



MÉTODOS QUANTITATIVOS PARA MENSURAR A DIVERSIDADE TAXONÔMICA EM PEIXES DE RIACHO

Naraiana Loureiro Benone¹ & Luciano Fogaça de Assis Montag²*

¹ Universidade do Estado de Minas Gerais, Unidade Passos, Laboratório de Hidrobiologia, Av. Juca Stockler, 1.130, CEP 37900-106, Passos, MG, Brasil.

² Universidade Federal do Pará, Laboratório de Ecologia e Conservação, Rua Augusto Corrêa, 01, CEP 66075-110, Belém, PA, Brasil.

E-mails: nbenone@gmail.com (*autora correspondente); lfamontag@gmail.com.

Resumo: A diversidade de espécies é definida como sendo a variedade de espécies e suas abundâncias relativas, podendo ser decomposta em diversidade local (alfa), regional (gama) e entre as comunidades (beta). Por décadas, os estudos com peixes de riachos brasileiros focaram na relação entre as variáveis ambientais locais e os padrões de diversidade. Entretanto, a dispersão vem ganhando notoriedade por ser percebida como importante na organização das comunidades. Além disso, as variáveis em grande escala vêm se destacando como preditoras da diversidade, complementando o papel do habitat. Apresentamos aqui uma breve revisão dos métodos para a obtenção da diversidade taxonômica alfa e beta, considerações sobre a escolha de seus preditores, bem como de suas principais formas de análise.

Palavras-chave: diversidade alfa; diversidade beta; riqueza de espécies; variáveis ambientais; variáveis espaciais.

QUANTITATIVE METHODS TO MEASURE THE TAXONOMIC DIVERSITY IN STREAM FISH: Species diversity is defined as the variety of species and their relative abundances, and can be decomposed in local (alpha), regional (gamma) and between-communities (beta) diversity. For decades, studies with Brazilian stream fish focused on the relationship between local environmental variables and diversity patterns. However, dispersal gained notoriety for being important to the organization of communities. Besides, large scale variables are increasingly being perceived as good predictors of diversity, complementing the role of habitat variables. We present here a brief review of the methods to obtain alpha and beta taxonomic diversity, considerations regarding their predictors, and their main analysis.

Keywords: alpha diversity; beta diversity; species richness; environmental variables; spatial variables.

INTRODUÇÃO

A diversidade de espécies é definida como a variedade de espécies e de suas abundâncias relativas (Melo 2008). Whittaker (1960) observou que os padrões de diversidade variavam de acordo com a escala espacial, possibilitando sua decomposição em três componentes: a diversidade

alfa ou local, que é o número de espécies em uma localidade; a diversidade beta, que é a variação na composição de espécies entre as comunidades de diferentes locais; e a diversidade gama ou regional, que é o número total de espécies observadas em todos os habitat de uma região (Figura 1; Apêndice).

Historicamente, a distribuição das espécies

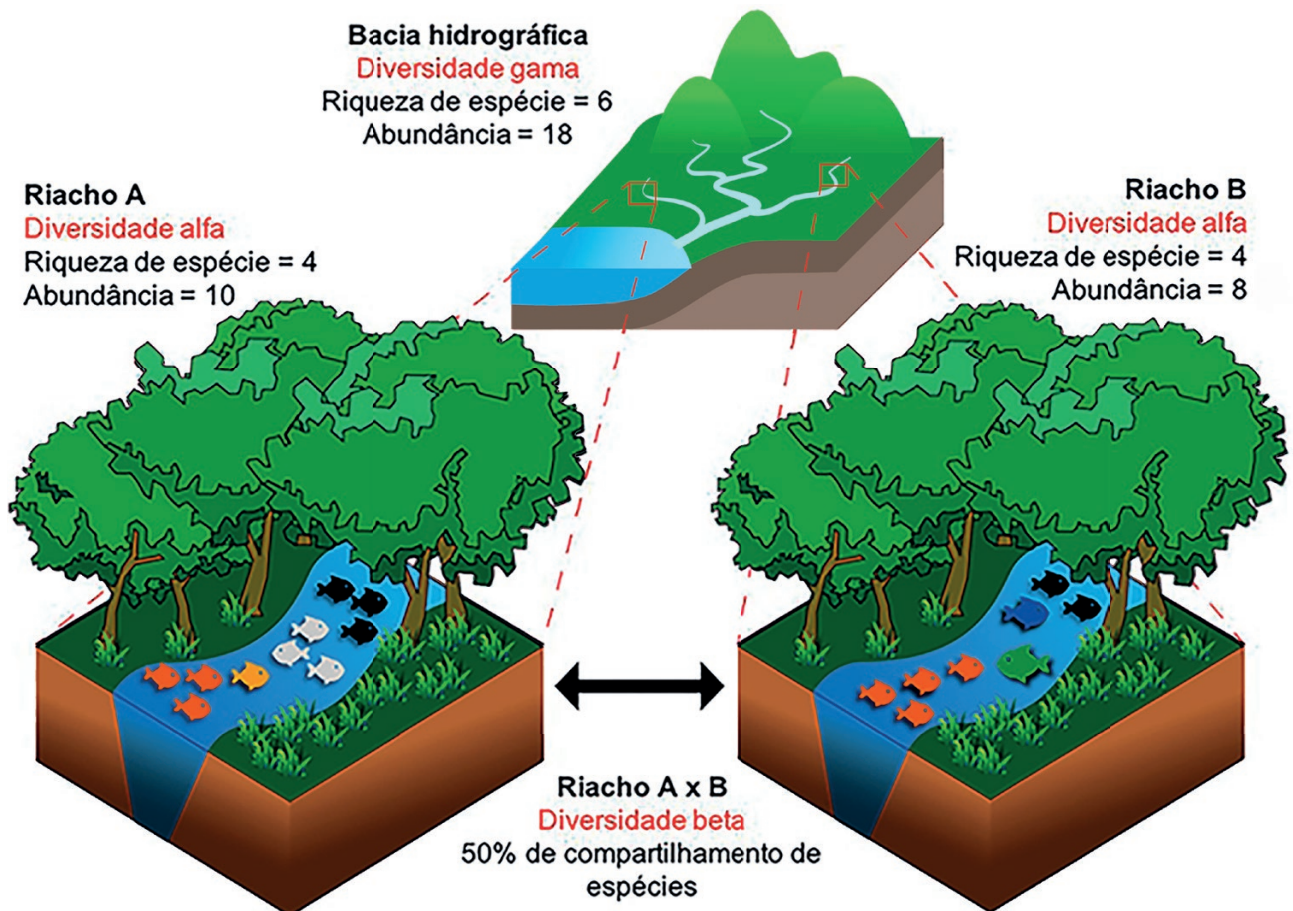


Figura 1. Ilustração da diversidade alfa, beta e gama para peixes de riacho. Cada espécie de peixe está representada por uma cor diferente.

Figure 1. Illustration of alpha, beta and gamma diversity to stream fish. Each fish species is represented by a different colour.

foi relacionada a processos determinísticos associados ao nicho (McGill *et al.* 2006), que é o espaço hipervolumétrico definido pelo conjunto de condições e recursos que afetam a espécie, apresentando os limites dentro dos quais a espécie consegue sobreviver, crescer e se reproduzir (Hutchinson 1957). Seguindo essa teoria, fatores como o habitat e as interações bióticas estariam entre os principais preditores da diversidade. Esse pensamento começou a ser debatido após o surgimento da teoria neutra (Hubbell 2001), que assume a existência de uma equivalência funcional entre as espécies, na qual as probabilidades de nascimento, morte e dispersão seriam similares entre indivíduos e afetadas pelas distâncias espaciais. A teoria neutra incorporou processos locais e regionais de dispersão, considerando diferentes escalas espaciais (HilleRisLambers *et al.* 2012).

Essas duas teorias aparentemente antagônicas reacenderam debates sobre os processos que regem

a estrutura das comunidades. Além dos efeitos locais, a dispersão entre manchas de habitat ganhou destaque como um fator importante para explicar a composição local de espécies. Mais recentemente, Vellend (2010) propôs uma síntese para a ecologia de comunidades, resumindo o balanço entre determinismo e estocasticidade em quatro mecanismos ecológicos não-exclusivos: seleção, dispersão, deriva ecológica e especiação. Processos determinísticos levam a montagens não-aleatórias das comunidades. Interações bióticas e mudanças nas características do ambiente, sejam elas provocadas por fatores naturais ou antrópicos, irão alterar a composição das comunidades, pois elas seriam formadas por espécies funcionalmente diferentes (HilleRisLambers *et al.* 2012). Nisso se resume o processo de seleção, que está diretamente relacionado ao nicho ecológico e que molda a ecologia clássica.

