

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA GERAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

DILERMANDO PEREIRA LIMA JUNIOR

Transformando tropeços em passos de dança: o uso de espécies exóticas para
estudos biogeográficos

Goiânia

2008

DILERMANDO PEREIRA LIMA JUNIOR

Transformando tropeços em passos de dança: o uso de espécies exóticas para
estudos biogeográficos

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Ecologia e Evolução,
do Instituto de Ciências Biológicas da
Universidade Federal de Goiás, como
parte dos requisitos parcial para a
obtenção do título de Mestre em
Ecologia e Evolução

Área de Concentração: Ecologia e
Evolução

Orientador: Prof. Dr. José Alexandre
Felizola Diniz Filho

Goiânia

2008

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação na (CIP)
GPT/BC/UFG**

L732t

Lima Junior, Dilermando Pereira, 1982-

Transformando tropeços em passos de dança[manuscrito] : o uso de espécies exóticas para estudos biogeográficos / Dilermando Pereira Lima Junior, 2008.

65 f. : il. (algumas color.)

Orientador: Prof. Dr. José Alexandre Felizola Diniz Filho.
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas.

1. Biogeografia 2. Peixes exóticos de água doce I. Título

CDU: 597.2/5:574.9

FOLHA DE APROVAÇÃO

DILERMANDO PEREIRA LIMA JUNIOR

Transformando tropeços em passos de dança: o uso de espécies exóticas para estudos biogeográficos

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução do Departamento de Ecologia e Evolução, Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Goiás, como requisito parcial para obtenção do título Mestre em Ecologia e Evolução pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. José Alexandre Felizola Diniz Filho

Universidade Federal de Goiás

Prof. Dr. Paulo De Marco Junior

Universidade Federal de Goiás

Prof. Dr. Anderson Oliveira Latini

Universidade Federal de São João Del Rey

Aprovada em: 26 de fevereiro de 2008.

Local de defesa: Anfiteatro do ICB, *campus* da Universidade Federal de Goiás.

*Dedico essa dissertação às pessoas
que me ensinaram,*

Alegrias de Aves Marias,

Sorrisos matutos,

Se encantar ao ver uma coisa bonita.

A cultivar a árvore da sabedoria.

Onde quero ver florescer as minhas certezas vividas

Marianas, Joaquinas

Sebastinas, Antôninas

Meus avós.

AGRADECIMENTOS

“Avante Don Dilermando Quijano!!! Aquele que tem coragem não conhece o medo, a distância ou os desafios propostos pela a vida. Assim, cavalgando ou a trote em meu Rocinante, vestido com minha armadura de alma exposta mais um Gigante se tomba à vontade da determinação. Mas, mais importante que cumprir o objetivo, é saber apreciar o caminho, reconhecer que várias pessoas participaram de mais essa conquista, nobre gentis pessoas as quais humildemente oferto meus agradecimentos.”

Bem... Seria nesse tão cavalheiresco que pretendia lembrar das todas as pessoas que direta ou indiretamente tornaram essa parte do meu caminho mais belo, mais inspirador e produtivo. Contudo, tentar fazer uma alusão à escrita Cervantes, poderia fazer dos meus agradecimentos piegas ou me limitar nas minhas linhas mal escritas. Por isso, peço licença para simplesmente Dilermando. O mal escrito Dilermando... O ainda por vir Dilermando.

Uma vitória sem gratidão se torna vazia, e a falta de reconhecimento é talvez a forma mais incolor de orgulho. Primeiramente quero agradecer os culpados, meus pais, Dilermando e Maria da Conceição por todo carinho, amor, dedicação... Acima de tudo pela confiança em deixar seguir os meus sonhos. Tenho por objetivo que vocês tenham orgulho de mim, me tornando um homem de bem, um ser humano completo. As minhas irmãs, Flávia e Ana Luísa, minhas terças partes, se meus carinhos soaram como agressões, são muitos por causa dos olhos que aprenderam a se esconder, não a falta de bem querer. Ágape.

Meu eterno muito obrigado aos meus atemporais mestres e amigos Anderson Latini e Daniela Resende que me iniciaram na ordem da Cavalaria Ecológica. Seus exemplos me acompanham e servem de inspiração. Garanto, nada mais contagioso que um exemplo...

Às Pequenas Raposas Carina, Ju, Fêzinha e Carolzinha que me cativaram... Certamente quando voltar para meu asteróide XY3; suas ausências se farão saudade, a saudade uma vontade de revê-las. Tu és eternamente responsável por aquilo que cativas. Talvez hoje entenda um pouco mais essa frase...

Aos amigos da *Sessione Dellirium*, ordem científica secreta em que pensar livremente e experimentar a loucura são primordiais. Infelizmente, não posso revelar os demais membros dessa ordem, pois se o fizesse teria que matar todos os que leram essa dissertação. Aos amigos do Laboratório de Ecologia Teórica e o do Mestrado que fizeram desses dois anos inesquecíveis. Em especial a

Ludgero, João Nabout e Thannya. Ao primeiro pelo bom humor incansável que certamente nos serve de exemplo; ao casal por terem me “adotado” doarem suas amizades.

A Letícia Almeida, Milene Ribeiro, Flávia Coelho, Marília Gaia minhas amigas que mesmo à distância nossas amizades insistem em crescer... Um pouco da minha solidão se sente acompanhada pela presença de vocês, mesmo distante. Amo vocês de muito!!!!

Obrigado aos professores José Alexandre Felizola, Luiz MAURício Bini e Paulo De Marco Junior por tanto aprendizado. Espero que essa dissertação de invasões biológicas, temperadas com macroecologia para o teste de padrões biogeográficos tenha agradado seus refinados paladares científicos. Fazendo uma ponte de obrigado Goiânia-Maringá-Rio de Janeiro quero agradecer a solicitude de dois professores: Carla Pavanelli e Mauro Cavalcanti que me socorram das trevas filogenéticas dos *actionopterygii*. Em especial, agradeço ao Mauro pela bela cordialidade e solicitude. É sempre bom ouvir o eco de nossas ações em outras pessoas... Renova o ânimo quando os moinhos de vento se fazem mais fortes.

Finalmente agradeço a vida. Que sempre nos faz perguntar se não vale mais saltar/ fora da ponte da vida/ (...) / esta que vê, severina; mas sempre responde: com sua presença viva/ E que não há melhor resposta/ que o espetáculo da vida:/ vê-la desafiar seu fio/ que também se chama vida,/(...)/ vê-la brotar como há pouco/ em nova vida explodida;/(...)/ mesmo quando é a explosão/ de uma vida Severina. Certamente esse encantamento que fez do menino do mato, mineiro da imaginação, pescador de peixes e pensamentos escolher ser um Biólogo Quixote e um Filósofo de Rio.

Opá!!! Pra encerrar...Agradeço aos tropeços da vida que teimosamente insisto transformar em passos de dança - confesso que estou mais com vontade de dançar do que pronto a cair - mas ao ensinar matar dragões do ego, mostra-nos que muitas vezes temos matar a nós mesmos, me recolher a solidão para me ver na companhia do mundo, lutar contra moinhos de ventos para entender minhas limitações; passar a viver aquilo que sempre preguei. *De camelo, a leão e em breve criança... Pois a verdadeira maturidade é atingir a seriedade de uma criança brincando.*

Avante Don Dilermando Quijano!!! Aquele que tem coragem não conhece o medo, à distância ou os desafios propostos pela a vida. Assim, cavalgando ou a trote em meu Rocinante, vestido com minha armadura de alma exposta mais um Gigante se tomba à vontade da determinação. Mas não se esqueça do seu escudeiro Sancho Panza em forma Prudência e Gratidão.

Transformando tropeços em passos de dança: o uso de espécies exóticas para estudos biogeográficos

RESUMO

Os estabelecimentos de espécies exóticas são muito conhecidos por seus impactos, contudo podem servir como modelo de estudo das causas ecológicas e evolutivas dos padrões biogeográficos e avaliar se a conservação de nicho é determinante dos limites de distribuições das espécies. Este estudo tem por objetivo avaliar a diferença entre o conjunto de espécies exóticas de peixes nas diferentes regiões biogeográficas do planeta tendo como base as teorias de conservação filogenética e da dinâmica evolutiva de gradientes latitudinais de diversidade. Encontramos uma forte tendência de conservação de nicho, mas nenhum sinal de estruturação filogenética da invasão. Portanto, modelos preditivos que possuem o intuito de avaliar o potencial invasor de peixes têm, necessariamente, têm que incluir fatores extrínsecos às espécies e à condição climática da região nativa, pressão de propágulos, distúrbios no ambiente, uso humano e fatores intrínsecos como cuidado parental e tamanho corporal das espécies.

Palavras-chave: Espécies exóticas. Peixes exóticos. Conservação de nicho.

Transforming stumbling blocks into dancing steps: the use of exotic species in biogeographic studies.

ABSTRACT

The establishment of exotic species is known for the negative impacts it causes. However, it can be used as models to study the ecological and evolutionary causes of biogeography patterns and assess whether the niche conservatism is the determinant of the species limits distribution. The main purpose of this study is to evaluate the difference between pools of exotic fish species in biogeographical regions of the world based on the theories of Niche Conservatism and Evolutionary Dynamics of Latitudinal Gradients of Diversity. We found a strong tendency of the niche conservatism with exotic fishes, but no phylogenetic structures of the invaders fishes were found. Therefore, predictive models that purpose to evaluate the potential invasion of fishes has to, include extrinsic factors as climatic conditions, propagule pressure, environmental disturbance, human use and intrinsic factors as parental care and body size of the species.

Keywords: Exotic species. Invasive species. Exotic fish. Niche conservatism

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	10
2 OBJETIVOS	17
3 MATERIAL E MÉTODOS	18
3.1 Coleta de dados	18
3.2 Construção da supertree	20
3.3 Análises estatísticas	21
4 RESULTADOS	22
5 DISCUSSÃO	33
5.1 Conservação de nicho e invasões biológicas	33
5.2 Biogeografia das invasões biológicas	36
5.3 Estruturação filogenética das invasões	40
APÊNDICE A	44
APÊNDICE B	53
REFERÊNCIAS	54

1 INTRODUÇÃO

A ação antrópica é responsável pela introdução de milhares de espécies exóticas em todo o mundo e em geral é acompanhada de grandes prejuízos econômicos e ambientais (Vitousek *et al.* 1997, Parker *et al.* 1999, Mack *et al.* 2000, Pimentel *et al.* 2001). Apesar de tantos impactos negativos, o número de eventos de introdução tem incrementado principalmente devido ao aumento do comércio e das viagens entre os continentes, que criam novas rotas de dispersão para as espécies e quebram as antigas barreiras biogeográficas (Levine & D'Antonio 2003, Perrings *et al.* 2005, Meyerson & Mooney 2007). No entanto, a simples introdução de uma espécie não garante o seu estabelecimento no novo ambiente (Lodge 1993, Kolar & Lodge 2001), para as populações introduzidas se tornarem estabelecidas, estas precisam passar por vários estágios e processos que garantam sua viabilidade populacional e novas rotas de dispersão (Heger & Trepl 2003). Dessa forma, somente uma fração dessas espécies introduzidas se torna estabelecida ou invasora e causam impactos ecológicos (Jeschke & Strayer 2005)

Fatores como a pressão de propágulos (Lockwood *et al.* 2005, Colautti *et al.* 2006), distúrbios prévios no ambiente invadido (Davis *et al.* 2000, Byers 2002, D'Antonio & Kark 2002); as características bionômicas dos invasoras (Sakai *et al.* 2001, Sol *et al.* 2002, Davis 2005, Bishop & Peterson 2006, Duyck *et al.* 2007); características das comunidades invadidas (Tilman 1999, Byers *et al.* 2002, Shea & Chesson 2002); a liberação de inimigos naturais (Keane & Crawley 2002); o estabelecimento de mutualismos (Richardson *et al.* 2000, Adams *et al.* 2003, Bruno *et al.* 2003, Rodriguez 2006) e facilitação indireta (Simberloff & Von Holle 1999, O'Downd *et al.* 2003, Parker *et al.* 2006) afetam o sucesso de estabelecimento de uma espécie exótica.

Todos esses fatores estão relacionados a o papel funcional de a espécie exótica ocupará no novo habitat e conseqüentemente da definição de seu novo nicho.

De acordo com Hutchinson (1961), o nicho fundamental seria o conjunto de recursos e condições nas quais as espécies podem manter populações viáveis. Assumindo nichos ecológicos estáveis e que exista restrição à dispersão, podemos inferir sobre os padrões de distribuição geográfica das espécies (Wiens & Donoghue 2004). Sob essa óptica, as espécies introduzidas se estabeleceriam somente em locais que apresentassem condições ambientais semelhantes aos seus ambientes nativos (Peterson & Vieglais 2001, Peterson 2003). Essa premissa é corroborada por estudos que mostram que espécies introduzidas se estabelecem com maior freqüência em locais que apresentam características ambientais similares às suas regiões nativas (Curnutt 2000, Duncan *et al.* 2001, Blackburn & Duncan 2001a, Forsyth *et al.* 2004).

Mas, como o nicho pode manter-se estável? Uma possível explicação é a conservação no tempo evolutivo dos nichos específicos (Peterson *et al.* 1999, Wiens 2004). A conservação evolutiva de nicho é a capacidade das espécies de reter as características de seus ancestrais no tempo evolutivo (uma inércia filogenética), referindo-se especialmente ao nicho ecológico fundamental e, conseqüentemente, à distribuição geográfica em ambientes estáveis (Wiens & Donoghue 2004). Embora os organismos ocupem uma grande amplitude de condições ambientais, a maioria das espécies só ocorre em uma pequena fração dessa variação devido a fatores intrínsecos dos organismos, como características fisiológicas, que podem de ser mantidas ao longo do processo de evolutivo (Wiens 2004). Como conseqüência dessa conservação, as características do nicho ancestral podem determinar as condições, regiões e habitats onde espécies desse mesmo grupo podem se estabelecer e persistir (Peterson *et al.*

1999). Assim, a definição desses limites de tolerância das espécies pode limitar a expansão da distribuição geográfica e ser um importante fator para explicação de processos de especiação alopátrica, biogeografia histórica, padrões de riqueza de espécies e a estrutura de comunidades (Webb *et al.* 2002, Wiens & Graham 2005, Lovette & Hochachka 2006).

Mas, como a conservação de nicho pode explicar o sucesso e o estabelecimento de espécies exóticas? Se o nicho fundamental é conservado, as espécies exóticas provavelmente irão invadir regiões com características climáticas similares a da sua distribuição nativa (Peterson & Vieglais 2001; Peterson 2003). Além disso, algumas espécies exóticas possuem características ecológicas evolutivamente determinadas que aumentam a tolerância a uma grande amplitude das condições ambientais, possibilitando a invasão de novos habitats (Wiens & Graham 2005). Por exemplo, uma espécie de clado de origem tropical pode sofrer uma evolução das características de seu nicho que permitem o sucesso de estabelecimento em ambientes temperados. Porém, devido sua história evolutiva e inércia filogenética, pode facilmente ocupar nichos em ambientes tropicais.

O gradiente latitudinal de diversidade é um dos mais antigos padrões observados na biogeografia (Sax 2001, Willig *et al.* 2003), porém ainda não há uma explicação robusta sobre os fatores que geram esse padrão, acumulando-se mais de trinta possíveis hipóteses explicativas (Hawkins 2001, Willig *et al.* 2003, Hawkins & Diniz-Filho 2004). Segundo Gaston & Blackburn (1996), a maior riqueza nos trópicos é devida à presença de grande número de clados antigos que se conservaram nos ambientes tropicais e se extinguiram nos ambientes temperados. Porém, há estudos que defendem que as espécies se originam preferencialmente em ambientes tropicais, onde a velocidade evolutiva é maior, devido a maiores taxas de mutação, menores tempos entre gerações e maior velocidade da evolução (Rohde 1992).

