



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS



LEONARDO RODRIGUES TOLARDO

**Análise dos padrões de paleoendemismo e neo-endemismo da comunidade
de peixes das bacias da América do Sul**

Maringá
2025

LEONARDO RODRIGUES TOLARDO

Análise dos padrões de paleoendemismo e neo-endemismo da comunidade de peixes das bacias da América do Sul

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia.

Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Dayani Bailly
Coorientadora: Dr.^a Fernanda Cassemiro
Coorientador: Dr. Luiz Fernando Esser

Maringá
2025

"Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

T647a

Tolardo, Leonardo Rodrigues, 1993-

Análise dos padrões de paleo-endemismo e neo-endemismo da comunidade de peixes das bacias da América do Sul / Leonardo Rodrigues Tolardo. -- Maringá, 2025.
44 f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2025.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Dayani Bailly.

Coorientadora: Dr.^a Fernanda Cassemiro.

Coorientador: Dr. Luiz Fernando Esser.

1. Peixes de água doce - Endemismo - Biogeografia - América do Sul. 2. Peixes de água doce - Diversidade filogenética - América do Sul. 3. América do Sul - Bacias hidrográficas - Endemismo. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -597.1764098

LEONARDO RODRIGUES TOLARDO

Análise dos padrões de paleoendemismo e neo-endemismo da comunidade de peixes das bacias da América do Sul

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia e avaliada pela Banca Examinadora composta pelos membros:

BANCA EXAMINADORA

Dr.^a Carla Simone Pavanelli
Universidade Estadual de Maringá (UEM/Presidente)

Dr. Thomaz Mansini Carrenho Fabrin
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Dr.^a Valéria Flávia Batista da Silva
Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS)

Aprovada em: 25 de junho de 2025.

Local da Defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual de Maringá, uma instituição pública gratuita e de qualidade, por toda a formação fornecida ao longo destes últimos anos, e por extensão a todas as instituições públicas, as quais atuam como bastiões na formação de profissionais e de pesquisa científica de qualidade em todo o país.

À Fundação Araucária pelo apoio financeiro durante estes anos, o qual foi fundamental para o desenvolvimento das atividades de pesquisa praticadas.

À Coordenação, corpo docente e demais funcionários vinculados ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais e Nupélia, por toda a dedicação, empenho e excelência, qualidade fundamentais para a nossa formação, não apenas do ponto de vista técnico, mas também do ponto de vista ético e humanista.

À minha orientadora, Professora Dr.^a Dayani Bailly e meus coorientadores Dr. Luiz Fernando Esser e Dr.^a Fernanda Cassemiro por toda a dedicação, apoio, paciência, profissionalismo, orientação e conselhos fundamentais que me possibilitaram seguir com a pesquisa neste trabalho.

À minha esposa Letícia, a minha mãe Marta e a minha irmã Jaqueline, as mulheres da minha vida, por toda ajuda, incentivo, amor e carinho, combustíveis essenciais para manter a força de vontade necessária para vencer as dificuldades e empecilhos surgidos no dia-a-dia.

Aos meus outros familiares, minha avó, meus tios, primos, sogro, sogra e cunhados, por serem meu porto seguro e minha referência. Em especial a meus afilhados, Maju, Eliza e Davi, o “dindo” ama muito vocês.

Aos meus amigos Vinicius Lisandro, Mayra, Marcos, Gustavo, André, Bueno, Paiva, Mayra, Maycko, Bianca, e meu primo Gabriel, por toda a ajuda e companheirismo nesta caminhada, e pelas conversas e momentos de descontração, extremamente necessárias para o “ócio produtivo” e a manutenção da saúde mental importantíssimo nas épocas de puro estresse.

Quem olha para fora sonha,
quem olha para dentro desperta.

Carl G. Jung

Análise dos padrões de paleoendemismo e neo-endemismo da comunidade de peixes das bacias da América do Sul

RESUMO

A região Neotropical possui a maior comunidade ictiofaunística do mundo, com um número superior a 6200 espécies, as quais encontram-se majoritariamente nas bacias Amazônicas e La Plata. Essa diversidade está associada a inúmeros eventos geológicos e de dispersão, o que associado a locais de refúgio levou a ocorrência de endemismo de peixes de água doce. Do ponto de vista filogenético, os locais podem ser classificados como centros de endemismos paleo-endêmicos, neo-endêmicos, de endemismo misto e superendêmicos. Entendendo que os padrões de endemismo estão diretamente associados a escala utilizada, partimos de uma análise em três abordagens, sendo elas para a América do Sul e para os dois complexos de bacias mais especiosos, o Complexo Amazonas e a Bacia La Plata. Utilizamos dados de ocorrência de espécies de peixes para as sub-bacias da América do Sul e uma filogenia calibrada temporalmente, aplicamos a metodologia CANAPE para verificar a ocorrência de centros de endemismo nas três abordagens. Os resultados indicaram que cerca de 22% das sub-bacias da América do Sul, apresentam configuração de centros de endemismo. Destes o número de centros superendêmicos foi superior aos demais, estando localizado principalmente na porção ocidental da bacia Amazônica para a América do Sul e Complexo Amazonas, centros neo-endêmicos apresentaram ocorrência na região sudeste tanto da América do Sul, na Bacia La Plata, enquanto poucos centros foram classificados como paleoendêmicos, ocupando a porção noroeste e/ou norte da América do Sul. A análise de beta diversidade filogenética média demonstrou que processos de *turnover* filogenético foram mais impactantes na formação dos centros de endemismo misto e superendemismo, e menos impactantes na formação dos centros de neo-endemismo. A análise da efetividade de áreas protegidas (PAS), foi realizada utilizando informações disponibilizadas pela União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) das áreas protegidas de proteção integral e de uso sustentável. Os resultados mostraram que a maioria dos centros de endemismo apresentaram uma proteção não diferente ao acaso frente às áreas de proteção existentes, sendo intensamente preocupante para os centros de neo-endemismo e paleoendemismo, os quais apresentam no geral uma proteção significativamente baixa, principalmente na abordagem para a América do Sul e na Bacia La Plata. Tendo em vista que as comunidades de ambientes aquáticos geralmente são negligenciadas em empreendimentos de conservação da biodiversidade, as informações obtidas são vitais para a sustentação destas nos planos de conservação. É imprescindível o desenvolvimento de diretrizes e políticas públicas para mitigar os impactos antrópicos nas bacias, principalmente de centros neo-endêmicos, pois a ínfima proteção nestes locais pode remeter a perdas históricas únicas para a comunidade de peixes sul-americanos.

Palavras-chave: Ictiofauna; padrões de diversidade; impactos antrópicos; diversidade filogenética.

Analysis of the patterns of paleo-endemism and neo-endemism in the basins of South America

ABSTRACT

The Neotropical region has the largest ichthyofaunal community in the world, with more than 6,200 species, most of which are found in the Amazon and La Plata basins. This diversity is linked to numerous geological and dispersal events, which, combined with refuge areas, have led to the occurrence of freshwater fish endemism. From a phylogenetic perspective, locations can be classified as paleo-endemic, neo-endemic, mixed-endemic, or super-endemic centers. Recognizing that endemism patterns are directly related to the scale used, we conducted an analysis with three approaches: one for South America and two for the most species richness basin complexes, the Amazon Complex and the La Plata Basin. Using fish species occurrence data for South American sub-basins and a temporally calibrated phylogeny, we applied the CANAPE methodology to identify the occurrence of endemism centers in these three approaches. The results indicated that about 22% of South American sub-basins are configured as endemism centers. Among these, the number of super-endemic centers was the highest, mainly located in the western portion of the Amazon basin for both South America and the Amazon Complex. Neo-endemic centers occurred in the southeastern region of South America and in the La Plata Basin, while few centers were classified as paleo-endemic, occupying the northwestern and/or northern portion of South America. The analysis of mean phylogenetic beta diversity demonstrated that phylogenetic turnover processes were more impactful in the formation of mixed-endemic and super-endemic centers and less impactful in the formation of neo-endemic centers. The effectiveness of protected areas (PAS) was assessed using data from the International Union for Conservation of Nature (IUCN) regarding strictly protected areas and sustainable use areas. The results showed that mixed-endemic and super-endemic centers have moderate protection compared to existing protected areas, whereas neo-endemic centers generally receive poor protection from these areas, particularly in the South American and La Plata Basin approaches. Considering that aquatic communities are frequently overlooked in biodiversity conservation initiatives, the data collected are crucial for their inclusion in conservation strategies. Thus, it is imperative to establish comprehensive guidelines and public policies to mitigate anthropogenic impacts on basins within neo-endemic centers, as the current minimal protection in these regions may result in irreversible and unparalleled losses for the South American freshwater fish assemblage.

Keywords: Ichthyofauna; diversity patterns; anthropic impacts; phylogenetic diversity.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Global Ecology and Biogeography*. Disponível em <https://onlinelibrary.wiley.com/journal/14668238>.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	11
2 METODOLOGIA.....	14
2.1 Área de estudo.....	14
2.2 Procedimentos para identificação dos centros de endemismo filogenético.....	16
2.2.1 Obtenção dos dados.....	16
2.2.2 Análise categórica de neo- e paleo-endemismos.....	16
2.3 Análise de beta diversidade filogenética (B_{sr}).....	20
2.4 Análise da efetividade de áreas protegidas (APs).....	20
3 RESULTADOS.....	21
3.1 Centros de endemismo: América do Sul.....	21
3.2 Centros de endemismo: Complexo Amazonas e bacia La Plata.....	23
3.3 Análise de beta diversidade filogenética (média B_{sr}).....	25
3.4 Análise de efetividade de APs para proteção dos centros de endemismo.....	27
4 DISCUSSÃO.....	31
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	34
REFERÊNCIAS.....	35

1 INTRODUÇÃO

A distribuição da biodiversidade de regiões continentais está associada a eventos geológicos e climáticos (BURNS *et al.*, 2018), bem como à capacidade de dispersão das espécies, os quais impactam diretamente as taxas de extinção e especiação (HEINZ *et al.*, 2008). Na região Neotropical, o efeito combinado desses fatores ao longo do tempo resultou em uma das mais ricas diversidades de espécies do planeta. Por exemplo, somente a comunidade de peixes de água doce, compreende mais de 6.000 espécies, com estimativa de serem descritas 14.000 até 2100 (REIS *et al.*, 2016; ALBERT *et al.*, 2020). Nesta região, as bacias Amazônica e La Plata são as mais representativas em relação à área e volume, comportando cerca de 55% de todas as espécies de peixes do Neotrópico (JÉZÉQUEL *et al.*, 2020; MAIZTEGUI *et al.*, 2023). Estudos recentes sugerem que a megadiversidade de peixes das bacias Amazônica e La Plata se deve ao intenso intercâmbio de espécies em diferentes épocas no passado, o que explica a alta correlação filogenética de algumas espécies presentes em ambas bacias (ALBERT & REIS, 2011; ALBERT *et al.*, 2020, CASSEMIRO *et al.* 2023).

Inúmeros eventos geológicos moldaram a formação das atuais bacias da América do Sul, em especial nos últimos 100 Ma. Dentre esses, destacam-se a ascensão do Arco Michicola no Oligoceno e dos Arcos Fitzcarrald e Vaupes durante o Neógeno (c. 30 a 23 Ma), que levaram à fragmentação da bacia Proto Amazonas - Orinoco (HOORN *et al.*, 1995), reorganizando a rede de drenagem do norte da América do Sul e misturando as faunas aquáticas preexistentes, o que resultou em uma história complexa de especiação e extinção que moldou os modernos *pools* de espécies nestas regiões (REIS *et al.*, 2016). Destaca-se também que a elevação da Serra do Mar e da Serra da Mantiqueira (c. 23 a 16 Ma) no sudeste do Brasil teve grande influência na diversidade da Bacia do La Plata e em bacias costeiras da Mata Atlântica, pois levou a novas configurações dos rios, isolando muitas espécies terrestres e aquáticas, o que culminou em muitos casos de endemismo nessa região (RIBEIRO, 2006). Por último, a elevação da porção norte dos Andes (c. 10 a 4.5 Ma) reorganizou profundamente as redes de drenagem de rios regionais, alterando a direção do rio Amazonas para o leste, assim unindo as bacias Amazônicas ocidental e oriental, e isolando-as das bacias Orinoco, Magdalena e Maracaibo (HOORN *et al.*, 2017).