O maior contraste da seleção é o processo

de deriva ecológica, que é a mudança aleatória na abundância relativa das espécies e que é o principal mecanismo da teoria neutra. Na ausência de dispersão, a deriva ecológica leva a sucessivas extinções estocásticas até só sobrar uma espécie, que dominará a comunidade (Hubbell 2001, Rosindell *et al.* 2011). Já na presença da dispersão, a diversidade se mantém em níveis arbitrários, pois as extinções são contrabalanceadas pela chegada constante de novos indivíduos. Com isso, fica evidente o papel da dispersão para a teoria neutra: as diferenças de diversidade entre as comunidades dependerão do seu grau de isolamento e das taxas de dispersão.

Como a seleção e a deriva ecológica são processos antagônicos, a interação desses com a dispersão possibilita desfechos bem diferentes para a dinâmica de comunidades (Vellend *et al.* 2014, Roa-Fuentes *et al.* 2020). Apesar de ter ganhado atenção dentro do contexto da teoria neutra, a dispersão também é um processo necessário para a seleção, pois permite que as espécies acessem áreas de maior adequabilidade ecológica (Vellend 2010). Portanto, fica claro que a dispersão não pode mais ser ignorada em estudos ecológicos. No caso dos peixes de riacho, isso se torna ainda mais evidente. Riachos são ambientes isolados dentro da bacia hidrográfica e os peixes só podem dispersar por dentro da água. Devido a essa limitação, os peixes estão fortemente sujeitos à ação de fatores locais, como o ambiente e as interações bióticas, mas também estão limitados pelo contexto espacial da bacia, que afeta os processos regionais de dispersão (Benone *et al.* 2018).

A resposta das espécies de peixes aos tipos de ambientes em que vivem e às mudanças ambientais naturais ou antrópicas têm sido objetivo de investigações há décadas (Penczak *et al.* 1994, Silva 1995, Pinto *et al.* 2009, Dias *et al.* 2010, Cunico *et al.* 2012, Zeni *et al.* 2017, Montag *et al.* 2019a). Esses estudos foram realizados majoritariamente em pequenas escalas espaciais abrangendo uma ou poucas microbacias (Lima 2019). Nessas escalas, os efeitos espaciais ou biogeográficos sobre a organização de comunidades podem não ser captados. Porém, o reconhecimento da importância da dispersão a partir das discussões sobre a teoria neutra e sua relação com fatores regionais fez com que esse processo passasse a ser

mais frequente nas pesquisas nos últimos anos (Carvalho & Tejerina-Garro 2015, Benone *et al.* 2018, Benone *et al.* 2020a).

Considerando os avanços teóricos brevemente abordados, esse artigo visa sintetizar alguns métodos para estudos de diversidade de peixes de riacho. Primeiro, faremos algumas considerações sobre como incluir variáveis ambientais e espaciais nos estudos. Dessa forma, ao considerar explicitamente o papel da dispersão e do contexto espacial e sua interação com as tradicionais variáveis ambientais, a compreensão da estrutura das comunidades captará explicações mais aprofundadas acerca dos processos ecológicos. Em seguida, apresentaremos uma síntese dos métodos para análise da diversidade alfa e beta que podem ser utilizados para responder diferentes tipos de perguntas ecológicas.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

Como selecionar variáveis ambientais?

A literatura ecológica é farta em demonstrar como as variáveis ambientais estruturam a diversidade de peixes de riacho. Em geral, os estudos utilizam métricas locais, como oxigênio dissolvido, largura, porcentagem de bancos de folhas, cobertura ripária, dentre outras (Cunico *et al.* 2012, Terra *et al.* 2016, Zeni *et al.* 2017, Montag *et al.* 2019a). Entretanto, variáveis em escala regional, da bacia ou da paisagem (*e.g.* clima, área drenada, declividade, forma da bacia, uso da terra) podem explicar melhor os gradientes ambientais em escalas mais amplas. Essas variáveis são responsáveis pelas características locais dos riachos (“o vale controla o riacho”, Hynes 1975). Por exemplo, a declividade da bacia tem forte influência sobre a velocidade da correnteza (Benone *et al.* 2017) e a conversão de áreas naturais em pastagens alteram a vegetação ripária (Casatti *et al.* 2015). Essas métricas de ampla escala também afetam os peixes de riacho, que são sensíveis a mudanças na altitude (Costa *et al.* 2018), declividade (Barbosa *et al.* 2019, Benone *et al.* 2020a) e das alterações humanas (Casatti *et al.* 2015, Terra *et al.* 2016, Benone *et al.* 2020b).

Como selecionar variáveis espaciais?

A autocorrelação espacial mensura o grau de similaridade entre localidades, assumindo maior

semelhança entre locais próximos. Isso pode ocorrer por duas razões (Borcard *et al.* 2018): 1) o ambiente é espacialmente estruturado e forma gradientes verdadeiros, ou seja, o ambiente muda de características de forma ordenada ao longo do espaço e essas mudanças afetam a composição de espécies. Exemplo disso é o gradiente altitudinal ao subirmos uma montanha ou o gradiente de impacto ao nos afastarmos de uma área bem preservada. 2) Os processos internos das próprias comunidades resultam em estruturas espaciais. Nesse caso, a composição de uma comunidade é influenciada pelas comunidades adjacentes. Tomemos como exemplo indivíduos que dispersam entre comunidades próximas. A composição de cada comunidade pode ser ao menos parcialmente predita sabendo-se a composição da outra. A estatística mais usada para representar a autocorrelação espacial é o índice I de Moran, que funciona de maneira similar a um índice de correlação de Pearson, podendo ser positivo (quando comunidades próximas são mais similares) ou negativo (quando comunidades próximas são mais distintas) (Dray *et al.* 2012, Borcard *et al.* 2018).

Um dos métodos mais utilizados para gerar as variáveis espaciais é chamado de “mapas de autovetores de Moran” (MEM, Borcard *et al.* 2018), uma família de métodos de construção de vetores ortogonais (linearmente independentes) que maximizam a autocorrelação espacial. Esses vetores conseguem representar a estrutura espacial em múltiplas escalas, começando pela mais ampla (*i.e.* toda a extensão da área estudada) até a escala mais fina (intervalos entre as comunidades amostradas). Essas variáveis podem ser utilizadas em análises multivariadas como ferramentas explicitamente espaciais para representar a dispersão (Dray *et al.* 2012). O método clássico é chamado de coordenadas principais de matrizes vizinhas (PCNM, Borcard *et al.* 2018) e foi posteriormente rebatizado como mapas de autovetores de Moran baseados em distância (dbMEM).

Apesar de ser um método muito popular, o dbMEM apresenta algumas limitações de uso. Para desenhos amostrais muito irregulares, pode haver perda de resolução para as escalas espaciais mais finas. Esse problema é particularmente relevante em desenhos aninhados, como

comparações entre diferentes bacias hidrográficas e ecorregiões. Para tanto, foram desenvolvidos outros métodos dentro da família dos MEMs (Borcard *et al.* 2018). Como regra geral, esses métodos combinam uma matriz de conectividade entre as comunidades com uma matriz de pesos espaciais, que definiriam a intensidade dessas conexões.

Recomendamos que os estudos passem a utilizar os métodos propostos por Bauman *et al.* (2018), em que são testadas diferentes combinações de matrizes de conectividade e de pesos espaciais. Uma adaptação desse método para matrizes de distância fluvial pode ser encontrada em Benone *et al.* (2020b). A distância fluvial, que é a distância percorrida por dentro do rio entre dois trechos de riacho, oferece um contexto biológico mais apropriado para o estudo de espécies obrigatoriamente aquáticas como os peixes (Landeiro *et al.* 2011). Após a seleção da combinação mais eficiente, é determinado o subconjunto de vetores espaciais que melhor se adequa ao objetivo do trabalho. Se o objetivo é avaliar como os processos espaciais influenciam a diversidade, são selecionados os vetores com o melhor ajuste à variável resposta (*e.g.* associação de determinadas variáveis ambientais à diversidade beta). Por outro lado, se o foco é apenas controlar o efeito do espaço para que se possa avaliar o ajuste de outros preditores, deve-se selecionar os eixos que minimizem a autocorrelação (Bauman *et al.* 2018).

Diversidade alfa

A mensuração da diversidade alfa foi proposta por Whitaker (1972) e elaborada inicialmente como a contagem do número de espécies (riqueza de espécies) e seu número de indivíduos em um determinado local ou habitat (abundância relativa). Na prática, um local com alta diversidade teria maior número de espécies e as abundâncias seriam mais uniformes ou proporcionais.

