGGCATTGGTTTGG
Pma06-R	TATCGCACTCTCCGACCAG
Pma08-F	GCCTGGTGCTATCACAACAT
Pma08-R	ACTGATTGTCCTGTCCTCCTTC
Pma11-F	CGACTTGACCAAATCCTGCT
Pma11-R	GGCGAATCGTAAACATCGTC

Tabela IV – Iniciadores desenvolvidos pelo laboratório para *Astyanax bifasciatus*.

Iniciador (primer)	Sequencia
Ast-A4F	CACGACCAGCTCTGAAAC
Ast-A4R	CCTTCCCAGTGTAGGGTC
Ast- A108F	TCTTGCTGCCTCACAGAG
Ast- A108R	GTGCTTTAGTCCGATGGAG
Ast- A109F	AGTGAATGATGTCCATGTGTC
Ast- A109R	CAGCAGTTACTCAGTCAGTCAG
Ast-B4F	AAGGCATTTATATGCACAGC
Ast-B4R	TGTTCATTTCAGGTGTTCTATG
Ast- B104F	AACCACTTCAACCACTGCTAC
Ast- B104R	CACAGAAATAAAGGCACACTG
Ast- B115aF	CAGAAAGCAGGATAAACTCTTG
Ast- B115aR	GGAGGAGCACTTCAAACAC
Ast- C108F	CTGTGGTTCTCAAGTGTGTCC
Ast- C108R	TAGTGCCCCACTGGTCAAT
Ast- C115F	CCATCCATCCATTCATCTATTC
Ast- C115R	TAAAGGAACCCACTTCTGACAC

Tabela V – Iniciadores testados para *Astyanax* retirados de Zaganini e colaboradores (2012).

Iniciador (primer)	Sequencia
Asty4F	GGTCACTGGAGGACAGATGTT
Asty4R	GGCATGTGCTTGAATGGA
Asty11F	TAAATCTATAAAGTCACCAT
Asty11R	TTTGTTTTTCTGCCGCTGTTT
Asty12F	AGACACAATCAGCCGCCGAAATG
Asty12R	ATCCCCTCTCCACAACCCAACACA
Asty13F	AAATGGGTGCAAGCAACG
Asty13R	TGCCTGTCTGTAAGCATGTG
Asty15F	CAACTTTTACTTAAACCTGC
Asty15R	ATGGGTCTTTACTGCTGAATGTAT
Asty16F	AAAGTAAAGGGCATCTGTGGAGAA
Asty16R	AGAGGGCATCATTGTACATTTTTG
Asty21F	TTTATGGGGACCGTGAGATGTGC
Asty21R	CAGGGGCAGCGGTGATACCT
Asty23F	TCAATGGAACCTATGGACAAC
Asty23R	GTGGGAAGTAGCCTAATAAATA
Asty24F	AGACCAAACACTAGGGCTCAG
Asty24R	TTCGTCAATCTTCTTTCACTCTT
Asty26F	CCCATTGATCCTGCCTCTAA
Asty26R	CAGTCCTGACACAGAGAT
Asty27F	GCATTGTTGAGTTGGGTCT
Asty27R	AAACGTGGTGAGAGGGAGTG

Tabela VI – Pontos de coleta, número de indivíduos (N) e medidas de diversidade genética. Ma – média do número de alelos entre os loci. G-W índice de Garza-Williamson, e FIS. *Pimelodus maculatus*.

**\* Resultados para a população 5 foram incongruentes com os demais por causa da ausência de informação para dois dos cinco loci estudados.**

Local	N	Ho	He	Ma	G-W	FIS
Ponto 1	19	0.84	0.83	15.4	0.475	-0.040
Ponto 2	6	0.83	0.80	7.2	0.260	-0.003
Ponto 3	19	0.86	0.85	15.0	0.515	-0.030
Ponto 4	20	0.83	0.82	16.0	0.516	-0.082
<b>Ponto 5*</b>	<b>7</b>	<b>0.72</b>	<b>0.75</b>	<b>6.3</b>	<b>0.185</b>	<b>0.044</b>
Ponto 6	16	0.86	0.82	15.0	0.484	-0.022
Ponto 7	20	0.86	0.83	15.6	0.534	-0.054
Ponto 8	20	0.87	0.87	16.6	0.540	-0.050
Ponto 9	20	0.85	0.82	15.0	0.471	-0.016

Tabela VII – Diagonal inferior - FST pareado entre os pontos de coleta. Diagonal superior - valores de p. *Pimelodus maculatus*. \* **Os Resultados para a população do ponto 5 foram incongruentes com os demais por causa da ausência de informação para dois dos cinco loci estudados.**

Ponto 1	Ponto 2	Ponto 3	Ponto 4	Ponto 5	Ponto 6	Ponto 7	Ponto 8	Ponto 9	
-	0,387	0,243	0,864	0,990	0,207	0,000	0,009	0,396	Ponto 1
0,000	-	0,765	0,990	0,990	0,369	0,288	0,036	0,954	Ponto 2
0,002	0,003	-	0,972	0,990	0,513	0,567	0,081	0,810	Ponto 3
0,006	0,015	0,013	-	0,990	0,990	0,549	0,225	0,990	Ponto 4
<b>0,366*</b>	<b>0,342*</b>	<b>0,373*</b>	<b>0,421*</b>	-	0,990	0,990	0,990	0,990	Ponto 5
0,002	0,001	0,001	0,015	<b>0,366*</b>	-	0,234	0,369	0,612	Ponto 6
0,012	0,001	0,002	0,002	<b>0,380*</b>	0,001	-	0,072	0,135	Ponto 7
0,018	0,015	0,009	0,004	<b>0,426*</b>	0,001	0,013	-	0,108	Ponto 8
0,000	0,006	0,005	0,015	<b>0,360*</b>	0,002	0,004	0,010	-	Ponto 9

Tabela VIII – Diversidade genética de *Astyanax bifasciatus*. Pontos de coleta, número de indivíduos (N) e medidas de diversidade genética. Ma – média do número de alelos entre os loci. G-W índice de Garza-Williamson, e FIS.

Local	N	Ho	He	Ma	G-W	FIS
Ponto 1	20	0,610	0,648	5,4	0,474	0,134
Ponto 2	20	0,490	0,510	5,4	0,477	-0,033
Ponto 3	20	0,515	0,650	6,2	0,410	0,304
Ponto 4	20	0,600	0,660	5,4	0,436	0,134
Ponto 5	20	0,500	0,630	5,6	0,447	0,314
Ponto 6	20	0,410	0,632	5	0,457	0,434
Ponto 7	20	0,430	0,620	5,5	0,398	0,152
Ponto 8	20	0,480	0,680	6,4	0,361	0,298
Ponto 9	20	0,580	0,637	5,6	0,415	0,251
Ponto 10	20	0,930	0,650	5	0,312	-0,834

Tabela IX – Diagonal inferior - FST pareado entre os pontos de coleta. Diagonal superior - valores de p. *Astyanax bifasciatus*.

Ponto 1	Ponto 2	Ponto 3	Ponto 4	Ponto 5	Ponto 6	Ponto 8	Ponto 9	
-	0,106	0,239	0,466	0,404	0,820	0,231	0,938	Ponto 1
0,211	-	0,008	0,016	0,625	0,334	0,004	0,112	Ponto 2
0,111	0,064	-	0,746	0,112	0,079	0,376	0,224	Ponto 3
0,038	0,091	0,013	-	0,197	0,095	0,143	0,426	Ponto 4
0,081	0,056	0,019	0,021	-	0,609	0,020	0,618	Ponto 5
0,015	0,206	0,128	0,073	0,081	-	0,053	0,832	Ponto 6
0,008	0,259	0,105	0,053	0,105	0,044	-	0,131	Ponto 8
0,000	0,269	0,176	0,086	0,127	0,025	0,041	-	Ponto 9

Tabela X – *Astyanax altiparanae*. FST pareado entre os pontos avaliados para o marcador DLoop.

Curucaca	Ponto 6	Ponto 8	Ponto 9	Ponto 10	
-	0,181	0,700	0,990	0,118	Curucaca
0,04	-	0,027	0,350	0,090	Ponto 6
0,04	0,05	-	0,009	0,018	Ponto 8
0,07	0,03	0,02	-	0,000	Ponto 9
0,18	0,12	0,07	0,03	-	Ponto 10



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albrecht M, Pellegrini-Caramaschi E. 2003. Feeding ecology of *Leporinus taeniofasciatus* (Characiformes: Anostomidae) before and after installation of a hydroelectric plant in the upper rio Tocantins, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **1**, 53-60.
- Alò D, Turner TF. 2005. Effects of Habitat Fragmentation on Effective Population Size in the Endangered Rio Grande Silvery Minnow. *Conservation Biology*, **4**, 1138–1148.
- ANEEL – Agência Nacional de Energia Elétrica. 2008. *Atlas de energia elétrica do Brasil*, 3ª edição, Brasília-DF, ANEEL, 236p, Disponível em <http://www.aneel.gov.br/>
- Barroca TM, Santos GB, Duarte NVR, Kalapothakis E. 2012. Evaluation of genetic diversity and population structure in a commercially importante freshwater fish *Prochilodus costatus* (Characiformes, Prochilodontidae) using complex hypervariable repeats. *Genetics and Molecular Research*, **11**, 4456-4467.
- Baumgartner G, Nakatani K, Gomes LC, *et al.*, 2004. Identification of spawning sites and natural nurseries of fishes in the upper Paraná River, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, **71**, 115–125.
- Bessert ML, Ortí G. 2008. Genetic effects of habitat fragmentation on blue sucker populations in the upper Missouri River (*Cycleptus elongatus* Lesueur, 1918). *Conserv Genet.* **9**, 821–832.
- Blanchet S, Rey O, Etienne R, Lek S, Loot G. 2010. Species-specific responses to landscape fragmentation: implications for management strategies. *Evolutionary Applications.* **3**, 291–304.
- Brown WM, George Jr. M, Wilson AC (1979) Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **76**, 1967-1971.
- Clarke AD, Telmer KH, Shrimpton JM. 2007. Habitat use and movement patterns for a fluvial species, the Arctic grayling, in a watershed impacted by a large reservoir: evidence from otolith microchemistry. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 1156–1165.
- Carlsson J, Olsen HK, Nilsson J, Overli O and Stabell OB. 1999. Microsatellites reveal fine-scale genetic structure in stream-living brown trout. *Journal of Fish*

- Biology*, **55**, 1290-1303.
- Carvalho-Costa, LF, Hatanaka, T, Galetti, PM. 2008. Evidence of lack of population substructuring in the Brazilian freshwater fish *Prochilodus costatus*. *Genetics and Molecular Biology*, **31**, 377-380.
- DeHaan PW, Brenkman SJ, Adams B, Crain P. 2011. Genetic Population Structure of Olympic Peninsula Bull Trout Populations and Implications for Elwha Dam Removal. *Northwest Science*, **85**, 463-475.
- Dehais C, Edudeline, R, Berrebi P, Agilleliet C. 2010. Microgeographic genetic isolation in chub (Cyprinidae: *Squalius cephalus*) population of the Durance River: estimating fragmentation by dams. *Ecology of Freshwater Fish*, **19**, 267-278.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**, 2611 - 2620.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, **1**, 47-50.
- Fagan WF, Aumann C, Kennedy CM, Unmack PJ. 2005. Rarity, fragmentation, and the scale dependence of extinction risk in desert fishes. *Ecology*, **86**, 34-41.
- Fagan WF, Unmack PJ, Burgess C, Minckley WL. 2002. Rarity, fragmentation, and extinction risk in desert fishes. *Ecology*, **83**, 3250-3256.
- Faulks LK, Gilligan DM, Beheregaray LB. 2011. The role of anthropogenic vs. natural in-stream structures in determining connectivity and genetic diversity in an endangered freshwater fish, Macquarie perch (*Macquaria australasica*). *Evolutionary Applications*, **4**, 589-601.
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA. 2004. *A Primer of Conservation Genetics*. Cambridge University Press. 220 p.
- Fu YX. 1997. Statistical Tests of Neutrality of Mutations Against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection. *Genetics*, **147**, 915-925.
- Garcez R, Calcagnoto D, Almeida-Toledo LF. Population structure of the migratory fish *Prochilodus lineatus* (Characiformes) from rio Grande basin (Brazil), an area fragmented by dams. *Aquatic Conservation*, **21**, 268-275.
- Godinho AL, Kynard B (2006) Migration and Spawning of Radio-Tagged Zulega

- Prochilodus argenteus in a Dammed Brazilian River. *Transactions of the American Fisheries Society*, **135**, 811–824.
- Haponski AE, Marth TA, Stepien CA. 2007. Genetic Divergence across a Low-head Dam: A Preliminary Analysis using Logperch and Greenside Darters. *Journal of the Great Lakes Research*, **33**, 117–126
- Hatanaka T, Henrique-Silva F, Galleti Jr. M. 2006. Population substructuring in a migratory freshwater fish *Prochilodus argenteus* (Characiformes, Prochilodontidae) from the São Francisco River. *Genetica*, **126**, 153–159.
- Hedrick PW, Miller PS. 1992. Conservation genetics: Techniques and fundamentals. *Ecological Applications*, **2**, 30–46.
- Heggenes J, Røed KH. 2006. Do dams increase genetic diversity in brown trout (*Salmo trutta*)? Microgeographic differentiation in a fragmented river. *Ecology of Freshwater Fish*, **15**, 366–375
- Hindar, K, Jonsson B, Ryman N, and Stahl G. 1991. Genetic relationships among landlocked, resident, and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. *Heredity*, **66**, 83-91.
- Kano Y, Nishida S, Nakajima J. 2012. Waterfalls drive parallel evolution in a freshwater goby. *Ecology and Evolution*, **2**, 1805–1817.
- Jager HI. 2001. Individual variation in life history characteristics can influence extinction risk. *Ecological Modelling*, **144**, 61–76
- Jager HI, Chandler JA, Lepla KB, Van Winkle W. 2001. A theoretical study of river fragmentation by dams and its effects on white sturgeon populations. *Environmental Biology of Fishes*, **60**, 347–361.
- Jager HI, Van Winkle W, Chandler JA, Lepla KB, Bates P, Counihan TD. 2001. A Simulation Study of Factors Controlling White Sturgeon recruitment in the Snake River. *American Fisheries Society Symposium*.
- Jager HI. 2006. Chutes and ladders and other games we play with rivers. I. Simulated effects of upstream passage on white sturgeon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**, 165–175
- Jager HI, Bevelhimer MS, Lepla KB, Chandler JA, Van Winkle W. 2007. Evaluation of Reconnection Options for White Sturgeon in the Snake River Using a Population Viability Model. *American Fisheries Society Symposium*, **56**, 319–335

- Jager HI, Lepla KB, Van Winkle W, James BW, McAdam SO. 2010. The Elusive Minimum Viable Population Size for White Sturgeon. *Transactions of the American Fisheries Society*, **139**,1551–1565.
- Junker J, Peter A, Wagner CE, Mwaiko S, Germann B, Seehausen O, Keller I. 2012. River fragmentation increases localized population genetic structure and enhances asymmetry of dispersal in bullhead (*Cottus gobio*). *Conservation Genetics*, **13**, 545–556.
- Laroche and Durand. 2004. Genetic structure of fragmented populations of a threatened endemic percid of the Rhone river: Zingel asper. *Heredity*, **92**, 329–334.
- Lopes CM, Almeida FS, Orsi, ML, Britto, SGC, Sirol RN, Sodré LMK. 2007. Fish passage ladders from Canoas Complex-Paranapanema River: evaluation of genetic structure maintenance of *Salminus brasiliensis* (Teleostei: Characiformes). *Neotropical Ichthyology*, **5**, 131-138.
- Loureiro-Crippa VE, Hahn NS. 2006. Use of food resources by the fish fauna of a small reservoir (rio Jordão, Brazil) before and shortly after its filling. *Neotropical Ichthyology*, **4**, 357-362.
- Marteleto FM. 2011. Influência de barragens hidrelétricas sobre a estruturação genética de *Prochilodus* spp 9 (Characiformes Prochilodontidae) nas bacias hidrográficas do Rio Tocantins e rio do São Francisco. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós Graduação do Departamento de Zoologia – Universidade Federal do Paraná. 69 páginas.  
<http://dspace.c3sl.ufpr.br:8080/dspace/handle/1884/26184>
- Matsubara H, Sakai H, Iwata A. 2001. A river metapopulation structure of a Japanese freshwater goby, *Odontobutis obscura*, deduced from allozyme genetic indices. *Environmental Biology of Fishes*, **61**, 285–294.
- Mcphee MV, Osborne MJ, Turner TF. 2008. Genetic Diversity, Population Structure, and Demographic History of the Rio Grande Sucker, *Catostomus (Pantosteus) plebeius*, in New Mexico. *Copeia*, **1**, 191–199.
- Meldgaard T, Nielsen EE, Loeschcke V. 2003. Fragmentation by weirs in a riverine system: a study of genetic variation in time and space among populations of European grayling (*Thymallus thymallus*) in a Danish river system. *Conservation Genetics*, **4**, 735–747.

- Mérona B, Santos GM, Almeida RG. 2001. Short term effects of Tucuruí Dam (Amazonia, Brazil) on the trophic organization of fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, **60**, 375–392.
- Mérona B, Vigouroux R, Horeau V. 2003. Changes in food resources and their utilization by fish assemblages in a large tropical reservoir in South America (Petit-Saut Dam, French Guiana). *Acta Oecologica*, **24**, 147–156.
- Mol JH, de Mérona B, Ouboter PE, Sahdew S. 2007. The fish fauna of Brokopondo Reservoir, Suriname, during 40 years of impoundment. *Neotropical Ichthyology*, **5**, 351-368.
- Morita K, Yokota A. 2002. Population viability of stream-resident salmonids after habitat fragmentation: a case study with white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) by an individual based model. *Ecological Modelling*, **155**, 85–94.
- Muneer PMA, Gopalakrishnan A, Musammilu KK, Basheer, Mohindra V, Lal KK, Padmakumar KG, Ponniah AG. 2012. Comparative Assessment of Genetic Variability in the Populations of Endemic and Endangered Yellow Catfish, *Horabagrus brachysoma* (Teleostei: Horabagridae), Based on Allozyme, RAPD, and Microsatellite Markers. *Biochem Genet*, **50**, 192–212.
- Nazia AK, Suzana M, Azhar H, Nguyen Thuy TT, Siti Azizah MN. 2010. No genetic differentiation between geographically isolated populations of *Clarias macrocephalus* Günther in Malaysia revealed by sequences of mtDNA Cytochrome b and D-loop gene regions. *Journal of Applied. Ichthyology*, **26**, 568–570.
- Nei M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York, NY, USA.
- Neraas LP, Spruell P. 2001. Fragmentation of riverine systems: the genetic effects of dams on bull trout (*Salvelinus confluentus*) in the Clark Fork River system. *Molecular Ecology*, **10**, 1153–1164.
- NORTHCOTE TG 1995. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (*Salmonidae*, *Thymallus*) Reviews in Fish Biology and Fisheries, **5**, 141–194.
- Nguyen TTT. 2008. Population structure in the highly fragmented range of *Tor douronensis* (Cyprinidae) in Sarawak, Malaysia revealed by microsatellite DNA markers. *Freshwater Biology*, **53**, 924–934.

