



**LATINOAMERICANO DE CIÊNCIAS
DE LA VIDA Y LA NATURALEZA
(ILACVN)**

**CIENCIAS BIOLÓGICAS: ECOLOGÍA
Y BIODIVERSIDAD**

**RELACIÓN ENTRE DIVERSIDAD GENÉTICA Y DIVERSIDAD DE
ESPECIES DE PECES EN LA CUENCA DEL PARANÁ III**

JERSON ROGELIO CHANCHAY CASTRO

Foz de Iguazú

2017

**INSTITUTO LATINO-AMERICANO
DE CIÊNCIAS DE LA VIDA Y LA
NATURALEZA (ILACVN)
CIENCIAS BIOLÓGICAS: ECOLOGÍA
Y BIODIVERSIDAD**

**RELACIÓN ENTRE DIVERSIDAD GENÉTICA Y DIVERSIDAD DE
ESPECIES DE PECES EN LA CUENCA DEL PARANÁ III**

JERSON ROGELIO CHANCHAY CASTRO

Trabajo de conclusión de curso II, de la Carrera de Ciencias Biológicas con énfasis en Ecología y Biodiversidad, en la Universidad Federal de la Integración Latino-Americana (UNILA).

Orientador: Prof. Dr. Luiz Henrique Garcia Pereira

Co-orientador: Prof. Dr. Cleto Kaveski Peres

Foz de Iguazú

2017

JERSON ROGELIO CHANCHAY CASTRO

**RELACIÓN ENTRE DIVERSIDAD GENÉTICA Y DIVERSIDAD DE
ESPECIES DE PECES EN LA CUENCA DEL PARANÁ III**

Trabajo de conclusión de curso II, de la Carrera de Ciencias Biológicas con énfasis en Ecología y Biodiversidad, en la Universidad Federal de la Integración Latino-Americana (UNILA).

BANCA EVALUADORA

Orientador: Prof. Dr. Luiz Henrique Garcia Pereira

Prof. Dr. Wagner Antonio Chiba de Castro

Msc. Caroline Henn

Foz de Iguazú, 19 de julio del 2017.

Dedico este trabajo a mi Padre Mateo Chanchay, por el cuidado y apoyo incondicional durante toda mi vida.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mi Orientador Luiz, por la amistad ofrecida y la oportunidad de desenvolver proyectos en el área de genética y molecular de peces, además por la extrema paciencia y la constante ayuda en la orientación de este y otros trabajos.

Al Prof. Cleto, por ser mi segundo orientador en este trabajo, además por la motivación, ayuda, paciencia y tiempo que se dedicó en ayudarme a realizar los análisis de los datos.

A mis compañeros que conformaron un equipo con migo durante estos últimos años: Pilar y Alejandro.

A los profesores de Unila, a los cuales, les debo todo el conocimiento adquirido durante estos años de estudio.

A mi familia que a la distancia siempre está apoyándome. Mi padre Mateo y mis hermanas Deysi, Britney y Gisely.

A mi novia Jasleidy, por el apoyo constante durante mis años en la universidad. Y sobre todo porque ha sido la persona que más ha creído en mí y me ha sabido escuchar y aconsejar cuando más lo necesité.

A mis amigos con los cuales cree otros lasos de familiares: Angela, Angel, Beatriz, Marcia, Pilar y Patricio.

A Carol por gestionar con Itaipu, el préstamo de los equipamientos que se utilizaron para capturar los peces y obtener los valores de las variables ambientales.

CHANCHAY, Jerson Rogelio Castro. **Relación entre la diversidad genética y diversidad de especies de peces de la Cuenca del Paraná III**. 2017. 43. Trabajo de Conclusión de Curso (Ciencias Biológicas con énfasis en Ecología y Biodiversidad) - Universidad Federal de la Integración Latino-Americana, Foz de Iguazú, 2017.

RESUMEN

Teóricamente la diversidad genética y de especies presenta un paralelismo. Esto se debe, a que los procesos que mantienen ambos niveles son parecidos. De esta manera, la deriva, selección, migración y formación de nuevas variantes (mutación y especiación) van a mantener la diversidad genética y de especie en los locales, simultáneamente. En la actualidad, existen trabajos que apoyan esta teoría, mostrando una correlación significativa entre ambos niveles. Aunque, por otro lado, existen también investigaciones que muestran lo contrario. Por este motivo, el objetivo de este trabajo fue estudiar ambos niveles simultáneamente, para analizar dicha correlación en los peces de la Cuenca Hídrica del Paraná III, además de explorar las posibles variables que influyen en ambos niveles de diversidad. Para esto se obtuvo los índices de diversidad y diferenciación genética de la especie *Heptapterus mustelinus*, y se la correlacionó con la información de la diversidad de especies de las asambleas de peces de la Cuenca Hídrica del Paraná III. Esta correlación de la diversidad se la realizó a nivel local considerándola α (α -SGDC) y entre los locales amostrados denominándola de β (β -SGDC). La diversidad también fue comparada a nivel local, y entre locales, con las variables ambientales y distancia geográfica. Los resultados no fueron significativos para las correlaciones α y β . Las variables ambientales no explicaron la diversidad de especies, pero el pH y sombra fueron significativos para explicar el aumento de la riqueza de haplotipos. De esta manera, a medida que aumenta la sombra y el pH, disminuye el número de haplotipos. La correlación entre la estructuración de las asambleas con el ambiente y distancia geográfica no fueron significativos. Las características generales del hábitat no explicaron la estructuración genética, no en tanto, la distancia geográfica fue significativa para la diferenciación genética entre las muestras. De esta manera las muestras son más diferentes genéticamente con el aumento de la distancia entre ellas. La no significativa correlación entre los datos genéticos y especies pudo deberse al marcador molecular utilizado y posiblemente también al bajo número de muestras. El aumento del número de haplotipos en lugares con menos sombra, pudo deberse a la interacción con otras especies como por ejemplo competencia, siendo que, en lugares con mayor sombra esta aumentaría provocando una disminución en la población efectiva y disminuyendo así el número de haplotipos. Para el pH, la relación no está muy clara, más la evidencia estadística relata que existe un relación bien fuerte en esas dos variables. De modo general los resultados son importantes ya que es el primer estudio de este tipo en peces de riachuelos en la región neo-tropical.

Palabras clave: Paralelismo; Genética de comunidades; Ecología de comunidades; Genética de poblaciones; Ictiología; α -SGDC; β -SGDC.

CHANCHAY, Jerson Rogelio Castro. **Relationship among genetic diversity and species diversity in fishes of Paraná II River basin III**. 2017. 41. Trabajo de Conclusión de Curso (Ciencias Biológicas con énfasis en Ecología y Biodiversidad) - Universidad Federal de la Integración Latino-Americana, Foz de Iguazú, 2017.

Abstract

Theoretically genetic and species diversity exhibit a parallel behavior. This results from the fact that processes keeping both, are quite similar. Thus, evolutionary forces like genetic drift, selection, migration and the rise of new variants by mutation or speciation, going to keep genetic diversity and species simultaneously in the places. Currently, there is research that shows a significant correlation between these issues that support a theory of the relationship between these biological organization levels. Although, on the other hand, there is also evidence showing the opposite. For that reason, the goal of this study was to contemplate both levels at the same time in the fishes of Paraná III River basin (BP III) to analyze this correlation and explore the possible variables affecting diversity in both levels. For this purpose, genetic diversity of *Heptapterus mustelinus* was accessed and was correlated it with information of assemblies species diversity from BP III. This diversity correlation was made at local level contemplating it as α (α -SGDC) and among sampled places as β (β -SGDC). Diversity was compared too in a local level and among places using environmental variables and geographic distance. The results were not significant for the correlations of α and β diversity. The most of the environmental variables didn't account for species diversity, but pH and shade were significant to give account for increases in the haplotypes richness. In this way, as the pH and shade increasing, the number of haplotypes decreases. The correlation among the assemblies structuration with the environment and distance were not significant. So, the environmental general characteristics didn't account for the genetic structuration, however, the geographic distance was significant for the genetic differentiation among the samples. Thus, the samples are genetically more different as the distance increasing among them. A non-significant correlation among genetic data sets and species may have been due to the molecular marker and the lower number samples used. The increasing number of haplotypes in places with less shadow may have been due to interactions with other species e.g., competition. Therefore, in places with higher shadow competition will increase, inducing a decreasing on the effective population size and number of haplotypes. The relation for pH is unclear despite statistical evidence that supports a strong relationship between both variables. Overall, the results are very important due to the fact of this kind study be the first for stream fishes in the neotropical region.

Key words: Parallelism; Community genetics; Communities ecology; Population genetics; Ichthyology, α -SGDC; β -SGDC.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Posibles mecanismos que conectan una correlación entre la diversidad genética y diversidad de especies. Fuente: VELLEND; GEBER, 2005..... 14
- Figura 2** - Pérdida de diversidad genética asociado a la disminución poblacional y tiempo de recuperación de ambas. Fuente: BICKHAM et al., 2000..... 16
- Figura 3** - Mapa de ubicación de puntos de colecta de peces del proyecto "Levantamiento de la Ictio-fauna de la cuenca hídrica del Paraná III". Los triángulos verdes muestran la ocurrencia de *H. mustelinus* y los cuadros amarillos los puntos seleccionados para realizar los análisis moleculares.....22
- Figura 4** - Fotografía de la especie *Heptapterus mustelinus*.23
- Figura 5** - Análisis utilizados. Las figuras de color plomo corresponden a las variables dependientes, las de color verde las independiente y los cuadros blancos los análisis que comparan las variables. El fondo azul corresponde a los análisis de α -SGDC, el rojo β -SGDC y el fondo amarillo a los análisis correlacionando la diversidad en los dos niveles con las variables independientes.....26
- Figura 6** - Frecuencia de haplotipos de *H. mustelinus* en la cuenca hídrica del Paraná III.29
- Figura 7** - Mapa mostrando la riqueza de especies y riqueza de haplotipos de *H. mustelinus* en la cuenca hídrica del Paraná III, en los locales analizados. Los números dentro del mapa corresponden a los puntos de colecta. Los números en paréntesis alado de los gradientes de riqueza de haplotipos y especies corresponden al total de puntos con dichos valores de riqueza.29
- Figura 8** - Valores de Z-score para las variables ambientales no colineares. Valores arriba de 1,65 son significantes.32
- Figura 9** - Variables que responden a la Riqueza de haplotipos. La figura a muestra la relación entre la riqueza de haplotipos (Rh) con el % de sombra y la figura b con el pH.33
- Figura 10** - Relación entre la distancia geográfica (Km) y la distancia genética por θ_{st}33

LISTA DE TABLAS

Tabla 1 - Valores de los predictores ambientales estimados en los puntos seleccionados de la Cuenca Hídrica del Paraná III.	21
Tabla 2 - Numero de <i>H. mustelinus</i> capturados y secuenciados con los valores de diversidad genética y de especie en los 15 puntos analizados de la Cuenca Hídrica del Paraná III.	28
Tabla 3 - Matriz de distancia entre los puntos en Kilómetros.	30
Tabla 4 - Matriz de distancias genéticas en pares θ_{st}	31
Tabla 5 - Matriz de disimilitud en las asambleas por el índice de <i>Bray-Curtis</i>	31

SUMARIO

1	INTRODUCCIÓN	11
1.1	DIVERSIDAD DE PECES NEO-TROPICALES.....	11
1.2	DIVERSIDAD DE ESPECIES.....	11
1.3	DIVERSIDAD GENÉTICA.....	13
1.4	CONEXIÓN ENTRE DIVERSIDAD GENÉTICA Y DIVERSIDAD DE ESPECIES.....	13
2	METODOLOGÍA	19
2.1	ÁREA DE ESTUDIO.....	19
2.2	OBTENCIÓN DE DATOS.....	19
2.3	SELECCIÓN DE ESPECIE Y PUNTOS DE COLECTA.....	22
2.4	CARACTERIZACIÓN DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA.....	23
2.5	CARACTERIZACIÓN DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES.....	25
2.6	CARACTERIZACIÓN DE LAS VARIABLES INDEPENDIENTES (AMBIENTE Y DISTANCIA).....	25
2.7	ANÁLISIS DE LOS DATOS.....	25
2.7.1	Correlación de la diversidad genética – especies en las asambleas y poblaciones (α -SGDC).....	26
2.7.2	Correlación de la diversidad genética – especies entre las asambleas y poblaciones (β -SGDC).....	26
2.7.3	Correlación de los niveles de diversidad (genética y especies) con las variables ambientales y distancia.....	27
3	RESULTADOS	28
3.1	CORRELACIÓN DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA – ESPECIES EN LAS ASAMBLEAS Y POBLACIONES (α -SGDC).....	30
3.2	CORRELACIÓN DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA – ESPECIES ENTRE LAS ASAMBLEAS Y POBLACIONES (β -SGDC).....	30
3.3	CORRELACIÓN DE LOS NIVELES DE DIVERSIDAD (GENÉTICA Y ESPECIES) CON LAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES Y DISTANCIA.....	32
4	DISCUSIÓN	34
5	CONCLUSIONES	38
6	BIBLIOGRAFÍA	39