A riqueza de espécies é o indicador mais simples e mais utilizado para descrever comunidades e a diversidade alfa em diferentes escalas ecológicas (Magurran 2011). Considerando escalas macroecológicas, muitas hipóteses tentam elucidar os padrões e os processos relacionados à distribuição de riqueza de espécies ao longo do tempo ou espaço. Algumas teorias

também foram propostas especificamente para os ambientes aquáticos. A hipótese baseada na energia disponível no ecossistema, por exemplo, prevê que locais com maior fluxo de energia suportam mais espécies (Wright 1983). De forma complementar, a hipótese água-energia sustenta que além da energia, a disponibilidade de água compõe os principais preditores para os padrões de riqueza de espécies (O'Brien 1993). Outra hipótese baseada na disponibilidade de algum recurso prevê que a produtividade primária é uma importante preditora para os padrões de riqueza de espécies, uma vez que as áreas mais produtivas tenham maior fluxo de energia e tenham mais espécies (Waide *et al.* 1999), como é encontrado em florestas tropicais. Considerando a relação entre o clima e a riqueza de espécies em grandes escalas temporais, locais com variação moderada de temperatura e precipitação criam instabilidades climáticas que atuam diretamente nos processos evolutivos e de especiação (Currie 1991). Isso é uma possível explicação para a grande diversidade de espécies nos trópicos, que foram climaticamente mais estáveis ao longo do tempo. Assim, existem mais espécies de peixes (Vieira *et al.* 2018), Odonata (Brasil *et al.* 2019) e outros insetos (Heino *et al.* 2018) em riachos Tropicais de baixas latitudes, onde o clima é sazonalmente mais homogêneo ao longo do ano, não havendo mudanças drásticas como em regiões temperadas (Jacobsen *et al.* 1997)

Para avaliar os efeitos de características de macroescala sobre a riqueza de espécies de peixes de riachos Neotropicais, Vieira *et al.* (2018) utilizou variáveis como as relações espécie-energia, ambiente-energia, água-energia, produtividade primária terrestre, heterogeneidade espacial ambiental e heterogeneidade climática, área e suas combinações. Os autores registraram que a riqueza de espécies é melhor explicada por uma combinação de hipóteses: Água-Energia + Produtividade + Heterogeneidade Temporal. Outros estudos avaliaram a variação da riqueza de espécies em menores escalas. Em Montag *et al.* (2019b), foram avaliadas as respostas da riqueza de espécies de peixes aos habitat de riacho em uma Unidade de Conservação (UC) e os seus arredores na Amazônia Oriental. As principais variáveis que afetaram positivamente a riqueza de espécies de peixes foram relacionadas com atividades

humanas nas regiões em áreas vizinhas da UC, como por exemplo, a redução de madeira e dos bancos de folhas, a maior profundidade do canal e a quantidade de substrato fino (Montag *et al.* 2019b).

Deve-se considerar que a utilização dos padrões de riqueza de espécies pode não demonstrar claramente as alterações ambientais, uma vez que após as intervenções sobre o sistema (sejam naturais ou antrópicas) pode haver extinção ou emigração local das espécies especialistas, mas estas podem ser contrabalanceadas pela entrada de espécies generalistas, levando assim a uma substituição da fauna sem efeito sobre a riqueza. Estes eventos foram evidenciados por Ferreira *et al.* (2018) e Prudente *et al.* (2017), que avaliaram os efeitos da mudança do uso da terra (monocultura de palma de dendê e extração madeireira, respectivamente) nos habitat de riacho e na ictiofauna. Ambos verificaram que alterações na qualidade ambiental (*e.g.* perda da cobertura do dossel, redução da profundidade e alterações nas características físico-químicas) afetaram a composição de espécies, porém, não modificaram os padrões de riqueza (Prudente *et al.* 2017; Ferreira *et al.* 2018).

Na tentativa de prover uma caracterização mais adequada da biodiversidade baseada na riqueza de espécies, foi proposto o uso dos estimadores de riqueza de espécies (consulte também Alves *et al.* 2021), sendo descritos como alternativas de baixo esforço amostral para a descrição da diversidade local diante de grupos ricos em espécies. Colwell & Coddington (1994) descreveram três métodos para estimar a riqueza de espécies, o primeiro baseado na abundância das espécies; o segundo na extrapolação das curvas de acumulação de espécies para sua assíntota; e o terceiro nas estimativas do número de espécies da assíntota através de estimadores não paramétricos (Longino *et al.* 2002). As curvas de acumulação de espécies consistem num ótimo procedimento para avaliar a completude de um inventário biológico (Gotelli & Colwell 2001). Nas curvas geradas, quando se atinge a assíntota, espera-se que não haja mais adição de espécies mesmo com um maior esforço amostral. Isso significa que a riqueza total da área já foi observada, o que ocorre na realização de sua amostragem exaustiva (Figura 2).

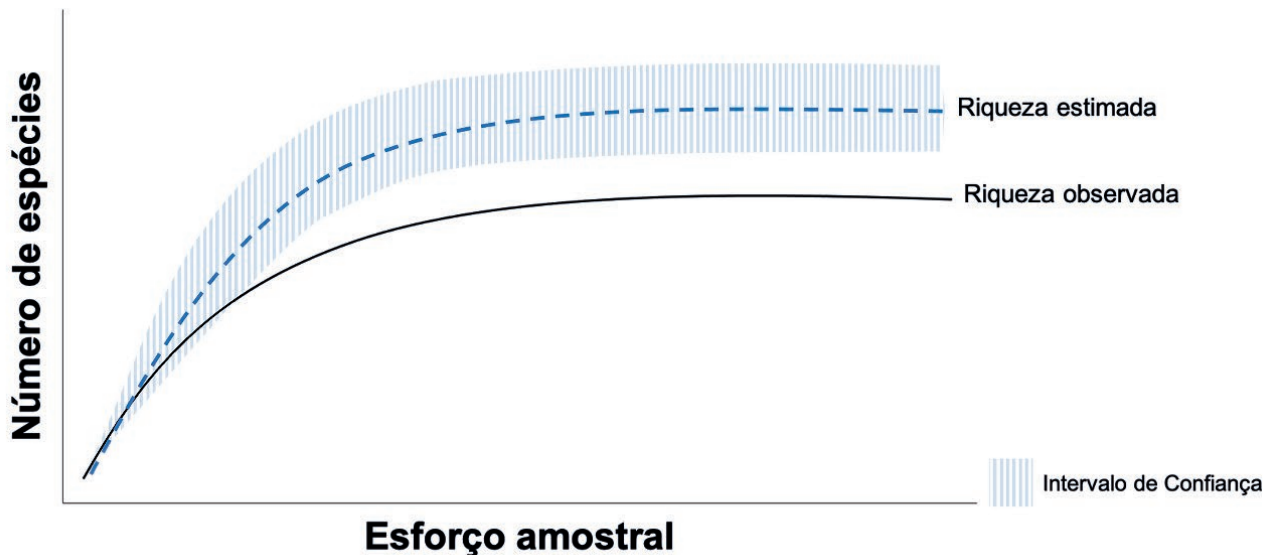


Figura 2. Visualização gráfica da riqueza observada e da riqueza estimada baseada no esforço amostral.

Figure 2. Graphical visualization of observed and estimated species richness based on sampling effort.

Quando estudamos grupos com grande diversidade e com muitas espécies raras (baixas abundâncias), como é o caso dos peixes, temos dificuldade de capturar todas as espécies de um local, sobretudo em regiões tropicais. Nestas situações, a utilização de estimadores não paramétricos é mais eficiente (Magurran 2011). Magurran (2011) destaca a facilidade de aplicar esses métodos não paramétricos, ainda mais após o desenvolvimento e a facilidade de obtenção de poderosos pacotes estatísticos, que além de calcular índices de diversidade, permitem estimar a riqueza de espécies para dados de abundância (Chao 1, ACE e Jackknife para dados de abundância) e presença e ausência (Chao 2, ICE e Jackknife para dados de incidência). Estes estimadores são baseados na detecção das espécies raras, em que os estimadores de abundância se baseiam no número de indivíduos de determinadas espécies que ocorreram em uma ou duas amostras (*singletons* e *doubletons*, respectivamente). Já as estimativas de riqueza baseadas em incidência (presença ou ausência) baseiam-se na ocorrência da espécie em uma ou duas amostras (*uniques* e *duplicates*, respectivamente), independentemente do número de indivíduos registrados na amostra (Magurran 2011). De forma geral, a interpretação destes índices é que, em estudos em que houver muitos *singletons/doubletons* ou *uniques/duplicates* nas amostras, ainda não foi coletado o suficiente para se atingir a assíntota, sugerindo

que seria necessária a realização de maior esforço de amostragem para atingir a riqueza real da região.

Dentre as tentativas de se sintetizar a diversidade biológica, além da utilização da riqueza de espécies, Whittaker (1965) propõe a utilização de índices de diversidade. Uma proposta apresentada para descrever visualmente a regularidade ou uniformidade das abundâncias relativas foi a criação da curva de importância das espécies, ou distribuição de abundância de espécies (SAD, em inglês *Species Abundance Distribution*) ou Whittaker-plot (Matthews & Whittaker 2014). Os SADs caracterizam a distribuição de abundâncias dentro de uma amostra ou comunidade. Sua vantagem sobre as métricas tradicionais de diversidade é permitir a comparação de comunidades com riquezas diferentes, assumindo que a maioria das espécies é rara (McGill *et al.* 2007).