- Paiva SR, Dergam JA, Machado F. Determining management units in southeastern Brazil: the case of *Astyanax bifasciatus* (Linnaeus, 1758) (Teleostei: Ostariophysi: Characidae). *Hydrobiologia*, **560**, 393–404.
- Paiva ALB, Kalapothakis, E. 2008. Isolation and characterization of microsatellite loci in *Pimelodus maculatus* (Siluriformes: Pimelodidae). *Molecular Ecology Resources*, **8**, 1078–1080.
- Pamponet VCC, Carneiro PLS, Affonso PRAM, Miranda VS, Silva Junior JC, Oliveira GC, Gaiotto FA. 2008. A multi-approach analysis of the genetic diversity in populations of *Astyanax* aff. *bifasciatus* Linnaeus, 1758 (Teleostei: Characidae) from Northeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **6**, 621-630.
- Peakall R, Smouse PE. 2006. GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, **6**, 288-295.
- Peakall R, Smouse PE. 2012. GenAIEx 6.5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research - an update. *Bioinformatics*, **28**, 2537-2539.
- Pearse DE, Hayes SA, Bond MH, Hanson CV, Anderson EC, Macfarlane RB, Garza JC. 2009. Over the Falls? Rapid Evolution of Ecotypic Differentiation in Steelhead/Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Heredity*, **100**, 515–525.
- Petrere Jr M. 1996. Fisheries in large tropical reservoirs in South America. *Lake Reservoirs: Research Management*, **2**, 111-133.
- Reid SM, Wilson CC, Mandrak NE, Carl LM. 2008a. Population structure and genetic diversity of black redbreast (*Moxostoma duquesnei*) in a highly fragmented watershed. *Conservation Genetics*, **9**, 531–546.
- Reid SM, Wilson CC, Carl LM, Zorn TG. 2008b. Species traits influence the genetic consequences of river fragmentation on two co-occurring redbreast (*Moxostoma*) species. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**, 1892–1904.
- Rodriguez-Rodriguez MP, Lopera-Barrero NM, Santos SCA, Vargas L, Streit Jr DP, Ribeiro RP. 2013. Genetic diversity of *Piaractus mesopotamicus* (Characiformes: Characidae) broodstocks using in the restocking program of Tiete river, Brazil. *Biosci. J*, **2**, 478-486.

- Sanches A, Galetti Jr. PM, Galzerani F, Derazo J, Cutilak-Bianchi B, Hatanaka T. 2012. Genetic population structure of two migratory freshwater fish species (*Brycon orthotaenia* and *Prochilodus argenteus*) from the São Francisco River in Brazil and its significance for conservation. *Latin America Journal of Aquatic Research*, **40**, 177-186.
- Schaeffer, SA. 1998. Conflict and resolution: impacto of new taxa on phylogenetic studies of the neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae). in Malabarba, L.R.; R.E.Reis; R.P. Vari; Z. M. S. Lucena; C. A. S. Lucena (Eds) Phylogeny and classification of neotropical fishes. EDIPUCS, Porto Alegre, Brasil.
- Skaala O, Nævdal, G. 1989. Genetic differentiation between freshwater residente and anadromous brown trout, *Salmo trutta*, within watercourses. *Journal of Fish Biology*, **34**, 597-607.
- Slatkin M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics*, **139**, 457–462.
- Tajima F. 1983. Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. *Genetics*, **105**, 437-460.
- Tajima F. 1989. Statistical Method for Testing the Neutral Mutation Hypothesis by DNA Polymorphism. *Genetics*, **123**, 585-595.
- Tajima, F. 1996. The amount of DNA polymorphism maintained in a finite population when the neutral mutation rate varies among sites. *Genetics* **143**, 1457-1465.
- Tucci CEM, Hespanhol I, Cordeiro-Netto OM (2001) *Gestão de Água no Brasil*. Brasilia: UNESCO, 156 p.
- van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* **4**: 535–538.
- Yamamoto S, Morita K, Koizumi I, Maekawa K. 2004. Genetic differentiation of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) populations after habitat fragmentation: Spatial–temporal changes in gene frequencies. *Conservation Genetics*, **5**, 529–538.
- Yan L, Wang D, Fang Y, *et al.*, 2008. Genetic diversity in the bronze gudgeon, *Coreius heterodon*, from the Yangtze River system based on mtDNA sequences of the control region. *Environmental Biology of Fishes*, **82**, 35–40.
- Yazbeck GM, Kalapothakis E. 2007. Isolation and characterization of microsatellite

- DNA in the piracema fish *Prochilodus lineatus* (Characiformes). *Genetics and Molecular Research*, **6**, 1026-1034.
- Ward RD, Skibinski DOF and Woodward M. 1992. Protein heterozygosity, protein structure and taxonomic differentiation. *Evol Biol*, **26**, 73-59.
- Ward RD, Woodward M and Skibinski DOF. 1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. *Journal of Fish Biology*, **44**, 213-232.
- Wofford JEB, Gresswell RE, Banks MA. 2005. Influence of barriers to movement on within-watershed genetic variation of coastal cutthroat trout. *Ecological Applications*, **15**, 628–637.
- Wozney KM, Haxton TJ, Kjartanson S, Wilson CC. 2011. Genetic assessment of lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*) population structure in the Ottawa River. *Environ Biol Fish*, **90**,183–195.
- Wright S. 1943. Isolation by Distance. *Genetics*, **28**, 114–138.
- Zagonel LB. 2009. Avaliação do impacto das barragens na variabilidade e estruturação gnética de *Pimelodus maculatus* Lacepède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae) do rio São Francisco. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós Graduação do Departamento de Zoologia – Universidade Federal do Paraná. 76 páginas  
<http://dspace.c3sl.ufpr.br:8080/dspace/handle/1884/18394?show=full>
- Zhang SM, Wang DQ, Zhang YP (2003) Mitochondrial DNA variation, effective female population size and population history of the endangered Chinese sturgeon, *Acipenser sinensis*. *Conservation Genetics*, **4**, 673–683.
- Zhao J, Cao Y, Li S, Li J, Deng Y, Lu G. 2011. Population genetic structure and evolutionary history of grass carp *Ctenopharyngodon idella* in the Yangtze River, China. *Environ Biol Fish*, **90**, 85–93.



Capítulo II – Modelo baseado em indivíduo considerando caracteres biológicos e fragmentação em populações de peixes.

## **INTRODUÇÃO**

Ao longo dos últimos anos, o conhecimento acumulado sobre cenários alternativos de fragmentação populacional em peixes de água doce já é consideravelmente vasto, especialmente aqueles que abordam sistemas com barreiras artificiais (Jager, 2001, Yamamoto et al., 2004, Gosset et al., 2006, Haponski et al., 2007, Nguyen 2008, Faulks et al., 2010, DeHaan et al., 2011, Zhao et al., 2011, Junker et al., 2012), estes estudos avaliaram o perfil genético de diferentes espécies de peixes de água doce e a existência de variações na estrutura genética de suas populações por efeito de barreiras artificiais. A diversidade dos cenários avaliados permite a sistematização de padrões gerais que descrevem o relacionamento das populações com as características funcionais dos fragmentos onde estas estão inseridas. Nos cenários explorados até o momento para pequenas centrais hidrelétricas, sua instalação se dá geralmente em trechos com declive acentuado em rios de pequeno porte, gerando fragmentos pequenos (Matsubara et al. 2001; Neraas & Spruell 2001; Meldgaard et al. 2003; Yamamoto et al. 2004; Heggenes & Røed 2006; Haponsky et al. 2007; Barroca et al. 2012). Em diversos casos essas barreiras são bastante numerosas (Matsubara et al. 2001; Wofford et al. 2005; Heggenes & Røed 2006; Reid et al. 2008a; Reid et al. 2008b; Blanchet et al. 2010; Dehais et al. 2010; Faulks et al. 2010; De Haan et al. 2011; Barroca et al. 2012; Junker et al. 2013), aproveitando o potencial hidroenergético, ou de retenção de água, de rios com perfil geológico muito acidentado, e ainda agravando os efeitos de fragmentação. A diferença de potencial entre as porções mais altas e mais baixas desses trechos permite que a produção energética seja satisfatória em trechos curtos uma vez que a água se desloca com mais velocidade entre um ponto de maior altitude para o ponto de menor altitude. Por outro lado, grandes centrais hidrelétricas costumam ser instaladas em rios de grande porte e com menos declive, gerando áreas alagadas muito extensas e, por consequência, fragmentos proporcionalmente muito maiores do que em rios de menor porte (Zhang et al. 2003; Àlo & Turner 2004; Bessert & Ortí 2007; Yan et al. 2008; Wozney et al. 2011; Zhao

et al. 2011). Todas essas barragens afetam a conexão dessas populações, influenciando especialmente os padrões de migração e deslocamento de diversas espécies (Gosset et al. 2006), e bloqueando a continuidade do fluxo genético entre populações a montante e a jusante das mesmas (Paiva et al. 2006, Pamponet et al. 2008, Clarke et al. 2007, Heggenes & Røed, 2006).

Populações localmente divididas podem diferenciar-se através de deriva genética, mas uma vez que haja fluxo de indivíduos, elas podem manter-se num contexto metapopulacional (Matsubara et al. 2001). Mas em casos mais acentuados de perda de indivíduos, os efeitos de deriva podem acarretar numa rápida diferenciação genética entre populações fragmentadas por barreiras artificiais, inclusive em períodos curtos de implantação (Heggenes & Røed, 2006). A queda brusca no tamanho populacional gerada pelo seu isolamento causa redução da diversidade genética (Frankham et al. 2004). Em casos extremos, a fragmentação da distribuição de populações de peixes pode levar à extinção de populações locais em poucas gerações (Neraas & Spruell 2001, Morita & Yokota 2002, Fagan et al. 2002, Fagan et al. 2005, Sato & Harada 2008).

O conjunto de parâmetros discutidos abaixo cria um cenário complexo, o que dificulta a previsão das consequências esperadas sob cada conjunto de valores possíveis. Assim, neste capítulo é proposto um modelo matemático baseado em indivíduo, no qual cenários diversos e sua consequência sobre a conectividade genética de populações de peixes podem ser avaliados.

Modelos baseados em indivíduos permitem que a interação entre seus membros gere consequências globais em uma população. Modelos matemáticos populacionais, com objetivo de seguir a evolução demográfica e genética de populações fragmentadas, já foram propostos para peixes em rios fragmentados (Jager, 2001, Jager et al. 2001, Jager et al. 2006). Entretanto tais modelos são espécie-específicos e baseados em um número muito extenso de variáveis.

Os parâmetros do modelo proposto neste trabalho são baseados em características biológicas simples, que podem ser extrapoladas para um conjunto de comportamentos específicos, compartilhados por várias espécies. Enquanto os perfis dos rios modelados podem ser adaptados para uma série de cenários hipotéticos, eles são baseados em parâmetros associados ao tamanho de

fragmentos formados, e sua capacidade de suporte especialmente associados à magnitude do tamanho do rio, a permeabilidade da barreira; tamanho e distribuição da população de peixes; e de características individuais dos organismos, tais como massa corpórea e capacidade de dispersão. Combinando e variando esses parâmetros, o modelo busca entender e prever os padrões de estruturação genética dessas populações em cenários típicos de fragmentação. A proposta final do modelo é desenvolver uma análise robusta, através de uma abordagem generalista, que possa ser utilizada para melhor entender o impacto da fragmentação na estrutura genética de qualquer espécie, ou grupo funcional, de peixes.

## **METODOLOGIA**

### *Descrição do modelo*

De forma geral o modelo descreve a dinâmica de distribuição espacial de populações de peixes em um rio hipotético (fig 1). O rio é representado por pontos em um espaço unidimensional que possuem uma determinada quantidade de recurso que é constante no tempo, mas cresce linearmente no sentido montante-justante. Ao longo do tempo os indivíduos podem morrer e se reproduzir, sendo o crescimento populacional limitado pela quantidade de recurso disponível. O conteúdo genético (genoma) e a posição espacial de cada indivíduo de uma população são modelados explicitamente e determinam a viabilidade de acasalamento. Mutação e recombinação genética estão presentes ao longo das gerações, possibilitando a evolução das populações. A Tabela I descreve resumidamente todos os parâmetros utilizados para a descrição do modelo.

A quantidade de recurso  $R(x)$  em uma determinada posição  $x$  do rio é escrita como:

$$R(x) = R_0 + \alpha x,$$

Sendo  $R_0$  a quantidade de recurso no ponto inicial do rio e  $\alpha$  a taxa de crescimento que regula o a quantidade de recurso distribuída ao longo desse rio.

Dada a quantidade de recurso em um ponto, a capacidade de suporte ( $K$ ) de

uma determinada espécie  $i$  refere-se à quantidade de indivíduos suportada pela quantidade de recurso disponível (Fig. 1):

$$K_i(x) = \frac{R(x)}{\langle M_i \rangle},$$

sendo  $R(x)$  quantidade de recurso no ponto  $X$  e  $\langle M_i \rangle$  a massa corpórea média dos indivíduos da população  $i$ .

Dessa forma, para mesma capacidade de suporte, espécies com indivíduos com maior massa corporal  $M_i$ , resultam em um menor tamanho populacional do que as espécies com indivíduos menores  $M_i$ . Assim, a quantidade de recurso do ambiente (i.e. do fragmento) age de forma a regular o tamanho populacional resultante de cada espécie.

O panorama de fragmentação testado por esse trabalho seguiu um padrão baseado em observações de estudos empíricos sobre fragmentação artificial em populações de peixe, citados anteriormente. O rio hipotético aqui modelado possui 60 unidades de comprimento e foi fragmentado de tal forma que as porções iniciais fossem formadas por 3 fragmentos menores (5 unidades de comprimento) enquanto a porção final apresenta 3 fragmentos maiores (15 unidades de comprimento). Em um rio como o rio Jordão (Capítulo 1), por exemplo, que possui aproximadamente 180 km de extensão, cada unidade de comprimento equivaleria a 3 km, os fragmentos menores possuiriam 5km enquanto os maiores teriam 15 km. No rio São Francisco por sua vez, cujo comprimento é de aproximadamente 2.800 km, cada unidade de comprimento seria de 46 km de extensão. É possível também olhar para o cenário modelado e inferir que os primeiros pontos, com menor capacidade de suporte e menores fragmentos, representam rios de pequeno porte, enquanto que as porções finais, com maior capacidade de suporte e maiores fragmentos, representam rios de grande porte.

Nesse modelo, um indivíduo é caracterizado por três fatores fundamentais: seu genoma, sua posição espacial  $X_i$  de referência e sua região de ação (definida pelo seu raio de ação ( $r$ )). O genoma dos indivíduos, por simplicidade, é considerado haploide, binário (dois alelos, 0 e 1) e apresenta apenas 100 loci. Esse genoma

evolui através de recombinação por reprodução sexuada e mutação a uma taxa de 1% por locus, por geração. Os organismos só se reproduzem, deixando descendência, se for respeitada uma distância genética máxima ( $nG$ ) entre os indivíduos, que nesse caso foi definida em 20%. Após a reprodução, 50% dos locos de cada indivíduo parental, definidos aleatoriamente, são herdados pelo filho.

Esse procedimento tem como objetivo simular a evolução da distribuição da diversidade genética em uma população natural, na qual a paridade entre os organismos pode ser considerada análoga à seleção sexual (*assortative mating*) (de Aguiar et al. 2009). Esta restrição nos permite investigar casos de estruturação genética extrema; ou seja, uma situação na qual ocorre quebra de fluxo gênico e um novo grupo (geneticamente isolado) se forma. Estes grupos tem o potencial de se reconectarem, uma vez que um genoma compatível com dois grupos isolados surja através de mutação e recombinação, fazendo com que grupos que se separaram por um tempo possam ser considerados novamente como um único grupo. Esse modelo considera um evento de especiação quando um grupo formado por pelo menos 20 indivíduos se isola (geneticamente) dos demais.

A posição espacial  $X_i$  de um indivíduo  $i$  e seu raio de ação ( $r_i$ ) definem a região de ação  $[X_i - r_i, X_i + r_i]$ , na qual o indivíduo pode estar presente. Essa região de ação (Fig. 2) regula a conectividade entre os indivíduos. O número de possíveis parceiros reprodutivos aumenta proporcionalmente ao tamanho do raio de ação ( $r_i$ ) da espécie e à capacidade de suporte da mesma. Estes dois parâmetros são cruciais para ditar a dinâmica populacional e evolutiva do sistema.

Para que a reprodução de fato ocorra é preciso satisfazer as seguintes condições:

- (1) É necessário que exista ao menos um parceiro reprodutivo compatível dentro da região de ação; se encontrados dois ou mais, apenas um é escolhido aleatoriamente. A região de ação do indivíduo é corrigida, e o seu tamanho reduzido, se forem detectadas a presença de barreiras dentro desse raio de ação. A reprodução só pode acontecer se o parceiro reprodutivo estiver nesse novo espaço. Respeitadas essas restrições, considera-se a distância genética entre os dois indivíduos parentais. Se a distância genética entre os dois respeita a porcentagem

mínima do genoma, eles se reconhecem como da mesma “espécie”, e a reprodução pode ocorrer.

- (2) É preciso também que, dentro da região de ação do indivíduo, exista ao menos uma posição do rio em que a capacidade de suporte não foi atingida. A satisfação desta restrição implica que existe recurso suficiente para que um descendente se estabeleça. Havendo mais de uma possível posição, uma será escolhida aleatoriamente, independente da existência de barreiras entre o fragmento onde se encontra os pais e a posição escolhida. O efeito da barreira é modelado adicionando uma taxa de mortalidade a este indivíduo que cruza a barreira. Se a migração do indivíduo é sentido jusante a probabilidade deste indivíduo morrer é  $nP$ , se montante  $np$ , sendo  $n$  o número de barreiras ultrapassadas. Chamamos de permeabilidade da barreira o valor  $1-p$ ; probabilidade de um indivíduo ultrapassar a barreira com vida.

Dada uma condição inicial (número de indivíduos, suas posições espaciais e a densidade populacional inicial ( $I$ )) Inicia-se a dinâmica impondo uma ordem aleatória para que cada indivíduo seja atualizado, podendo morrer ou se reproduzir. Cada indivíduo tem uma probabilidade ( $d$ ) de morrer e, se sobrevive, terá a chance de se reproduzir (de acordo com as regras mencionadas acima). Cada indivíduo tem a possibilidade de deixar apenas um descendente por geração. e a população é atualizada somando-se os indivíduos que sobreviveram da geração que se reproduziu, com seus descendentes. A dinâmica reprodutiva, demográfica e de evolução do genoma continua até que as regras de atualização se apliquem ao número total de gerações que se deseja testar.