1 INTRODUCCIÓN.

1.1 DIVERSIDAD DE PECES NEO-TROPICALES.

La región Neotropical posee la riqueza de especies más alta del mundo, en el caso de peces de agua dulce existe alrededor de 5,700 especies descritas formalmente (ALBERT; BART; REIS, 2011), y estimativas actuales predicen una riqueza superior a 7,000 (ALBERT; REIS, 2011). Esta alta riqueza, se debe al alto grado de especiación debido a eventos alopátricos por vicarianza, ocurridos por modificaciones de los drenajes Neotropicales (LUNDBERG et al., 1998), y en el caso de peces de pequeño porte, debido también al alto grado de endemismo por baja dispersión, ciclos de vida corto, estrategia del tipo r y ocupación permanente o esporádica de diferentes micro hábitats (CASTRO, 1999). Los peces de pequeño porte (15cm o menos de longitud) habitan en riachuelos y representan, en lo mínimo, el 50% de la diversidad total de especies de este grupo (CASTRO, 1999). A pesar de esto, son menos estudiados en relación a peces de mayor porte, debido a que su ambiente aún permanece, en algunos casos, poco explorado y además, la mayoría de los estudios se relacionan a grandes ríos y peces de interés económico (CASTRO, 1999; GALVES; SHIBATTA; JEREP, 2009). Por otro lado, las comunidades de peces de pequeño porte, en la actualidad, se ven fuertemente amenazadas por las acciones antrópicas debido a que dependen del material orgánico alóctono proveniente de la vegetación marginal y la destrucción de esta vegetación, asociado a otros factores como construcción de barreras, uso excesivo de agro tóxicos y la introducción de especies exóticas, terminan alterando sus ambientes, interfiriendo directamente en la composición y abundancia de los peces (CASATTI; LANGEANI; CASTRO, 2001; CASTRO et al., 2003; CASTRO, 1999; GALVES; SHIBATTA; JEREP, 2009).

1.2 DIVERSIDAD DE ESPECIES.

La diversidad de especies es estudiada por la ecología de comunidades y medida de diferentes formas, mas siempre tomando en cuenta la riqueza y abundancia de cada especie (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2006b; MORENO, 2001). Una comunidad está formada por un conjunto de poblaciones de especies, que ocurren juntos en un determinado

espacio y tiempo (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2006b). Las medidas de diversidad, normalmente, son utilizadas como medio de comparación para determinar qué comunidad es más diversa que otra o si está siendo alterada a lo largo del tiempo debido a procesos de disturbio o recuperación (MAGURRAN, 2013). Dependiendo de la escala, la diversidad de especies puede ser considerada como alfa (α), dentro de un hábitat, beta (β), entre hábitats, gamma (γ), dentro de un paisaje y delta (δ), entre paisajes (WHITTAKER, 1972). Las comunidades son consideradas unidades naturales asociadas a una localidad geográfica en particular (HARPER; HAWKSWORTH, 1994). Con todo, debido a que muestrear biodiversidad total de un local se torna casi imposible, los estudios comparando la diversidad, por razones logísticas y estadísticas, se centran en asambleas (MAGURRAN, 2013). Las asambleas corresponde a un subconjunto de organismos de la comunidad que son taxonómicamente relacionados (FAUTH et al., 1996).

Una medida muy utilizada y de fácil obtención para evaluar la diversidad α , es el valor de riqueza en si (GASTON, 1996; MELO, 2008), el cual equivale al número de especies dentro de una comunidad (MORENO, 2001; WHITTAKER, 1972). Este valor no toma en cuenta la abundancia relativa de cada especie, la cual ofrece características de las comunidades. De esta forma, existe una necesidad de utilizar también índices de diversidad que capture la riqueza y la uniformidad de las asambleas (MAGURRAN, 2013), dependiendo de esto, existen diferentes índices en el cual se coloca peso diferente a cada elemento (riqueza o uniformidad). Por otro lado, la diversidad β puede medirse mediante la similitud o disimilitud de las asambleas, en la cual, dependiendo del índice seleccionado, se toma en cuenta la abundancia o solo la incidencia de las especies.

En la región Neotropical los patrones que determinan la diversidad de peces pueden ser latitudinales, especie-área, flujo de agua y distribución geográfica (ALBERT; PETRY; REIS, 2011). Los factores que regulan la riqueza dentro de las asambleas se asocian a variables de la productividad, frecuencia y magnitud de perturbaciones, complejidad estructural, complejidad de las redes alimentares y el papel de las especies claves (CRAMPTON, 2011). A nivel local, la diversidad se ve influenciada por el pool regional de especies, la cual es determinada por procesos históricos biogeográficos y en escala temporal, resiente por características ecológicas del ambiente (ALBERT; PETRY; REIS, 2011; BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2006b). En ambientes de riachuelos, las comunidades de peces de pequeño porte son fuertemente dependientes del material orgánico alóctono importado de la vegetación marginal, dado que, tales ambientes son caracterizados por poseer

menor diversidad de hábitad (volumen y complejidad) (SCHLOSSER 1990; JACKSON et al. 2001).

1.3 DIVERSIDAD GENÉTICA.

La diversidad genética es una forma de biodiversidad que engloba las diferentes características genéticas dentro de cada especie (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2006a; MAGURRAN, 2010). Esta diversidad aumenta las posibilidades de sobrevivencia de las especies debido a que facilita las respuestas de las poblaciones a perturbaciones ambientales (PEARMAN; GARNER, 2005; REDLEY, 2013; WALLACE, 1963). La fuente básica de información para estimar la diversidad genética son, principalmente, las variaciones alélicas y diferencias genotípicas (ABILA et al., 2004; BARRERO et al., 2015; PEREIRA; FORESTI; OLIVEIRA, 2009; SANTIS et al., 2007).

La diversidad genética es un elemento importante en las especies dado que refleja las diferencias adaptativas de las poblaciones. La pérdida de esta diversidad es, normalmente, asociada con la disminución de las poblaciones o debido al aumento de la reproducción entre organismos aparentados o endogamia (KELLER; WALLER, 2002). Las consecuencias relacionadas a la pérdida de diversidad genética, a nivel de especie, es asociada con la dificultad que presentan las poblaciones a soportar nuevos procesos de selección como el cambio climático, contaminación del ambiente y enfermedades emergente (PEARMAN; GARNER, 2005). La pérdida de genotipos de poblaciones adaptadas localmente, puede ser tan irreversible como la pérdida de especies (CARVALHO; HAUSER, 1994), debido a que, del mismo modo como una especie extinta no aparecerá nuevamente, un linaje tampoco lo hará (MORITZ, 2002). Comprender los mecanismos asociados a la diversidad genética, principalmente, de grupos menos explorados, es de vital importancia para perpetuar los ecosistemas y mantener las especies resistentes a disturbios.

1.4 CONEXIÓN ENTRE DIVERSIDAD GENÉTICA Y DIVERSIDAD DE ESPECIES.

Actualmente, se ha percibido que la variación genética puede desempeñar importantes funciones en la ecología dado que incorpora variaciones intra-específicas, las

cuales pueden explicar respuestas más complejas, como por ejemplo, de cómo puede afectar los genes individualmente a un ecosistema entero (CRUTSINGER, 2015). Cuando se trabaja con diversidad genética y de especies simultáneamente, se parte del dilema, en que los procesos que originan las variaciones en ambos niveles, son los mismos, aunque se dan en escalas temporales diferentes. Las teorías en las cuales son basadas la diversidad genética de poblaciones y la diversidad de especies, presentan una gran similitud (VELLEND, 2005), dado que los mecanismos que mantienen la diversidad genética son semejantes aquellas que mantienen la diversidad de especies (ANTONOVICS, 1976). Aunque, en la historia existen pocas investigaciones relacionando la genética de poblaciones y ecología de comunidades, la idea es muy antigua, siendo ya presentada en 1976 por Antonovics.

En realidad, la genética de poblaciones y la ecología de comunidades intentan explicar el número de frecuencias relativas de las variaciones (alélicas y de especies, respectivamente) encontradas en el ambiente natural (VELLEND, 2005). En ambos enfoques la variación se ve influenciada por la deriva, dispersión, selección, y formación de nuevas variantes (mutación y especiación) (VELLEND, 2010). Según Vellend y Geber (2005), existe un paralelismo en ambos niveles, los cuales se deben a tres casos (Figura 1).

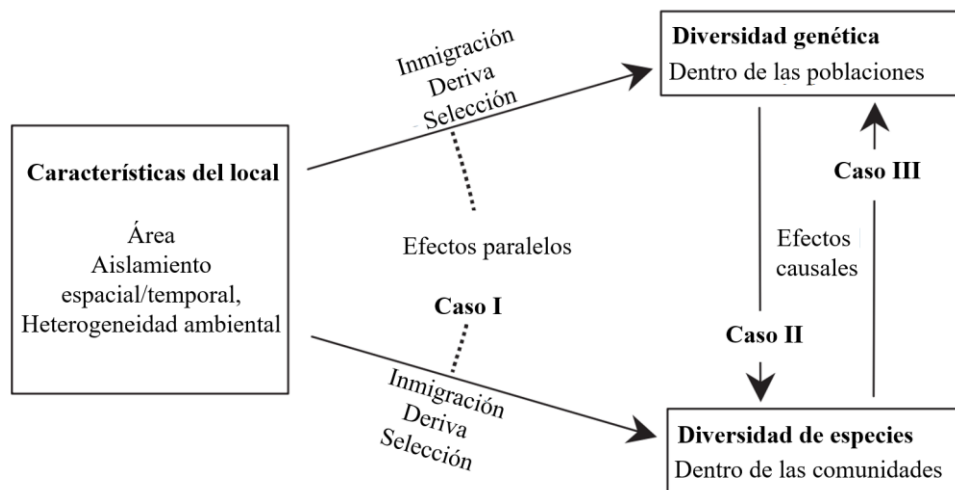


Figura 1. Posibles mecanismos que conectan una correlación entre la diversidad genética y diversidad de especies. Fuente: VELLEND; GEBER, 2005.

En el primer caso, las características locales del hábitat ejercen efectos en la deriva, inmigración y selección, promoviendo modificaciones en la composición en ambos

niveles, paralelamente (KAHILAINEN, 2015; VELLEND; GEBER, 2005). En una comunidad, la muerte, nacimiento o movimiento de los individuos, determinan tanto la dinámica de las poblaciones como también de las comunidades, influenciando en la diversidad genética y de especies (AMARASEKARE, 2000; BINCKLEY; RESETARITS, 2005). Si tomamos en cuenta las comunidades como islas, bajo la hipótesis de la teoría de MacArthur y Wilson (1967), se establece que la composición será producto de un equilibrio entre colonización y extinción local, lo cual es relativamente parecido a los modelos de Wright (1940), donde la diversidad genética es un equilibrio entre el flujo genético y la deriva genética, por ende poblaciones pequeñas en islas pequeñas y con bajos niveles de inmigración poseerá altos niveles de extinción local y deriva, dando como resultado, bajos niveles de diversidad genética y diversidad de especies (VELLEND, 2003). Lo contrario ocurre en islas grandes y cercanas a fuentes potenciales de colonos (VELLEND, 2003), de esta manera los efectos paralelos de la deriva y la migración están relacionados con el área y la conectividad. Por otro lado, la selección natural es un proceso regulador de la diversidad. La diversidad genética tiene relevancia ante la selección, sobre todo cuando se utiliza marcadores no neutros, exceptuándose en casos donde la selección tiene potencial de alterar el tamaño poblacional, pudiéndose entonces utilizar también marcadores neutros para medir sus impactos (VELLEND; GEBER, 2005). Dependiendo del caso, la selección puede favorecer o desfavorecer a las especies, siendo entonces, temporalmente y espacialmente variable (BELL, 2008). Posterior a eventos de selección, los ambientes y las comunidades tienden a recuperarse (BICKHAM et al., 2000). En las asambleas de peces, la recuperación está íntimamente ligada a la presencia de refugios, conectividad con otras asambleas para recolonizarse y el tiempo en cual se producen los disturbios (en épocas reproductivas o no) (DETENBECK et al., 1992). A nivel genético, la selección podría comprometer las frecuencias genotípicas y alélicas ya que solo los alelos más resistentes sobrevivirían y la disminución del tamaño poblacional podría traer efectos de cuello de botella en la diversidad genética. Considerando que posterior a un disturbio, las poblaciones podrían recuperarse, este proceso de recuperación de la diversidad genética dependerá de que si la población dure por mucho tiempo (BICKHAM et al., 2000) (Fig. 2). Cuando se correlaciona la diversidad genética con la de especies, las especies comunes presentan relaciones más fuertes que las especies raras (VELLEND; GEBER, 2005). Por otro lado, la heterogeneidad ambiental también puede generar resultados paralelos en ambos niveles de diversidad, cuando existe competición por recursos interespecífica (entre

especies) y intraespecífica (dentro la población), siendo que en ambientes más heterogéneos la diversidad para ambos niveles puede aumentar (VELLEND; GEBER, 2005).