Na atual configuração das bacias, grande parte da riqueza de espécies de peixes deve-se a três clados principais (Characiformes, Siluriformes e Cichliformes) originados no Mesozoico, durante a existência de Gondwana, sendo eles Characiformes, Siluriformes e

Cichliformes (c.145 a 100 Ma). Esses três clados, passaram por radiações evolutivas no Paleógeno (c. 65 a 23 Ma) (LÓPEZ-FERNÁNDEZ & ALBERT, 2011) e preencheram o vale do Proto Amazonas-Orinoco, resultando em um importante berço de diversificação de linhagens basais na região Neotropical, presentes na região do moderno Pantanal, Patagônia e áreas dos Llanos, no sudoeste da Venezuela e leste da Colômbia (MORA *et al.*, 2010)

Visto que os peixes continentais são ecologicamente restritos às delimitações das bacias hidrográficas, algumas bacias no decorrer do tempo podem ter se mostrado climaticamente estáveis, fornecendo proteção contra perturbações e atuando como refúgios (KEPPEL *et al.*, 2012). Um dos padrões de biodiversidade gerados pelos refúgios é a concentração de espécies endêmicas (HARRISON & NOSS, 2017), visto que estas encontram condições ambientais e físicas adequadas nos refúgios para se estabelecerem e perpetuar (MOLINA-VENEGAS *et al.*, 2017). Contudo, o endemismo a nível taxonômico não é a única forma de avaliar regiões restritas a componentes da biodiversidade. Ao incorporamos medidas de diversidade filogenética (PD) a uma comunidade (FAITH, 1992; MORITZ & FAITH, 1998), podemos avaliar a biodiversidade desta com base na sua história evolutiva compartilhada, refletindo a contribuição de cada táxon à biodiversidade, de acordo com o peso inserido no comprimento de ramo único que cada espécie apresenta. Desta forma, o endemismo filogenético (PE) é uma métrica utilizada para identificar áreas que possuem diversidade filogenética restrita, ao combinar os conceitos de endemismo ponderado pela área e a diversidade filogenética em uma única equação (ROSAUER *et al.*, 2009).

Apesar do PE ser uma métrica utilizada em inúmeras investigações, esta não é informativa sobre a presença de espécies de acordo com a idade da linhagem (MISHLER *et al.*, 2014). Para melhor incorporar o fator tempo nos estudos sobre endemismo, é preciso categorizar as espécies em paleo-endêmicas, que divergiram mais cedo evolutivamente e espécies neo-endêmicas, que divergiram recentemente (GRAHAM & FINE, 2008; JETZ *et al.*, 2004). Desta forma, os centros de paleoendemismo estão associados à maior estabilidade climática, enquanto centros de neo-endemismo estão relacionados à uma topografia complexa, com aumento no número de refúgios em regiões mais ricas em espécies com dispersão limitada (HARRISON & NOSS, 2017). Um método eficiente para distinção de áreas paleo e neo-endêmicos é o CANAPE (*Classification Analysis of Neo- and Paleo Endemisms*), que busca avaliar o quão única uma região é pela influência de sua comunidade nos valores de endemismo filogenético (MISHLER *et al.*, 2014).

Considerando a rica diversidade de peixes de água doce da América do Sul, é importante avaliar se o elevado número de espécies reflete em centros de endemismo filogenético, bem como entender como e quando estas áreas se formaram. No entanto, como a aplicação do método CANAPE não distingue a dissimilaridade filogenética entre seus centros, a aplicação em conjunto da análise de beta dissimilaridade filogenética de Sorensen (B_{sr}) nos locais considerados centros de endemismo, pode fornecer informações úteis para elucidar questões acerca dos eventos geológicos e processos evolutivos que contribuíram para a grande diversificação dos peixes neotropicais (THORNHILL *et al.*, 2016). A B_{sr} é útil em informar sobre os processos de aninhamento (quando a comunidade filogenética é subconjunto de outra) e *turnover* (quando na comunidade impera a substituição filogenética em relação a outras) (BASELGA, 2010).

No entanto, tem sido reportado que padrões de endemismo são dependentes da escala, e que configurações previstas em uma dada escala espacial podem não ser mantidas quando a escala é alterada (PETERSON & WATSON, 1998; OCHOA-OCHOA *et al.*, 2014; DARU *et al.* 2020). Assim, além de analisar como padrões de endemismo se formam na América do Sul, verificou-se como estes se constroem, por exemplo, em escala de bacias, pois tendências particulares podem emergir e revelar áreas de distinção biogeográfica no contexto da ictofauna regional. Portanto, destacou-se que a identificação de áreas de endemismo é fundamental para planejamentos em conservação, uma vez que essas áreas carregam características únicas de componentes da biodiversidade (ABELL, *et al.*, 2008; POSADAS, *et al.*, 2001).

Neste contexto, as áreas protegidas (APs) consistem em uma das maiores aliadas na conservação de ecossistemas em todo o mundo (DEFRIES *et al.*, 2005; WATSON *et al.*, 2014), pois têm o propósito de salvaguardar espécies ao longo do tempo, de modo a permitir sua persistência (CABEZA & MOILANEN, 2001). No entanto, as espécies que compõem a biodiversidade de água doce raramente são consideradas em planejamentos para criação destas áreas (RAGHAVAN *et al.*, 2016). Deste modo, as APs possuem uma capacidade limitada de conservação efetiva dos táxons de água doce (FREDERICO *et al.*, 2018; AZEVEDO-SANTOS *et al.*, 2019; BAILLY *et al.*, 2021), o que salienta a necessidade da avaliação do quão bem representadas estão áreas de relevância para a conservação de espécies aquáticas de água doce, a exemplo dos centros de endemismos, na rede de áreas protegidas existente.

Diante do exposto, este estudo teve como principal objetivo mapear as regiões de paleoendemismo, neo-endemismo e endemismo misto na América do Sul. Dentre as áreas de

endemismo misto, foram identificadas aquelas que se configuram como áreas de superendemismo. Na sequência, os padrões de endemismo foram reconstruídos para a escala de bacia hidrográfica, considerando os limites das duas maiores e mais especiosas bacias do continente, o Complexo-Amazonas e a Bacia La Plata. Em adição, foram analisados os padrões de beta diversidade filogenética (B_{sr}) no intuito de identificar o quão similar ou distinto os centros de endemismo são entre si. Finalmente, avaliou-se a atual rede de APs quanto a eficiência para a proteção dos centros de endemismo. Os resultados apontam para as diversas bacias hidrográficas identificadas com alto grau de endemismo, o que salienta a necessidade da avaliação do quão bem representadas são essas áreas para a adequada conservação de espécies de peixes de água doce.

2 METODOLOGIA

2.1 Área de estudo

A América do Sul é composta por quinze grandes bacias hidrográficas de acordo com o Sistema Otto Pfafstetter (Figura 1). Dentre estas, destacam-se as bacias do rio Amazonas e a bacia dos rios Paraná-Paraguai por serem as duas maiores bacias do continente. A bacia do rio Amazonas é considerada a maior e mais diversa bacia de água doce do mundo. Apresenta cerca de 7.130.000 km², com descarga média de 214.000 m³/s no Oceano Atlântico, representando algo em torno de 17% do volume de água dos rios no planeta Terra (GOULDING *et al.*, 2003). Essa bacia drena territórios da Colômbia, Equador, Peru e Bolívia, contendo planícies de inundação importantes para a biodiversidade no Brasil. A diversidade de espécies de peixes desta bacia é impressionante, abrangendo cerca de 57 famílias e aproximadamente 525 gêneros, com inúmeras espécies endêmicas (REIS *et al.*, 2016). A drenagem dos rios Tocantins-Araguaia soma-se à drenagem do rio Amazonas, formando o Complexo Amazonas, (REIS *et al.*, 2016).

A bacia Paraná-Paraguai é a segunda maior bacia do continente, cobrindo aproximadamente 2.800.000 km² (RESENDE, 2003). Sua drenagem cobre a maior parte da porção central da América do Sul, abrangendo a maior parte da região sudeste do Brasil, Paraguai, leste da Bolívia e norte da Argentina. É considerada uma área de endemismo para peixes neotropicais, abrigando alta riqueza de espécies e baixo número de espécies compartilhadas com outras bacias hidrográficas (HUBERT & RENNO, 2006). Estimativas indicam que o sistema Paraná abriga mais de 490 espécies de peixes (FROESE & PAULY,

2019), com 211 registradas apenas na extensa planície de inundação da porção do Alto Paraná (OTA *et al.*, 2018). O sistema do Paraguai abriga aproximadamente 275 espécies de peixes (FROESE & PAULY, 2019). A drenagem do Rio Uruguai se une à drenagem dos rios Paraná-Paraguai formando a Bacia La Plata.

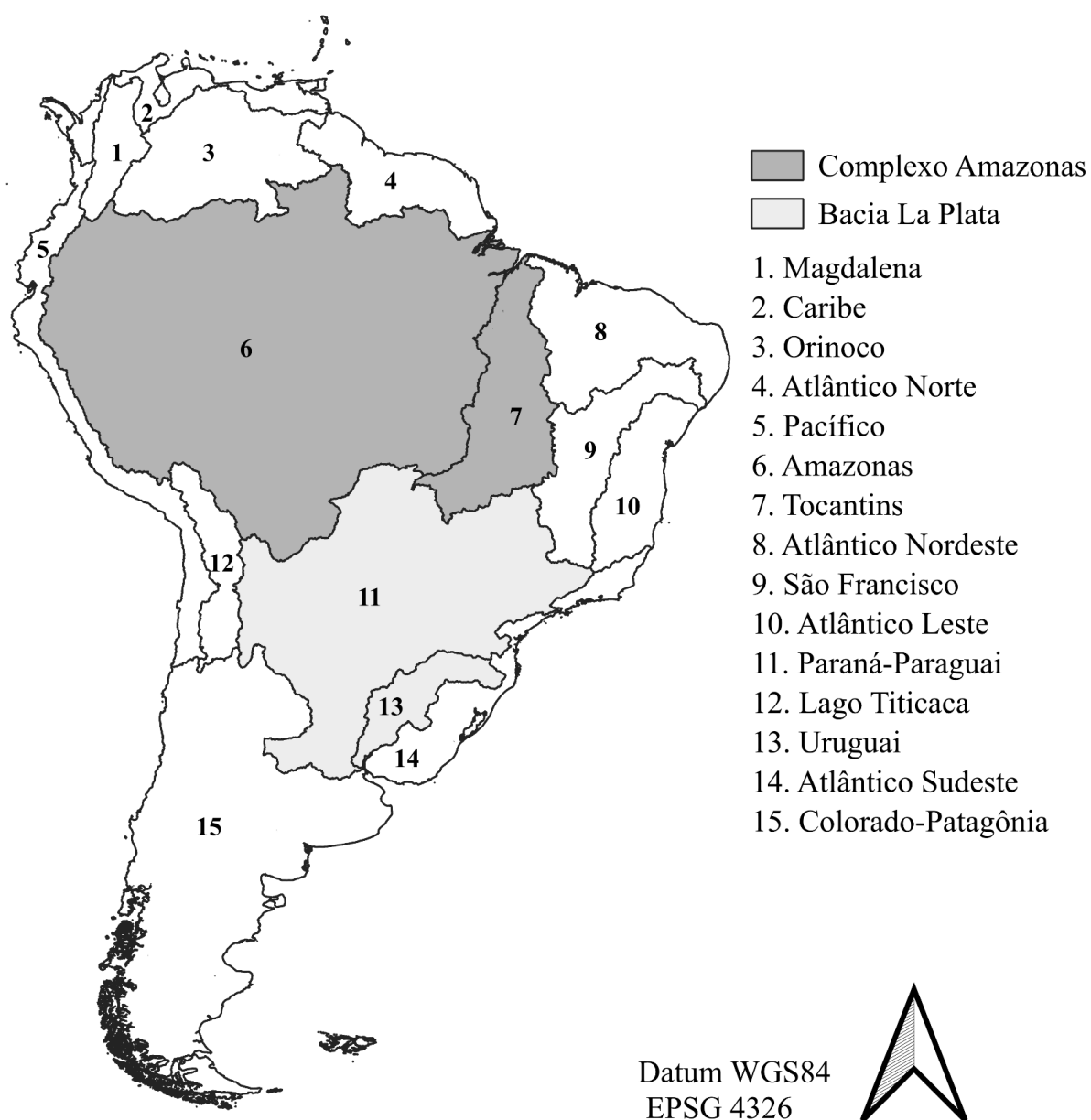


Figura 1: Bacias da América do Sul, de acordo com o sistema Sistema Otto Pfafstetter. Em cinza escuro temos o Complexo Amazonas e em cinza claro a Bacia La Plata definida por REIS *et al.*, 2016.