São descritos aproximadamente 30 modelos diferentes de SAD, porém os mais comuns são o log-normal e a log-série (Magurran *et al.* 2011). Na curva do SAD, no eixo X é colocada a classificação da abundância das espécies, em que se ordena as espécies da mais abundante para a menos abundante, e no eixo Y a abundância relativa, geralmente em escala logarítmica. A riqueza é visualizada pelo número de espécies do eixo X e a uniformidade é expressa na inclinação da curva ajustada, na qual um gradiente acentuado

indica baixa uniformidade (Figura 3). Matthews & Whittaker (2014) fizeram uma extensa revisão do uso do SAD, salientando a aplicação dos métodos no gerenciamento da biodiversidade, permitindo avaliar padrões de abundância e raridade das espécies.

A utilização de métodos não só baseados em riqueza tornou-se extremamente comum em trabalhos de ecologia aquática na década de 1980 (Washington 1984). Tais estudos utilizaram métodos considerados 'simples', como os índices de diversidade, entre os quais Mendes *et al.* (2008) citam o índice de Shannon (H'); Magurran (2011) como sendo o mais utilizado. Os índices de diversidade possibilitam a comparação de forma simples entre amostras de comunidades diferentes (Hubálek 2000), através de um único valor que sintetiza os dois atributos da

comunidade, a riqueza e a uniformidade, além de serem relativamente independentes do esforço amostral (Melo 2008).

Há uma grande variedade de índices de diversidade na literatura, e vários autores listam e comparam as vantagens e as desvantagens da utilização de cada um deles (Washington 1984, Hubálek 2000, Magurran 2011). Uma das principais críticas aos índices é a falta de clareza sobre quais processos biológicos são avaliados a partir da expressão numérica de cada índice. Portanto, para a utilização de um ou mais índices é fundamental conhecer como as características dos índices auxiliam na resposta às questões ecológicas investigadas.

Para as comunidades de peixes de riachos brasileiros, os primeiros trabalhos com índices de diversidade alfa (local) surgiram na década de

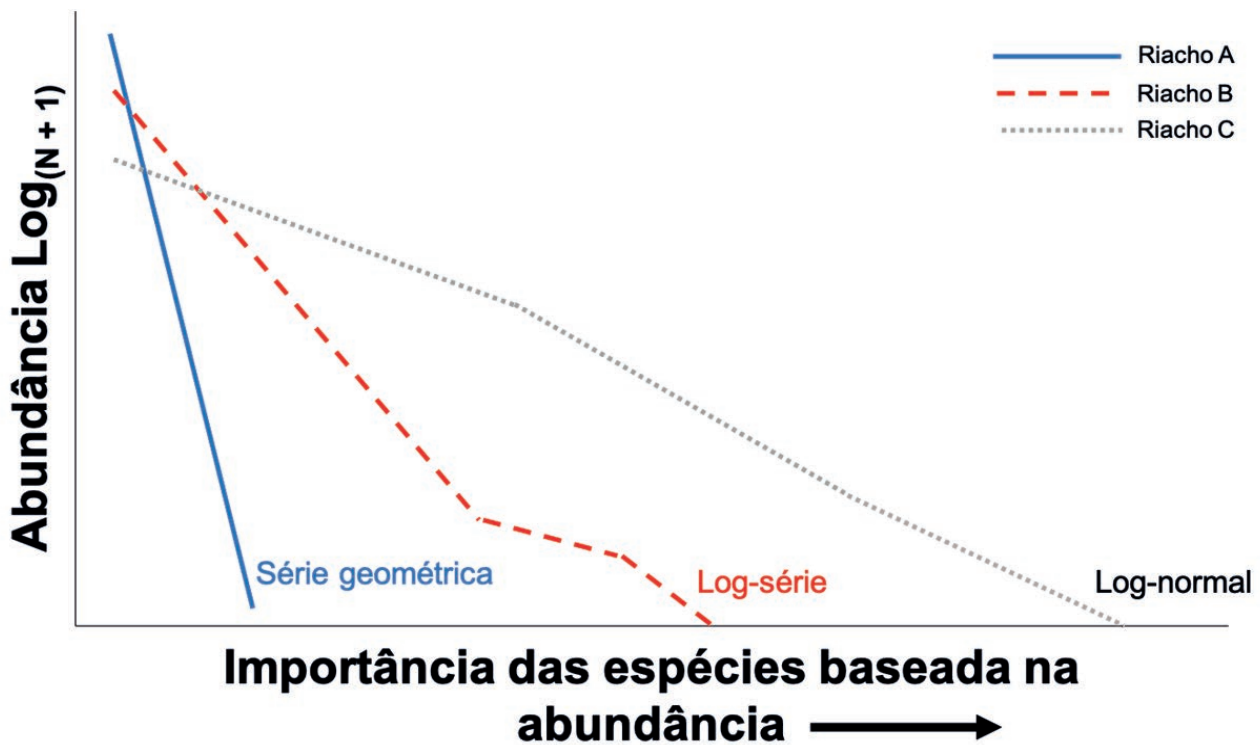


Figura 3. Distribuição da abundância de espécies ou Whittaker-plots para três riachos hipotéticos. Quanto mais linear e inclinada a curva quanto ao eixo Y, menor é a diversidade (ajuste ao modelo série geométrica), onde encontramos um ambiente com alta dominância e baixo número de espécies. Por outro lado, quanto mais sigmoide e horizontal, maior a diversidade de espécies (modelo lognormal). O intermediário destes dois modelos temos o ajuste ao modelo log-série.

Figure 3. Distribution of species abundance or Whittaker plots to three hypothetical streams. The more linear and inclined is the curve to the Y axis, the minor is the diversity (fitted to the geometric series), where we find an environment with high dominance and low species number. On the other hand, the more sigmoidal and horizontal, the higher is the species diversity (lognormal model). The intermediate between these models is the fit to the log-series model.

90 (Penczak *et al.* 1994, Silva 1995). Penczak *et al.* (1994) avaliaram a estrutura de comunidades de peixes em dois riachos do rio Paraná em relação às variáveis ambientais, e para isso utilizou dois índices de diversidade, o Índice de Simpson (D) e o índice de Shannon (H'). Silva (1995), avaliando os efeitos da poluição urbana na comunidade de peixes de dois riachos na Amazônia, também utilizou o índice de Shannon (H').

O índice de diversidade de Shannon baseia-se na teoria da informação (Ludwig & Reynolds 1988) e fornece uma ideia do grau de incerteza em prever a qual espécie pertencerá um indivíduo retirado aleatoriamente da população. O índice de Simpson, tem formulação derivada da teoria das probabilidades e é utilizado em análises quantitativas de comunidades biológicas. Este índice fornece a ideia da probabilidade de se coletar aleatoriamente dois indivíduos da

comunidade e, obrigatoriamente, pertencerem a espécies diferentes (Gorenstein 2002).

Na Figura 4 apresentamos exemplos de índices, alguns baseados na riqueza de espécies, como Margalef e Chao; e outros na diversidade, como Shannon e Simpson. Cada índice apresenta particularidades na análise e, para se avaliar qual índice é o mais adequado, deve-se levar em consideração alguns critérios. Exemplos incluem se o índice é apropriado para grupo com alta riqueza e para ambiente altamente heterogêneos (*e.g.* peixes de riachos Tropicais), pois alguns índices exigem que a comunidade seja totalmente inventariada. Um bom índice deve ser influenciado pela riqueza de espécies, pois comunidades mais ricas devem apresentar maiores valores do índice. Deve também ser capaz de distinguir comunidades com maior número de espécies raras, o que é possível avaliar