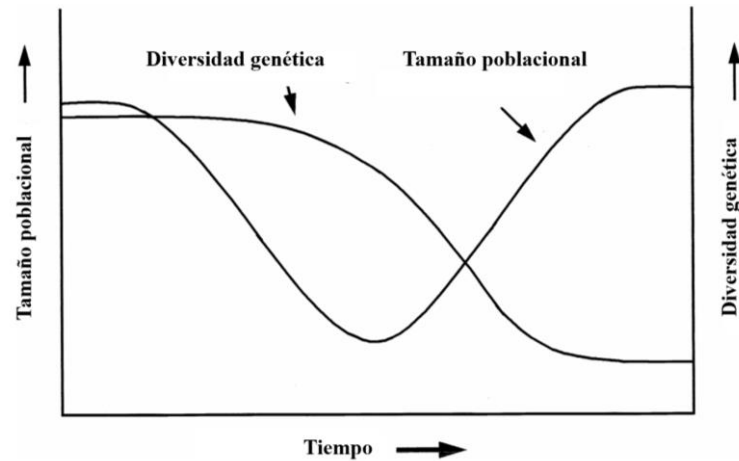


Figura 2. Pérdida de diversidad genética asociado a la disminución poblacional y tiempo de recuperación de ambas. Fuente: BICKHAM et al., 2000.

En un segundo caso, considerando que la variación genética determina el rendimiento demográfico y la sobrevivencia de las poblaciones, una especie podría cumplir un papel clave en la determinación del entorno biótico, siendo que la diversidad de especies puede ser influenciado por la diversidad genética de dicha especie (REUSCH et al., 2005; VELLEND; GEBER, 2005). Este tipos de relaciones son más notorios cuando se compara especies de niveles tróficos diferentes, ya que el aumento de la diversidad genética de presas o predadores, puede favorecer o desfavorecer al aumento de la riqueza de especies, mediante la coexistencia mediada por predadores y presas, como el caso citado por Reusch y colaboradores (2005), donde el aumento de la diversidad genética de la hierba *Zostera marina*, colaboro al aumento de la fauna local.

En un tercer y último caso, la diversidad de especies puede limitar la diversidad genética de una especie, influenciando la abundancia relativa y comprometiendo su existencia debido a la interacción con otras especies (VELLEND; GEBER, 2005). En este caso, se evidencia la posible existencia de correlaciones positivas o negativas, debido a que el aumento de especies puede actuar como una fuente de diversificación, ya que diferentes especies pueden favorecer a diferentes genotipos y lo contrario, cuando ocurre competición de

especies con nichos parecidos, ya que se tendería a desfavorecer la diversidad genética de las especies competidoras (VELLEND; GEBER, 2005).

Debido a estos aspectos y considerando que si las fuerzas que actúan sobre las poblaciones son las mismas en las comunidades de especies, es muy probable que exista un paralelismo en los resultados de ambos enfoques de estudio (AMARASEKARE, 2000; BLUM et al., 2012; MAGURRAN, 2005; VELLEND, 2005; VELLEND et al., 2014; VELLEND; GEBER, 2005). Dentro de esta lógica, desde el inicio de la teoría, se han publicado más de 20 trabajos, siendo que estos muestran que puede haber correlaciones positivas, negativas o no significativas entre esas dos variables (KAHILAINEN, 2015). De esta manera, se evidencia la importancia de estudiar ambos niveles simultáneamente y no tratarlos como fenómenos independientes (AMARASEKARE, 2000; ANTONOVICS, 1976) ya que, los patrones pueden ser diferentes.

El campo de investigación que intenta dar un puente entre la diversidad genética y diversidad de especies es denominada de genética de comunidades, la cual fue propuesta por primera vez por Antonovics (1992). A pesar de la importancia en la actualidad, existen pocas investigaciones que intentan demostrar estas relaciones (CRUTSINGER, 2015), siendo denominadas muchas veces como *species-genetic diversity correlations* (SGDCs). La mayoría de los trabajos que intentan correlacionar estos niveles, lo hacen de dos maneras, uno a nivel local denominándolo de α -SGDC, y otro correlacionando la diversidad en términos de estructuración genética con la estructuración de la diversidad de especies, llamada de β -SGDC. Estudiar simultáneamente ambos niveles, en un primer lugar ayuda agrupar teorías existentes, aclarando similitudes y diferencias en los modelos que explican la diversidad y los patrones de coexistencia de las especies. En segundo lugar, el estudio simultaneo podría ayudar acelerar el avance en ambos enfoques, permitiendo el uso de herramientas compartidas (KAHILAINEN, 2015). Por ultimo, este tipo de estudios podría ayudar a establecer de mejor manera áreas prioritarias para la conservación ya que la información local de una positiva α -SGDC ofrece un potencial para la conservación simultánea de ambos niveles y la posibilidad de predecir la diversidad de un nivel con el valor de otro. Por otro lado, una correlación entre las diferencias en la composición de las ensamblajes y genética (β -SGDC), enfatiza de mejor manera la conectividad de localidades (KAHILAINEN; PUURTINEN; KOTIAHO, 2014).

Utilizando este enfoque, se han encontrado SGDC positivas, en organismos acuáticos, siendo estos gasterópodos (EVANNO et al., 2009; LAMY et al., 2017), anfípodos

(SEI; LANG; BERG, 2009) y peces (BLUM et al., 2012). Por otro lado, Vellend y Geber (2005), revisando los resultados de 15 trabajos, que evaluaron las relaciones entre la diversidad genética y de especies, mostraron la existencia de una correlación significativa en apenas seis de ellos, siendo que en cuatro la correlación fue positiva y en dos negativa. Estos resultados demuestran aún más, la importancia de realizar estudios de este tipo, dado que las relaciones entre esas dos variables no siguen un patrón único. Los posibles resultados en este tipo de enfoque pueden crear relaciones positivas, negativas o ausentes en SGDC (VELLEND, 2005).

Dentro de este contexto y con el interés de comprender las relaciones entre la diversidad genética y de especies en peces de riachuelos mediante un estudio integrativo, los objetivos de esta investigación fueron: 1) Evaluar la existencia de relación entre la diversidad genética - especies a nivel local (α -SGDC) y entre la composición de especies en asambleas con la estructuración genética en las poblaciones (β -SGDC). 2) Posteriormente, testar que variables están influenciando la diversidad en ambos niveles, y si también existe alguna influencia en la estructuración tanto genética como de especies.

2 METODOLOGÍA.

2.1 ÁREA DE ESTUDIO.

Para responder nuestras preguntas se utilizó, como modelo, la cuenca hídrica del Paraná III, la cual se encuentra en la ecorregión de agua dulce del Alto Paraná. Esta cuenca está formada por un conjunto de cuerpos de agua distribuidos al margen izquierdo del río Paraná entre los ríos Piquirí e Iguazú, ocupando un área de 7.991,58 Km² (PAROLIN et al., 2010). Esta cuenca está dividida en 13 sub-cuencas las cuales son: *Taturi, Chororó, Guaçu, São Francisco Verdadeiro, São Francisco Falso Braço Norte, São Francisco Falso Braço Sul, São Vicente, Ocoí, Pinto, Passo-Cuê, Gabiroba, Dois Irmãos e Matias Almada* (PAROLIN et al., 2010). La cuenca del Paraná III es caracterizada por la presencia del lago de Itaipu, el cual posee cerca de 17 kilómetros de extensión. Además alberga 28 municipios, entre Guaíra y Foz de Iguazú (PAROLIN et al., 2010). Esta región explora intensivamente la agricultura moderna mecanizada, además posee agroindustrias en expansión (INSTITUTO DAS AGUAS DO PARANÁ, 2014). Esta cuenca pertenece a la ecorregión forestal del Alto Paraná, la cual esta inserida en el bioma Mata Atlántica (DI-BITETTI; PLACCI; DIETZ, 2003). La cobertura vegetal está compuesta por Floresta estacional Semidecidual, la cual se encuentra sumamente amenazada quedando en la actualidad solo el 3.4% de su cobertura inicial, debido a que las áreas se destinan para la producción agrícola (INSTITUTO DAS AGUAS DO PARANÁ, 2014).

2.2 OBTENCIÓN DE DATOS.

Para la presente investigación fueron utilizadas muestras obtenidas en el proyecto denominado "Levantamiento de la Ictio-fauna de la cuenca hídrica del Paraná III" realizado entre los años 2014 y 2015, pertenecientes a nuestro grupo de investigación. Las colectas se realizaron con el uso de licencia permanente para obtención de material zoológico, obtenida junto al Sistema de Autorización e Información en Biodiversidad (SISBIO) del Instituto Chico Mendes de Conservación de la Biodiversidad (ICMBio) a nombre del orientador de este proyecto con el número 39135-1. Debido a que esta investigación intenta visualizar la diversidad genética de poblaciones, se encuentra exenta de autorización de

acceso al patrimonio genético de acuerdo a la resolución 21 (alterada por la resolución 28 el 6 de noviembre del 2007) de el CGEN (Consejo de Gestión del Patrimonio Genético - <http://www.cnpq.br/documents/10157/388d9eb9-27be-46b6-8108-9b815f2e8a32>). Los organismos capturados, corresponden a peces de pequeño porte que habitan en riachuelos dispersos en 57 puntos en la cuenca hídrica del Paraná III (Fig. 3). Las colectas se llevaron a cabo de manera estandarizada, muestreando exclusivamente arroyos de primera, segunda y tercera orden, en un área de 30 metros, en dirección contracorriente, utilizando redes de mano y equipamiento de pesca eléctrica.

En los puntos de colecta, se obtuvieron las variables ambientales consideradas importantes para los organismos de ambientes loticos: temperatura, pH, conductividad, turbidez, sólidos totales disueltos, profundidad media, anchura del estero, velocidad media de la corriente del agua, porcentaje de sombra y altitud (Tabla 1). Las cinco primeras variables fueron obtenidas utilizando sondas multiparametros de agua, Horiba U-50 y YSI 650. Algunos datos ambientales utilizados corresponden aquellos medidos por Tavares (2015), los cuales fueron obtenidos en conjunto al proyecto "Levantamiento de la Ictio-fauna de la cuenca hídrica del Paraná III". La profundidad y anchura del estero fue obtenida por la media de tres locales diferentes y medidos utilizando una cinta métrica en escala de centímetros. La velocidad se obtuvo por el método de objeto fluctuante, mediante la división de la distancia por el tiempo recorrido de un objeto fluctuante (BROWER; ZAR, 1984), siendo que la distancia estandarizada fue de cinco metros, y el resultado de la velocidad media fue el producto de tres repeticiones. El porcentaje de sombra se obtuvo utilizando tres fotos tomadas en cada punto, direccionadas al cielo, posteriormente editadas en el programa *ImageJ 1.48v* (RASBAND, 2012). La altitud fue colectada en conjunto con las coordenadas geográficas utilizando un GPS.

Tabla 1. Valores de los predictores ambientales estimados en los puntos seleccionados de la Cuenca Hídrica del Paraná III.