Nestas regiões, as novas espécies podem persistir ou dispersar para regiões temperadas onde sofrem especiação extratropical (Jablonski *et al.* 2006). Assim, os trópicos são locais onde tanto espécies derivadas quanto espécies basais coexistem, enquanto regiões temperadas seriam constituídas preferencialmente de espécies derivadas que apresentam modificações que permitiram explorar ambientes temperados. Essas diferenças, por sua vez, suscitam a discussão se os ambientes tropicais são “berçários” ou “museus” de diversidade (Chown & Gaston 2000, Jablonski *et al.* 2006). Contudo, um estudo recente aponta que as maiores taxas de especiação e extinção estão nas regiões temperadas, o que conflita com parte da teoria vigente que assume que as maiores taxas de especiação estão nos trópicos como possível fator gerador de um gradiente latitudinal de riqueza (Weir & Schluter 2007).

Em nível mundial, o conjunto de espécies exóticas é constituído por organismos originários tanto de ambientes tropicais como temperados, representando assim um subconjunto da diversidade de cada região. Se assumirmos que a introdução de espécies é um evento recente de dispersão e que existe conservação de nicho, então podemos esperar que exista diferença entre o conjunto de espécies exóticas estabelecidas nos diferentes continentes. Por exemplo, espécies originadas em ambientes temperados se estabeleceriam preferencialmente em continentes com predominância de climas temperados. Sob a luz da teoria evolutiva de gradientes latitudinais (Jablonski *et al.* 2006), podemos esperar que em continentes predominantemente tropicais esperamos a maior frequência de espécies exóticas de clados basais; já em continentes com climas temperados esperamos a maior presença de espécies exóticas de clados derivados (FIGURA 1).

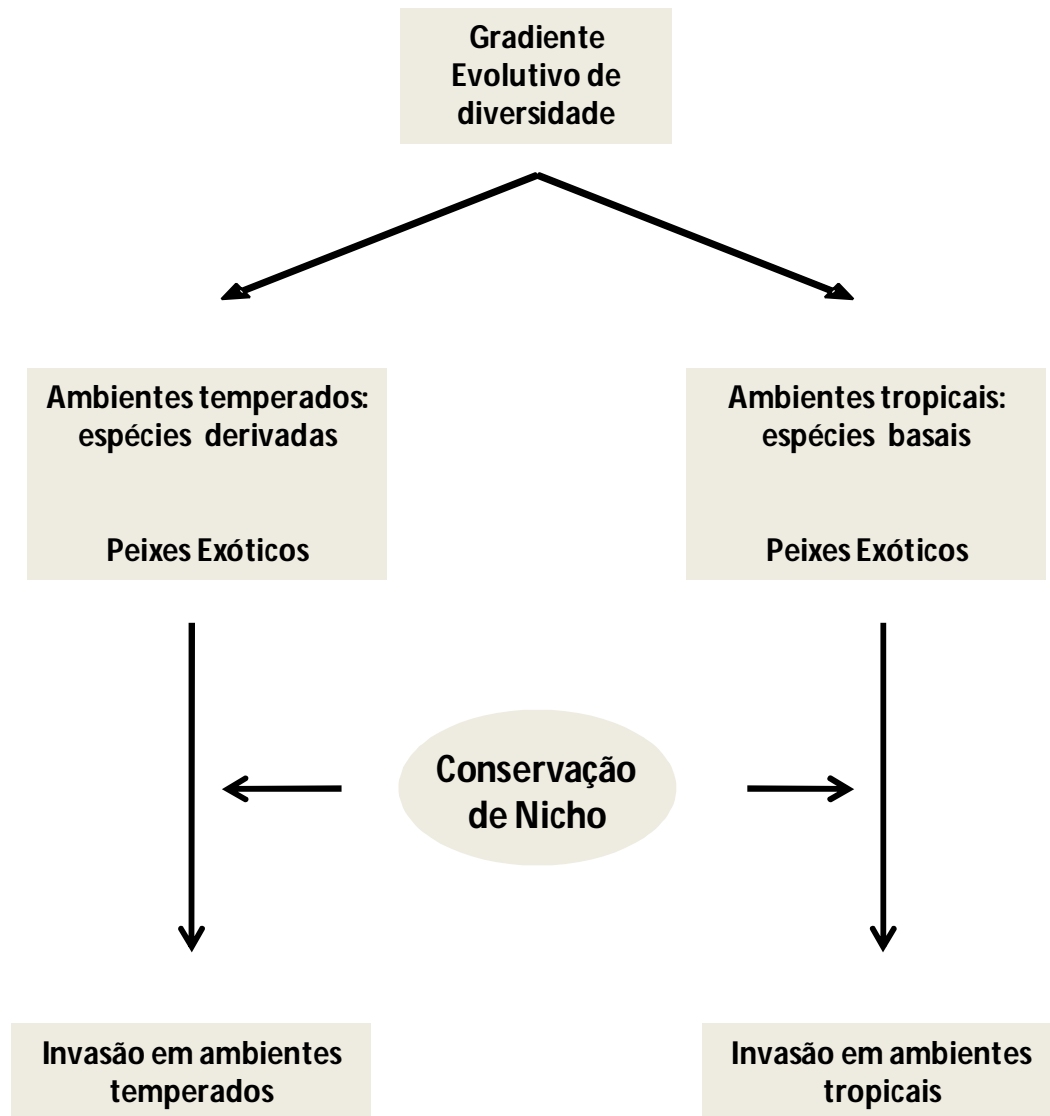


Figura 1: Modelo conceitual da estrutura teórica do estudo. Os gradientes evolutivos de diversidade geram estruturação filogenética diferentes entre os ambientes temperados e tropicais. O conjunto mundial de espécies exóticas de peixes é um subgrupo de cada ambiente. Assumindo conservação de nicho espero que exista diferença filogenética entre as espécies que se estabeleceram em ambientes tropicais e em ambientes temperados.

Essa estruturação filogenética em processos de invasão já foi ressaltada em vários estudos que demonstram que a distribuição de espécies invasoras entre as famílias taxonômicas não é aleatória (Lockwood 1999, Alcaraz *et al.* 2005), existindo seletividade ao nível taxonômico (algumas espécies são mais introduzidas que similares), seletividade de caracteres biológicos (espécies que possuem certas características são mais introduzidas) e seletividade geográfica (espécies de algumas regiões são mais introduzidas). Dessa forma, certas famílias possuem maior capacidade de invasão por dois motivos: *i)* por terem atributos biológicos (estes determinados evolutivamente) que conferem maior sucesso e; *ii)* por serem mais amplamente introduzidas (Duncan *et al.* 2003, Blackburn & Cassey 2007).

Em relação à comunidade invadida, o sucesso do estabelecimento de espécies exóticas pode ser devido à limitação filogenética dessa comunidade. Essa limitação levaria a um aumento da disponibilidade recursos, menor competição entre espécies nativas e introduzidas e ao menor número de inimigos naturais, o que aumentaria o sucesso de invasão (Mack 2003, Callaway *et al.* 2004). A essa relação dá-se o nome de Hipótese de Naturalização de Darwin, em homenagem ao proponente da teoria da evolução que já em século XIX, vislumbrou essa relação (Darwin 1859). Estudos mostram que quanto maior a distância filogenética entre a espécie introduzida e a comunidade nativa, maiores são as chances das espécies introduzidas estabelecerem e causarem impactos (Ricciardi & Atkinson 2004, Strauss *et al.* 2006). Todavia, há uma hipótese alternativa à hipótese de Naturalização de Darwin que prediz um padrão oposto. Espécies exóticas mais próximas filogeneticamente às comunidades nativas teriam o maior sucesso de estabelecimento. Sob esse aspecto o sucesso de estabelecimento seria devido ao fato das espécies invasoras possuírem características que as pré-adaptariam às condições do novo ambiente (Duncan & Williams 2002).

Apesar da importante ameaça à biodiversidade, os eventos de introdução de espécies exóticas podem ser considerados grandes experimentos não programados e podem ser usados como modelos para estudos ecológicos, de evolução e teste de teorias sobre padrões biogeográficos (Mooney & Cleland 2001, Callaway & Maron 2006, Sax *et al.* 2007, Vellend *et al.* 2007). Além disso, pode-se avaliar a conservação de nicho como fator preponderante para os limites de distribuições das espécies (Wiens & Graham 2005).

A classe Actinopterygii, superclasse Gnathostomata, phylum Chordata é um grupo monofilético (Cloutier & Arriata 2004) e um dos maiores clados de vertebrados, com cerca de 26.890 espécies, divididas em 44 ordens, 453 famílias e 4289 gêneros sendo que mais 40% dessas encontradas exclusivamente em ambientes de água doce (Nelson 2006). Essa classe é um bom modelo para o estudo sobre a conservação do nicho, pois se trata de um clado monofilético, com milhares de espécies a ambientes aquáticos de água doce (Wiens & Graham 2005) e que está amplamente introduzido em todos os continentes do planeta (Casal 2006). Dentro dessa classe a série Otophysi (formada pelas ordens Cypriniformes, Characiformes, Siluriformes e Gymnotiformes) é a mais numerosa, representando 27% da fauna de peixes conhecida e 64% da fauna de peixes de água doce (Nelson 2006).

A previsibilidade de quais espécies possam se tornar invasoras e quais ecossistemas são mais vulneráveis à invasão é um dos principais objetivos no estudo de ecologia de espécies exóticas (Kolar & Lodge 2002, García-Bertou 2007). Infelizmente, apesar de vários estudos, não se conseguiu até o momento criar um modelo robusto que faça previsões consistentes sobre as espécies com grande potencial invasor e/ou comunidades mais susceptíveis a invasão (Moyle & Light 1996, Marchetti *et al.* 2004). Existindo o padrão de estruturação filogenética de invasão, com espécies derivadas se estabelecendo preferencialmente em regiões temperadas e

espécies basais se estabelecendo em regiões tropicais, podemos prever quais espécies podem se tornar invasoras em diferentes continentes, dado a sua posição filogenética, sua distância em relação à comunidade invadida, e, assim estabelecer medidas preventivas que inibam ou proíbam a introdução ou o estabelecimento dessas espécies nas regiões de maior risco.

2 OBJETIVOS

Neste estudo usamos a informações de peixes exóticos no mundo para avaliar as premissas discutidas acima. A escolha por esse grupo é devido ao fato de suas características ambientais o tornarem um bom modelo de estudo de conservação de nicho (Wiens & Graham 2005). Assumindo que exista conservação de nicho em nível de família, tentaremos responder às seguintes questões:

- i) O sucesso de estabelecimento das espécies exóticas é maior nas regiões biogeográficas com características ambientais similares à sua região nativa?*
- ii) O sucesso de estabelecimento de espécies de clados basais é maior nos ambientes tropicais?*
- iii) O sucesso de estabelecimento de espécies de clados derivados é maior em ambientes temperados?*

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Coleta de dados

A informação de registros de espécies exóticas do mundo encontra-se difusa em vários bancos de dados na Internet e ainda não há uma padronização das informações (Ricciardi *et al.* 2000, Simpson *et al.* 2006). Porém, a dimensão do banco de dados não reflete necessariamente sua qualidade ou sua abrangência, pois a maioria das informações se concentra em poucos grupos de organismos com dados pouco informativos (Crall *et al.* 2006). Assim, utilizamos a Lista de Informações On-line de Espécies Invasoras “List of Invasive Alien Species On-line Information Systems” disponível no site “Global Invasive Species Information Network” (<http://www.gisinet.org>). Este documento reúne a informação de todos os bancos de dados com informações de espécies exóticas disponíveis “on-line” até o ano de 2004.

Foram selecionados 18 bancos de dados que possuíam informações sobre peixes exóticos de água doce, definidos como todas as espécies que vivem exclusivamente em água doce ou espécies catádromas (que vivem na água doce e se reproduzem no mar). Dessa forma, excluímos espécies anádromas (que vivem no mar e se reproduzem em água doce) e espécies estuarinas.

Optamos por priorizar bancos de dados em escala mundial como o “Fishbase” (www.fishbase.org) (Froese & Pauly 2007) e da Organização das Nações Unidas para Agricultura e Alimentação, “FAO Database on Introductions Aquatic Species” (www.fao.org/waicent/faoinfo/fishery/statist/fisoft/dias/mainpage.htm). Esta opção foi feita por acreditarmos que estes possuem informações de melhor qualidade e reúnem registros de outros bancos de dados. Assim, caso existisse contradição da informação entre diferentes

bancos de dados, optamos em seguir as informações de um desses bancos citados. Para a padronização das informações de nomes científicos e identificação de sinonímias utilizamos mais uma vez o Fishbase (Froese & Pauly 2007).

Conforme explicitado anteriormente, a simples introdução não é garantia de estabelecimento de uma espécie. Infelizmente, muitos bancos de dados só fazem o registro da presença da espécie em determinado país ou região, não mostrando se a espécie é estabelecida ou foi apenas detectada. Diante dessa limitação, só compilamos os registros de peixes exóticos que possuíam a informação de estabelecimento, ou seja, quando as espécies exóticas estão se reproduzindo no ambiente natural invadido. As informações sobre falhas de introdução não foram consideradas uma vez que a maioria de falhas de estabelecimentos são raramente registradas, e, geralmente, são fortemente tendenciados (Kolar & Lodge 2001, García-Bertou 2007).

O banco de dados gerado a partir desses dados consiste de informações sobre as espécies de peixes exóticos de água doce estabelecidas em cada país, sua classificação taxonômica, número de vezes que as espécies foram registradas como exóticas em diferentes bancos de dados e os países em que a espécie é nativa. Além disso, ordenamos essa informação classificando a distribuição nativa e a distribuição exótica das espécies por regiões biogeográficas e pelo clima (temperado ou tropical) predominante em cada região. Utilizamos as regiões biogeográficas propostas por Olson *et al* (2001), que dividiu o planeta em oito eco-regiões (Afrotropical, Antártida, Austrália, Indo-Malásia, Neoártico, Neotropical, Paleoártico, Oceania). A escolha dessa divisão se deve ao fato de esta ser umas das propostas mais recentes de regiões biogeográficas e reúne o zoneamento biogeográfico de vários grupos e diferentes autores (Figura 2).

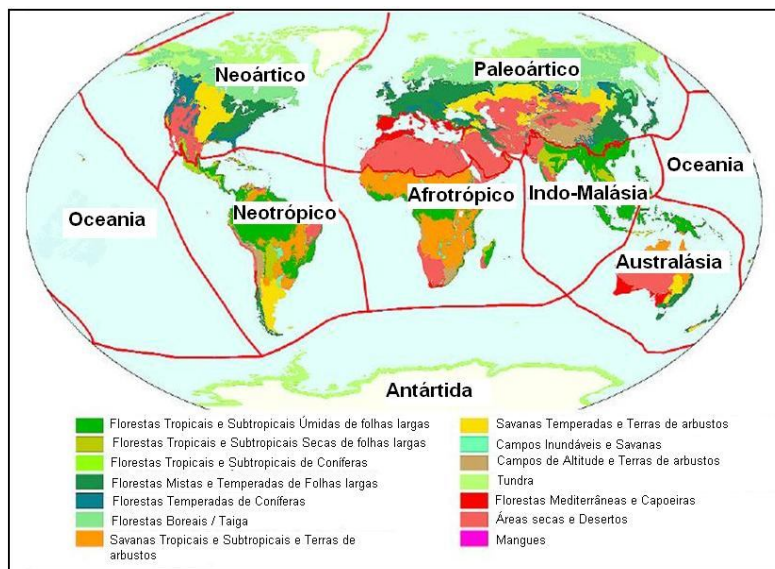


Figura 2: Mapa mostrando a divisão das regiões biogeográficas, adaptado de Olson *et al* (2001). O planeta foi dividido em oito regiões biogeográficas.

3.2 Construção da Supertree

Com a lista de peixes exóticos estabelecidos, iniciamos a construção da árvore filogenética com todas as espécies exóticas. A construção de “*supertrees*” filogenéticas é uma técnica que consiste na sobreposição de várias pequenas árvores filogenéticas para construção de uma grande árvore filogenética mais informativa (Bininda-Emonds 2004) que permite comparações entre organismos levando em consideração os efeitos filogenéticos (Fisher & Owens 2004). O intuito desta *supertree* é identificar os clados basais e derivados e assim testar se existe diferença na frequência de estabelecimentos entre as diversas regiões biogeográficas, dada à posição filogenética do clado. Para inferir se uma família pode ser classificada como basal ou derivada, utilizamos como critério a distância em número de nós da família até a raiz dos Actinopterygii.