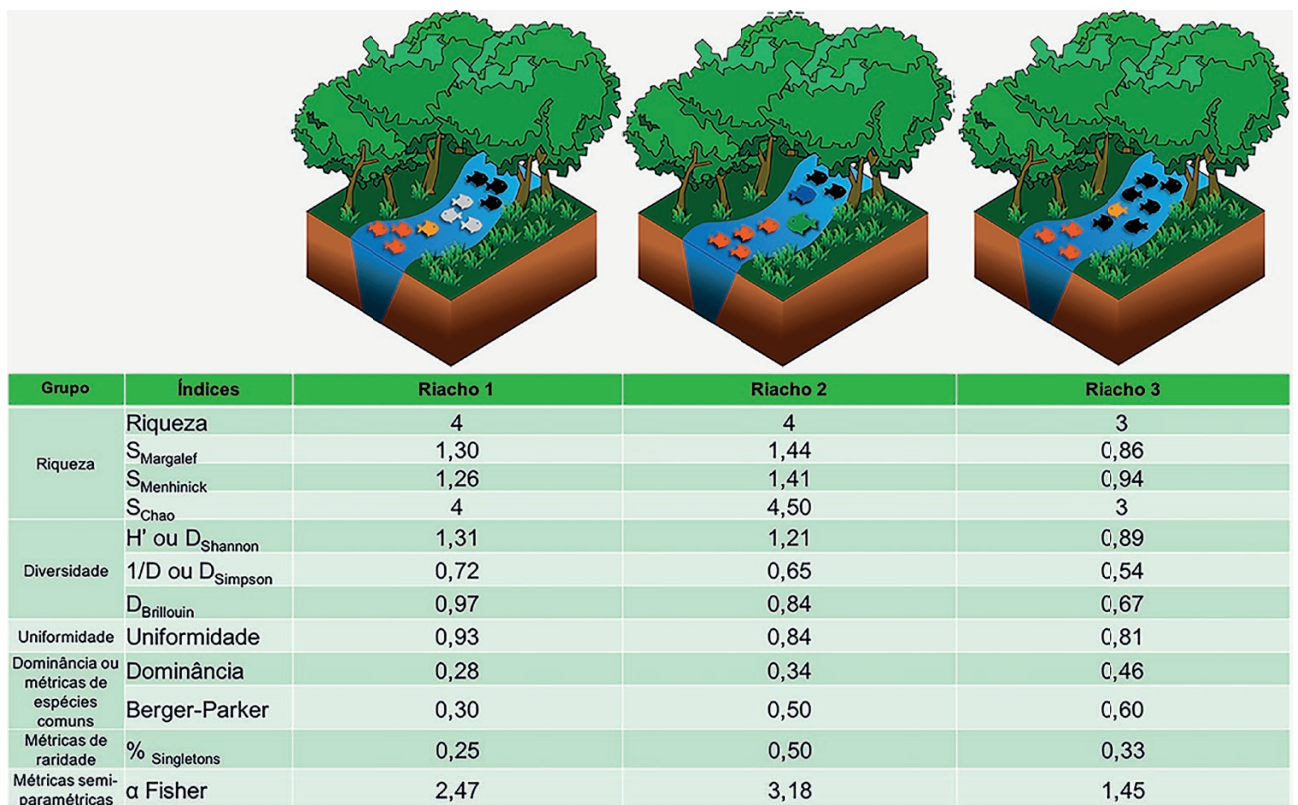


Figura 4. Alguns grupos e índices de diversidade para três riachos hipotéticos, sendo cada espécie de peixe representada por uma cor diferente. Os índices do grupo de riqueza, raridade e métricas semi-paramétricas apresentam os maiores valores para o riacho 2; o grupo de diversidade e uniformidade apresentam os maiores valores para o riacho 1; no grupo de dominância, os maiores valores são para o riacho 3. Cada espécie de peixe está representada por uma cor diferente.

Figure 4. Some groups and indices of diversity to three hypothetical streams, with each fish species represented by a different colour. The indices of the group of richness, rarity, and semi-parametric metrics present the highest values in stream 2; the group of diversity and uniformity presents the highest values in stream 1; on the group of dominance, the highest values are in stream 3. Each fish species is represented by a different colour.

através de técnicas de rarefação. A utilização dos índices deve ser feita com bastante cautela. Na década de 70, Hurlbert (1971) apresentou críticas na utilização de índices de diversidade considerando problemas de semântica, conceituais e teóricos, e questionando se com o índice é possível fazer alguma interpretação biológica. A utilização da métrica “composição de espécies” possibilita interpretações diretas, sendo uma boa alternativa para os índices de diversidade. Além da relevância biológica, a utilização da composição de espécies se tornou mais acessível devido aos constantes

avanços teóricos e metodológicos em análises multivariadas que se aceleraram nas décadas passadas (Legendre & Legendre 2012, Borcard *et al.* 2018).

Diversidade beta

Várias medidas têm sido propostas para avaliar a diversidade beta. Analisando-se essas medidas, nota-se que elas avaliam dois processos distintos: a substituição e a variação (Figura 5; Anderson *et al.* 2011). A substituição é um processo direcional que ocorre em gradientes verdadeiros, sejam eles espaciais, ambientais ou temporais. Quando esse

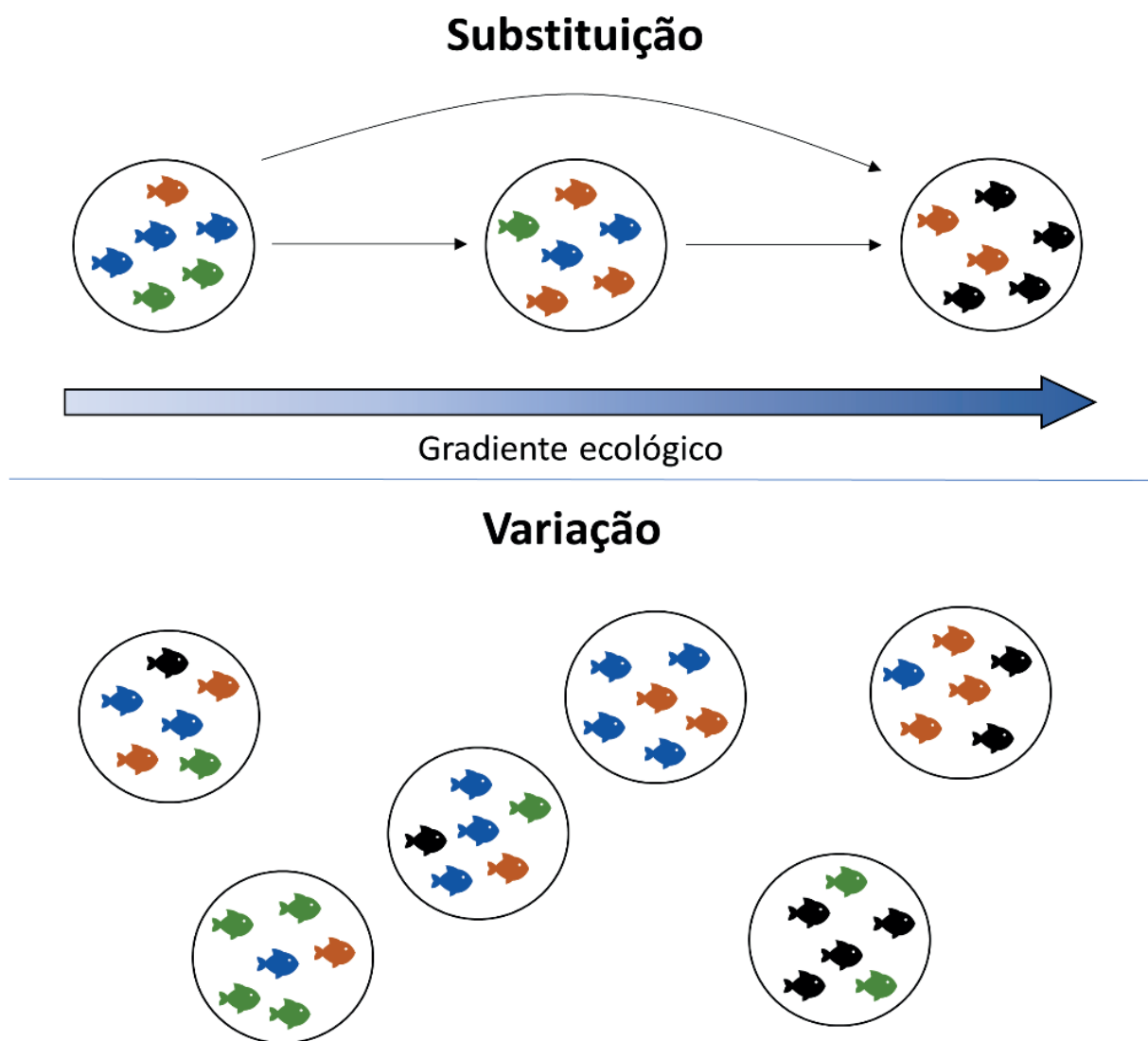


Figura 5. A diversidade beta pode ser gerada por substituição de espécies ao longo de um gradiente ecológico ou por variação entre comunidades de forma não direcional. Cada círculo delimita uma comunidade local, sendo cada espécie de peixe representada por uma cor diferente.

Figure 5. Beta diversity can be generated by species turnover along an ecological gradient or by non-directional variation among communities. Each circle delimits a local community, with each fish species represented by a different colour.

é o processo de interesse do estudo, é necessário haver um gradiente claramente definido. Exemplo disso seria saber como as comunidades de peixes variam ao longo dos anos após um impacto ambiental (Prudente *et al.* 2017) ou ao longo de um gradiente longitudinal (Pinto *et al.* 2009). A variação ocorre quando não há essa premissa de direcionalidade, e se quer saber como a estrutura da comunidade varia entre amostras dentro de um determinado contexto espaço-temporal (Carvalho & Tejerina-Garro 2015, Stegmann *et al.* 2019).

A diversidade beta pode ser calculada de duas formas diferentes. Por ela ser numericamente relacionada à diversidade alfa e gama (Legendre & de Cáceres 2013), métricas clássicas podem ser obtidas diretamente da relação entre esses dois componentes para a obtenção de índices univariados de diversidade beta. Alternativamente, pode-se utilizar coeficientes de associação entre pares de amostras (similaridades, dissimilaridades e distâncias) para o cálculo de índices multivariados de diversidade beta (Legendre & Legendre 2012).