Puntos	Variables ambientales									
	Largura (m)	Sombra (%)	Profundidad (m)	Altitud (m)	Temperatura °C	pH	Conductividad (mS.cm-1)	Turbidez (NTU)	Solidos totales disueltos (g.L-1)	Velocidad de la corriente (m.s-1)
BPIII-5	1.86	80.91	0.303	233	23.37	7.26	0.11	24.2	0.072	0.143
BPIII-6	6.00	19.29	0.298	243	22.80	6.70	0.12	5.0	0.080	0.486
BPIII-7	1.97	51.50	0.118	256	22.80	6.30	0.12	9.1	0.078	0.335
BPIII-8	6.47	63.45	0.176	250	23.90	6.60	0.13	3.2	0.082	0.592
BPIII-15	3.40	83.47	0.140	268	23.78	7.07	0.09	6.3	0.064	0.146
BPIII-18	2.63	79.94	0.257	318	23.83	6.72	0.09	7.4	0.061	0.233
BPIII-19	1.65	76.62	0.240	304	21.87	7.26	0.10	28.7	0.066	0.217
BPIII-31	2.03	76.85	0.137	415	22.04	6.86	0.03	29.3	0.016	0.375
BPIII-32	1.48	81.61	0.230	413	21.76	7.75	0.04	22.1	0.022	0.395
BPIII-38	7.08	90.11	0.188	310	24.50	6.80	0.12	20.0	0.075	0.506
BPIII-39	5.83	79.43	0.373	245	22.25	7.35	0.12	42.8	0.075	0.758
BPIII-41	2.07	80.00	0.350	230	21.89	7.01	0.10	73.5	0.065	0.513
BPIII-43	2.94	79.55	0.470	249	21.06	7.51	0.13	4.3	0.081	0.794
BPIII-50	4.00	71.05	0.420	356	19.95	7.34	0.10	20.7	0.066	0.261
BPIII-55	9.80	79.06	0.296	234	24.60	7.20	0.06	9.0	0.036	0.940

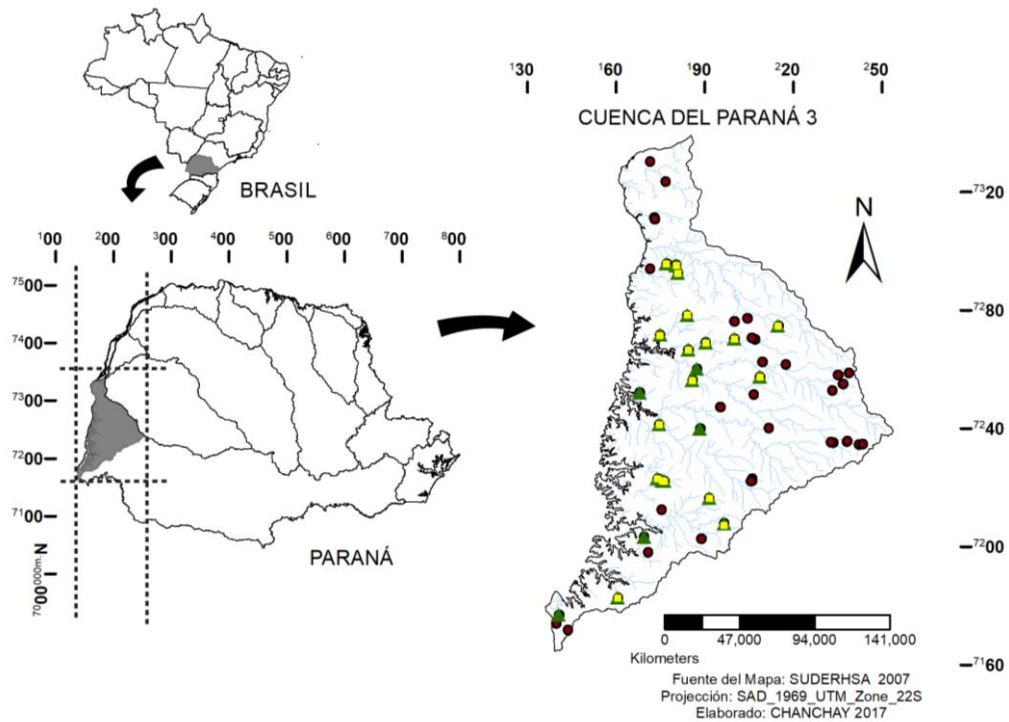


Figura 3. Mapa de ubicación de puntos de colecta de peces del proyecto "Levantamiento de la Ictio-fauna de la cuenca hídrica del Paraná III". Los triángulos verdes muestran la ocurrencia de *H. mustelinus* y los cuadros amarillos los puntos seleccionados para realizar los análisis moleculares.

La identificación de las especies se realizó utilizando llaves de identificación, bibliografía de revisiones y levantamientos próximos al área estudiada (DE LUCENA; SOARES, 2016; FROTA et al., 2016; GRAÇA; PAVANELLI, 2007; LANGEANI, 2007). La cuenca hídrica del Paraná III albergó 49 especies pertenecientes a 29 géneros, 11 familias y seis órdenes. La orden Siluriformes representa el 43% de las especies capturadas. Los especímenes colectados fueron almacenados en lotes por especies en la colección ictiológica de la UNILA y fijados en alcohol absoluto. Para análisis moleculares, se extrajo tejido muscular de los peces por cada lote, dejando algunos individuos intactos para futuros análisis morfológicos. Los tejidos extraídos fueron depositados en *vouchers* con alcohol absoluto de mejor calidad y almacenados a -20°C .

2.3 SELECCIÓN DE ESPECIE Y PUNTOS DE COLECTA.

Para probar la relación entre la diversidad de especies y genética, existe mucha dependencias de la selección del organismo de estudio (VELLEND, 2005). La

correlación entre los dos niveles es más fuerte cuando se utiliza especies comunes (VELLEND; GEBER, 2005). Por este motivo, la especie seleccionada para hacer los análisis moleculares fue *Heptapterus mustelinus* (Valenciennes, 1834) (Fig. 4), debido a que posee una buena representatividad, ocurriendo en 24 puntos (Fig. 3). Además, pertenece a una de las órdenes más representativas en ambientes de riachuelos en la región Neo-tropical, siendo estos los Siluriformes (CASTRO, 1999). De los puntos de ocurrencia, se seleccionó 19 locales para realizar los análisis moleculares (Fig. 3), los cuales tenían mayor potencial de representatividad de la diversidad genética de la especie, considerando la abundancia y la distancia entre las muestras. En los 19 puntos seleccionados se obtuvieron los valores de diversidad genética, diversidad de especies y variables ambientales.

La especie *H. mustelinus* es considerada de pequeño porte ya que alcanza un tamaño máximo de 130 mm (GRAÇA; PAVANELLI, 2007). Presenta comportamiento territorialista, habita en riachuelos de primera, segunda y tercera orden (VILELLA, 2002), aunque prefiere hábitats rasos (BECKER, 2002), sombreados con corriente y fondo rocoso (DALA-CORTE et al., 2009). Aparentemente son consumidores de detrito, alimentándose principalmente de detrito vegetal (GODOI et al., 2016), aunque otros estudios muestran la presencia de hábito predatorio para insectos acuáticos (ALBRECHT, 2012).



Figura 4. Fotografía de la especie *Heptapterus mustelinus*.

2.4 CARACTERIZACIÓN DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA.

Para acceder a la diversidad genética de la especie, se analizó, en lo posible, por lo menos 10 individuos de cada punto de muestreo. La diversidad genética fue obtenida por la secuencia parcial de la región D-Loop del genoma mitocondrial, utilizando los *primers* descritos por Meyer et al. (1990). El ADN total fue extraído con el uso de kits de extracción

comercial. Las secuencias D-Loop fueron obtenidas por medio de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) siguiendo los protocolos descritos en el trabajo de Meyer et al (1990). Los fragmentos de ADN amplificados fueron verificados en geles de agarosa al 1%, y tinturados con el colorante "GelRed". El producto de la PCR fue purificado con la enzima ExoSap-IT® (USB Corporation). Los productos de la reacción purificados fueron utilizados en la reacción de secuenciación utilizando el kit "Big Dye™ Terminator v 3.1 Cycle Sequencing Ready Reaction" (Applied Biosystems). Posterior a la amplificación, el producto de la reacción fue purificado por precipitación en EDTA/Acetato de sodio/etanol y analizado en un secuenciador de ADN automático, modelo ABI 3130-Genetic Analyzer (Applied Biosystems), disponible en la institución colaboradora de este proyecto (UNESP-Botucatu).

Las secuencias obtenidas fueron editadas con el programa Geneious® 7.1.3 para la obtención de las secuencias consenso. Para verificar la existencia de contaminantes (ADN exogeno), las secuencias fueron sometidas al programa BLAST disponible en el sitio web *National Center for Biotechnology Information* (NCBI) (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). El alineamiento de las secuencias se realizó usándose el algoritmo MUSCLE (Edgar, 2004) disponible online (<http://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/muscle/>).

La diversidad genética se estimó mediante la riqueza de haplotipos (Rh), utilizando el programa DnaSP (Rozas e Rozas, 1995), además se obtuvo también los índices de diversidad de haplotipos (Dh), que lleva en consideración la frecuencia de cada haplotipo y la diversidad nucleotídica (π), que considera las diferencias de bases en los diferentes haplotipos, los cuales fueron obtenidos con el programa *Arlequin 3.1* (Excoffier et al. 2005). Se obtuvo también la diversidad genética de Shannon (Sg) con el intuito de compararlo con la diversidad de especies ya que este índice puede ser aplicado tanto con datos genéticos y de especies (BLUM et al., 2012; SHERWIN et al., 2006). Se realizó también el análisis de distancias genéticas en pares con el índice de fijación θ_{st} , el cual es análogo al índice de *Fst* solo que se ajusta a la utilización de haplotipos. Los resultados θ_{st} se obtuvieron utilizando el programa *Arlequin 3.1* (Excoffier et al. 2005).

2.5 CARACTERIZACIÓN DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES.

La diversidad de especies fue estimada con la riqueza de especies (R_e), la cual es calculada con la suma del número de especies en cada punto de colecta. Además, se calculó también el índice de diversidad de Shannon (S_e) para cada punto, y para la diferenciación en las asambleas, se utilizó el índice de disimilitud de Bray-Curtis, los cuales son muy utilizados en diferentes trabajos con este enfoque (BLUM et al., 2012; KAHILAINEN, 2015). Los análisis de diversidad de especies se realizaron utilizando el *software R* con el paquete *vegan* v. 2.4-0. (OKSANEN et al., 2016).

2.6 CARACTERIZACIÓN DE LAS VARIABLES INDEPENDIENTES (AMBIENTE Y DISTANCIA).

Se probó la multicolinealidad en las variables ambientales, calculando el factor de inflación de la varianza (VIF), con el valor de corte de 3.0, utilizando el *software R* con el paquete *car* v. 2.1-4 (FOX et al., 2016). Posteriormente, los datos de las variables no colineales fueron estandarizadas con la transformación Z, utilizando el paquete *vegan* v. 2.4-0. (OKSANEN et al., 2016). Con las variables estandarizadas, se creó una matriz triangular de disimilitud utilizando el coeficiente de distancia Euclidiana, haciendo uso del paquete *vegan* v. 2.4-0. (OKSANEN et al., 2016) en el *software R*.

La distancia geográfica de un punto a otro se trazó por medio de los ríos siguiendo la red fluvial, utilizando el *software ArcMap* v. 10.1 con la herramienta *Network Analysis Toolbox/OD Cost Matrix Analysis Tool*, el cual obtiene la distancia en red entre todos los puntos dentro de cada río. Con los datos obtenidos en kilómetros se realizó una matriz triangular de distancia entre los puntos.

2.7 ANÁLISIS DE LOS DATOS.

Se analizó la SGDC en un enfoque de diversidad α (α -SGDC) y β (β -SGDC) (KAHILAINEN; PUURTINEN; KOTIAHO, 2014; LAMY et al., 2017), y se comparó las

variables dependientes (Diversidad α y β) con las independientes (ambiente y distancia) para encontrar las posibles explicaciones a dicha diversidad (Fig. 5).

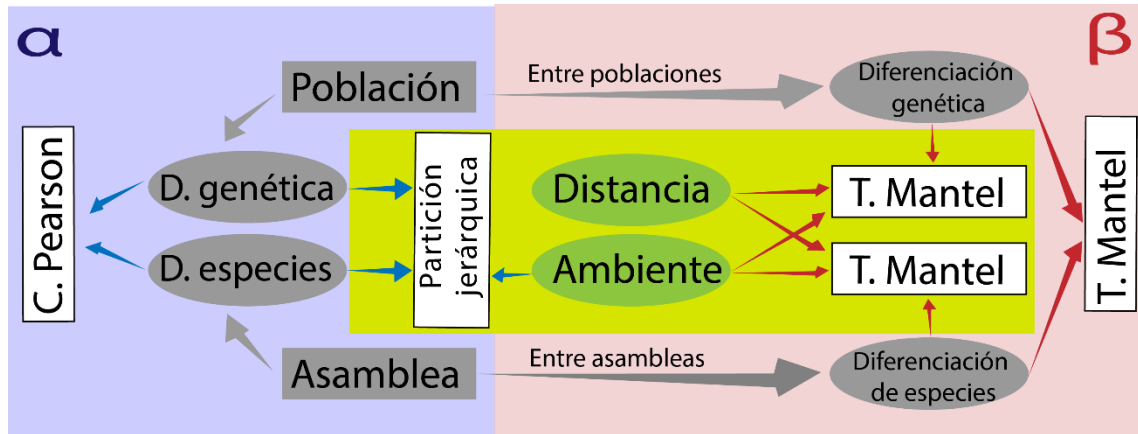


Figura 5. Análisis utilizados. Las figuras de color plomo corresponden a las variables dependientes, las de color verde las independientes y los cuadros blancos los análisis que comparan las variables. El fondo azul corresponde a los análisis de α -SGDC, el rojo β -SGDC y el fondo amarillo a los análisis correlacionando la diversidad en los dos niveles con las variables independientes.