As relações filogenéticas entre os peixes e, conseqüentemente, entre os Actinopterygii ainda estão mal resolvidas (Ruensink 2005). Por exemplo, grupos importantes como Percomorpha, anteriormente considerado monofilético, em trabalhos recentes são

classificados como polifiléticos (Miya *et al.* 2003). Dessa forma, não possuímos uma árvore filogenética que mostre a relação entre as 453 famílias dessa classe. Levando em consideração essa limitação, utilizamos como base para o estudo a *supertree* dos Actinopterygii com a topologia de 228 famílias proposta por Mank *et al.* (2005). Porém, essa *supertree* não contempla as famílias Ambassidae, Anabantidae, Arapaimidae, Atherinopsidae, Centrarchidae, Gyrinocheilidae, Helastomatidae, Heteropneustidae, Latidae, Lotidae, Moronidae, Odontobutidae, Osphronemidae, Pangassiidae e Plecogossidae que possuem espécies exóticas estabelecidas. Devido a estas ausências, foi necessário o uso de outras filogenias mostrando a relação entre as famílias citadas acima com as demais famílias do Actinopterygii. A topologia da nova *supertree* com as 15 famílias adicionadas e a lista de artigos usados encontra-se no Anexo dessa dissertação.

3.3 Análises estatísticas

Para testar se as espécies exóticas de peixes se estabelecem com maior frequência em locais com características climáticas similares aos ambientes nativos, utilizamos o teste de χ^2 (Zar 1999). Consideramos como a variável independente o clima nativo (temperado ou tropical) e como variável dependente o clima predominante na região invadida (temperado ou tropical). Para avaliar se existia diferença no sucesso de estabelecimento entre as diferentes regiões biogeográficas também utilizamos o χ^2 , sendo a variável independente a região de origem da espécie exótica e a variável dependente a frequência de estabelecimentos das espécies exóticas nas diferentes regiões biogeográficas. Para verificar a existência de um padrão filogenético de estabelecimento de espécies exóticas também foi utilizado uma regressão logística (Zar 1999). A variável independente foi posição da família na árvore filogenética e a variável resposta é frequência de estabelecimentos das famílias em ambientes temperados e tropicais.

4 RESULTADOS

Nos dezoito bancos de dados foram amostrados 2.960 registros de espécies exóticas de peixes de água doce estabelecidas em todo o planeta totalizando 318 espécies. Casal (2006) reportou cerca de 2.900 registros espécies de peixes exóticos de água doce introduzidos, sendo 1.805 (62,24%) são de informações de espécies estabelecidas. Já Ruensink (2005) lista 1.424 eventos de introdução, dos quais 908 (63,8%) as espécies se tornaram estabelecidas. As informações do número de espécies estabelecidas e o número de registros de estabelecimento obtidos neste estudo, para cada uma das regiões biogeográficas, estão sumarizados na tabela 1.

Tabela 1: Distribuição do número de espécies de peixes exóticas estabelecidas e registros por regiões biogeográficas.

<i>Regiões Biogeográficas</i>	<i>Número de Espécies Exóticas Estabelecidas</i>	<i>Número de registros</i>
<i>Afrotrópico</i>	49	331
<i>Antártida</i>	2	2
<i>Australásia</i>	50	181
<i>Indo-Malásia</i>	90	410
<i>Neoártico</i>	117	361
<i>Neotrópico</i>	82	507
<i>Oceania</i>	51	172
<i>Paleoártico</i>	126	998

As regiões do Paleoártico, Indo-Malásia e Neotrópico são as três principais regiões fontes de espécies exóticas estabelecidas com 94, 82 e 63 espécies respectivamente. As regiões Afrotrópico e Neoártico contribuem com 40 e 57 espécies, respectivamente. A Australásia só possui duas espécies estabelecidas no Paleoártico; enquanto que a Antártida e a Oceania não possuem nenhuma espécie nativa que seja estabelecida em ambientes aquáticos continentais de outras regiões biogeográficas.

As famílias Cyprinidae e Cichlidae somadas representam 43% da riqueza de espécies exóticas estabelecidas (77 e 60 espécies, respectivamente) em todo o mundo. Os 57% da riqueza restante estão divididas entre 53 famílias, sendo que o número de espécies exóticas em cada família varia entre 1 e 18. A frequência de estabelecimentos dos peixes exóticos é maior nas regiões que apresentam clima similar ao ambiente nativo com frequências de estabelecimentos maiores que 60%, indicando a forte tendência de conservação de nicho ($\chi^2 = 405.6$, $GL=1$; $p < 0,001$ Tabela 2).

Tabela 2: Teste sobre a conservação de nicho das espécies exóticas estabelecidas em relação ao clima de origem e clima do habitat invadido ($\chi^2 = 405,6$; $GL=1$, $p < 0,001$)

	<i>Clima Invadido</i>	<i>Clima Invadido</i>	<i>Total</i>
	<i>Temperado (%)</i>	<i>Tropical (%)</i>	
<i>Clima Nativo Temperado</i>	67,65	32,35	1703
<i>Clima Nativo Tropical</i>	30,23	69,77	1257
<i>Total</i>	1532	1428	2960

Os resultados do teste de χ^2 avaliando a frequência de estabelecimento entre as diferentes regiões são apresentados na Tabela 3. De maneira geral, que as espécies possuem maior frequência de estabelecimento dentro de suas regiões biogeográficas

nativas, com exceção a espécies do Neoártico e Neotrópico que se estabelecem preferencialmente no Paleoártico e Neoártico, respectivamente. As regiões da Antártida e Oceania não possuem espécies nativas que se tornaram estabelecidas em outras regiões. A Antártida só possuiu duas espécies estabelecidas a *Salmo trutta trutta* e *Salvelinus fontinalis* ambas registradas no Arquipélago de Kerguelen, território francês situado 49°20' Sul e 70°20' Leste, aproximadamente a 5.310 Km da costa sul da África, por isso não foi considerada nas análises. A Australásia só possui duas espécies de peixes nativos estabelecidos no Paleoártico que são a *Lates calcarifer* e a *Anguilla australis*.

A maior freqüência de estabelecimentos de peixes exóticos dentro de região biogeográfica de origem pode ser devido ao efeito da distância geográfica que aumenta a pressão de propágulos e sucesso de invasão. Dessa forma, para avaliar controlar o efeito da distância e optamos em fazer uma análise de desconsiderando as auto invasão, ou seja, o estabelecimento de espécies exóticas na regiões biogeográficas que ela são nativas. Alguns resultados são similares, por exemplo, as espécies do Neoártico e do Neotrópico apresentaram maiores freqüências de estabelecimentos no Neotrópico e Neoártico, respectivamente. O Paleártico continua sendo a região biogeográfica com maiores freqüências de estabelecimento. Contudo, um interessante resultado é mostrado aqui. Regiões biogeográficas vizinhas apresentam grandes freqüências de estabelecimento, mesmo que o clima predominante seja diferente. Como exemplo, podemos citar a alta freqüência de estabelecimento das espécies do Paleártico na Indo-Malásia e Afrotrópico (Tabela 4).

Tabela 3: Teste sobre a distribuição de peixes exóticos estabelecidos entre as diferentes regiões biogeográficas do planeta ($\chi^2= 992,9$; $GL=30$, $p<0,001$) As abreviações dos nomes das regiões biogeográficas são: Afro=Afrotrópico; Aust=Austrália; Indo=Indo-Malásia; Neoa=Neoártico; Neot=Neotrópico; Pale=Paleoártico e Ocea=Oceania.

<i>Distribuição Nativa</i>	<i>Afro</i> (%)	<i>Aust</i> (%)	<i>Indo</i> (%)	<i>Neoa</i> (%)	<i>Neot</i> (%)	<i>Pale</i> (%)	<i>Ocea</i> (%)	<i>Total</i>
<i>Afrotrópico</i>	24,77	7,52	14,13	8,62	29,91	7,71	7,34	545
<i>Australásia</i>	0	0	0	0	0	100	0	2
<i>Indo-Malásia</i>	7,27	10,18	37,82	11,64	20	6,55	6,55	275
<i>Neoártico</i>	10,81	4,8	7,21	10,96	14,72	46,55	4,95	666
<i>Neotrópico</i>	8,72	8,49	16,74	22,94	19,95	7,8	15,37	436
<i>Paleoártico</i>	6,37	4,15	10,42	10,52	10,04	57,15	1,35	1036
<i>Total</i>	331	181	410	361	507	998	172	2960

Tabela 4: Teste sobre a distribuição de peixes exóticos estabelecidos entre as diferentes regiões biogeográficas do planeta ($\chi^2= 145,72$; $GL=30$, $p<0,001$) excluindo os eventos de auto invasão. As abreviações dos nomes das regiões biogeográficas são: Afro=Afrotrópico; Aust=Austrália; Indo=Indo-Malásia; Neoa=Neoártico; Neot=Neotrópico; Pale=Paleoártico e Ocea=Oceania.

<i>Distribuição Nativa</i>	<i>Afro</i> (%)	<i>Aust</i> (%)	<i>Indo</i> (%)	<i>Neoa</i> (%)	<i>Neot</i> (%)	<i>Pale</i> (%)	<i>Ocea</i> (%)	<i>Total</i>
<i>Afrotrópico</i>	0	11,35	15,03	19,02	6,75	19,02	28,83	326
<i>Australásia</i>	0	0	0	0	0	100	0	2
<i>Indo-Malásia</i>	14,75	6,28	0	13,39	22,68	25,96	16,94	366
<i>Neoártico</i>	4,90	6,29	10,96	0	37,06	34,94	5,83	429
<i>Neotrópico</i>	9,06	16,20	17,07	29,62	0	14,46	13,59	574
<i>Paleoártico</i>	22,60	8,68	29,68	19,41	15,98	0	3,65	438
<i>Total</i>	267	177	324	366	334	400	275	2135

O resultado do χ^2 com trinta graus de liberdade mostra que existe diferença no estabelecimento, porém não nos mostra onde está essa diferença (Zar 1999). Dessa forma, efetuamos a quebra dos graus de liberdade definindo a priori a semelhança climática entre as regiões biogeográficas como critério de agrupamento. Dessa forma, formamos o grupo de climas tropicais (Afrotropical, Indo-Malásia e Oceania) e climas temperados (Australásia, Neoártico e Paleoártico) e novamente efetuamos testes de χ^2 . Existindo significância nos testes, continuamos diminuindo os graus de liberdade do χ^2 e agrupamos as regiões pelo critério de menor distância geográfica.

Os testes de qui-quadrado entre as regiões tropicais confirmam a tendência de maiores estabelecimentos de espécies exóticas dentro das regiões biogeográficas nativas, exceção à Oceania que possui grande número de registros de estabelecimentos de espécies nativas do Neotropical ($\chi^2= 132,6$; $GL=6$; $p<0,001$ Tabela 5). Ao agrupar as regiões Indo-Malásia e Oceania podemos notar ainda a manutenção da tendência das espécies se estabelecerem em maior frequência em suas regiões biogeográficas nativas, mas exceção das espécies nativas da região Indo-Malásia que apresentam grande frequência de registros de estabelecimento no Neotropical ($\chi^2= 89,2$; $GL=4$, $p<0,001$ Tabela 6). Finalmente, aos agruparmos os “velhos” trópicos e fazermos uma comparação com o Neotropical podemos notar que existe diferença das espécies estabelecidas uma diferença significativa na frequência de estabelecimento das espécies ($\chi^2= 8,23$; $GL=2$, $p=0,16$). As espécies do Neotropical passam a apresentar uma maior frequência de estabelecimento nas regiões dos velhos trópicos enquanto as espécies nativas dessa região possuem maiores frequências de estabelecimento dentro da região (Tabelas 8).

Tabela 5: Teste sobre a distribuição de peixes exóticos estabelecidos entre as diferentes regiões biogeográficas com clima tropical ($\chi^2 = 132,6$; GL=6, $p < 0,001$;

<i>Distribuição</i>	<i>Afrotrópico</i>	<i>Indo-Malásia</i>	<i>Neotrópico</i>	<i>Oceania</i>	<i>Total</i>
<i>Nativa</i>	(%)	(%)	(%)	(%)	
<i>Afrotrópico</i>	32,52	18,55	39,28	9,649	415
<i>Indo-Malásia</i>	10,15	52,79	27,92	9,14	197
<i>Neotrópico</i>	14,34	27,55	32,83	25,82	265
<i>Total</i>	193	254	305	125	877

Tabela 6: Teste sobre a distribuição de peixes exóticos estabelecidos entre as diferentes regiões biogeográficas com clima tropical. As regiões Indo-Malásia e Oceania (Indo_Oce) agrupados pelo critério de distância geográfica ($\chi^2 = 89,2$; GL=4, $p < 0,001$).

<i>Distribuição</i>	<i>Afrotrópico</i>	<i>Indo_Oce</i>	<i>Neotrópico</i>	<i>Total</i>
<i>Nativa</i>	(%)	(%)	(%)	
<i>Afrotrópico</i>	32,53	39,28	28,19	415
<i>Indo-Malásia*</i>	14,34	32,83	52,83	265
<i>Neotrópico</i>	10,15	27,92	61,93	197
<i>Total</i>	193	305	379	877

* Não foi registrada nenhuma espécie de peixe de água doce nativo na Oceania estabelecido em qualquer outra região biogeográfica.

Tabela 7: Teste sobre a distribuição de peixes exóticos estabelecidos entre as diferentes regiões biogeográficas com clima tropical. As regiões Afrotrópico, Indo-Malásia e Oceania (Afro_Indo_Oce) foram agrupadas pelo critério de distância geográfica ($\chi^2 = 8,23$; $GL=2$, $p=0,16$).

<i>Distribuição</i>	<i>Afro_Indo_Oce</i>	<i>Neotrópico</i>	<i>Total</i>
<i>Nativa</i>	(%)	(%)	
<i>Afrotrópico</i>	60,72	39,28	415
<i>Indo-Malásia</i>	70,08	29,92	107
<i>Neotrópico</i>	67,17	32,83	265
<i>Total</i>	572	305	877

Tabela 8: Teste sobre a distribuição de peixes exóticos estabelecidos entre as diferentes regiões biogeográficas com clima tropical. As regiões Afrotrópico, Indo-Malásia e Oceania (Afro_Indo_Oce) foram agrupadas pelo critério de distância geográfica ($\chi^2 = 8,23$; $GL=2$; $p=0,16$).

<i>Distribuição</i>	<i>Afro_Indo_Oce</i>	<i>Neotrópico</i>	<i>Total</i>
<i>Nativa</i>	(%)	(%)	
<i>Afro-Indo</i>	64,38	35,62	612
<i>Neotrópico</i>	67,17	32,83	265
<i>Total</i>	572	305	877

Nas regiões biogeográficas com clima predominantemente temperado, excluindo a espécies nativas da Australásia podemos notar que as espécies nativas do Neoártico se estabelecem preferencialmente no Paleoártico, enquanto as espécies desta região se

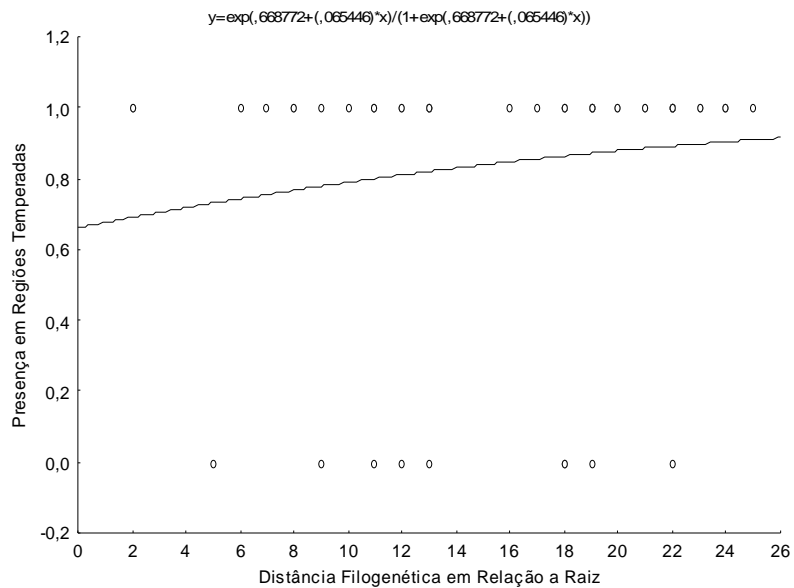
estabelecem nela mesma ($\chi^2 = 4,38$; $GL=4$; $p=0,35$; Tabela 9). A Australásia é região com grande freqüência de estabelecimentos de espécies do Neoártico e Paleoártico. Excluindo das análises a região da Australásia, podemos observar a predominância dos mesmos padrões, com maiores estabelecimentos das espécies no Neártico no Paleoártico ($\chi^2 = 2,26$; $p=0,13$; $GL=2$; Tabela 9).