2.2 Procedimentos para identificação dos centros de endemismo filogenético

2.2.1 Obtenção dos dados

Utilizamos uma matriz de dados de presença e ausência de 2.553 espécies de peixes de água doce sul-americanas, distribuídas em 490 sub-bacias de nível 5 (as unidades amostrais do estudo), conforme as informações disponibilizadas pela plataforma HydroSHEDS (www.hydrosheds.org). Utilizou-se uma filogenia recentemente compilada, baseada somente em estudos de sequência de DNA, abrangente e calibrada no tempo e referente à táxons de peixes de água doce neotropicais (CASSEMIRO *et al.*, 2023). Os dados de presença e ausência das espécies de peixes foram obtidos a partir do registro de 306.425 ocorrência das espécies em trabalhos na literatura, museus e bancos de dados, obtidos na base de dados disponível em Cassemiro *et al.* (2023; <https://zenodo.org/records/6672927>),

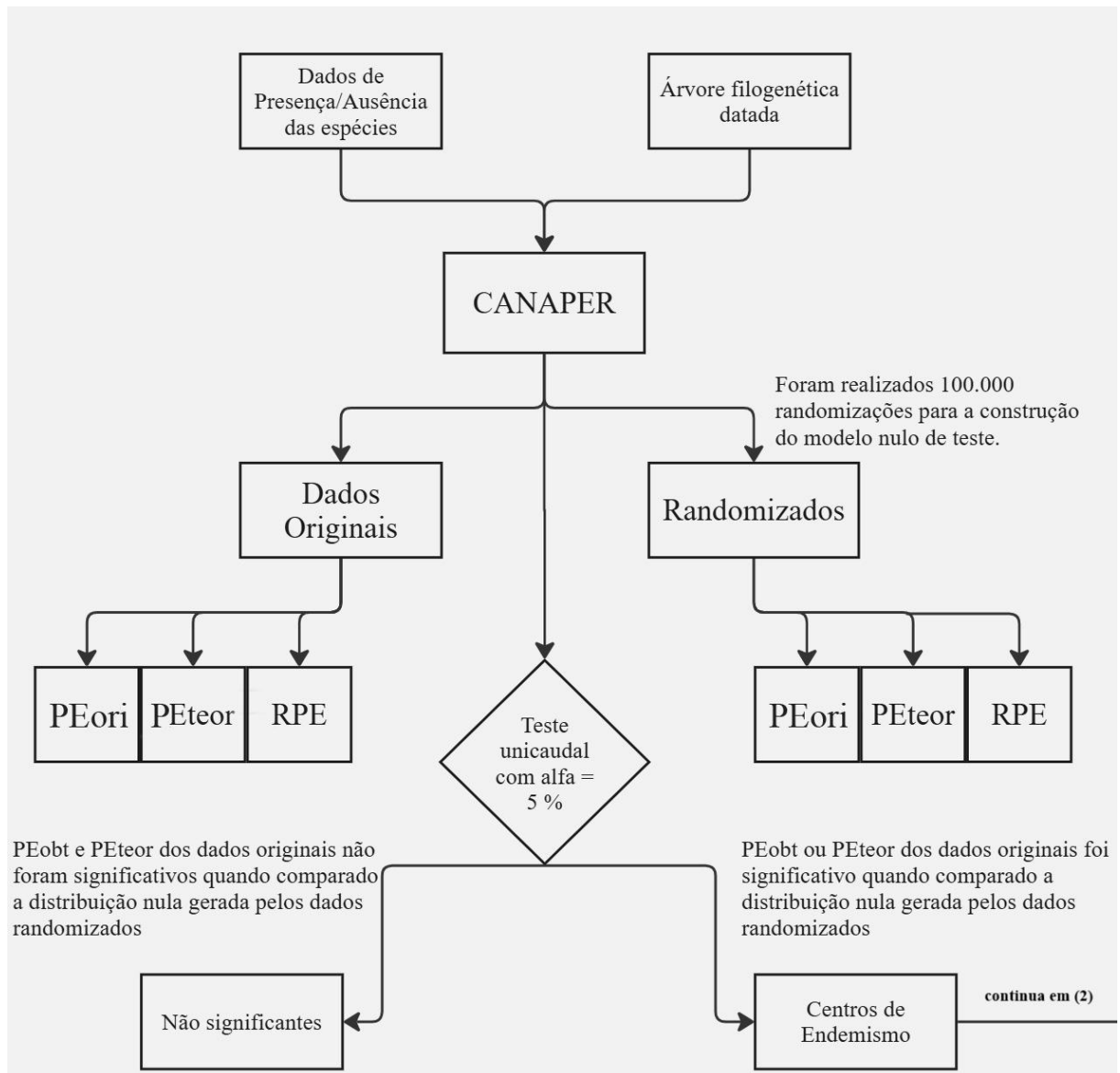
2.2.2 Análise categórica de neo- e paleoendemismos

Utilizamos a Análise Categórica de Neo e Paleoendemismo (CANAPE) disponível no pacote Canaper, no software R (NITTA *et al.*, 2023), para analisar a ocorrência de centros de endemismo filogenético em três abordagens: primeiro para as sub-bacias da América do Sul; e segundo para as sub-bacias dos dois complexos de bacias mais especiosos, o Complexo Amazonas e a Bacia La Plata. A análise categórica de centros de endemismo (CANAPE) (Figura 2) é uma metodologia desenvolvida para avaliar a significância do endemismo filogenético de uma dada comunidade sem a influência da riqueza de espécies. Sendo assim, são utilizadas três etapas de testes estatísticos: 1 o **primeiro** busca verificar se um local é considerado um centro de endemismo; o **segundo** teste consiste na categorização destes locais em centros paleo-endêmicos, neo-endêmicos e de endemismo misto; e o **terceiro**, tem o objetivo de verificar quais centros de endemismo misto possui valor de endemismo filogenético significativamente alto, sendo, então, classificados como superendêmicos. A seguir serão detalhadas as particularidades de cada teste.

Especificamente, o **primeiro** teste apresenta duas etapas. Na primeira etapa, é obtido o valor de três métricas para cada sub-bacia: o valor de **PE_{ori}** calculado a partir da árvore original com os comprimentos de ramos de cada espécie na comunidade de uma sub-bacia; o valor de **PE_{teor}** dado pelo cálculo de endemismo filogenético para uma árvore filogenética teórica (construída para ter todos os ramos no mesmo comprimento), e o **RPE**, definido como a medida de endemismo filogenético relativo (PE_{ori} / PE_{teor}). No **RPE**, os valores altos para o numerador

podem indicar o predomínio de espécies paleoendêmicas e valores altos para o denominador podem indicar predomínio de espécies neo-endêmicas. Valores altos tanto no numerador quanto no denominador podem indicar tanto a presença de espécies paleoendêmicas quanto neo-endêmicas, e, portanto, endemismo misto. Na segunda etapa, é realizado a validação das três métricas (PE_{ori} , PE_{teor} , RPE) através de um procedimento de randomização nos dados, visando criar uma distribuição nula para cada sub-bacia a partir de 100.000 aleatorizações das espécies com base em um algoritmo não sequencial para matrizes binárias (JONSSON, 2001), o qual preserva as frequências das espécies. Dessa forma, são utilizadas as métricas de PE_{ori} , PE_{teor} e RPE geradas para cada randomização na construção de um modelo nulo para avaliar cada uma das sub-bacias.

Para verificar se uma sub-bacia é um centro de endemismo, primeiramente foi utilizado um teste unicaudal ($\alpha = 0,05$) para avaliar se os valores de PE_{ori} e PE_{teor} são estatisticamente significativos frente aos modelos nulos gerados. Para aquelas sub-bacias com os valores de PE_{ori} ou PE_{teor} significativos, ou seja, definidas como um centro de endemismo, foi realizado um segundo teste bicaudal ($\alpha = 0,05$) dos valores de RPE de cada uma destas frente ao modelo nulo gerado, com o objetivo de categorizar estas. Sub-bacias com RPE significativamente alto são classificados como centros **paleoendêmicos** (diversificação precoce) e sub-bacias significativamente baixas são classificados como centros **neo-endêmicos** (diversificação recente). As sub-bacias não significativas na etapa de categorização, são classificados como centros de **endemismo misto** (possuem diversificação precoce e recente). Por fim, um terceiro teste estatístico unicaudal ($\alpha = 0,01$) foi aplicado para verificar quais centros de endemismo misto apresentaram ambos numerador e denominador significativamente altos, comparados ao modelo nulo. Centros que passarem neste teste são classificados como centros **superendêmicos**, ou seja, com espécies acentuadamente raras de ramos curtos e longos.



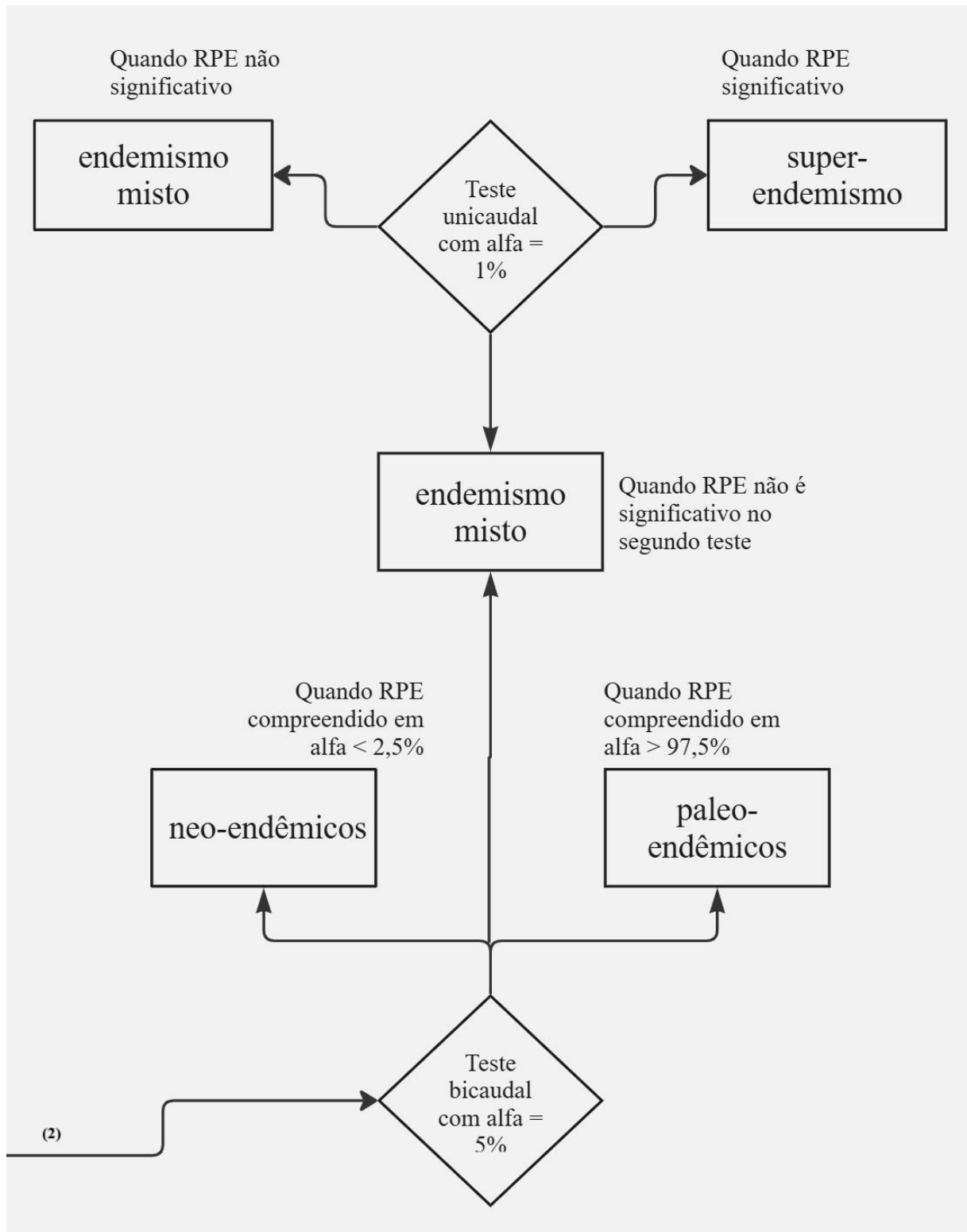


Figura 2: Quadro representativo das etapas abordadas no método CANAPE. PE_{ori} corresponde ao valor de endemismo filogenético real obtido da árvore original; PE_{teor} é o valor obtido de uma árvore teórica com os ramos de mesmo comprimento; e RPE corresponde a medida da divisão de PE_{ori} por PE_{teor} .