2.7.1 Correlación de la diversidad genética – especies en las asambleas y poblaciones (α -SGDC).

Para correlacionar los dos niveles de diversidad, a nivel local, se realizó una correlación de Pearson entre la diversidad genética (R_h , D_h , π y S_g) y diversidad de especies (R_e y S_e) (Fig. 5). Las muestras se compararon de la siguiente manera: $R_h - R_e$, $D_h - S_e$, $\pi - S_e$ y $S_g - S_e$. En síntesis, se comparó ambos niveles utilizando los valores de riqueza, separados de los valores generados por índices de diversidad. La correlación se realizó en el *software R*, usando el paquete *vegan v. 2.4-0*. (OKSANEN et al., 2016).

2.7.2 Correlación de la diversidad genética – especies entre las asambleas y poblaciones (β -SGDC).

Para correlacionar la diferenciación genética entre puntos, estimada por el índice de distancia genética (θ_{st}), y la estructuración de las asambleas de especies, estimada con un índice de diferenciación de Bray-Curtis, se utilizó el test de Mantel (MANTEL, 1967)

(Fig. 5). El test de Mantel, en un sentido más simple, es equivalente al análisis de correlación de Pearson, entre los valores de las matrices de distancia, con permutaciones (BORCARD; GILLET; LEGENDRE, 2011). Las significancias de las matrices fueron testadas utilizando dicho test, con 1000 permutaciones al azar. Los análisis fueron realizados utilizando el *software R*, con el paquete *vegan* (OKSANEN et al., 2016).

2.7.3 Correlación de los niveles de diversidad (genética y especies) con las variables ambientales y distancia.

Para saber que variable ambiental explica la diversidad de especies y genética dentro de cada punto, se realizó un análisis de partición jerárquica con aleatorización de 5000 (CHEVAN; SUTHERLAND, 1991). Para generar este tipo de respuesta, los trabajos publicados por la genética de comunidades, se basaron en análisis de regresión múltiple, a pesar de esto, optamos por realizar un análisis de partición jerárquica ya que este análisis promete ser más explicativo debido a que presenta aleatorización de la matriz de datos, para encontrar las posibles variables respuesta (NALLY, 2002). Por otro lado, para estimar si la diferenciación genética y la diferenciación de especies en las asambleas están relacionados a características ambientales del local o a la distancia entre cada punto, se comparó las matrices triangulares de las variables ambiental obtenida por el coeficiente de distancia Euclidiana y distancia entre puntos, con las matrices de θ_{st} y *Bray-curtis*, utilizando el test de Mantel (MANTEL, 1967) (Fig. 5), con 1000 permutaciones al azar. Los análisis se realizaron utilizando el *software R*. Para el análisis de partición jerárquica se utilizó el paquete *hier.part* v. 1.0-4 (WALSH; NALLY, 2013) y para el test de Mantel, el paquete *vegan* v. 2.4-0. (OKSANEN et al., 2016).

3 RESULTADOS

De los 19 puntos pretendidos a ser analizados se terminó utilizando solo 15 debido a que la información genética de cuatro no fue conseguida. La riqueza de especies (Re) en los puntos utilizados varió de tres a 12 especies (Fig. 6) y la diversidad de especies de Shannon (Hs) varió de 0.52 a 2.06 (Tabla 2). En los 15 puntos de ocurrencia de *H. mustelinus*, el número de individuos en cada muestra vario de siete a 111 especímenes (Tabla 2).

Tabla 2. Numero de *H. mustelinus* capturados y secuenciados con los valores de diversidad genética y de especie en los 15 puntos analizados de la Cuenca Hídrica del Paraná III.

Puntos	NHm	NS	Rh	Dh	π	Re	Hg	Hs
BPIII-5	14	13	4	0.526	0.086	12	0.94	2.07
BPIII-6	15	10	5	0.756	0.068	11	1.36	2.05
BPIII-7	39	8	5	0.857	0.100	7	1.49	1.05
BPIII-8	20	7	3	0.667	0.042	4	0.96	1.00
BPIII-15	44	15	3	0.615	0.037	6	0.96	0.73
BPIII-18	8	7	2	0.476	0.026	11	0.60	1.76
BPIII-19	13	11	1	0.000	0.000	5	0.00	1.17
BPIII-31	32	10	2	0.200	0.011	3	0.33	1.05
BPIII-32	65	10	2	0.182	0.010	3	0.30	0.81
BPIII-38	75	11	3	0.618	0.036	7	0.92	0.99
BPIII-39	13	7	3	0.714	0.063	4	1.00	1.04
BPIII-41	34	7	3	0.714	0.048	3	1.00	0.59
BPIII-43	111	14	1	0.000	0.000	7	0.00	0.96
BPIII-50	7	4	1	0.000	0.000	9	0.00	1.84
BPIII-55	10	5	1	0.000	0.000	6	0.00	1.54

NHm corresponde al total de individuos de *H. mustelinus* capturados, NS al número de secuencias obtenidas, Rh riqueza de especies, Dh diversidad de haplotipos, π diversidad nucleotídica, Re riqueza de especies, Hg diversidad genética de Shannon y Hs diversidad de especies de Shannon.

De las extracciones genéticas exitosas, se secuenció la región D-Loop de 198 individuos, siendo que, al final se utilizó apenas las secuencias de 139 especímenes, debido a que se descartó aquellas secuencias de mala calidad. Ninguna de las secuencias presento contaminantes, después del chequeo en el *Blast-NCBI*. Las secuencias finales poseen 843 pb y 21 sitios variables. Producto de los sitios variables se encontró 20 haplotipos, de los cuales los haplotipos Hap_2 y Hap_6 fueron los más abundantes en la muestra (Figura 6).

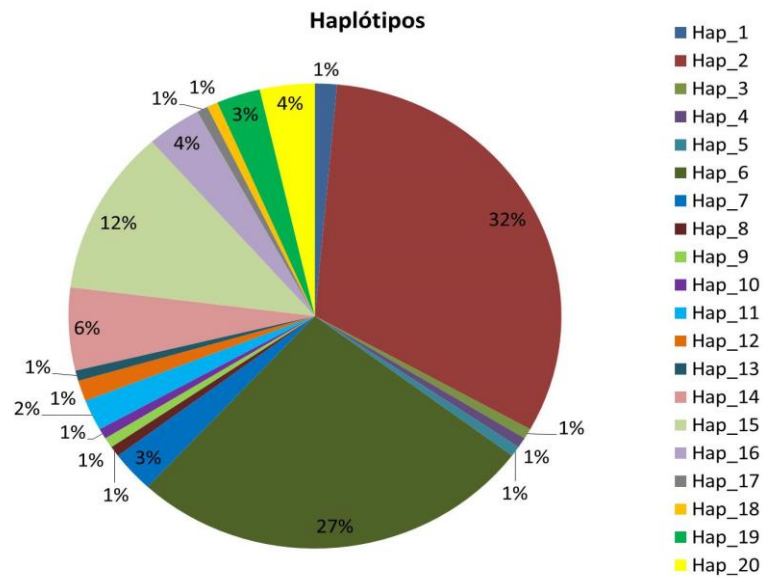


Figura 6. Frecuencia de haplotipos de *H. mustelinus* en la cuenca hídrica del Paraná III.

La diversidad haplotípica (D_h) de toda la muestra fue de 0.81. La riqueza de haplotipos (R_h) en los puntos analizados varió de 1 a 5 (Fig. 7). La diversidad de haplotipos (D_h) varió de 0 a 0.85, la diversidad nucleotídica (π) de 0 a 0.09, y la diversidad genética de Shannon (H_g) de 0 a 1.49 (Tabla 2).

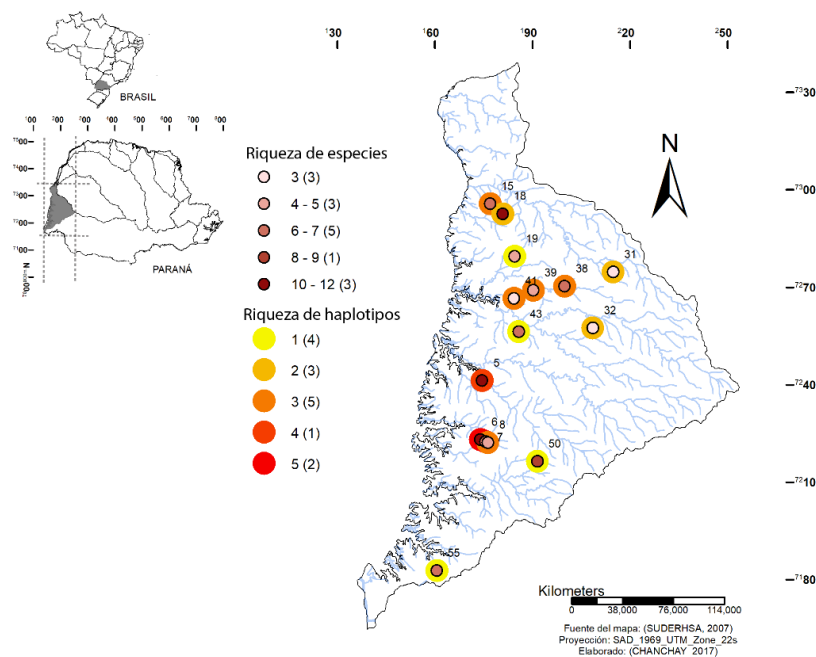


Figura 7. Mapa mostrando la riqueza de especies y riqueza de haplotipos de *H. mustelinus* en la cuenca hídrica del Paraná III, en los locales analizados. Los números dentro del mapa corresponden a los puntos de colecta. Los números en paréntesis alado de los gradientes de riqueza de haplotipos y especies corresponden al total de puntos con dichos valores de riqueza.

Los valores de las variables ambientales colectadas se muestran en la tabla 1. Las variables que no presentaron colinearidad fueron: sombra, pH, conductividad, turbidez, y velocidad. La distancia entre los puntos, por medio de los ríos varió de 1.14 km a 278.95 km (Tabla 3).

Tabla 3. Matriz de distancia entre los puntos en Kilómetros.

	BP111-5	BP111-6	BP111-7	BP111-8	BP111-15	BP111-18	BP111-19	BP111-31	BP111-32	BP111-38	BP111-39	BP111-41	BP111-43	BP111-50	BP111-55
BP111-5	0.00														
BP111-6	83.69	0.00													
BP111-7	86.17	2.48	0.00												
BP111-8	86.97	3.28	1.14	0.00											
BP111-15	83.53	118.11	120.59	121.39	0.00										
BP111-18	90.25	124.83	127.31	128.11	16.87	0.00									
BP111-19	72.17	106.75	109.23	110.03	81.59	88.31	0.00								
BP111-31	188.02	222.61	225.08	225.89	114.64	114.91	186.08	0.00							
BP111-32	120.83	155.41	157.89	158.69	130.25	136.97	101.34	234.75	0.00						
BP111-38	96.47	131.05	133.53	134.34	105.89	112.62	76.99	210.39	109.79	0.00					
BP111-39	77.31	111.89	114.37	115.17	86.73	93.45	57.83	191.23	90.62	19.67	0.00				
BP111-41	61.62	96.20	98.68	99.48	71.04	77.76	42.13	175.53	74.93	35.59	16.43	0.00			
BP111-43	78.03	112.61	115.09	115.89	87.45	94.17	58.54	191.94	53.83	66.99	47.82	32.13	0.00		
BP111-50	14.00	112.22	114.70	115.51	174.46	181.18	163.09	278.95	211.76	187.40	168.24	152.54	168.95	0.00	
BP111-55	111.45	83.64	86.11	86.92	145.87	152.59	134.51	250.36	183.17	158.81	139.65	123.96	140.37	96.62	0.00

3.1 CORRELACIÓN DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA – ESPECIES EN LAS ASAMBLEAS Y POBLACIONES (α -SGDC).