Dados multivariados utilizam tabelas em que os riachos amostrados costumam estar dispostos nas linhas, enquanto as espécies estão organizadas em colunas. Os valores podem conter dados de incidência, abundância, ou outros valores quantitativos. A diversidade beta é medida como a variação entre cada par de amostras, o que é feito através de coeficientes de dissimilaridade. Legendre & Legendre (2012) listam diversos coeficientes apropriados tanto para dados de incidência quanto de abundância. Os coeficientes de Jaccard e Sørensen são os mais utilizados para dados de incidência, enquanto o Bray-Curtis é amplamente empregado em estudos com abundância. Muitos coeficientes de diversidade beta são afetados por diferenças de riqueza, mas isso pode ser controlado através de métodos baseados em modelos nulos, como o coeficiente de Raup-Crick (Anderson *et al.* 2011).

A escolha do coeficiente de dissimilaridade passa pela importante decisão de utilizar dados de incidência ou de abundância, com consequências distintas no resultado final. Os processos que definem a probabilidade de colonização nem sempre são os mesmos que afetam o tamanho populacional (Beisner *et al.* 2006). Dados de abundância carregam mais informações

relevantes para a compreensão de processos ecológicos, pois mudanças na abundância relativa podem indicar processos distintos daqueles que determinam a ocorrência das espécies. Por exemplo, o grau de degradação ambiental em riachos pode ser determinante para a ocorrência de espécies mais sensíveis, afetando a incidência (Dias *et al.* 2010). Porém, variações naturais nas características dos riachos afetarão a abundância das espécies. Rodar as análises com os dois tipos de dados para analisar se as respostas são distintas pode enriquecer a discussão do estudo (Benone *et al.* 2018, Montag *et al.* 2019a).

As formas de analisar a diversidade beta variam conforme o objetivo do estudo. Anderson *et al.* (2011) criaram um roteiro para estudos de diversidade beta que inclui as principais formas de análise. Para estudos envolvendo a substituição, são utilizados modelos lineares ou não-lineares, em que se avalia como a diversidade varia diretamente em função da variável preditora (uma variável ambiental, por exemplo). O coeficiente de determinação (R^2) é utilizado para avaliar o ajuste do modelo utilizado e deve ser apresentado junto com a inclinação da reta, que mede a magnitude da influência da variável preditora sobre a diversidade beta (Legendre & Legendre 2012). Outro método é comparar a dissimilaridade pareada entre a matriz biótica e a preditora, o que pode ser feito através de um teste de Mantel ou outro método de comparação de matrizes de dissimilaridade. Por exemplo, Benone *et al.* (2018) avaliaram se a diversidade beta de peixes de riachos amazônicos crescia conforme a dissimilaridade ambiental e a distância fluvial aumentavam entre as amostras.

Para as análises de variação (*i.e.* variação entre as amostras quando não há um gradiente verdadeiro), podem ser usadas técnicas de ordenação (Anderson *et al.* 2011). Tais técnicas podem ser feitas sem testar diretamente a contribuição de métricas preditoras, ordenando os dados de composição de espécies para observar como as amostras estão distribuídas no espaço multivariado. Ordenações são métodos que reduzem a variação dos dados a poucos eixos. Tais análises incluem a análise de coordenadas principais e o escalonamento multidimensional não-métrico (Legendre & Legendre 2012). Posteriormente, dados de variáveis preditoras podem ser sobrepostas aos gráficos para que se

possa compreender sua influência na diversidade de espécies. Espírito-Santo *et al.* (2009) utilizaram rótulos nas amostras para avaliar o efeito das estações seca e chuvosa no gráfico de composição de espécies de peixes de riacho. Por sua vez, Montag *et al.* (2019b) fizeram a ordenação dos dados de peixes e depois utilizaram os dois eixos dessa ordenação como variáveis resposta em uma análise linear para verificar a influência de variáveis ambientais.

Também pode-se fazer ordenações que testem diretamente a influência das variáveis preditoras. O método de partição de variâncias permite avaliar a contribuição individual de diferentes conjuntos preditores, e pode também incluir a interação entre esses conjuntos (Borcard *et al.* 1992). Pode-se saber, por exemplo, o quanto as variáveis do habitat e as variáveis da paisagem contribuem separadamente e em conjunto para a diversidade de peixes, o que permite saber qual desses conjuntos é mais relevante (Terra *et al.* 2016). Já para variáveis ambientais ou espaciais contínuas, a análise de redundância (RDA, Wollenberg 1977) e a análise de correspondência canônica (CCA, ter Braak 1986) são as alternativas indicadas. Essas análises ordenam as amostras de acordo com as variáveis ambientais inseridas, então pode-se detectar o quanto cada variável contribui para a diversidade beta e que amostras são mais afetadas por elas. Um exemplo de seu uso é o trabalho de Cunico *et al.* (2012). Através de uma CCA, os autores avaliaram que riachos urbanos possuíam mais estruturas artificiais e superfícies impermeáveis, aumentando a frequência de espécies típicas de ambientes urbanos e reduzindo a de espécies sensíveis. Atualmente, métodos estatísticos permitem que a RDA e a CCA sejam aplicadas utilizando vários tipos de coeficientes de dissimilaridade (Anderson *et al.* 2011).

Um índice univariado para representar a variação total da composição das comunidades é apresentado em Legendre & De Cáceres (2013). Esse índice permite a avaliação da contribuição das espécies para a diversidade beta total apontando quais espécies se destacaram, e pode ser relacionado a espécies com nichos menores e atributos funcionais incomuns na comunidade. Adicionalmente, esse índice também pode indicar que comunidades mais contribuem para a diversidade beta, o que pode ser associado a

valores muito altos ou muito baixos de riqueza de espécies, ao grau de conservação ou a características ambientais singulares (Leão *et al.* 2020). Através desse índice, Leão *et al.* (2020) detectaram maior diversidade de peixes em áreas de pastagem comparado a riachos de floresta, o que foi associado a níveis distintos de heterogeneidade ambiental.

Outra maneira de trabalhar com a diversidade beta é fazendo sua decomposição em componentes. Os padrões observados de diversidade beta podem ser gerados basicamente por dois processos: a substituição de espécies ou a diferença de riqueza (Legendre 2014). O primeiro refletiria a troca de espécies em um gradiente ecológico, decorrente de filtros ambientais, dispersão limitada ou fatores históricos. O segundo representa a diferença no número de espécies entre as comunidades, o que pode ser resultado de diferenças na disponibilidade de nichos ou por barreiras à dispersão. Foram então propostos vários métodos para particionar a diversidade beta nesses dois componentes (Legendre 2014).

Apesar do índice proposto por Baselga (2010) ser um dos mais populares para fazer essa partição, a decomposição algébrica da diversidade beta não resulta em componentes aditivos, além de serem pouco interpretáveis ecologicamente (Carvalho *et al.* 2012). Como alternativa, outro índice foi proposto para a partição da diversidade beta nos componentes de substituição de espécies e diferença de riqueza (Carvalho *et al.* 2012, Carvalho *et al.* 2013). Além de conseguir realizar a partição de maneira matematicamente consistente, esse método ainda é mais vantajoso para realizar ordenações posteriores por ser compatível com o espaço euclidiano (Legendre 2014). Exemplo do uso desse método pode ser visto em Stegmann *et al.* (2019), que detectaram maior contribuição da substituição do que da diferença de riqueza para peixes de riacho em um gradiente de distância de grandes rios.

CONCLUSÕES

Buscamos aqui sintetizar alguns dos métodos que vêm sendo utilizados nos estudos de diversidade alfa e beta de peixes de riachos brasileiros. Tais estudos mostraram um grande avanço nas últimas décadas, tanto do ponto de vista

teórico quanto analítico. Acerca dos métodos, queremos apontar alguns aspectos-chaves para futuros pesquisadores da área. Primeiro, é preciso selecionar cuidadosamente as variáveis ambientais de acordo com a pergunta do trabalho e com o contexto regional. Além das tradicionais variáveis locais, enfatizamos a importância de utilizar variáveis em maior escala, como a declividade, o uso da terra e a área drenada.

Segundo, dado o inegável papel da dispersão para a diversidade alfa e beta, o componente espacial não pode ser ignorado nas análises. A dispersão é um processo-chave para a estrutura das comunidades e ela age em conjunto com outros processos, como a seleção e a deriva ecológica. As análises espaciais são uma boa maneira indireta de avaliar o papel da dispersão, mas alguns cuidados devem ser tomados na obtenção das métricas espaciais. Mesmo que a dispersão não seja parte do objetivo do estudo, a autocorrelação espacial deve ser testada e, no mínimo, controlada para evitar ruídos nas interpretações das análises (Bauman *et al.* 2018).

Terceiro, há uma quantidade enorme de métodos para avaliar a diversidade alfa e beta, o que pode ser intimidador para pesquisadores iniciantes. Esperamos que esse artigo funcione como um guia básico de introdução a esses métodos e que torne essa tarefa menos árdua. Porém, esse artigo não se propõe a fazer um levantamento exaustivo desses métodos e nem poderia sê-lo. Portanto, encorajamos a leitura dos tantos excelentes materiais disponíveis, como o artigo de Anderson *et al.* (2011) e os livros de Legendre & Legendre (2012) e Borcard *et al.* (2018).