2.3 Análise de beta diversidade filogenética (Bsor)

Para realizar as medidas de beta diversidade filogenética dos centros de endemismo da América do Sul, optamos pela abordagem Bsor (BASELGA, 2010). As matrizes de presença/ausência das sub-bacias categorizadas como centros de endemismo foram utilizadas nesta etapa, bem como a árvore filogenética datada mencionada. Utilizamos a função *multi2di()* do pacote **ape** do Rstudio para corrigir as politomias na árvore, bem como a função *phylosor* do pacote **picante** para gerar valores de similaridade filogenética e, posteriormente, o cálculo de dissimilaridade filogenética. Após obter este resultado, como forma de avaliar o comportamento de aninhamento (valores abaixo de 0,5) e *turnover* (valores acima de 0,5) entre estas, foi realizada a média dos valores de dissimilaridade (Bsor), obtendo dessa forma o Bsor médio para cada centro de endemismo nas abordagens (HOLT *et al.*, 2013). A equação utilizada para o cálculo de PhyloSor (BRYANT *et al.*, 2008), se encontra em (1) e de Bsor em (2), onde BL_{ij} é o comprimento do ramo comum para a comunidade i e a comunidade j, BL_i e BL_j é o comprimento de ramos totais nas comunidades i e j respectivamente.

$$(1) \text{Phylosor } ij = 2BL_{ij} \div (BL_i + BL_j)$$

$$(2) \text{Bsor} = 1 - \text{PhyloSor}$$

2.4 Análise da efetividade de áreas protegidas (APs)

Dada a importância das áreas de endemismo no contexto de conservação, avaliou-se a eficiência de Áreas Protegidas (APs) em conservar os centros de endemismo filogenético de peixes de água doce em três abordagens: primeiro para as sub-bacias da América do Sul; e segundo para as sub-bacias das duas bacias mais especiosas, o Complexo Amazonas e a Bacia La Plata. Nesta análise foram consideradas duas categorias de áreas protegidas: (i) áreas protegidas de proteção integral (APPI), nas quais apenas o uso indireto dos recursos naturais é permitido e não envolve o consumo, coleta ou danos aos recursos naturais; e (ii) áreas protegidas de uso sustentável (APUS), que visam conciliar a conservação da natureza com o uso sustentável dos recursos naturais (BAILLY *et al.*, 2020). As APPI e APUS correspondem às APs que se enquadram nas categorias I-IV e V-VI da União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN), respectivamente (<https://www.iucn.org/theme/protected-areas/about/protected-area-categories>) (LAUSCHE, 2011). Para avaliar a capacidade das APs de salvaguardar os centros de endemismo das bacias, foi calculada a sobreposição percentual média (*mean percentage overlap*; MPO) entre as unidades amostrais nas quais os centros de

endemismo e as APs estão presentes (SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ & ABELLÁN, 2015). Desse modo, foi obtida a sobreposição espacial (%) de cada unidade amostral da área de estudo com os polígonos das categorias de APs calculadas. Modelos nulos foram utilizados para testar se o nível de MPO de cada centro de endemismo (MPO_{obt}) é significativamente diferente (menor ou maior) do que seria esperado ao acaso, dado o tamanho de sua área de distribuição. Logo, o valor de MPO_{obt} para um centro de endemismo foi comparado com valores MPO obtidos a partir de 9.999 distribuições aleatórias (MPO_{rand}) dos centros de endemismo equivalente (ou seja, o mesmo número de sub-bacias nos quais os centros de endemismo ocorrem, mas extraídas aleatoriamente de toda a área de estudo). Essa comparação permitiu identificar se a representatividade dos centros de endemismo dentro das APs, dada pelos valores de MPO_{obt}, são significativamente maiores ou menores do que seria esperado ao acaso (MPO_{rand}), considerando o nível de significância de $p < 0,05$. Essa análise foi executada no programa R, por meio do script fornecido por SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ e ABELLÁN (2015), utilizando os arquivos *shapefile* das APs disponibilizados pela organização da União Internacional para a Conservação da Natureza.

3 RESULTADOS

3.1 Centros de endemismo: América do Sul

A análise de CANAPE para a América do Sul (AS) revelou a categorização de cento e oito sub-bacias como centros de endemismo (22,0% do total de 490 sub-bacias), dentre os quais quarenta e sete foram classificadas como centros superendêmicos, trinta e nove como centros mistos, quinze como centros neo-endêmicos e sete como centros paleoendêmicos (Figura 3).

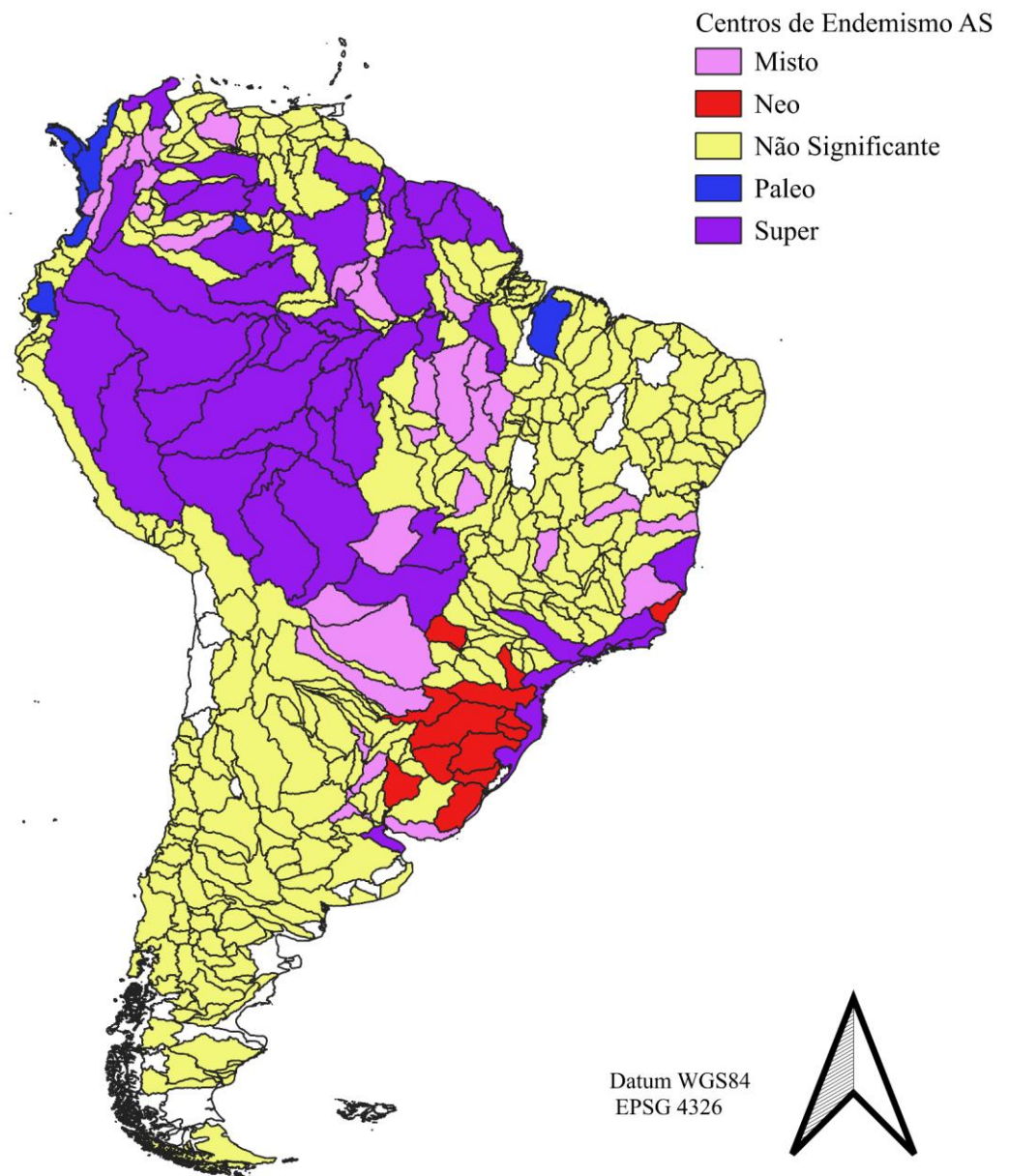


Figura 3: Centros de endemismo na América do Sul. Em azul estão representados os centros paleoendêmicos, em rosa, centros mistos, em roxo, centros superendêmicos e em vermelho, centros neo-endêmicos. Em amarelo estão as sub-bacias que não apresentaram valores significativos. As sub-bacias em branco não foram consideradas na análise por não apresentarem dados taxonômicos e filogenéticos satisfatórios.

É possível observar, que os centros paleoendêmicos ficaram restritos a região noroeste e norte do continente, estando presentes em sub-bacias pontuais das bacias do Caribe, Pacífico, Tocantins, Orinoco e Atlântico Norte. Os centros neo-endêmicos, por outro lado, mantiveram-se presentes, principalmente, na região sudeste do continente, encontrando-se nas bacias do

Paraná-Paraguai, Uruguai e Atlântico Sudeste. Os centros de endemismo misto e superendemismo, por outro lado, tiveram uma distribuição mais ampla, principalmente na região da Amazônia Ocidental e na bacia do Atlântico Norte. Outras bacias nas quais esses centros estiveram representados são as bacias Orinoco, Caribe, Magdalena, Atlântico Leste, Atlântico Sudeste e Paraná-Paraguai em sua porção norte. Sendo assim, as bacias com a maior quantidade de centros de endemismo foram a bacia Amazônica (38 centros), Paraná-Paraguai (18 centros), Orinoco (8 centros) e Uruguai (5 centros).

3.2 Centros de endemismo: Complexo Amazonas e bacia La Plata

Todas as análises do CANAPE foram replicadas considerando somente as bacias mais diversas em espécies de peixes (Complexo Amazonas e La Plata) (Figura 4). Um total de vinte e nove sub-bacias mostraram-se como centros de endemismo para o Complexo Amazonas e vinte e seis para a Bacia La Plata. No Complexo Amazonas vinte e três foram categorizadas como superendêmicas, quatro como mistas, duas como paleoendêmicas e nenhuma neo-endêmicas. Para a Bacia La Plata nove foram categorizadas como superendêmicas, sete como mistas, quatro como paleoendêmicas e seis como neo-endêmicas para a segunda.