La α -SGDC, utilizando índices de diversidad, no fue significativo, dando como resultado altos valores de p entre Hs - Hg (p = 0.89), Hs - Dg (p = 0.68) y Hs - π (p = 0,62). De igual manera, la α -SGDC utilizando Rh – Re no fue significativa (p = 0.31).

3.2 CORRELACIÓN DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA – ESPECIES ENTRE LAS ASAMBLEAS Y POBLACIONES (β -SGDC).

La β -SGDC utilizando la matriz triangular de distancia genética θ_{st} (Tabla 4) y la matriz de disimilitud de *Bray-Curtis* (Tabla 5), no fue significativa ($r = 0.23$ y $p = 0.80$).

Tabla 4. Matriz de distancias genéticas en pares θ_{st} .

	BPIII-5	BPIII-6	BPIII-7	BPIII-8	BPIII-15	BPIII-18	BPIII-19	BPIII-31	BPIII-32	BPIII-38	BPIII-39	BPIII-41	BPIII-43	BPIII-50	BPIII-55
BPIII-5	0.00														
BPIII-6	0.03	0.00													
BPIII-7	0.22	0.27	0.00												
BPIII-8	0.21	0.24	0.45	0.00											
BPIII-15	0.39	0.33	0.39	0.40	0.00										
BPIII-18	0.04	0.07	0.45	0.16	0.55	0.00									
BPIII-19	0.47	0.56	0.65	0.19	0.56	0.73	0.00								
BPIII-31	0.38	0.44	0.59	0.01	0.49	0.52	0.01	0.00							
BPIII-32	0.52	0.61	0.71	0.77	0.81	0.77	0.95	0.90	0.00						
BPIII-38	0.43	0.49	0.61	0.55	0.69	0.55	0.78	0.70	0.09	0.00					
BPIII-39	0.08	0.09	0.39	-0.04	0.43	-0.07	0.43	0.25	0.67	0.47	0.00				
BPIII-41	0.08	0.09	0.41	-0.04	0.46	-0.09	0.49	0.29	0.71	0.50	-0.14	0.00			
BPIII-43	0.15	0.25	0.65	0.68	0.78	0.30	1.00	0.91	0.93	0.76	0.34	0.39	0.00		
BPIII-50	0.86	0.90	0.87	0.94	0.94	0.96	1.00	0.98	0.99	0.95	0.92	0.94	1.00	0.00	
BPIII-55	0.84	0.88	0.86	0.93	0.92	0.96	1.00	0.98	0.98	0.94	0.90	0.92	1.00	1.00	0.00

Tabla 5. Matriz de disimilitud en las asambleas por el índice de *Bray-Curtis*.

	BPIII-5	BPIII-6	BPIII-7	BPIII-8	BPIII-15	BPIII-18	BPIII-19	BPIII-31	BPIII-32	BPIII-38	BPIII-39	BPIII-41	BPIII-43	BPIII-50	BPIII-55
BPIII-5	0.000														
BPIII-6	0.589	0.000													
BPIII-7	0.655	0.509	0.000												
BPIII-8	0.670	0.368	0.333	0.000											
BPIII-15	0.706	0.699	0.279	0.543	0.000										
BPIII-18	0.576	0.709	0.683	0.732	0.780	0.000									
BPIII-19	0.697	0.751	0.820	0.824	0.831	0.577	0.000								
BPIII-31	0.769	0.744	0.447	0.558	0.475	0.857	0.854	0.000							
BPIII-32	0.720	0.805	0.487	0.699	0.404	0.759	0.797	0.607	0.000						
BPIII-38	0.811	0.755	0.478	0.648	0.438	0.853	0.880	0.547	0.214	0.000					
BPIII-39	0.653	0.570	0.636	0.483	0.579	0.758	0.803	0.682	0.778	0.714	0.000				
BPIII-41	0.691	0.703	0.313	0.500	0.286	0.795	0.818	0.418	0.496	0.541	0.594	0.000			
BPIII-43	0.858	0.815	0.617	0.754	0.587	0.911	0.903	0.573	0.449	0.293	0.799	0.662	0.000		
BPIII-50	0.928	0.770	0.821	0.766	0.919	0.869	0.950	0.821	0.818	0.744	0.873	0.934	0.804	0.000	
BPIII-55	0.660	0.491	0.574	0.393	0.664	0.691	0.828	0.782	0.865	0.809	0.589	0.789	0.867	0.736	0.000

3.3 CORRELACIÓN DE LOS NIVELES DE DIVERSIDAD (GENÉTICA Y ESPECIES) CON LAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES Y DISTANCIA.

Los resultados de la partición jerárquica, para explicar que variables ambientales, explican la diversidad genética en término de riqueza de holotipos en cada local, dio como resultado ser significativo para la sombra y pH, debido a que estas variables presentaron un valor de Z-score mayor a 1,65 (Figura 8).

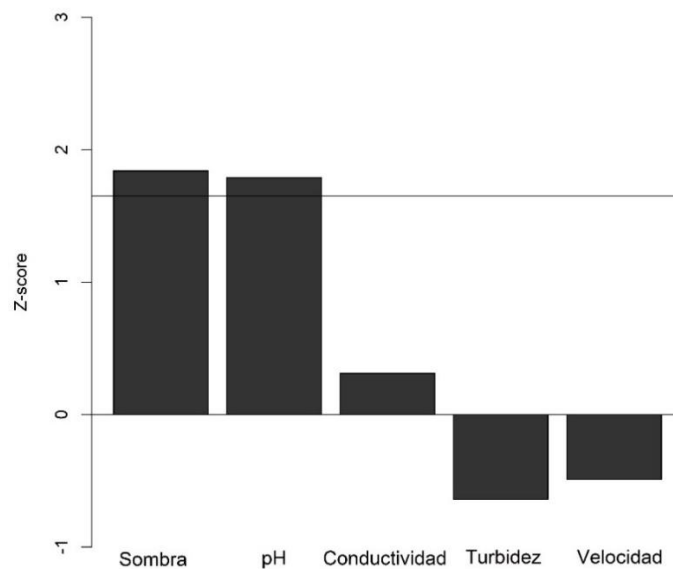


Figura 8. Valores de Z-score para las variables ambientales no colineares. Valores arriba de 1,65 son significantes.

Individualmente, la sombra explica en 21% la variación genética y en conjunto, con interacción de otras variables, un 12% obteniendo así, un total de explicación de 33%. El pH, individualmente, explica un 21% de la variación genética y bajo la interacción de otras variables un 14%, dando como un total de explicación de 36%. Siendo que a medida que aumenta la sombra disminuye la riqueza de haplotipos y a medida que aumenta el pH disminuye el número de haplotipos (Fig. 9). Por otro lado las variables ambientales no fueron significativas para explicar la diversidad de especies dentro las asambleas de peces.

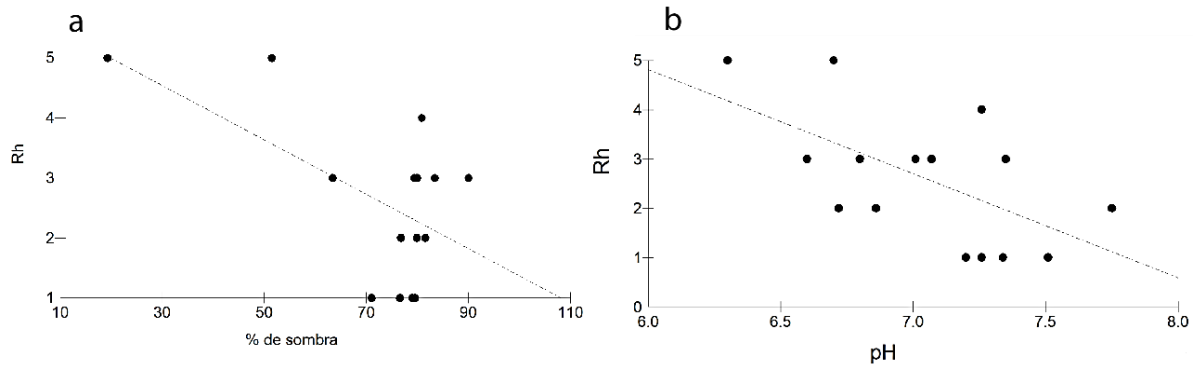


Figura 9. Variables que responden a la Riqueza de haplotipos. La figura a muestra la relación entre la riqueza de haplotipos (Rh) con el % de sombra y la figura b con el pH.

La diferenciación genética por θ_{st} en las poblaciones fue explicada por la distancia geográfica entre los puntos ($r = 0.33$ y $p = 0.046$) (Fig. 10), mientras que las características ambientales en los locales no generaron algún tipo de influencia ($r = -0.13$ y $p = 0.75$). La distancia entre las asambleas y las características ambientales no fueron significativas para explicar la composición de especies ($r = 0.21$ y $p = 0.09$) ($r = -0.23$ y $p = 0.95$)

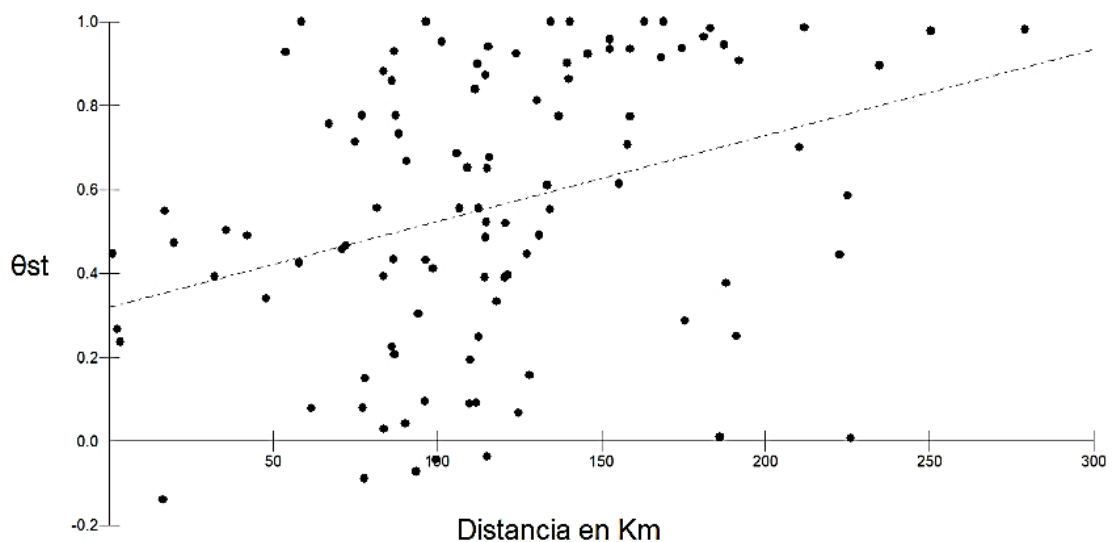


Figura 10. Relación entre la distancia geográfica (Km) y la distancia genética por θ_{st} .

4 DISCUSIÓN

En el presente trabajo los resultados mostraron la inexistencia de la α -SGDC y β -SGDC, siendo que la no significativa SGDC, ya ha sido relatada en otras investigaciones (DERRY et al., 2009; HELM et al., 2009; KAHILAINEN, 2015; ODAT; JETSCHKE; HELLWIG, 2004; TABERLET et al., 2012). De la misma forma, en trabajos que correlacionan la diversidad de especies con la diversidad genética de diferentes especies, una α -SGDC fue obtenida en apenas algunas de ellas, demostrando que las correlaciones son altamente variables dentro del mismo sistema de estudio (MARSHALL; CAMP, 2006; ROBINSON et al., 2010; TABERLET et al., 2012). Sin embargo la mayoría de las α -SGDCs, parecen ser más significativas cuando se estudian sistemas parecidos a islas y de tamaño limitado, con muestreos discretos, en relación a muestreos no discretos en parcelas de área estandarizada (KAHILAINEN; PUURTINEN; KOTIAHO, 2014; VELLEND et al., 2014; VELLEND; GEBER, 2005). Hay que tener en cuenta también, que la riqueza de especies en las asambleas de peces son variables temporalmente, principalmente cuando las asambleas están formadas por especies migratorias y menor grado cuando existe prevalencia de especies sedentarias (NOBILE, 2015). De este modo, una correlación entre las dos variables sería mejor representado si se comparara entre especies con similitudes ecológicas, ya que de esta manera la probabilidad de ser influenciadas de manera similar aumenta (KAHILAINEN, 2015). A pesar de relatos de la no significancia estadística en las relaciones, se ha mantenido una generalización de la existencia de la correlación por parte de Vellend y colaboradores (2014), alegando que los resultados serían producto de un bajo muestreo. Por otro lado, Kahilainen, Puurtinen y Kotiaho (2014), entre los 19 trabajos que analizaron y que presentaron una α -SGDCs, seis de estos estudios, los autores aseguran que la correlación se debió al tamaño de la comunidad. Otra variable que influencia mucho en la correlación, es la variabilidad genética del marcador molecular, siendo que la mayoría de los trabajos que presentaron α -SGDC utilizaron marcadores con alto número de alelos (> 71) o haplotipos (990) y en otros casos juntaron más de un marcador para estimar la diversidad genética (BLUM et al., 2012; CLEARY et al., 2006; KARLIN; GUTTMAN; RATHBUN, 1984; LAMY et al., 2013; MARSHALL; CAMP, 2006; PAPADOPOULOU et al., 2011). De esta manera, es posible que la correlación pueda ser significativa si se utilizase un marcador con mayor tasa de diversificación y por ende mayor número de variantes. A pesar que la región el D-Loop es muy utilizado para análisis de genética de poblaciones, la tasa de diversificación es relativamente más baja en comparación con otros marcadores como micro-satélites que

presenta mayor número de variantes y muestran relaciones más recientes. Además de esto, los bajos números de puntos y individuos por punto analizados en el presente trabajo, también pueden haber contribuido con los resultados.