Por fim, apesar de termos enfatizado aqui a diversidade taxonômica, é interessante que sejam utilizadas facetas complementares (*i.e.* funcional e filogenética; ver detalhes em Teresa *et al.* 2021 e Soares & Nakamura 2021) para uma averiguação mais completa da estrutura da comunidade e para a formulação de estudos mais enriquecedores. Tais estudos nos ajudarão a compreender melhor os padrões de diversidade dos peixes de riachos brasileiros em toda a sua complexidade.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Bruno E. Soares, Leandro Brasil e Leandro Juen pela leitura crítica do manuscrito;

a Evandro Gobitsch Paixão pela confecção e adequação das figuras; e ao CNPq (LFAM: 302406/2019-0) e CAPES (NLB: 88887.475625/2020-00) pelas bolsas de pesquisa.

REFERÊNCIAS

- Alves, C. B. M. A., Pompeu, P. S., Mazzoni, R., & Brito, M. F. G. 2021. Avanços metodológicos para estudos de ecologia de peixes em riachos tropicais. *Oecologia Australis*, 25(2), 247–265. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.03
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J. B., Stegen, J. C., & Swenson, N. G. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14(1), 19–28. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x
- Barbosa, H. O., Borges, P. P., Dala-Corte, R. B., Martins, P. T. A., & Teresa, F. B. 2019. Relative importance of local and landscape variables on fish assemblages in streams of Brazilian savanna. *Fisheries Management and Ecology*, 26(2), 119–130. DOI: 10.1111/fme.12331
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x
- Bauman, D., Drouet, T., Fortin, M. J., & Dray, S. 2018. Optimizing the choice of a spatial weighting matrix in eigenvector-based methods. *Ecology*, 99(10), 2159–2166. DOI: 10.1002/ecy.2469
- Beisner, B. E., Peres-Neto, P. R., Lindström, E. S., Barnett, A., & Longhi, M. L. 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*, 87(12), 2985–2991. DOI: <https://doi.org/fdb9ht>
- Benone, N. L., Esposito, M. C., Juen, L., Pompeu, P. S., & Montag, L. F. A. 2017. Regional controls on physical habitat structure of Amazon streams. *River Research and Applications*, 33(5), 766–776. DOI: 10.1002/rra.3137
- Benone, N. L., Leal, C. G., Santos, L. L., Mendes, T. P., Heino, J., & Montag, L. F. A. 2020a. Unravelling patterns of taxonomic and functional diversity of Amazon stream fish. *Aquatic Sciences*, 82(4), 1–11. DOI: 10.1007/s00027-020-00749-5

- Benone, N. L., Ligeiro, R., Juen, L., & Montag, L. F. A. 2018. Role of environmental and spatial processes structuring fish assemblages in streams of the eastern Amazon. *Marine and Freshwater Research*, 69(2), 243–252. DOI: 10.1071/MF17103
- Benone, N. L., Soares, B. E., Lobato, C. M. C., Seabra, L. B., Bauman, D., & Montag, L. F. A. 2020b. How modified landscapes filter rare species and modulate the regional pool of ecological traits? *Hydrobiologia*, 1–16. DOI: 10.1007/s10750-020-04405-9
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. 2018. *Numerical ecology with R*. New York: Springer: p. 319.
- Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3), 1045–1055.
- Brasil, L. S., Silverio, D. V., Cabette, H. S. R., Batista, J. D., Vieira, T. B., Dias-Silva, K., ... & Juen, L. 2019. Net primary productivity and seasonality of temperature and precipitation are predictors of the species richness of the Damselflies in the Amazon. *Basic and Applied Ecology*, 35, 45–53. DOI: 10.1016/j.baae.2019.01.001
- Carvalho, J. C., Cardoso, P., & Gomes, P. 2012. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 21(7), 760–771. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00694.x
- Carvalho, J. C., Cardoso, P., Borges, P. A. V., Schmera, D., & Podani, J. 2013. Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, 122(6), 825–834. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2012.20980.x
- Carvalho, R. A., & Tejerina-Garro, F. L. 2015. Environmental and spatial processes: what controls the functional structure of fish assemblages in tropical rivers and headwater streams? *Ecology of Freshwater Fish*, 24(2), 317–328. DOI: 10.1111/eff.12152
- Casatti, L., Teresa, F. B., Zeni, J. O., Ribeiro, M. D., Brejão, G. L., & Ceneviva-Bastos, M. 2015. More of the same: high functional redundancy in stream fish assemblages from tropical agroecosystems. *Environmental Management*, 55(6), 1300–1314. DOI: 10.1007/s00267-015-0461-9
- Colwell, R. K., & Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 345(1311), 101–118.
- Costa, I. D., Petry, A. C., & Mazzoni, R. 2018. Responses of fish assemblages to subtle elevations in headwater streams in southwestern Amazonia. *Hydrobiologia*, 809(1), 175–184. DOI: 10.1007/s10750-017-3463-1
- Cunico, A. M., Ferreira, E. A., Agostinho, A. A., Beaumord, A. C., & Fernandes, R. 2012. The effects of local and regional environmental factors on the structure of fish assemblages in the Pirapó Basin, Southern Brazil. *Landscape and Urban Planning*, 105(3), 336–344. DOI: 10.1016/j.landurbplan.2012.01.002
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness. *The American Naturalist*, 137(1), 27–49.
- Dias, M. S., Magnusson, W. E., & Zuanon, J. 2010. Effects of reduced-impact logging on fish assemblages in Central Amazonia. *Conservation Biology*, 24(1), 278–286. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2009.01299.x
- Dray, S., Péliissier, R., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P. R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F. G., de Cáceres, M., Dufour, A. -B. Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Thioulouse, J., & Wagner, H. H. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*, 82(3), 257–275. DOI: 10.1890/11-1183.1
- Espírito-Santo, H. M. V., Magnusson, W. E., Zuanon, J., Mendonça, F. P., & Landeiro, V. L. 2009. Seasonal variation in the composition of fish assemblages in small Amazonian forest streams: evidence for predictable changes. *Freshwater Biology*, 54(3), 536–548. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2008.02129.x
- Ferreira, M. C., Begot, T. O., Prudente, B. S., Juen, L., & Montag, L. F. A. 2018. Effects of oil palm plantations on habitat structure and fish assemblages in Amazon streams. *Environmental Biology of Fishes*, 101(4), 547–562. DOI: 10.1007/s10641-018-0716-4
- Gorenstein, M. R. 2002. Métodos de amostragem no levantamento da comunidade arbórea em floresta estacional semidecidual. *Dissertação*

- de Mestrado. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo. p. 92.
- Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4(4), 379–391.
- Heino, J., Melo, A. S., Jyrkänkallio-Mikkola, J., Petsch, D. K., Saito, V. S., Tolonen, K. T., ... & Siqueira, T. 2018. Subtropical streams harbour higher genus richness and lower abundance of insects compared to boreal streams, but scale matters. *Journal of Biogeography*, 45(9), 1983–1993. DOI: 10.1111/jbi.13400
- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M., & Mayfield, M. M. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 247–248. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411
- Hubálek, Z. 2000. Measures of species diversity in ecology: an evaluation. *Folia Zoologica-Praha*, 49(4), 241–260.
- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton, EUA: Princeton University Press. p. 448.
- Hurlbert, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52(4), 577–586.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), 415–427.
- Hynes, H. B. N. 1975. The stream and its valley. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 19(1), 1–15.
- Jacobsen, D., Schultz, R., Encalada, A. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, 38, 247–261. DOI: 10.1046/j.1365-2427.1997.00210.x
- Landeiro, V. L., Magnusson, W. E., Melo, A. S., Espírito-Santo, H. M. V., & Bini, L. M. 2011. Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results? *Freshwater Biology*, 56(6), 1184–1192. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2010.02563.x
- Leão, H., Siqueira, T., Torres, N. R., & Montag, L. F. A. 2020. Ecological uniqueness of fish communities from streams in modified landscapes of Eastern Amazonia. *Ecological Indicators*, 111, 106039. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.106039
- Legendre, P. 2014. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), 1324–1334. DOI: 10.1111/geb.12207
- Legendre, P., & De Cáceres, M. 2013. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16(8), 951–963. DOI: 10.1111/ele.12141
- Legendre, P., & Legendre, L. F. 2012. *Numerical ecology*. Oxford, UK: Springer: p. 1000.
- Lima, L. B. 2019. *Da cienciometria ao campo: fatores que estruturam as comunidades de peixes em riachos*. Tese de doutorado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado do Mato Grosso. p. 117.
- Longino, J. T., Coddington, J., & Colwell, R. K. 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology*, 83(3), 689–702.
- Ludwig, J. A., & Reynolds, J. F. 1988. *Statistical ecology: a primer in methods and computing*. John Wiley & Sons: p. 102.
- Magurran, A. E. 2011. *Medindo a diversidade biológica*. Curitiba, PR: Editora da UFPR: p. 261.
- Matthews, T. J., & Whittaker, R. J. 2014. Fitting and comparing competing models of the species abundance distribution: assessment and prospect. *Frontiers of Biogeography*, 6(2) 67–82. DOI: 10.21425/F5FBG20607
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178–185. DOI: 10.1016/j.tree.2006.02.002
- McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., ... & White, E. P. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10(10), 995–1015. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01094.x
- Melo, A. S. 2008. O que ganhamos ‘confundindo’ riqueza de espécies e equitabilidade em um índice de diversidade? *Biota Neotropica*, 8(3), 21–27. DOI: 10.1590/S1676-06032008000300001
- Mendes, R. S., Evangelista, L. R., Thomaz, S. M., Agostinho, A. A., & Gomes, L. C. 2008. A unified