#### *Definição do cenário testado*

No início de cada simulação, o genoma dos indivíduos de cada espécie modelada é idêntico entre si. Portanto, inicialmente, a interação entre eles foi imposta sem a presença de barreiras, para que os genomas das espécies hipotéticas pudessem evoluir e atingir maior diversidade.

Para os cenários propostos nesse estudo, quatro diferentes perfis reprodutivos foram testados. Estabeleceu-se um padrão no qual, quanto maior o tamanho médio

dos indivíduos (massa), maior a vagilidade da espécie (maior o raio de ação). Uma vez que a quantidade de Recurso (R) disponível no rio foi fixada, as espécies com menor massa (M) podem possuir populações maiores. Por outro lado, espécies com maior tamanho corpóreo (maior massa) possuem populações menores. Essas características emergem da relação inversa, proposta pelo modelo, entre o tamanho do organismo e a capacidade de suporte (K), que é diretamente proporcional à quantidade de recurso.

A relação direta entre tamanho e vagilidade foi considerada razoável, uma vez que a resistência imposta pela água é proporcionalmente maior para peixes menores do que para peixes maiores em rios, por terem maior capacidade natatória, que lhes conferem maior resistência ao turbilhonamento. Como o poder de deslocamento dos organismos, de acordo com o modelo, é determinado pelo seu raio de ação (r) e o tamanho corpóreo por sua massa, esses dois fatores condicionam a capacidade das espécies de utilizarem o recurso em cada ponto do rio. Esses fatores determinam a capacidade de suporte K de cada ponto do rio hipotético, para cada espécie. Sendo assim, os perfis testados para os organismos hipotéticos foram: 1)  $K=1$   $r=40$ , 2)  $K=10$   $r=10$ , 3)  $K=20$   $r=5$ , 4)  $K=40$   $r=1$ .

Além de características biológicas, foram testados quatro cenários hipotéticos distintos para permeabilidade das barreiras, impostas entre as populações. O primeiro cenário prevê permeabilidade 0, ou seja, ausência de conexão tanto no sentido jusante quanto no sentido montante da barreira. O segundo cenário prevê permeabilidade com probabilidade de 0,1 no sentido jusante e 0 no sentido montante da barreira. O terceiro cenário prevê permeabilidade 0,5 no sentido jusante da barreira e 0,1 no sentido montante. E o quarto cenário prevê permeabilidade de 0,1 no sentido jusante da barreira e 0,5 no sentido montante. O primeiro cenário considera casos nos quais a conexão entre os fragmentos é nula, análogo à muitos cenários reais de fragmentação. O segundo cenário considera alguma conexão no sentido do fluxo do rio, mas nenhuma conexão no sentido contra corrente. Os dois últimos cenários consideram presente alguma conexão em ambos os sentidos, com o intuito de emular os efeitos da interação populacional através de mecanismos de translocação de indivíduos, ou outros meios de ligação entre populações artificialmente fragmentadas. Por fim, esses cenários de fragmentação foram

avaliados considerando duas taxas de mortalidade ( $d$ ) globais (0,1 e 0,3). Isso foi feito com o intuito de avaliar o efeito da perda de indivíduos pela flutuação natural em seu número populacional, por efeitos relativos ao seu ciclo de vida, no aumento da intensidade de diferenciação genética entre populações fragmentadas. As simulações foram feitas ao longo de 10000 gerações sem a imposição de barreiras, e depois por mais 10000 gerações tendo as barreiras sido impostas.

### *Análise dos dados*

Para avaliação dos padrões que emergem do relacionamento dos parâmetros testados pelo modelo, confeccionou-se um tipo de gráfico no qual podem visualizar as diferenças entre a estrutura genética dos grupos de organismos ao longo do tempo, em cada um dos pontos do rio hipotético (Fig. 4)

O gráfico superior (Fig.4a) representa a distribuição da diversidade genética de uma espécie hipotética ao longo do tempo. O eixo y apresenta cada um dos pontos do rio hipotético (60 unidades de distancia), enquanto o eixo x apresenta os tempos de geração da população modelada (20.000 ao total). As linhas pontilhadas transversais representam a presença de barreiras artificiais naquele ponto do rio hipotético ao longo do tempo. Nesse caso as barreiras são impostas a partir da 10.000<sup>a</sup> geração.

Cada uma das cores no gráfico (Fig 4a) representa um grupo de indivíduos com estrutura genética semelhante entre si e distinta dos demais grupos (cores). Por conveniência, optou-se por tratar esses grupos distintos como “espécies”, mesmo se essa diferenciação entre os grupos possa ser revertida, conforme relatado na dinâmica do modelo. Essa terminologia foi utilizada, por que o modelo genético utilizado foi baseado em um modelo de especiação, que representa um evento de diferenciação extrema entre as estruturas genéticas de duas populações. Portanto, quanto maior o incremento dessa diferenciação genética entre os grupos, maior a origem de novas espécies no sistema. Portanto, o gráfico inferior (Fig.4b) apresenta a frequência do surgimento e desaparecimento de novas “espécies”, no sistema, ao longo do tempo.



## RESULTADOS

As simulações resultaram no aparecimento de padrões distintos relacionados às características das espécies modeladas, em cada tipo de cenário de permeabilidade. As figuras 5, 7, 9, 11 e 13 sintetizam os resultados individualizados para cada uma das capacidades de suporte utilizando-se 0,1 como taxa de mortalidade, enquanto que as figuras 6, 8, 10, 12 e 14 apresentam os resultados relativos à taxa de mortalidade de 0,3. Os resultados da aplicação destas taxas de mortalidade alternativas apresentaram diferenças marcantes quando considerado o surgimento de espécies (i.e. a diferenciação genética da espécie analisada) em cada cenário de permeabilidade e a presença ou ausência de extinção local dentro dos fragmentos (Figs. 5 e 6). A taxa de mortalidade de 0,1 (Fig. 5 e Fig. 7a, 7b) só foi suficientemente drástica para causar extinção local na espécie com a capacidade de suporte inicial de 1, especificamente para os fragmentos menores. Para as demais capacidades de suporte não se observou extinção local para nenhuma população fragmentada. Quando pareados, é possível observar dois padrões significantes entre os parâmetros relacionados às espécies e os cenários de permeabilidade (Fig. 5 e Fig. 6). Quanto maior o tamanho populacional regulado pela capacidade de suporte e menor a região de ação dos organismos, o número de total de espécies formadas aumentará quanto menor for a permeabilidade das barreiras (Fig. 3).

Esse mesmo padrão não é tão conspícuo para os cenários sob o efeito da taxa de mortalidade de 0,3 (Fig. 6). Nesse caso, a extinção local de populações em alguns dos fragmentos independe do número total de “espécies” formadas. A imposição de uma taxa de mortalidade tão alta faz com que surjam cenários com extinções de populações locais para as capacidades de suporte de 10 e 20, especialmente nos fragmentos menores. Esse efeito se acentua ainda mais para as espécies com capacidade de suporte mínimo ( $K=1$ ), que possui tamanhos populacionais muito menores que as demais. Nesse cenário, a extinção pós-fragmentação é absoluta em todos os fragmentos (Fig. 8). Além disso, a taxa de mortalidade de 0,3 intensifica o aparecimento de novas espécies nas populações com capacidade de suporte de 40, mesmo que o número máximo de espécies no sistema não se altere muito. Ao mesmo tempo essa taxa de mortalidade é insuficiente para gerar extinção nessas populações, mesmo em permeabilidade nula (Fig. 6 e 14a), reflexo de seu grande tamanho populacional.

Quando testado o cenário inicial, no qual as barreiras ainda não foram impostas, o acúmulo de diferenças genéticas não foi suficiente para gerar novas espécies nas capacidades de suporte  $K=1$   $r=40$ ,  $K=10$   $r=10$  e  $K=20$   $r=5$ . A exceção foi a capacidade de suporte  $K=40$  e  $r=1$ ; tanto com mortalidade 0,1 quanto em mortalidade 0,3, ocorreu especiação. A seguir descrevem-se os resultados para cada um dos cenários de fragmentação em cada uma das capacidades de suporte testadas.

### ***Capacidade de suporte 1, raio 40, mortalidade 0,1***

Com permeabilidade nula (Fig. 7a), as populações dos fragmentos menores apresentaram extinção local em aproximadamente 500 gerações após a imposição das barreiras. Entretanto, as populações dos fragmentos maiores perduraram por todas as 20.000 gerações. A ausência de fluxo gênico entre as populações separadas pelos fragmentos fez com que surgissem 3 espécies distintas, cada uma referente a um dos fragmentos resultantes, que se mantiveram inalteradas por todo o tempo testado.

O padrão estabelecido no cenário de permeabilidade à Jusante de 0,1 e Montante de 0,0 (Fig. 7b) assemelhou-se com o estabelecido com permeabilidade 0, especialmente no que se refere à extinção das populações nos fragmentos menores. Entretanto, a presença de conexão à jusante das barreiras permitiu que houvesse oscilação no número de espécies ao longo no tempo. Por diversos períodos, o número total de espécies se alternou entre 2 e 3. Esse efeito é possível por causa do surgimento de um genótipo que reconecta grupos que antes não se conectavam. Isso permite que aqueles dois grupos que estavam previamente identificados como duas espécies, voltem a ser reconhecidos como uma.

Por outro lado, o perfil de permeabilidade à Jusante de 0,5 e Montante de 0,1 (Fig. 7c), que aumenta a conexão à jusante e estabelece conexão à montante das barreiras, estabelece um fluxo de indivíduos grande o suficiente para manutenção da homogeneidade das populações ao longo de todo curso do rio, mesmo com fluxo desigual. O número máximo de espécies formadas oscilou entre uma e duas, quando comparado ao dos cenários de permeabilidade considerados anteriormente. Entretanto, a manutenção de uma única espécie foi mais frequente. Esse cenário é compatível com o cenário sem barreira, ainda que essa oscilação no número de

espécies não seja observada na população não fragmentada.

O padrão de permeabilidade de 0,1 à jusante e de 0,5 à montante (Fig. 7d), ainda que absolutamente artificial por ser contrario ao da corrente de água, foi o que mais se aproximou da manutenção natural da estrutura genética de uma população não fragmentada nessa espécie. Nesse caso, a espécie original se mantém a mesma ao longo de todo período testado pelo modelo.

### ***Capacidade de suporte 1, raio 40, mortalidade 0,3***

Para  $K=1$  e  $r=40$  e mortalidade 0,3, todos os cenários de fragmentação resultaram em extinção local em poucas gerações, para todas as populações pós-fragmentação (Figs. 8a, 8b, 8c, 8d). Essa perda demográfica é decorrente em uma alta sensibilidade à elevação na taxa de mortalidade. A extinção das populações nos fragmentos menores era esperada, uma vez que esse resultado já havia sido observado para a menor taxa de mortalidade. Nesses cenários, o balanço entre o tamanho populacional advinda da grande depleção populacional não permitiu a formação de novas espécies, assim, as populações resultantes em cada um dos maiores fragmentos não foram suficientemente grandes para sua manutenção.

### ***Capacidade de suporte 10 raio 10 – mortalidade 0,1***

Em permeabilidade nula (Fig. 9a), as populações de todos os fragmentos apresentaram estruturação máxima (uma espécie por fragmento) até 20000 gerações. O número total de espécies resultante foi seis, cada uma específica para cada fragmento. Entretanto, a estruturação local ocorreu mais rapidamente nos fragmentos menores quando comparados aos fragmentos maiores. Não houve extinção local em nenhum dos fragmentos. Esse cenário de estruturação populacional é praticamente o mesmo observado para o de permeabilidade à Jusante de 0,1 e Montante de 0,0 (Fig. 9b), mesmo que nesse cenário exista fluxo de indivíduos no sentido jusante. Entretanto a Fig. 9b mostra que número total de espécies oscila ao longo do tempo, ao contrário da Fig. 9a, mas ambos cenários possuem tendência a atingir o máximo de 6 espécies.

No cenário de permeabilidade de 0,5 à jusante e 0,1 à montante (Fig. 9c), o aumento do fluxo de indivíduos em ambos os sentidos gerou uma diminuição global

do número de espécies, quando comparados aos cenários de permeabilidade anteriores. Porém, seguiu o mesmo padrão que aponta o surgimento de novas espécies, primeiramente nos menores fragmentos apresentados nas simulações anteriores (Fig9a, 9b). O número total de espécies formadas atinge seu máximo em 4, mas se estabiliza em 3 ao longo do tempo. Esses números são inferiores ao máximo de 6 encontrado para as outras permeabilidades (Fig 9a e 9b).

O padrão de permeabilidade à jusante de 0,1 e montante 0,5 (Fig. 9d) apresentou resultado semelhante ao encontrado para a espécie com capacidade de suporte 1 e raio 40, no mesmo tipo de cenário (Fig. 9d). Para ambos, as capacidades de suporte o fluxo reprodutivo no sentido contrário ao fluxo do rio favorecem a homogeneização genética das populações modeladas.

### ***Capacidade de suporte 10 raio 10 – mortalidade 0,3***

Nesse cenário, o aumento da taxa de mortalidade na ausência de permeabilidade (Fig. 10a) favorece a extinção local dos indivíduos nos fragmentos menores, similar à espécie com  $K=1$ , mesmo com o aumento da capacidade de suporte. Nos fragmentos maiores, a diferenciação genética dos indivíduos gera o surgimento de espécies específicas para cada fragmento. Essas espécies perduram por um tempo maior, mas à medida que as gerações se passam, as altas taxas de mortalidade impostas podem diminuir as populações até o ponto de extinção. O mesmo padrão é encontrado para os resultados de permeabilidade de 0,1 à Jusante e 0,0 à montante (Fig. 10b). Nesse perfil o número máximo de espécies formadas é 3, o mesmo que em ausência de permeabilidade, muito embora o número total de espécies oscile entre 2 e 3 até a extinção. Diferentemente do cenário de permeabilidade 0 onde as espécies se estruturam em cada fragmento e se estabilizam em um número máximo de 3 até a sua extinção.

Assim como no cenário para capacidade de suporte anterior ( $K=1$ ), o aumento da permeabilidade das barreiras para a os níveis de 0,5 à jusante e 0,1 à montante (Fig. 10c) favorece a diminuição da estruturação populacional entre os fragmentos. Esse aumento da permeabilidade global, com a possibilidade do fluxo à montante, diminui o máximo de espécies para 2. Além disso, os resultados demonstram uma oscilação no número de espécies formadas entre 1-2, com predominância de 1 espécie ao longo do tempo. Entretanto, o fragmento mais à montante, com as

menores capacidades de suporte, sofre com extinções pontuais ao longo do tempo total testado. Dessa forma, as populações nessas áreas só são mantidas pelo repovoamento constante por migrantes vindos de pontos à jusante da barreira.

Mesmo com as altas taxas de mortalidade para as permeabilidades de 0,1 à jusante e 0,5 à montante (Fig. 10d), o aumento da permeabilidade no sentido montante também favorece a homogeneização populacional para essa capacidade de Suporte. Assim como os outros cenários de capacidade de suporte, a espécie inicial se mantém ao longo de todo tempo.

### ***Capacidade de suporte 20 raio 05 – mortalidade 0,1***

Para permeabilidade 0 (Fig. 11a), assim como observado para a capacidade de suporte anterior ( $K=10$ ), as populações dentro de cada fragmento se estruturaram gradativamente e atingiram o máximo de 6 espécies. Mais uma vez, cada uma sendo específica para cada fragmento. Esse perfil de estruturação populacional é praticamente o mesmo encontrado para o cenário onde a permeabilidade à jusante é 0,1 e Montante é 0,0 (Fig. 11b).

É importante ressaltar que esse perfil de estruturação, semelhante entre os cenários de permeabilidade 0 e o cenário de permeabilidade à jusante de 0,1 e 0 à montante, é encontrado para ambas capacidades de suporte descritas até aqui ( $K=1$  e  $K=10$ ) (Fig. 5). Assim como o aumento de permeabilidade das barreiras no cenário onde o fluxo de indivíduos é de 0,5 à jusante e 0,1 à montante causa diminuição global no surgimento de espécies para as três capacidades de suporte ( $K=1$ ,  $K=10$ ,  $K=20$ ) (Fig. 5 e Fig.s 7c, 9c, 11c).

Por outro lado, no cenário de permeabilidade à jusante de 0,1 e montante de 0,5 (Fig.11d) existe oscilação no número de espécies entre 1 e 2 ao longo do tempo, muito embora o aumento do fluxo à montante também homogeneíze a população, ao contrário das capacidades de suporte anteriores. Para as capacidades de suporte de  $K=1$  e  $K=10$  a homogeneização foi total.

### ***Capacidade de suporte 20, raio 05, mortalidade 0,3***

Tanto para o perfil de permeabilidade 0 (Fig. 12a) quanto para o de permeabilidade à Jusante de 0,1 e Montante de 0 (Fig. 102b), a alta taxa de

mortalidade nas populações dos menores fragmentos gerou extinção local. Entretanto, em ambos cenários, as populações dos fragmentos maiores se mantêm ao longo de todo o tempo testado, bem como o padrão onde surgem espécies específicas para cada um desses fragmentos foi mantido.

Para a permeabilidade de 0,5 à Jusante e 0,1 à montante (Fig. 12c) o número de espécies geradas com o aumento da taxa de mortalidade foi praticamente a mesma do que a encontrada para mortalidade de 0,1 (Fig.11c). Em ambos os casos, o número máximo de espécies geradas foi o mesmo, quatro. Muito embora aqui sejam observadas oscilações no número total de espécies ao longo do tempo testado.

Para a permeabilidade jusante 0,1 e montante 0,5 (Fig. 12d), mais uma vez é possível ver semelhanças entre os mesmos cenários de permeabilidade sob o efeito das duas taxas de mortalidades. É possível perceber o aumento da homogeneidade global, com a mesma oscilação no número de espécies formadas para mortalidade 0,1 (Fig. 11d).

### ***Capacidade de suporte 40, raio 1, mortalidade 0,1 e mortalidade 0,3***

Quando observados os casos para capacidade de suporte  $K=40$  e  $r=1$  para ambas as taxas de mortalidade, é possível observar a emergência dos mesmos padrões gerais de especiação em todos os cenários de permeabilidade. Ao contrário dos resultados descritos para as capacidades de suporte anteriores, que possuem organismos mais vágeis, as populações modeladas dessa espécie apresentaram especiação nas gerações anteriores à imposição das barreiras (Figs. 13a, 13b, 13c e 13d) e (Figs. 14a, 14b, 14c e 14d). As barragens agem acentuando o aparecimento de novas espécies, que se deslocam de um total de 7 na ausência de barreiras para um máximo de 10, oscilando ao longo do tempo. Quando comparadas às demais, esse perfil de capacidade de suporte é o que mais produz estruturação (Fig. 5 e Fig. 6). Em contrapartida, por gerar populações com tamanho muito maior, não é possível observar extinção local em nenhum dos fragmentos. Além desses padrões, é possível perceber que as espécies formadas em ausência de fragmentação podem migrar ao longo do tempo por toda extensão do rio. Ao serem impostas as barreiras para sua migração, as espécies formadas ficam praticamente restritas aos fragmentos em que surgem.