La β -SGDC parecen ser más relacionados con la conectividad (BLUM et al., 2012; KAHILAINEN; PUURTINEN; KOTIAHO, 2014), siendo que del mismo modo que con la α -SGDC, la no delimitación comparativa entre asambleas con especies migratorias y sedentarias podrían generar correlaciones no significativas.

A pesar de que los resultados no sean significativos, la teoría ya predecía una posible inexistencia en la correlación (VELLEND, 2005) debido a que la diversidad genética de algunas especies pueden no ser influenciadas de igual manera que la diversidad de especies en algunos locales (BELL, 2008; VELLEND et al., 2014). A pesar de no existir algún tipo de correlación, los resultados generados colaboran a la incertidumbre de conocimiento acerca de la SGDC, ya que los estudios utilizando este enfoque aún son relativamente pocos (KAHILAINEN, 2015) y muchos en los que se basó Velled (2005) no presentaron significancia estadística.

Los resultados entre la distancia geográfica y las diferencias entre las asambleas no fue significativo, esto podría deberse a que en cada local existen especies con ecologías diferentes siendo que, unas poseen mayor capacidad migratoria que otras (GRAÇA; PAVANELLI, 2007). Además, los locales poseían condiciones ambientales diferentes, lo cual termina favoreciendo o desfavoreciendo a ciertas especies, reflejándose en las abundancias relativas y generando mayor diferencia, ya que el índice de *Bray-Curtis* considera las incidencias y abundancias de las especies (BRAY; CURTIS, 1957). Estudios de diversidad β en las asambleas de peces en esta región mostraron que los gradientes transversales son más influyentes para la similitud de las especies que gradientes longitudinales, no en tanto, se mostró también que locales con ambientes loticos y lenticos mostraron mayor diversidad β (OLIVEIRA; GOULART; MINTE-VERA, 2004). Esto se debe a que la diferencia en la presencia de especies además de la capacidad migratoria depende de los tipos de micro hábitats presentes en los locales (OLIVEIRA; GOULART; MINTE-VERA, 2004).

Por otro lado la correlación entre distancia geográfica y θ_{st} fue significativa, siendo que, a medida que se incrementa la distancia de un punto a otro, se aumenta la diferenciación genética (Fig. 10). Este resultado está íntimamente ligado a la capacidad de dispersión de la especie, por lo tanto, la migración y el aislamiento terminan moldeando su

estructuración genética (OSTELLO et al., 2003). De esta manera, la diferenciación genética ocurre por el bajo flujo genético entre los locales, bajos niveles de migración y aislamiento dentro de las muestras (WRIGHT, 1940). Este patrón de baja dispersión a causa de la distancia geográfica es esperada para especies de pequeño porte (CASTRO, 1999). Otros trabajos con peces de agua dulce han mostrado también este patrón (OCHOA et al., 2015; PAIVA; DERGAM; MACHADO, 2006; TELLES et al., 2014). La especie *H. mustelinus* es adaptada a pequeños agujeros (DALA-CORTE et al., 2009), y presenta comportamiento territorialistas (VILELLA, 2002). Debido a esto, podría decirse que, esta especie, aparentemente, presenta un hábito de vida más sedentario, lo cual explicaría las diferencias genéticas por la distancia geográfica, debido a la baja tasa de migración.

A pesar de que el ambiente, en general, no se correlaciona con la estructuración genética y la estructuración de las asambleas de peces, a nivel local, la diversidad genética, en términos de riqueza de haplotipos, se correlaciona con la sombra y el pH. De esta manera, lugares más abiertos y con menor porcentaje de sombra, la riqueza de haplotipos fue mayor en relación a lugares con mayor porcentaje de sombra, lo cual equivale a una mayor cobertura vegetal. Esto podría deberse a la competencia interespecífica de *H. mustelinus* con otras especies como, por ejemplo, con *Bryconamericus iheringii*, con el cual presenta una sobre-posición de nicho de 0.92 (ALBRECHT, 2012), siendo que esta especie fue registrada en nueve de los puntos analizados, en lugares con baja y alta proporción de sombra. Estudios de las preferencias alimentares de ambas especies muestran una predilección por los mismos recursos alimentares en ambientes con vegetación marginal, en las estaciones de verano, siendo estos insectos de la orden Plecoptera (ALBRECHT, 2012), al contrario, en áreas abiertas con escasa vegetación marginal, las preferencias alimentares de las especies son diferenciadas, siendo que *H. mustelinus* prefiere Hydracarina y *B. iheringii*, Diptera (ALBRECHT, 2012). Por otro lado, se sabe que *H. mustelinus* es una especie de hábitos nocturnos (GELÓS et al., 2010), lo cual también es registrado para los adultos desenvueltos de *B. iheringii*, que se alimentan en los atardeceres y periodos nocturnos (BORGES et al., 2006), de esta manera, la exploración de recursos alimentares diferenciados en ambientes abiertos podrían permitir de mejor manera la coexistencia de las especies y a su vez, disminuir los efectos de la competencia, favoreciendo la manutención de la diversidad genética alta en dichos locales. Considerando que el marcador molecular utilizado es neutro, esta alta diversidad genética podría deberse al aumento de la población efectiva de la especie (VELLEND; GEBER, 2005).

La otra variable que explico el aumento de la riqueza de haplotipos fue el pH, siendo que en locales con valores tendiendo ácidos, la riqueza es mayor en contrapartida de lugares con pH neutro y tendiendo a básico. En realidad la relación entre el pH y el número de haplotipos no está muy claro, ya que el pH puede ser la causa por el cual varié el número de haplotipos o el síntoma de otro efecto que no hemos considerado, con todo el soporte estadístico es fuerte mostrando que esta variable se correlaciona con el número de haplotipos de la especie *H. mustelinus*.

5 CONCLUSIONES

El presente trabajo, se muestra bastante relevante, pues, aborda un análisis integrativo (genética de comunidades), el cual, aun es poco explorado en la literatura de modo general, además que es el primero en aplicar este abordaje en peces de riachuelos, en la regio Neotropical. La α -SGDC y β -SGDC no significativa encontrada, pueden ser el reflejo del bajo número de puntos o de individuos muestreados en cada punto, sumándolo a esto la variabilidad del marcador molecular utilizado. Con todo, como discutido anteriormente, la no significancia puede ser el real patrón para esta especie. Así, el aumento del número de puntos y individuos en la muestra pueden fornecer un mayor grado de seguridad para los resultados encontrados.

Por otro lado, fue posible detectar correlaciones significativas entre los índices de diversidad y de estructuración genética con las variables ambientales y espaciales, que de modo general, colaboran a la teoría de genética de comunidades, indicando que existe un paralelismo entre los mecanismos que influyen la diversidad genética y de especies. De esta forma, nuestro trabajo resalta la importancia de este tipo de estudios, para generar una mejor comprensión de los mecanismos envueltos en la producción, manutención y modificación de ambos niveles de diversidad, los cuales están íntimamente conectados.

6 BIBLIOGRAFÍA

- ALBERT, J. S.; BART, H. L. J.; REIS, R. E. B. Species Richness and Cladal Diversity. In: JAMES S. ALBERT; REIS, R. E. **Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes**. 1. ed. London: University of California Press, 2011. p. 89–104.
- ALBERT, J. S.; PETRY, P.; REIS, R. E. Major Biogeographic and Phylogenetic Patterns. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. **Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes**. 1. ed. London: University of California Press, 2011. p. 21–58.
- ALBERT, J. S.; REIS, R. E. Introduction to Neotropical Freshwaters. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. **Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes**. 1. ed. London: University of California Press, 2011. p. 3–20.
- ALBRECHT, M. **Influência da mata ciliar em parâmetros da ictiocenose e em aspectos populacionais de quatro espécies de peixes em riachos no sul do Brasil**. São Leopoldo: UNIVERSIDADE DO VALE DO RIO DOS SINOS – UNISINOS, 2012.
- AMARASEKARE, P. The geometry of coexistence. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 71, n. 1, p. 1–31, 2000.
- ANTONOVICS, J. The Input from Population Genetics: “The New Ecological Genetics”. **Systematic Botany**, v. 1, n. 3, p. 233–245, 1976.
- ANTONOVICS, J. Toward community genetics. In: FRITZ, R. S.; SIMMS, E. L. **Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution, genetics**. Chicago: University of Chicago Press, 1992. p. 426–449.
- BECKER, F. G. **Distribuição e abundância de peixes e suas relações com características de habitat local, bacia de drenagem, e posição espacial em riachos de Mata Atlântica (bacia do rio Maquiná, RS, Brasil)**. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos, 2002.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. Patterns in Species Richness. In: **ECOLOGY From Individuals to Ecosystems**. 4 ed. United Kingdom: Library of Congress Cataloging-in-Publication Data, 2006a. p. 602–632.
- BEGON, MI.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. The Nature of the Community: Patterns in Space and Time. In: **ECOLOGY From Individuals to Ecosystems**. 4 ed. United Kingdom: Library of Congress Cataloging-in-Publication Data, 2006b. p. 469–498.
- BELL, G. **Selection: the mechanism of evolution**. 2nd. ed. New York: Oxford University Press, 2008.
- BICKHAM, J. W. et al. Effects of chemical contaminants on genetic diversity in natural populations : implications for biomonitoring and ecotoxicology. **Mutation research**, v. 463, n. 1, p. 33–51, 2000.
- BINCKLEY, C. A.; RESETARITS, W. J. Habitat selection determines abundance, richness and species composition of beetles in aquatic communities. **Biology Letters**, v. 1, n. 3, p. 370–374, 2005.
- BLUM, M. J. et al. Genetic diversity and species diversity of stream fishes covary across a land-use gradient. **Oecologia**, v. 168, n. 1, p. 83–95, 2012.
- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. **Numerical Ecology with R**. New York:

Springer, 2011.

BORGES, R. Z. et al. Morfologia do trato digestório e dieta de larvas de *Bryconamericus aff. iheringii* (Boulenger, 1887) (Osteichthyes, Characidae). **Acta Scientiarum - Biological Sciences**, v. 28, n. 1, p. 51–57, 2006.

BRAY, J. R.; CURTIS, J. T. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. **Ecological Monographs**, v. 27, n. 4, p. 325–349, 1957.

BROWER, J. E.; ZAR, J. H. **Field and laboratory methods for general ecology**. 2 ed. Dubuque: Brown Publishers, 1984.

CASATTI, L.; LANGEANI, F.; CASTRO, R. M. C. Peixes De Riacho Do Parque Estadual Morro Do Diabo , Bacia Do Alto Rio Paraná , Sp. **Biota Neotropica**, v. 1, n. 1, p. 1–15, 2001.

CASTRO, R. et al. Estrutura E Composição Da Ictiofauna De Riachos Do Rio Paranapanema , Sudeste E Sul Do Brasil. **Biota Neotropica**, v. 3, n. 1, p. 1–14, 2003.

CASTRO, R. M. C. Evolução da Ictiofauna de riachos Sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. In: CARAMASCHI, E. P. R.; MAZZONI, R.; PERES-NETO, P. R. **Ecologia de Peixes de Riachos. Série Oecologia Brasiliensis**. Rio de Janeiro: PPGE-UFRJ, 1999. v. 6p. 139–155.

CHEVAN, A.; SUTHERLAND, M. Hierarchical Partitioning. **The American Statistician**, v. 45, n. 2, p. 90–96, 1991.