Tabela 9: Teste sobre a distribuição de peixes exóticos estabelecidos entre as diferentes regiões biogeográficas com clima temperado ($\chi^2 = 4,38$; $GL=4$, $p=0,35$).

<i>Distribuição</i>	<i>Australásia</i>	<i>Neoártico</i>	<i>Paleoártico</i>	<i>Total</i>
<i>Nativa</i>	(%)	(%)	(%)	
<i>Australásia</i>	0	0	100	2
<i>Neoártico</i>	74,7	17,59	7,71	415
<i>Paleoártico</i>	79,57	14,65	5,78	744
<i>Total</i>	75	182	904	1161

Não encontramos nenhuma evidência de estruturação filogenética. Esperávamos que as a freqüência existisse uma estruturação filogenética nos de estabelecimentos e com maiores freqüências de estabelecimentos de espécies basais nos trópicos e famílias derivadas em regiões temperadas. Para regiões temperados não apresentou nenhuma relação entre os estabelecimentos de espécies basais e espécies derivadas ($\chi^2=1,218$; $GL=1$; $p =0,27$, Figura 3A); as regiões tropicais também apresentou resultados similares ($\chi^2=0,32$; $GL=1$; $p =0,57$; Figura 3B).

A)



B)

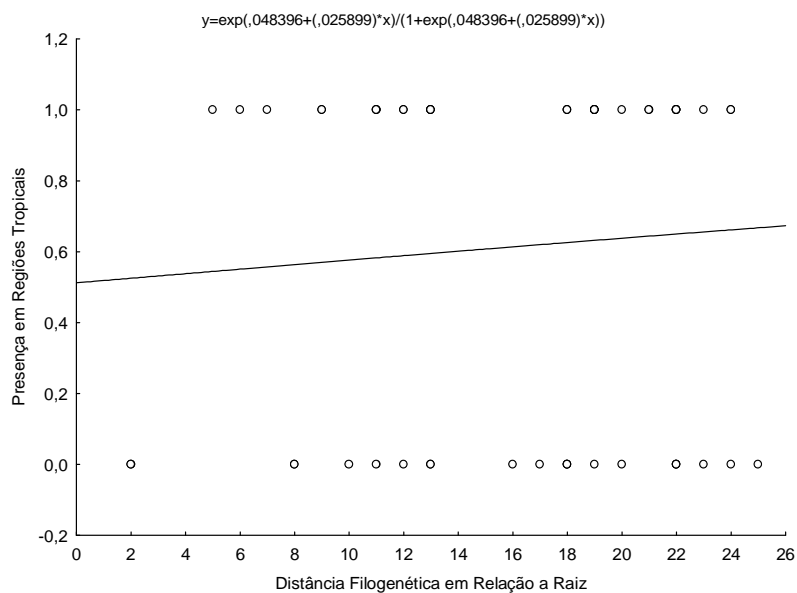


Figura 3: Relação entre a distância filogenética e presença em regiões de espécies exóticas estabelecidas nas regiões temperadas (A) e em regiões tropicais (B).

As famílias *Cichlidae* e *Cyprinidae* são as famílias com o maior número de espécies estabelecidas o que pode indicar uma seleção em relação às espécies que estão sendo introduzidas; porém essas mesmas famílias são as que apresentam os maiores números de espécies dentro dos Actinopterygii, com 1.350 e 2.420 espécies, respectivamente (Nelson 2006), o que faz com essa grande representatividade seja devido simplesmente ao grande número de espécies dessas famílias. Dessa forma, efetuamos mais duas análises de qui-quadrado para avaliar se a grande representatividade dessas famílias se deve simplesmente ao acaso. Os resultados indicam que o número que Cichlideos ($\chi^2 = 26,38$; $GL=1$; $p<0,001$) e Cyprinideos ($\chi^2 = 12,07$; $GL=1$; $p<0,001$) exóticos estabelecidos não é devido somente à riqueza da família, portanto uma forte tendência de introdução e estabelecimento de espécies dessas famílias.

Seguindo esse mesmo raciocínio, efetuamos novos testes e avaliamos a posteriori a frequência dessas famílias nas diferentes regiões biogeográficas. A frequência de estabelecimento maior dos ciclídeos é maior na regiões Indo-Malásia e Neoártico, fora dos centros de irradiação adaptativa, já os cyprinídeos se estabeleceram com maior frequência nas regiões Indo-Malásia e Paleoártico, regiões que possuem grande riqueza dessas famílias (Tabela 11). Merece menção que muitas espécies exóticas nativas do Indo-Malásia e do Neotrópico, regiões predominantemente tropicais, se estabeleceram com maior frequência no Paleoártico e Neoártico, respectivamente, regiões predominantemente de climas temperados.

Tabela 11: Teste sobre a distribuição de peixes exóticos estabelecidos das famílias *Cichlidae* e *Cyprinidae* nas diferentes regiões biogeográficas ($\chi^2 = 58,67$; $GL=24$; $p<0,001$). As abreviações dos nomes das regiões biogeográficas são: Afro=Afrotrópico; Aust=Austrália; Indo=Indo-Malaya; Neoa=Neoártico; Neot=Neotrópico; Pale=Paleoártico e Ocea=Oceania.

<i>Distribuição Nativa</i>	<i>Afro</i> (%)	<i>Aust</i> (%)	<i>Indo</i> (%)	<i>Neoa</i> (%)	<i>Neot</i> (%)	<i>Pale</i> (%)	<i>Ocea</i> (%)	<i>Total</i>
<i>Afrotrópico</i>	13,89	9,72	18,06	26,39	6,94	9,72	15,28	72
<i>Indo-Malásia</i>	9,09	11,36	22,73	6,82	9,09	34,09	6,82	44
<i>Neoártico</i>	0	0	0	50,00	33,33	16,67	0	6
<i>Neotrópico</i>	9,43	11,32	20,75	28,30	11,32	7,55	11,32	53
<i>Paleoártico</i>	7,61	7,61	18,48	9,78	15,22	39,13	2,17	92
<i>Total</i>	25	26	51	49	31	63	22	267

Do mesmo modo que o resultado do qui-quadrado que avaliou a frequência de estabelecimentos nas diferentes regiões biogeográficas, um teste de qui-quadrado com vinte quatro graus de liberdade mostra que existe diferença no estabelecimento, porém não aponta onde está essa diferença (Zar 1999). As famílias *Cichlidae* e *Cyprinidae* possuem centros de irradiação de espécies distintos. O primeiro possui o maior número de espécies no Neotrópico e Afrotrópico; enquanto os *Cyprinidae* possuem maiores riquezas no Paleártico e Indo-Malásia (Nelson 2006). Dessa forma, agrupamos nossos dados seguindo esse critério. Os resultados mostram que os *Ciclídeos* se estabelecem preferencialmente em regiões que não correspondem ao centro de irradiação evolutiva das espécies. Já os *Cyprinidae* se estabelecem com maior frequência no Paleártico e no Indo-Malásia, regiões correspondentes aos “centros” de irradiação evolutiva das dessa família (Tabela 12).

Tabela 12: Teste sobre a distribuição de peixes exóticos estabelecidos das famílias *Cichlidae* e *Cyprinidae* nas diferentes regiões biogeográficas, agrupando-se a distribuição nativa pelo critério de centro de irradiação adaptativa das famílias ($\chi^2 = 46,83$; $GL=6$; $p < 0,001$). As abreviações das nomes das eco regiões são: Afro=Afrotrópico; Aust=Australásia; Indo=Indo-Malay; Neoa=Neoártico; Neot=Neotrópico; Pale=Paleoártico e Ocea=Oceania

<i>Distribuição</i>	<i>Afro</i>	<i>Aust</i>	<i>Indo</i>	<i>Neoa</i>	<i>Neot</i>	<i>Pale</i>	<i>Ocea</i>	<i>Total</i>
<i>Nativa</i>	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	
Afro_Neot	12,10	10,48	19,35	26,62	8,87	8,87	13,71	124
Indo_Paleo	7,91	8,63	19,42	10,08	12,95	37,41	3,60	138
Total	25	49	22	26	51	31	63	262

5 DISCUSSÃO

5.1 Conservação de nicho e invasões biológicas

A Conservação Filogenética de Nicho é um importante fator que influencia diversos processos naturais como a estruturação de comunidades, a seleção de habitats por espécies, os padrões biogeográficos e as características comportamentais das espécies (Prinzing *et al.* 2001, Wiens & Graham 2005, Lovette & Hochachka 2006, Hawkins *et al.* 2006, Brumfield *et al.* 2007). No que se refere às invasões biológicas, a conservação de nicho é evidenciada pelo fato da semelhança climática ser um importante fator que explica o sucesso de estabelecimentos de grupos como aves, mamíferos (Duncan *et al.* 2001, Blackburn & Duncan 2001b, Forsyth *et al.* 2004). Porém, para a invasão de peixes de água doce, essa relação ainda não havia sido demonstrada. Ruensink (2005) fez o teste da

hipótese de semelhança climática para peixes de água doce, avaliando o sucesso de estabelecimento das espécies exóticas em função da distância latitudinal entre a região de origem e região não nativa das espécies e não encontrou relação. Apesar do resultado não significativo, a autora argumenta que a falta de relação reflete mais o baixo poder preditivo das características climáticas do que uma teoria ruim. Nosso estudo mostra justamente o padrão oposto: que a semelhança climática é um bom preditor das espécies estabelecidas, evidenciando que os peixes exóticos se estabelecem em grande parte das vezes em regiões com características climáticas similares ao ambiente nativo.

Vale ressaltar que há peixes de ambientes temperados que se estabelecem em regiões com climas predominantemente tropicais e espécies tropicais que se estabelecem em ambientes temperados (30,23% e 32,35%, respectivamente). Nesse caso, as espécies tropicais e subtropicais podem estar se estabelecendo nas zonas marginais das regiões biogeográficas de clima temperado ou em condições ambientais muito particulares, onde o clima é mais quente e possibilita os estabelecimentos. Como exemplo, podemos citar o sucesso de estabelecimento de *Gambusia holbrooki* em regiões marginais no Paleoártico (Copp *et al.* 2005), *Poecilia reticulata* em fontes termais na Espanha (Alcaraz *et al.* 2005) e *Piractus mesopotamicus* e *Xiphophorus hellerii*, que se estabeleceram em baixas abundâncias em Israel (Roll *et al.* 2007). No Neoártico, também encontramos a mesma configuração de espécies tropicais ocupando habitats marginais, como o estabelecimento do *Cichla ocellaris* no estado da Flórida (Shafland 1999). Já a Australásia possui a presença tanto de espécies exóticas de peixes de clima temperado e espécies tropicais em regiões mais quentes como o continente (Olden *et al.* 2007). Em contrapartida, há espécies de climas temperados que também se estabelecem em ambientes tropicais. Essas espécies estão sendo introduzidas e se estabelecem em regiões com características climáticas mais amenas, similares aos ambientes temperados, como o estabelecimento da *Salmo trutta* em lagos de altitude na Bolívia (Hall & Mills 2000) e *Oncorhynchus mykiss* em rios de regiões de altitude no Brasil e lagos e altitude nos Andes (Magalhães *et al.* 2002, Aguilera *et al.* 2006).

Portanto, modelos preditivos que visem definir áreas susceptíveis a estabelecimento de espécies exóticas devem incluir variáveis climáticas e espaciais de resoluções finas, uma vez que independente da origem tropical ou temperada, certas espécies conseguem se estabelecer em regiões muito restritas dentro de climas distintos de sua região de origem.

Apesar de não conter a maior diversidade de peixes de água doce, o Paleoártico é a região que possui o maior número de peixes estabelecidos em outras regiões. Essa seletividade geográfica corrobora a hipótese de imperialismo ecológico proposta por Crosby (1993). De acordo com essa hipótese, a predominância de espécies exóticas do Paleoártico em outros ambientes é devido a dois motivos: *i*) as espécies euroasianas (Paleoártico) coevoluíram com os homens e passaram a ter uma íntima relação e *ii*) essas espécies foram amplamente dispersas durante o período de imperialismo europeu no período 900 a 1900 e com isso se estabeleceram em diversas partes do mundo, principalmente em regiões de clima predominantemente temperado com o Neoártico e a Australásia, principais locais de colônias de povoamento européias.

A associação entre o sucesso de estabelecimento de espécies exóticas e o homem é mostrada por vários que explicitam que as ações antrópicas aumentam a pressão de propágulos e os distúrbios no ambiente, dois fatores apontados como os principais responsáveis pelo sucesso de estabelecimento (Jeschke & Strayer 2006, Mckinney 2006, Stohlgren *et al.* 2006). No caso de peixes exóticos, vários são os estudos que mostram que a afiliação com humanos é o principal responsável pelo sucesso de estabelecimento de peixes exóticos (Duggan *et al.* 2006, Jeschke & Strayer 2006, Rahel 2007). A título de curiosidade, temos o exemplo do Paleoártico que apresenta uma longa história de introduções, que remetem a períodos de 6000 anos AC (Copp *et al.* 2005). A carpa comum (*Cyprinus carpio*) foi amplamente introduzida na Europa Ocidental pelos romanos e depois, já na idade média, pelos monges na região central da Europa, justificando até campanhas

militares de Reis Cristãos para seqüestros de monges cistercienses que dominavam as técnicas de cultivo e reprodução desses peixes (Balon 1995).

A semelhança climática e a maior pressão de propágulos são considerados os fatores principais para o estabelecimento de espécies exóticas dentro da região biogeográfica onde são consideradas nativas (Duncan *et al.* 2003, Forsyth *et al.* 2004, Lockwood *et al.* 2005, Colautti *et al.* 2006). Dentro da mesma região biogeográfica há uma maior homogeneidade climática, que aumenta as chances do estabelecimento das espécies, pois estas já estariam pré-adaptadas às condições locais, como mostrado por estudos com pássaros invasores do mundo (Blackburn & Duncan 2001a). Já em relação à pressão de propágulos, as introduções dentro da mesma região biogeográfica facilitam o aumento do número de indivíduos introduzidos e a freqüência de eventos de introdução, este último apontado como de grande importância para o sucesso de estabelecimento por aumentar a variabilidade genética das populações invasoras (Suarez & Tsutsui 2007).

5.2 Biogeografia das invasões biológicas

Quando agrupamos as regiões biogeográficas por semelhança climática e analisamos dentro de cada grupo chegamos a resultados interessantes. As espécies estabelecidas nas regiões tropicais (Afrotropical, Indo-Malásia, Neotropical e Oceania) diferem entre elas quanto ao conjunto de espécies exóticas estabelecidas. Já nos ambientes temperados (Neoártico, Paleoártico e Australásia) não diferem entre si possuindo o mesmo pool de espécies exóticas. Como possível explicação, podemos utilizar a mesma linha de raciocínio usada para explicar a expansão mais rápida da agricultura nas regiões temperadas do que nas tropicais (Diamond 1997). Existe uma diferença marcante entre os eixos de orientação da América e da África, predominantemente norte-sul, e da Eurásia que é leste-oeste. Essa orientação da Eurásia confere menores diferenças latitudinais, que por sua vez, determina padrões similares de clima (temperatura e fotoperíodo). Dessa forma, a

domesticação de plantas que na Eurásia se deu principalmente na região do “crescente fértil” (atual oriente médio), pode rapidamente se expandir para outras regiões da Eurásia. Tal teoria é corroborada por estudos genéticos que mostram que a maioria dos cultivares nativos da eurásia possui características moleculares que evidenciam que essas são originadas de uma única variedade selvagem e poucos eventos de domesticação. Já nas Américas e na África, a orientação norte sul confere maior variedade de climas nessas regiões. Dessa forma, as espécies domesticadas em determinados locais dificilmente se adaptariam em regiões com climas diferentes ou demorariam mais tempo num processo de aclimação ou adaptação, o que determinaria um menor fluxo de fauna e flora cultiváveis nas regiões tropicais. Por conseguinte, as plantas e animais domesticados em regiões tropicais devem ser basicamente constituídos de pools locais de flora e fauna, ou vários eventos independentes de domesticação da mesma espécie.