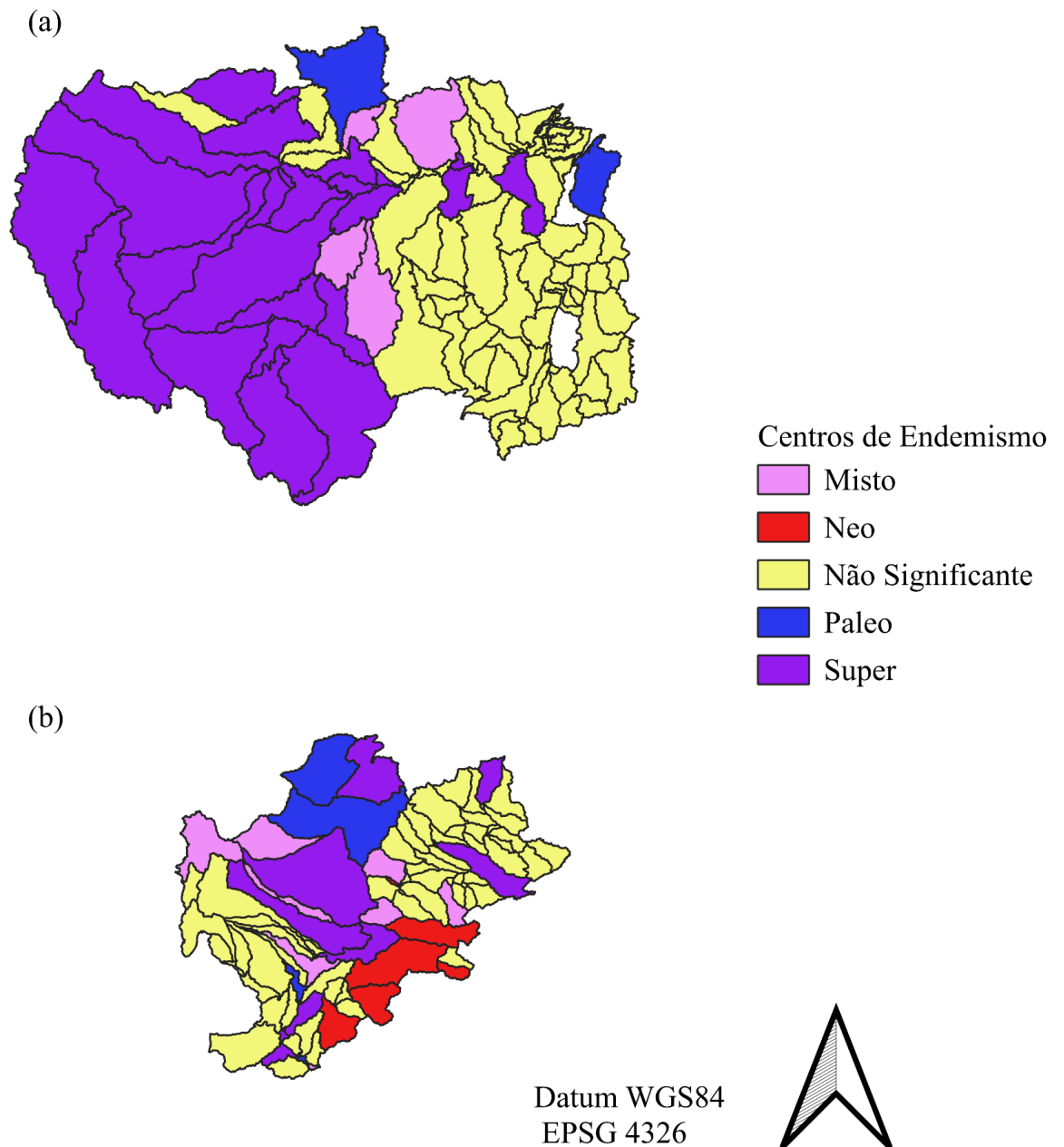


Figura 4: Centros de endemismo das bacias mais diversas da América do Sul, sendo (a) complexo Amazonas e (b) bacia La Plata. Em azul temos os centros configurados como centros paleoendêmicos, em rosa, centros mistos, em roxo, centros superendêmicos e, em vermelho, centros neo-endêmicos. As bacias em amarelo não apresentaram valores significativos, sendo desconsideradas em qualquer categoria de endemismo. As bacias em branco não foram consideradas na análise por não apresentarem dados taxonômicos e filogenéticos satisfatórios.

O padrão de distribuição das sub-bacias superendêmicas na região correspondente à Amazônia Ocidental e o centro de paleoendemismo, localizado na drenagem do Tocantins-

Araguaia, mantiveram-se presentes tanto na análise que considera toda a América do Sul, quanto na análise regional do Complexo Amazonas, assim como a ocorrência dos centros neo-endêmicos se apresentaram na região sudeste no caso da análise regional para a Bacia La Plata. Observou-se que os centros superendêmicos da ictiofauna sul-americana emergiram como centros mistos quando considerada a ictiofauna do Complexo Amazonas isoladamente. Outra mudança a ser notada, foi o aparecimento de centros de paleoendemismo na porção norte do Complexo Amazonas, e na comunidade ictiofaunística da Bacia La Prata na porção norte desta, e em sub-bacias de área pequena na porção mais ao sul.

A sumarização dos resultados da análise de CANAPE para a América do Sul, Complexo Amazonas e Bacia La Prata é apresentada na tabela 1.

Tabela 1: Categorização e quantidade de sub-bacias consideradas como centros de endemismo, considerando toda a América do Sul e isoladamente as bacias do Complexo Amazonas e La Plata.

	América do Sul	Complexo Amazonas	Bacia La Plata
Centros de endemismo			
NEO	15	0	6
PALEO	7	2	4
MISTO	39	4	7
SUPER	47	23	9
TOTAL	108	29	26

Nota: Na coluna de centros de endemismo, NEO se refere aos centros neo-endêmicos, PALEO aos centros paleoendêmicos, MISTO aos centros de endemismo misto e SUPER aos centros superendêmicos.

3.3 Análise de beta diversidade filogenética (média B_{sr})

Quando avaliamos a comunidade de peixes dos centros de endemismo da América do Sul, o valor médio de B_{sr} ficou compreendido entre 0,51 e 0,69, indicando que, de modo geral, o “turnover” filogenético é mais presente entre os centros de endemismo que o aninhamento. O B_{sr} médio dos centros paleoendêmicos variaram entre 0,56 e 0,62, os centros neo endêmicos entre 0,53 e 0,58, os centros mistos entre 0,51 e 0,61 e os superendêmicos, com os maiores valores, entre 0,55 e 0,69. Sendo assim, os centros superendêmicos foram os que apresentaram

maior dissimilaridade filogenética, enquanto os centros neo-endêmicos apresentaram menor dissimilaridade (Figura 5).

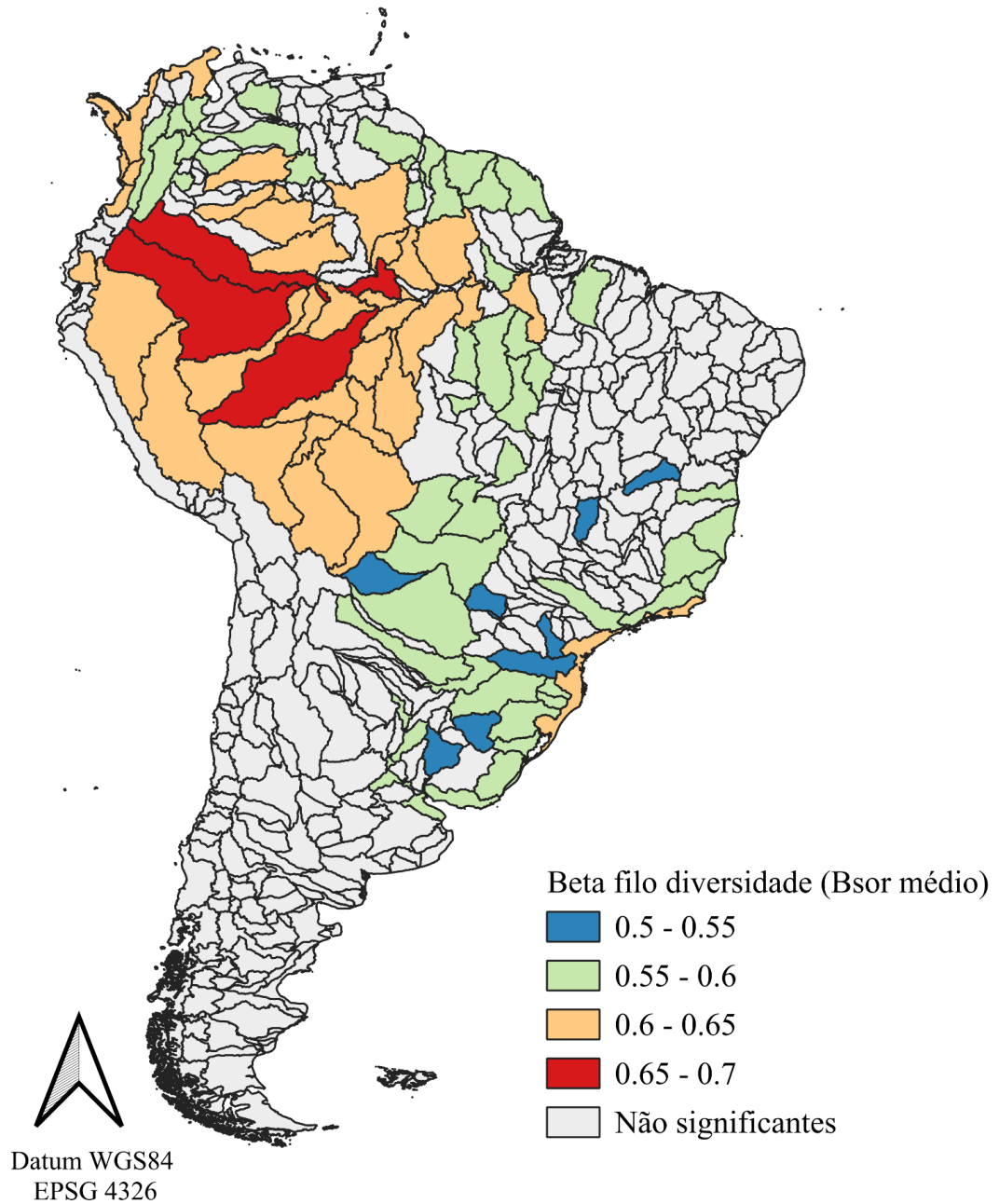


Figura 5: Beta filo diversidade média (Bsor médio) nos centros de endemismo da América do Sul. Em cinza temos locais que não foram considerados centros de endemismo.

3.4 Análise de efetividade de APs para proteção dos centros de endemismo

As análises de eficácia de áreas protegidas considerando a porcentagem média de sobreposição entre os centros de endemismo/não endemismo e a rede de APs apresentou resultados discrepantes entre as três abordagens (Tabela 2). A relação MPO exibiu uma forma poligonal, mostrando condições de conservação mais críticas para centros de endemismo localizadas dentro ou principalmente abaixo do envelope aleatório, para as quais a proteção das APs existentes é respectivamente, igual ou pior do que a esperada de uma distribuição dos centros ao acaso (Figura 6).

A avaliação da América do Sul revelou uma proteção baixa para os centros de endemismo, tendo MPO médio das APPIs de 16,07 % e 22,57% para as APUSs. Destes, os centros neo-endêmicos tiveram a menor proteção tanto para APPI quanto para APUS, tendo MPO para APUS menor do que o esperado ao acaso. Por outro lado, os centros de superendemismo foram os únicos que tiveram uma proteção significativamente maior do que o esperado ao acaso para APPI, e o maior valor de MPO em APUS. Locais não significativos para centros de endemismo apresentaram sobreposição média menor do que o esperado ao acaso para APPI, mas tiveram um MPO maior do que o MPO médio dos centros em APUS.

Para o Complexo Amazonas os resultados obtidos foram significativamente diferentes comparado a América do Sul. Neste complexo de bacias, a média de MPO dos centros de endemismo foi de 38,53% para as APPIs e 55,52% para as APUSs, valores regulares para a preservação dos locais. Os maiores valores de MPO foram observados para centros paleoendêmicos tanto para APPI (50,05%) quanto para APUS (76,95%). Não houve centros com valores de MPO significativamente diferentes do esperado ao acaso.

Entre as três abordagens, a Bacia La Plata foi a que apresentou o resultado mais preocupante quanto à eficácia das áreas protegidas. Nesta bacia, a MPO média dos centros de endemismo apresentou valores ínfimos para APPI (4,95%) e valor de 11,64% para APUS, os menores valores entre as abordagens. Entre os centros de endemismo detectados, os centros paleoendêmicos na bacia apresentaram os menores valores de proteção tanto para APPI quanto para APUS, tendo proteção pior do que o esperado ao acaso para a última. A Bacia La Plata

assim como na abordagem da América do Sul, apresentou maior valor de MPO das sub-bacias não significantes quando comparado ao MPO médio dos centros de endemismo.

Tabela 2: Média percentual de sobreposição (MPO) entre as distribuições de centros de endemismo e bacias não categorizadas como centros, e áreas protegidas (APPI, área protegida de proteção integral; APUS, área protegida de uso sustentável) na América do Sul, complexo Amazonas e bacia La Prata.

	América do Sul						
	APPI				APUS		
Centros	MPO	MPOr	p		MPO	MPOr	p
NEO	5,36	14,12	0,15		13,32	30,47	0,06
PALEO	12,98	14,15	0,99		14,92	30,38	0,27
MISTO	16,89	14,15	0,47		24,28	30,48	0,28
SUPER	29,07	14,14	0,00		37,75	30,38	0,17
NaoSig	12,22	14,13	0,01		31,21	30,47	0,45
M(DP)	16,07(±8,57)				22,57(±9,71)		
	Complexo Amazonas						
	APPI				APUS		
Centros	MPO	MPOr	p		MPO	MPOr	p
NEO	-	-	-		-	-	-
PALEO	50,05	22,03	0,23		76,95	46,37	0,31
MISTO	41,76	22,12	0,22		50,83	45,9	0,82
SUPER	23,77	21,88	0,72		38,79	45,57	0,39
NaoSig	19,60	21,93	0,21		46,64	45,7	0,71
M(DP)	38,53(± 13,43)				55,52(±19,50)		
	Bacia La Plata						
	APPI				APUS		
Centros	MPO	MPOr	p		MPO	MPOr	p
NEO	8,5	3,73	0,22		17,51	17,28	0,91

PALEO	2,12	3,71	0,85		0,61	17,47	0,04
MISTO	6,31	3,73	0,36		12,82	17,28	0,75
SUPER	2,85	3,68	0,96		15,62	17,53	0,89
NaoSig	3,14	3,71	0,34		19,43	17,38	0,28
M(DP)	4,95(±2,99)				11,64 (± 7,60)		

Notas: Nível de significância: $P < 0,05$. M (DP) representa a média total de MPO para as diferentes categorias de AP (considerando somente os centros, e desconsiderando os valores obtidos por NaoSig). NaoSig representa as bacias “não significantes” para centros de endemismo.