CLEARY, D. F. R. et al. Parallel responses of species and genetic diversity to El Niño Southern Oscillation induced environmental destruction. **Ecology Letters**, v. 9, n. 3, p. 304–310, 2006.

CRAMPTON, W. G. R. An Ecological Perspective on Diversity and Distributions. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. **Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes**. 1. ed. London: University of California Press, 2011. p. 165–190.

CRUTSINGER, G. M. A community genetics perspective: opportunities for the coming decade. **The New phytologist**, v. 210, n. 1, p. 65–70, 14 jul. 2015.

DALA-CORTE, R. B. et al. Levantamento da ictiofauna da Floresta Nacional de Canela , na região superior da bacia hidrográfica do Rio Caf , Rio Grande do Sul , Brasil. **Biota Neotropical**, v. 9, n. 2, 2009.

DE LUCENA, C. A. S.; SOARES, H. G. Review of species of the *Astyanax bimaculatus* “caudal peduncle spot” subgroup sensu Garutti & Langeani (Characiformes, Characidae) from the rio la Plata and rio São Francisco drainages and coastal systems of southern Brazil and Uruguay. **Zootaxa**, v. 4072, n. 1, p. 101–125, 2016.

DERRY, A. M. et al. Ecological linkages between community and genetic diversity in zooplankton among boreal shield lakes. **Ecology**, v. 90, p. 2275–2286, 2009.

DETENBECK, N. E. et al. Recovery of temperate-stream fish communities from disturbance: A review of case studies and synthesis of theory. **Environmental Management**, v. 16, n. 1, p. 33–53, 1992.

DI-BITETTI, M. S.; PLACCI, G.; DIETZ, L. A. **Uma visão de biodiversidade para a Ecorregião Florestas do Alto Paraná - bioma Mata Atlântica: planejando a paisagem de conservação da biodiversidade e estabelecendo prioridades para ações de conservação**. World Wild ed. Washington, D.C.: World Wildlife Fund, 2003.

EVANNO, G. et al. Parallel changes in genetic diversity and species diversity following a natural disturbance. **Molecular Ecology**, v. 18, n. 6, p. 1137–1144, 2009.

FAUTH, A. J. E. et al. Simplifying the Jargon of Community Ecology A Conceptual Approach. **The American Naturalist**, v. 147, n. 2, p. 282–286, 1996.

FOX, J. et al. **Car**, 2016.

FROTA, A. et al. Inventory of the fish fauna from Ivaí River basin, Paraná State, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 16, n. 3, 2016.

GALVES, W.; SHIBATTA, O. A.; JEREP, F. C. Estudos sobre diversidade de peixes da bacia do alto rio Paraná: uma revisão histórica. **Semina: Ciências Biológicas e da Saúde (Londrina PR)**, v. 30, n. 2, p. 141–154, 2009.

GASTON, K. J. Species richness: measure and measurement. In: **Biodiversity: a biology of numbers and difference**. p. 77–113.

GELÓS, M. et al. Seasonal and diel changes in fish activity and potential cascading effects in subtropical shallow lakes with different water transparency. **Hydrobiologia**, v. 646, n. 1, p. 173–185, 2010.

GODOI, K. T. DE et al. Composição da dieta de peixes capturados na área de influência da pequena central hidrelétrica são francisco, rio são francisco verdadeiro, Paraná. **XVIII SEAP**, p. 1–4, 2016.

GRAÇA, W. J.; PAVANELLI, C. S. **Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes**. 1 ed. Maringá: EDUEM, 2007.

HARPER, J. L.; HAWKSWORTH, D. L. Preface. **Philosophical Transactions: Biological Sciences**, v. 345, n. 1311, p. 5–12, 1994.

HELM, A. et al. Human influence lowers plant genetic diversity in communities with extinction debt. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1329–1336, 2009.

INSTITUTO DAS AGUAS DO PARANÁ. **CARACTERÍSTICAS GERAIS DA BACIA**.

Disponível em:

<<http://www.aguasparana.pr.gov.br/modules/conteudo/conteudo.php?conteudo=239>>. Acesso em: 1 maio. 2017.

KAHILAINEN, A. **Interactions and Patterns between Species Diversity and Genetic Diversity**. UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, 2015.

KAHILAINEN, A.; PUURTINEN, M.; KOTIAHO, J. S. Conservation implications of species-genetic diversity correlations. **Global Ecology and Conservation**, v. 2, p. 315–323, 2014.

KARLIN, A. A.; GUTTMAN, S. I.; RATHBUN, S. L. Spatial Autocorrelation Analysis of Heterozygosity and Geographic Distribution in Populations of *Desmognathus fuscus* (Amphibia: Plethodontidae). **Copeia**, v. 1984, n. 2, p. 343–356, 1984.

KELLER, L. F.; WALLER, D. M. Inbreeding effects in wild populations. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 17, n. 5, p. 230–241, 2002.

LAMY, T. et al. Variation in habitat connectivity generates positive correlations between species and genetic diversity in a metacommunity. **Molecular Ecology**, v. 22, n. 17, p. 4445–4456, 2013.

- LAMY, T. et al. The contribution of species-genetic diversity correlations to the understanding of community assembly rules. **Oikos**, n. June, 2017.
- LANGGANI, F. Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná : composição atual e perspectivas futuras. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 3, p. 181–197, 2007.
- LUNDBERG, J. G. et al. The stage for neotropical fish diversification a history of tropical south american rivers. In: MALABARBA, L. et al. **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. EDIPUCRS ed. Porto Alegre: . p. 13–48.
- MAGURRAN, A. E. Ecology: Linking Species Diversity and Genetic Diversity. **Current Biology**, v. 15, n. 15, p. 597–599, 2005.
- MAGURRAN, A. E. Q & A : What is biodiversity ? **BioMed central Biology**, p. 2–5, 2010.
- MAGURRAN, A. E. **Medindo a Diversidade Biológica**. UFPR ed. Curitiba: [s.n.].
- MANTEL, N. The detection of disease clusteing and a generalized regression approach. **Cancer Research**, v. 27, n. 2, p. 209–220, 1967.
- MARSHALL, J. L.; CAMP, C. D. Environmental correlates of species and genetic richness in lungless salamanders (family plethodontidae). **Acta Oecologica**, v. 29, p. 33–44, 2006.
- MELO, A. S. O que ganhamos “confundindo” riqueza de espécies e equabilidade em um índice de diversidade? **Biota Neotropica**, v. 8, n. 3, p. 0–0, 2008.
- MORENO, C. E. Métodos para medir la biodiversidad. **M&T - Manuales y Tesis SEA**, v. 1, p. 86, 2001.
- NALLY, R. MAC. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. **Biodiversity and Conservation**, v. 11, n. September, p. 1397–1401, 2002.
- NOBILE, A. B. **A ictiofauna do rio Taquari, Alto rio Paranapanema, Bacia do Alto Paraná: distribuição espaço-temporal e aspectos reprodutivos**. UNESP, 2015.
- OCHOA, L. E. et al. Genetic structure and historical diversification of catfish *Brachyplatystoma platynemum* (Siluriformes: Pimelodidae) in the Amazon basin with implications for its conservation. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 10, p. 2005–2020, 2015.
- ODAT, N.; JETSCHKE, G.; HELLWIG, F. H. Genetic diversity of *Ranunculus acris* L. (*Ranunculaceae*) populations in relation to species diversity and habitat type in grassland communities. **Molecular Ecology**, v. 13, p. 1251–1257, 2004.
- OKSANEN, J. et al. **vegan: Community Ecology Package**, 2016.
- OLIVEIRA, E.; GOULART, E.; MINTE-VERA, C. Fish diversity along spatial gradients in the Itaipu Reservoir , Paraná , Brazil. **Brazilian Journal of Biolog**, v. 64, n. 3A, p. 447–458, 2004.
- OSTELLO, A. B. C. et al. THE INFLUENCE OF HISTORY AND CONTEMPORARY STREAM HYDROLOGY ON THE EVOLUTION OF GENETIC DIVERSITY WITHIN SPECIES : AN EXAMINATION OF MICROSATELLITE DNA VARIATION IN BULL TROUT , *SALVELINUS CONFLUENTUS* (PISCES : SALMONIDAE). **Evolution**, v. 57, n. 2, p. 328–344, 2003.
- PAIVA, S. R.; DERGAM, J. A.; MACHADO, F. Determining management units in

- southeastern Brazil: the case of *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) (Teleostei: Ostariophysi: Characidae). **Hydrobiologia**, v. 560, p. 393–404, 2006.
- PAPADOPOULOU, A. et al. Testing the Species–Genetic Diversity Correlation in the Aegean Archipelago: Toward a Haplotype-Based Macroecology? **The American Naturalist**, v. 18, n. 2, p. 241–255, 2011.
- PAROLIN, M. et al. Bacias Hidrográficas Paranaenses. In: PAROLIN, M.; VOLKMER-RIBEIRO, C.; LEANDRINI, J. A. **Abordagem ambiental interdisciplinar em bacias hidrográficas no Estado do Paraná**. Campo Mourão: Editora da Fecilcam, 2010. p. 59–103.
- PEARMAN, P. B.; GARNER, T. W. J. Susceptibility of Italian agile frog populations to an emerging strain of Ranavirus parallels population genetic diversity. **Ecology Letters**, v. 8, n. 4, p. 401–408, 2005.
- RASBAND, W. ImageJ. **U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA**, p. //imagej.nih.gov/ij/, 2012.
- REDLEY, M. A teoria da seleção Neutra. In: FERRRIRA, H.; PASSAGLIA, L.; FISCHER, R. (Eds.). **Evolução**. Laser Haus ed. Porto Alegre - RS: Artmed, 2013. p. 125–162.
- REUSCH, T. B. H. et al. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n. 8, p. 2826–2831, 2005.
- ROBINSON, J. D. et al. Multiscale Diversity in the Marshes of the Georgia Coastal Ecosystems LTER. **Estuaries and Coasts**, v. 33, n. 4, p. 865–877, 2010.
- SEI, M.; LANG, B. K.; BERG, D. J. Genetic and community similarities are correlated in endemic-rich springs of the northern Chihuahuan Desert. **Global Ecology and Biogeography**, v. 18, n. 2, p. 192–201, 2009.
- SHERWIN, W. B. et al. Measurement of biological information with applications from genes to landscapes. **Molecular Ecology**, v. 15, n. 10, p. 2857–2869, 2006.
- TABERLET, P. et al. Genetic diversity in widespread species is not congruent with species richness in alpine plant communities. **Ecology Letters**, v. 15, n. 12, p. 1439–1448, 2012.
- TAVARES, D. A. **A Dinâmica de Metacomunidades de Macroalgas de Riachos na Bacia Hidrográfica do Paraná III**. Universidade Federal da Integração LatinoAmericana (UNILA), 2015.
- TELLES, M. P. C. et al. Geographical genetics of *Pseudoplatystoma punctifer* (Castelnau, 1855) (Siluriformes, Pimelodidae) in the Amazon Basin. **Genetics and Molecular Research**, v. 13, n. 2, p. 3656–3666, 2014.
- VELLEND, M. Island Biogeography of Genes and Species. **The American Naturalist**, v. 162, n. 3, p. 358–365, 2003.
- VELLEND, M. Species diversity and genetic diversity: parallel processes and correlated patterns. **The American naturalist**, v. 166, n. 2, p. 199–215, 2005.
- VELLEND, M. Conceptual Synthesis in Community Ecology. **The Quarterly Review of Biology**, v. 85, n. 2, p. 183–206, 2010.
- VELLEND, M. et al. Drawing ecological inferences from coincident patterns of population- and community-level biodiversity. **Molecular Ecology**, v. 23, p. 2890–2901, 2014.

VELLEND, M.; GEBER, M. A. Connections between species diversity and genetic diversity. **Ecology Letters**, v. 8, n. 7, p. 767–781, 2005.

VILELLA, F. S. **Ecologia da comunidade aquática de um riacho de 1 ordem da Mata Atlântica: Relações entre variáveis estruturais e bióticas em uma Reserva de Biosfera Tropical**. UFSCar, 2002.

WALLACE, B. The annual invitation lecture. Genetic diversity, genetic uniformity, and heterosis. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, v. 5, n. 3, p. 239–253, 1963.

WALSH, C.; NALLY, R. MAC. **Hierarchical Partitioning**, 2013.

WHITTAKER, R. H. **Evolution and Measurement of Species Diversity** *Taxon*, 1972.

WRIGHT, S. Breeding Structure of Populations in Relation to Speciation. **The American Naturalist**, v. 74, n. 752, p. 232–248, 1940.