Aliado a isso, baseado numa simples visualização do mapa do mundo ou de um globo terrestre, pode-se notar que as regiões biogeográficas de climas tropicais são mais distantes entre si, quando comparamos outras regiões de clima temperado. Mas como essas observações podem ser utilizadas para explicar os resultados encontrados? Se considerarmos que o principal fator motivante para introdução de peixes exóticos é o cultivo, seja para produção de alimento ou aquariofilia (Duggan *et al.* 2006, Rahel 2007, Copp *et al.* 2007), o mesmo fenômeno pode ter ocorrido com a introdução de peixes e explica o atual quadro de estabelecimentos. Nas regiões temperadas a maior conectividade, aliada a semelhança climática, possibilita um maior intercâmbio, uma maior pressão de propágulos, maiores sucessos de estabelecimento e, conseqüentemente, similaridade entre as faunas estabelecidas nessas regiões. Guo (2006) mostra que há também grande similaridade entre as floras exóticas estabelecidas no Neoártico e no Paleoártico e aponta a semelhança climática, o intenso intercâmbio de flora devido as atividades humanas como um dos principais fatores responsáveis por tal configuração. Já nas regiões biogeográficas tropicais, o maior isolamento inibe o transporte e, conseqüentemente, a pressão de propágulos;

assim, as espécies de peixes exóticas estabelecidas nessas regiões provavelmente são espécies encontradas no pool dessas regiões. Essa argumentação é corroborada pelo resultado que mostra a maior frequência de estabelecimentos de espécies exóticas nas regiões biogeográficas que são classificadas como nativas.

À medida que agrupamos os ambientes segundo o critério de proximidade geográfica podemos observar que as espécies do Neotrópico se estabelecem preferencialmente nos “velhos trópicos” (Afrotropico e Indo-Malásia); já espécies nativas dos velhos trópicos se estabelecem preferencialmente dentro dessas regiões. Esse resultado contrastante pode ser um indicativo de Hipótese de Naturalização de Darwin. O “pool” de espécies exóticas nativas do Neotrópico é constituído principalmente de Perciformes (especialmente Cichlidae) e Cyprinodontiformes (especialmente Poeciliidae), essa diferenciação pode possibilitar o maior sucesso nos estabelecimentos, que de acordo com a Hipótese de Naturalização de Darwin, é gerada pela menor presença de inimigos naturais e/ou pela possibilidade da utilização de recursos não explorados. Mas se isso é verdade, esperaríamos o maior sucesso de espécies dos velhos trópicos no Neotrópico, o que não acontece. Qual é a explicação? Certamente mecanismos de natureza biológica podem gerar esse padrão. Características como cuidado parental, comportamentos agressivos e pequenos tamanhos corporais são apontados como principais fatores associados ao sucesso de estabelecimento (Lodge 1993, Holway & Suarez 1999, Ruensink 2005). Os ciclídeos e os poecílídeos possuem essas três características em suas espécies e certamente conferem o maior sucesso de estabelecimento em locais com comunidades dominadas por outras ordens, como ocorre nos velhos trópicos. Além disso, esses mesmos comportamentos podem inibir o sucesso das espécies dos velhos trópicos em comunidades onde são as principais representantes.

A maior frequência de estabelecimentos de espécies no Neoártico e no Paleoártico vai de encontro aos resultados encontrados por Jenske (2006). Tal resultado, pode ser explicado pela organização espacial das informações. Por exemplo, um estabelecimento de

uma espécie do Neoártico pode ser registrado em vários países do Paleoártico já uma espécie do Paleoártico quando introduzidas no Neoártico só se estabelecem em três unidades territoriais potenciais Canadá, Estados Unidos e México. Uma vez que a variável do estudo foi o número de registros de estabelecimento, tal configuração pode criar interferência nas análises e confundir as interpretações. Há também uma explicação ecológica para o resultado. A hipótese de resistência à invasão prediz a relação inversa entre riqueza de comunidade local e sucesso de invasão (Elton 1958). Maiores riquezas das comunidades locais e menores frequências de distúrbio gerariam menores possibilidades de papéis funcionais não ocupados e maior competição por recurso, o que diminuiria o sucesso de invasão do sistema (Kennedy *et al.* 2002, Jeschke & Strayer 2005). Oberdorff *et al.* (1997) mostra que a riqueza da ictiofauna nativa da América do Norte (Neoártico) é maior do que da Europa Ocidental (parte do Paleoártico) e argumenta que essa diferença é devido a orientação norte-sul das bacias do Neoártico, o que permitiria a existência de refúgios durante as glaciações e recolonização nos períodos inter glaciais. Contudo, há estudos argumentando que processos históricos explicam uma parte muito pequena de riqueza e que fatores ecológicos atuais, o tamanho do sistema de drenagem (relação espécie área) e a disponibilidade de energia seriam os principais fatores que explicariam a riqueza (Oberdorff *et al.* 1997, Guégan *et al.* 1998). A mesma relação entre diversidade e invasibilidade foi mostrada por Guo (2006), mas para plantas exóticas, entre a América do Norte e leste da Ásia.

A Europa Ocidental é uma pequena parte do Paleoártico, assim a riqueza da ictiofauna da região é subestimada. Comparando valores absolutos de riqueza da ictiofauna entre as duas regiões, excluindo estados nacionais que possuem terras dentro de duas classificações biogeográficas como China e México, podemos notar que a riqueza de espécies de peixes de água doce do Paleoártico é maior do que Neoártico (1027 e 885 espécies, respectivamente). Sob esse aspecto, o mesmo resultado pode indicar uma relação positiva entre riqueza e diversidade em grandes escalas (Stohlgren *et al.* 2003,

Chown *et al.* 2005, Stohlgren *et al.* 2006). De acordo com essa teoria, as maiores riquezas de espécies seriam um indicativo de maior heterogeneidade ambiental, e com isso ambientes propícios a várias espécies. Porém, há uma grande homogeneidade natural e limitação de energia na maior parte do Paleoártico (Hawkins *et al.* 2003) e estudos demonstram que o principal limitante da riqueza de espécies de peixes de água doce é a energia (Guégan *et al.* 1998). A conjunção dessas duas informações nos faz acreditar mais numa relação inversa entre riqueza e invasibilidade. Diante de tantas possibilidades, o estudo de padrões biogeográficos e macroecológicos de peixes de água doce devem ser incentivados.

A Australásia e Oceania apresentam um grande número de estabelecimentos de espécies de outras regiões, mas quase não possuem espécies de peixes estabelecidos em outros locais. Isso pode ser reflexo de fatores ligados à colonização e ao isolamento das comunidades locais, pois comunidades isoladas são mais facilmente invasíveis devido à possibilidade de papéis funcionais não ocupados (Lonsdale 1999, Chown *et al.* 2005). Isso pode explicar porque nas comunidades invadidas dessas regiões há, muitas vezes, um acréscimo da riqueza de espécies e pouca extinção de espécies locais (Sax & Gaines 2003).

5.3 Estruturação filogenética das invasões

No que se refere à construção da supertree dos Actinopterygii, será que o nível de resolução da filogenia em famílias é válido para o estudo de conservação de nicho, uma vez que nicho é uma característica inerente à espécie? A definição desse nível de resolução se deve a dois motivos: *i)* não existir uma filogenia dos Actinopterygii como melhor nível de resolução; *ii)* a resolução de família poder conservar muita da informação dos gêneros, mas para plantas (Prinzing *et al.* 2001). Ruesink (2005) mostrou que a variação de tamanho

corporal dentro das famílias de peixes exóticos introduzidos, é menor do que variação de tamanhos entre as famílias. Se tamanho corporal é um bom preditor das características ecológicas das espécies e conseqüentemente do nicho (Peters 1983), podemos assumir que o nível de resolução de famílias conserva a informação das características do nicho das espécies constituintes. Mas, estudos que visem a melhoria da resolução filogenética nos actinopterygii, principalmente com construção de filogenias calibradas em tempo de divergência entre os clados e dentro dos clados devem ser incentivados para a melhoria dos estudos com métodos comparativos.

É evidente que há uma seletividade em relação às famílias de peixes que estão sendo introduzidas e se tornaram estabelecidas, com predominância das famílias Cyprinidae e Cichlidae. Das 233 espécies introduzidos atualmente, somente oito são amplamente introduzidas, dessa quatro são cyprinideos e uma é um ciclídeos (Rahel 2007). Essa seletividade de introdução e estabelecimento é mostrada por vários estudos e para diversos grupos de organismos (Lockwood 1999, Blackburn & Duncan 2001a, Duncan *et al.* 2003, Cassey *et al.* 2004, Alcaraz *et al.* 2005, Ruensink 2005, Blackburn & Cassey 2007). No caso de peixes, essa seletividade está refletindo o uso humano uma vez que famílias como Cichlidae, Cyprinidae, Salmonidae, Poecilidae são muito usadas em produção e por isso amplamente introduzidas. Aliado a esse aspecto, fatores biológicos também são determinantes para o sucesso de estabelecimento, em especial o cuidado parental (Latini & Pretere 2004, Drake 2007). As famílias Cichlidae, Poecilidae, Cyprinidae, possuem espécies que apresentam cuidado parental (Wisenden 1999, Mank *et al.* 2005, Ah-King *et al.* 2005) o que pode ter influenciado decisivamente no sucesso de estabelecimento desses grupos e na sua grande representatividade no pool de peixes exóticos estabelecidos.

Estudos já mostraram que há um gradiente latitudinal de espécies exóticas apontando que fatores humanos e ambientais são responsáveis por essa estruturação (Sax 2001, Stohlgren *et al.* 2005). Porém, os estabelecimentos de peixes exóticos não encontram

nenhum sinal de estruturação filogenética que indique um possível gradiente evolutivo de diversidade. Se considerarmos que esses estabelecimentos são eventos de recentes de ocupação de um novo ambiente, podemos inferir que processos ecológicos atuais determinam o sucesso de estabelecimento e não fatores históricos. Famílias classificadas como basais são como Acipenseridae e Polydontidae são encontradas exclusivamente em ambientes temperados e famílias consideradas derivadas como Poeciliidae e Rivulidae são de origem tropical e há casos de famílias que ocupam tanto ambientes tropicais como temperados. Dessa forma, certamente uma filogenia em nível de família não uma resolução que consiga captar as mudanças que ocorreram em níveis mais refinados de gêneros ou espécies. Não estou fazendo uma defesa a uma hipótese morta, mas incentivando o uso de métodos comparativos, para entendermos, por exemplo como foi a irradiação de famílias de peixes que atualmente ocupam tanto ambientes temperados e tropicais, com grande distribuições, fator este apontado como uma característica que confere sucesso de invasão a muitas espécies (Duncan *et al.* 2003, Blackburn & Cassey 2007). Fora isso, o padrão de gradiente latitudinal, provavelmente não é gerado por um único fator seja ele de natureza histórica, de área, ou energia, mas sim da combinação desses, que atuam sinergicamente e têm influências distintas, dependendo do grupo de organismos estudado.

Fica a pergunta: os exóticos são bons modelos de estudos ecológicos e biogeográficos? Em alguns aspectos sim, pois permitem avaliarmos os fatores ecológicos responsáveis pela estruturação de populações e comunidades, determinar os a importância dos fatores abióticos na determinação das distribuições das espécies e testar padrões biogeográficos históricos que até o momento são baseados em premissas e narrativas históricas. Por exemplo, Briggs (2005) argumenta que a origem dos Ostariophisy na América do Sul e a dispersão diferenciada e tempo de surgimento para explicar os padrões de distribuição de riqueza das famílias desse grupo, sugerindo que a grande irradiação dos Characiformes e a incompatibilidade ecológica com os Cypriniformes levou a exclusão do último nesse continente, o que não ocorreu na região Índica onde os Characiformes não

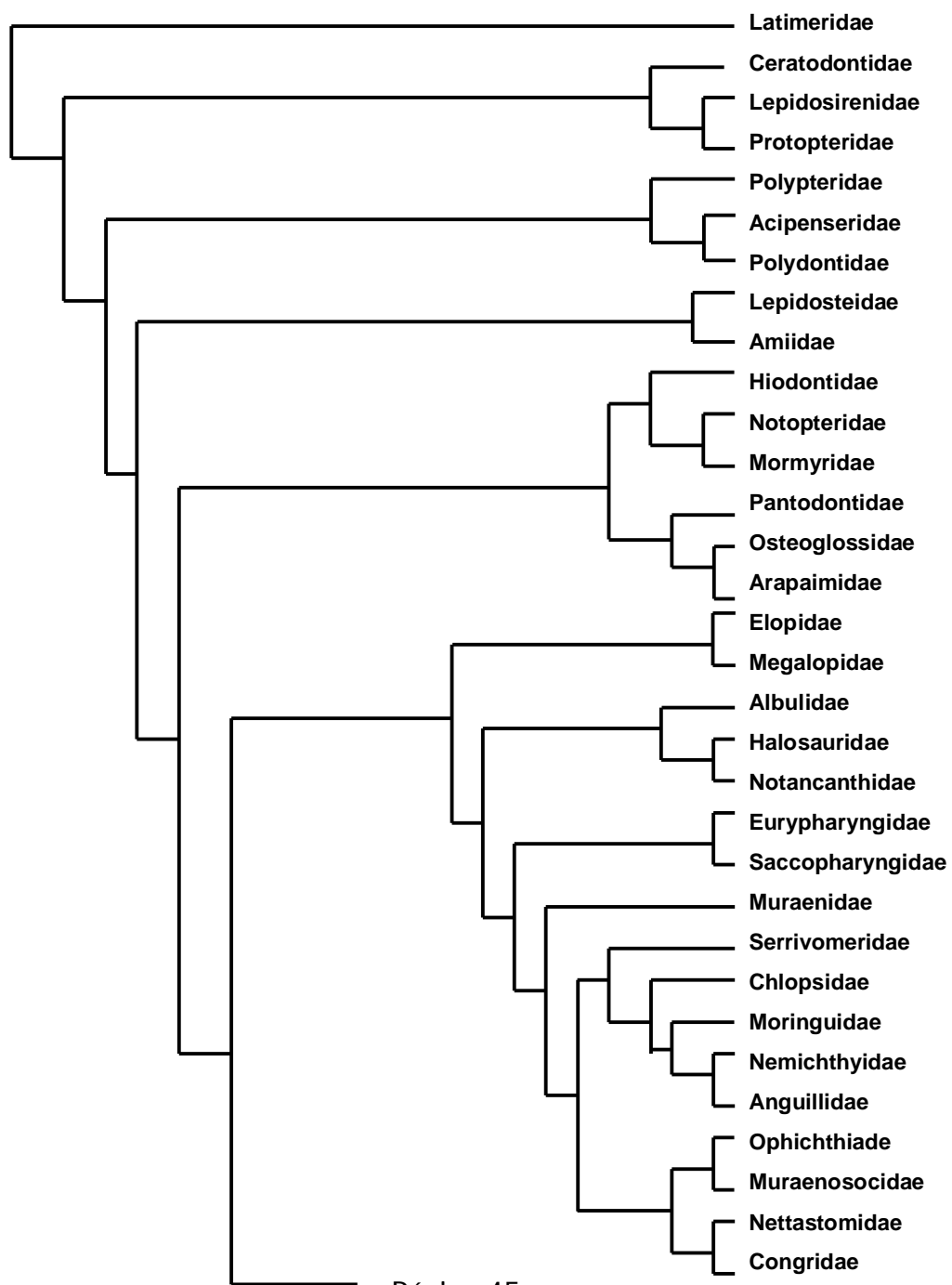
conseguiram chegar. Dessa forma, o estudo de sucesso de estabelecimentos desses grupos nas diferentes regiões pode possibilitar testar se os Characiformes são melhor competidores que o Cypriniformes.