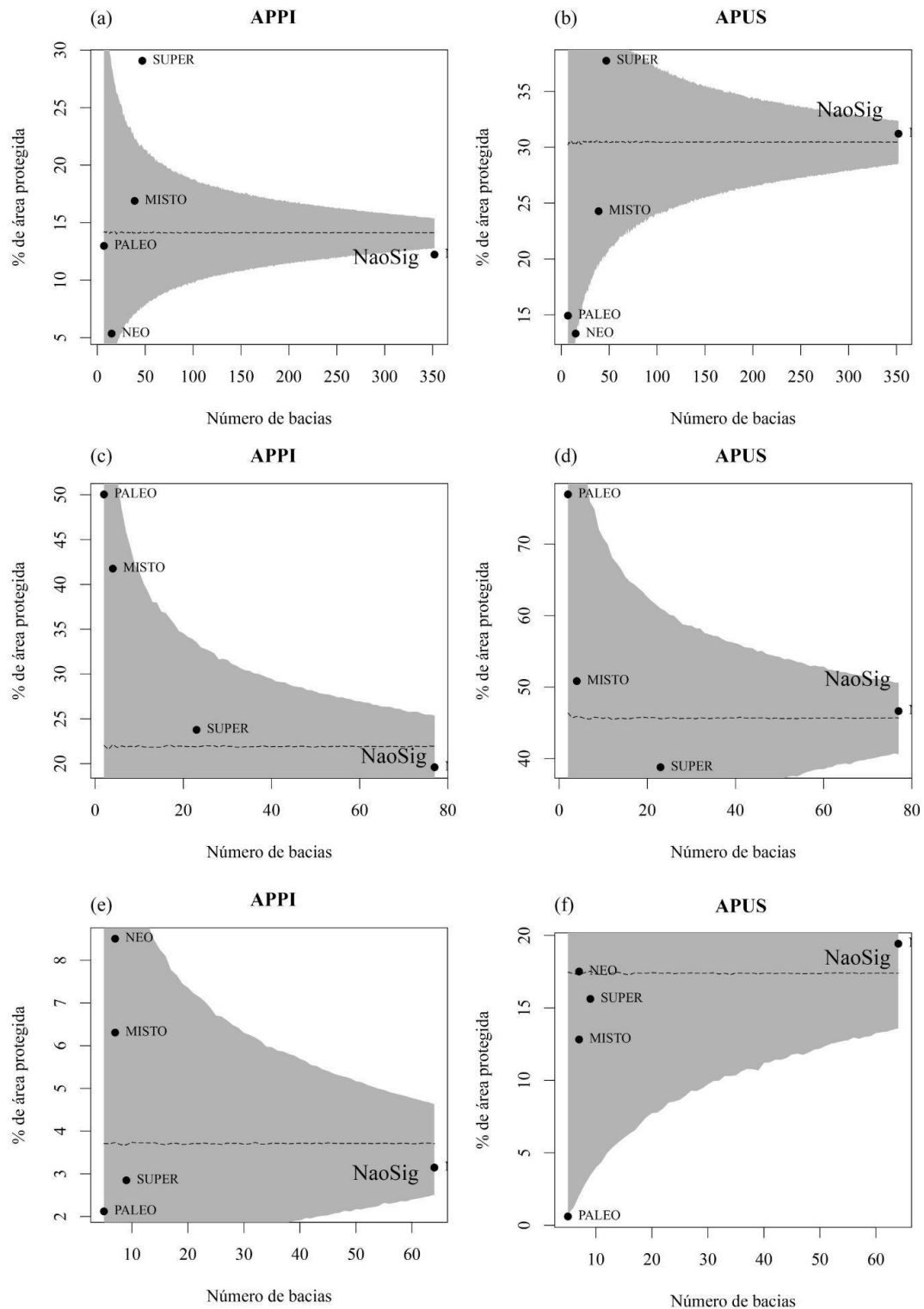


Figura 6: Relação da percentagem média de sobreposição (MPO) entre os centros de endemismo e regiões de não-endemismo (NaoSig) identificados para América do Sul e para as bacias mais especiosas e áreas protegidas de proteção integral (APPIs) e uso sustentável (APUSs): (a) porcentagem de cobertura de APPIs e (b) APUSs para a América do Sul; (c) porcentagem de cobertura de APPIs e (d) APUSs para o Complexo Amazonas; (e) porcentagem

de cobertura de APPIs e (f) APUSs para a Bacia La Plata. As linhas tracejadas mostram os MPOs de 9.999 randomizações. As superfícies cinzas representam a faixa aleatória, que indica o intervalo do percentil 95 dos dados randomizados.

4 DISCUSSÃO

O resultado da análise de centros de endemismo na América do Sul revelou alto grau de endemidade, visto que praticamente um quarto das sub-bacias analisadas demonstraram ter configuração filogenética que as tornam locais que salvaguardam a história evolutiva da comunidade de peixes sul-americanos. Essa expressiva endemidade está diretamente relacionada a fatores como tempo precoce da diversificação de espécies, sem muitos casos de radiações adaptativas e baixas taxas de extinção (ALBERT & REIS, 2011, MILLER & ROMÁN-PALACIOS, 2021). Tais fatores, aliados ao alto grau de dispersão de peixes por anagênese na América do Sul (ALBERTS, et al, 2020), contribuem para a geração de padrão expressivo de centros de endemismo misto e superendemismo, visto que 80% dos centros de endemismo receberam essa classificação, indicando a heterogeneidade filogenética das comunidades de peixe do continente.

Ademais, como os centros de endemismo misto e superendemismo são definidos por abrigar espécies raras de diversificação precoce e recente (MISHLER *et al.*, 2014), fatores como a ocorrência de habitats heterogêneos e topografia diversa podem ser determinantes para suas ocorrências, pois podem fornecer abrigos tanto para linhagem de espécies antigas quanto recentes (2020; SANDEL *et al.*, 2020; QIAN *et al.*, 2024). Mediante os dados obtidos, a explicação para a significativa ocorrência dos centros de endemismo misto e superendemismo na região Amazônica, deve-se a capacidade de as espécies coexistirem em assembleias em uma área extensa, com alta heterogeneidade e interconectividade de habitats aquáticos (ALBERT *et al.*, 2020). Todavia, os centros de endemismo misto e superendemismo na região do La Plata e nas bacias do Atlântico Norte, provavelmente estão relacionados a rotas de dispersão de biorregiões da Amazônia Ocidental e Oriental respectivamente, pois há dados que indicam que essas biorregiões foram fonte de quase metade dos processos de dispersão, inclusive entre estas (com a Amazônia Oriental sendo fonte de dispersão para a Amazônia Ocidental) (CASSEMIRO *et al.*, 2023). Contudo, os centros de endemismo misto e superendemismo na costa Atlântica, tiveram influência principal de eventos de dispersão de regiões em bacias interiores do La Plata, levando a diversificações e altos níveis de endemismo (CASSEMIRO *et al.* 2023, AMORIN & COSTA, 2022), e a eventos de captura de cabeceira ao longo de milhões de anos.

Os centros neo-endêmicos foram os terceiros em representatividade na abordagem da América do Sul. Estes centros estão ligados a taxas de especiação decorrentes de barreiras de dispersão criadas por heterogeneidade topográfica (QUINTEIRO & JETZ, 2018). A ocorrência desses centros nas bacias do Uruguai, Paraná-Paraguai e Costeiras do Atlântico, estão associadas diretamente aos eventos de soerguimento das serras do Mar e da Mantiqueira, o que contribuiu para a diversificação líquida, além de eventos de especiação devido ao isolamento promovido por redes fluviais dendríticas, eventos de captura de cabeceiras ao longo de milhões de anos e fragmentação de segmentos de rios (TAGLIACOLLO *et al.* 2015; MACHADO *et al.* 2018; THOMAZ *et al.* 2019). Os centros paleoendêmicos, em contraposição, foram os centros com menor representatividade. A ocorrência desses centros está relacionada a regiões com topografia variada, de modo a ofertar regiões de refúgio em pequenos gradientes longitudinais, reduzindo os riscos de extinção e auxiliando na preservação de linhagens ancestrais (WANG, *et al.*, 2023; ALBERT *et al.*, 2020). A presença dos centros de paleoendemismo identificados, coincide com a origem de faunas antigas durante o Paleógeno, as quais se encontram em regiões de terras baixas amazônicas, na encosta Norte do Pacífico, no Orinoco e nas bacias do Atlântico Norte (TAGLIACOLLO *et al.* 2015, 2017), assim como a presença de dados paleontológicos em locais onde se localizava a bacia Proto-Amazônica (BALLEN *et al.*, 2022; LOPEZ- FERNANDEZ & ALBERT, 2011).

As medidas de beta filo diversidade mostraram que os centros de endemismo, no geral, são estruturados mais por processos de *turnover* filogenético do que por aninhamento. Isso pode estar relacionado à história da formação das assembleias de peixes nas bacias hidrográficas sul-americanas, visto que as dispersões das espécies e coexistência ecológica, sobrepõe as distribuições simpátricas e até mesmo especiação (ALBERT & REIS 2011, FITZGERALD *et al.* 2017, TAGLIACOLLO *et al.* 2017, LAMBERT *et al.* 2019). Esse comportamento é outro fator que justifica a grande ocorrência de centros mistos e superendêmicos no geral, pois é justamente a formação de assembleias de espécies basais e recentes únicas, que levam a formação destes centros. Outrossim, a análise de B_{SR} médio informou que os centros com o maior *turnover* de espécies, são três pertencentes a região da Amazônia Ocidental, fazendo essas comunidades serem estruturadas de forma única em comparação com outros centros de igual categoria. Em contrapartida, a região do La Plata, demonstrou ter menor dissimilaridade filogenética entre suas bacias, principalmente nos centros neo-endêmicos, o que provavelmente está associado à alta diversificação de espécies de mesmo gênero, como é o caso do gênero *Melanorivulus* (COSTA, 2011).

A investigação atendo-se ao Complexo Amazonas e a Bacia La Plata, demonstrou que ao analisarmos as comunidades ictiofaunísticas em escalas diferentes, alterações podem ocorrer na configuração dos centros de endemismo, reforçando a concepção de que a escala pode alterar padrões de endemismo (DARU *et al.*, 2020). Centros de endemismos detectados na abordagem para a América do Sul, sofreram mudanças tanto na categorização, quanto na detecção como centros de endemismo, passando a ser avaliados como não significantes nas duas abordagens. No caso do Complexo Amazonas, os centros superendêmicos da Amazônia Ocidental não mudaram sua categorização, enquanto as principais mudanças ocorreram na Amazônia Oriental e Tocantins, marcadas por perda na informação de nove centros de endemismo misto, e mudanças na categorização de quatro centros superendêmicos. Deve estar envolvido na perda de centros de endemismo na abordagem do complexo Amazonas o fato de que o CANAPE gera os modelos nulos com base nas espécies presentes nas comunidades investigadas, de forma que a restrição das espécies de outras comunidades poderia tornar espécies raras do ponto de vista continental como generalizadas para o Complexo Amazonas.

Para a Bacia La Plata, a análise de centros de endemismo indicou mudanças de categorização de centros de endemismo misto para superendêmicos, categorização de sub-bacias não significantes para endemismo misto e mudança na categorização de quatro centros de endemismo para paleoendêmicas. As mudanças para categorização em centros paleoendêmicos, aliadas à presença de centros de endemismo misto e superendemismo próximo a estas, fundamentam a hipótese de que a Bacia La Plata abriga mais clados originados da Bacia Amazônica que o contrário (LUCINDA, 2005). Não foi observado o aparecimento de centros neo-endêmicos nesta análise, e a quantidade de centros de endemismo emergidos foi maior do que os centros que passaram a ser não significantes.