## DISCUSSÃO

Os resultados das simulações mostram-se distintos para cada um dos perfis biológicos testados (i.e. região de ação, tamanho populacional máximo, mortalidade). Porém, alguns padrões comuns emergem do relacionamento entre os parâmetros bióticos e abióticos do sistema. Tais padrões são decorrentes de como o processo de “especiação” se comporta frente aos diferentes cenários de permeabilidade e taxas de mortalidade impostas. Os padrões gerais observados nas simulações de barramento do rio são: 1. Mortalidades elevadas favorecem a diferenciação genética; 2. A diferenciação genética é menor quanto maior for a permeabilidade das barreiras; 3. A relação entre as características biológicas e os perfis alternativos de fragmentação é fundamental para a manutenção das populações fragmentadas.

O primeiro padrão surge de um enfoque generalista e é oriundo da aplicação das duas taxas diferentes de mortalidade ( $d=0,1$  e  $d=0,3$ ). Para todos os cenários de permeabilidade, a mortalidade elevada de indivíduos após a fragmentação (em  $d=0,3$ ) favorece a formação de espécies mais rapidamente do que nos cenários com menor taxa de mortalidade ( $d=0,1$ ) (Fig. 5 e Fig. 6). Esse padrão é melhor visualizado para as simulações com capacidade de suporte  $K=40$  nas quais populações se mantêm em todos os fragmentos para ambas as taxas de mortalidade (Fig. 13 e Fig. 14). Resultados empíricos para *Zingel asper* (Linnaeus) suportam esse padrão. Para essa espécie de peixe, Laroche & Durand (2004) sugerem que a perda de habitat e a fragmentação populacional promoveram o aumento da mortalidade (i.e. redução do tamanho populacional através da alteração da capacidade de suporte do ambiente) e a redução da idade reprodutiva desses organismos. De acordo com esses autores, e em consonância com o padrão observado aqui, isso promoveu a diferenciação genética entre as populações fragmentadas.

O segundo padrão emerge de perfis de estruturação populacional ligados estritamente ao relacionamento entre as características bióticas propostas para cada espécie e os cenários alternativos de permeabilidade. Em geral, a diferenciação genética é menor quanto maior for a permeabilidade das barreiras. Esse efeito é flagrante, especialmente quando se observa a Fig. 5 ( $d=0,1$ ), na qual a perda global

de populações nos cenários de fragmentação é menos acentuada quando comparada à taxa de mortalidade  $d=0,3$  (Fig. 6). Nela, é possível perceber que o aumento da permeabilidade das barreiras, ou seja, de conexão entre as populações, gera uma diminuição na taxa relativa de formação de espécies nos cenários de maior fluxo de indivíduos. Esse padrão é congruente com o conceito original de metapopulação (Levins 1969), no qual a manutenção da homogeneidade das populações fragmentadas é possível através de migração de indivíduos entre elas. Assim, esse fluxo constante de indivíduos é importante para manutenção da homogeneidade genética entre essas subpopulações. Essa relação particular entre mobilidade e manutenção das populações é observada melhor para as espécies com  $K=1$ ,  $K=10$  e  $K=20$ . Nesses casos, ocorre extinção local nas populações dos fragmentos menores, tanto em ausência total de permeabilidade (Fig. 7a, Fig. 10a e Fig. 12a), quanto nos cenários nos quais o fluxo de indivíduos é muito pequeno (Fig. 7b, Fig. 10b e Fig. 12b). Por outro lado, quando o fluxo de migrantes é maior, (Fig.s 7c e 7d, Fig.s 10c e 10d e Fig. 12c e 12d), as populações nos menores fragmentos são mantidas seguindo a lógica de populações fonte e receptora. Nesse cenário, as populações fonte, que são maiores, fornecem migrantes para as populações receptoras, que são menores, e produzem indivíduos insuficientes para sua manutenção (Levins 1969, Jager 2006).

Segundo a lógica do modelo, as taxas de mortalidade, independentes dos efeitos da dinâmica de fragmentação, não são diretamente ligadas à perda de indivíduos pela alteração ambiental local, após a implantação das barragens. Isso por que a disponibilidade de recurso não foi alterada. A possibilidade de alteração da taxa de mortalidade pode refletir flutuações demográficas comuns em populações naturais em seu ciclo de vida. Depleção populacional é descrito em diversos trabalhos que avaliaram efeitos de fragmentação artificial de populações de peixes em rios (Jager 2000, Jager 2001, Neraas & Spruell, 2001, Zhang 2003, Yamamoto et al. 2004). Sendo assim, as diferenças que emergiram das simulações do presente modelo, abrangem os possíveis cenários associados à perda de indivíduos em uma população sobre sua estrutura genética, pela simples alteração da taxa de mortalidade. As simulações, portanto, fornecem subsídios para compreender melhor o processo e estabelecer estratégias mais adequadas para a conservação de espécies de peixes de ambientes fluviais alterados.



A diferença no número máximo de espécies entre cada perfil biótico, nos diferentes cenários de permeabilidade testados, emerge das características particulares de cada um desses perfis (Fig. 5 e Fig. 6). Ainda que a permeabilidade da barreira influencie o número de espécies formado em cada cenário de permeabilidade, é visível a relação inversa entre a vagilidade e a capacidade de suporte, e o número máximo de espécies formadas em cada perfil biótico avaliado. Nesse caso, quanto menor a vagilidade da espécie ( $r$ ), maior é o número máximo de espécies formadas. Esse cenário é visível especialmente para a simulação com  $K=40$   $r=1$  (Fig. 13 e Fig. 14). Para elas, mesmo nos períodos nos quais as populações ainda não estão fragmentadas, existe a diversificação de espécies, após um período de tempo suficiente para que exista acúmulo de diferenças genéticas entre os indivíduos (Fig. 13 e Fig. 14).

Um estudo com *Onchorhynchus clarkii clarkii* (Richardson) em Camp creek basin (Wofford et al., 2005), sugere um padrão compatível, embora menos severo do que aquele observado para simulações com  $K=40$ . Nele, mesmo populações conectadas (sem barreiras artificiais entre si) mostram sinais de estruturação genética. Os autores sugerem que deriva genética e características fisiográficas do rio colaboram para a redução de conectividade e diferenciação genética das populações estudadas. Além disso, eventos demográficos do passado, tais como alteração do curso do rio e secas severas, parecem ter gerado quebras de fluxo gênico previamente (Wofford et al., 2005). Ainda que a ausência de conectividade entre essas populações de *O. c. clarki* não seja por características biológicas da espécie, o reflexo da estruturação populacional é o mesmo que o da simulação de  $K=40$ . Essa conclusão sugere que as generalizações do modelo podem ser ampliadas. Muito embora os resultados do modelo sugiram um relacionamento estreito entre as características biológicas da espécie e a intensidade dos efeitos de fragmentação.

O modelo proposto impõe um terceiro padrão, que relaciona a capacidade de suporte ( $K$ ) (que regula o tamanho populacional) com a vagilidade ( $r$ ) (que regula o número de potenciais parceiros reprodutivos). Essa relação é fundamental para a manutenção das populações fragmentadas. O primeiro parâmetro determina o tamanho populacional, o qual define se as populações resultantes são mais, ou menos, sensíveis aos efeitos das taxas de mortalidade. O segundo parâmetro, por

sua vez, evidencia os efeitos de permeabilidade. Em conjunto, eles regulam a intensidade da diferenciação genética entre as populações fragmentadas.

Espécies modeladas com o  $K=40$  possuem agrupamentos com perfis genéticos distintos que se relacionam com as regiões de cabeceira, outros com as regiões intermediárias e outros ainda, com o trecho próximo a foz do rio modelado. O fluxo de indivíduos altera esses padrões, diminuindo ou aumentando essas “manchas de espécies” ao longo do tempo (Fig.13 e Fig.14). Esse padrão é congruente com a ideia de “Isolamento por distância” (Isolation by Distance – IBD) (Wright 1943, Slatkin 1993), na qual o aumento da diferenciação genética em um contínuo populacional ocorre em uma relação direta entre a distância entre os grupos de indivíduos ao longo dos extremos de distribuição de uma população e a capacidade de deslocamento de cada indivíduo. Assim, quanto maior a distância entre os grupos e menor a capacidade de deslocamento dos indivíduos, maior é a diferenciação genética entre eles (Wright 1943). Nesses casos, os resultados do modelo proposto sugerem que a introdução das barreiras atua apenas acentuando os efeitos de estruturação populacional entre os fragmentos. O maior reflexo da introdução das barreiras nos cenários testados para essas populações ( $K=40$ ) é observado no isolamento direto das populações acima e abaixo das barreiras (Fig. 13 e Fig. 14).

Empiricamente, esse mesmo cenário é descrito em um estudo com *Cottus gobio* (Linnaeus) (vide Junker et al., 2012). Essa é uma espécie reconhecidamente pouco vágil (Knaepkens et al. 2004) e com alta diferença genética entre populações separadas por distâncias geográficas muito grandes (centenas de quilômetros) (Hänfling & Weetman 2006; Vonlanthen et al. 2007). Junker et al. (2012) encontraram um perfil genético de estruturação para populações de *C. gobio* a distâncias muito menores (dezenas de quilômetros), entre populações cuja conexão só poderia ser feita em sentido montante. Populações desse peixe, separadas por uma sequência de pequenas barreiras, em um trecho do rio estudado, apresentaram diferenciação genética. Entretanto, indivíduos capturados logo abaixo dessas barreiras, frequentemente apresentavam perfil genético que os relacionava com as populações acima da barreira. Esses resultados apontam para o favorecimento de migração no sentido jusante, o qual é bastante comum para o ambiente em rios, nos quais o fluxo é unidirecional (Junker et al., 2012). O cenário de fragmentação

contribui para o agravamento dos efeitos naturais de estruturação genética, gerados pelo perfil biótico representado por *C. gobio*, o qual é congruente com os resultados das simulações do presente modelo.

Populações de *Macquaria australasica* (Cuvier), na Austrália, apresentaram diferenciação genética entre si, tanto entre bacias, quanto entre fragmentos de um mesmo rio (Faulks et al., 2010). Conforme esses autores, essa espécie não é migradora, muito embora realize deslocamentos ao longo de sua área de vida. Faulks et al. (2012) sugerem que a imposição de barreiras artificiais entre populações impede eventos raros de migração à distâncias maiores, contribuindo para o aumento de diferenciação genética. Esse reflexo seria efeito das longas distâncias entre as populações, ampliado pela perda de habitat naturais, causada pela presença dessas barreiras.

Os resultados descritos para o rio Jordão (primeiro capítulo) e outros rios (Skaala & Nævdal 1989; Hindar et al., 1991; Carlsson et al., 1999, Pearse et al., 2009; Kano et al., 2012) sugerem que o mesmo perfil de diferenciação genética pode ser encontrado em condições pristinas. Nesses estudos, sinais robustos de estruturação genética são encontrados para as espécies avaliadas, tendo em vista que as barreiras naturais são comparativamente mais antigas do que as barreiras artificiais. O maior tempo de relacionamento entre as barreiras naturais e as populações no curso destes rios, contribui para resultados de estruturação mais severos, inclusive especiação (Pearse et al., 2009, Kano et al., 2012). Por fim, O relacionamento estreito entre os cenários de fragmentação artificial com outros de fragmentação natural indica que os parâmetros do presente modelo podem ser um ponto de partida para retratar a dinâmica de evolução de populações em rios com corredeiras. Ainda que o sentido da corrente não tenha sido efetivamente modelado, os efeitos de aumento de estruturação genética e restrição à migração, após fragmentação, são consistentes em todos os perfis testados. Ainda que para algumas espécies, ovos e juvenis possam sofrer efeito do fluxo da água, o modelo aplicado considera apenas os adultos e propõe que o efeito sobre indivíduos dessa fase possa ser ignorado em favor da simplificação.

Mesmo espécies reconhecidamente vágeis podem apresentar perfil de estruturação genética local entre populações fragmentadas. Três populações de *Prochilodus costatus* (Valenciennes), membro de Prochilodontidae, uma espécie

migratória (Sivasundar et al., 2001, Castro e Vari, 2004), estudadas no rio Pará (MG) apresentam sinais robustos de estruturação genética (Barroca et al., 2012). As barreiras artificiais, impostas no curso desse rio, agem isolando completamente seus demes, confinados a fragmentos relativamente pequenos quando comparadas à área original de distribuição dessa espécie. Esse perfil de estruturação genética é compatível com os cenários propostos pelo modelo testado nesse trabalho, especialmente para as espécies mais vágeis ( $K=1$  e  $K=10$ ). A manutenção das populações de *P. costatus*, nesse local, é feita por programas de repovoamento (Barroca et al., 2012). Nesse caso, a seleção de genótipos distintos para reprodutores, usados para o repovoamento de cada um desses fragmentos, pode estar reforçando a diferenciação genética entre as populações fragmentadas.

Dentre as exceções mais extremas ligadas ao alto potencial de deslocamento de uma espécie, encontra-se o esturjão, *Acipenser fulvescens* Rafinesque, nos rios Ottawa, St. Lawrence e Mattagami (Canadá). Amostragens ao longo desses rios apontam para um passado de alto fluxo genético entre indivíduos da espécie (Wozney et al. 2011). Esse cenário é também perceptível pelos resultados do modelo aqui desenvolvido especialmente para as espécies mais vágeis ( $K=1$  e  $K=10$ ). Muito embora populações de organismos muito vágeis sejam geralmente bastante homogêneas (Zhang et al. 2003, Yamamoto et al. 2004, Wozney et al. 2011, Sanches et al. 2012, *P. maculatus* no primeiro capítulo), algumas espécies com alto poder de deslocamento, apresentam diferenças em sua estrutura genética devido ao comportamento de *homing* (Sanches et al. 2012). Sendo assim, o modelo proposto nesse trabalho pode não ser adequado para predição de alterações genéticas e demográficas para organismos que exibam esse tipo de comportamento. Essa conclusão é associada ao fato de que mesmo tendo alto poder de deslocamento, sua preferência por áreas de reprodução específicas podem resultar em estruturas populacionais localizadas (Sanches et al., 2012). Um dos fatores que pode afetar diretamente os resultados de estudos populacionais em espécies que realizam *homing* são o tipo e o período de realização da amostragem. Os perfis genéticos populacionais resultantes de um levantamento realizado em período reprodutivo e não reprodutivo podem ser bastante diferentes para espécies que possuem locais preferenciais para reprodução (Hatanaka et al. 2006, Sanches et al. 2012).

Um dos mais longos projetos a tratar diretamente dos efeitos de fragmentação populacional de peixes de ambientes de água doce teve com objeto de estudo o esturjão branco, *Acipenser transmontannus* (Richardson, 1836) (Jager et al 2000, Jager 2001, Jager et al 2001, Jager et al 2002, Sullivan et al. 2003, Jager et al 2006, Jager et al 2007, Jager et al 2010). Esse projeto teve como objetivo avaliar e acompanhar a evolução dessa espécie em um ambiente degradado pela instalação de usinas hidrelétricas. O trabalho foi desenvolvido em conjunto por instituições de Estados Unidos e Canadá e a área de estudo compreende em sua maioria rios dos estados do Wyoming, Oregon e Idaho nos Estados Unidos, e as Províncias da Columbia Britânica e Alberta no Canadá (Jager 2000). A bacia hidrográfica estudada é a do Rio Columbia, um dos maiores rios da América do Norte. Ao todo, essa bacia hidrográfica possui 34 barragens instaladas. Diversos modelos populacionais foram desenvolvidos para entender a evolução das populações dessa espécie de esturjão, que possuem os mais diversos status de conservação e está distribuída ao longo de 36 fragmentos. Dessas populações, muito poucas são ainda consideradas viáveis (Jager 2010).

Observados os resultados dos modelos para *A. transmontanus*, os resultados para a condição  $K=1$   $r=40$  (Fig. 7 e Fig. 8) parecem ser os mais adequados para comparação, uma vez que essa espécie é considerada de grande porte, bastante longeva, com maturação tardia e extremamente vágil (Jager 2000). *Acipenser transmontanus* é praticamente ausente em reservatórios, sendo encontrada principalmente nas áreas onde a água flui livremente. Ao simularem cenário no qual o fluxo de indivíduos é favorecido em um único sentido (jusante), a persistência das populações acima da barreira foi comprometida (Jager 2000, Jager 2006). Os resultados aqui apresentados (Fig.s 7b e Fig. 8b) sugerem um padrão semelhante, especialmente para os fragmentos com menor capacidade suporte. Nesses cenários, a depleção dessas populações é bastante drástica para os dois níveis de mortalidade testados, levando à extinção populações inteiras em alguns fragmentos.

O aumento no número de fragmentos e a diminuição do tamanho dos mesmos acarretam numa redução drástica da persistência das populações no modelo desenvolvido para *A. transmontanus* (Jager et al. 2000, Jager et al. 2001, Jager et al. 2010). Esse padrão foi apontado também para *P. costatus* no rio Pará na bacia do rio São Francisco (Barroca et al.,2012). Esse cenário é decorrente da

diminuição local das populações dessa espécie. Os cenários testados aqui convergem para a mesma conclusão. Para as espécies com  $K=1$ ,  $K=10$  e  $K=20$ , o risco de extinção é tanto maior, quanto menor o tamanho do fragmento e menor o tamanho populacional (Jager et al., 2001, Barroca et al. 2012). Ainda como discutido pelos autores (Jager, 2000, Jager et al., 2001, Jager et al. 2010), a confiabilidade do modelo não é alta suficientemente para definir um tamanho mínimo de fragmentos que beneficiaria a persistência da espécie de esturjão. Entretanto, os resultados são robustos o bastante para reforçar a tese de que a viabilidade de uma população está diretamente ligada à qualidade do habitat resultante da fragmentação (Jager et al. 2000, Jager et al. 2001, Jager et al. 2002).

Para *A. transmontanus*, quando analisadas apenas as taxas de migração entre fragmentos, o balanço entre os níveis de migração à montante e os níveis de migração à jusante é fundamental para a manutenção das populações acima e abaixo das barreiras (Jager et al. 2001, Jager 2006). Esse resultado se agrava quando, e o risco de extinção para essa espécie é significativamente maior, se o fluxo de migração é mais acentuado no sentido jusante do que em sentido montante (Jager 2006, Jager et al. 2007). Esse resultado é coerente com os cenários de fluxo de indivíduos testados através do modelo aqui proposto. Em ambas as abordagens, quanto maior a permeabilidade entre as populações fragmentadas, menores os efeitos demográficos de estruturação genética e extinção local de populações.