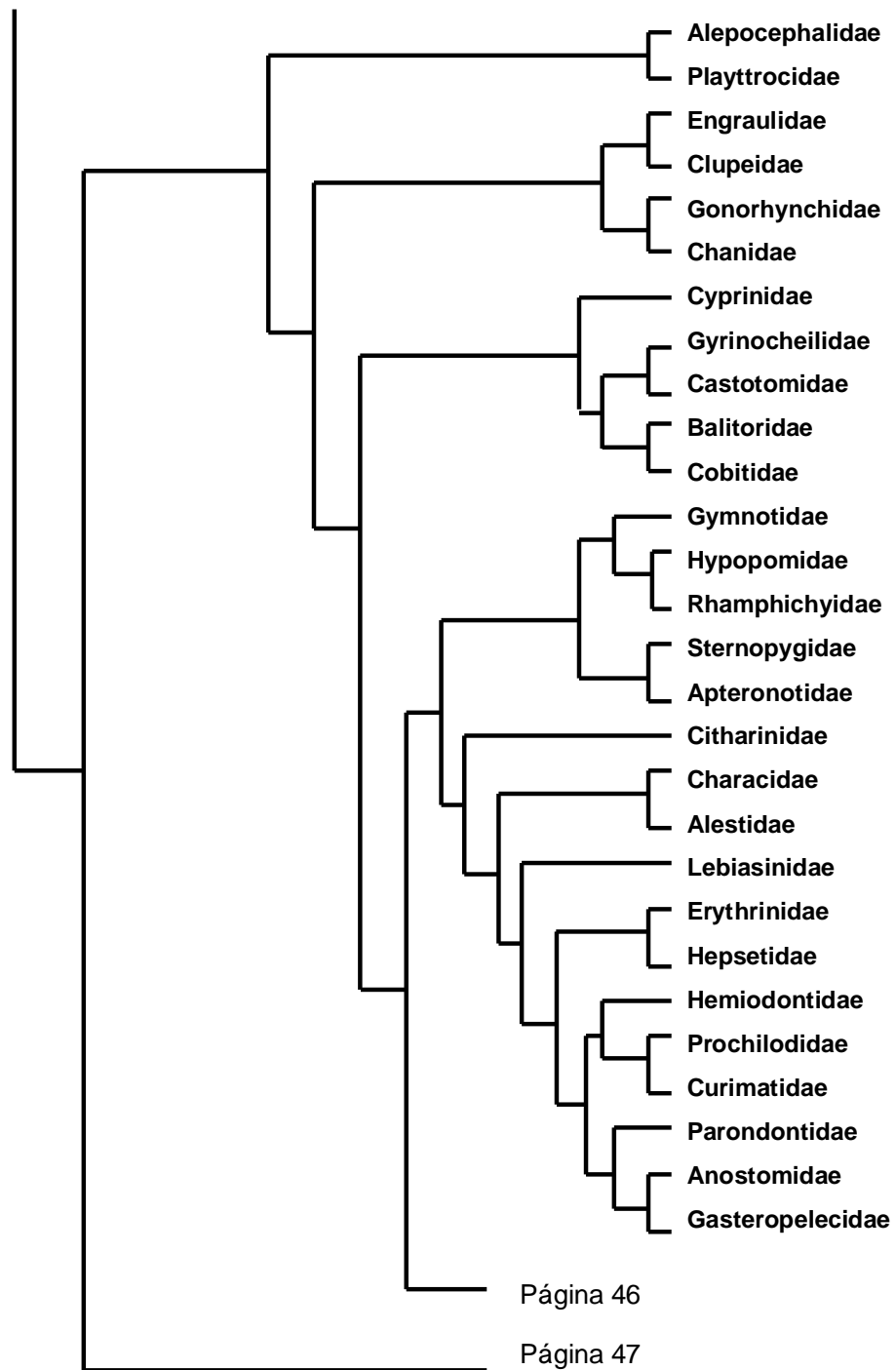
Porém, o uso desses “modelos” deve ser feito com ressalvas uma vez que diversos fatores tendenciam o estabelecimento de espécies exóticas. Um deles é a forte influência humana, a ponto de estudos mostrarem que fatores de natureza econômica explicam mais o sucesso de invasão de alguns grupos que fatores ambientais (Taylor & Irwin 2004, Thuiller *et al.* 2006). Além disso, muitas características que assumimos estar relacionadas ao sucesso de invasão podem ser de fato devido ao efeito antrópico, que seleciona características desejáveis ao seu uso e manejo, e com isso resultar em correlações espúrias entre o sucesso de estabelecimento e características das espécies (Colautti *et al.* 2006). Por exemplo, há seleção por parte de nossa parte por flores de corolas grandes, contudo essa seleção diferenciada pode levar a erroneamente correlacionar corolas grandes a maior sucesso de estabelecimento, contudo essa interpretação é errada, pois não são fatores ecológicos que determinam o maior tamanho de corolas.

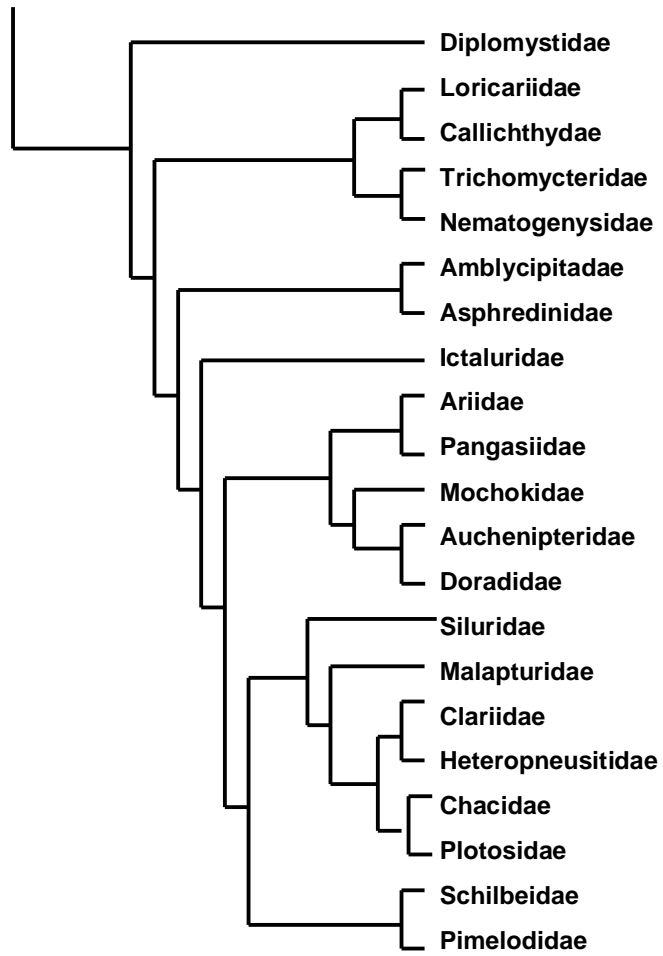
Dessa forma, modelos preditivos que possuem o intuito de avaliar o possível potencial invasor de peixes necessariamente têm que incluir fatores intrínsecos e extrínsecos as espécies, principalmente destacando fatores relacionados à condição climática da região nativa, pressão de propágulos, distúrbios no ambiente, uso humano e características biológicas como cuidado parental e tamanho corporal das species

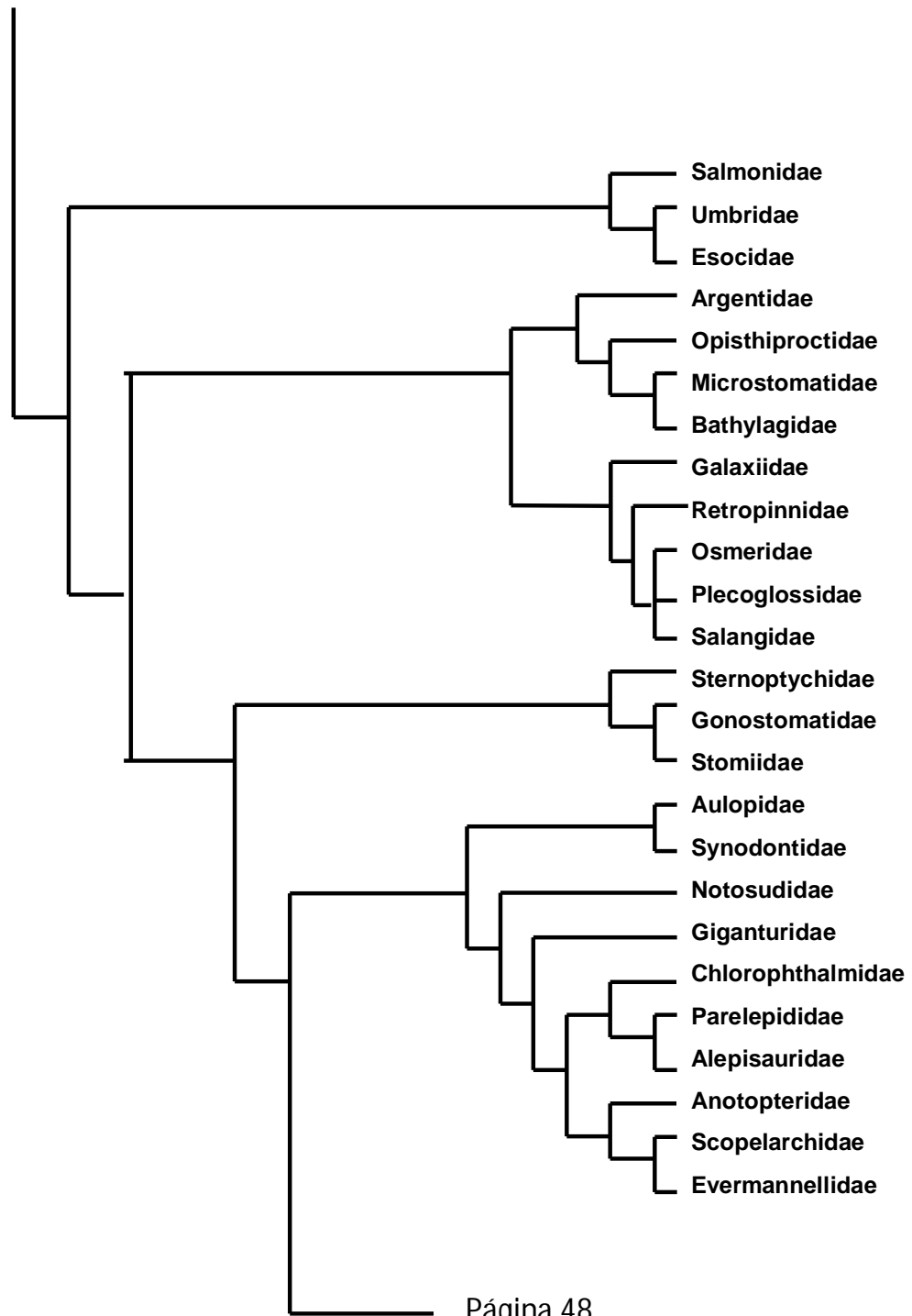
APÊNDICE A

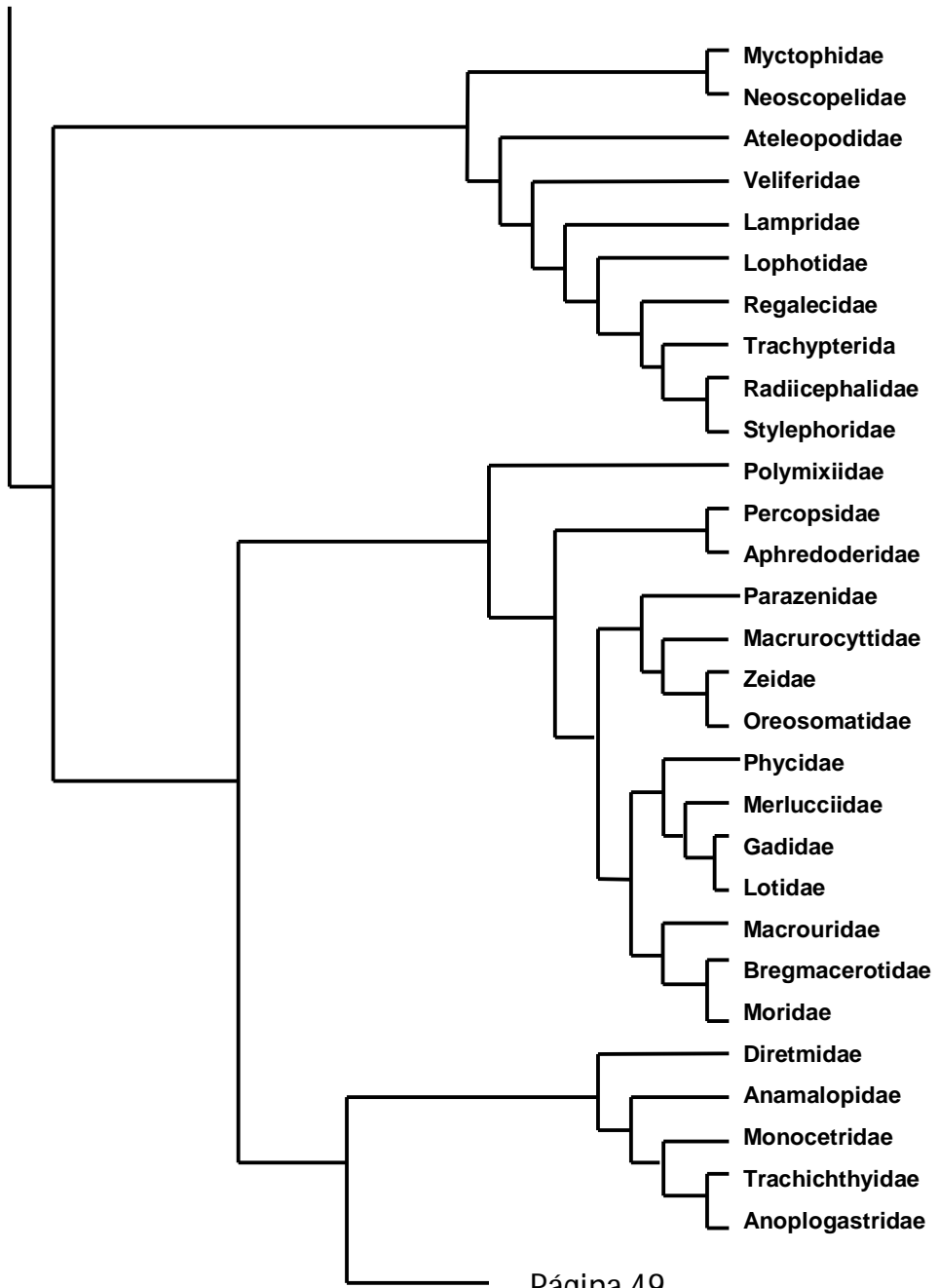
Topologia da *Supertree* das famílias de Actinopterygii utilizadas neste estudo. As quatro primeiras famílias constituem grupos externos da classe Sarcopterygii