- index to measure ecological diversity and species rarity. *Ecography*, 31(4), 450–456. DOI: 10.1111/j.2008.0906-7590.05469.x
- Montag, L. F. A., Leão, H., Benone, N. L., Monteiro-Júnior, C. S., Faria, A. P. J., ..., Juen, L. 2019b. Contrasting associations between habitat conditions and stream aquatic biodiversity in a forest reserve and its surrounding area in the Eastern Amazon. *Hydrobiologia*. 826, 263–277. DOI: 10.1007/s10750-018-3738-1
- Montag, L. F. A., Winemiller, K. O., Keppeler, F., Leão, H., Benone, N. L., Torres, N. R., ... & Juen, L. 2019a. Land cover, riparian zones and instream habitat influence stream fish assemblages in the eastern Amazon. *Ecology of Freshwater Fish*, 28(2), 317–329. DOI: 10.1111/eff.12455
- O'Brien, E. M. 1993. Climatic gradients in woody plant species richness: Towards an explanation based on an analysis of Southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography*, 20, 181–198.
- Penczak, T., Agostinho, A. A., & Okada, E. K. 1994. Fish diversity and community structure in two small tributaries of the Paraná River, Paraná State, Brazil. *Hydrobiologia*, 294(3), 243–251.
- Pinto, B. C. T., Araujo, F. G., Rodrigues, V. D., & Hughes, R. M. 2009. Local and ecoregion effects on fish assemblage structure in tributaries of the Rio Paraíba do Sul, Brazil. *Freshwater Biology*, 54(12), 2600–2615. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2009.02269.x
- Prudente, B. S., Pompeu, P. S., Juen, L., & Montag, L. F. 2017. Effects of reduced-impact logging on physical habitat and fish assemblages in streams of Eastern Amazonia. *Freshwater Biology*, 62(2), 303–316. DOI: 10.1111/fwb.12868
- Roa-Fuentes, C. A., Heino, J., Zeni, J. O., Ferraz, S., Cianciaruso, M. V., & Casatti, L. (2020). Importance of local and landscape variables on multiple facets of stream fish biodiversity in a Neotropical agroecosystem. *Hydrobiologia*, 1–18. DOI: 10.1007/s10750-020-04396-7
- Rosindell, J., Hubbell, S. P., & Etienne, R. S. 2011. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(7), 340–348. DOI: 10.1016/j.tree.2011.03.024
- Silva, C. P. 1995. Community structure of fish in urban and natural streams in the Central Amazon. *Amazoniana: Limnologia et Oecologia Regionalis Systematis Fluminis Amazonas*, 13(3-4), 221–236.
- Soares, B. E., & Nakamura, G. 2021. Ecologia filogenética de assembleias de peixes de riachos Neotropicais. *Oecologia Australis*, 25(2), 434–449. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.13
- Stegmann, L. F., Leitão, R. P., Zuanon, J., & Magnusson, W. E. 2019. Distance to large rivers affects fish diversity patterns in highly dynamic streams of Central Amazonia. *PLoS ONE*, 14(10), e0223880. DOI: 10.1371/journal.pone.0223880
- ter Braak, C. J. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5), 1167–1179.
- Teresa, F. B., Rodrigues-Filho, C. A. S., & Leitão, R. P. 2021. Diversidade funcional de comunidades de peixes de riachos. *Oecologia Australis*, 25(2), 416–433. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.12
- Terra, B. F., Hughes, R. M., & Araújo, F. G. 2016. Fish assemblages in Atlantic Forest streams: the relative influence of local and catchment environments on taxonomic and functional species. *Ecology of Freshwater Fish*, 25(4), 527–544. DOI: 10.1111/eff.12231
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2), 183–206. DOI: 10.1086/652373
- Vellend, M., Srivastava, D. S., Anderson, K. M., Brown, C. D., Jankowski, J. E., Kleynhans, E. J., Kraft, N. J. B., Letaw, A. D., Macdonald, A. A. M., Maclean, J. E., Myers-Smith, I. H., Norris, A. R., & Xue, X. 2014. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, 123(12), 1420–1430. DOI: 10.1111/oik.01493
- Vieira, T. B., Pavanelli, C. S., Casatti, L., Smith, W. S., Benedito, E., Mazzoni, R., Sánchez-Botero, J. I., Garcez, D. S., Lima, S. M. Q., Pompeu, P. S., Agostinho, C. S., Montag, L. F. A, Zuanon, J., Aquino, P. P. U., Cetra, M., Tejerina-GarroI, F. L., Duboc, L. F., Corrêa, R. C., Pérez-Mayorga, M. E., Brejão, G. L., Mateussi, N. T. B., Castro, M. A., Leitão, R. P., Mendonça, F. P., Silva, L. R. P., Frederico, R. & de Marco, P. 2018. A multiple hypothesis approach to explain species richness patterns in neotropical stream-dweller fish communities. *PLoS ONE*, 13(9), e0204114. DOI: 10.1371/journal.pone.0204114

- Waide, R. B., Willig, M. R., Steiner, C. F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S. I., Juday, G. P., & Parmenter, R. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 30, 257–300.
- Washington, H. G. 1984. Diversity, biotic and similarity indices: a review with special relevance to aquatic ecosystems. *Water Research*, 18(6), 653–694.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3), 279–338.
- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities: numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science*, 147(3655), 250–260.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213–251.
- Wollenberg, A. L. 1977. Redundancy analysis. An alternative for canonical correlation analysis. *Psychometrika*, 42, 207–219.
- Wright, D. H. 1983. Species-energy theory an extension of species-area theory. *Oikos*, 41(3), 496–506.
- Zeni, J. O., Hoeninghaus, D. J., & Casatti, L. 2017. Effects of pasture conversion to sugarcane for biofuel production on stream fish assemblages in tropical agroecosystems. *Freshwater Biology*, 62(12), 2026–2038. DOI: 10.1111/fwb.13047

Submitted: 3 August 2020

Accepted: 29 April 2021

Associate Editor: Rafael Leitão

APÊNDICE

Glossário com definição de termos e conceitos importantes.

| | |
|-----------------------------------|---|
| Aninhamento (<i>nestedness</i>) | Caso especial de diferença de riqueza no qual comunidades com poucas espécies são subconjuntos de comunidades com muitas espécies |
| Componentes da diversidade beta | A diversidade beta é composta pela substituição de espécies e pela diferença de riqueza, dois processos que não são mutuamente excludentes |
| Deriva ecológica | Aumento ou diminuição aleatórios da abundância relativa das espécies na comunidade |
| Diferença de riqueza | Mudanças na diversidade beta entre duas comunidades relacionadas à perda ou ganho de espécies |
| Dispersão | Movimento de organismos no espaço |
| Diversidade alfa (α) | Diversidade local, dada pela riqueza local de espécies. Alguns métodos incluem a abundância relativa no cálculo. |
| Diversidade beta (β) | Diversidade entre as comunidades ou dissimilaridade biótica. É medida avaliando-se a mudança na composição das comunidades e pode incluir mudanças na abundância relativa das espécies. |
| Diversidade gama (γ) | Diversidade total de uma região. Pode ser mensurada como o número total de espécies ou ainda pela soma ou multiplicação entre as diversidades alfa e beta. |
| Gradiente espacial | Variáveis estruturadas de forma ordenada no espaço devido a um fator externo. Por exemplo, a composição de peixes muda ao longo do gradiente longitudinal de um rio porque as características ambientais variam da cabeceira até a foz. |
| Metacomunidades | Comunidades ligadas por dispersão. A intensidade da dispersão e a conectividade entre as comunidades afetam a magnitude do efeito da dispersão sobre a estrutura das comunidades. |
| Seleção | Diferenças entre as espécies baseadas no nicho ecológico. Como diferentes espécies possuem requisitos ambientais distintos, mudanças no ambiente podem favorecer certas espécies em detrimento de outras. |
| Substituição (<i>turnover</i>) | Mudanças na composição de espécies ao longo de um gradiente ecológico. Essa troca costuma ocorrer devido principalmente a dois fatores: 1) mudanças ambientais, que selecionam espécies com diferentes nichos ecológicos; e 2) dispersão limitada, que é até onde a espécie é capaz de dispersar. Espécies com baixa capacidade de dispersão pode ser rapidamente substituídas por outras espécies. |