Além disso, as mudanças na estrutura genética simuladas para *A. transmontanus* entre as populações modeladas não aumentaram continuamente com o aumento da fragmentação, como esperado (Jager et al., 2001). Após algum tempo de simulação, a perda de populações do esturjão, em alguns fragmentos, foi responsável pela diminuição na diversidade genética global entre as populações isoladas (Jager et al. 2001). Os resultados mostraram que a diferenciação genética inicialmente aumenta, mas diminui à medida que algumas populações atingem a extinção. Esse padrão é visualizado no modelo testado nesse trabalho para as populações com  $K=10$  e  $K=20$  (Fig.s 10a e 10b e Fig.s 12a e 12b). Elas mostram um aumento na diversificação ao longo do tempo, mas após a extinção local de algumas populações, os níveis de especiação diminuem.

Os resultados para um cenário real de fragmentação sugerem que a ausência de diferenciação na estrutura genética, nas populações de esturjão (*Acipenser*

*sinensis* (Gray, 1835)), estudadas no Yang Tze, possa estar ligada ao longo tempo de geração da espécie (20 anos aproximadamente) (Zhang et al 2003). Os autores postulam que sinais genéticos mais severos dessa fragmentação podem ser sentidos em 3 ou 4 gerações. O mesmo padrão de ausência de sinal na estrutura genética de populações fragmentadas é apontado para outra espécie de esturjão (*A. fulvescens*), aparentemente também em função do alto tempo de geração (Wozney et al. 2011). Por outro lado, *Coreius heterodon* (Bleeker, 1864), outra espécie migradora, apresenta o mesmo padrão de ausência de diferenciação genética entre populações fragmentadas no mesmo rio, Yang Tzé (Yan et al., 2008). Assim como *Prochilodus argenteus* (Spix & Agassiz, 1829) e *Pimelodus maculatus* (Lacepède, 1803), outras espécies migradoras no rio São Francisco (Marteleto, 2011, Sanches et al., 2012, dados do primeiro capítulo). Em casos como os citados acima, onde espécies diferentes apresentam hábitos semelhantes (migração), é possível que emerjam padrões comuns de estruturação genética populacional. Ainda que múltiplos cenários de fragmentação possam ser avaliados. O modelo aqui proposto sugere que isso ocorra em decorrência do relacionamento entre o perfil biótico de alta conectividade, compartilhado entre essas espécies, e o cenário temporal de fragmentação. Assim, propõe-se que a ausência de diferenciação na estrutura genética (meta)populacional dessas espécies, ocorra por causa da alta conexão histórica de suas populações originais, antes da construção das barreiras. Esse fator, aliado ao pouco tempo de imposição dos fragmentos, e ainda considerando a idade das espécies, pode não ter sido suficiente para que os sinais genéticos de fragmentação sejam detectados.

Em outro modelo baseado em indivíduo proposto por Morita e Yokota (2002), específico para *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814), sugere que a relação entre a persistência das populações dessa espécie e a capacidade de suporte do sistema seja sensível para a manutenção de todas as suas fases de desenvolvimento, mas especialmente dos adultos. Como resultado, a viabilidade das populações é maior, quanto maior é o número de adultos que sobrevivem por geração. Além disso, os autores sugerem que populações com baixa capacidade de suporte acima das barreiras estariam criticamente ameaçadas. No modelo aqui proposto, o tamanho da capacidade de suporte dos fragmentos é fundamental para a manutenção das populações fragmentadas, frente as alterações ambientais pós fragmentação. Por

sua vez, outro estudo empírico também com *S. leucomaenis*, sugere que a idade da barragem é mais importante para diferenciação na estrutura genética entre as populações, do que o tamanho populacional resultante do fragmento (Yamamoto et al. 2004). Os resultados aqui propostos corroboram com essa ideia de que aspectos temporais (tempo de geração) influem na sensibilidade de uma população aos efeitos de fragmentação. Em alguns dos cenários de permeabilidade, é perceptível que o número de espécies se altera primeiramente nas populações com a menor capacidade de suporte (Fig. 5). Em outros casos, é preciso que se passem algumas gerações antes que os efeitos demográficos na estrutura genética das populações possam ser sentidos (Fig. 5 e Fig. 6). De fato, o estudo de Kawamura et al. (2006) parece suportar a importância destes parâmetros na previsão dos impactos genéticos de populações de peixes fragmentadas pela construção de barragens em sistema fluviais. Hipoteticamente, o equilíbrio entre tamanho do fragmento, o tamanho populacional resultante da fragmentação, e o tempo de fragmentação são fatores importantes na determinação da estrutura genética da população de peixes afetada.

É importante enfatizar que o foco dos trabalhos de modelagem para *A. transmontanus* é extremamente específico, e visa modelar diversos aspectos do ciclo de vida dessa espécie. Dessa forma, particularidades como a diferença entre os tempos de maturação entre indivíduos e a herdabilidade dessas características (Jager 2001), os fatores fundamentais para regular a proporção do recrutamento de juvenis entre as populações (Jager et al. 2002), bem como os efeitos da qualidade dos fragmentos na sobrevivência dos agregados populacionais (Jager et al. 2001, Jager et al. 2002, Sullivan et al. 2003), foram algumas das características específicas utilizadas para entender a dinâmica populacional dessa espécie frente o cenário de fragmentação. A utilização de modelos populacionais espécie específicos é fundamental para se entender a evolução de uma dada espécie em um cenário particular. E deve ser desenvolvida, especialmente se o cenário estudado é prejudicial para a manutenção de uma espécie em questão. Entretanto, num contexto generalista, quando mais de uma espécie é afetada pela fragmentação, quanto menor o número de parâmetros utilizados para se estabelecer resultados coerentes com a realidade de cada uma, maior a aplicabilidade do modelo. Especialmente quando a tomada de decisão para a construção de empreendimentos



tão complexos e economicamente onerosos para a sociedade carece de fundamentação científica sobre mecanismos de conservação da biodiversidade. Sendo assim, Considerando que o foco desse trabalho é fundamentar os alicerces de uma aproximação generalista, aplicável para qualquer tipo de espécie, nos mais diversos cenários de fragmentação. Além de reforçar os resultados dos modelos espécie específicos descritos. A emergência de padrões semelhantes entre as duas abordagens é um sinal de que é possível validar as simplificações aqui aplicadas.

## FIGURAS

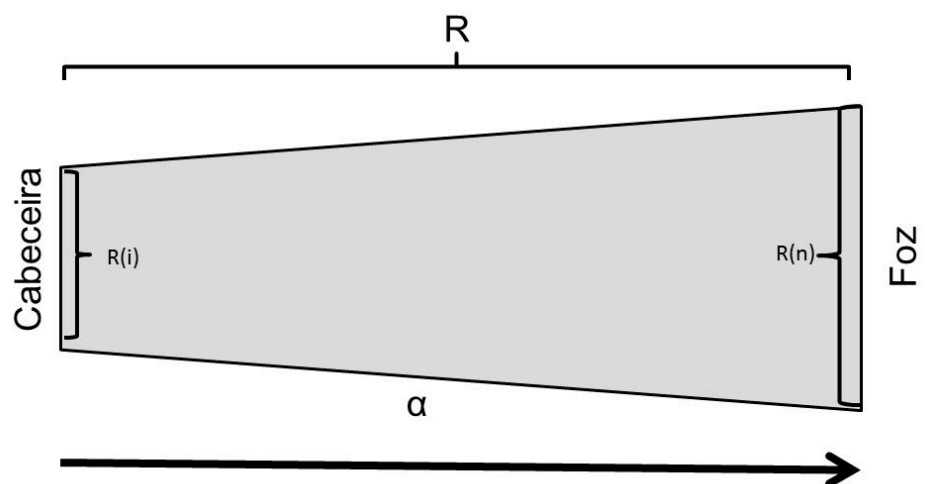


Figura 1. Esquema geral de construção de um rio hipotético segundo os parâmetros do modelo

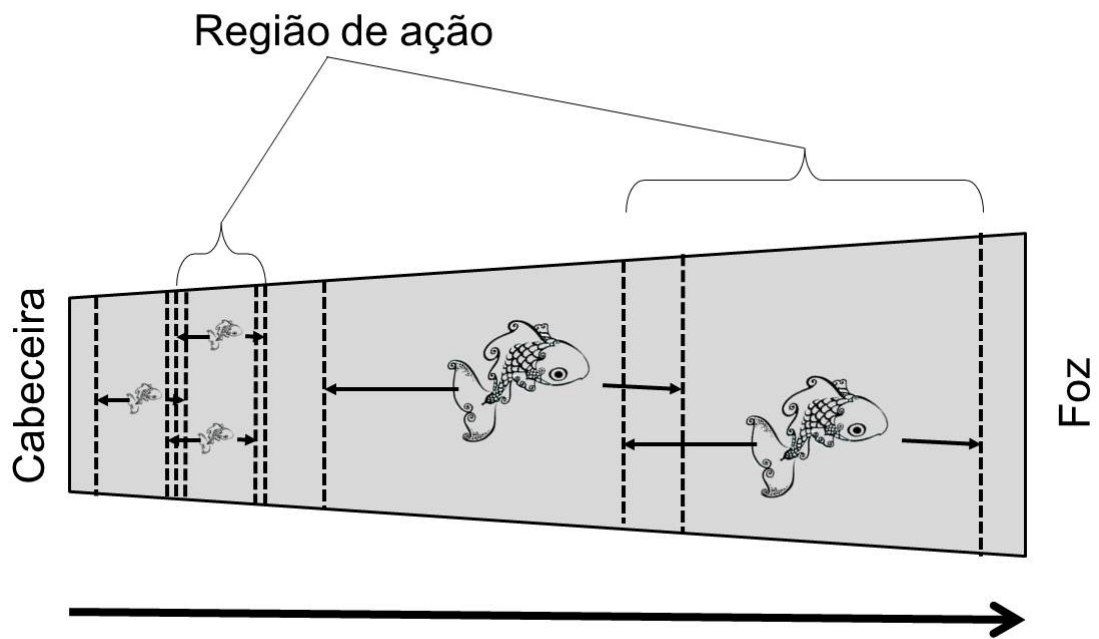


Figura 2. Esquema mostrando a região de ação de duas espécies hipotéticas, com massas corpóreas distintas.

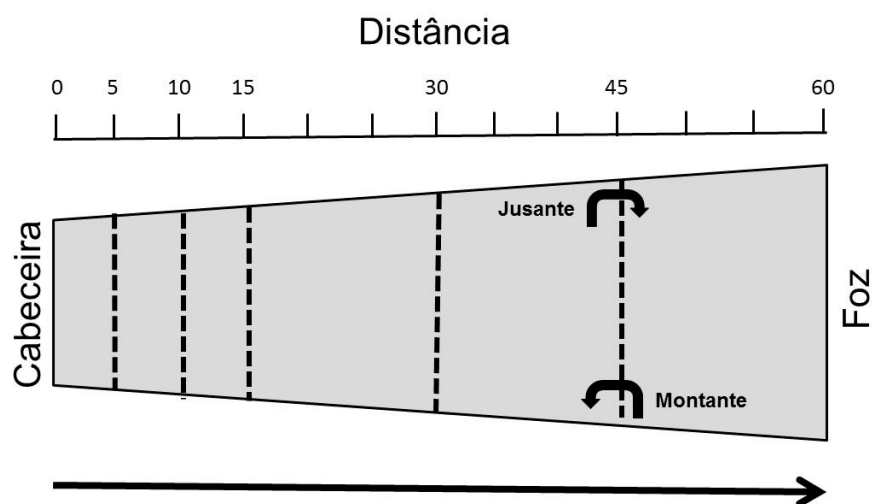


Figura 3. Esquema mostrando os padrões de fragmentação do rio hipotético modelado nesse estudo. As setas (Jusante e Montante) apontam os sentidos de permeabilidade testados para todas as barreiras

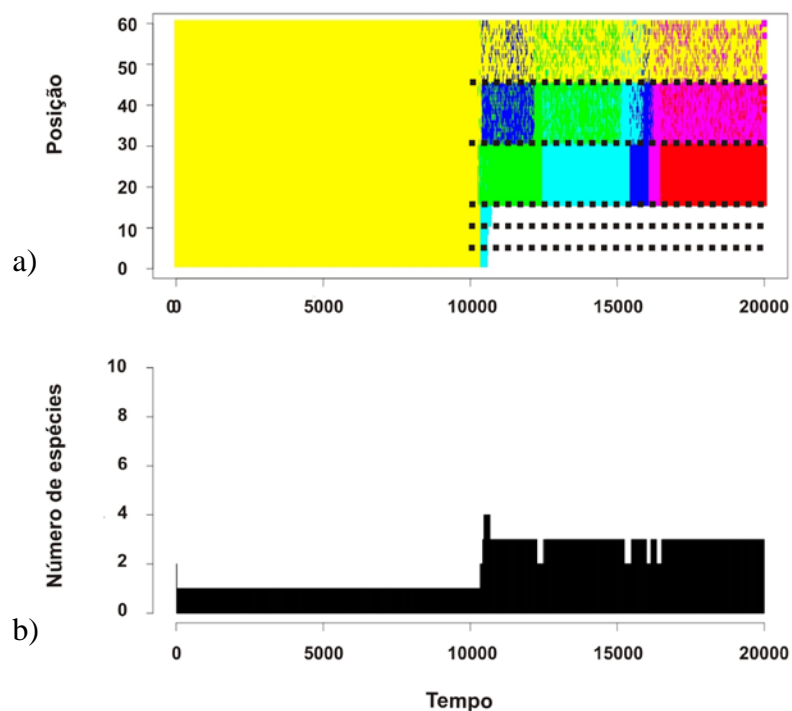


Figura 4. Esquema genérico mostrando os gráficos criados a partir dos dados brutos do modelo. Em a), o eixo y apresenta cada um dos pontos ao longo do rio hipotético, enquanto no eixo x são representados os números de gerações da população de peixes modelada. As distintas cores representam a distribuição de cada grupo de indivíduos com estrutura genética semelhante entre si, e distinta das demais cores, em cada ponto do rio modelado. As linhas pontilhadas representam a presença de barreiras a partir do momento (em gerações) nas quais foram impostas. O gráfico em b) sintetiza o número total de grupos geneticamente estruturados, distribuídos no rio hipotético, ao longo do tempo (gerações).

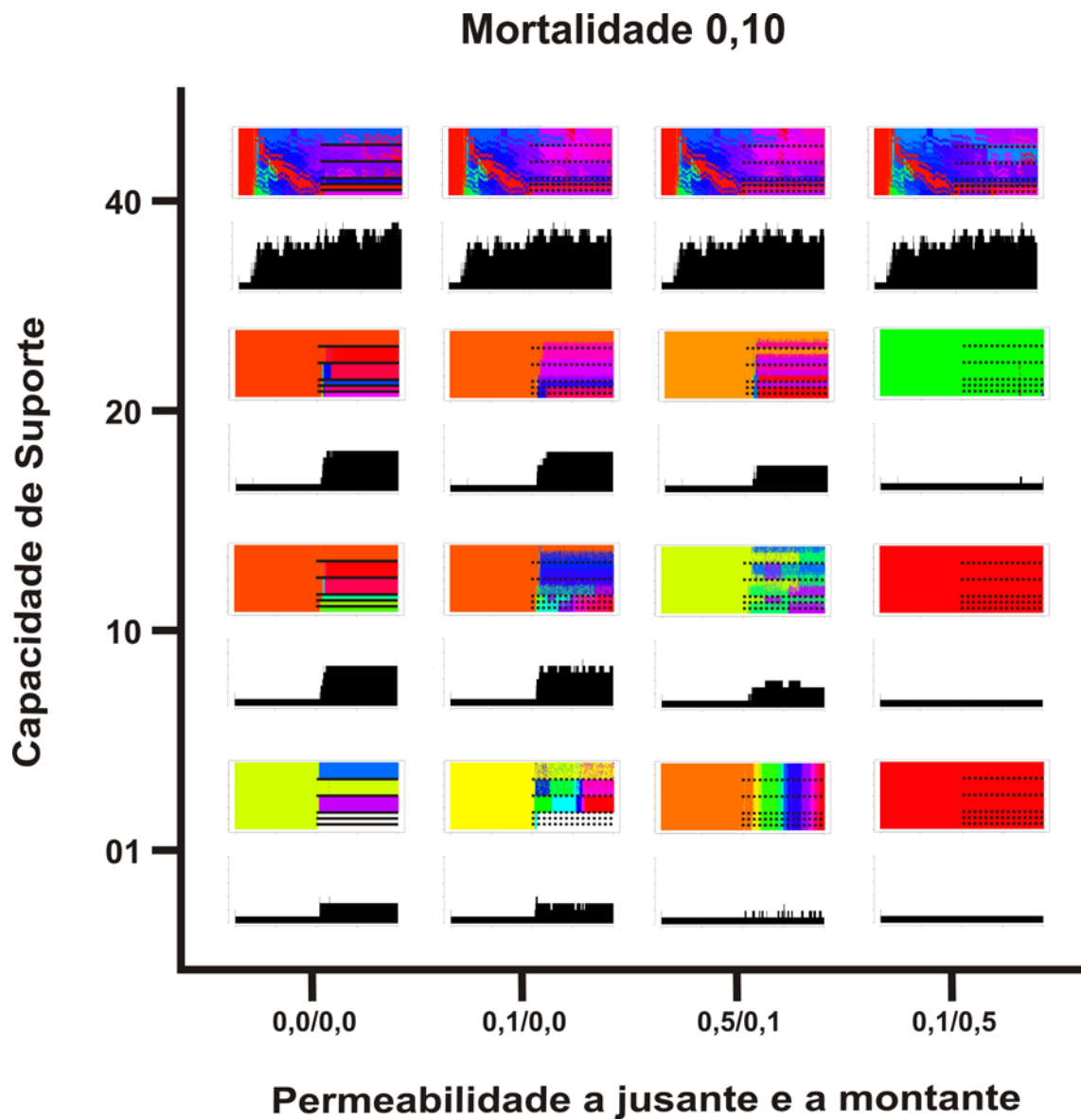


Figura 5. Quadro comparativo entre os diversos cenários de fragmentação (permeabilidade) e as 4 espécies testadas para a taxa de mortalidade de 0,1. O Eixo y apresenta cada espécie em ordem crescente de seus valores de K, enquanto o eixo x apresenta os perfis de permeabilidade testados (jusante/montante).