Por fim, o resultado da análise da efetividade de áreas protegidas reforçou o conceito por parte da comunidade de estudos de ambientes aquáticos de que esses locais são negligenciados em tomadas de decisão de conservação, mesmo sendo impactados por diversas atividades antrópicas (DUDGEON, 2019; RAGHAVAN *et al.*, 2016). Dos centros de endemismo avaliados, os mais preocupantes do ponto de vista de impacto antrópico são aqueles presentes na região do La Plata, em especial os neo-endêmicos. As bacias do La Plata e Atlântico costeiras são impactadas por diversas atividades antrópicas, como introdução de espécies exóticas, represamentos por hidrelétricas, poluição, atividades agrícolas, entre outros (AGOSTINHO *et al.*, 2009; KEIJZER *et al.* 2024). As bacias Amazônicas igualmente sofrem

por impactos antrópicos acometidos ao longo do tempo, em especial regiões de riachos (FREDERICO *et al.*, 2018), seja por mudanças climáticas aliadas à construção de barragens, desmatamento impulsionado pela extração de madeira e agronegócio, contaminação de mercúrio decorrente de atividades de mineração, entre outros (HERRERA-R *et al.*, 2020; SILVA *et al.*, 2020; CRESPO-LOPEZ *et al.*, 2021). Desta forma, é necessário salvaguardar principalmente os centros paleoendêmicos e neo-endêmicos na América do Sul, visto que estes possuem composição filogenética única e apresentaram porcentagem de área protegida ínfima tanto para APPIs quanto para APPUs. Dado que os centros de superendemismo apresentam um nível de proteção maior, a prioridade entre estes deve ser os três centros de superendemismo da Amazônia Ocidental que apresentaram diversidade filogenética única nas medidas de beta diversidade filogenética e possuem alta riqueza, tanto em nível de espécies, quanto a nível de gênero e família (DAGOSTA *et al.*, 2020).

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados demonstram que os centros de endemismo filogenético nas abordagens para escala continental e a nível de Complexos de bacias, estão relacionados à influência de processos históricos na formação das comunidades, principalmente por dispersão, o que é apoiado pelos resultados de *turnover* identificados na análise de Bso. Na abordagem sobre a América do Sul, centros de endemismo misto e superendemismo, ocorreram especialmente em locais onde a densidade de endemismos a nível de espécie na América do Sul (ALBERT *et al.*, 2020) não é detectado. Dessa forma, o acréscimo de informação dos centros de endemismo é fundamental para programas de conservação que visam salvaguardar a biodiversidade das comunidades ictiofaunísticas a nível filogenético.

A detecção dos centros neo-endêmicos, da mesma forma, acrescenta valor filogenético a locais que medidas de endemismo filogenético apenas, dificilmente detectaria, necessitando de uma concentração de espécies endêmicas acentuadamente elevada para expressar valor de endemismo alto, visto que espécies que divergiram recentemente apresentam ramos curtos. Estes centros necessitam urgentemente de programas de conservação para assegurar suas comunidades. Centros paleoendêmicos foram mínimos, os quais ocorreram em várias bacias dispersas na região noroeste do continente sul-americano, os quais poderiam ser detectados por análises de modelagem das variáveis bioclimáticas para anos anteriores, de modo a verificar se

estes se configuram como possíveis refúgios bioclimáticos. Análises futuras de *Net Relatedness Index* (NRI) e *Nearest táxon Index* (NTI) poderiam ser aplicadas aos centros de endemismo para avaliar agrupamento/dispersão filogenética dentro de cada um destes.

REFERÊNCIAS

- ABELL, R.; THIEME, M., L.; REVENGA, C.; BRYER, M.; KOTTELAT, M.; BOGUTSKAYA, N.; COAD, B.; MANDRAK, N.; BALDERAS, S., C.; BUSSING, W.; STIASSNY, M., L., J.; SKELTON, P.; ALLEN, G., R.; UNMACK, P.; NASEKA, A.; NG, R.; SINDORF, N.; ROBERTSON, J.; ARMIJO, E.; HIGGINS, J., V.; HEIBEL, T., J.; WIKRAMANAYAKE, E.; OLSON, D.; LOPES, H., L.; REIS, R., E.; LUNDBERG, J., G.; PÉREZ, M., H., S.; PETRY, P. Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. **BioScience**, v. 58, n. 5, p. 403-414, Mai/ 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1641/B580507>
- AGOSTINHO, A.A.; PELICICE, F.M.; GOMES, L.C. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 4, p. 1119-1132, Nov/2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S1519-69842008000500019>
- ALBERT, J., S.; REIS, R., E. Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes. Los Angeles, ed. UNIVERSITY OF CALIFORNIA PRESS, 2011.
- ALBERT, J., S.; TAGLIACOLLO, V., A.; DAGOSTA, F. Diversification of Neotropical Freshwater Fishes. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 51, p. 27-53, Jun/ 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011620-031032>
- AMORIN, P.F. & COSTA, W.J.E. Evolution and biogeography of *Anablepsoides* killifishes shaped by Neotropical geological events (Cyprinodontiformes, Aplocheilidae). **Zoologica Scripta**, v. 51, n.4, p. 434-446, Abr/2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/zsc.12539>
- AZEVEDO-SANTOS, V.M.; FREDERICO, R.G.; FAGUNDES, C.K.; POMPEU, P.S.; PELICICE, F.M.; PADIAL, A.A. Protected areas: A focus on Brazilian freshwater biodiversity. **Diversity and Distributions**, v. 25(3), p. 442-448, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/ddi.12871>

BAILLY, D.; BATISTA-SILVA, V., F.; CASSEMIRO, F., A., S.; LEMES, P.; GRAÇA, W., J.; OLIVEIRA, A., G.; COUTO, E., V.; FERREIRA, J., H., D.; RÉ, R.; RANGEL, T., F.; AGOSTINHO, A., A. The conservation of migratory fishes in the second largest river basin of South America depends on the creation of new protected areas. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 31, n. 9, p. 2515- 2532, Fev/ 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/aqc.3594>

BALLEN, G.,A.; JARAMILLO, C.; DAGOSTA, F.; DE PINNA, M. A fossil fish assemblage from the middle Miocene of the Cocinetas Basin, northern Colombia. **Papers in Palaeontology**, v. 8, n.1, Nov/2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/spp2.1405>

BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 1, p. 134-143, Dez/2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>

BRYANT, J.A.; LAMANNA, C.; MORLON, H.; KERKHOFF, A.J.; ENQUIST, B.J.; GREEN, J.L. Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. **PNAS**, v. 105, n. 1, p. 11505–11511, Ago/ 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.0801920105>

BURNS, M. D.; SIDLAUSKAS, B. L. Ancient and contingent body shape diversification in a hyperdiverse continental fish radiation. **Evolution**, v. 73, n. 3, p. 569-587, nov/2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/evo.13658>

CABEZA, M. & MOILANEN, A. Design of reserve networks and the persistence of biodiversity advances in site-selection algorithms. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16(5), p. 242 -248, 2001. Disponível em [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02125-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02125-5)

CASSEMIRO, F., A., S.; ALBERT, J., S.; ANTONELLI, A.; MENEGOTTO, A.; WÜEST, R., O.; CEREZER, F.; COELHO, M., P.; REIS, R., E.; TAN, M.; TAGLIACOLLO, V.; BAILLY, D.; SILVA, V., F., B.; FROTA, A.; GRAÇA, W., J.; RÉ, R.; RAMOS, T.; OLIVEIRA, A., G.; DIAS, M., S.; COLWELL, R.; RANGEL, T., F.; GRAHAM, C., H. Landscape dynamics and diversification of the megadiverse South American freshwater fish fauna. **PNAS**, v. 10, n. 2, p. 1-10, Jan/2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.2211974120>

CASSEMIRO, A. S. South American freshwater fishes dataset. Zenodo. <https://zenodo.org/badge/latestdoi/486714511>. Depositado em 23 de Maio de 2022.

DAGOSTA, F.C.P.; DE PINNA, M. The Fishes of the Amazon: Distribution and Biogeographical Patterns, with a Comprehensive List of Species. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 2019, n. 431, p. 1-163, Jun/2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1206/0003-0090.431.1.1>

COSTA, W.J. Phylogenetic position and taxonomic status of Anablepsoides, Atlantirivulus, Cynodonichthys, Laimosemion and Melanorivulus (Cyprinodontiformes: Rivulidae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 22, n.3, p. 233-249, Set/2011. Disponível em: [266889278_Phylogenetic_position_and_taxonomic_status_of_Anablepsoides_Atlantirivulus_Cynodonichthys_Laimosemion_and_Melanorivulus_Cyprinodontiformes_Rivulidae](https://doi.org/10.1007/s10841-011-9278-2)

CRESPO-LOPEZ, M. E.; AUGUSTO-OLIVEIRA, M.; LOPES-ARAÚJO, A.; SANTOS-SACRAMENTO, L.; TAKEDA, P.Y.; MACCHI, B.M.; NASCIMENTO, J. L. M.; MAIA, C. S.F.; LIMA, R. R.; ARRIFANO, G. P. Mercury: What can we learn from the Amazon?. **Environment International**, v. 146, Jan/ 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.envint.2020.106223>

DAGOSTA, F.C.P.; DE PINNA, M.; PERES, C.A.; TAGLIACOLLO, V.A. Existing protected areas provide a poor safety-net for threatened Amazonian fish species. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 31, n. 5, p.1167-1189, Set/2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/aqc.3461>

DARU, B.H.; FAROOQ, H.; ANTONELLI, A. FAURBY, S. Endemism patterns are scale dependent. **Nature communications**, v. 11, n. 2115, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15921-6>

DEFRIES, R.; HANSEN, A.; NEWTON, A.C.; HANSEN, M.C. Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. **Ecological Applications**, v. 15(1), p. 19-26, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1890/03-5258>

DUDGEON, D. Multiple threats imperil freshwater biodiversity in the Anthropocene. **Current Biology**, v. 29, n.19, p. 960-967, Out/2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.002>

FAITH, D.P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological Conservation**, v. 61, n.1, p. 1-10, 1992. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)

FITZGERALD, D.B.; WINEMILLER, K.O.; PÉREZ, M.H.S.; SOUZA, L.M. Seasonal changes in the assembly mechanisms structuring tropical fish communities. **Ecology**, v. 98,n.1, p.21-31, Out/2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ecy.1616>

FREDERICO, R.G.; ZUANON, J.; DE MARCO, P. Amazon protected areas and its ability to protect stream-dwelling fish fauna. **Biological Conservation**, v. 219, p. 12-19, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.032>

FROESE, R. & PAULY, D. (2019). FishBase. World Wide Web electronic publication. Disponível em: www.fishbase.org [Acessado em 10 de outubro de 2024].

GOULDING, M.; BARTHEM, R.; FERREIRA, E. The Smithsonian Atlas of the Amazon. Washington, DC: Smithsonian Press, 2003.