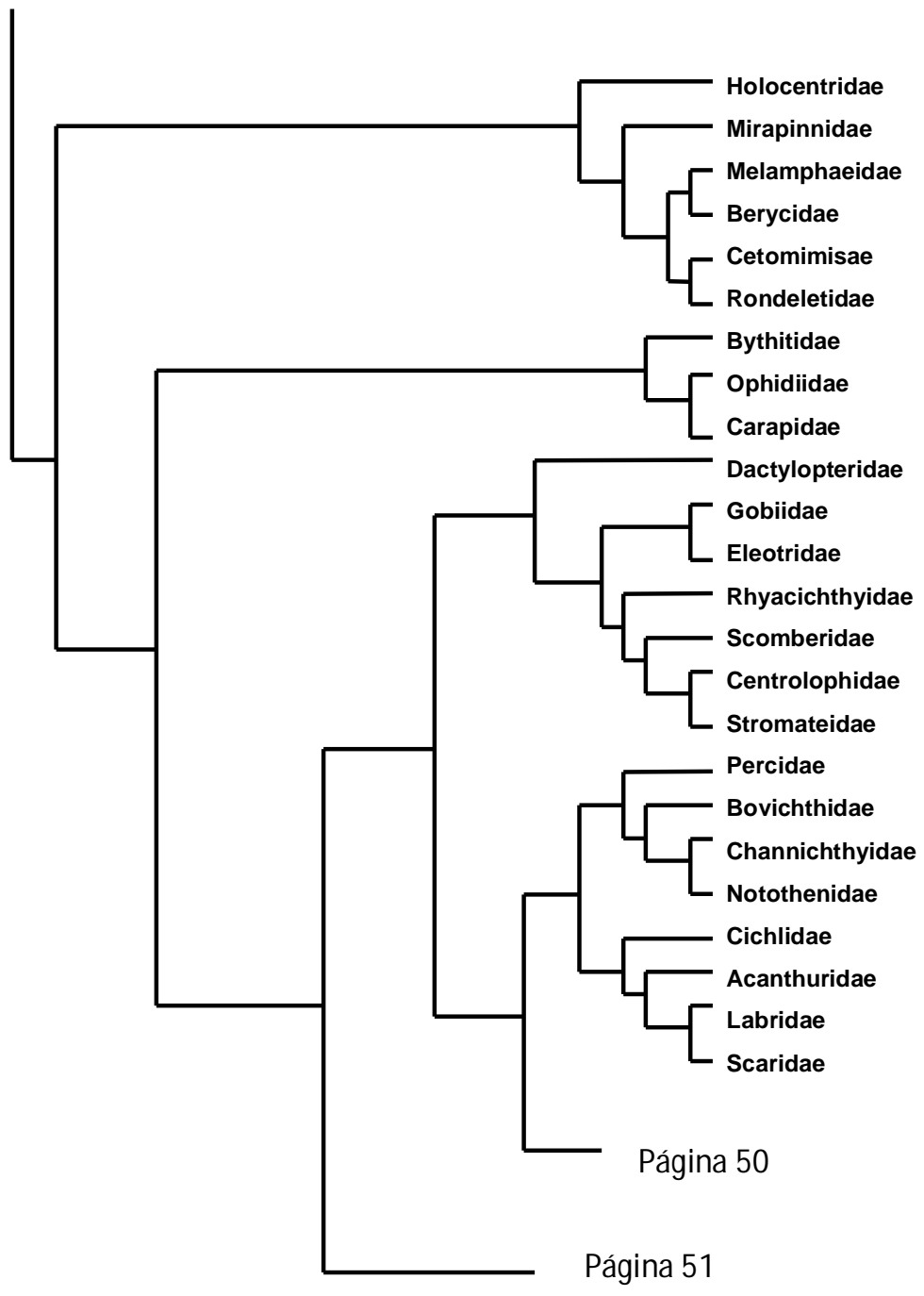


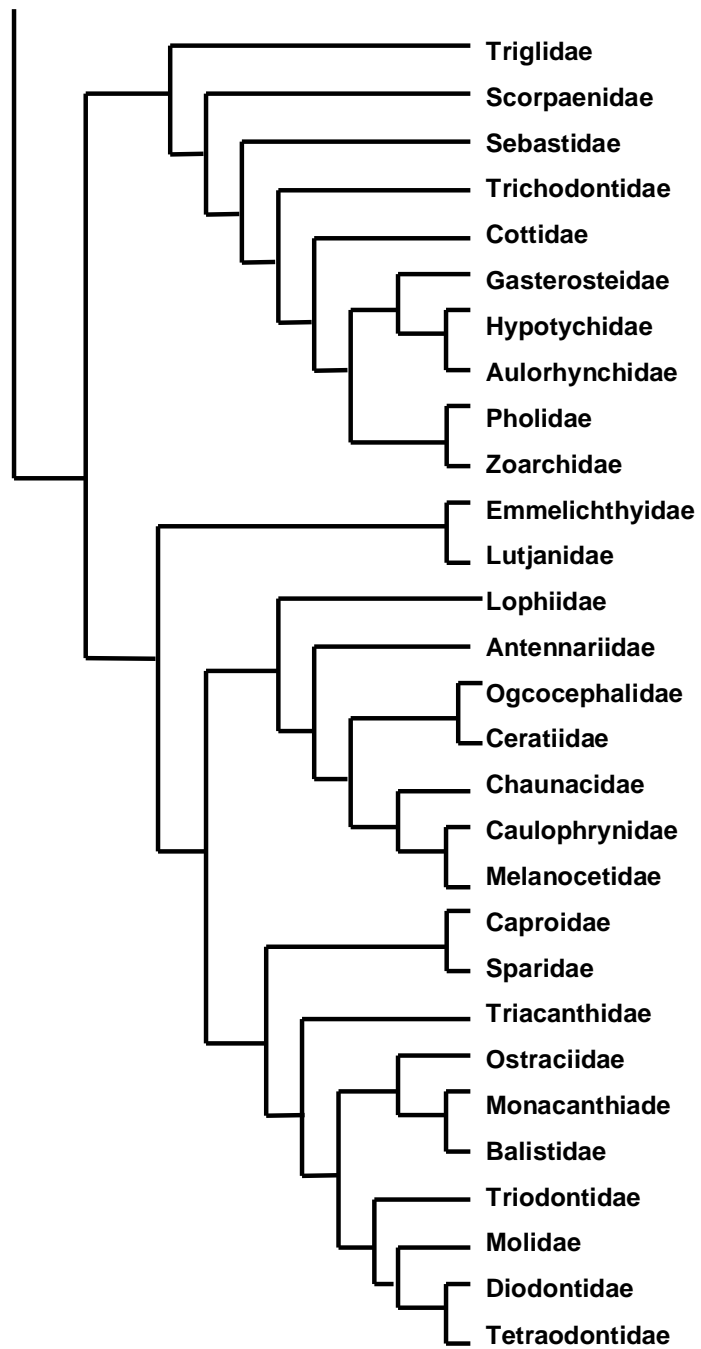


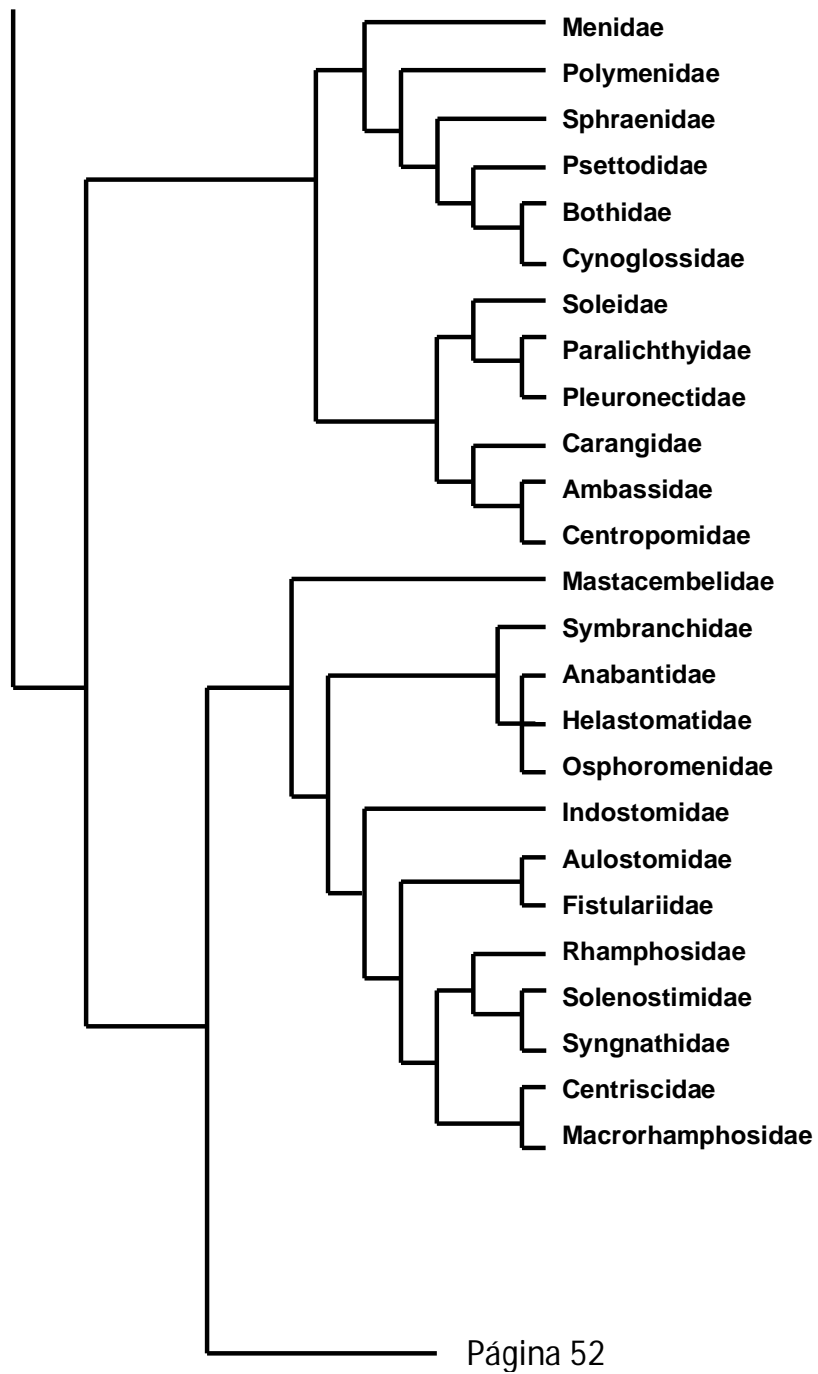


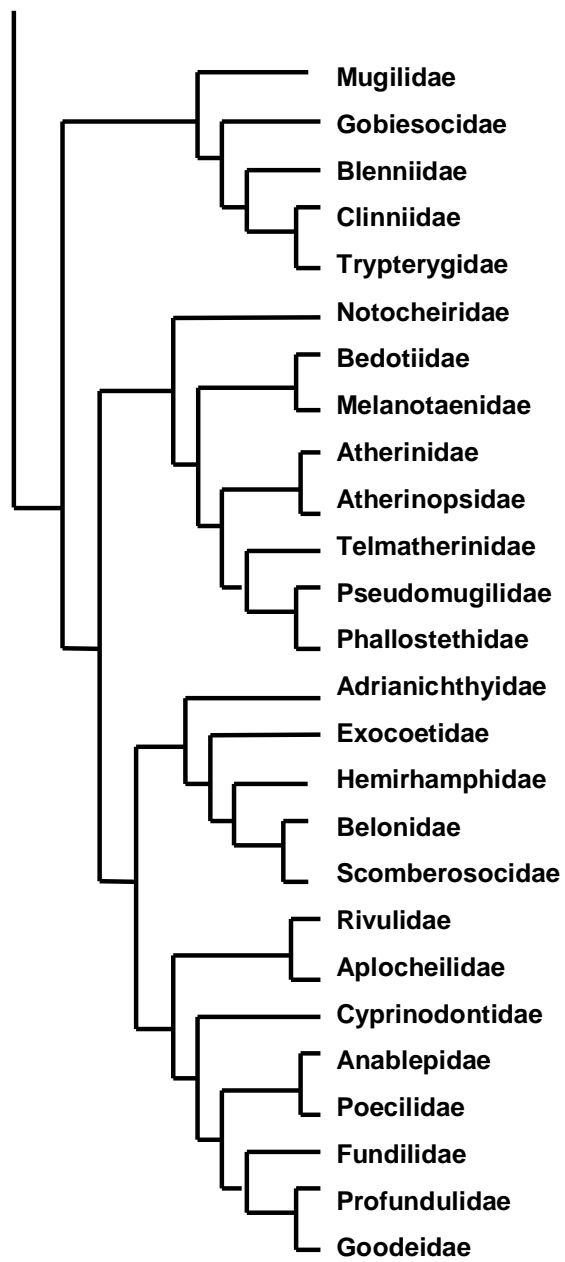












APÊNDICE B

Referências utilizadas para construir a Supertree informal das relações filogenéticas entre as famílias de Actiopterygii.

Calcagnotto D., Schaefer S.A. & DeSalle R. (2005) Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36, 135-153

Chen W.-J., Bonillo C. & Lecointre G. (2003) Repeatability of clades as a criterion of reliability: a case study for molecular phylogeny of Acanthomorpha (Teleostei) with larger number of taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26, 262-288

Dyer, B. S. (1998). Phylogenetic systematics and historical biogeography of the neotropical silverside family Atherinopsidae (Teleostei: Atheriniformes). In: Phylogeny Classification of Neotropical Fishes (eds Malabarba, L. R; R. P. Reis; R.P. Vari; Z.M.S. Lucena & C.A.S Lucena) 1edn, pp 519-536, Ed: PUCRS, Porto Alegre.

Inoue J.G., Miya M., Tsukamoto K. & Nishida M. (2003) Basal actinopterygian relationships: a mitogenomic perspective on the phylogeny of the "ancient fish". *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26, 110-120

Kumazawa, Y. & Nishida, M. (2000) A new model for Gondwanian origin and plate tectonic transportation of the Asian Arowana. *Molecular Biology and Evolution* 17(12), 1869-1878

López J.A., Chen W.-J. & Órti G. (2004) Esociform Phylogeny. *Copeia* 3, 449-464

Mank J.E., Promislow D.E.L. & Avise J.C. (2005) Phylogenetic perspectives in the evolution of parental care in ray-finned fishes. *Evolution* 59, 1570-1578

Miya M., Takeshima H., Endo H., Ishiguro N.B., Inoue J.G., Mukai T., Satoh T.P., Yamaguchi M., Kawaguchi A., Mabuchi K., Shirai S.M. & Nishida M. (2003) Major patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26, 121-138

Otero, O. (2004). Anatomy, systematics and phylogeny of both Recent and fossil latid fishes (Teleostei, Perciformes, Latidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 141, 81-133

Saitoh K., Sado T., Mayden R.L., Hanzawa N., Nakamura K., Nishida M. & Miya M. (2006) Mitogenomic Evolution and Interrelationships of the Cypriniformes (Actinopterygii: Ostariophysii): The First Evidence Toward Resolution of Higher-Level Relationships of the World's Largest Freshwater Fish Clade Based on 59 Whole Mitogenome Sequences. *Journal of Molecular Evolution* 63, 826-841

Smith W.M.L. & Craig M.T. (2007) Casting the Percomorph Net Widely: The Importance of Broad Taxonomic Sampling in the Search for the Placement of Serranid and Percid Fishes. *Copeia* 1, 35-55

Sullivan J.P., Lundberg J.G. & Hardman M. (2006) A phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei: Siluriformes) using *rag1* and *rag2* nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41, 636-662

Thacker C. & Hardman M.A. (2005) Molecular phylogeny of basal gobioid fishes: Rhyacichthyidae, Odontobutidae, Xenisthmidae, Eleotridae (Teleostei: Perciformes: Gobioidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37, 858-871

REFERÊNCIAS

Aguilera, X., S. Declercka, L. De Meesetra, M. Maldonado, and F. Ollevier. 2006. Tropical high Andes lakes: A limnological survey and an assessment of exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Limnologica* 36:258-268.

Ah-King, M., C. Kvarnemo, and B. S. Tullberg. 2005. The influence of territoriality and mating system on the evolution of male care: a phylogenetic study on fish. *Journal Evolutionary Biology* 18:371-382.

Alcaraz, C., A. Vila-Gispert, and E. García-Bernout. 2005. Profiling invasive fish species: the importance of phylogeny and human use. *Diversity and Distributions* 11:289-298.

Balon, E. K. 1995. The common carp, *Cyprinus carpio*: wild origin, domestication in aquaculture, and selection as colored nishikigoi. *Ghelph Ichthyology Reviews* 3:2-49.

Bininda-Emonds, O. R. P. 2004. The evolution of supertrees. *Trends in Ecology and Evolution* 19:315-322.