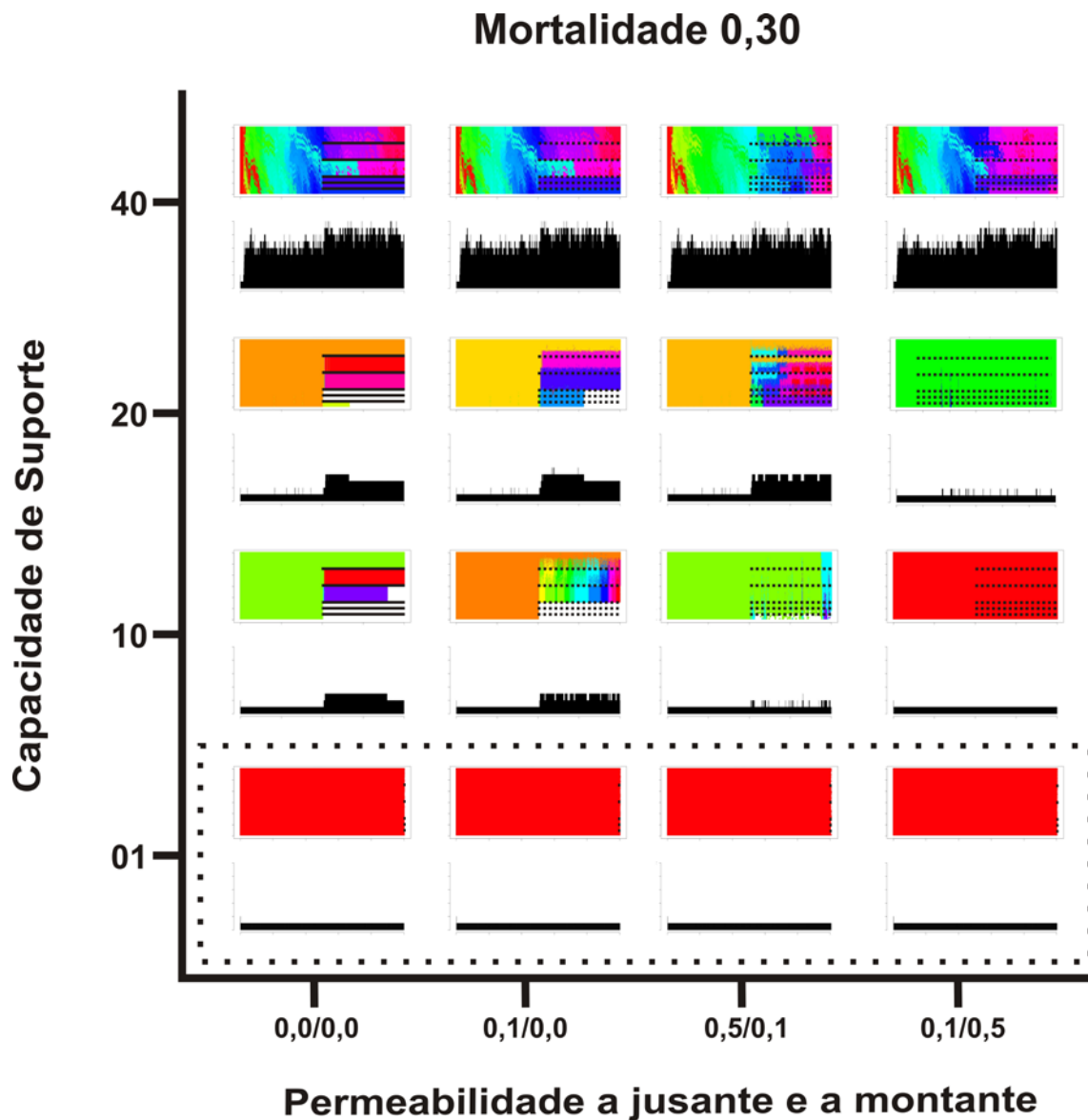


Figura 6. Quadro comparativo entre os diversos cenários de fragmentação (permeabilidade) e as 4 espécies testadas para a taxa de mortalidade de 0,3. O Eixo y apresenta cada espécie em ordem crescente de seus valores de K, enquanto o eixo x apresenta os perfis de permeabilidade testados (jusante/montante). Os resultados para a espécie com K=1 estão circundados pela linha pontilhada por que após a imposição das barreiras a mortalidade foi total.

## K=1 r= 40 - Mortalidade 0,1

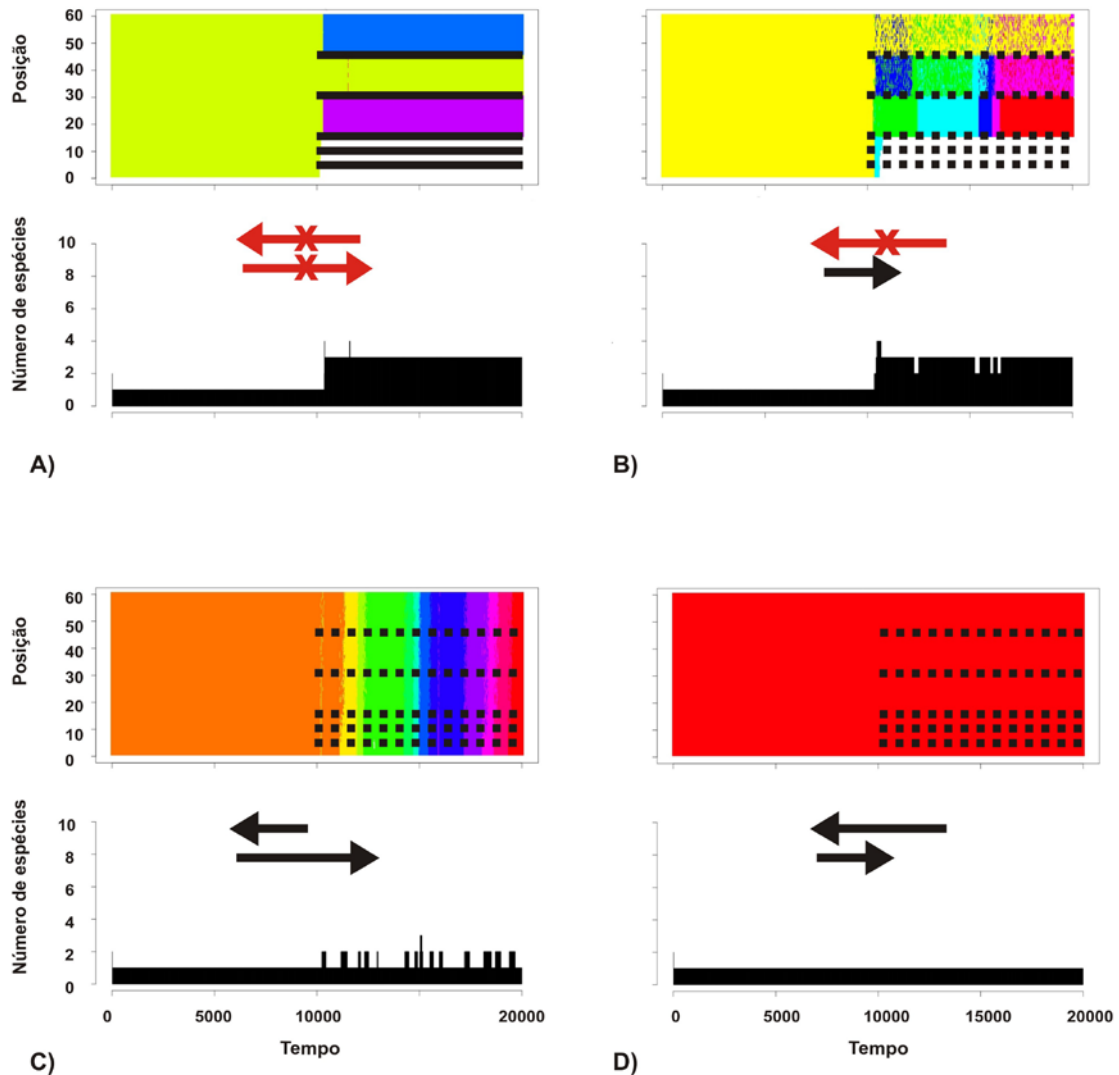


Figura 7. Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 01 e raio 40 com mortalidade 0,1. A) Permeabilidade 0 – nenhuma permeabilidade entre os indivíduos, tanto a jusante quanto a montante da barreira. B) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0 a montante da barreira, C) Permeabilidade de 0,5 a jusante e 0,1 a montante da barreira, D) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0,5 a montante da barreira. As setas em vermelho representam ausência de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas em preto representam presença de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas menores representam permeabilidade de 0,1, enquanto as setas maiores representam a permeabilidade de 0,5.



## K=1 r= 40 - Mortalidade 0,3

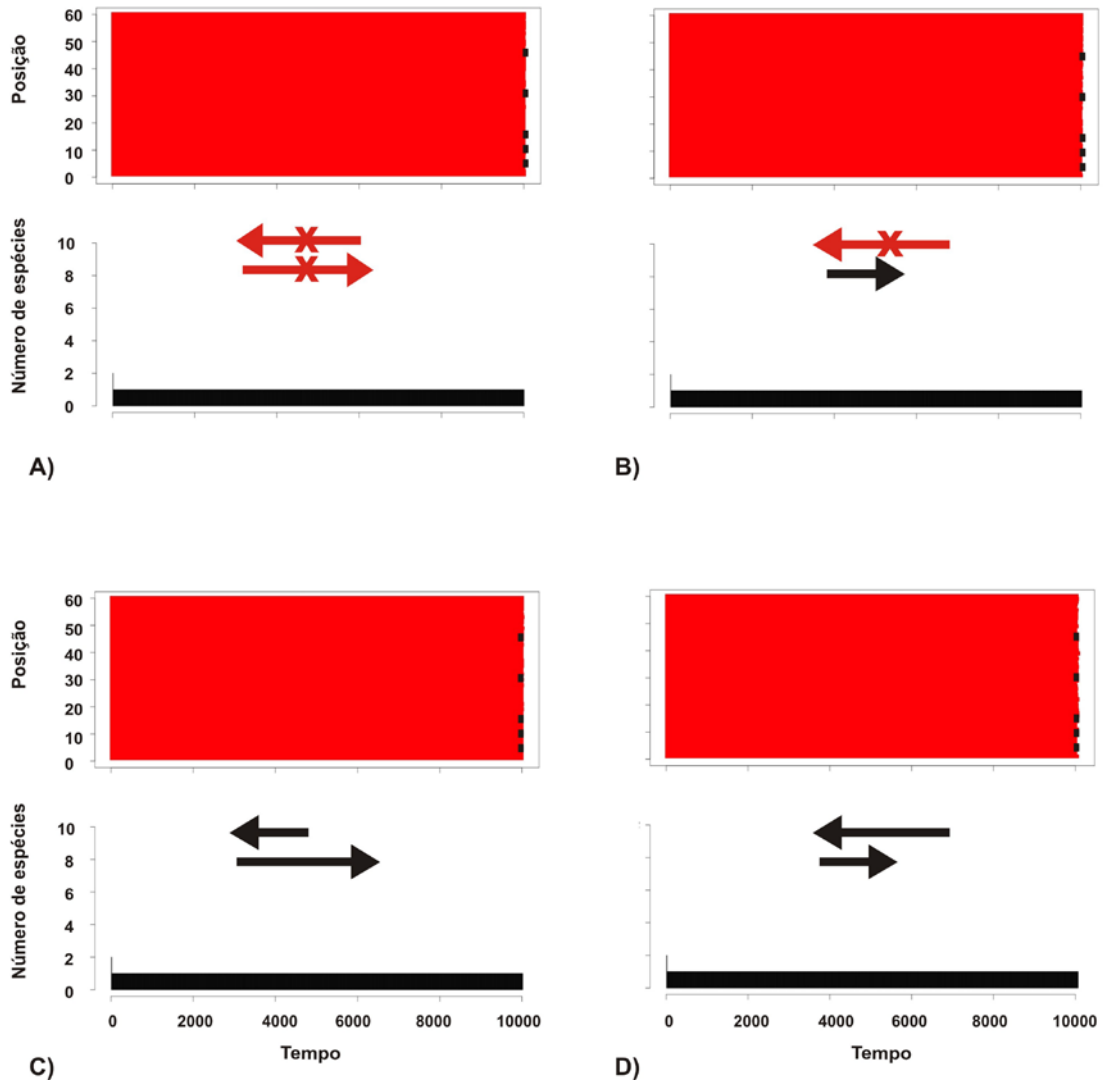


Figura 8. Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 1 e raio 40 com mortalidade 0,3. A) Permeabilidade 0 – nenhuma permeabilidade entre os indivíduos, tanto a jusante quanto a montante da barreira. B) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0 a montante da barreira, C) Permeabilidade de 0,5 a jusante e 0,1 a montante da barreira, D) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0,5 a montante da barreira. As setas em vermelho representam ausência de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas em preto representam presença de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas menores representam permeabilidade de 0,1, enquanto as setas maiores representam a permeabilidade de 0,5.

## K=10 r= 10 - Mortalidade 0,3

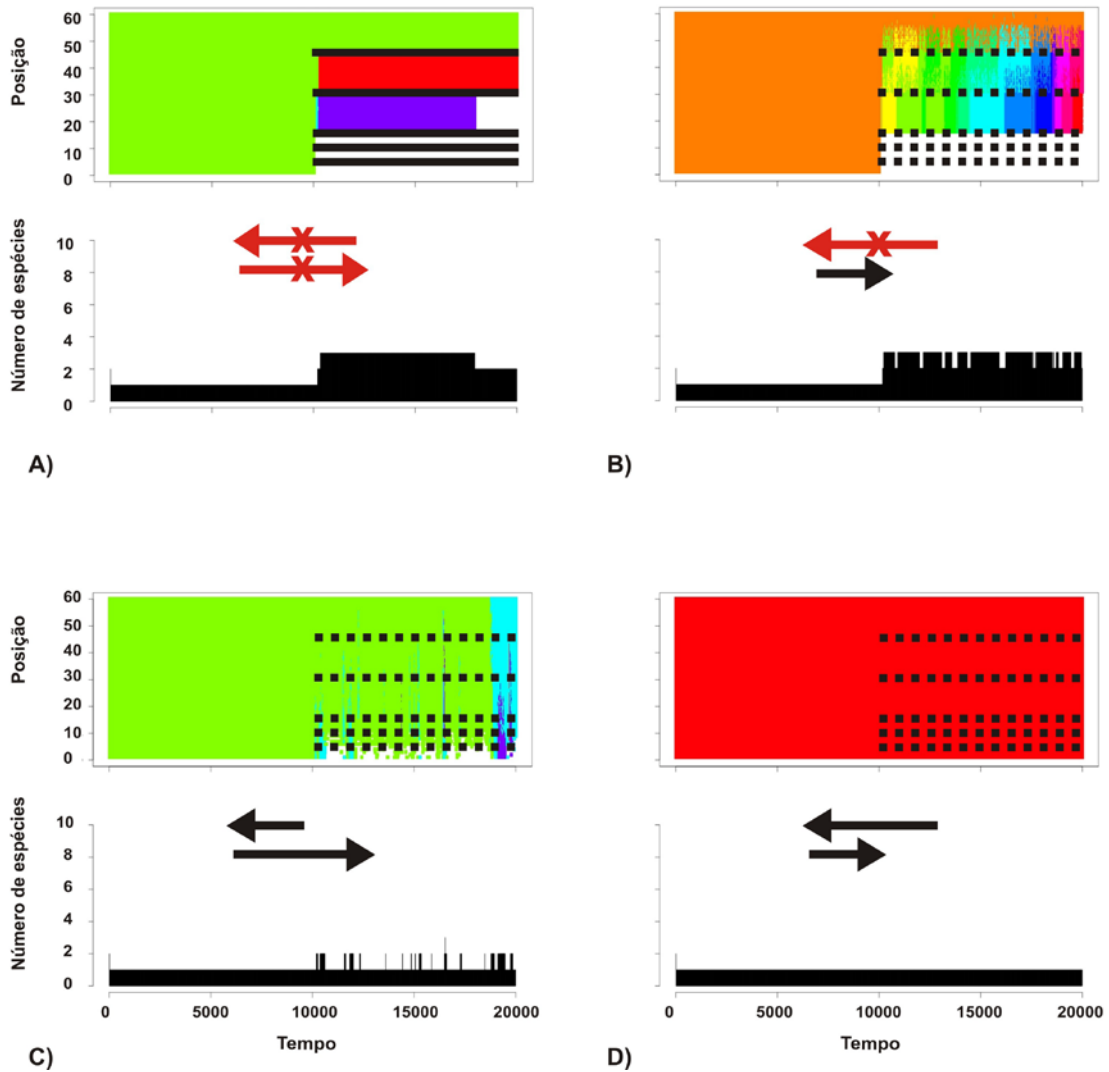


Figura 10. Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 10 e raio 10 com mortalidade 0,3. A) Permeabilidade 0 – nenhuma permeabilidade entre os indivíduos, tanto a jusante quanto a montante da barreira. B) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0 a montante da barreira, C) Permeabilidade de 0,5 a jusante e 0,1 a montante da barreira, D) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0,5 a montante da barreira. As setas em vermelho representam ausência de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas em preto representam presença de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas menores representam permeabilidade de 0,1, enquanto as setas maiores representam a permeabilidade de 0,5.

## K=20 r= 5 - Mortalidade 0,1

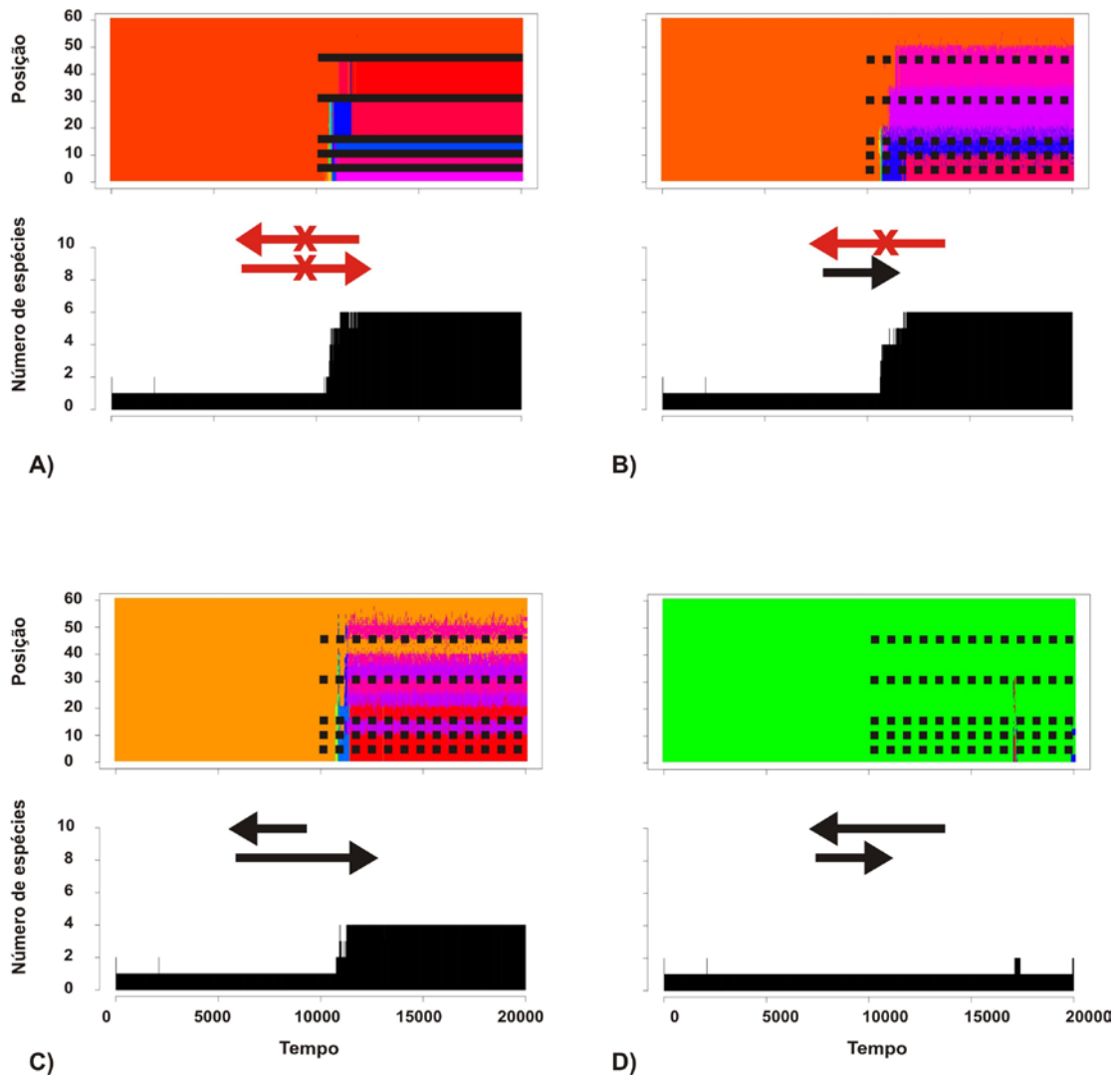


Figura 11. Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 20 e raio 05 com mortalidade 0,1. A) Permeabilidade 0 – nenhuma permeabilidade entre os indivíduos, tanto a jusante quanto a montante da barreira. B) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0 a montante da barreira, C) Permeabilidade de 0,5 a jusante e 0,1 a montante da barreira, D) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0,5 a montante da barreira. As setas em vermelho representam ausência de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas em preto representam presença de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas menores representam permeabilidade de 0,1, enquanto as setas maiores representam a permeabilidade de 0,5.