GRAHAM, C.H. & FINE, P.V.A. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, v. 11, p. 1265-1277, Nov/ 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x>

HARRISON, S. & NOSS, R. Endemism hotspots are linked to stable climatic refugia. **Annals of Botany**, v. 119, p. 207-214, Jan/ 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/aob/mcw248>

HEINZ, S.,K.; MAZZUCCO, R.; DIECKMANN, U. Speciation and the evolution of dispersal along environmental gradients. **Evol Ecol**, v. 23, p. 53-70, Mai/2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10682-008-9251-7>

HERRERA-R, G.A.; OBERDORFF, T.; ANDERSON, E. P.; BROSSE, S.; CARVAJAL-VALLEJOS, F. M.; FREDERICO, R.G.; HIDALGO, M.; JÉZÉQUEL, C.; MALDONADO, M.; MALDONADO-OCAMPO, J. A.; ORTEGA, H.; RADINGER, J.; TORRENTE-VILARA, G.; ZUANON, J.; TEDESCO, P. A. The combined effects of climate change and river fragmentation on the distribution of Andean Amazon fishes. **Global Change Biology**, v. 26, n.10, p. 5509-5523, Ago/2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/gcb.15285>

HOLT, B.G.; LESSARD, J.P.; BORREGAARD, M.K.; FRITZ, S.A.; ARAÚJO, M.B.; DIMITROV, D.; FABRE, P.H.; GRAHAM, C.H.; GRAVES, G.R.; JONSSON, K.A.; NOGUÉS-BRAVO, D.; WANG, Z.; WHITTAKER, R.J.; FJELDSA, J.; RAHBEK, C. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World. **Science**, v. 339, n. 6115, p. 74-78, Jan/2013. Disponível em: [DOI: 10.1126/science.122822](https://doi.org/10.1126/science.122822)

HOORN, C.; GUERRERO, J.; SARMIENTO, G. A.; LORENTE, M. A. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. **Geology**, v. 23, p. 237-240, Jan/ 1995. Disponível em: [https://doi:10.1130/0091-7613\(1995\)023<0237:ATAACF>2.3.CO;2](https://doi:10.1130/0091-7613(1995)023<0237:ATAACF>2.3.CO;2)

HOORN, C.; BOGOTÁ-A, G., R.; ROMERO-BAEZ, M.; LAMMERTSMA, E., I.; FLANTUA, S., G., A.; DANTAS, E., L.; DINO, R.; DO CARMO, D., A.; CHEMALE JR, F. The Amazon at sea: Onset and stages of the Amazon River from a marine record, with special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. **Global and Planetary Change**, v. 153, p. 51-65, Jun/ 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2017.02.005>

HUBERT, N. & RENNO, J.F. Historical biogeography of South American freshwater fishes. **Journal of Biogeography**, v. 33, n.8, p. 1414-1436, Jun/2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01518.x>

JETZ, W.; RAHBEK, C.; COLWELL, R.K. The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. **Ecology Letters**, v. 7, n. 12, p. 1180-1191, Dez/ 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00678.x>

JÉZÉQUEL, C.; TEDESCO, P.A.; BIGORNE, R.; MALDONADO-OCAMPO, J.A.; ORTEGA, H.; HIDALGO, M.; MARTENS, K.; TORRENTE-VILARA, G.; ZUANON, J.; ACOSTA, A.; AGUDELO, E.; MAURE, S.B.; BASTOS, D.A.; GREGORY, J.B.; CABECEIRA, F.G.; CANTO, A.L.C.; CARVAJAL-VALLEJOS, F.M.; CARVALHO, L.N.; CELLA-RIBEIRO, A.; COVAIN, R.; DONASCIMENTO, C.; DÓRIA, C.R.C.; DUARTE, C.; FERREIRA, E.J.G.; GALUCH, A.V.; GIARRIZZO, T.; LEITÃO, R.P.; LUNDBERG, J.G.; MALDONADO, M.; MOJICA, J.I.; MONTAG, F.A.; OHARA, W.M.; PIRES, T.H.S.; POUILLY, M.; PRADA-PEDREROS, S.; QUEIROZ, L.J.; PY-DANIEL, L.R.; RIBEIRO, F.R.V.; HERRERA, R.R.; SARMIENTO, J.; SOUSA, L.M.; STEGMANN, L.F.; VALDIVIEZO-RIVERA, J.; VILLA, F.; YUNOKI, T.; OBERDORFF, T. A database of freshwater fish species of the Amazon Basin. *Scientific Data*, v. 7, n.96, Mar/2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0436-4>

JONSSON, B., G. A null model for randomization tests of nestedness in species assemblages. **Oecologia**, v. 127, p. 309-313, Jan/ 2001. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s004420000601>

KEIJZER, T.; BARBAROSSA, V.; MARQUES, A.; CARVAJAL-QUINTERO, J.D.; HUIJBREGTS, M.A.J.; SCHIPPER, A.M. Threats of dams to the persistence of the world's freshwater fishes. **Global Change Biology**, v. 30, p. 1-10, Jan/2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/gcb.17166>

KEPPEL, G.; VAN NIEL, K., P.; WARDELL-JOHNSON, G., W.; YATES, C., J.; BYRNE, M.; MUCINA, L.; SCHUT, A., G., T.; HOPPER, S., D.; FRANKLIN, S., E. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, p. 393- 404, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00686.x>

LAMBERT, J.W.; REICHARD, M.; PINCHEIRA-DONOSO, D. Live fast, diversify non-adaptively: evolutionary diversification of exceptionally short-lived annual killifishes. **BMC Evolutionary Biology**, v. 19, n. 10, Jan/2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1344-0>

LAUSCHE, B. Guidelines for protected areas legislation. 26. ed. Gland: IUCN, 2011.

LÓPEZ-FERNÁNDEZ, H. & ALBERT, J. S. Paleogene radiations. Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. In *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (Albert, J. S. & Reis, R. E., eds), pp. 105–118. Berkeley, CA: UNIVERSITY OF CALIFORNIA PRESS, 2011.

LUCINDA, P.H.F. Systematics and biogeography of the genus *Phalloptychus* Eigenmann, 1907 (Cyprinodontiformes: Poeciliidae: Poeciliinae). **Neotropical Ichthyology**, v. 3, n.3, p. 372-385, Set/2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S1679-62252005000300004>

MACHADO, C.B.; GALETTI, P.M.; CARNAVAL, A.C. Bayesian analyses detect a history of both vicariance and geodispersal in Neotropical freshwater fishes. **Journal of Biogeography**, v. 45, n. 6, p. 1313-1325, Mar/2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jbi.13207>

MAIZTEGUI, T.; PARACAMPO, A.H.; LIOTTA, J.; CABANELLAS, E.; BONETTO, C.; COLAUTTI, D.C. Freshwater fishes of the Río de la Plata: current assemblage structure. **Neotropical Ichthyology**, v. 20, n.3, Out/ 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0159>

MILLER, E.C.; ROMÁN-PALACIOS, C. Evolutionary time explains the global distribution of freshwater fish diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 30, n.3, p. 749-763, Jan/2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/geb.13253>

MISHLER, B., D.; KNERR, N.; GONZÁLEZ-OROZCO, C., E.; THORNHILL, A., H.; LAFFAN, S., W.; MILLER, J., T. Phylogenetic measures of biodiversity and neo- and paleo-endemism in Australian *Acacia*. **Nature Communications**, v. 5, Jul/ 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/ncomms5473>

MOLINA-VENEGAS, R.; APARICIO, A.; LAVERGNE, S.; ARROYO, J. Climatic and topographical correlates of plant palaeo- and neoendemism in a Mediterranean biodiversity hotspot. **Annals of Botany**, v. 119, n. 2, p. 229-238, Jan/ 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/aob/mcw093>

MORA, A.; BABY, P.; RODDAZ, M.; PARRA, M.; BRUSSET, S.; HERMOZA, W.; ESPURT, N. Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon Drainage basin. In *Amazonia, Landscape and Species Evolution, a Look into the Past* (Hoorn, C. & Wesselingh, F. P., eds), pp. 103–122. Oxford: Blackwell Publishing, 2010.

MORITZ, C. & FAITH, D.P. Comparative phylogeography and the identification of genetically divergent areas for conservation. **Molecular Ecology**, v.7, n. 4, p. 419 - 429, Feb/2003. Disponível em: <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00317.x>

NITTA, J., H.; LAFFAN, S., W.; MISHLER, B., D.; IWASAKI, W. canaper: Categorical analysis of neo- and paleo-endemism in R. **Ecography**, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/ecog.06638>

OCHOA-OCHOA, L. M.; CAMPBELL, J. A.; FLORES-VILLELA, O. A. Patterns of richness and endemism of the Mexican herpetofauna, a matter of spatial scale? **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 111, p. 305- 316, Jan/ 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/bij.12201>

OTA, R. R.; DEPRÁ, G., C.; GRAÇA, W., J.; PAVANELLI, C., S. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes: revised, annotated and updated. **Neotropical Ichthyology**, v. 16, n. 2, jun/ 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170094>

PETERSON, T. A. & WATSON, D. M. Problems with areal definitions of endemism: the effects of spatial scaling. **Diversity and Distributions**, v. 4, p. 189 -194, Jul/1998. Disponível em: <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.1998.00021.x>

POSADAS, P.; CRISCI, J., V.; MIRANDA-ESQUIVEL, D., R. Using Phylogenetic Diversity Measures to Set Priorities in Conservation: an Example from Southern South America. **Conservation Biology**, v. 12, n. 5, p. 1325-1334, Out/ 2001. Disponível em: <https://doi:10.1111/j.1523-1739.2001.99404.x>

QIAN, H.; KESSLER, M.; QIAN, S.; ZHANG, J. Patterns and drivers of taxonomic and phylogenetic endemism in regional fern floras across the world. **Biological Conservation**, v. 291, Mar/ 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110506>

QUINTERO, I. & JETZ, W. Global elevational diversity and diversification of birds. **Nature**, v. 555, p. 246-250, Fev/ 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature25794>

RAGHAVAN, R.; DAS, S.; NAMEER, P.O.; BIJUKUMAR, A.; DAHANUKAR, N. Protected areas and imperilled endemic freshwater biodiversity in the Western Ghats Hotspot. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 26, p. 78- 90, Jun/ 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/aqc.2653>

REIS, R., E.; ALBERT, J., S.; DI DARIO, F.; MINCARONE, M., M.; PETRY, P.; ROCHA, L., A. Fish biodiversity and conservation in South America. **Journal of Fish Biology**, v. 89, p. 12-47, Jun/ 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jfb.13016>

RESENDE, E.K. Migratory fishes of the Paraguay-Paraná Basin, excluding the upper Paraná Basin. Migratory fishes of South America: **Biology, fisheries and conservation status**, p. 99-156, Jan/2003. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/285858348_Migratory_fishes_of_the_Paraguay-Parana_Basin_excluding_the_Upper_Parana_Basin

RIBEIRO, A. C. Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: An example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. **Neotropical Ichthyology**, v. 4, n. 2, p. 225–246, Jun/ 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S1679-62252006000200009>

ROSAUER, D.; LAFFAN, S., W.; CRISP, M., D.; DONNELLANS, S., C.; COOK, L., G. Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. **Molecular Ecology**, v. 18, p. 4061-4072, Set/ 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04311.x>

SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ, D.; ABELLÁN, P. Using null models to identify under-represented species in protected areas: A case study using European amphibians and reptiles. **Biological Conservation**, v. 184, p. 290-299, Fev/2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.02.006>

SANDEL, B.; WEIGELT, P.; KREFT, H.; KEPPEL, G.; VAN DER SANDE, M.T.; LEVIN, S.; SMITH, S.; CRAVEN, D.; KNIGHT, T.M. Current climate, isolation and history drive global patterns of tree phylogenetic endemism. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n.1, p. 4-15, Set/2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/geb.13001>

SILVA, A. A.; BRAGA, M.Q.; FERREIRA, J.; SANTOS, V. J.; ALVES, S. C.; OLIVEIRA, J. C.; CALIJURI, M. L. Anthropic activities and the Legal Amazon: Estimative of impacts on forest and regional climate for 2030. **Remote Sensing Applications: Society and Environment**, v. 18, Abr/2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.rsase.2020.100304>

TAGLIACOLLO, V.A.; ROXO, F.F.; DUKE-SYLVESTER, S.M.; OLIVEIRA, C.; ALBERT, J.S. Biogeographical signature of river capture events in Amazonian lowlands. **Journal of Biogeography**, v. 42, n.12, p. 2349-2362, Set/2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jbi.12594>

TAGLIACOLLO, V.A.; DUKE-SYLVESTER, S.M.; MATAMOROS, W.A.; CHAKRABARTY, P.; ALBERT, J.S. Coordinated Dispersal and Pre-Isthmian Assembly of the Central American Ichthyofauna. **Systematic Biology**, v. 66, n. 2, p. 183-196, Mar/2017. Disponível em: <https://doi: 10.1093/sysbio/syv064>

THOMAZ, A.T.; CARVALHO, T.P.; MALABARBA, L.R.; KNOWLES, L.L. Geographic distributions, phenotypes, and phylogenetic relationships of *Phalloceros* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae): Insights about diversification among sympatric species pools. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 132, p.265-274, Mar/2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.008>

THORNHILL, A.H.; MISHLER, B. D.; KNERR, N.J.; GONZALEZ-OROZCO, C.E.; COSTION, C.M.; CRAYN, D.M.; LAFFAN, S.W.; MILLER, J.T. Continental-scale spatial phylogenetics of Australian angiosperms provides insights into ecology, evolution and conservation. **Journal of Biogeography**, v. 43, n.11, p. 2085-2098, Mai/ 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jbi.12797>

WANG, Q.; HUANG, J.; ZANG, R.; LI, Z.; EL-KASSABY, Y.A. Centres of neo- and paleo-endemism for Chinese woody flora and their environmental features. *Biological Conservation*, v. 276, p. 1-9, Nov/2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109817>

WATSON, J.E.M.; DUDLEY, N., SEGAN, D.B.; HOCKINGS, M. The performance and potential of protected areas. **Nature**, v. 515,p. 67-73, Nov/2014.Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature13947>