- Bishop, M. J., and C. H. Peterson. 2006. When r-selection may not predict introduced-species proliferation; predation of a nonnative oyster. *Ecological Applications* 16:718-730.
- Blackburn, T., and P. Cassey. 2007. Patterns of non-randomness in the exotic avifauna of Florida. *Diversity and Distributions* 13:519-526.
- Blackburn, T., and R. P. Duncan. 2001a. Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature* 414:195-197.
- Blackburn, T., and R. P. Duncan. 2001b. Establishment patterns of exotic birds are constrained by non-random patterns in introduction. *Journal of Biogeography* 28:927-939.
- Briggs, J. C. 2005. The biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Otophysi): a new appraisal. *Journal of Biogeography* 32:287-294.
- Brumfield, R. T., J. G. Tello, Z. A. Cheviron, M. A. Carling, N. Crochete, and K. V. Rosenberg. 2007. Phylogenetic conservatism and antiquity of a tropical specialization: Army-ant-following in the typical antbirds (Thamnophilidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45:1-13.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz, and M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18:119-125.
- Byers, J. E. 2002. Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* 97:449-458.
- Byers, J. E., S. Reichard, J. M. Randall, I. M. Parker, C. S. Smith, W. M. Lonsdale, I. A. E. Atkinson, T. R. Seastedt, M. Williamson, E. Chornesky, and D. Hayes. 2002. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species. *Conservation Biology* 16:630-640.
- Callaway, R. M., and J. L. Maron. 2006. What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? *Trends in Ecology & Evolution* 21:369-374.
- Callaway, R. M., G. C. Thelen, A. Rodriguez, and W. E. Holden. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* 427:731-733.

- Casal, C. M. V. 2006. Global documentation of fish introductions: the growing crisis and recommendations for action. *Biological Invasions* 8:3-11.
- Cassey, P., T. Blackburn, D. Sol, R. P. Duncan, and J. L. Lockwood. 2004. Global patterns of introduction effort and establishment success in birds. *Proceedings of Royal Society of London B*. 271:405-408.
- Chown, S. L., and K. J. Gaston. 2000. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15:311-315.
- Chown, S. L., B. Hull, and K. J. Gaston. 2005. Human impacts, energy availability and invasion across Southern Ocean Islands. *Global Ecology and Biogeography* 14:521-528.
- Cloutier, R., and G. Arriata. 2004. Early diversification of actinopterygians. Pages 217-270 in G. Arratia, M. V. H. Wilson, and R. Cloutier editors. *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munchen.
- Colautti, R. I., I. A. Grigorovich, and H. J. MacIsaac. 2006. Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions* 8:1023-1037.
- Copp, G. H., P. G. Bianco, N. G. Bogutskaya, T. Eros, M. G. Ferreira, J. Freyhof, R. E. Gozlan, J. Grabowska, V. Kovac, R. Moreno-Amich, A. M. Naseka, M. PenaZ, M. Povz, M. Przybylski, M. Robillard, I. C. Russell, S. Stahenas, S. Sumer, A. Villa-Gispert, and C. Wiesner. 2005. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal Appl. Ichthyol.* 21:242-262.
- Copp, G. H., R. Templeton, and R. E. Gozlan. 2007. Propagule pressure and the invasion risks of non-native freshwater fishes: a case study in England. *Journal of Fish Biology* 72:148-159.
- Crall, A. W., L. A. Meyerson, T. J. Stohlgren, C. S. Jarnevich, G. Newman, and J. Graham. 2006. Show me the numbers: what data currently exist for non-native species in the USA? *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:414-418.
- Curnutt, J. L. 2000. Host-area specific climatic-matching: similarity breeds exotics. *Biological Conservation* 94:341-351.

- D'Antonio, C. M., and S. Kark. 2002. Impacts and extent of biotic invasions in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 17:202-204.
- Darwin, C (1859). *As origens das espécies*. Marthim Claret
- Davis, H. G. 2005. r-Selected traits in an invasive population. *Evolutionary Ecology* 19:255-274.
- Davis, M. A., J. P. Grime, and K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528-534.
- Diamond, J. D. (1997) *Armas, germes e aço: os destinos das sociedades humanas*. Cia das Letras.
- Drake, J. M. 2007. Parental investment and fecundity, but not brain size, are associated with establishment success in introduced fishes. *Functional Ecology* 21:963-968.
- Duggan, I. C., C. A. M. Rixon, and H. J. MacIlsac. 2006. Popularity and propagule pressure: determinants of introduction and establishment of aquarium fish. *Biological Invasions* 8:377-382.
- Duncan, R. P., T. Blackburn, and D. Sol. 2003. The ecology of bird introductions. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 34:71-98.
- Duncan, R. P., M. Bomford, and D. M. Forsyth. 2001. High predictability in introduction outcomes and the geographical range size of introduced Australian birds: a role for climate. *Journal of Animal Ecology* 70:621-63.
- Duncan, R. P., and P. A. Williams. 2002. Darwin's naturalization hypothesis challenged. *Nature* 417:608-609.
- Duyck, P. F., P. David, and S. Quilici. 2007. Can more *K*-selected species be better invaders? A case study of fruit flies in La Réunion. *Diversity and Distributions* 13:535-543.
- Elton, C. S. (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen
- Fisher, D. O., and P. F. Owens. 2004. The comparative method in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 19:391-398.

- Forsyth, D. M., R. P. Duncan, M. Bomford, and G. Moore. 2004. Climatic suitability, life-history traits, introduction effort, and the establishment and spread of introduced mammals in Australia. *Conservation Biology* 18:557-569.
- Froese, R & Pauly, D. (2007) *FishBase. World Wide Web electronic publication.* www.fibase.org. version (05/2007)
- García-Bertou, E. 2007. The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *Journal of Fish Biology* 71:33-55.
- Gaston, K. J., and T. Blackburn. 1996. The tropics as a museum of biological diversity: an analysis in the New World avifauna. *Proceedings of the Royal Society of London B.* 263:63-68.
- Guégan, J., S. Lek, and T. Oberdorff. 1998. Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature* 391:382-384.
- Guo, Q., H. Qian, R. E. Ricklefs, and W. Xi. 2006. Distributions of exotic plants in eastern Asia and North America. *Ecology Letters* 9:827-834.
- Hall, S. R., and E. L. Mills. 2000. Exotic species in large lakes of the world. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 3:105-135.
- Hawkins, B. A. 2001. Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology & Evolution* 16:470.
- Hawkins, B. A., and J. A. F. Diniz-Filho. 2004. 'Latitude' and geographic in species richness. *Ecography* 27:268-272.
- Hawkins, B. A., J. A. F. Diniz-Filho, C. A. Jaramillo, and S. A. Soller. 2006. Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography* 333:770-780.
- Hawkins, B. A., R. Field, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. Guégan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien, E. E. Porter, and J. R. G. Turner. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3105-3117.
- Heger, T., and L. Trepl. 2003. Predicting biological invasions. *Biological Invasions* 5:313-321.

- Holway, D. A., and A. V. Suarez. 1999. Animal behaviour: an essential component of invasion biology. *Trends in Ecology & Evolution* 14:328-330.
- Hutchinson G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology*, 22, 415-427
- Jablonski, D., K. Roy, and J. W. Valentine. 2006. Out of the Tropics: Evolutionary Dynamics of the Latitudinal Diversity Gradient. *Science* 314:102-106.
- Jeschke, J. M., and D. L. Strayer. 2005. Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:7198-7202.
- Jeschke, J. M., and D. L. Strayer. 2006. Determinants of vertebrate invasion success in Europe and North America. *Global Change Biology* 12:1608-1619.
- Keane, R. M., and M. J. Crawley. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 14:164-170.
- Kennedy, T. A., S. Naeen, K. M. Howe, J. M. H. Knops, and P. Reich. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417:636-638.
- Kolar, C. S., and D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16:199-204.
- Kolar, C. S., and D. M. Lodge. 2002. Ecological Predictions and risk assessment for alien fish in North America. *Science* 298:1233-1236.
- Latini, A. O., and M. Pretere. 2004. Reduction of native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. *Fisheries Management and Ecology* 11:71-79.
- Levine, J. M., and C. M. D'Antonio. 2003. Forecasting biological invasions with increasing international trade. *Conservation Biology* 17:322-326.
- Lockwood, J. L. 1999. Using taxonomy to predict success among introduced avifauna: relative importance of transport and establishment. *Conservation Biology* 13:560-567.
- Lockwood, J. L., P. Cassey, and T. Blackburn. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20:223-228.

- Lodge, D. M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 8:133-137.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and concept of invasibility. *Ecology* 80:1522-1536.
- Lovette, I. J., and W. M. Hochachka. 2006. Simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. *Ecology* 87:S14-S28.
- Mack, R. N. 2003. Phylogenetic constraint, absent life forms, and preadapted alien plants: a prescription for biological invasions. *International Journal of Plant Sciences* 164:185-196.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, and F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecological Applications* 10:689-710.
- Magalhães, A. L. B., R. F. Andrade, T. F. Rattón, and M. F. G. Brito. 2002. Ocorrência a truta arco-íris *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) (Pisces: Salmidae) no alto rio Aiuróca e tributários, na bacia do rio Grande, Minas Gerais, Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 14:33-40.
- Mank, J. E., D. E. L. Promislow, and J. C. Avise. 2005. Phylogenetic perspectives in the evolution of parental care in ray-finned fishes. *Evolution* 59:1570-1578.
- Marchetti, M. P., P. B. Moyle, and R. Levine. 2004. Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshwater Biology* 49:646-661.
- Mckinney, M. L. 2006. Correlated non-native species richness of birds, mammals, herpetiles and plants: scale effects of area, human population and native plants. *Biological Invasions* 8:415-425.
- Meyerson, L. A., and H. A. Mooney. 2007. Invasive alien species in an era of globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:199-208.
- Miya, M., H. Takeshima, H. Endo, N. B. Ishiguro, J. G. Inoue, T. Mukai, T. P. Satoh, M. Yamaguchi, A. Kawaguchi, K. Mabuchi, S. M. Shirai, and M. Nishida. 2003. Major

patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26:121-138.

Mooney, H. A., and E. E. Cleland. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98:5446-5451.

Moyle, P. B., and T. Light. 1996. Fish invasions in California: Do abiotic factors determine success? *Ecology* 77:1666-1670.

Nelson, J. S. (2006) *Fishes of the world*, John Wiley & Sons, Inc, New Jersey

O'Dowd, D. J., P. T. Green, and P. S. Lake. 2003. Invasional meltdown on an oceanic island. *Ecology Letters* 6:812-817.

Oberdorff, T., B. Hugueny, and J. Guégan. 1997. Is there an influence of the historical events on contemporary fish species richness in rivers? Comparisons between Western Europe and North America. *Journal of Biogeography* 24:461-467.

Olden, J. D., M. J. Kennar, and B. J. Pusey. 2007. Species invasions and the changing biogeography of Australian freshwater fishes. *Global Ecology and Biogeography* .

Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'Amico, H. E. Itouga, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Almutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao, and K. R. Kassem. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience* 51:933-938.

Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P. M. Kareiva, M. H. Williamson, B. Von Holle, P. B. Moyle, J. E. Byers, and L. Goldwasser. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1:3-19.

Parker, J. D., D. E. Burkepile, and M. E. Hay. 2006. Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasion. *Nature* 311:1459-1461.

Perrings, C., K. Dehnen-Schmutz, J. Touza, and M. Williamson. 2005. How to manage biological invasions under globalization. *Trends in Ecology & Evolution* 20:212-215.

- Peters, R. H. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge
- Peterson, A. T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology* 78:419-433.
- Peterson, A. T., J. Sobéron, and V. Sánchez-Cordeiro. 1999. Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time . *Science* 285:1265-1267.
- Peterson, A. T., and D. A. Vieglais. 2001. Predicting Species Invasions Using Ecological Niche Modeling: New Approaches from Bioinformatics Attack a Pressing Problem. *BioScience* 51:363-371.
- Pimentel, D., S. McNair, J. Janecka, J. Wightam, C. Simmonds, C. O'Connell, R. Wong, L. Russel, J. Zern, T. Aquino, and T. Tsomond. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasion. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84:1-20.
- Prinzing, A., W. Durka, S. Klotz, and R. Brandl. 2001. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of Royal Society of London B*. 268:2383-2389.
- Rahel, F. J. 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology* 52:696-710.
- Ricciardi, A., and S. K. Atkinson. 2004. Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecology Letters* 7:781-784.
- Ricciardi, A., W. W. M. Steiner, R. N. Mack, and D. Simberloff. 2000. Toward a global information system for invasive species. *BioScience* 50:239-244.
- Richardson, D. M., N. Allsopp, C. M. D'Antonio, S. J. Milton, and M. Rejmánek. 2000. Plant invasions - the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75:65-93.
- Rodriguez, L. F. 2006. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions* 8:927-938.
- Rohde, K. (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for primary cause. *Oikos* 65(3) 514-527

- Roll, U., T. Dayan, D. Simberloff, and M. Goren. 2007. Characteristics of the introduced fish fauna of Israel. *Biological Invasions* 9:813-824.
- Ruensink, J. L. 2005. Global analysis of factors affecting the outcome of freshwater fish introductions. *Conservation Biology* 19:1883-1893.
- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson, and S. G. Weller. 2001. The Population Biology of Invasive Species. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 32:305-332.
- Sax, D. F. 2001. Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *Journal of Biogeography* 28:139-150.
- Sax, D. F., and S. D. Gaines. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution* 18:561-566.
- Sax, D. F., J. J. Stachowicz, J. H. Brown, J. F. Bruno, M. N. Dawson, S. D. Gaines, R. K. Grosberg, A. Hastings, R. D. Holt, M. M. Mayfield, M. I. O'Connor, W. Rice, and R. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 22:466-471.
- Shafland, P. L. 1999. The Introduced Butterflay Peacock (*Cichla Ocellaris*) in Florida. *Fish Community Analyses. Reviews in Fisheries Science* 7:71-94.
- Shea, K., and P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17:170-176.
- Simberloff, D., and B. Von Holle. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1:21-32.
- Simpson, A., E. Sellers, A. Goose, and Y. Xie. 2006. Essential elements of online information networks on invasive alien species. *Biological Invasions* 8:1579-1587.
- Sol, D., S. Timmermans, and L. Lefebvre. 2002. Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour* 63:495-502.
- Stohlgren, T. J., D. Barnett, C. Flather, P. Fuller, B. Peterjohn, J. Kartesz, and L. L. Master. 2006. Species richness and patterns of invasion plants, birds, and fishes in the United States. *Biological Invasions* 8:427-447.

- Stohlgren, T. J., D. Barnett, C. Flather, J. Kartesz, and B. Peterjohn. 2005. Plant species invasions along the latitudinal gradient in the United States. *Ecology* 86:2298-2309.
- Stohlgren, T. J., D. Barnett, and J. Kartesz. 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Frontiers in Ecology* 1:11-14.
- Strauss, S. Y., C. O. Webb, and N. Salamim. 2006. Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:5841-5845.
- Suarez, A. V., and N. D. Tsutsui. 2007. The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology* .
- Taylor, B. W., and R. E. Irwin. 2004. Linking economic activities to the distribution of exotic plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 51:17725-17730.
- Thuiller, W., D. M. Richardson, M. Rouget, S. Proches, and J. R. U. Wilson. 2006. Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology* 87:1755-1769.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474.
- Vellend, M., L. J. Harmon, J. L. Lockwood, M. M. Mayfield, R. Hughes, J. P. Wares, and D. F. Sax. 2007. Effects of exotic species on evolutionary diversification. *Trends in Ecology and Evolution* 22:481-488.
- Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, M. Rejmánek, and R. Westbrooks. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21:1-16.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeck, and M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 33:475-505.
- Weir, J. T., and D. Schluter. 2007. The Latitudinal Gradient in Recent Speciation and Extinction Rates of Birds and Mammals. *Science* 315:1574-1576.
- Wiens, J. J. 2004. Speciation and Ecology revisited:philogenetic niche conservatism and origin of species. *Evolution* 58:193-197.

- Wiens, J. J., and M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19:639-644.
- Wiens, J. J., and C. H. Graham. 2005. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 36:519-539.
- Willig, M. R., D. M. Kaufman, and R. D. Stevens. 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 34:273-309.
- Wisenden, B. D. 1999. Alloparental care in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 9:45-70.
- Zar J. H. 1999. *Biostatistical Analysis.*, 4 edition. London.