## K=20 r= 5 - Mortalidade 0,3

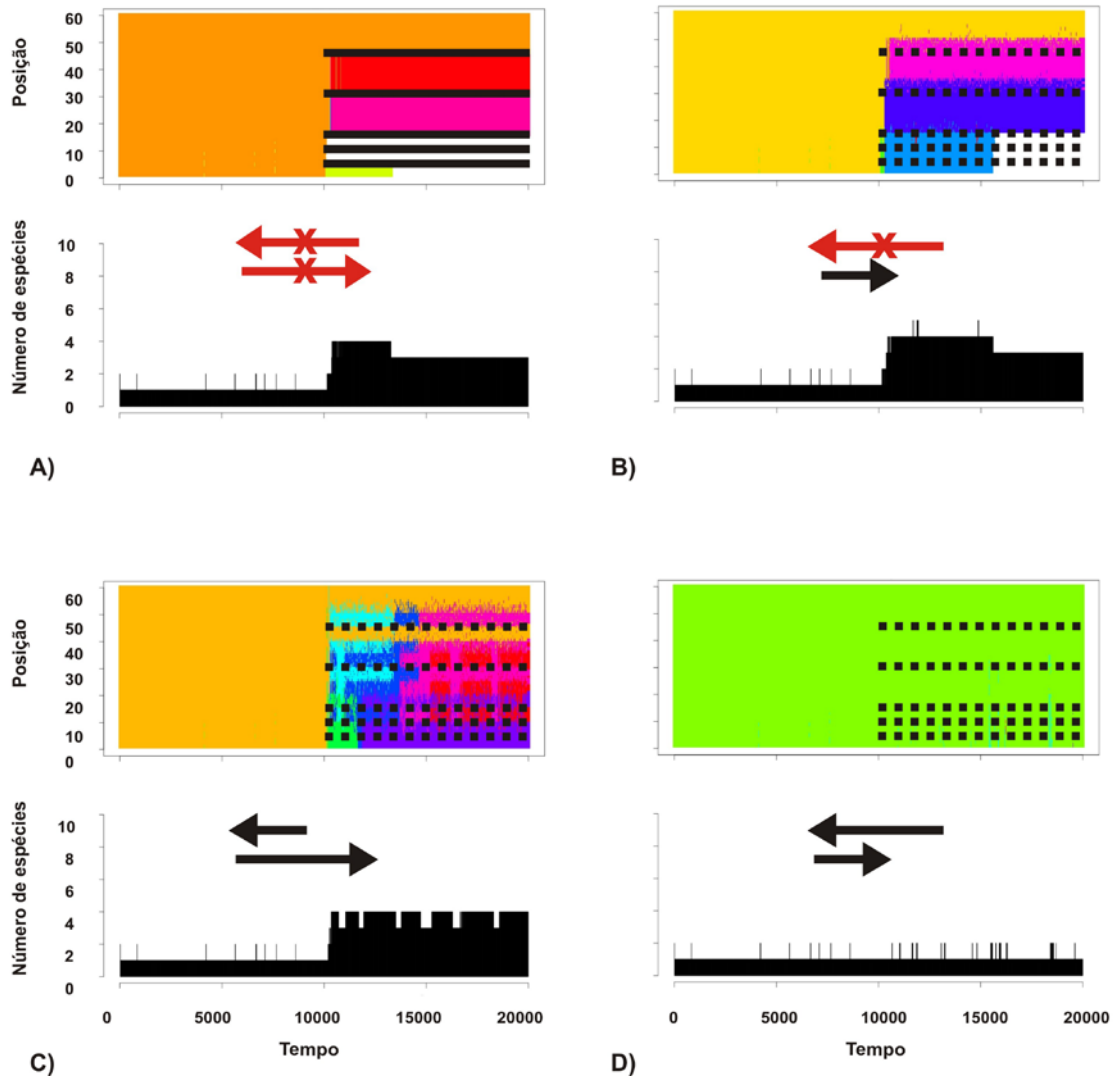


Figura 12. Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 20 e raio 05 com mortalidade 0,3. A) Permeabilidade 0 – nenhuma permeabilidade entre os indivíduos, tanto a jusante quanto a montante da barreira. B) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0 a montante da barreira, C) Permeabilidade de 0,5 a jusante e 0,1 a montante da barreira, D) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0,5 a montante da barreira. As setas em vermelho representam ausência de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas em preto representam presença de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas menores representam permeabilidade de 0,1, enquanto as setas maiores representam a permeabilidade de 0,5.

## K=10 r= 10 - Mortalidade 0,1

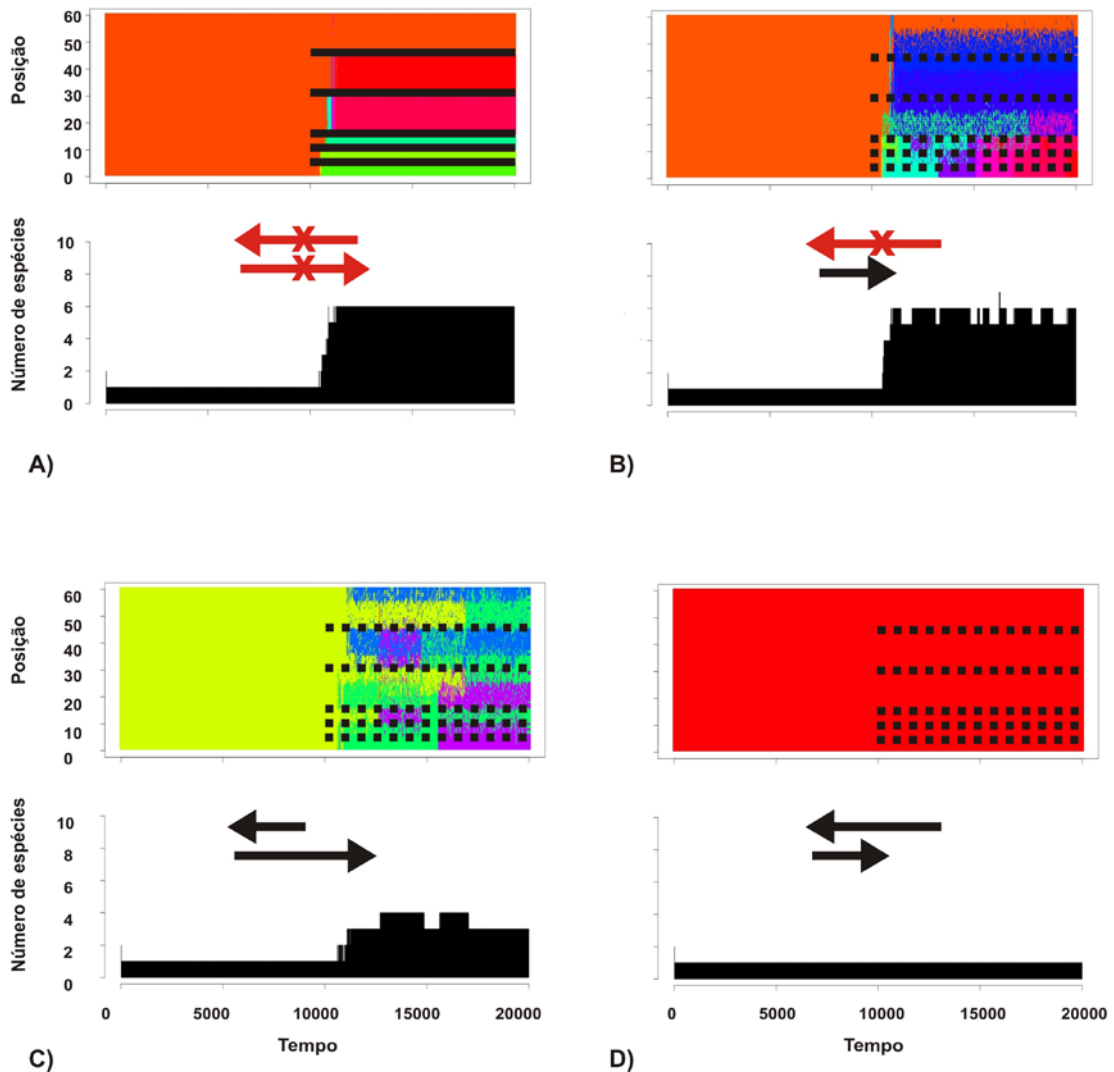


Figura 9. Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 10 e raio 10 com mortalidade 0,1. A) Permeabilidade 0 – nenhuma permeabilidade entre os indivíduos, tanto a jusante quanto a montante da barreira. B) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0 a montante da barreira, C) Permeabilidade de 0,5 a jusante e 0,1 a montante da barreira, D) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0,5 a montante da barreira. As setas em vermelho representam ausência de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas em preto representam presença de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas menores representam permeabilidade de 0,1, enquanto as setas maiores representam a permeabilidade de 0,5.

## K=40 r= 1 - Mortalidade 0,1

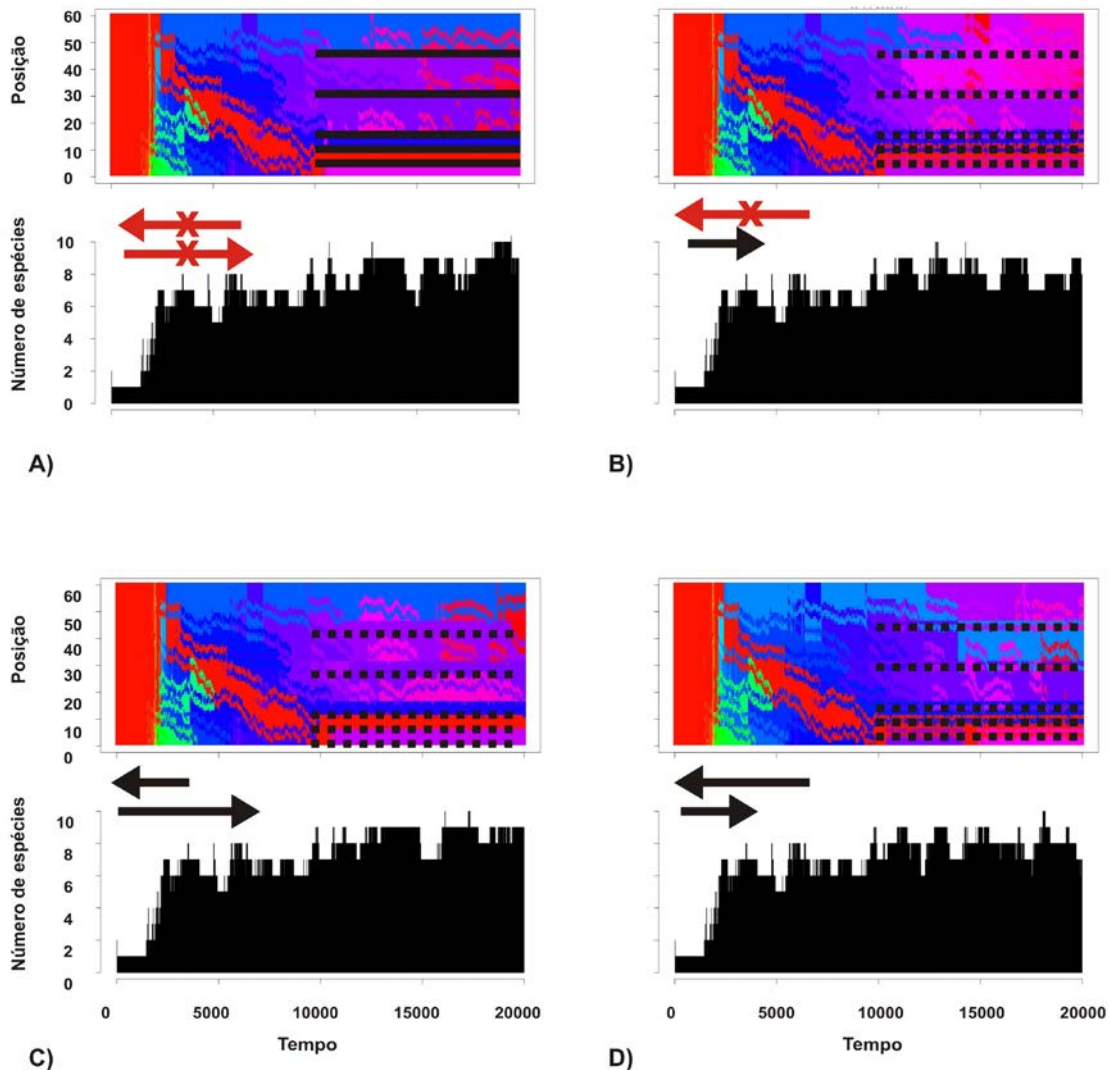
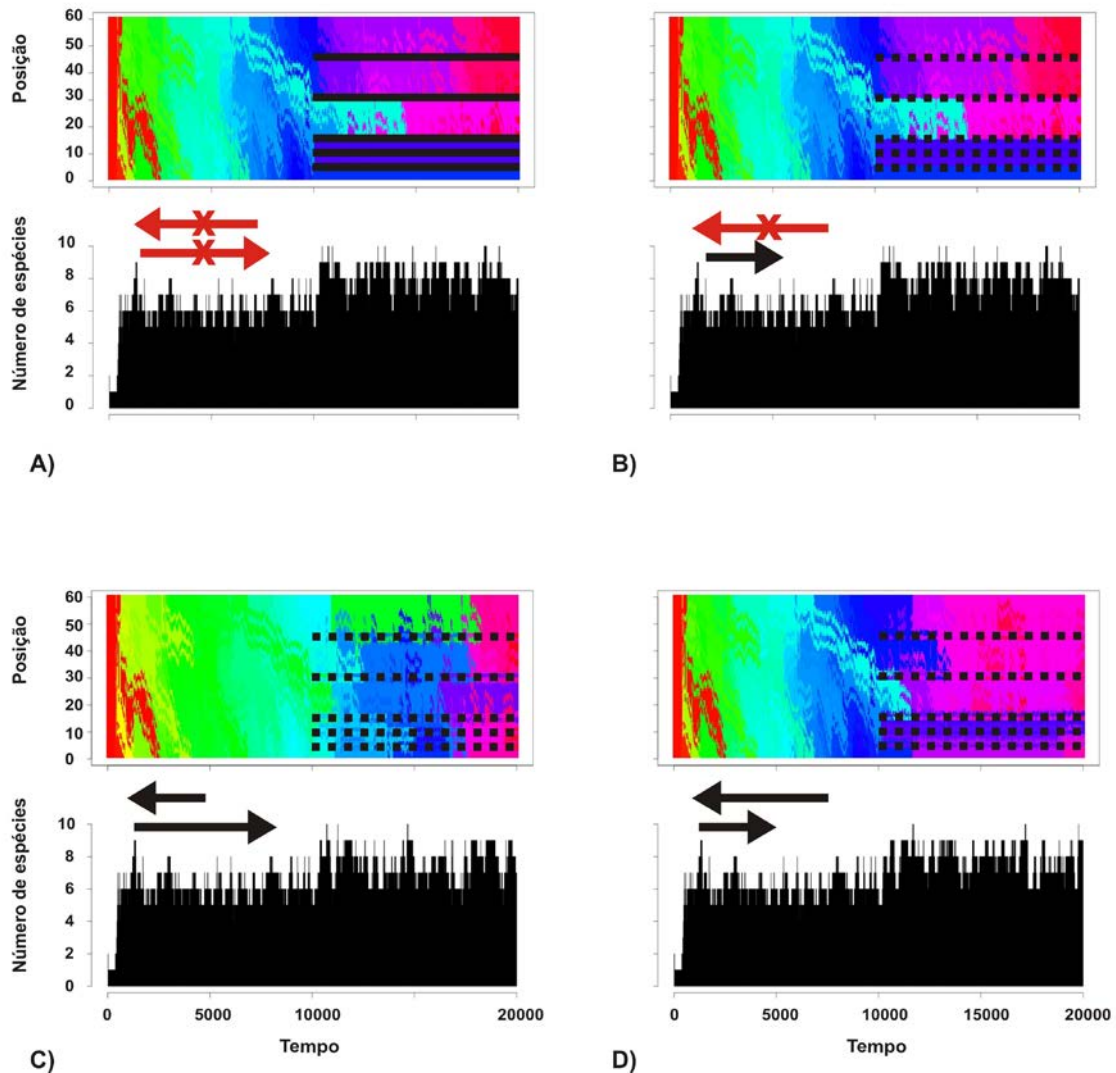


Figura 13. Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 40 e raio 01 com mortalidade 0,1. A) Permeabilidade 0 – nenhuma permeabilidade entre os indivíduos, tanto a jusante quanto a montante da barreira. B) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0 a montante da barreira, C) Permeabilidade de 0,5 a jusante e 0,1 a montante da barreira, D) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0,5 a montante da barreira. As setas em vermelho representam ausência de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas em preto representam presença de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas menores representam permeabilidade de 0,1, enquanto as setas maiores representam a permeabilidade de 0,5.

## K=40 r= 1 - Mortalidade 0,3



Figura

14. Resultados da modelagem para Capacidade de suporte 40 e raio 01 com mortalidade 0,3. A) Permeabilidade 0 – nenhuma permeabilidade entre os indivíduos, tanto a jusante quanto a montante da barreira. B) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0 a montante da barreira, C) Permeabilidade de 0,5 a jusante e 0,1 a montante da barreira, D) Permeabilidade de 0,1 a jusante e 0,5 a montante da barreira. As setas em vermelho representam ausência de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas em preto representam presença de permeabilidade no sentido em que apontam. As setas menores representam permeabilidade de 0,1, enquanto as setas maiores representam a permeabilidade de 0,5.

## TABELAS

Tabela I. Descreve os parâmetros utilizados para construção do modelo.

Sigla	Parâmetro
R	Quantidade de Recurso disponível. (Regula a capacidade de suporte em cada ponto).
$\alpha$	Taxa com a qual a quantidade de recurso (R) aumenta ao longo do rio hipotético. (Regula o aumento da quantidade de recurso desde a cabeceira até a foz do rio hipotético).
K	Capacidade de suporte. (Regula o tamanho populacional em cada ponto).
$M_i$	Massa corpórea individual.
r	Raio de ação da espécie (Regula a conexão entre os indivíduos de uma espécie hipotética).
G	Tamanho do Genoma.
nG	Distância genética máxima. (Distância que deve ser respeitada para que ocorra reprodução entre dois indivíduos).
I	Densidade populacional inicial. (regula densidade populacional inicial em cada ponto).
d	Taxa de mortalidade.
T	Tempo (número de gerações).



## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- de Aguiar MAM, Baranger M, Baptestini EM, Kaufman L, Bar-Yam Y. 2009. Global patterns of speciation and diversity. *Nature*. 460, 384-387.
- Albrecht M, Pellegrini-Caramaschi E. 2003. Feeding ecology of *Leporinus taeniofasciatus* (Characiformes: Anostomidae) before and after installation of a hydroelectric plant in the upper rio Tocantins, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 1, 53-60.
- Alò D, Turner TF. 2002. Effects of Habitat Fragmentation on Effective Population Size in the Endangered Rio Grande Silvery Minnow. *Conservation Biology*, 4, 1138–1148.
- ANEEL – Agência Nacional de Energia Elétrica. 2008. *Atlas de energia elétrica do Brasil*, 3ª edição, Brasília-DF, ANEEL, 236p, Disponível em <http://www.aneel.gov.br/>
- Barroca TM, Santos GB, Duarte NVR, Kalapothakis E. 2012. Evaluation of genetic diversity and population structure in a commercially importante freshwater fish *Prochilodus costatus* (Characiformes, Prochilodontidae) using complex hypervariable repeats. *Genetics and Molecular Research*, 11, 4456-4467.
- Baumgartner G, Nakatani K, Gomes LC, et al. 2004. Identification of spawning sites and natural nurseries of fishes in the upper Paraná River, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 71, 115–125.
- Bessert ML, Ortí G. 2008. Genetic effects of habitat fragmentation on blue sucker populations in the upper Missouri River (*Cycleptus elongatus* Lesueur, 1918). *Conserv Genet*, 9, 821–832.
- Blanchet S, Rey O, Etienne R, Lek S, Loot G. 2010. Species-specific responses to landscape fragmentation: implications for management strategies. *Evolutionary Applications*, 3, 291–304.
- Brown WM, George Jr. M, Wilson AC (1979) Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 76, 1967-1971.
- Carlsson J, Olsen HK, Nilsson J, Overli O and Stabell OB. 1999. Microsatellites reveal fine-scale genetic structure in stream-living brown trout. *J. Fish Biol.* 55, 1290-1303.
- Carvalho-Costa, LF, Hatanaka, T, Galetti, PM. 2008. Evidence of lack of population

- substructuring in the Brazilian freshwater fish *Prochilodus costatus*. *Genetics and Molecular Biol*, **31**, 377-380.
- Castro RMC, Vari R (2004) Detritivores of the South American Fish Family Prochilodontidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): A Phylogenetic and Revisionary Study. *Smithsonian contributions to zoology*; 622. 200p, Washington, D.C.
- Clarke AD, Telmer KH, Shrimpton JM. 2007. Habitat use and movement patterns for a fluvial species, the Arctic grayling, in a watershed impacted by a large reservoir: evidence from otolith microchemistry. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 1156–1165.
- DeHaan PW, Brenkman SJ, Adams B, Crain P. 2011. Genetic Population Structure of Olympic Peninsula Bull Trout Populations and Implications for Elwha Dam Removal. *Northwest Science*, **85**, 463-475.
- Dehais C, Edudeline, R, Berrebi P, Agillelier C. 2010. Microgeographic genetic isolation in chub (Cyprinidae: *Squalius cephalus*) population of the Durance River: estimating fragmentation by dams. *Ecology of Freshwater Fish*, **19**, 267–278.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**, 2611 – 2620.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, **1**, 47-50.
- Fagan WF, Aumann C, Kennedy CM, Unmack PJ. 2005. Rarity, fragmentation, and the scale dependence of extinction risk in desert fishes. *Ecology*, **86**, 34–41.
- Fagan WF, Unmack PJ, Burgess C, Minckley WL. 2002. Rarity, fragmentation, and extinction risk in desert fishes. *Ecology*, **83**, 3250–3256.
- Faulks LK, Gilligan DM, Beheregaray LB. 2011. The role of anthropogenic vs. natural in-stream structures in determining connectivity and genetic diversity in an endangered freshwater fish, Macquarie perch (*Macquaria australasica*). *Evolutionary Applications*, **4**, 589–601.
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA. 2004. *A Primer of Conservation Genetics*. Cambridge University Press. 220 p.

- Fu YX (1997) Statistical Tests of Neutrality of Mutations Against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection. *Genetics*, **147**, 915-925.
- Godinho AL, Kynard B (2006) Migration and Spawning of Radio-Tagged Zulega *Prochilodus argenteus* in a Dammed Brazilian River. *Transactions of the American Fisheries Society*, **135**, 811–824.
- Hänfling B, Weetman D (2006) Concordant genetic estimators of migration reveal anthropogenically enhanced source-sink population structure in the river river sculpin *Cottus gobio*. *Genetics*, **173**,1487–1501.
- Haponski AE, Marth TA, Stepien CA. 2007. Genetic Divergence across a Low-head Dam: A Preliminary Analysis using Logperch and Greenside Darters. *J. Great Lakes Res*, **33**, 117–126.
- Hatanaka T, Henrique-Silva F, Galleti Jr. M. 2006. Population substructuring in a migratory freshwater fish *Prochilodus argenteus* (Characiformes, Prochilodontidae) from the São Francisco River. *Genetica*. 126,153–159.
- Hedrick PW, Miller PS. 1992. Conservation genetics: Techniques and fundamentals. *Ecological Applications*, **2**, 30–46.
- Heggenes J, Røed KH. 2006. Do dams increase genetic diversity in brown trout (*Salmo trutta*)? Microgeographic differentiation in a fragmented river. *Ecology of Freshwater Fish*, **15**, 366–375.
- Hindar, K, Jonsson B, Ryman N, and Stahl G. 1991. Genetic relationships among landlocked, resident, and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. *Heredity*, **66**, 83-91.
- Jager HI, Lepla K, Chandler J, Bates P, Van Winkle W. 2000. Population viability analysis of white sturgeon and other riverine fishes. *Environmental Science & Policy*, **3**, 483-489.
- Jager HI. 2001. Individual variation in life history characteristics can influence extinction risk. *Ecological Modelling*, **144**, 61–76
- Jager HI, Chandler JA, Lepla KB, Van Winkle W. 2001. A theoretical study of river fragmentation by dams and its effects on white sturgeon populations. *Environmental Biology of Fishes*, **60**, 347–361.
- Jager HI, Van Winkle W, Chandler JA, Lepla KB, Bates P, Coughlan TD. 2001. A Simulation Study of Factors Controlling White Sturgeon recruitment in the Snake River. *American Fisheries Society Symposium*.

- Jager HI. 2006. Chutes and ladders and other games we play with rivers. I. Simulated effects of upstream passage on white sturgeon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**: 165–175.
- Jager HI, Bevelhimer MS, Lepla KB, Chandler JA, Van Winkle W. 2007. Evaluation of Reconnection Options for White Sturgeon in the Snake River Using a Population Viability Model. *American Fisheries Society Symposium*, **56**, 319–335, 2007.
- Jager HI, Lepla KB, Van Winkle W, James BW, McAdam SO. 2010. The Elusive Minimum Viable Population Size for White Sturgeon. *Transactions of the American Fisheries Society*, **139**, 1551–1565.
- Junker J, Peter A, Wagner CE, Mwaiko S, Germann B, Seehausen O, Keller I. 2012. River fragmentation increases localized population genetic structure and enhances asymmetry of dispersal in bullhead (*Cottus gobio*). *Conserv Genet*, **13**, 545–556.
- Kano Y, Nishida S, Nakajima J. 2012. Waterfalls drive parallel evolution in a freshwater goby. *Ecology and Evolution*, **2**, 1805–1817.
- Knaepkens G, Bruyndoncx L, Coeck J, Eens M (2004b) Spawning habitat enhancement in the European bullhead (*Cottus gobio*), an endangered freshwater fish in degraded lowland rivers. *Biodivers Conserv*, **13**, 2443–2452.
- Laroche and Durand. 2004. Genetic structure of fragmented populations of a threatened endemic percid of the Rhone river: *Zingel asper*. *Heredity*, **92**, 329–334.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, **15**, 237–240.
- Lopes CM, Almeida FS, Orsi, ML, Britto, SGC, Sirol RN, Sodré LMK. 2007. Fish passage ladders from Canoas Complex-Paranapanema River: evaluation of genetic structure maintenance of *Salminus brasiliensis* (Teleostei: Characiformes). *Neotropical Ichthyology*, **5**, 131-138.
- Loureiro-Crippa VE, Hahn NS. 2006. Use of food resources by the fish fauna of a small reservoir (rio Jordão, Brazil) before and shortly after its filling. *Neotropical Ichthyology*, **4**, 357-362.
- Matsubara H, Sakai H, Iwata A. 2001. A river metapopulation structure of a Japanese

- freshwater goby, *Odontobutis obscura*, deduced from allozyme genetic indices. *Environmental Biology of Fishes*, **61**, 285–294.
- Mcphee MV, Osborne MJ, Turner TF (2008) Genetic Diversity, Population Structure, and Demographic History of the Rio Grande Sucker, *Catostomus (Pantosteus) plebeius*, in New Mexico. *Copeia*, **1**, 191–199.
- Meldgaard T, Nielsen EE, Loeschcke V. 2003. Fragmentation by weirs in a riverine system: a study of genetic variation in time and space among populations of European grayling (*Thymallus thymallus*) in a Danish river system. *Conservation Genetics*, **4**, 735–747.
- Mérona B, Santos GM, Almeida RG. 2001. Short term effects of Tucuruí Dam (Amazonia, Brazil) on the trophic organization of fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, **60**, 375–392.
- Mérona B, Vigouroux R, Horeau V. 2003. Changes in food resources and their utilization by fish assemblages in a large tropical reservoir in South America (Petit-Saut Dam, French Guiana). *Acta Oecologica*, **24**, 147–156.
- Mol JH, de Mérona B, Ouboter PE, Sahdew S. 2007. The fish fauna of Brokopondo Reservoir, Suriname, during 40 years of impoundment. *Neotropical Ichthyology*, **5**, 351–368.
- Morita K, Yokota A. 2002. Population viability of stream-resident salmonids after habitat fragmentation: a case study with white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) by an individual based model. *Ecological Modelling*, **155**, 85–94.
- Muneer PMA, Gopalakrishnan A, Musammilu KK, Basheer, Mohindra V, Lal KK, Padmakumar KG, Ponniah AG. 2012. Comparative Assessment of Genetic Variability in the Populations of Endemic and Endangered Yellow Catfish, *Horabagrus brachysoma* (Teleostei: Horabagridae), Based on Allozyme, RAPD, and Microsatellite Markers. *Biochem Genet.*, **50**, 192–212.
- Nazia AK, Suzana M, Azhar H, Nguyen Thuy TT, Siti Azizah MN (2010) No genetic differentiation between geographically isolated populations of *Clarias macrocephalus* Günther in Malaysia revealed by sequences of mtDNA Cytochrome b and D-loop gene regions. *Journal of Applied. Ichthyology*, **26**. 568–570.
- Nei M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York, NY, USA.

- Neraas LP, Spruell P. 2001. Fragmentation of riverine systems: the genetic effects of dams on bull trout (*Salvelinus confluentus*) in the Clark Fork River system. *Molecular Ecology*, **10**, 1153–1164.
- Northcote TG 1995. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (*Salmonidae*, *Thymallus*) Reviews in Fish Biology and Fisheries, **5**, 141–194.
- Nguyen TTT. 2008. Population structure in the highly fragmented range of *Tor douronensis* (Cyprinidae) in Sarawak, Malaysia revealed by microsatellite DNA markers. *Freshwater Biology*, **53**, 924–934.
- Paiva SR, Dergam JA, Machado F. Determining management units in southeastern Brazil: the case of *Astyanax bifasciatus* (Linnaeus, 1758) (Teleostei: Ostariophysi: Characidae). *Hydrobiologia*, **560**, 393–404.
- Paiva ALB, Kalapothakis, E. 2008. Isolation and characterization of microsatellite loci in *Pimelodus maculatus* (Siluriformes: Pimelodidae). *Molecular Ecology Resources*, **8**, 1078–1080.
- Pamponet VCC, Carneiro PLS, Affonso PRAM, Miranda VS, Silva Junior JC, Oliveira GC, Gaiotto FA. 2008. A multi-approach analysis of the genetic diversity in populations of *Astyanax* aff. *bifasciatus* Linnaeus, 1758 (Teleostei: Characidae) from Northeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **6**, 621-630.
- Peakall R, Smouse PE. 2006. GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, **6**, 288-295.
- Peakall R, Smouse PE. 2012. GenAIEx 6.5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research - an update. *Bioinformatics*, **28**, 2537-2539.
- Pearse DE, Hayes SA, Bond MH, Hanson CV, Anderson EC, Macfarlane RB, Garza JC. 2009. Over the Falls? Rapid Evolution of Ecotypic Differentiation in Steelhead/Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Heredity*, **100**, 515–525.
- Petrere Jr M. 1996. Fisheries in large tropical reservoirs in South America. Lake Reservoirs: *Res. Manag*, **2**, 111-133.
- Reid SM, Wilson CC, Mandrak NE, Carl LM. 2008a. Population structure and genetic diversity of black redhorse (*Moxostoma duquesnei*) in a highly fragmented

- watershed. *Conserv Genet.*, **9**, 531–546.
- Reid SM, Wilson CC, Carl LM, Zorn TG. 2008b. Species traits influence the genetic consequences of river fragmentation on two co-occurring redhorse (*Moxostoma*) species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **65**, 1892–1904.
- RStudio (2012). RStudio: Integrated development environment for R (Version 0.96.122) [Computer software]. Boston, MA. Retrieved May 20, 2012. Available from <http://www.rstudio.org/>.
- Sanches A, Galetti Jr. PM, Galzerani F, Derazo J, Cutilak-Bianchi B, Hatanaka T. 2012. Genetic population structure of two migratory freshwater fish species (*Brycon orthotaenia* and *Prochilodus argenteus*) from the São Francisco River in Brazil and its significance for conservation. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, **40**, 177-186.
- Schaeffer, AS. 1998. Conflict and resolution: impact of new taxa on phylogenetic studies of the neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae). in Malabarba, L.R.; R.E.Reis; R.P. Vari; Z. M. S. Lucena; C. A. S. Lucena (Eds) Phylogeny and classification of neotropical fishes. EDIPUCS, Porto Alegre, Brasil.
- Sivasundar A, Bermingham E, Ortí G (2001) Population structure and biogeography of migratory freshwater fishes (*Prochilodus*: Characiformes) in major South American rivers. *Molecular Ecology*, **10**, 407–417.
- Skaala O, Nævdal, G. 1989. Genetic differentiation between freshwater residente and anadromous brown trout, *Salmo trutta*, within watercourses. *J. of Fish Biol.*, **34**, 597-607.
- Slatkin M. 1993. Isolation by Distance in Equilibrium and Non-Equilibrium Populations. *Evolution*, **47**, 264–279.
- Slatkin M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics*, **139**, 457–462.
- Sullivan AB, Jager HI, Myers R. 2003. Modeling white sturgeon movement in a reservoir: the effect of water quality and sturgeon density. *Ecological Modelling*, **167**, 97–114.
- Tajima F. 1983. Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. *Genetics*, **105**, 437-460.
- Tajima F. 1989. Statistical Method for Testing the Neutral Mutation Hypothesis by DNA Polymorphism. *Genetics*, **123**, 585-595.

- Tajima, F. 1996. The amount of DNA polymorphism maintained in a finite population when the neutral mutation rate varies among sites. *Genetics* **143**, 1457-1465.
- Tucci CEM, Hespanhol I, Cordeiro-Netto OM (2001) *Gestão de Água no Brasil*. Brasilia: UNESCO, 156 p.
- van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* **4**: 535–538.
- Vonlanthen P, Excoffier L, Bittner D, Persat H, Neuenschwander S, Largiadere CR (2007) Genetic analysis of potential postglacial watershed crossings in Central Europe by the bullhead (*Cottus gobio* L.). *Molecular Ecology*, **16**, 4572–4584.
- Wofford JEB, Gresswell RE, Banks MA. 2005. Influence of barriers to movement on within-watershed genetic variation of coastal cutthroat trout. *Ecological Applications*, **15**, 628–637.
- Wozney KM, Haxton TJ, Kjartanson S, Wilson CC. 2011. Genetic assessment of lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*) population structure in the Ottawa River. *Environ Biol Fish.*, **90**,183–195.
- Wright S. 1943. Isolation by Distance. *Genetics*, **28**, 114–138.
- Yamamoto S, Morita K, Koizumi I, Maekawa K. 2004. Genetic differentiation of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) populations after habitat fragmentation: Spatial–temporal changes in gene frequencies. *Conservation Genetics*, **5**, 529–538.
- Yan L, Wang D, Fang Y, *et al.* 2008. Genetic diversity in the bronze gudgeon, *Coreius heterodon*, from the Yangtze River system based on mtDNA sequences of the control region. *Environmental Biology of Fishes*, **82**, 35–40.
- Yazbeck GM, Kalapothakis E. 2007. Isolation and characterization of microsatellite DNA in the piracema fish *Prochilodus lineatus* (Characiformes). *Genetics and Molecular Research*, **6**, 1026-1034.
- Zhang SM, Wang DQ, Zhang YP (2003) Mitochondrial DNA variation, effective female population size and population history of the endangered Chinese sturgeon, *Acipenser sinensis*. *Conservation Genetics*, **4**, 673–683.
- Zhao J, Cao Y, Li S, Li J, Deng Y, Lu G. 2011. Population genetic structure and evolutionary history of grass carp *Ctenopharyngodon idella* in the Yangtze River, China. *Environ Biol Fish*, **90**, 85–93.